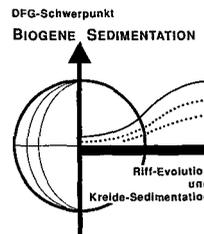




Wandstrukturen bei Pithonelloideae (Kalkige Dinoflagellaten-Zysten): Biomineralisation und systematische Konsequenzen

Von HELMUT KEUPP & ULRIKE KIENEL*)

Mit 1 Abbildung und 5 Tafeln

Deutschland
Kreide
Dinoflagellaten
Biomineralisation
Systematik

Inhalt

Zusammenfassung	197
Abstract	197
1. Einführung	198
2. Material	198
3. Pithonelloide Wandstrukturen	198
3.1. Innenphragma	198
3.2. Innere Kalkwand	200
3.3. „Periphragma“	201
3.4. Äußere Kalkwand	202
4. Biomineralisations-Modell	202
4.1. Reaktionsraum äußere Kalkschale	202
4.2. Reaktionsraum innere Kalkschale	203
5. Systematische Konsequenzen	204
6. Beschreibung neuer Arten (H. KEUPP)	204
Dank	206
Literatur	216

Zusammenfassung

Gut erhaltene Zysten pithonelloider Kalk-Dinoflagellaten aus der Kreide (Alb der Bohrung Kirchrode 1/91; Maastricht der Bohrung Nennhausen), die teilweise noch organische Phragmen erkennen lassen, erlauben auf der Grundlage rasterelektronenmikroskopischer Untersuchungen eine detaillierte Struktur-Analyse ihrer prinzipiell doppelschichtigen Kalkwand. Trotz der sehr unterschiedlichen Strukturen der die Zystenwand dominierenden, kalkigen Innenwand kann ein grundsätzlich übereinstimmendes Modell zur Biomineralisation erstellt werden, das durch die Präexistenz eines organischen Stützskeletts und die Potenz zu einer zweifachen, genetisch und strukturell voneinander unabhängigen Kalzit-Mineralisation charakterisiert ist. Es bestätigt den engen systematischen Zusammenhang der Pithonelloideae. Die Anwendung der gewonnenen Erkenntnisse stellt bei der taxonomischen Umsetzung die Berechtigung der Gattung *Wallia* KEUPP 1990 in Frage und läßt die Unterscheidung zwischen *Pithonella* und *Bonetocardiella* fließend erscheinen. Zwei Arten *Pithonella lamellata* und *Pithonella atopa* werden neu eingeführt.

Wall Structures of Pithonelloidea (Calcareous Dinoflagellates): Biomineralization and Systematic Consequences

Abstract

EM investigations of well preserved Cretaceous pithonelloid calcareous dinoflagellate cysts (Albian of the core Kirchrode 1/91, Maastrichtian of the core Nennhausen), partly showing organic components in their primary double layered calcareous walls, exhibit different structures of their walls. While the outer calcareous wall-layer of all the studied taxa is constructed more or less correspondingly, the structures of the more prominent inner calcareous wall-layer differ significantly. Nevertheless, a common model of biomineralization processes of all Pithonelloideae is postulated which is characterized by both the pre-existence of an organic skeleton formed by uniquely oblique arranged fibres between the proximal and distal boundary of the "physical container", and the potential ability to originate two genetically and structurally independent calcitic mineralizations. On base of this biomineralization model, the close affinity of all the pithonelloideans can be confirmed. On the other hand, the genus *Wallia* KEUPP 1990 is discussed to belong possibly to *Pithonella* LORENZ 1902. Also, the clear definitions for separating the genera *Pithonella* and *Bonetocardiella* become more and more diffuse. Two new species are introduced: *Pithonella atopa* and *Pithonella lamellata*.

*) Anschrift der Verfasser: HELMUT KEUPP, ULRIKE KIENEL, Institut für Paläontologie, FU Berlin, Malteserstraße 74-100, Haus D, D-12249 Berlin.

1. Einführung

Die Zuordnung der in ihrer systematischen Stellung umstrittenen, überwiegend kretazischen pithonellomorphen Calcisphaerulidae (vergl. VILLAIN, 1975, 1977) zu den Calciodinelloideae (Subfamilie Pithonelloideae) erfolgt aufgrund von morphologischen Analogieschlüssen zu gesicherten Kalk-Dinoflagellaten-Zysten der beiden Subfamilien Orthopithonelloideae und Obliquipithonelloideae (KEUPP, 1987: 40). Die einheitlich schräge Orientierung der Kalzitkristalle beider kalkigen Wandschichten, die bei lichtoptischer Untersuchung unter gekreuzten Nicols je nach Ausmaß der Kristall-Inklination ein mehr oder weniger ausgeprägt asymmetrisches Auslöschungskreuz bedingen (BIGNOT & LEZAUD, 1964; VILLAIN, 1975, 1977; JANOFKSKE & KEUPP, 1992), rechtfertigen die Zusammenfassung dieser Formen in einer eigenständigen Subfamilie. Folgende Gattungen werden in ihr subsumiert:

- ① *Pithonella* LORENZ 1902, emend. BIGNOT & LEZAUD 1964, emend. VILLAIN 1977 (vergl. KEUPP 1991).
- ① *Wallia* KEUPP 1990.
- ① *Bonetocardiella* DUFOUR 1968, emend. VILLAIN 1975
- ① *Centosphaera* WISE & WIND 1977 (vergl. KEUPP 1992)
- ① *Normandia* ZÜGEL (in Vorber.)
- ① ? *Tetratropis* WILLEMS 1990 (den paratabulierten Zysten fehlt offensichtlich die bei den übrigen Pithonelloideen auftretende, dünne äußere Kalkwand).

Ultrastruktur-Untersuchungen, die in der Anfangszeit der Raster-Elektronenmikroskopie an angeätzten Schlif-fen (ANDRI & AUBRY, 1973a,b; BEIN & REISS, 1976), später vor allem an neomorph veränderten isolierten Zysten der Schreibkreidefazies (VILLAIN, 1975, 1976, 1977; WILLEMS, 1992) durchgeführt wurden, lieferten bisher keine hinreichenden Details, wie organische Wandkomponenten und primäre Kristallnuklei, um in Anlehnung an die wenigen verfügbaren Beobachtungen zur Biomineralisation bei rezenten Kalkdinoflagellaten (WALL et al., 1970; GAO et al., 1989) ein Modell zur Biomineralisation entwerfen zu können. Die sehr stark generalisierten Modellvorstellungen bei JANOFKSKE (1992) reichen für die Erklärung der unterschiedlichen Struktur-Typen bei Pithonelloideen (s.u.) nicht aus. Die jüngst dargestellten, differenzierteren Ausführungen zur Calciodinelloideen-Biomineralisation bei MONNET (1993) berücksichtigen nur die Ortho- und Obliquipithonelloideen. Für die Pithonelloideae steht eine detaillierte Analyse noch aus. Die hier vorgelegte Untersuchung soll diese Kenntnislücke schließen. Sie stützt durch das Aufzeigen jeweils vergleichbarer Mineralisationsprozesse die enge systematische Affinität der Pithonelloideae zu den übrigen Zysten-Subfamilien kalkiger Dinoflagellaten. Darüberhinaus gelingt mit Hilfe eines modifizierten Biomineralisations-Konzeptes, die innerhalb der Subfamilie Pithonelloideae auftretenden, sehr unterschiedlichen Wandstrukturtypen zu erklären und dadurch ihren jeweiligen taxonomischen Wert einzuschätzen.

2. Material

Die der Bearbeitung zugrundeliegenden, isolierten Kalkzysten stammen aus zwei Kernbohrungen:

① Kartierungsbohrung Nennhausen 2/63

Sie setzt 50 km westlich von Berlin zwischen den halokinetischen Strukturen Friesack und Kotzen an. Die insgesamt 953 m tiefe Bohrung erschließt die Schichtfolge vom Obercampan/Unter-Maastricht bis ins Quar-

tär (AHRENS, LOTSCH & MUSSTOPF, 1965). Das im Zuge einer biostratigraphischen Bearbeitung des kalkigen Nannoplanktons und der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten (KIENEL, i. Vorber.) gewonnene, hier verwendete Material stammt aus den „Nennhausener Schichten“ des frühen Obermaastricht (Teufe 630 m, Probe 46). Mit Hilfe des kalkigen Nannoplanktons kann die Probe in die *Lithraphidites quadratus*-Zone (sensu ROTH, 1978) eingestuft werden. Lithologisch handelt es sich um einen feinkörnigen, schluffigen, bräunlichgrauen Kalksandstein, der geringe Mengen an Feinglimmer und Glaukonit enthält. Die Fazies entspricht nach VOIGT (1954) der küstennahen Grünsand-Mergelfazies des N- und NW-deutschen Raumes, die über die Zone der „Reitbrooker Fazies“ mit der Schreibkreide-Fazies des Nord- und Ostsee-Raumes verbunden ist. Die Probe 46 enthält eine nahezu monospezifische Kalkdinoflagellaten-Flora von *Bonetocardiella neumannae* VILLAIN 1975. Die Zysten zeichnen sich durch die Erhaltung von organischen Wandungsanteilen in Form stabiler Phragmen aus, deren Dicke zwischen 60 und 100 nm variiert. Bei Vertretern der Pithonelloideae sind – im Gegensatz zu den Ortho- und Obliquipithonelloideae – Organica bisher nur vereinzelt erwähnt worden (z.B. VILLAIN, 1975: 212, 1977: 147).

② Forschungsbohrung Kirchröde 1/91

Sie wurde im Zuge des DFG-Schwerpunktprogrammes „Biogene Sedimentation“ im Stadtgebiet von Hannover niedergebracht und durchteuft ca. 240 m überwiegend grauer Mergeltone des Ober-Alb. Alle im 5-m-Abstand untersuchten Proben enthalten u.a. verschiedene pithonelloide Taxa (vergl. KEUPP, i. Vorber.). Aufgrund einer meist nur geringen Karbonatdiagenese lassen sich bei vielen Exemplaren noch ursprüngliche wandstrukturelle Merkmale erkennen, die auch ohne nennenswerte substanzielle Überlieferung der organischen Wand-Komponenten Einblicke in die mutmaßlichen Biomineralisationsvorgänge erlauben. Der Ablagerungsraum ist im Zentrum des Niedersächsischen Beckens, an der Flanke des Lehrter Salzstockes, durch offen marine Verhältnisse gekennzeichnet.

3. Pithonelloide Wandstrukturen

Mit Ausnahme der paratabulierten *Tetratropis* WILLEMS 1990 ist die Wandung pithonelloider Zysten analog den meisten Obliquipithonelloideen und einigen Orthopithonelloideen durch den Wechsel organischer und kalzitischer Anteile charakterisiert und primär 4-lagig. Von innen nach außen sind das:

3.1. Innenphragma

Das nur selten erhaltene organische Innenphragma ist bei *Bonetocardiella neumannae* zwischen 0,06 und 0,1 μm dick. Seine Oberfläche ist durch zahlreiche handschuhfingerartige Ausstülpungen charakterisiert, deren Umriß teils rund, überwiegend aber rechteckig ist (Taf. 5/12, 14–15). Die Steinkern-Oberfläche vieler *Pithonella sphaerica* zeigt oft zapfenartige Zementkristalle in regelmäßiger, polkonzentrischer Anordnung, die durch das Hineinwachsen in entsprechende handschuhfingerartige Ausstülpungen auf ein analoges, in der Regel nicht mehr erhaltenes, Organicum hinweisen (Taf. 2/6–10, 12). Aufgrund des nur verein-

