

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 28 · 1984

FILM C 1506

**Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*
Vielteilung der mikrosphärischen und der
megalosphärischen Generation**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 116 m, 10½ min (24 B/s). Hergestellt 1982, veröffentlicht 1983.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Institut für Allgemeine Mikrobiologie der Universität Kiel, Prof. Dr. R. RÖTTGER, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Kamera: J. KAEDING; K.-H. SEACK; Schnitt: B. MILTHALER.

Zitierform:

RÖTTGER, R., und INST. WISS. FILM: Die Großforaminifere *Heterostegina depressa* – Vielteilung der mikrosphärischen und der megalosphärischen Generation. Film C 1506 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von R. RÖTTGER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 28/C 1506 (1984), 20 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. R. RÖTTGER, Institut für Allgemeine Mikrobiologie der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, Biologiezentrum, D-2300 Kiel.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 20 22 02

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

RUDOLF RÖTTGER, Kiel, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1506

**Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*
Vielteilung der mikrosphärischen und der megalosphärischen
Generation**

Verfasser der Publikation: RUDOLF RÖTTGER

Mit 9 Abbildungen

Inhalt des Films:

Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*. Vielteilung der mikrosphärischen und der megalosphärischen Generation. Die Fortpflanzung von *Heterostegina depressa* geschieht über einen Generationswechsel zwischen einem 2–4 mm großen Gamonten (megalosphärische Generation) und einem bis zu 2 cm großen Agamonten (mikrosphärische Generation). Bei der Vielteilung des Agamonten verläßt das Protoplasma das mütterliche Kalkgehäuse und teilt sich im umgebenden Meerwasser in 1000 bis 3000 Tochterzellen, die jungen Gamonten, die neue Gehäuse bilden. Der Film zeigt die Vielteilung des Agamonten und die frühe Individualentwicklung der Gamonten. Außer Gamont und Agamont gibt es eine weitere Form, die wie ein Gamont von *Heterostegina depressa* aussieht, sich aber ungeschlechtlich vermehrt. Nach einer modernen Hypothese ist sie nicht Teil des dimorphen Entwicklungsgangs von *Heterostegina depressa*, sondern eine eigene Art. Auch die Vielteilung dieser noch nicht benannten Art, *Heterostegina sp.*, zeigt der Film.

Summary of the Film:

The larger foraminifera *Heterostegina depressa*. Multiple fission in microspheric and megalospheric generation. *Heterostegina depressa* has an alternation of generations in which a 2–4 mm-sized gamont (megalospheric generation) alternates with an 1–2 cm-sized agamont (microspheric generation). During multiple fission of the agamont, the protoplasm flows out of the calcareous test and then divides into 1000 to 3000 daughter cells, the young gamonts. The film shows the multiple fission of the agamont and the early ontogeny of the gamonts. In addition to gamont and agamont forms another generation has been found which looks like a gamont of *Heterostegina depressa* but which reproduces asexually. According to a new hypothesis this form is not part of the dimorphic life cycle of *Heterostegina depressa* but belongs to a separate species. Also the multiple fission of this unnamed new species, *Heterostegina sp.*, is shown in the film.

Résumé du Film:

Le grand foraminifère *Heterostegina depressa*. Reproduction de la génération microsphérique et de la génération mégalosphérique. La reproduction de *Heterostegina depressa* se fait par une alternance des générations entre un gamonte (génération mégalosphérique) de 2–4 mm et un agamonte (schizonte, génération microsphérique) qui mesure jusqu' à 20 mm. Lors de la division de l'agamonte, le protoplasma quitte le test maternel calcitique et se divise dans l'eau de mer environnante en 1000 à 3000 jeunes gamontes, qui forment leur nouvelle test. Le film montre cette schizogonie et les premiers stades des l'ontogénèse du gamonte. En dehors du gamonte et de l'agamonte, il existe une autre forme, qui ressemble à un gamonte de *Heterostegina depressa*, mais se reproduit asexuel. D'après une hypothèse moderne, cette forme ne fait partie du cycle de *Heterostegina depressa*, mais doit être considérée comme une espèce différente apogamique, quoique proche de *H. depressa*. Le film montre également la schizogonie de cette dernière forme.

Allgemeine Vorbemerkungen

Vielteilung heißt Teilung einer Mutterzelle (Schizont, Meront) in zahlreiche Tochterzellen. Der Vielteilung des Protoplasmas gehen die Kernteilungen voraus. Bei freilebenden Protozoen kommt Vielteilung als alleinige Fortpflanzungsweise nur bei den Foraminiferen vor, spielt aber auch bei den ebenfalls im Meere lebenden Radiolarien neben der Zweiteilung eine große Rolle. Die parasitischen Apicomplexa (hierzu gehören die Sporozoen) vermehren sich ausschließlich durch Vielteilungen (Merogonie, Sporogonie).

Für etwa 30 Foraminiferen wurde bisher ein Generationswechsel zwischen einem Gamont und einem Agamont nachgewiesen. Beide Generationen bilden durch Vielteilung Tochterzellen, nämlich Gameten bzw. die jungen Gamonten (Abb. 1). Der Gamont ist haploid, der Agamont diploid. Die Reduktionsteilung geschieht bei der Vielteilung des Agamonten. Man geht heute davon aus, daß die Mehrzahl der Foraminiferen einen solchen Generationswechsel besitzt (GRELL [1], [2]). Mehrere Arten haben aber auch eine ausschließlich ungeschlechtliche Fortpflanzung.

Gamont und Agamont können sich in ihrer Gehäusegröße unterscheiden. In diesen Fällen ist der Agamont meist größer als der Gamont. Gamont und Agamont können auch verschieden große Anfangskammern besitzen. In diesem Fall ist meist die Anfangskammer des Gamonten größer als die des Agamonten, man nennt den Gamonten dann auch die megalosphärische Generation, den Agamonten die mikrosphärische Generation. Einen solchen Generationswechsel besitzt die Großforaminifere *Heterostegina depressa* (Abb. 1). Er ist auch für alle fossilen Nummulitiden kennzeichnend.

