

Coccolithen

Kalkiges Plankton seit Jahrmillionen

von Dr. rer. nat. habil. Peter Reinhardt, Freiberg

Mit 188 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag • Wittenberg Lutherstadt • 1972

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	3
1. Einleitung	4
2. Allgemeines	5
3. Morphologie	7
3.1. Zellinhalt	7
3.2. Geißeln	9
3.3. Haptonema	10
3.4. Zelluloseschuppen	10
3.5. Coccolithen	14
4. Physiologie	22
4.1. Bildung der Zelluloseschuppen und der Coccolithen	22
4.2. Ernährung	24
4.3. Lebenszyklus	24
5. Ökologie	27
5.1. Licht	28
5.2. Temperatur	28
5.3. Salinität	32
6. Coccolithen aus geologischer Vorzeit	33
6.1. Erhaltung	33
6.2. Verbreitung	33
6.3. Geologische Altersbestimmung mit Coccolithen	34
7. Untersuchungsmethoden	38
7.1. Sammeln von lebendem Material	38
7.2. Sammeln und Aufbereiten von fossilem Material	39
7.3. Anreicherung	39
7.4. Reinigung	40
7.5. Anfertigung von lichtmikroskopischen Präparaten	41
7.6. Herstellung elektronenmikroskopischer Präparate	41
7.7. Scanning-Elektronenmikroskop (Rasterelektronenmikroskop)	42
7.8. Polarisationsmikroskopische Beobachtung	42
8. Bestimmungsschlüssel	47
9. Neue taxonomische Kombinationen	89
10. Literaturverzeichnis	90
11. Abbildungsverzeichnis	93
12. Register	96

Die Neue Brehm Bücherei 453

Alle Rechte dieser Ausgabe vorbehalten

Lizenz-Nr. 251 – 510/29/72 • ES 48/F/4

Herstellung: Buchbinderei Leipzig, 705 Leipzig

Bestellnummer 7998824 • 9,50 M

Vorwort

Vorliegende Arbeit soll weiten Kreisen zu den Ergebnissen der Coccolithen-Forschung Zugang gewähren und dem Anfänger das Einarbeiten in die reiche Formenfülle fossiler und rezenter Coccosphären erleichtern. Deshalb werden zuerst die verschiedenen Aspekte der Nannoplankton-Forschung beleuchtet und später die meisten fossilen und rezenten Gattungen in einem Bestimmungsschlüssel vorgestellt. Zahlreiche Abbildungen sollen dabei das Verständnis erleichtern.

Die der Bearbeitung zugrunde liegenden Quellen werden im Text, in dem Quellen- und im Literaturverzeichnis gebührend hervorgehoben. Außerdem ist der Verfasser Herrn Prof. Dr. A. H. Müller, Herrn Prof. Dr. B. Fott, Herrn Prof. Dr. A. R. Loeblich jr. und Frau Prof. Dr. H. Loeblich-Tappan, Herrn Dr. P. Dietzmann, Herrn Dipl.-Chem. J. Fischer, Frau Dr. K. Perch-Nielsen, Herrn Dr. P. Roth und Herrn Dr. P. Prins für vielseitige Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

Sehr zu danken habe ich dem Verlag, der alle Wünsche hinsichtlich der Ausstattung bereitwillig erfüllte.

Freiberg, im Dezember 1970

P. Reinhardt

1. Einleitung

Fast senkrecht ragt die weiße Steilküste auf Rügen, Mön und Jütland hoch aus dem Meer empor (Abb. 1). Ihre Felsen bestehen aus weißer Kreide. Ein Stück davon unter dem Elektronenmikroskop zeigt bei 6000- bis 8000facher Vergrößerung eine erstaunlich fein und vielfältig strukturierte, tausendstel Millimeter große Welt (Abb. 2). Neben kleinen Kalzitkristallen liegen unzählige kleine elliptische und auch zirkuläre Kalzitrosetten von etwa 1 bis 25 μm Durchmesser.

