

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 15 · NUMMER 21 · 1982

FILM C 1451

**Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*
Organisation und Wachstum der
megalosphärischen Generation**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 121 m, 11 min (24 B/s). Hergestellt 1981, veröffentlicht 1982.

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. KÄEDING; Schnitt: B. MILTHALER.

Zitierform:

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.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Prof. Dr. R. RÖTTGER, Institut für Allgemeine Mikrobiologie der Universität Kiel, Olshausenstr. 40/60, Biologiezentrum, D-2300 Kiel.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: 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) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

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

Film C 1451

**Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*
Organisation und Wachstum der megalosphärischen Generation**

Verfasser der Publikation: RUDOLF RÖTTGER

Mit 6 Abbildungen

Inhalt des Films:

Die Großforaminifere *Heterostegina depressa*. Organisation und Wachstum der megalosphärischen Generation. Großforaminiferen sind vielkammrige Kalkschaler der warmen Flachmeere, die mit einzelligen Algen in Symbiose leben. Ihre großen Gehäuse bilden Foraminiferensand. Der Film behandelt Gehäusebau und organische Schutzhülle, die Struktur der Kalkschale, die Symbionten, Protoplasmaströmung im Innern des Gehäuses, Ernährung, Ortsbewegung, den Kammerbauvorgang und die Häutung.

Summary of the Film:

The Larger Foraminifer *Heterostegina depressa*. Organization and Growth of the Megalospheric Generation. Larger foraminifera are multichambered calcareous foraminifera inhabiting warm shallow seas. They harbour unicellular symbiotic algae. Foraminiferal sand originates from their large shells. The film shows test anatomy and organic protective sheaths, the structure of the calcareous test, the symbionts, cytoplasm streaming inside the test, nutrition, locomotion, the process of chamber formation and shedding of the sheath.

Résumé du Film:

Le grand foraminifère *Heterostegina depressa*. Organisation et croissance de la génération mégalosphérique. Les grands foraminifères sont des protozoaires multiloculaires recouverts d'une coquille calcaire; ils vivent en symbiose avec des algues unicellulaires, dans les mers basses chaudes. Leurs grandes coquilles produisent le sable dit des foraminifères. Le film montre entre autres, la formation de la coquille et de l'enveloppe organique protectrice, la structure de la coquille calcaire, les symbiontes, le courant de protoplasma à l'intérieure de la coquille, l'alimentation, le déplacement, le procédé de formation des compartiments, et encore la mue.

Allgemeine Vorbemerkungen

Foraminiferen sind Rhizopoda, die jede Nische des marinen Lebensraums 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 aber 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 vielgestaltige Baumaterial bedingen die große Formenvielfalt. Erst in wenigen Fällen sind Beziehungen zwischen Bauplänen oder Gehäusestruktur und biologischen oder ökologischen Gegebenheiten zu erkennen.

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.

Foraminiferen findet man schon in frühpaläozoischen Ablagerungen, im Karbon waren sie zum ersten Mal häufig. 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 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 (Meerestemperaturen, Kalt- und Warmzeiten, Meeresspiegelschwankungen) während der letzten 100 Millionen Jahre.

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 ferner 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. Die Beschleunigung der Verkalkung geschieht auch hier durch die

Photosynthese der Symbionten. Symbiontenträgende Großforaminiferen haben 20- bis 100mal höhere Wachstumsraten als Foraminiferen des gemäßigten Klimabereichs. Der Besitz symbiontischer Algen ist wahrscheinlich eine treibende Kraft bei der Evolution der großen Gehäuse gewesen, welche oftmals Baumerkmale aufweisen, die die symbiontischen Wechselbeziehungen begünstigen. Eine lange Lebensdauer von bis zu 2 und 3 Jahren oder länger scheint für viele Großforaminiferen kennzeichnend zu sein, während kleine Arten im Flachwasser nichttropischer Breiten ihre Entwicklungsgänge in Wochen, Monaten oder einem Jahr durchlaufen (ROSS [10], [11], RÖTTGER [7], LEE et al. [2]).