Neben Gamont und Agamont gibt es jedoch bei *Heterostegina* noch eine dritte Form. In ihren morphologischen Kriterien ist sie dem Gamonten ähnlich (so ist sie auch megalosphärisch), vermehrt sich aber ungeschlechtlich unter Bildung megalosphärischer Tochterindividuen. Diese Form läßt sich in den klassischen Entwicklungszyklus nicht einordnen. Mehrere morphologische, physiologische, entwicklungsgeschichtliche und ökologische Indizien sprechen dafür, daß es sich um eine von *Heterostegina depressa* verschiedene, eigene Art handelt, die sich durch Vielteilung rein ungeschlechtlich (apogam) fortpflanzt. Nichts spricht gegen eine solche Hypothese (RÖTTGER et al. [10]). Die während der Aufnahmearbeiten zu diesem Film noch neutral als „megalosphärische Generation“ von *Heterostegina depressa* bezeichnete Form stellt also wahrscheinlich eine *Heterostegina*

depressa nah verwandte Art dar, die in ihrer Biologie (Ablauf der Vielteilung, Physiologie der Symbiose, Besitz einer Schutzhülle) mit ihr übereinstimmt. Sie hat zu diesem Zeitpunkt noch keinen Namen und wird deshalb zunächst *Heterostegina sp.* genannt.

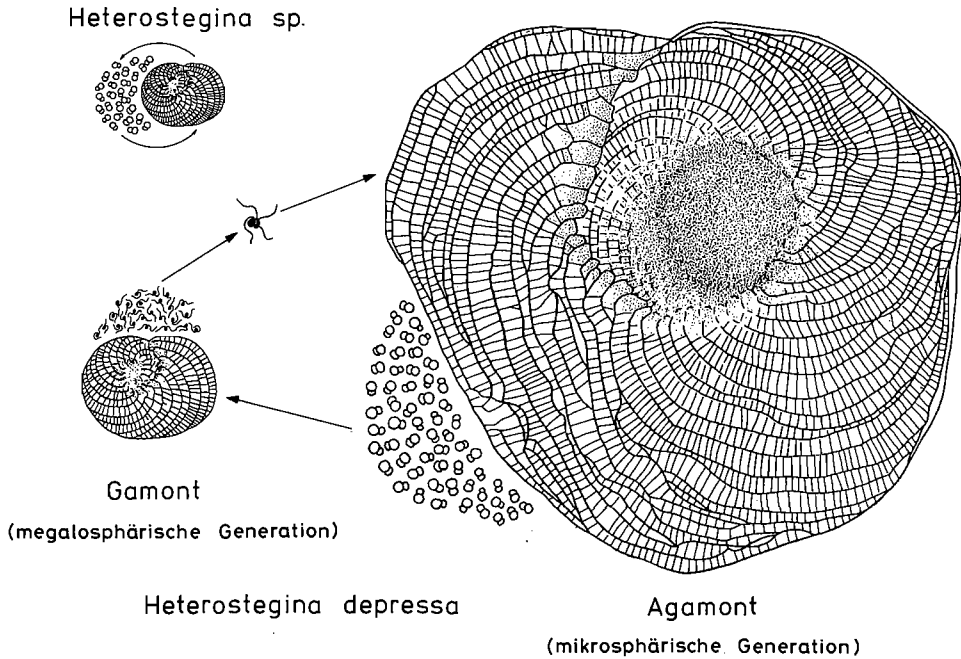


Abb. 1. Der Entwicklungsgang der Foraminifere *Heterostegina depressa* als Beispiel für einen Generationswechsel mit starker morphologischer Verschiedenheit von Gamont und Agamont. Der Gamont ist klein und besitzt eine große Anfangskammer (megalosphärische Generation), der Agamont ist groß, seine Anfangskammer aber ist klein (mikrosphärische Generation). *Heterostegina sp.* (links oben) ist eine apogame Art, die dem Gamonten von *Heterostegina depressa* morphologisch sehr ähnlich ist. Jede Generation ist mit ihren Tochterzellen bzw. Gameten dargestellt. Die Gehäuse sind maßstabsgerecht, die Jungen und Gameten unterschiedlich stark vergrößert wiedergegeben (Größe des Agamonten 12,9 mm, des Gamonten 2,8 mm und von *Heterostegina sp.* 1,7 mm)

Die Bildung megalosphärischer Tochterindividuen durch megalosphärische Mütter kommt bei einer Reihe weiterer Großforaminiferen mit Gehäusedimorphismus vor. Vielleicht handelt es sich auch bei ihnen um eigene Arten.

Bei der Vielteilung können die Tochterzellen schon im Muttergehäuse gebildet werden, und zwar in besonders weiten, erst am Ende der Individualentwicklung angelegten, peripheren „Reproduktionskammern“ (*Marginopora*, *Amphisorus*, *Sorites*, *Cyclorbiculina*) (ROSS [13], LUTZE and WEFER [3]) oder innerhalb des gesamten Gehäuses (*Peneroplis*) (WINTER [15]). Das Protoplasma kann sich aber auch außerhalb des Gehäuses, im umgebenden Meerwasser, in die Tochterindividuen aufteilen (*Heterostegina*, *Amphistegina*). (RÖTTGER [6], [7], [9]). Bei *Heterostegina* verläßt das Protoplasma das mütterliche Gehäuse über ein System feiner Kanäle, das von dem Lumen der Kammern zunächst in die Kammerwände und von dort zur Gehäuseoberfläche führt (RÖTTGER et al. [12]). Bei

Foraminiferen ohne Kanalsystem fließt das Protoplasma wahrscheinlich durch die Aper-tur aus dem Gehäuse. Der Vorgang ist noch nie beschrieben worden.

Die Großforaminiferen sind eine kleine Gruppe benthischer Foraminiferen, die in der Hauptsache 4 verschiedenen Familien (Soritidae; Calcarinidae, Nummulitidae, Asterige-rinidae) aus 2 Unterordnungen (Miliolina; Rotaliina) der Ordnung Foraminifera angehö-ren. Trotz ihrer unterschiedlichen systematischen Zugehörigkeit besitzen sie eine Reihe morphologischer, physiologischer und ökologischer Gemeinsamkeiten. Während die Mehrzahl der Foraminiferen weit unter einen Millimeter groß sind, sind die vielkammri-gen Kalkgehäuse der Großforaminiferen millimeter- bis zentimetergroß. Alle Arten besitzen einzellige symbiontische Algen in ihrem Protoplasma (Diatomeen, Dinophyceen, Chlorophyceen, Rhodophyceen), die zur Ernährung ihrer Wirte beitragen und der Grund für die begrenzte Tiefenverbreitung dieser symbiontischen Assoziationen darstel-len. Ihr Lebensraum ist das küstennahe durchlichtete Flachwasser tropischer und subtropischer Meere bis hinab zu etwa 100 m Wassertiefe. Ihre Gehäuse besitzen Strukturmerkmale (Dünnwandigkeit, großes Verhältnis von Oberfläche zu Volumen), die die Lichtausnutzung verbessern und sich nur als Anpassungen an die Symbiose mit photosynthese-treibenden Partnern verstehen lassen. Die toten Gehäuse der artenarmen, aber indivi-duenreichen Großforaminiferen werden zu Bestandteilen rezenter Meeressande (RÖTT-GER [8], [17]).