Diese Rosetten hat Ehrenberg (1836) zum erstenmal in der Schreibkreide von Rügen beobachtet und als anorganische Konkretionen, die sich um einen Kern gebildet haben sollten, gedeutet. 1861 fand dann Sorby beim Mikrosko-



Abb. 1, 2. Die meisten im Meer gebildeten Gesteine enthalten mikroskopisch kleine Reste fossiler Einzeller und Algen

Abb. 1 zeigt ein marines Gestein, Kreide, an der Steilküste von Rügen

pieren der englischen Kreide, daß jede Kalzitrosette die Form eines Uhrglases hat. Daraus schloß Sorby, daß die Kalzitrosetten nicht anorganischen Ursprungs, sondern Teile eines Außenskeletts eines lebenden Organismus seien. Zur gleichen Zeit untersuchten Huxley und Wallich die ersten Tiefseeproben aus dem Nordatlantischen Ozean und fanden darin ähnliche Kalzitrosetten und Kugeln, deren Oberfläche ganz von Kalzitrosetten bedeckt waren. Huxley (1858) nannte diese Kalzitrosetten *Coccolithen* und Wallich (1860) die aus ihnen aufgebauten Hohlkugeln *Coccosphären*. Wenige Jahre später wies Wallich (1865) lebende *Coccosphären* im Atlantischen Ozean nach.

2. Allgemeines

Nach heutiger Kenntnis handelt es sich bei den Coccosphären (Abb. 3, 4) um etwa meist 2 bis 25 μm große, flagellatenartige, Öl und das Kohlenhydrat *Chrysolaminarin* (Leukosin) erzeugende, goldenbraune Algen (Stamm *Chrysophyta*) mit einer Hülle aus Zelluloseschuppen (scales) sowie aus kalkigen Skelettelementen, den *Coccolithen*. Sie besitzen Chlorophyll (a und c, kein b!), gewinnen bei der Photosynthese Energie aus Licht (autotrophe Ernährung) und erzeugen Zellulose, können aber auch, zwar seltener, geformte Nahrung aufnehmen (heterotrophe Ernährung, Parke und Adams) und sich frei

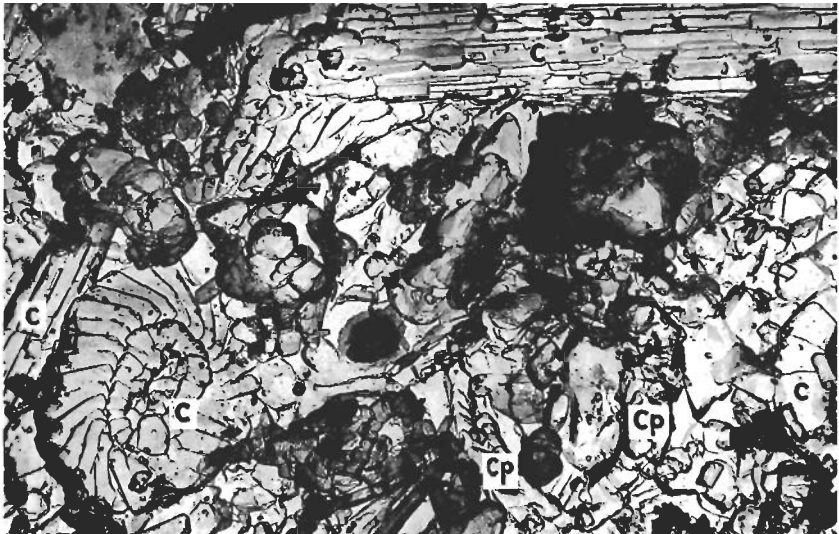


Abb. 2 ist ein elektronenmikroskopisches Bild (6000fach vergrößert) der Kreide. Sie enthält neben kleinsten Kalzitkristallen Kalzitrosetten und Stäbe, sogenannte Coccolithen (C) und deren Bruchstücke (Cp). Nach einer käuflichen Fotografie und Noël

