

**Untersuchungen der Wandstruktur
ausgewählter rezenter Foraminiferen
(*Bolivina*, *Bulimina*, *Uvigerina* und
Höglundina) unter besonderer
Berücksichtigung der Zahnplatte**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Fakultät für Geowissenschaften
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Ute Schmidt
im Mai 1997

Tag der mündlichen Prüfung: 30.06.1997

Gutachter: Prof. Dr. D. Herm

Prof. Dr. A. Altenbach

Inhaltsangabe

1. Zusammenfassung	5
2. Einleitung	
2.1. Die Systematik der Foraminiferen.....	6
2.2. Struktur und Genese der Gehäusewand.....	12
2.3. Ziel der Arbeit.....	18
2.4. Terminologie	21
3. Material und Untersuchungsmethoden	
3.1. Material	25
3.2. Präparationstechnik	26
3.2.1. Schliffpräparate zur Untersuchung der Gehäusefeinstruktur	26
3.2.2. Diskussion und mögliche Probleme	29
4. Taxonomie der untersuchten Foraminiferen	
4.1. Gattung <i>Bolivina</i> D´ORBIGNY, 1839	30
<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850.....	31
<i>Bolivina alata</i> (SEGUENZA, 1862).....	32
4.2. Gattung <i>Bulimina</i> D´ORBIGNY, 1826	
<i>Bulimina marginata</i> D´ORBIGNY, 1826.....	33
<i>Bulimina aculeata</i> D´ORBIGNY, 1826	34
4.3. Gattung <i>Uvigerina</i> D´ORBIGNY, 1826	
<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932.....	34
4.4. Gattung <i>Höglundina</i> BROTZEN, 1948	
<i>Höglundina elegans</i> (D´ORBIGNY, 1826).....	35
5. Die Feinstruktur der Gehäusewand mit besonderer Berücksichtigung der Zahnplatte	36
5.1. Gattung <i>Bolivina</i> D´Orbigny, 1839	36
5.1.1. Darstellung der Verhältnisse bei <i>Bolivina dilatata</i>	36
5.1.2. Darstellung der Verhältnisse bei <i>Bolivina alata</i>	40
5.1.3. Diskussion.....	42
5.2. Gattung <i>Bulimina</i> D´ORBIGNY, 1826.....	48
5.2.1. Darstellung der Verhältnisse bei <i>B. marginata</i> und <i>B. aculeata</i>	48
5.2.2. Diskussion.....	51
5.3. <i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932	
5.3.1. Darstellung der Verhältnisse	52
5.3.2. Diskussion.....	55
5.4. <i>Höglundina elegans</i> (D´ORBIGNY, 1826)	
5.4.1. Darstellung der Verhältnisse	59
5.4.2. Diskussion.....	63

6. Zusammenfassende Bemerkungen und Ausblicke zur Bedeutung der Untersuchungsergebnisse für die Phylogenie, Taxonomie und Funktionsmorphologie.

6.1. Die Möglichkeiten zur Konstruktion einer Zahnplattenstruktur	67
6.2. Überlegungen zur Funktionsmorphologie der Zahnplatte	69
6.3. Wert der untersuchten Strukturen für die Phylogenie und Taxonomie.....	71
6.3.1. Bedeutung der Wandstruktur	72
6.3.2. Bedeutung der Zahnplattenstruktur	74
6.4. Ausblick	75

7. Anhang

7.1. Literaturverzeichnis	77
7.2. Verzeichnis der Abbildungen und Karten im Text	84
7.3. Verzeichnis der Tabellen im Text	85
7.4. Verzeichnis der Abkürzungen im Text- und Tafelteil	86
7.5. Lebenslauf	87

8. Tafeln

I-XXI

*Der eine fragt, was kommt danach?
Der andre fragt nur: Ist es recht?
Und also unterscheidet sich
Der Freie von dem Knecht
Th. Storm*

Dank

Alle Untersuchungen zu der vorliegenden Arbeit wurden am Institut für Paläontologie und historische Geologie der Ludwig-Maximilians-Universität München durchgeführt. Mein Doktorvater Herr Prof. Dr. K. F. WEIDICH verstarb unerwartet wenige Monate nach Beginn meines Projektes. In der kurzen Zeit unserer Zusammenarbeit vermittelte er mir seine Begeisterung für die Welt der Foraminiferen und Mikrofossilien und förderte meinen Gedanken, dem noch offen formulierten Thema der Arbeit ein eigenes Gepräge zu geben. Ihm sei dafür herzlich gedankt.

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. D. HERM, der mir den Arbeitsplatz im Institut für viele Jahre zur Verfügung stellte und nach dem Tod von Herrn Prof. Dr. K. F. WEIDICH ganz selbstverständlich dessen Position übernahm.

Herrn Prof. Dr. A. ALTENBACH danke ich für die angebotene Unterstützung und Diskussion meiner Gedankengänge. Frau LIEBREICH wies mich mit Geduld in die Praxis der Rasterelektronenmikroskopie ein und zeigte stets Interesse am Verlauf meiner Präparationsarbeiten. Herrn Dr. WERNER danke ich für die Korrektur erster Manuskripte und die freundliche und konstruktive Diskussionsbereitschaft.

Die DEUTSCHE FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT unterstützte das Projekt in der Zeit von März 1992 bis Mai 1994 (AZ We 1096/10-1)

Ich danke meiner Familie, meinen Geschwistern und besonders meinen Eltern, die durch ihre tatkräftige Unterstützung und Umsorgung meiner Tochter Anna die Fertigstellung dieser Arbeit ermöglichten.

1. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene, kalkschalige, rezente Foraminiferen hinsichtlich ihrer Wandstruktur, des lamellaren Gehäusebaus und der Zahnplattenstruktur untersucht. Die Analyse ergab für alle Formen einen bilamellaren Wandbau der Primärwand und einen lamellaren Gehäusebau. Die Kammerwände sind dicht perforiert, der Durchmesser der Poren war bei den untersuchten Gattungen unterschiedlich: Die Wände von *Bulimina marginata*, *Bulimina aculeata* und *Höglundina elegans* weisen Poren mit einem geringen Durchmesser von $0,3\mu$ bis $0,5\mu$ auf. Bei *Bolivina alata*, *Bolivina dilatata* und *Uvigerina mediterranea* beträgt der Durchmesser der Poren etwa $2,5\mu$. Im Gehäuseinneren der ausgewählten Foraminiferen ist eine Zahnplattenstruktur ausgebildet, die unterschiedlich aufgebaut ist und verschiedene Funktionen zu erfüllen scheint. Die hochtrochospiralen Gattungen *Bolivina*, *Bulimina* und *Uvigerina* haben eine von Foramen zu Foramen durchgehend verlaufende Zahnplatte, die zusätzlich zum Verbindungsweg durch die Foramen und Kammerlumina (Kammersystem) eine rinnenförmige Verbindungsbahn von der ersten zur letzten Kammer herstellt (Rinnensystem). Als mögliche Funktion der Zahnplatte steht die Bildung einer direkten Leitbahn, quasi für besonders schnelle Transportwege zur Diskussion. Über das Rinnensystem scheint ein Plasmafluß möglich zu sein, der nicht die Kammerlumina passieren muß und der unabhängig bzw. parallel zum Cytoplasmafluß durch die Foramina ist. Eine Differenzierung bzw. Spezialisierung des Protoplasmas in bestimmten Gehäusebereichen wird durch die Schaffung dieser zwei Verbindungswege denkbar. Bei *Höglundina* ist eine vollständige Zahnplattenstruktur auf die letzte Kammer beschränkt. Sie trennt dort wie ein Dach einen umbilikalen Kammerbereich von einem spiralen Bereich. Der umbilikale Teil hat über die latero-marginale Apertur Kontakt zum Außenmilieu, der spirale Bereich steht über die interiomarginale-extraumbilikale Apertur mit dem Außenmilieu und über die Foramina mit den vorangehenden Kammern in Verbindung. In älteren Kammern ist die latero-marginale Apertur verschlossen und die dachförmige Zahnplatte unterliegt zunehmenden Resorptionserscheinungen. Bei *Höglundina* dient die Zahnplatte also zur Trennung zweier Räume innerhalb einer Kammer. Bei *Bulimina*, *Bolivina* und *Höglundina* leitet sich die zweischichtige Zahnplatte strukturell von der Kammerwand ab, indem diese ins Lumen einbiegt. Bei *Uvigerina* steht die Zahnplatte nur in Verbindung zur inneren kalzitischen Wandschicht (ICL). Die Wertigkeit als taxonomisches Kennzeichen wird für die Zahnplatte kritisch diskutiert. Sie ist viel eher eine funktionsmorphologisch interessante denn taxonomisch relevante Struktur.

2. Einleitung

Für den Bau ihrer Gehäuse hat sich bei den Foraminiferen eine breite Palette an möglichen Kammerformen und Baumaterialien herausgebildet. Bei aller Formenvielfalt handelt es sich stets um eine Synthese- bzw. Organisationsleistung der einzelnen Zelle (des Protoplasmas) und damit um die Expression (Ausprägung) genetisch fixierter Information. Die Variabilität der oft untersuchten und beschriebenen Kennzeichen Kammergröße, Porenverteilung und Ornamentierung ist verschiedenen Untersuchungen nach auf den Einfluß ökologischer Faktoren wie Substratbeschaffenheit, Wassertiefe, aber auch Nahrungsangebot zurückzuführen (BOLTOVSKOY & TOFAH 1992; JUNG 1988; LUTZE 1962, 1964; MEHRNUSCH 1987, 1989, 1990). Diese Kennzeichen können also, biotischen oder abiotischen Einflußgrößen folgend, modifiziert werden und spiegeln damit nur die Bandbreite der genetischen Reaktionsmöglichkeit von Foraminiferen wider.

2.1. Die Systematik der Foraminiferen

Obwohl schon in der Antike und im Mittelalter beschrieben (HERODOT 5. Jh. v. Chr., STRABO 1. Jh. vor Chr., PLINIUS 1. Jh. n. Chr., AGRICOLA 1558, GESNER 1565, HOOKE 1665), gelang erst 1835, das heißt neun Jahre nach der ersten systematischen Einordnung der Foraminiferen (D'ORBIGNY 1826) durch DUJARDIN der Nachweis, daß es sich bei den Foraminiferen um Protisten handelt (DUJARDIN 1835). D'ORBIGNY (1826), einer der Begründer der Systematik innerhalb der Foraminiferenforschung, ordnete die ihm bis dato bekannten Foraminiferen als eigenständige Ordnung zunächst in die Klasse der „Cephalopoda“ ein, stellte aber dann, auch unter Berücksichtigung der Ergebnisse DUJARDINS (1835), die Klasse „Foraminifères“ auf (D'ORBIGNY 1839b, 1852). Klassifizierendes Kriterium war dabei primär die **Kammerfolge**. CARPENTER, PARKER & JONES (1862), als Begründer der D'ORBIGNY gegenüber stehenden sog. *Englischen Schule*, legten im Folgenden den Schwerpunkt auf die **Perforation** der Gehäuse und damit auf ein von der Gehäusegestalt, bzw. Kammerfolge völlig unabhängiges Kennzeichen (Tab. 1).

UNTERORDNUNGEN	FAMILIEN
1. Imperforata	1.1 membraneous, 1.2. „porcellanous“ and 1.3. „arenaceous“ (agglutinated) families.
2. Perforata 3 calcareous families:	2.1. finely perforate Lagenida; 2.2. coarsely perforate (Globigerinida) 2.3. finely perforate with canal system and supplementary skeleton (Nummulida).

Tab. 1: System von CARPENTER, PARKER & JONES (1862). Die Foraminiferen werden aufgrund struktureller Merkmale der Gehäuse unterschieden. Das Kennzeichen Perforation (Perforata, Imperforata) ist dabei maßgebend für die Zuordnung zur Unterordnung.

Zuvor untersuchte WILLIAMSON (1852, 1858) bereits gezielt die Wandstruktur verschiedener Formen, und war in der Lage, sogenannte *porzellanschalige*, *pseudochitinige* und *agglutinierende* Formen von *hyalinen* zu unterscheiden. Diese Kennzeichen wurden in einem System CARPENTERS (1862) jedoch dem Kennzeichen Perforation untergeordnet. Im gleichen Jahr brachte REUSS zwei Systemvorschläge, von denen der zweite ebenfalls eine Unterteilung primär nach der Perforation berücksichtigte (REUSS 1862) Tab. 2.

1. Foraminiferen ohne Poren	1.1. Agglutinierte Gehäuse (Lituolidea, Uvulidea) 1.2. porzellanschalige, kalkige Formen (Miliolidea, Peneroplidea, Orbitulitidea)
2. Foraminiferen mit perforierten Gehäusen	2.1. transparente, fein perforierte Gehäuse (Spirillinidea, Ovulitidea, Rhabdoidea) 2.2. fein perforiert, kalkige Gehäuse (Rotalidea) 2.3. Kalkschalige Formen mit Kanalsystem (Polystomellidea, Nummulitidea)

Tab. 2: Zweiter (revidierter) Systemvorschlag von REUSS (1862)

In der umfassenden, monographischen Bearbeitung der Foraminiferenfauna aus der weltweiten Challenger-Expedition (1873-1876) durch BRADY (1884) fanden die Systementwürfe von CARPENTER et al. (1862) und REUSS (1862) keine Berücksichtigung. BRADY wählte zur systematischen Gliederung wieder primär das Kriterium der **Kammerfolge** (BRADY 1884).

Neben den Versuchen, eine Klassifizierung zu entwickeln, erbrachten die ersten gut hundert Jahre intensiver Foraminiferenforschung natürlich viele Neubeschreibungen, von denen aus nomenklatorischen Gründen viele auch heute noch zu berücksichtigen sind (WALKER & JACOB 1784, SOLDANI 1789-98, BATSCH 1791, FICHEL & MOLL 1798, MONTFORT 1808).

Die Möglichkeit, Foraminiferen für stratigraphische Analysen und Korrelationen geologischer Bohrungen einzusetzen, erbrachte in den zwanziger Jahren des 20sten Jahrhunderts einen neuen Aufschwung für die Foraminiferenforschung. Dabei standen zum ersten Mal wirtschaftliche, industriell anwendbare Ergebnisse im Vordergrund, gefördert und vor allem genutzt von der finanzstarken, aufblühenden Erdölindustrie. Gemäß der Auffassung, daß eine höhere Anzahl der Taxa die Feinheit der biostratigraphischen Untergliederung maßgeblich bestimmt, wurden neue Taxa schon aufgrund geringster Merkmalsabweichungen aufgestellt. Dieses „aufsplitten“ führte zu der für den heutigen Bearbeiter schier unüberschaubaren Artenzahl und nur bedingt nachvollziehbar taxonomischen Gruppierung.

1923 wurde in den USA (Sharon, Massachusetts) unter der Regie von CUSHMAN das „*Cushman Laboratory for Foraminiferal Research*“ gegründet und bald zum Zentrum weltweiter Foraminiferenforschung. Die Arbeiten CUSHMANS (1911-1948) beinhalten umfassende Faunenbeschreibungen rezenter und fossiler Foraminiferen und monographische Bearbeitungen einzelner Familien, wobei die **Wandstruktur** und darauf basierend eine Trennung in Perforata, Imperforata und Agglutinata primäre Berücksichtigung bei der systematischen Untergliederung fand.

Unterstützt durch Arbeiten von GLAESSNER (1945) WOOD (1947, 1949), REISS (1957, 1958, 1963) u.a.m. fand dieser Systematikansatz Eingang in die Klassifikation von LOEBLICH & TAPPAN (1964). Diese Klassifikation, mitsamt ihren Revisionen (LOEBLICH & TAPPAN 1974, 1984) bis hin zur letzten Überarbeitung (1988) hat für Jahre die Forschung auf dem Gebiet der Systematik der Foraminiferen geprägt.

Die Aufrufe von NEUMAYR (1887) und RHUMBLER (1894), daß die Taxonomie die Phylogenie widerspiegeln müsse blieben lange unberücksichtigt, wohl vor allem deshalb, weil unklar war, an welchem Kennzeichen ein phylogenetischer Ansatz möglich sein sollte. Auch die Ansätze anderer, früher Foraminiferenspezialisten wie beispielsweise BATSCH (1791), BRADY (1884), und DREYER (1898), die die große Variabilität der Formaminiferengehäuse aufzeigten und eher geneigt waren, das System auf wenige Formen zu pauschalisieren, wurden von den Arbeiten im Bereich der Erdölindustrie des 20ten Jahrhunderts sozusagen überrollt.

Einen Versuch, der Systematik eine vertikale, phylogenetische Ausrichtung zu geben, unternahm HOFKER (1951a-c), indem er drei Unterordnungen aufgrund der **Mündungsform** (samt Zahnplatte) und der **Perforation** unterschied: PROTOFORAMINATA, BIFORAMINATA, DEUTEROFORAMINATA, und entsprechende Abstammungsreihen konstruierte. Diese Arbeiten fanden jedoch weitestgehend keine Berücksichtigung bei den Kollegen. Eine umfassende Arbeit widmete HOFKER der von ihm postulierten neuen der Ordnung „DENTATA“, in der alle Foraminiferen mit einer sog. Zahnplatte zusammengefaßt wurden (Hofker 1956) (zur Erklärung des Begriffs „Zahnplatte“ siehe Kapitel 2.4.). HOFKER (1956) maß der Zahnplatte als morphologischem Kennzeichen eine hohe taxonomische Bedeutung bei und traf zur Differenzierung von Gattungen und Arten eine Unterscheidung zwischen primitiven (einfach gebauten) und „höher entwickelten“ (kompliziert räumlich gebogenen) Zahnplattentypen. Auch FURSENKO (1959), der eine Unterscheidung zwischen den Charakteristika für lebende bzw. fossile Individuen traf, nutzte Kennzeichen der Apertur (z. B. einen Zahn) als Wegweiser zu natürlichen Gruppen. In der Klassifikation nach LOEBLICH & TAPPAN (1984, 1988) wird der Ausbildung einer Zahnplattenstruktur keine bedeutende taxonomische Wertigkeit beigemessen und es finden sich Formen, die eine sog. Zahnplatte besitzen, in den unterschiedlichsten Familien und auch in verschiedenen Unterordnungen (Tab. 3)

Gattung	Familie	Unterordnung	bes. Kennzeichen
<i>Höglundina</i> BROTZEN 1948	Epistominidae	Robertinina	aragonitisch; niedrigtrochospiral [Jura - Holozän]
<i>Bolivina</i> D'ORBIGNY, 1839	Bolivinidae	Rotaliina	kalzitisch, hochtrochospiral, biserial [O.-Kreide (Campan) - Holozän.]
<i>Bulimina</i> D'ORBIGNY, 1826	Buliminidae	Rotaliina	kalzitisch, hochtrochospiral, triserial [Paläozän - Holozän.]
<i>Uvigerina</i> D'ORBIGNY, 1826	Uvigerinidae	Rotaliina	kalzitisch, hochtrochospiral, triserial, erhabene, halsförmige Mündung [Eozän - Holozän]

Tab. 3: Ausgewählte Gattungen mit sog. *Zahnplatte* (toothplate) im System nach LOEBLICH & TAPPAN 1988:

Die Foraminiferen mit ihren kunstvoll ornamentierten und formenreich modellierten, meist mehrkammerigen Gehäusen, zogen also schon sehr früh die Aufmerksamkeit der Naturwissenschaftler auf sich.

Die Beschreibung der Kammerfolge und der diversen Ornamentierungen stand dabei zunächst im Vordergrund, wuch aber bald der Frage nach dem Konstruktionsprinzip. So wurden sowohl die verwendeten Materialien als auch die Architektur, die Verbindung von Kammer zu Kammer, zum Gegenstand der Forschung, und die recht kontroversen taxonomischen Konzepte, die sich aus diesen Arbeiten entwickelten sind zur Übersicht noch mal in Tabelle 4 aufgelistet. Dabei werden der stetigen Wechsel der Meinungen, aber auch die Jahre schnell aufeinander folgender Ergebnisse noch mal übersichtlich präsentiert.

Autor und Jahr	Systematische Kriterien
LINNÉ (1758)	Erwähnt Foraminiferenbeschreibungen von BECCARIUS und PLANCUS (1739) in seinen Sammelbänden der „SYSTEMA NATURAE“ noch bis zur 10. Auflage. Die ihm bekannten Formen belegt er mit binärer Nomenklatur, wobei von ihm die Gattungsnamen <i>Serpula</i> und <i>Nautilus</i> gewählt werden.
LAMARCK (1801/04)	Ergänzend zu den Gattungen <i>Nautilus</i> und <i>Serpula</i> (s.o.) werden von LAMARCK die Gattungen <i>Discorbis</i> , <i>Rotalia</i> , <i>Lenticulina</i> und <i>Nummulites</i> aufgestellt.
DE BLAINVILLE (1825)	Klassifizierendes Kennzeichen : Kammeranordnung.
D'ORBIGNY (1826 ff)	Fordert für die Foraminiferen zunächst eine separate Ordnung „Foraminifères“ innerhalb der Klasse „Céphalopodes“. Die lineare bzw. die spiralige Kammeranordnung ist der Schlüssel zu 5 Familien, 52 Gattungen und 544 Arten.
DUJARDIN (1835)	Erkennt als erster, daß Foraminiferen Protozoen sind.
D'ORBIGNY (1839B, 1852)	Basierend auf den Erkenntnissen DUJARDINS (1835) stellt D'ORBIGNY für die Foraminiferen eine eigene Klasse auf. Diese enthält zwei Ordnungen: 1. Einkammerige Formen, 2. Mehrkammerige Formen. Innerhalb der mehrkammerigen Formen werden 6 Unterordnungen hinsichtlich der Kammerfolge unterschieden.
SCHULTZE (1854)	Klassifizierendes Kennzeichen : Kammeranordnung.
CARPENTER (1861 u. 1862)	Widmet sich der Zellbiologie und erkennt, daß Foraminiferen zu den Rhizopoden gehören. Unterscheidet zwei Unterordnungen: Perforata, Imperforata
CARPENTER, PARKER & JONES (1862)	Untersuchen die Mineralogie der Wand beschreiben Poren und Kanalsysteme. Sie entwickeln ein System, das als Hauptkriterium das Kennzeichen der Perforation nutzt (Tab. 1).
REUSS (1862)	Stellt ein System mit 28 Familien vor, die ebenfalls nach Kriterien der Wandstruktur unterschieden werden: 1. chitinöse Wand, 2. agglutinierte Wand, 3. kalkige Wand.
BRADY (1884)	Beschreibt ausführlich die Foraminiferenfaunen aus der weltweiten „Challenger“- Expedition von 1873-1876. Bei der Klassifizierung unterscheidet er primär nach der Kammerfolge und differenziert 11 Familien.
NEUMAYR (1887) UND RHUMBLER (1895)	Fordern, daß die Taxonomie die Phylogenie widerspiegeln sollte. Dabei stand bei RHUMBLER im Vordergrund, daß die Gehäusemorphologie und ihre Veränderungen im Verlauf der Phylogenese auf die physikalischen Gesetze der Mechanik zurückzuführen sind und dabei auf zunehmende Festigkeit zusteuern.

Autor und Jahr	Systematische Kriterien
CUSHMAN (1927 - 1948)	Entwickelt ein neues System, in welchem 3 Kriterien in einer bestimmten Rangfolge genutzt werden: 1. Die Wandstruktur , 2. die Kammeranordnung und 3. die Mündungsform . Er erwähnt letztendlich (1948) 50 Familien und 769 Gattungen.
GLAESSNER (1945)	Schließt sich den Systemvorschlägen CUSHMANS an und nutzt ebenfalls die Kriterien Wandstruktur, Kammerfolge, Mündungsform in Folge, wobei er das CUSHMAN - System (s. o.) in 7 Überfamilien zusammenfaßt.
HOFKER (1951)	Findet in den bestehenden Systemvorschlägen keinen phylogenetischen Ansatz. Anhand der Kriterien: Mündung und Perforation glaubt er jedoch, einen phylogenetischen Ansatz im System verfolgen zu können.
REISS (1957)	Liefert detaillierte Untersuchungen zum Gehäusebau und bringt eine Klassifikation sog. lamellarer Foraminiferen.
REISS (1958)	Bringt einen weiteren Vorschlag zur Systematik : Diese basiert auf der Zusammensetzung der Wand, besonderen Kennzeichen der Apertur und der Zahnplatte, einem evtl. vorhandenem Kanalsystemen und der Kammerfolge. Daraus entwickelte sich zwar kein echter phylogenetischer („vertikaler“) Ansatz, aber dem Vorschlag HOFKERS (1951) kommt er recht nahe. Eine „lamellar group“ wird streng von einer „non-lamellar group“ unterschieden. 5 Überfamilien werden differenziert.
FURSENKO (1959)	Unterteilt a) Für lebende Individuen nach Charakteristika von Cytoplasma und Lebenszyklus (z. B. amöboider Charakter der Gameten von <i>Spirillina</i>). b) Für fossile Individuen: Chitinöse Gehäuse gelten als primitiv, gefolgt von agglutinierten Gehäusen und den am höchsten entwickelten kalkig-perforaten Formen. Entwicklungen wie best. Suturenverläufe und Spiralformen gelten als parallele Entwicklungslinien. Hingegen gelten Kennzeichen der Apertur als besonders aussagekräftig. Letztendlich trennt er 12 Ordnungen.
LOEBLICH & TAPPAN (1964, 1974, 1988)	Standardwerk der Foraminiferensystematik; basierend auf Erkenntnissen des Wandbaues , der Feinstruktur (insbes. optische Eigenschaften), der Mündungsregion und der Kammeranordnung
VYALOV (1966)	Schlägt System aus drei Gruppen vor, das primär die Mineralogie der Wand berücksichtigt: 1. Tectinifera mit organischen Wänden aus „Tectin“, 2. Calcinifera mit sezernierten Wänden aus Kalzit und 3. Silicinifera mit Wänden aus Siliziumdioxid (Kieselsäure).
HANSEN & REISS (1972)	Untersuchungen der Wandstruktur und besonderer morphologischer Kennzeichen einiger Vertreter der Rotaliacea führt zu der Forderung: Alle Vertreter innerhalb der Rotaliacea (Rotaliidae) sind bilamellar und besitzen ein septal flap.
HANSEN & LYKKE-ANDERSEN (1976)	Versuchen Wandstruktur und Systematik zu korrelieren , u. a. unter Berücksichtigung der Forderungen von HANSEN & REISS (1972). Ihre Untersuchungen der Wandstruktur von Vertretern der Gattung <i>Elphidium</i> (u. a.) zeigen: Die Wand ist bilamellar und hat ein septal flap, genau wie bei Vertretern der Familie Rotaliidea. Deshalb können diese morphologischen Kennzeichen, sowie optische Eigenschaften der Wand nicht die Basis für ein taxonomisches Konzept darstellen.

Autor und Jahr	Systematische Kriterien
HEMLEBEN, BÉ, ANDERSON & TUNTIVATE (1977)	Beschreiben die Gehäusemorphologie, organische Schichten und den Kammerbau bei der planktonischen Foraminifere <i>Globorotalia menardii</i> (D'ORBIGNY): Bilamellarität ist demnach ein Kennzeichen nicht nur benthonischer sondern auch planktonischer Foraminiferen. Die Taxonomische Wertigkeit des Kennzeichen „Bilamellarität“ wird deshalb als gering eingeschätzt.
MIKHALEVICH (1980)	Greift auf den Vorschlag von VYALOV (1966) zurück und gibt den dort beschriebenen drei Gruppen den Status von Überklassen: 1. Tectinifera haben organ. Wände mit oder ohne agglutiniertem Material, 2. Silicinifera mit silikatischer Wand auf organischer Basis und mit oder ohne zusätzlich agglutiniertem Material, 3. Calcifera mit kalzitischer Wand auf organischer Basis und mit oder ohne zusätzl. agglutiniertem Material; In diesem Vorschlag wird offensichtlich der biogenetisch festgelegte Modus der Wandkonstruktion berücksichtigt.

Tab. 4: Tabellarische Übersicht der Geschichte der Foraminiferensystematik. Wandel der Bewertungskriterien von LINNÉ (1758) bis LOEBLICH & TAPPAN (1988)

2.2. Die Struktur und Genese der Gehäusewand

Die Fortschritte in der Lichtmikroskopie in der Mitte des 19ten Jahrhunderts ermöglichten den Naturwissenschaftlern erste detaillierte Beschreibungen der Wandkonstruktion verschiedener Foraminiferen (WILLIAMSON 1852) und seit den Arbeiten CUSHMANS in den späten zwanziger Jahren des 20sten Jahrhunderts wird, zeitweise sogar sehr intensiv, an der Gehäusewand und ihrer Genese geforscht. Einen Überblick über einige Erkenntnisse der Jahre 1852 bis 1989 gibt die Tabelle 5.

Autor	Jahr	Forschungsergebnis
WILLIAMSON, W. C.	1852	Unterscheidet mit Hilfe der Lichtmikroskopie erstmals porzellan-schalige, pseudochitinige, agglutinierende und hyaline Formen.
JOHANNSEN	1952	Stellt lichtmikroskopische Untersuchungsergebnisse von Dünnschliffpräparaten durch <i>Cristellarien</i> (syn. <i>Lenticulina</i> , Nodosariidae, Nodosariaceae) vor: Er erkennt eine mehrschichtige Gehäusewand, die durch ein „zurückgreifen einer neuen Gehäusewand über die vorhergehenden Kammern“ hervorgeht und so ein lamellenartiges Muster ergibt. JOHANNSEN kann deshalb als Erstbeschreiber des lamellaren Wandbaues gelten.
SMOUT	1954	Morphologische, lichtmikroskopisch erkennbare Kennzeichen des Gehäuses werden zur Klassifizierung genutzt. SMOUT unterscheidet zwei Überfamilien : 1. Rotaliidea GLAESSNER und 2. Discorbidea . Mitglieder der Überfamilie Rotaliidea sind durch ein „internal septal flap“ und einen lamellaren Gehäusebau gekennzeichnet, Vertreter der Discorbidea weisen zwar auch einen lamellaren Gehäusebau auf, haben aber kein septal flap* ausgebildet. (*vgl. Kapitel 2.4.).

Autor	Jahr	Forschungsergebnis
REISS	1957	Erweitert die Untersuchungen an der Gehäusewand und stellt die neue Überfamilie Bilamellidea auf, die durch eine doppelt geschichtet (bilamellare) karbonatische Wand gekennzeichnet ist. Der Namen Discorbidea SMOUT wird durch Monolamellidea ersetzt.
REISS & MERLING	1958	Mit dem Lichtmikroskop werden Detailanalysen von Apertur, Foramina, „Zahnplatte“, „Kanalsystem“ bei div. Rotaliidea angestellt. Die Zahnplatte wird als besonderes Kennzeichen der Rotaliidea herausgestellt, das Kanalsystem wird detailliert beschrieben.
MCGOWRAN	1966	Liefert ein genaues Wandmodell für die Gattung <i>Höglundina</i> (Robertinacea): Eine 2-lagige Primärwand und ein septal flap sind kennzeichnend. Es ist die erste Beschreibung eines bilamellaren Wandbaus mit septal flap (und Zahnplatte) bei einer Foraminifere außerhalb der Rotaliidea. Die Zahnplatte (toothplate) wird als einlagig beschrieben und als Fortsetzung der inneren karbonatischen Wandschicht betrachtet. Die Zahnplatte ist in allen Kammern mit Ausnahme der letzten resorbiert.
ANGELL	1967	Untersucht den Wandaufbau von <i>Rosalina floridana</i> und beschreibt einen lamellaren Bau, wobei die Wand organische und karbonatische Schichten in bestimmter Folge beinhaltet: Eine innere organ. Schicht, eine organ. Basalmembran, eine karbonatische Schicht und eine äußere organ. Membran. Poren, die die Kammerwand durchziehen weisen fibrösen und membranösen Inhalt auf.
TOWE & CIFELLI	1967	Stellen Überlegungen und Untersuchungen zur Mineralisierung der Foraminiferegehäusewand an. Sie postulieren eine organische Matrix („active membrane“) als Basis für eine mögliche Kalzifizierung. Die sterische Konfiguration dieser Matrix ist verantwortlich die Ausrichtung der Kristalle, wobei drei mögliche Kalzifikationsmodelle zur Diskussion stehen.
HANSEN, REISS & SCHNEIDER-MANN	1969	Bringen rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ultrastruktur bilamellarer Wände diverser Foraminiferegehäusen: Eine dreilagige Wand besteht aus äußerer und innerer karbonatischer Lage (outer lamella, inner lining) die durch eine organische Zwischenschicht (median layer) getrennt werden. Eine Präparationsmethode für Dünnschliffpräparate in der Rasterelektronenmikroskopie wird etabliert. (Einbettung in Kunstharz, Schliff und Politur, Ätzmedium EDTA)
REISS & SCHNEIDER-MANN	1969	Nehmen kristallographische Untersuchungen an Gehäusen der Gattung <i>Höglundina</i> vor: <i>Höglundina</i> hat demnach ein bilamellares Gehäuse, aus hexagonalen aragonitischen Kristallen. Für die Ausrichtung bzw. das Wachstum der Kristalle machen die Autoren die Stereochemie einer organischen Matrix verantwortlich, die jede Kristalleinheit umschließt. Poren in der Gehäusewand sind mit organischen Zwischenschichten ausgekleidet und in Porenfeldern konzentriert. Organische Schichten liegen zwischen den karbonatischen Schichten und basal der inneren mineral. Schicht.
BÉ & HEMLEBEN	1970	Beschreiben den Kalzifikationsprozeß bei der Planktonforaminifere <i>Globigerinoides sacculifer</i> (BRADY). Als Bezeichnung für die organische Hülle die sich zu Beginn des Kammerneubaus bildet, wird der Begriff „primary organic membrane“ (pm) definiert. Teile diese pm werden mit der „active membrane“ von TOWE & CIFELLI (1967) korreliert. Eine Kalzifikation findet nach Meinung der Autoren beiderseits dieser organ. Schicht (pm) statt und bildet eine „inner lamellar unit“ bzw. „outer lamellar unit“. Jede weitere kalzitische Lamelle ist von der Vorhergehenden mittels einer weiteren organischen Schicht getrennt. Genutzt wird das Rasterelektronenmikroskop.

Autor	Jahr	Forschungsergebnis
HANSEN & REISS	1971	Untersuchen mit dem Rasterelektronenmikroskop die Wandstruktur einiger Vertreter aus der Rotaliacea. Der Gehäusebau folgt dem bilamellaren Muster : Outer lamella (karbonatisch) , median layer (organisch), inner lining (karbonatisch). Die Autoren stellen das septal flap als bes. Kennzeichen für die Rotaliacea heraus.
HANSEN & REISS	1972 (a,b)	Stellen eine Wandstrukturanalysen benthonischer und planktonischer Formen mit dem Rasterelektronenmikroskop an: Alle plankton. Foraminiferen erscheinen bilamellar, ebenso wie Vertreter der Gattungen <i>Bulimina</i> , <i>Cassidulina</i> , <i>Nonion</i> , <i>Globobulimina</i> , <i>Turrilina</i> <i>Asterigerina</i> u.a.m. Sie postulieren deshalb die Hypothese , daß der bilamellare Wandbau ein generelles Merkmal aller perforaten, lamellaren Foraminiferen ist. Zwischen der karbonatischen outer lamella und der karbonatischen inner lining liegt eine organische Schicht, die median layer. Detailuntersuchungen an <i>Asterigerina carinata</i> D'ORBIGNY zeigen, daß die Zahnplatte von der inner lining gebildet (wie bei Robertinacea, vgl. MCGOWRAN 1966). Beide Autoren verweisen auf die Sonderstellung, die die Nodosariacea hinsichtlich der Wandstruktur innerhalb der Rotaliida vermutlich einnehmen.(siehe GRÖNLUND & HANSEN 1976).
SPINDLER & RÖTTGER	1973	Untersuchen den Kammerbauvorgang und beobachten die Entstehung einer neuen Kammer innerhalb einer sogenannten Wachstumscyste.
SLITER	1974	Liefert nach rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen ein Wandmodell für die Gattung <i>Bolivina</i> . Eine bestimmte Abfolge organischer und karbonatischer Schichten innerhalb der Wand und organischer Schichten innerhalb der Poren wird konzipiert. Die Wand bei Bolivinitidae und Caucasinidae folgt demnach prinzipiell einem monolamellaren Konzept Die karbonatische Schicht der Wand ist aufgrund unterschiedlicher Kristallgröße zweigeteilt ist, ohne Beteiligung einer dazwischen liegenden organ. Schicht.
GRÖNLUND UND HANSEN	1976	Untersuchen rasterelektronenmikroskopisch speziell Vertreter der Nodosariacea: Diese folgen einem monolamellaren Wand- bzw. Gehäusebauprinzip. Es sind vier Typen möglich: ortho-, plesio-, atelo-, polymonolamellar, je nach dem, wie die neue Kammer ansetzt, bzw. die neue Wand ältere Gehäuseteile überlappt. Organische Wandteile sind nicht dokumentiert und ihre Beteiligung am Wandbau wird nicht diskutiert.
HEMLEBEN et. al.	1977	Bringen Ergebnisse über die Gehäusemorphologie, organische Schichten und den Kammerbauvorgang bei <i>Globorotalia menardii</i> (D'ORBIGNY): Beiderseits einer organ. POM (prim. organ. Membran) werden kalzitische Lagen sezerniert (äußere, inner kalzit Lagen = OCL , ICL). Diese karbonatischen Schichten werden von inneren (IOL) und äußeren organ. (OOL) Lagen begleitet, die vom inneren bzw. äußeren Cytoplasma gebildet wurden. Begriffe POM, IOL, OOL, ICL, OCL werden geprägt . Sie postulieren: Bilamellarität kennzeichnet plankton. und viele benthon. Foraminiferen und ist deshalb taxonomisch von geringer Bedeutung!
SPINDLER	1978	Untersucht u. a. <i>Heterostegina depressa</i> und beschreibt eine „inner organic lining“ („OL“) als eine organische Schicht, die zwischen Wand und Cytoplasma liegt. Ihre Funktion gilt noch als unbekannt. Die Schichtdicke der OL ist diskontinuierlich (vgl. OELSCHLÄGER 1989). Ein Bezug zur Arbeit von HEMLEBEN et al. 1977 wird noch nicht hergestellt.
BÉ et al.	1979	Beschrieben den Kammerbau planktonischer Foraminiferen und kombinieren Ergebnisse aus Licht-, Raster- und Transemissions-elektronenmikroskopischen Untersuchungen: Übereinstimmendes Ergebnis aus diesem Vergleich: Ein bilamellarer Bau der Gehäusewand, wobei die Kalzitablagerung beiderseits einer POM erfolgt.

Autor	Jahr	Forschungsergebnis
HANSEN	1979	Versucht die Erkenntnisse über den Gehäusebau und der Evolution zu korrelieren: Gegenstand sind die rezente <i>Höglundina</i> und die jurassische <i>Epistomina</i> , die seinen Untersuchungen nach identisch in Wandbau und Morphologie sind, was ihn dazu bewegt, die Gattungen zu synonymisieren (Zitat, S. 178: „ <i>Höglundina</i> (= <i>Epistomina</i>)). Die in Zahnplatte (tpl) wird als 2-lagig beschrieben (im Gegensatz zu MCGOWRAN 1966)
VÉNEC-PEYRÉ	1980	Unternimmt erstmals eine Ionen-Mikroanalyse bei Gehäuse von <i>Ammonia beccarii</i> (LINNÉ): Das bilamellare Wandmuster wird durch eine heterogene Verteilung best. Ionen widergespiegelt. Innere und äußere mineral. Wand sind in unterschiedlichem Maße von einer Substitution der Ca ²⁺ - Ionen durch andere Ionen betroffen. Für diese differente Verteilung wird eine Bipolarität der organ. Membran (POM) angenommen. Wie bei HEMLEBEN et al. (1977) wird die POM als verantwortlich Matrix für die Sezernierung der karbonatischen ICL und OCL angesehen. Eine neue Hypothese bezüglich dem lamellaren Muster wird aufgestellt: Die innere mineral. Lage (ICL) ist teilweise an der Überlappung älterer Gehäuseteile beteiligt, und POM überlappt ebenfalls ältere Gehäuseteile. Porenmembran-Komplexe sind aufgebaut aus der POM zuzüglich der äußeren und inneren organischen Lagen SM _i bzw. SM _o genannt (entspr. nach IOL und OOL). Die Autorin nutzt meist Terminologie nach HEMLEBEN et al. 1977
BÉ et al.	1980	Die Porenkonstruktion bei planktonischen Foraminiferen wird raster- und transemissonselektronenmikroskopisch untersucht: Poren entstehen stets durch Resorption bereits sezernierten Materials. Organische Porenplatten bleiben dabei bestehen. Eine organische Porenplatte enthält Mikroporen von ca. 0,1 µm Durchmesser. Es werden Unterschiede in der Porenkonstruktion und evtl. -funktion bei spinosen und nicht spinosen Gattungen angenommen.
JUNG	1988	Beschreibt mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops den Wandbau bei känozoischen Uvigerinen. Deren Wand besteht aus zwei morphologisch unterschiedlichen karbonatischen Lagen: Fibröser Kalzit wird von innerer und äußerer Schicht aus granulärem Kalzit begleitet. Der Kammeranbau folgt prinzipiell dem monolamellaren Muster. Die Ornamentierung der Gehäuseoberfläche ändert sich mit der Wassertiefe: Flachwasserformen besitzen Rippen, Tiefwasserformen Stacheln. Beide sind durch eine Rippen-Stachel-Übergangsform in entspr. Wassertiefe „verbunden“.
REVETS	1989	Liefert vergleichende Untersuchungen zur Zahnplatte (tpl) bei den Buliminacea: Die tpl leitet sich von der inner lining (ICL nach HEMLEBEN 1977) ab, ist also einlagig , wohingegen alle anderen Wandbereiche bilamellar sind. Die Diversität in der möglichen Ausgestaltung der Zahnplatte wird als mögliches taxonomisches Kriterium angesehen und mündet in der Forderung nach intensiver Forschung an diesem morphologischen Kennzeichen. (Phylogenetischer Klassifikations-Ansatz)
OEL-SCHLÄGER	1989	Detaillierte transemmissions-, rasterelektronenmikroskopische und biochemische Untersuchungen an zumeist benthon. Foraminiferen, mit Detailanalyse der nicht-mineralisierten Bestandteile der Wand

Tab. 5: Autorenliste der Publikationen grundlegender Erkenntnisse der Gehäuse- und Wandgenese

Bewertung und Diskussion

Um einen Ein- und Überblick über die Geschichte der Erforschung der Wandstruktur der Foraminiferen zu geben, wurde bewußt die Tabellenform gewählt (Tab. 5). So fällt sofort die Phase intensiver morphologischer Untersuchungen in den Jahren 1958 bis 1980 auf, innerhalb derer die Präparationstechnik, die Möglichkeit Foraminiferen über einen gewissen Zeitraum lebend in Kultur zu halten und vor allem die technischen Möglichkeiten in der Elektronenmikroskopie und Biochemie zunehmend verbessert und verfeinert wurden. Darüber hinaus sind diese Jahre durch zahlreichen Publikationen auf dem Gebiet der Systematik und Taxonomie gekennzeichnet, die neben neuen Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen viele Revisionen bestehender Klassifikationen beinhalten. Eine Korrelation der in den ersten Jahren erzielten Ergebnissen zur Ultrastruktur der Foraminiferengehäuse ist im nachhinein oft schwierig, beispielsweise weil jeder Autor bzw. jedes Autorenteam eine eigene Terminologie bevorzugt. ANGELL (1967) beschrieb in der Wand einer bestimmten Foraminifere eine Wechselfolge organischer und karbonatischer Schichten: Eine organische Basisschichten auf die eine karbonatische Schicht folgt, der wiederum eine organische Abschlußmembran aufgelagert ist. Zudem beobachtete er Porenfüllungen fibröser bzw. membranöser Art.

HANSEN, REISS & SCHNEIDERMAN (1969) beschrieben bei verschiedenen Foraminiferen eine dreilagige Wand, bestehend aus der jeweils karbonatischen äußeren Lamelle bzw. inneren „lining“ (outer lamella o.l., inner lining i.l.) und einer, diese karbonatischen Schichten trennende organischen Schicht, der „median layer“. Weitere organische Basis- oder Deckschichten sind nicht erwähnt.

Spezielle Untersuchungen zur Wandgenese (BÉ & HEMLEBEN 1970) führten zu der Erkenntnis, daß eine organische Schicht am Aufbau der karbonatischen Wandschichten maßgeblich beteiligt ist: Die Mineralisierung der Gehäusewand erfolgt beiderseits einer organischen Schicht, die als „primary membrane“ (pm) bezeichnet wurde (BÉ & HEMLEBEN 1970). Von 1971 bis 1977 folgen in mehreren Publikationen Strukturbeschreibungen der Gehäusewand unterschiedlichster Foraminiferen, jedoch keine Beschreibungen über den Verlauf der Wandgenese.

HEMLEBEN et al. (1977) UND BÉ et al. (1979) etablieren dann anhand der Untersuchung der Kammerwandgenese bilamellarer, planktonischer Foraminiferen Begriffe wie primary organic membrane (**POM**), innere und äußere organische (**IOL**, **OOL**) bzw. kalzitische Lage (**ICL**, **OCL**), die fortan in weiteren Publikationen aus diesem Forscherteam Verwendung fanden.

Eine Kombination aus Untersuchungen mit dem REM, dem TEM und dem LM, unterstützt durch biochemische Analysen und Lebendbeobachtungen der Kammergenese, erbrachte diese detaillierte Differenzierung und treffend gewählte Terminologie der o. g. organischen und karbonatischen Schichten. Unter Berücksichtigung der Arbeiten von HEMLEBEN et. al. (1977), BÉ et al. (1979, 1980) und neuerer biochemischer und mikroskopischer Analysen von OELSCHLÄGER (1989) kann der Sekretionsmodus einer bilamellaren Wand und der lamellare Gehäusebau folgendermaßen zusammengefaßt werden (Abb. 1):

1. Zunächst besteht die Kammerwand aus einer Kalzifikationsgrundlage, der **POM** (**p**rimary **o**rganic **m**embrane). Beiderseits dieser POM wird eine organische Matrix bestehend aus einem Polysaccharid und/oder Protein angelagert, die die eigentliche Kalzifikationsmatrix darstellt (Bildung einer **POM_p**) und so der POM eher die Funktion einer Gerüstsubstanz zukommen läßt.
2. Die beiderseits der POM angelagerten Matrices bewerkstelligen die Kalzifikation einer äußeren (**OCL** = **o**uter **c**alcitic **l**ayer) und innere Wandschicht (**ICL**= inner **c**alcitic **l**ayer). Der **OCL** liegt distal die äußere organische Lage **OOL** (**o**uter **o**rganic **l**ining) auf, der **ICL** liegt proximal eine entsprechende innere organische Lage **IOL** an (Abb. 1 (1)).
3. Bei lamellarem Bau eines Gehäuses werden ältere Gehäusebereiche von der äußeren karbonatischen Schicht (OCL) der jeweils jüngeren Kammern überlagert. Die Bildung dieser karbonatischen Schicht wird durch die Anlagerung neuer Mineralisationsmatrices auf der OOL der älteren Kammern, oder möglicherweise durch Reaktivieren der bereits vorhandenen OOL (OELSCHLÄGER 1989) bewerkstelligt (Abb. 1 (2)). So kommt es zur Bildung organischer Lagen (OL) zwischen den karbonatischen äußeren Lamellen.
4. Die neue Biomineralisationsmatrix überzieht das Gehäuse nicht nur auf der Außenseite, sondern kleidet die Schale auch innen aus. Allerdings können diese Matrices proximal der POM, d. h. zwischen Cytoplasma und innerer Kalkschicht (ICL) gelegen, nur noch partiell verkalken und so eine **p-IOL**, (precursor IOL mit eingelagerten Kalkpartikeln oder -granula) bzw. **IOL** (nicht mineralisiert) bilden. Diese Wechselfolge organischer und karbonatischer Schichten charakterisiert die bilamellare Primärwand bzw. den lamellaren Gehäusebau (Abb. 1).