Die Vielteilungsvorgänge wurden an Individuen gefilmt, die im März und April 1982 in Hawaii gesammelt und ins Labor nach Kiel und Göttingen gebracht worden waren. Die megalosphärischen Individuen von *Heterostegina* sp. stammen aus 1–2 m Wassertiefe aus Meeresstrandtümpeln am Makapuu Point, Insel Oahu, die mikrosphärische Agamonten-Generation (*Heterostegina depressa*) aus einem Dredgezug in 39 bis 50 m Wassertiefe aus der Kahului Bay, Insel Maui. Die Kulturmethode wurde andernorts beschrieben (RÖTT-GER [5]). Organisation und Wachstum der Gamonten von *Heterostegina depressa* wurden in Film C 1451 [16], die Ökologie von *Heterostegina* sp. in Film C 1497 [17] dokumen-tiert.

Der Film entstand als Nebenergebnis eines durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft geförderten Forschungsvorhabens. Das Blue-Water Marine Laboratory der Universität von Hawaii ermöglichte das Sammeln von *Heterostegina depressa* vor der Insel Maui.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Vergleich von megalosphärischer und mikrosphärischer Generation

Heterostegina depressa besitzt, wie viele andere Nummulitiden auch, einen Gehäusedimorphismus. Das große Individuum mißt zehn Millimeter und gehört der mikrosphärischen Generation an. Daneben ein megalosphärisches Tier. Durch Vielteilung bilden beide Generationen megalosphärische Tochterindividuen.

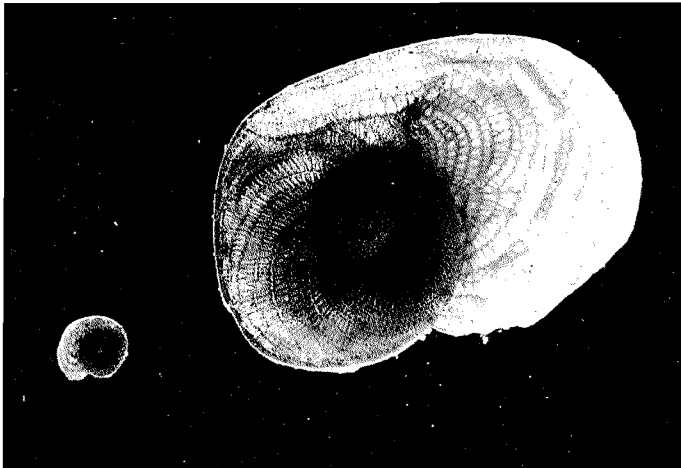


Abb. 2. Agamont von *Heterostegina depressa* (rechts, Größe 10 mm), daneben eine *Heterostegina* sp. (Größe 1,7 mm)

Das große Individuum (Abb. 2) ist durch seine Größe eindeutig als zur mikrosphärischen Generation (Agamont) von *Heterostegina depressa* gehörig ausgewiesen (vgl. Abb. 2 mit Abb. 1). Das kleine Individuum daneben (1,7 mm) ist megalosphärisch und gehört entsprechend einer neuen Hypothese einer anderen, zur Zeit noch nicht benannten *Heterostegina*-Art an. Diese Art vermehrt sich rein ungeschlechtlich (apogam) durch Vielteilung. Die gelbliche Färbung der Foraminiferen wird durch endosymbiotische Diatomeen hervorgerufen, die in großer Zahl das Protoplasma besiedeln.

Vielteilung der mikrosphärischen Generation (Agamont) von *Heterostegina depressa*

Mikrosphärische Generation

Aus den randliche Kammern dieses mikrosphärischen Individuums hat sich symbiontenhaltiges Protoplasma in den inneren Gehäuseteil zurückgezogen. Damit kündigt sich die Vielteilung an.

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film. Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

Darauf fließt das Protoplasma aus dem Gehäuse heraus. Dies geschieht durch die vielen über das ganze Gehäuse verteilten Öffnungen eines Kanalsystems, welches Gehäuseinnen und Meerwasser verbindet. Das Protoplasma formiert sich auf und unter der Schale zu kreuz und quer verlaufenden Strängen. Nach drei Stunden kommt das strömende Protoplasma zur Ruhe. Jetzt beginnt seine Aufteilung in megalosphärischen Tochterzellen, die sich als dunkle Kügelchen von der nun leeren Kalkschale der Mutterzelle abheben. Anschließend bilden sich die Tochterzellen zum Zweikammer-Stadium um. Auf die Bildung dieses Stadiums folgt eine 13stündige Ruhezeit, hier in starker Zeitraffung.

Sie wird dadurch beendet, daß die zweikammrigen Jungen vom Muttergehäuse fortgetragen werden. Dies geschieht durch Protoplasmafäden aus mütterlichem Restprotoplasma, in das die Tochterindividuen bis zu diesem Zeitpunkt eingebettet waren. Diese erfassen zuerst die auf dem Gehäuse liegenden Jungen und transportieren sie in alle Richtungen davon. In einem zweiten Schub werden die unter dem Gehäuse lagernden Jungen hinwegbefördert. Die Fächer und Bahnen des transportierenden Protoplasmas verlieren schließlich ihre Verbindung zum Muttergehäuse, setzen aber ihre zentrifugale Wanderung fort.

Ein Ausschnitt aus einem die Jungen transportierenden Protoplasmanetz. Wahrscheinlich ist die überwiegende Menge der Protoplasmafäden aus der Vielteilung stammendes Restprotoplasma.

Dem Vielteilungsvorgang des Protoplasmas, den der Film zeigt, sind die Kernteilungen vorausgegangen. Mit dem Ausfließen des durch die Symbionten gefärbten Protoplasmas hellt sich das Gehäuse auf; gleichzeitig werden die Kammergrenzen undeutlich (Abb. 3a, b).

Das Protoplasma kann auf beiden Seiten des Gehäuses, wie in dem hier vorgeführtem Beispiel, aber auch nur auf (vorwiegend) einer Seite herausfließen. Nachdem sich die Zweikammer-Stadien gebildet haben, bleiben diese dreizehn bis vierzehn Stunden auf und unter dem mütterlichen Gehäuse liegen (Abb. 3 c), bevor sie von mütterlichem Restprotoplasma vom Gehäuse forttransportiert werden (Abb. 3 d). Der Transport dauerte in diesem Fall sieben, in anderen Fällen zwölf, vierzehn und dreiundzwanzig Stunden.

