

Evolution im marinen Plankton

Autor(en): **Knappertsbusch, Michael**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaften beider Basel**

Band (Jahr): **13 (2011)**

PDF erstellt am: **22.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-676589>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Evolution im marinen Plankton

MICHAEL KNAPPERTSBUSCH

Zusammenfassung: Am Naturhistorischen Museum in Basel (Schweiz; NMB) werden planktonische Foraminiferen (marines, kalkschalenbildendes einzelliges Plankton) und Coccolithophoriden (marine, einzellige Kalkalgen) zur Dokumentation von Evolutionsmustern untersucht. Insbesondere konzentriert sich das Augenmerk auf die Schalenvariabilität der heute noch lebenden, tropischen Foraminiferenarten *Globorotalia menardii* und *Globorotalia tumida* sowie deren Vorläufer, die bis ins Miozän (vor 23.8 Millionen Jahren bis 5.3 Millionen Jahren) zurückreichen. Ziel ist es, am Beispiel des Kalkplanktons und mit Hilfe von digitaler Bildverarbeitung die Abgrenzung zwischen Arten in mehreren Zeitquerschnitten quantitativ zu charakterisieren und weltweit auszukartieren. Auf diese Weise sollen Anschauungsmodelle geschaffen werden für die weltweite biogeographische und zeitliche Schalenvariabilität im marinen Kalkplankton. Mit Hilfe einer räumlich-zeitlichen Auskartierung an den ausgewählten Beispielen können grundlegende Erkenntnisse über den Modus und die Geschwindigkeit von Evolutionsprozessen gewonnen werden. Denn nur mit Hilfe von Messungen der Veränderungen von Arten durch Raum und Zeit können Artkonzepte verbessert oder erweitert werden. Diese «Prospektion nach Evolutionsmustern» verwendet Material aus Tiefsee-Bohrkernen des internationalen Deep-Sea Drilling Projektes und des Ocean Drilling Programmes sowie aus den mikropaläontologischen Sammlungen am NMB und an anderen Instituten. Um die Tausende von Schalen abbilden und messen zu können, kommt der eigens dafür entwickelte Roboter AMOR (von Automated Measurement system for the mORphology of microfossils) zum Einsatz, welcher in Zusammenarbeit mit Studenten und Mitarbeitern des Institutes für Automation der Fachhochschule Nordwestschweiz (FHNW) entwickelt worden ist.

Abstract: Evolution of the marine plankton. At the Natural History Museum in Basel (Switzerland; NMB) the shells of planktonic foraminifera (marine, calcareous shell producing protists) and coccolithophorids (marine, unicellular algae) are investigated to document evolution. In particular, studies concentrate on the shell variability of the extant tropical foraminifers *Globorotalia menardii* and *Globorotalia tumida* and their ancestors, which serve as model organisms, and which can be traced back in the stratigraphic column until Miocene times (23.8 million years ago to 5.3 million years ago). The goal of these studies is to collect data for a detailed quantitative morphometric differentiation of such forms from several geological time-slices around the globe. Applying the concept of «evolutionary prospection», which includes mapping the morphological shell variability through time and geography it is attempted to derive and document basic evolutionary models for the marine plankton. Only through a profound knowledge about the evolutionary history of these organisms it is possible to improve current species concepts. The study material comes from international research programs such as the Deep-Sea Drilling Project (DSDP), the Ocean Drilling Program (ODP), or other oceanographic research studies. A novelty in the present investigation is the application of AMOR (from Automated Measurement system for the mORphology of microfossils), a robot that helps imaging the thousands of foraminiferal specimens, and that was built in close collaboration with students and members of the Institute for Automation at the Applied University of Northwestern Switzerland (FHNW).

Key words: evolution, planktonic foraminifera, *Globorotalia menardii*, morphometry, automation.

Warum ist Evolution interessant?

Evolution und biogeochemische Kreisläufe

Einer der tiefgreifendsten Einflüsse des Lebens auf die globale Umwelt der Erde geschah mit dem Erstauftreten von Sauerstoff-produzierenden Einzellern vor über 3.8 Milliarden Jahren. Dank der Photosynthese konnte sich seit damals eine Sauerstoff-Hülle aufbauen, in welcher höheres Leben erst gedeihen konnte (Schidlowski 1981, Hayes 2002, Falkowski 2003). Höhere Lebensformen, wie zum Beispiel mehrzellige Lebewesen, begannen sich erst vor rund 545 Millionen Jahren zu entwickeln. Eine ähnlich grosse Umwälzung war die Entwicklung von Kalkschalen bildendem, einzelligem Plankton während der letzten 220 Millionen Jahre (Thierstein und COSOD II WG5-Members 1988, Spencer-Cervato 1999, Falkowski et al. 2004, Schulz und Riebesell 2004). Vor dieser Zeit bestanden Tiefsee-Sedimente hauptsächlich aus Ton- oder Kieselsteinen oder aus Sandstein. Beispiele hierzu bieten die dunklen Alaunschiefer aus dem Ordovizium (vor 489 – 443 Millionen Jahre) Südkanadiens oder die bekannten Bundenbach-Schiefer aus dem Devon (vor etwa 390 Millionen Jahren) Mitteldeutschlands. Marine Karbonate sind aus dem Paläozoikum (dem Zeitraum vor 545–248 Millionen Jahren) als Riffe von Korallen, Moostierchen, Schwämmen oder als Kalke aus den Resten von Seelilien bekannt. Diese Organismen lebten hauptsächlich im flachen Schelfbereich der damaligen Meere. Mächtige Tiefseekarbonate entstanden erst viel später (Van de Poel und Schlager 1994), wie zum Beispiel die Kalkabfolgen der Maiolica-Formation in Norditalien, welche erst seit der oberen Jurazeit vor rund 150 Millionen Jahren abgelagert wurden. Damals entwickelten sich einzellige, meeresbewohnende Kalkalgen – die Coccolithophoriden (Abb. 1), welche bis heute sehr wichtige Kalkproduzenten sind (Bown et al. 2004). Die Produktion gewisser Arten dieser Algen ist zuweilen so gross, dass die durch sie verursachte Verfärbung der Meeresoberfläche aus dem Weltraum erkannt werden kann (Falkowski 2003, Balch 2004).

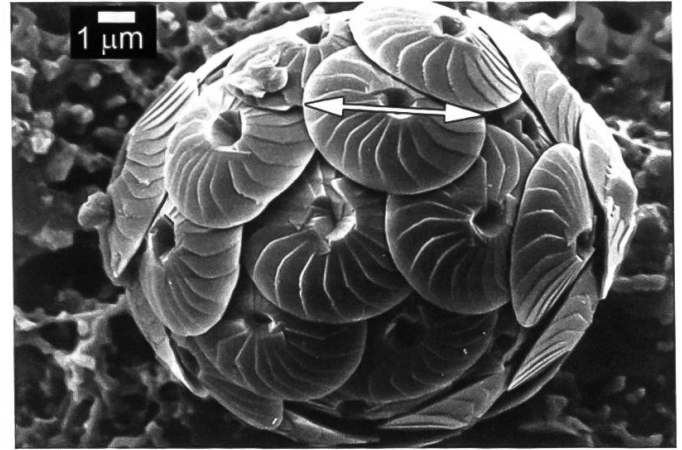


Abb. 1: Elektronenmikroskopische Aufnahme der einzelligen Meeresalge *Calcidiscus leptoporus* aus der Gruppe der Coccolithophoriden. Die runden Plättchen (Coccolithen genannt) bestehen aus Kalk. *C. leptoporus* ist gekennzeichnet durch typisch gekrümmte Elemente auf der Plättchenoberfläche. Die Formvariabilität dieser Art kann durch den Durchmesser der Coccolithen (Pfeil) und die Anzahl der Elemente auf der Plättchenoberfläche charakterisiert werden. Coccolithen sind ein wichtiger Bestandteil von Tiefsee-Ablagerungen seit der oberen Jurazeit.