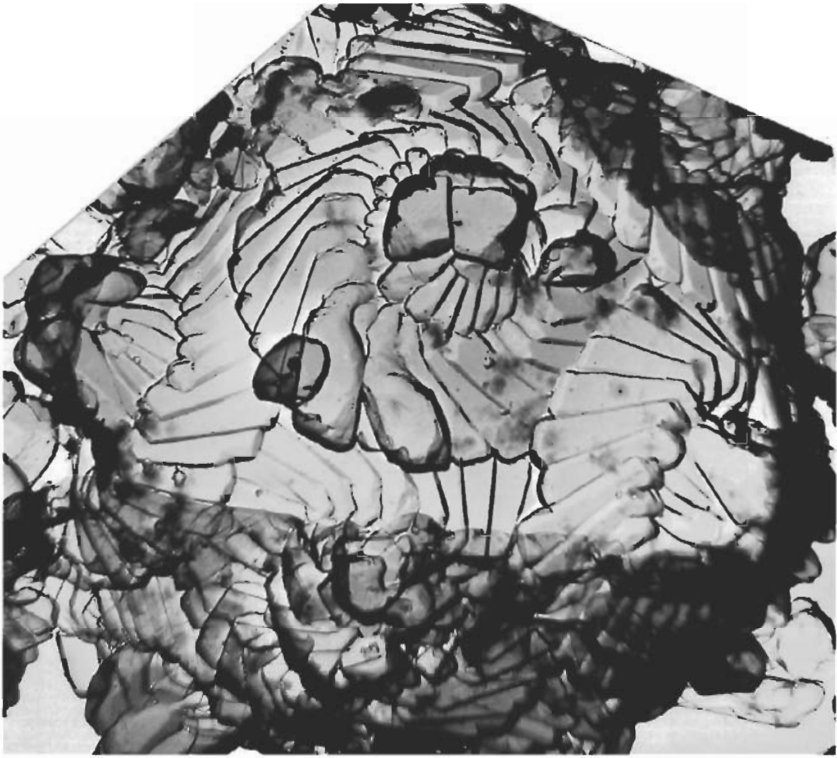


Abb. 3. Die Coccolithen formen eine Hülle um eine Flagellatenzelle, die sogenannte Coccosphäre

bewegen. Damit gehören sie zu denjenigen Einzellern, die sowohl typisch pflanzliche als auch typisch tierische Eigenschaften besitzen und deren Zuordnung zum Pflanzen- oder Tierreich außerordentlich schwierig ist. Offenbar ist es auf der untersten einzelligen Entwicklungsstufe noch zu keiner Differenzierung zwischen den beiden Entwicklungsmöglichkeiten Pflanze oder Tier gekommen. Die Coccosphären werden deshalb sowohl in den Lehrbüchern der Botanik unter den Algen mit dem Namen *Coccolithineae* oder auch *Coccolithophorales* als auch in den Büchern der Zoologie unter den Protisten mit dem Namen *Coccolithophorida* geführt. Hier werden sie als Algen betrachtet. Ausschlaggebend dafür erscheint uns neben dem Auftreten von Chlorophyll das Vorkommen von Zellulose und der mögliche Formenwechsel zwischen einer Coccosphäre und einer fadenförmigen Alge (v. Stosch 1955, Pringsheim 1955).

Die Coccosphären zeigen außerdem einerseits zwei gleichlange, gleichgebaute, außen glatte (acronematische) Peitschengeißeln und einen z. T.

ausgebildeten, dritten fadenförmigen Fortsatz, das Haptonema (Abb. 4). Auf Grund dieser Merkmale treten sie mit anderen Algen verschiedener Organisationshöhe in Beziehung.

Diese sind z. B. die einfachen flagellatenartigen Gattungen *Prymnesium* Massart, *Chrysochromulina* Lackey und *Platychrysis* Geitler, die Schwärmer der schon unbeweglichen, in einer palmelloiden Kolonie lebenden Gattung *Phaeocystis* Lagerheim und die Schwärmer der relativ hoch organisierten, mehrzellig-fadenförmigen (trichalen) Gattung *Apistonema* Pascher.

