

**Die Bedeutung der Struktur der Zystenwand
Kalkiger Dinoflagellaten (Thoracosphaeraceae, Dinophyceae)**

K.J. Sebastian Meier¹, Nicole Engemann², Marc Gottschling³ & Rolf Kohring²

Zusammenfassung: Kalkige Dinoflagellaten sind durch die Bildung kokkaler Entwicklungsstadien mit kalkigen Strukturen charakterisiert und bilden aufgrund molekularer Phylogenien eine monophyletische Gruppe. Die Klassifikation (vornehmlich fossiler) Kalkiger Dinoflagellaten beruht auf einem Merkmalskomplex, der die Ausrichtung der kristallographischen Hauptachse (c-Achse) der die Zystenwand bildenden Kristalle berücksichtigt. Es werden drei Typen innerhalb der Kalkigen Dinoflagellaten unterschieden: „unregelmäßig oblique“, „regelmäßig radial“ und „regelmäßig tangential“. Dünnschnitte kokkaler Entwicklungsstadien von 20 Kulturen Kalkiger Dinoflagellaten (verteilt auf die Taxa *Calcigonellum*, *Calciodinellum*, *Pernambugia*, *Scrippsiella*, *Thoracosphaera*) wurden hinsichtlich ihrer Optischen Kristallographie untersucht und durch Individuen nicht in Kultur vorliegender Arten ergänzt (*Melodomuncula*, *Posoniella*). Die Orientierung der c-Achse der Wandkristalle konnte zweifellos nur bei denjenigen Arten festgestellt werden, die eine durchgehende Wand mit fest verbundenen Elementen aufweisen. „Regelmäßig tangential“ sind demnach *Calcigonellum*, *Calciodinellum*, *Pernambugia* und *Thoracosphaera*. „Regelmäßig radial“ ist *Leonella*, während *Melodomuncula* und *Posoniella* zu den Formen mit „unregelmäßig obliquer“ Ausrichtung der Kristalle zählen. Bei allen Arten von *Scrippsiella* ist die Deutung der Dünnschnitte erschwert, da die Kristalle nicht fest miteinander verbundenen sind oder nur einen Teil der Oberfläche bedecken. Die meisten Arten von *Scrippsiella* werden dennoch als „regelmäßig tangential“ eingestuft. Eine Korrelation zwischen Optischer Kristallographie und molekularen Phylogenien Kalkiger Dinoflagellaten ist nur bedingt möglich.

Abstract: Calcareous dinoflagellates are characterised by forming coccoid life-cycle stages with calcareous structures and constitute a monophyletic group as inferred from molecular phylogenies. Classification of (primarily fossil) calcareous dinoflagellates is based on the character complex that considers the orientation of the crystallographic main axis (c-axis) of the crystals forming the cyst wall. Three types of calcareous dinoflagellates are readily distinguished: „irregularly oblique“, „regularly radial“, „regularly tangential“. Thin sections of coccoid stages of 20 calcareous dinoflagellate strains (comprising the taxa *Calcigonellum*, *Calciodinellum*, *Pernambugia*, *Scrippsiella*, *Thoracosphaera*) were investigated with respect to their optical crystallography and were complemented by individuals that were not available in culture (*Melodomuncula*, *Posoniella*). Doubtless determination of the orientations of the c-axes was only possible for those species, which exhibited a continuous wall with connected elements. „Regularly tangential“ are *Calcigonellum*, *Calciodinellum*, *Pernambugia* and *Thoracosphaera*. *Leonella* is „regularly radial“, while *Melodomuncula* and *Posoniella* are forms with „irregularly oblique“ orientations of the crystals. In all species of *Scrippsiella*, interpretation of the thin sections was problematic because the single crystals are not coalesced or cover only a part of the cyst surface. Nevertheless, most species of *Scrippsiella* are considered to be „regularly tangential“. Optical crystallography can only partly be used for high-level taxonomy in calcareous dinoflagellates.

Anschrift der Autoren: **1** Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Labor für Rasterelektronenmikroskopie, Ludewig-Meyn-Straße 16, D-24118 Kiel. Email: smeier@gpi.uni-kiel.de.

2 Freie Universität Berlin, Institut für Geologische Wissenschaften, Fachbereich Paläontologie, Malteserstraße 74–100, Haus D, D-12249 Berlin.

3 Ludwig-Maximilians-Universität München, Department Biologie I, Bereich Biodiversitätsforschung, Organismische Biologie, Systematische Botanik und Mykologie, Menzinger Straße 67, D-80638 München.

Kalkige Dinoflagellaten (Thoracosphaeraceae, Peridinales) sind eine in molekularen Phylogenien als monophyletisch erkannte Gruppe (d’Onofrio et al. 1999, Gottschling et al. 2005), die alle Dinoflagellaten umfasst, die eine kokkale Entwicklungsphase mit kalkigen Strukturen ausbilden (Elbrächter et al. 2008). Bei anderen Dinoflagellaten bestehen die Wände vergleichbarer Stadien (so genannter Zysten) aus Dinospurin (einem Stoff, der dem unter den Embryophyta weit verbreiteten Sporopollenin ähnlich ist). Somit ist die Fähigkeit

Kalk zu bilden einmalig unter den zahlreichen Arten der Alveolata (zu denen die Dinophyceae gemeinsam mit den Apicomplexa und Ciliata gehören) und kann als morphologisch abgeleitetes Merkmal (Apomorphie) angesehen werden (Wall & Dale 1968, Keupp 1991, Janofske 1992, Kohring et al. 2005). Aufgrund von Sequenzvergleichen gehören zu den Thoracosphaeraceae darüber hinaus allerdings auch mehrere Arten, von denen bislang keine Kalkstadien bekannt sind und bei denen die Fähigkeit zur Kalkabscheidung möglicherweise sekundär verloren gegangen ist. Der Fossilbericht Kalkiger Dinoflagellaten ist umfangreich (Keupp 1981, Kohring 1993, Hildebrand-Habel & Streng 2003), so dass den relativ wenigen (etwa 30), bislang bekannten rezenten Vertretern etwa 260 beschriebene fossil belegte Arten gegenüberstehen (Fensome & Williams 2004, Streng et al. 2004, Zonneveld et al. 2005, Elbrächter et al. 2008).

Die Ultrastruktur der kalkigen Wand hat große Bedeutung für die Systematik und Taxonomie der Thoracosphaeraceae. In diesem Zusammenhang kommt Helmut Keupp der Verdienst zu, die Klassifizierung fossiler Arten und Artengruppen anhand der Anordnung der Kristalle in der Wand eingeführt zu haben (Keupp 1981). Dabei ist ausschliesslich die kristallographische Orientierung der Kristalle von Bedeutung, also die Ausrichtung ihrer c-Achsen: Im Gegensatz zu Kristallmorphologie und -habitus kann diese nicht durch sekundäre Prozesse verändert werden. Dies begründet sich durch die Annahme, dass die Biomineralisation stark durch den Organismus kontrolliert ist, wodurch Wachstum und Ausrichtung der Kristalle durch organische Vorläuferphasen vorgegeben sind (Henriksen et al. 2004). Aus den Studien von Keupp (1981, 1987, 1991) und Kohring (1993) ging so ein taxonomisches Konzept für die supragenerische Klassifizierung (fossiler) Kalkiger Dinoflagellaten hervor. Es unterscheidet vier Typen der Orientierung der kristallographischen c-Achse (Abb. 1): "unregelmäßig oblique", "regelmäßig radial" und "regelmäßig tangential"; der vierte Typ mit "regelmäßig obliquer" Orientierung ist ein Merkmal der Pithonellen, wobei es sich um eine Gruppe ausgestorbener Mikrofossilien handelt, die aufgrund fehlender typischer Merkmale bisher nicht eindeutig den Dinoflagellaten zugeordnet werden kann (Streng et al. 2004). Die supragenerische Klassifizierung rezenter und fossiler Dinoflagellaten im Allgemeinen basiert auf Tabulationsmustern, welche in den im Plankton vorkommenden, frei beweglichen Erscheinungsformen (den so genannten Theken) angelegt ist, und in die fossilisierbaren, kokkalen Entwicklungsstadien übertragen werden kann (Fensome et al. 1993). Diese Tabulationsmuster sind innerhalb der Thoracosphaeraceae über den gesamten Fossilbericht seit dem Oberen Jura bis zu den rezenten Kalkigen Dinoflagellaten betrachtet sehr konserviert. Daher wurde eine supragenerische Unterteilung der Kalkigen Dinoflagellaten anhand der im Vergleich merkmalsreicheren kristallographischen Orientierung der Wandkristalle angezweifelt (Fensome et al. 1993).

