

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 20 · 1984

FILM C 1497

Ökologie der Großforaminiferen



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 97 m 9 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 (IWF) und P. ATKINS (Moana Productions, Honolulu); Schnitt: B. MILTHALER.

Zitierform:

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.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. R. RÖTTGER, Institut für Allgemeine Mikrobiologie der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, 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 · Schriftleitung: E. BETZ

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 Film Inhalts. 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 1497

Ökologie der Großforaminiferen

Verfasser der Publikation: RUDOLF RÖTTGER¹

Mit 8 Abbildungen

Inhalt des Films:

Ökologie der Großforaminiferen. *Nummulites gizebensis* ist eine der zahlreichen Großforaminiferen, die vom Karbon bis in das Tertiär Sedimentgesteine bildeten. Der Film führt zu Aufschlüssen von Nummulitenkalken im Allgäu. Rezente Großforaminiferen leben, wie ihre fossilen Verwandten, in warmen Flachmeeren. Ihre toten Gehäuse werden zu Meeressand. Dies wird am Beispiel eines Sandstrandes von Hawaii erläutert. Ein Lebensraum der Sandproduzenten ist die sublitorale Makroalgenvegetation eines Felstümpels der hawaiianischen Küste. Hier leben *Sorites variabilis*, *Amphistegina lobifera*, *Amphistegina lessonii*, *Peneroplis pertusus* und *Heterostegina depressa*, deren Ökologie erläutert wird. Im Lückenwerk der Algen finden sie Schutz vor Verdriftung und zu starker Sonneneinstrahlung.

Summary of the Film:

Ecology of larger foraminifera. *Nummulites gizebensis* is one of numerous larger foraminifera which from the Carboniferous to the Tertiary contributed to the formation of sedimentary rocks. In the Allgäu, Bavaria, nummulitic limestones are exposed. Recent larger foraminifera occur, like their fossil allies, in warm shallow seas. Upon their death, their shells turn into marine sand. This is illustrated by a Hawaiian sandy beach. The sublittoral algal benthos of a Hawaiian rockpool is a habitat of these sand producers. Here *Sorites variabilis*, *Amphistegina lobifera*, *Amphistegina lessonii*, *Peneroplis pertusus* and *Heterostegina depressa* occur the ecology of which is treated in the film. In the interstice of the algae they are protected against surf and solar radiation.

Résumé du Film:

Ecologie des grands foraminifères. Le *Nummulites gizebensis* est un des nombreux grands foraminifères qui donnèrent naissance à des roches sédimentaires s'échelonnant du carbonifère au tertiaire. Le film conduit aux affleurements de calcaires nummulitiques de l'Allgäu. Des grands foraminifères récents vivent, comme leurs ancêtres fossiles, dans des mers chaudes et peu profondes. Leurs coquilles vides se transforment en sable marin. Ce phénomène est illustré à l'aide l'exemple d'une plage sableuse d'Hawaii. La végétation sublittorale de macroalgues d'une flaque de marée rochense de la côte hawaiienne constitue l'espace vitale des producteurs de sable. C'est là que vivent le *Sorites variabilis*, l'*Amphistegina lobifera*, l'*Amphistegina lessonii*, le *Peneroplis pertusus* et l'*Heterostegina depressa*, dont l'écologie est expliquée. Les interstices des algues les protègent contre la dérive et l'irradiation solaire.

¹ Ich widme Film und Begleitveröffentlichung Herrn Professor Dr. Eugen Seibold für langjährige ideelle Förderung meiner interdiziplinären Arbeit.

Allgemeine Vorbemerkungen

Foraminiferen sind Rhizopoda, die jede Nische des marinen Lebensraums bis hinab in abyssale Tiefen von 6 000 m besiedeln und auch in schwachsalziges Brackwasser (0,5‰) eindringen. Die meisten der etwa 4000 rezenten Arten sind benthisch: man findet sie auf dem schlickigen, sandigen und felsigen Meeresboden, eingegraben in den obersten Zentimetern des Sediments oder an Algen und Seegräsern festgeheftet. Ihre langen verzweigten und anastomosierenden Pseudopodien (Rhizopodien) durchziehen das Sediment und können es verfestigen. Weniger als 1% der Arten (30 Arten) leben als Plankter in den Ozeanen, seltener in Schelfmeeren.

Eine Reihe von Foraminiferen besitzt einkammrige, die Mehrzahl jedoch mehr- und vielkammrige Gehäuse. Die Art und Weise der Anordnung der Kammern, die starke Größenvariation und das unterschiedliche Baumaterial bedingen die große Formenvielfalt. Aufgrund des Baumaterials kann man die Foraminiferen in 3 Gruppen einteilen: Foraminiferen mit membranösen Hüllen, Foraminiferen, die Sandkörner mit organisch-anorganischem Zement verkitten („Sandschaler“) und Foraminiferen, die Kalziumkarbonatgehäuse abscheiden („Kalkschaler“). In den beiden letzten Gruppen sind die Kammern mit organischen Tapeten ausgekleidet.

Erst in wenigen Fällen kann man über die biologische Funktion der Foraminiferengehäuse mehr aussagen als nur, daß sie dem Schutz des Protoplastkörpers dienen. So lassen sich Beziehungen zwischen Gehäuseform und Art des Nahrungserwerbes und Art der Nahrung aufzeigen (Suspensions- und Detritusfresser, Algenfresser und Carnivore) (HAYNES [10]). Auch kann man Beziehungen zwischen Gehäuseform und Wassertiefe finden (LARSEN u. DROOGER [13], HALLOCK [6]).

Die ersten Sandschaler findet man im frühen Kambrium. Im Oberkarbon und Perm erlebten die Foraminiferen ihren ersten, durch das Auftreten der weitverbreiteten, gesteinsbildenden Fusulinen ausgezeichneten Höhepunkt. Im Tertiär bildeten die Nummuliten und die Alveolinen Sedimentgesteine.

Die Mehrzahl der Arten ist ausgestorben. Ihre Verwendung als Mikrofossilien zur relativen Altersbestimmung der Gesteine und zur Ermittlung paläoökologischer Daten beruht auf ihrer ubiquitären marinen Verbreitung, ihrer raschen Evolution, ihrer hohen Siedlungsdichte und guten Erhaltungsfähigkeit. Weniger einzelne Arten wie bei Makrofossilien, als die besondere Artenzusammensetzung der betreffenden fossilen Lebensgemeinschaft gibt den Aufschluß. In neuerer Zeit erlaubt die massenspektrometrische Analyse der stabilen Isotope ^{16}O und ^{18}O und ^{12}C und ^{13}C im CaCO_3 der Foraminiferengehäuse Aussagen über die Klimaentwicklung (glaziale Vereisungen, Meeresspiegelschwankungen, Salzgehalte und Meerestemperaturen) während des Quartärs und Tertiärs und bis in die Obere Kreide.