Die Schalen der Großforaminiferen bilden zusammen mit den Skelettresten von Steinkorallen, Mollusken, Echinodermen und Kalkalgen den grobkörnigen Strand sand 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.

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 [1]).

Heterostegina depressa (Rotaliina, Nummulitidae) von Hawaii beherbergt die Diatomee *Nitzschia valdestriata*, *Heterostegina depressa* aus dem Golf von Aqaba-Elat (Rotes Meer) *Nitzschia panduriformis*. Sie ernährt sich durch ihre Symbionten: Ihre Wachstumsrate hängt von der Bestrahlungsstärke ab, bei Dunkelheit stellt sie ihr Wachstum ein; die Diatomeen geben Photosyntheseprodukte an das Wirtsprotoplasma ab, werden daneben aber auch verdaut. Außer den Nährsalzen für ihre Symbionten nimmt *Heterostegina* wahrscheinlich nur Spurenstoffe aus dem Meerwasser auf. Andere Großforaminiferen phagozytieren zusätzlich zu dem, was ihre Symbionten zu ihrer Ernährung liefern, noch Nahrungspartikel (LEE et al. [3], RÖTTGER [4], RÖTTGER et al. [8]).

Zur Entstehung des Films

Die für diesen Film verwendeten *Heterostegina depressa* sind megalosphärische Individuen, die ein mikrosphärisches Individuum (Agamont) im Institut für Allgemeine Mikrobiologie in Kiel durch Vielteilung gebildet hat. Das mikrosphärische Mutterindividuum stammt aus 73 m Wassertiefe vom Makapuu Point, Oahu, Hawaii. Herrn Dr. Thomas A. Burch und Frau Beatrice L. Burch, Kailua, danke ich herzlich für die Beschaffung diese Individuums.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars¹

Gehäusebau und Hülle

Die zahlreichen Kammern dieses diskusförmigen, etwa 2 1/2 mm großen Foraminiferegehäuses bilden eine in einer Ebene aufgewundene Spirale. Die gelbgrüne Färbung wird durch symbiotische Diatomeen hervorgerufen, die in großer Zahl im Protoplasma liegen. *Heterostegina* bildet nur selten Pseudopodien. Meist ist sie, wie hier, mit Hilfe elastischer Fäden am Substrat befestigt. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man eine dem Gehäuse anliegende transparente Hülle, die den ganzen Organismus umgibt. Von ihr strahlen die Befestigungsfäden aus. Fährt man am Gehäuserand entlang, so kann man die Hülle mit ihren Falten und Aussackungen verfolgen.