Auch tierisches einzelliges Kalkplankton, wie zum Beispiel planktonische Foraminiferen (Abb. 2), begann sich während der Jurazeit (vor 205–142 Millionen Jahren), vor allem aber ab während der darauf folgenden Kreidezeit (vor 142–65 Millionen Jahren), mächtig zu entwickeln (Bolli et al. 1985, Bolli 1986, Coxall et al. 2007). Im Verlaufe der Zeit nahm die Anzahl der Arten dieser Kalk-Planktongruppen sehr rasch zu und begann die Meere zu dominieren. In den modernen Ozeanen machen die beiden Gruppen den überragenden Anteil des Kalkschlammes in der Tiefsee aus (Schiebel 2002). Dies hatte einen nachhaltigen Einfluss auf die Karbonat- und Kohlenstoffchemie des Meerwassers zur Folge (Knoll 2003). Im heutigen Ozean spielt, neben den Korallen, gerade das Kalkplankton eine wichtige Rolle für den Grad der Übersäuerung, beziehungsweise für die Pufferung des Meerwassers (Riebesell et al. 2007, Moy et al. 2009, Titz 2009). Auch die Evolution anderer Planktongruppen war für den Kohlenstoffhaushalt der Meere wichtig (Falkowski 2003, Schmidt et al. 2006). Dinoflagellaten (Algen aus der Gruppe der Panzergeissler), zum Beispiel, waren für das gehäufte Aufkommen organisch reicher Sedi-

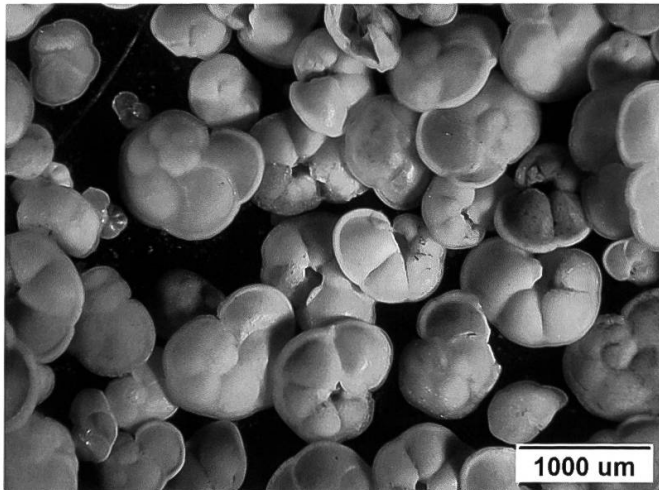


Abb. 2: Lichtmikroskopische Aufnahme von Schalen von *Globorotalia menardii*, einer noch heute lebenden Art von tropischen planktonischen Foraminiferen. Die Schalen dieser tierischen Einzeller können bis zu 77 % des biologisch produzierten Kalkschlammes der heutigen Tiefsee-Ablagerungen ausmachen (Schiebel 2002).

mente während der unteren Jura- und der unteren Kreidezeit mitverantwortlich. Anhäufungen von organisch reichen Sedimenten sind besonders wichtig für die Entstehung von Erdöl und Erdgas. Weitere nichtkalkige Plankton-Organismen, welche einen grossen Einfluss auf den Elementar-Kreislauf der Meere ausübten (Mutterlose 2005), sind die Kieselalgen (Diatomeen) und die Strahlentierchen (Radiolarien): Deren mikroskopische Schalen bestehen aus amorpher Kieselsäure. Ihre Skelette werden heutzutage bevorzugt in Sedimenten des Südpolarmeeres angereichert (Berger und Herguera 1992). Die Entwicklung und die Verbreitung des Kieselplanktons hängen eng mit plattentektonischen Bewegungen zusammen (Berger und Wefer 1996). Zum Beispiel hat die Öffnung der Tasman-Strasse (Aufbrechen der Landverbindung zwischen Australien und der Antarktis) seit dem Eozän (vor rund 55–34 Millionen Jahren) sowie der Drake-Passage (die Meeresstrasse zwischen Südamerika und der Antarktischen Halbinsel) während des frühen Miozäns (vor 23.8 Millionen Jahren) die Entstehung des Zirkum-Antarktischen Strömungssystems ermöglicht (Exon et al. 2000). Diese Ereignisse führten schlussendlich zur Bildung der so genannten «Kieselfalle» und der kieselsäurereichen Sedimente im Südpolarmeer.

Die erhöhte biologische Produktion von Kiesel- und Kalkplankton ist von grösster Bedeutung für ein wirkungsvolles Recycling des atmosphärischen Kohlenstoffs (CO_2) und dessen Endlagerung in den Tiefsee-Sedimenten. Einen grossen Anteil hierfür übernehmen die oben genannten einzelligen, planktonisch lebenden Einzeller, welche an der Basis der Nahrungskette stehen. Es ist deshalb interessant, die Entwicklungsgeschichte dieser Organismen besser kennen zu lernen und die Ursachen für deren Evolution aufzudecken. Warum waren manche Planktongruppen erfolgreicher als andere? Und wie geht die Bildung neuer Arten in der Natur überhaupt vor sich?

Konzepte zur Artbildung

Entstehung neuer Arten durch Fortpflanzungs-Isolation und Divergenz

Die Voraussetzung für die heutige Artenvielfalt ist die andauernde Entstehung neuer Arten aus ihren Vorgängern, ein biologischer Prozess, der als Speziation bezeichnet wird. Dazu müssen gewisse Voraussetzungen erfüllt sein: Der genetische Code einer Art muss veränderbar sein, ohne dass die Art ausstirbt. Bei der Fortpflanzung und der Vererbung ist es möglich, dass Veränderungen im Gen-Bestand auf verschiedene Art und Weise auftreten können. Mutation, Rekombination oder Aufnahme fremder Genfragmente sind auf dem molekularen Niveau wichtige Prozesse. Solange Mutationen keinen negativen Einfluss auf die Fortpflanzungsfähigkeit der Nachkommen haben oder gar tödlich sind, werden die mutierten Gen-Abschnitte an die Nachkommen weitergegeben. Mit der Zeit häufen sich veränderte Gen-Abschnitte an, so dass sich über viele Generationen hinweg in jeder Fortpflanzungsgemeinschaft eine immer stärkere Variation einstellt. Durch diese genetische Drift über Hunderttausende von Jahren entfernen sich Mutterpopulation und Mutanten genetisch so stark voneinander, dass die gegenseitige Fruchtbarkeit nicht mehr gewährleistet ist. Tritt dieser Zustand ein, so spricht man von Fortpflanzungs-Isolation zwischen Mutter- und Tochterpopulation (Mayr 1957, Dobzhansky 1970,

Mayr 1967). Hat sich eine solche reproduktive Isolation eingestellt, beginnt auch Artbildung, wobei die Eigenschaften der Mutter- und der Tochterpopulation weiter auseinanderstreben (Divergenz, siehe Abb. 3). Divergenz kann sich auf vielerlei Weise ausdrücken, zum Beispiel in Form von Farb-, Geruchs-, Gesangs-, Verhaltensveränderungen, oder als Veränderung der Genitalstrukturen, sodass Fortpflanzung unterbunden wird (Dobzhansky 1970). Auch eine Verschiebung der saisonalen Fortpflanzungsperiode kann zur reproduktiven Isolation führen. Reproduktive Isolation kann auf Grund von räumlichen Veränderungen und zeitlich schwankenden Umwelteinflüssen verstärkt werden. Dies widerspiegelt sich in den Ablagerungen in unterschiedlichen geographischen Verbreitungsmustern von Vorgängern und Nachkommen. Genetisches Auseinanderstreben ist oft (aber nicht immer) durch morphologische Divergenzen begleitet, einer wichtigen Voraussetzung, dass Evolution überhaupt mit Hilfe von Fossilien verfolgt werden kann. Das Aufspüren und Dokumentieren von Evolutionsmustern in den Sedimenten ist eine wichtige Aufgabe der Paläontologie.