Die Großforaminiferen sind eine kleine Gruppe benthischer Foraminiferen, die in der Hauptsache 4 verschiedenen Familien (Soritidae; Calcarinidae, Nummulitidae, Asterigerinidae) aus 2 Unterordnungen (Miliolina; Rotaliina) der Ordnung Foraminiferida angehören. Trotz ihrer unterschiedlichen systematischen Zugehörigkeit besitzen sie eine Reihe von Gemeinsamkeiten. Während die Mehrzahl der Foraminiferen weit unter 1 mm groß ist, sind die vielkammrigen Kalkgehäuse der Großforaminiferen millimeter- und

zentimetergroß (die scheibenförmige *Marginopora vertebralis* erreicht 3,5 cm Durchmesser). Alle Arten besitzen symbiontische Algen in ihrem Protoplasma, der Grund für ihre begrenzte Tiefenverbreitung (in Hawaii finden sich Großforaminiferen in bis zu 110 m Wassertiefe). Ihr Lebensraum ist das küstennahe durchlichtete Flachwasser tropischer und subtropischer Meere. Hier sind sie oft wichtige Bestandteile der Lebensgemeinschaften der Korallenriffe. Wie bei den Kalkskeletten der Steinkorallen, ist die Wachstumsrate ihrer Kalkschalen lichtabhängig. Symbionttragende Großforaminiferen haben 20- bis 100mal höhere Wachstumsraten als Kleinforaminiferen. Eine lange Lebensdauer von bis zu 2 und 3 Jahren oder länger scheint für viele Großforaminiferen kennzeichnend zu sein, während kleine Arten ihre Entwicklungsgänge in Wochen, Monaten oder einem Jahr durchlaufen (RÖTTGER [25], ROSS [31]).

Endosymbionten der Großforaminiferen sind Diatomeen, Dinophyceen, Chlorophyceen und Rhodophyceen. Entsprechend ihren Symbionten erscheinen die Foraminiferen gelbgrün bis braun, grün oder rot gefärbt. Die Symbionten tragen je nach Foraminiferenart und Algenklasse verschieden viel zur Ernährung ihrer Wirte bei (LEE [14], [15]).

Die Großforaminiferen bilden das einzige Beispiel, bei dem sich Strukturmerkmale der Foraminiferengehäuse zweifelsfrei als Ergebnis der Anpassung an eine besondere Lebensweise erklären lassen. Ihre Gehäusewände sind oft so dünn, ja durchsichtig, daß man die Symbionten deutlich durch sie hindurch erkennen kann. Das Eindringen des für die Photosynthese benötigten Lichts wird dadurch erleichtert. Die notwendige Stabilität der Gehäuse wird durch die mehr oder weniger konzentrisch verlaufenden Kammerwände, besondere Pfeiler und wandungsverstärkende Auflagen im älteren Gehäuseteil gewährleistet. Die Unterteilung der Kammern in Kämmerchen durch radiär ausgerichtete Kämmerchenwände (Soritidae; *Heterostegina*, *Heterocyclus*) verstärkt das tragende Gerüstwerk. Abflachung der Gehäuse läßt das Oberflächen-Volumen-Verhältnis steigen, was der Lichtexposition der Symbionten zugutekommt. Besondere becherartige Vertiefungen auf der Innenseite der Gehäusewandungen, die nach außen weisen, können die Symbionten aufnehmen, die damit an der äußersten Peripherie des Gehäuselumens gelagert werden (*Heterostegina*, *Amphistegina*). Wahrscheinlich sind auch die Orientierung der Kalzitkristalle und der Aufbau der Gehäusewandungen aus mehreren übereinanderliegenden Kalzitlamellen für die optischen Eigenschaften dieser „Fenster“ von Bedeutung (ROSS [30], HAYNES [10]).

Die Nummulitiden besitzen ein System feiner Kanälchen, das die Kammerwände wie Rohrleitungen durchzieht. Es verbindet die Kammerlumina direkt mit dem Außenmedium. Der lange Verbindungsweg von älteren Kammern zur Außenwelt durch das in der jüngsten Kammer gelegene Foramen wird hierdurch drastisch verkürzt. Dies ist eine „Konstruktion“ weitreichender biologischer Bedeutung, die das schwere steinerne, protoplasmagefüllte Gehäuse physiologisch zum Meerwasser öffnet (RÖTTGER [26]).

Alle genannten Baumerkmale begünstigen die symbiontischen Wechselbeziehungen. Der Besitz symbiontischer Algen ist wahrscheinlich eine treibende Kraft bei der Evolution dieser großen, besonders strukturierten Gehäuse gewesen (LEE et al. [16]).

Die Schalen der Großforaminiferen bilden zusammen mit den Skelettresten von Steinkorallen, Mollusken, Echinodermen und Kalkalgen den grobkörnigen Strandsand und den Sand des Litorals und Sublitorals der tropischen Meere. Nehmen in ihm die Foraminiferen

einen hohen Anteil ein, so spricht man von Foraminiferensand. Der viel feinkörnigere Globigerinensand (Globigerinenschlamm) besteht aus den herabgesunkenen Gehäusen planktischer Foraminiferen und wird in der Tiefsee aller Klimazonen abgelagert (RÖTTGER [25]).

Zur Entstehung des Films

Die Landschaftsaufnahmen des Strandes und der Gezeitentümpel am Makapuu Point (Oahu, Hawaii) fertigte PAUL ATKINS an (Moana Productions, Honolulu). Prof. Dr. E.S. REESE (Dept. of Zoology, University of Hawaii) leistete dabei wertvolle Hilfe. Alle übrigen Aufnahmen stammen vom IWF. Die Nahaufnahmen der lebenden Foraminiferen entstanden in Kulturschalen in Göttingen, nur wenige Tage nachdem die Algenproben in Hawaii gesammelt worden waren. Dr. P. HALLOCK MULLER (früher University of Hawaii, jetzt University of South Florida) führte den Autor in den einzigartigen Lebensraum der Gezeitentümpel ein; nur hier und nirgendwo sonst an den brandungsreichen Felsküsten Hawaiis hat man Zugang zu den mit Foraminiferen besetzten Benthosalgen. Das Department of Botany der University of Hawaii gewährte Laborplatz und -ausrüstung. Dr. J. HOFKER sen. (Den Haag) bestimmte *Sorites variabilis*, Dr. D.J. RUSSELL (früher University of Hawaii, jetzt Seattle Pacific University) die Algen. Herr K. GUKKERT, Blaichach, führte die Kameralleute im Allgäu, lieh uns seinen Dünnschliff von rotem Allgäuer Nummulitenkalk und gab uns Auskünfte zur Geologie des Gebiets. Dr. A. BLONDEAU, Paris, analysierte den Schliff nach Inhalt und Alter. T. AIGNER (Inst. f. Geologie, Universität Tübingen) brachte das Handstück Nummulitenkalk aus Ägypten mit. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft und die Max Kade Foundation, Inc., New York, ermöglichten die Forschungsarbeiten in Hawaii und Kiel, als deren Nebenergebnis der Film entstand.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Fossile Großforaminiferen: Vorkommen und Entstehung der Nummulitenkalke

Nummuliten sind zentimetergroße, diskusförmige, versteinerte Foraminiferen des Alttertiärs, die im warmen Flachwasser der Tethys lebten. Ihre zahlreichen Kammern sind spiralg in einer Ebene angeordnet. Der Schliff läßt ein bioklastisches Sedimentgestein erkennen, das größtenteils aus zerbrochenen und manchmal unversehrten Nummuliten besteht. Nummulitenkalke findet man in den europäisch-asiatischen Faltengebirgen. Im Allgäu, am Nordrand der Kalkalpenkette, hier eine Ansicht nahe Sonthofen, lag in Kreide und Alttertiär ein flaches Schelfmeer der Tethys. Die hier entstandenen Ablagerungen wurden zu dem im Vordergrund sichtbaren Deckgebirge aufgefaltet. Es enthält Nummulitenkalke, die dem Eozän angehören. Der Schleierfall verläuft zwischen weichen Stadschiefern auf der rechten und harten grauen Nummulitenkalken auf der linken Seite.