Frühe Ontogenese der Gamonten

Bei Beendigung des Transportvorganges bildet dieses Protoplasma einen Mantel mit ausstrahlenden Fortsätzen um die zweikammrigen Tochterzellen. Die dritte Kammer entsteht in einer transparenten Wachstumshülle.

Einen Tag später ist die dritte Kammer des inzwischen dickerwandigen Gehäuses noch an ihrer helleren Färbung zu erkennen. Durch partielle Drehung und kurze Ortsbewegung erweitern die Organismen ihre dehnbaren Hüllen und schaffen so Platz für den Bau ihrer vierten Kammer. Der Vorgang wiederholt sich täglich.

In dieser Hülle werden bis zu 12 Kammern gebaut. Die Vielzahl der auf diese Weise sessil heranwachsenden megalosphärischen Tochterzellen umgibt das mikrosphärische Gehäuse ihrer Mutter.

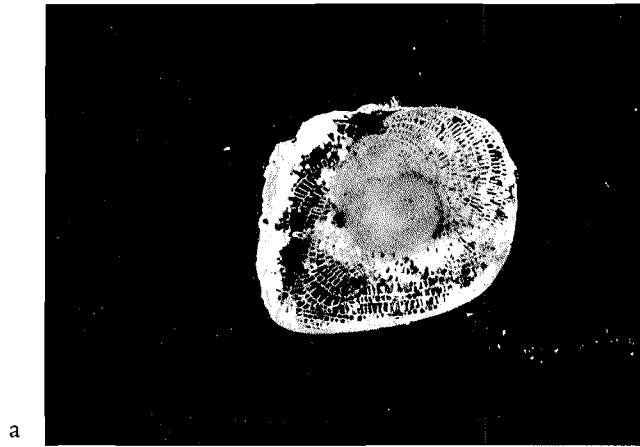
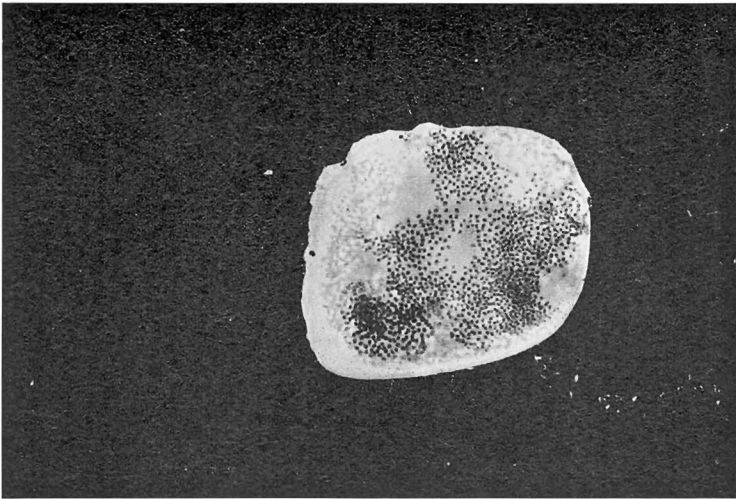
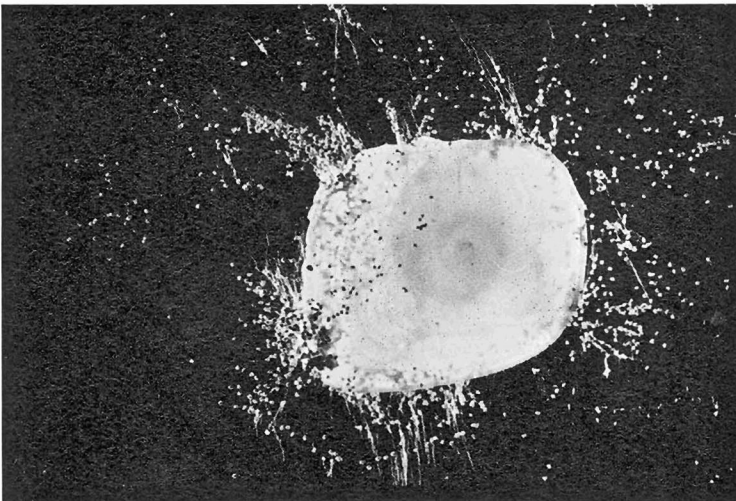


Abb. 3. Vielteilung eines Agamonten von *Heterostegina depressa* (Größe 9,8 mm). a. Das durch die symbiontischen Diatomen braun gefärbte Protoplasma hat begonnen, das Gehäuse zu verlassen. Dies ist an farblosen, bereits protoplasmaleeren Gehäusebereichen und an dunklen, auf dem Gehäuse liegenden Protoplasmamassen zu erkennen. b. Das herausgetretene Protoplasma strömt in kreuz und quer verlaufenden Strängen auf und unter dem Gehäuse



c



d

Abb. 3 c u. d. Das Protoplasma hat sich in 2 700 Tochterzellen (die jungen Gamonten) geteilt. Auch die unter dem Gehäuse liegenden Jungen sind zu sehen. d. Der Forttransport der jetzt zweikammrigen Gamonten durch mütterliches Restprotoplasma hat eingesetzt

Der Mantel aus mütterlichem Restprotoplasma mit seinen radiär ausstrahlenden Fortsätzen (Abb. 4) scheint die Vorstufe der ersten Schutzhülle zu sein, die das wachsende

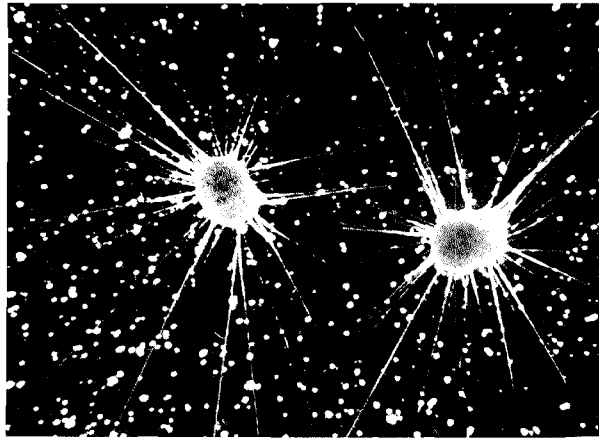


Abb. 4. Zweikammrige Gamonten von *Heterostegina depressa* (Größe 150 μm) bei Ende des Transportvorgangs. Mütterliches Restprotoplasma („Transportprotoplasma“) bildet eine Hülle mit ausstrahlenden Fortsätzen, die Vorstufe der ersten Schutzhülle, in der der Bau der nächstfolgenden Kammern stattfindet

Individuum vom Bau der dritten Kammer an umgibt (Abb. 5). Vielleicht wird ein weiterer Teil von Restprotoplasma von den Tochterzellen inkorporiert.