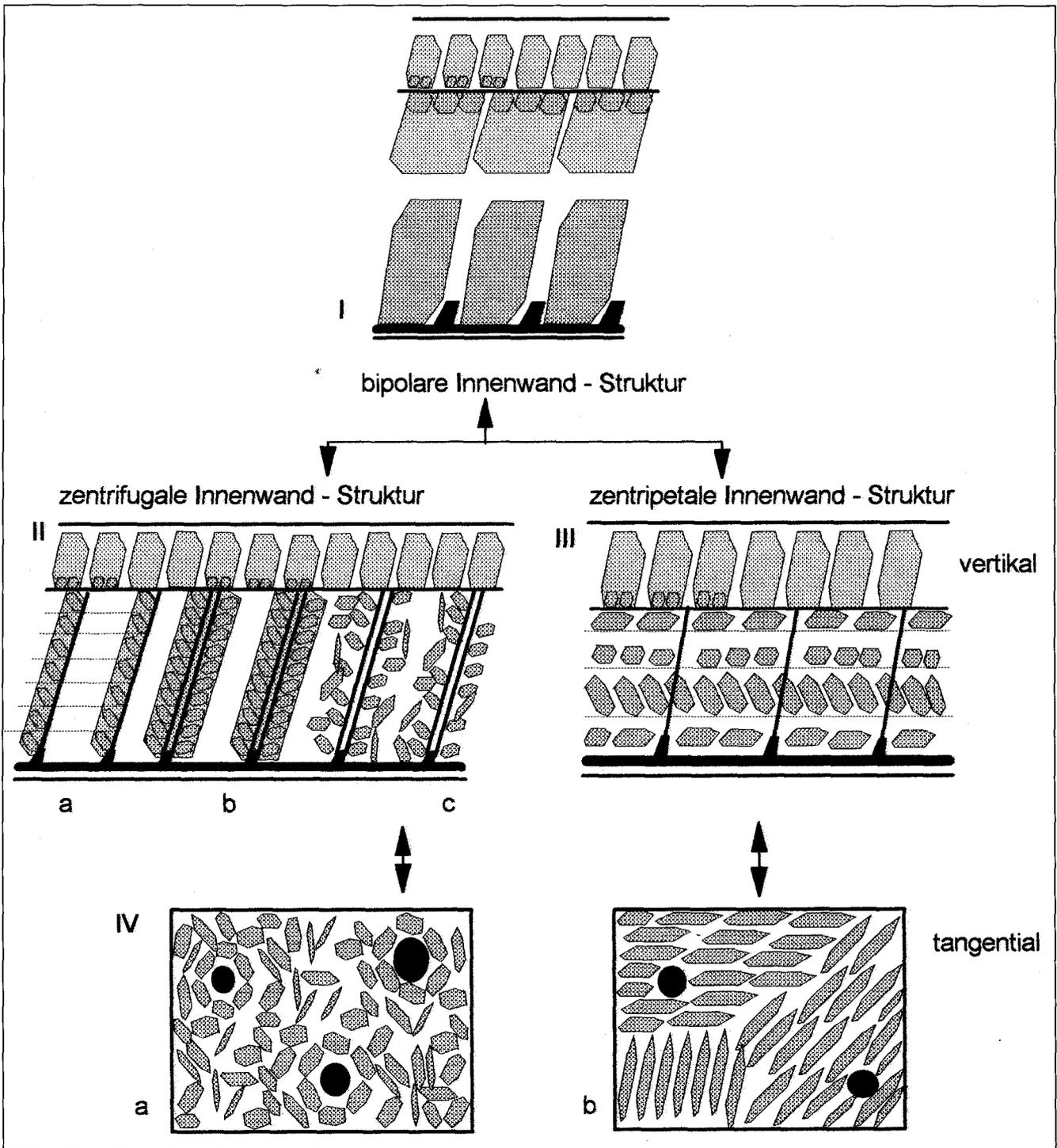


Abb. 1.
 Biominalisationsmodell pithonelloider Kalk-Dinoflagellaten-Zysten mit doppelschichtiger Kalkwand:
 dünne schwarze Linien = fossil nicht erhaltungsfähige Organica; dicke schwarze Linien = fossil bedingt erhaltungsfähige Organica; dünne punktierte Linien = vermutete interne, nicht fossilisierbare Organica (Membranen?).
 I) *Pithonella sphaerica*-Typ mit zentrifugal und zentripetal gerichteten Kalzit-Kristalliten der inneren Kalkwand.
 II) Bevorzugte Nukleierung der Kristallite entlang eines vertikalen organischen Faserskeletts bedingen ein überwiegend zentrifugal gerichtetes Kristallwachstum: a) *Pithonella ovalis*-Typ, b) *Wallia melloi*-Typ, c) *Pithonella atopa*-Typ.
 III) Der *Pithonella lamellata*-Typ entspricht einer prinzipiell zentripetal gerichteten Struktur, da die proximale Kristall-Nukleierungspotenz der inneren Kalkwand zugunsten einer distalen Nukleierung unterdrückt ist.
 IV) Aufsicht auf die Struktur der kalkigen Innenwand bei den neu eingeführten Arten *Pithonella atopa* (a) und *Pithonella lamellata* (b).

zelten Auftretens solcher Phragmen sind bisher keine TEM-Untersuchungen möglich (vergl. MONNET, 1993). Es bleibt daher unklar, ob eine den orthopithonelloiden Zysten von *Echinodinella* und *Praecalcionellum* analoge organische Wandung, die aus einem eigenständigen Bildungsraum hervorgegangen ist, vorliegt (JANOFKSKE, 1992; MON-

NET, 1990), oder ob die Phragmen, wie bei MONNET (1993) für obliquipithonelloide Zysten diskutiert, den basalen Bestandteil des Reaktionsraumes „kalkige Innenwand“ repräsentieren. In letzterem Fall entspräche das Phragma der (? diagenetisch veränderten) unlöslichen Matrix der kalkigen Innenwand selbst (vergl. entsprechende Diskus-

sion bei MONNET, 1993). Die charakteristische Anordnung der Phragmen-Ausstülpungen legt nahe, daß sie Ausgangspunkt für die im Innenwand-Lumen aufgespannten organischen Gerüstfasern waren (JANOFSKE, 1992, s.u.).

3.2. Innere Kalkwand

Die innere, die gesamte Zystenwand dominierende Kalkwand ist durch eine prinzipiell tripolare Mineralisation (Nukleierung und Richtung des Kristallwachstums) gekennzeichnet. Das Kristallwachstum kann teils ausgehend von einer basalen Nukleierung im Bereich der Ansatzstellen des organischen Fasersekeletts nach außen gerichtet sein, teils entlang der präformierten organischen Fasern, welche das Wandungslumen der kalkigen Innenwand einheitlich schräg durchziehen, ansetzen. Die dritte Möglichkeit ist eine Nukleierung entlang der Außenfläche des Bildungsraumes der Innenwand, von der ein nach innen gerichtetes Kristall-Wachstum ausgeht. Je nach Gewichtung der strukturell unterschiedlich erscheinenden Wachstumsrichtungen resultieren gattungs- und artspezifisch sehr unterschiedliche Strukturen, die ungeachtet des teilweise erheblichen individuellen Variationsspielraumes, durch fünf Grundmuster beschrieben werden können:

1 *Pithonella sphaerica*-Typ

Der *Pithonella sphaerica*-Typ wird von einheitlich schräg angeordneten, stengeligen Rhomboedern dominiert. Er charakterisiert neben der Gattung *Pithonella* beispielsweise auch *Bonetocardiella*. Beide Formen unterscheiden sich in erster Linie durch die spezifische Anordnung ihrer Kristallite. Neben einem unterschiedlichen Verhalten unter gekreuzten Nicols wird der Effekt vor allem im Axialschnitt ersichtlich (VILLAIN, 1977), der bei *Bonetocardiella* infolge der Spiralanordnung der Wandkristalle annähernd radialfibrös, bei *Pithonella* durch die Kristall-Anordnung in Längsreihen deutlich schräg-faserig erscheint. Nach einer basalen Nukleierung einzelner Kristallite an den Kontaktstellen zwischen basalem Organicum und dem organischen Fasergerüst ist die dominierende Wachstumsrichtung der Wandkristallite von innen nach außen gerichtet. Sie bedingt einen annähernd radialfaserigen Wand-Aufbau. Bei einer oft auftretenden, unvollständigen Mineralisierung der kalkigen Innenwand, die auf ein weitständiges organisches Faserskelett schließen läßt, übernehmen diese Kristalle eine Pfeilerfunktion (Taf. 1/6–7), während die verbleibenden Zwickelräume (? sekundär) durch überwiegend ungeordnete Zementkristalle aufgefüllt werden (Taf. 1/10–12). Diagenetische Einflüsse führen darüberhinaus oft durch Sammelkristallisation bzw. syntaxiale Zementation zur blockigen Vergrößerung der ursprünglich faserigen Wandstruktur, so daß im Extremfall eine monokristalline Innenwand resultieren kann (Taf. 2/13–14). Einzelne, die Kalkwand einheitlich schräg durchsetzende Poren, die parallel zu den Pfeiler-Kristallen der Wand verlaufen und als Relikte des organischen Faserskeletts gedeutet werden, zeigen meist eine regelmäßige Anordnung in polkonzentrischen Reihen (vergl. auch *Normandia* ZÜGEL, i. Vorber.; Taf. 2/12). Die zentripetale Wachstumsrichtung von Kristalliten, die entlang der distalen Begrenzung des Reaktionsraumes nukleiert werden, ist oft ganz unterdrückt oder nur auf eine Lage gleichmäßig von Pol zu Pol ausgerichteter stengeliger Kristallite beschränkt, deren (? synvivo-) diagenetische, syntaxiale Zementation in Form schräg angeordneter,

nach innen wachsender, blockiger bis stengeliger Kristallite erfolgt. Auf diese Weise kommt es zusammen mit den zentrifugal orientierten proximalen Mineralisationen zu einer mehr oder weniger starken, drusenartigen Verzahnung der gleichsinnig orientierten, aufeinanderzuwachsenden Kristalle. Die tangential orientierte Anlage der stengeligen Kristallite entlang der distalen Innenwand wird durch zahlreiche Porenkanäle zwar unterbrochen, offensichtlich aber nicht in der Orientierung beeinflusst. Diese Tatsache belegt, daß deren Nukleierung entlang der distalen Begrenzung des Innenwandlumens offensichtlich unabhängig von dem proximal angelegten organischen Fasergerüst erfolgte.

Die distale Lage stengeliger Kristalle bildet nur selten eine homogene, einheitlich gestreifte Innenwand-Oberfläche (Taf. 1/13–15), sondern läßt meist ihre unvollständige Verwachsung aus einzelnen vesikulären Arealen erkennen (Taf. 1/5, Taf. 2/1). Die verbleibenden Zwickelräume werden i.a. mit blockigem Kalzit-Zement ausgefüllt, der gelegentlich die Oberflächenstruktur bei isolierten inneren Kalkwänden dominieren kann (Taf. 2/2–5).

Das gelegentliche Auftreten mehrschichtiger Innenwände (Taf. 1/8) kann möglicherweise als Hinweis gewertet werden, daß zusätzlich zu dem dominierenden mehr oder weniger vertikalen organischen Fasergerüst untergeordnet auch ein Gerüst aus horizontalen Sheets entwickelt war, an dem jedoch beim *Pithonella sphaerica*-Typ nur ausnahmsweise eine Kalzit-Nukleierung erfolgte (vergl. dagegen den *Pithonella ovalis*- und *Pithonella lamellata*-Typus (s.u.)).

2 *Pithonella ovalis*-Typ

Der *Pithonella ovalis*-Typ wird bei JANOFSKE (1992: Abb. 12) anhand gut erhaltener oberkretazischer Zysten von *Pithonella ovalis* (KAUFMANN 1865) als Paradigma der „pithonelloiden Anordnung“ vorgestellt (vergl. auch ZÜGEL, i. Vorber.): entlang eines organischen Stützskeletts in Form von regelmäßig schräg angeordneten Fasern, die zwischen der proximalen und distalen Begrenzung des Kalzifikationslumens aufgespannt sind, werden granuläre Kristallit-Stapel initiiert. Diese Kristallit-Stapel können aber möglicherweise auch durch ein sich durchdringendes System des organischen Stützskeletts erklärt werden, das aus den dominierenden Vertikalelementen und einer zusätzlichen, dichten Abfolge horizontaler Sheets bestand. In ähnlicher Weise nimmt JANOFSKE (1992) für die Bildung mikrogranularer obliquipithonelloider Innenwände ein Raumgitter von organischen Fasern an. Die Nukleierung der Kristallite bei *P. ovalis* erfolgte danach entlang der einheitlich schräg angeordneten Radialfasern jeweils an den Kreuzungspunkten mit den organischen Horizontallagen. Die Ausbildung stengeliger Einkristalle, die aus einer einfachen, basalen Nukleierung hervorgegangen sind (*Pithonella sphaerica*-Typ), und eine mehrfache Nukleierung, die zu einheitlich orientierten Kristallit-Stapeln führt (*P. ovalis*-Typ), gehören offensichtlich dem intragenerischen Variabilitätsspielraum an. Strukturelle Übergänge zwischen beiden, wie sie bei ZÜGEL (i. Vorber.: Tafel 2/9) dargestellt sind, werden daher auch verständlich. Analoge Wandstruktur-Varianten, deren Kristalle sich jeweils aus einer bzw. einer mehrfachen Nukleierung ableiten, sind auch bei orthopithonelloiden Zysten bekannt. So ist z.B. die Formgruppe um *Orthopithonella gustafsonii* (BOLLI 1974) durch einfach nukleierte, stengelige Kristalle gekennzeichnet

(vergl. KEUPP, 1981), während die Wandkristallite von *Orthopithonella graniifera* (FÜTTERER, 1977) durch Mehrfachnukleierung charakterisiert sind (vergl. KEUPP & KOHRING, 1993).

3 **Wallia melloi-Typ**

Der *Wallia melloi*-Typ zeigt den Aufbau der inneren Kalkwand aus einheitlich schräg angeordneten Hohlkristallen (KEUPP, 1990), deren facettierte Feinstruktur die Verwachsung aus zahlreichen, in sich gleichorientierten Nuclei belegt. Daraus läßt sich als dominierende Nukleierungsfront die unlösliche Matrix entlang der Oberfläche der ehemaligen Porenfüllungen ableiten. Die ursprünglich lateral gerichtete Wachstumsrichtung der um die organischen Fasern nukleierten Kristallite wird jedoch weitgehend inhibiert, so daß durch Sammelkristallisation der einzelnen Nuclei die radialfaserigen Hohlkristalle entstehen. Die primär zentripetalen und zentrifugalen Wachstumsrichtungen, die jeweils von der Außen- und Innenbegrenzung des Innenwand-Reaktionsraumes ausgehen, sind bei *Wallia melloi* nahe der Außen- bzw. Innenfläche der inneren Kalkwand auf die Zwickelfüllungen zwischen den dicht stehenden Hohlkristallen beschränkt (vergl. KEUPP, 1990: Taf. 14/11–12 bzw. Taf. 15/2–4).

Bei *Pithonella ovalis* und *P. sphaerica* entstehen einzelne Porenkanäle, die an der Oberfläche der kalkigen Innenwand oft rhombisch erscheinen (Taf. 1/15, Taf. 2/2–3), durch einen späteren, lateralen Zusammenschluß der einzelnen Kristallit-Pfeiler. Im Gegensatz dazu ist die unmittelbare Ableitung des *Wallia melloi*-Struktur-Typs vom *Pithonella ovalis*-Typ durch ein analoges Zusammenwachsen einzelner Pfeiler zu Hohlkristallen, wie das von JANOFKSKE (1992) vermutet wird, jedoch nicht plausibel. Vielmehr zeigen die isoliert stehenden Röhren bei *Wallia melloi* (vergl. KEUPP, 1990: Taf. 15/3–4) ihre primäre Bildung an. Der Unterschied zwischen beiden Struktur-Typen liegt wohl eher in der primär unterschiedlichen Dimension der organischen Gerüst-Fasern und ihrem unterschiedlichen Maß, substantiell in die Biokristallite integriert zu werden.

4 **Pithonella atopa-Typ**

Beim *Pithonella atopa*-Typ sind die Zwickelräume zwischen den regelmäßig angeordneten, die Wandung einheitlich schräg durchziehenden Porenkanälen durch eine mikrogranulare Struktur aufgefüllt. Die kurzstengeligen Kristallite zeigen nur unmittelbar im Kontakt mit den Porenkanälen eine weitgehend geregelte tangentielle Spiralanordnung um die Poren (Taf. 3/5,9,11), während sie in den verbleibenden Zwickelräumen analog vieler obliquipithonelloider Zysten regellos erscheinen (vergl. fehlinterpretierte, isolierte Zysten-Innenwände bei KEUPP, 1987: Taf. 15/9–10). Die annähernd einheitliche Ausrichtung der Kristallite nur im Kontakt mit den Porenkanälen läßt als initiale Nukleierungsbasis die ehemalige Porenfüllung vermuten. Die Mineralisationsvorgänge der unregelmäßig angeordneten Kristallite in den Zwickelräumen erfolgten möglicherweise analog den mikrogranularen Innenwänden obliquipithonelloider Zysten nach dem „*Halimeda*“-Modell von BOROWITZKA (1986, 1989) (vergl. MONNET, 1993).