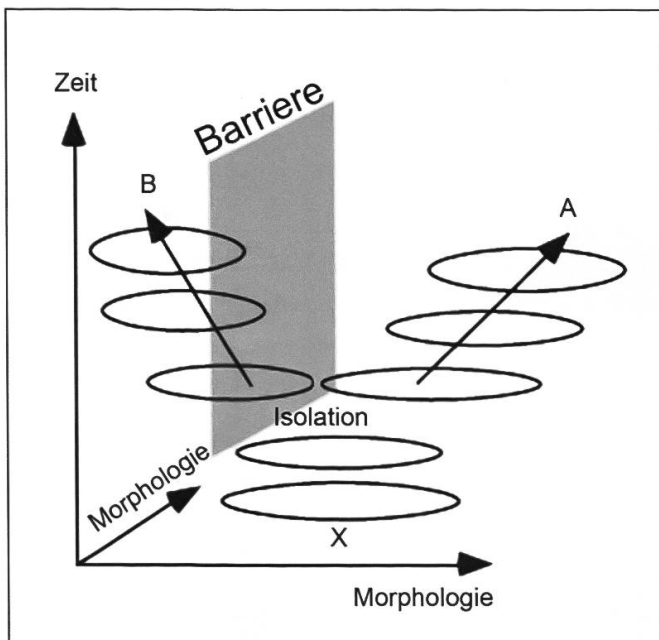


Abb. 3: Schematische Darstellung der Artbildung (Speziation) als Folge der reproduktiven Isolation und nachfolgende Divergenz (=Auseinanderstreben von Vorgängerart X und Nachfolger A und B). Die Ellipsen symbolisieren die morphologische Veränderung von Schalen in zeitlich aufeinanderfolgenden Schritten.

Erkennung der Artbildung im fossilen Bereich

Zeitliche Artbildungsmuster

Das Studium der Artbildung erfordert ein gründliches Verständnis der biologischen und ökologischen Eigenschaften einer Art. Darum sind Beobachtungen innerhalb ein und desselben Zeithorizontes notwendig. Um eine Art verstehen zu können, müssen aber auch deren Veränderungen entlang der geologischen Zeitachse beobachtet werden. Dies ist durch morphologische Vergleiche in geologischen Profilen an verschiedenen Standorten möglich. Die Paläontologie hat gezeigt, dass Artbildung in zwei verschiedenen Modi auftritt: Speziation kann kladogenetisch oder anagenetisch sein (Stanley 1979, Lazarus 1983, Futuyma 1986; siehe Abb. 4). Bei der kladogenetischen Artbildung (Kladogenese) tritt eine Aufspaltung der Vorgängerpopulation in zwei neue Tochterpopulationen auf. Mit anagenetischer Artbildung (Anagenese) ist eine Veränderung in eine bestimmte Richtung gemeint, wobei sich eine direkte Eins-zu-eins-

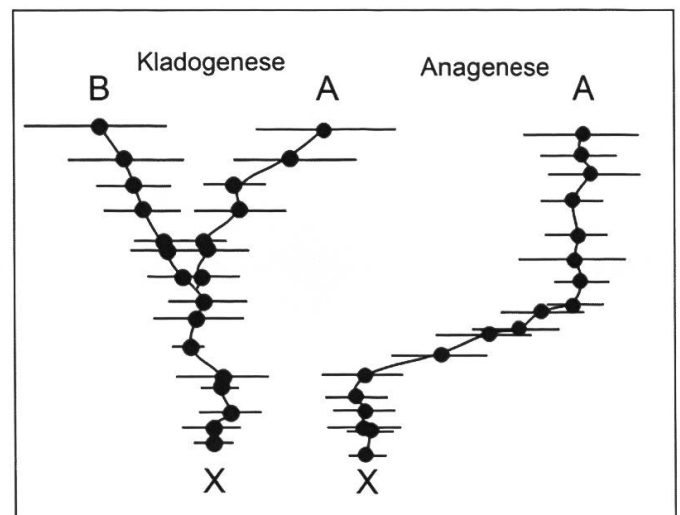


Abb. 4: Theoretischer zeitlicher Verlauf der Artbildung. Bei der Kladogenese tritt eine Aufspaltung der Vorgängerart in zwei Nachfolgerarten auf. Bei der Anagenese besteht eine direkte Eins-zu-eins-Beziehung zwischen Vorläufer- und Nachfolgerart. Artbildung kann langsam (graduell) oder rasch (punktuell) vor sich gehen. In vertikaler Richtung verläuft die Zeit (oben: jung, unten: alt), in horizontaler Richtung verläuft eine morphologische Messgröße (zum Beispiel die Größe der Schalen).

Beziehung zwischen Vorgängern und Nachkommen einstellt (=phyletische Evolution). Bei Kladogenese ist die Abgrenzung von Mutter- und Tochterart einfacher zu interpretieren als bei Anagenese: Bei Mustern der Anagenese wären auch Anpassungen an neue Umweltbedingungen eine denkbare Erklärung, ohne dass echte Artbildung stattgefunden hätte. Durch Aufspüren und Dokumentation morphologischer Muster in den Sedimenten kann besonders die Mikropaläontologie einen wichtigen Beitrag zum besseren Verständnis der Entstehung von Arten leisten.

Geographische Muster bei der Artbildung

Bei der Artbildung ist nicht nur die zeitliche Abfolge von Vorfahren und Nachkommen wichtig, sondern deren biogeographische Verbreitung spielt eine ebenso grosse Rolle für das Aufspüren von Speziation (Lazarus 1983, Hall 1993). Dies ist umso wichtiger, weil sich die räumliche Art und Weise der Isolation bei der Artbildung auf die fossilen Schalen in den Sedimenten durchpaust. Sind zum Beispiel Mutter- und Tochterart im Plankton durch eine geographische Barriere getrennt worden, so erkennt man deren geographische Auftrennung auch im darunterliegenden Sediment. Im genannten Falle spricht man von allopatrischer Speziation (Abb. 5). Die räumlich getrennten Tochterpopulationen geraten mit der Vorgängerpopulation für lange Zeit nicht mehr in Kontakt und divergieren in geographischer Isolation. Bei einer allfälligen späteren Wiedervereinigung der Lebensräume haben sich die Populationen genetisch so weit voneinander entfernt, dass Vermehrung zwischen ihnen nicht mehr möglich ist. Ein schönes Beispiel hierzu bietet die Entstehung der Mittelamerikanischen Landbrücke während der Zeitspanne vom Miozän (vor 23.8–5.3 Millionen Jahren) bis ins Pleistozän (Zeitspanne vor 1.8 Millionen Jahren bis vor rund 10000 Jahren). Damals wurde die ursprüngliche Meeresverbindung zwischen Atlantik und Pazifik durch plattentektonische Bewegungen permanent geschlossen. Viele tropische Plankton-Populationen aus diesen beiden Meeren sind mit dieser Schliessung voneinander getrennt worden und leben heute voneinander getrennt (Jackson et al.