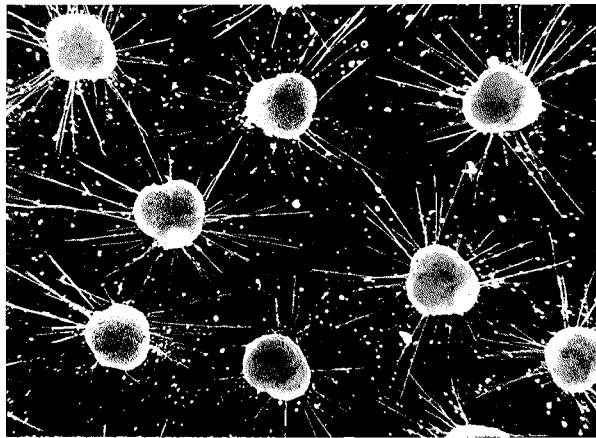


Abb. 5. Junge Gamonten von *Heterostegina depressa* (2. Lebenstag) haben ihre dritte, noch zartwandige Kammer gebildet, die noch nicht von Symbionten besiedelt ist

Diese transparente organische Hülle liegt dem Gehäuse eng an. Von ihr ausstrahlende Haltefortsätze sind am Substrat befestigt (Abb. 5, 6). Vor dem Bau einer neuen Kammer dehnt das Tier durch Drehung und kurze Ortsbewegung seine elastische Hülle, was im Film bei starker Zeitraffung zu sehen ist. In diesem so innerhalb der Hülle entstehenden Raum wird die nächstfolgende Kammer gebaut. Erst wenn das Individuum zehn oder zwölf Kammern besitzt, wird diese Hülle zu eng. Sie wird dann verlassen und durch eine neue ersetzt. Mit zunehmendem Alter werden immer weniger Kammern in ein und derselben Hülle gebaut (SPINDLER u. RÖTTGER [14], RÖTTGER [4], [5], RÖTTGER a. RICHIWIEN [11]). Der Wachstumsvorgang älterer *Heterostegina depressa* wurde auch im Film dokumentiert [16].

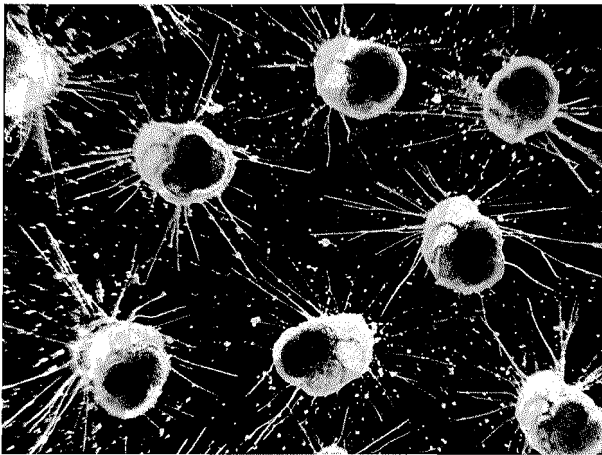


Abb. 6. Junge Gamonten von *Heterostegina depressa* (4. Lebenstag) mit vier und fünf Kammern (Größe 210 μm). Die Individuen sind von einer eng anliegenden, durchsichtigen Schutzhülle (Wachstumshülle) umgeben, an der radiär ausstrahlende Fortsätze inserieren, die den Organismus am Substrat befestigen. Die Abbildungen 4–6 besitzen den gleichen Maßstab

Vielteilung von *Heterostegina* sp.

Megalosphärische Generation

Wie aus der zentimetergroßen mikrosphärischen, so gehen auch aus der viel kleineren megalosphärischen Generation durch Vielteilung megalosphärische Tochterindividuen hervor. Zu Beginn der Teilung tritt hyalines Protoplasma aus den Gehäusekiel hervor. Der Protoplasmasaum verschmälert sich nach einiger Zeit wieder. Das vielkammrige Gehäuse ist zu diesem Zeitpunkt noch von symbiontenhaltigem Protoplasma erfüllt. Das Protoplasma mit seinen Symbionten verläßt das Gehäuse durch die vielen Öffnungen des Kanalsystems, welches das Lumen mit dem Außenmedium verbindet. Das gefärbte Protoplasma fließt in kreuz und quer verlaufende Strängen auf der leeren Kalkschale umher.

Schließlich differenzieren sich aus dem zur Ruhe gekommenen Protoplasma die farblosen kugelförmigen Tochterzellen. Sie sind in symbiontenhaltiges Restprotoplasma eingebettet. Auf den Tochterzellen bilden sich dunkel pigmentierte Kappen, die Anlagen der zweiten Kammer. Sie enthalten die Mehrzahl der aus dem Restprotoplasma übernommenen mütterlichen Symbionten. Nach einer Ruheperiode formiert sich das Restprotoplasma zu einem System strömender Fäden, welches die Jungen nach allen Seiten fortträgt. Das leere Gehäuse bleibt zurück.

Hier wird die Vielteilung einer megalosphärischen *Heterostegina* auf der dem Substrat zugewandten Gehäuseseite beobachtet. Das ausgeflossene Protoplasma mischt sich durch lebhaftes Strömen und teilt sich darauf in die kugelförmigen Tochterzellen. Eingebettet in symbiontenhaltiges Restprotoplasma, bedecken sie einen großen Teil des Gehäuses.

Die rasch gebildeten Zweikammerstadien sind an ihrer symbiontengefüllten zweiten Kammer gut zu erkennen. Während einer 12stündigen Ruheperiode verbleiben die Jungen unter dem mütterlichen Gehäuse.

Die beginnende Bewegung leitet ihren Forttransport ein. Die Tochterindividuen haben in diesem Stadium keine Pseudopodien, sie werden durch das mütterliche Protoplasma fortgetragen. In größerer Entfernung vom Muttergehäuse werden die Tochterzellen heranwachsen und den Vielteilungsprozeß wiederholen.

Die Vielteilung von *Heterostegina sp.* verläuft in der gleichen Weise wie die des Agamonten von *Heterostegina depressa*.

