

Analoge Mineralisationen bei Mollusken und kalkigen Dinoflagellaten-Zysten

Analogous mineralizations in molluscs and calcareous dinoflagellate cysts

Von Klaus Bandel, Erlangen, und Helmut Keupp, Bochum

Mit 5 Abbildungen im Text

BANDEL, K. & KEUPP, H. (1985): Analoge Mineralisationen bei Mollusken und kalkigen Dinoflagellaten-Zysten. [Analogous mineralizations in molluscs and calcareous dinoflagellate cysts.] - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1985 (2): 65-86; Stuttgart.

Abstract: Simple calcitic structures of different mollusc shells or eggs of pulmonate gastropods are compared with three characteristic structural types present in algal cysts (*Orthopithonella*, *Obliquipithonella*, *Pithonella*). In analogy with experiments carried out by implanting portions of *Pinna* shell into *Helix*, the structure type of dinoflagellate cysts with its radially oriented crystallites and sutural paratabulations appears to be matrix-induced by organic sheets.

Key words: Pulmonate gastropods, shells, eggs, comparison, dinoflagellate cysts, ultrastructure, orientation, calcite.

Zusammenfassung: Einfache Kalzitstrukturen bei verschiedenen rezenten Mollusken (pulmonate Landschnecken bzw. deren Eier: *Arion*, *Deroceras*, *Helix*, *Cepaea*, *Discus*; Pelecypoden: *Crassostrea*, *Teredo*) werden mit drei charakteristischen Strukturtypen kalkiger Dinoflagellaten-Zysten und der systematisch nicht gesicherten Calcisphaeruliden-Gattung *Pithonella* LORENZ 1901 sensu VILLAIN 1977 verglichen:

1. unregelmäßig orientierte Kalzitkristallite
2. regelmäßig radial orientierte Kristallite
3. einheitlich schräge Kristallit-Orientierung.

Aufgrund von Experimenten mit implantierten *Pinna*-Schalen in *Helix* kann für die geordneten, radialstrukturierten Dinoflagellaten-Kalkzysten und deren zum Teil auftretende suturale Paratabulation eine organische Matrizenwirkung wahrscheinlich gemacht werden. »Wuchernde« Mineralisate ohne strukturabhängige Funktion in Schalenhohlräumen von *Crassostrea* und in Tereidinen-Schleimen können vielfach analog zur phänotypischen Variabilität vieler Dinoflagellaten-Zysten des *Obliquipithonella*-Typs (KEUPP & MUTTERLOSE 1984) erachtet werden.

1. Einleitung

Die Bearbeitung kalkiger Dinoflagellaten-Zysten vor allem aus der Unterkreide hat gezeigt, daß die strukturelle Ausbildung der Kalkwände einem weiten Variabilitätsspielraum unterliegt. So sind Unterschiede in Orientierung,

Größe und Habitus der wandaufbauenden Kalzit-Kristalle zum Teil deutlich mit palökologischen Faktoren korreliert (KEUPP 1982, KEUPP & MUTTERLOSE 1984). Die taxonomische Handhabung nicht paratabulierter Kalkzysten, die im wesentlichen nur auf derartigen phänotypischen Kriterien basieren kann, wird deshalb in vielen Fällen fragwürdig bis unmöglich. Die starke Einflußnahme äußerer Faktoren läßt für den Mineralisationsvorgang bei den Dinoflagellaten-Zysten keine nennenswerte genetische Steuerung vermuten. Vergleiche mit einfachen, z. T. im Experiment mit lebenden Tieren gewonnenen, extrapallialen Kalzitstrukturen verschiedener Mollusken sollen die Vorstellung des extracellulären Verkalkungsvorgangs bei den Dinoflagellaten-Zysten (KEUPP 1981) nicht nur untermauern, sondern darüber hinaus auch Ansätze zum Verständnis charakteristischer Strukturelemente liefern. Ziel solcher vergleichenden Betrachtungen ist, den Wert morphologischer Elemente für eine zuverlässige systematische Gruppierung dieser sehr formenreichen Organismengruppe einschätzen zu lernen. Dies ist Voraussetzung für eine praktische Anwendbarkeit kalkiger Dinoflagellaten-Zysten für stratigraphische und palökologische Fragestellungen.

Die Arbeit wurde in dankenswerter Weise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (»Submikroskopische Karbonatstrukturen«: Fl 42/47-4, Teilprojekt II und III).

2. Beispiele einfacher Mineralisate bei Mollusken

2.1 Eier pulmonater Landschnecken

Die heimischen Landschnecken *Cepaea*, *Helix* und *Discus* haben Eier mit fester Kalkschale. Diese bildet sich häufig erst nach der Eiablage durch allmähliche Verdunstung in einer Gallertschicht, die durch eine Membran klar vom eigentlichen Ei abgesetzt ist. Bei *Monachoides rubiginosa*, einer kleinen Gartenschnecke, schließen sich die lose in der Gallerte schwimmenden Kalzitkristallite nicht zu einer festen Schale zusammen. Bei der Bildung des Embryonalgehäuses im Inneren des Eies verschwindet in diesem Falle die opak erscheinende Kristalllage. Bei *Helix*, *Cepaea* und *Discus* wird die Kalkhülle des Eies, ähnlich wie bei einem Vogelei, nur innenseitig angeätzt. Daraus zeigt sich die Doppelfunktion der kalkigen Eischale bei Landschnecken: Sie dient einerseits als Schutz, andererseits als Kalkreservoir für den sich entwickelnden Embryo. Die für die Embryonalschale benötigte Kalkmenge muß bei Landschnecken im Ei enthalten sein und kann nicht, wie bei aquatischen Gastropoden, aus dem umgebenden Wasser entzogen werden. Letztere besitzen deshalb auch keine kalkigen Eihüllen.

Die Struktur der Eierschalen-Mineralisate ist durch eine unregelmäßige Verwachsung blockiger bis stengeligter Kalzit-Rhomboeder gekennzeichnet. Die

Orientierung der kristallographischen *c*-Achsen ist überwiegend schräg. Beim *Helix*-Ei (Abb. 2/4) wachsen die stengeligen Rhomboeder bevorzugt mit einer kleinen Fläche der basalen Membran auf. Die beliebige Kristallitorientierung führt zu einer »Kreuzbalken-Struktur« (KEUPP 1979b). Die *Discus*-Eier haben Kalkschalen aus meist blockigen Rhomboedern, die in willkürlicher Orientierung meist mit einer Kante der basalen Membran aufwachsen (Abb. 2/6).

Der angestrebte Vergleich der Eihüllen-Mineralisate mit Wandstrukturen kalkiger Dinoflagellaten-Zysten vom Typ *Obliquipithonella* KEUPP 1984 kann sich nur auf rein morphologische Parallelen und die prinzipielle Übereinstimmung der Mineralisation in einem sich selbst überlassenen, organischen Schleim beziehen. Der die Verkalkung auslösende Faktor ist bei Landschneckeneiern eine Konzentrationserhöhung durch Verdunstung; bei aquatischen Dinoflagellaten-Zysten könnte derselbe Effekt durch kalkabsorbierende organische Substanzen in der Gallerthülle erzielt werden. Darüber hinaus dienen Dinoflagellaten-Zysten nicht als Kalkreservoir für die Zelle. Entsprechend ist die Innenseite der Kalkwand niemals angelöst.

2.2 Bohrloch-Auskleidung bei Teredinen

Muscheln der Gattungen *Teredo*, *Teredora* und *Nototeredo* kleiden ihr Bohrloch im Treibholz mit einer Kalktapete aus, nachdem sie adult geworden sind oder wenn sie beim Bohren auf andere Bohrorganismen stoßen. Die Kalzit-Tapeten mineralisieren aus Schleimen, die mit Hilfe des Fußes bzw. auch des Siphongewebes an den Wänden des Bohrloches verteilt und angedrückt werden. Der Schleim wird von der Körperaußenschicht der Muscheln produziert und nach dem Auftragen an der Bohrlochwand sich selbst überlassen. Der zur gleichen Zeit mögliche Ausbau des Gehäuses erfolgt dagegen unter kontinuierlicher Kontrolle der extrapallialen Flüssigkeit durch dauernden oder zumindest periodischen Kontakt mit dem Mantel. Er korrigiert laufend die Zusammensetzung der Flüssigkeit. So entstehen echte, im Falle der Teredinen ausschließlich aragonitische Biokristallisate im Sinne von BANDEL & HEMLEBEN (1975). Die Bohrlochtapete hingegen ist aus unterschiedlich strukturierten Kalzit-Lagen aufgebaut, die nur unter geringen Schwankungen des umgebenden, marinen Milieus jeweils aus den einzelnen Schleimschichten auskristallisieren. Konsistenz und Dicke dieser Schleimschichten, die jeweils Unterlage, Matriz und Begrenzungswand der Kristallisation sind, scheinen die entstehende Struktur mehr oder weniger willkürlich zu beeinflussen.