1996, Knappertsbusch 2007). Das damit verbundene geographisch-zeitliche Verbreitungsmuster lässt sich durch geeignete Wahl des Untersuchungsmaterials besonders eindrucksvoll an planktonischen Mikrofossilien rekonstruieren, gerade weil diese in den Tiefseeablagerungen sehr häufig und weit verbreitet sind.

Komplizierter ist die Sachlage, wenn Mutter- und Tochterart denselben Raum in der Wassersäule einnehmen, also miteinander koexistieren. Trotzdem können sie reproduktiv getrennt nebeneinander leben. Dann spricht man von sympatrischer Artbildung (Abb. 5). In diesem Falle sind die Vertreter der Vorgängerart und der Nachkommenart im selben Sedimentpaket vermischt und nicht immer leicht voneinander zu unterscheiden.

Geschieht die Aufteilung des Lebensraumes im Meer vertikal (z.B. durch Temperaturschichtung der oberen Wassermassen oder wegen des abnehmenden Lichtes mit zunehmender Wassertiefe) so wird die ursprünglich homogen verteilte Planktonpopulationen in eine höher gelegene und eine tiefergelegene Population aufgeteilt (Abb. 6). Bleibt diese vertikale Isolation erhalten, so können Selektionsdruck und Anpassung über längere Zeit eine reproduktive Isolation aufbauen, so dass sich neue Arten herausbilden. In diesem Falle ist die Speziation im darunterliegenden Sediment nicht so leicht nachweisbar: Zwar mögen sich morphologische Unterschiede mit der Zeit eingestellt haben, die entstandenen morphologischen Varianten bleiben im Sediment aber vermischt und zeigen keine geographisch trennende Abgrenzung auf. Statt dessen entsteht ein Muster, welches ähnlich ist wie bei der sympatrischen Artbildung. Immerhin, und falls sich die reproduktive Isolation und Diversifizierung auch schalenmorphologisch ausprägt, zeigt das Sediment eine zweigipflige oder mehrgipflige Häufigkeitsverteilung von Mutter- und Tochterpopulation. Die restlose Aufklärung der Artbildung bei dieser «pseudo-sympatrischen» Artbildung erfordert aber zusätzliche Hinweise, welche sich zum Beispiel über die Rekonstruktion der Wassertiefe, in welcher die Arten gelebt haben, aufschlüsseln lassen. Geeignete Umweltindikatoren dafür sind stabile Sauerstoff-Isotope oder Verhältnisse von Kalzium zu Magnesium in

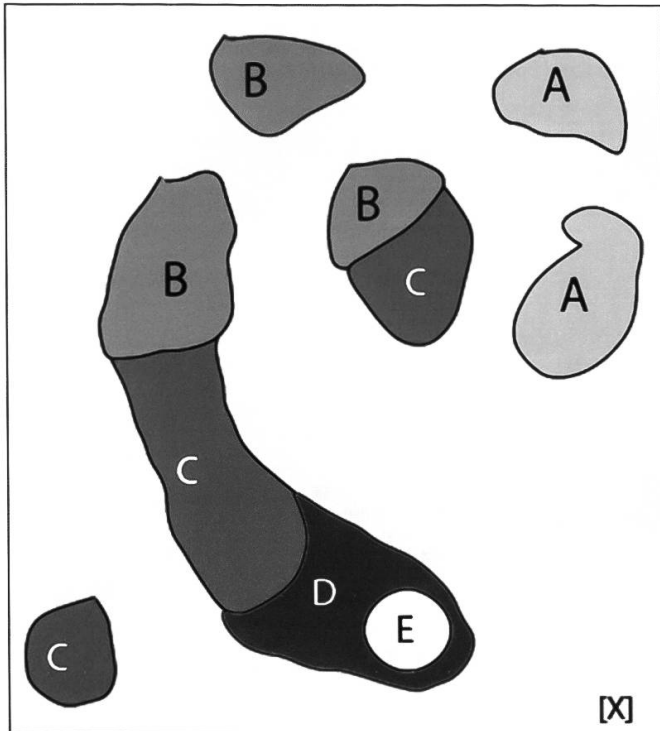


Abb. 5: Muster der geographischen Isolation im Zeitquerschnitt zur Zeit X (modifiziert nach Hall 1993). Die Art A ist von den übrigen Arten B, C und D geographisch getrennt (allopatrische Isolation). Art E teilt ihr Verbreitungsgebiet mit Art D (sympatrische Isolation). Die Art B grenzt in ihrer Verbreitung an Art C. Die Grenze folgt einem ökologischen Gradienten (parapatrische Isolation). Arten B, C und D variieren kontinuierlich und folgen einem ökologischen Gradienten. Eine kleine Population der Art C lebt in peripherer Isolation (linke Ecke unten), am Rande des Verbreitungsgebietes dieser Art.

den Schalen (Norris und Corfield 1998, Lear et al. 2000, Anand et al. 2003, Regenberg et al. 2010). Diese geochemischen Indikatoren bilden die vertikale Temperaturverteilung der oberen Wasserschichten ab und helfen bei der Rekonstruktion des Lebensraumes der ehemaligen Planktongruppen aus den fossilen Schalen (Schweitzer und Lohmann 1991, Chaisson 2003). Besonders schwierig wird es, wenn bei der Artbildung gar keine morphologische Veränderung auftritt, was auch möglich ist (kryptische Artbildung, siehe weiter unten).

Eine dritte Form der Fortpflanzungs-Isolation findet statt, wenn Artbildung entlang gemeinsamer ökologischer oder klimatischer Grenzen stattfindet (parapatrische Isolation, Abb. 5). Dieses Muster lässt sich in den geologischen Archiven einfacher feststellen, zum Beispiel wenn

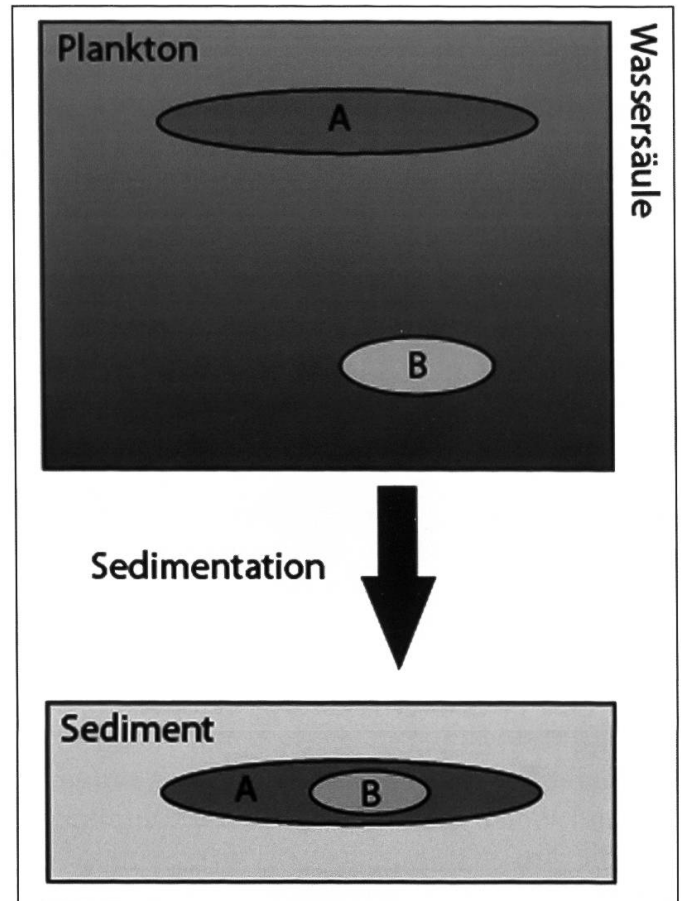


Abb. 6: Vertikale Isolation in der Wassersäule und Auftrennung in eine neue Planktonart: Die ursprüngliche Art A bevölkert zuerst die gesamte Wassersäule. Durch Bildung einer stabilen oberen und unteren Wasserschicht wird die Population in zwei Gruppen aufgetrennt. Bleibt die Trennung über lange Zeit aufrecht erhalten, so entwickeln die beiden Populationen Unfruchtbarkeit, und es entsteht eine neue Art B in der tieferen Schicht. Interessant an diesem Fall ist, dass die Schalen beider Planktonarten im darunterliegenden Sediment dieselbe geographische Verbreitung aufweisen. So wird sympatrische Artbildung vorgetäuscht. Echte Sympatrie würde vorliegen, wenn die Art B inmitten der Planktonart A leben würde. Solche Situationen können mit temperaturabhängigen Spurenelementen oder Isotopen entschlüsselt werden.