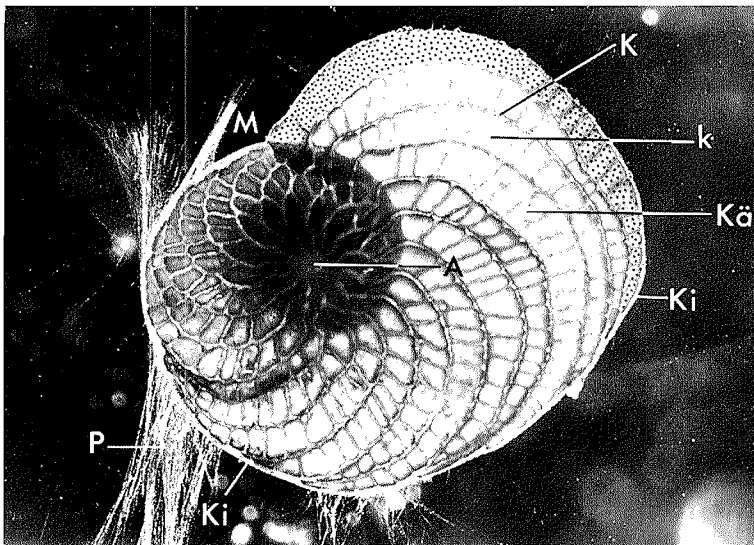


Abb. 1. *Heterostegina depressa*. Individuum aus dem natürlichen Lebensraum von Hawaii. Größe 3,95 mm. In die Lebendaufnahme sind einige Bezeichnungen eingetragen, die den Gehäusebau erläutern. Die jüngste Kammer ist punktiert. A: Lage der Anfangskammer (Proloculus), K: Kammerwand (Septum), k: Kämmerchenwand (Sekundärseptum), Kä: Kämmerchen, Ki: Gehäusekiel, M: Mündungswinkel, P: Pseudopodienbündel

Das Gehäuse besitzt eine Vielzahl feiner, etwa 1 µm großer Poren. Wie bei anderen Foraminiferen auch, sind sie durch Membranen verschlossen und stellen keine offene Verbindung zwischen Protoplasmakörper und Meerwasser dar. Durch die transparente Schale sind einige der Symbionten zu sehen.

¹ Die eingerückten Abschnitte in Kleindruck geben zusätzliche Informationen.

(Einstellungen 500b, 500 c, 11, 12a, 14, 14a)

Jede Kammer des Gehäuses ist durch radiär verlaufende Wände in Kämmerchen unterteilt (Abb. 1). Die Lumina aller Kämmerchen einer Kammer sind mit den Kämmerchenlumina der nächstälteren und der nächstfolgenden Kammer durch radiäre Öffnungen verbunden. Die Kämmerchen ein und derselben Kammer haben ebenfalls meist Verbindung miteinander. Im Inneren der Kammer- und Kämmerchenwände liegt ein weiteres Hohlraumsystem, ein System feiner Kanäle, das Verbindungen zum Gehäuselumen, aber auch zum Außenmedium besitzt. Hierzu gehört auch das Kanalsystem, das den Gehäusekiel durchzieht. Aus den Öffnungen dieses Feinkanalsystems treten die Pseudopodien hervor (SPINDLER [15]).

Die Einkerbung am Gehäuserand bezeichnet man als Mündungswinkel. Hier liegt das Foramen, das für die Foraminiferen namensgebend war. Es ist die größte Öffnung des Gehäuses nach außen.

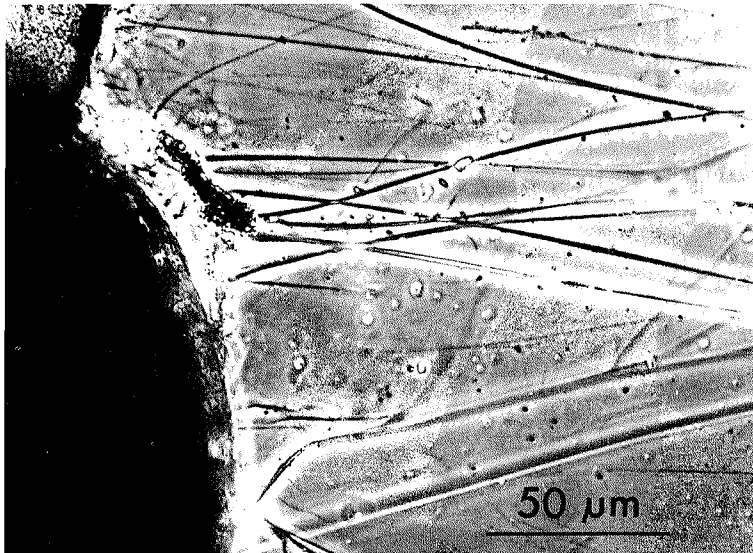


Abb. 2. Ausschnitt des Gehäuses von *Heterostegina depressa* im Gebiet des Mündungswinkels. Von der dem Gehäuse anliegenden Hülle strahlen zahlreiche Haltefortsätze aus, die mit ihren distalen Enden (rechts außerhalb des Bildes) am Substrat befestigt sind