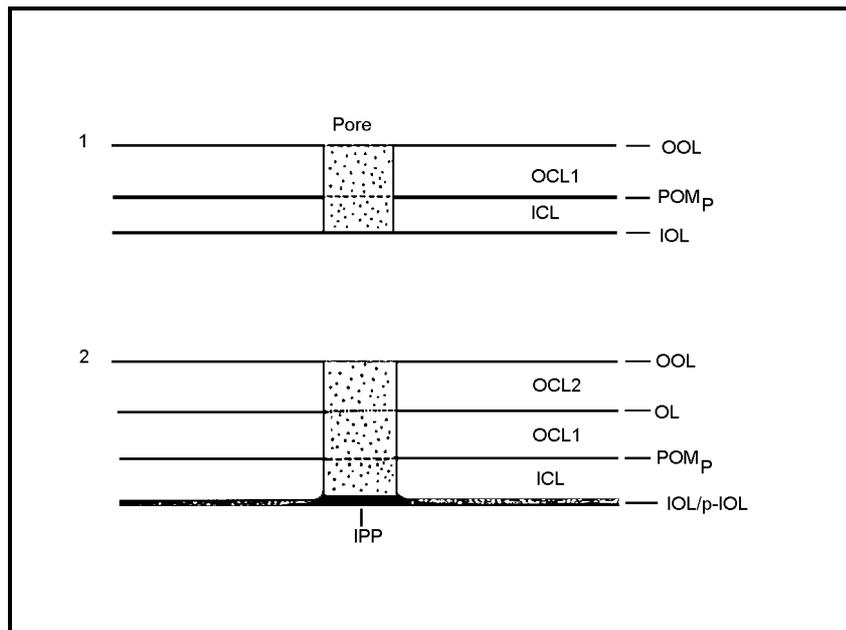


Abb. 1: Differenzierung und Terminologie einer bilamellaren Wand (1) und lamellarem Gehäuse (2).
1: Primärwand **2:** Sekundärwand. Die Sezernierung karbonatischer Materials erfolgt beiderseits einer POM_p, organische Lagen schließen die karbonatischen Schichten zum Kammerlumen hin und nach außen ab. **POM_p:** primary organic membrane mit beiderseits aufgelagerter Biomineralisationsmatrix, **ICL:** inner calcitic layer, **IOL/p-IOL:** inner organic lining, precursor IOL; **IPP:** IOL pore plug, **OCL:** outer calcitic layer, **OL:** Reaktivierte bzw. von neuer Biomineralisationsmatrix überlagerte ehem. OOL, **OOL:** outer organic layer. (Aus OELSCHLÄGER 1989, verändert)

2.3. Ziel der Arbeit

Die **Wandstruktur** als das primär klassifizierende Element hat zwar bis heute ihren Platz in der Systematik behauptet, aber, wenn es um phylogenetisch ausgerichtete Betrachtungen geht, stehen viel eher Untersuchungen der **Gehäusemorphologie** im Mittelpunkt. So wurde beispielsweise anhand bestimmter struktureller Kennzeichen rotaliider Gehäuse gezeigt, daß die Ausbildung der typischen rotaliiden Gehäusekonstruktion (niedrig-trochospiral mit umbilikalem Kanalsystem) bei alttertiären und frühtertiären bzw. auch rezenten Fomen eine analoge Entwicklung darstellt (HOTTINGER 1980; MÜLLER-MERZ 1980). Im Detail unterscheiden sich die Gruppen in der Art der Begrenzung des Kammerlumens gegen den Umbilikus: Die alttertiäre Gruppe ist durch die Ausbildung eines sog. *umbilical flap* gekennzeichnet, die frühtertiäre und rezente Gruppe aber durch den Besitz einer umbilikalen *coverplate* (Zur Klärung der Begriffe siehe Kapitel 2.4.).

Die rotaliide Form des Gehäuses hat also vermutlich eine ökologische Bedeutung und die Untersuchungsergebnisse (MÜLLER-MERZ, 1980) sind ein Plädoyer dafür, daß morphologische Studien letztendlich Aufschluß über eine direkte Verwandtschaft oder aber parallele Entwicklung geben können.

Ein anderes auffälliges morphologisches Kennzeichen verschiedener Foraminiferen ist die sogenannte Zahnplatte. Dabei handelt es sich um eine Struktur, die in der Mündung meist deutlich als Zahn zu erkennen ist und sich ins Innere des Gehäuses hinein fortsetzt. (Siehe Kap. 2.4.). Obwohl bei vielen Formen als „vorhanden“ beschrieben, finden sich in der Literatur kaum detaillierte Beschreibungen zur Feinstruktur (HANSEN & REISS 1972, JUNG 1988, MCGOWRAN 1966, REVETS 1989a, 1996) und keinerlei Beobachtungen zur Genese. Eine taxonomische Wertigkeit und Bedeutung der Zahnplatte für die Systematik wurde zwar von verschiedenen Autoren postuliert (HOFKER 1951, 1956, HAYNES 1954, SCOTT 1977, 1978, NOMURA 1983, REVETS 1989, 1991) hat aber die derzeit bestehende Klassifikation von LOEBLICH & TAPPAN (1988) nicht entscheidend beeinflussen können.

In der vorliegenden Arbeit wurden rezente Foraminiferen untersucht, die als gemeinsames und typisches Kennzeichen eine Zahnplatte (toothplate) aufweisen. Sie entstammen Gattungen, die bereits aus dem Jura beschrieben sind, aber auch oberkretazische und känozoische Formen sind vertreten (vgl. Tab. 3). Hinsichtlich der Wandkonstruktion, konkret dem lamellaren Bau der Gehäuse, liegen bei den ausgewählten Gattungen offene Fragen oder auch z. T. Publikationen mit widersprüchlichen Untersuchungsergebnisse vor und es stehen bislang Untersuchungen aus, die die Konstruktionsprinzipien einer Zahnplattenstruktur beschreiben und bei verschiedenen Formen miteinander vergleichen (Tab. 6).

Foraminiferen	Wandbau	Zahnplattenstruktur
Gattung <i>Bolivina</i> D'ORBIGNY	Monolamellarer Wandbau: Es werden zwei karbonatische (kalzitische) Schichten innerhalb der Wand differenziert. Organische Schichten liegen an der Basis der mineral. Wand und bilden außerdem eine äußere Abschlußschicht (SLITER 1974)	Eine Zahnplatte wird bereits von CUSHMAN (1937) erwähnt und deren Verlauf im Gehäuse von <i>Bolivina</i> wird von HÖGLUND schematisch dargestellt (HÖGLUND 1947). Es finden sich keine Aussagen zur Feinstruktur.
Gattung <i>Bulimina</i> D'ORBIGNY	Bilamellarer Wandbau: Zwei karbonatische Schichten („inner lining“, „outer lamella“) werden beschrieben. (HANSEN & REISS 1972b, REVETS 1989)	Die Zahnplatte ist eine ein-schichtige (monolamellare) Struktur, die sich von der inneren der beiden mineral. Wandschichten ableitet (REVETS 1989).
<i>Höglundina elegans</i> (D'ORBIGNY)	Bilamellarer Wandbau: Zwei karbonatische (aragonitische) Schichten werden durch eine organische Schicht voneinander getrennt (MCGOWRAN 1966, REISS & SCHNEIDERMAN 1969).	In allem Kammern mit Ausnahme der letzten resorbiert (MCGOWRAN 1966). In ihrer Mineralogie widersprüchlich beschrieben: 1. Einschichtig (MCGOWRAN 1966) 2. Zweischichtig , als direkte Ableitung der zweischichtigen Wand (Hansen 1979).
<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER	Monolamellarer Wandbau mit einer mineralogisch differenzierten Wand: Eine „fibrous calcitic layer“ wird innen und außen von „veneers“ aus granulärem Kalzit begleitet. Bei der fibrösen, mittlere Schicht kann eine erste („primary“) von einer zweiten („secondary“) Lamelle unterschieden werden. Organische Strukturen sind nicht beschrieben (JUNG 1988).	JUNG (1988) äußert als Hypothese zur Entstehung der Zahnplatte, das diese aus einer der innen gerollten Wand hervorgeht.

Tab. 6: Foraminiferenauswahl: Die untersuchten Foraminiferengattungen und was bisher über ihre Ultrastruktur und Morphologie bekannt ist.

Es war das Ziel der vorliegenden Arbeit, neben Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede im Bau der Gehäusewand, auch den Aufbau einer Zahnplattenstruktur zu klären. Darauf basierend sollte sich die Frage beantworten lassen, ob es sich bei der Zahnplatte verschiedener Foraminiferen um eine homologe Struktur handelt, der eine taxonomische Wertigkeit zukommen kann und die demzufolge Verwandtschaften zwischen bestimmten Foraminiferen aufzeigt. Demgegenüber steht die Vermutung, daß die Zahnplatte aufgrund einer bestimmten Funktion im Lebenszyklus immer wieder „neu erfunden“ worden ist, es sich also um eine analoge Struktur handelt. Im letzteren Fall, also einer analogen Bildung würde jegliche taxonomische Wertigkeit verloren gehen. Im Folgenden werden die Untersuchungsergebnisse für die Arten *Bolivina alata* (SEGUENZA, 1862), *Bolivina dilatata* REUSS, 1850, *Bulimina aculeata* D'Orbigny, 1826, *Bulimina marginata* D'ORBIGNY, 1826, *Höglundina elegans* (D'ORBIGNY, 1826) und *Uvigerina mediterranea* HOFKER, 1932 dargelegt und in ihrer Bedeutung diskutiert.

2.4. Terminologie

Definition und Diskussion der aus der Literatur bekannten Begriffe im Zusammenhang mit dem Gehäusebau und der Gehäusewand.

Bei der Beschreibung der äußeren und inneren Kennzeichen der Foraminiferen wird in den meisten Fällen den englischen Originalbegriffen der Vorzug gegenüber deutschen Übersetzungen gewährt. Die in der vorliegenden Arbeit und der Literatur verwendeten Ausdrücke werden alphabetisch aufgelistet, erklärt und z. T. von Zeichnungen begleitet. Gebräuchliche Synonyme werden in eckige Klammern gesetzt (Tab. 7).

Begriff [Synonym]	Erklärung
cover plate	Bes. Struktur bei rotaliiden Foraminiferen, die die Begrenzung der Kammerwand zum Umbilikus (Nabel) bildet. Jede Kammer ist primär zum Umbilikus geöffnet. Das <i>cover plate</i> einer jeden Kammer bildet die umbilikale Begrenzungsfläche der jeweils vorangehenden Kammer. Somit ist das <i>cover plate</i> nicht Bestandteil der Kammerwand dessen Lumen es begrenzt, sondern gehört zur Kammerwand der nächsten (jüngeren) Kammer.
ICL = inner calcitic layer [i.l. = inner lining]	innere kalzitische Lage (Lamelle) einer bilamellaren Wand. (Nach HEMLEBEN et al. 1977); [nach REISS 1963]. Abb. 1, Abb. 4
IOL. = inner organic lining	organische Schicht, die der Innenseite der Kammerwand (der i.l.) anliegt. (nach HEMLEBEN et al. 1977). Abb. 1.
IPP	IOL-pore-plug: Stopfenartige Erhebung der IOL in den Porenkanal hinein (aus OELSCHLÄGER 1989)
OCL = outer calcitic layer [o.l. = outer lamella]	äußere kalzitische Lage (Lamelle) einer bilamellaren Wand. (Nach HEMLEBEN et al. 1977); [nach REISS 1963]. Abb. 1, Abb. 4
OOL = outer organic lining	äußere organische Schicht, die außen der Kammerwand aufliegt. (Nach HEMLEBEN et al. 1977). Abb. 1.
OL = organic layer	organische Schicht zwischen den sich überlagernden o.c.l. eines lamellaren Gehäuses. (Nach HEMLEBEN et al. 1977). Abb. 1.
POM = primary organic membrane [median layer]	organische Schicht beiderseits derer beim Kammerneubau die Sekretion der kalkigen Wand (i.l., o.l.) abläuft. (Nach BÉ & HEMLEBEN 1970 bzw. HEMLEBEN et al. 1977); Die POM (Glykosaminoglykan) übernimmt dabei die Funktion einer Gerüstsubstanz für die beiderseits aufgelagerten eigentlichen Biomineralisationsmatrices (Protein und/oder Polysaccharid)(OELSCHLÄGER 1989) [nach HANSEN, REISS & SCHNEIDERMAN 1969]. Abb. 1, Abb. 4
POM _P	POM mit aufgelagerten Biomineralisationsmatrices (P)

Begriff [Synonym]	Erklärung
sfl. = septal flap	Verlängerung der inneren Lamelle (ICL) einer neu gebauten Kammer (2) über das Kammerdach der vorangehenden Kammer (1). Die trennende Suture erscheint somit dreilagig und besteht aus ICL ₁ , OCL ₁ und ICL ₂ . (Nach SMOUT 1954, HANSEN & LYKKE-ANDERSEN 1976). Abb. 2.
tpl. = toothplate	„Zahnplatte“. Bei der Beschreibung der Gattung <i>Bolivina</i> D'ORBIGNY durch CUSHMAN (1937, S. 36) erwähnt dieser einen „plate-like tooth connecting with an internal tube“. Aus der Wortverbindung von Zahn (tooth) und Platte (plate) hat sich die Bezeichnung toothplate etabliert. HÖGLUND (1947) griff die Beschreibung CUSHMANS auf und entwarf ein Ideal-Modell (Abb. 4). HOFKER beschrieb die Struktur ähnlich wie CHUSHMAN (HOFKER 1951a), äußerte darüber hinaus aber auch eine Vermutung zu ihrer Genese (Hofker 1951b): „The toothplate is formed together with the newly built chamber“. Hinsichtlich der Feinstruktur finden sich unterschiedliche Beschreibungen (MCGOWRAN 1966, HANSEN & REISS 1972 a, b, HANSEN 1979, REVETS 1989a). Abb. 3
umbilical flap	Bestimmter Bereich einer Kammerwand bei rotaliiden Foraminiferen, durch den das Kammerlumen gegen den Umbilikus abgeschlossen wird.

Tab. 7: Nomenklatur und Definition von Strukturen, die den Gehäusebau und die Wand speziell betreffen

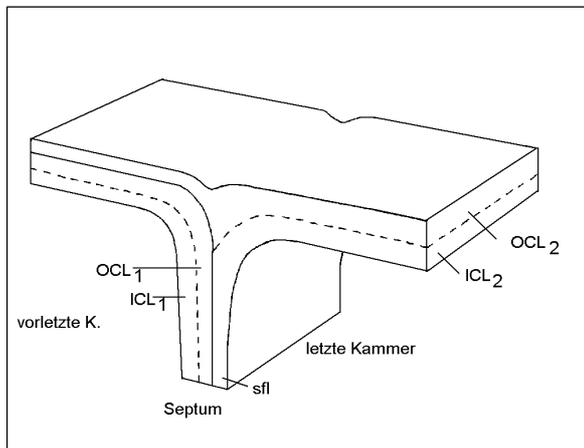


Abb. 2: *Septal flap*. (Aus HANSEN & LYKKE-ANDERSEN 1976; Fig. 2, S. 4, verändert).
ICL₂ : innere kalz. Wand der letzten Kammer;
OCL₂ : äußere kalz. Wand der letzten Kammer;
ICL₁: ICL der vorletzten Kammer;
OCL₁: OCL der vorletzten Kammer,
POM: primary organic membrane,
sfl: septal flap.

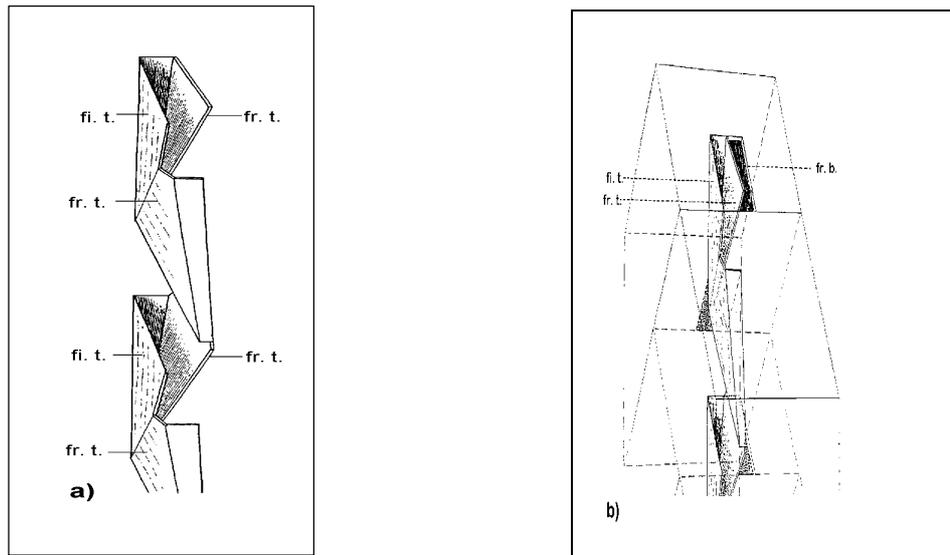


Abb. 3 a), b): HÖGLUNDS Modell der inneren Struktur (Zahnplatte) einer idealisierten *Bolivina*. (HÖGLUND 1947, S. 262, Fig. 276)
a) Schema der „Zahnplatte“, isoliert vom Kammerverband. Freier (fr.t.) und angehefteter Teil (fi.t.) der Zahnplatte bilden in der Mündung eine U-förmige Struktur. Nach HÖGLUND verläuft der freie Teil (fr.t.) ins Kammerlumen und wird dabei sehr schmal. Der angeheftete Teil (fi.t.) läuft ebenfalls ins Kammerlumen, nimmt dann aber Kontakt zum freien Teil (fr.t.) der Zahnplatte des Foramens (Apertur der vorhergehenden Kammer) auf.
b) Räumliche Darstellung der Zahnplatte im Kammerverband. Die länglich-ovale Mündung von *Bolivina* wird aus der U-förmigen Zahnplatte und dem freien Mündungsrand (fr.b.) gebildet.
fr.b. Freier Mündungsrand : **fi.t.:** fixed shank of the tongue (an der Kammerwand fixierter Teil der Zahnplatte, **fr.t.:** free shank of the tongue (freier Teil der Zahnplatte).)

Definition der positionsbeschreibenden Begriffe „distal“, „proximal“, „apikal“, „marginal“ und „median“

Zur Beschreibung der Lage bestimmter Strukturen innerhalb eines

Foraminiferegehäuses finden die Begriffe „distal“, „proximal“ und „apikal“

Verwendung. Ausgangspunkt ist dabei die Windungsrichtung - bzw.

Proliferationsrichtung des Gehäuses.

Innerhalb einer Kammer gilt die Lage der Mündungsregion distal, die Grenze zur

vorangehenden Kammer befindet sich proximal: Bei *Bolivina* wird die Lage des

Kammerdaches mit dem Mündungsbereich als distal beschrieben, der Kammerboden

mit Suture zur vorangehenden Kammer liegt proximal (Abb. 4a).

Bei der Betrachtung einer Kammerwand werden die Begriffe distal und proximal in „radialer“ Sichtweise verwendet. Als proximal gelten die zum Kammerlumen hin gerichtete Wandbereiche, als distal die zum Außenmilieu gerichteten Schichten (Abb. 4b).

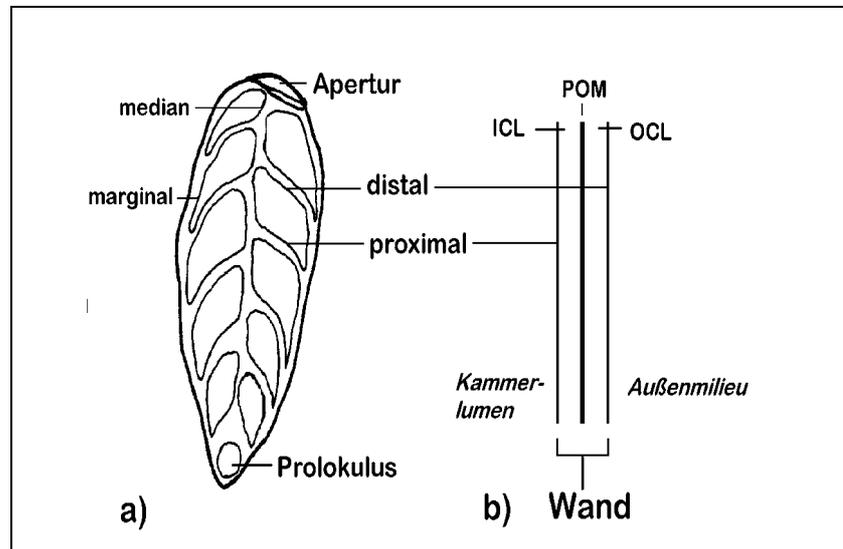


Abb. 4: Definition der positionsbeschreibenden Begriffe „distal“ und „proximal“ sowie „marginal“ und „median“.

a) Schliffbild einer *Bolivina*. Bezogen auf die Wachstumsrichtung gilt der Kammerbereich mit der Mündungsregion als distal (apikal), die Grenze zur vorangehenden Kammer (Sutur) liegt proximal.

Marginale Bereiche grenzen an den Gehäuserand, **mediane** Bereiche an die virtuelle Spiralachse des Gehäuses.

b) Bezogen auf die Sezernierung einer karbonatischen Wand beiderseits einer Grundmatrix (POM) gelten Bereiche, die zum Kammerlumen gerichtet sind als proximal (ICL), die Bereiche, die zum Außenmilieu gerichtet sind als distal (OCL).

Bei hochtrochspiralen Gehäusen (*Bolivina*, *Bulimina*, *Uvigerina*) soll im Verlauf der vorliegenden Arbeit die Position der Apertur als „apikal“ beschrieben werden (bezugnehmend auf die Kammerproliferation). Als marginal gelegen gelten Bereiche, die am Gehäuserand liegen, mediane Bereiche liegen nahe der virtuellen Spiralachse. Bei niedrigtrochspiralen Gehäusen (*Höglundina*) kennzeichnet der Prolokulus die Spiral = Dorsalseite, der Umbilikus liegt basal. Die interiomarginale-extraumbilikale Apertur bzw. das Foramen befinden sich in der distalen Kammerwand (in Richtung der spiraligen Kammeranordnung betrachtet), die Grenz wand zur jüngeren Kammer ist entsprechend die proximale Wand.

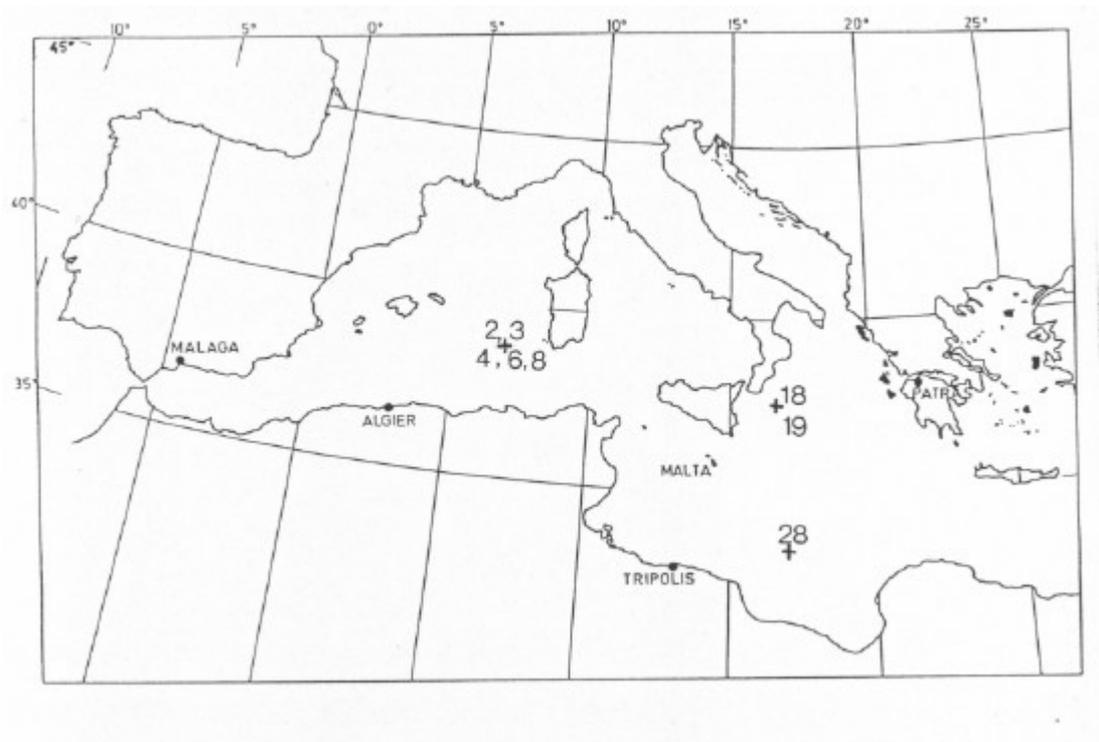
3. Material und Untersuchungsmethoden

3.1. Material

Das Probenmaterial entstammt einer Fahrt des Forschungsschiffes „Viktor Hensen“ in das westl. Mittelmeer aus dem Jahr 1977. Es wurden an verschiedenen Stationen oberflächennahe (bis 20 cm tiefgreifende) Sedimentproben entnommen (Karte 1), die nun seit einigen Jahren dem Institut für Paläontologie in München vorliegen. Aus diesen Sedimentproben wurde für die vorliegende Untersuchung Material bestimmter Probenstationen nach den Kriterien Wassertiefe, Erhaltungszustand und Individuenzahl der relevanten Foraminiferengattungen *Bolivina*, *Bulimina*, *Höglundina* und *Uvigerina* ausgewählt (Tab. 8).

Art	Probennummer; Datum	Geographische Koordinaten	Wasser- tiefe [m]
<i>Bolivina alata</i> (SEGUENZA, 1862)	VH 77-28; 30.1.1977	32° 28,5'N; 15° 35,5'E	200
<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850	VH 77-18; 23.1.1977	36° 20'N; 15° 22'E	200
<i>Bulimina marginata</i> D'ORBIGNY, 1826	VH 77-3; 13.1.1977	38° 53'N; 8° 09'E	400
<i>Bulimina marginata</i> D'ORBIGNY, 1826	VH 77-4; 13.1.1977	38° 53'N; 8° 09'E	600
<i>Bulimina marginata</i> D'ORBIGNY, 1826	VH 77-18; 23.1.1977	36° 20'N; 15° 22'E	200
<i>Bulimina aculeata</i> D'ORBIGNY, 1826	VH 77-18; 23.1.1977	36° 20'N; 15° 22'E	200
<i>Bulimina aculeata</i> D'ORBIGNY, 1826	VH 77-8; 13.1.1977	38° 53'N; 8° 09'E	1810
<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932	VH 77-2; 13.1.1977	38° 53'N; 8° 09'E	339
<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932	VH 77-6; 13.1.1977	38° 53'N; 8° 09'E	1000
<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932	VH 77-19; 23.1.1977	36° 20'N; 15° 22'E	400
<i>Höglundina elegans</i> (D'ORBIGNY, 1826)	VH 77-6; 13.1.1977	38° 53'N; 8° 09'E	1000

Tab. 8: Datensätze der bearbeiteten Foraminiferen aus dem westl. Mittelmeer.



Karte 1: Probenstationen des FS Viktor Hensen im westl. Mittelmeer 1977. Nr.-Angaben beziehen sich auf die Datensätze der Probennummer aus Tab. 8.

3.2. Präparationstechnik

3.2.1. Schliffpräparate zur Untersuchung der Gehäusefeinstruktur

Die Präparation folgt im Wesentlichen den Beschreibungen von HANSEN, REISS & SCHNEIDERMAN (1969). Änderungen betreffen das Einbettungsmedium und die Zeiten für den Ätzvorgang. Der Arbeitsgang gliederte sich in folgende Abschnitte:

1. Flacheinbettung der ausgewählten Objekte in AKEMI (Kunstharz)
2. Zielgerichtetes Schleifen der Kunstharz-Blöckchen
3. Anätzen der freigelegten mineralischen Strukturen
4. Vorbereitung und Ausführung der REM-Untersuchung

1. Flacheinbettung

Einzelne Foraminiferen, oder aber Gruppen von zwei bis drei Individuen werden flach, d. h. in geringem Maße bedeckt, in Kunstharz eingegossen. Dazu dient beispielsweise eine größere Form, aus der nach Aushärtung des Kunststoffes kleine Blöcke von ca. 0,5 cm Kantenlänge, die jeweils die Gruppen bzw. Einzelexemplare der Foraminiferen enthalten, ausgesägt werden.

2. Anschliff

Die Blöckchen werden von Hand auf einer aufgerauhten Glasplatten mit Schleifpulver der Körnung 600, gefolgt von 800er Körnung sobald man in der Nähe der gewünschten Struktur ist, geschliffen. Abschließend wird mit Polierpulver (Körnung 1200) auf einem feuchtem Filztuch poliert und das Objekt gründlich in Aqua dest. gewaschen. Die Lage der Schliffebene richtet sich nach der jeweiligen Fragestellung. Als orientierte Schliffe gelten die Schlifflagen, die genau parallel oder senkrecht zur Spiralachse liegen (Axialschnitte, Horizontalschnitte) (Tab. 10 und Abb. 5). Anders orientierte Schlifflagen werden als Schrägschnitte bezeichnet.

Gehäuseform	Axialschliff	Horizontalschliff
Niedrigtrochospirale Gehäuse (<i>Höglundina</i>)	Entspricht dem Verlauf der Spiralachse des Gehäuses; erlaubt Aussagen über die Kammeranordnung und den Umbilikus. Ein Septum im Anschliff ermöglicht Aussagen über die Lage und Form des Foramens.	Verläuft senkrecht zur Spiralachse. Der dorsale Horizontalschliff verläuft durch den Prolokulus und legt den dorsalen (= spiralen) Teil des Gehäuses frei.
Hochtrochospirale, bi-, triseriale Gehäuse (<i>Bolivina</i> , <i>Bulimina</i> , <i>Uvigerina</i>)	Verläuft in der Ebene der Spiralachse. Ein zentrierter Schliff öffnet den Prolokulus und betrifft bei biserialen Formen weite Teile der Mittelsutur bzw. Zahnplatte.	Verläuft senkrecht zur Spiralachse.

Tab. 10: Lage und Verlauf der Schliffebenen. Siehe dazu Abb. 5.

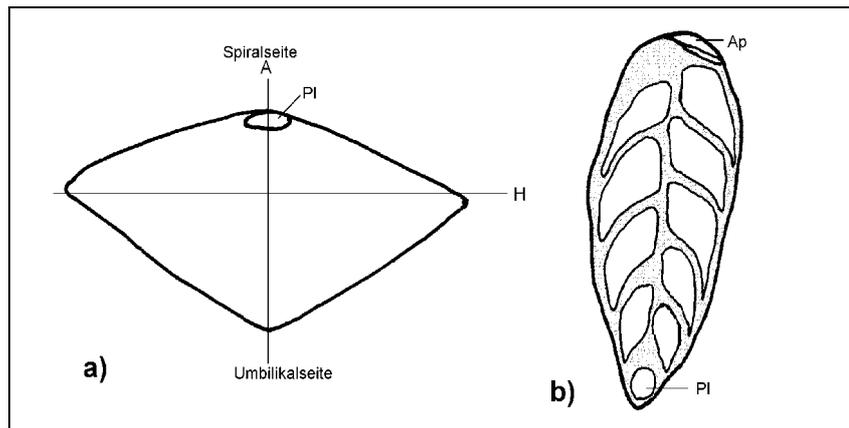


Abb. 5: Lage der Schliffebene

a) Niedrigtrochospirales Gehäuse (*Höglundina*). **PI:** Prolokulus, kennzeichnet Spiralseite, **A:** Axialschliffebene, **H:** Horizontalschliffebene. **b):** Axialschliff durch ein hochtrochospirales Gehäuse (*Bolivina*, gilt auch für *Bulimina*, *Uvigerina*). Wand schraffiert, Lumina weiß. Die Lage des Prolokulus (**PI**) soll in hochtrochospiralen Gehäusen als **basal**, die Position Apertur (**Ap**) als **apikal** bezeichnet werden (vgl. auch Abb. 4).

3. Ätzen

Für den Ätzzvorgang wird mit Ausnahme von *Bolivina alata* eine gesättigte, wäßrige Lösung von EDTA (Etylendiamintetraacetat) genutzt. Bei *Bolivina alata* wurde mit 10%iger Essigsäurelösung geätzt. Die Lösung wird mit einem Pinsel oder einer Plastikpipette reichlich auf das Objekt aufgetragen und das Präparat während des Ätzzvorgangs zum Schutz vor Verdunstung abgedeckt. Die Ätzzzeit beträgt je nach Gattung und Ätzzmedium 12 bzw. 90 bis 270 Sekunden und wird mit zwei Waschgängen in Aqua dest. beendet (Tab. 9).

Foraminifere	Ätzzmedium	Zeit [Sek]
<i>Bolivina alata</i>	Essigsäure	12
	EDTA	210
<i>Bolivina dilatata</i>	EDTA	80 – 90
<i>Bulimina aculeata</i>	EDTA	180
<i>Bulimina marginata</i>	EDTA	180
<i>Höglundina elegans</i>	EDTA	180 – 240
<i>Uvigerina mediterranea</i>	EDTA	240

Tab. 9: Ätzzzeiten und -medien bei der Lamellenpräparation.

4. REM-Vorbereitung und Untersuchung

Die präparierten Blöckchen werden mit Leitsilber auf REM-Objektträger aufgeklebt und mit Gold besputtert. Zu REM-Untersuchungen standen ein LEITZ AMR 1200 und ein ZEISS DMS 960 zur Verfügung.

3.2.2. Diskussion der Präparationstechnik und mögliche Probleme

Der Präparationsverlauf ist klar gegliedert und reproduzierbar. Um eine Aussage über die feinstrukturellen und morphologischen Kennzeichen einer Foraminiferenart oder -gattung treffen zu können müssen aber bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein.

1. Das Material muß sauber und gut erhalten sein.
2. Das Material muß in ausreichender Menge (mind. 10-20 Individuen einer relevanten Form) vorhanden sein, da mögliche Fehlerquellen (Fehler beim Schliff, bei der Ätzung) im Verlauf der Präparation zu Verlusten führen können.
3. Eine gewisse Einarbeitungszeit (und damit Materialverlust) ist zu kalkulieren, da sowohl die Orientierung über und innerhalb der jeweiligen Präparate, als auch die Schlifftechnik Übung verlangen. Die Ätzzeiten unterliegen materialspezifischen und Änderungen und müssen in Testreihen jeweils neu ermittelt werden (Tab. 11).

Art	Probleme / Bemerkungen
<i>Uvigerina mediterranea</i>	Die äußere Gehäusewand kann gut erhalten erscheinen, obwohl im Inneren die Strukturen (Foramina, Zahnplatte) zerstört sind. Innerhalb eines Präparates spricht die Wand oft unterschiedlich intensiv auf das Ätzmedium an.
<i>Bolivina alata</i>	Die Wand erwies sich bei der Präparation als extrem empfindlich, speziell im Vergleich zur Art <i>B. dilatata</i> . Es gilt, wie für <i>U. mediterranea</i> , daß innerhalb eines Individuums oft Unterschiede im Ätzergebnis bestehen. Die dünnwandige Zahnplatte spricht besonders empfindlich auf die Ätzlösung an. Zur Darstellung von Wand- bzw. Zahnplattenaufbau müssen unterschiedliche Ätzzeiten gewählt werden (Zahnplatte kürzer ätzen). Im Gegensatz zu allen anderen Arten wurde hier Essigsäure der Vorzug vor EDTA gegeben.
<i>Höglundina elegans</i>	Quantitatives Materialproblem innerhalb einer Probe: Die letzte Kammer und damit die Primärwand und die Zahnplatte sind sehr dünnwandige Strukturen, die im Probenmaterial oft ab- oder angebrochen sein können. Alle Bereiche der Wand dieser Art sprechen sehr gut und gleichförmig auf die Lamellenpräparation an!
<i>Bolivina dilatata</i>	Nach Einarbeitung keine Probleme
<i>Bulimina marginata</i>	Nach Einarbeitung keine Probleme
<i>Bulimina aculeata</i>	Nach Einarbeitung keine Probleme

Tab. 11: Probleme im Zusammenhang mit der Lamellenpräparation

4. Taxonomie der untersuchten Foraminiferen

Bei den in dieser Arbeit untersuchten Foraminiferen handelt es sich um rezente Formen, deren Beschreibungen in der Literatur z. B. bei Faunenbeschreibungen recht häufig zu finden sind. Detailuntersuchungen zur Struktur der Wand und bestimmter morphologischer Kennzeichen stehen bislang aber noch aus, oder sind widersprüchlich.

4.1. Gattung *Bolivina* D`ORBIGNY, 1839

Die Gattung *Bolivina* hat aus mehreren Gründen Eingang in die vorliegende Untersuchung gefunden. Zum einen stellt die Gattung sowohl in stratigraphischer als auch in ökologischer Hinsicht ein oft berücksichtigtes Studienobjekt dar, zum anderen haben sich diverse Autoren mit dem inneren Aufbau, der Kammergenese und der Wandstruktur befaßt. (z.B. HÖGLUND 1947; OGBE 1979; REYMENT 1983; SLITER 1970 a, b, 1974). Gerade die stratigraphische Bedeutung der Bolivinen hat zu einer Flut von Publikationen und auch immer wieder zu neuen Artbeschreibungen und taxonomischen Untersuchungen geführt (u. a. GRAMANN 1965; LINDENBERG 1965; MEHRNUSCH 1985, 1987, 1989 a) b), 1990). Darüber hinaus sind die für die Gattung *Bolivina* spezifizierenden strukturellen Kennzeichen, nämlich Ornamentierung, Perforation und Kielsaum von mehreren Autoren kritisch untersucht worden: LUTZE (1962) wies bei vergleichenden Untersuchungen von Tief- und Flachwasser-populationen bei *Bolivina spissa* die große Variabilität der spezifizierenden Kennzeichen (s. o.) nach. Für *Bolivina argentea* führte er den Nachweis, daß verschiedene bis dato beschriebene Arten und Unterarten von *Bolivina* klar als Varietäten von *B. argentea* angesehen werden müssen (LUTZE 1964). Wie Untersuchungen an fossilen und rezenten Bolivinen zeigen, sind strukturelle Merkmale wie z. B. Ausmaße eines Kielsaumes und Perforation mit ökologischen Faktoren (z. B. O₂, Wassertiefe) korreliert (HARMAN 1964, SMITH 1964, GRÜNIG 1984, MEHRNUSCH 1987). Die Nutzung dieser Gehäusekennzeichen zur Spezifizierung, so wie es in der Vergangenheit bei stratigraphischen Untersuchungen gehandhabt wurde, kann deshalb kritischer Überprüfungen nicht standhalten.

Auch auf Gattungsebene ergeben sich Schwierigkeiten. In einer vergleichenden Untersuchung der Gattungen *Bolivina* und *Brizalina* wies MEHRNUSCH (1993) die große Variabilität der für die Trennung verantwortlichen 4 Parameter Perforation, Ornamentierung, Mündung, und Kielsaum nach, und schloß sie deshalb als taxonomische Kennzeichen aus. Als Schlußfolgerung seiner Untersuchungen beschrieb er die Gattung *Brizalina* als Synonym zu *Bolivina*.

***Bolivina dilatata* REUSS, 1850**

(Taf. 1 Fig. 1-4)

- 1850 *Bolivina dilatata* REUSS. - S. 381, Taf. 48, Fig. 15 a-c.
1967 *Bolivina dilatata dilatata* REUSS. - HOFMANN, S. 154, Taf. 5, Fig. 14 a, b (Helvet - Obertorton, ostbayerische Molasse).
1967 *Bolivina dilatata hyalina* n. ssp. - HOFMANN, S. 156, Taf. 1, Fig. 7-9 (Rupel - Chatt, ostbayerische Molasse).
1989 *Bolivina dilatata* REUSS. - MEHRNUSCH (a), S. 58, Abb. 10 (Rupelium Mainzer Becken; Rupelium - Tortonium, ostbayerische Molasse; Aquitanium - Tortonium, Westkarpat. Becken; Miozän, Ägypten; Pliozän, Italien; Oligozän, Frankreich).
1991 *Brizalina dilatata* (REUSS). - CIMERMAN & LANGER, S. 59, Taf. 62, Fig. 2. (Rezent, Mittelmeer)

Kurzbeschreibung:

Gehäuse klein (bis ca. 0,7 cm), biserial, nicht zusammengedrückt, sondern fast elliptischer Horizontalschnitt (leicht geblähte Kammern), durchscheinend (hyalin). Peripherie ohne Kiel. Die Suturen sind kaum versenkt und verlaufen von der Medianen ausgehend zunächst horizontal, später in leichtem, zum Prolokulus hin abfallendem Bogen. Kammerform dem Suturenverlauf zufolge leicht nierenförmig. Adult 21 Kammern. Gelegentlich können fingerförmige Fortsätze der Suturen, ähnlich wie bei *B. alata* beschrieben, ausgebildet sein. Poren sind gleichmäßig über die Kammer verteilt, das Kammerdach (apertural region) der letzten Kammer weist meist keine Poren auf. Auf den älteren Kammern sind Poren oft nur sporadisch vorhanden und dann bisweilen länglich gestreckt. Die Mündung liegt interiomarginal, verläuft bogenförmig und wird einseitig von einer erhabenen Lippe begleitet. Intern verläuft eine Zahnplatte von Kammer zu Kammer, die in der Apertur wenig auffällig als länglicher, parallel zum Mündungsrand verlaufender Zahn erscheint.

***Bolivina alata* (SEGUENZA, 1862)**

(Taf. 1 Fig. 5-7)

- 1862 *Vulvulina alata* - SEGUENZA, S. 115, Taf. 2, Fig. 5.
1884 *Bolivina alata* (SEGUENZA) - BRADY, Taf. 54 Abb. 2-4.
1901 *Bolivina alata* (SEGUENZA) - in CUSHMAN (1937), S. 106 (Pliozän, Italien).
1937 *Bolivina alata* (SEGUENZA) - CUSHMAN, S. 106, Taf. 13, Fig. 3-11 Pliozän-rezent, Italien u. Ostatlantik).
1960 *Bolivina alata* (SEGUENZA). - HOFKER, S. 248, Fig. 85-88.
1960 *Bolivina alata* (SEGUENZA). - BARKER, Taf. 53, Fig. 2-4.
1963 *Bolivina alata* (SEGUENZA) - CICHÁ & ZAPLETALOVA, S. 53, Abb. 37 (Miozän, Westkarpaten).
1966 *Brizalina alata* (SEGUENZA) - BELFORD
1991 *Brizalina alata* (SEGUENZA, 1862). - CIMERMANN & LANGER, S. 59, Taf. 61, Fig. 12-14 (rezent, Mittelmeer).
1991 *Brizalina alata* (SEGUENZA) - VAN MARLE

Kurzbeschreibung:

Gehäuse biserial, gekielt, klein (bis ca. 0,8 cm), länglich, sehr flach zusammengedrückt, wobei eine leichte Torsion um die Spiralachse möglich ist. Adult bis zu 21 Kammern. Gut erhaltene Exemplare erscheinen durchscheinend (hyalin). Kammeraußenseiten sind nach basal gerichtet verlängert zugespitzt, so daß sich ein mehr oder weniger „gesägter“ Gehäuserand ergibt. Suturen verlaufen mehr oder weniger eingesenkt, manchmal „gezackt“, d. h. mit fingerförmigen Ausläufern versehen, bogenförmig zum Prolokulus hin abfallend (Taf. 1 Fig. 4, 6). Das Kammerlumen kann als nierenförmig beschrieben werden. Poren sind zumeist rundlich und gleichmäßig über die Kammer verteilt, wobei jedoch bei älteren Kammern der Bereich der Suturen oftmals ausgespart ist. Die Poren älterer Kammern erscheinen zum Teil größer und oval (Taf. 1 Fig. 5, 7). Die Mündung liegt interiomarginal, verläuft bogenförmig und wird von einem dicken Rand (Lippe) begleitet. Intern verläuft die gebogene Zahnplatte, die in der Mündung als niedriger, länglicher, parallel zur Lippe verlaufender Zahn erscheint (Taf. 1 Fig. 6). Die Kammern der Makroform sind breiter und flacher als diejenigen der Mikroform. Im Vergleich zur „schlanken“ Mikroform wirkt das Gehäuse der Makroform kürzer und gedrungen.

4.2. Gattung *Bulimina* D'ORBIGNY, 1826

Bulimina marginata D'ORBIGNY, 1826

(Taf. 2 Fig. 1, 2, Abb. 6)

1826 *Bulimina marginata* - D'ORBIGNY, S. 269, Taf. 12, Fig. 10 - 12

1979 *Bulimina marginata* D'ORBIGNY - HAGEMAN, S. 90, Taf. 2, Fig. 7

1987 *Bulimina marginata* forma *marginata* D'ORBIGNY - JORISSEN, S. 46, Taf. 4, Fig. 6

1988 *Bulimina marginata* forma *marginata* D'ORBIGNY - JORISSEN, S. 75, Taf. 4, Fig. 6, Taf. 12; Fig. 7, 14-17, Taf. 13, Fig. 5, 10, 11, 13-15, Taf. 14, Fig. 1-3, 7, 9-11, Taf. 15, Fig. 1, 2, 5-6.

Kurzbeschreibung:

Das Gehäuse ist durchgehend triserial und zugespitzt eiförmig (ovoid). Die Kammern sind leicht gebläht und nehmen im Wachstumsverlauf schnell an Größe zu. Basal-marginal sind die Kammern abgestutzt und mit einzelnen oder mehreren Stacheln versehen (Name!). Die Mündung verläuft bogenförmig, wird einseitig von einem dicken Wulst begleitet, auf der anderen Seite verläuft erhaben eine schmale Lippe. Diese Lippe beschreibt marginal einen engen Bogen und biegt als Zahn in die Mündung ein. Der Zahn setzt sich als sog. Zahnplatte im Kammerlumen von Foramen zu Foramen fort. Die triserialen Gehäuse sind rechts oder linksgewunden. Projiziert man die drei Kammern eines Windungsumlaufs in eine Ebene, so markiert die Lippe jeder Mündung den distalen Kammerrand und damit die Seite, an der die neue Kammer angebaut wird (Abb. 6; vgl. Taf. 2 Fig. 2 rechtsgewundenes Gehäuse, Taf. 2 Fig. 3 linksgewundenes Gehäuse). Die Gehäuselänge des vorliegenden Materials lag zwischen 0,4 und 0,5 cm.

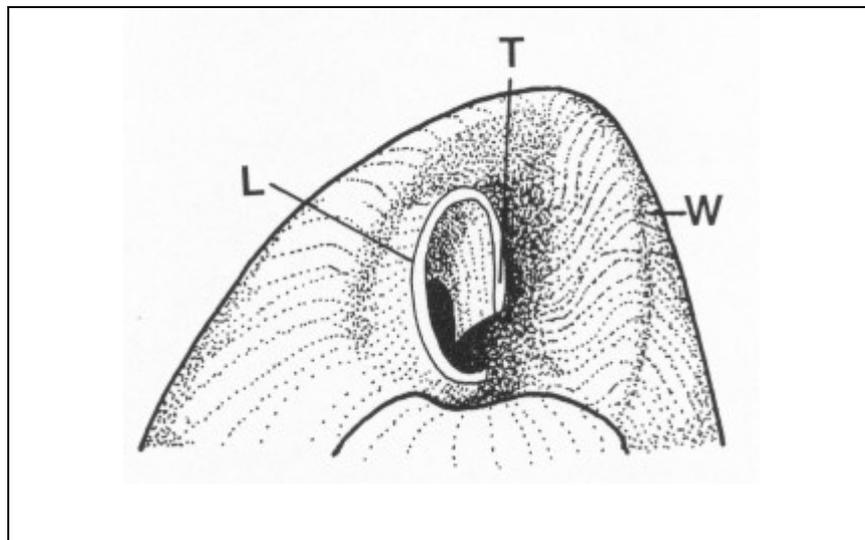


Abb. 6 Anordnung der morphologischen Kennzeichen der Apertur von *Bulimina*.
L: Lippe, T: Zahn, W: Wulst, (Windungsrichtung gegen UZS, linksgewunden).

***Bulimina aculeata* D'ORBIGNY, 1826**

(Taf. 2 Fig. 3, 4)

1826 *Bulimina aculeata* - D'ORBIGNY, S. 269, Nr. 71922 *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY - CUSHMAN, S. 96, Taf. 22, Fig. 1,21960 *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY - BARKER, Taf. 51, Fig. 7-91970 *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY - v. DANIELS, S. 82, Taf. 5, Fig. 81974 *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY - COLOM, S. 115, Fig. 16 g1991 *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY. - CIMERMAN & LANGER, S. 61, Taf. 63, Fig. 10,11.**Kurzbeschreibung:**

Gehäuse durchgehend triserial. Die Kammern sind oval, breit gebläht und nehmen im Wachstumsverlauf an Größe zu, so daß das Gehäuse zum Prolokulus hin sehr schmal ist. Suturen verlaufen deutlich und eingesenkt. Im basalen Teil des Gehäuses weisen die älteren Kammern charakteristische, längere Stacheln auf. Die Mündung verläuft wie bei *B. marginata* beschrieben und weist die gleichen morphologischen Kennzeichen auf (Lippe, Wulst, Zahn bzw. Zahnplatte). Die Gehäuselänge des vorliegenden Materials lag zwischen 0,5 und 0,8 cm (Abb. 6)

4.3. Gattung *Uvigerina* D'ORBIGNY, 1826***Uvigerina mediterranea* HOFKER, 1932**

(Taf. 2 Fig. 5,6)

1932 *Uvigerina mediterranea* - HOFKER, S. 118, Textfig. 32 a-g.1947 *Uvigerina peregrina* CUSHMAN, 1923 - HÖGLUND, S. 279, Textfig. 291-304.1974 *Uvigerina mediterranea* HOFKER, 1932 - COLOM, S. 122, Fig. 19 h-n.**Kurzbeschreibung:**

Gehäuse langgestreckt, triserial, im Horizontalschnitt fast rund. Die Kammern sind gebläht und nehmen im Wachstumsverlauf an Größe zu. Die Suturen sind deutlich, tief eingesenkt und verlaufen etwas gebogen. Die Wand weist sehr kleine Poren auf, die Oberfläche der Kammern ist mit spitz zulaufenden langgestreckten Rippen versehen, die an den Suturen unterbrochen sind, bisweilen aber nur leicht versetzt auf der basal gelegenen Kammer weiterlaufen. Die Mündung liegt terminal, auf einem Hals mit Kragen (Lippe). Im Inneren der Apertur verläuft eine s-förmig Zahnplatte, die ihren Verlauf von Kammer zu Kammer fortsetzt. Die Länge der vorliegenden Gehäuse betrug ca. 0,5 cm.