sich morphologische Veränderungen zwischen Mutter- und Tochterart entlang paläoozeanographischer Trends ausgeprägt haben, welche ihrerseits an der Sedimentbeschaffenheit oder an Faunen- oder Florenspektren erkennbar sind.

Bei all den genannten Formen der räumlich-geographischen Isolation zwischen Vorgänger und Nachfolgearten kann die zeitliche Abfolge der Evolutionsmuster von kladogenetischer oder anagenetischer Natur sein.

*Unerwartet schwierig:
Artbildung im Verborgenen*

Bis vor wenigen Jahren gingen die Paläontologen davon aus, dass fossile Arten morphologisch unterscheidbar sind und dass Artbildung durch Nachweis des morphologischen Überganges von der Vorgängerform in die nachfolgende Form belegbar ist. Neuere Studien an rezenten Mikrofossilien zeigen aber, dass sich innerhalb einer morphologisch homogenen Gruppe mehrere genetisch unterscheidbare Arten verbergen

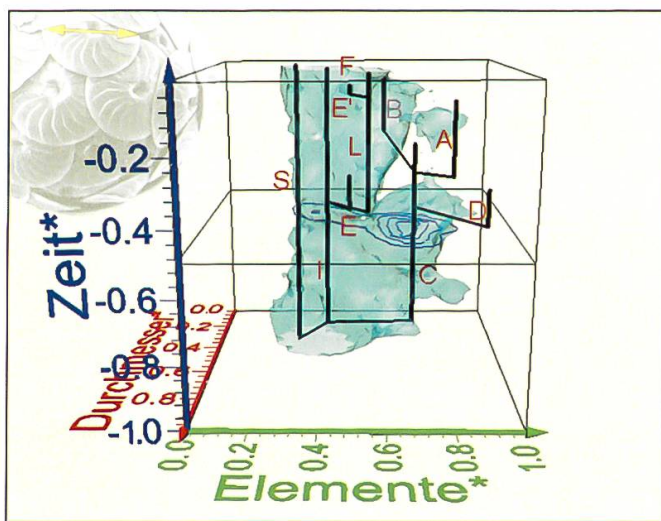


Abb. 7: Beispiel der morphologischen Evolution der in Abb. 1 gezeigten Alge *Calcidiscus leptoporus*. Dargestellt ist die komplexe Veränderlichkeit der Anzahl der gekrümmten Elemente auf den Coccolithenplättchen in Abhängigkeit des Durchmessers der Plättchen durch die geologische Zeit hindurch (Daten aus Knappertsbusch et al. 1997, Knappertsbusch 2000 und 2001). Die (*) bei den Angaben der Koordinatenachsen bedeuten, dass die jeweiligen Achsen zur besseren Darstellung auf Werte von 0 bis 1 skaliert wurden. In Wirklichkeit reicht der Durchmesser (rote Achse) von 0 bis 13.5 Mikrometer, die Anzahl Elemente (grüne Achse) von 0 bis 53, und die geologische Zeit von 0 bis 23.08 Millionen Jahre vor heute. Die hellblaue Fläche umschließt den Bereich aller gemessenen Plättchen, welche die gleiche Häufigkeit für den jeweiligen Durchmesser und die jeweilige Anzahl Elemente zu einer bestimmten Zeit aufweisen. Ein Beispiel einer Häufigkeitsverteilung ist für die Zeit* bei 0.5 eingeblendet. Das eingeblendete Verzweigungsdiagramm (schwarze Linien) zeigt Verwandtschaftsverhältnisse, welche auf Grund der Form der Coccolithen hergeleitet wurden. Die Buchstaben kennzeichnen morphologische Varianten. Der nach rechts weisende, dicke hellblaue Ast führt zum Beispiel zur Morpho-Varianten D, welche ausgestorben ist.

können (Huber et al. 1997, Darling et al. 2000). Genetisch verschiedene Organismen, die morphologisch nicht unterscheidbar sind, nennt man kryptische Arten. «Versteckte» Artbildung ist keine Seltenheit, wie zahlreiche Beispiele aus der Biologie belegen (Knowlton 1993, Westheide 1999, Merilä et al. 2001, Norris et al. 1996, Darling et al. 2004). In der Biologie stellt das Vorkommen kryptischer Spezies die Taxonomen nicht so sehr vor grosse Schwierigkeiten, gibt es doch bei lebenden Arten neben der morphologischen Kennung noch viele andere Merkmale, derer man sich bei der Artbestimmung bedienen kann. Beispiele sind Verhaltensweisen wie Balz- und Fortpflanzungsverhalten, Züchtungsergebnisse, direkter genetischer Nachweis, Farben, Geruchs- oder akustische Kennung. In der Paläontologie sind solche biologischen Merkmale bei der Klassifizierung fossiler Arten in der Regel nicht anwendbar, denn sie hinterlassen kaum Spuren. Stattdessen ist man im fossilen Bereich auf morphologische Merkmale und auf einige wenige andere Möglichkeiten wie zum Beispiel die geochemische Zusammensetzung von Schalen- und Hartteilen angewiesen.

Trotzdem kann bei ausgestorbenen Arten kryptische Speziation unter günstigen Umständen aufgezeigt werden. Dies ist zum Beispiel möglich unter Verwendung von stabilen Isotopen im Falle der Isolation durch vertikale Schich-

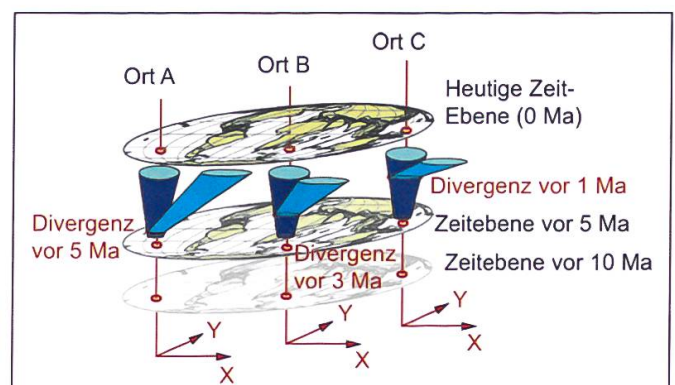


Abb. 8: Konzept der «Prospektion für Evolutionsmuster». Die Abspaltung der hellblauen Nachkommensart vom dunkelblauen Vorgänger fand an unterschiedlichen Orten zu verschiedenen Zeiten statt. Ein solches Muster kann nur durch ein regelmässiges und dichtes Maschengitter von Proben in Raum und Zeit rekonstruiert werden. Die roten Achsen X und Y stehen für morphologische Variablen.

tion des Wassers, wie bei der oben erwähnten «pseudo-sympatrischen» oder «vicarianten» Artbildung erwähnt wurde (Chaisson 2003, Schweitzer und Lohmann, 1991). Jedenfalls eröffnet das Problem der kryptischen Artbildung ein interessantes gemeinsames Forschungsfeld für Biologen, Paläontologen und Genetiker.