¹Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.



Abb. 1. Nummulitenkalk vom Pyramidenplateau von Giza (Ägypten), *Nummulites gizehensis* (Durchmesser 1 cm)

Die erste Einstellung zeigt einen 1 cm großen Nummuliten aus der *Nummulites-gizehensis*-Gruppe. Die Probe mitteleozänen Nummulitenkalks stammt vom Pyramidenplateau von Giza. Bei diesen Nummulitenkalken handelt es sich um über 40 m mächtige, z.T. dolomitische Kalksteine, die durch das massenhafte Vorkommen der Nummuliten ausgezeichnet sind. Diese lebten im klaren und warmen Flachwasser am Südrand der Tethys, die im Mitteleozän Unterägypten noch bedeckte. Schichtungsstrukturen dieser Kalke zeigen, daß Strömungs- und Wellenwirkung zu einer mechanischen Anreicherung der Nummuliten zu Nummulitenschill führten. Diese erfolgte mehr oder weniger an Ort und Stelle. Die Pyramiden stehen auf diesem Nummulitenkalk, der jedoch schwer abbaubar war und daher als Baumaterial nur eine untergeordnete Rolle spielte (AIGNER [1]).

Der im Film gezeigte *Nummulites gizehensis* ist ein Exemplar der mikrosphärischen Generation (die Anfangskammer ist sehr klein, das Gehäuse mit bis zu 5 cm relativ groß), die im Generationswechsel mit der megalosphärischen Generation steht (die Anfangskammer ist groß, das Gehäuse mit wenigen Millimetern Durchmesser relativ klein). Biologisch handelt es sich bei den großen Individuen um die Agamonten, bei den kleinen Individuen um die Gamonten. (BLONDEAU [2], SCHAUB [32]).

Der Vergleich der Strukturmerkmale der Gehäuse der Nummuliten mit rezenten symbiontenträgenden Großforaminiferen erlaubt den Schluß, daß auch die Nummuliten Symbionten besaßen (vgl. Allg. Vorbemerkungen).

Die Nummuliten, Leitfossilien für das Alttertiär, finden sich in Gesteinen, die aus Schelfmeerbereichen der Tethys hervorgegangen sind. Diese erstreckte sich vom europäischen Mittelmeer (Alpen, Balkan, Kleinasien, Nordafrika) über Persien bis Ost- und Südostasien und umrahmte große Teile des afrikanischen Kontinents. Auch im Bereich des Golfs von Mexico und der Karibik lebten Nummuliten. Ihre Kalke sind oft Hunderte von Metern mächtig und sind vielfach durch ihre Porosität zu natürlichen Erdölseichern geworden.



Abb. 2. Schliffpräparat von rotem Nummulitenkalk aus der Starzlachklamm östlich von Winkel bei Sonthofen (Alter: Miozän). Die großen Foraminiferen links unten und rechts oben sind wahrscheinlich *Nummulites millecaput* (Dicke des Individuums links unten 2,25 mm). Dicht an jedem der *Nummulites millecaput* liegt je eine *Assilina exponens*

Die beiden ersten Einstellungen von Landschaften aus dem Allgäu zeigen Ansichten aus dem am Nordrand der Kalkalpen liegenden Deckfaltengebirge. Man blickt vom „Ried“ (Gasthof „Alpenblick“), nordöstlich Sonthofen, nach Süden über das Deckfaltengebirge bis zu der den Horizont bildenden Kalkalpenkette. In diesem Gebiet sind Nummulitenkalksteine weit verbreitet und oft gut aufgeschlossen. Die nächsten zwei Einstellungen geben Beispiele dafür aus der Starzlachklamm bei Winkel. Die Einstellung des Schleierfalls zeigt das in den grauen Nummulitenkalk hineinerodierte Bachbett der Starzlach.

Die Sedimentgesteine des Deckfaltengebirges der Allgäuer Alpen entstanden in einem Teil der Tethys, der zu dieser Zeit festländischen Kernzone der Alpen als nördliche Randsenke vorgelagert war. Ihre Ablagerungszeit reicht von der Unterkreide bis ins Eozän, die der auf ihrem nördlichen Schelf abgelagerten Nummulitenkalksteine vom oberen Paläozän bis in das Miozän. Bei der am Ende des Alttertiärs einsetzenden Orogenese wurde der Inhalt

der Randsenke gefaltet und zusammen mit seiner mesozoischen Unterlage nach Norden verfrachtet und in Schichten zu einem Deckfaltengebirge aufgestapelt (CUSTODIS et al. [3], RICHTER [19], SCHWERD et al. [33]).

Die Allgäuer Nummulitenkalke wurden wie alle anderen Nummulitenkalke der eurasiatischen Faltengebirge auf Schelfs tektonisch aktiver Kontinentalränder gebildet. Daneben entstanden Nummulitenkalke aber auch in flachliegenden, großräumigen Becken, die später durch Hebungen oder Meeresspiegelsenkungen trockenfielen, jedoch nicht gefaltet wurden (z.B. die Nummulitenkalke des Pariser Beckens und Ägyptens).

Außer den im Film vorgestellten Nummuliten gab es etwa ein Dutzend weiterer Großforaminiferenfamilien, die wichtige Sedimentbildner waren. Sie entfalteteten sich nacheinander oder gleichzeitig, beginnend mit den Fusulinen des Karbons und Perms, in Jura, Kreide und Tertiär und starben wieder aus (z.B. die Orbitoididae, Alveolinidae, Discocyclinidae, Lepidocyclinidae). Sie alle lebten in durchlichteten Schelfmeeren warmer Klimate. Ihre symbiotische Lebensweise verschaffte ihnen in ihrem konstant oligotrophen Milieu einen großen energetischen Vorteil gegenüber rein heterotrophen und rein autotrophen Organismen. Sie waren durch anatomische und physiologische Spezialisierung und lange Lebensdauer ausgezeichnet.

Indem diese Flachwassergebiete gehoben und von Gebirgsbildungsvorgängen erfaßt wurden, kam es zur Einengung und schließlich zum Verschwinden dieser Lebensräume und ihrer Faunen. Mit zunehmendem terrigenen Einfluß durch Sediment-, Süßwasser- und Nährstofflieferung waren die Großforaminiferen gegenüber den unter mehr eutrophen Bedingungen lebenden Auto- und Heterotrophen kurzerer Generationszeit nicht mehr konkurrenzfähig (HALLOCK [9], HOTTINGER [11]).

Foraminiferensand und der Lebensraum der Sandbildner

Auch heute noch gibt es Großforaminiferen, deren Kalkschalen an der Bildung rezenter Ablagerungen beteiligt sind. Ihre Lebensräume gleichen denen ihrer verteilten Verwandten: durchlichtete Flachmeere der Tropen und der Subtropen, abseits detritusführender Süßwasserzuflüsse. Die blaue Farbe des klaren Wassers zeigt seine Armut an anorganischen Nährsalzen und partikulärer organischer Substanz. Der Strandsand am Makapuu Point auf Hawaii, vom Nordostpassat sogar zu Dünen aufgehäuft, ist ein biogener Kalksand. Er besteht aus Foraminiferengehäusen, den Skelettresten von Meereswirbelloren und Kalkalgenfragmenten. Der Silikatanteil, ausschließlich vulkanischen Ursprungs, ist gering. Dieser Sand ist kein Quarzsand wie an europäischen Stränden, kein Verwitterungsprodukt des Landes, er wurde von der Organismenwelt des Meeres hervorgebracht.