Eine durchsichtige organische Hülle, die vom Organismus bei fortlaufendem Wachstum in Zeitabständen verlassen und erneuert wird („Häutung“) schützt vor Verdriftung und erlaubt den Lichtdurchtritt. (Abb. 2) (RÖTTGER [5], [6]). Das Individuum der Abb. 1 besitzt zum Zeitpunkt der Aufnahme keine Hülle, es wandert vielmehr mit Pseudopodien umher.

Die Kalkschale, die „Boden“ und „Dach“ eines jeden Kämmerchens bildet (das „plan-spirale“ Gehäuse ist symmetrisch und nicht in morphologische Ober- und Unterseite differenziert), ist lichtdurchlässig und bei den jüngsten Kammern so durchsichtig, daß man die Symbionten erkennen kann. Die Membranen der feinen Wandungsporen erlauben wahrscheinlich den Durchtritt von Gasen und gelöster organischer Substanz.

Die Symbionten

An der Bruchstelle eines Gehäuses treten Protoplasmaströme aus, die die symbiontischen Diatomeen transportieren. Diese besitzen keine Kieselsäureschale, sondern lediglich eine Einheitsmembran als Zellhülle.

(Einstellung 9a)

Die symbiontischen Algen konnten mit Hilfe ihrer Feinstruktur als Diatomeen identifiziert werden. Isoliert und in Kultur gebracht, bildeten sie Kieselsäureschalen, was ihre Bestimmung als *Nitzschia valdestrata* ermöglichte. In der Foraminifere können sie, entsprechend den Druck- und Zugverhältnissen des Protoplasmas und der Dichte ihrer Lagerung, innerhalb kurzer Zeit ihre Form ändern (langgestreckt gurkenförmig bis kugelförmig). Ihre Größe beträgt 7–18 μm , in beschaltem Zustand etwa 13 μm (SCHMALJOHANN u. RÖTTGER [12], [13], LEE et al. [3]).

Protoplasmaströmung im Innern des Gehäuses

Bei Störung zieht sich das Protoplasma in den älteren Gehäuseteil zurück. Im Laufe von Minuten oder Stunden werden die jüngeren Kammern wieder besiedelt. Die dichte Lagerung der Diatomeen bedingt die ungewöhnliche Braunfärbung des inneren Gehäuseteils. Inzwischen werden auch Pseudopodien gebildet. Die allmähliche Wiederbesiedlung erfolgt durch Kanäle, welche aufeinanderfolgende Kammern verbinden. Auch dieser Symbiontentransport zeigt die Verbindungen zwischen den Kammern.

(Einstellungen 7 und 201)

Verdauung und Kotpartikel

Die dunklen Partikel, die im Gehäuse zirkulieren, sind die Reste verdauter Diatomeen. Die Ernährung der Foraminifere durch die Symbionten geschieht durch die Abgabe von Photosyntheseprodukten an das Wirtsprotoplasma, aber auch durch Verdauung der Algen.

Das Protoplasma hat die Verdauungsreste in Form von Klumpen nach außen transportiert. Sie bestehen aus zahlreichen 1 μm großen Körnchen. Man findet die Exkremente häufig an den Hüllen und ihren Fortsätzen.