Überlagerung von ökologischen und evolutiven Mustern

Artbildung beinhaltet immer einen lang andauernden Prozess von reproduktiver Isolation. Lange Zeit bedeutet in diesem Zusammenhang Millionen von Generationen und Zeitspannen in der Dimension wiederkehrender Klimaveränderungen. Der Zeitmassstab der Artbildung erstreckt sich über Zehntausende von Jahren bis Jahrmillionen (Lazarus, 1986, De Vargas et al. 2001), ist also deutlich länger als Fluktuationen von Ökosystemen, die sich über Hunderte bis Tausende von Jahren abspielen (van Cappellen, 2003). Eiszeitliche Klimazyklen, welche mit einer Periodizität von 20000–100000 Jahren auftreten, können zur permanenten Isolation führen und neue Arten hervorrufen, unter anderem auch durch permanente grossräumige Ausbreitung («dispersal») entlang von Meeresströmungen (Sexton und Norris 2008). Kurzzeitige Exkurse des Klimas führen meistens zu Ausweichs-Wanderungen von Populationen. Nicht immer ist klar, welche Ursachen wahrgenommen werden, wenn morphologische Veränderungen an Fossilien durch die geologische Zeit hindurch verfolgt werden. Sind solche Veränderungen ökologischen Vorgängen zuzuschreiben, also auf äusseren physikalischen oder biogeochemischen Druck hin entstanden? Oder sind sie eine Folge des immerwährenden Wettlaufes um Nahrung und Lebensraum zwischen Konkurrenten? Oder liegen spontane Mutationen vor, die rein zufällig auftreten und die sich rückblickend in eine bestimmte Richtung bewegt haben? Diese Fragen sind sehr schwierig zu beantworten. Resultate aus eigenen Untersuchungen lassen vermuten, dass ökologischer Druck – auf Grund von grossräumigen Klimaschwankungen oder wegen paläozeanographischer Umwälzungen – ein wichtiger Antrieb für die Evolution darstellt (Knappertsbusch 2007, Schmidt et al. 2004).

Bedeutung des Nachweises von Artbildungsmustern für die Klassifikation von lebenden und fossilen Arten

Der Nachweis von Artbildung spielt nicht nur für die geologische Altersbestimmung eine wichtige Rolle (McGowran 2005), sondern ist von grundlegendem Interesse für das Aufstellen von Artkonzepten. Das gängigste Artkonzept ist jenes der weiter oben beschriebenen Fortpflanzungs-Isolation, mit welchem ein Grossteil der lebenden und fossilen Fauna und Flora erklärt werden kann. Reproduktive Isolation kann in letzter Konsequenz aber nur durch erfolgreiche Zuchtexperimente an lebenden Organismen nachgewiesen werden. Auch der genetische Nachweis der Zugehörigkeit zu einer bestimmten Art erfordert Lebendmaterial. Das Gedankengebäude der reproduktiven Isolation als Artkonzept fusst deshalb auf der heutigen Zeitebene, das heisst auf lebenden Organismen. Obwohl die molekular-taxonomische Phylogenie und die kladistische Taxonomie als Methoden verfeinernd hinzukommen (Wägele 2001), bleibt in diesem Denkansatz die paläontologische Perspektive unberücksichtigt. Ein umfassendes Artkonzept muss aber die historische Komponente miteinbeziehen. Nur entlang der Zeitachse kann die Evolution einer Vorgängerart in eine nachfolgende Art beobachtet und somit voneinander abgegrenzt werden, was die paläontologische Analyse erfordert. Dabei gelangt hauptsächlich der morphologische Ansatz zur Anwendung.

Insbesondere bei gradueller Evolution ist das Aufspüren morphologischer Artbildung für die Definition von Arten wichtig. Erst wenn morphologische Artbildung (zum Beispiel Kladogenese) hinreichend dokumentiert werden kann, ist die Existenz einer Art wirklich begründet (Willmann 1985, Pearson 1996, Wägele 2001). Abb. 7 zeigt diesen Sachverhalt auf. Ebenso wichtig ist der Aussterbe-Horizont für die Charakterisierung einer (ausgestorbenen) Art. Solche Momente stellen die zeitlichen Fixpunkte zur Aufdeckung der Verwandtschaftsverhältnisse dar. Mit dem Feststellen der zeitlichen Spanne, in der eine Art auftritt, ist das Artkonzept von der paläontologischen Seite her befriedigt.

Das Besondere an Fossilien ist, dass sich nur an ihnen durch gezielte und sorgfältige Analyse Artbildung in der Vergangenheit tatsächlich beobachten lässt, wie das Beispiel der zu Beginn abgebildeten Meeresalge *Calcidiscus leptoporus* zeigt (Abb. 7). In diesem Falle konnte die überraschend vielfältige morphologische Veränderlichkeit von *C. leptoporus* durch Vermessung der Coccolithenplättchen sowohl geographisch weltweit (Knappertsbusch et al. 1997), als auch stratigraphisch (Knappertsbusch 2000 und 2001) dokumentiert werden.

Prospektion nach Evolutionsmustern mit Hilfe eines Roboters

Die obigen Überlegungen zeigen die Notwendigkeit der Auskartierung der geographischen Veränderlichkeit von Arten durch die geologische Zeit hindurch. Es reicht nicht aus, die Evolution einer fossilen Art an Hand eines einzigen Bohrkernes oder Profiles zu dokumentieren, wie dies bis zu den 1980er oder 1990er Jahren oft der Fall war, sondern die biogeographische Variation muss ebenfalls berücksichtigt werden. Dies haben auch Untersuchungen am Naturhistorischen Museum in Basel über die eingangs erwähnte planktonische Foraminifere *Globorotalia menardii* (siehe Abb. 2) aus modernen Tiefseesedimenten bestätigt (Brown 2007). Eine solche «Prospektion nach Evolutionsmustern» in den Sedimentarchiven ist in Abb. 8 als Denkansatz schematisch skizziert.

Immer noch sind detaillierte paläontologische Aufzeichnungen durch Raum und Zeit eher die Ausnahme, weil die Analysen eines solchen Maschenwerkes von Proben durch Raum und Zeit besonders aufwändig sind. Zur Vereinfachung solcher Untersuchungen wurde in Zusammenarbeit mit Studenten der Fachhochschule Nordwestschweiz ein Abbildungs-Automat verwirklicht (Abb. 9). «AMOR», so heisst dieses Gerät (abgeleitet von Automated Measurement system for the mORphology of microfossils) ist weltweit das einzige Instrument, welches Mikrofossilien unter einem Binokular automatisch positioniert und orientiert, sodass sie in einer vorgegebenen Standardposition abgebildet werden können (Knappertsbusch et al. 2009). Eine