Ein vergleichbarer, im wesentlichen anorganischer Mineralisationsstil im Sinne von BANDEL & HEMLEBEN (1975) entsteht bei der Eintrocknung eines *Helix*-Reparaturschleimes auf einem Objektträger.

In den Bohrlochtapeten treten vor allem drei kalzitische Strukturtypen auf, deren jeweilige Lokalisation im Bohrloch und deren Sequenz innerhalb der lamellaren Wandung keine Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen:

- kleine, stengelige Rhomboeder bilden durch ihre unregelmäßige Durchkreuzung eine typische »Kreuzbalken-Struktur«,
- in dünnen Schleimschichten wachsen extrem dünn-schichtige, großplattige bis dendritische Rhomboeder,
- einheitlich schräg orientierte rhomboedrische Kristallite bilden ein regelmäßiges Parkett-Muster. Bei fortschreitender Kristallisation wachsen einzelne Parkett-Areale zu größeren Einkristallen zusammen.

2.3 Innenschale pulmonater Landschnecken

Wie bei conchiferen Mollusken entsteht bei den Nacktschnecken *Arion* und *Deroceras* ein Schalenrudiment nach Bildung eines Primärschälchens durch Kalkanlagerung an das organische Periostracum (BANDEL 1982). Bei conchiferen Mollusken hat das so gebildete Skelettelement die Funktion eines Schutzgehäuses. Im Falle der pulmonaten Nacktschnecken dient die Kalkschale infolge eines Funktionswechsels nur noch als Kalkspeicher. An die Schale werden deshalb durch die Selektion keine besonderen Ansprüche mehr in mineralogischer, struktureller und morphologischer Hinsicht gestellt. Das Schalenrelikt entsteht in einer Innentasche des Mantels, die sich bereits beim Embryo geschlossen hat, indem der Muskelmantel um den Schalenmantel herumwuchs und über ihm verwuchs. In diese Höhlung hinein wird eine von den Mantelzellen vorgeformte extrapalliale Flüssigkeit ausgeschieden. Auf die Bildung von Kristallkeimen und das Weiterwachsen der Kalzitkristallite nimmt der Mantel selbst keinen weiteren Einfluß. Das »anorganische« Wachstum der Kristallaggregate wird nur von der Morphologie des Schalensackes begrenzt. Die trotz des einfachen Mineralisationsvorganges z. T. regelhaft wirkenden Mineralisate sind:

- unregelmäßige Aggregate unterschiedlich großer Kristallite mit xenomorpher Abplattung als Folge der Wachstumsbegrenzung in der Manteltasche (*Arion*),
- grobe Kalzitkristalle mit regelmäßiger Oberflächen-Parkettierung. Die Richtung der in Reihen stehenden Oberflächenkristallite ist bei den verschiedenen Kristallkomplexen uneinheitlich (*Deroceras*).

2.4 Blasenbildung bei der portugiesischen Auster

Die portugiesische Auster *Crassostrea angulata* lebt u. a. auch im Gezeitenbereich der Oosterschelde bei Yerseke (Nordsee, Holland). Sie baut hier massive, durchgehend kalzitische Schalen, die Hartsubstraten, oft anderen Individuen bzw. Schalenresten derselben Art aufsitzen. Die Auster dient zahlreichen anderen Organismen als Siedlungsgrund und trägt zum Teil zur Bildung von kleinen Austernriffen bei. Daneben sind die Austernschalen auch von verschiedenen Bohrorganismen, in Yerseke vornehmlich dem Borstenwurm *Polydora* und dem Schwamm *Cliona*, befallen. Zur Kompensation dieser Eindringlinge reagiert *Crassostrea* auf zweierlei Weise:

1. Es erfolgt ein rascher, kontinuierlicher Schalenzubau, der zu einer schnellen Schalenverdickung führt und so der Bohrtätigkeit entgegenwirkt.
2. Es werden Hohlräume in die Schale eingebaut, die bis zu einem Drittel der Schaleninnenoberfläche einnehmen können.

Die in die Schale vordringenden Bohrorganismen stoßen bei ihrer Tätigkeit immer wieder auf diese Blasen. Dies führt in der Regel bei Bohrwurm und Bohrschwamm – im Mittelmeer auch bei Bohrmuscheln (*Lithophaga*, *Petricola*) – zu einer Unterbrechung des Bohrvorschubs.

Die Bildung eines Schalenhohlraumes erfolgt durch Überwachsen einer für die Schalenbildung inaktiven Gallerte. Sie stoppt das Weiterwachsen der angrenzenden Schalenkristallite allmählich. Bei dem langsamen Ausklingen der Mineralisation geht jeglicher biogener Kontrolleinfluß auf den Kristallhabitus verloren. Im Übergangsbereich zwischen den regelmäßig strukturierten kalzitischen Schalenlamellen (foliated structure) zur Gallertblase verwildern die zuvor streng geordneten Wachstumskanten. Es kommt zur Bildung eines lockeren Kristallitgeflechtes mit schaufel- bis leistenartigen Skelettkristallen.

2.5 Kristallaufwuchs auf transplantierten Schalenoberflächen bei *Helix*

Mineralisate aus Reparaturschleimen der Weinbergschnecke sind in ihrer Karbonatmodifikation, dem Kristallhabitus und der Kristallorientierung auf engstem Raum sehr variabel. Die scheinbar willkürliche Mineralisierung des sich selbst überlassenen Reparaturschleims wird jedoch, wie Experimente zeigen, durch eine Mineralisierungsmatrize in geordnete Bahnen gelenkt. So wurden aus dem Gehäuse lebender Steckmuscheln (*Pinna*) des Mittelmeeres Schalentile entfernt, bei denen sich die grobsäulige, kalzitische Prismenschicht noch in Bildung befand. Diese wachstumsaktiven Oberflächen wurden zum einen nur mit Süßwasser kurz abgespült, zum anderen kurzzeitig mit Chlorlauge behandelt, um die schleimige, extrapalliale Schutzschicht von der Schaleninnenseite zu entfernen. Behandelte und unbehandelte *Pinna*-Schalenstücke wurden auf das Gehäuse einer Weinbergschnecke transplantiert. Hierzu wurde der Schnecke – ohne den Mantel zu verletzen – ein Fenster in das Gehäuse gebrochen, auf welches die *Pinna*-Schale aufgeklebt wurde. Nach wenigen Stunden wurde das Transplantat wieder von der Weinbergschnecke abgelöst. Mit Chlorlauge behandelte und unbehandelte Schalen zeigten in gleicher Weise einen Aufwuchs kleiner, triradiater Kalzitkristallite (c-Achse senkrecht zur Schalenoberfläche!), die auf der Prismenoberfläche locker verteilt sind. Nur an den Prismenrändern stehen sie dicht, sind vielfach miteinander verwachsen und länger als die übrigen Kristallite. Innerhalb einer Prismensäule sind alle Kristallite einheitlich ausgerichtet. Bei benachbarten Prismen sind die Kristallite trotz einheitlich senkrechter c-Achsen-Orientierung in der Position der übrigen Kristallachsen gegeneinander rotiert. Dadurch wird ein laterales Verwachsen angrenzender Prismenaufwüchse auch bei vollständiger Überdeckung vermieden. Die

Prismenanordnung des Untergrundes wird somit teils durch Leistenbildung, teils durch feine Nahtlinien im Aufwuchs nachgezeichnet. Das Experiment zeigt, daß die Matritzen-Steuerung der Mineralisierung nicht nur bei unmittelbarer Kristall-Epitaxie (behandelte Schalenstücke), sondern auch durch die extrapalliale Schutzschicht der *Pinna* (unbehandelte Schalenstücke) wirksam ist. Bei länger einwirkender Mineralisierung geht der triradiate Skelettcharakter der initialen Kristallite zunehmend verloren. So dominieren teils vollflächige, trigonale Rhomboederecken, teils schaufelartige Kristallaggregate infolge eines kantenbetonten Wachstums.

Läßt man in analoger Weise die Reparaturlösung einer Weinbergschnecke auf der aragonitischen Perlmutter-Innenschale einer *Pinna* mineralisieren, bildet sich ein Aragonit-Aufwuchs. Diese Versuche belegen klar, daß organisierte organische Schleime (Schutzschicht der *Pinna*-Schale) und vorgegebene Kristalloberflächen nicht nur die Gestalt und Orientierung aufwachsender Kristallite, sondern auch ihre kristallographische Modifikation bestimmen können.