Unter der Lupe erkennt man von der Brandung polierte Foraminiferenschalen, Schneckengehäuse und Seeigelstacheln. Die sorgfältige Analyse aller Bestandteile ermittelt auch die Reste von kalkigen Rot- und Grünalgen und von Steinkorallen. Etwa 40% dieses Sandes bestehen aus Foraminiferen, vor allem der Gattungen *Amphistegina* und *Heterostegina*.

Einer ihrer Lebensräume ist die Zone der sublitoralen Benthosalgen. Sie ist an den brandungsreichen Felsküsten von Hawaii, denen kein schützendes Saumriff vorgelagert ist, nur in Felstümpeln zugänglich. Diese bilden eine Gruppe großer Becken, die in das Basaltplateau eingesenkt sind. Die vom ganzjährig wehenden Nordostpassat hervorgerufenen Wellen sorgen für ständige Erneuerung ihres Wassers, wobei das Tidenhochwasser die Intensität des Austauschs erhöht.

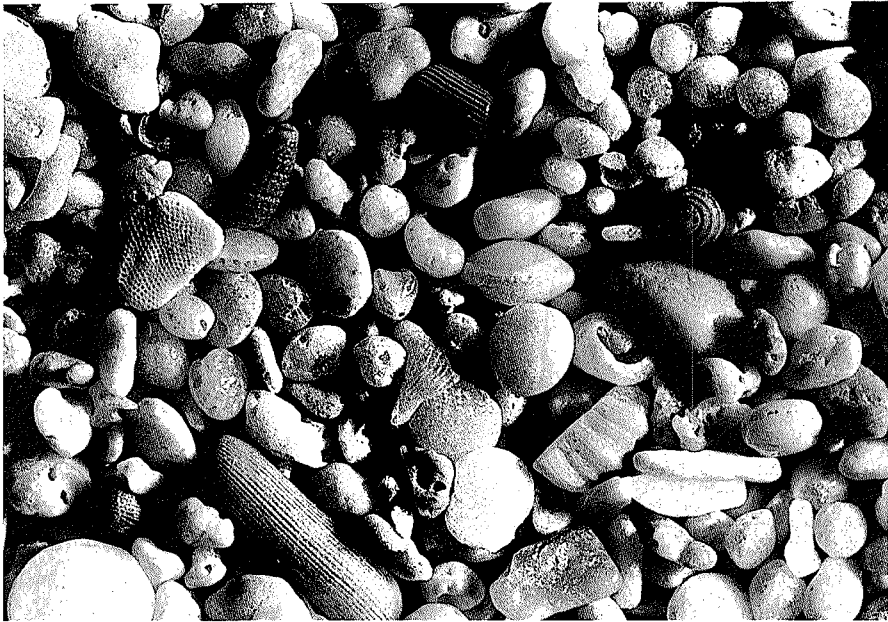


Abb. 3. Strandsand von Hawaii. Die 1-2 mm großen Sandkörner sind vor allem die mehr oder weniger abgeschliffenen Gehäuse der Großforaminifere *Amphistegina*. Außerdem erkennt man Fragmente von Schneckengehäusen und Seeigelstacheln



Abb. 4. Felstümpel auf einer Basaltplattform am Makapuu Point (Insel Oahu, Hawaii). Bildbreite 45 m. Diese Tümpel von 0,5 bis 2,5 m Tiefe sind ein Lebensraum von Großforaminiferen

Die Wände dieser Becken sind mit Algen dicht bewachsen. Am häufigsten ist die Braunalge *Sargassum polyphyllum*, auf deren 10 bis 20 cm langen Thalli epiphytische Braun- und Rotalgen Dickichte bilden. Diese Algen sind das Substrat für Großforaminiferen.



Abb. 5. Die Büschel der Grünalge *Cladophora socialis* var. *hawaiiiana* aus einem der in Abb. 4 gezeigten Felstümpel. Die Thalli sind von den Großforaminiferen *Amphistegina lessonii*, *Amphistegina lobifera* und *Peneroplis pertusus* dicht besiedelt. Maßstab 1 mm

Das Verbreitungsgebiet rezenter Großforaminiferen liegt innerhalb der 25°C-Oberflächenwasser-Isothermen für die wärmsten Monate auf Nord- und Südhalbkugel. Nur im Bereich des Mittelmeeres leben einige Arten bei niedrigeren Sommertemperaturen. In ihren Ansprüchen an hohe Wassertemperatur, für die Photosynthese ihrer Symbionten ausreichender Bestrahlungsstärke, geringen Nährstoffgehalt und ozeanische Salinität stimmen die Großforaminiferen mit den riffbildenden Korallen überein. Die geographische Verbreitung beider Organismengruppen deckt sich somit. Sie umfaßt vor allem den Süd- und Westpazifik, den Indischen Ozean mit seinen Nebenmeeren und die Karibik.

Großforaminiferen leben epiphytisch auf Benthosalgen und Seegräsern im ufernahen Flachwasser, auf Sanden aller Korngrößen im Lagunen- und Riffbereich, auf jeglichem Hartsubstrat wie Korallentrümmern und Molluskenschill und in tieferem Wasser auch auf Weichboden. Je nach Klarheit des Wassers können sie bis in 130 m Tiefe vordringen.

Großforaminiferen vermehren sich vor allem durch Vielteilung, wobei bei jedem Vielteilungsprozeß Hunderte oder Tausende von Tochterindividuen entstehen. Jedes Mutterindividuum beendet nach Bildung der Tochterzellen sein Leben. Sein Gehäuse wird zu einem Sandkorn. Wasserströmungen transportieren die Gehäuse aus den Lebensräumen der Foraminiferen, in Hawaii oft wellenexponierte sublitorale Bereiche der Felsküste oder des Riffhangs, und akkumulieren sie hinter dem Riff, in der Lagune oder am Strand.

Berechnungen der Produktion an Foraminiferenkarbonat, die für verschiedene Lebensstätten vorgenommen wurden, liegen zwischen 2,8 kg und 57 g pro Quadratmeter und Jahr; im Felstümpel am Makapuu Point, der im Film gezeigt wird, erzeugen *Amphistegina lobifera* und *Amphistegina lessonii* im Jahr 500 g (HALLOCK [5], [8]). Die produzierten Mengen richten sich nach der Siedlungsdichte, der Größe der Foraminiferen, der Generationslänge und dem Artenspektrum. So leben in Palau (Mikronesien) 13 Großforaminiferenarten, darunter die sehr häufige *Calcarina spengleri*; in Hawaii sind es nur 9.

In Hawaii wechseln Zusammensetzung und Korngröße der Strandsande in Abhängigkeit von der geographischen Lage (Luv- oder Leeseite der Inseln), dem Riffschutz und der Jahreszeit. Der Anteil des Sandes, der auf die Verwitterung des Vulkangesteins zurückgeht (Körner basaltischer Lava), ist meist so gering, daß der biogene Anteil die helle Farbe des Sandes bestimmt. Strände aus „schwarzem Sand“ sind auf Stellen beschränkt, wo sich Lavaströme ins Meer ergießen und durch raschestes Erkalten zu schwarzem basaltischen Glas werden. Quarz und Feldspat als Sandkomponenten fehlen in Hawaii. Auf die Zusammensetzung des Sandes hat auch seine Abrasion einen starken Einfluß: der härtere Kalzit erodiert bedeutend langsamer als der weniger harte Aragonit. Die meisten Foraminiferen, kalkige Rotalgen und Seeigel bestehen aus Kalzit, Steinkorallen und die kalkige Grünalge *Halimeda* aus Aragonit. Bei Mollusken können Kalzit und Aragonit in der Schale eines Individuums vorhanden sein. In Hawaii bestehen die biogenen Strandsande, geordnet nach der Höhe ihres Anteils, aus Foraminiferen, Fragmenten von Mollusken, Rotalgen, Seeiegeln, Korallen und *Halimeda* (MOBERLY et al. [18], RÖTTGER [25]).