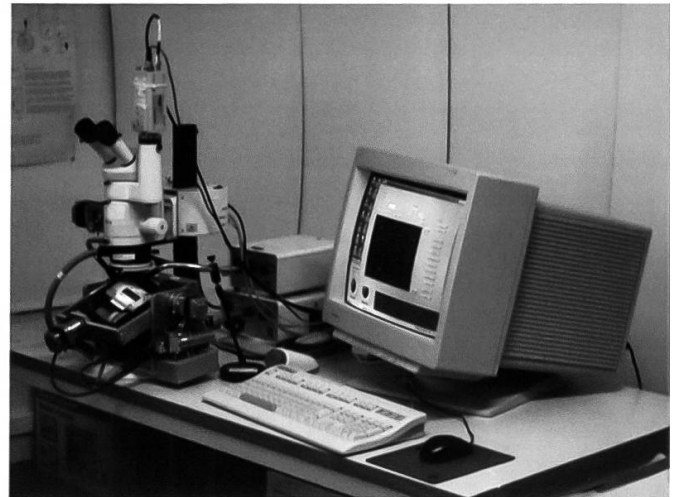


Abb. 9: Der Roboter AMOR zur automatischen Positionierung, Orientierung und digitalen Abbildung von Foraminiferenschalen unter einem Binokular. Die mechanisch beweglichen Teile des Roboters sind der Schwenktisch unter dem Mikroskop, der mit den Fokussier-Bewegungen des Mikroskopes gekoppelt ist.

standardisierte Orientierung der Mikrofossilien unter dem Binokular ist für den Vergleich verschiedener Schalen unerlässlich. Die gewonnenen Bilder werden digital analysiert und die so gewonnenen Daten auf dem Computer statistisch untersucht. In Analogie zu ROVs (Remotely Operated Vehicles) welche in der Meeresforschung eingesetzt werden, können mit AMOR die Umrisse oder bestimmte Formparameter über eine grosse Menge von Mikrofossilien in den Sedimentarchiven untersucht werden. Zwar müssen die Schalen immer noch aus dem Sediment isoliert und für die Messung aufbereitet werden, aber ohne dieses Gerät wäre die zu messende Menge an Schalen in vernünftiger Zeit schlichtweg nicht zu bewältigen.

Aussichten

Wie in anderen wissenschaftlichen Disziplinen ist auch hier die Zusammenarbeit der Schlüssel zum Erfolg. Die Paläontologie hat sich in den letzten Jahren zu einem multidisziplinären Forschungsgebiet entwickelt. Neben der Molekularbiologie haben neue rechnergestützte Analysemethoden (automatische Bildanalyse, neuronale Netzwerke, multivariate Statistik, Modellierung, Visualisierungstechniken) sowie verbesserte mikroskopische Abbildungsmethoden neue Zweige

in der Paläontologie eröffnet und werden laufend verbessert. Diese Errungenschaften müssen mit den traditionellen Methoden der Paläontologie, einer verfeinerten Zeitmessung sowie mit ozeanographischem Wissen kombiniert werden, um ein besseres Verständnis für Artbildung und Evolution zu erhalten. Auch AMOR wird laufend verbessert, um der unglaublichen Formenvielfalt der Foraminiferenschalen Herr werden zu können. Denn, Hand aufs Herz, wer weiss denn wirklich, was eine Art – den Menschen inbegriffen – eigentlich ausmacht?

Dank

Das vorliegende Review, die zu Grunde liegenden eigenen Studien sowie die Entwicklung von

AMOR wären nicht möglich gewesen ohne die Unterstützung zahlreicher Personen, öffentlicher Einrichtungen und Institutionen: das Naturhistorische Museum Basel, die Kugler-Werdenberg Stiftung in Basel, der Fonds für Lehre und Forschung des Naturhistorischen Museums Basel, das Geologisch-Paläontologische Institut in Basel (Prof. A. Wetzel, H.-R. Rüegg, C. Schneider), die Stadt Basel, die Fachhochschule Nordwestschweiz (Prof. J. Eisenecker, D. Binggeli, R. Schorpp) sowie der Schweizerische Nationalfonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung. Dr. A. Puschnig und Dr. B. den Brok halfen bei der redaktionellen Arbeit. Ihnen allen möchte ich herzlich danken.

Literatur

- Anand, P., H. Elderfield & M.H. Conte (2003): Calibration of Mg/Ca thermometry in planktonic foraminifera from sediment trap time-series. *Paleoceanography*, 18(2):1050, doi: 10.1029/2002PA000846.
- Balch, W.M. (2004): Re-evaluation of the physiological ecology of coccolithophores. In: Thierstein, H.R. & Young, J.R. (Hrsg.): *Coccolithophores. From Molecular Processes to Global Impact*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 165–190.
- Berger, W.H. & J.-C. Herguera (1992): Reading the sedimentary record of the ocean's productivity. In: Falkowski, P.G. & A.D. Woodhead, (Hrsg.): *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Plenum Press, New York: 455–486.
- Berger, W.H. & G. Wefer (1996): Expeditions into the Past: Paleooceanographic Studies in the South Atlantic. In: Wefer, G., W.H. Berger, G. Siedler & D.J. Webb (Hrsg.): *The South Atlantic: Present and Past Circulation*. Springer Verlag Berlin Heidelberg: 363–410.
- Bolli, H.M., J.B. Saunders & K. Perch-Nielsen (1985): *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bolli, H.M. (1986): Evolutionary trends in planktic foraminifera from Early Cretaceous to Recent, with special emphasis on selected Tertiary lineages. *Soc. Nat. Elf Aquitaine (Production)*, F-64018 Pau Cedex: 565–577.
- Bown, P.R., J.A. Lees & J.R. Young (2004): Calcareous nannoplankton evolution and diversity through time. In: Thierstein, H.R. & J.R. Young (Hrsg.): *Coccolithophores. From Molecular Processes to Global Impact*. Springer Verlag Berlin Heidelberg: 481–508.
- Brown, K.R. (2007): Biogeographic and morphological variation in Late Pleistocene to Holocene globorotalid foraminifera. Dissertation, Universität Basel.
- Chaisson, W.P. (2003): Vicarious living: Pliocene menardellids between an isthmus and an ice-sheet. *Geology*, 31(12): 1085–1088.
- Coxall, H.K., P.A. Wilson, P.N. Pearson & P.F. Sexton (2007): Iterative evolution of digitate planktonic foraminifera. *Paleobiology*, 33(4): 495–516.
- Darling, K.F., Ch.M. Wade, I.A. Stewart, D. Kroon, R. Dingle, & A.J.L. Brown (2000): Molecular evidence for genetic mixing of arctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, 405(6782): 43–47.
- Darling, K.F., M. Kucera, C.J. Pudsey & C.M. Wade (2004): Molecular evidence links cryptic diversification in planktonic protists to Quaternary dynamics. *PNAS* 101(20): 7657–7662.
- De Vargas, C., S. Renaud, H. Hilbrecht & J. Pawlowski (2001): Pleistocene adaptive radiation in *Globorotalia truncatulinoides*: Genetic, morphologic, and environmental evidence. *Paleobiology* 27(1): 104–112.
- Dobzhansky, Th. (1970): *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Exon, N., J. Kennett, M. Malone, & the Leg 189 Shipboard Scientific Party (2000): The opening of the Tasmanian gateway drove global Cenozoic paleoclimatic and paleoceanographic changes: Results of Leg 189. *Joides Journal* 26(2): 11–18.
- Falkowski, P.G. (2003): Der unsichtbare Wald im Meer. *Spektrum der Wissenschaft*, Juni 2003: 56–62.
- Falkowski, P.G., M.E. Katz, A.H. Knoll, A. Quigg, J.A. Raven, O. Schofield & F.J.R. Taylor (2004): The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science* 305(5682): 354–360.
- Futuyma, D.J. (1986): *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hall, M. (1993): Species, Speciation, and Extinction. In: Skelton, P. (Hrsg.): *Evolution. A Biological and Palaeontological Approach*. Addison-Wesley Publishing Company, Workingham, England, in association with The Open University: 370–444.
- Hayes, J.M. (2002): A lowdown on oxygen. *Nature* 417(6885): 127–128.
- Huber, B.T., J. Bijma & K. Darling (1997): Cryptic speciation in the living planktonic foraminifer *Globigerinella siphonifera* (d'Orbigny). *Paleobiology* 23(1): 33–62.
- Jackson, J.B.C., A.F. Budd & A.G. Coates (1996): *Evolution and Environment in Tropical America*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Knappertsbusch, M., M.Y. Cortes & H.R. Thierstein (1997): Morphologic variability of the coccolithophorid *Calcidiscus leptoporus* in the plankton, surface sediments and from the Early Pleistocene. *Marine Micropaleontology* 30: 293–317.
- Knappertsbusch, M. (2000): Morphologic evolution of the coccolithophorid *Calcidiscus leptoporus* from the Early Miocene to Recent. *Journal of Paleontology* 74(3): 712–730.
- Knappertsbusch, M. (2001): A method of illustrating the morphological evolution of coccoliths using 3D animations applied to *Calcidiscus leptoporus*. *Palaeontologia Electronica* 4(1):12 pp., 259KB. URL http://palaeo-electronica.org/2001_1/k2/issue1_01.htm
- Knappertsbusch, M. (2007): Morphological variability of *Globorotalia menardii* (planktonic foraminifera) in two DSDP cores from the Caribbean Sea and the Eastern Equatorial Pacific. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology*, Brest, Article 2007/04 (CG2007_A04). URL http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2007_A04/index.html
- Knappertsbusch, M., D. Binggeli, A. Herzig, L. Schmutz, S. Stapfer, C. Schneider, J. Eisenecker & L. Widmer (2009): AMOR – A new system for automated imaging of microfossils for morphometric analyses. *Palaeontologia Electronica* 12(2), 2T: 20 p. URL http://palaeo-electronica.org/2009_2/165/index.html
- Knoll, A. (2003): Biomineralization and Evolutionary History. In: Dove, P.M., J.J. De Yoreo & S. Weiner (Hrsg.): *Biomineralization. Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54: 329–356.