Auf der Grundlage des ribosomalen Sequenzvergleichs gliedern sich die Thoracosphaeraceae in drei Artengruppen (Gottschling et al. 2005), namentlich das E/Pe-Taxon (für Arten von *Enciculifera* Balech, 1967 und *Pentapharsodinium* Indel. & A.R.Loeb.), das T/Pf-Taxon (einschliesslich Arten von *Thoracosphaera* Kamptner und *Pfiesteria* Steid. & J.M.Burkh.) und *Scrippsiella* Balech ex A.R.Loeb. sensu lato (s.l.; einschliesslich *Calciodinellum* Deflandre, 1947 und *Pernambugia* Janofske & Karwath). Morphologische Ansätze zum Systematisieren der Thoracosphaeraceae wie die Untersuchung des Operkulums und der Archäopyle (Keupp & Versteegh 1989, Streng et al. 2004) erfahren durch die molekularen Untersuchungen der letzten Jahre teilweise Bestätigung. So finden sich (soweit bekannt) Arten mit einer apikalen Archäopyle in den Taxa E/Pe und T/Pf, während größere, so genannte kombinierte Archäopylen ausschliesslich bei Angehörigen von *Scrippsiella* s.l. vorkommen. Das paläontologisch bedeutsame System, das die Orientierung der kristallographischen c-Achse der die Zystenwand aufbauenden Kristalle verwendet, kann derzeit allerdings kaum anhand molekularer Stammbäume geprüft werden, da diesbezügliche Daten für die überwiegende Mehrzahl der rezenten Arten schlichtweg fehlen.

In dieser Übersichtsarbeit soll die Wandstruktur rezenter Kalkiger Dinoflagellaten einer kritischen Prüfung unterzogen werden, um so zur Klärung der Übereinstimmung morphologischer und molekularer Befunde beizutragen. Zur Bestimmung der kristallographischen Orientierung hat sich eine lichtmikroskopische Untersuchung von Dünnschnitten bei gekreuzten Polarisatoren mit Gipskeil im Strahlengang etabliert. In diesem Zusammenhang hat sich herausgestellt, dass die Kristalle oftmals nicht idiomorph ausgebildet sind und somit nicht von der Gestalt auf die Lage der c-Achse geschlossen werden kann (Janofske 1996, Janofske & Karwath in Karwath 2000). Mit dieser Methode werden hier repräsentative Vertreter der drei molekular erkannten Artengruppen Kalkiger Dinoflagellaten untersucht (Abb. 2).

Zwanzig Kulturenstämme Kalkiger Dinoflagellaten der Lebendsammlung der Universität Bremen wurden untersucht (Tab. 1; Engemann 2005). Zusätzlich wurden zwei Arten Kalkiger Dinoflagellaten aus Oberflächensedimenten ausgelesen, die nicht in Kultur gebracht werden konnten. Für Untersuchungen am Raster-Elektronenmikroskop (REM) wurden die Zellen aus den Kulturenstämmen standardmäßig mit einer Ethanol- oder Azetonreihe dehydriert und abschliessend mit Hexamethyldisilazan behandelt.

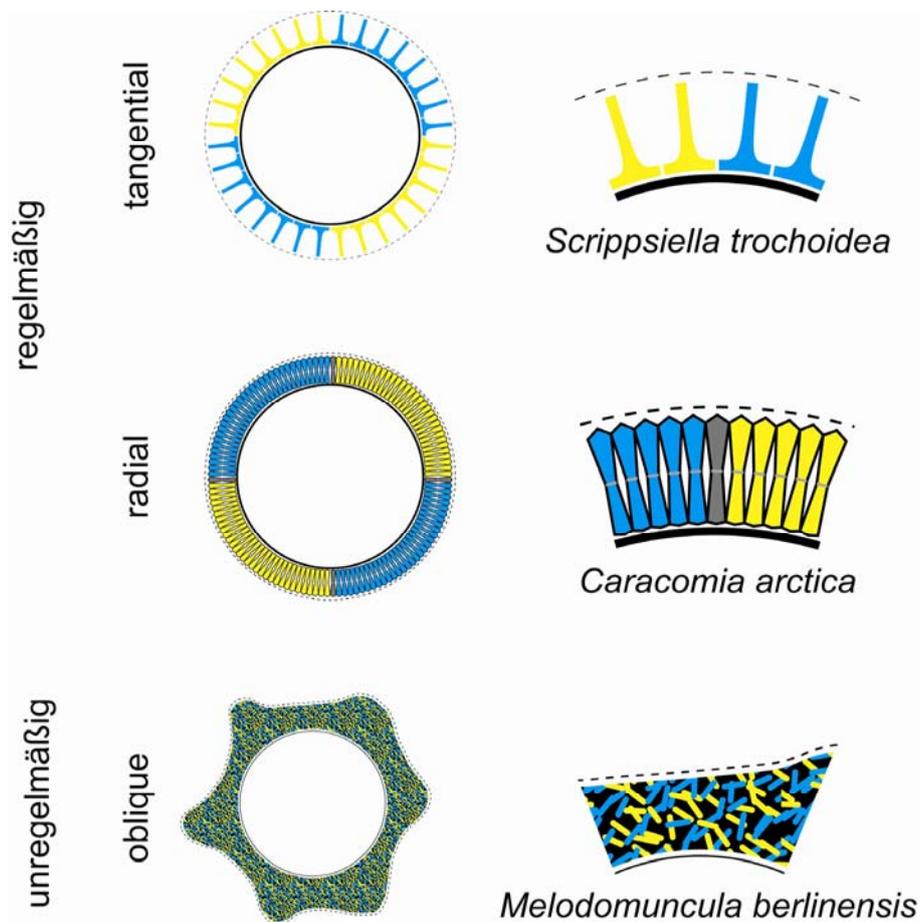


Abb. 1: Schematische Darstellung der Wandtypen anhand repräsentativer Vertreter. Gelbe und blaue Farben geben die typischen Interferenzfarben bei Betrachtung im Dünnschnitt mit gekreuzten Polarisatoren und Gipskeil im Strahlengang wieder.

Dieses Vorgehen verhindert die Deformation der Zellen bei anschließender Lufttrocknung. Ein CamScan CS44 REM und ein Philips XL30 REM (im Fall von Abb. 5A: *Leonella* Janofske & Karwath und Abb. 5D: *Pernambugia* (Kamptner) Janofske & Karwath) wurden eingesetzt.