3. Kalkschalen fossiler Dinoflagellaten-Zysten und nahestehender Formen

3.1 Beschreibung der auftretenden Mineralisate

Die mineralisierten Wände kalkiger Dinoflagellaten-Zysten sind rezent und fossil generell kalzitisch. Vorbehaltlich der Unsicherheit bei der *incertae sedis*-Gruppe *Pithonella* LORENZ sensu VILLAIN 1977 (s. u.) ist das primäre Mineralisat Nieder-Mg-Kalzit. An fossilem Material aus dunklen Tonsteinen der Unterkreide läßt sich das gut belegen: Hier liegen die Kalkzysten der *Ortho*- und *Obliquipithonella*-Gruppen mit ihren paratabulierten Pendants kalzitisch vor (im röntgenenergie dispersiven System ist kein Mg nachweisbar), die Ammoniten sind jedoch aragonitisch. Die interkristallinen Porenräume der Zysten sind in den meisten Fällen nicht durch Zement geschlossen. Zudem sind deutliche Spuren diagenetischer Neomorphie an den Kristalliten nur selten zu beobachten. Das Einwachsen idiomorpher, mehr oder weniger modifizierter Kalzit-Rhomboeder verschiedener Zysten-Innenwände in z. T. framboidale Pyritaggregate (vgl. KEUPP 1981: Taf. 20/7-9) belegt die Präexistenz dieser Kristallite zur Zeit des bakteriellen Abbaues der organischen Substanz. All diese Beobachtungen sprechen für eine weitgehend fehlende Karbonatdiagenese in den dunklen Tonsteinen und somit für das Vorliegen primärer Kalzitstrukturen in den Zysten. Gegen einen ursprünglichen Hoch-Mg-Kalzit, dessen Mg-Gehalt unter Strukturhaltung diagenetisch abgewandert ist, kann der fehlende Einbau von Fe-Ionen zu Fe-Kalzit ins Feld geführt werden (RICHTER 1983). Diese Ergebnisse decken sich mit röntgendiffraktometrisch nachgewiesenem Nieder-Mg-Kalzit in Kalkwänden der Zysten von den rezenten Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* (WALL et al. 1970).

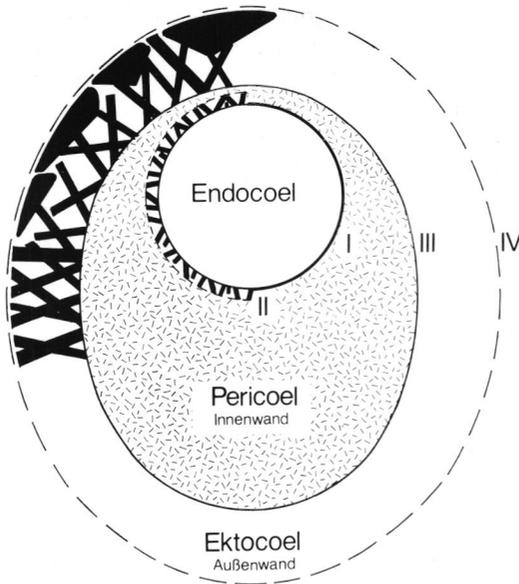


Abb. 1. Schematischer Aufbau einer kalkigen Dinoflagellaten-Zyste (*Obliquipithonella*): I. Endophragma; II: Mesophragma (nur vereinzelt auftretend); III: Periphragma; IV: Ektophragma (fossil nicht erhaltungsfähig).

Fig. 1. Diagram of the construction of an *Obliquipithonella*-cyst: I: endophragm; II: mesophragm (developed only sometimes); III: periphragm; IV: ectophragm (not preserved in fossil material).

Innerhalb der Dinoflagellaten-Kalkzysten (inclusive *Pithonella* LORENZ 1901 sensu VILLAIN 1977) lassen sich nach dem strukturellen Ordnungsgrad der Kalkwände drei Gruppierungen unterscheiden, die im Falle der nicht paratabulierten Zysten gattungsspezifisch aufgefaßt werden (KEUPP & MUTTERLOSE 1984).

3.1.1 Uneinheitlich orientierte Wandungskristallite

Obliquipithonella KEUPP 1984 ist mit ihren paratabulierten Pendants (*Bicarinellum* DEFLANDRE 1948, *Carinellum* KEUPP 1981, *Alasphaera* KEUPP 1979c, *Hepatasphaera* KEUPP 1979a, *Sliteria* KRASHENINNIKOV & BASOV 1983, *Calcicarpinum* DEFLANDRE 1948, Zysten von *Scrippsiella* BALECH ex LOEBLICH III 1965 z. T., Zysten von *Enciculifera* BALECH 1967 z. T.) durch überwiegend doppelschichtige, untergeordnet auch ein- und dreilagige Kalkwände gekennzeichnet. Die einzelnen Kalzitkristallite zeigen eine uneinheitliche Orientierung. Wachsen sie in einer organischen Membran (Endo- bzw. Periphragma) auf, zeigen sie infolge der beliebig schrägen Orientierung der kristallographischen c-Achse eine sich

durchkreuzende Verwachsung (= »Kreuzbalken-Struktur«). Mit zunehmender Keimbildungsrate dominieren schließlich nadelige, kantengerundete Kristallite mit bevorzugt tangentialer Orientierung (= rods). Beide Strukturen lassen sich durch morphologische Übergänge kontinuierlich voneinander ableiten (vgl. KEUPP 1981: Taf. 19–20). Neben den mehr oder weniger gerundeten Kristallrods finden sich in dieser Gruppe noch folgende Kristallformen:

1. blockige bis stengelige Rhomboeder (Typ *Obliquipithonella loeblichii* (BOLLI 1974) bzw. *Obliquipithonella multistrata* (PFLAUMANN & KRASHENINNIKOV 1978))
2. dicktafelige Rhomboeder (Typ *Obliquipithonella edgari* (BOLLI 1974))
3. xenomorph abgeplattete Rhomboeder (Typ *Obliquipithonella patriciagreileyae* (BOLLI 1974))
4. schaufel- bis leistenförmige Skelettkristalle durch kantenbetontes Rhomboederwachstum (Typ *Obliquipithonella lepidota* (KEUPP 1982) bzw. *Obliquipithonella strobila* (KEUPP 1979a))
5. trigonale Stacheln durch eckenbetontes Wachstum der Kalzit-Rhomboeder (Typ *Obliquipithonella echinosa* (KEUPP 1982)).

Unter den hier untersuchten extrapallialen Mollusken-Mineralisaten konnten folgende strukturelle Analoga gefunden werden:

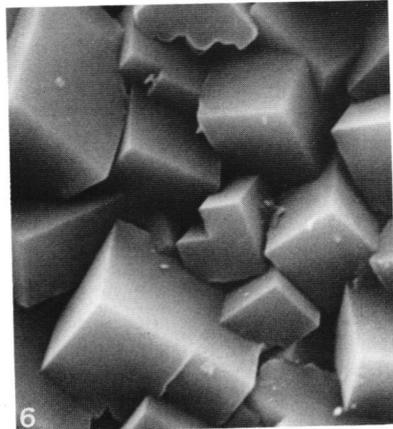
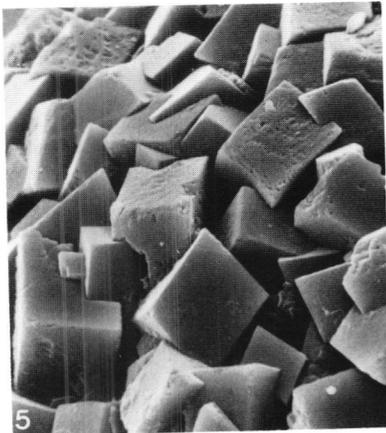
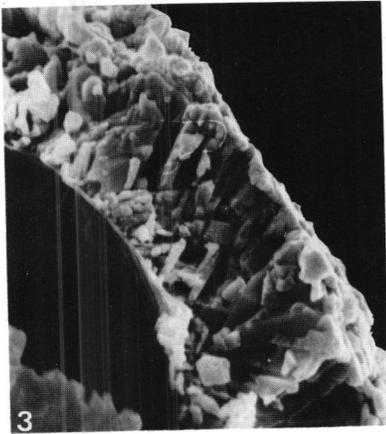
zu 1: Kalzitische Eihüllen der Weinbergschnecke *Helix* mit stengeligen Rhomboedern in »Kreuzbalken-Struktur«;

Abb. 2

- 1: Oberfläche von *Obliquipithonella multistrata* (PFLAUMANN & KRASHENINNIKOV 1978); Unter-Barremium von Speeton/E-England (Zyste 4809); \times 4600.
- 2: Oberfläche eines rezenten *Helix*-Eies mit analoger Anordnung der Rhomboederflächen; \times 1230.
- 3: Außenwand einer *Obliquipithonella multistrata* (PFL. & KRASH. 1978) in »Kreuzbalken-Struktur«; Mittel-Barremium von Hannover-Aegi (Zyste 1639); \times 3500.
- 4: Wand des *Helix*-Eies (rezent) in »Kreuzbalken-Struktur«; \times 1200.
- 5: Zystenoberfläche von *Obliquipithonella loeblichii* (BOLLI 1974); Unter-Barremium von Roklum/Niedersachsen (Zyste 30); \times 4200.
- 6: Analoge Oberflächenstruktur eines *Discus*-Eies (pulmonate Landschnecke, rezent); \times 3000.