4.4. Gattung *Höglundina* BROTZEN, 1948

Höglundina elegans (D'ORBIGNY, 1826)

(Taf. 3 Fig. 1-4)

1826 *Rotalia (Turbinulina) elegans* - D'ORBIGNY S. 276, Nr. 54.

1931 *Epistomina elegans* (D'ORBIGNY) - CUSHMAN, S. 65, Taf. 13, Fig. 6 a-i.

1951 *Hoeglundina elegans* (D'ORBIGNY) - PHLEGER & PARKER, S. 22, Taf. 12, Fig. 1a, b.

1960 *Höglundina elegans* (D'ORBIGNY) - BARKER, Taf. 105, Fig. 3-6.

1974 *Höglundina elegans* (D'ORBIGNY) - COLOM, S. 173, Fig. 44 v, w.

1981 *Hoeglundina elegans* (D'ORBIGNY) - POAG, S. 69, Taf. 19, Fig. 3, Taf. 20 Fig. 3a-

c.

1988 *Höglundina elegans* (D'ORBIGNY) - LOEBLICH & TAPPAN, S. 446, Taf. 478, Fig. 1-3.

Kurzbeschreibung:

Das Gehäuse hat einen runden Umriss, ist niedrigtrochospiral und ungleich bikonvex, wobei die Spiral- (= Dorsal-)seite flacher, die Umbilikal- (= Ventral-)seite stärker gewölbt ist. Die Suturen sind nicht eingesenkt, sie verlaufen auf der Spiralseite stark nach hinten gebogen, auf der Umbilikalseite nahezu senkrecht (radial) zum Umbilikus. Die Oberfläche ist glatt, sehr fein perforiert, der Gehäuserand hat einen Kiel, die Wand ist aragonitisch. Das Gehäuse hat zwei Mündungen: Eine liegt schlitzförmig, latero-marginal, parallel zum Kiel, ist nur bei der letzten Kammer offen und wird bei den älteren Kammern von Wandmaterial verschlossen. Die zweite Mündung liegt interiomarginal-extraumbilikal auf der Umbilikalseite und schafft als Foramen eine Verbindung zwischen älteren Kammern. Zahn bzw. Zahnplatte sind nur in der letzten Kammer intakt, in den älteren Kammern sind sie zunehmend resorbiert. Gehäusedurchmesser ca. 0,9 cm.

5. Die Feinstruktur der Gehäusewand mit besonderer Berücksichtigung der Zahnplatte

Die Untersuchungen zielten darauf hinaus, Antworten auf folgende Fragen zu finden:

1. Nach welchem (lamellaren) Muster sind die primäre- und sekundäre Gehäusewand aufgebaut?
2. Wie ist die Zahnplatte aufgebaut?
Welche Verbindung besteht zwischen Zahnplatte und Wand, bzw. von welchen Schichten der Wand leitet sich die Zahnplatte ab?
3. Sind, ausgehend von den Untersuchungsergebnissen, Aussagen zur Funktion der Zahnplatte möglich und kann die Zahnplatte als taxonomisches Kennzeichen herangezogen werden? Sind Konsequenzen für das bestehende taxonomische System zu erwarten und können Rückschlüsse auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Foraminiferen mit ausgebildeter Zahnplattenstruktur gezogen werden?

5.1. Gattung *Bolivina* d'Orbigny 1839

Aufgrund der Unterschiede in der Feinstruktur werden die Untersuchungsergebnisse der beiden untersuchten Arten *B. dilatata* und *B. alata* einzeln dargelegt.

5.1.1. Darstellung der Verhältnisse bei *Bolivina dilatata*

Der biserialer Kammerbau und die seitliche Überlappung der übereinander liegenden Kammern ist im Schliffpräparat gut zu erkennen (Taf. 4 Fig.1, Taf. 5 Fig.1). Das Gehäuse ist lamellar aufgebaut, d. h. bestimmte Bereiche der Wand einer neu gebauten Kammer überlagern auch ältere Gehäuseabschnitte. Im geätzten Schliffpräparat ergeben diese Überlappungen mehrerer Wandschichten den Eindruck übereinander liegender Lamellen (Taf. 4 Fig. 2 u. 6, Taf. 5 Fig. 2 - 4). An der Suture, der Kontaktstelle zweier Kammern, kann man erkennen, nach welchem Modus die Wand der neu sezernierten Kammer die älteren Bereiche überlagert.

Die Primärwand

Bei lamellar gebauten Foraminiferegehäusen ist die letzte Kammer allein aus der Primärwand aufgebaut (Taf. 4 Fig. 4 u. 5). Diese Primärwand folgt bei *B. dilatata* dem Grundprinzip einer bilamellaren Wand: Beiderseits einer *POM* (primary organic membrane) liegen eine äußere bzw. eine innere kalzitische Lage (*OCL*, *ICL*), die jeweils von organischen Schichten (*IOL* auf der *ICL* zum Kammerlumen hin, *OOL* auf der *OCL* nach außen hin) begleitet werden. Die Schichtdicke der kalzitischen Wandlagen ist diskontinuierlich. Zur Bildung des die Apertur begleitenden Wulstes (Taf. 1 Fig. 3 u. 4) wird die äußere kalzitische Schicht (*OCL*) um ein Vielfaches mächtiger als an der Kammerbasis. Die innere kalzitische Lage (*ICL*) bleibt in ihrer Mächtigkeit unbeeinflusst (Taf. 4 Fig. 5). Die Gesamtstärke der Primärwand erreicht max. etwa $6\mu\text{m}$. (Abbildung einer bilamellaren Primärwand vgl. Abb. 1 Kapitel 1.2.)

Lamellarer Gehäusebau

Das Gehäuse ist biserial. Bei den im Schliffbild apikal übereinander liegenden Kammern handelt es sich demzufolge entweder um die Kammern 1, 3, 5 (K_1 , K_3 , K_5) usw. oder 2, 4, 6 usw. (Taf. 5 Fig. 1 u. 2, Taf. 6 Fig. 4 u. 5, Taf. 7 Fig. 1 - 3 u. 5).

Im Verlauf von apikal übereinander liegenden Kammergrenzen (Suturen) lassen sich drei kalzitische Schichten differenzieren (Taf. 4 Fig. 2, 3, 6, Taf. 5 Fig. 2-4). Von basal (Index: N) nach apikal (Index: $N+1$ usw.) sind dies: ICL_N , OCL_N , OCL_{N+1} (Abb. 7).

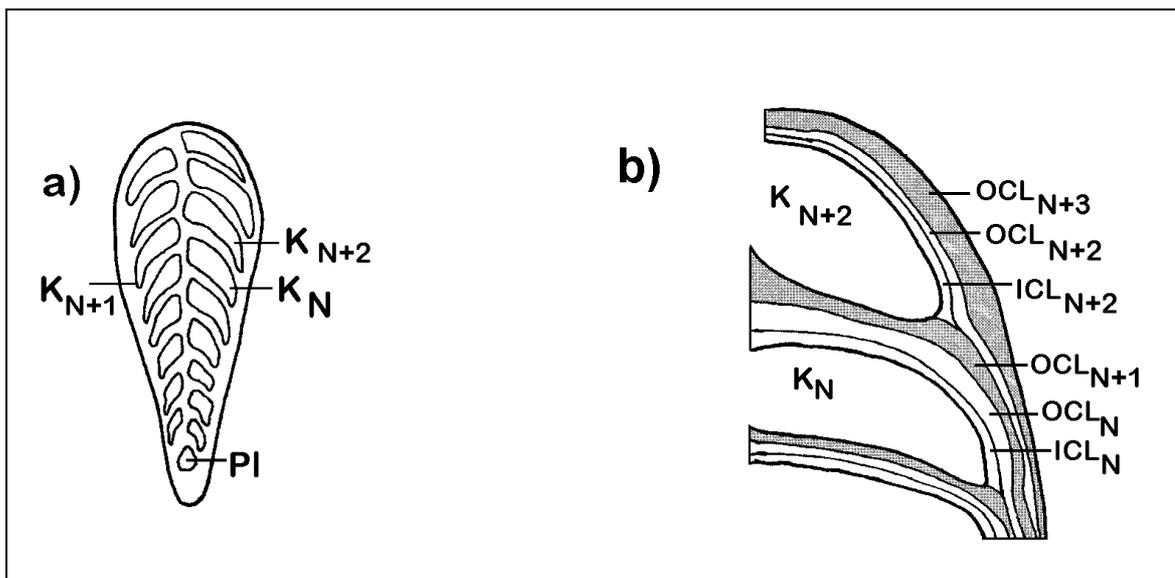


Abb. 7: Lamellarer Gehäusebau von *Bolivina dilatata*.

a): Axialschliff - Übersicht für Detailbereich in Abb. 7b.

b): Lamellationschema im Bereich der Suturen. K_N , K_{N+1} , K_{N+2} usw.: Kammerfolge; *ICL*: inner kalzit. Lage; *IOL*: innere organ. Lage; *OCL*: äußere CL, *OOL*: äußere OL, *PI*: Prolokulus. Indizes bezeichnen die Kammerzugehörigkeit der Schichten, **Raster**: *OCL* der Kammern $n-1$, $n+1$, $n+3$). Rekonstruiert aus Schliffabbildungen Taf. 5 u. 7.

Bau und Ableitung der Zahnplatte

Die Aufsicht auf die schmal-ovale Apertur liefert folgendes Bild: Der Mündungsrand von *B. dilatata* wird auf einer Seite von einem wulstig verdickten Rand der Kammerwand begleitet, auf der anderen Seite verläuft schmal und erhaben die sog. Lippe (Taf. 1 Fig. 3 u. 4). Parallel zu den Mündungsändern verläuft in der Mitte der Mündung ein Zahn. Lippe und Zahn bzw. Wulst und Zahn bilden in der Aufsicht auf die Mündung jeweils einen engen U-förmigen Bogen (Taf. 1 Fig. 4, Taf. 6 Fig.1). Eine apikal abgebrochene Kammer ermöglicht den Blick auf ein Foramen, bei dem sich dieselben Strukturen wiederfinden (Taf. 6 Fig. 2 u.3). Es werden im Verlaufe des Gehäusewachstums also keine Bereiche der ehemaligen Mündung resorbiert oder umgestaltet. Im Schliff kann man die Strukturen der Apertur detailliert verfolgen.

Die Lippe stellt einen einfachen, etwas erhaben ausgebildeten Abschluß der Kammerwand dar (Taf. 6 Fig. 5). Der Wulst der Apertur wird gebildet, indem die Kammerwand ins Lumen hinein einbiegt (umbiegt) (Taf. 4 Fig. 5). So wird zwischen Zahn und Wulst der Apertur eine Rinne gebildet und zwischen Zahn und Lippe liegt die eigentliche Öffnung des Kammerlumens zum Außenmilieu (Taf. 6 Fig. 4-7, Taf. 7, Abb. 8). Man kann das Konstruktionsprinzip bildlich mit einem sich einseitig nach innen einstülpendem Ärmel vergleichen (Abb. 8). Der mediane (interiore) Rand der Apertur und der marginale Rand des Foramens liegen, bedingt durch den biserialen Gehäusebau und der Position der Mündung im Kammerdach (von marginal nach median geneigt) sehr dicht übereinander (Taf. 6 Fig. 2 u. 3). So trifft der absteigende Zahn der Apertur median fast unmittelbar auf den marginalen, wulstigen Rand des Foramens (Taf. 6 Fig. 2-4 u. 7, Taf. 7 Fig. 2, 4 u. 5). Die ins Kammerlumen absteigende Rinne zwischen Zahn und Wulst der Apertur mündet in die analoge Rinne des Foramens, so daß ein Rinnensystem konstruiert wird, das von der Apertur bis zum Prolokulus das Gehäuse durchläuft, und eine Passage ermöglicht, die nicht das Lumen der Kammern durchläuft. Die Öffnung zwischen Zahn und Lippe einer Apertur bzw. eines Foramens läßt in der letzten Kammer den Austausch bzw. den Kontakt zwischen Kammerlumen und Außenmedium zu, im Foramen gewährleistet diese Öffnung den Austausch bzw. die Verbindung zwischen den Kammerlumina (Kammersystem). Das Rinnensystem und das Kammersystem bieten also zwei mögliche Wege für das Cytoplasma.

Der biserial Gehäusebau bedingt eine Drehung der strukturellen Elemente um 180° . Für den Betrachter wechselt demzufolge die Orientierung der strukturellen Merkmale der Apertur, je nach dem zu welcher Seite die Kammer weist. Liegt die letzte Kammer des Gehäuses beispielsweise auf der Lippe der Apertur auf und ragt der Wulst der Apertur dem Betrachter entgegen, so sind die Verhältnisse in der vorangegangenen Kammer um 180° gedreht, d. h. die Lippe ragt dem Betrachter entgegen und das Gehäuse liegt auf dem wulstigen Bereich der Apertur (Taf. 7 Fig. 4). Ein Axialschliff bietet also einmal sozusagen eine Vorder und eine Rückenansicht der Zahnplatte (Taf. 6 Fig. 4 u. 5). Entsprechend ihrer unmittelbaren Ableitung von der Kammerwand ist die Wand der Zahnplatte zweilagig und entspricht im Aufbau einer Primärwand (Taf. 4 Fig. 5).

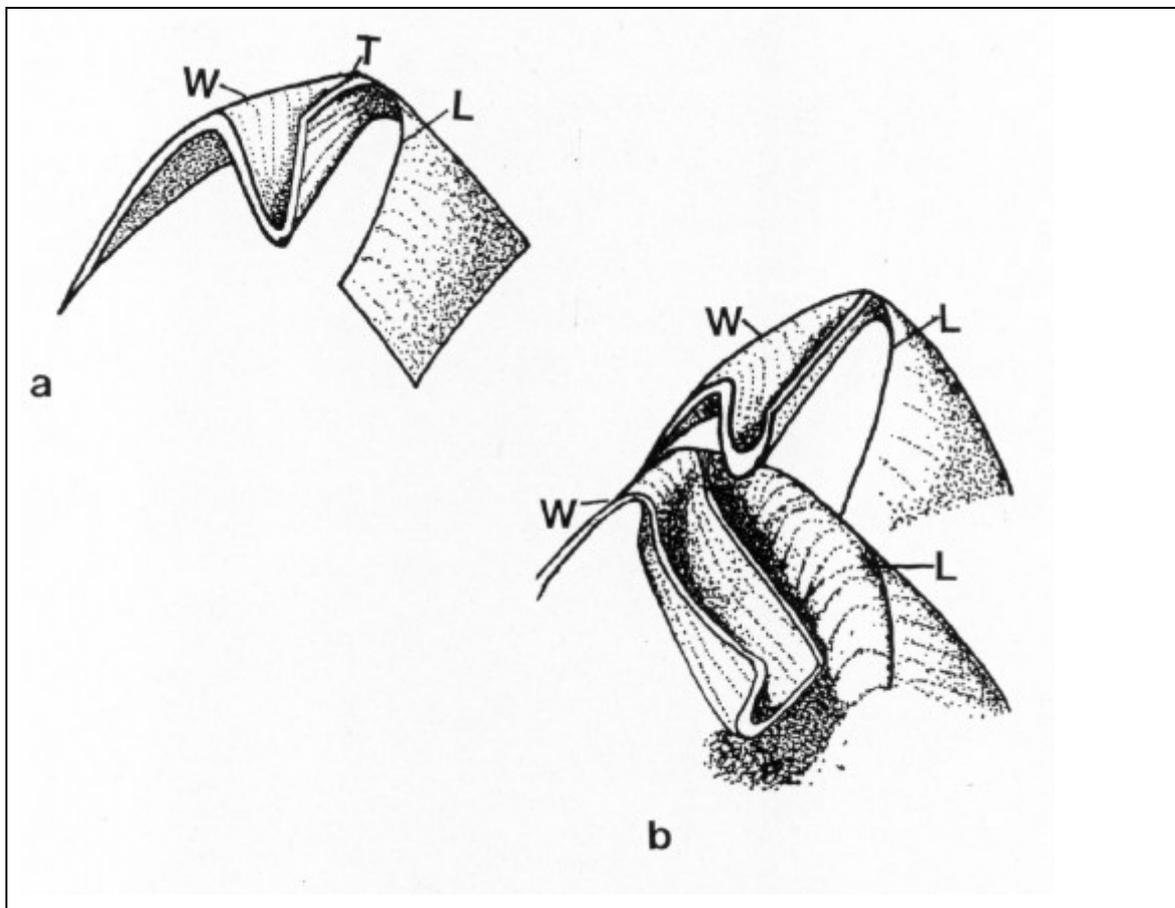


Abb. 8: Konstruktionsschema von Apertur und Zahnplatte bei *Bolivina dilatata*.

a) Schnittbild der Apertur. **W:** Wulst, **T:** Zahn, **L:** Lippe. Zwischen Wulst und Zahn wird eine Rinne gebildet, zwischen Zahn und Lippe die Öffnung zum Kammerlumen der vorhergehenden Kammer.

b): Schema von Rinnensystem (zwischen Wulst und Zahn) und Kammersystem (Zwischen Zahn und Lippe) zweier aufeinander folgender Kammern. Der Winkel der Kammern zueinander ist wegen der besseren Darstellbarkeit geringer als 180° .

Die Poren

Die Kammern sind gleichmäßig perforiert. Der Durchmesser der Poren variiert sowohl auf ein und derselben Kammer, als auch mit deren zunehmenden Alter. Bei jeder Kammer bleibt ein Bereich um die Apertur herum (apertural face) von der Perforation ausgespart. Die Poren erscheinen im apikalen Bereich der Kammer (dem Kammerdach) im Durchmesser etwas kleiner (2μ) als im basalen Kammerteil (3μ). Mit zunehmendem Alter der Kammern ändern sich diese Verhältnisse in der Art, daß die Perforation auf einen bestimmten Bereich des Kammerbodens beschränkt erscheint, und zwar verläuft dieser Bereich parallel zur basalen Kammersutur (Taf. 1 Fig. 1 u. 2). Im Schliffpräparat ist der Blick auf und in das Kammerlumen frei und bestätigt die äußerlich erkennbaren Verhältnisse. In älteren (basal gelegenen) Kammern ist das Kammerdach nicht mehr perforiert. Poren von verhältnismäßig großem Durchmesser (etwa 4μ) verlaufen im basalen Kammerbereich parallel zur basalen Kammersutur (Taf. 4 Fig. 1-3). Jüngere Kammern besitzen Poren im Kammerdach, diese sind jedoch weniger auffällig als diejenigen im basalen Kammerbereich (Taf. 4 Fig. 2). Der Prolokulus ist nicht perforiert (Taf. 1 Fig. 1, Taf. 4 Fig. 3, Taf. 6 Fig. 5). Die Innere organische Lage (IOL) jeder Kammer ist konzentrisch um die Poren herum verdickt ist, so daß die Poren von einem Hof umgeben zu sein scheinen (Taf. 7 Fig. 1, 2, 5).

5.1.2. Darstellung der Verhältnisse bei *Bolivina alata*

Gehäuse von *B. alata* wirken schmäler und weniger kompakt als diejenigen von *B. dilatata*. Unter dem Lichtmikroskop wirken die Kammerwände nahezu transparent, das gesamte Gehäuse erscheint im Vergleich zu *B. dilatata* dünnwandiger und weniger robust. Die Kammern von *B. alata* sind etwas höher als bei *B. dilatata* und stehen steiler, so daß bei der seitlichen Überlappung der Kammern das Gehäuse nicht wesentlich verbreitert wird. Weitere auffällige Unterschiede zu *B. dilatata* sind der gezackte Verlauf der Suturen, die Ausbildung eines Kiels und die marginal verlängerten Kammerränder, die in ihrer Gesamtheit einen gesägten Gehäuserand bilden (Taf. 1 Fig. 5-7). Der lichteoptische Eindruck der dünnen und wenig robusten Kammerwände bestätigt sich im Präparationsverlauf. Innerhalb des Probenmaterials waren die letzten, jüngeren Gehäusekammern bei vielen Individuen bereits ab- oder angebrochen. Im Rahmen der Lamellenpräparation wurden diese apikalen Wandbereiche durch das Ätzmedium vergleichsweise stärker angegriffen, als ältere, basal gelegene Gehäusebereiche.

Die Primärwand

Die letzte Kammer ist aus der Primärwand aufgebaut. Diese Primärwand ist mit einer max. Stärke von 4µm sehr dünnwandig und nimmt im Verlauf von Präparationsarbeiten leicht Schaden. Die letzte und vorletzte Kammer sind bei eingebetteten Individuen stets mit Einbettungsmedium verfüllt. Auch vergleichsweise schonende Ätzpräparation greift die Wand der letzten Kammern so stark an, daß diese tiefgreifend an- und aufgelöst wird (Taf. 8 Fig. 2 u. 3). Es lassen sich zwei voneinander getrennte kalzitische Schichten differenzieren (ICL, OCL). Zum Kammerlumen und nach außen hin begrenzen organischen Lagen (IOL, OOL) die kalzitischen Wandschichten (Tafel 10 Fig. 5). Die Wand entspricht demnach dem bilamellaren Schema. Die Primärwand ist, wie alle anderen Wände auch, perforiert.

Lamellarer Gehäusebau

Das Gehäuse ist lamellar gebaut. In älteren Kammern lassen sich stets mehrere übereinander liegende kalzitische Lagen unterscheiden (Taf. 8 Fig. 3, Taf. 9 Fig. 2-4, Taf. 10 Fig. 3 u. 4). Der für *B. dilatata* beschriebene Modus der lamellaren Wandschichtung trifft auch für *B. alata* zu. Eine Besonderheit von *B. alata* sind organische Stränge, die wie ein dreidimensionales Netzwerk die aneinander grenzenden kalzitischen Schichten zu verbinden scheinen (Taf. 9 Fig. 3-7). Diese organischen Netzwerke konnte stets und reproduzierbar bei Präparaten lokalisiert werden, die zuvor einer Essigsäureätzung (10 bis 12 Sek.) unterzogen worden waren.

Bau und Ableitung der Zahnplatte

Die Aufsicht auf die Apertur liefert ein etwas anderes Bild als bei *B. dilatata*. Die Apertur erscheint schmaler (enger) und auf beiden Seiten sind erhabene Lippen ausgebildet (Taf. 1 Fig. 6, Taf. 10 Fig. 1). Marginal erscheint der Übergang vom Kiel des Gehäuserandes zu den Lippen regelmäßig, median aber diskontinuierlich, fast wie aufgesetzt oder angeheftet. Bei einer angebrochenen letzten Kammer kann man die Strukturen eines Foramens erkennen und den räumlichen Verlauf des Zahns bzw. der Zahnplatte erkennen. Die Strukturen eines Foramens sind vergleichbar denjenigen einer Apertur (Taf. 10 Fig. 2), es ist also wie schon bei *B. dilatata* beobachtet, keine Struktur resorbiert oder verändert worden. Bau und Verlauf des Zahn bzw. der Zahnplatte sind ebenfalls vergleichbar den für *B. dilatata* beschriebenen Gegebenheiten: Der Zahn leitet sich direkt von einer Seite der Mündungswand ab, entspricht damit strukturell einer Primärwand und ist bilamellar gebaut.

Die Verbindung zwischen Zahn und Wand resultiert aus dem Umbiegen der Mündungswand ins Kammerlumen und es werden ein Rinnensystem (zwischen Zahn und Wulst und ein Kammersystem (zwischen Zahn und Lippe) ausgebildet (Taf. 8 Fig. 1, Taf. 10 Fig. 1-4).

Die Poren

Das Verteilungsmuster und der Durchmesser der Poren (im Bereich zwischen 2μ und 3μ) ist vergleichbar mit den Verhältnissen bei *B. dilatata*. Die Poren älterer Kammern erscheinen im Durchmesser vergleichsweise größer und bisweilen oval gestreckt, aber eine Beschränkung auf den basalen Kammerteil und parallel der Suturen wie bei *B. dilatata* beschrieben ist bei *B. alata* nicht zu beobachten. (Taf. 1 Fig. 5-7, Taf. 9 Fig. 1, Taf. 10 Fig. 1 u. 2). Zum Kammerlumen hin werden die Poren von der IOL (innere organische Lage) umgeben, die konzentrisch um die Porenöffnung herum verdickt ist. Bei der Wand einer älteren Kammer ist es gelungen, organische Zwischenschichten im Porenkanal zu lokalisieren. Nach der Kammer der betreffenden Wand folgen noch fünf weitere, und im Porenkanal sind dementsprechend fünf organische Zwischenschichten und eine weitere an der Grenzen zum Kammerlumen hin (pore-plug) ansatzweise erhalten (Taf. 8 Fig. 4 u. 5, EDTA-Ätzung).

5.1.3. Diskussion

Wandstruktur und lamellarer Gehäusebau

SLITER (1974) definierte den Wandbau der von ihm untersuchten Gattungen *Bolivina* und *Coryphostoma* als monolamellar, differenzierte in der Wand aber dennoch zwei, unmittelbar aufeinander folgende, kalzitische Schichten: Eine innere kalzitische Wand (W), überlagert von einer kalzitischen „surface veneer“ (V). An der Basis der kalzitischen Wand beschrieb er eine schwammartige organische Schicht („organic lining“, L.) und eine „basal membrane“ (BM). Eine äußere organischen Abschlußschicht („surface membrane“, SM) überlagert die surface veneer (Abb. 9). Die Poren sind demzufolge von organischen („membranösen“) Schichtkomplexen durchzogen, die aus der BM und der SM bestehen. SLITER (1974) lieferte damit als erster Beschreibungen kalzitischer und organischer Schichtenfolgen einer als monolamellar interpretierten Wand. Als Besonderheiten gegenüber dem bis dato bekannten lamellaren Konzept (SMOUT 1954, REISS 1957, LOEBLICH & TAPPAN 1964) stellte SLITER neben einer gleichbleibenden Mächtigkeit der Wand im Verlauf des Gehäusewachstums eine „doppelte“ Porenmembranen aus BM und SM heraus.

Der Gedanke, daß die Mineralisierung an einer organische Schicht („Membran“) stattfindet (Moss 1964, TOWE & CIFELLI 1967, ANGELL 1967, TOWE 1972, SEIFERT 1972, 1975) bzw. von dieser gesteuert wird, wird von SLITER (1974) aufgegriffen und die Basalmembran (BM) für die Mineralisierung der Wand (W) verantwortlich gemacht. Die organische „surface membrane“ (SM) wird als Mineralisationsmatrix des unmittelbar an die Wand grenzenden kalzitischen Mantels („surface veneer“, V) interpretiert (Abb. 9).

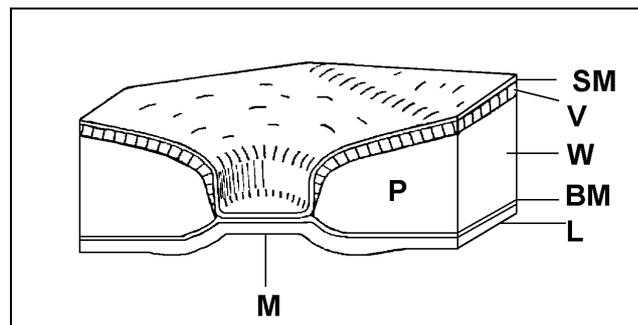


Abb. 9: Schemazeichnung der Primärwand ausgesuchter Arten von *Bolivina* und *Coryphostoma* (nach SLITER 1974). Primärwand (P), Querschnitt im Bereich einer Pore.
BM: Basalmembran; **L:** organische Lage; **M₁:** Porenmembrankomplex; **SM:** Äußere organ. Lage (surface membrane), **V:** äußerer kalzit. Mantel (calcitic veneer); **W:** innere kalzit. Wand.

Beim Neubau einer Kammer umfaßt nach SLITER (1974) diese zweischichtige Primärwand (Abb. 9) komplett die älteren Kammern des Gehäuses, wobei die organische Lage (L) auf die neue Kammer beschränkt bleibt, die Basalmembran (BM) jedoch ebenfalls die vorhergehenden Kammern umfaßt. (Abb. 10).

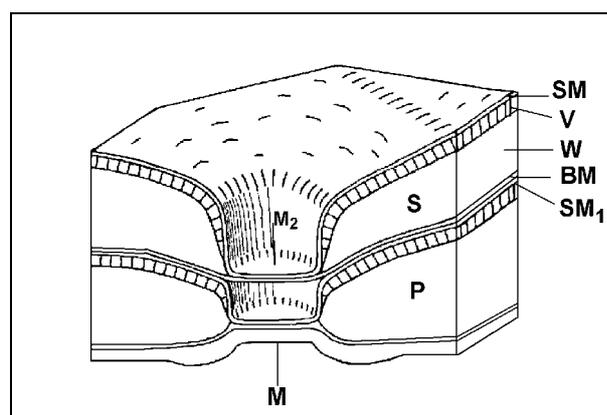


Abb. 10: Schemazeichnung der Wand ausgesuchter Arten von *Bolivina* und *Coryphostoma* (nach SLITER 1974). Sekundärwand (S) der vorletzten Kammer, Querschnitt im Bereich einer Pore. **BM:** Basalmembran; **L:** organische Lage; **M:** Porenmembrankomplex; **M₂** sekundärer Porenmembrankomplex, **SM:** Äußere organ. Lage (surface membrane), **V:** äußerer kalzit. Mantel (calcitic veneer); **W:** innere kalzit. Wand.

Die gleichbleibende Dicke der Wand resultiert nach SLITER (1974) aus einem sich ändernden Verhältnis der beiden kalzitischen Schichten: Je jünger die Kammern sind, desto breiter wird die kalzitische Wand (W) im Verhältnis zum kalzitischen Mantel (V). Die ältesten Kammern weisen demnach gleiche Stärken von Wand und Mantel auf (Verhältnis 1:1), die letzte Kammer zeigt ein Verhältnis von 4 bzw. 5 zu 1 (W zu V). Die Differenzierung in zwei kalzitische Wandschichten (W, V) ohne Beteiligung einer trennenden organischen Schicht so wie SLITER es beschrieb, konnte anhand der vorliegenden Präparate nicht bestätigt werden. Wie sich in der vorliegenden Untersuchung ergeben hat, fügt sich der Bau der Primärwand von *Bolivina dilatata* und *B. alata* in das von HEMLEBEN et al. (1977) bzw. BÉ et al. (1979, 1980) entworfene Schema einer bilamellaren Wand: Zwei differenzierte kalzitische Lagen (ICL, OCL) liegen beiderseits einer organischen Lage (POM) und sind innen bzw. außen jeweils von organischen Lagen begleitet (IOL, OOL). Ein kontinuierlicher Verlauf über das gesamte Gehäuse konnte nur für die äußere der beiden kalzitischen Lagen (OCL) beobachtet werden. Die innere kalzitische Schicht (ICL) ist stets auf die jeweils zugehörige Kammer beschränkt.

Das bei *B. alata* beschriebene organische Netzwerk zwischen kalzitischen Wandschichten ließ sich nur in Präparaten mit Essigsäureätzung lokalisieren und in einer kalzitischen Wand sind bislang noch niemals solche organischen Netze beschrieben worden. Eine sehr ähnliche Struktur findet sich zwar in einer Publikation von BENDER (1989), allerdings waren dort textulariide (agglutinierende) Foraminiferen Gegenstand der Untersuchung. BENDER identifizierte und klassifizierte organische Netze als einen von vier möglichen Morphotypen organisch zementierender, textulariider Foraminiferen. Bei *Trochammina inflata* verbindet ein dichtes, dreidimensionales organisches Netzwerk die agglutinierten Gehäusepartikel, außerdem weist *T. inflata* eine IOL und eine OOL auf (BENDER 1989 Taf. 3 Fig. 1-4). Diese Beschreibungen der Netzstruktur gleichen den Verhältnissen bei *B. alata* sehr genau und die organischen Stränge bei *B. alata* scheinen, analog der Funktion in der agglutinierenden Art *T. inflata*, die kalzitischen Komponenten der Wand miteinander zu verbinden.

Nach OELSCHLÄGER (1989) markiert die POM (primary organic membrane), die aus EGTA (EDTA)- unlöslichen Bestandteilen (Glykosaminoglykan) besteht zwar den Verlauf der Verkalkungszone, als eigentliche Kalzifikationsmatrix fungiert aber eine Matrix aus (EGTA/EDTA-) löslichem Protein oder / und einem Polysaccharid. Diese Matrix lagert sich zu beiden Seiten der POM an und ist für die Biomineralisierung einer ICL bzw. OCL verantwortlich.

Gehäuse von *B. alata* wurden in der vorliegenden Arbeit vorwiegend mit Essigsäure geätzt und nicht mit EDTA, wodurch eine Darstellung EDTA-löslicher organischer Substanzen möglich sein könnte. Es ist also denkbar, daß die organischen Netzwerke, die im Rahmen einer Essigsäure-Ätzung bei *B. alata* zu lokalisieren waren, Resten bzw. Bestandteilen dieser Protein/Polysaccharidmatrix (Biominalisationsmatrix) entsprechen.

Die Poren

Die Porenmembranen wird von SLITER (1974) als „doppelt“ bezeichnet, weil sie jeweils aus der äußeren und inneren organischen Lage (SM, BM) einer kalzitischen Lamelle gebildet wird und er betont, daß die Porenmembranen in den von ihm untersuchten Spezies von *Bolivina* und *Caucasina* keine Mikroporen aufweisen und nicht die Möglichkeit zur Pseudopodienpassage bieten. Andererseits sind viele Spezies beschrieben, deren Mikroporen zur Protoplasmassage (Pseudopodien) genutzt werden (LECALVEZ 1947, JAHN 1953, ARNOLD 1954, HAY, TOWE & WRIGHT 1963, TOWE 1972, HANSEN 1972). SLITER postulierte eine Trennung zwischen Arten mit und Arten ohne solche Mikroporen und vermutete, daß Poren ohne Mikroporen eine Funktion bei der Osmoregulation oder Exkretion spielen könnten (SLITER 1974). BERTHOLD (1971, 1976) äußerte im Widerspruch zu den eben zitierten Autoren, aber im Einklang mit SLITER (1974), daß die Mikroporen bei *Pattelina corrugata* mit einem Durchmesser von $0,01\mu$ keinesfalls als Öffnung für die Pseudopodien dienen können. Hingegen brachte er experimentell Beweise dafür, daß bestimmte Färbesubstanzen, die dem Wasser zugefügt worden waren, ausschließlich durch die Mikroporen aktiv in die Zellen inkorporiert wurden, was ihn zu der Annahme bewog, daß die Mikroporen eine Funktion bei der Osmoregulation, dem Gasaustausch oder generell der Aufnahme und Abgabe gelöster organischer Substanzen haben könnten (BERTHOLD 1976). Wichtig wäre diese Funktion während der Reproduktionsstadien, wenn Pseudopodien nicht aus dem Gehäuse austreten, aber eine Versorgung der reproduzierenden Zelle (osmotischer Ausgleich etc.) weiterhin gewährleistet sein muß. Eine diesen Überlegungen vergleichbare funktionelle Rolle im Gasaustausch und in der Osmoregulation wurde auch für die Poren kalzitisch zementierender textulariider Foraminiferen angenommen (BENDER 1989). OELSCHLÄGER (1989) äußert im Rahmen von Untersuchungen an *Rotorbinella rosea* (Rotaliidae) die Vermutung, daß die Poren als organisches Bindeglied zwischen Schaleninnen- und -außenseite fungieren könnten und beispielsweise am Aufbau der Biominalisationsmatrices distal und proximal der POM beteiligt seien könnten (vgl. Abb. 1).

Die Theorien über die Funktion der Poren in den Gehäusewänden der Foraminiferen sind ebenso zahlreich wie immer noch spekulativ. Eine befriedigende Antwort könnte mittels biochemischer Untersuchungen erarbeitet werden. Es sollte dabei gelingen, zunächst den Charakter der Membranen innerhalb der Poren zu erkennen.

Weiterführende Untersuchungen, beispielsweise mittels spezieller Proteinantikörper (Immunocytochemie) könnten dann Aufschluß über besondere Proteine im Bereich der Porenmembranen geben, woraus letztendlich fundierte Rückschlüsse auf die Porenfunktion erwachsen würden.

Bau und Funktion der Zahnplatte

Das erste Konstruktionsmodell einer Zahnplatte hat HÖGLUND (1947) anhand einer idealisierten *Bolivina* entworfen (siehe Abb. 3). Unabhängig davon, ob dieses Modell in den Einzelheiten mit den vorliegenden Untersuchungsergebnissen übereinstimmt, ist zu bemerken, daß HÖGLUND aus dem, was er lichtoptisch erkennen konnte und was er als Funktion vermutete, einen guten Entwurf konstruierte. Als Ziel bzw. Funktion einer Zahnplattenstruktur bei *Bolivina* aber auch bei *Bulimina*, *Uvigerina* und einer Reihe anderer Gattungen, sah HÖGLUND den Bau einer kontinuierlichen Verbindungsbahn vom Prolokulus zur Apertur an.

HOFKER (1950) machte drei Vorschläge zur möglichen Funktion der Zahnplatte, nämlich (1) als Direktpassage für Verdauungsenzyme o. ä., (2) als Schutzkomplex für die Mündungsregion oder (3) als Ansatz- und Organisationspunkt von „musculous protoplasm“, welches HOFKERS Interpretation nach z. B. bei benthon. Foraminiferen der Anheftung am Substrat dienen sollte. Hinsichtlich der Genese äußerte HOFKER (1951a) die Theorie, daß die Zahnplatte unbeeinflussbar von äußeren Umwelteinflüssen innerhalb des Protoplastmakörpers entstünde und bereits vor der eigentlichen Kammerwand der neuen Kammer fertiggestellt sei. JUNG (1988) hingegen hielt eine Bildung der Zahnplatte zum Ende des Wachstums der Kammer für wahrscheinlicher. Lebendbeobachtungen der Genese der Zahnplatte, also ihre Entstehung im Wachstumsverlauf des Gehäuses, sind bis heute nicht publiziert worden. Dementsprechend fehlten bislang für *Bolivina* und auch vielen anderen Gattungen Beschreibungen vom Aufbau Zahnplattenwand und Vermutungen darüber, ob, und wenn ja, von welcher Kammerwandschicht sie sich ableitet. Bislang sind bei einer Reihe von Arten der Gattung *Bolivina* (syn. *Brizalina*) Aperturen mit besonders auffälligen oder aber sehr unscheinbaren Zähnen bzw. Zahnplatten beschrieben (z. B. HOTTINGER, HALICZ & REISS 1993), ohne daß die Frage nach deren Bildung eingehend untersucht wurde.

Bei dem frühen Modell von HÖGLUND (1947) und den Äußerungen HOFKERS (1950, 1951a-c) stand der Bildungsmechanismus einer karbonatischen Wand noch gänzlich zur Frage. Kammerwände und spezielle Strukturen, wie beispielsweise ein Zahn, waren denkbar „frei“ in ihrem Wachstum. Die neuen Erkenntnisse über die Biomineralisation (TOWE & CIFELLI 1967, TOWE 1972, SEIFERT 1972, 1975) und speziell den Bildungsmechanismus der karbonatischen Foraminiferenwand (ANGELL 1967b, 1979, BÉ & HEMLEBEN 1970, BÉ et al. 1977, 1979, 1980, HEMLEBEN et al. 1977, OELSCHLÄGER 1989, REISS & SCHNEIDERMAN 1969, TOWE 1971) verlangen einen - in sich zusammenhängenden - Verlauf der Strukturen: Zu Beginn einer neuen Kammer bildet sich eine mehr oder weniger sphärische, die Kammerform vorgebende, erste Membran (POM) (ANGELL 1967a, LE CALVEZ 1938, SLITER 1970b, SPINDLER & RÖTTGER 1973). Alle inneren Strukturen müssen aus bzw. an dieser zusammenhängenden Membran hervorgehen. Eine Struktur wie die Zahnplatte kann also nur gebildet werden, indem sich z. B. Wandmaterial nach innen, ins Lumen absenkt (vergleichbar einem eingestülpten Ärmel) und dann in bestimmter Art und Weise einen Kontakt zur älteren Kammer herstellt. Die in der Arbeit vorliegenden Feinstrukturaufnahmen über den zweischichtigen Bau der Zahnplatte bei *Bolivina* und ihre Kontaktaufnahme zum Foramen der vorhergehenden Kammer liefern die Beweise für diese Theorie. Die Konstruktion von Zahn bzw. Zahnplatte führt zur Bildung eines speziellen Verbindungssystem zwischen den Kammern, bei dem prinzipiell zwei Verbindungsweg offen sind: 1. ein Rinnensystem und 2. ein Kammersystem.

1. Zwischen Wulst und Zahn wird eine Rinne gebildet, die in die Rinne der vorangehenden Kammer mündet und so fortlaufen eine „direkte“ Verbindungsbahn zwischen Prolokulus und Apertur schafft. Es ist denkbar, daß Cytoplasma direkt, ohne das jeweilige Kammerlumen zu durchströmen, an dieser Rinne entlang geleitet wird (Schnellweg).
2. Zwischen Zahn und Lippe jeder Kammer bzw. jedes Foramens ist eine Öffnung, die eine freie Passage zwischen letzter Kammer und Außenmilieu bzw. zwischen den Kammerlumina ermöglicht (Kammersystem). So wird ein Kontakt zwischen den Kammern geschaffen, der einen zusammenhängenden großen Reaktionsraum darstellen könnte oder auch eine Abfolge und Verbindung verschiedener Bereiche gewährleistet.

5.2. Gattung *Bulimina* D'ORBIGNY, 1826

Bulimina aculeata und *B. marginata* sind in den vergangenen Jahren morphometrisch wiederholt untersucht worden, wobei palökologische Interessen meist im Vordergrund standen (HÖGLUND 1947, BURGESS & SCHNITTKER 1990, COLLINS 1989, 1990, 1991). Es wurden Zusammenhänge zwischen Wassertemperatur und Windungsrichtung der Gehäuse festgestellt (Collins 1990) und Auswirkungen der Parameter Temperatur, Salinität, Wassertief und Sauerstoff auf die Kammergröße erfaßt (COLLINS 1991). Neben den beiden oben genannten Arten *B. aculeata* und *B. marginata*, ist ein dritter, „intermediärer“, also zwischen den beiden Arten stehender Morphotyp beschrieben (BURGESS & SCHNITTKER 1990, COLLINS 1989). Auch HÖGLUND (1947) bezeichnetet *B. marginata* als extrem variable Form in Bezug auf die Kammerform und die Anzahl und Größe der Stacheln. Zwischen einer *B. aculeata* und einer *B. marginata* beschrieb er überleitenden Formen und betrachtete deshalb *B. aculeata* als Synonym zu *B. marginata* (HÖGLUND 1947). In der vorliegenden Untersuchung hat sich gezeigt, daß der Feinbau der Gehäusewand und die Verhältnisse in der Apertur bei den beiden Arten *B. aculeata* und *B. marginata* so ähnlich sind, daß die Ergebnisse zusammengefaßt dargestellt werden können.

5.2.1. Darstellung der Verhältnisse bei *B. marginata* und *B. aculeata*

Im Habitus (dem äußeren Erscheinungsbild) unterscheiden sich die ausgewählten Vertreter der beiden Arten dieser Gattung: Gehäuse von *B. marginata* sind durch den vergleichsweise gedrungenen Bau und die marginal abgestutzten Kammern mit spinosem Rand gekennzeichnet. Die Gehäuse von *B. aculeata* wirken dagegen schlanker, die Kammern sind weniger stark gebläht, dafür in Axialrichtung stärker gestreckt. Die Kammern sind marginal nicht abgestutzt, weisen aber wie bei *B. marginata* Stacheln unterschiedlicher Länge auf. Besonders ausgeprägt sind die Stacheln im basalen Gehäuseteil, insbesondere am Prolokulus (Taf. 2 Fig 2-4). Die Ausprägung der strukturellen Elemente in der Apertur weist graduelle, aber keine prinzipielle Unterschiede auf (Abb. 6).

Die Primärwand

Die Primärwand von *B. marginata* und *B. aculeata* ist bilamellar und folgt dem Schema wie schon bei der Gattung *Bolivina* beschrieben (Abb. 1). Die Perforation ist dicht und sehr fein und erstreckt sich über alle Wandbereiche. Die äußere der kalzitischen Lagen (OCL) ist mächtiger ausgebildet als die innere (ICL). Die Gesamtstärke der Wand beträgt etwa 5µm (Taf. 11 Fig. 2; Taf. 12 Fig. 2 - 6; Taf. 13 Fig. 3).

Lamellarer Gehäusebau

Die ältere Gehäusewand zeigt im angeätzten Schliffpräparat mehrere aufeinanderfolgende Wandschichten, d. h. das Gehäuse ist lamellar gebaut (Taf. 11, Taf. 13). Dieser lamellare Bau eines Gehäuses ergibt sich bekanntermaßen aus der Überlagerung älterer Gehäusebereiche mit Wandmaterial der jeweils jüngsten Kammer (Taf. 11 Fig. 3 - 5, Taf. 13 Fig. 3 u. 4). Das Schema, das bei der Überlagerung der älteren Wandbereiche verwirklicht ist, entspricht dem bei *Bolivina* beschriebenen Modus: An der Grenze zur vorhergehenden Kammer endet die ICL der Primärwand der neuen Kammer, die OCL hingegen überlagert die älteren Kammern und umschließt das ganze Gehäuse (Taf. 11 Fig. 4 u. 5, Taf. 13 Fig. 3 u. 4). Im Verlauf über das ganze Gehäuse nimmt die Mächtigkeit der OCL ab, so daß die Wand der älteren Kammern nicht wesentlich gegenüber jüngeren Gehäusebereichen verdickt ist. Bei der Auswertung der Schliffbilder und Zuordnung der Wandschichten muß man berücksichtigen, daß bei einem triserialen Gehäuse meist nur max. zwei Kammern eines Umlaufs in der Bildebenen liegen, die dritte Kammer aber außerhalb davon (Taf. 13 Fig. 2).

Bau und Ableitung der Zahnplatte

Die eng-bogenförmige Mündung von *Bulimina* wird einseitig von einem dicken Wulst begleitet, auf der anderen Seite verläuft erhaben eine schmale Lippe. Diese Lippe beschreibt einen engen Bogen, biegt als Zahn in die Mündung ein. Analog der Strukturbildung bei *Bolivina*, bildet der Wulst mit dem Zahn eine zum Foramen gerichtete rinnenförmige Bahn (Taf. 2 Fig. 2 u. 4, Taf. 11 Fig. 3, Taf. 12 Fig. 1, Taf. 13 Fig. 1 u. 2). Am Foramen der vorhergehenden Kammer nimmt die Zahnplatte der jüngeren Kammer wieder Kontakt mit der Kammerwand der älteren Kammer auf (Taf. 12, Taf. 13 Fig. 2 u. 3). Dabei wird die Weiterführung des Rinnensystems zwischen Zahn und Wulst von Kammer zu Kammer aufrechterhalten.

Die offene Passage zwischen Lippe und Zahn verbindet die Kammerlumina untereinander. Im Schliffbild wird deutlich, daß sich die Zahnplatte strukturell unmittelbar von der Kammerwand ableitet und deshalb wie diese zwei kalzitische Schichten aufweist (Taf. 12 Fig. 3-6, Taf. 13 Fig. 2 u. 3). Am marginalen Rand der Apertur wird der kontinuierliche (gleitende) Übergang vom Zahn zur Lippe gewährleistet (Abb. 11). Der Ansatz der Zahnplatte auf bzw. im Bereich des Foramens zur vorhergehenden Kammer erfolgt im Bereich von Wulst und Grube, damit wieder ein Rinnensystem ausgebildet wird (Taf. 11 Fig. 3, Taf. 12 Fig. 4-6, Taf. 13).

Die Poren

Die Wände von *Bulimina* sind mit sehr feinen Poren eng durchsetzt (Taf. 11, Taf. 12 Fig. 4, Taf. 13 Fig. 3 u. 4). Der Porenkanal hat einen Durchmesser von etwa 0,6µm. Bekanntermaßen durchsetzen die Poren mittels organisch ausgekleideter Porenkanäle die Wand kontinuierlich vom Kammerlumen nach außen.