5 **Pithonella lamellata-Typ**

Der *Pithonella lamellata*-Typ ist durch einen lamellaren Aufbau der inneren Kalkwand charakterisiert. Jede Lage wird durch eine Schicht in sich weitgehend einheitlich tangential angeordneter Kristallitstäbe zusam-

mengesetzt. Jede dieser Lagen weist jedoch gegenüber den darüber und darunter liegenden Lagen eine abweichende Orientierung seiner tangentialen Stäbchen auf (Taf. 4/8,10; Taf. 5/6). Daraus resultiert eine komplexe, dem „Sperrholz-Prinzip“ entsprechende Wandstruktur. Die meist um 0,15 x 2 µm messenden Kristallitstäbe bestehen jeweils aus einzelnen, maximal etwa 100 nm großen Kalzitnuclei, die den Stäbchen bei fehlender neomorpher Überprägung ein Perlschnur-artiges Aussehen verleihen (Taf. 4/12). Die einzelnen Lagen aus stengeligen Kristalliten sind meist in fleckenartige Cluster aufgelöst. Innerhalb eines solchen fleckenartigen Areals sind die Kristallitstäbe in sich einheitlich, streng parallel ausgerichtet, während die Ausrichtung verschiedener benachbarter Areale – wohl durch die Zystenwölbung verursacht – nur näherungsweise gleichgerichtet ist (Taf. 5/4–8) und auf der Oberfläche der inneren Kalkwand eine mehr oder weniger deutliche Spiralstruktur entstehen läßt (Taf. 5/10). Einzelne, unregelmäßig verteilte Poren können die Wand unterschiedlich dicht stehend von innen nach außen durchziehen. Die zentrifugal gerichtete Mineralisierung scheint bei diesen Formen vollständig unterdrückt zu sein. Für die Bildung der lamellaren Innenwand bieten sich prinzipiell zwei Erklärungsmöglichkeiten an:

- 1) Die einzelnen Lagen werden successive nacheinander in zentripetaler Richtung angelegt,
- 2) der gesamte Reaktionsraum der kalkigen Innenwand hat in Relikten seine ursprünglich vesikuläre Struktur beibehalten, so daß die Mineralisation mehr oder weniger gleichzeitig in einzelnen Stapeln lateral unvollständig verschmolzener Alveolen erfolgte.

Zwei Beobachtungen sprechen eher für die zweite Modalität: der häufig enge Kontakt zwischen den einzelnen Laminae und die stets vollständige Mineralisierung des Innenwandlumens. Bei vielen linear gerichteten Mineralisationen anderer Taxa verbleiben dagegen oft im Bereich der distalen Wachstumsfront nicht kalzifizierte Resthohlräume.

Ähnliche lamellare Strukturen werden bereits von ANDRI & AUBRY (1973b) bei *Pithonella perlonga* ANDRI 1972 dargestellt. Das dort praktizierte Anätzen der unter dem REM untersuchten Oberflächen erschwert jedoch eine genaue Analyse der mikrogranularen Strukturen.

3.3. „Periphragma“

Das mutmaßlich sehr dünne Organicum zwischen innerer und äußerer Kalkwand („Periphragma“ sensu KEUPP, 1981) ist auch im vorliegenden Material nicht substantiell erhalten. Es wird aber durch die scharfe Trennung beider kalkigen Wandschichten und die glatten Innenflächen der äußeren Kalkwände evident. Die Tatsache, daß bei *Pithonella atopa* n.sp. die „Porenkanäle“ der inneren Kalkwand strukturelle Auswirkungen auf den eigenständigen Reaktionsraum „kalkige Außenwand“ erkennen lassen (s.u.), macht für die Natur des Organicums eine fossil nicht erhaltungsfähige Membran wahrscheinlich. Sie begrenzte den Reaktionsraum der kalkigen Innenwand nach außen bzw. den der Außenwand nach innen. Ein Organicum in Form einer eigenständigen, organischen Wandung (z.B. „Mesospor“ sensu DÜRR, 1979), deren Bildung innerhalb fusionierter Alveolen einen eigenständigen Bildungsraum voraussetzte, scheidet somit aus.

3.4. Äußere Kalkwand

Die stets sehr dünne äußere Kalkwand besteht aus einer Lage einheitlich schräg orientierter Kalzit-Rhomboeder, deren Anordnung, Größe und Habitus artspezifisch variiert, wie z.B.:

- ☉ *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN 1865): leistenförmige Kristalle in Längsreihen, die zwischen den Zysten-Polen verlaufen.
- ☉ *Bonetocardiella neumannae* VILLAIN 1975: stengelige, vierkantige Kristalle in Spiral-Anordnung.
- ☉ *Pithonella lamellata* KEUPP n.sp.: flache, breitplattige vierkantige Kristalle in Spiralanordnung.
- ☉ *Pithonella atopa* KEUPP n.sp.: Regelmäßige Anordnung winziger Rhomboeder in abwechselnden Arealen, die jeweils durch zwei unterschiedliche Dimensionen der Kristalle gekennzeichnet sind.

Die ursprünglich mehr oder weniger kantengerundeten, flach-plattigen Kristallite der äußeren Kalkwand sind häufig durch neomorphe Prozesse sekundär mehr oder weniger deutlich modifiziert. So scheint insbesondere die euhedrale Ausbildung sich seitlich sägezahnartig überlappender Oberflächenkristalle, wie sie vor allem bei Zysten der Schreibkreidefazies auftreten, das Produkt syntaxialer Zementation zu sein.

Die scharfe Trennung der kalkigen Außenwand von der inneren Kalkwand entlang glatter Flächen, die das mechanische Abschalen der Außenwand besonders begünstigt (vergl. Taf. 1/13–15; Taf. 4/9), belegt zum einen ihre strukturelle Eigenständigkeit gegenüber der inneren Kalkwand und spricht zum anderen für die Bildung in einem eigenständigen Reaktionsraum. Die Beobachtung, daß die Struktur der kalkigen Außenwand bei *Pithonella atopa* jeweils über den Porenkanälen der kalkigen Innenwand feinkristalliner ist, zeigt aber, daß trotz der prinzipiellen Eigenständigkeit des Außenwand-Reaktionsraumes Beeinflussungen der Mineralisation von der inneren Kalkwand möglich sind (vergl. auch KEUPP, 1990, S. 50: kongruente Anordnung der Außen- und Innenwandkristalle bei *Wallia mello*). Die Interpretation von MASTERS & SCOTT (1978), daß das Auftreten von Doppelwänden stets ein Sekundär-Effekt sei, der auf diagenetische Zemente zurückzuführen ist, kann daher eindeutig zurückgewiesen werden. Insbesondere bei *Pithonella lamellata*, untergeordnet auch bei *Pithonella sphaerica*, kann die initiale Anlage der kalkigen Außenwand – strukturell analog zur distalen Innenwandmineralisation – durch Lagen tangential angeordneter Kristallit-Stengel erfolgen, die distal im Zuge des syntaxialen Dickenwachstums von typischen Rhomboedern mit breiter Basisfläche abgelöst werden (Taf. 1/5; Taf. 4/5).

4. Biomineralisations-Modell

Die ersten Vorstellungen zur Biomineralisation kalkiger Dinoflagellaten-Zysten gehen auf Beobachtungen an *Scrippsiella trochoidea* von WALL et al. (1970) zurück. Detailliertere Untersuchungen zum Lebenszyklus und der Ausbildung von verkalkten Hypnozygoten an rezentem Material liegen bisher nur von *Scrippsiella minima* vor (GAO et al., 1989). Diese waren zusammen mit REM- und TEM-Untersuchungen an fossilen Zysten Grundlage für die generalisierten Modell-Vorstellungen zur Biomineralisation kalkiger Dinoflagellaten-Zysten von JANOFKSKE (1992) und die

ergänzenden, durch gruppenspezifisch differenzierte Betrachtungsweise modifizierten Ausführungen von MONNET (1993). Die Vorstellungen von BANDEL & KEUPP (1985), die auf der Basis vergleichender Untersuchungen der kristallinen Strukturen bei Kalkdinoflagellaten und extrapallialen Mollusken-Mineralisaten entwickelt wurden, gehen für die Mineralisation der Wände bei allen drei großen Calciodi-nelloideen-Subfamilien (Ortho-, Obliquipithonelloideae und Pithonelloideae) lediglich von einer matrixgesteuerten Initiierung der Wandkristallite durch die z.T. fossil erhaltungsfähigen organischen Phragmen aus. JANOFKSKE (1992) und MONNET (1993) können aber schlüssig argumentieren, daß

- 1) die Kalzitisierung der Wände nicht nur durch das Zusammenspiel von Makromolekülen der unlöslichen und löslichen Matrix (sensu WHELLER & SIKES, 1989) nukleiert wird, wobei erstere nur bei einigen Obliquipithonelloideen mit dem fossil erhaltungsfähigen organischen Wandungsanteil identisch zu sein scheint, sondern, daß auch
- 2) das weitere Kristallwachstum einer mehr oder weniger strengen Kontrolle durch die lösliche Matrix unterliegt. Nur wenige Phänomene, insbesondere bei kalkigen Innenwänden der Obliquipithonelloideae, scheinen von dieser Wachstumssteuerung ausgenommen zu sein (KEUPP, 1991; MONNET, 1993).

Die hier berücksichtigten pithonelloiden Taxa stimmen hinsichtlich der Struktur ihrer kalkigen Außenwand prinzipiell überein, so daß ihr jeweiliger Bildungsraum summarisch betrachtet werden kann. Die sehr heterogen erscheinenden Strukturen der kalkigen Innenwand lassen dagegen auf artspezifische Modifikationen eines grundsätzlich übereinstimmenden Biomineralisationsmusters schließen, deren separate Darstellung notwendig erscheint.

4.1. Reaktionsraum äußere Kalkschale

Der sehr schmale Reaktionsraum (= „physical container“ [WILLIAMS, 1989]) der äußeren Kalkschale wird analog den Verhältnissen bei *Scrippsiella minima* (GAO et al., 1989) von fossil nicht erhaltungsfähigen Membranen umschlossen. Die strukturelle Differenzierung bei *Pithonella atopa* belegt, daß zum Zeitpunkt der Mineralisation der äußeren Kalkwand der Reaktionsraum für die innere Kalkwand inklusive seiner organischen „Pfeiler“ (= spätere Porenkanäle) bereits angelegt war. Über die zeitliche Abfolge der Verkalkung beider Wandseinheiten kann daraus jedoch keine Aussage abgeleitet werden. Die orientierte Nukleierung der einschichtigen Kristall-Lage erfolgt an flächig arrangierten polaren Kohlenwasserstoff-Ketten (meist Proteinen), die so angeordnet sind, daß eine einheitlich hydrophile Oberfläche entsteht (SIGG & STUMM, 1989; ADDADI et al., 1990), das sogenannte „ β -sheet“. Die ladungsneutrale Unterlage des β -sheet entspricht der (EDTA-) „unlöslichen Matrix“ (WHELLER & SIKES, 1989), während die durch Wasserstoff-Brückenbindungen verknüpften, polaren Proteine die „lösliche Matrix“ repräsentieren. Die Substanz der unlöslichen Matrix für die kalkige Außenwand der Pithonelloideen bleibt jedoch spekulativ. Resistente Skleroproteine bzw. Sporopollenin scheiden wohl aus, da sie einerseits fossil offensichtlich nicht erhaltungsfähig ist, andererseits bei *Pithonella atopa* eine Beeinflussung durch den benachbarten Reaktionsraum (s.o.) zuläßt. Die in Einzelfällen bei *Pithonella sphaerica* und *P. lamellata* erkennbare basale Anlage der Außenwand in Form tangential liegender, regelmäßig angeordneter Kristallit-

Stäbe (Taf. 4/5), die analog zur distalen Innenwandmineralisation (s.u.) ist, läßt die Nukleierung der kalkigen Außenwand möglicherweise unmittelbar auf der basalen Begrenzungsmembran vermuten. Die artspezifische Ausbildung der Oberflächen-Kristalle, deren kristallographische c-Achsen einheitlich schräg von der Oberfläche weg orientiert sind, setzt ein streng kontrolliertes Wachstum voraus. Dies gilt insbesondere für die plattigen, in die Breite wachsenden Kristalle (z.B. *Pithonella lamellata*). Die Wachstumssteuerung der Kristallite erfolgt durch die (EDTA-) lösliche Matrix, indem organische Makromoleküle das Wachstum einzelner Kristall-Flächen inhibieren bzw. fördern können (ADDADI et al., 1990).

4.2. Reaktionsraum innere Kalkschale

Übereinstimmend kann aufgrund der oben beschriebenen Strukturtypen von folgenden Gegebenheiten ausgegangen werden:

- 1) Ein weitgehend einheitlicher Reaktionsraum (= „physical container“ [WILLIAMS, 1989]), der den gesamten Bereich der inneren Kalkwand umfaßt, war von organischen Membranen begrenzt. Relikte einer Areation der Innenwand-Mineralisate, insbesondere bei *Pithonella lamellata* und *P. sphaerica*, lassen möglicherweise darauf schließen, daß der Reaktionsraum aus der mehr oder weniger vollständigen Fusionierung einzelner Alveolen (=Vesikel) hervorgegangen ist.
- 2) Ein artspezifisch modifiziertes, organisches Stützskelett durchzog den Reaktionsraum der inneren Kalkschale. Es war von proximal nach distal von einheitlich schräg angeordneten Fasern dominiert, die von dem Organicum, das die proximale Begrenzung des Innenwandlumens auskleidete, ausgingen. Zusätzlich war wohl ein für die Mineralisation untergeordnetes System von horizontal angeordneten organischen Lagen existent. Den einzelnen Anteilen des organischen Stützskeletts kam als unlösliche Matrix für die Nukleierung wandstruktureller Elemente bei den einzelnen Taxa unterschiedliche Bedeutung zu.
- 3) Für die von der löslichen Matrix gesteuerten Nukleierung der Kalzit-Kristalle bestanden grundsätzlich drei Zentren: die proximale Begrenzung des Reaktionsraumes, das organische Faserskelett zwischen den begrenzenden Organica sowie die distale Membran. Die resultierende Struktur der kalkigen Innenwand wird maßgeblich von dem jeweils dominierenden Nukleierungszentrum bestimmt.