Sie werden mit diesen nach Parke in einer morphologischen Reihe zusammengefaßt, die — nach der von Klebs stammenden und später von Scherfel und besonders von Pascher ausgebauten, für die Systematik der Algen grundlegenden Anschauung — von den einfachen flagellatenartigen Coccosphären über rhizopoidale und capsale Vertreter bis zur fadenförmigen Gattung *Apistonema* führt.

Andererseits stehen die Coccosphären in ihrer flagellatenartigen Organisation den Chrysomonaden nahe und werden nach Lohmann (1902) zu ihnen gestellt, unterscheiden sich aber von diesen durch das Fehlen von einer mit Flimmern behaarten (pleuromatischen) Flimmergeißel und den Mangel an Kieselgeschuppen.

3. Morphologie

Die Kenntnis der lebenden Zelle können wir wie folgt zusammenfassen.

3.1. Zellinhalt

Schon mit Hilfe des Lichtmikroskopes sind innerhalb einer Coccosphärenzelle ihre größeren Bestandteile zu erkennen (Abb. 4). Die Zelle ist von einer Zellwand umgeben und von einer durchsichtigen, schleimigen Masse, dem Cyto-

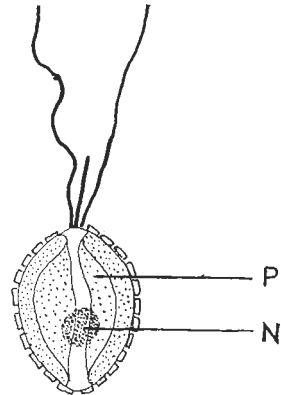


Abb. 4. Die Flagellatenzelle enthält (im optischen Schnitt) einen Kern (N), zwei Chromatophoren (P) und trägt 2 Geißeln und z. T. ein Haptonema

plasma, erfüllt, in dem die „Organe der Zellen“, die Organellen eingebettet sind. Der Kern (N) befindet sich unter dem Zentrum des Protoplasten. Seitlich – unten von ihm, in der Nähe der Zellwand liegen meist 2 schalenförmige, goldenbraune Chromatophoren (P) sich gegenüber. Diese dienen zur Photosynthese, bei der chemische Energie aus Licht gewonnen wird. Sie zeigen bei höherer Vergrößerung (Abb. 5) einen lamellaren Aufbau und enthalten manchmal besondere Zentren der Fettbildung, sogenannte *Pyrenoide*. Teilweise treten im Cytoplasma besondere mit Zellsaft gefüllte Hohlräume oder Vakuolen sowie Öl- und *Chrysolaminarin*-(L, Leukosin)-Kügelchen als Reservestoffe auf.

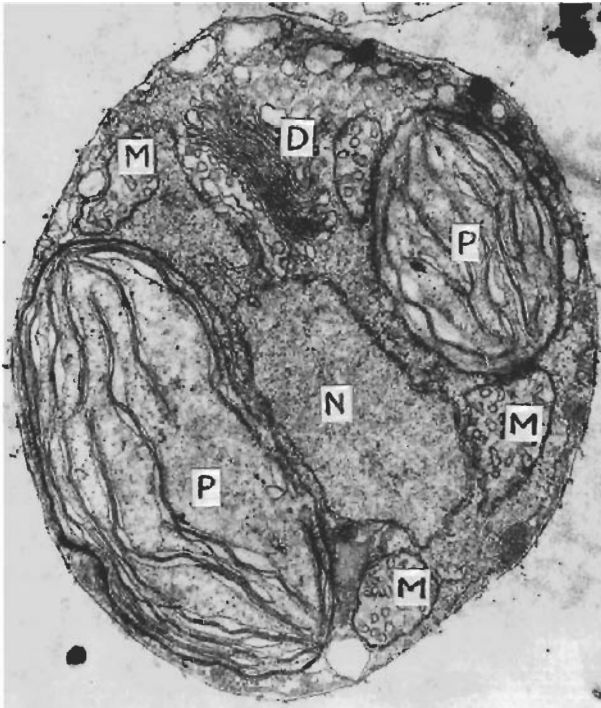


Abb. 5. Im elektronenmikroskopischen Bild (Längsschnitt) werden zusätzlich parallel angeordnete Zisternen, sogenannte Dictyosome oder Golgi-Apparate (D) und Blasen mit Innenrohren, sogenannte Mitochondrien (M) sichtbar. Nach Wilbur und Watabe