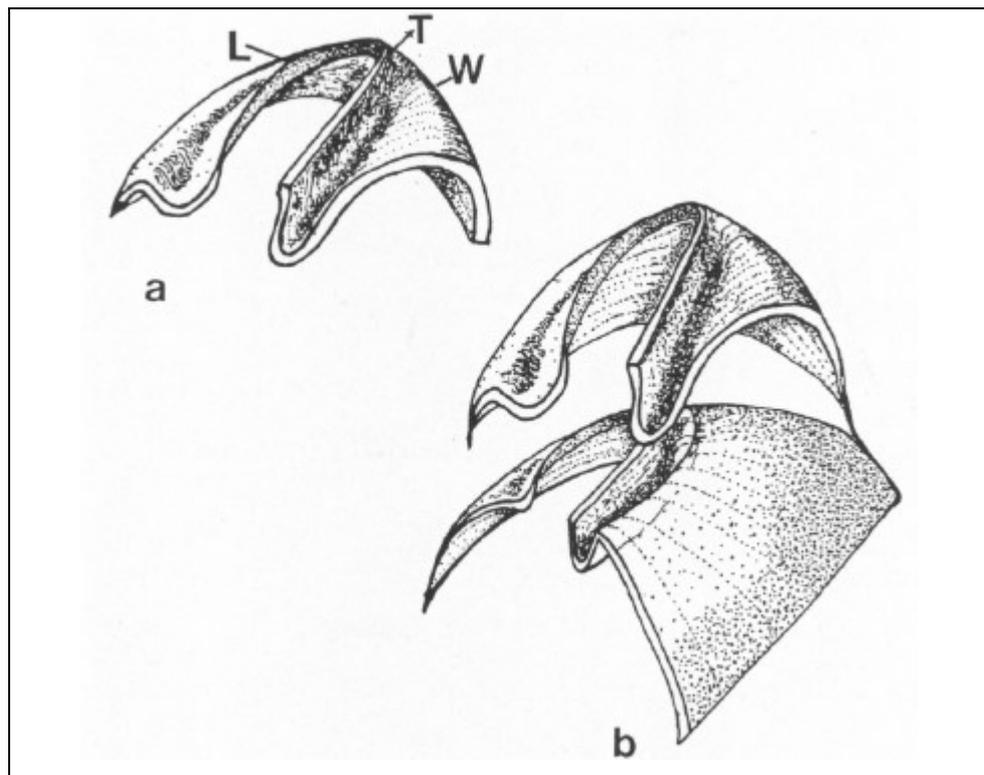


Abb. 11: Schemazeichnung der Apertur und der Kammerfolge von *B. marginata* und *B. aculeata*.
a) Schnitt durch die Apertur. Die Wand biegt am Wulst (**W**) ins Lumen hinab und bildet zwischen Zahn (**T**) und Wulst eine Rinne.
b) Am Foramen lagert sich die Rinne der vorangehenden so an, daß eine Verbindung zwischen ihnen gebildet wird (Rinnensystem). Zwischen Zahn und Lippe (**L**) bleibt eine Verbindung von Kammerlumina zu Kammerlumina bestehen (Kammersystem).

5.2.2. Diskussion

Wandstruktur, lamellarer Gehäusebau und Zahnplatte

Der bilamellare Wandbau von *Bulimina* wurde bereits von HANSEN & REISS (1972b) beschrieben. Auch REVETS, der viele taxonomische Revisionen aufgrund der morphologischen Verhältnisse der Apertur verfaßte (REVETS, 1990, 1991, 1993, 1996) untersuchte gezielt den Wandbau und die Zahnplatte bei *B. marginata* und beschrieb die Zahnplatte als einschichtig. Sie stellt seiner Interpretation nach eine Fortsetzung der inneren kalzitischen Wandschicht (ICL, „...a piece of inner lining...“) ins Kammerlumen dar (REVETS 1989). Diese Angabe konnte in der vorliegenden Untersuchung nicht bestätigt werden. Bei allen Strukturen innerhalb des Kammerlumens sind zwei kalzitische Schichten unterscheidbar gewesen, deren direkte Verbindung mit der Kammerwand zurückzuverfolgen war (Abb. 11). REVETS (1989) Beschreibung einer einschichtigen, von der ICL der Wand abgeleiteten Zahnplatte läßt sich außerdem nicht mit anerkannten Theorien der Wandsekretion in Einklang bringen (Zitate vgl. Diskussion der Zahnplattenstruktur bei der Gattung *Bolivina*): Als Grundlage für die Bildung einer kalzitischen Schicht muß eine Biomineralisationsmatrix (POM) gegeben sein. Leitet sich die Zahnplatte strukturell von der Wand bzw. wie REVETS beschrieb nur von der inneren Schicht der Kammerwand ab, so bedeutet dies, daß die POM der Zahnplatte zwar zugleich die POM der Kammerwand ist, es ergibt sich aber die Frage, wodurch die Bildung einer äußeren kalzitischen Schicht (OCL) an der POM innerhalb des Kammerlumens gehemmt ist und zum anderen, wieso eine Hemmung notwendig sein sollte.

Eine zweischichtige, aus der Kammerwand gebildete Zahnplattenstruktur, wie sie in der vorliegenden Arbeit beschrieben wurde, läßt sich, im Gegensatz zu den Beschreibungen von REVETS (1989), an jedem Punkt mit den bestehenden Theorien zum Wandbau in Einklang bringen.

Die Ausbildung einer Rinne zwischen Wulst und Zahn und eines kontinuierlichen Rinnensystems von der ersten zur letzten Kammer läßt sich mit den Gegebenheiten bei *Bolivina* vergleichen. Von Kammer zu Kammer bleibt eine breite Passage zwischen Zahn und Lippe offen das Kammersystem. So wird also auch bei *Bulimina* eine Möglichkeit konstruiert, z. B. eine direkte Plasmabahn längs der Rinne (Rinnensystem) und einen durch die Kammerlumina laufenden Plasmabereich zu wählen (Kammersystem).

5.3. *Uvigerina mediterranea* HOFKER, 1932

5.3.1. Darstellung der Verhältnisse

Bei den Gehäusen von *Uvigerina mediterranea* sind die triseriale Kammerfolge, die mit Rippen ornamentierten Kammern und insbesondere die halsförmig erhabene Mündung markant (Taf. 2 Fig. 5 u. 6).

Die Primärwand

Am Bau der Primärwand sind sowohl organische als auch kalzitische Strukturen beteiligt. Zwischen einer dünnen inneren kalzitischen Schicht (ICL) und einer um ein Vielfaches mächtiger ausgebildeten äußeren kalzitischen Schicht (OCL) liegt eine organische Lage, die POM (Taf. 14 Fig. 1-3 u. 6). Die ICL ist zum Kammerlumen hin von einer organischen Lage (IOL) bedeckt, der OCL liegt nach außen hin eine organische Schicht (OOL) auf. Soweit entspricht die Primärwand dem bilamellaren Schema (siehe Abb. 1). Auffallend bei *Uvigerina mediterranea* ist, daß die OCL etwa 90% der Wandstärke ausmacht, die ICL nur etwa 10% (Taf. 14 Fig. 3 u. 6). Die Gesamtstärke der Primärwand beträgt etwa 20µm. Die Wand ist sehr dicht mit sehr feinen Poren durchsetzt (Taf. 14).

Lamellarer Gehäusebau

Im geätzten Schliffpräparat läßt die Gehäusewand einen lamellaren Bau erkennen. Die Kammerwand älterer Kammern ist mehrlagig (lamellar) und zwar leiten sich diese Lagen von jüngeren, also später angelegten Kammern ab. Es scheint, daß nur die äußere kalzitische Schicht (OCL) jeder neuen Kammer die älteren Gehäusebereiche umfaßt. Die Schichtdicke der umlaufenden Lamellen ist diskontinuierlich: Anfangs mächtige Schichten verjüngen sich meist (Taf. 16 Fig. 1).

Bau und Ableitung der Zahnplatte

In der Mündung erkennt man, verbunden mit der Halsinnenseite, einen gebogenen Zahn. Die Biegung läßt sich mit der Form eines ungleichen s-Bogens vergleichen. Der kleinere Bogen stellt die Verbindung zur Halswand dar, der große Bogen ragt frei ins Halslumen (Taf. 15 Fig. 4 u. 5, Abb. 12). Der Zahn setzt sich im Hals basal ins Kammerlumen hinein fort (Zahnplatte).

Einen räumlichen Überblick über den Verlauf dieser Zahnplatte durch das Gehäuse und von Kammer zu Kammer, erhält man bei der Zusammenfassung aller auf Taf. 15 abgebildeter Figuren: Die Zahnplatte bildet eine kontinuierliche, von der Apertur zum Prolokulus das Gehäuse durchlaufende Struktur. Eine Kante bleibt an der Kammerwand fixiert, die andere ragt frei ins Lumen und bildet eine rinnenförmige Verbindung zwischen den Foramina zweier aufeinander folgender Kammern.

Von apikal (der jüngeren Kammer) kommend, setzt die Zahnplatte auf der Foramenlippe der vorhergehenden Kammer an (Taf. 15 Fig. 2, 3, 6 u. 7). Der kleinere „s- Bogen“, des älteren Zahns scheint dabei den Kontakt zur jüngeren Zahnplatte zu vermitteln oder die Nahtstelle zu markieren (Taf. 15 Fig. 3 u. 7, Abb. 12).

Im Ätzpräparat lassen sich in der Zahnplatte zwei kalzitische Schichten differenzieren (Taf. 15 Fig. 5). Die Trennlinie zwischen den karbonatischen Schichten markiert den Verlauf der organischen Sekretionsmatrix (POM). Ein Axialschliff durch die Apertur zeigt die direkte Verbindung zwischen innerer kalzitischer Schicht der Halswand (ICL) und Wand der Zahnplatte (Taf. 16 Fig. 2 - 5, Taf. 17 Fig. 1 - 3). An der Lippe des Foramens der vorhergehenden Kammer setzt die Zahnplatte deutlich begrenzt auf (Taf. 16 Fig. 5, Taf. 17 Fig. 2 u. 3).

Ähnlich wie bei den zuvor beschriebenen Gattungen stellt die Zahnplatte von *Uvigerina* einen Teil der Kammerwand dar, aber im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Bolivina* und *Bulimina* (und *Höglundina*) wird der Zahn bzw. die Zahnplatte nicht durch eine Einfaltung oder ein Einbiegen der Kammerwand ins Lumen gebildet. Die beiden dünnen karbonatischen Schichten im Zahnquerschnitt (Taf. 16 Fig. 5) lassen sich zur ICL der Halswand zurückverfolgen.

Unter Berücksichtigung der anerkannten Genesemodelle der bilamellaren Kammerwand läßt sich aus den vorliegenden Untersuchungsergebnissen das folgende Modell konstruieren (Abb. 12.)

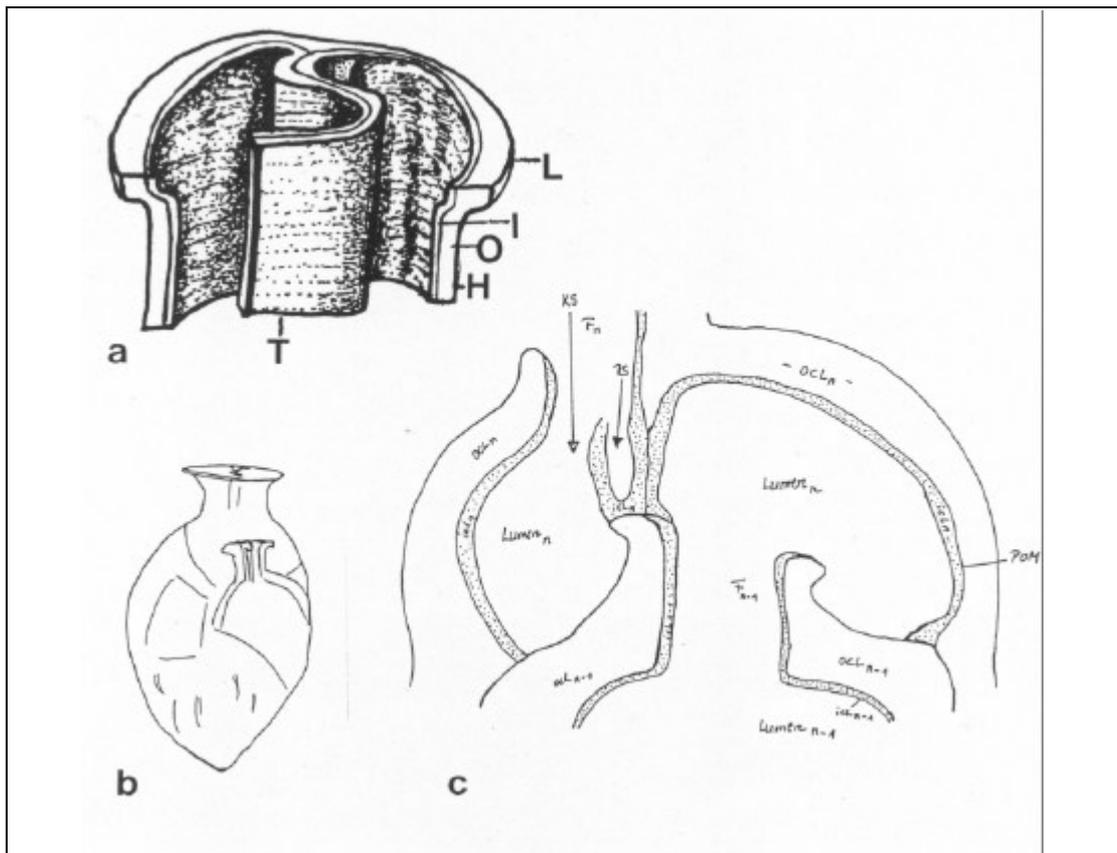


Abb. 12: Organische und kalzitische Lagen der Wand von *Uvigerina mediterranea* unter besonderer Berücksichtigung der Konstruktion der Zahnplatte.

a): Axialschnitt der Apertur (vgl. Taf. 15 Fig. 3) mit Verlauf von ICL und OCL

b) Übersicht, Axialschnitt für c), Kammerfolge n, n-1

c): Axialschliff der die Lumina der letzten und vorletzten Kammer öffnet (vgl. Taf. 17 Fig. 4)

A: Apertur, **F:** Foramen, **ICL:** innere kalzit. Lage, **IOL:** innere organ. Lage, **OCL:** äußere CL, **OOL:** äußere OL; **POM:** primary organic membrane, **T:** Zahn bzw. Zahnplatte.

Poren

Die Kammerwand ist von zahlreichen Poren mit einem Durchmesser von $1,8\mu$ bis $2,5\mu$ durchzogen. Die Rippen, der Hals und die Lippe der Apertur sind von der Perforation ausgenommen. (Taf. 14 Fig. 1, 2 u. 4). Die Poren öffnen sich sowohl zum Kammerlumen als auch zur Außenseite (Taf. 14 Fig. 2 u. 5). Der Kammerboden, der dem Verlauf der Suture entspricht ist ebenfalls nicht perforiert (Taf. 14 Fig. 2, Taf. 15 Fig. 1 u. 2).

5.3.2. Diskussion

Wandstruktur, lamellarer Gehäusebau und Zahnplatte

In einer grundlegenden taxonomischen Arbeit von REISS (1963), steht die Gattung *Uvigerina* innerhalb der Unterfamilie Uvigerininae CUSHMANN, 1913 und wird der Familie Buliminidae JONES, 1875 bzw. der Überfamilie Buliminidea JONES, 1875 zugeordnet. Für diese Überfamilie gibt REISS (1963) als Kennzeichen u. a. an: „[...] Wall lamellar, primarily single layered, [...]. An inner tectinous lining observed in several genera. [...]“. REISS beschreibt also einen lamellaren Wandbau des Gehäuses, wobei die Wand selber aber als einlagig definiert wird. JUNG (1988; Abb. 13) konstruierte ein genaues Blockbild der Wandstruktur von *Euvigerina* als Vertreterin der von ihm untersuchten känozoischen, japanischen Uvigerinen: Er differenzierte vier Lagen: Eine primäre und sekundäre kalzitische Lamelle, die von einer inneren und äußeren Hüllschicht („veneer“ = „Furnier“) abgeschlossen werden. Die Lagen unterscheiden sich in ihrer Kristallstruktur, wobei die kalzitischen Lamellen aus fibrösem, die Hüllschichten aus granulärem Kalzit bestehen. Die Grenze zwischen primärer und sekundärer Lamelle tritt bei einigen Individuen als scharfe Bruchkante hervor, was JUNG (1988) als einen zeitweiligen Stop bei der Kalzifizierung interpretierte. Eine organische Schicht zwischen der primären und sekundären Lamelle ist in seinem Text und dem Blockbild (Abb. 13) nicht erwähnt, allerdings benennt er eine organische Zwischenschicht auf einem REM-Bild im Tafelteil der Publikation (JUNG 1988, Tafel 28, Fig. 6.), und diese liegt genau dort, wo zuvor die „Grenze“ zwischen den Lamellen als reine „Kalzifikationspause“ interpretiert wurde. JUNG bezeichnet die Kammerwand trotz der Differenzierung verschiedener kalzitischer Schichten und Lamellen als monolamellar.

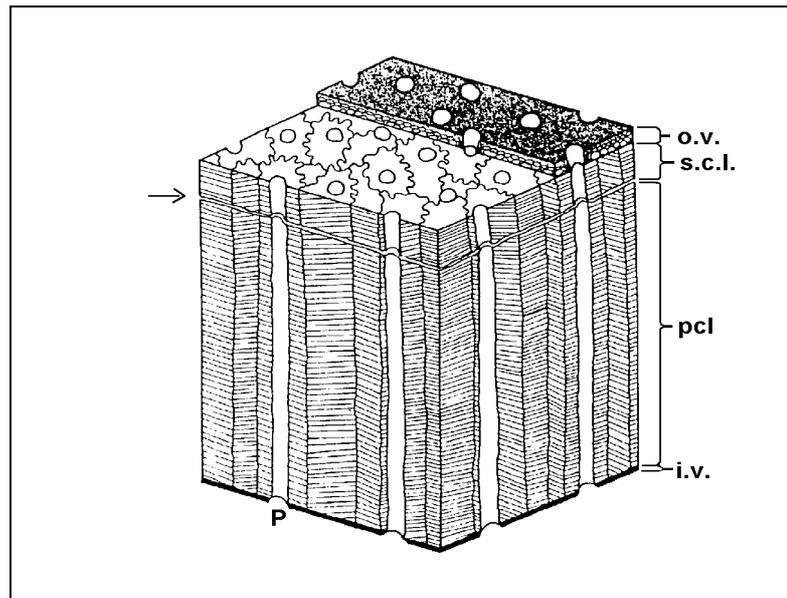


Abb. 13: Blockdiagramm der Wandstruktur von *Euuvigerina*.

i. v. : innere kalzitische Schicht („inner veneer“); o.v.: äußere kalzitische Schicht („outer v.“);
P: Pore; **p.c.l.**: primäre kalzitische Lamelle; **s.c.l.**: sekundäre k. L.; **Pfeil (>)**: deutet auf
 „Kalzifizierungspause“ (nach JUNG 1988, Fig. 8).

Die in der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Erkenntnisse über den Wandbau von *U. mediterranea* lassen sich nur bedingt mit den Ergebnissen von JUNG (1988) in Einklang bringen. Die von JUNG beschriebene Differenzierung in vier kalzitische Schichten (vgl. Abb. 13) kann an *U. mediterranea* nicht nachvollzogen werden, vielmehr entspricht ihre Primärwand mit einer Wechselfolge von organischen und kalzitischen Lagen dem bilamellaren Schema (Taf. 14 Fig. 6, Abb. 12, Abb. 1). Außerdem sind die Mächtigkeitsverhältnisse der beiden kalzitischen Schichten einer Primärwand zueinander anders, nämlich genau umgekehrt wie JUNG es für *Euuvigerina* beschrieb (vgl. Abb. 13): Die inner der beiden Schichten (ICL) macht bei *Uvigerina mediterranea* nur etwa 10% der Wandstärke aus, 90% werden durch die mächtige äußere Schicht (OCL) aufgebaut (Abb. 12). Beide Schichten werden durch eine organische Schicht, der POM getrennt bzw. werden beiderseits dieser POM aufgebaut.

Die erste Theorie über den Wandbau und die Entstehung der Zahnplatte von *Uvigerina* stammt von HÖGLUND (1947): Er verglich die Kammerwand einer *Uvigerina* mit einem gefütterten Mantel und interpretierte die Zahnplatte („internal tongue“) als das zusammengerollte Mantelfutter. So erklärte er auch, weshalb in jeder Kammer die „Zunge“ einen freien, ins Kammerlumen ragenden Teil und einen mit der Wand verbundene Teil besitzt.

Noch ohne genaue Kenntnisse über den biochemischen Sekretionsverlauf und den Bau der Foraminiferenwand zu haben, brachte HÖGLUND mit seinem bildlichen Vergleich sowohl eine Möglichkeit für die Entstehung der Zahnplatte, als auch eine Theorie zum Wandaufbau vor.

HOFKER (1951a) äußerte die Vermutung, daß die Zahnplatte generell zu Beginn des Kammerbaus ausgeschieden werde und die eigentliche Kammerwand erst anschließend. Anmerkungen zur Struktur ihrer Wand oder detaillierte Vorstellungen über den Sekretionsverlauf finden sich in seiner Publikation noch nicht. Allerdings maß er der Struktur „Zahnplatte“ eine so große Bedeutung bei, daß er die neue Ordnung Dentata mit den Unterordnungen Protoforaminata, Deuteroforaminata und Biforaminata aufstellte (HOFKER 1951 a). Zur Unterordnung Protoforaminata stellte er die Familie Uvigerinidae HAECKEL, innerhalb derer von ihm wiederum 5 Gattungen anhand der unterschiedlichen Ausformung der Zahnplatte unterschieden wurden.

JUNG (1988) beschäftigte sich in seiner Uvigerinen-Studie ebenfalls mit der Struktur der Zahnplatte und nutzte dieses morphologische Kennzeichen zur Gruppierung der von ihm untersuchten Formen: Eine *Euvigerina* - Gruppe ist durch einen einfachen, plattenförmigen Verlauf der Zahnplatte gekennzeichnet, die jeweils auf der Lippe des Foramens der vorhergehenden Kammer aufsetzt (Abb. 14a). Innerhalb der *Neouvigerina* - Gruppe sind mehrere Typen von Zahnplatte ausgebildet, deren gemeinsames Kennzeichen der Ansatz unterhalb der Lippe des Foramens der vorhergehenden Kammer ist (Abb. 14b).

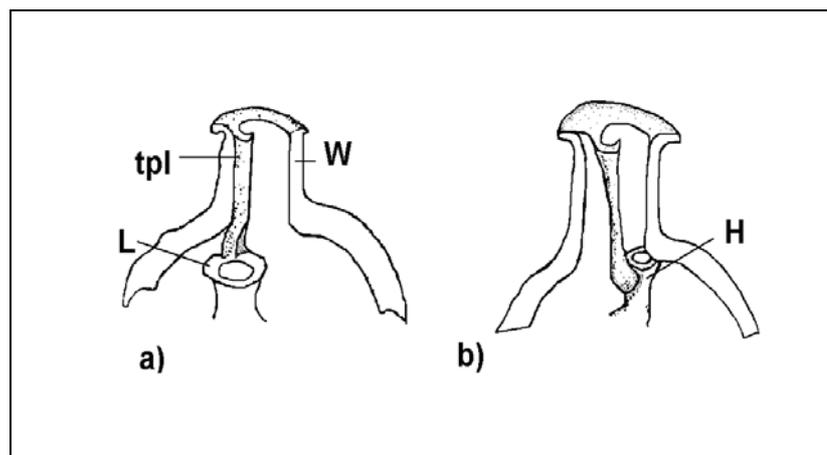


Abb. 14: Schemata zur Gruppierung von *Euvigerina* und *Neouvigerina* anhand dem Verlauf der Zahnplatte (nach JUNG 1988).

a) *Euvigerina*. Die Zahnplatte (**tpl**) verläuft einfach, plattenförmig und setzt auf der Lippe (**L**) des Foramens der vorhergehenden Kammer auf. **W**: Kammerwand

b) *Neouvigerina*. Die Zahnplatte kann komplizierter ausgeformt sein, setzt aber immer unterhalb der Lippe des Foramens am Hals (**H**) der vorhergehenden Kammer an.

JUNG (1988) beschrieb als möglichen Mechanismus der Zahnplattenentstehung, ähnlich wie HÖGLUND (1947), eine Kollision der sich zur sphärischen Kammer schließenden Gehäusewände. Bei dieser Kollision käme es zur Einfaltung einer der beteiligten Wände, bei der der Verlauf der Zahnplatte quasi die Nahtstelle markieren würde (JUNG 1988). Hinsichtlich der Ultrastruktur erwartet man unterschiedliche Bilder, je nach dem ob man der Entstehungstheorie nach JUNG oder nach HÖGLUND folgt (Abb. 15).

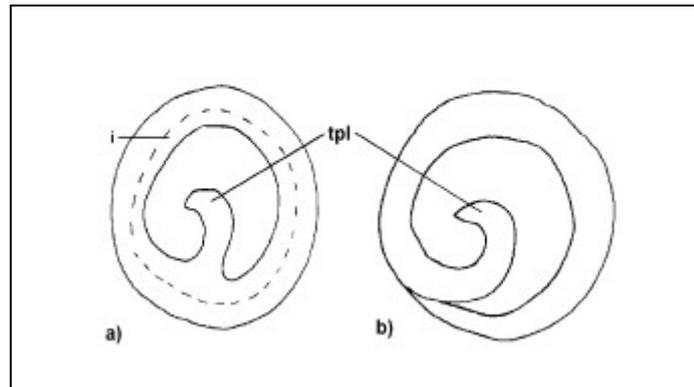


Abb. 15: Schema zu Theorien über die Entstehung der Zahnplatte aus der Kammerwand.

Querschnitt und Aufsicht auf die Mundungslippe.

a) der Beschreibung HÖGLUNDS (1947) folgend entsteht die Zahnplatte (**tpl**) durch die Einfaltung einer inneren, die Kammerwand auskleidenden Schicht (**i**; dem „Mantelfutter“).

b) gemäß der Theorie von JUNG (1988) stoßen die beiden Kammerwände zusammen, und eine der beiden rollt sich komplett als Zahnplatte nach innen. Eine Nahtstelle bildet sich. (aus JUNG 1988, Fig. 7b, verändert)

Die vorliegende Untersuchung hat ergeben, daß die Zahnplatte, wie die Wand, zwei, durch eine organische Schicht voneinander getrennte kalzitische Schichten aufweist. Diese beiden Schichten leiten sich von der inneren kalzitischen Schicht (ICL) der Kammerwand ab (Abb. 12). Hinsichtlich der Genese der Zahnplatte ist damit eine Kollision der Kammerwände und Einrollen eines kompletten Wandabschnittes im Sinne von JUNG (1988) auszuschließen (Abb. 15b). Der bildliche Vergleich mit dem eingerollten Futter eines Mantels von HÖGLUND (1947) beschreibt die Verhältnisse hingegen schon sehr richtig, wenn man die innere kalzitische Wandschicht und damit auch die Zahnplatte als das „Mantelfutter“ und die äußere Wandschicht als den eigentlichen „Mantel“ betrachtet (Abb. 15a).

Der Verlauf der Zahnplatte von der Apertur zum Prolokulus konstruiert ein rinnenförmiges Leitsystem, funktionell vergleichbar den bei *Bolivina* und *Bulimina* beschriebenen Verhältnissen.

Der Zahn und das Zahnplattensystem bieten die Möglichkeit in der Apertur bzw. dem Foramen zwei unterschiedliche Verbindungswege zwischen den Kammern zu sehen: Entlang der Zahnplatte eine eng gewundene Leitbahn, die direkt von Foramen zu Foramen weiterläuft und eine vergleichsweise großräumige Verbindung durch das Foramen, wobei jeweils das Kammerlumen miteinbezogen ist.

5.4. *Höglundina elegans* (D'ORBIGNY, 1826)

5.4.1. Darstellung der Verhältnisse

Der Aufbau der Primärwand ist an der Wand der jeweils letzten (jüngsten) Kammer zu untersuchen. Diese Kammer ist dünnwandig und deshalb sehr fragil. Der lamellare Aufbau des Gehäuses und der Bau der Septen ist im (dorsalen oder basalen) Horizontalschliff nachzuvollziehen. Die Zahnplatte ist nur in der letzten Kammer vollständig erhalten, in den Kammern zuvor ist sie zunehmend resorbiert, was eine eindeutige Zuordnung zu Strukturen der Kammerwand erschwert (Taf. 18 Fig. 1). Die Wand von *Höglundina elegans* ist aragonitisch.

Die Primärwand

Bei der Primärwand von *H. elegans* lassen sich folgende Strukturen differenzieren: Eine innere und eine äußere aragonitische Lage (inner aragonitic lamella : **IAL**; outer aragonitic lamella: **OAL**) werden durch eine organische Schicht (primary organic membrane, **POM**) voneinander getrennt. Distal der OAL begrenzt eine äußere organische Schicht (outer organic layer, **OOL**) das Gehäuse, proximal der IAL liegt die innere organische Schicht (inner organic lining **IOL**). Die Primärwand folgt also dem bilamellaren Schema (Abb. 1). Die Schichtdicke der IAL macht etwa 30% der Wandstärke aus, die OAL hat mit 70% den größeren Anteil an der Gesamtmächtigkeit von etwa 7µm (Taf. 18 Fig. 2). Die Primärwand ist fein perforiert, der Durchmesser der Poren beträgt etwa 0,5µm. (Abb. 16)

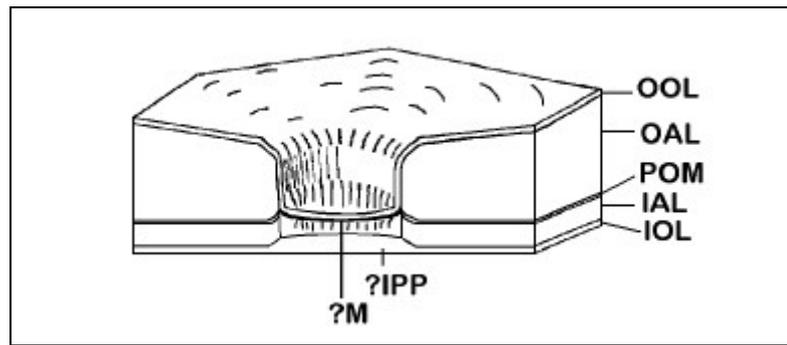


Abb. 16: Blockbild der Primärwand von *Höglundina elegans*.

Distal und proximal einer primary organic membrane (**POM**) liegen die **OAL** bzw. die **IAL**. Die OAL hat etwa 70%, die IAL 40% Anteil an der Gesamtstärke der Wand (7 μ).

?M: Porenmembrankomplex: Bestehend aus POM und OOL; der Vollständigkeit halber in die Grafik eingefügt, die genaue Zusammensetzung einer organischen Porenplatte bei *H. elegans* konnte jedoch nicht geklärt werden; das gilt auch für die IPP (**?IPP**: innere Porenplatte, Verdickung der IOL), deren Ausbildung bei *H. elegans* nicht erwiesen, bei anderen Foraminiferen jedoch beschrieben ist.

Lamellarer Gehäusebau

Das Gehäuse ist lamellar gebaut, indem best. Teile der Wand einer neuen Kammer auch ältere Gehäuseteile umfassen. Bei *Höglundina elegans* gilt: Die *OAL* einer jeden Kammerwand umfaßt jeweils die gesamten äußeren, älteren Gehäuseteile. Die Wand einer älteren Kammer weist demzufolge mehrere aufeinanderfolgende *OAL* auf. Die Mächtigkeit der *OAL* ist über ihren gesamten Verlauf hin annähernd gleichbleibend. Die *IAL* einer Wand ist jeweils auf die eigene Kammer beschränkt und überlagert die Wand der älteren Kammern nicht. Das Septum weist drei aragonitische Schichten auf (Taf. 18 Fig. 1). Die distale erweist sich als *IAL* der zuletzt gebildeten Kammer. Diese Überlagerung des Septums mit Material der inneren Wand der neuen Kammer wird definitionsgemäß als *septal flap* (SMOUT 1954, HANSEN & LYKKE-ANDERSON 1976) bezeichnet (vgl. Abb. 3 in 2.4.). Die beiden Wandschichten der vorhergehenden Kammer (innere und äußere) bilden im Bereich des Septums das sog. *septal face* (MÜLLER-MERZ 1980).

Wand im Bereich der ehemaligen latero-marginalen Mündung (ImA)

Das Gehäuse von *H. elegans* ist durch den Besitz von zwei Aperturen gekennzeichnet. Die parallel zum Kiel verlaufende latero-marginale Mündung (ImA) ist nur bei der jeweils letzten Kammer offen. Während der Bildung einer neuen Kammer wird sie verschlossen (Taf. 3 Fig. 2 u. 3).

Die Ätzpräparate zeigen, daß das Wandmaterial, welches die ImA der vorletzten Kammer verschließt, aus zwei aragonitischen Schichten besteht. Ihr Aufbau ist analog zu demjenigen der Primärwand (s. o.). Die Zweischichtigkeit der Gehäusewand ist auf den Bereich der ehemaligen Mündung genau beschränkt: An den Kontaktstellen zur Kammerwand endet die innere der beiden aragonitischen Schichten (IAL), nur die äußere setzt ihren Verlauf über die Kammern hin fort (Abb. 17, Taf. 19 Fig. 1 u. 2).

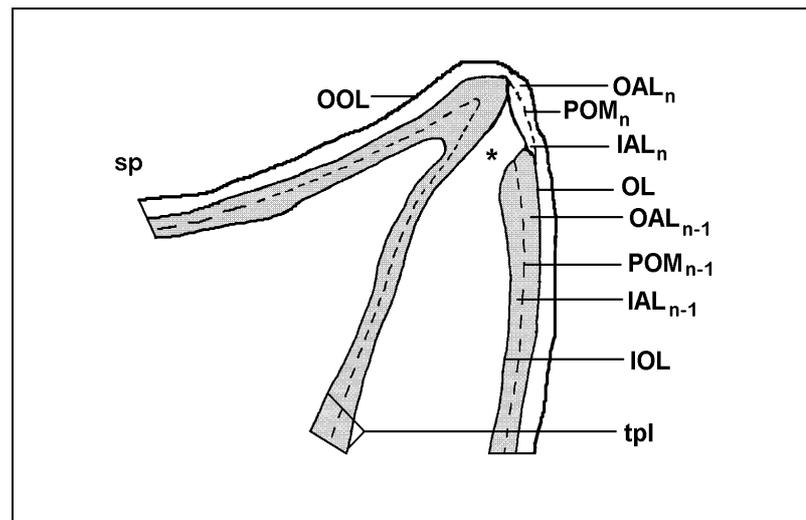


Abb. 17: Aufbau der Wandschichten der vorletzten Kammer im Bereich der ehem. latero-marginalen Mündung (**Stern**) bei *Höglundina elegans* (Axialschliff). Beim lamellaren Gehäusebau umfaßt die äußere Lamelle der neuen Kammerwand (**OAL_n**) das alte Gehäuse. Im Bereich der ImA ist die das Gehäuse umfassende Wand aber zweischichtig, und bilamellar wie eine gewöhnliche Primärwand gebaut. **IOL**: innere organ. Schicht, **IAL**: innere aragonitische Schicht, **ungerasterte Bereiche** und Index **n**: Kennzeichnen letzte Kammerwand, **gerasterte Bereiche** und Index **n-1**: Kennzeichnen vorletzte Kammerwand, **OAL**: äußere AL, **OL**: organische Schicht, **POM**: primary organic membrane, **sp**: Spiralseite, **tpl**: Zahnplatte.

Bau und Ableitung der Zahnplatte

Die Zahnplatte leitet sich direkt von der Wand der Spiralseite ab (Dorsalwand), und ist beim Blick in die ImA noch zu verfolgen (Taf. 3 Fig. 2. Taf. 19 Fig. 3). Der räumliche Verlauf innerhalb der Kammer wird deutlich, wenn die letzte Kammer geöffnet (gebrochen) ist (Taf. 3 Fig. 3 u. 4). Proximal, d. h. an der Grenze zur vorhergehenden Kammer biegt die Wand der Spiralseite ins Kammerlumen ein und läuft dabei so weit in umbilicale Richtung, bis das Foramen zwischen dem jetzt Zahnplatte genannten Wandbereich und Wand der Spiralseite liegt. Am Septum zur vorhergehenden Kammer (proximal), besteht eine Verbindung zwischen Zahnplatte und der Suturewand (Taf. 3 Fig. 3 u. 4, Taf. 19 Fig. 3-5, Abb. 18).

Nach distal, in Richtung der Apertur steht die Zahnplatte in Kontakt mit der Wand der Umbilikalseite, ins Kammerlumen hinein beschreibt sie eine gebogene, frei endende Struktur, die man beim Aufblick auf die Apertur erkennen kann (Zahn). Die Zahnplatte scheint so eine Umbilikalraum von einem Spiralraum zu trennen. Der Umbilikalraum hat über die latero-marginale Apertur ein Verbindung zum Außenmilieu, der Spiralraum gewährleistet einen Austausch über die Foramina und die interiomarginal-extraumbilikale Apertur. Da die Wand der Spiralseite und die Zahnplatte ein Einheit darstellen, ist die Zahnplatte - wie die Wand - bilamellar (Taf. 20 Fig. 1-3 u. 6), aber im Gegensatz zu dieser nicht perforiert (Taf. 20 Fig. 4-6, Abb. 20 S. 66).

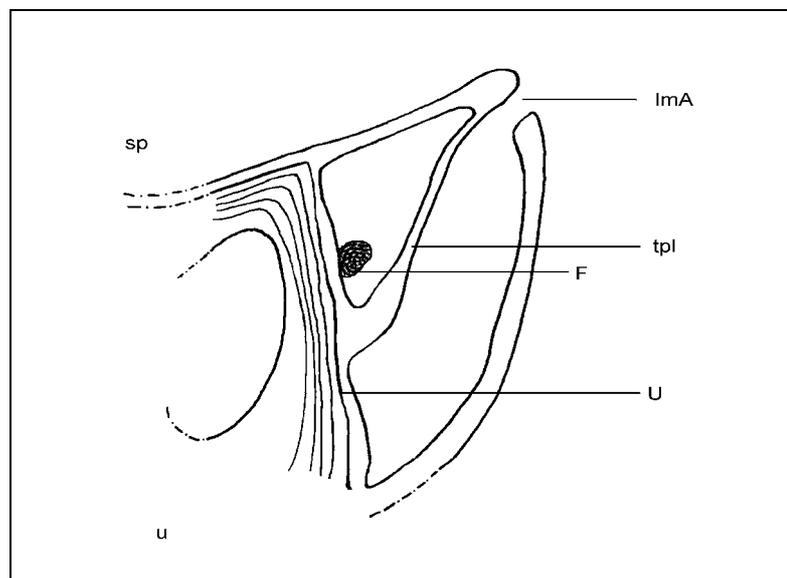


Abb. 18: Schliiffansicht der letzten Kammer von *Höglundina elegans* ohne Feinstruktur. Die Schliiffage entspricht dem Verlauf der Spiralachse (Axialschliff) und die letzte Kammer ist im mittleren Bereich, mit der Grenze an die Umbilikalwand (**U**) angeschliffen. Die Zahnplatte (**tpl**) und Wand der Spiralseite (**sp**) bilden eine Einheit. Als sog. Zahnplatte biegt die Wand ins Kammerlumen ein und nimmt Kontakt zum Septum der vorletzten Kammer, aber auch zur Umbilikalwand (**U**) auf. Das Foramen (**F**) zur vorletzten Kammer liegt zwischen Zahnplatte und Spiralseite. **u**: Umbilikalseite.

Die Poren

Die Kammerwände von *Höglundina elegans* sind sehr fein und dicht perforiert. Der Kiel, die Septen und die Zahnplatte bleiben von der Perforation ausgespart. In der Primärwand laufen die Poren mit einem Durchmesser von $0,3\mu$ kontinuierlich von innen nach außen. Die Konstruktion der Porenkanäle im Detail, z. B. die Auskleidung mit organischem Material ist aufgrund des Erhaltungszustandes der vorliegenden Proben nicht eindeutig zu rekonstruieren. Die Anwendung bekannter Modelle (BÉ et al. 1980, HEMLEBEN et al. 1977, OELSCHLÄGER 1989, SLITER 1974) führt zur Konstruktion von Abb. 16.

5.4.2. Diskussion

Wandstruktur, lamellarer Gehäusebau und Zahnplatte

Der aragonitische Wandbau von *Höglundina* wurde zuerst von BANDY (1954) nachgewiesen und in darauffolgenden Untersuchungen von TROELSEN (1955) und TODD & BLACKMON (1956) bestätigt. Hinsichtlich des Gehäuseaufbaus gliederte REISS (1963) die Gattung *Höglundina* in die Gruppe der monolamellaren Foraminiferen ein. Detailliertere lichtmikroskopische Studien von MCGOWRAN (1966) lieferten jedoch für diverse Vertreter aus der Überfamilie Robertinacea u.a. auch für *Höglundina elegans* das typische Bild einer bilamellaren Wand. Im Besonderen erwähnte MCGOWRAN das „septal flap“, welches nach REISS (1963) bzw. SMOUT (1954) bis dato als typisches Kennzeichen rotaliider Foraminiferen zu bewerten war (Abb. 19, Abb. 3). MCGOWRAN (1966) widmet sich auch der Frage nach der wie er es nannte „primary bilamellar interface“, also der im Lichtmikroskop dunkel erscheinenden Schicht zwischen den beiden aragonitischen Lamellen. Bei der Diskussion stützte er sich auf Untersuchungen von MYERS (1943) und REISS (1963), die beide einen cytoplasmatischen bzw. organischen Charakter dieser Schicht vermuteten. MYERS glaubte mit der Collodium-Methode den Beweis dafür erbringen zu können (MYERS 1943), REISS postulierte eine cytoplasmatische Schicht generell bei allen bilamellaren Foraminiferen, und wies später organisches Material sowohl zwischen den Lamellen, als auch basal der inneren Lamelle nach (REISS 1963, REISS & SCHNEIDERMAN 1969). Die von den o. g. Autoren beschriebene organische Schicht zwischen den aragonitischen Wandschichten der Primärwand entspricht der POM (sensu BÉ et al. 1979) und auch ohne Lebendbeobachtungen bzw. Präparationen während des Kammerbaus läßt sich die Sezernierung der aragonitischen Wandschichten beiderseits dieser POM ableiten, so wie es bereits für verschiedene bilamellare Formen beschrieben ist (BÉ et al. 1979, 1980, OELSCHLÄGER 1989 u.a.m.).

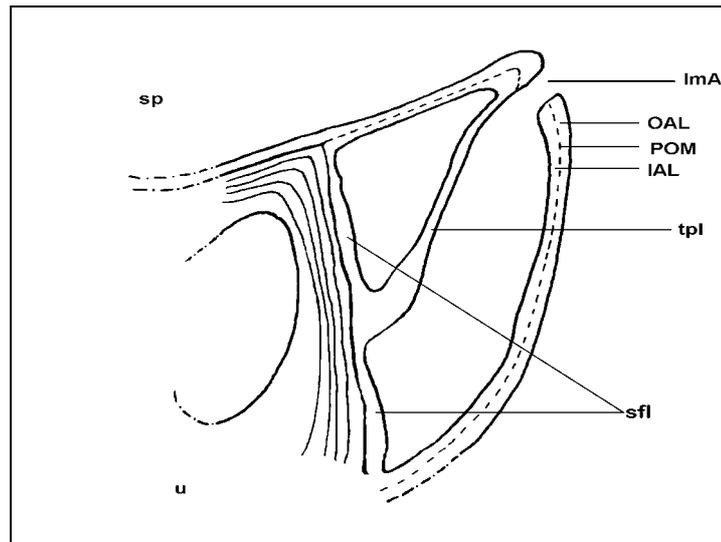


Abb. 19: Schiffsansicht der letzten Kammer von *H. elegans* nach Beschreibung und lichtmikroskopischen Abbildungen von MCGOWRAN (MCGOWRAN 1966, Taf. 3, Abb. 4 u. 5, Axialschliffe). Die gestrichelte Linie symbolisiert bis dato beschriebene „median layer“ (= POM) als organ. Trennschicht zwischen „inner lining“ (IAL) und „outer lamella“ (OAL). **Strich-Punkt-Linie:** Fortsetzung des Gehäuses, **ImA:** Latero-marginale Apertur, **sp:** Spiralseite, **tpl:** Zahnplatte, **u:** Umbilikalseite. Die Zahnplatte wird von MCGOWRAN als einschichtig beschrieben.

Die Zahnplatte beschrieb MCGOWRAN (1966) als eine von der inneren Lamelle (IAL) gebildete, also einlagige Struktur (Abb. 19), was jedoch die in der vorliegenden Arbeit ausgeführten Untersuchungen nicht bestätigen. Die Zahnplatte von *H. elegans* ist eine Fortsetzung der Kammerwand der Spiralseite und dementsprechend aus zwei aragonitischen Schichten aufgebaut. Allerdings ist die Mächtigkeit der beiden aragonitischen Schichten anders ausgeprägt als bei der Kammerwand: Beide aragonitische Schichten gleichen sich in der Stärke, und zwar entspricht jede jeweils der Mächtigkeit einer IAL der Primärwand (etwa $1,6\mu$). Demzufolge muß die eine der beiden Schichten im Verlauf durch das Kammerlumen eine Verringerung der Schichtdicke erfahren. Der Grund, warum bei der Kammer die OAL mächtiger ausgeprägt ist als die IAL, und weshalb dieses ungleiche Mächtigkeitsverhältnis im Kammerlumen nicht aufrechterhalten wird, könnte in der mechanischen Beanspruchung in den jeweiligen Milieubereichen liegen. Die Kammerwand unterliegt anderen Anforderungen an die Abrieb- oder Druckfestigkeit als die im Lumen befindliche Zahnplatte. Eine Zweischichtigkeit der Zahnplatte ergibt sich auch als Forderung aus den Sekretionsmodellen der bilamellaren Wand (Zitate s.o.): Vor dem Bau einer karbonatischen Wand steht die Ausbildung einer POM (primary organic membrane) als Sekretionsmatrix, beiderseits derer dann karbonatische (kalzitische oder aragonitische) Schichten angelegt werden können.

Ohne eine solche POM ist keine Sekretion möglich, eine einseitige Sekretion kann nur unter bestimmten Voraussetzungen erfolgen, nämlich wenn die Matrix einseitig durch bestimmte Faktoren (Proteine) blockiert ist. Dies ist beispielsweise beim Bau einer neuen Kammer der Fall, wenn die POM der neuen Kammer sich der äußeren organischen Schicht (OOL) der alten Gehäusebereich anlagert und dann nur einseitig, nämlich nach außen eine karbonatische Wand sezerniert wird (vgl. Abb. 1 u.

Abb. 17). OOL_{alt} und POM_{neu} bilden jeweils die organischen Zwischenschichten innerhalb der mehrlagigen Wand (OELSCHLÄGER 1989) und es scheint, daß die Schichtfolge POM_{neu} über OOL_{alt} eine Sekretion der inneren karbonatischen Schicht auf ältere Gehäuseteile unterbindet. Aus diesen Gegebenheiten heraus wird verständlich, daß die latero-marginale Mündung (ImA) bei der Bildung einer neuen Kammer mit zwei aragonitischen Schichten verschlossen wird, obwohl doch nur eine aragonitische Schicht (die OAL_n der neuen Kammer) die übrigen älteren Gehäuseteile überlagert: Die POM der neuen Kammer trifft im Bereich der ehemaligen ImA nicht auf eine OOL, weshalb die proximale Sekretion karbonatischen Materials, also einer IAL_n, nicht gehemmt ist. Am Rand der ehemaligen ImA erfolgt keine Sekretion einer IAL_n, denn hier treffen wieder OOL und POM_n aufeinander (Taf. 16. Fig. 1 u. 2, Abb. 17). Der Verlauf der karbonatischen und organischen Bestandteile der Wand der letzten Kammer, so wie er sich aus den elektronenmikroskopischen Schliff-Ätz-Präparaten (Taf. 18 - 20) ergibt, wird in Abb. 20 dargestellt.