Fig. 2

- 1: Surface of *Obliquipithonella multistrata* (PFLAUMANN & KRASHENINNIKOV, 1978); Lower Barremian from Speeton/E-England; \times 4600.
- 2: Surface of an egg of the Recent pulmonate gastropod *Helix* with an analogous structure; \times 1230.
- 3: Outer wall layer of *Obliquipithonella multistrata* (PFL. & KRASH., 1978) showing the "crossing beam structure"; Middle Barremian from Hannover/Aegi; \times 3500.
- 4: Calcareous wall of the egg of *Helix* with "crossing beam structure"; \times 1200.
- 5: Surface of *Obliquipithonella loeblichii* (BOLLI, 1974); Lower Barremian from Roklum/Niedersachsen; \times 4200.
- 6: Analogous structure on the surface of the egg of *Discus* (Recent pulmonate gastropod); \times 3000.



- Eihüllen von *Discus* mit bevorzugt blockigen Rhomboedern; einzelne Lagen der Röhrenauskleidung bei Tereidinen mit einer an *Obliquipithonella quiltyi* (BOLLI 1974) erinnernden Struktur (Abb. 2/2, 2/4, 2/6, 3/2).
- zu 3: Schalenrelikt der pulmonaten Nacktschnecke *Arion* mit distal abgeplatteten, unregelmäßig wachsenden Kristallaggregaten; einzelne Lagen der Röhren-Auskleidung bei Tereidinen mit stark abgeplatteten Rhomboedern (Abb. 4/2).
- zu 4: Schaufelartige Skelettkristalle in Mineralisaten aus dem Reparaturschleim einer *Helix* auf implantierten Pinnaschalen-Fragmenten bzw. leistenförmige Skelettkristalle in Schalenhohlräumen der portugiesischen Auster *Crassostrea* (Abb. 3/4, 3/6).

3.1.2 Regelmäßig radial orientierte Wandkristallite

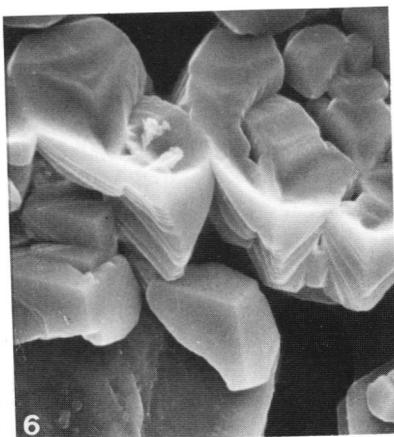
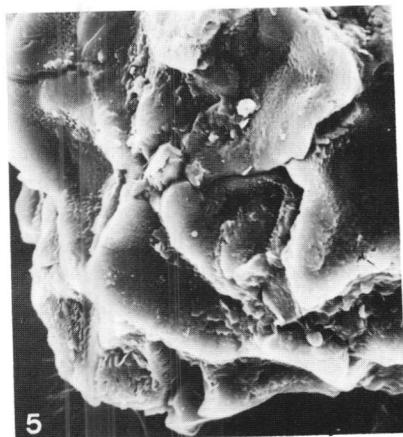
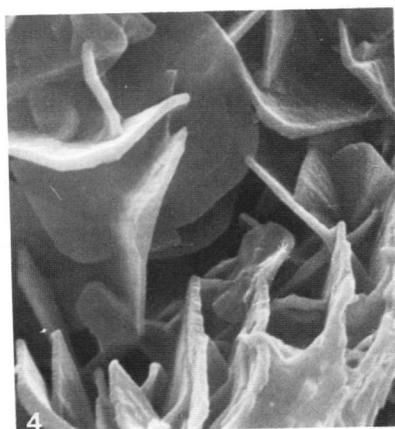
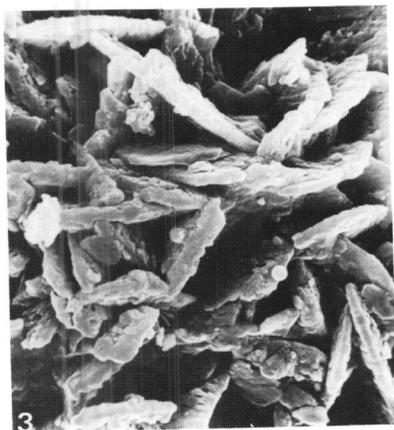
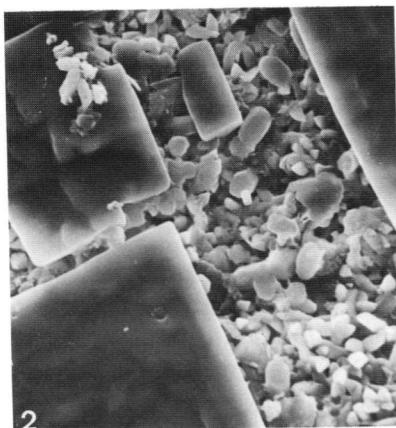
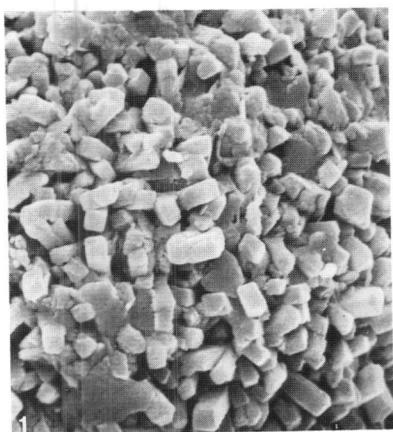
Bei den Formgattungen *Orthopithonella* KEUPP 1984, *Echinodinella* KEUPP 1980, *Rhagothorax* KAMPTNER 1958 und deren mehr oder weniger deutlich paratabulierten Abkömmlingen *Calciodinellum* DEFLANDRE 1947 und *Calcigonellum* DEFLANDRE 1948 liegen überwiegend einschichtige, untergeordnet auch dop-

Abb. 3

- 1: Feinkristalline Oberfläche einer Zyste der *Obliquipithonella multistrata*-Gruppe; Unter-Barremium von Sarstedt (Grube Gott), Zyste 6094; $\times 3100$.
- 2: Zwei Lagen der kalkigen Tapete eine rezenten *Teredo*-Röhre. Die untere Lage ist aus unregelmäßig orientierten, kurzstengeligen Rhomboedern aufgebaut; $\times 1350$.
- 3: Oberfläche von *Obliquipithonella williamsenonii* (BOLLI, 1978) aus dem Unter-Hauterivium von Sarstedt (Moorberg) mit leistenförmigen Skelettkristallen; Zyste 2006; $\times 2400$.
- 4: Leistenartige Skelettkristalle in Schalenhohlräumen von *Crassostrea*, rezent; $\times 3300$.
- 5: Schaufelartige Skelettkristalle kennzeichnen die Oberfläche von *Obliquipithonella lepidota* (KEUPP, 1982); Ober-Aptium vom Mittellandkanal bei Schwicheldt (Zyste 3909); $\times 1800$.
- 6: Analoge Skelettkristalle bei Mineralisaten aus dem *Helix*-Reparaturschleim; $\times 1300$.

Fig. 3

- 1: Surface of a cyst of the *Obliquipithonella multistrata*-group showing an irregular microcrystalline pattern; Lower Barremian from Sarstedt near Hannover (clay pit Gott); $\times 3100$.
- 2: Two calcareous layers coating the borehole of a Recent *Teredo*. The lower layer is composed of irregularly arranged elongated rhomboedrons; $\times 1350$.
- 3: Dendritic crystals on the surface of *Obliquipithonella williamsenonii* (BOLLI, 1978), Lower Hauterivian from Sarstedt (clay pit Moorberg); $\times 2400$.
- 4: Analogous skeletal growth of calcite in blisters of the Recent oyster *Crassostrea*; $\times 3300$.
- 5: Shovel-like skeletal crystals on the surface of *Obliquipithonella lepidota* (KEUPP, 1982), Upper Aptian from Schwicheldt near Hannover; $\times 1800$.
- 6: Similar skeletal rhomboedrons grown in a repairing slime of the Recent pulmonate gastropod *Helix*; $\times 1300$.



pellagige Zysten mit regelmäßig radial orientierten Wandkristalliten vor. Die radiale Orientierung der kristallographischen c-Achse bedingt ein epitaktisches Aufwachsen der Kristallite mit einer (meist abgeplatteten) Rhomboederecke und ihre häufige Verzerrung zu trigonalen Prismen. Die dominierenden Kristallformen sind:

1. kurz- bis langstengelige, trigonale Prismen mit idiomorphem Distalende (Typ *Orthopithonella porata* (KEUPP 1982) bzw. *Echinodinella erinacea* (KEUPP 1980))
2. triradiate, stengelige Skelettkristallite mit idiomorphem oder xenomorph abgeplattetem Distalende (Typ *Orthopithonella »paratabulata«* (KEUPP 1980b) bzw. *Rhagothorax* KAMPTNER 1958))

Bei extrapallialen Mollusken-Mineralisaten finden sich folgende, vergleichbare Strukturen:

- zu 1: Radial aufwachsende Kristallite auf einer Pinna-Schale im Reparaturschleim einer Weinbergschnecke.
- zu 2: Initiale Kristallite, die aus dem Reparaturschleim von *Helix* einer implantierten *Pinna*-Schale aufwachsen (Abb. 4/4).