Für die Dünnschnitte wurden Zellen in Kunstharz eingebettet (Spurr 1969); ein genaues Protokoll findet sich in Meier et al. (2002). Ein Zeiss Axiophot Lichtmikroskop und ein Leica DMRX Mikroskop (im Fall von *Melodomuncula* G.Versteegh und *Posoniella* Streng, Banasová, Reháková & H.Willems) wurden zur lichtmikroskopischen Analyse eingesetzt. Die Methode zur Bestimmung der kristallographischen Orientierung der Kalzitkristalle in der Wand ist bei Janofske (1996) ausführlich beschrieben.

Tab. 2 fasst die Ergebnisse zu allen lichtmikroskopisch im Dünnschnitt bisher untersuchten Arten Kalkiger Dinoflagellaten zusammen. Die Orientierung der c-Achse der Wandkristalle konnte zweifellos nur für diejenigen Arten festgestellt werden, die eine durchgehende Wand mit fest verbundenen Elementen aufweisen. „Regelmäßig tangential“ sind demnach Arten von *Thoracosphaera* (Abb. 3E, 3F) und *Calciodinellum* (Abb. 3M, 3N, 3P), sowie *Calcigonellum infula* (Abb. 3H) und *Pernambugia tuberosa* (Abb. 3G). Zweifellos „regelmäßig radial“ ist *Leonella granifera* (Abb. 5A, 5E). „Unregelmäßig oblique“ Formen sind *Posoniella tricarinelloides* (Abb. 5B, 5F) und *Melodomuncula berlinensis* (Abb. 5C, 5G). Bei allen Arten von *Scrippsiella* ist die Deutung der Dünnschnitte erschwert, da die Kristalle nicht fest miteinander verbundenen sind oder nur einen Teil der Oberfläche bedecken (Abb. 3K, 4C; *Scrippsiella lachrymosa* und *Scrippsiella trifida*) und somit bei der Präparation verkippen konnten. Die meisten Arten werden dennoch als „regelmäßig tangential“ eingestuft (Abb. 4F, 4H, 4N, 4O, 4P, 4R), lediglich bei *Scrippsiella trifida* (Abb. 4G), *Scrippsiella lachrymosa* (Abb. 3O) und einigen Exemplaren von *Scrippsiella trochoidea* ist kein klares Bild zu erkennen (Abb. 4E, 4M, 4Q, 4S).

Tab. 1: Liste der untersuchten Kalkigen Dinoflagellaten (**n** = Anzahl der untersuchten Individuen).

Kultur Nr.	Name	Abb.	Breite	Länge	n
GeoB 110	<i>Calcigonellum infula</i> Deflandre, 1949	3D, 3H	41°21'N	3°01'E	~ 20
GeoB*31	<i>Calciodinellum albatrosianum</i> (Kamptner) Janofske & Karwath	3L, 3P	11°29'N	21°01'W	~ 400
GeoB*165	“ <i>Calciodinellum</i> ” <i>levantinum</i> S.Meier, Janofske & H.Willems	3J, 3N	32°43'N	34°10'E	~ 400
tub*2	“ <i>Calciodinellum</i> ” spec.	3I, 3M	28°15'S	78°00'W	~ 75
GeoB153	<i>Leonella granifera</i> (Fütterer) Janofske & Karwath	5A, 5E	02°19'S	08°04'E	1
-	<i>Melodomuncula berlinensis</i> G.Versteegh	5C, 5G	32°19'N	34°10'E	1
GeoB 61	<i>Pernambugia tuberosa</i> (Kamptner) Janofske & Karwath	3C, 3G	11°32'S	28°35'W	~ 500
-	<i>Posionella tricarineloides</i> (G.Versteegh) Streng, Banasová, Reháková & H.Willems	5B, 5F	40°41'N, 32°19'N	13°59'E, 34°10'E	1
GeoB 259	<i>Scrippsiella lachrymosa</i> Lewis	3K, 3O	63°23'N	9°30'E	12
GeoB 237	<i>Scrippsiella</i> spec.	4D, 4H	59°47'N	10°45'E	~ 300
GeoB 109	<i>Scrippsiella trifida</i> Lewis	4C, 4G	42°26'N	3°41'E	20
GeoB*96	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4Q	38°18'N	3°57'E	50
GeoB 140	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4I, 4M	21°16'N	20°42'W	35
GeoB 188	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4R	42°8'N	3°07'E	45
GeoB*202	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4J, 4N	36°40'N	26°03'E	40
GeoB 210	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4S	39°59'N	26°04'E	15
GeoB*214	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4K, 4O	53°45'N	8°34'E	> 150
GeoB*238	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4L, 4P	59°47'N	10°45'E	~ 25
IO 14-01	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F.Stein) A.R.Loeb.	4T	37°06'N	8°55'W	~ 60
GeoB*160	<i>Scrippsiella trochoidea</i> var. <i>aciculifera</i> Montresor	4A, 4E	27°44'N	35°03'E	10

GeoB 228	<i>Scrippsiella trochoidea</i> var. <i>aciculifera</i> Montresor	4B, 4F	40°07'N	17°19'E	55
GeoB 112	<i>Thoracosphaera</i> spec.	3A, 3E	34°18'N	19°54'E	~ 1000
GeoB*148	<i>Thoracosphaera heimii</i> (Lohmann) Kamptner	3B, 3F	2°19'S	8°04'E	~ 1000

Tab. 2: Rezente, bisher im Lichtmikroskop untersuchte Arten. Abbildungsnummern beziehen sich auf die Ergebnisse dieser Arbeit. Wandtypen: **T** = tangential, **O** = oblique, **R** = radial. * = Einstufung nicht durch Dünnschnitte belegt.

Name	Wand	Referenz / Beleg
<i>Scrippsiella sensu lato</i>-Artengruppe		
<i>Calcigonellum infula</i>	T	Hildebrand-Habel (2002); Abb. 3H
<i>Calciodinellum albatrosianum</i>	T	Janofske (1996); Karwath (2000); Abb. 3P
“ <i>Calciodinellum</i> ” <i>elongatum</i>	T	Meier et al. (2002)
“ <i>Calciodinellum</i> ” <i>levantinum</i>	T	Meier et al. (2002); Abb. 3N
<i>Calciodinellum operosum</i>	T	Montresor et al. (1997)
<i>Pernambugia tuberosa</i>	T	Abb. 3G
"	O	Janofske (1996); Karwath (2000)
<i>Scrippsiella trifida</i>	T	Head et al. (2006)
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	T	Janofske (2000); Abb. 4F, 4H, 4N, 4O, 4P, 4R
<i>Scrippsiella lachrymosa</i>	?T	Abb. 3O
<i>Thoracosphaera/Pfiesteria</i>-Artengruppe		
<i>Thoracosphaera heimii</i>	T	Karwath (2000); Abb. 3F
<i>Thoracosphaera</i> sp.	T	Abb. 3E
<i>Leonella granifera</i>	R	Janofske (1996); Karwath (2000), Abb. 5E
<i>Ensiculifera/Pentapharsodinium</i>-Artengruppe		
<i>Calcicarpinum bivalvum</i> G.Versteegh [= <i>Pentapharsodinium</i> <i>tyrrhenicum</i> (Balech) Montresor, Zingone & Marino]	*O	Versteegh (1993)
Arten mit fraglicher phylogenetischer Stellung		
<i>Melodomuncula berlinensis</i>	O	Abb. 5G
<i>Posionella tricarinelloides</i>	O	Abb. 5F
<i>Caracomia arctica</i>	R	Streng et al. (2002)
<i>Scrippsiella regalis</i>	T	Janofske (2000)