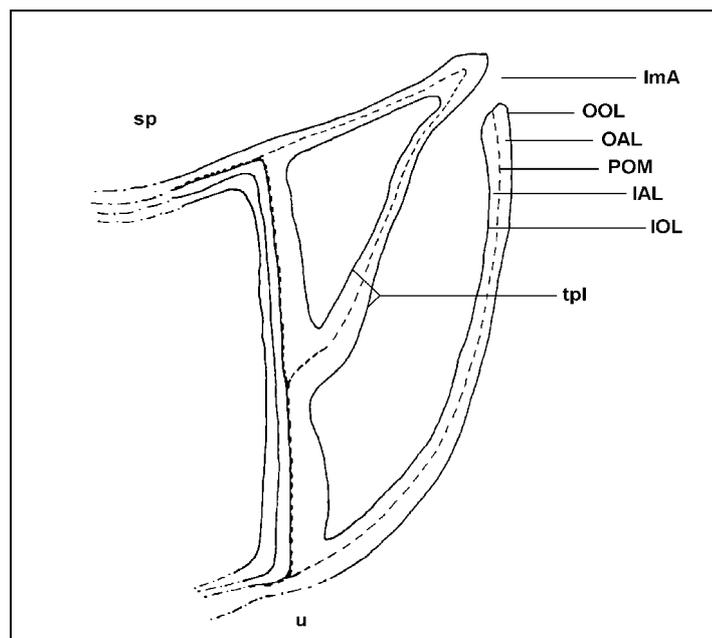


Abb. 20: Verlauf karbonatischer und organischer Bestandteile der Wand im Bereich der letzten Kammer von *H. elegans*. **IAL**: innere aragonitische Lamelle, **IOL**: innere organische Lage; **OAL**: äußere AL, **OOL**: äußere OL.; **ImA**: Latero-marginale Apertur, **POM**: primary organic membrane; **sp**: Spiralseite, **tpl**: Zahnplatte, **u**: Umbilikalseite.

Die Zahnplatte unterteilt das Lumen der letzten Kammer in zwei kleinere Räume: Ein Umbilikalraum schafft durch die interiomarginal-extraumbilikale Apertur und die Foramina eine Verbindung zwischen Kammerlumina und Außenmilieu, ein Spiralraum ist proximal durch die Suturen von den übrigen Kammern isoliert und hat über die latero-marginale Apertur eine Verbindung zum Außenmilieu. Bereits in der vorletzten Kammer beginnt die Resorption der Zahnplatte, woraus abzuleiten ist, daß sie in älteren Kammern keine Funktion zu erfüllen hat. Da bei den älteren Kammern die latero-marginale Apertur verschlossen ist haben diese keine direkte Verbindung zum Außenmilieu. Die Zahnplatte hat ihre Funktion als Trennwand zwischen Umbilikal- und Spiralraum demzufolge verloren, was eine Resorption der Struktur möglich macht.

6. Zusammenfassende Bemerkungen und Ausblicke zur Bedeutung der Untersuchungsergebnisse für die Phylogenie, Taxonomie und Funktionsmorphologie

Die Untersuchungsergebnisse der vorliegenden Arbeit erweitern das Wissen über die Feinstruktur und die Architektur der beschriebenen Arten und Gattungen. Darüber hinaus liefern sie Argumente für eine kritische Wertung der Auswahl taxonomischer Kennzeichen bei der Foraminiferensystematik. Für den Bau der Kammerwand und des Gehäuses, sowie speziell für die Zahnplattenstruktur gilt:

1. Die Primärwand der Gehäusekammern ist bei den hier untersuchten Foraminiferen immer nach einem bilamellaren Grundmuster aufgebaut. Die älteren Kammern der Gehäuse sind jeweils von Wandschichten jüngerer Kammern zusätzlich überlagert. Sowohl die Kammerwand als auch das Gehäuse sind also lamellar gebaut.
2. Die Ausbildung der Zahnplatten erweist sich bei den ausgewählten Foraminiferen in struktureller Hinsicht als unterschiedlich. Auch im Verlauf der Zahnplatte im Gehäuse bzw. in der Kammer sind Unterschiede festzustellen (Tab. 12).
3. Die neuen Erkenntnisse über den Bau und den Verlauf der Zahnplatte führen zu Diskussionen über die möglichen Funktion der Struktur (Funktionsmorphologie) und zur Frage nach ihrem systematischen Stellenwert (Taxonomie, Phylogenie).

6.1. Die Wege zur Konstruktion einer Zahnplattenstruktur

Wie sich bei den untersuchten Foraminiferen gezeigt hat, ist die Zahnplattenstruktur weder in ihrer Genese noch in ihrem Verlauf bei allen in der gleichen Art und Weise ausgeprägt. Die Ergebnisse lassen sich in Tabellenform darstellen und bringen Gemeinsamkeiten und Unterschiede der verglichenen Strukturen deutlich zum Ausdruck (Tab. 12).

	hoch- trochospiral	niedrig- trochospiral	Zahnplatte ist eine Einbiegung der Wand ins Lumen	Zahnplatte aus innerer Wand- schicht aufgebaut	Rinnen- system	Kammer- unterteilung
<i>Bolivina</i>	X		X		X	
<i>Bulimina</i>	X		X		X	
<i>Uvigerina</i>	X			X	X	
<i>Höglundina</i>		X	X			X

Tab. 12: Übersichtstabelle von den Ergebnissen der Strukturuntersuchungen von *Bolivina*, *Bulimina*, *Uvigerina* und *Höglundina*.

Aus der Tabelle (Tab. 12) lassen sich folgende Punkte ableiten:

A) Position der Struktur

1. Die für die Untersuchung ausgewählten hochtrochospiralen Formen *Bolivina*, *Bulimina* und *Uvigerina* haben eine Zahnplatte ausgebildet, die über ein Rinnensystem eine kontinuierliche Verbindung zwischen dem Prolokulus und der Apertur gewährleistet.
2. Bei der niedrigtrochospiralen *Höglundina* ist die Zahnplatte nur in der letzten Kammer intakt und unterliegt in älteren Kammern fortschreitender Resorption. Die Zahnplatte erfüllt bei *Höglundina* nicht die Funktion einer Verbindungsbahn zwischen erster und folgender Kammern, sondern sie trennt innerhalb der letzten Kammer zwei Räume (Umbilikalraum und Spiralraum) voneinander.

B) Bildung der Struktur

1. Die in ihrer Position unterschiedlichen Zahnplatten von *Bolivina*, *Bulimina* und *Höglundina* sind zweischichtig und nach dem gleichen Prinzip aufgebaut: Sie entstehen, indem bestimmte Wandbereich der Kammer ins Kammerlumen einbiegen.
2. Die kontinuierlich das Gehäuse durchlaufende zweischichtige Zahnplatte von *Uvigerina* bildet sich beiderseits einer organischen Schicht und steht nur in Verbindung zu der inneren kalzitischen Schicht der Wand (ICL).

Das bedeutet, daß die Zahnplatte, die in verschiedenen Foraminiferen im Prinzip den gleichen Weg innerhalb des Gehäuse wählt, in unterschiedlicher Art mit der Kammerwand in Kontakt steht (hochtrochospirale Gehäuse, Rinnensystem). Demgegenüber stehen Zahnplatten, deren Verlauf und Funktion völlig unterschiedlich erscheint (bei *Bulimina* bzw. *Bolivina* und *Höglundina*), die aber nach dem gleichen Bauprinzip gebildet worden sind (Biegung der Wand).

6.2. Überlegungen zur Funktionsmorphologie der Zahnplatte

Bis heute sind keine speziellen (Lebend-) Beobachtungen zur Funktion oder zum Aufbau einer Zahnplatte publiziert. Aufgrund der Form, Lage und mutmaßlicher „Evolution“ hatte HOFKER (1950) mehrere mögliche Funktionen diskutiert: Demnach könnte die Zahnplatte ursprünglich eine Direktpassage z. B. für Verdauungsenzyme dargestellt haben, in höher stehenden Formen dann eine Funktion als Schutzkomplex für die Mündungsregion übernommen haben oder eine besondere Funktion im Lebensrhythmus. Dabei dachte HOFKER (l. c.) an die Möglichkeit, daß die Zahnplatte z. B. als Ansatz und Organisationspunkt für „musculous protoplasm“ dienen könnte. Darunter verstand er Plasma, das z. B. die Futter-Fangnetze planktonischer Foraminiferen aufspannen sollte oder aber bei benthischen Formen der Anheftung dienen könnte.

HOFKERS Überlegungen sind durchaus plausibel: Natürlich könnte die Bildung eines Zahns in der Apertur der Anheftung, dem Nahrungserwerb oder dem Schutz der Mündung dienen. Ein Argument für diese möglichen Funktionen könnte in der Tatsache gesehen werden, daß auch bei viele Miliolinen in der letzten Kammer einen Zahn ausgebildet wird.

Es gibt aber auch Argumente, die gegen die Erklärungsansätze HOFKERS sprechen: Wird die Zahnplatte in Form einer durchgehenden Struktur gebildet und bleibt diese über den gesamten Lebenszyklus hindurch unter hohem Materialaufwand erhalten (*Bolivina*, *Bulimina*, *Uvigerina*), so vermutet man sicher zu Recht, daß dieser Struktur eine besonders wichtige Funktion zukommen. Wichtige Funktionen für eine Zelle betreffen das Überleben des Individuums bzw. die Sicherung der Arterhaltung. Der schnelle Informationsaustausch mit dem Milieu - bzw. die Möglichkeit, schnell auf sich ändernde Faktoren reagieren zu können, kann einen entscheidenden Überlebensvorteil darstellen.

Es kann auf z. B. Nahrungsangebot, oder allgemein gesprochen auf positive wie negative abiotische und biotische Faktoren entsprechend reagiert werden. Bei *Elphidium* hat sich z. B. gezeigt, daß im Hungerzustand, das Protoplasma in die älteren Kammern zurückgezogen wird (BRADSHAW 1961), wodurch die Überlebenszeit verlängert werden kann.

Die Zahnplatte könnte eine besonders funktionelle Plasmaleitbahn darstellen, bzw. das Plasma entlang dieser Zahnplattenstruktur könnte in besonderem Maße kontraktile Elemente oder spezialisierte, proteinhaltige Vesikel beinhalten.

Die Interpretation der Zahnplatte als eine Struktur mit besonderer Schutzfunktion - vermutlich dachte HOFKER (1950) an eine Art Deckel oder Verengung zum Schutz vor eindringenden Sedimentkörnern o. ä. - ist fraglich, weil bereits das Cytoplasma die Fähigkeit hat, mechanische Irritationen (Schmutz, Bruch) zu beheben. Auch für die Anheftung der Gehäuse im Substrat ist anzunehmen, daß die Ausbildung von besonderen Cytoplasmasträngen im Gegensatz zu karbonatischen Strukturen bevorzugt wird, da erstere den schnelleren, und vor allem reversiblen Weg einer Anheftung ermöglichen.

Es zeigt sich in allen Lebensformen, vom Bakterium bis zu den Vertebraten, daß die Bemühungen, das Individuum bzw. die Art zu erhalten Priorität genießen. Dieses Argument könnte den Aufwand, eine durchgehende Zahnplattenstruktur zu bauen und zu erhalten rechtfertigen. Zwei mögliche Funktionen der Zahnplattenstruktur sind in Tabelle 12 eingefügt:

1. In den untersuchten hochtrochospiralen Formen kommt der Zahnplatte am ehesten die Funktion einer Leitbahn zu. Die Tatsache, daß unterschiedliche strukturelle Wege gegangen werden, um diese Leitbahn zu bilden spricht für deren analoge Entwicklung.
2. Die Zahnplatte bei der niedrigtrochospiralen Form *Höglundina* trennt aufgrund ihrer Lage und Ausdehnung in der letzten Kammer zwei Räume voneinander: Im Bereich der latero-marginalen Apertur biegt die Wand der Spiralseite ins Kammerlumen ein und nimmt sowohl mit der proximalen Kammergrenze (also zur vorhergehenden Kammer) als auch mit der Umbilikalwand Kontakt auf. Das Foramen wird damit von der Zahnplatte sozusagen überdacht und die Zahnplatte trennt eine „Spiralkammer“ von einer „Umbilikkammer“. Die Spiralkammer steht durch die interiomarginale-extraumbilikale Apertur mit dem Außenmilieu und über das entsprechende Foramen mit den vorhergehenden Kammern in Verbindung. Die Umbilikkammer hat allein über die latero-marginale Kammer eine Verbindung zum Außenmilieu.

Beim Neubau einer Kammer wird die latero-marginale Mündung der vorhergehenden Kammer verschlossen. Eine Verbindung zum Außenmilieu ist damit unmöglich, die Trennung mittels einer Zahnplatte in dieser Kammer mithin überflüssig, sie kann also resorbiert werden.

Die Funktion bestimmter Strukturen ergibt sich aus den Anforderungen die das Biotop an die Lebensform stellt. Die hochtrochospirale Gehäuseformen genügt vermutlich solchen ganz bestimmten Anforderungen und diese sind es wiederum, die den Bau einer kontinuierliche Verbindungsbahn erforderlich machen. Denkbar wäre, daß in hochtrochospiralen Gehäusen das Cytoplasma in bestimmte funktionelle Bereiche getrennt ist: Das Cytoplasma im Kammerlumen hat vielleicht eine andere Aufgaben zu erfüllen als das Cytoplasma, das entlang der Leitbahn liegt. Aus der Anordnung der strukturellen Kennzeichen der Aperturen aufeinander folgender Kammern ergibt sich die Möglichkeit, daß eine Verbindung zwischen den Kammerlumina (Kammersystem) unabhängig bzw. parallel zu der Zahnplattenleitbahn (Rinnensystem) bestehen kann. Eine morphologische Funktion vergleichbar einem Gerüst oder einer Plasmaleitschiene beim Bau einer neuen Kammer kann mit dem Argument ausgeschlossen werden, daß in einem solchen Falle eine Aufrechterhaltung der Struktur nach Fertigstellung der Kammer nicht mehr notwendig wäre. Demzufolge würde aus Gründen der Materialrückgewinnung eine Resorption erfolgen.

Resorptionserscheinungen weist beispielsweise die Zahnplatte älterer Kammern bei *Höglundina* auf. Allein in der jüngsten Kammer ist die Zahnplattenstruktur vollständig erhalten, was dafür spricht, daß die Zahnplatte nur in der letzten Kammer eine Funktion zu erfüllen hat.

6.3. Wert der untersuchten Strukturen für die Phylogenie und Taxonomie

Die Strukturen, die von einer Foraminiferenzelle ausgebildet werden können, sind genetisch fixiert. Ihre jeweilige Ausprägung ist aber in der Regel beeinflussbar, z. B. durch ökologische Faktoren wie Salinität, Temperatur, Nahrungsangebot, Substratbeschaffenheit u.a.m. (BOLTOVSKOY & WRIGHT 1976). Über das Verständnis der Bildung einer Struktur können also, da diese genetisch fixiert ist, Rückschlüsse auf die Phylogenie und phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse gezogen werden. Für die Taxonomie bilden morphologische Kennzeichen den Grundstein.

Die Morphologie einer Form läßt sich beschreiben, abbilden und wiedererkennen. Aber es ist nicht immer einfach zu entscheiden und zu erkennen, welches Merkmal als wirklich bezeichnendes und abgrenzendes Kriterium hinzugezogen werden kann. Bei einer diesbezüglichen Untersuchung blieben von 200 möglichen morphologischen Kennzeichen nur 20 taxonomisch nutzbare übrig (MOROZOVA 1956). Daß in der Vergangenheit Fehler bei der Abschätzung dieser Wertigkeit morphologischer Kennzeichen gemacht wurden ist u. a. am Beispiel der Gattungen *Bolivina* D'ORBIGNY und *Brizalina* COSTA aufgezeigt worden (GRÜNIG 1984, HARMANN 1964, LUTZE 1964, MEHRNUSCH 1987, 1993, SMITH 1964), bei denen nach eingehenden Untersuchungen die ursprünglich gewählten taxonomischen Kennzeichen (Mündung, Kiel, Perforation, und Ornamentierungen) nicht für die Trennung zweier Gattungen herangezogen werden können.

6.3.1. Bedeutung der Wandstruktur

LOEBLICH & TAPPAN (1964) unterschieden anhand der Wandstruktur zunächst fünf Foraminiferen-Unterordnungen: Allogromiina (membranöse Gehäuse), Textulariina (agglutinierte Gehäuse), Fusulinina (kalkschalig, mikrogranulär), Miliolina (kalzitische - prozellanschalig) und Rotaliina (perforate, kalkschalige Gehäuse), erweiterten dieses System aber um weitere sieben Unterordnungen (LOEBLICH & TAPPAN 1981, 1984). VYALOV (1966) und MIKHALEVICH (1980) waren der Auffassung, daß drei Gruppen bzw. Überklassen (MIKHALEVICH 1980) aufgrund der biogenetisch kontrollierten Wandbestandteilen existieren: 1. Tectinifera (organische Wände aus „Tectin“), 2. Calcinifera (kalkschalige Wände) und 3. Silicinifera (silikatische Wände). In der Calcinifera Gruppe finden sich auch Formen, die Material auf einer organischen Matrize agglutinieren. Entscheidendes Kriterium dieses Systems ist nämlich, welches Material die Zelle aufgrund ihrer genetischen Information zu synthetisieren in der Lage ist (Tectin, Karbonat oder Silkat).

Die Mineralogie des Gehäuses gilt als ein Kennzeichen der Unterordnungen der Foraminiferen (LOEBLICH & TAPPAN 1984). Demzufolge gehören aragonitische und kalzitische Foraminiferen verschiedenen Unterordnungen an. BANDY (1954), der den Nachweis der aragonitischen Wandstruktur von *Höglundina* und einer Reihe anderer Foraminiferen erbrachte, war der Meinung, daß zwischen diesen Formen keine enge Beziehung besteht.

Ein Jahr später postulierte TROELSEN (1955), nach chemischen Untersuchungen weiterer Gattungen, daß nur zwei rezente Familien (Ceratobuliminidae und Robertinidae) durch den Besitz aragonitischer Wände gekennzeichnet sind. Mit einer anderen Methode, der Röntgenbeugung erarbeiteten TODD & BLACKMON (1956) weitere Erkenntnisse und betrachteten die Mineralogie der Gehäuse nunmehr als generisches Kennzeichen der Foraminiferen. Zwischen den vergleichsweise wenigen aragonitischen Gattungen sahen sie dann eine Verbindung auf Familienebene. Im Gegensatz zu anderen karbonatschaligen Organismen (best. Polychaeten, Mollusken; LOWENSTAM 1954a, b) ist bei den Foraminiferen niemals eine Kombination von Kalzit und Aragonit zu beobachten und die Ausbildung einer aragonitischen bzw. kalzitischen Schale ist nicht durch Ökofaktoren, also z. B. der Temperatur beeinflussbar (TODD & BLACKMON 1956). HOFKER (1967) äußerte die Vermutung, daß die phylogenetische Entwicklung der kalkigen Schale rotaliider Foraminiferen von der aragonitischen zur kalzitischen Wand verläuft. Aragonit gilt in der Bildung als druckbegünstigt, Kalzit ist temperaturbegünstigt. Aragonit ist stabiler und wird bei Mollusken z. B. an Muskelansatzstellen gegenüber Kalzit bevorzugt. Eine Umkristallisierung ist möglich, findet aber ausschließlich von Aragonit in Kalzit statt und dies spontan. Es zeigt sich, daß Strontiumionen im Karbonat die Umkristallisierung von Aragonit in Kalzit erschweren. Untersuchungen von VÉNEC - PEYRÉ (1980) bestätigen die Anwesenheit von Strontiumionen im aragonitischen Gehäuse von *Höglundina elegans*. BLACKMON & TODD (1959) betonten die genetisch vorgegebene Mineralogie der Foraminiferengehäuse und stellten bei einer Reihe von Gattungen und Familien einen Austausch von Kalziumionen gegen Magnesiumionen fest. Sie unterschieden zwischen hoch-Mg und niedrig-Mg-Gattungen und fanden entsprechende Vertreter in bestimmten Familien. Eine alleinige Abhängigkeit zwischen Umweltbedingungen und dem Mg-Anteil in einem karbonatischen Gehäuse schlossen sie aufgrund des gleichzeitigen Vorkommens beider Typen im selben Biotop aus. Abschließend postulierten sie für den Mg-Gehalt einen bestimmten Stellenwert in der Taxonomie und wiesen auf die Möglichkeit hin, über den bekannten Mg-Gehalt einer Gattung oder auch Familie ökologische und damit auch palökologische Aussagen machen zu können. Andererseits könnten die meßbaren Unterschiede im Mg-Gehalt der Sediment-Karbonate entsprechende Foraminiferenvergesellschaftungen repräsentieren (BLACKMON & TODD 1959). Auf die Problematik, die der Gedanke einer systematischen Gliederung aufgrund radialer bzw. granulärer Wandstruktur mit sich brachte, soll hier nicht im Einzelnen eingegangen werden.

Es sei auf die Arbeiten von BELLEMO (1974, 1976), HANSEN (1972a), TOWE & CIFELLI (1967), WOOD (1949) und WOOD & HAYNES (1957), um nur einige zu nennen, verwiesen.

Die neuen Erkenntnisse über den Bau der karbonatischen Wand, deren Sekretion an einer Biomineralisationsmatrix und die entsprechenden Untersuchungsergebnisse einzelner ausgewählter Formen zum lamellaren Bau der Gehäuse (vgl. Tab. 4 und 5) haben zwar wesentlich zum Verständnis der Foraminiferenwand beigetragen, letztendlich auch keine Klärung der Frage nach deren systematischen Stellenwert geben können. Bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Foraminiferen war stets das gleiche bilamellare Schema des Wandaufbaus zu verfolgen. Beiderseits einer POM wird karbonatisches Material sezerniert, das eine äußere und innere Wandschicht bildet. Es bestehen tendenzielle Unterschiede was die Mächtigkeit der einzelnen Schichten anbelangt, der Grundbauplan aber bleibt, unabhängig von der Kristallstruktur (Kalzit / Aragonit), gleich. Beruft man sich auf LOEBLICH & TAPPAN (1984), so kann die Mineralogie (Aragonit, Kalzit) die Unterordnungen kennzeichnen. Da sowohl aragonitische wie auch kalzitische Formen den gleichen Modus der Wandsekretion verwirklicht zu haben scheinen (bilamellar), kann, im Sinne von LOEBLICH & TAPPAN, dieser Sekretionsmodus ebenfalls als ein Kennzeichen der Unterordnung gewertet werden.

6.3.2. Bedeutung der Zahnplattenstruktur

HOFKER (1950 ff) widmete dem Thema Zahnplatte über viele Jahre einen beträchtlichen Teil seiner Aufmerksamkeit. Er konstruierte eine eigene Ordnung (Dentata; HOFKER 1956) und sah in der Ausgestaltung verschiedener Zahnplattentypen deren phylogenetische Abstammungsreihen wiederholt. Die Fixierung auf ein taxonomisches Kennzeichen, nämlich die Zahnplatte, über deren Struktur und Genese heute noch so wenig bekannt ist wie zu HOFKERS Zeiten, birgt Fehlerquellen in sich.

Bestätigen vergleichende Untersuchungen die Verwirklichung eines Bauplanprinzips, so läßt sich mit Rücksicht auf die Systematik diskutieren, ob es sich beim Konstruktionsschema „Zahnplatte“ um ein sog. konservatives Merkmal, eine evolutiv alte Struktur handelt, zu deren Konstruktion die Zelle in ihrem Grundprogramm befähigt ist, wohingegen z. B. die äußere Kammerform ein „jüngeres“ Merkmal darstellt und auf spezielle Anpassungen an das Habitat zurückzuführen ist. Alle Zahnplattenforaminiferen sollten demzufolge einer Grundform abstammen.

Läßt sich, basierend auf der Lage, der Position und dem Verlauf im Gehäuse verschiedener Foraminiferen eine jeweils vergleichbare Funktion der Zahnplatte erkennen, so würde dies für eine ökologisch oder auch physiologisch geprägte und vielleicht parallele Entwicklung einer Zahnplattenstruktur sprechen. Ein taxonomischer Stellenwert dieser Struktur wäre dann nicht zu akzeptieren.

Wie die Ergebnistabelle (Tab. 12) der vorliegenden Untersuchung zeigt, konnten für die Zahnplattenstruktur bei den untersuchten Foraminiferen zwei mögliche Ziele abgeleitet werden, nämlich zum einen die Konstruktion einer speziellen Leitungsbahn und zum anderen die Schaffung getrennter Räume. Zwei Wege werden zur Bildung der Struktur gegangen: Beiden gemeinsam ist eine enge Verbindung zur Kammerwand. Allerdings ist zum einen die Wand als Gesamtheit betroffen zum anderen nur bestimmte Schichten davon. Die Überkreuzung von „Weg und Ziel“ der Bildung der Zahnplatte läßt deren taxonomischen Stellenwert sehr fragwürdig erscheinen.

6.4. Ausblick

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit liefern nicht „das Ei des Kolumbus“ für die Foraminiferensystematik. Wie in vielen guten Arbeiten anderer Autoren werden primär Einzelergebnisse ausgewählter Formen dargestellt. Es gelingt aber, die Erkenntnisse in den Zusammenhang bestehender Theorien zu stellen und diesen dabei einen neuen und entscheidenden Gesichtspunkt zu verleihen. Ein wichtige Frage bei taxonomischen Studien ist die nach den „echten“, d. h. taxonomisch relevanten morphologische Kennzeichen einer Form. Die Beantwortung dieser Frage wird bezüglich der Struktur der Zahnplatte nun als möglich betrachtet, indem diese als nicht relevantes taxonomisches Kennzeichen gewertet wird.

Die Strukturuntersuchungen lassen nämlich aufgrund der Ableitung von unterschiedlichen Wandschichten eine Interpretation als funktionsmorphologisch bedingte analoge „Erfindung“ der Struktur in verschiedenen Foraminiferenlinien zu.

Die karbonatische Wand der untersuchten Foraminiferen weist den prinzipiell gleichen bilamellaren Bau auf. Die Sekretion karbonatischen Materials an einer Biomineralisationsmatrix, so wie sie hier verwirklicht ist, ist eine „alte“ Entwicklung der Rotalinen und evolviert in der Trias. Tendenziell werden zwar Abweichungen, z. B. in der jeweiligen Schichtdicke erkennbar, niemals aber grundlegende Änderungen, die z. B. einen generischen Stellenwert haben könnten. Somit ist eine taxonomische Wertigkeit der Wandstruktur auf Ebene der Unterordnung anzusetzen (wie die Mineralogie). Letztendlich bleibt festzuhalten, daß nur über das Verständnis der genetisch fixierten Strukturbildung ein befriedigender, phylogentischer Ansatz und damit Umbruch in der bestehenden Foraminiferensystematik erfolgen kann.

Hinsichtlich der Funktionsmorphologie, also etwa der Frage nach der Funktion der Poren, der Zahnplatte oder auch dem Grund der Kompartimentierung bestimmter Gehäuse oder Gehäusebereiche könnten Versuche an lebenden Foraminiferen unter wechselnden ökologischen Bedingungen und die Anwendung moderner zellbiologischer Untersuchungsmethoden wie beispielsweise der Immunocytochemie Antworten geben. Solange auf molekularer Ebene keine oder nur so wenige Antworten über die Physiologie der Foraminiferen vorliegen, sind die Interpretationsmöglichkeiten der zu beobachtenden und oft kennzeichnenden morphologischen Merkmale vielfältig und bleiben fiktiv.

7.1. Literaturverzeichnis

- ANGELL, R. W.** (1967a): The process of chamber formation in the foraminifer *Rosalina floridana* (CUSHMAN). - Jour. Protozool., **14**: 566-574.
- ANGELL, R. W.** (1967b): The test structure and composition of the foraminifer *Rosalina floridana*. - Jour. Protozool., **14** (2): 299-307.
- ANGELL, R. W.** (1979): Calcification during chamber development in *Rosalina floridana*. - J. Foram. Res., **9**: 341-353; Washington.
- ARNOLD, Z. M.** (1954): A note on foraminiferan sieve plates. - Contr. Cushman. Found. Foram. Res., **5**: 77; Sharon.
- BANDY, O. L.** (1954): Aragonite tests among the Foraminifera. - Jour. Sed. Petrology, **24** (1): 60-61.
- BARKER, R. W.** (1960): Taxonomic notes on the species figured by H. B. BRADY in his Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger during the Years 1873-1876. Accompanied by a reproduction of BRADY'S Plates. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, spec. Publ. **9**: 240 S., Taf. 1-115; Tulsa.
- BATSCH, A. J. G. K.** (1791): Sechs Kupfertafeln mit Conchylien des Seesandes, gezeichnet und gestochen; Jena
- BÉ, A. W. H.** (1968): Shell porosity of recent planktonic foraminifera as a climatic index. - Science, **161**: 881-884, Washington, D. C.
- BÉ, A. W. H. & C. HEMLEBEN** (1970): Calcification in a living planktonic foraminifer *Globogerinoides sacculifer* (BRADY). - N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **134**: 221-234; Stuttgart.
- BÉ, A. W. H., C. HEMLEBEN, O. R. ANDERSON & M. SPINDLER** (1979): Chamber formation in planktonic foraminifera. - Micropaleontology, **25** (3): 294-307, 6 Tafeln; New York.
- BÉ, A. W. H., C. HEMLEBEN, O. R. ANDERSON & M. SPINDLER** (1980): Pore structure in planktonic foraminifera. - J. Foram. Res., **10** (2): 117-128, 4 Tafeln; Washington.
- BÉ, A. W. H., HEMLEBEN, CH., ANDERSON, O. R., SPINDLER, M., HACUNDA, J. TUNTIVATE, S.** (1977): Laboratory and field observations of living planktonic foraminifera. - Micropaleontology, **23** (2): 155-179, New York.
- BERTHOLD, W. U.** (1976): Ultrastructure and function of wall perforations in *Patellina corrugata* WILLIAMSON, Foraminiferida. - J. Foram. Res., **6** (1): 22-29, 3 Taf., 1 Text-Abb.; Washington.
- BELFORD, D. J.** (1966): Miocene and Pleistocene smaller Foraminifera from Papua and New Guinea. - Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin **79**.
- BELLEMO, S.** (1974a): The compound and intermediate wall structures in Cibicidinae with remarks on the radial and granular wall structures. - Bull. geol. Inst. Univ. Uppsala, N. Ser. **6**: 1-11, Uppsala.
- BELLEMO, S.** (1974b): Studies on the Ultrastructures of Calcareous Foraminifera with hyaline perforate walls. - Acta Universitatis Upsaliensis, **321**: 1-14, Uppsala
- BELLEMO, S.** (1974c): Ultrastructure in recent radial and granular calcareous Foraminifera. - Bull. geol. Inst. Univ. Uppsala, N. Ser. **4**: 117-122, Uppsala
- BELLEMO, S.** (1976): Wall ultramicrostructure in the foraminifer *Cibicides floridanus* (CUSHMAN). - Micropaleontology, **22** (3): 352-362, New York.
- BERTHOLD, W. U.** (1971): Untersuchungen über die sexuelle Differenzierung der Foraminifere *Patellina corrugata* WILLIAMSON mit einem Beitrag zum Entwicklungsgang und Schalenbau. - Arch. Protistenk., **104**: 211-235.
- BERTHOLD, W. U.** (1976): Ultrastructure and function of wall perforations in *Patellina corrugata* WILLIAMSON, Foraminiferida. - J. Foram. Res., **6** (1): 22-29, Washington.
- BLACKMON, P. D. & R. TODD** (1959): Mineralogy of some foraminifera as related to their classification and ecology. - Journal of Paleontol. Vol. **33** (1): 1-15; Tulsa.
- BLAINVILLE, H. M. DUCROTAY DE** (1825): Manuel de Malacologie et de Conchyliologie [1827]. - F. G. Levrault, Paris, 664 S.
- BOLTOVSKOY, E. & V. I. TOFAH** (1992): Preservation index preservation potential of some foraminiferal species. - J. Foram. Res., **22** (3): 267-273; Washington.
- BRADY, H. B.** (1884): Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger, during the years 1873-1876. - Rep. Voy. Challenger, Zool. **9**: 814 S., 22 Abb., 116 Taf., 2 topogr. Kt.; London.

- Bradshaw, J. S.** (1961): Laboratory experiments on the ecology of Foraminifera. - Cushm. Found. Foram. Res., Contr. **12** (3): 87-106; Sharon.
- BURGESS, M. V. & D. SCHNITKER** (1990): Morphometry of *Bulimina aculeata* ORBIGNY and *Bulimina marginata* ORBIGNY. - J. Foram. Res. **20** (1): 37-49; Washington.
- CARPENTER, W. B.** (1861): On the systematic arrangement of the Rhizopods. - Natural History Review, **1**: 456-472.
- CARPENTER, W. B.** (1862): Introduction to the Study of the Foraminifera. Ray Society, 319 S.; London.
- CARPENTER, W. B., W. K. PARKER, & T. R. JONES** (1862): Introduction to the study of foraminifera. Ray Society, Hardwicke, London, xxii + 319 Seiten.
- CICHA, I. & I. ZAPLETALOVA** (1963): Die Vertreter der Gattung *Bolivina* (Foraminifera, Protozoa) im Miozän der Westkarpaten. - Sborn. Ustr. Ustravu Geol., **28**: 115-183, 48 Abb., 2 Beilagen; Prag.
- CIMERMAN, F. & M. R. LANGER** (1991): Mediterranean Foraminifera. - Razred za naravoslovne vede classis IV: Historia Naturalis, dela opera **30**: 1-118, 93 Tafeln, Slovenska akademija Ljubljana. Ljubljana.
- COLLINS, L. S.** (1989): Relationship of environmental gradients to morphologic variation within *Bulimina aculeata* and *Bulimina marginata*, Gulf of Maine Area. - J. Foram. Res., **19** (3): 222-234, 1 Tafel; Washington.
- COLLINS, L. S.** (1990): The Correspondence between water temperature and coiling direction in *Bulimina*. - Paleoceanography, **5** (3): 289-295.
- COLLINS, L. S.** (1991): Regional versus physiographic effects on morphologic variability within *Bulimina aculeata* and *B. marginata*. - Marine Micropaleontology, **17**: 155-170; Amsterdam.
- COLOM, G.** (1974): Foraminíferos ibéricos. Introducción al estudio de las especies bentónicas recientes. - Investigacion pesquera **38** (1): 245 S., 69 Tafeln, Barcelona.
- COSTA, O. G.** (1856): Paleontologia del regno di Napoli, Parte II.- Accad. Pont. Napol, Atti, **7** (2): 113-378, Taf. 3-27.
- CUSHMAN, J. A.** (1922): The Foraminifera of the Atlantic Ocean, Pt. 3. Textulariidae. - Bull. U. S. Nat. Mus. **104** (3): 1-149, Taf. 1-26; Washington.
- CUSHMAN, J. A.** (1923): The Foraminifera of the Atlantik Ocean, Pt. 4 Lagenidae. - Bull. U. S. Nat. Mus. **104** (4): S. 1-228; Washington.
- CUSHMAN, J. A.** (1927): An outline of a re-classification of the Foraminifera. Contr. Cushm. Lab. Foram. Res. **3** (1):1-105; Sharon.
- CUSHMAN, J. A.** (1928): Foraminifera their classification and economic use. 1. Edit. Special Publications of the Cushman Laboratory for Foraminiferal research, **1**: 1-401; Sharon.
- CUSHMAN, J. A.** (1930): About the interrelations of foraminifera and algae. - Jour. Wash. Acad. Sci. **20**: 395-396. Washington.
- CUSHMAN, J. A.** (1931): The Foraminifera of the Atlantic Ocean, Pt. 8. Rotaliidae, Amphisteginidae, Calcarinidae, Cymbaloporettidae, Globorotaliidae, Anomalinidae, Planorbulinidae, Rupertiidae and Homotrematidae. - Bull. U. S. Nat. Mus. **104** (8): 1-179, Taf. 1-26; Washington.
- CUSHMAN, J. A.** (1933): New Arctic Foraminifera collected by Capt. R. A. Bartlett from Fox basin off the northeast coast of Greenland. - Smithsonian Misc. Coll. **89** (9): 1-8.
- CUSHMAN, J. A.** (1937): A Monograph of the subfamily Virgulininae of the Foraminiferal Family Buliminidae; Cushman. Lab. Foram. Res., Spec. Publ. Nr. **9**; Sharon.
- CUSHMAN, J. A.** (1941a): A study of Foraminifera contained in cores from Bartlett Deep. - Amer. Jour. Sci. **239**: 128-143.
- CUSHMAN, J. A.** (1941b): Recent foraminifera from Old Providence Island collected on the Presidential cruise of 1938. - Smithsonian Misc. Coll. **99** (9): 1-4.
- CUSHMAN, J. A.** (1945): Foraminifera of the United States Antarctic Service Expedition 1939-1941. - Amer. Phil. Soc., Proc, **89**: 285-288.
- CUSHMAN, J. A.** (1948a): Foraminifera, their classification and economic use, 4. ed., Cambridge, Mass.; Harvard University Press 4th. ed., 605 S.
- CUSHMAN, J. A.** (1948b): Arctic Foraminifera. - Cushman Lab. Foram. Res., Spec. Publ, **23**: 1-95, Sharon.
- DANIELS, C. H. von** (1970): Quantitative ökologische Analyse der zeitlichen und räumlichen Verteilung rezenter Foraminiferen im Limski-Kanal bei Rovinj (nördl. Adria). - Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie, **8**: S. 1-109; Göttingen.

- DREYER, F.** (1898): *Peneroplis*, eineisStudie zur biologischen Morphologie und zur Speciesfrage. - 119S., Leipzig
- DUJARDIN, F.** (1835): Observations nouvelles sur les prétendu Céphalopodes microscopiques. - Annales des Sciences Naturelles, series **2**, 3: 312-314.
- FICHTEL, L. & J. P. C. MOLL** (1798): Testacea microscopica aliaque minuta ex generibus Argonauta et Nautilus ad naturam delineata et descripta: **I-XII**: 123 S., 24 Tafeln. Camesianische Buchhandlung Wien. (Microscopische und andere kleine Schalthiere aus den Geschlechtern Argonaute und Schiffer, nach der Natur gezeichnet und beschrieben.
- Fursenko, A. V.** (1959): Subclassis Foraminifera, abshchaja chast'. - in Osnovy Paleontologii, 1: Akad. Nauk SSSR, Moskau:115-168, Moskau.
- GLAESSNER, M. F.** (1945): Principles of micropaleontology: 296 S. , 14 Taf., 64 Textfig., / Tab., Melbourne Univ. Press.
- GLAESSNER, M. F.** (1954): New aspects in Foraminiferal Morphology and Taxonomy. - Contr. Cushman. Found. Foramin. Res., **5**: 21-25, Lawrence.
- GRAMANN, F.** (1965): *Bolivina (Brizalina) beyrichi* (REUSS) und verwandte Foraminiferen aus dem deutschen Oligozän. - Geol. Jb. Bd. **82**: 437-446; Hannover.
- GRÖNLUND, H. & H. J. HANSEN** (1976): Scanning electron microscopy of some recent and fossil nodosariid foraminifera. - Bull. geol. Soc. Denmark, **25**: 121-134; Kopenhagen.
- GRÜNIG, A.** (1984): Phenotypic variation in *Spiroplectamina*, *Uvigerina* and *Bolivina*. - Benthos 83. 2nd international Symposium on benthic Foraminifera: 249 -255, Pau, Bordeaux.
- HAGEMAN, J.** (1979): Benthic foraminiferal assemblages from Plio-Pleistocene open bay to lagoonal sediments of the western Peloponnesus (Greece). Utrecht Micropal. Bull., **20**: 1-171; Utrecht.
- HANSEN, H. J.** (1972a): Two species of Foraminifera of the genus *Turrilina* with different wall structure. - Lethaia, **5**: 39-45, Oslo.
- HANSEN, H. J.** (1972b): Pore pseudopodia and sieve plates of Amphistegina. - Micropaleontology, **18**: 223-230, New York.
- HANSEN, H. J.** (1979): Test structure and evolution in the Foraminifera. - Lethaia, **12**: 173-182; Oslo.
- HANSEN, H. J. & A. L. LYKKE-ANDERSEN** (1976): Wall structure and classification of fossil and recent elphidiid and nonionid Foraminifera. - Fossil and Strata, **10**: 1-37; Oslo.
- HANSEN, H. J. & Z. REISS** (1971): Electronmicroscopy of Rotaliacean wall structures. - Bull. Geol. Soc. Denmark, **20**: 329-346; Kopenhagen.
- HANSEN, H. J. & Z. REISS** (1972a): Scanning Electron Microscopy of some Astigerinid Foraminiferida. - J. Foramin. Res., **2** (4): 191-199; Washington.
- HANSEN, H. J. & Z. REISS** (1972b): Scanning Electron Microscopy of Wall Structures in some Benthonic and Planctonic Foraminiferida. - Rev. Española Micropaleontología, **4**, (2): 169-179; Madrid.
- HANSEN, H. J., Z. REISS & N. SCHNEIDERMANN** (1969): Ultramicrostructure of bilamellar walls in foraminiferida. - Rev. Española Micropaleontología, **1**: 293-316; Madrid.
- HARMAN, R.** (1964): Distribution of Foraminifera in the Santa Barbara basin, California. - Micropaleontology, **10** (1): 81-96; New York.
- HAY, W. W., K. M. TOWE & R. C. WRIGHT** (1963): Ultramicrostructure of some selected foraminiferal tests. - Micropaleontology, **9**, (2): 171-195; New York.
- HAYNES, J.** (1954): Taxonomic Position of some British Palaeocene Buliminidea. - Contrib. Cushman Found. Foramin. Res., **5**: 185-191; Sharon.
- HEMLEBEN, C., A. W. H. BÉ, O. R. ANDERSON & S. TUNTIVATE** (1977): Test morphology, organic layers and chamber formation of the planktonic Foraminifer *Globorotalia menardii* (D'ORB.). - J. Foramin. Res., **7**, (1): 1-25, 12 Tafeln; Washington.
- HOFKER, J.** (1932): Notizen über die Foraminiferen des Golfes von Neapel, III. Die Foraminiferenfauna der Ammontatura. - Pubbl. Staz. Zool. Napoli, **12**: 61-144; Neapel.
- HOFKER, J.** (1950): Wonderful animals of the sea. - Amsterdam Natural, **1** (3): 20 S., Amsterdam.
- HOFKER, J.** (1951a): The foraminifera of the Siboga Expedition; Pt III. - Siboga-Expeditie, Monogr., **IVa**: 513 S., 348 Fig., E. J. Brill; Leiden.
- HOFKER, J.** (1951b): The toothplate foraminifera. - Arch. Neederland. Zool., **8**: 353-373.
- HOFKER, J.** (1951c): On foraminifera from the Dutch Cretaceous. - Publ. Natuurhist. Gen. Limburg, **4**: 40 S.

- HOFKER, J.** (1956): Foraminifera dentata. Skrifter udgivet af Universitetes Zoologistke Museum København. **15**: 237 S., 35 Taf., 21 Diagramme; Koppenhagen.
- HOFKER, J.** (1960): Foraminiferen aus dem Golf von Neapel. - Paläont. Z. **34**, (3/4): 233-262; Stuttgart.
- HOFKER, J.** (1967): Hat die Wandstruktur der Foraminiferen supragenerische Bedeutung? - Paläontol. Z., **41** (3/4): 194-198; Stuttgart.
- HOFMANN, G. W.** (1967): Untersuchungen an der Gattung *Bolivina* (Foraminifera) im Oligozän und Miozän der Ostbayerischen Molasse. - Geologica Bavaria, **57**:121-204, 20 Abb., 2 Tab., 5 Taf.; München.
- HÖGLUND, H.** (1947): Foraminifera in the Gullmar Fjord and the Skagerak; Zoologistka Bidrag fran Uppsala, BD. **26**: 328 S., 32 Tafel, 312 Textfiguren, 2 Karten, 7 Tabellen; N. von Hofsten & S. Hörstadius (utgivare); Uppsala.
- HOTTINGER, L.** (1980): General Introduction in: Rotaliid Foraminifera. - Schweizer Paläontol. Abh., **101**: S. 3; Basel.
- JAHN, B.** (1953): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Foraminiferenschalen. - Zeitschr. Wissensch. Mikroskopie, **61**, (5): 294-297.
- JOHANNSEN, A.** (1952): Schliffe durch Cristellarien aus Oberkreide und Tertiär. - Paläont. Z., **25** (3/4): 181-192; Stuttgart.
- JORISSEN, F. J.** (1987): The Distribution of Benthic Foraminifera in the Adriatic Sea.- Marine Micropaleontology **12**: 21-48; Amsterdam.
- JORISSEN, F. J.** (1988): Benthic Foraminifera from the Adriatic Sea, Principles of Phenotypic Variation. Utrecht Micropal. Bull. **37**: 1-174; Utrecht.
- JUNG, K. K.** (1988): Morphology and taxonomy of late Cenozoic Uvigerine Foraminifera from Japan. - Tohoku Univ., Sci. Rep., 2nd ser. (Geol.), **59** (2): 99-175; 45 Fig., Taf. 25-49.
- LAMARCK, J. B.** (1801): Système des Animaux sans Vertèbres au Tableau Général des Classes, des Orders et des Genres de ces Animaux: Paris, 432 S.
- LAMARCK, J. B.** (1804): Suite des mémoires sur les fossiles des environs de Paris. - Annales Muséum National d'Histoire Naturelle, 5.
- LECALVEZ, J.** (1938): Recherches sur les Foraminifères. I Développement et reproduction. - Arch. Zool. Exp. Gé., **80**: 163-333.
- LECALVEZ, J.** (1947): Les perforations du test de *Discorbis erecta* (Foraminifère). Bull. Dinard Lab. Maritime, **29**: 1-4.
- LINDENBERG, H. G.** (1965): Die Bolivinen (Foram.) der Häringer Schichten. Mikropal. Untersuchungen im Alttertiär des Unterinntal-Gebietes. - Bollettino della Società Paleontologica Italiana, **4**, (1);Modena.
- LINNÉ, C.** (1758): Systema Naturae. Vol. 1, 10th ed. , Holmiae (Stockholm): L. Salvii
- LOEBLICH, A. R. & H. TAPPAN** (1964a): Sarcordina chiefly „theacamobians“ and Foraminiferida. - In R. C. Moore (ed): Treatise on Invertebrate Paleontology, part C, Protista 2. : Geological Society of America, Univ. Kansas Press, 900 S.
- LOEBLICH, A. R. & H. TAPPAN** (1964b): Foraminiferal Classification and Evolution. - J. Geol. Soc. India, **5**: 5-37, 653 Abb.; Kalkutta.
- LOEBLICH, A. R. & H. TAPPAN** (1974): Recent advances in the classification of the Foraminiferid, 1-53. In Hedley, R. H. & Adams, C.G. (Ed.). *Foraminifera I*. Academic Press; London.
- LOEBLICH, A. R. & H. TAPPAN** (1984): Suprageneric classification of the Foraminiferida (Protozoa). - Micropaleont., **30**,(1): 1-70; New York.
- LOEBLICH, A. R. & H. TAPPAN** (1988): Foraminiferal genera and their classification. - 2 Bde. , 970 S., 212 S. u. 847 Taf.; New York (Van Nostrand Reinhold Company).
- Lowenstam, H. A.** (1954a): Environmental relations of modification compositions of certain carbonate-secreting marine invertebrates. - Nat. Acad. Sci. Proc., **40**: 39-48,
- Lowenstam, H. A.** (1954b): Factors affecting the aragonite:calcite ratios in carbonate-secreting marine organisms. - Jour. Geology, **62**: 284-321,
- LUTZE, G. F.** (1964): Statistical investigations on variability of *Bolivina argentea* CUSHMAN. - Contrib. Cush. Found. Foramin. Res. **15** (3): 105-116, Sharon.
- LUTZE, G.F.** (1962): Variationsstatistik und Ökologie bei rezenten Foraminiferen. -Paläontol. Z., **36** (3/4): 252-264; Stuttgart.
- McGOWRAN, J. A.** (1966): Bilamellar walls and septal flaps in the Robertinacea. - Micropaleontology, **12**,(4): 477-488; New York.