(Einstellungen 202b und 8)

Das Elektronenmikroskop zeigt Übergangsstadien zwischen degenerierten Symbionten und Kotpartikeln, und saure Phosphatase in diesen Abbaustadien belegt den Verdauungsprozeß. Ob es sich tatsächlich um eine echte Verdauung durch den Wirt handelt oder ob durch Autolyse degenerierte Symbionten aus der Foraminifere entfernt werden, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. In jedem Fall aber ist anzunehmen, daß durch den Abbau freiwerdende Verbindungen vom Wirt resorbiert werden können. Besondere Bedeutung dürfte diese Ernährungsweise bei längerer Haltung in Dunkelheit haben, da dann die Menge der ausgeschiedenen Kotpartikel besonders groß ist. *Hereostegina depressa* war in der Lage, bis zu 8 Monate lange Dunkelheit zu überleben. Nur ein kleiner brauner Fleck im ältesten Gehäuseteil zeigte an, daß noch Symbionten vorhanden waren, während die Mehrzahl wahrscheinlich nach und nach verdaut worden war. Im Licht regenerierten solche nahezu toten Individuen, ausgehend von kleinen Protoplasma- und Symbiontenresten, wieder (SCHMALJOHANN [14]).

Ortsbewegung

Überführt man *Heterostegina* in frisches Meerwasser, so bedeutet das für die meist festsitzenden Organismen einen Reiz zur Ortsbewegung. Eines der Individuen verläßt gerade seine Hülle.

Die Foraminifere führt ihre Bewegung mit Hilfe von Pseudopodienbündeln aus. Die Pseudopodien treten aus Kanälen des Gehäusekiels hervor, einer Wandungsverdik-

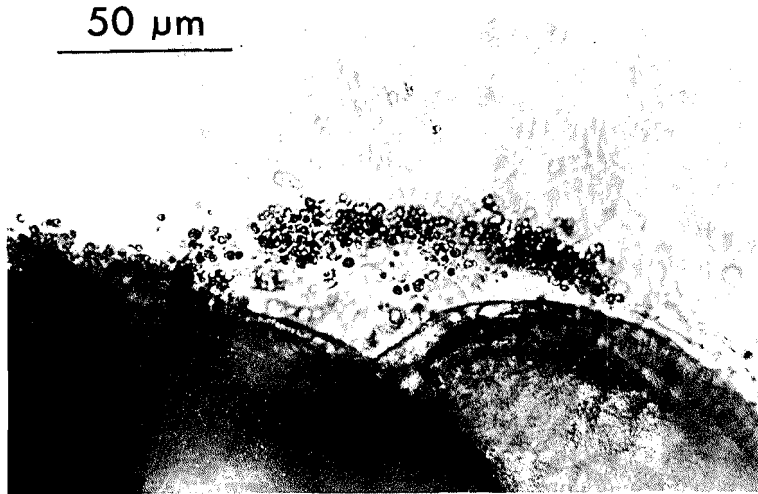


Abb. 3. Am Gehäuserand im Bereich des Mündungswinkels von *Heterostegina depressa* liegen Ansammlungen 1–2 µm großer gelbgrüner Körnchen. Dies sind Reste von Symbionten, die die Foraminifere verdaut und ausgeschieden hat. Sie haften an der transparenten Schutzhülle, die hier etwas abgehoben ist

kung, die das Gehäuse an seiner Peripherie umzieht. An der Ortsbewegung sind oft mehrere Pseudopodienbündel beteiligt, die ihre Stärke und Zugkraft ständig ändern. Hierdurch kommt eine Zickzackbewegung zustande.

Das Pseudopodienbündel besteht aus vielen parallel verlaufenden und zum Teil anastomosierenden Protoplasmafäden. Sie enthalten Zellorganelle, transportieren aber keine Nahrungspartikel im Gegensatz zu anderen Foraminiferen. *Heterostegina* phagozytiert keine Nahrung, sie ernährt sich ausschließlich über ihre Symbionten.