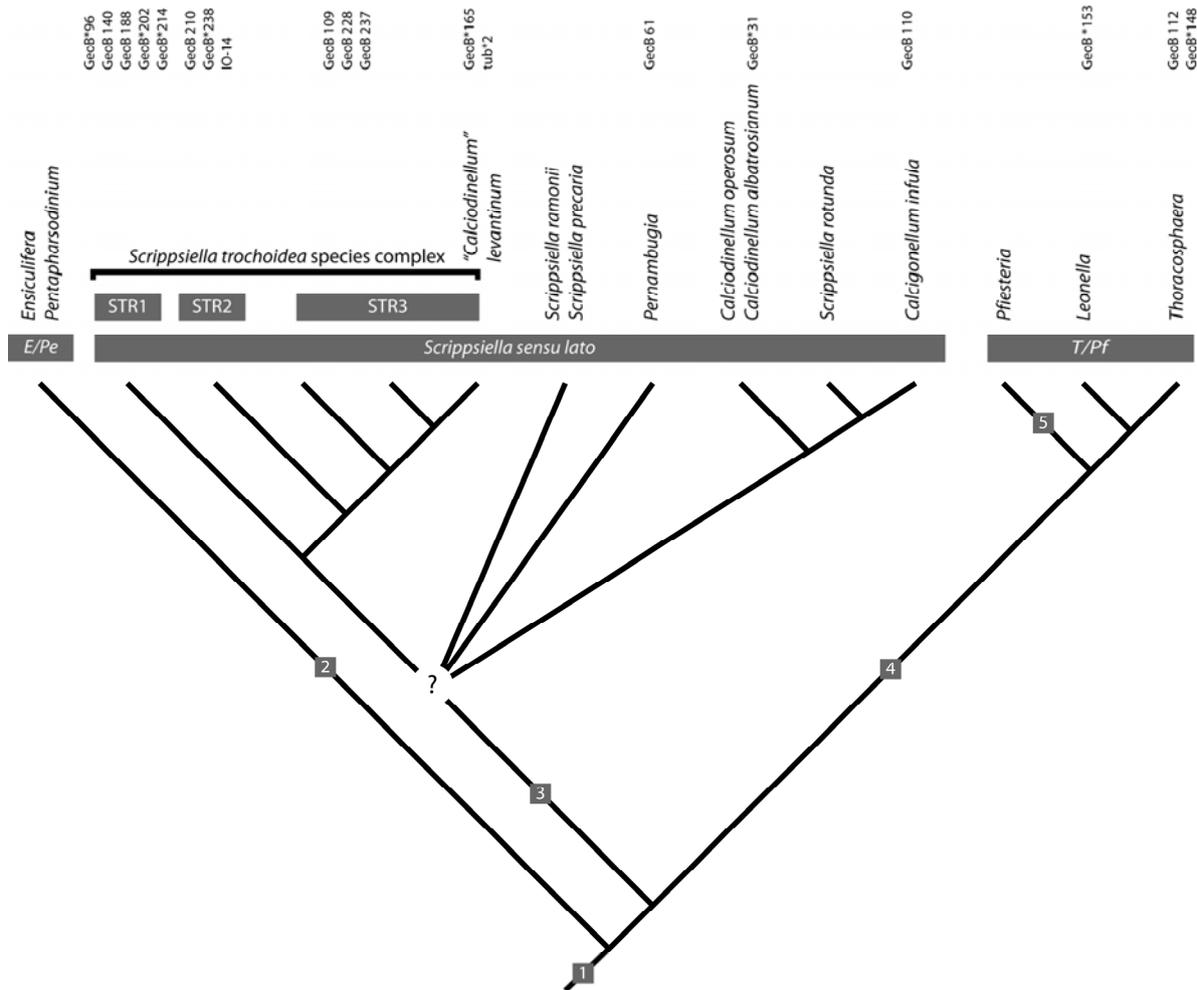


Abb. 2: Kladogramm der Thoracosphaeraceae, das die molekularen Befunde von Gottschling et al. (2005) zusammenfasst und morphologisch interpretiert. Die hier untersuchten Kulturenstämme sind den entsprechenden (Arten-)gruppen zugeordnet. Folgende Wandmerkmale haben sich entwickelt: **1)** Kalzifizierung innerhalb der Dinoflagellaten in der diploiden Phase; **2)** Obliquier Wandtyp des E/Pe-Taxons; **3)** Tangentialer Wandtyp der *Scrippsiella* s.l.-Artengruppe; **4)** Kalzifizierung wird von der diploiden Phase in die haploide Phase transformiert (innerhalb des T/Pf-Taxons); **5)** Verlust der Kalzifikation.

In den meisten Fällen stimmen die hier festgestellten Strukturen mit den Ergebnissen früherer Untersuchungen überein, die durch neue Befunde beispielsweise zu *Scrippsiella lachrymosa* erweitert werden. Eine markante Abweichung stellt *Pernambugia tuberosa* dar. Diese Art ist von Janofske & Karwath in Karwath (2000) anhand von Dünnschnitten als „unregelmäßig oblique“ beschrieben worden (vergl. Tab. 2, Zeile 7). Bei den hier neu durchgeführten Untersuchungen ist diese Art jedoch eindeutig als „regelmäßig tangential“ Form anzusehen. Betrachtet man die Kristalle der Wand im REM, so ist die sehr regelmäßige Anordnung der wandbildenden Kristalle zu erkennen (Abb. 3C, 5D), die auch früher bereits beschrieben wurde (Janofske 1996, Karwath 2000). Damit sich diese regelmäßige Anordnung im Dünnschnitt als eine „unregelmäßig oblique“ Form darstellt, müsste jeder der einzelnen, exakt rhombenförmigen Kristalle eine unterschiedliche kristallographische Orientierung haben (wie von Janofske schematisch dargestellt), und damit auch hoch spezialisierte Mechanismen der Biomineralisation. Es erscheint wahrscheinlicher, dass die einzelnen Kristallite bei der Präparation aus ihrer ursprünglichen Lage verrückt wurden, so dass sich fälschlicherweise der Eindruck einer „unregelmäßig obliquen“ Form ergab. Ähnliches kann hier bei Exemplaren von *Scrippsiella* beobachtet werden (Abb. 4E, 4T, 4U, 3P, 4G). Daher ist anzunehmen, dass die Wandstruktur von *Pernambugia tuberosa* „regelmäßig tangential“ ist. Somit ergibt sich bezüglich dieser Merkmalsausprägung eine Korrelation zu den molekularen Bäumen (Gottschling et al. 2005), da alle bisher untersuchten und zweifelsfrei bestimmten Arten der *Scrippsiella* s.l.-Artengruppe (wazu auch *Pernambugia* gehört) „regelmäßig tangential“ sind.