- MEHRNUSCH, M.** (1985): Die Bolivinen (Foraminifera) der Oberen Cerithien-Schichten im Mainzer Becken. - Mainzer geowiss. Mitt. **14**: 369-399, 20 Abb., 3 Tab.; Mainz.
- MEHRNUSCH, M.** (1987): *Bolivina beyrichi* REUSS (Foraminifera) und ihre ökotypischen Varianten im Oligozän Europas. -N. Jb. Geol und Paläontol. Mh 1987, **11**: 667-678, 2 Abb.; Stuttgart.
- MEHRNUSCH, M.** (1989a): Die Bolivinen (Foraminifera) des Oligozäns im Mainzer Becken. - Mainzer geowiss. Mitt. **18**: 49-76, 29 Abb.; Mainz.
- MEHRNUSCH, M.** (1989b): Die Bolivinen (Foraminifera) der Corbicula- und Hydrobienschichten (Miozän) im Mainzer Becken. -Mainzer geowiss. Mitt., **18**: 77-90, 11 Abb.; Mainz.
- MEHRNUSCH, M.** (1990): Die Bolivinen (Foraminifera) der Mittleren Pechelbronn-Schichten (Latdorfium) im Mainzer Becken und im Oberrheingraben. - Mainzer geowiss. Mitt., **19**: 129-150, 1 Abb.; Mainz.
- MEHRNUSCH, M.** (1993): Morphologische und strukturelle Merkmale einiger Bolivinen (Foraminiferida). Diskussion des taxonomischen Status von *Afrobolivina*, *Brizalina*, *Bolivina* und verwandten Taxa. - Paläontol. Z., Bd. 67 (1/2), S. 3-19, 45 Abb.; Stuttgart.
- MIKHALEVICH, V. J.** (1980): Sistemaika i evolyutsiya foraminifera v svete novykh damnykh po ikh tsitologii ul'trastrukture [Systematica and evolution of foraminifera in the light of new data on the cytology and ultrastructure]. - Trudy, Zoologicheskogo Instituta, Akademiya Nauk SSSR **94**: 42-61.
- MOROZOVA, V. G.** (1956): Plastinki dlja otbora i razbora mikrofauny. - Vopr. Micropal. **1**: 79-87.
- MONTFORT, P. D.** (1808): Conchylogie Sistématique et Classification Méthodique des Coquilles, Paris, 409 S.
- MOSS, M. L.** (1964): The phylogeny of mineral tissues. - Internat. Rev. General & Experimental Zool., **1**: 297-331.
- MÜLLER-MERZ, E.** (1980): Strukturanalyse ausgewählter rotaloider Foraminiferen. in Rotaliid Foraminifera.- Schweizer Paläontol. Abh., **101**: 5-70; 15 Tafeln, 27 Textfig.; Basel.
- NEUMAYR, M.** (1887): Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. - Akad. Wiss. Wien; S. - B, 95: 156-186.
- NOMURA, R.** (1983): Cassidulinacea (Foraminiferida) from the Uppermost Cenozoic of Japan (Part I). - Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. 2 (Geol), **53**: 1-101.
- OELSCHLÄGER, J.** (1989): Die Ultrastruktur der nicht-minrealisierten Schalenbestandteile bei Foraminiferen unter besonderer Berücksichtigung von *Rotorbinella rosea* (d'Orbigny) (Rotaliidae, Foraminifera). - Tübinger Mikropaläontologische Mitteilungen, **7**: 71 S., 12 Abb., 96 Bilder, 6 Tabellen; Tübingen.
- OGBE, F. G. A.** (1979): *Bolivina afra* (REYMENT) emended. - Revista Española de Micropaleontología, **12**, (2): 263-266; Madrid.
- ORBIGNY, A. D. D'** (1826): Tableau Méthodique de la Classe des Céphalopodes, 3me ordre-Foraminifères. - Annals de Sciences Naturelles, Ser. **7**: 245-314, Taf. 10-17, Paris.
- ORBIGNY, A. D. D'** (1839b): Voyage dans l'Amérique Méridionale - Foraminifères, **5**: 1-86. Pitois-Levrault; Paris.
- ORBIGNY, A. D. D'** (1849-1852): Prodrome de Paléontologie Stratigraphie Universelles des Animaux Rayonnés et Mollusques, 2 Bd., Paris, 819 S.
- PHLEGER, F. B. & F. L. PARKER** (1951): Ecology of Foraminifera, northwest Gulf of Mexico: Pt. 2, Foraminiferal Species: Geological Society of America Memoir **46**: 1-64.
- POAG, C. W.** (1981): Ecologic Atlas of Benthic Foraminifera of the Gulf of Mexico. - Marine Science International, Woods Hole, MA, 174 S.
- REISS, Z.** (1957): The Bilamellidea nov. Superfam., and Remarks on Cretaceous Globorotalids. - Cushman. Found. Foram. Res., Contr. , **7**, (4): 127-145; 21 Tafeln, 1 Tab., 7 Textfig., Sharon.
- REISS, Z.** (1958): Classification of lamellar foraminifera. - Micropaleontology, **4**, (1), S. 51-70; 5 Tafeln, 1 Tab.; New York.
- REISS, Z.** (1963): Reclassification of perforate Foraminifera. - Geological Survey of Israel, Bulletin **35**: 111 S., 8 Tafeln; Jerusalem.
- REISS, Z. & P. MERLING** (1958): Structure of some Rotaliidea. - Ministry Developmental Geological Survey Bulletin, **21**: 1-29; Jerusalem.
- REISS, Z. & N. SCHNEIDERMAN** (1969): Ultramicrostructure of *Hoeglundina*. - Micropaleontology, **15**, (2): 135-144, 3 Taf.; New York.
- REUSS, A. E.** (1862): Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen: Akad. Wiss. Wien, S.-B., Math. Nat. Kl., Abt. 1, **44**: 355-396; Wien.

- REVETS, S. A. (1996): The generic revision of five families of rotaliine foraminifera. - Cushman Found. Foramin. Res. Spec. Publ. No. **34**: , Lawrence.
- REVETS, S. A. (1993): The revision of the genus *Buliminellita* CUSHMAN & STAINFORTH, 1947 and *Eubuliminella* gen. nov. - J. Foramin. Res., **23** (2): 141-151; Washington.
- REVETS, S. A. (1991): The generic revision of the Reussellids (Foraminiferida). - J. micropalaeontol., **10** (1): 1-15, 5 Taf., London.
- REVETS, S. A. (1990)a: The revision of *Buliminoides* CUSHMAN, 1911. - J. Foramin. Res., **20** (1): 50-55; Washington.
- REVETS, S. A. (1990)b: The revision of *Buliminella* CUSHMAN, 1911. - J. Foramin. Res., **20** (4): 336-348; Washington.
- REVETS, S. A. (1990)c: The genus *Floresina*, gen. nov. - J. Foramin. Res., **20** (2): 157-161; Washington.
- REVETS, S. A. (1989): Structure and comparative anatomy of the toothplate in the Buliminacea (Foraminiferida). - J. Micropalaeontology, **8**, (1): 23-36; London.
- REVETS, S. A. (1987): A revision of the genus *Turrilina* ANDREAE, 1884. - J. Foramin. Res., **17**: 321-332; Washington.
- REYMENT, R. A. (1983): Internal structure of *Bolivina* and *Afrobolivina*. - Micropaleontology, **29**, (1): 50-59; New York.
- RHUMBLER, L. (1894): Die Perforation der Embryonalkammer von *Peneroplis pertusus* Forskål. - Zool Anzeiger, **16**; Leipzig
- SCHULTZE, M. S. (1854): Ueber den Organismus der Polythalamien (Foraminiferen), nebst Bemerkungen über der Rhizopoden im Allgemeinen. W.Engelmann, Leipzig, 68 S.
- SCOTT, G. H. (1977): Toothplate cavity in *Bolivinita*. - Revista Española Micropaleont., **9**: 337-341, Madrid.
- SCOTT, G. H. (1978): Shell design in *Bolivinita quadrilatera*, *B. pohana* and *B. compressa* (Foraminiferida). - N. Z. Jl. Geol. Geophys., **21**: 85-95.
- SEGUENZA, G. (1862): Dei terreni Terziarii del distretto di Messina, Parte II. Descrizione dei foraminiferi monotalamici delle marne Mioceniche del distretto di Messina: 1-84, Taf. 1-2, Messina: T.; Capra.
- SEIFERT, H. (1972): Matrizenprinzip und Biogenese des Kalks. - Biomineralisation, **6**: 107-133; Stuttgart.
- SEIFERT, H. (1975): Weitere Untersuchungen zur Biogenese des Kalks der Invertebraten. - Biomineralisation, **8**: 55-66; Stuttgart.
- SLITER, W. V. (1970a): Inner neritic Bolivinitidae from the eastern Pacific margin. - Micropaleontology, **19**, (2): 155-174; New York.
- SLITER, W. V. (1970b): *Bolivina doniezi* CUSHMAN and WICKENDEN in clone culture. - Contrib. Cushman Found. Foramin. Research, **21**, (3): 87-99; Lawrence.
- SLITER, W. V. (1974): Test ultrastructure of some living benthic foraminifers. - Lethaia, **7**: 5-16; Oslo.
- SMITH, P. B. (1964): Recent Foraminifera of central America. Ecology of benthonic species. - Geological Survey Professional Paper 429 A: 1-35; Washington, D. C.
- SMOUT, A. H. (1954): Lower Tertiary Foraminifera of the Qatar Peninsula. - British Museum (Nat. History), London, 96S. Tafeln 1-15.
- SOLDANI, A. (1789): Testaceografia et Zoophytografia parva et microscopica, **1**, Siena: 1-80.
- SOLDANI, A. (1798): Testaceografia et Zoophytografia parva et microscopica, **1**, Siena: 201-289.
- SPINDLER, M. (1978): The development of the organic lining in *Heterostegina depressa*. - J. Foramin. Res, **8** (3): 258-261; Washington.
- SPINDLER, M. & R. RÖTTGER (1973): Der Kammerbauvorgang der Großforaminifere *Heterostegina depressa* (Nummulitidae). - Marine Biology, **18**:146-159.
- TODD, R. & P. BLACKMON (1956): Calcite and aragonite in Foraminifera. - Jour. Paleontol., **30**: 217-219; Tulsa.
- TOWE, K. M. (1972): Invertebrate shell structure and the organic matrix concept. - Biomineralisation, **4**: 1-14;. Stuttgart.
- TOWE K. M. & R. CIFELLI (1967): Wall ultrastructure in the calcareous foraminifera: Crystallographic aspects and a model for calcification. - Jour. Paleontol., **41**: 742-762; Tulsa.
- TROELSEN, J. C. (1955): On the value of aragonite tests in the classification of the Rotaliidea. - Contrib. Cushman Found. Foramin., Res., **6**, (1): 50-51, Sharon.

- VAN MARLE, L. J.** (1991): Eastern Indonesian late Cenozoic smaller benthic foraminifera. - Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, Eerste Reeks, **34**.
- VENEC-PEYRE, M.-T.** (1980): Microanalyseur Ionique et Microsonde Moléculaire à laser MOLE: Application a l'étude chimique et minéralogique du teste d'Ammonia beccarii (LINNE), Foraminifère. - Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine, **4**, (1): 55-79, 6 Fig., 3 Taf., Pau, June 16, 1980.
- VYALOV, O. S.** (1966): Zamechaniya o foraminiferakh s kremnevoy rakovinoy (Remarks on foraminifera with siliceous test). - Paleontologicheskii Sbornik, L'vov, **3** (1): 3-11.
- WALKER, G. & E. JACOB** (1798): *in* Essays On The Microscope: F. Kanmacher, 2nd Ed. , London: 629-645.
- WILLIAMSON, W. C.** (1852): On the minute structure of the calcareous shells of some recent species of foraminifera. - Transactions of the Microscopical Society of London, **3**: 105-128; London.
- WILLIAMSON, W. C.** (1858): On the Recent Foraminifera of Great Britain. Ray Society of London Publications, **20**: 107 Seiten; London.
- WOOD, A.** (1947): The supposed Cambrian Foraminifera from the Malverns. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **102**: 447-460; London.
- WOOD, A.** (1949): The structure of the wall of the test in the Foraminifera; ist value in classification. - Quarterly Journal of the Geological Society of London, **104**: 229-255; London.
- WOOD, A. & HAYNES, J.** (1957): Certain smaller British Paleocene Foraminifera, Part 2. Cibicides and ist allies. - Cushman Found. Foraminifera Res. Contr. **8** (2): 45-53, Sharon.

7.2. Verzeichnis der Abbildungen und Karten im Text

Abb.	Kapitel	Titel
1.	1.2.	Differenzierung und Terminologie einer bilamellaren Wand und lamellarem Gehäuse
2.	1.4.	Septal flap (aus HANSEN & LYKKE-ANDERSEN 1976)
3.	1.4.	HÖGLUNDS Modell der Zahnplatte einer idealisierten <i>Bolivina</i> . (Aus HÖGLUND 1947)
4.	1.4.	Definition der positionsbeschreibenden Begriffe „distal“ und „proximal“ bzw. „marginal“ und „median“
5.	2.2.1.	Lage der Schliffebene in niedrigtrochospiralen (a) und hochtrochospiralen Gehäusen (b)
6.	3.2.	Abb. 6: Anordnung der morphologischen Kennzeichen der Apertur von <i>Bulimina</i> , mit Bezug auf die Windungsrichtung.
7.	4.1.1.	Lamellarer Gehäusebau von <i>Bolivina dilatata</i> a) Übersicht, b) Detail der Suturen
8.	4.1.1.	Konstruktionsschema von Apertur und Zahnplatte bei <i>B. dilatata</i> , (a) Aufsicht auf die Apertur, (b) Ansicht im Axialschliff
9.	4.1.3.	Schemazeichnung der Primärwand ausgesuchter Arten von <i>Bolivina</i> und <i>Coryphostoma</i> (nach SLITER 1974)
10.	4.1.3.	Schemazeichnung der Wand ausgesuchter Arten von <i>Bolivina</i> und <i>Coryphostoma</i> (nach SLITER 1974)
11.	4.2.2.	Verlauf der Zahnplatte und mineralische Wandschichten bei <i>B. marginata</i> und <i>B. aculeata</i>
12.	4.3.1.	Organische und kalzitische Lagen der Wand von <i>U. mediterranea</i> unter besonderer Berücksichtigung der Konstruktion der Zahnplatte. a): Aufsicht auf einen Querschnitt durch die Apertur (vgl. Taf. 15 Fig.3). b): Axialschliff der die Lumina der letzten und vorletzten Kammer öffnet (vgl. Taf. 17 Fig.4)
13.	4.3.2.	Blockdiagramm der Wandstruktur von <i>Euuvigerina</i> (nach JUNG 1988)
14.	4.3.2.	Schemata zur Gruppierung von <i>Euuvigerina</i> und <i>Neouuvigerina</i> anhand dem Verlauf der Zahnplatte (nach JUNG 1988)
15.	4.3.2.	Schema zu Theorien über die Entstehung der Zahnplatte aus der Kammerwand. a) gemäß Beschreibungen von HÖGLUND (1947), b) gemäß Vermutungen von JUNG (1988)

Abb.	Kapitel	Titel
16.	4.4.1.	Blockbild der Primärwand von <i>H. elegans</i>
17.	4.4.1.	Aufbau der Wandschichten der vorletzten Kammer im Bereich der ehem. latero-marginalen Mündung (ImA) bei <i>Höglundina elegans</i> .
18.	4.4.1.	Schliffansicht der letzte Kammer von <i>H. elegans</i> , ohne Feinstruktur.
19.	4.4.2.	Schliffansicht der letzten Kammer von <i>H. elegans</i> nach Beschreibungen von MCGOWRAN (1966)
20.	4.4.2.	Verlauf der mineralischen und nicht-mineralischen Lagen der Wand im Bereich der letzten Kammer von <i>H. elegans</i>
Karte 1	2.1.	Probenstationen des FS Viktor Hensen im westl. Mittelmeer 1977

7.3. Verzeichnis der Tabellen im Text

Tab.	Kapitel	Titel
1.	1.1.	System von CARPENTER, PARKER & JONES (1862)
2.	1.1.	Zweiter Systemvorschlag von REUSS (1862)
3.	1.1.	Ausgewählte Gattungen mit sog. Zahnplatte im System nach LOEBLICH & TAPPAN (1988)
4.	1.1.	Übersicht der Geschichte der Foraminiferensystematik
5.	1.2.	Autorenliste der Publikationen grundlegender Erkenntnisse der Gehäuse- und Wandgenese
6.	1.3.	Foraminiferenauswahl
7.	1.4.	Nomenklatur und Definition von Strukturen die den Gehäusebau und die Wand speziell betreffen
8.	2.1.	Datensätze der bearbeiteten Foraminiferen aus dem westl. Mittelmeer
9.	2.2.1.	Ätzzeiten und -medien bei der Lamellenpräparation
10.	2.2.1.	Lage und Verlauf der Schliffebene und welche Strukturen man bevorzugt erkennt.
11.	2.2.2.	Probleme im Zusammenhang mit der Lamellenpräparation
12.	5.1.	Ergebnistabelle

7.4. Verzeichnis der Abkürzungen im Text- und Tafelteil

Abk.	Bedeutung
A	Apertur, Mündung
A₁, ImA	Latero-marginale Apertur bei <i>Höglundina elegans</i>
A₁'	verschlossene, ehem. A ₁
A₂, ...imA	Interio-marginale Apertur bei <i>Höglundina elegans</i>
AK (Nr.)	Abk. für Akemi -Präp. (mit laufender Numerierung)
Ba (Nr.)	Abk. für Habitus-Präparat von <i>Bolivina alata</i>
Bac (Nr.)	Abk. für Habitus-Präparat von <i>Bulimina aculeata</i>
Bd (Nr.)	Abk. für Habitus-Präparat von <i>Bolivina dilatata</i>
Bu (Nr.)	Abk. für Habitus-Präparat von <i>Bulimina marginata</i>
C	Costae (Rippen) z. B. auf Gehäuse von <i>Uvigerina mediterranea</i>
F	Foramen
H	Abk. für Habitus-Präparat von <i>Höglundina elegans</i>
IAL	„Inner aragonitic lamella“, innere aragonitische Wandschicht
ICL	„Inner calcitic lamella“, innere kalzitische Wand
IOL	„Inner organic lining“, innere organische Schicht
K	Kiel
L	Lippe
OAL	„Outer aragonitic lamella“, äußere aragonitische Wandschicht
OCL	„Outer calcitic lamella“, äußere kalzitische Wand
OOL	„Outer organic lining“, äußere organische Schicht
P	Pore (Poren)
PI	Prolokulus
POM; POM_p	„primary organic membrane“, bzw. POM mit angelagerten Biomineralisationsmatrices (Index P)
S	(Septum) Sutur
Sp	Spiralseite
Tpl	Zahnplatte (toothplate)
U, u auf Tafel	Umbilikus (Nabel), Umbilikalseite
U (Nr.) im Text	Abk. für Habitus-Präp. von <i>Uvigerina mediterranea</i>
VH 77-(Nr.)	Abk. für Probenstation (FFS VIKTOR HENSEN 1977 -Nr.)
W	Abkürzung für den wulstigen Bereich (Wulst) der Apertur bei <i>Bolivina dilatata</i> .

7.5. Lebenslauf

Ute Schmidt

Waldstr. 7

85617 Assling

Tel.: 08092-84197

Persönliche Angaben

Geburtsdatum: 14.11.1965

Geburtsort: Nürnberg

Staatsangehörigkeit: deutsch

Familienstand: verheiratet, geb. Smock. 1 Tochter (Anna, geb. am 19.11.1993)

Schulbildung

1976 - 1985 **Engelbert-von-Berg Gymnasium**, 51688 Wipperfürth/NRW
Abschluß mit dem Abitur (Allgemeine Hochschulreife)

Studium

WS 1985 **Universität zu Köln**

bis **Studium der Diplombiologie an der Math.- Nat.- Fakultät.**

SoS 1991 Diplomarbeit im Hauptfach Zoologie mit der Note „gut“ (Thema: Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Lagotia spec.*

Ciliophora: Heterotrichida). Mündliche Diplomprüfungen im Hauptfach Zoologie („sehr gut“) und den Nebenfächern Botanik („sehr gut“) und Biochemie („sehr gut“).

SoS 1992 **Ludwig-Maximilians Universität, München**

Aufnahme des Promotionsstudiums in der Fachrichtung Paläontologie an der Fakultät für Geowissenschaften.

Berufliche Tätigkeiten

März 1992 **Universitätsinstitut und Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München**

Mai 1994 Wissenschaftliche Angestellte in der Arbeitsgruppe von Herrn Prof. Dr. K. F. WEIDICH im Rahmen eines von der DFG geförderten Forschungsprojektes (We 1096/10-1)

Veröffentlichungen

MULISCH, M., SMOCK, U. & UHLIG, G. (1993): Life cycle and Ultrastructure of *Lagotia minor* DONS, 1948 (Ciliophora, Heterotrichia) Revealing new Characters for Folliculinid Classification. - Europ. J. Protistol., **29**: 144-154, 26 Fig., Stuttgart.

Schmidt, U. & R. Jäger (1993): Bestimmungstabelle für einige inkrustierende Foraminiferen aus den Unterordnungen Textulariina und Rotaliina. - Zitteliana, **20**: 171-178, 10 Abb. 5 Tab., München.

München, den 14.5.1997

8. Tafeln

Tafel	Titel	Abgebildete Foraminifere
(1)	Habitus	<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850 <i>Bolivina alata</i> (SEGUENZA, 1862)
(2)	Habitus	<i>Bulimina marginata</i> D'ORBIGNY, 1826 <i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932
(3)	Habitus	<i>Höglundina elegans</i> (D'ORBIGNY, 1826)
(4)	Innere Gehäuseansichten und Primärwand	<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850
(5)	Lamellarer Gehäusebau	<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850
(6)	Verlauf der Zahnplatte	<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850
(7)	Bau der Zahnplatte	<i>Bolivina dilatata</i> REUSS, 1850
(8)	Bau der Gehäusewand	<i>Bolivina alata</i> (SEGUENZA, 1862)
(9)	Gehäusewand mit organischen Netzstrukturen	<i>Bolivina alata</i> (SEGUENZA, 1862)
(10)	Details von Apertur und Primärwand	<i>Bolivina alata</i> (SEGUENZA, 1862)
(11)	Bau der Gehäusewand	<i>Bulimina marginata</i> D'ORBIGNY, 1826
(12)	Bau und Verlauf der Zahnplatte	<i>Bulimina marginata</i> D'ORBIGNY, 1826
(13)	Bau der Gehäusewand	<i>Bulimina aculeata</i> D'ORBIGNY, 1826
(14)	Primärwand und Gehäusebau	<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932
(15)	Räumlicher Verlauf der Zahnplatte	<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932
(16)	Bau und Verlauf der Zahnplatte I	<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932
(17)	Bau und Verlauf der Zahnplatte II	<i>Uvigerina mediterranea</i> HOFKER, 1932
(18)	Primärwand und lamellarer Bau	<i>Höglundina elegans</i> (D'ORBIGNY, 1826)
(19)	Lamellarer Gehäusebau, Orientierung der Zahnplatte	<i>Höglundina elegans</i> (D'ORBIGNY, 1826)
(20)	Bau und Verlauf der Zahnplatte	<i>Höglundina elegans</i> (D'ORBIGNY, 1826)

Tafel 1 Habitus von *Bolivina dilatata* und *B. alata***Fig. 1: *Bolivina dilatata* REUSS, 1850 Habitus-Übersicht** Bd 5

Das Gehäuse ist biserial und ungekielt. Von den Suturen her können leicht erhabene Leisten ausgebildet sein, die von apikal nach basal über die Kammer laufen (**Pfeil**). Die Porenverteilung ist auf jungen Kammern gleichmäßig, ältere Kammern sind bisweilen nur in bestimmten Bereichen, meist parallel zur Suture verlaufend, perforiert. Die Porengröße erscheint auf jungen und älteren Kammern unterschiedlich. Der Prolokulus (**PI**) ist nicht perforiert. **A**: Apertur.

Maßstab: 100µm.

Fig. 2: *Bolivina dilatata* REUSS, 1850 Habitus-Übersicht Bd 27

Verhältnisse wie in Fig. 1, aber hier sind die Suturen und Kammern ohne Leisten.

Maßstab: 100µ.

Fig. 3: *Bolivina dilatata* REUSS, 1850 Detail der Apertur von lateral aus Fig. 2

Die Poren in der letzten (jüngsten) Kammer sind kleiner als diejenigen der älteren Kammern. Die Suture (**S** und **Pfeil**) zur vorletzten Kammer ist durch die Unterbrechung der ansonsten gleichmäßig verlaufenden Perforation auszumachen. **L**: Lippe der Apertur.

Fig. 4: *Bolivina dilatata* REUSS, 1850. Aufsicht auf die Apertur Bd 28

Die Perforation erstreckt sich über die gesamte Kammer, mit Ausnahme einer Zone um die Mündung herum (apertural face). Ein Kiel ist nicht ausgebildet. Die Mündung liegt interiomarginal und ist einseitig von einer erhabenen Lippe begleitet, die sich in die Mündung als Zahn fortsetzt. **L**: Lippe, **T**: Zahn.

Maßstab: 10µ.

Fig. 5: *Bolivina alata* (SEGUENZA, 1862) Habitus Übersicht Ba 19

Das Gehäuse ist biserial und deutlich gekielt. Die Kammeraußenseiten sind basal zugespitzt, so daß man von einem „gesägten“ Gehäuserand sprechen kann. Der Verlauf der Suturen ist markanter als bei *B. dilatata* und erscheint gezackt (**Pfeil**).

Maßstab: 1mm.

Fig. 6: *Bolivina alata* (SEGUENZA, 1862) Detail der Apertur von apikal Ba 16

Die Kammern sind im Vergleich zu *B. dilatata* weniger stark gebläht, so daß das Gehäuse sehr flach ist. Bei *B. alata* ist der Gehäuserand gekielt. Der Kiel (**K**) spaltete sich an der Apertur auf, umschließt diese beiderseits und bildet so die Lippen (**L**). Der äußerlich erkennbare Zahn (**T**) setzt sich intern als Zahnplatte durch das ganze Gehäuse hin fort. Die Perforation dehnt sich auch auf das Kammerdach und die apertural face aus. Der Kiel ist nicht perforiert.

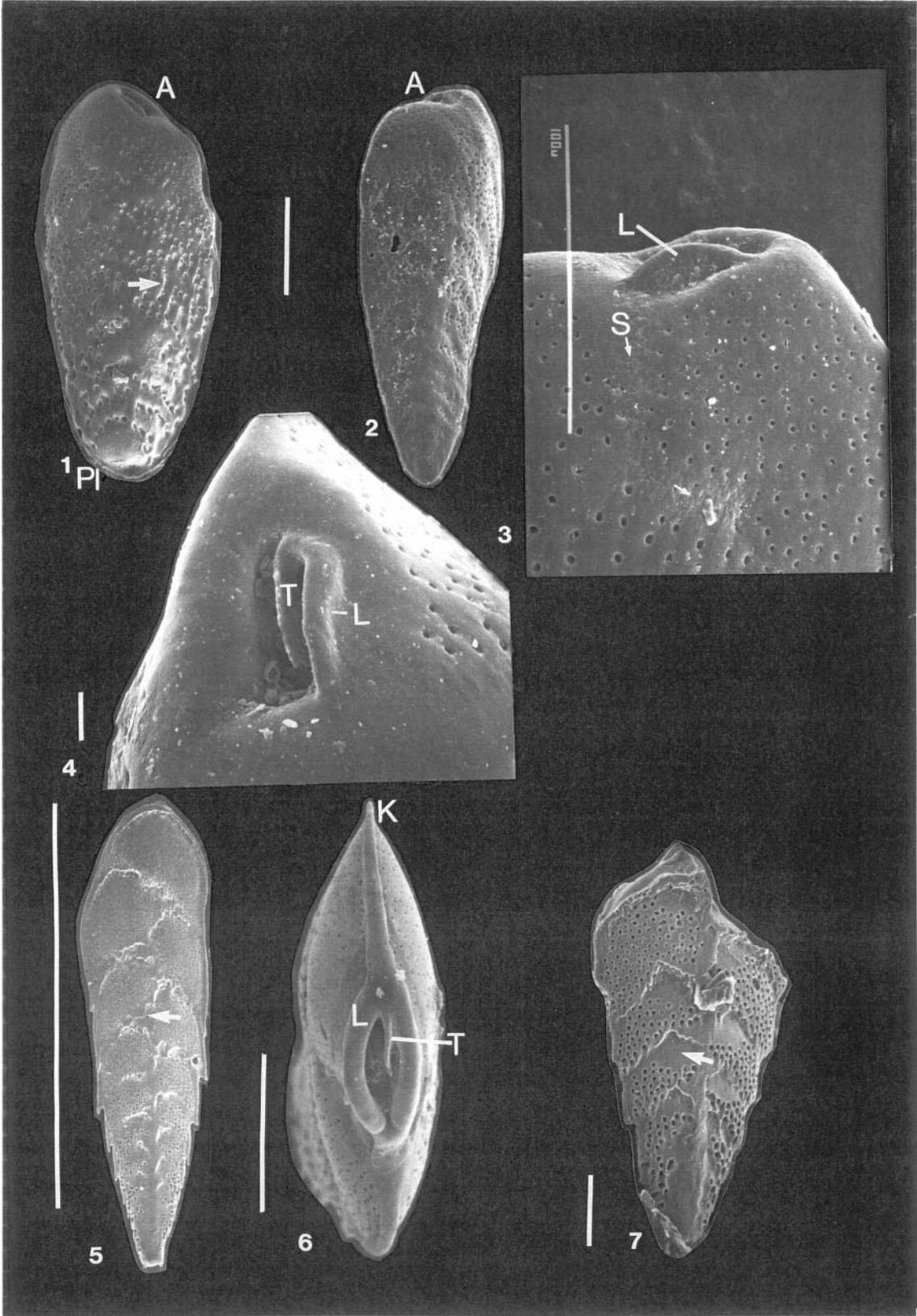
Maßstab: 100µ.

Fig. 7: *Bolivina alata* (SEGUENZA, 1862) Habitus Detail, apikal abgebrochen Ba 6

Fingerförmigen Ausläufer der Wand im Bereich der Suturen prägen deren zackenförmiges und unregelmäßiges Erscheinungsbild. Der Umriss und die Verteilung der Poren ändert sich mit zunehmendem Alter der Kammern (vgl. *B. dilatata*). Die Bereiche unmittelbar an der Suture bleibt von der Perforation ausgespart (**Pfeil**).

Maßstab: 100µm.

Tafel 1



Tafel 2 Habitus von *Bulimina marginata*, *B. aculeata* und
Uvigerina mediterranea

Fig. 1: *Bulimina marginata* D'ORBIGNY, 1826 Gehäuse von lateral Bu 8

Die Suturen (**S**) sind deutlich eingesenkt. Die Kammern sind gebläht und am basalen Rand abgestutzt. Die Kammerränder haben Stacheln (**Pfeil**), die bei älteren Kammern länger sind als bei jüngeren.

Maßstab: 100µ.

Fig. 2: *Bulimina marginata* D'ORBIGNY, 1826 Gehäuse von lateral Bu 7

Kammerfolge im UZS (rechtsgewunden). Das Gehäuse ist triserial, die Kammern sind gebläht. Die Apertur ist einseitig von einer erhabenen Lippe (**L**) begleitet. Der in der Apertur erkennbare Zahn (**Pfeil**) setzt sich ins Lumen hinein als sog. Zahnplatte von Kammer zu Kammer fort.

Maßstab: 100µ.

Fig. 3: *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY, 1826 Gehäuse von lateral Bac 2

Kammerfolge gegen UZS (linksgewunden). Das Gehäuse ist triserial. Die Kammern sind im vgl. zu *B. marginata* weniger stark gebläht und dafür höher gestreckt. Der Kammerrand ist abgerundet und nicht abgestutzt. Die basalen Kammerränder weisen ebenfalls Stacheln auf, die bei älteren Kammern recht lang sein können.

Maßstab: 100µ.

Fig. 4: *Bulimina aculeata* D'ORBIGNY, 1826 Aufsicht auf die Apertur Bac 2

Die Mündung weist die gleichen morphologischen Kennzeichen auf wie bei *B. marginata*. Der Mündungsrand ist einseitig von einer Lippe (**L**) begleitet, die als Zahn ins Lumen einbiegt und sich innen als sog. Zahnplatte fortsetzt.

Fig. 5: *Uvigerina mediterranea* HOFKER, 1932 Habitus U 19

Die Kammern sind gebläht und haben Rippen (**C**), die Suturen sind tief eingesenkt. Die Rippen verlaufen in apikal-basal Richtung über die Kammern und enden jeweils an den Suturen. Über die basal gelegene ältere Kammer verlaufen sie mehr oder weniger stark versetzt weiter. Die Kammer läuft apikal unter Ausbildung einer halsartig erhabenen Mündung aus. Der Hals (**Pfeil**) kann ebenfalls Rippen haben (s. Fig. 6) und schließt stets mit einem verdickten Kragen (bzw. Lippe) ab.

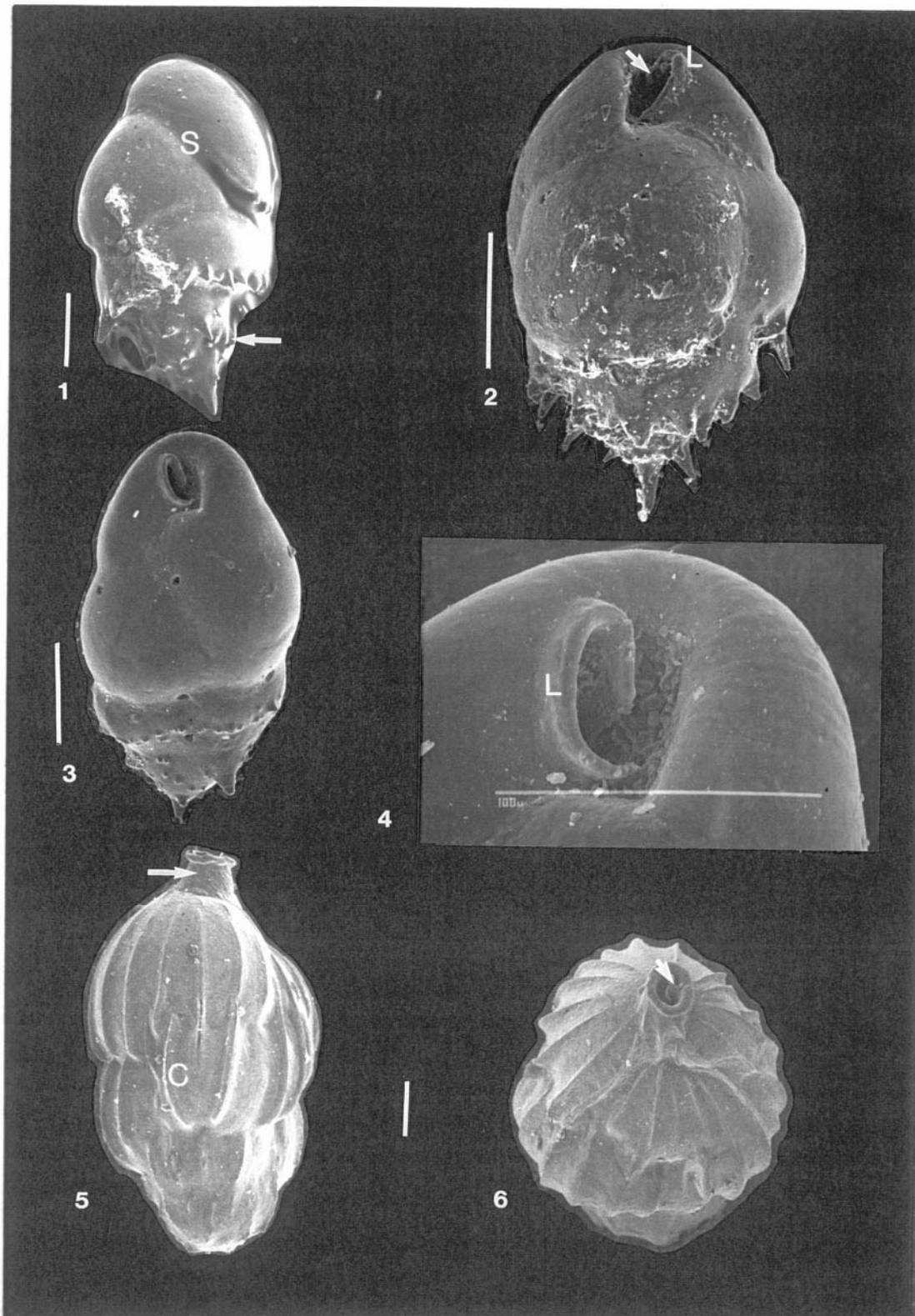
Maßstab: 100µ.

Fig. 6: *Uvigerina mediterranea* Aufsicht auf die Apertur U 18

Das Gehäuse ist triserial. Der Hals kann mit spiralförmig verlaufende Rippen ornamentiert sein. In der Mündung, die von einer dicken Lippe umrandet wird, erkennt man die halbkreisförmig gebogenen Zahn (bzw. die Zahnplatte) (**Pfeil**).

Maßstab: 100µ.

Tafel 2



Tafel 3 Habitus von *Höglundina elegans*

Fig. 1: Habitus von umbilikal H 10

Das Gehäuse ist niedrig-trochospiral. Die Suturen sind weder deutlich erhaben, noch eingesenkt weshalb sich ihr Verlauf im REM nur unzureichend darstellen läßt. **A₁**: Latero-marginale Apertur (**ImA**); **A₂**: interiomarginal-extraumbilikale Apertur (**imA**); **af**: apertural face (Mündungsfläche); **K**: Kiel, **U**: Umbilikus (Nabel), **Pfeile**: verschlossene, ehem. ImA. **Maßstab**: 100µ.

Fig. 2: Habitus, axial H 10

Umbilikalseite im Bild links, Spiralseite (**sp**) rechts. **A₁**: ImA. Diese Apertur ist nur bei der letzten Kammer offen, sie wird jeweils beim Neubau einer Kammer mit Wandmaterial verschlossen (**kurzer Pfeil**). In der ImA ist die Zahnplatte (**langer Pfeil**) zu erkennen. **K**: Kiel, **U**: Umbilikus. **Maßstab**: 100µ.

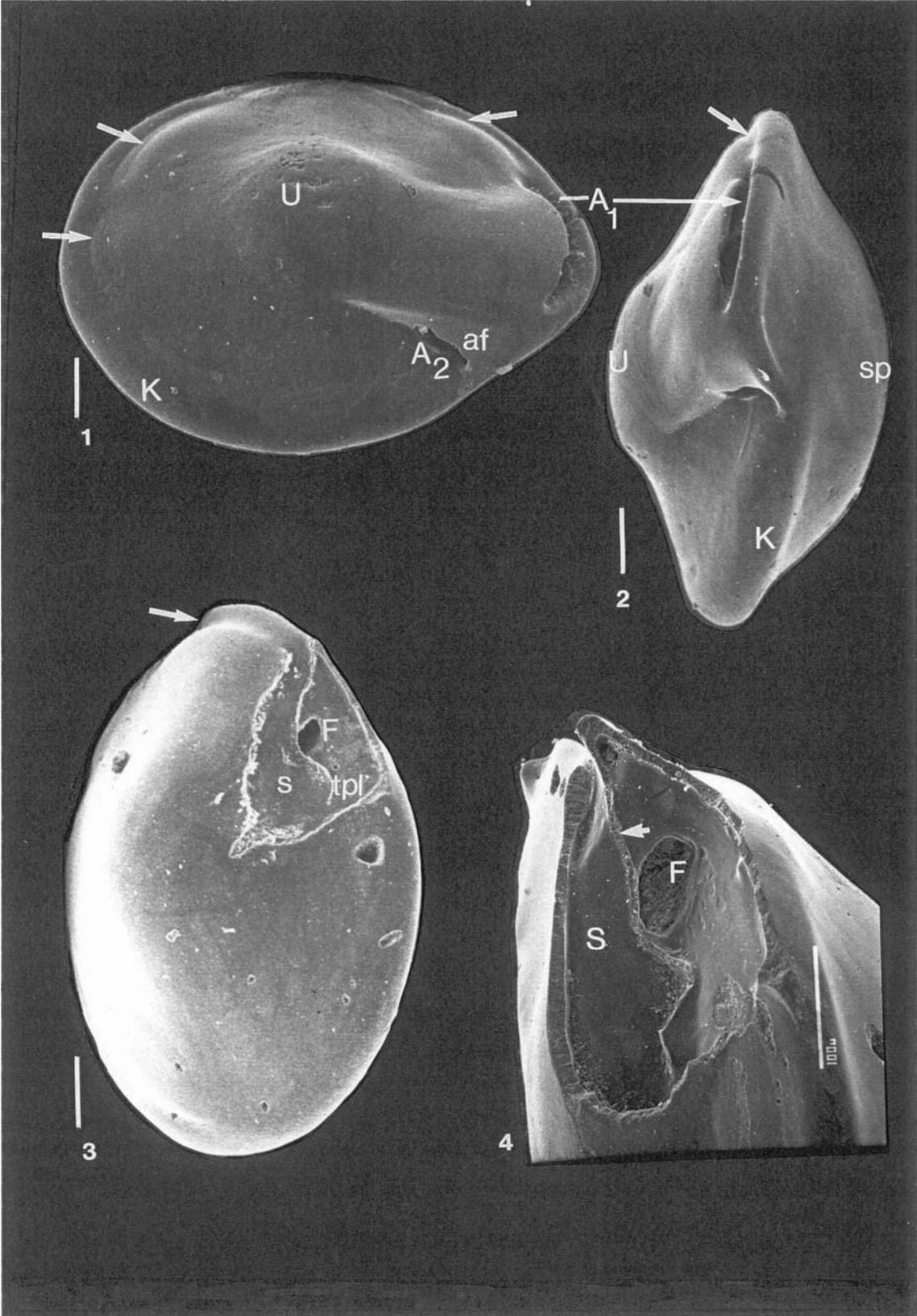
Fig. 3: Gehäuse, letzte Kammer abgebrochen Schrägsicht, von umbilikal H 13

Die letzte Kammer ist abgebrochen und ermöglicht so einen Blick auf die Zahnplatte (**tpl**), das Foramen (**F**) und das Septum (**S**). Die Zahnplatte leitet sich von der Wand der Spiralseite ab. **Pfeil**: Verschlossene ImA der vorletzten Kammer. **Maßstab**: 100µ.

Fig. 4: Aufgebrochenes Gehäuse, Detail H 3

Umbilikalseite im Bild links, Spiralseite rechts. Die letzte Kammer ist abgebrochen und gibt den Blick auf Septum (**S**), Foramen (**F**) und Zahnplatte (**Pfeil**) frei. Die Zahnplatte leitet sich von der Wand der Spiralseite ab und nimmt Kontakt zum Septum auf. Lage und Form des Foramens Kammer entsprechen den Verhältnissen der imA der folgenden Kammer.

Tafel 3



Tafel 4

Bolivina dilatata REUSS, 1850

Innere Gehäuseansichten und Primärwand

Fig. 1: Schliffpräparat: Übersicht Schrägschliff AK 200

Die Größe dieses Prolokulus (**PL**) kennzeichnet eine Makroform. Die Poren verlaufen im basalen Kammerbereich jeweils auffällig parallel zur Suture (**S**) und erscheinen größer als diejenigen im Kammerdach (**Pfeile**). Der Prolokulus ist nicht perforiert. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 2: Ausschnitt aus dem mittleren Gehäusebereich aus Fig. 1

Eine IOL (innere organ. Lage) kleidet das Kammerlumen vollständig aus. Die IOL umrahmt die Poren konzentrisch und bildet einen etwas erhabenen „Hof“ (**gr. Pfeil**). Die Poren im Kammerdach erscheinen im Durchmesser oft kleiner als diejenigen im basalen Kammerteil (**Pfeile**).

Fig. 3: Detailübersicht von Prolokulus und ersten Kammern aus Fig. 1

Im Prolokulus ist nicht perforiert. Die erste Kammer (**1**) ist basal angeschliffen und etwas eröffnet. Sie liegt im Bild links seitlich über dem Prolokulus, die Kammern **2, 4, 6**, sind im Bild rechts angeordnet. Die erste Kammer (**1**) hat Poren (**Pfeil**) und zwar wieder auffällig entlang der Kammergrenze zum PL hin angeordnet. Die schräg angeschliffene Wand zeigt in mehreren Lamellen die das Gehäuse umfassenden Wände der apikal gelegenen Kammern (**dünne Pfeile**).

Fig. 4: Apikalen Gehäuseteil: Übersicht Schliffpräparat AK 444

Übersicht zu Fig. 5. Die Wand der letzten Kammer ist vergleichsweise dünn. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 5: Die Wand der letzten Kammer und Reste der Zahnplatte aus Fig. 4

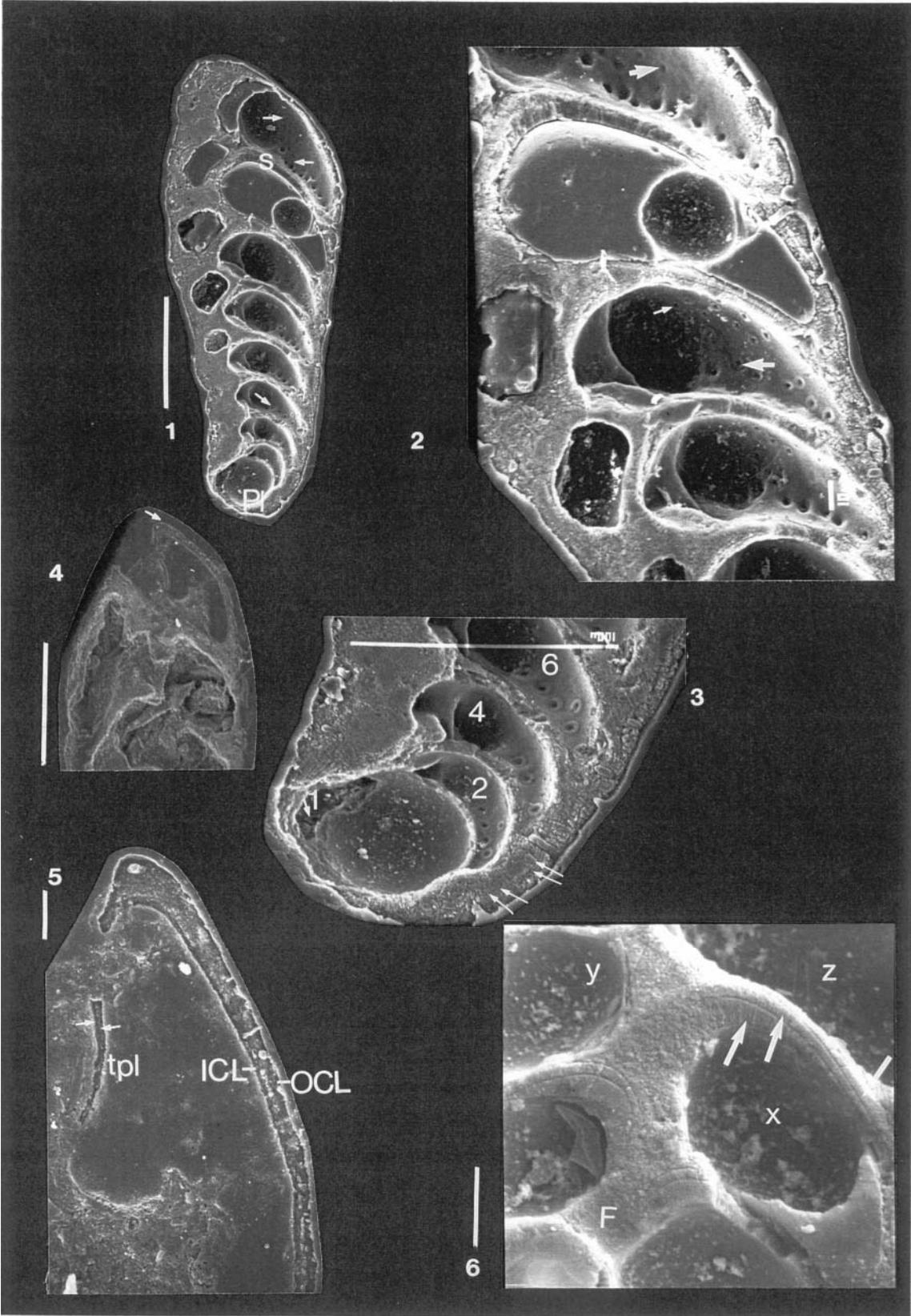
Die Wand der letzten Kammer eines lamellar gebauten Gehäuses ist eine sogenannte Primärwand. Sie besteht bei *B. dilatata* aus zwei karbonatischen Schichten (**ICL, OCL**), die durch eine organ. Schicht (POM) getrennt werden. Im Kammerlumen verläuft die Zahnplatte (**tp**), die ebenfalls zwei feine karbonatische Schichten aufweist (**Pfeile**). (s. auch Tafel 6 u. 7).

Maßstab: 10µ.

Fig. 6: Suturen AK 203-2

Dieser Gehäuseausschnitt gibt den Verlauf der Mittelsuture wieder. In diesem Bereich grenzen beim biserialen Gehäuse die direkt aufeinanderfolgenden Kammern aneinander. Im unteren Bildteil ist ein Foramen (**F**) angeschliffen. Jede Kammer zeigt zwei deutlich zu unterscheidende karbonatische Schichten: ICL_x und OCL_x (**Pfeile in Kammer x**). Der lamellare Gehäusebau führt dazu, daß die OCL_y (**Pfeil in Kammer z**) der neu sezernierten Kammer (**y**) ältere Gehäuseteile überlappt. **Maßstab:** 10 µm.

Tafel 4



Tafel 5

Bolivina dilatata

Lamellarer Gehäusebau

Fig. 1: Schliffpräparat: Übersicht Axialschliff AK 369

Adultes Gehäuse mit ursprünglich 21 Kammern. Die biserialer Kammeranordnung mit der seitlichen Überlappung der Kammern wird deutlich. Die Kammern werden alternierend nach lateral angebaut. Kammern, die im Schliffbild direkt übereinander angeordnet erscheinen, folgen also nicht unmittelbar aufeinander sondern es handelt sich um die Kammern 1, 3, 5, etc. bzw. 2, 4, 6, usw. Die Kammern sind teilweise mit Einbettungsmedium verfüllt. **7, 14, 16**: Kammernummern zur Orientierung in Fig. 2., **A**: Apertur, **PI**: Prolokulus.
Maßstab 100µm.