(Einstellungen 400, 109a, 110, 116, 116a)

Kammerbau

Das Gehäuse wächst durch fortlaufendes Anfügen weiterer Kammern. *Heterostegina* ist innerhalb der Hülle zurückgewichen, so daß vor der jüngsten Kammer ein freier Raum entstanden ist. Da hinein ist milchig-opakes Protoplasma geflossen, um die Anlage der neuen Kammer zu bilden. Mit der Entstehung von Unterteilungen, die die späteren Kämmerchenwände markieren, ist die Anlage fertiggestellt. Auf ihr findet die Bildung der Kalkwände statt, die jetzt klar hervortreten. Erhöhte Zeitraf-

fung verdeutlicht symbiontentransportierende Protoplasmaströme in den nächstälteren Kammern.

Aus der jüngsten Kammer strömt Protoplasma in den von der Hülle überdachten Raum. Das Protoplasma transportiert organische Partikel, die sich zu einer milchig-opaken Schicht zusammenschließen. Diese Kammeranlage besteht aus den aneinandergereihten Anlagen der einzelnen Kämmerchen. Auf diesen formgebenden, organischen Kompartimenten wird eine hier nicht sichtbare organische Membran gebildet, an der die Verkalkung stattfindet. Die schützende Hülle wird an die Peripherie der Kammer zurückgezogen. Ein weißlicher Anflug kennzeichnet die entstehende Kalkwand.

Bei der Darstellung des Kammerbauvorgangs im Interferenzkontrast ist die Hülle deutlich sichtbar. Man kann erneut die Bildung der organischen Kämmerchenanlagen und ihr Zusammentreten zur Kammeranlage verfolgen. Mit dem Beginn der Verkalkung findet auch die Besiedlung der neuen Kammer durch Protoplasma und Symbionten statt. Die Hülle wird zum Rand der neuen Kammer zurückgezogen. Ein weiterer Kammerbau: Herausströmen des Protoplasmas, Bildung der Kämmerchenanlagen, beginnende Verkalkung der neuen Kammer, Einwandern des Protoplasmas mit seinen Symbionten.

Im Vergleich zu den vorangehenden zeitgerafften Aufnahmen hier die Protoplasma-bewegungen in normaler Geschwindigkeit.

Bei zunehmender Verkalkung wird die neue Kammer immer undurchsichtiger. Ein Kammerbauvorgang dauert etwa 24 Stunden.

(Einstellungen 112a, 5, 204, 103, 10, 1)

Das Wachstum des Gehäuses geschieht stets innerhalb der schützenden Hülle. Ihre Durchsichtigkeit ermöglicht die Beobachtung des Kammerbauvorgangs. Viele andere Foraminiferen wachsen in einer aus Fremdkörpern bestehenden Wachstumszyste. Bei Kammerbaubeginn dreht sich das Individuum etwas, so daß vor der jüngsten Kammer ein freier Raum entsteht. Auf der gegenüberliegenden Seite wird die Hülle entsprechend gedehnt. In dem von der Hülle überdachten Hof baut hineinströmendes Protoplasma aus organischen Partikeln die Anlage der neuen Kammer (Abb. 4). Indem sich die wachsenden Kämmerchenanlagen zur Kammeranlage zusammenschließen, lassen sie zwischen sich Hohlräume frei, die zum Kanalsystem werden, das die Kämmerchenwände durchzieht (vgl. den Abschnitt Gehäusebau und Hülle). Schon während der Bildung der Anlage und noch später wird die junge Kammer durch Protoplasma und Symbionten besiedelt (Abb. 5) (SPINDLER u. RÖTTGER [16]).

Häutung

Die Hülle der Foraminifere wird durch den Bau neuer Kammern zu eng. Wachsende Individuen müssen daher oftmals ihre Hüllen verlassen und durch neue, größere ersetzen. Nach der Häutung wandern sie einige Stunden umher, und befestigen sich mit einer neuen Hülle.

Durch Drehbewegungen zerreißt die Foraminifere ihre Hülle.