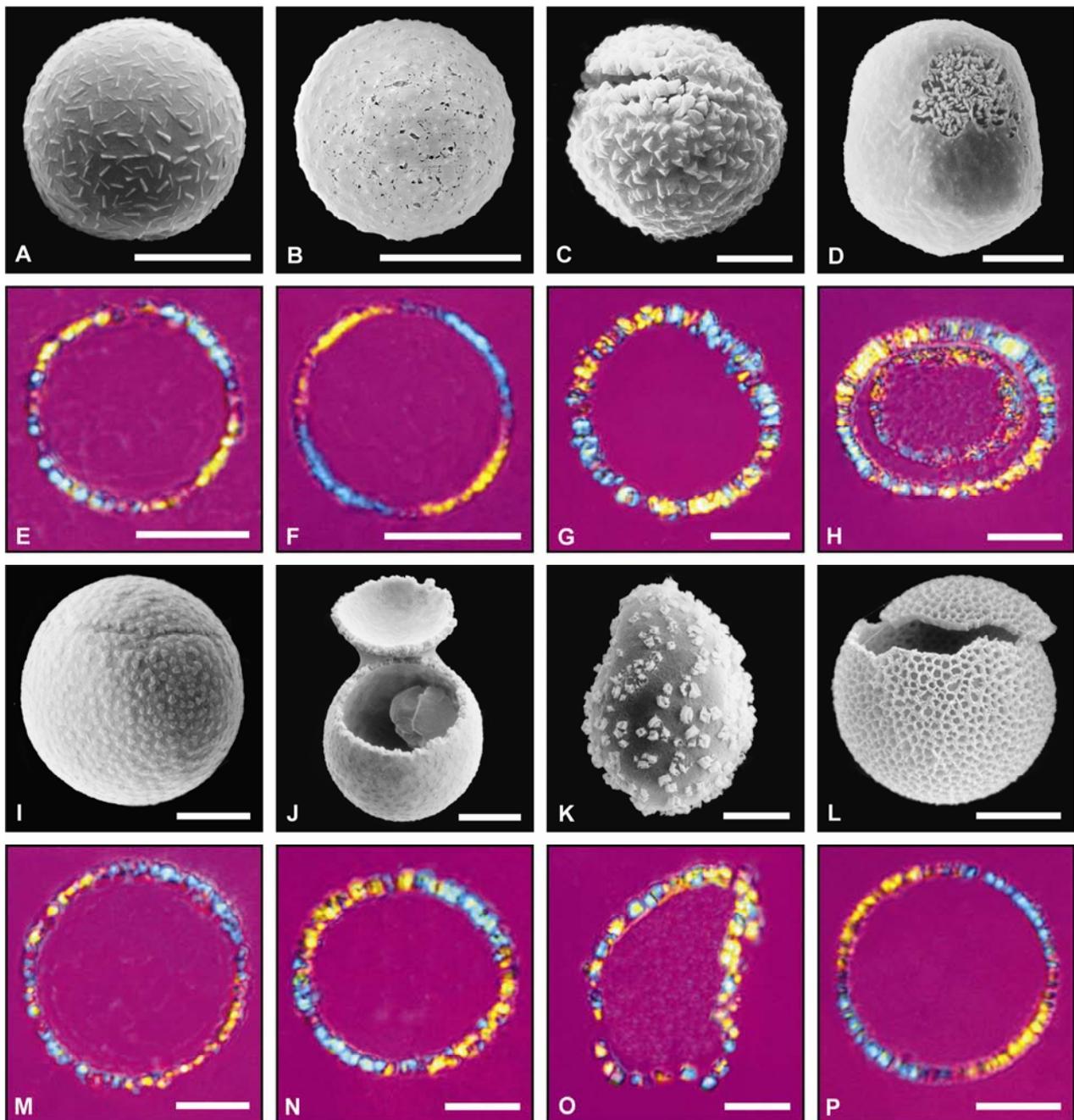


Abb. 3: Kokkale Entwicklungsstadien Kalkiger Dinoflagellaten. **A-D, I-L:** REM-Aufnahmen; **E-H, M-P:** Ultradünnschnitte in polarisiertem Licht mit Gipskeil. **A, E:** *Thoracosphaera* spec. (GeoB 112); **B, F:** *Thoracosphaera heimii* (GeoB*148); **C, G:** *Pernambugia tuberosa* (GeoB 61, mit Suture der epitraktalen Archäopyle); **D, H:** *Calcigonellum infula* (GeoB 110, mit Artefakt eines kleineren herausgebrochenen Schnittes in der Mitte); **I, M:** “*Calciadinellum*” sp. (tub*2, mit Suture der mesoepicystalen Archäopyle); **J, N:** “*Calciadinellum*” *levantinum* (GeoB*165, mit mesoepicystaler Archäopyle); **K, O:** *Scrippsiella lachrymosa* (GeoB 259); **L, P:** *Calciadinellum albatrosianum* (GeoB*31, mit mesoepicystaler Archäopyle). Maßstab entspricht 10 µm.

Das E/Pe-Taxon ist morphologisch und molekular bisher am wenigsten untersucht (Gottschling et al. 2008). *Calcicarpinum bivalvum* (= *Pentapharsodinium tyrrhenicum*) ist bisher die einzige Art, die mit Sicherheit in dieses Taxon fällt und zu der sowohl ultrastrukturelle als auch molekulare Daten vorliegen. Sie hat eine charakteristische Wandstruktur, die auch ohne Untersuchung im Dünnschnitt mit Sicherheit als „unregelmäßig oblique“ einzustufen ist. Die Wand besteht aus einer Vielzahl von unregelmäßig angeordneten, gleichförmig zapfenartigen Kristalliten, die eine dichte, filzartige Struktur bilden (Montresor et al. 1993).