Fig. 2: Mittlerer Gehäusebereich: Lamellarer Bau Ausschnitt aus Fig. 1

Pfeile: Wandschichten (Lamellen) in der Suture zweier übereinander liegender Kammern (K_N und K_{N+2}) Die Wandschichten gehören in diesem Grenzbereich zu den Kammern K_N (ICL, OCL) und K_{N+1} (OCL).
F: Foramen, **kurzer Pfeil**: ICL von K_N , **längerer Pfeil**: OCL von K_N , **längster Pfeil**: OCL von K_{N+1} . (N= Kammer 10)

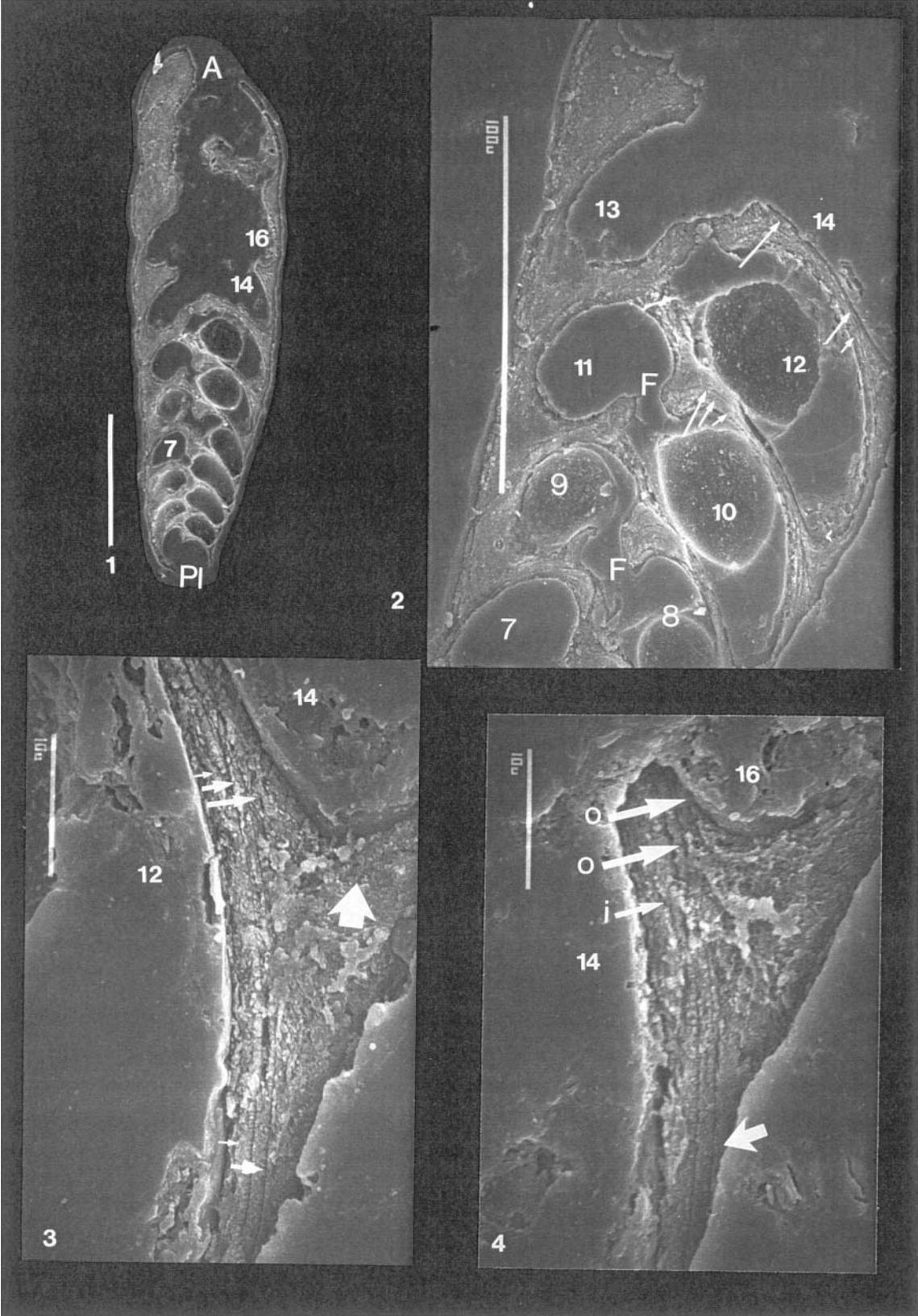
Fig. 3: Detail von Wand und Suture Ausschnitt aus Fig. 2

Die Grenzen der Wandschichten sind deutlich. In der Suture apikal übereinander liegender Kammern (**12, 14**), verlaufen drei differenzierte karbonatische Schichten (**Pfeile**): ICL₁₂, OCL₁₂, OCL₁₃.
Bedingt durch den gewölbten Kammerbau ist der Gehäuserand sehr flach angeschnitten, so daß in der apikalen Außenwand keine klare Lamellation zu erkennen ist (Pfeilkopf) (vgl. den Bereich Grenze 10/12) in Übersicht Fig. 2).

Fig. 4: Detail von Wand und Suture Ausschnitt aus Fig. 1

Ähnliche Verhältnisse wie in Fig. 3 beschrieben: Die Grenzen zwischen den Wandschichten der neuen Kammer (apikal gelegen) und dem älteren Gehäuseteil sind sehr deutlich auszumachen (**Pfeile**). Aus der Schlifflage in diesem Gehäuseteil erkennt man im Gegensatz zu den Verhältnissen in Fig. 3 deutlich, daß die Wand der apikalen Kammer den älteren Gehäuseteil sehr wohl überlappt (**Pfeilkopf**). Bei den karbonatischen Schichten im Bereich der Suture zwischen den Kammern K_{14} und K_{16} handelt es sich um die ICL und OCL (**i, o**) der Kammer K_{14} , und die OCL (**o**) der Kammer K_{15} . (siehe Abb. 5 im Text)

Tafel 5



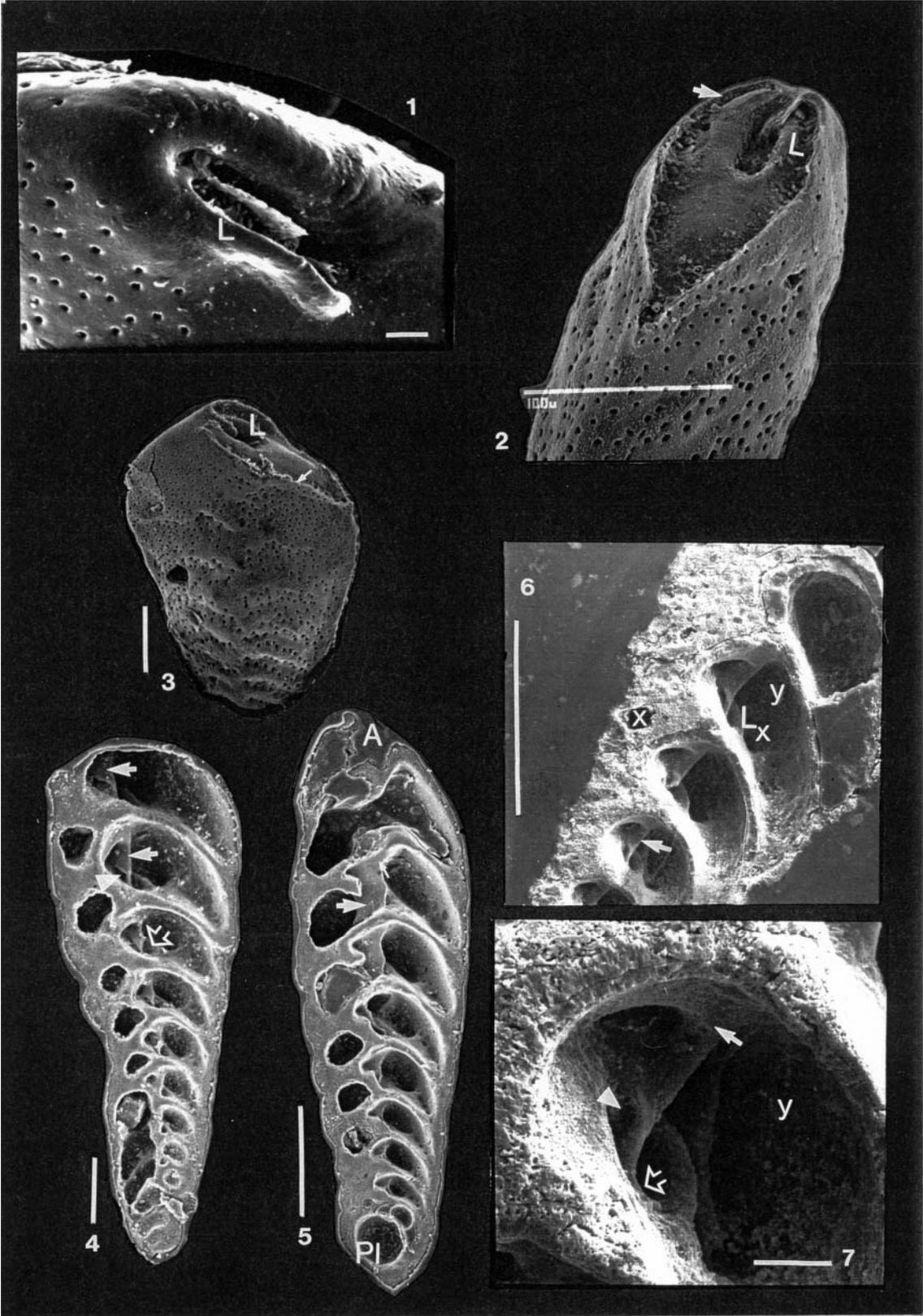
Tafel 6

Bolivina dilatata

Verlauf der Zahnplatte

- Fig. 1: Aufsicht auf die Apertur** Ungeätztes Präparat Bd 28
Die Mündung ist schmal-oval. Auf der einen Seite ist eine erhabene Lippe (L) ausgebildet, die andere Seite ist erscheint wulstig verdickt. Parallel zu den Mündungsrändern verläuft durch die Mitte der Apertur, von marginal nach median, der sog. Zahn. **Maßstab:** 10µ
- Fig. 2: Detail eines Foramens** geätztes Präparat, letzte Kammer abgebrochen Bd 25
Durch den Abbruch der letzten Kammer ist der Blick auf das Foramen, die ehemalige Mündung eröffnet. Der Bau des Foramens entspricht demjenigen einer Apertur, ohne daß Strukturen verändert oder resorbiert wurden. Medianer Rand der Apertur und marginaler Rand des Foramens liegen dicht übereinander.
L: Lippe, **Pfeil:** Wand der abgebrochenen, letzten Kammer.
- Fig. 3: Habitus: Übersicht** von lateral Bd 22
Die letzte Kammer (**Pfeil**) ist abgebrochen und gibt den Blick auf das Foramen frei. Die Lippe der vorletzten Kammer liegt in der Bildebene der Wulst ragt dem Betrachter entgegen. Bei der Apertur der letzten Kammer (abgebrochen) sind die Verhältnisse um 180° gedreht (biserialer Gehäusebau): Die Lippe der Apertur würde also dem Betrachter entgegen aus der Ebene herausragen, der Wulst der Apertur läge in der Ebene. **Maßstab:** 100µ.
- Fig. 4: Übersicht Zahnplattenverlauf** Schrägschliff („Vorderansicht“) AK 201-2
Diese Abbildung ist mit Fig. 3 zu korrelieren: Die Kammern sind durch den Schliff eröffnet und geben den Blick auf die Foramina frei. Die **Pfeile** deuten auf die Zahnplatte in den Lumina der letzten und drittletzten Kammer. Die letzte Kammer auf der rechten Gehäuseseite ist eröffnet, von der vorletzten Kammer auf der linken Gehäuseseite ist die Lippe der Apertur (vgl. Fig. 3) zu erkennen, die in der Bildebene liegt und der basale, marginale Bereich des Kammerlumens ist angeschnitten (Vorderansicht). **Pfeilkopf:** Rinnensystem, **offener Pfeil:** Luminasystem. **Maßstab:** 100µ.
- Fig. 5: Übersicht Zahnplattenverlauf** Schrägschliff (Rückenansicht“) AK 204-3
Verhältnisse ähnlich wie in Fig. 4, die Schliiflage ist wieder schräg, aber das Gehäuse ist im Gegensatz zu Fig 4 so orientiert, daß bei den Kammern auf der linken Gehäuseseite die Lippe aus der Bildebene herausragt. So erhält man im Vergleich zu Fig. 4 sozusagen die „Rückenansicht der Zahnplattenstruktur (**Pfeil**). Man erkennt wieder deutlich, daß Kammerdach (der wulstige Bereich der Apertur) und Zahnplatte eine Einheit bilden (**dünner Pfeil**). **PI:** Prolokulus. **Maßstab:** 100µ.
- Fig. 6: Zahnplattenverlauf** Orientierung wie in Fig. 4 (Vorderansicht) AK 238
Übersicht zu Detail in Fig. 7. **L_x:** Lippe der Apertur von Kammer x;
x, y: Aufeinander folgende Kammern, **Pfeil:** Zahnplatte. **Maßstab:** 100µ.
- Fig. 7: Foramen mit Zahnplatte** Detail aus Fig. 6 AK 238
Der offenen Pfeil markiert den offenen Verbindungsweg von Kammer y (jünger) zur Kammer x (älter), der zwischen Lippe und Zahn der Apertur_x verläuft (Luminasystem). Zahnplatte und Kammerdach von y bilden eine Einheit (**Pfeil**). Der **Pfeilkopf** kennzeichnet das Rinnensystem. (Vergleiche auch mit Fig. 4 und Taf. 7 Fig. 2-4). **Maßstab:** 10µ.

Tafel 6



Tafel 7

Bolivina dilatata

Bau der Zahnplatte

Übersicht: Schliffpräparat Axialschliff

AK 204

Im apikalen Teil ist das Gehäuse in der Medianen angeschliffen. Die Zahnplatte (**Pfeile**) ist in zwei direkt aufeinander folgenden Kammern getroffen, also in ihrer Lage und ihrem Verlauf von beiden Seiten zu erkennen. **1,2,3..**: Kammerfolge wie auch in Fig. 2-5. **Maßstab**: 100µ.

Fig. 1: Verlauf der Zahnplatte (Rinnensystem)

Detail aus Fig. 1

Die Pfeile markieren wieder die Zahnplatte: Der **lange Pfeil** markiert den Bereich, der zur Kammer (**3**) links oben im Bild gehört und den Boden der Rinne bildet, der **kurze Pfeil** markiert die gleiche Struktur innerhalb der Kammer **2**.

Blick in Kammer 3 („Vorderansicht“): Die Lippe des Foramens liegt in der Bildebene, der wulstige Rand ragt dem Betrachter entgegen aus der Ebene heraus. Die wulstige Seite der Apertur (des Foramens) wird gebildet, indem Wandmaterial nach innen, ins Kammerlumen absteigt. Der **offene Pfeil** markiert dessen Ansatz auf der analogen Struktur in der älteren Kammer **2**.

Blick in Kammer 2 („Rückenansicht“): Der wulstige Rand (**W**) des Foramens liegt in der Bildebene, die Lippe ragt dem Betrachter aus der Bildebene entgegen und ist durch den Schliff entfernt. Die Kammerwand steigt am Wulst ins Lumen hinab und bildet eine von marginale nach median absteigenden Rinne aus (**kurzer Pfeil**), die in die analoge Struktur von der älteren Kammer **1** mündet (vgl. „Vorderansicht“).

Fig. 2: Übersicht: Apikaler Gehäuseteil Schrägschliff

AK 297

Apikaler Gehäuseteil mit Zahnplatte. Übersichtsabbildung zum besseren Verständnis von Fig. 4. Die Schliffelage ist vergleichbar mit derjenigen in Fig. 1, aber die Schlickebene liegt in Fig. 3 tiefer und verläuft schräger. **Maßstab**: 100µ.

Fig. 3: Zahnplatte Rinnen- und Luminasystem

Detail aus Fig. 3

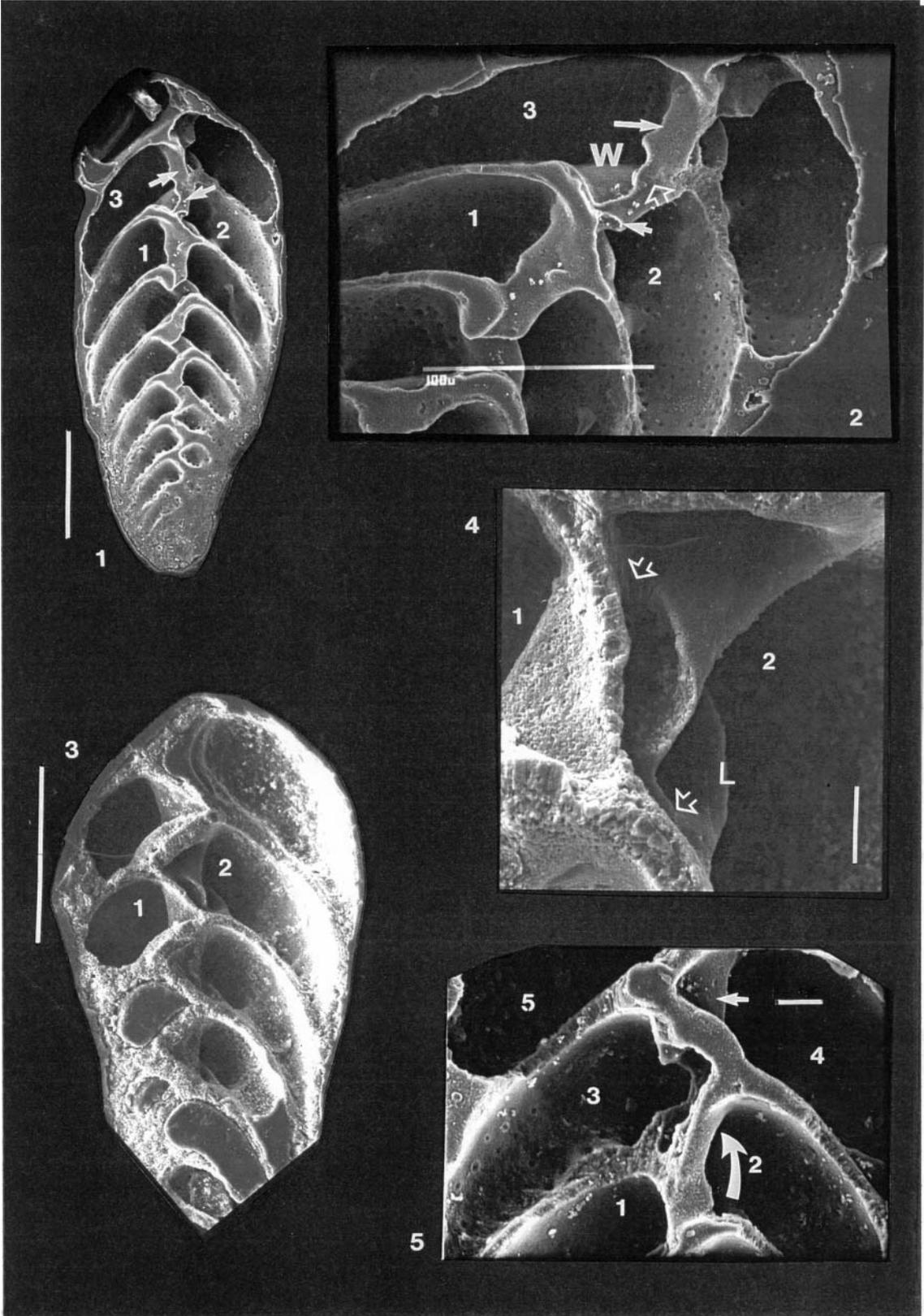
Das Gehäuse und damit die Zahnplatte sind hier in anderem Winkel angeschliffen als in Fig. 2 und ermöglichen es, den Ansatzpunkt (**offene Pfeile**) zwischen Zahnplatte (von 2) und Foramen der vorangehenden Kammer (1) zu lokalisieren. Zwischen Lippe und Zahn des Foramens der Kammer 1 ist die Passage von Kammerlumen 1 zu Kammerlumen 2 gegeben (Luminasystem). Zahn und Wulst bilden ein Rinnensystem. **L**: Lippe des Foramens von Kammer 1. **Maßstab**: 10µ.

Fig. 4: Verlauf der Zahnplatte Axialschliff, mittlerer Gehäuseteil

AK 203

Die Wand und Foramina sind angeschliffen. In der Bildmitte ist die ehem. Apertur (jetzt Foramen) der Kammer 2, darüber die Apertur der Kammer 3 angeschliffen: Der **kurze Pfeil** kennzeichnen das Rinnensystem zwischen Wulst und Zahn jedes Foramens (hier zwischen 4 und 3). Die freie Passage durch das Lumen von Kammer zu Kammer ist jeweils zwischen Zahn und Lippe eines jeden Foramens möglich (**Gebogener Pfeil**, Passage hinter der Bildebene von 2 in 3). **Maßstab**: 10µ.

Tafel 7



Tafel 8

Bolivina alata (SEGUENZA, 1862)

Bau der Gehäusewand

Fig. 1: Schliffpräparat: Übersicht Schrägschliff AK 403

Die Wand von *B. alata* ist sehr viel dünner als bei *B. dilatata*. Ist die Schlifflage ungünstig, so ist die Wand nach dem Ätzworgang teilweise kaum noch zu erkennen (**Pfeil**). **A**: Apertur, **L**: Lippe, **1,2,3**: Ausgewählte Kammern für Fig. 2.

Maßstab: 100µ. (EDTA-Ätzung)

Fig. 2: Apikaler Gehäuseteil Detail aus Fig. 1

Die Lippe (**L**) ist prägnant ausgeprägt. Die Kammerwände sind sehr dünn, die Kammer 3 und 2 mit Einbettungsmedium gefüllt. In der drittletzten Kammer (**1**) ist das Lumen frei und man erkennt die konzentrisch von der IOL umgebenen Poren (**Pfeile**). **L, L'**: Lippe der Apertur (Kammer 3) bzw. des Foramens (Kammer 2).

Fig. 3: Apikaler Gehäuseteil Schliffpräparat AK 265

Im Bereich der Kammergrenzen (Suturen) ist die Wand massiver und liefert hier nach dem Ätzworgang ein Bild von dem lamellaren Gehäusebau. **A**: Apertur, **L**: Lippe, **5,6,7**, Kammerlumina in Folge (7 ist die letzte Kammer). **Pfeile**: Lamellar gelagerte Wandschichten, **gestrichelte Linie**: Fortsetzung der Kammerwand, die vor Einbettung des Objektes abgebrochen war (7). (Essigsäure-Ätzung)

Fig. 4: Übersicht zu Fig. 5 Ba 11

Das Gehäuse von Ba 11 wurde basal aufgebrochen, geätzt und auf der Apertur stehend auf dem REM-Träger befestigt. Blickrichtung deshalb von basal (alte Kammern) nach apikal (jüngere Kammern). **Offener Pfeil**: Wandbereich in Fig. 5. **Maßstab**: 100µ. (EDTA-Ätzung)

Fig. 5: Geätzte Wand einer alten Kammer Detail aus Fig. 4

Die karbonatische Wand läßt mehrere Schichten erkennen, die von der aufgebrochenen Kammer und von den jüngeren, folgenden Kammerwänden stammen. In den Poren sind keine Reste organischer Schichten (Porenmembran-komplexe) zu erkennen.

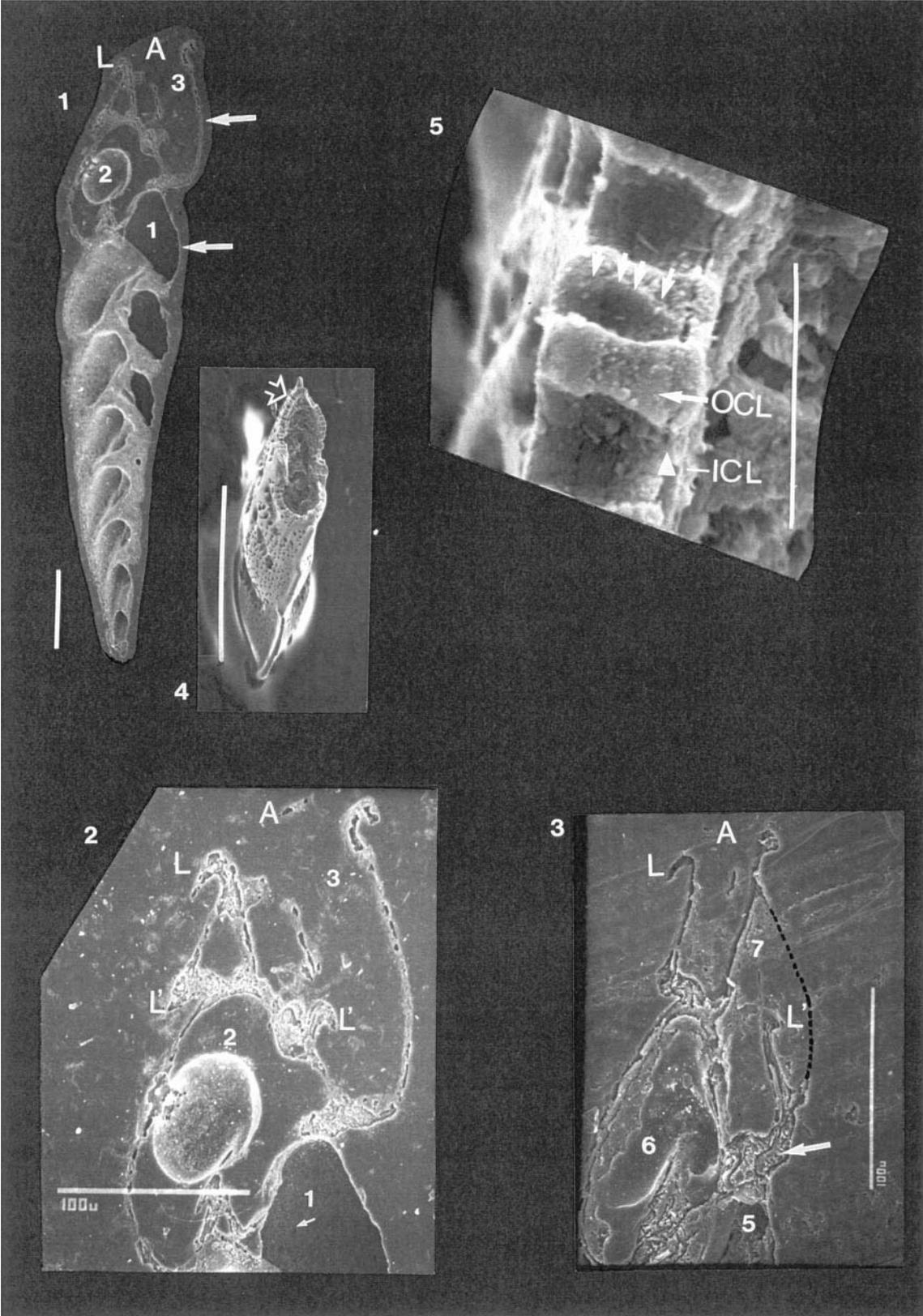
ICL, OCL: innere und äußere kalzitische Schichten der aufgebrochenen Kammer,

P: Pore, **Pfeile**: Äußere karbonatische Schichten der jüngeren Kammern,

Pfeilkopf: Markiert den Verlauf der POM_p.

Maßstab: 10µ.

Tafel 8



Tafel 9

Bolivina alata

Gehäusewand mit organischen Netzstrukturen

Fig. 1: Aufgebrochenes, geätztes Gehäuse Übersicht Ba 8

Letzte und vorletzte Kammer sind abgebrochen, das Kammerdach der drittletzten Kammer ist ebenfalls beschädigt und gibt den Blick ins Kammerlumen frei.

Maßstab: 100µ. (EDTA-Ätzung)

Fig. 2: Wand Detail aus Fig. 1

Wand der vorletzten Kammer, Sicht ins Lumen der drittletzten Kammer. Das angeätzte Gehäuse läßt den lamellaren Aufbau der Wand erkennen (**Pfeile**): Die Wand der vorletzten Kammer weist außer den eigenen inneren und äußeren karbonatischen Schichten (ICL, OCL, **kleiner** und **mittlerer Pfeil**) noch die äußere karbonatische Schicht der letzten Kammer auf (**langer Pfeil**). **P**: Pore.

Fig. 3: Schliffpräparat Schrägschliff AK 277

Übersicht über den apikalen Teil des Gehäuses. Auch hier wird wieder deutlich, daß die marginale Kammerwand bei *B. alata* sehr dünn ist und beim Ätzvorgang im Vergleich zu anderen Wandbereichen viel stärker angegriffen wird. Die medianen Wandbereiche sind massiver (Details in Fig. 4, 5). (Essigsäure-Ätzung)

Maßstab 100µ.

Fig. 4: Karbonatische Wand mit organischer Netzstruktur Detail aus Fig. 3

Bereich der Mittelsutur. In der Abbildung stellt sich die Grenze zweier aufeinander folgender Kammern zunächst als tiefe Einsenkung zwischen zwei massiv ausgeprägten karbonatischen Schichten dar (**Pfeile**).

Fig. 5: Karbonatische Wand mit organischer Netzstruktur Detail aus Fig. 3

Wie diese Detailaufnahme zeigt, klafft zwischen den karbonatischen Schichten der Kammerwände ein tiefer Spalt, der mit organischen Strängen wie mit einem Netzwerk überspannt ist. Dieses Netzwerk scheint die karbonatischen Schichten zweier verschiedener Kammern zu verbinden (**Pfeile**).

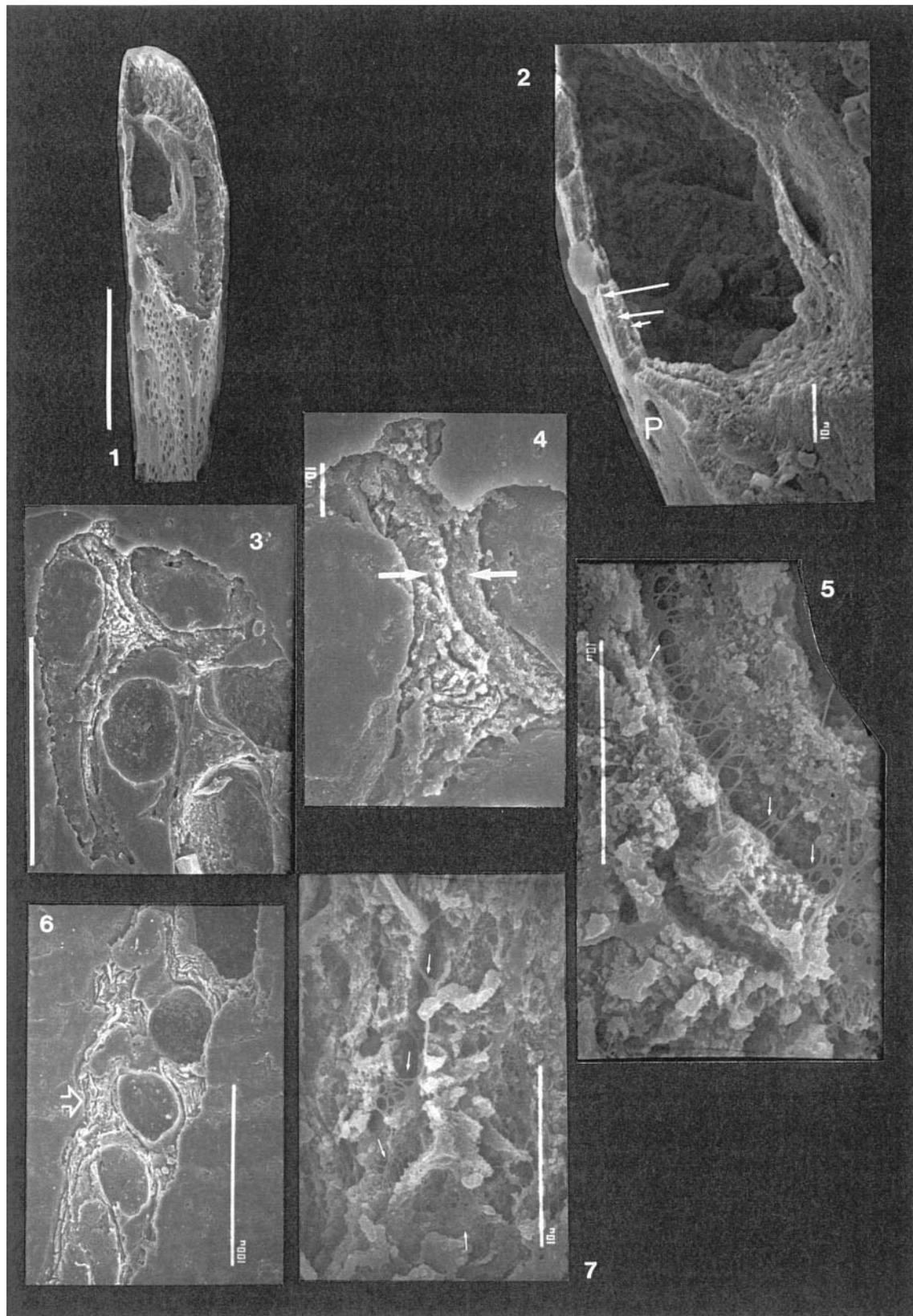
Fig. 6: Apikaler Gehäusebereich: Übersicht Schrägschliff AK 265

Der offene Pfeil markiert den Bereich der Detailaufnahme in Fig. 7. (Essigsäure-Ätzung)

Fig. 7: Karbonatische Wand mit organischer Netzstruktur Detail aus Fig. 6

Die karbonatischen Schichten der Wand scheinen auch in diesem Präparat mit einem dreidimensionalem Netzwerk organischer Stränge (**Pfeile**) verbunden zu sein.

Tafel 9



Tafel 10

Bolivina alata

Details von Apertur und Primärwand

Fig. 1: Aufsicht auf die Apertur

Ba 16

Übersicht zum besseren Verständnis der nachfolgenden Aufnahmen. **K**: Kiel, **L**: Lippe, **T**: Zahn mit Zahnplatte (**Pfeil**).
Maßstab: 100µ.

Fig. 2: Aufsicht auf eine Foramen

Ba 9

Die letzte Kammer des Gehäuses ist abgebrochen und gibt den Blick auf das Foramen (**F**, (Luminasystem)) und die rinnenförmig gedrehte Zahnplattenstruktur frei (**Pfeil**). **Pfeilkopf**: Rinnensystem, der **offene Pfeil** markiert den Bereich für Fig. 5. (EDTA-Ätzung). **Maßstab** 100µ.

Fig. 3: Schräge Aufsicht auf ein Foramen

Ba 6

Die Strukturen dieses Foramens lassen sich unmittelbar mit denen der Apertur (Fig. 1) und mit Fig. 2 korrelieren. Eine der Lippen (**L**) des Foramens (bzw. der Apertur) steht in direkter Verbindung zum Zahn bzw. zur Zahnplatte (**Pfeil**) aber auch zur Kammerwand (**dünne Pfeile**). (EDTA-Ätzung). **Pfeilkopf**: Rinnensystem (verdeckt, vgl. Fig. 2).

Fig. 4: Wand der vorletzten Kammer und Teile der Zahnplatte

Detail aus Fig. 3

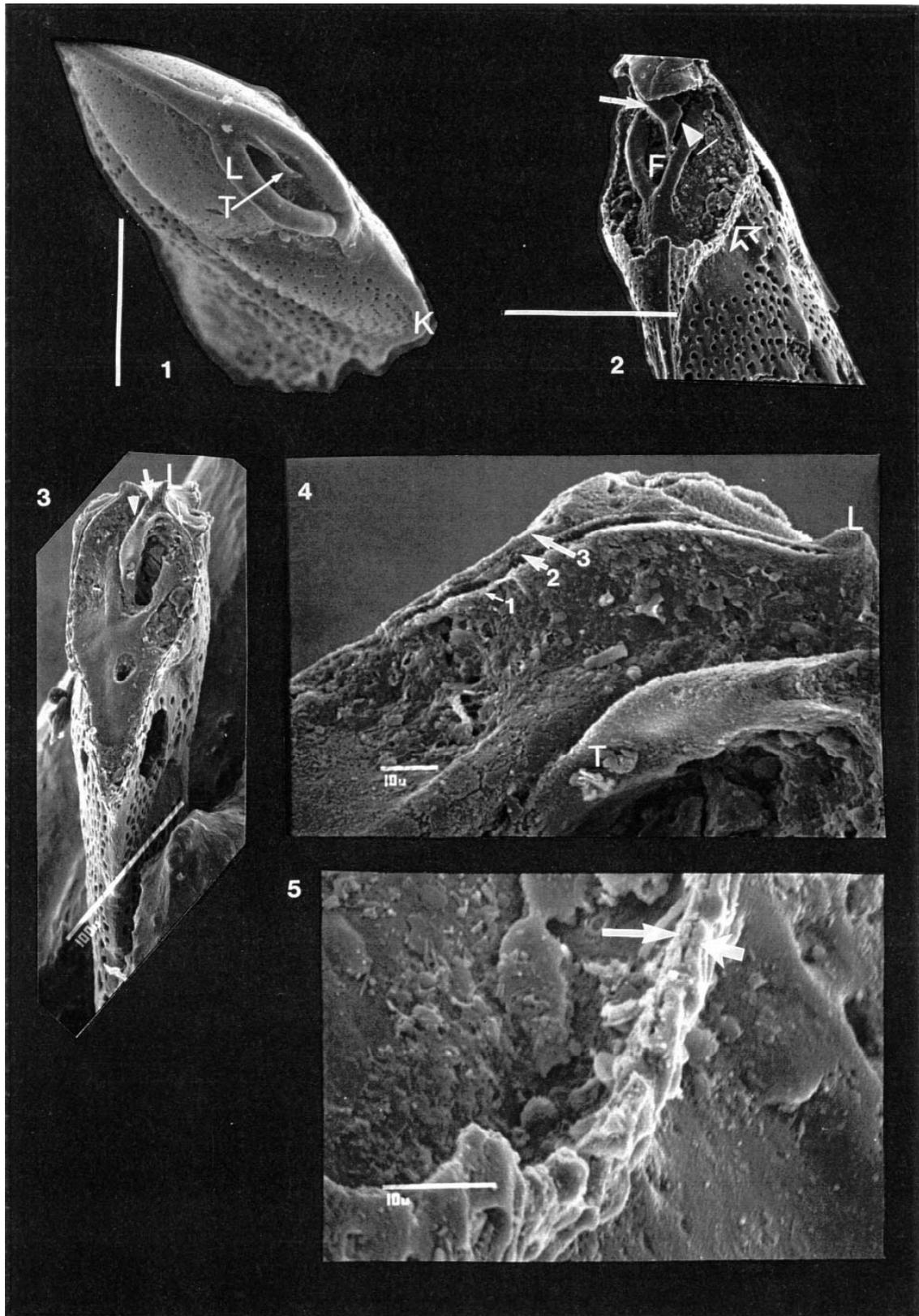
Die Wand spaltet sich in Lamellen (Schichten) auf (**Pfeile**). Schicht **1** und **2** gehören zur geöffneten Kammer und repräsentieren die ICL (1) und OCL (2). Lamelle **3** entspricht der OCL der Wand der abgebrochenen letzten Kammer. **T**: Zahn des Foramens und Ansatzpunkt der Zahnplatte der jüngeren Kammer (vgl. Fig. 2).

Fig. 5: Primärwand

Detail aus Fig. 2

Die beiden karbonatischen Schichten der Primärwand sind deutlich zu differenzieren: ICL: **Langer Pfeil**, OCL: **Kurzer Pfeil**. Die markante Trennlinie zwischen den Schichten kennzeichnet den Verlauf der POM_P.

Tafel 10



Tafel 11

Bulimina marginata D'ORBIGNY, 1826

Bau der Gehäusewand

Fig. 1: Schliffpräparat: Übersicht Axialschliff AK 360

Die Wand der letzten Kammer (Primärwand) ist dünner, als die Wände älterer Kammern. Alle Bereiche der Kammerwände sind sehr dicht und sehr fein perforiert. Der „abgestutzte“ Kammerbau ist gut zu erkennen (**Pfeil**).

Offener Pfeil markiert Bereich der Detailaufnahme Fig. 2.

Maßstab: 100µ.

Fig. 2: Primärwand mit Porenkanälen Detail aus Fig. 1

Die Primärwand ist bilamellar.

ICL: Innere karbonatische Schicht, **OCL:** Äußere karbonatische Schicht,

Pfeilkopf: Markiert den Verlauf der **POM_p** (POM-Gerüstsubstanz mit angelagerten Biomineralisationsmatrices).

Maßstab: 10µ.

Fig. 3: Axialschliff, mit Zahnplatte AK 355

Die Zahnplatte (**Pfeile**) verläuft tunnelförmig und der triserialen Kammerfolge gehorchend um ca. 120° gedreht kontinuierlich von Kammer zu Kammer.

Wiederum deutlich: Der abgestutzte Kammerbau und die dichte, feine Perforation der Wand. Die **offenen Pfeile** markieren Ausschnitte für Fig. 4 (oberer Pfeil) und 5 (unterer Pfeil).

Maßstab: 100µ.

Fig. 4: Lamellarer Wandbau und Suture aus Fig. 3

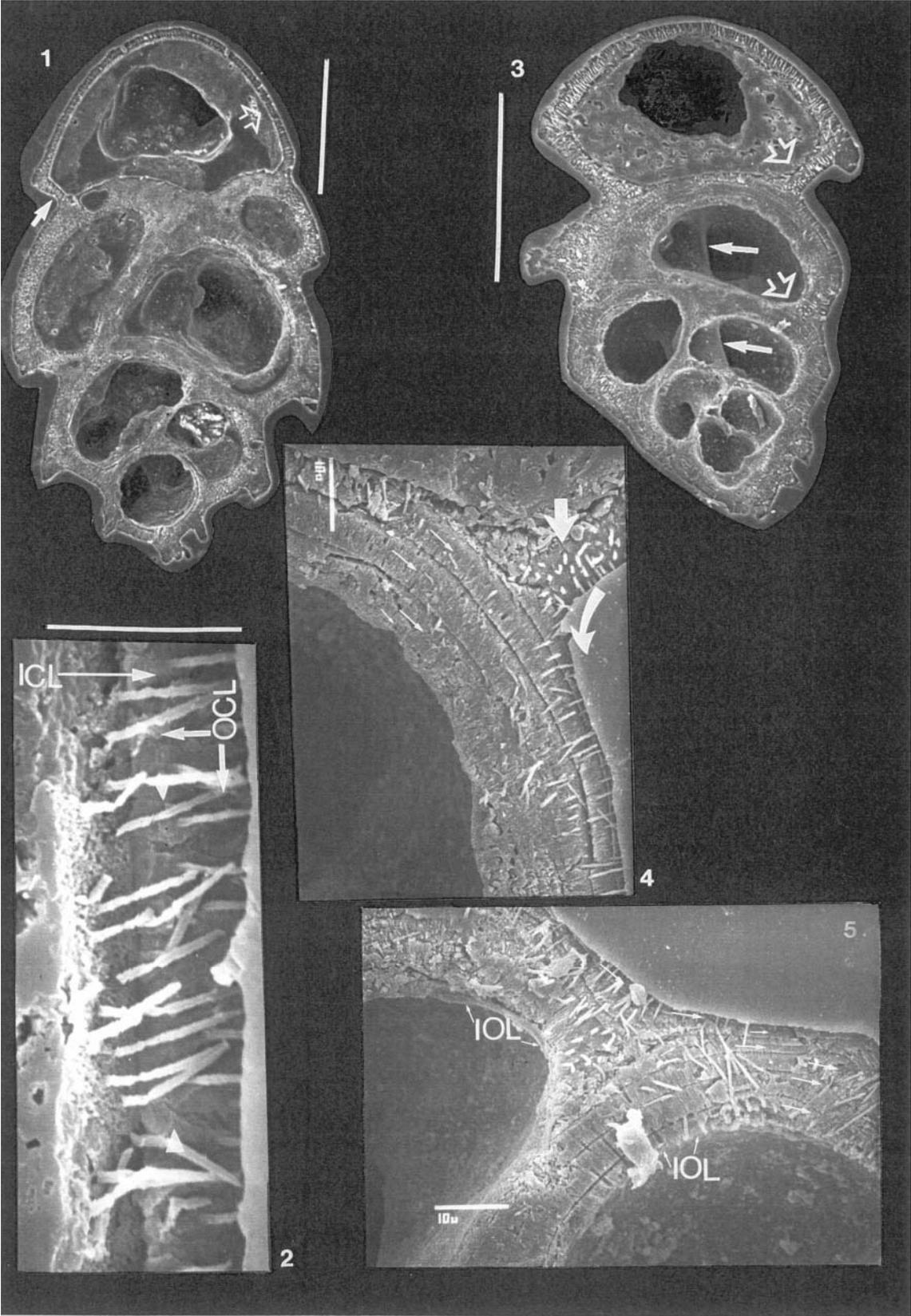
In der Wand älterer Kammern lassen sich mehrere, übereinander liegende Schichten (Lamellen) unterscheiden (**dünne Pfeile**), das Gehäuse ist demzufolge lamellar gebaut. Die OCL (**gebogener Pfeil**) einer neuen Kammerwand (im Bild oben) umfaßt die älteren Gehäuseteile, die ICL einer neuen Kammer ist jeweils auf diese beschränkt.

Anmerkung: Am Anschnitt der Porenkanäle erkennt (**dicker Pfeil**, Querschnitt), ist die Wand in diesem Bereich tangential geschliffen und deshalb nur eine der beiden Wandschicht darstellbar. An der Suture liegt die Schliffebene wieder schräg und ermöglicht es, zwei Schichten der apikalen Kammerwand zu differenzieren.

Fig. 5: Lamellarer Wandbau und Suture aus Fig. 3

Ähnliche Verhältnisse wie in Fig. 4 abgebildet. Das Innere jeder Kammer ist mit einer organischen Schicht, der **IOL** ausgekleidet. Die äußere Wand weist mehrere aufeinander folgende Schichten (**dünne Pfeile**) auf, die den lamellaren Gehäusebau kennzeichnen.

Tafel 11



Tafel 12

Bulimina marginata

Bau und Verlauf der Zahnplatte

Fig. 1: Aufgebrochenes, geätztes Gehäuse

Bu 7

Rechtsgewundenes, apikal abgebrochenes Gehäuse mit Foramina (**F**). Die räumlichen Lagebeziehungen sind an diesem „Habitus-Präparat“ (3D) besser nachzuvollziehen als an eingebetteten Individuen. Die Wand einer neuen Kammer (ganz links) grenzt nicht nur an die lateralen Wände der vorhergehenden Kammer, sondern die basale Sutur kennzeichnet die Grenze zur noch älteren Kammer. Die ovalen Mündungen bzw. Foramina sind etwa im 120° Winkel eng konzentrisch an der virtuellen Spiralachse orientiert. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 2: Schliffpräparat: Übersicht Axialschliff

AK 383

Die letzte Kammer (**z**) mit Zahnplatte (**Pfeil**). **y**: vorletzte Kammer, **x**: drittletzte K. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 3: Schliffpräparat Übersicht über den apikalen Bereich

AK 363

Schnittebene vergleichbar mit Fig. 5 und „3D“-Fig. 1. Letzte Kammer mit Zahnplatte bzw. Rest vom freien Zahnplattenbereich (Zahn) (**dünne Pfeile**). Die Zahnplatte setzt im Bereich von Wulst und Grube auf dem Foramen auf. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 4: Kontakt der Zahnplatte mit dem Foramen

Detail aus Fig. 3

Der Zahn (**T**) weist zwei karbonatische Schichten auf (**Pfeile**). Die Kammerwand (hier Primärwand) ist bis zum Mündungsrand dicht perforiert (**dünne Pfeile**). Die Perforation endet an der Stelle, an der die Wand unter Bildung eines Wulstes ins Kammerlumen einbiegt und die Zahnplatte bildet. Im Bereich, wo der Kontakt zwischen Zahnplatte und Foramen der vorhergehenden Kammer hergestellt wird lagert sich die POM der Zahnplattenwand dem Foramen auf und sezerniert dementsprechend eine karbonatische Schicht. (**gebogener Pfeil**). **A**: Apertur.