3.1.3 Einheitlich schräge Kristallit-Orientierung

Die in ihrer systematischen Stellung noch umstrittene, auf die Kreide beschränkte Calcisphären-Gruppe *Pithonella* LORENZ 1901 sensu VILLAIN 1977 ist durch im allgemeinen doppelschichtige Kalkwände charakterisiert, deren Kristallite in beiden Wandschichten infolge ihrer einheitlich schrägen Orientierung in Reihen angeordnet sind. Für *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN 1865) der oberkretazischen »Oligosteginen«-Fazies vermuten RICHTER & FÜCHTBAUER (1978) aufgrund der Fe-kalzitischen Wandmineralogie eine primäre Skelettstruktur aus Mg-Kalzit.

Da jedoch im selben Dünnschliff auch die planktonischen Foraminiferen Fe-kalzitisch vorliegen, die jeweils sparitischen Hohlraumzemente in den Mikroorganismen durch die Blaufärbung ihren starken Fe-Gehalt anzeigen, liegt der Verdacht nahe, daß die blasse Rot-Violett-Färbung der Organismenwände durch feinverteilte, interkristalline Zemente hervorgerufen ist. Darüber hinaus reichen bereits 1–2 mol-% Mg im ursprünglichen Kalzitgitter aus, um während der Diagenese in Fe-Kalzit umgewandelt zu werden (frdl. mündl. Mitt. D. RICHTER, Bochum). Hieraus läßt sich somit für *Pithonella* kein stichhaltiger Hinweis auf eine von den gesicherten Dinoflagellaten abweichende Wandmineralogie erkennen. Die häufig auftretende Neomorphie und der stärkere diagenetische Überwuchs der Wandkristallite auch bei Material aus dunklen Tonsteinen lassen allerdings eine primär instabile Mg-Kalzit-Phase vermuten. Dagegen spricht jedoch die Beobachtung R. STANTONS, College Station/Texas (frdl. mündl. Mitt.) an *Pithonella sphaerica* und *P. ovalis* aus den texanischen Alb/Cenoman-

Mergeln. Hier sind gut erhaltene Zysten häufig, während die Gehäuse primär Mg-kalzitischer irregulärer Seeigel völlig weggelöst und durch Sediment ersetzt sind. Eine neomorphe Überprägung könnte auch durch die regelmäßige Kristallit-Anordnung, die eine Sammelkristallisation begünstigt, initiiert sein.

Die wesentlichen Struktur-Unterschiede sind neben der variablen Kristallitgröße:

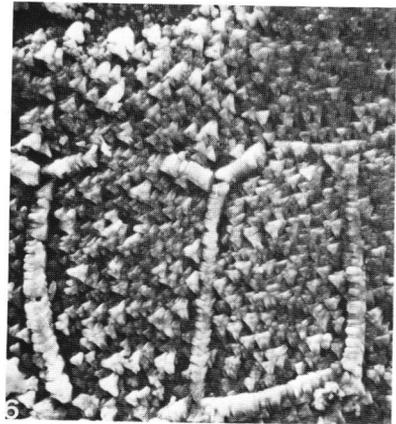
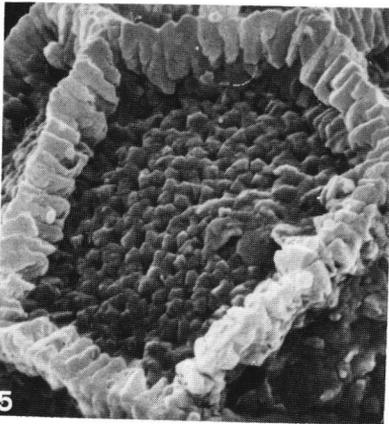
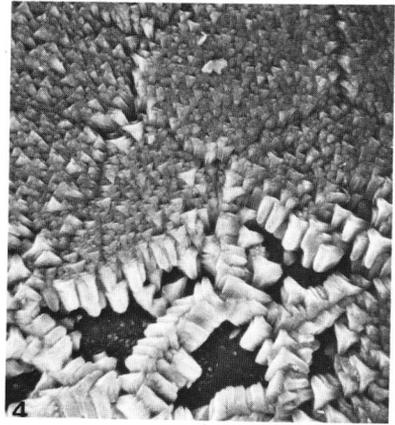
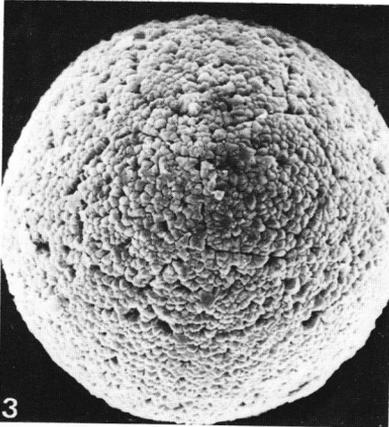
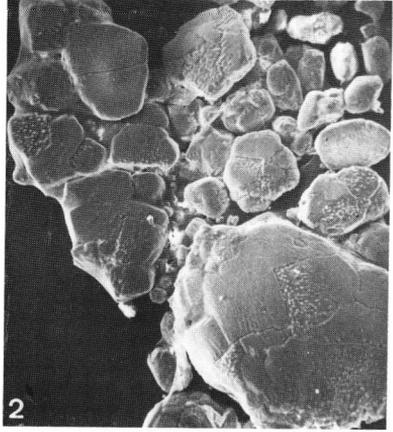
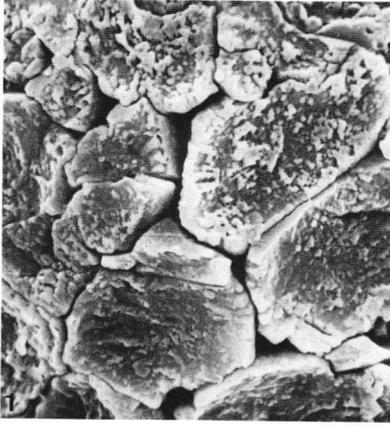
1. Einzelne, rhomboedrische Kristallite wachsen bei einheitlich schräger Orientierung mit einer Rhomboederfläche auf. Im Bereich der dickeren Innenwand können die Kristallite auch langstengelig werden.
2. Die einheitlich orientierten Kristallite sind besonders bei den Innenwänden zu großen, plattigen Kristallen verwachsen, deren Oberfläche parkettiert erscheint.

Analoge extrapalliale Mineralisate bei Mollusken zeigen zum einen, daß trotz der sehr geordnet erscheinenden Struktur eine primitive Mineralisation vorliegt, zum anderen räumen sie zumindest die Möglichkeit ein, daß es sich bei dem zweiten Strukturtyp trotz des diagenetisch wirkenden Erscheinungsbildes um eine primäre Kalzitstruktur handeln könnte:

- zu 1: Einzelne Lagen der Röhren-Auskleidung bei Teredinen zeigen geordnete Reihen einheitlich schräg orientierter Kristallite (Abb. 5/2).
- zu 2: Die Kalkdepots im Mantelsack der Nacktschnecke *Deroceras reticulatum* liegen in Form großer Kristalle mit regelmäßiger Oberflächen-Parkettierung vor (Abb. 5/4); in den Röhren-Auskleidungen der Teredinen können größere Areale einheitlich orientierter Kristallite zu Einkristallen verwachsen (Abb. 5/6).