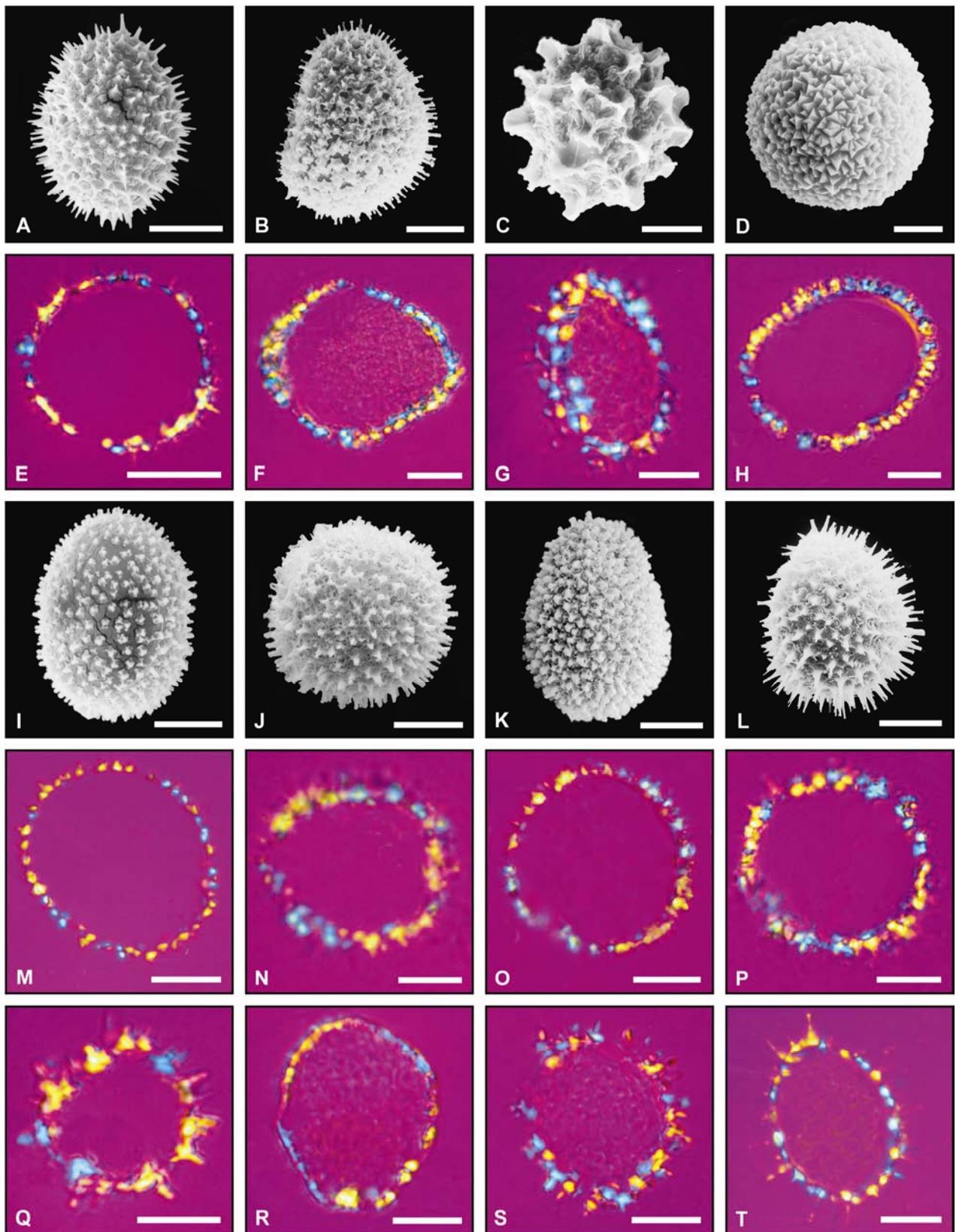


Abb. 4: Kokkale Entwicklungsstadien Kalkiger Dinoflagellaten. **A-D, I-L:** REM-Aufnahmen; **E-H, M-T:** Ultradünnschnitte in polarisiertem Licht mit Gipskeil. **A, E:** *Scrippsiella trochoidea* var. *aciculifera* (GeoB*160); **B, F:** *Scrippsiella trochoidea* var. *aciculifera* (GeoB 228); **C, G:** *Scrippsiella trifida* (GeoB 109); **D, H:** *Scrippsiella* spec. (GeoB 237); **I, M:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB 140); **J, N:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB*202); **K, O:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB*214); **L, P:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB*238); **Q:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB*96); **R:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB 188); **S:** *Scrippsiella trochoidea* (GeoB 210); **T:** *Scrippsiella trochoidea* (IO 14-01). Maßstab entspricht 10 µm.

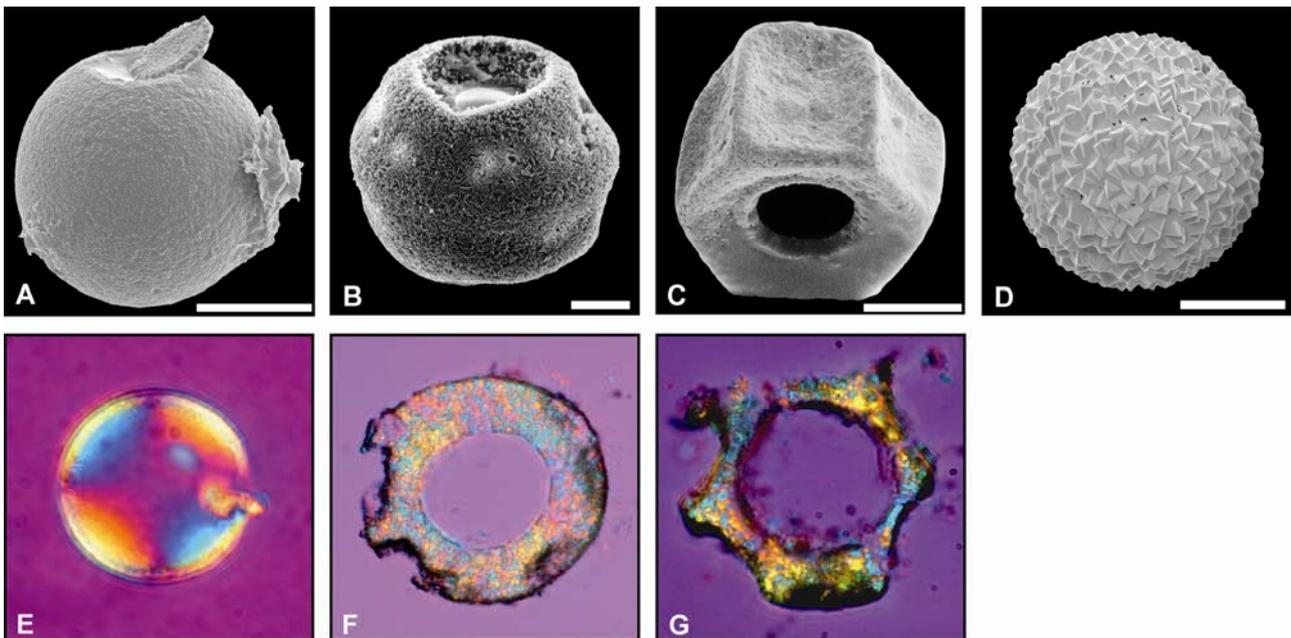


Abb. 5: Kokkale Entwicklungsstadien Kalkiger Dinoflagellaten. **A-D:** REM-Aufnahmen; **E-G:** Ultradünnschnitte in polarisiertem Licht mit Gipskeil. **A, E:** *Leonella granifera* (Kultur GeoB 153); **B, F:** *Posoniella tricarinelloides* (**B:** Sedimentoberfläche, Golf von Neapel südlich Ischia, Probe GMS00-05 Bx602; **F:** Sedimentoberfläche, Östliches Mittelmeer vor Israel, Probe M44/3 #5845); **C, G:** *Melodomuncula berlinensis* (Sedimentoberfläche, Östliches Mittelmeer vor Israel, Probe M44/3 #5845); **D:** *Pernambugia tuberosa* (Wasserprobe, Hawaiian Ocean Time Series 169). Maßstab entspricht 10 μm .

Sehr ähnliche Wandstrukturen sind von *Posoniella tricarinelloides* und *Melodomuncula berlinensis* bekannt, die hier erstmals im Dünnschnitt untersucht wurden, und eine deutlich „unregelmäßig oblique“ Struktur zeigen. Daher liegt der Schluss nahe, dass dieser spezielle Wandtyp charakteristisch für die kalkigen Vertreter der E/Pe-Artengruppe ist, was jedoch durch weitere Studien noch verifiziert werden muss.

Den beiden von der Wandstruktur jeweils einheitlichen Taxa E/Pe und *Scrippsiella* s.l. steht die sehr viel heterogenere T/Pf-Artengruppe gegenüber. Sie beinhaltet Arten mit „regelmäßig tangentialen“ und „regelmäßig radialen“ Wandtypen gleichermaßen. Der postulierte Grundsatz der phylogenetischen Bedeutung der kristallographischen Orientierung der Wandstruktur erscheint dadurch zunächst widerlegt. Die kalkigen Stadien sind bei *Thoracosphaera heimii* und *Leonella granifera* jedoch möglicherweise keine homologen Entwicklungen zu den kalkigen Stadien in den anderen Verwandtschaftskreisen, da sie in einer anderen Kernphase der Entwicklung gebildet werden (Abb. 6; Meier et al. 2007). Daher können wohl nicht dieselben Kriterien zur Klassifizierung herangezogen werden. Während bei *Thoracosphaera heimii* kleine Kristallite innerhalb der Zelle gebildet werden, die dann ausserhalb der Zelle in einer zweiten Kalkbildungsphase zu Aggregaten zusammengesetzt werden (Inouye & Pienaar 1983), bilden sich beispielsweise bei *Scrippsiella minima* X.Gao & J.D.Dodge (vermeintlich einem Vertreter von *Scrippsiella* s.l.) ausserhalb der Zellmembran zunächst organische Ausstülpungen, die danach kalzifizieren (Gao et al. 1989). Beim ersten Prinzip erscheint es möglich, dass die intrazellulär gebildeten Kristallite extrazellulär zu verschiedenen kristallographisch orientierten Strukturen zusammengesetzt werden, so dass sich bei relativ eng verwandten Arten unterschiedliche Strukturen ergeben. Während bei *Thoracosphaera heimii* die Kristallite zu tangentialen Strukturen zusammengesetzt werden (Inouye & Pienaar 1983), besteht die Wand von *Leonella granifera*, der zweiten bekannten kalkigen Art des T/Pf-Taxons, ebenfalls aus kleinsten Kristalliten, die jedoch exakt radial ausgerichtet sind (Abb. 5A, 5E).