(Einstellungen 400a, 4b)

Die ganz jungen, durch Vielteilung entstandenen Individuen bauen bis zu 10 Kammern innerhalb ihrer ersten Hülle, bevor sie sich zum ersten Mal häuten. Mit zunehmendem Alter werden immer weniger Kammern in einer Hülle gebaut, und die Hüllen werden

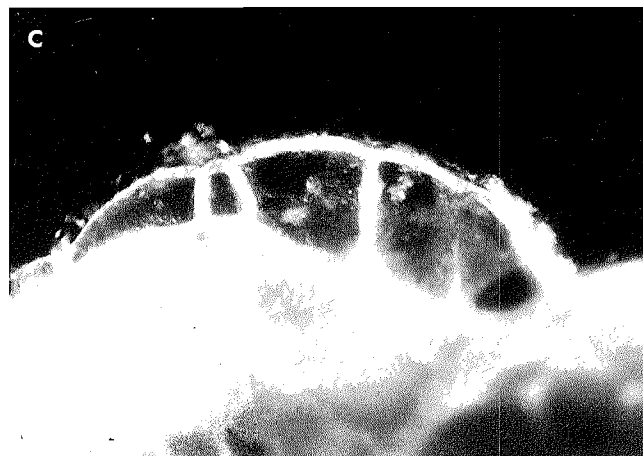
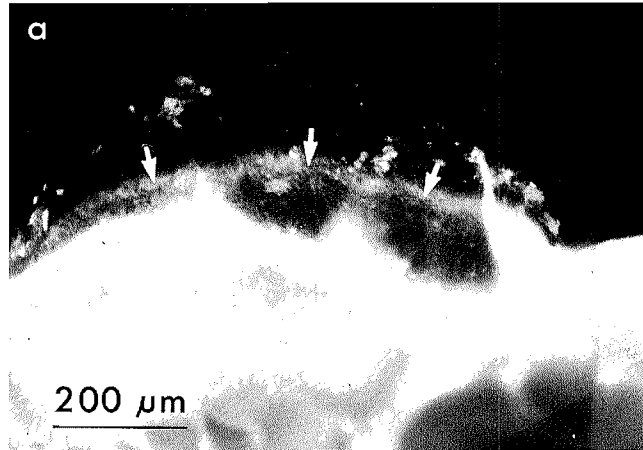


Abb. 4. *Heterostegina depressa*. Bildung der Kammeranlage in dem von der Hülle bedeckten Raum vor der jüngsten Kammer.

- a. Pseudopodien transportieren mikroskopisch kleine, organische Partikel, die sich zu einer organischen Schicht (Pfeile) formieren, aus der die Kammeranlage hervorgehen wird
- b. Die organische Schicht hat die kästchenförmigen Anlagen der Kämmerchen gebildet
- c. die Kämmerchenanlagen haben sich zur Kammeranlage geschlossen. Auf ihr hat die Verkalkung begonnen

immer mehr zu Teilhüllen, die nur noch das Gebiet des Kammerneubaus bedecken. Zwei bis drei Monate alte Individuen verlassen ihre Teilhülle nach jedem Kammerbau (RÖTTGER und RICHWIEN [9]).

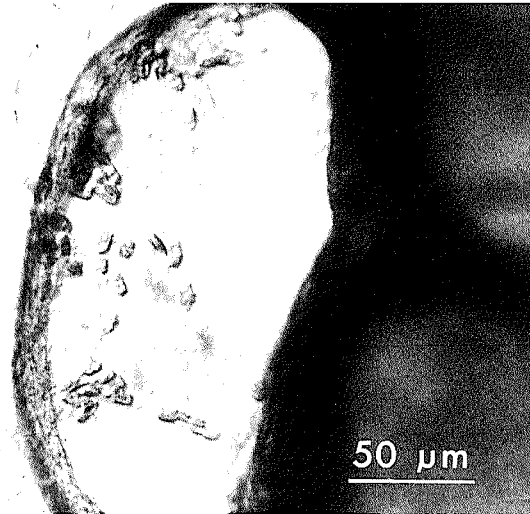


Abb. 5. *Heterostegina depressa* zum Zeitpunkt der Besiedlung der neuen Kammer durch das Protoplasma mit seinen Symbionten. Man erkennt von der nächstälteren Kammer ausgehende Symbionten transportierende Protoplasmaströme