Die zahlreichen, meist durch Lavaströme und Vorgebirge voneinander getrennten Sandvorräte der Strände stellen offene Systeme dar, die sich durch Zugewinn und Verlust in einem dynamischen Gleichgewicht befinden.

Das Schicksal des für den Strand verlorenen Sandes ist vielgestaltig. Der wahrscheinlich höchste Anteil wird in senkrecht zur Uferlinie verlaufenden, das Riff durchquerenden Kanälen seewärts transportiert und den Abhang der vulkanischen Inseln hinabgetragen, um in die Tiefsee schließlich aufgelöst zu werden. Er ist damit aus der geologischen Geschichte der Inseln ausgelöscht. Ein weiterer hoher Anteil geht durch Abrasion zu Silt durch die permanente Bewegung im Brandungsbereich verloren. Die glänzend polierten Oberflächen der immer kleiner werdenden Körner demonstrieren das. Ein Teil des Sandes wird auf dem

Riffdach und an wachsenden Stränden und Deltas festgelegt und ein geringer Anteil als Dünnensand landeinwärts geblasen. Auch der Mensch entnimmt Sand für Bauzwecke. Die Organismenwelt ergänzt durch ununterbrochenes Wachstum diese Verluste. Über längere Zeiträume gesehen, scheinen die Sandvorräte konstant zu bleiben (MOBERLY [17]).

Der Film soll mit einem Lebensraum der Sandproduzenten bekanntmachen. Die Felstümpel am Makapuu Point, dem Ostkap der Insel Oahu, sind wie riesige Badewannen von 10 bis 15 m Länge und 0,5 bis 2,5 m Tiefe in das Basaltplateau eingesenkt. Dieses liegt 3 m über NN. Gewaltige Wellen des offenen Pazifik zerschlagen sich unter ohrenbetäubendem Getöse an dieser Plattform zu manchmal 10 m hoch sich auftürmenden Wasserwänden, die darauf in die Tümpel stürzen. Der Mensch muß sich durch Flucht rechtzeitig vor diesen Naturgewalten in Sicherheit bringen. Fische verschwinden in Sekundenschnelle aus dem freien Wasserkörper und verbergen sich in schützenden Nischen. Algen werden losgerissen. Die eingebrachte Luft verwandelt das Wasser in weiße Gischt, und der Taucher, der nach einem solchen Einbruch einen Gang in den Tümpel wagt, kann nicht die Hand vor Augen sehen. Seine Haut brennt von der Reibung des aufgewirbelten Sandes.

Die Wassertemperaturen entsprechen mit etwa 25°C oft denen des freien Meeres. Sie können an ruhigen Sommertagen bei geringem Wasseraustausch auf 29°C ansteigen und in Winternächten auf 21°C sinken. Die tageszeitliche Schwankung liegt oft zwischen 24 und 28°C. Der Salzgehalt ist mit 35 bis 35,5‰ nahezu konstant.

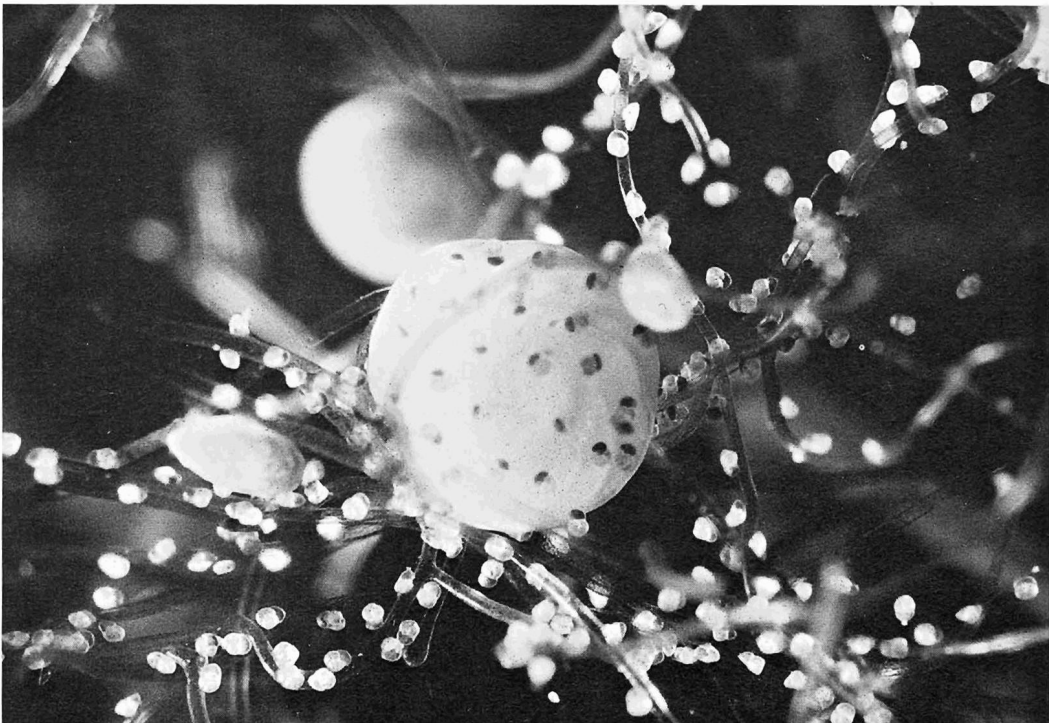


Abb. 6. *Amphistegina lessonii* (Größe 1,4 mm) hat durch Vielteilung Tochterindividuen gebildet. Die jetzt dreikammrigen Jungen (2. Lebenstag) haften mit ihren Pseudopodien an *Cladophora*. Das tote mütterliche Gehäuse ist zu einem Sandkorn geworden