Mit dem Elektronenmikroskop findet man weitere Organellen (Abb. 5). In der Nähe der Geißelbasis liegen gewöhnlich kleine Stapel von parallel angeordneten Zisternen, die scheibenförmigen Dictyosome (D) oder Golgi-Apparate (Abb. 5). Ihre Zisternen sind auf einer Seite randlich zu kleinen Bläschen erweitert, die sich ablösen können und so die Golgi-Vesikeln bilden. Die Dictyosome dienen insgesamt als chemische Fabriken der Zelle zur Kondensation bestimmter Stoffe. Hinzu kommen außerdem u. a. doppelwandige Blasen, deren innere Membran sich röhrenförmig einfaltet und weit in den Innenraum hineinragt, die sogenannten Mitochondrien (M.) Letztere sind als Atmungsorganellen die Kraftwerke der Zellen, in denen energiereiche Kohlenstoffverbindungen abgebaut und dabei chemische Energie gewonnen wird.

3.2. Geißeln

Die meisten Coccosphären tragen zwei nebeneinanderliegende, gleichlange, außen glatte Peitschengeißeln, die nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen im gesamten Pflanzen- und Tierreich im wesentlichen einheitlich aufgebaut sind (Abb. 6). Sie bestehen aus einer fingerlingförmigen Ausstülpung der äußersten Plasmahaut, dem Plasmalemma, die einen zylindrischen Käfig aus neun steil spiralig angeordneten Doppelfilamenten umgibt. Seine zentrale Achse wird wiederum aus zwei Filamenten gebildet, so daß im Querschnitt ein 9 (außen) und 2 (innen) Muster entsteht.

Während die zwei zentralen Filamente knapp über dem Niveau der Zelloberfläche enden, reicht der periphere zylindrische Käfig ohne Membranabgrenzung noch weiter in das Cytoplasma hinein und bildet hier das Basalkorn (Blepharoplasten).

Die Geißel und das Basalkorn sind durch einen Übergangsbereich getrennt. Er beginnt noch in der freien Geißel mit einem Querseptum, zeigt dann eine

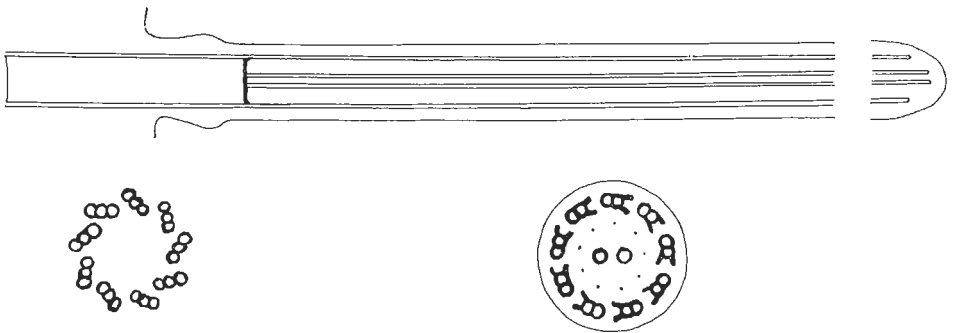


Abb. 6. Die 2, etwa $0,2\mu\text{m}$ dicken und bis zu 1 mm langen Geißeln bestehen aus 9 randlichen Faserpaaren und 2 zentralen Fasern. Die Abbildung zeigt einen Längsschnitt durch die Geißel und ihr Basalkorn sowie je einen Querschnitt durch beide

ringförmige Verdickung der äußeren Plasmahaut und ein zentrales Sternmuster und endet unterhalb der Zelloberfläche wiederum mit einem Quersptum.

Das eigentliche Basalkorn beginnt so, nur von einem zylindrischen Käfig aus dreifachen Filamenten vom übrigen Plasma abgegrenzt, mit einem zentralen Sternmuster, ist dann zentral strukturlos und endet mit einem zentralen Speichenmuster.