Folgende Modalitäten der Mineralisation unterlagen mutmaßlich artspezifischen Modifikationen und sind für die beobachteten strukturellen Unterschiede verantwortlich:

- 1) Bevorzugte Nukleierungsbasis der Kalzit-Kristallite: entweder entlang des von der proximalen Begrenzung des „Pericoels“ (sensu KEUPP, 1981) ausgehenden Faser-Gerüsts, oder entlang der distalen Reaktionsraum-Begrenzung.
- 2) Anzahl der Kalzit-Nuclei: Primär aus langstengeligen Kristallen aufgebaute Innenwände vom Typus der *P. sphaerica* und *Bonetocardiella neumannae* sind – abgesehen von einigen Beispielen eines mehrphasigen Wandaufbaues (s.o.) – durch eine prinzipiell einphasige, basale Nukleierung im Bereich der proximalen Membran charakterisiert. Dagegen sind Strukturen, die entlang des organischen Faserskeletts (*P. ovalis*, *P. atopa*, *Wallia*

melloi) sowie der distalen Begrenzungsmembran (*P. lamellata*, *P. sphaerica*) mineralisieren, durch eine Mehrfachnukleierung der einzelnen Wand-Kristalle gekennzeichnet.

- 3) Bevorzugte Wachstumsrichtung der Mineralisate: zentrifugal bzw. zentripetal. So läßt sich die Innenwandstruktur von *P. lamellata* n.sp. durch eine ausschließliche Nukleierung entlang der distalen Membran bzw. den ihr homologen Horizontalsheets innerhalb des Reaktionsraumes erklären. Die Nukleierungspotenz des primär vorhandenen Faserskeletts, einschließlich der proximalen Begrenzung des Reaktionsraumes, waren dabei nicht aktiviert. Die Kalkwand wird ausschließlich aus distalen Strukturelementen aufgebaut, so daß sie prinzipiell als eine zentripetale Anlage angesehen wird, auch wenn die Mineralisation der einzelnen Laminae annähernd gleichzeitig erfolgt ist. Dagegen sind die typisch radialfaserigen Innenwandstrukturen der unterschiedlichen pithonelloiden Taxa (z.B. *Pithonella sphaerica*, *P. ovalis*, *Bonetocardiella neumannae*, *Wallia melloi*) durch eine dominante Nukleierung von der proximalen „Pericoel“-Begrenzung bzw. dem organischen Faserskelett abzuleiten. Die Tatsache, daß – besonders ausgeprägt in dem Material der Bohrung Kirchrode 1/91 – *P. sphaerica* neben der dominierenden zentrifugalen Wachstumsrichtung auch die strukturell differierende zentripetale Richtung realisiert, läßt eine generische Abtrennung von *P. lamellata* n.sp. nicht zu.
- 4) Auf der Anordnung der einzelnen Wandkristalle in geradlinigen oder spiralförmigen Mustern, die Ausdruck unterschiedlicher präformierter organischer Stützskelette sind, basiert u.a. die Trennung zwischen den Gattungen *Pithonella* und *Bonetocardiella* (vergl. VILLAIN, 1975, 1977; ZÜGEL, i. Vorber.).

Für den Biomineralisationsvorgang der kalkigen Innenwände bei Pithonelloideae kann folgender Ablauf abstrahiert werden:

- 1) Bildung eines einheitlichen, membranbegrenzten Reaktionsraumes (= „Pericoel“ sensu KEUPP, 1981), vermutlich durch mehr oder weniger vollständige Fusionierung einzelner Vakuolen, die vom Golgi-Apparat produziert wurden.
- 2) Ausgehend von dem proximalen Organicum wird das organische Stützskelett (= „unlösliche Matrix“ [WHELLER & SIKES, 1989]) zwischen den begrenzenden Membranen in Form einheitlich, mehr oder weniger schräg, angeordneter Fasern aufgespannt.
- 3) Matrixgesteuerte Kristall-Nukleierung
 - a) entlang des organischen Stützskeletts durch orientierte Anlagerung der löslichen Matrix (Bildung von β -Sheets). Die einheitliche Orientierung und grundsätzlich übereinstimmende Struktur der basal und entlang des Faserskeletts initiierten Kristallite legt nahe, daß die z.T. fossil erhaltungsfähigen Organica, welche die proximale Begrenzungsmembran des Reaktionsraumes ausgekleidet haben, dieselbe molekulare Struktur aufwiesen, die auch bei den den Reaktionsraum durchsetzenden vertikalen Fasern als Matrix wirksam war. Die mit Hilfe der löslichen Matrix initiierten Kristalle zeigen teils eine einfache, teils mehrfache Nukleierung und wachsen prinzipiell zentrifugal.
 - b) entlang der distalen Begrenzungsmembran. Die langstengeligen, tangential orientierten Kristallite sind mehrfach nukleiert und Ausgang für zentripetal

wachsende Strukturen. Die vertikalen Skelettfasern sind dabei als Nukleierungszentren inaktiv.

Aus der artspezifisch unterschiedlichen Gewichtung der beiden prinzipiellen Nukleierungsfronten, die bis zur jeweils vollständigen Unterdrückung einer Mineralisationsrichtung gehen kann, leiten sich unterschiedliche Wandstrukturen ab. Eine Folge horizontal angeordneter Relikte aus der ursprünglich alveolaren Bildung des Reaktionsraumes kann möglicherweise lamellare Strukturen der Mineralisate auslösen.

- 4) Die initiierten Kristallite wachsen unter Kontrolle der löslichen Matrix (WHELLER & SIKES, 1989). Die proximal, bevorzugt am Kontakt mit den organischen Pfeilern initiierten Kristallite wachsen teilweise zu größeren Stützpfeilern (z.B. *P. sphaerica*), während die vielfach nukleierten Kristallite entlang des organischen Faserskeletts zu langstengeligen Rhomboedern (*P. ovalis*) bzw. zu Hohlkristallen (*W. melloi*) verwachsen können.
- 5) Verbliebene Relikt-Hohlräume im Reaktionsraum werden ohne nennenswerte organische Kontrolle, möglicherweise schon *syn vivo* oder während der späteren Diagenese, durch teilweise den Biokristalliten epitaktisch aufwachsende Zementkristalle („*Halimeda*“-Modell: BOROWITZKA, 1986), teilweise durch neomorphe Zementation (syntaxiales Weiterwachsen präexistenter Biokristallite, Sammelkristallisation) aufgefüllt.

5. Systematische Konsequenzen

Die pithonelloiden Zysten zeichnen sich durch ihre prinzipiell übereinstimmende Struktur der dünnen, kalkigen Außenwand aus, die aus einer Lage einheitlich schräg orientierter Kalzitkristalle besteht. Sie ermöglicht eine klare Abgrenzung gegenüber anderen Calciodinellaceen (Orthopithonelloideae KEUPP 1987, Obliquipithonelloideae KEUPP 1987, Fuettererelloideae KOHRING 1993) und ist Definitionsgrundlage der eigenständigen Subfamilie Pithonelloideae KEUPP 1987. Die Unterscheidung niederrangiger Taxa (Gattungen, Arten) innerhalb der Pithonelloideae erfolgt im allgemeinen nach der spezifischen Ausbildung der die Zystenwandung dominierenden inneren Kalkwand. Das hier vorgestellte Modell zur Biomineralisation scheinbar sehr unterschiedlich strukturierter Zystenwände bestätigt die enge verwandtschaftliche Beziehung aller Pithonelloideae. So lassen sich die differierenden Innenwandstrukturen nach demselben Grundmuster der Biomineralisation erklären, das in seinen wesentlichen Grundzügen erstmals von JANOFKSKE (1992) formuliert wurde. Alle untersuchten Strukturen machen die Existenz eines organischen Stützskeletts, dessen Fäden zwischen den Begrenzungsmembranen des Wandbildungs-Raumes regelmäßig aufgespannt waren, wahrscheinlich. Die unterschiedlich intensive Realisierung einer potentiell bipolaren, voneinander unabhängigen Kalzit-Nukleierung entlang des proximal angelegten organischen Faserskeletts und der distalen Begrenzungsmembran räumt hinreichend Möglichkeiten zur artspezifischen Strukturbildung ein. Die sehr ähnlichen Mineralisierungsvorgänge von *Pithonella ovalis* und *P. atopa* mit *Wallia melloi* lassen die Trennung beider Formen auf Gattungsebene in Frage stellen. Die circumpolare Anordnung der jedoch sehr dicht stehenden Innenwand-Poren und die im Axialschnitt deutlich geneigte Kristall-Anordnung bei *Wallia* korrespondieren grundsätzlich mit *Pithonella sphaerica*, während die vielfache Kristallit-Nukleierung entlang der organischen Stützfäden

und die Vielzahl der Poren deutliche Beziehungen zu dem Artenduo *Pithonella atopa* n.sp. und *P. microgranula* ZÜGEL i. Vorber. erkennen lassen. Die intermediäre Stellung der neuen Art *Pithonella lamellata* zwischen den beiden Gattungen *Pithonella* und *Bonetocardiella* erschwert angesichts des prinzipiell übereinstimmenden Biomineralisationsprozesses, wie er für *P. sphaerica* und *B. neumanna*e aufgezeigt werden kann, auch die klare Abgrenzung beider Gattungen.

Die Erkenntnis, daß den Pithonelloideen die Potenz für zwei unabhängige Nukleierungsfronten, die unterschiedliche Strukturen entstehen lassen, immanent ist, gibt uns die Berechtigung, Arten mit von der üblichen Norm abweichenden mikrogranularen und lamellaren Innenwandstrukturen auch der Gattung *Pithonella* zuzuordnen.

6. Beschreibung neuer Arten

(H. KEUPP)

Aus dem Ober-Alb-Profil der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91 liegen zwei pithonelloide Formen vor, deren konstante Struktur-Ausbildung die Einführung neuer Taxa unerläßlich macht:

Pithonella atopa n.sp.

(Taf. 3/1–15)

Holotypus: Zyste 120,75 m/34: REM Fotos: Kirchrode 1/91 120,75/97–98, 252–255.

Maße des HT: Durchmesser: 26 µm, Wanddicke 2 µm. Abbildung: Taf. 3/1–2,13.

Locus typicus: Forschungsbohrung Kirchrode 1/91; Hannover.

Stratum typicum: Oberes Ober-Alb (Unterste *Eiffellithus turriseiffelii*-Zone).

Derivatio nominis: ατοπος (griech.): ungewöhnlich, widersinnig – nach der scheinbar obliquipithonelloiden Innenwandstruktur und der für Pithonelloideae ungewöhnlichen Größendifferenzierung der Außenwandkristalle.

Diagnose: Pithonelloide kugelige Kalkdinoflagellaten-Zysten mit dünner Außenwand, deren Oberfläche durch die bimodale Größenverteilung der gleichförmigen Kristallite charakterisiert ist. Die innere, mikrokristalline Kalkwand wird von zahlreichen Poren durchsetzt.

Material: 215 Zysten aus dem Oberalb (*P. columnata* und *E. turriseiffelii*-Zone) verschiedener Proben der Bohrung Kirchrode 1/91 zwischen Teufe 215,75 m und 1,75 m (besonders häufig zwischen 130,37 m und 100,75 m).

Beschreibung: Die stets kugeligen Zysten sind mit Größen zwischen 20 und 40 µm relativ kleinwüchsig. Nur in einzelnen Proben der Bohrung Kirchrode 1/91 (zwischen 80 und 90 m Teufe) konnten Einzelexemplare mit Durchmessern bis 66 µm gefunden werden. Die Archaeopylen sind klein und rund (ca. 16–20 % des Zystendurchmessers, vergl. Taf. 3/6,10). Die Kalkwand ist doppelagig. Die äußere Kalkwand besteht aus einer selten über 0,5 µm dicken Lage sehr kleiner Kristallite, deren Rhomboeder-Ecken regelmäßige Reihen-Anordnungen erkennen lassen. Über den Porenkanälen der kalkigen Innenwand (s.u.) sind die Kristallite deutlich kleiner als zwischen den Poren, so daß ein Parkett-ähnliches Oberflächen-Muster entsteht, das durch abwechselnde Felder feinerer und gröberer Kristallite gekennzeichnet ist (Taf. 3/2–5). Die zarte Außenwand ist bei dem Gros

der vorliegenden Zysten nicht mehr oder nur fleckhaft erhalten. Die meist um 2 µm dicke, kalkige Innenwand ist in regelmäßigem Abstand von dicht stehenden, runden Poren durchzogen (Taf. 3/8–13). Die Mineralisierung erfolgt mit Hilfe winziger, kurzstengeliger Kristallite, die am unmittelbaren Kontakt zu den Porenkanälen eine regelmäßige Tangentialanordnung erkennen lassen, die oft eine einheitliche Spiralanordnung im Uhrzeigersinn bewirken. In den verbleibenden Zwickelräumen ist im allgemeinen keine Vorzugsorientierung der Kristallite sichtbar. Es resultieren irreguläre Wandstrukturen, die an kalkige Innenwände vieler Obliquipithonelloideen (insbesondere der *O. multistrata*-Gruppe sensu KEUPP, 1981) erinnern.