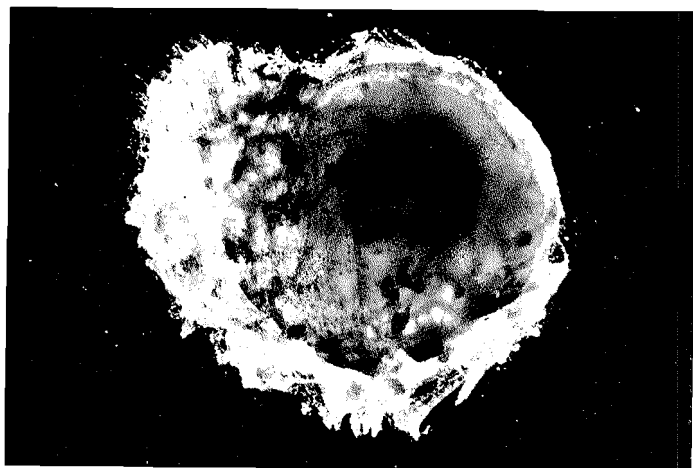
Bei dieser Vielteilung tritt das Protoplasma vor allem auf einer, der dem Beobachter zugewandten Seite des Gehäuses aus (Abb. 7 a). Der Vorgang dauert 38 Minuten. In einem fast fünfständigen Prozeß mischen sich hyalines und symbiontenhaltiges Protoplasma. Die zunächst kugelförmigen und farblosen Tochterzellen sind von symbiontenhaltigen Restprotoplasma umgeben (Abb. 7 b). Sie bilden sich zum Zweikammerstadium um.

An der Bildung der zweiten Kammer, die hier teilweise verfolgt werden kann, sind zwei Vorgänge beteiligt. Die kugelförmige Tochterzelle, die noch keine Kalkschale besitzt und nur zum Teil dem späteren Proloculus entspricht, bildet eine Vorwölbung. Auf ihr sammelt sich symbiontenhaltiges Restprotoplasma in Form einer dunkel pigmentierten Kappe (Abb. 7 c). Vorwölbung und Kappe verschmelzen zu einer Einheit und grenzen sich durch eine Ringfurche gegen den kugelförmigen Hauptteil der Zelle ab. Erst dieses Stadium bildet die aus zwei Teilen, Protoconch (oder Proloculus) und Deuteroconch bestehende Kalkschale. Der kleinere Deuteroconch besitzt somit die Hauptmenge der Symbionten. Während der nächsten Lebensstage verteilt das strömende Protoplasma die Algen gleichmäßig im Gehäuse.

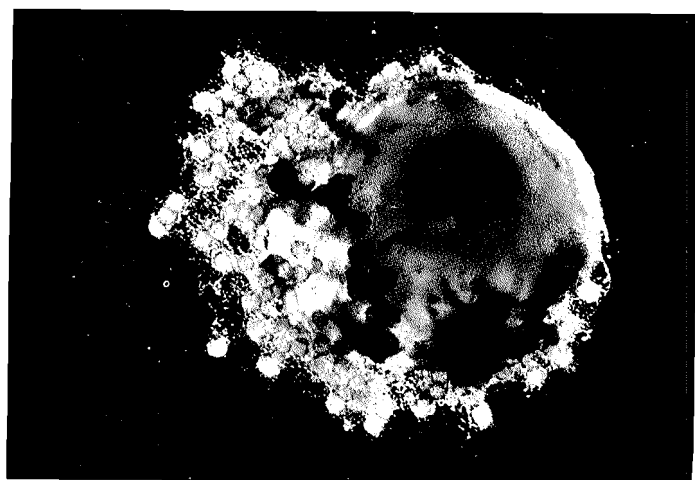
Auf die Bildung des Zweikammer-Stadiums folgt eine Ruheperiode von 6 Stunden und 39 Minuten. Während dieser Phase läßt die Zeitraffung Bewegungen des die Jungen umgebenden Restprotoplasma erkennen. Schließlich werden die Tochterzellen vom leeren Muttergehäuse forttransportiert (Abb. 7 d).

Bei einer weiteren *Heterostegina sp.*, deren Vielteilung der Film zeigt, hat zum Zeitpunkt des Einsetzens der Filmaufnahmen das Protoplasma das Gehäuse bereits auf der dem Substrat zugewandten Seite verlassen (Abb. 8 a). Man blickt von unten durch die Glasplatte, auf der sich das Individuum festgeheftet hat. Auch hier sind die kugelförmigen Tochterzellen in symbiontenhaltiges Restprotoplasma eingebettet (Abb. 8b). Die geringe Vergrößerung erlaubt nicht, den Bildungsvorgang der zweiten Kammer zu verfolgen, ein Muster dunkler Flecken zeigt schließlich das Ende dieses Prozesses an (Abb. 8 c). Das Mutterindividuum ist

mittels einer transparenten Schutzhülle an der Glasplatte befestigt. Die radiär ausstrahlenden Haltefortsätze dieser Hülle treten im Dunkelfeld hervor.

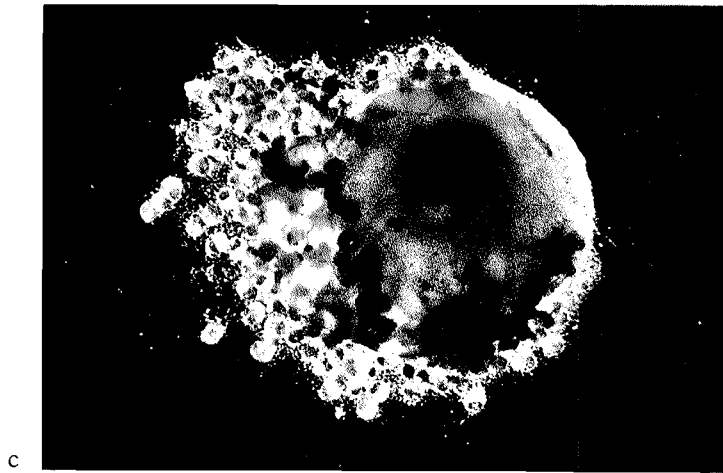


a

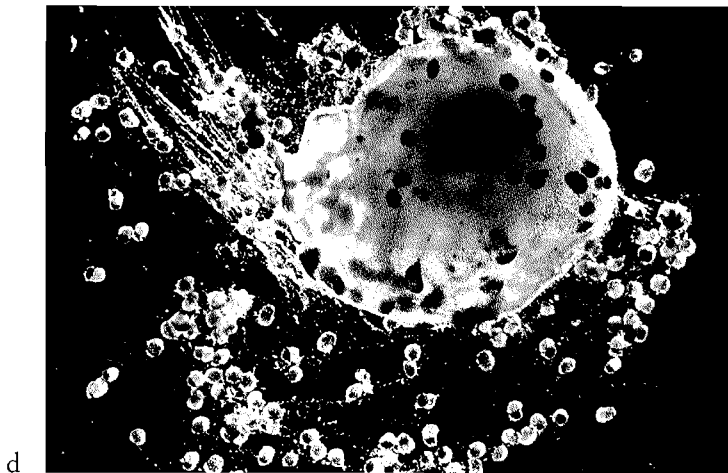


b

Abb. 7a u. b. Vielteilung von *Heterostegina* sp. a. Das Protoplasma ist aus dem mütterlichen Gehäuse herausgeflossen. b. Aus dem Protoplasma haben sich die kugelförmigen Tochterzellen differenziert; sie sind von Restprotoplasma umgeben