3.3. Haptonema

Zwischen den zwei acronematischen Geißeln tritt außerdem nach den Beobachtungen von v. Stosch (1958), Parke (1961) und Manton und Leedale (1963) bei einigen Cocosphären noch ein dritter fadenförmiger Fortsatz, das Haptonema (Parke, Manton und Clarke, 1955) auf (Abb. 7). Es besteht nach Manton (1964) u. a. ähnlich wie die Geißeln aus einer fingerlingförmigen Ausstülpung des Plasmalemma, die im Unterschied zu den Geißeln aber einen auf dem Kopf stehenden doppelwandigen Becher umgibt, der wiederum einen Käfig aus 5 bis 9 einfachen Filamenten enthält. Während der periphere doppelwandige Becher im Niveau der Zelloberfläche endet, setzt sich der zentrale Filamentkäfig noch weiter ins Cytoplasma fort. Die Zahl der Filamente nimmt dabei schrittweise zu. Ihr proximales Ende ist über Bänder mit dem Filamentkäfig des Blepharoplasten verbunden.

3.4. Zelluloseschuppen

Die Zellwände vieler goldenbrauner Algen (*Chrysophyta*) bestehen aus einer pektinartigen Grundsubstanz, in die in verschiedenen Lagen Zelluloseschuppen eingebettet sind (Brown u. a. 1969). Es handelt sich bei diesen um elliptische,

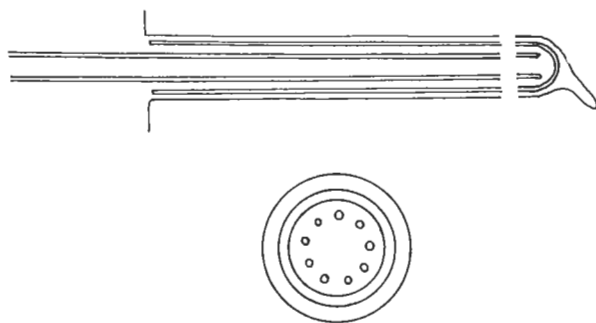


Abb. 7. Der dritte fadenförmige Fortsatz besteht aus zentralen Fasern, die in einem Zylinder eingeschlossen sind. Die Abbildung zeigt einen Längs- und einen Querschnitt durch ein solches Haptonema

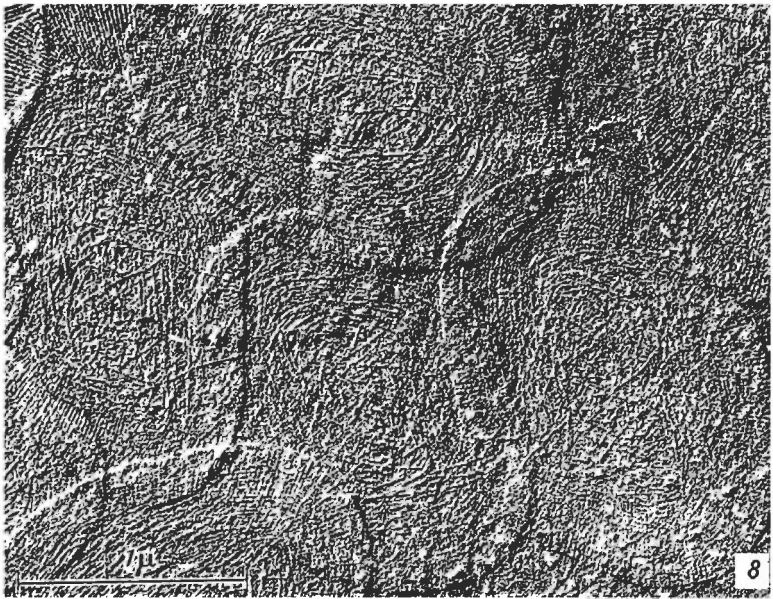


Abb. 8 bis 13. Die Zellwand der Coccosphären besteht aus Zelluloseschuppen. Verschiedene Formen zeigen Abb. 8 bis 13. Typisch sind dabei der distal konzentrisch und basal radial gestreifte Bau