3.2 Mineralisation

Die Mineralisation kalkiger Dinoflagellaten-Zysten – und der *incertae sedis* Gruppe *Pithonella* – erfolgt bei Formen mit einfacher Kalkwand normalerweise im Ektocoel (vereinzelt auch im Pericoel), bei doppelwandigen Individuen im Ekto- und Pericoel (Abb. 1). Der Verkalkungsvorgang verläuft in beiden Hohlräumen voneinander unabhängig. Dadurch können in beiden Wandschichten unterschiedliche Strukturen realisiert werden. Ähnliche Strukturunterschiede finden sich zum Beispiel bei den einzelnen, jeweils eigenständig mineralisierten Lagen einer Teredinen-Röhrenwand (vgl. Kap. 2.2). Die Anlage einer Ruhezyste ist bei den Peridinales in der Regel endothekal. Das Protoplasma kapselt sich dabei im Inneren einer resistenten, porenlosen organischen Hülle (= Endophragma) ein. Wie das häufige Aufwachsen der Wandkristallite auf dem Endo- bzw. Periphragma zeigt, setzt die Mineralisation erst nach der vollständigen Einkapselung des Protoplasmas ein. Sie erfolgt somit in extracellulären Schleimen in einer durch die Zelle weitgehend vorgegebenen Lösungskonzentration. Die spezifische Ausbildung der Außenwände vieler Obliquipithonellen, mit ei-



nem initialen Teppich feiner Kristallite, der nach außen durch grobe Kristalle überwachsen wird, läßt eine Mineralisation in einem abgeschlossenen System ohne nennenswerte spätere Materialzufuhr bei stetig abnehmendem Konzentrationsgefälle erkennen. Bei einheitlich mikrokristallinen Zystenwänden und überwiegend bei den radialprismatischen Wandstrukturen ist eine zusätzliche Karbonatabsorption aus dem umgebenden Wasser wahrscheinlich. Wird bei *Obliquipithonella* vor der vollständigen Mineralisierung der zur Verfügung stehenden Wandungsfreiräume der Oswald-Miers-Grenzbereich infolge hoher Ausgangskonzentrationen in den Schleimen oder infolge der möglichen Kalkadsorption nicht unterschritten, resultiert durch die permanent hohe Keimbildungsrate eine Struktur aus zahlreichen nadeligen Kristalliten, die dicht mitein-

Abb. 4

- 1: Oberfläche einer *Obliquipithonella patriciagreeleyae* (BOLLI, 1974) mit unregelmäßig gestalteten, distal abgeplatteten Kristallen (Zyste 4820); Unter-Barremium von Speeton/England; $\times 2800$.
- 2: Kalkdepot im Mantelhohlraum der rezenten Nacktschnecke *Arion* mit ähnlichen Kristallit-Konfigurationen; $\times 60$.
- 3: Apikalseite einer *Orthopithonella gustafsoni* (BOLLI, 1974) mit parasuturalen Nahtlinien (= »*O. paratabulata*« KEUPP 1980); Ober-Aptium von Schwicheldt bei Hannover (Zyste 4133); $\times 1200$.
- 4: Geregelter radialer Kristallaufwuchs aus einem *Helix*-Reparaturschleim auf einer implantierten *Pinna*-Prismenschicht. Die Prismengrenzen werden durch Suturen nachgezeichnet; $\times 650$.
- 5: Die parasuturalen Leisten bei *Calciodinellum operosum* DEFLANDRE 1947 entstehen durch verstärktes Kristallwachstum; Zyste D 105, Miozän von El Medhi/Algerien; $\times 4400$.
- 6: Regelmäßig radial orientierte Kristallite aus dem Reparatur-schleim von *Helix* zeichnen auf dem organischen Schleim einer implantierten *Pinna*-Schale infolge einer Matrizenwirkung die vorgegebenen Prismengrenzen durch Leisten nach; $\times 630$.

Fig. 4

- 1: Surface of *Obliquipithonella patriciagreeleyae* (BOLLI, 1974) with distally flattened irregularly arranged crystallites; Lower Barremian from Speeton/England; $\times 2800$.
- 2: Internal relict of the calcareous shell of the pulmonate snail *Arion* with a similar structure; $\times 60$.
- 3: Apical view of *Orthopithonella gustafsoni* (BOLLI, 1974) with parasutures (= "*O. paratabulata*" KEUPP, 1980); Upper Aptian from Schwicheldt near Hannover; $\times 1200$.
- 4: Oriented radial crystallization of repair-slime of *Helix* grown on implanted *Pinna* shell. Both, the regular radial orientation of crystals, and the reflection of the prism boundaries, is initiated by a matrix effect. The boundaries of prisms have imprinted themselves in sutures; $\times 650$.
- 5: Parasutural crests of *Calciodinellum operosum* DEFLANDRE 1947 have formed by progressive growth of wall crystals; Miocene from El Medhi/Algerien; $\times 4400$.
- 6: Regularly orientated crystals have grown from the repair-slime of *Helix* on the organic sheet of an implanted *Pinna* shell. The organic matrix induced the growth of crests which are congruent with the borders of the prisms; $\times 630$.

ander verfilzt sind und durch die gegenseitige Wachstumsbehinderung als kantarme »rods« vorliegen. Wird der Oswald-Miers-Grenzbereich unmittelbar nach der initialen Wandanlage unterschritten, entsteht eine rudimentäre Mineralisation mit distal zunehmender Strukturvergrößerung. Wird der Oswald-Miers-Grenzbereich von vornherein nicht überschritten, erfolgt überhaupt keine Mineralisation (vgl. KEUPP 1981: Taf. 20, Fig. 10–15). Derartig anorganisch ablaufende Mineralisationsprozesse im Sinne von BANDEL & HEMLEBEN (1975) können in ihrem Kristallhabitus angesichts der sehr unsauberen, mit organischen und anorganischen Molekülen bzw. Ionen angereicherten, extracellulären Flüssigkeiten durch eine Vielzahl geringster Konzentrationsschwankungen modifiziert werden. Eine Rückführung einzelner Kristallmodifikationen auf bestimmte Konzentrations-Verhältnisse, wie sie beispielsweise FOLK (1974) aufgrund des variablen Ca:Mg-Verhältnisses bei anorganischen Zementen demonstriert, ist hier unmöglich.

Je nach Organisationshöhe der Zysten-Verkalkung (Strukturtyp 1 bis 3) läßt sich eine unterschiedlich starke Beeinflussung der Mineralisate durch äußere Faktoren erkennen:

So werden die Morphotypen von *Obliquipithonella* und ihren paratabulierten Abkömmlingen in starkem Maße über die Veränderung der Keimbildungsrate von der Wassertemperatur (KEUPP 1982) und der Salinität (KEUPP & MUTTERLOSE 1984) beeinflusst. Kaltwasserformen sind durch eine generelle Vergrößerung der Wandkristallite einerseits und zunehmende Reduktion der Innenwandverkalkung andererseits gekennzeichnet. Derselbe morphologische Trend läßt sich bei zunehmender Verbrackung des ehemaligen Lebensraumes erkennen. Eine Steuerung der Wandstruktur durch den Organismus bzw. durch seine extracellulären Flüssigkeiten läßt sich innerhalb dieser Gruppe weder für die Kristallit-Orientierung noch für den Kristallhabitus erkennen.