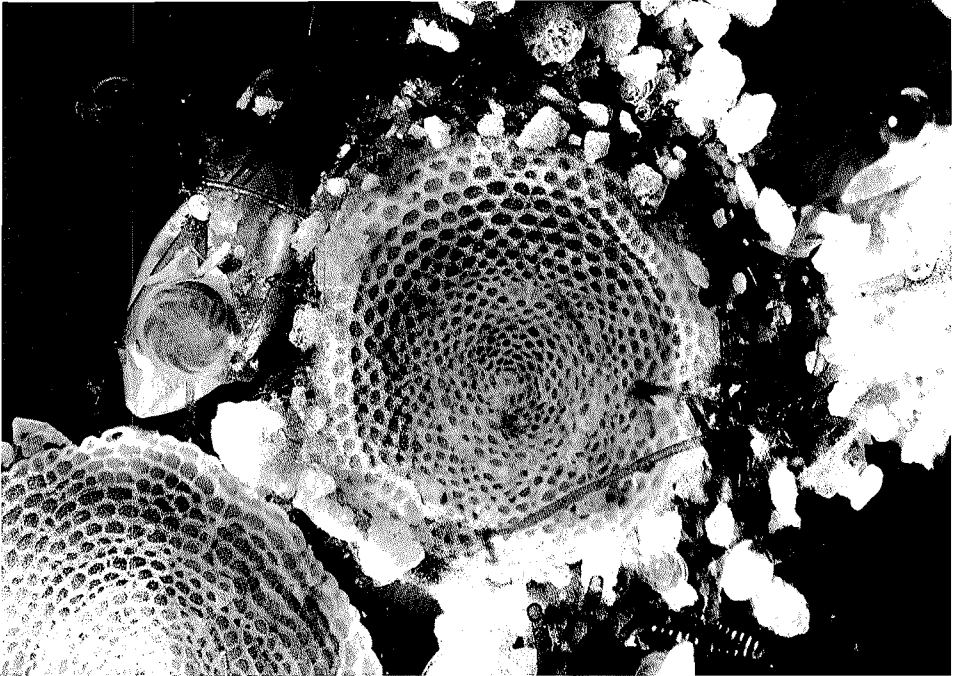


Abb. 7. *Sorites variabilis*, die sich auf der Braunalge *Sargassum polyphyllum* mit einer zementartigen Substanz festgeheftet haben. Das Exemplar in der Mitte (Größe 2 mm) hat Sandkörner, Algenfäden und organischen Detritus an seinem Gehäuserand gesammelt. Wahrscheinlich schickt es Pseudopodien hinein, um Nahrungspartikel daraus zu gewinnen

Ökologie der Großforaminiferen im Algenbenthos von Hawaii

Sorites variabilis ist eine der häufigsten Arten. Sie wird 4 mm groß. Ihr flach scheibenförmiges Gehäuse liegt dem Thallus von *Sargassum polyphyllum* dicht an und ist mit einem besonderen Zement an ihm befestigt. Sie widersteht auf diese Weise wie keine andere Foraminifere der Brandung dieses energiereichen Lebensraums.

Auf unbekannte Weise hat *Sorites* ihre Zementierung gelöst und sucht sich einen anderen Platz, um sich bald erneut festzuheften.

Im Durchlicht erkennt man an der Färbung ihres Protoplasmas, daß sie Symbionten besitzt, vermutlich Dinophyceen. Mit ihren Pseudopodien hat die Foraminifere Sandkörner und organischen Detritus am Gehäuserand gesammelt.

Im schützenden Gewirr der Fäden der Grünalge *Cladophora socialis* und der kalkigen Rotalge *Jania capillacea* sitzen einen Millimeter große *Amphistegina lessonii* und *Amphistegina lobifera*. Ihre braune Färbung wird durch endosymbiotische Diatomeen hervorgerufen. Alle Großforaminiferen besitzen einzellige pflanzliche Symbionten, die durch ihre Photosynthese zur Ernährung ihrer Wirte beitragen.

Auf den gefiederten Thalli der siphonalen Grünalge *Caulerpa taxifolia* findet man *Amphistegina lessonii* und *Sorites variabilis*.

Eine *Amphistegina lessonii* hat durch Vielteilung Hunderte von Tochterindividuen gebildet. Mit ihren Pseudopodien haften sie fest an den Fäden von *Cladophora*. Das Mutterindividuum, jetzt protoplasmaleer und tot, ist zu einem Sandkorn geworden.

Die jungen *Amphistegina* besitzen bereits fünf Kammern. Durch die halbtransparente Kalkwand erkennt man Bewegungen des durch die Symbionten gelb gefärbten Protoplasmas.

Peneroplis pertusus erhält seine charakteristische Färbung durch einzellige Rotalgen. Mit seinen Pseudopodien bewegt er sich auf der *Caulerpa taxifolia*.

Im Dunkelfeld wird seine dichte Besiedlung durch Symbionten besonders deutlich.

Die rezente Nummulitide *Heterostegina depressa* ist mit einer durchsichtigen und elastischen Hülle am Algensubstrat verankert. Strömungsgeschützte Nischen zwischen Algen oder ihre besondere Art der Festheftung schützen die Foraminiferen dieses Lebensraums.

Heterostegina bevorzugt schattige Stellen im Algendickicht. Dies steht im Einklang mit den geringen Lichtansprüchen ihrer symbiontischen Diatomeen.

Ändern sich die Beleuchtungsbedingungen, so verläßt *Heterostegina* ihre Hülle, um einen günstigeren Ort aufzusuchen.



Abb. 8. *Heterostegina depressa* (Größe 4,6 mm) hat sich im schützenden Gewirr der Fäden von *Cladophora* und anderer Algen mit seiner transparenten Schützhülle befestigt. Abb. 5–8 sind Lebendaufnahmen von Material aus dem gleichen Lebensraum

Die starke Wasserbewegung und die besonderen Lichtverhältnisse sind die wichtigsten ökologischen Faktoren, die die räumliche Verbreitung und das Verhalten der Großforaminiferen in ihrem Lebensraum bestimmen (RÖTTGER [24], RÖTTGER et al. [27]).

Sorites variabilis liegt meist den flächigen Thalli von *Sargassum polyphyllum* dicht auf und haftet an ihm mit einem Zement der randlichen Kammern so fest, daß man sie oft zerbricht, wenn man sie abzupräparieren versucht. Fäden epiphytischer Algen werden umwachsen, was anzeigt, daß *Sorites* wenigstens einige Tage lang ohne Ortsbewegung verharrt. Solche Individuen müssen dann für die Dauer ihres weiteren Lebens an diesem Ort bleiben. Normalerweise wechselt *Sorites* ihren Platz alle paar Tage. Sie lebt vor allem in dem am häufigsten und stärksten bewegten Wasser der seewärtigen Tümpel.

Sehr zahlreich sind auch die etwa 1,5 mm großen *Amphistegina lobifera* und *Amphistegina lessonii*. Ihre trochospiralen, auf Ober- und Unterseite gewölbten Gehäuse nähern sich der Kugelform und bieten daher dem Wasser weniger Widerstand als ein scheibenförmiges Gehäuse. Sie haften mit Bündeln sehr zäher und elastischer Pseudopodien an Algenfäden. Die nur 100 bis 200 µm großen Jungen bieten den Wellen noch weniger Angriffsfläche. *Heterostegina depressa* scheidet eine elastische und transparente Schutzhülle ab, die das Gehäuse wie eine Klarsichtfolie einschließt. Diese besitzt radial ausstrahlende Fortsätze, die am Substrat verankert sind. Die Foraminifere wächst in dieser Hülle und erneuert sie, wenn sie zu klein geworden ist (RÖTTGER [22], [23], RÖTTGER u. RICHWIEN [28], RÖTTGER und INST. WISS. FILM [36], SPINDLER u. RÖTTGER [34]). *Heterostegina* schützt sich aber mit dieser Hülle nicht so wirkungsvoll wie *Sorites* und *Amphistegina* mit ihren Mechanismen. Ihr flach diskusförmiges Gehäuse wird leichter losgerissen. Dies scheint der Grund dafür zu sein, daß *Heterostegina* im stark bewegten Algenbenthos vergleichsweise viel seltener ist als die anderen Arten und nur im tieferen Wasser höhere Siedlungsdichten erreicht.

Peneroplis scheint sich lediglich mit seinen zarten Pseudopodien festzuheften. Es erstaunt, daß diese Art, anscheinend ohne wirkungsvollen Anheftungsmechanismus, diesen energiereichen Lebensraum besiedelt. Wahrscheinlich lebt sie ausschließlich im Schutz des Lückennetzes der verflochtenen Aufwuchsalgen, die vor allem auf *Sargassum* Dickichte bilden. *Sargassum* selbst bewegt sich in der Strömung, die jedes größere Lebewesen fortreißen und an den Felsen zerschlagen würde, während wir uns gleichzeitig im Millimeterbereich der geschützten Thallusoberfläche Stillwasserräume vorzustellen haben.