Abb. 8. Distalseite von Zelluloseschuppen (Doppelplatten)

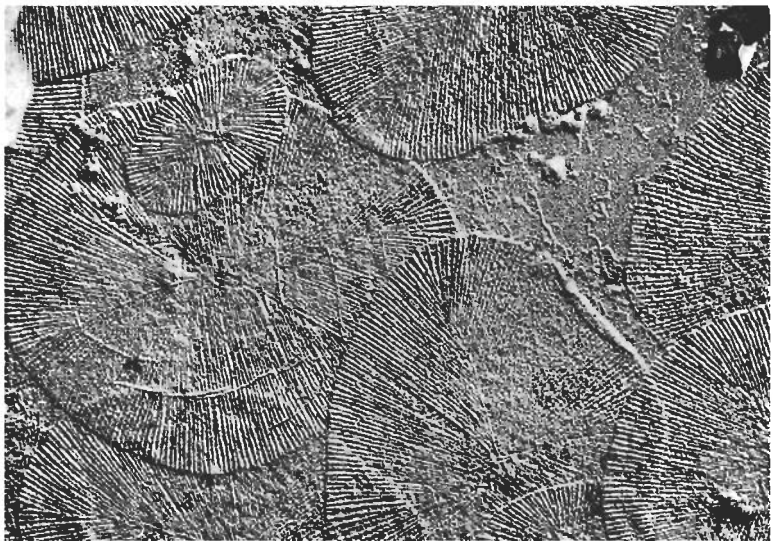


Abb. 9. Basalseite von Zelluloseschuppen (Doppelplatten)

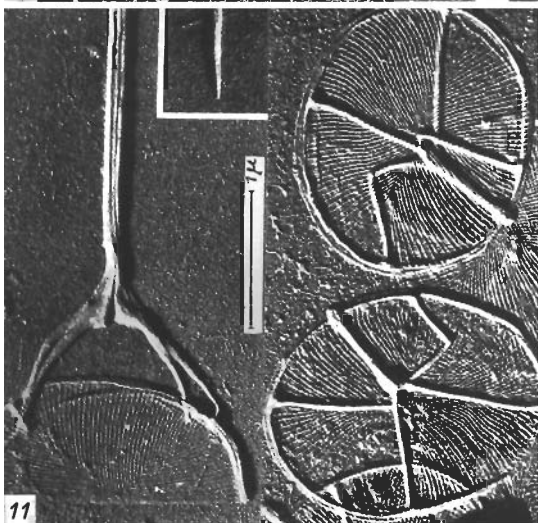
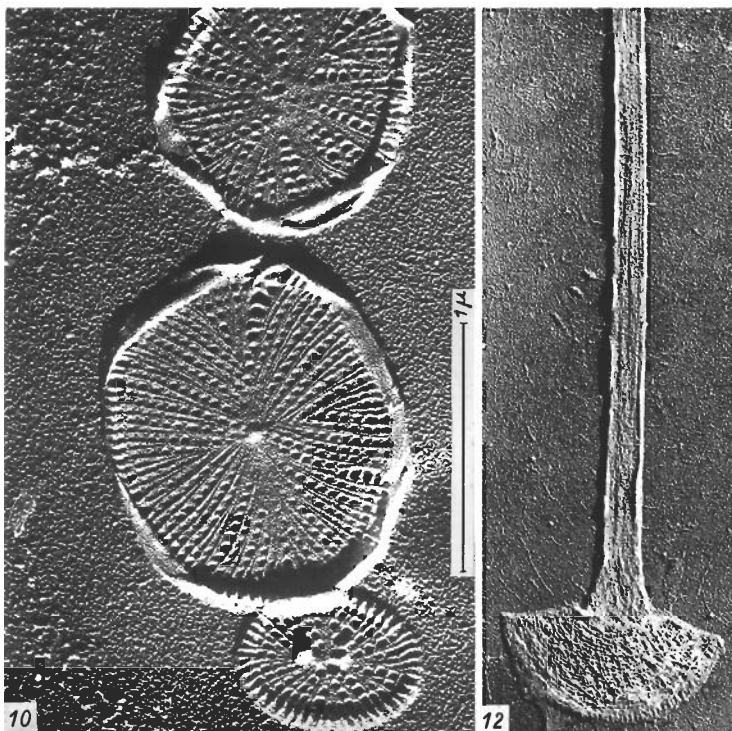