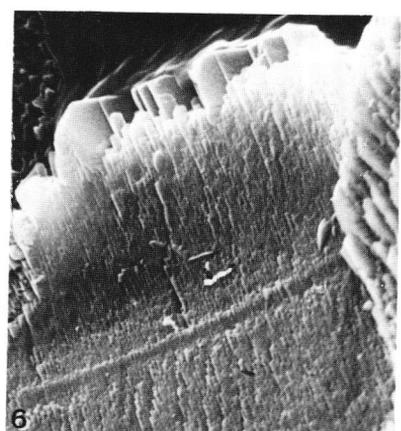
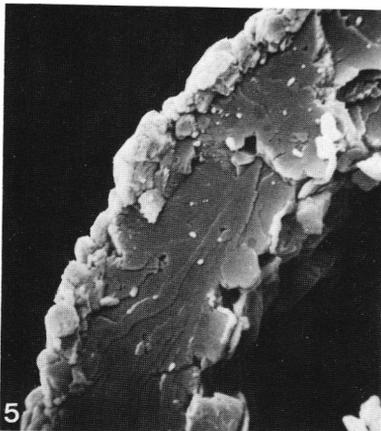
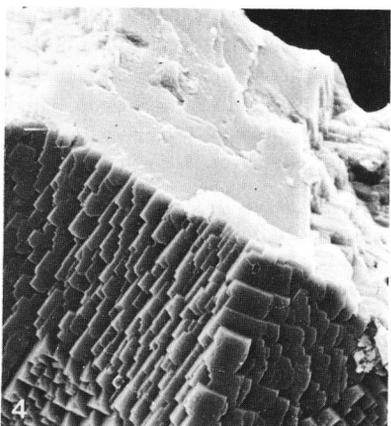
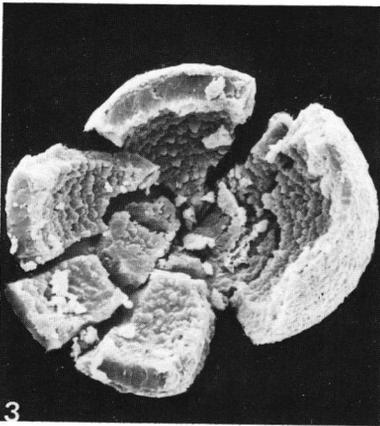
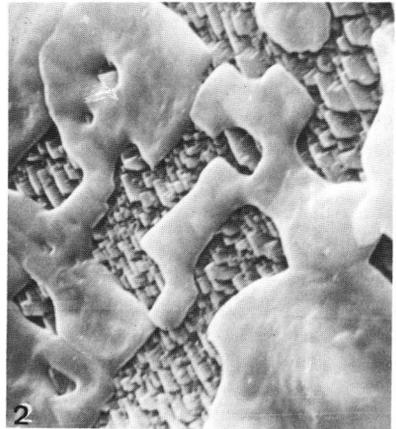
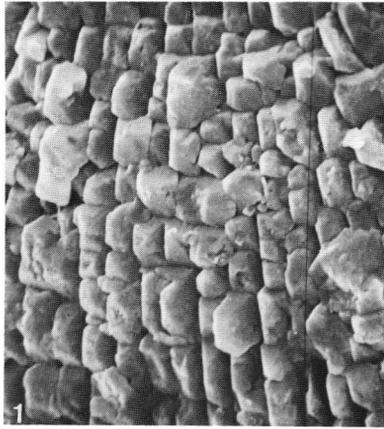
Die regelmäßige, radiale Ausrichtung der Kalzitkristallite bei den radialprismatischen Strukturtypen scheint analog zu den Experimenten mit auf *Helix* transplantierten Fragmenten einer *Pinna*-Schale auf einer Matrizenwirkung der organischen Basismembran (Endo- bzw. Periphragma) oder der extracellulären Schleime selbst zu basieren. Übereinstimmend mit vielen Kalkzysten sind auch die triradiaten Initialkristallite, die aus dem Reparaturschleim epitaktisch aufwachsen, die erst im Zuge der fortschreitenden Mineralisation ihre Flächen auffüllen. Das meistens ausgeprägte Längenwachstum der Kristallite (z. B. *Rhagothorax*, *Echinodinella*, *Calcigonellum*) wird wahrscheinlich durch eine konstitutionelle Übersättigung begünstigt: Die Lösungs-Verunreinigungen werden dabei angereichert und anisotrop zwischen die wachsenden Kristallite abgedrängt. Dadurch werden die seitlichen Kristallflächen von der Karbonatzufuhr abgeschirmt. Nur die rasch vorwachsenden Kristallspitzen werden mit Kalk versorgt. Durch Festlegung der Kristallorientierung ist der phänotypische Strukturspielraum gegenüber den Zysten vom *Obliquipithonella*-Typ deutlich einge-

schränkt. Doch zeigt beispielsweise die phänotypische Reihe der *Orthopithonella porata*-Gruppe (vgl. KEUPP 1981: Taf. 11) deutlich, daß auch hier die Kristallgröße in Abhängigkeit von der Keimbildungsrate variiert. Eine statistisch gesicherte Zuordnung fein- oder grobkristalliner Morphotypen zu jeweils definierten Umwelteinflüssen ist jedoch bisher infolge des zu individuenarmen Vorkommens dieser Artgruppe in der borealen Unterkreide nicht möglich. Die in ihrer Ausbildung starken individuellen Schwankungen ausgesetzte suturale Paratabulation (FÜTTERER 1976; KEUPP 1980a, 1984) von *Calciodinellum* DEFLANDRE 1947 und *Calcigonellum* DEFLANDRE 1948, die durch verstärktes Wachstum der Wandkristallite erzeugt wird, kann ebenfalls in Analogie zu den Experimenten mit der *Pinna*-Schale im *Helix*-Reparaturschleim durch epitaktische Matrizenwirkung erklärt werden. Die Randzonen der *Pinna*-Prismen, die im Falle der Dinoflagellaten-Zysten durch eine Nachzeichnung der thekalen Täfelung im Bereich der extracellulären Schleime gekennzeichnet sind, werden durch leistenartige Verwachsung der radialen Kristallite verstärkt nachgezeichnet (Abb. 4/6). Die in ihrer Höhe und Intensität variablen Parasuturen sind somit Ausdruck unterschiedlicher Verfügbarkeit von Karbonat während der Mineralisation. Es ist daher zu erwarten, daß die Steuerung für flache oder hohe parasuturale Kämme, die lokalstratigraphisch ausgewertet werden können (KEUPP 1980a), umweltabhängig ist. Das Durchpausen einzelner Kristalle der *Pinna*-Prismenschicht durch feine Nahtlinien in der epitaktisch aufgewachsenen Kristallschicht (vgl. Kap. 2.5, Abb. 4/4) in unserem Experiment liefert auch für die Entstehung der epithekalen Paratabulation der *Orthopithonella gustafsoni*-Gruppe (KEUPP 1980b, 1981) eine entsprechende Deutungsmöglichkeit.

Die regelmäßig schräge Orientierung der rhomboedrischen Kristallite, die bei *Pithonella* LORENZ 1901 sensu VILLAIN 1977 zu einer in Reihen angeordneten Parkettstruktur führt, ließe sich ebenfalls durch eine einfache Matrizenwirkung erklären. Das Auftreten analoger Strukturen bei der Bohrlochauskleidung von Tereidinen bzw. den Kalkdepots von *Deroceras* belegt, daß der scheinbar hohe strukturelle Ordnungsgrad dem primitiven, extrapallialen/extracellulären Mineralisationsvorgang nicht entgegensteht. Auch hier scheint eine Herabsetzung der Keimbildungsrate vor allem innerhalb des »Pericoels« zur primären Bildung großer Einkristalle zu führen.

4. Ergebnisse

Der Vergleich von typischen Wandstrukturen bei Dinoflagellaten-Kalkzysten mit einfachsten kalzitischen Mineralisaten verschiedener Mollusken ergibt, daß alle Dinoflagellaten-Zysten und ihnen mutmaßlich nahestehende Formen in einer analogen extracellulären Mineralisation gebildet wurden. Entsprechend ist der Mineralisationsvorgang nicht oder nur in geringem Umfang genetisch gesteuert. So läßt der deutlich von Umwelteinflüssen phänotypisch beeinflusste



Obliquipithonella KEUPP 1984-Typ keine genetische Steuerung erkennen. Bei *Orthopithonella* KEUPP 1984 und *Pithonella* LORENZ 1901 sensu VILLAIN 1977 ist lediglich die Kristall-Orientierung durch die organische Matrizze vorgeschrieben und schränkt den ökologisch kontrollierten Variationsspielraum ein. Die Experimente mit lebenden Mollusken liefern Modelle, mit deren Hilfe die suturalen Paratabulationen von *Calciodinellum*, *Calcigonellum* und *Orthopithonella* zu erklären sind. Die organische Matrizze und das Karbonatangebot steuern ihre Variabilität. Die systematische Zuordnung von *Pithonella* ist aus dem morphologischen Vergleich ohne Paratabulationen nicht zu ermitteln. Der offensichtliche Zystencharakter (teils mit, teils ohne Schlüpföffnung) und der prinzipiell den gesicherten Dinoflagellaten-Zysten analoge Mineralisationsvorgang stehen jedoch einer möglichen Dinoflagellaten-Deutung nicht entgegen.

Der vorgelegte Vergleich stützt das Postulat KEUPPs (1981, 1982, 1984), demzufolge viele strukturelle Erscheinungsformen der Wand kalkiger Dinoflagellaten-Zysten für die Systematik unzuverlässig oder unbrauchbar sind. Er zeigt deutlich, wie gefährlich eine paläontologische Systematik sein kann, die sich al-

Abb. 5

- 1: Oberfläche einer *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN, 1865) mit einheitlich schräg orientierten Kalzitkristalliten; Aptium (?) aus einer Bohrung in Niedersachsen; $\times 4500$.
- 2: Auskleidung einer *Teredo*-Röhre: die untere Lage weist eine analoge Struktur auf; $\times 1400$.
- 3: Aufgebrochene *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN, 1865) mit doppelschichtiger Kalkwand: Die dickere Innenwand besteht aus grobkristallinem Kalzit mit parkettierter Innenfläche; Unter-Kreide von Niedersachsen; $\times 630$.
- 4: Grobe Kalzitkristalle mit regelmäßigem Oberflächenparkett bei einem Schalenrelikt der rezenten pulmonaten Nacktschnecke *Deroceras reticulatum*; $\times 500$.
- 5: Doppelwand einer *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN, 1865): Die regelmäßig orientierten Kristallite der dickeren Innenwand sind zu großen Einkristallen (analog Abb. 5/4) verwachsen; Unterkreide Niedersachsen; $\times 3000$.
- 6: Ähnliche Verwachsungen einzelner Parkett-Kristallite in der Wandauskleidung einer rezenten *Teredo*; $\times 4800$.