Für die symbiontische Assoziation von Großforaminifere und Alge spielt das Licht eine besondere Rolle. Die Kultur von *Heterostegina depressa* (RÖTTGER [20], [21]) und von *Amphistegina lessonii* (RÖTTGER et al. [29]) belegen die Abhängigkeit des Wachstums dieser Foraminiferen vom Licht. Nur bei niedrigen Bestrahlungsstärken findet Wachstum statt (300 bis 1000 Lux; $0,17 \cdot 10^{16}$ bis $0,5 \cdot 10^{16}$ quanta pro cm^2 und s). Andere Großforaminiferen haben ihr Wachstumsoptimum bei 5 bis 10mal höheren Bestrahlungsstärken (HALLOCK [7], DUGUAY [4]). Die hohen Bestrahlungsstärken unter der Wasseroberfläche der Felstümpel bei senkrechtem Sonnenstand werden im Schatten der Algenhalli, besonders unter schattigen Felsüberhängen, bis zu fast völliger Dunkelheit herabgemindert. Im Algen Schatten wurden bei diffusem Sonnenlicht im März 0,12 bis $0,99 \cdot 10^{16}$ quanta pro cm^2 und s gemessen. Den Algen kommt wahrscheinlich auch eine große Bedeutung bei der Abschirmung des UV-Lichts zu, das im partikelfreien Flachwasser niederer Breiten stark schädigende Wirkung auf wirbellose Tiere hat (JOKIEL [12]). Über die Schutzfunktion der Foraminiferenschale gegen UV-Licht wissen wir noch nichts.

Eine einmalige Fortpflanzungszeit im Frühjahr, wie sie für *Amphisorus hemprichii* im Golf von Eilat nachgewiesen wurde (ZOHARY et al. [35]), scheint es im Felstümpel am Makapuu Point nicht zu geben. Eine im Dezember gesammelte Algenprobe enthielt *Amphistegina* und *Heterostegina* aller Größen bis hinab zu 2 – 3 Wochen alten Individuen; dasselbe gilt für

Sorites, von dem sich auch mehrere mit Tochterindividuen in den peripheren Reproduktionskammern fanden. Die Großforaminifern reproduzieren hier also während des ganzen Jahres.

Tabelle 1: Systematische Stellung der im Film gezeigten rezenten Großforaminiferen (Ordn. Foraminiferida) (HAYNES [10]).

Unterordnung	Familie	Art
Miliolina (porzellanig, unperforiert)	Soritidae	<i>Peneroplis pertusus</i>
		<i>Sorites variabilis</i>
Rotaliina (hyalin, perforiert)	Asterigerinidae	<i>Amphistegina lobifera</i>
		<i>Amphistegina lessonii</i>
	Nummulitidae	<i>Heterostegina depressa</i>

English Version of the Spoken Commentary

Fossil larger foraminifera: Occurrence and formation of the nummulitic limestones

Nummulites are centimetre-large discoidal, fossil foraminifera of the early Tertiary which lived in the warm shallow seas of the Tethyan Geosyncline. Their numerous chambers are coiled in a plane.

This section shows a bioclastic sedimentary rock which consists mainly of fractured and sometimes undamaged nummulites. Nummulitic limestones occur in the Alpine-Himalayan Mountain Belt.

In the Allgäu, here a view near Sonthofen, Bavaria, there was during Cretaceous and early Tertiary a shallow shelf sea of the Tethys. Its clastic deposits were folded to the overlying rocks visible in the foreground.

They contain nummulitic limestones of the Eocene.

The "Schleierfall" runs between soft shales on the right and hard grey nummulitic limestones on the left side.

Foraminiferal sand and the habitat of the sand producers

Still at present larger foraminifera occur which contribute to Recent sediments. Their habitats are similar to those of their petrified allies: euphotic shallow seas of the tropics and subtropics, away from detritus-carrying fluvial runoff. The blue colour of the clear water indicates its deficiency in inorganic nutrients and particulate organic matter. This beach sand at Makapuu Point in Hawaii even accumulated to dunes by the Northeast trade winds is a biogenic calcareous sand. It consists of foraminiferal tests, the fragments of skeletons of marine invertebrates and calcareous algae. The detrital proportion, exclusively silicates of volcanic origin, is small. This sand is no quartz sand as on beaches of European regions, it does not originate from the land by weathering, it was made by marine organisms.

With a magnifying glass one can identify wave-polished foraminiferal tests, prosobranch shells and sea urchin spines. Careful analysis of all components also reveals the remains of calcareous Red and Green Algae and of stony corals.

About forty percent of this sand consist of foraminifera, mainly of the genera *Amphistegina* and *Heterostegina*. One of their habitats is the zone of the sublittoral algal benthos. On the rocky shores of Hawaii which are not sheltered by fringing reefs but exposed to heavy wave action this zone is accessible only in rockpools. This group of large pools is located on a basalt bench. The waves generated by the Northeast trades present throughout most of the year cause a permanent renewal of the pool water. The high tides intensify the exchange.

The walls of the pools are densely covered by algae. The most abundant seaweed is the Brown Alga *Sargassum polyphyllum*. Epiphytic Brown and Red Algae form thickets on its 10- to 20-centimeter long fronds. These algae are the substratum for larger foraminifera.

Ecology of the larger foraminifera of the algal benthos in Hawaii

Sorites variabilis is one of the most abundant species. It grows to a size of 4 mm. Its flat discoidal test clings to the thallus of *Sargassum polyphyllum* to which it is attached by a special cement. Thus it withstands the waves of this energy-rich habitat as no other foraminifer. In an unknown way *Sorites* has broken its cementation and is heading for another place to soon attach itself again.

By transmitted light, one recognizes from the coloration of its protoplasm that it harbors symbionts, presumably dinoflagellates. By means of its pseudopodia this foraminifer has collected sand grains and organic detritus at the periphery of its test.

One millimetre large *Amphistegina lessonii* and *Amphistegina lobifera* live in the protecting tangle of the branches of the Green Alga *Cladophora socialis* and the calcareous Red Alga *Jania capillacea*. Their brown colour is caused by endosymbiotic diatoms. All species of larger foraminifera harbor unicellular symbiotic algae which contribute by their photosynthesis to the nutrition of their hosts.

On the pinnate thalli of the siphonaceous Green Alga *Caulerpa taxifolia* one finds *Amphistegina lessonii* and *Sorites variabilis*.

An *Amphistegina lessonii* specimen has formed hundreds of daughter individuals by multiple fission. By means of their pseudopodia they cling to the filaments of *Cladophora*. The mother individual, now devoid of protoplasm and inanimate, has become a sand grain.

The young *Amphistegina* already possesses five chambers. Through the semi-transparent calcareous test wall one recognizes moving protoplasm which is coloured yellow by its symbionts.

Peneroplis pertusus obtains its characteristic coloration by unicellular Red Algae. With its pseudopodia it moves on *Caulerpa taxifolia*.

By dark-field illumination its dense population of symbionts is particularly good visible. The Recent nummulitid, *Heterostegina depressa*, is anchored to the algal substratum by a transparent and elastic sheath. Niches between algae which provide shelter in turbulent water and a special way of attachment protect the foraminifera of this habitat.