Abb. 10. Zelluloseschuppe mit Basalplatte und Distalring (reduzierte Distalplatte)

Abb. 11. Zelluloseschuppe mit Basalplatte, Distalring (reduzierte Distalplatte,) Zentralkreuz und Zentralfortsatz

Abb. 12. Doppelplatte mit Zentralfortsatz

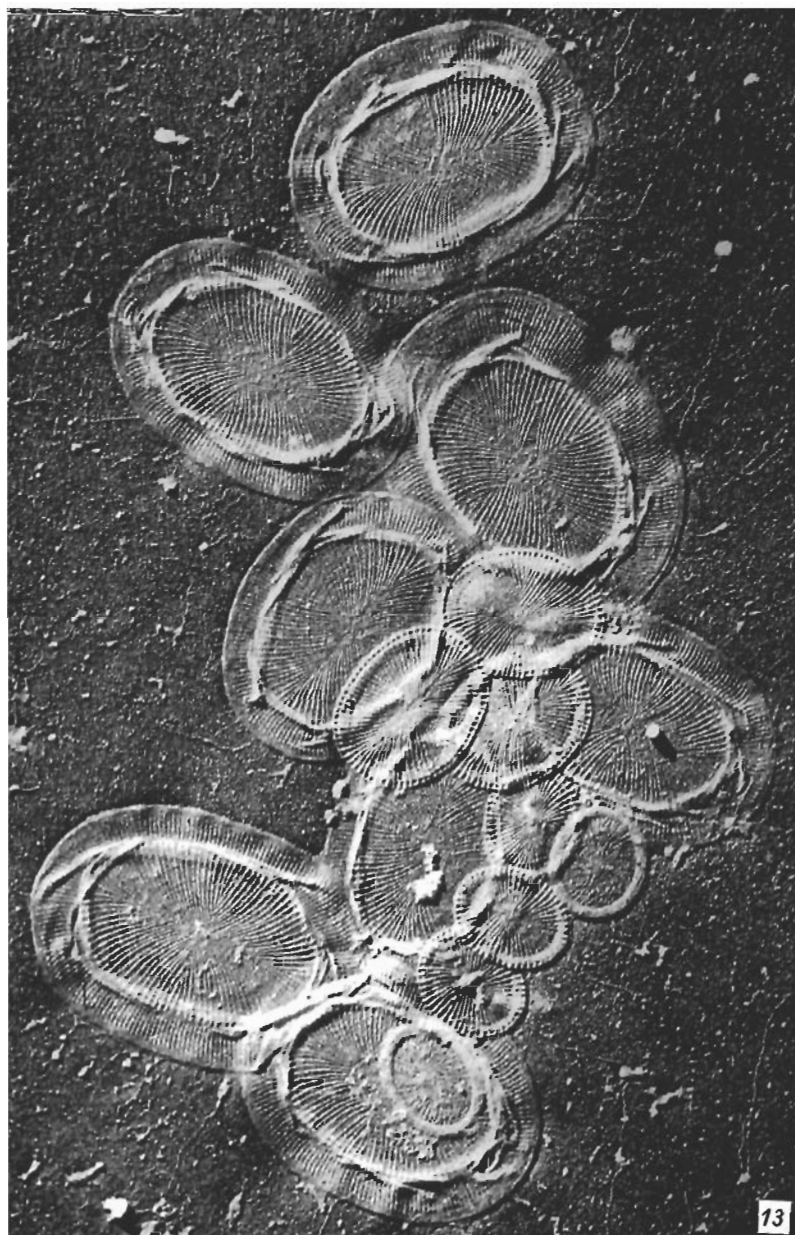


Abb. 13. Zelluloseschuppe mit randlicher Wand. Nach Manton u. a., Parke u. a.