Der Merkmalskomplex, der die Ausrichtung der kristallographischen c-Achse der die Zystenwand bildenden Kristalle für die Klassifikation Kalkiger Dinoflagellaten berücksichtigt, ist aufwändig zu untersuchen und liefert in nicht allen Fällen konsistente Ergebnisse. Dennoch scheint eine jeweils einheitliche Merkmalsausprägung mit molekular ermittelten Verwandtschaftskreisen weitestgehend zu korrelieren.

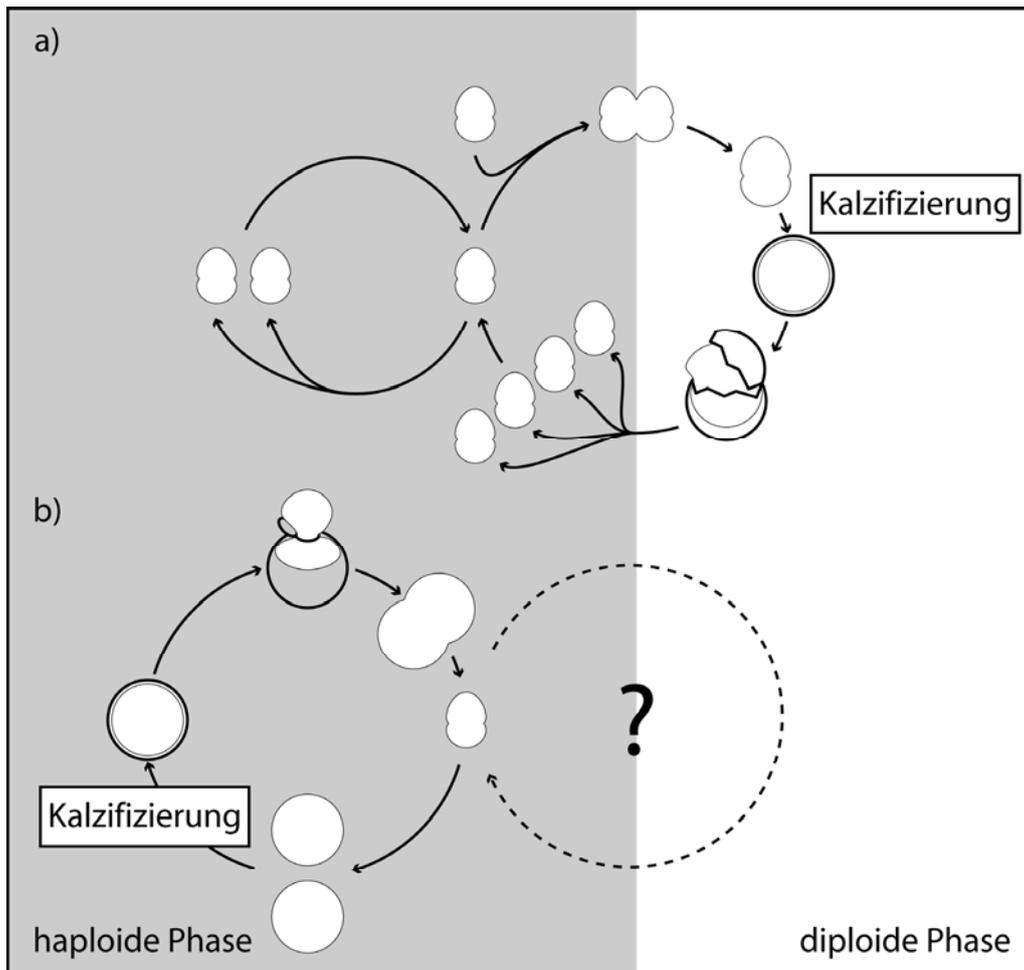


Abb. 6: Schematische Darstellung der verschiedenen, bei Kalkigen Dinoflagellaten beobachteten Entwicklungen. **a)** Generalisierter Lebenszyklus der Vertreter der Artengruppen E/Pe und *Scrippsiella* s.l. mit Kalzifizierung in der diploiden Kernphase. **b)** Vereinfachter Lebenszyklus in der T/Pf-Artengruppe (*Thoracosphaera heimii* und *Leonella granifera*) mit Kalzifizierung in der haploiden Kernphase. Eine diploide Phase im Lebenszyklus ist für diese Arten bisher nicht bekannt.

Für eine robuste Prüfung des paläontologischen Ansatzes sind allerdings weitere Untersuchungen an Lebendkulturen notwendig. Dies trifft im besonderen Maße für die Vertreter mit überwiegend benthischen Zysten küstennaher Habitats zu, die für das Verständnis der Evolution der Thoracosphaeraceae insofern von entscheidender Bedeutung sind, als dass unter ihnen vor allem Angehörige ursprünglicher Linien (möglicherweise des E/Pe-Taxons) vermutet werden.

In diesem Zusammenhang kommt ebenso der bisher noch nicht in Kultur gebrachten und daher auch nicht in molekulare Phylogenien eingebundene Art *Caracomia arctica* (M.W.Gilbert & D.L.Clark) Streng, Hildebrand-Habel & H.Willems eine besondere Bedeutung zu. Die Art weist zwar den „regelmäßig radialen“ Wandtyp auf (Abb. 1; Streng et al. 2002), teilt aber mit der anderen „regelmäßig radialen“ Art *Leonella granifera* keine weiteren morphologischen Merkmale. Aufgrund des abgeleiteten Charakters der kombinierten Archäopyle (Streng et al. 2004, Gottschling et al. 2008) ist eine Zuordnung von *Caracomia arctica* eher zur *Scrippsiella* s.l.-Artengruppe plausibel. Dort finden sich bisher jedoch ausschliesslich „regelmäßig tangential“ Wandtypen. Um die Bedeutung der kristallographischen Wandstruktur für die Taxonomie und Phylogenie der Thoracosphaeraceae entscheidend beurteilen zu können, bedarf es daher dringend einer Kultur dieser Art, damit durch die Untersuchung des Lebenszyklus und durch die Sequenzierung die genaue systematische Zugehörigkeit ermittelt werden kann.

Dank

Wir danken Ana Amorim Ferreira (Universität Lissabon) und Karin Zonneveld (Universität Bremen) für das zur Verfügung stellen von Material, Angelika Freeseemann (Universität Bremen) für technische Hilfe bei den Dünnschnitten, Monika Kirsch (Bremen) für logistische Unterstützung und Ute Schuldt (Labor für Raster-elektronenmikroskopie der CAU zu Kiel) für photographische Arbeiten.