Heterostegina prefers shady places in the algal thicket which is in accordance with the low light requirements of its symbiotic diatoms.

In case light intensity changes, *Heterostegina* leaves its sheath in order to move to a more favourable place.

Literatur

- [1] AIGNER, T.: Zur Geologie und Geoarchäologie des Pyramidenplateaus von Giza, Ägypten. *Natur und Museum* 112 (1982), 377–388.
- [2] BLONDEAU, A.: Les Nummulites. 256 pp. Librairie Vuibert, Paris 1972.
- [3] CUSTODIS, A., V. JACOBSHAGEN, C.W. KOCKEL, P. SCHMIDT-THOMÉ und W. ZACHER: Zur Geologie der Allgäuer Alpen zwischen Grünten und Hochvogel. In: P. SCHMIDT-THOMÉ, R. SCHÖNENBERG: Max-Richter-Festschrift. Clausthal-Zellerfeld 1965, 1–21.
- [4] DUGUAY, L.A.: Comparative laboratory and field studies on calcification and carbon fixation in foraminiferal algal associations. *J. Foraminiferal Research* 13 (1983), 252–261.
- [5] HALLOCK MULLER, P.: Sediment production and population biology of the benthic foraminifer *Amphistegina madagascariensis*. *Limnology and Oceanography* 19 (1974), 802–809.
- [6] HALLOCK, P.: Trends in test shape with depth in large, symbiont-bearing Foraminifera. *J. Foraminiferal Research* 9 (1979), 61–69.
- [7] HALLOCK, P.: Light dependence in *Amphistegina*. *J. Foraminiferal Research* 11 (1981), 40–46.
- [8] HALLOCK, P.: Production of carbonate sediments by selected large benthic Foraminifera on two Pacific coral reefs. *J. Sedimentary Petrology* 51 (1981), 467–474.
- [9] HALLOCK, P.: Evolution and extinction in Larger Foraminifera. *Proceedings Third North American Paleontological Convention*, vol. I., Montreal (1982), 221–225.
- [10] HAYNES, J.R.: Foraminifera. 433 pp. Macmillan Publishers Ltd., London and Basingstoke 1981.
- [11] HOTTINGER, L.: Larger Foraminifera, giant cells with a historical background. *Naturwissenschaften* 69 (1982), 361–371.
- [12] JOKIEL, P.L.: Solar ultraviolet radiation and coral reef epifauna. *Science* 207 (1980), 1069–1071.
- [13] LARSEN, A.R., and C.W. DROOGER: Relative thickness of the test in the *Amphistegina* species of the Gulf of Elat. *Utrecht Micropaleontological Bulletins* 15 (1977), 225–233.
- [14] LEE, J.J.: Nutrition and physiology of the Foraminifera. In: M. LEVANDOWSKY, S.H. HUTNER (eds.): *Biochemistry and physiology of Protozoa*, 2nd. edition, vol. 3 Academic Press 1980, 43–66.
- [15] LEE, J.J.: Perspective on algal endosymbionts in Larger Foraminifera. In: G.H. BOURNE, J.F. DANIELLI (eds.) *Int. Review of Cytology*, Suppl. 14, Academic Press 1983, 49–77.
- [16] LEE, J.J., M.E. MCENERY, E.G. KAHN, and F.L. SHUSTER: Symbiosis and the evolution of Larger Foraminifera. *Micropaleontology* 25 (1979), 118–140.
- [17] MOBERLY, Jr., R.: Loss of Hawaiian littoral sand. *J. Sedimentary Petrology* 38 (1968), 17–34.
- [18] MOBERLY, Jr., R., L.D. BAVER, Jr., and A. MORRISON: Source and variation of Hawaiian littoral sand. *J. Sedimentary Petrology* 35 (1965), 589–598.
- [19] RICHTER, M.: Allgäuer Alpen. *Sammlung Geologischer Führer*, Bd. 45, 189 pp., Borntraeger, Berlin-Nikolassee 1966.
- [20] RÖTTGER, R.: Die Bedeutung der Symbiose von *Heterostegina depressa* (Foraminifera, Nummulitidae) für hohe Siedlungsdichte und Karbonatproduktion. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 65 (1972), 42–47.

- [21] RÖTTGER, R.: Analyse von Wachstumskurven von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). *Marine Biology* 17 (1972), 228–242.
- [22] RÖTTGER, R.: Die Ektoplasimahülle von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). *Marine Biology* 21 (1973), 127–138.
- [23] RÖTTGER, R.: Eine Foraminifere häutet sich. *Mikrokosmos* 62 (1973), 289–292.
- [24] RÖTTGER, R.: Ecological observations of *Heterostegina depressa* (Foraminifera, Nummulitidae) in the laboratory and in its natural habitat. *Maritime Sediments Spec. Pub.* 1 (1976), 75–79.
- [25] RÖTTGER, R.: Großforaminiferen als Meeressand-Erzeuger. *Naturwiss. Rundschau* 31 (1978), 133–138.
- [26] RÖTTGER, R.: Ein komplizierter Einzeller. Gehäusestrukturen und ihre Funktion. *forschung. Mitteilungen der DFG* 1983/2, 10–13.
- [27] RÖTTGER, R., E. GÖBEL, M. RICHWIEN, R. SCHMALJOHANN u. M. SPINDLER: Anpassungen der Foraminifere *Heterostegina depressa* (Nummulitidae) an ihrem Lebensraum. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 69 (1976), 211.
- [28] RÖTTGER, R., and M. RICHWIEN: Sheaths and locomotion in the larger foraminiferan *Heterostegina depressa*. *Abstract. Int. Congress Protozoology, New York (1977)* p. 368.
- [29] RÖTTGER, R., A. IRWAN, R. SCHMALJOHANN, and L. FRANZISKET: Growth of the symbiont-bearing foraminifera *Amphistegina lessonii* d'Orbigny and *Heterostegina depressa* d'Orbigny (Protozoa). In: W. SCHWEMMLER, H.E.A. SCHENK: *Endocytobiology*. Walter de Gruyter 1980, 125–132.
- [30] ROSS, C.A.: Evolutionary and ecological significance of large calcareous Foraminiferida (Protozoa), *Proc. 2nd. Int. Coral Reef Symposium* 1, Brisbane (1974), 327–333.
- [31] ROSS, C.A.: Ecology of large, shallows-water, tropical Foraminifera. In: J.H. LIPPS et al.: *Foraminiferal ecology and paleoecology*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Short Course No. 6, Houston (1979), 54–61.
- [32] SCHAUB, H.: Nummulites et Assilines de la Téthys paléogène. *Taxinomie, phylogénèse et biostratigraphie. Mém. Suisses Paléontologie* 104 (1981).
- [33] SCHWERT, K., R. EBEL u. H. JERZ: *Geologische Karte von Bayern 1:25000. Erläuterungen zum Blatt Nr. 8427 Immenstadt im Allgäu*. 258 pp. Bayerisches Geol. Landesamt, München 1983.
- [34] SPINDLER, M., und R. RÖTTGER: Der Kammerbauvorgang der Großforaminifere *Heterostegina depressa* (Nummulitidae). *Marine Biology* 18 (1973), 146–159.
- [35] ZOHARY, T., Z. REISS, and L. HOTTINGER: Population dynamics of *Amphisorus hemprichii* (Foraminifera) in the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. *Eclogae geol. Helv.* 73 (1980), 1071–1094.

Filmveröffentlichung

- [36] RÖTTGER, R. und 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.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–8: R. RÖTTGER.