Beziehungen: Die Zysten ähneln aufgrund übereinstimmender Innenwand-Strukturen der oberkretazischen *Pithonella microgranula* ZÜGEL (i. Vorber.), unterscheiden sich aber durch die spezifische Struktur ihrer kalkigen Außenwand. KEUPP (1987: Taf. 15/9–10) stellt entsprechende, isolierte Innenwände aus dem basalen Cenoman fälschlicherweise zu obliquipithonelloiden Innenwänden. Ihre artliche Zuordnung zu *Pithonella microgranula* (vergl. ZÜGEL, i. Vorber.) ist jedoch, nachdem zwei Arten, die sich lediglich durch ihre Außenwandstruktur unterscheiden, vorliegen, keineswegs zwingend. Der Besitz regelmäßiger Wandporen ist vergleichbar mit verschiedenen anderen Pithonelloideae (z.B.: *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN 1865), *Pithonella lamellata* n.sp., *Wallia melloi* KEUPP 1990, *Normandia circumperforata* ZÜGEL i. Vorber.). Durch zunehmende Gleichorientierung einzelner Kristallite der kalkigen Innenwand besteht bei einzelnen Individuen die Tendenz zur Bildung lamellarer mikrokristalliner Strukturen. Sie belegen die enge morphologische Beziehung zu *Pithonella lamellata*, die sich aber durch die spiralförmige Anordnung der großplattigen Außenwandkristalle, einen strengen Lagenbau der Innenwand und die zunehmende Tendenz zur Reduktion der Porenkanäle unterscheidet. Bei Individuen der *P. lamellata*, die noch ausgeprägte Innenwandporen zeigen, wirken sich diese jedoch – im Gegensatz zur Tangentialanlagerung bei *P. atopa* – nicht auf die lineare Ausrichtung der stabförmigen Kristallite aus.

***Pithonella lamellata* n.sp.**

(Taf. 4/1–15; Taf. 5/1–10)

Holotypus: Zyste 100,75 m/92; REM-Fotos: Kirchrode 1/91 100,75 m/140–141.

Maße des HT: Durchmesser 24 µm; Archaeopyle 6 µm. Abbildung: Taf. 4/1.

Locus typicus: Forschungsbohrung Kirchrode 1/91; Hannover.

Stratum typicum: Oberes Ober-Alb (untere *Eiffellithus turriseiffelii*-Zone).

Derivatio nominis: lamella (lat.): das Metallblättchen – aufgrund der feinschichtigen Struktur der kalkigen Innenwand.

Material: 190 Zysten aus dem Oberalb (*P. columnata* und *E. turriseiffelii*-Zone) verschiedener Proben der Bohrung Kirchrode 1/91 zwischen Teufe 230,75 und 30,75 m.

Diagnose: Pithonelloide kugelige Zysten, deren dünne äußere Kalkwand aus spiralförmig angeordneten Bändern

aufgebaut wird, die aus einer Lage breitplattiger Kristalle besteht. Die innere Kalkwand ist lamellar. Die einzelnen Laminae sind aus mehreren Lagen linear ausgerichteter, tangential orientierter Kristallit-Stäbe aufgebaut. Die Richtung der linearen Anordnung beschreibt zwischen unmittelbar übereinanderliegenden Lagen einen deutlichen Winkel.

Beschreibung: Die zwischen 20 und 50 µm (meist um 30 µm) großen Zysten sind in der Regel streng kugelig. Die runde Archaeopyle ist klein. Ihr Durchmesser nimmt etwa 25–30 % des Zystendurchmessers ein. Die kalkige Außenwand ist dünn und besteht aus einer Lage breitplattiger Kristalle, die von den Zystenpolen ausgehend in charakteristischen Spiralbändern angeordnet sind. An der Basis der Außenwand-Kristalle ist oft noch deren primäre Anlage in Form jeweils linear einheitlich ausgerichteter, tangential orientierter Kristallitstäbe erkennbar (Taf. 4/5). Mehrere Kristallitstäbe werden distal von je einem Einkristall überwachsen. Die deutlich dickere, kalkige Innenwand ist streng lamellar aufgebaut. Jede Lage besteht aus einer Schicht tangential zur Zystenoberfläche angeordneter, streng linear ausgerichteter Kristallit-Stäbe, die in ihrer Gesamtheit eine Spiralanordnung bedingen. Da jede Lage eine von der vorhergehenden im spitzen Winkel abweichende lineare Anordnung ihrer Kristallitstäbe aufweist, resultiert eine komplexe „Sperrholz-Struktur“, die entfernt an eine aragonitische Kreuzlamelle bei Gastropoden bzw. die phosphatischen HUNTER-SCHREGER-Bänder des Säugetier-Dentins erinnert (Taf. 4/8, 10; Taf. 5/6). Bei *P. lamellata* zeigt jeweils die vierte bis fünfte Lage wieder annähernd die gleiche Orientierung ihrer Kristallitstäbe. Bildanalytische Untersuchungen, inwieweit bei der Anlage der Kristallit-Anordnung möglicherweise gerichtete Epitaxien auf der jeweils vorherigen Lage einen kristallographisch definierten Winkel vorgeben, stehen noch aus. Die zum Teil typische Auflösung der Laminae in einzelne, locker aneinandergereihte Areale von wenigen Mikrometern Durchmesser (3–6 µm) zeichnet möglicherweise eine vesikuläre Reliktstruktur nach (Taf. 5/4–9). Zahlreiche, runde Poren können die kalkige Innenwand ganz oder nur teilweise durchsetzen (Taf. 5/4–9). Im Bereich dieser Poren wird die Orientierung der tangentialen Kristallitstäbe nicht beeinträchtigt. Insbesondere im distalen Abschnitt der Innenwand können die Poren auch vollständig verschwunden sein (Taf. 5/2, 10).

Beziehungen: Die kalkige Außenwand zeigt, abgesehen von der ausgeprägten Spiralanordnung und der breitplattigen Gestalt der Kristalle, deutliche Parallelen zu *P. sphaerica*. So lassen beide bei guter Erhaltung die initiale Anlage aus tangential orientierten, linear ausgerichteten Kristallit-Stäbchen erkennen. Der Aufbau der Innenwand-Lamellen unterscheidet *P. lamellata* grundsätzlich von allen bisher bekannten lagigen Strukturen bei Pithonelloideae, wie beispielsweise von *Pithonella ovalis* (KAUFMANN 1865). Dagegen ist das distale Mineralisat, das bei *Pithonella sphaerica* die zentripetale Wachstumsrichtung der Innenwandstruktur initiiert, strukturell prinzipiell gleich, unterscheidet sich nur durch die strenge lineare Anordnung der Kristallitstäbe zwischen beiden Zystenpolen gegenüber der Spiral-Anordnung bei *P. lamellata*. Das Auftreten einzelner Individuen von *P. lamellata*, die noch deutlich ein dichtstehendes Porenmuster erkennen lassen und deren Kristallit-Lagen teilweise die Tendenz zur irregulären Anordnung zeigen (Taf. 4/13–14), belegt auch Beziehungen zu *P. atopa* n.sp.

(s.o.). Die Spiralanordnung der Außen- und Innenwandkristallite sowie die oft zu beobachtende Einsenkung des Archaeopylrandes ähneln der Gattung *Bonetocardiella*, die jedoch nach VILLAIN (1977) durch die spezielle Anordnung ihrer faserigen Innenwandkristallite charakterisiert ist.

Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft förderte die zugrundeliegenden Untersuchungen durch finanzielle Unterstützung im Rahmen des Schwerpunktprogrammes „Biogene Sedimentation“ (Projekt Ke-322-11). Frau Dr. D. JANOWSKA, Bremen, sei für ihre rege Diskussionsbereitschaft zum Themenkreis Biomineralisation gedankt.

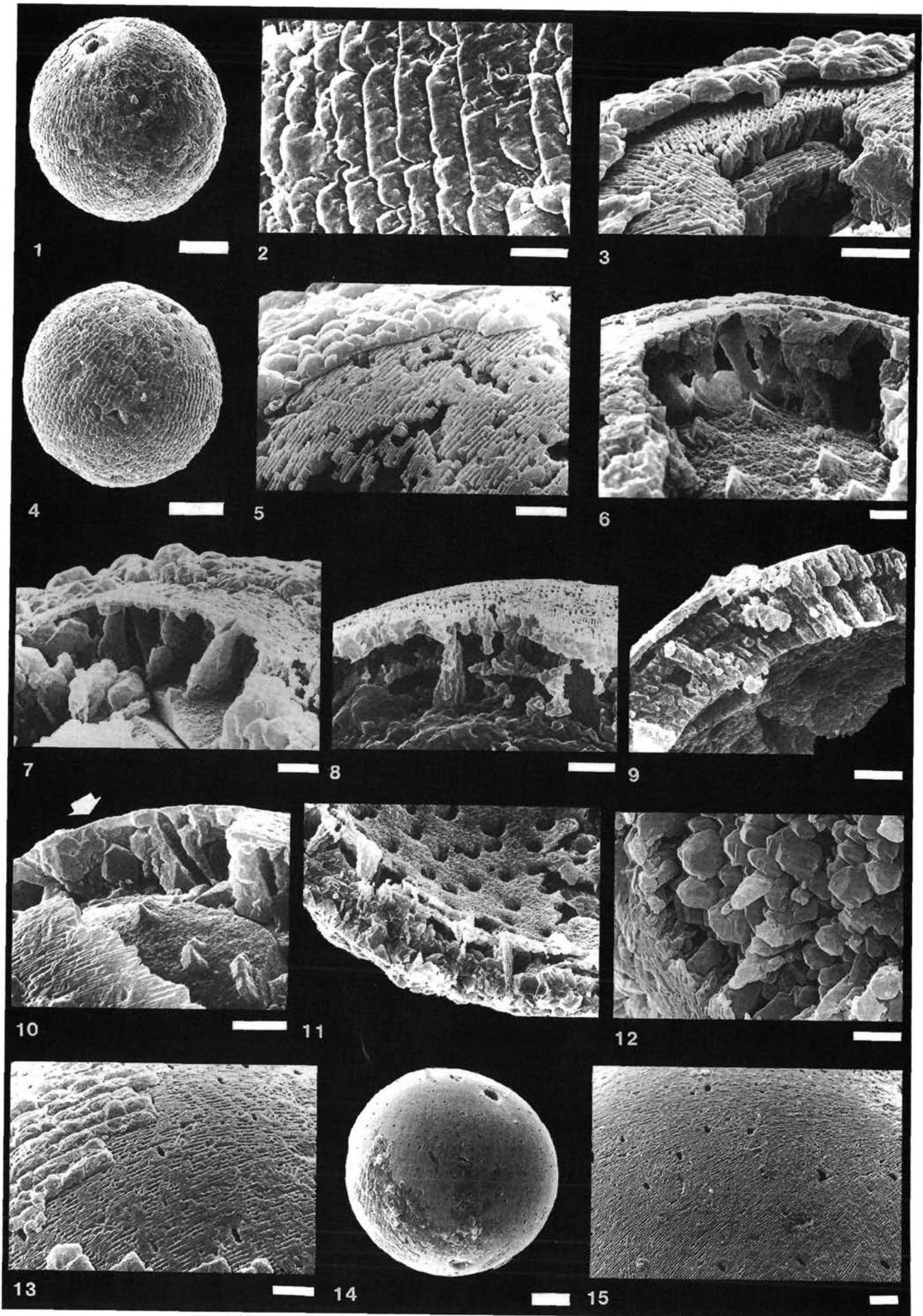
Tafel 1

Pithonella sphaerica (KAUFMANN 1865)

aus dem Ober-Alb der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91, Hannover (Niedersachsen)

- Fig. 1: **Vollständige 44 μm große Zyste mit nahezu vollständig erhaltener äußerer Kalkschale.**
Teufe 190,75 m.
- Fig. 2: **Die einzelnen Kristalle der kalkigen Außenwand sind primär plattig.**
Zyste aus Teufe 82,75 m, Zysten-Durchmesser 48 μm .
- Fig. 3: **Ausschnitt aus Fig. 1 mit Detail der Apikal-Region.**
Die scharfe Trennung zwischen kalkiger Außen- und Innenwand belegt für deren Mineralisation getrennte Reaktionsräume.
- Fig. 4: **Geschlossene, diagenetisch wenig überprägte Zyste.**
In der Apikalregion ist die äußere Kalkschale entfernt.
Durchmesser 38 μm ; aus Teufe 110,75 m.
- Fig. 5: **Detail einer teilweise abgeschalteten, 45 μm großen Zyste.**
Sie zeigt an der Basis der breitplattigen Außenwandkristalle noch Relikte der initialen Kristallite in Form tangential orientierter Stäbchen. Die durch analoge, tangential angeordnete, gleichgerichtete Kristallit-Stäbchen gekennzeichnete Oberfläche der inneren Kalkwand ist in einzelne Areale aufgelöst, die als Relikt einer ursprünglich alveolaren Struktur des Reaktionsraumes gedeutet werden.
Teufe 10,75 m.
- Fig. 6: **Querbruch durch die Wand einer 54 μm großen Zyste.**
Unvollständig mineralisierte innere Kalkwand, in der einzelne proximal angelegte Pfeiler-Kristalle sichtbar sind, welche die Struktur des ursprünglichen, organischen Stützskeletts nachzeichnen.
Teufe 150,75 m.
- Fig. 7: **Ähnliche Ansicht wie Fig. 6 einer 53 μm großen Zyste.**
Im distalen Abschnitt der inneren Kalkwand sind die zentripetal gerichteten Kalzit-Mineralisate, welche die zentrifugale Pfeilerstruktur überlagern, deutlich.
Teufe 45,75 m.
- Fig. 8: **Nur selten treten bei *Pithonella sphaerica* innerhalb der inneren Kalkwand zusätzliche, horizontale Nukleierungs-Sheets auf, die an den proximal initiierten Pfeiler-Kristallen aufgehängt erscheinen.**
45 μm große Zyste aus Teufe 82,75 m.
- Fig. 9: **Typischer Querbruch durch die Wand einer 34 μm großen Zyste mit drusenartig aufeinanderzuwachsenden Kristalliten.**
Die äußere Kalkwand ist teilweise abgeschalt.
Teufe 84,75 m.
- Fig. 10: **Aufgebrochene, 28 μm große Zyste.**
Sie zeigt zwischen den einheitlich schräg orientierten Pfeiler-Kristallen, zwischen denen die Lage der ursprünglichen organischen Skelett-Fasern durch Poren markiert wird, grobe Zement-Kristalle (Pfeil).
Teufe 130,75 m.
- Fig. 11: **Aufgebrochene, 73 μm große Zyste.**
Sie zeigt auf der Innenseite der inneren Kalkwand die regelmäßigen Poren als Relikt des ehemaligen organischen Faserskeletts, an denen sich die einzelnen Pfeiler-Kristalle orientieren. Der Zwischenraum wird teilweise durch (? diagenetische) Zementkristalle, die von der distalen Innenwandmineralisation ausgehen, aufgefüllt.
Teufe 100,75 m.
- Fig. 12: **Blick auf die Oberfläche einer kalkigen Innenwand.**
Im primär nicht mineralisierten Zwickelraum der Pfeiler-Kristalle sind blockige Zemente zu erkennen.
Zystendurchmesser 41 μm ; Teufe 140,75 m).
- Fig. 13: **Detail der Oberfläche einer 40 μm großen Zyste.**
Durch teilweisen Verlust der äußeren Kalkschale ist die Innenwand-Oberfläche sichtbar. Die Poren durchsetzen die gesamte innere Kalkwand und zeigen, daß die vom proximalen Organicum des Reaktionsraumes der inneren Kalkschale ausgehenden organischen Fasern bereits vor der Aktivierung der proximalen und distalen Nukleierungsfronten aufgespannt waren.
Teufe 90,75 m.
- Fig. 14, 15: **Oberfläche der weitgehend freigelegten inneren Kalkwand einer 59 μm großen Zyste.**
Sie erscheint nahezu glatt durch die flächendeckende, regelmäßige Anordnung der distal initiierten Wandungskristallite in linearen Reihen zwischen den Zystenpolen. Die Anordnung der distal nukleierten Kristallit-Stäbe wird durch die Poren offensichtlich nicht beeinflusst.
Teufe 80,75 m.