Literatur

- d'Onofrio, G., Marino, D., Bianco, L., Busico, E. & Montresor, M. (1999): Toward an assessment on the taxonomy of dinoflagellates that produce calcareous cysts (Calciodinelloideae, Dinophyceae): A morphological and molecular approach.- *Journal of Phycology*, **35**: 1063-1078.
- Elbrächter, M., Gottschling, M., Hildebrand-Habel, T., Keupp, H., Kohring, R., Lewis, J., Meier, K.J.S., Montresor, M., Streng, M., Versteegh, G.J.M., Willems, H. & Zonneveld, K.A.F. (2008): Establishing an Agenda for Calcareous Dinoflagellate Research (Thoracosphaeraceae, Dinophyceae) including a nomenclatural synopsis of generic names.- *Taxon*, **57**: 1289-1303.
- Engemann, N. (2005): Wandstrukturen kalkiger Dinoflagellaten-Zysten und ihre taxonomische Signifikanz.- Diplom-Arbeit (Fachbereich Geowissenschaften, Freie Universität Berlin).
- Fensome, R.A., Taylor, F.J.R., Norris, G., Sarjeant, W.A.S., Wharton, D.I. & Williams, G.L. (1993): A classification of living and fossil dinoflagellates.- *Micropaleontology Special Publication*, Number **7**: 1-245.
- Fensome, R.A. & Williams, G.L. (2004): The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates: 2004 Edition.- College Park, USA-TX: American Association of Stratigraphic Palynologists.
- Gao, X., Dodge, J.D. & Lewis, J. (1989): An ultrastructural study of planozygotes and encystment of a marine dinoflagellate, *Scrippsiella* sp.- *British Phycological Journal*, **24**: 153-165.
- Gottschling, M., Keupp, H., Plötner, J., Knop, R., Willems, H. & Kirsch, M. (2005): Phylogeny of calcareous dinoflagellates as inferred from ITS and ribosomal sequence data.- *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **36**: 444-455.
- Gottschling, M., Renner, S.S., Meier, K.J.S., Willems, H. & Keupp, H. (2008): Timing deep divergence events in calcareous dinoflagellates.- *Journal of Phycology*, **44**: 429-438.
- Head, M.J., Lewis, J. & De Vernal, A. (2006): The cyst of the calcareous dinoflagellate *Scrippsiella trifida*: Resolving the fossil record of its organic wall with that of *Alexandrium tamarense*.- *Journal of Paleontology*, **80**: 1-18.
- Henriksen, K., Stipp, S.L.S., Young, J.R. & Marsh, M.E. (2004): Biological control on calcite crystallization: AFM investigation of coccolith polysaccharide function.- *American Mineralogist*, **89**: 1709-1716.
- Hildebrand-Habel, T. (2002): Die Entwicklung kalkiger Dinoflagellaten im Südatlantik seit der höheren Oberkreide.- *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen*, **192**: 1-152.
- Hildebrand-Habel, T. & Streng, M. (2003): Calcareous dinoflagellate associations and Maastrichtian-Tertiary climatic change in a high-latitude core (ODP Hole 689B, Maud Rise, Weddell Sea).- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **197**: 293-321.
- Inouye, I. & Pienaar, R.N. (1983): Observations on the life cycle and microanatomy of *Thoracosphaera heimii* (Dinophyceae) with special reference to its systematic position.- *South African Journal of Botany*, **2**: 63-75.
- Janofske, D. (1992): Kalkiges Nannoplankton, insbesondere Kalkige Dinoflagellaten-Zysten der alpinen Ober-Trias: Taxonomie, Biostratigraphie und Bedeutung für die Phylogenie der Peridinales.- *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **E4**: 1-53.
- Janofske, D. (1996): Ultrastructure types in recent „calcispheres“.- *Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco, spec.* **14(4)**: 295-303, 427-428, *Proceedings 7th International Symposium on Biomineralization*.
- Janofske, D. (2000): *Scrippsiella trochoidea* and *Scrippsiella regalis*, nov. comb. (Peridinales, Dinophyceae): A comparison.- *Journal of Phycology*, **36**: 178-189.
- Karwath, B. (2000): Ecological studies on living and fossil calcareous dinoflagellates of the equatorial and tropical Atlantic Ocean. *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen*, **152**: 1-175.

- Keupp, H. (1981): Die kalkigen Dinoflagellaten-Zysten der borealen Unter-Kreide (Unter-Hauterivium bis Unter-Albium).- *Facies*, **5**: 1-190.
- Keupp, H. (1987): Die kalkigen Dinoflagellatenzysten des Mittelalb bis Untercenoman von Escalles/Boulonnais (N-Frankreich).- *Facies*, **16**: 37-88.
- Keupp, H. (1991): Fossil calcareous dinoflagellate cysts.- In: Riding, R. (ed.): *Calcareous algae and stromatolites*, pp. 267-286.
- Keupp, H. & Versteegh, G.J.M. (1989): Ein neues systematisches Konzept für kalkige Dinoflagellaten-Zysten der Subfamilie Orthopithonelloideae Keupp 1987.- *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **A106**: 207-219.
- Kohring, R. (1993): Kalkdinoflagellaten aus dem Mittel- und Obereozän von Jütland (Dänemark) und dem Pariser Becken (Frankreich) im Vergleich mit anderen Tertiär-Vorkommen.- *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **E6**: 1-164.
- Kohring, R., Gottschling, M. & Keupp, H. (2005): Examples for character traits and palaeoecological significance of calcareous dinoflagellates.- *Paläontologische Zeitschrift*, **79**: 79-91.
- Meier, K.J.S., Janofske, D. & Willems, H. (2002): New calcareous dinoflagellates (Calciodinelloideae) from the Mediterranean Sea.- *Journal of Phycology*, **38**: 602-615.
- Meier, K.J.S., Young, J.R., Kirsch, M. & Feist-Burkhardt, S. (2007): Evolution of different life-cycle strategies in oceanic calcareous dinoflagellates.- *European Journal of Phycology*, **42**: 81-89.
- Montresor, M., Janofske, D. & Willems, H. (1997): The cyst-theca relationship in *Calciodinellum operosum* emend. (Peridinales, Dinophyceae) and a new approach for the study of calcareous cysts.- *Journal of Phycology*, **33**: 122-131.
- Montresor, M., Zingone, A. & Marino, D. (1993): The calcareous resting cyst of *Pentapharsodinium tyrrhenicum* comb. nov. (Dinophyceae).- *Journal of Phycology*, **29**: 223-230.
- Spurr, A.R. (1969): A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy.- *Journal of Ultrastructure Research*, **26**: 31-43.
- Streng, M., Hildebrand-Habel, T. & Willems, H. (2002): Revision of the genera *Sphaerodinella* Keupp and Versteegh, 1989 and *Orthopithonella* Keupp in Keupp and Mutterlose, 1984 (Calciodinelloideae, calcareous dinoflagellate cysts).- *Journal of Paleontology*, **76**: 397-407.
- Streng, M., Hildebrand-Habel, T. & Willems, H. (2004): A proposed classification of archeopyle types in calcareous dinoflagellate cysts.- *Journal of Paleontology*, **78**: 456-483.
- Versteegh, G.J.M. (1993): New Pliocene and Pleistocene calcareous dinoflagellate cysts from southern Italy and Crete.- *Review of Palaeobotany and Palynology*, **78**: 353-380.
- Wall, D. & Dale, B. (1968): Quaternary calcareous dinoflagellates (Calciodinellidae) and their natural affinities.- *Journal of Paleontology*, **42**: 1395-1408.
- Zonneveld, K.A.F., Meier, K.J.S., Esper, O., Siggelkow, D., Wendler, I. & Willems, H. (2005): The (palaeo)environmental significance of modern calcareous dinoflagellate cysts: A review.- *Paläontologische Zeitschrift*, **79**: 61-77.