Fig. 5

- 1: The surface of *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN, 1865) shows crystallites of uniformly oblique orientation; Aptian (?) from a borehole in Niedersachsen; $\times 4500$.
- 2: The lower layer of the coating of a borehole of the Recent bivalve *Teredo* is covered by a thin layer of platy rhomboedrons, constructed in an analogous way; $\times 1400$.
- 3: The fractured *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN, 1865) shows two wall layers. The thicker inner wall consists of sparry calcite showing a parquetlike inner surface; Lower Cretaceous from a borehole in Niedersachsen; $\times 630$.
- 4: The coarse calcitic crystallites of the shell-relict of the Recent pulmonate snail *Deroceras reticulatum* shows a regular parquet-like surface; $\times 500$.
- 5: Double-layered wall of *Pithonella sphaerica* (KAUFMANN, 1865): small crystallites forming the regular pattern of the inner wall-surface have fused to form large blocky crystals; Lower Cretaceous from a borehole in Niedersachsen; $\times 3000$.
- 6: Similarly fused crystallites from the borehole coating of Recent *Teredo*; $\times 4800$.

lein auf morphologische Kriterien stützt, ohne sich um das Verständnis der Genese dieser Kriterien zu bemühen.

Conclusions

Comparison of typical wall structures of calcareous dinoflagellate cysts with simplest calcitic structures found among different molluscs allows to conclude that all calcareous dinoflagellate and related cysts have been formed in an analogous mode of mineralization. Accordingly the mineralization was not or only slightly controlled by the organism.

In *Obliquipithonella*, the morphology of the crystallites is only controlled by the environment. In *Orthopithonella* and *Pithonella* only organic matrix determines the orientation of the crystallites. Further growth, shape and size is mostly governed by the environment. Experiments with molluscs provide models for the interpretation of sutural paratabulation in *Calciodinellum*, *Calcigonellum*, and *Orthopithonella*. Here the shape of the organic matrix and the environmentally controlled availability of calcium carbonate determine the type and intensity of paratabulations. Growth on *Pinna* prism structure provides us with a model for parasutural crests on one side and sutures on the other side.

Systematic placement of *Pithonella* can not be determined by comparing wall structures alone, as long as paratabulation is not known from members of the group. It, therefore, remains a group of uncertain affinities. Arguments for placement within the dinoflagellates could be seen in the presence of an archeopyle (hole for hatching) in some individuals and similarities in the mineralization of the wall.

The comparison of molluscan and dinoflagellate structures supports KEUPP's opinion (1981, 1982, 1984) that many structural configurations of the wall of dinoflagellate cysts do not provide reliable data for systematics. Our model represents a case that exemplifies the danger of a taxonomy based only on morphological criteria, especially, when conditions of their formation are unknown.

5. Literatur

- BALECH, E. (1967): Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de Mexico Caribe. - Rev. Mus. argent. Cienc. nat. »Bernardino Rivadavia« Inst. nac. Invest. Cienc. Nat., Hidrobiol., 2 (2): 77-126, Taf. 1-9; Buenos Aires.
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. - Facies, 7: 1-198, Taf. 1-22; Erlangen.
- BANDEL, K. & HEMLEBEN, CHR. (1975): Anorganisches Kristallwachstum bei lebenden Mollusken. - Paläont. Z., 49 (3): 298-320; Stuttgart.
- BOLLI, H. M. (1974): Jurassic and Cretaceous Calcisphaerulidae from DSDP Leg 27, Eastern Indian Ocean. - Init. Rep. DSDP, 27 (eds. VEEVERS, J. J., et al.): 843-907, Taf. 1-24; Washington.

- DEFLANDRE, G. (1947): *Calciodinellum* nov. gen., premier représentant d'une famille nouvelle de Dinoflagellés fossiles à theque calcaire. – C. R. Acad. Sci., **224**: 1781–1782; Paris.
- (1948): Les Calciodinellidés Dinoflagellés fossiles à theque calcaire. – Botaniste, **34**: 191–219; Caen.
- FÜTTERER, D. (1976): Kalkige Dinoflagellaten («Calciodinelloideae») und die systematische Stellung der Thoracosphaeroideae. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **151** (2): 119–141; Stuttgart.
- KAMPTNER, E. (1958): Betrachtungen zur Systematik der Kalkflagellaten, nebst Versuch einer neuen Gruppierung der Chrysomonadales. – Arch. Protistenkde., **103** (1/2): 54–116; Jena.
- KAUFMANN, F. J. (1865): Polythalamien des Seewerkalkes. – [In:] HEER, O. (Hrsg.): Die Umwelt der Schweiz: 194–199; Zürich.
- KEUPP, H. (1979a): Calciodinelloidea aus der Blätterton-Fazies des nordwestdeutschen Unter-Barremium. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover, **122**: 7–69, Taf. 1–11; Hannover.
- (1979b): Lower Cretaceous Calcisphaerulidae and their relationship to calcareous dinoflagellate cysts. – Bull. Centre Rech. Explor. – Prod. Elf-Aquitaine, **3** (2): 651–663, Taf. 1–6; Pau.
- (1979c): *Alasphaera caudata* n. g., n. sp., eine neue Calciodinelloidee aus der Unterkreide (Hauterivium) Nordwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1979** (5): 284–290; Stuttgart.
- (1980a): *Calcigonellum* DEFLANDRE 1948 und *Echinodinella* n. gen. (kalkige Dinoflagellaten-Zysten) aus der nordwestdeutschen Unter-Kreide. – Facies, **2**: 123–148, Taf. 14–17; Erlangen.
- (1980b): *Pithonella paratabulata* n. sp., eine unterkretazische Calcisphäre mit äußerer Paratabulation. – Facies, **3**: 239–249, Taf. 30–31; Erlangen.
- (1981): Die kalkigen Dinoflagellaten-Zysten der borealen Unter-Kreide (Unter-Hauterivium bis Unter-Albium). – Facies, **5**: 1–190, Taf. 1–53; Erlangen.
- (1982): Die kalkigen Dinoflagellaten-Zysten des späten Apt und frühen Alb in Nordwestdeutschland. – Geol. Jb., **A 65**: 307–363, 9 Taf.; Hannover.
- (1984): Revision der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten G. DEFLANDRES, 1948. – Paläont. Z., **58** (1/2): 9–31; Stuttgart.
- KEUPP, H. & MUTTERLOSE, J. (1984): Organismenverteilung in den D-Beds von Speeton (Unterkreide, England) unter besonderer Berücksichtigung der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten. – Facies, **10**: 153–178, Taf. 20–23; Erlangen.
- KRASHENINNIKOV, V. A. & BRASOV, I. A. (1983): Cretaceous Calcisphaerulids of the Falkland Plateau, Leg. 71, Deep Sea Drilling Project. – Int. Rep. DSDP, **71** (2) (eds.: BLAKESLEE, J. H. & LEE, M.): 977–997, Taf. 1–12; Washington.
- LOEBLICH, III, A. R. (1965): Dinoflagellate nomenclature. – Taxon, **14** (1): 15–18; Utrecht.
- LORENZ, T. (1901): Geologische Studien im Grenzgebiet zwischen helvetischer und ostalpiner Fazies. Teil II: Südlicher Rhaetikon. – Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br., **12**: 34–62; Freiburg.
- PFLAUMANN, U. & KRASHENINNIKOV, V. A. (1978): Cretaceous Calcisphaerulids from DSDP Leg 41, Eastern North Atlantic. – Init. Rep. DSDP, **41** (eds.: LANCELOT, Y. et al.): 817–839, Taf. 1–8; Washington.
- RICHTER, D. K. & FÜCHTBAUER, H. (1978): Ferroan calcite replacement indicates former magnesian calcite skeletons. – Sedimentology, **25**: 843–860; Amsterdam.

- VILLAIN, J.-M. (1977): Les Calcisphaerulidae: Architectures, Calcification de la paroi et phylogénese. – *Palaeontographica Abt. A*, **159** (Lfg. 5–6): 139–177, Taf. 42–47; Stuttgart.
- WALL, D.; GUILLARD, R. R. L.; DALE, B.; SWIFT, E. & WATABE, N. (1970): Calcitic resting cysts in *Peridinium trochoideum* (STEIN) LEMMERMANN, an autotrophic marine dinoflagellate. – *Phycologia*, **9** (2): 151–156; Oxford.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 30. Mai 1984.

Anschrift der Verfasser:

Dr. K. BANDEL, Institut für Paläontologie, Universität Erlangen-Nürnberg, Loewenichstr. 28, D-8520 Erlangen; Dr. H. KEUPP, Institut für Geologie, Ruhr-Universität Bochum, Universitätsstr. 150, D-4630 Bochum.