Die schmalen Maßbalken (1,6 mm) entsprechen jeweils 2 μm , die breiten (2,4 mm) 10 μm .



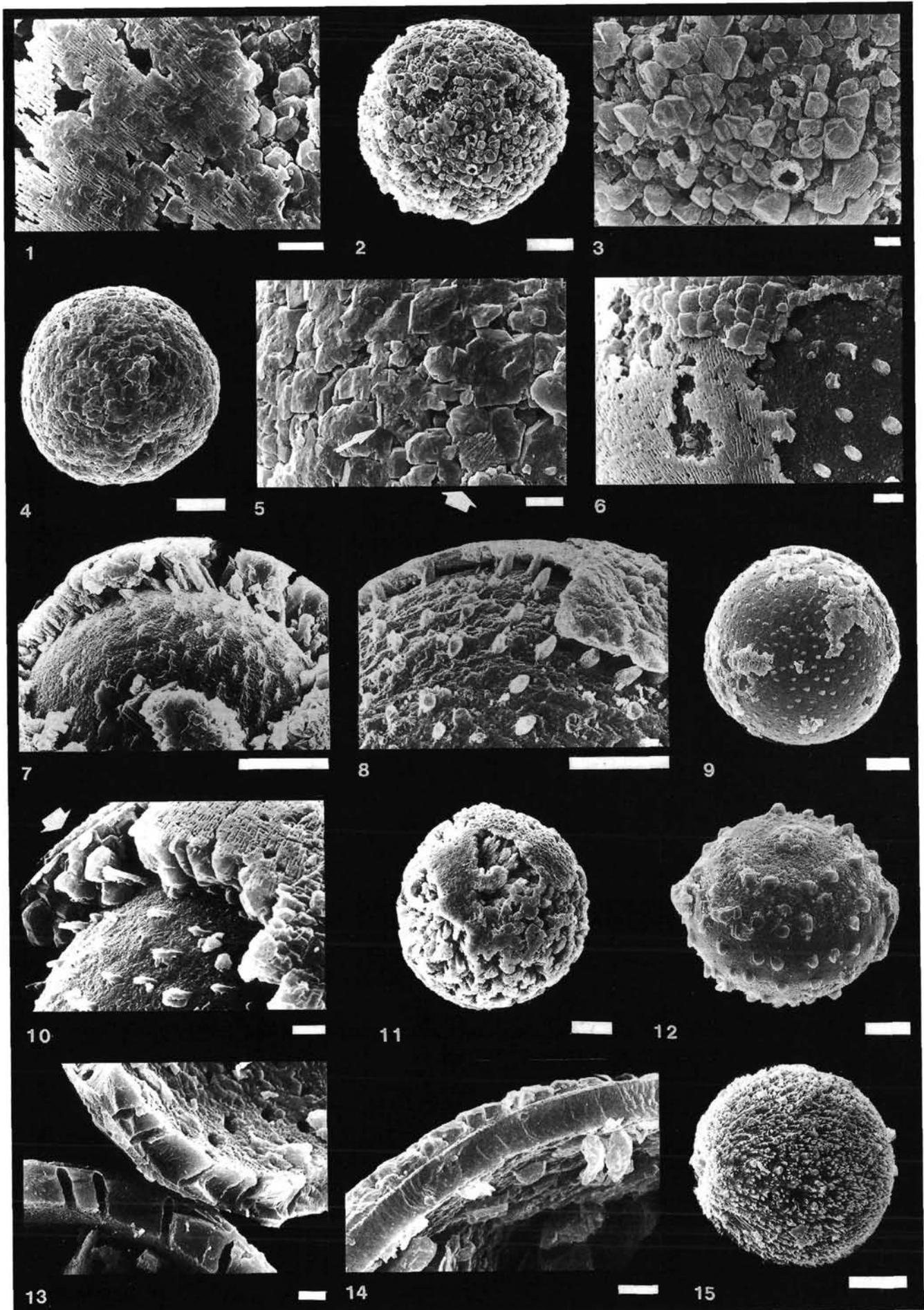
Tafel 2

Pithonella sphaerica (KAUFMANN 1865)

aus dem Ober-Alb der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91, Hannover (Niedersachsen)

- Fig. 1: **Oberfläche der kalkigen Innenwand einer 39 μm große Zyste.**
Sie ist in einzelne Felder aufgeteilt, die möglicherweise auf eine ursprünglich alveolare Unterteilung des Innenwand-Reaktionsraumes hinweisen. Primär nicht mineralisierte Wandanteile sind mit Zementkristallen erfüllt (im Bild oben rechts).
Teufe 140,75 m.
- Fig. 2,3: **Oberfläche einer 47 μm großen Zyste, deren kalkige Außenwand vollständig entfernt ist.**
Sie ähnelt durch die Dominanz irregulärer Zementkristalle einem Vertreter der Obliquipithonelloidea. Andeutungen der linearen Kristall-Anordnung (vergl. Ausschnitt-Vergrößerung: Fig. 3) und die deutlichen Porenkanäle belegen aber eindeutig die Zugehörigkeit zu *Pithonella*.
Teufe 130,75 m.
- Fig. 4,5: **37 μm große Zyste ohne kalkige Außenwand.**
Einzelne neomorphe Kristalle (Detail-Vergrößerung, Fig. 5: Pfeile) lassen auf ihrer distalen Außenfläche noch ihre Initiierung durch Cluster tangential angeordneter, stengeliger Kristallite erkennen.
Teufe 190,75 m.
- Fig. 6: **Blick auf drei Ebenen einer 45 μm großen, beschädigten Zyste.**
Außenwand, distale Oberfläche der inneren Kalkwand und Oberfläche des Steinkerns mit der Basis der parallel zu dem nicht überlieferten organischen Faserskelett angelegten kalkigen Pfeiler-Strukturen.
Teufe 20,75 m.
- Fig. 7: **Vertikalschnitt durch die kalkige Innenwand einer 46 μm großen Zyste.**
Neben den kalkigen Pfeiler-Kristallen finden sich auf dem Steinkern flache Noppen, welche die von Zementkristallen erfüllte Basis der ehemaligen Porenkanäle markieren (vergl. auch Fig. 10).
Teufe 40,75 m.
- Fig. 8: **Innere Kalkwand dieser Zyste (Durchmesser ca. 58 μm).**
Rudimentäre Mineralisation, deren proximal initiierte Wachstumsfront auf die Pfeiler-Kristalle beschränkt bleibt, die von der distalen, nach innen wachsenden Mineralisationsfront abgedeckt wird. Die Enden der Pfeiler werden vom distalen Mineralisat umwachsen. Die Zwickelräume sind hier überwiegend unverfüllt geblieben.
Teufe 215,75 m.
- Fig. 9: **Isolierte Steinkerne von *Pithonella*.**
Sie sind häufig durch ihre Noppen-Reihen klar von glatten Steinkernen anderer Calciodinelloideen unterscheidbar.
Durchmesser 45 μm ; Teufe 110,75 m.
- Fig. 10: **Ähnlicher Vertikalschnitt durch die kalkige Innenwand wie bei Fig. 7 und 8.**
Hier sind jedoch die Zwickelräume zwischen den Pfeilern weitgehend durch Zementkristalle verfüllt (Pfeil), die durch neomorphe Prozesse des zentripetal wachsenden Wandabschnitts entstanden sind.
Zystendurchmesser 46 μm ; Teufe 65,75 m.
- Fig. 11: **Isolierte innere Kalkwand einer 49 μm großen Zyste.**
Sie wird von faserigen, zentrifugal gewachsenen Kristallen dominiert.
Teufe 40,75 m.
- Fig. 12: **Polar abgeplatteter Steinkern einer 52 μm breiten Zyste mit sehr regelmäßiger Reihenanzahl seiner Noppen.**
Er gehört möglicherweise zu *Normandia circumperforata* ZÜGEL (in Vorber.), die dasselbe Prinzip der Wandkonstruktion realisiert hat wie *Pithonella sphaerica*.
Teufe 40,75 m.
- Fig. 13: **Durch neomorphe Prozesse (? Sammelkristallisation) kann die gesamte innere Kalkwand einkristallinen Charakter erhalten.**
Bei dieser 52 μm großen Zyste sind die Porenkanäle nicht in die diagenetische Zementation einbezogen.
Teufe 120,75 m.
- Fig. 14: **Innenwand einer 60 μm großen Zyste.**
Sie ist vollständig zu einem Einkristall verwachsen.
Teufe 100,75 m.
- Fig. 15: **34 μm große Zyste ohne äußere Kalkwand.**
Die stachelige Oberfläche der inneren Kalkwand resultiert aus ihrer ausschließlich faserigen Kristallstruktur, die entlang der proximalen Begrenzung des Reaktionsraumes initiiert wurde. Die Potenz zur Bildung der zusätzlichen, distalen Mineralisation wurde bei diesem Exemplar offensichtlich nicht realisiert.
Teufe 50,75 m.

Die schmalen Maßbalken (1,6 mm) entsprechen jeweils 2 μm , die breiten (2,4 mm) 10 μm .



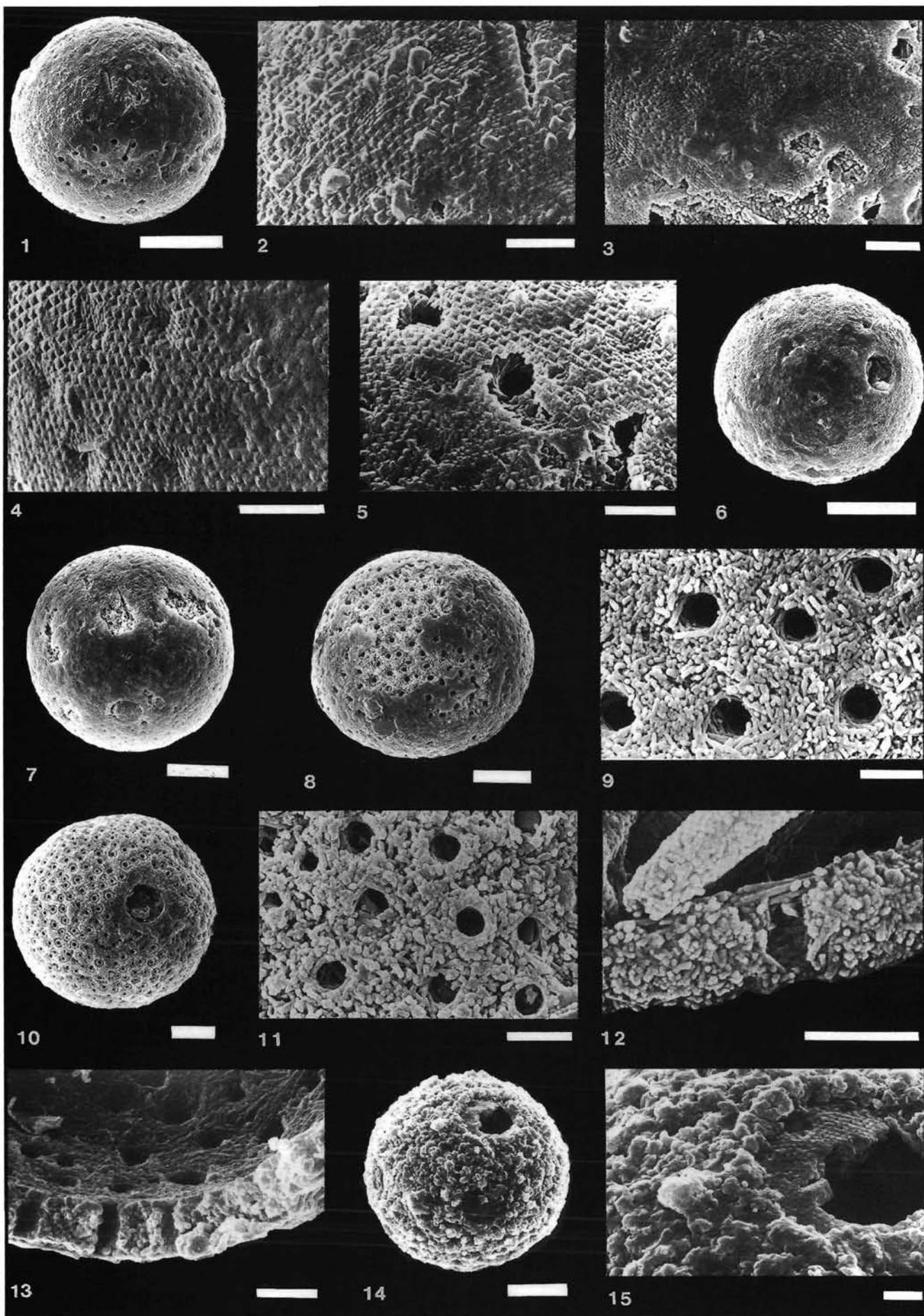
Tafel 3

Pithonella atopa KEUPP n.sp.