c



d

Abb. 7c u. d. c. Auf jeder Tochterzelle hat sich eine kunkle Kappe gebildet, die symbiontenhaltige Anlage der zweiten Kammer. d. Restprotoplasmafäden transportieren die zweikammrigen Jungen in alle Richtungen davon (Größe des Muttergehäuses 1,8 mm)

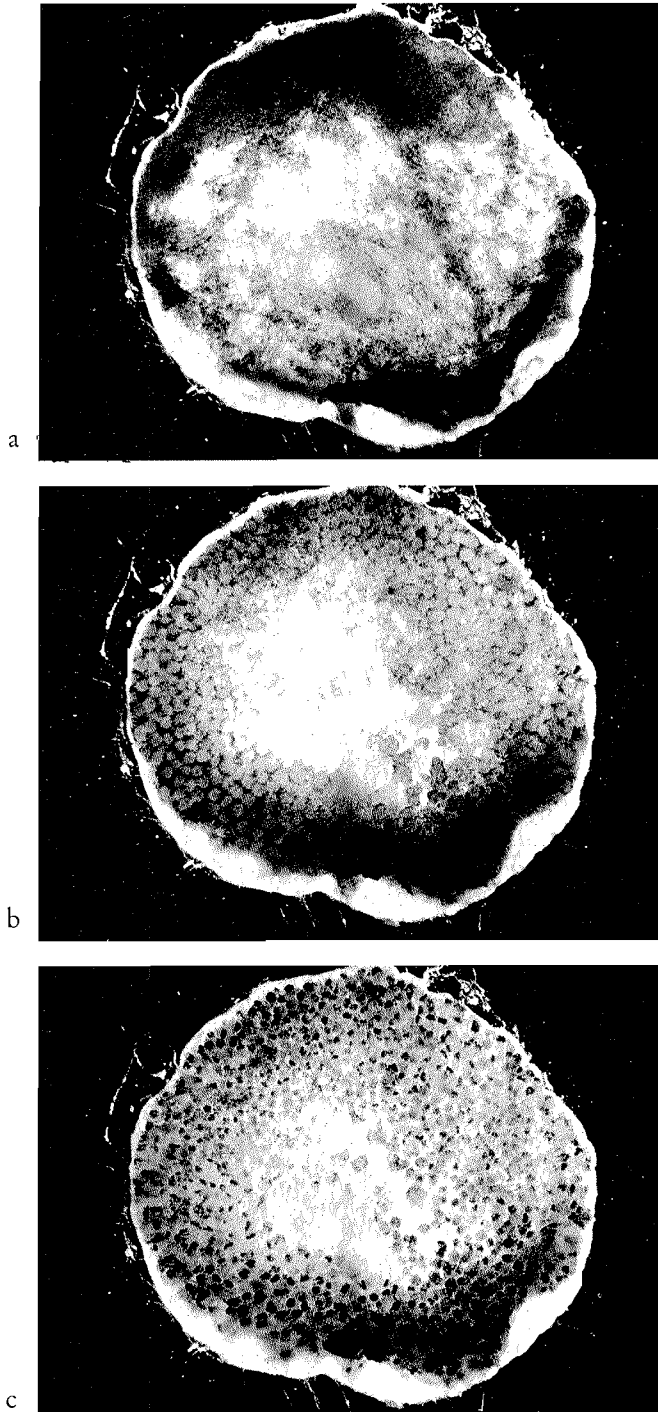


Abb. 8. Vielteilung von *Heterostegina* sp. a. Das herausgeflossene Protoplasma bedeckt das mütterliche Gehäuse. b. Das Protoplasma hat sich in die kugelförmigen Tochterzellen geteilt, die in symbiontenhaltiges Restprotoplasma eingebettet sind. c. Bei der Bildung der zweiten Kammer (als dunkle Fleckenchen sichtbar) wurde ein großer Teil des Restprotoplasmas mit den darin befindlichen Symbionten von den Tochterzellen inkorporiert (Größe des Muttergehäuses 2,2 mm)

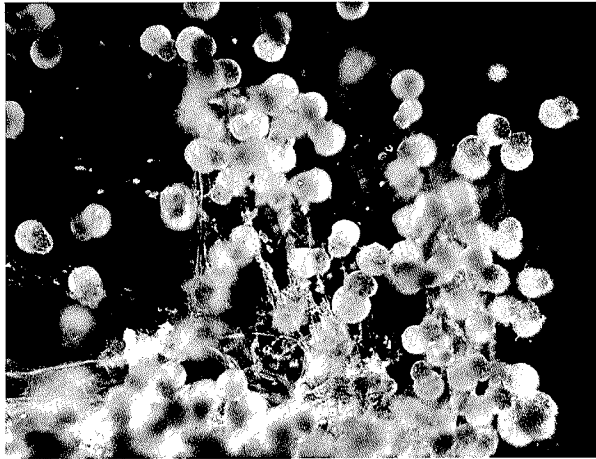


Abb. 9. Die zweikammrigen Tochterzellen (Größe 100 µm) von *Heterostegina* sp. werden von Restprotoplasmafäden vom Muttergehäuse forttransportiert

English Version of the Spoken Commentary¹

Comparison of megalospheric and microspheric generation

In *Heterostegina depressa*, as in many other nummulitids, there is a test dimorphism. The large individual is 10 millimetres in size and belongs to the microspheric generation. Near it a megalospheric animal. Both generations form megalospheric daughter individuals by multiple fission.