Fig. 5: Schliffpräparat: Übersicht

AK 356

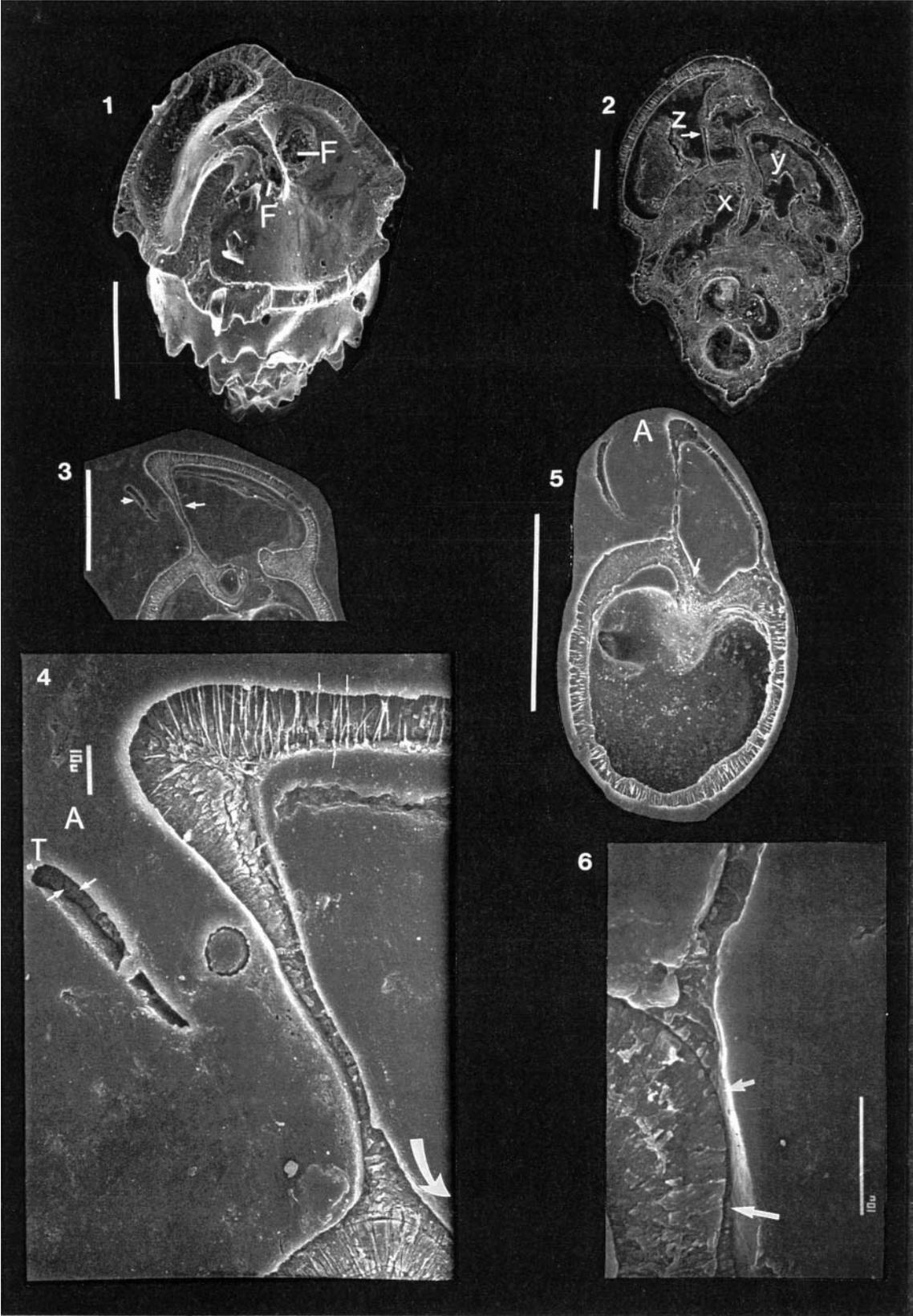
In diesem Präparat sind die letzte und vorletzte Kammer angeschliffen. Die anderen Kammern befinden sich außerhalb der Bildebene. Die dichte, feine Perforation der Kammerwand ist gut zu erkennen. **A**: Apertur, **Pfeil**: Wandschicht, die in Fig. 6 kaum zu verfolgen ist. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 6: Wand der Zahnplatte und Kontakt mit dem Foramen

Detail aus Fig. 5

Auch in diesem Präparat erweist sich die Zahnplatte als bilamellar. Beim Kontakt der Zahnplattenwand mit der Foramenwand wird diese von einer karbonatischen Schicht der jüngeren Wand überzogen. Durch die schräge Schliifflage erscheint diese in der Abbildung lückenhaft (**Pfeile**). **Maßstab:** 10µ.

Tafel 12



Tafel 13

Bulimina aculeata D'ORBIGNY, 1826

Bau der Gehäusewand

Fig. 1: Apertur: Übersicht

Aufsicht Bac 3

Die Mündung wird einseitig von einer erhabenen Lippe (**L**) begleitet, die sich als Zahn (**T**) in die Mündung fortzusetzen scheint. Der andere Rand der Apertur ist wulstig verdickt. Zwischen Zahn und Wulst (**W**) wird eine Rinne gebildet (**offener Pfeil**). Die Position der Lippe kennzeichnet die Richtung, in der die neue Kammer gebaut wird (hier aus der Bildebene heraus dem Betrachter entgegen also im UZS).
Maßstab: 100µ.

Fig. 2: Schliffpräparat

Axialschliff, Übersicht, Prolokulus angeschnitten

AK 430-1

Die triseriale Kammeranordnung und eine zweidimensionale Schliffebene führen dazu, daß stets mind. eine Kammer nicht in der Bildebenen liegt, sondern außerhalb davon. Bei der Zuordnung der lamellaren Wandschichten muß man dies bedenken. Wenn durch gezielten Schliff Foramina freigelegt werden, fällt die Rekonstruktion der Kammerfolge leichter, als wenn man lamellare Wandschichten zurückverfolgen muß. Bei dem abgebildeten Präparat kann man vom Prolokulus aus die ersten Kammern und deren Foramina verfolgen, jede dritte Kammer (**K3**, **K6** usw.) ragt aus der Bildebene heraus. (Windung im UZS, rechtsgewunden). **A:** Apertur, **1**, **2**, usw.: Kammerfolge nach dem Prolokulus.
Maßstab: 100µ.

Fig. 3: Apikaler Gehäusebereich

Detail aus Fig. 2

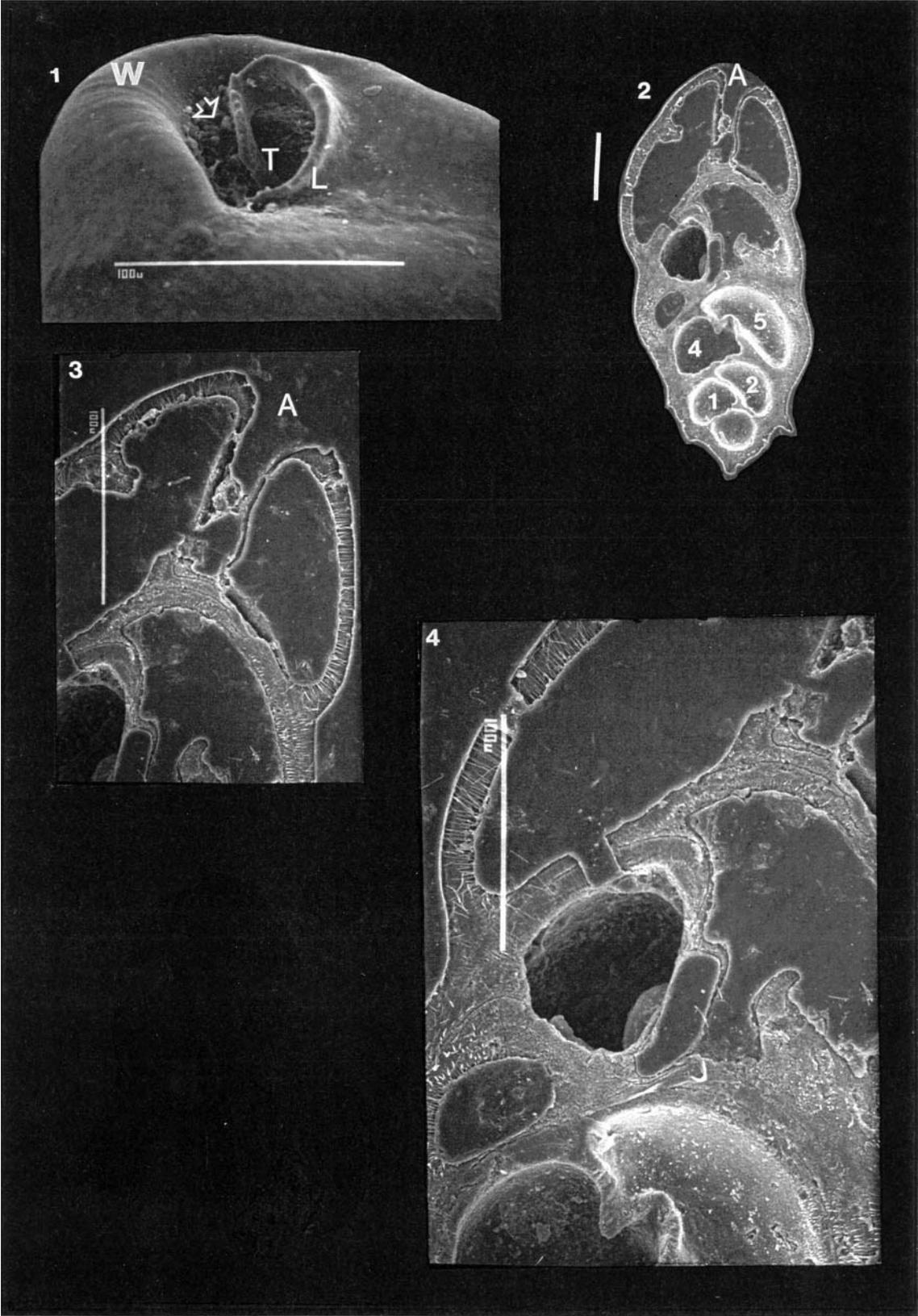
Zahn und Wulst bilden eine Rinne, die im Bild angeschnitten ist. Die Figur entspricht einem Axialschnitt von Fig. 1. Links der Apertur der ins Lumen absteigende Wulst, rechts der mit der Lippe verbundene „freie“ Zahn. Die Rinne ist hinter der Bildebene geschlossen. Am Foramen wird der Kontakt zur Rinne des Foramens hergestellt. Dabei wird lamellenartig eine kalzitische Schicht sezerniert (vgl. Taf. 12 Fig. 4 u. 5.)

Fig. 4: Mittlerer Gehäusebereich mit Foramen

Detail aus Fig. 2

Verlauf von jüngeren Kammerwänden über ältere Wände. Die Wände im unteren Bildbereich sind, wie der Verlauf der Poren zeigt tangential oder leicht schräg angeschnitten.

Tafel 13



Tafel 14

Uvigerina mediterranea

Primärwand und Gehäusebau

Fig. 1: Aufsicht auf ein Foramen, Ätzpräparat

U 13

Die letzte Kammer ist abgebrochen und gibt den Blick auf ein Foramen frei. Die Rippen der vorletzten Kammer sind noch sehr deutlich. Die Kammerwand ist gleichmäßig dicht perforiert. Rippen Hals und Lippe sind von der Perforation ausgenommen. Die Poren öffnen sich zum Kammerlumen und nach außen hin (**Pfeile**). Der Kammerboden, der dem Verlauf der Suture entspricht ist ebenfalls nicht perforiert (**Pfeilkopf**).

Fig. 2: Die Primärwand

Detail aus Fig. 1

Die Primärwand besteht aus zwei karbonatischen Schichten, von denen die innere (**ICL, Pfeilkopf**) sehr viel schmäler ist als die äußere Lage (**OCL, Pfeil**). Die Wand ist dicht mit Poren durchsetzt, die Rippen (**C**) und der Kammerboden (Suturenverlauf) sind von der Perforation ausgenommen.

Fig. 3: Primärwand

Detail aus Fig. 5

Die innere karbonatische Schicht (**ICL, Pfeilkopf**) hat nur einen Anteil von etwa 10% der gesamten Wandstärke. Etwa 90% stammen von der äußeren karbonatischen Lage (**OCL, Pfeil**). Zum Kammerlumen hin liegt der ICL eine organische Schicht, die IOL auf, die OCL ist außen von einer OOL umgeben. Kammerlumen in Bild unten.

Maßstab: 10µ.

Fig. 4: Aufsicht auf ein Foramen

Detail aus Fig. 1

Das Foramen ist bei dem abgebildeten Präparat durch den Bruch z. T. beschädigt (**Pfeile**). Die Bruchstellen markieren den Bereich, wo der Ansatz der von der apikal gelegenen letzten Kammer kommenden Zahnplatte (Zahn) erfolgt.

Fig. 5: Apikale Kammer angebrochen: Aufsicht

U 15

Aufsicht auf eine Foramen (**F**) und Übersicht zu Fig. 3. Verhältnisse ähnlich wie Fig. 1. **Offener Pfeil** markiert Ausschnitt für Fig. 3.

Maßstab: 100µ.

Fig. 6: Primärwand, angeätztes Schliffpräparat

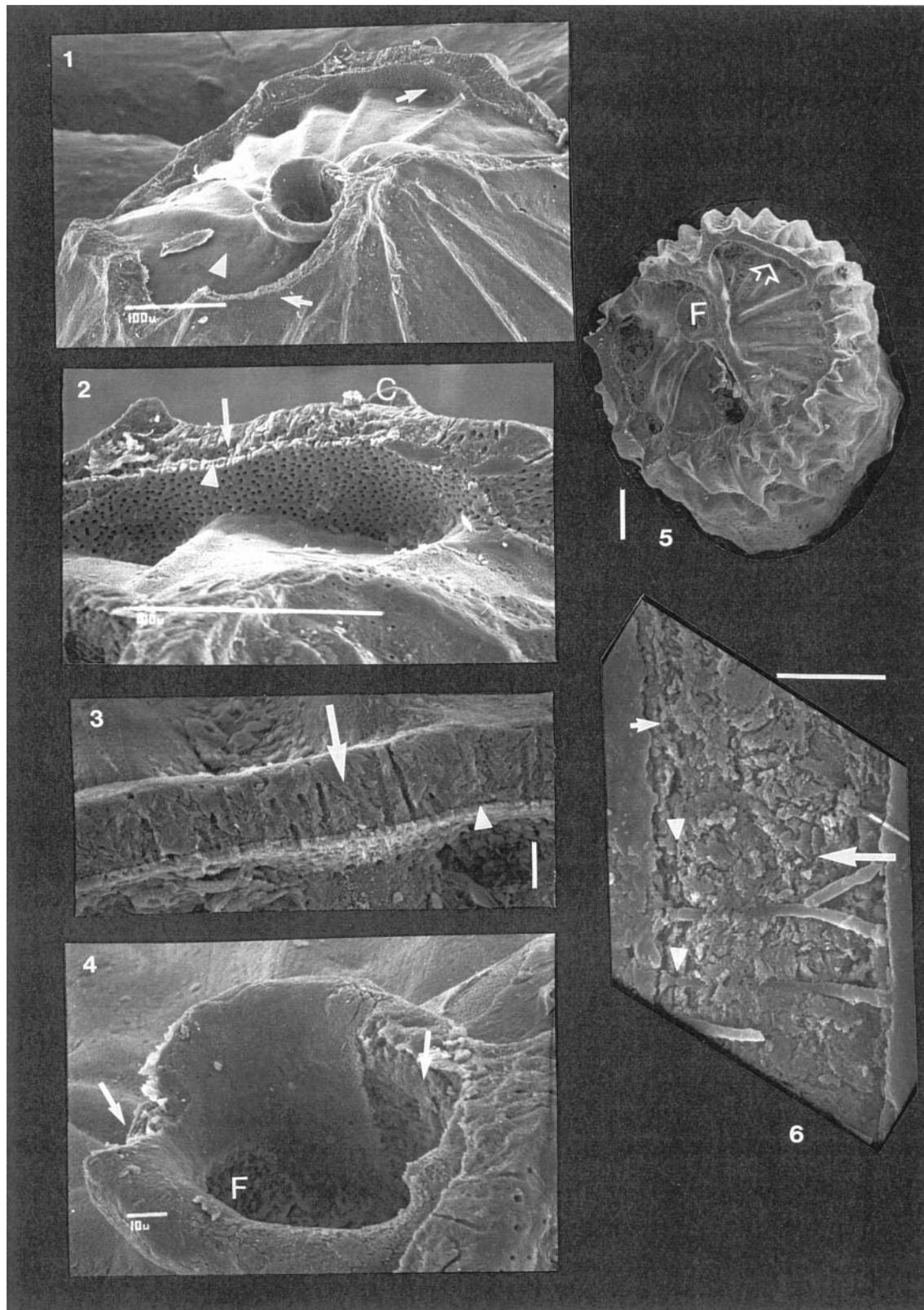
AK 370-1

Auch hier wird das Mächtigkeitsverhältnis von innerer (**ICL, 10%, kurzer Pfeil**) zu äußerer karbonatischer Schicht (**OCL, 90%, langer Pfeil**) deutlich.

Die Grenze zwischen den karbonatischen Schichten markiert den Verlauf der organischen **POM_p (Pfeilkopf)**.

Maßstab: 10µ.

Tafel 14



Tafel 15

Uvigerina mediterranea

Räumlicher Verlauf der Zahnplatte

Fig. 1: Schliffpräparat: Übersicht Axialschliff AK 191

Bei diesem Präparat sind die Gehäusekammern nicht mit Einbettungsmedium verfüllt. Dadurch ist es möglich, eine dreidimensionale Vorstellung vom Verlauf der Strukturen im Inneren des Gehäuses zu bekommen: Die Kammern sind vollständig intakt und der innere Bereich weist keinerlei Resorptionserscheinungen auf. Der kontinuierliche Verlauf der Zahnplatte (**Pfeil**) von Mündung zu Mündung wird gut dargestellt. **Maßstab:** 100µ.

Fig. 2: Kammerlumina und Verlauf der Zahnplatte Ausschnitt aus Fig 1

Die Kammern sind perforiert, wobei bestimmte Bereiche ausgespart bleiben: Der „Kammerboden“ (im Bereich der Sutura), Hals, Lippen, Zahnplatte und ein eng umgrenztes Gebiet des Kammerdachs im Bereich der Mündung einer jeden Kammer (**offener Pfeil**). Die Zahnplatte setzt jeweils auf der Lippe des Foramens der älteren Kammer auf (siehe dazu Fig. 3)

Fig. 3: Ansatz der Zahnplatte Ausschnitt aus Fig 2

An der Bruchstelle der Wand der Lippe erkennt man noch deren zweischichtigen Bau (**Pfeile**). Aus dem Foramen ragt der Zahn (**T**) heraus, von apikal kommt die Zahnplatte der folgenden Kammer und nimmt Kontakt zur Zahnwand auf.

Fig. 4: Aufsicht auf die Apertur U 18

Aufsicht auf eine intakte Mündung mit Zahn. Der Hals ist mit spiralförmig umlaufenden Costae (**C**) besetzt, die bei aber nicht immer so deutlich wie hier ausgeprägt sind. Der Zahn bzw. die Zahnplatte ist s-förmig gebogen (**Pfeile**). (Vergleichen mit Axialansicht von Fig. 3.).
Maßstab: 100µ.

Fig. 5: Der Zahn / die Zahnplatte Detail aus Fig. 3

Der Zahn bzw. die Zahnplatte weist zwei dünne karbonatische Schichten (**Pfeile**) auf. **Maßstab:** 10µ.

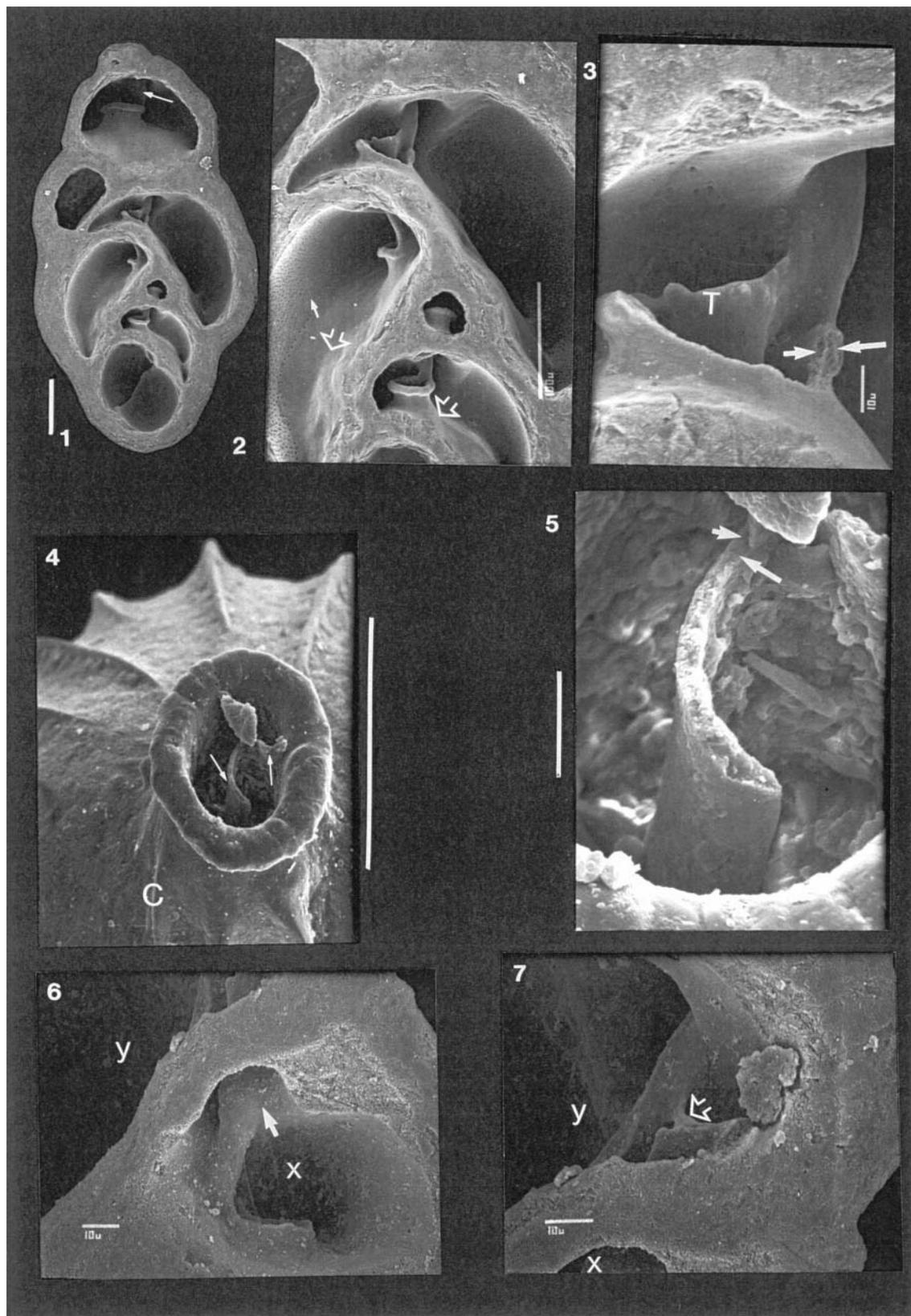
Fig. 6: Verlauf der Zahnplatte im Halslumen AK 425

Der triserialen Kammeranordnung folgend windet sich die Zahnplatte, um dem Verlauf von Foramen zu Foramen folgen zu können. Ähnlich wie in Fig. 3 ist hier die Verbindung der Zahnplatte und der Halsinnenseite zu sehen (**Pfeil**).
x, y: Aufeinander folgende Kammern, x = ältere K., y = jüngere K..

Fig. 7: Verlauf der Zahnplatte nach apikal AK 425

Apikale Fortsetzung von Fig. 6. Der **offene Pfeil** deutet auf den kleinen „s-Bogen“ des Zahns, der den Kontakt zwischen Zahnplatte und Zahn vermittelt. (Zu vergleichen mit Fig. 3).

Tafel 15



Tafel 16

Uvigerina mediterranea

Bau und Verlauf der Zahnplatte I

Fig. 1: Lamellare Gehäusewand Geätztes Schliffpräparat AK 162

Auch das Gehäuse dieser Foraminifere weist einen lamellaren Wandbau auf. Basal gelegene, ältere Kammern sind durch den Besitz mehrerer aufeinander folgender Wandlagen gekennzeichnet. Diese Lamellen (**Pfeile**) rühren von Wänden jüngerer, apikal liegender Kammern.

Fig. 2: Apikaler Bereich: Apertur und Zahn Geätztes Schliffpräparat AK 370-1

In dieser Schliffebene sind die Apertur (**A**) und das Foramen (**F**) der nächst älteren Kammer getroffen. In der letzten Kammer sind der Zahn (**Pfeil**) und seine Verbindung mit der Kammerwand zu erkennen, im Foramen Teile des Zahns (**dünner Pfeil**). (Vergleich zur räumlichen Orientierung mit Taf. 15 Fig. 2 u. 3 u. 7).

Fig. 3: Zahn/Zahnplatte Detail aus Fig. 2

Der Zahn zeigt zwei karbonatische Schichten, wie schon in Fig. 5 von Taf. 15 dargestellt. An der Verbindungsstelle zur Wand wird deutlich, daß eine der Lagen mit der ICL in Verbindung steht (**offener Pfeil**).

Fig. 4: Verlauf der Zahnplatte in der älteren Kammer Detail aus Fig. 2

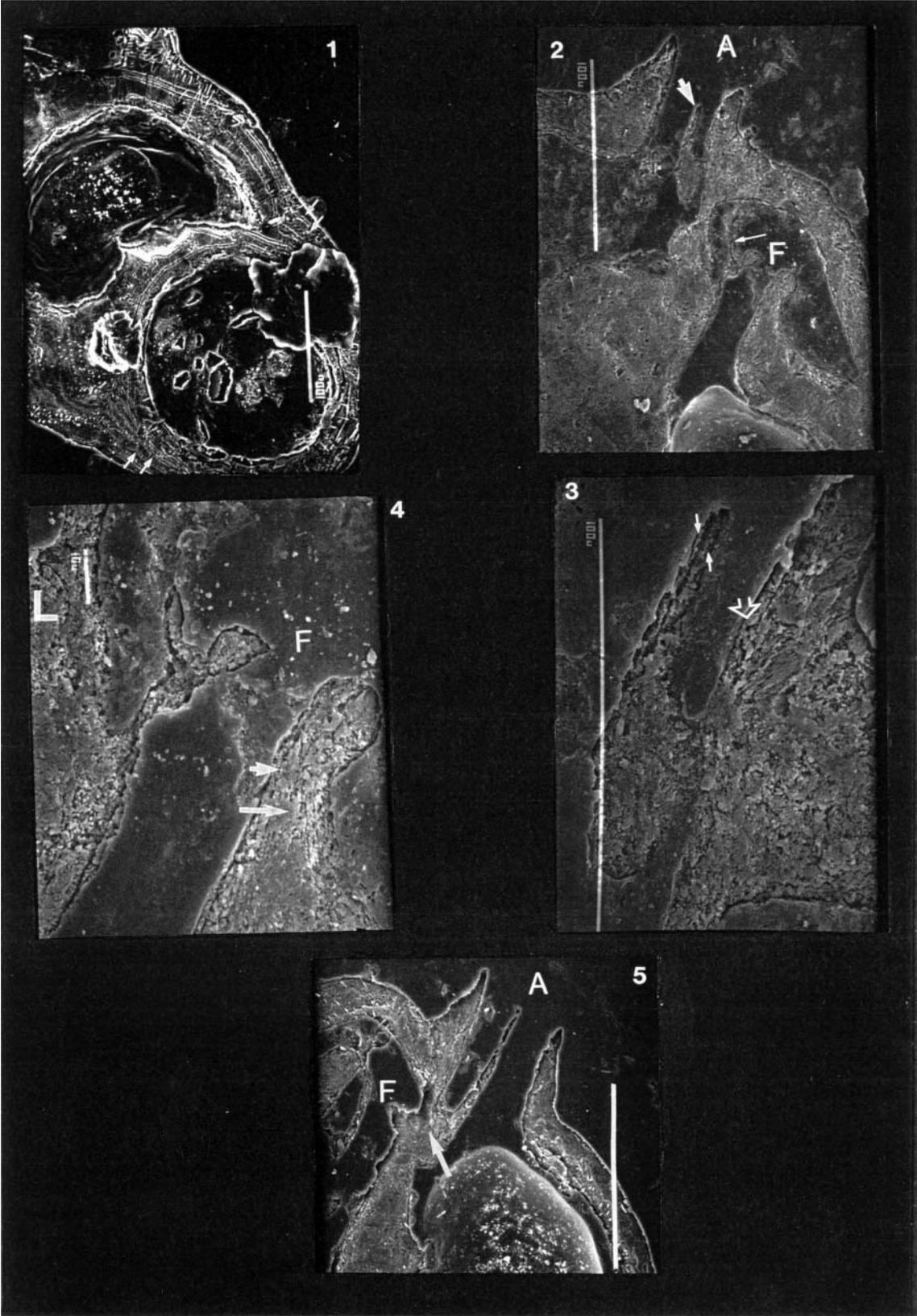
(Fig. 4 im Vergleich mit 3D-Perspektive in Taf. 15 Fig. 3 um 120° gegen UZS gedreht) Von apikal kommend setzte die Zahnplatte (vom μ -Balken getroffen) auf der Lippe (**L**) des Foramens auf. Im Lumen des Foramens (**F**) ist der s-förmig gebogene Zahn an zwei Stellen angeschnitten.

kurzer Pfeil: ICL, **langer Pfeil:** OCL der Halswand der älteren Kammer

Fig. 5: Apertur, Foramen und Zahnplatte Geätztes Schliffpräparat AK 372-1

Das Präparat läßt sich gut mit demjenigen aus Fig. 2 u. 3 korrelieren: Die Zahnplatte verläuft ins Kammerlumen und setzt basal auf der Foramenlippe der vorangehenden Kammer auf. (**Pfeil** deutet auf die Ansatzstelle). In der Apertur ist der freie Teil Zahn angeschnitten **Maßstab:** 100 μ .

Tafel 16



Tafel 17

Uvigerina mediterranea

Bau und Verlauf der Zahnplatte II

Fig. 1: Schliffpräparat: Apikaler Gehäusebereich

AK 375

Übersicht für Fig. 2. **A:** Apertur, **F:** Foramen**Fig. 2: Zahnplattenansatz**

Detail aus Fig. 1

Vergrößerung aus Fig. 1 zur Lamellenanalyse. Der mit der Wand fixierte Teil des Zahns (der Zahnplatte) weist zwei karbonatische Schichten auf. Die Zahnplatte kommt von der apikalen Kammer und setzt auf der Lippe des Foramens scharf abgegrenzt auf. Die Zahlen **1**, **2** und **3** in den Fig. 2-4 kennzeichnen immer die gleichen Punkte. Dies erleichtert den Vergleich der zweidimensionalen Schliffbilder (Fig. 2 u.3) mit der räumlichen Ansicht in Fig. 4.

Fig. 3: Schliffpräparat der Apertur, mit Zahnplatte

AK 310

Dieser Längsschnitt durch den Hals der Apertur läßt sich mit der etwas anderen Schliffebene in Fig. 2 und gut mit der räumlichen Ansicht der Zahnplatte in Fig. 4 korrelieren: Zu erkennen ist: **1.** Die Verbindung von Zahnplatte und Halswand, **2.** der rinnenförmige Charakter des Zahns /der Zahnplatte(hier verfüllt mit Einbettungsmedium), **3.** der Kontakt zwischen Zahnplatte und Foramenlippe (hier wieder deutlich abgegrenzte kalzitische Schichten).

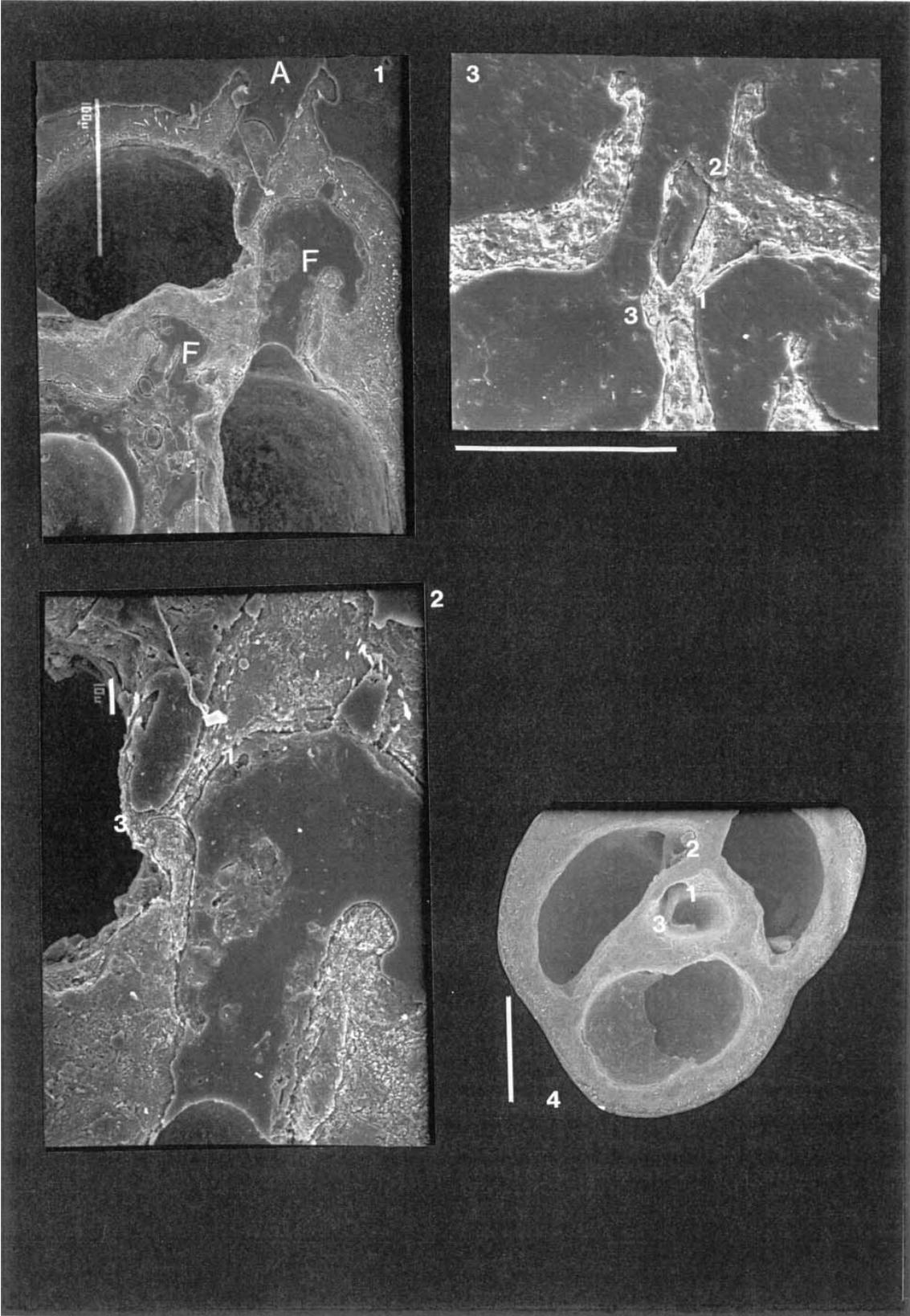
Maßstab: 100µ.**Fig. 4: Räumliche Übersicht basaler Kammer mit Zahnplatte**

AK 425

Übersichtsaufnahme, die in etwa eine räumliche Ansicht der Schnittebene in Fig. 2 u. 3 paßt. **1,2,3:** vergleichbare Punkte in Fig. 2 u. 3.

Maßstab: 100µ.

Tafel 17



Tafel 18

Höglundina elegans

Primärwand und lamellarer Bau

Fig. 1: Lamellarer Bau: Übersicht

AK 353

Zuschnitt zweier aufeinanderfolgender Aufnahmen

Die letzte angeschliffene Kammer (im Bild oben) entspricht der *vorletzten* Gehäusekammer. Das Gehäuse ist lamellar gebaut. Die äußere karbonatische (aragonitische) Wandschicht (OAL) einer neu gebauten Kammer überlagert das gesamte Gehäuse. In der vorletzten Kammer wird die Zahnplatte (**tpl**) bereits z. T. resorbiert, und die Struktur ist nur unzureichend darstellbar. Die Kammerwand beim abgebildeten Präparat ist im Bereich der ehem. ImA z.T. beschädigt und weist ein großes Loch auf (**offener Pfeil**). Die Schnittebene liegt außerhalb der Lage der Foramina, deshalb erscheinen die Suturen (**S**) durchgehend.

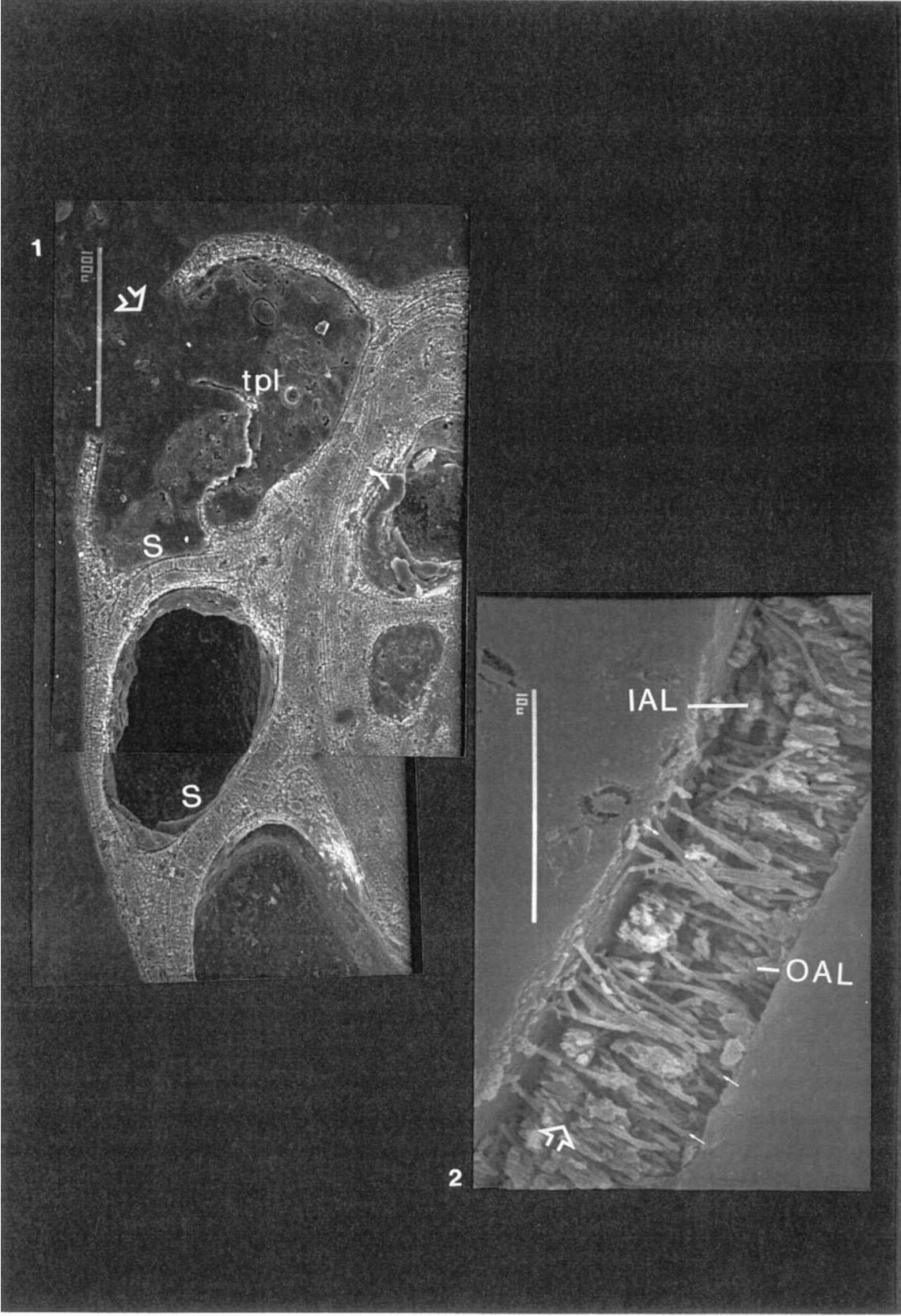
Fig. 2: Detail der Primärwand

AK 418

Die Primärwand ist in zwei aragonitische Lamellen (Schichten) gegliedert und hat eine Dicke von etwa 8 μ . Daran hat die äußere Lamelle (**OAL**) einen Anteil von etwa 70% die innere (**IAL**) einen Anteil von etwa 30%. Die Trennschicht zwischen den karbonatischen Lagen markiert den Verlauf der **POM_P** (primary organic membrane mit Biomineralisationsmatrix) (**offener Pfeil**). Die äußere organische Schicht (OOL) der OAL und die innere organische Schicht (IOL) der IAL sind im Bild nicht darstellbar (vgl. Abb. 1. im Textteil). Von innen nach außen durchziehen feine Poren mit einem Durchmesser von etwa 0,3 μ die Primärwand (**Pfeil**).

Maßstab: 10 μ .

Tafel 18



Tafel 19

Höglundina elegans

Lamellarer Gehäusebau, Orientierung der Zahnplatte

Fig. 1: Vorletzte Kammer: Verschließen der Im-Apertur**AK 415**

Die latero-marginale Mündung einer Kammer wird beim Neubau der folgenden Kammer von Wandmaterial verschlossen (**gebogener Pfeil**). Die Wand ist in diesem begrenzten Bereich der ehem. ImA aus zwei karbonatischen Schichten (der IAL und der OAL der neuen Kammer) aufgebaut. **Gerader Pfeil**: Ansatz der letzten Kammer; **K**: Kiel, **tpl**: Zahnplattenrest.

Fig. 2: Zahnplattenrest und verschlossene ImA.

Detail aus Fig. 1

Die **Pfeile** markieren den Wandbereich, der die ehem. latero-marginale Apertur verschließt. Es sind zwei karbonatische Schichten zu differenzieren (**dünne Pfeile**). Die Mächtigkeit dieser beiden ist wie bei einer Primärwand (PW) im Verhältnis von etwa 1:2,5 ausgebildet. Es sei analog den Verhältnissen der PW von IAL (**kurzer Pfeil**) und OAL (**langer Pfeil**) gesprochen. Die IAL endet jeweils an den an den Kontaktstellen (proximale und distale) mit der älteren Gehäusewand, die OAL läuft, den lamellaren Gesetzmäßigkeiten folgend, über das Material der älteren Kammern hinüber fort. **tpl**: Zahnplatte.

Fig. 3: Übersicht Schliffpräparat Horizontalschliff (schräg)**AK 351**

In der letzten Kammer ist der Verlauf der Zahnplatte kontinuierlich zu verfolgen (**Pfeil**). **F**: Foramen.

Maßstab: 100µ**Fig. 4: Letzte Kammer und Zahnplatte**

Detail aus Fig. 3

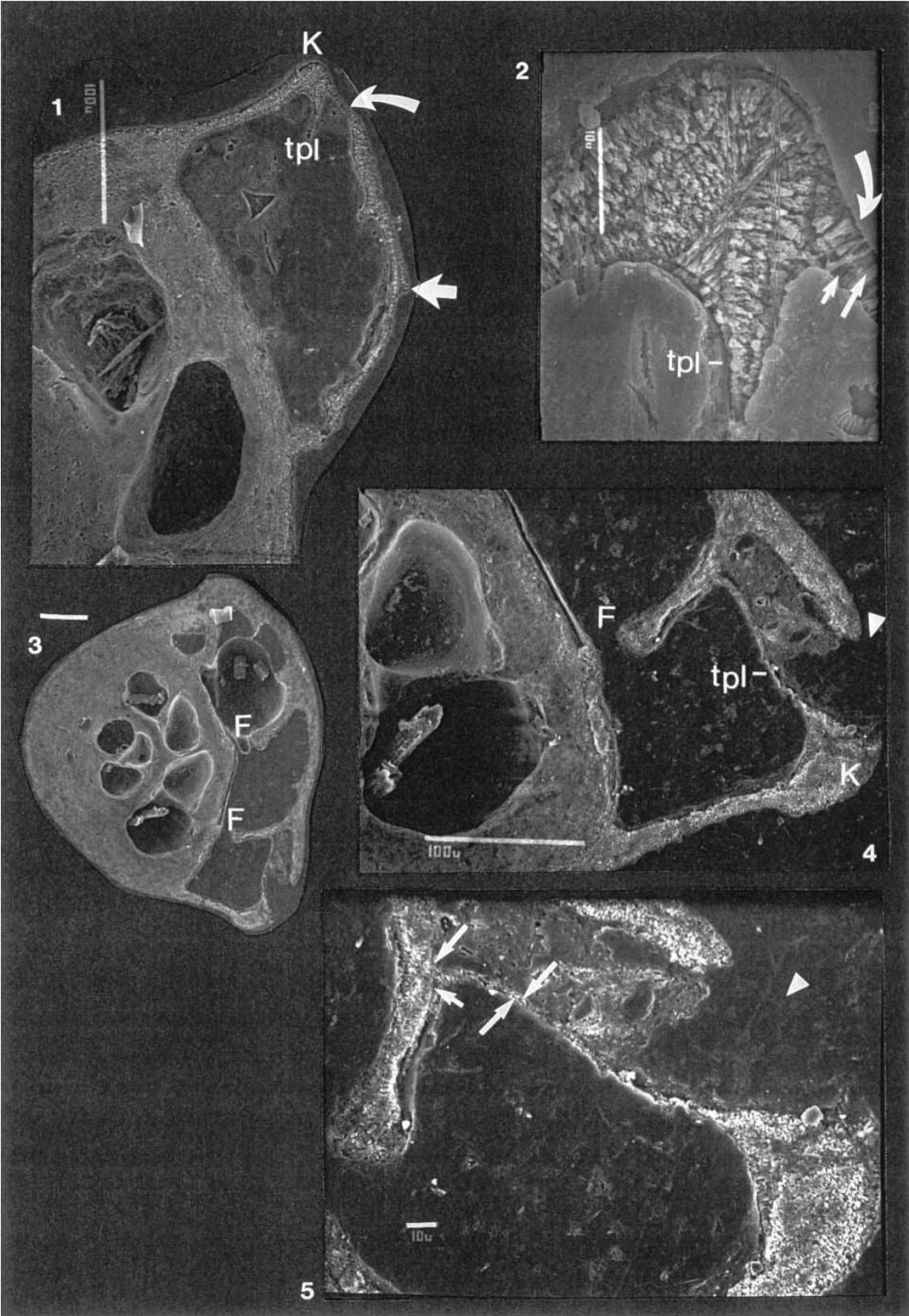
Die Zahnplatte leitet sich von der Wand der Spiralseite ab und hat proximal mit dem Septum Verbindung. **Pfeilkopf**: Latero-marginale Mündung der Spiralseite, **K**: Kiel, **tpl**: Zahnplatte.

Fig. 5: Zahnplatte und Septum

Detail aus Fig. 4

Bei der Zahnplatte lassen sich zwei karbonatische Schichten unterscheiden. Beide sind von annähernd der gleichen, jedoch geringen Mächtigkeit (**Pfeile**). An der Kontaktstelle mit dem Septum trennen sich die beiden Schichten. Eine verläuft am Septum zum Foramen hin, die andere folgt dem Verlauf der Suture zur Spiralseite und läuft entlang der Wand weiter fort (**Pfeile**).

Tafel 19



Tafel 20

Höglundina elegans

Bau und Verlauf der Zahnplatte

Fig. 1: Übersicht Horizontalschliff **AK 424**

Geätztes Gehäuse mit intakter letzter Kammer. **Pfeil**: latero-marginale Apertur.
Maßstab: 100 μ .

Fig. 2: Wand der Spiralseite mit Übergang zur tpi Detail aus Fig. 1

Mit Eintritt der Spiralwand in das Kammerlumen (Bildung der Zahnplatte) ändern sich die Schichtverhältnisse der Wand: Die Wandstärke der Zahnplatte ist geringer als die der Kammer. **kurzer Pfeil**: IAL, innere aragonit. Lamelle; **langer Pfeil**: OAL, äußere aragon. Lamelle. **Maßstab**: 10 μ

Fig. 3: Wand der Zahnplatte Detail aus Fig. 2

Das Verhältnis der beiden karbonatischen Schichten der Zahnplatte (**kleiner** und **großer Pfeil**) ändert sich im Verlauf durch das Kammerlumen: Die Mächtigkeit der ehemaligen OAL wird verringert, bis beide Schichten eine Stärke von etwa 2 μ haben (Kammerwand: 8 μ).

Fig. 4: Übersicht Basaler Horizontalschliff (Umbilikus getroffen) **AK 423**

Im Zentrum der vielschichtige Umbilikus (**U**). Letzte Kammer mit Zahnplatte (**offener Pfeil**) erhalten.
Maßstab: 100 μ .

Fig. 5: Letzte Kammer mit Zahnplatte Detail aus Fig. 4

Die Wand der letzten Kammer ist die typische bilamellare Primärwand mit zwei karbonatischen Schichten: OAL (**Pfeil**) und IAL: (**Pfeilkopf**). Die Wand ist dicht perforiert (**dünne Pfeile**). Die Zahnplatte ist nicht perforiert, und weist wie die PW zwei karbonatische Schichten auf, die sich unmittelbar von der Wand ableiten (**gebogener Pfeil**).

Fig. 6: Übergang Wand-Zahnplatte Detail aus Fig. 5

Zwei karbonatische Schichten (**Pfeile**) bauen die Zahnplatte auf und leiten sich unmittelbar von der Wand ab (**gebogener Pfeil**).

Tafel 20