- Knowlton, N. (1993): Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 189–216.
- Lazarus, D. (1983): Speciation in pelagic protista and its study in the planktonic microfossil record: a review. *Paleobiology* 9(4): 327–340.
- Lazarus, D. (1986): Tempo and mode of morphologic evolution near the origin of the radiolarian lineage *Pterocanium prismatium*. *Paleobiology*: 12(2): 175–189.
- Lear, C.H., H. Elderfield & P.A. Wilson (2000): Cenozoic deep-sea temperatures and global ice volumes from Mg/Ca in benthic foraminiferal calcite. *Science*, 287(5451): 269–272.
- Mayr, E. (1957): Change of genetic environment and evolution. In: Huxley, J., A.C. Hardy & E.B. Ford (Hrsg.): *Evolution as a process*. Allen and Unwin, London: 157–180.
- Mayr, E. (1967): *Artbegriff und Evolution*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- McGowran, B. (2005): *Biostratigraphy. Microfossils and Geological Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Merilä, J., L.E.B. Kruuk & B.C. Sheldon (2001): Cryptic evolution in a wild bird population. *Nature*, 412(6842): 76–79.
- Moy, A.D., W.R. Howard, S.G. Bray & T.W. Trull (2009): Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature Geoscience* 2(4): 276–280.
- Mutterlose, J. (2005): Marine plankton – a proxy for the understanding of Recent and fossil environment. *Paläontologische Zeitschrift* 79(1): 1–2.
- Norris, R.D., R.M. Corfield & J. Cartlidge (1996): What is gradualism? Cryptic speciation in globorotalid foraminifera. *Paleobiology* 22(3): 386–405.
- Norris, R.D. & R.M. Corfield (1998): *Isotope Paleobiology and Paleoecology*. The Paleontological Society Papers 4, The Paleontological Society, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh.
- Pearson, N. (1996): Cladogenetic, extinction and survivorship patterns from a lineage phylogeny: the Paleogene planktonic foraminifera. *Micropaleontology* 42(2): 179–188.
- Regenberg, M., S.N. Nielsen, W. Kuhnt, A. Holbourn, D. Garbe-Schönberg & N. Andersen (2010): Morphological, geochemical, and ecological differences of the extant menardiform planktonic foraminifera *Globorotalia menardii* and *Globorotalia cultrata*. *Marine Micropaleontology* 74: 96–107.
- Riebesell, U., K.G. Schulz, R.G. Bellerby, M. Botros, M. Fritsche, M. Meyerhöfer, C. Neill, G. Nondal, A. Oschlies, J. Wohlers & E. Zöllner (2007): Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean. *Nature* 450(7169): 545–548.
- Schidrowski, M. (1981): Die Geschichte der Erdatmosphäre. *Spektrum der Wissenschaft*, April 1981: 16–27.
- Schiebel, R. (2002): Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. *Global Biogeochemical Cycles* 16(4): 13–1 – 13–21.
- Schmidt, D., H.R. Thierstein, J. Bollmann & R. Schiebel (2004): Abiotic forcing of plankton evolution in the Cenozoic. *Science* 303(5655): 207–210.
- Schmidt, D.N., D. Lazarus, J.R. Young & M. Kucera (2006): Biogeography and evolution of body size in marine plankton. *Earth-Science Reviews* 78: 239–266.
- Schulz, K. & U. Riebesell (2004): Der ozeanische Kalkregen. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 57(12): 686–688.
- Schweitzer, P.N. & G.P. Lohmann (1991): Ontogeny and habitat of modern menardiform planktonic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, 21(4): 332–346.
- Sexton, P.F. & R.D. Norris (2008): Dispersal and biogeography of marine plankton: Long-distance dispersal of the foraminifer *Truncorotalia truncatulinoides*. *Geology* 36(11): 899–902.
- Spencer-Cervato, C. (1999): The Cenozoic Deep Sea Microfossil Record: Explorations of the DSDP/ODP Sample set using the Neptune Database. *Palaeontologia Electronica* 2(2), 270 pp., 2.4 MB. URL http://palaeo-electronica.org/1999_2/neptune/issue2_99.htm
- Stanley, S.M. (1979): *Macroevolution – Pattern and Process*. San Francisco.
- Thierstein, H.R. & COSOD II WG5-Members (1988): Program EPOC: Evolutionary processes in oceanic communities. In: Munsch, B. (Hrsg.): *Report of the 2nd Conference on Scientific Ocean Drilling (COSOD II)*. European Science Foundation, Strassbourg: 107–121.
- Titz, S. (2009): Mehr Kohlendioxid als seit Jahrtausenden. *Spektrum der Wissenschaft*, August 2009: 16–17.
- Van Cappellen, P. (2003): Biomineralization and Global Biogeochemical Cycles. In: Dove, P.M., J.J. De Yoreo & S. Weiner (Hrsg.): *Biomineralization. Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54: 357–381.
- Van de Poel, H.M. & W. Schlager (1994): Variations in Mesozoic-Cenozoic Skeletal Carbonate mineralogy. *Geologie en Mijnbouw* 73: 31–51.
- Wägele, J.-W. (2001): *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Westheide, W. (1999): Cryptic species – theoretical and operational problems. Abstract volume of the XVIIIth Meeting of the Willy Hennig Society held during 12–17 September 1999 in Göttingen: 54.
- Willmann, R. (1985): *Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie*. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

PD Dr. Michael Knappertsbusch
 Naturhistorisches Museum Basel
 Augustinergasse 2
 CH-4001 Basel
 michael.knappertsbusch@unibas.ch