Multiple fission of the microspheric generation (agamont) of *Heterostegina depressa*

Mikrosphärische Generation (*Microspheric generation*)

From the peripheral chambers of this microspheric specimen symbiont-containing protoplasm has retracted to the inner part of the test. This signalizes multiple fission. Then the protoplasm flows out of the test through the many openings distributed over the entire test surface. The openings are part of a canal system which connects the chamber lumina with the ambient seawater. The protoplasm forms streams flowing criss-cross wise on top of and underneath the test. After three hours the streaming protoplasm comes to rest. Now its division into megalospheric daughter cells begins, which contrast as dark globules against the empty calcareous test of the mother cell. After this, the daughter cells transform to the two-chamber stages. Upon the formation of this stage, a 13-hour resting period follows, rendered here in high time-lapse sequence.

¹The headlines in *italics* correspond with the subtitles in the film.

This period is terminated as the two-chambered juveniles are transported off the mother test. This is performed by protoplasmic threads of maternal residual protoplasm in which the daughter cells were embedded until this moment. These threads first take hold of the juveniles which are on top of the test and transport them off in all directions. In a second batch the juveniles from underneath the test are carried off. The fans and strands of the transporting protoplasm finally lose their connection to the mother test, but continue their centrifugal movement.

A detail from a protoplasmic network which transports juveniles. Probably most of the protoplasmic filaments are residual protoplasm deriving from the multiple fission.

Early ontogeny of the gamonts

Upon termination of the transport, this protoplasm forms a coat with radiating processes around the two-chambered daughter cells. The third chamber originates within a transparent growth sheath.

One day later, the third chamber with its wall now increased in thickness can still be recognized by its brighter coloration. By a slight turn and short movement the organism widens their elastic sheaths, thus making space for the construction of their fourth chamber. This process is repeated at daily intervals. In this sheath up to 12 chambers are formed. The mass of the megalospheric daughter cells which grow up in this sessile way surrounds the microspheric mother test.

Multiple fission of *Heterostegina* sp.

Megalosphärische Generation (Megalospheric generation)

From the centimetre-large microspheric generation as well as from the much smaller megalospheric generation, megalospheric daughter individuals are formed by multiple fission. At the beginning of the division, hyaline protoplasm emerges from the keel of the test. The protoplasmic fringe narrows down after some time. At this point the pluriloculate test is still filled by the symbiont-containing protoplasm.

The protoplasm with its symbionts emerges from the test by the many openings of the canal system which connects the test lumen with the ambient medium. The coloured protoplasm is flowing in criss-cross running streams on the empty calcareous test.

Eventually, the colourless spherical daughter cells differentiate from the protoplasm after it has come to rest. They are embedded in symbiont-containing residual protoplasm.

On the surface of the daughter cells dark pigmented caps are formed, the anlagen of the second chambers. They contain the majority of the maternal symbionts taken over from the residual protoplasm. After a resting period, the residual protoplasm forms a system of streaming filaments which carries the juveniles off in all directions. The empty test stays behind.

Here the multiple fission of a megalospheric *Heterostegina* on the side of the test facing the substratum. The emerged protoplasm mixes by lively streaming and then divides into the spherical daughter cells. Embedded in symbiont-bearing residual protoplasm they cover most of the test surface.

The rapidly formed two-chamber stages can be easily recognized by their symbiont-filled second chamber. During a 12-hour resting period, the juveniles stay under the mother test.

The onset of movement initiates their transport off the test. The daughter individuals do not possess pseudopodia in this developmental stage; they are carried off by the maternal protoplasm. In a greater distance from the parent test the daughter cells will grow up and finally repeat the process of multiple fission.

Literatur

- [1] GRELL, K.G.: Sexual reproduction in Protozoa. In: T.-T. CHEN: Research in Protozoology, vol. 2. Pergamon Press 1967, 149–213.
- [2] GRELL, K.G.: Protozoology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1973.
- [3] LUTZE, G.F., and G. WEFER: Habitat and asexual reproduction of *Cyclorbiculina compressa* (Orbigny), Soritidae. J. Foraminiferal Research 10 (1980), 251–260.
- [4] RÖTTGER, R.: Die Ektoplasimahülle von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). Marine Biology 21 (1973), 127–138.
- [5] RÖTTGER, R.: Eine Foraminifere häutet sich. Mikrokosmos 62 (1973), 289–292.
- [6] RÖTTGER, R.: Larger Foraminifera: Reproduction and Early Stages of Development in *Heterostegina depressa*. Marine Biology 26 (1974), 5–12.
- [7] RÖTTGER, R.: Die Fortpflanzung der Großforaminifere *Heterostegina depressa*. Mikrokosmos 65 (1976), 359–362.
- [8] RÖTTGER, R.: Großforaminiferen als Meeressand-Erzeuger. Naturw. Rundschau 31 (1978), 133–138.
- [9] RÖTTGER, R.: Vielteilung bei Großforaminiferen. Mikrokosmos 70 (1981), 137–138.
- [10] RÖTTGER, R., M. FLADUNG, R. SCHMALJOHANN, M. SPINDLER, and H. ZACHARIAS: Larger Foraminifera: A new hypothesis for the interpretation of the megalospheric schizonts of the nummulitid *Heterostegina depressa*. In Vorbereitung.
- [11] RÖTTGER, R., and M. RICHWIEN: Sheaths and locomotion in the larger foraminiferan *Heterostegina depressa*. Abstract. Intern. Congress Protozoology, New York (1977), p. 368.
- [12] RÖTTGER, R., M. SPINDLER, R. SCHMALJOHANN, M. RICHWIEN, and M. FLADUNG: Functions of the canal system in the rotaliid foraminifer, *Heterostegina depressa*. Nature 309 (1984), 789–791.
- [13] ROSS, C.A.: Biology and Ecology of *Marginopora vertebralis* (Foraminiferida), Great Barrier Reef. J. Protozoology 19 (1972), 181–192.
- [14] SPINDLER, M., and R. RÖTTGER: Der Kammerbauvorgang der Großforaminifere *Heterostegina depressa* (Nummulitidae). Marine Biology 18 (1973), 146–159.
- [15] WINTER, F.W.: Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über *Peneroplis pertusis* (Forskål). Archiv f. Protistenkunde 10 (1907), 1–113.

Filmveröffentlichungen

- [16] RÖTTGER, R., and INST. WISS. FILM: Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*. Organisation und Wachstum der megalosphärischen Generation. Film C 1451 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von R. RÖTTGER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 15, Nr. 21/C 1451 (1982), 15 S.

Bio. 166/28 – C 1506

[17] RÖTTGER, R., und INST. WISS. FILM: Ökologie der Großforaminiferen. Film C 1497 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von R. RÖTTGER, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 20/C 1497 (1984), 20 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1-9: Einzelbilder aus dem Film.