aus dem Ober-Alb der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91 (Hannover, Niedersachsen)

- Fig. 1,2: **Holotyp.**
Die 26 μm große Zyste läßt dort die typischen Poren der Innenwand erkennen, wo die sehr dünne äußere Kalkwand (Fig. 2) entfernt ist.
Zyste 120,75/34; REM-Fotos 120,75/97–98.
- Fig. 3–5: **Die Oberflächen der äußeren Kalkwand zeigen bei Zysten aus unterschiedlichen Teufen der Bohrung das charakteristische Parkett-Muster, das durch feinerkristalline Areale über den Poren der inneren Kalkwand gekennzeichnet ist.**
Fig. 3: Teufe 60,75 m; Zystendurchmesser 28 μm .
Fig. 4: Teufe 110,75 m; Zystendurchmesser 33,5 μm .
Fig. 5: Teufe 86,75 m; Zystendurchmesser 35 μm .
- Fig. 6: **22 μm große Zyste mit der charakteristisch kleinen Archaeopyle (<5 μm).**
Vergleiche auch Fig. 10.
Teufe 130,75 m.
- Fig. 7: **34,5 μm große Zyste mit fast vollständig erhaltener äußerer Kalkwand.**
Teufe 100,75 m.
- Fig. 8: **Die 39 μm große Zyste hat über größere Bereiche ihre äußere Kalkschale verloren, so daß das ausgeprägte Porenmuster der inneren Kalkwand sichtbar wird.**
Teufe 110,75 m.
- Fig. 9: **Die Oberfläche der inneren Kalkwand einer 49 μm großen Zyste zeigt die tangentielle Anlagerung der stengeligen Kristallite um die Poren und die ungeordnete Orientierung in den Zwickelräumen.**
Teufe 30,75 m.
- Fig. 10: **Die 48 μm große Zyste hat ihre äußere Kalkwand vollständig verloren. Die Archaeopyle nimmt mit einem Durchmesser von 9 μm etwa 19 % des Zystendurchmessers ein.**
Teufe 110,75 m.
- Fig. 11: **Oberfläche einer isolierten kalkigen Innenwand (Zystendurchmesser 43 μm).**
Um die 0,9 μm großen Poren zeigen die Kristallite eine undeutlich dextral spiralige Anordnung (vergl. auch Fig. 5), während zwischen den Poren eine chaotische Anordnung sichtbar ist.
Teufe 110,75 m.
- Fig. 12: **Etwa 2 μm dicke innere Kalkwand einer 35 μm großen Zyste.**
Typisch obliquipithonelloide Innenwand-Struktur.
Teufe 100,75 m.
- Fig. 13: **Die 2 μm dicke Wand des aufgebrochenen Holotyps (vergl. Fig. 1–2).**
Sie zeigt die nur schwach schräg angeordneten Poren, die die gesamte kalkige Innenwand durchziehen.
- Fig. 14,15: **Die 35 μm große Zyste wird durch diagenetischen Aufwuchs so maskiert, daß eine scheinbar obliquipithonelloide Zyste vorliegt.**
Erst die Ausschnitt-Vergrößerung (Fig. 15) einer Beschädigung läßt die für *Pithonella atopa* typische Außenwandstruktur erkennen.
Teufe 88,75 m.

Die schmalen Meßbalken (1,6 mm) entsprechen jeweils 2 μm , die breiten (2,4 mm) 10 μm .



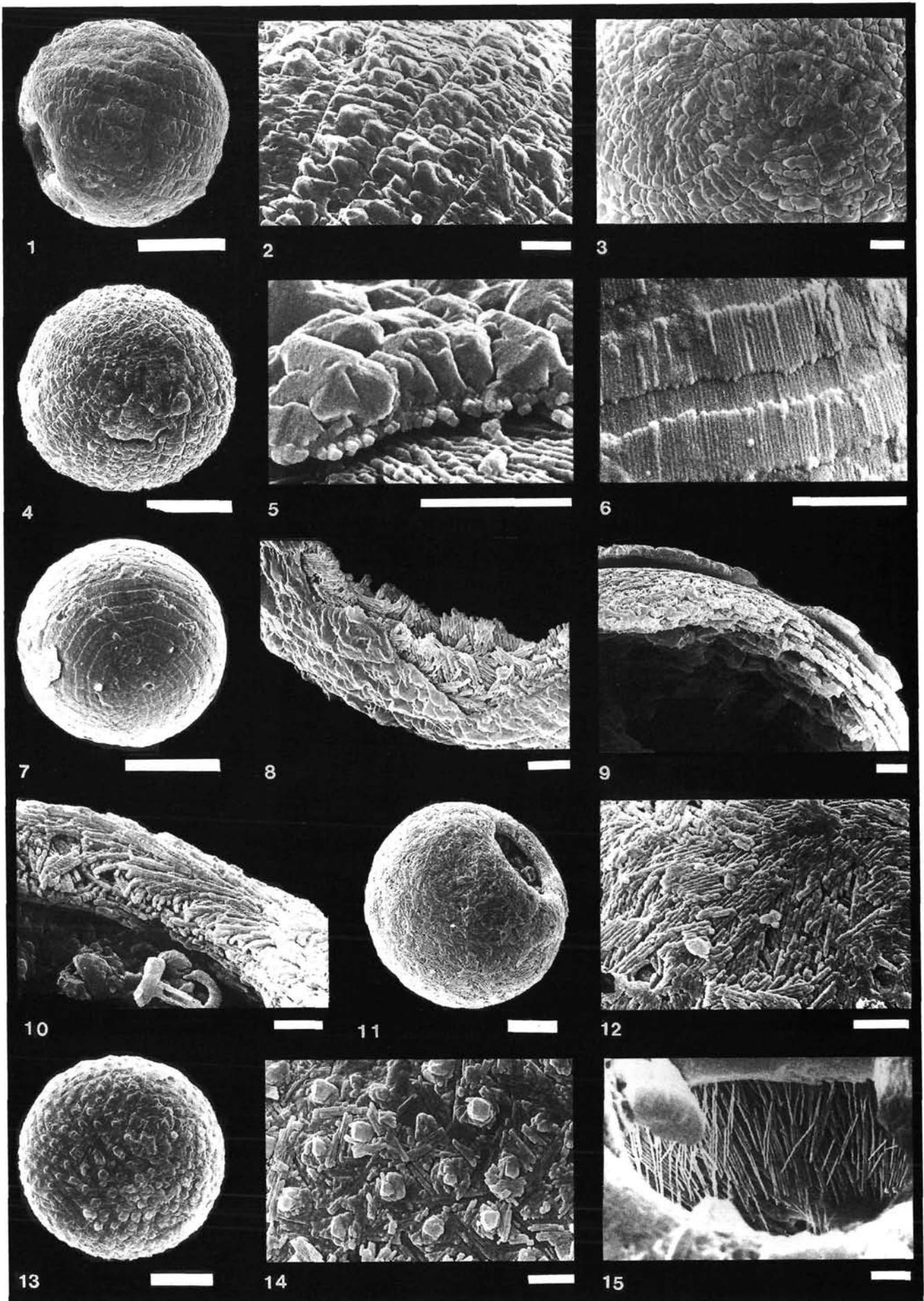
Tafel 4

Pithonella lamellata KEUPP n.sp.

aus dem Ober-Alb der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91 (Hannover, Niedersachsen)

- Fig. 1: **Holotyp.**
Der 24 μm große Holotyp zeigt die wesentlichen Charakteristika der Art: in Spiralreihen angeordnete, großplattige Außenwandkristalle, lamellaren Aufbau der inneren Kalkwand (im Bild oben) und eine runde Archaeopyle, die etwa 25 % des Zystendurchmessers einnimmt.
Zyste 100,75/92; REM-Fotos 100,75/140–141.
- Fig. 2–4: **Ansichten der intakten Zysten-Oberfläche.**
Fig. 2: 38 μm große Zyste.
Teufe 82,75 m.
Fig. 3,4: Apikal-Ansicht einer geschlossenen, 36 μm großen Zyste im Detail und im Überblick.
Teufe 110,75 m.
- Fig. 5: **Querbruch der dünnen kalkigen Außenwand.**
Man kann erkennen, daß sie basal durch einheitlich orientierte, tangential angeordnete Kristallit-Stäbe initiiert wird, von denen mutmaßlich syn vivo mehrere von je einem größeren, plattigen Kalzitkristall distal überwachsen werden.
Zystendurchmesser 34 μm , Teufe 50,75 m.
- Fig. 6,7: **In Ausnahmefällen kann die Außenwand auch in ihrem initialen Stadium überliefert sein, bei dem der neomorphe Aufwuchs fehlt.**
22,5 μm große Zyste aus Teufe 190,75 m.
- Fig. 8,9: **Aufgebrochene, 35 μm (Fig. 8) bzw. 45 μm große Zysten (Fig. 9).**
Sie zeigen deutlich die dünne einlagige Außenwand und die dickere lamellar aufgebaute innere Kalkwand.
Teufe 70,75 m.
- Fig. 10,11: **43 μm große Zyste, deren äußere Kalkwand vollständig abgeschalt ist (Fig. 11).**
Am Rand der Archaeopyle (Fig. 10) wird die „Sperrholz-Struktur“ der Innenwand deutlich.
Teufe 130,75 m.
- Fig. 12: **Die einzelnen stabförmigen Kristallite der kalkigen Innenwand zeigen durch die perlschnurartige Gestalt ihre ursprüngliche Mehrfachnukleierung an.**
Detail einer 35 μm großen Zyste aus Teufe 150,75 m.
- Fig. 13,14: **Steinkerne mit Resten der basalen kalkigen Innenwand lassen vereinzelt die ursprüngliche Anlage zahlreicher Porenkanäle durch in sie hineingewachsene Zementkristalle gut erkennen.**
Im distalen Wandabschnitt werden diese häufig von den Laminae überwachsen. Die Struktur zeigt enge Beziehungen zu *Pithonella atopa* auf.
Fig. 13: 34 μm große Zyste aus Teufe 185,75 m.
Fig. 14: Detail eines analogen, 40 μm großen Steinkerns aus Teufe 190,75 m.
- Fig. 15: **Blick durch die Archaeopyle einer 45 μm großen Zyste auf die Innenseite der kalkigen Innenwand.**
Die Kristallit-Stäbe sind hier ausnahmsweise sehr locker arrangiert und repräsentieren vermutlich ein frühes, immatures Kalzifikationsstadium.
Teufe 82,75 m.

Die schmalen Meßbalken (1,6 mm) entsprechen jeweils 2 μm , die breiten (2,4 mm) 10 μm .



Tafel 5

Pithonella lamellata KEUPP n.sp.

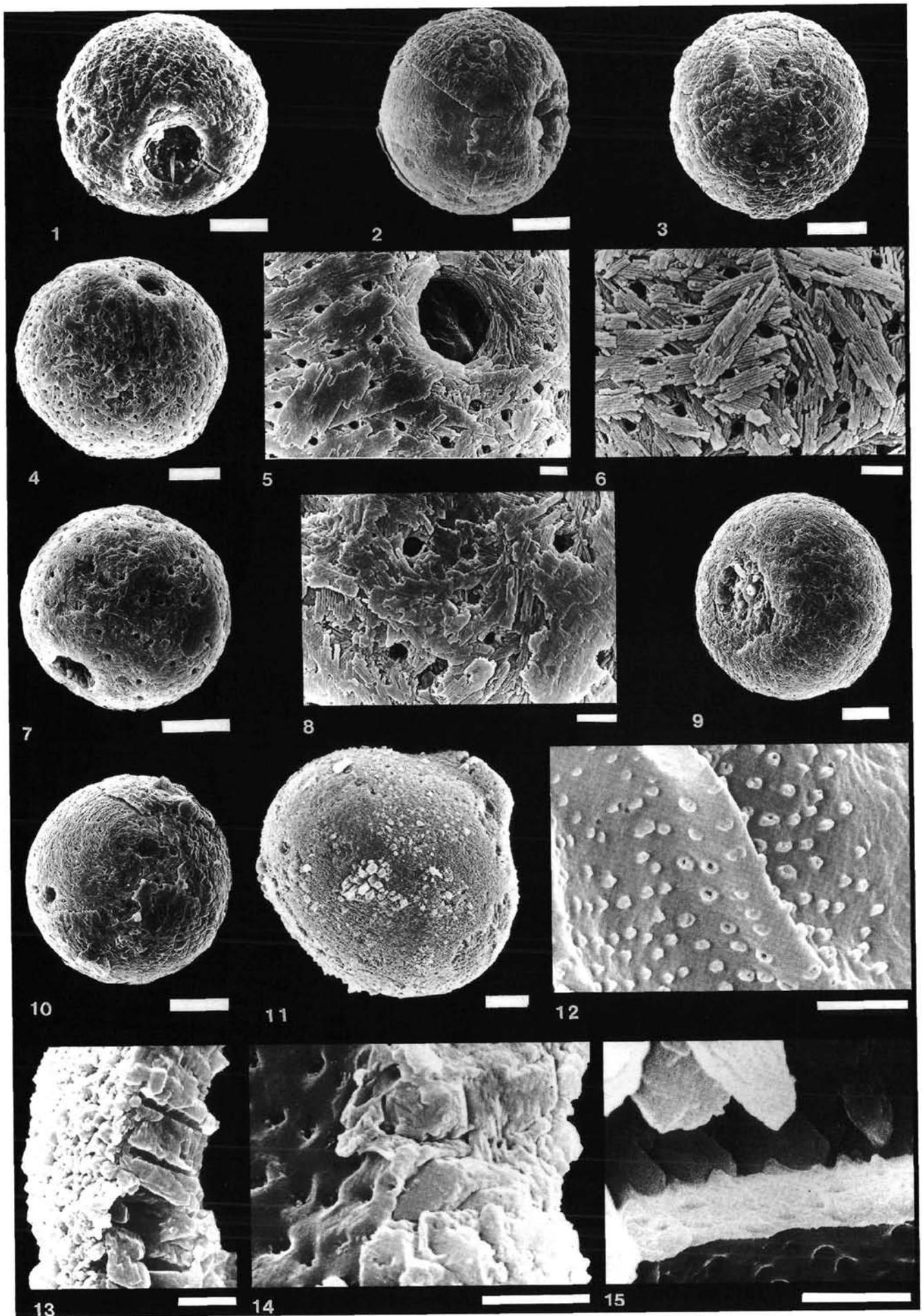
aus dem Ober-Alb der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91, Hannover/Niedersachsen (Fig. 1–10)

Bonetocardiella neumannae VILLAIN 1975

aus dem Ober-Maastricht (Nennhausener Schichten, Teufe 630 m) der Bohrung Nennhausen 2/63, Brandenburg (Fig. 11–15).

- Fig. 1: **38 μm große Zyste mit Archaeopyle, deren Rand wie bei *Bonetocardiella* eingesenkt ist.**
Teufe 82,75 m.
- Fig. 2: **36 μm große, geschlüpfte Zyste mit teilweise abgelöster äußerer Kalkwand.**
Teufe 130,75 m.
- Fig. 3: **Geschlossene, 34 μm große Zyste.**
Teufe 54,75 m.
- Fig. 4–9: **Die Überlieferung der mutmaßlich stets primär angelegten Porenkanäle unterliegt einer starken individuellen Variabilität.**
Fig. 4,5: 42 μm große Zyste mit vollständig entfernter äußerer Kalkwand und Detail ihrer Archaeopyl-Region. Alle primär angelegten Poren durchdringen die lamellare Innenwand.
Teufe 100,75 m.
Fig. 6: Oberfläche einer abgeschalteten, 35 μm großen Zyste (Teufe 160,75 m). Die einheitlich lineare Anordnung der stengeligen Kristalle erfährt durch die Porenkanäle keine nennenswerte Ablenkung.
Fig. 7,8: Bei der vollständig von der Außenwand befreiten, 31 μm großen Zyste (Teufe 160,75 m) erreichen nur noch deutlich weniger Poren die Oberfläche.
Fig. 9: Bei der 44 μm großen Zyste aus Teufe 50,75 m sind auf der Oberfläche der kalkigen Innenwand nur noch vereinzelte Poren erkennbar.
- Fig. 10: **Teilweise von der Außenwand befreite 32 μm großen Zyste.**
Die Spiral-Anordnung der tangential liegenden, stengeligen Kristallite der kalkigen Innenwand ist besonders deutlich erkennbar.
Teufe 110,75 m.
- Fig. 11: **Ansicht einer kompletten, 62 μm breiten Zyste von *Bonetocardiella neumannae* VILLAIN 1975 mit der charakteristischen apikalen Differenzierung.**
Aus Probe nn 46.
- Fig. 12: **Zwischen 60 und 100 nm dickes Organicum an der Basis der kalkigen Innenwand.**
Distal orientierte, handschuhfingerartige Ausstülpungen.
- Fig. 13: **Querbruch durch die innere Kalkwand.**
Er zeigt einen der *Pithonella sphaerica* analogen Aufbau mit übereinstimmenden Porenkanälen.
- Fig. 14: **Das Exemplar zeigt, daß von den handschuhfingerartigen Ausstülpungen des „Endophragmas“ lange organische Fortsätze ausgehen, die für die Bildung der Wandporen verantwortlich sind.**
- Fig. 15: **Die basale Nukleierung der wandaufbauenden Kalzit-Kristalle erfolgt exakt zwischen den kleinen Ausstülpungen des basalen Organicums, sodaß der Anordnung der Ausstülpungen für die Strukturierung der inneren Kalkwand eine maßgebliche Bedeutung beigemessen wird.**

Die schmalen Meßbalken (1,6 mm) entsprechen jeweils 2 μm , die breiten (2,4 mm) 10 μm .



Literatur

- ADDADI, L., BERMAN, A., MORADIAN-OLDAK, J. & WEINER, S. (1990): Tuning of crystal nucleation and growth by proteins: Molecular interactions at solid-liquid interfaces in Biomineralization. – *Croatia Chem. Acta*, **63**: 539–544; Zagreb.
- AHRENS, H., LOTSCH, D. & MUSSTOPF, R. (1965): Zur Geologie der Grenzsichten Kreide/Tertiär im Gebiet der Bohrung Nennhausen 2/63. – *Mitt. Zentr. Geol. Inst.*, **1/1965**: 127–136; Berlin.
- ANDRI, E. (1972): Mise au point et données nouvelles sur la famille des Calcisphaerulidae BONET 1956: Les genres *Bonetocardiella*, *Pithonella*, *Calcisphaerula* et „*Stomiosphaera*“. – *Rev. Micropaléont.*, **15** (1): 12–34; Paris.
- ANDRI, E. & AUBRY, M.-P. (1973a): Nouvelles méthodes de préparation d'échantillons de roches en vue de leur étude au Microscopie Électronique à Balayage. – *Rev. Micropaléont.*, **16** (1): 3–6; Paris.
- ANDRI, E. & AUBRY, M.-P. (1973b): Recherches sur la microstructure des tests de *Pithonella ovalis* (KAUFMANN) et *Pithonella perlouga* ANDRI. – *Rev. Micropaléont.*, **16** (3): 159–167; Paris.
- BANDEL, K. & KEUPP, H. (1985): Analoge Mineralisationen bei Mollusken und kalkigen Dinoflagellaten-Zysten. – *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **1985/2**: 65–86; Stuttgart.
- BEIN, A. & REISS, Z. (1976): Cretaceous *Pithonella* from Israel. – *Micropaleont.*, **22** (1): 83–91; New York.
- BIGNOT, G. & LEZAUD, L. (1964): Contribution à l'étude des *Pithonella* de la Craie Parisienne. – *Rev. Micropaléont.*, **7** (2): 138–152; Paris.
- BOLLI, H.-M. (1974): Jurassic and Cretaceous Calcisphaerulidae from DSDP Leg 27, Eastern Indian Ocean. – *Init. Repts. DSDP*, **27**: 843–907; Washington.
- BOROWITZKA, M.A. (1986): Physiology and biochemistry of calcification. – In: LEADBEATER, B. & RIDING, R. (Eds.): *Biomineralization in lower plants and animals*: 107–124; Oxford (Clarendon Press).
- BOROWITZKA, M.A. (1989): Carbonate calcification in algae-initiation and control. – In: MANN, S., WEBB, J. & WILLIAMS, R.J.P. (Eds.): *Biomineralization, chemical and biochemical perspectives*: 35–60; Weinheim (VCH).
- DUFOUR, T. (1968): Quelques remarques sur les organismes incertae sedis de la famille des Calcisphaerulidae BONET (1956). – *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D*, **266**: 1947–1949; Paris.
- DÜRR, G. (1979): Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Panzer von Dinoflagellaten. III. Die Zyste von *Peridinium cinctum*. – *Arch. Protistenk.*, **122**: 121–139; Jena.
- FÜTTERER, D. (1977): Distribution of calcareous dinoflagellates in Cenozoic sediments of Site 366, Eastern North Atlantic. – *Init. Rpts. DSDP*, **61**: 709–737; Washington.
- GAO, X., DODGE, J.D. & LEWIS, J. (1989): An ultrastructural study of planozygotes and encystment of a marine dinoflagellate, *Scrippsiella* sp. – *Br. phycol. J.*, **24**: 153–165; London.
- JANOFKSKE, D. (1992): Kalkiges Nannoplankton, insbesondere kalkige Dinoflagellaten-Zysten der alpinen Obertrias: Taxonomie, Biostratigraphie und Bedeutung für die Phylogenie der Peridinales. – *Berliner Geowiss. Abh.*, **Reihe E**, **4**: 53 S.; Berlin.
- JANOFKSKE, D. & KEUPP, H. (1992): Mesozoic and Cenozoic "calcspheres" – Update in systematics. – *INA Newsletter*, **14** (1): 14–16; London.
- KAUFMANN, F.-J. (1865): In: HEER: *Die Urwelt der Schweiz*: 194–197; Zürich.
- KEUPP, H. (1981): Die kalkigen Dinoflagellaten-Zysten der borealen Unterkreide (Unter-Hauterivium – Unter-Albium). – *Facies*, **5**: 1–190; Erlangen.
- KEUPP, H. (1987): Die kalkigen Dinoflagellaten-Zysten des Mittelalb bis Untercenoman von Escalles/Boulonnais (N-Frankreich). – *Facies*, **16**: 37–88; Erlangen.
- KEUPP, H. (1990): Eine neue pithonelloide Dinoflagellaten-Kalkzyste aus der Oberkreide von South Dakota/USA. – *Facies*, **22**: 47–58; Erlangen.
- KEUPP, H. (1991): „*Palinosphaera*“: Irrwege eines mikropaläontologischen Taxons. – *Berliner Geowiss. Abh.*, **Reihe A**, **134**: 147–159; Berlin.
- KEUPP, H. (1992): Calcareous dinoflagellate cysts from the Lower Cretaceous of Hole 761C, Wombat Plateau, Eastern Indian Ocean. – *Proceed. ODP, Sci. Res.*, **122**: 497–509; Texas Station.
- KEUPP, H. (i. Vorber.): Verteilungsmuster kalkiger Dinoflagellaten-Zysten im Ober-Alb der Forschungsbohrung Kirchrode 1/91 (Hannover, Niedersachsen).
- KEUPP, H. & KOHRING, R. (1993): Kalkige Dinoflagellaten-Zysten aus dem Ober-Miozän von El-Medhi (Algerien). – *Berliner geowiss. Abh.*, **Reihe E**, **9**: 25–43; Berlin.
- KIENEL, U. (i. Vorber.): Die Entwicklung der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten und des kalkigen Nannoplanktons an der Kreide/Tertiär-Grenze in Westbrandenburg im Vergleich mit Profilen in Nordjütland und Seeland (Dänemark). – *Diss. FU Berlin*.
- KOHRING, R. (1993): Kalkdinoflagellaten aus dem Mittel- und Obereozän von Jütland (Dänemark) und dem Pariser Becken (Frankreich) im Vergleich mit anderen Tertiär-Vorkommen. – *Berliner geowiss. Abh.*, **Reihe E**, **6**: 164 S.; Berlin.
- LORENZ, T. (1902): Geologische Studien im Grenzgebiete zwischen helvetischer und ostalpiner Fazies. II. Teil: Südlicher Rhaetikon. – *Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br.*, **12**: 34–62; Freiburg.
- MASTERS, B.A. & SCOTT, R.W. (1978): Microstructure, affinities and systematics of Cretaceous calcspheres. – *Micropaleontology*, **24** (2): 210–221; New York.
- MONNET, B. (1990): Organische Phragmen der kalkigen, unterkreidischen Dinoflagellaten-Zysten *Echinodinella erinacea* KEUPP 1980 und *Praecalcionellum* KEUPP & VERSTEEGH 1989. – *Berliner geowiss. Abh.*, **Reihe A**, **124**: 51–70; Berlin.
- MONNET, B. (1993): Wechselseitige Beziehungen organischer und kalzitischer Komponenten beim Wandungsaufbau orthopithonelloider und obliquipithonelloider Calciodinellaceae DEFLANDRE 1947. – *Berliner geowiss. Abh.*, **Reihe E**, **7**: 75 S.; Berlin.
- ROTH, P.H. (1978): Cretaceous nannoplankton biostratigraphy and oceanography of the Northwestern Atlantic Ocean. – *Init. Repts. DSDP*, **76**: 731–759; Washington.
- SIGG, L. & STUMM, W. (1989): *Aquatische Chemie*. – 388 S., Zürich (VDF).
- VILLAIN, J.-M. (1975): „Calcisphaerulidae“ (Incertae sedis) du Crétacé supérieur du Limbourg (Pays-Bas), et d'autres régions. – *Palaeontographica*, **A 149** (4–6): 193–242; Stuttgart.
- VILLAIN, J.-M. (1976): Calcification chez les Calcisphaerulidae. – *Trav. Lab. Micropaléont. Univ. Pierre-et-Marie-Curie*, **6**: 279–287; Paris.
- VILLAIN, J.-M. (1977): Les Calcisphaerulidae: Architectures, Calcification de la paroi et phylogénese. – *Palaeontographica*, **A 159** (5–6): 139–177; Stuttgart.
- VOIGT, E. (1954): Das Alter der Reitbrooker Schichten (Oberkreide, Maastricht-Stufe) und ihr Leitfossil *Pteria (Oxytoma) danica* RAVN. – *Geol. Jb.*, **68**: 617–652; Hannover.
- WALL, D., GUILLARD, R.R.L., DALE, B. & SWIFT, E. (1970): Calcitic resting cysts in *Peridinium trochoideum* (STEIN) LEMMERMANN, an autotrophic marine dinoflagellate. – *Phycologia*, **9** (2): 151–156; Oxford.
- WHELLER, A.P. & SIKES, C.S. (1989): Matrix-crystal interactions in CaCO₃ Biomineralization. – In: MANN, S., WEBB, J. & WILLIAMS, R.J.P. (Eds.): *Biomineralization*: 95–131; Weinheim (VCH).
- WILLEMS, H. (1990): *Tetratropis*, eine neue Kalkdinoflagellaten-Gattung (Pithonelloideae) aus der Ober-Kreide von Lägerdorf (N-Deutschland). – *Senckenbergiana lethaea*, **70** (1/3): 239–257; Frankfurt.
- WILLEMS, H. (1992): Kalk-Dinoflagellaten aus dem Unter-Maastricht der Insel Rügen. – *Z. geol. Wiss.*, **20** (1/2): 155–178; Berlin.

- WILLIAMS, R.J.P. (1989): The functional form of biominerals. – In: MANN, S., WEBB, J. & WILLIAMS, R.J.P. (Eds.): Biomineralization: 1–34; Weinheim (VCH).
- WISE, S.W. & WIND, F.H. (1977): Mesozoic and Cenozoic calcareous nannofossils recovered by DSDP Leg 36 Drilling on the Falkland Plateau, Southwest Atlantic sector of the Southern Ocean. – Init. Repts. DSDP, 36: 269–491; Washington.
- ZÜGEL, P. (i. Vorber.): Kalkige Dinoflagellaten-Zysten im Cenoman/Turon von W-Frankreich und Norddeutschland. – Dissertation, Fachbereich Geowissenschaften, Univ. Bremen.