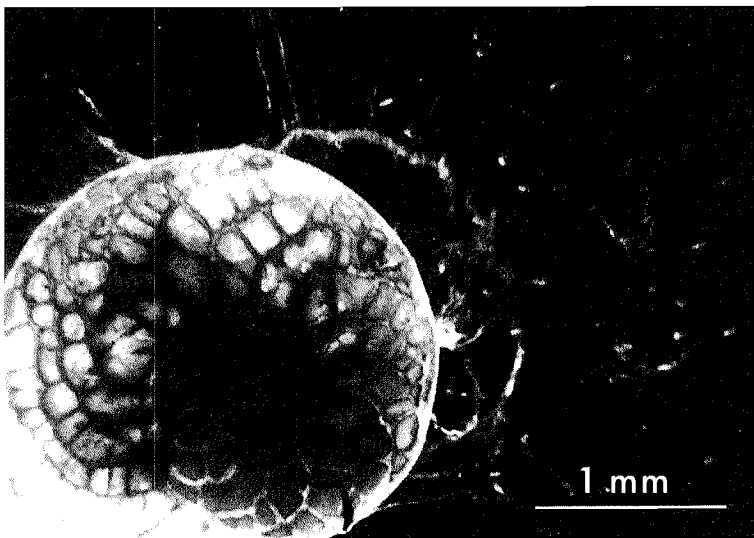


Abb. 6. *Heterostegina depressa* beim Verlassen ihrer Hülle

English Version of the Spoken Commentary

Test structure and sheath

The numerous chambers of this disc-shaped foraminiferal test form a spiral coiled in a plane. The characteristic yellow-green coloration is caused by symbiotic diatoms which lie in the cytoplasm in large numbers. *Heterostegina* rarely forms pseudopodia. Mostly, as in this case, it is attached to the substratum by elastic filaments. Higher magnification reveals a transparent sheath surrounding the test. From this sheath the filaments of attachment radiate. Along the keel of the test one can observe the sheath with its folds and evaginations.

The test possesses many tiny pores of 1 micron width. As in other foraminifera, they are closed by membranes and are no open connections between the cytoplasm and the seawater.

Some symbionts are visible through the transparent test wall.

The symbionts

At the spot of rupture of a test, streams of cytoplasm emerge which are transporting the symbiotic diatoms. These do not possess silica frustules but only a unit membrane as a cell envelope.

Streaming of cytoplasm inside the test

Upon disturbance, the cytoplasm retracts into the older part of the test. In the course of minutes or hours the younger chambers are reoccupied. The dense packing of the diatoms causes the unusual brown coloration of the inner part of the test. In the meantime pseudopodia are formed. The gradual reoccupation of the test by the cytoplasm occurs by means of openings which connect successive chambers. Also, this transport of symbionts shows the connections between chambers.

Digestion and excrements

The dark particles circulating in the test are the remains of digested diatoms. The nutrition of the foraminifer occurs by photosynthates which are delivered to the host cytoplasm but also by the digestion of algae. The cytoplasm has transported the remains of digested algae outside the test. They consist of numerous one to two micrometer large grains. One often finds these excrements on the sheaths and their filaments.

Locomotion

Changing of the seawater stimulates locomotion in the mainly sessile organisms. One individual moves out of its sheath. The foraminifer moves by means of bundles of pseudopodia. The pseudopodia emerge from canals which are located inside the keel, a thickening of the test wall surrounding the test at its periphery. Often several bundles of pseudopodia are involved in locomotion. They constantly change their size and tractive power, thus creating a zigzag movement. The bundles of pseudopodia consist of many cytoplasm filaments which are aligned parallel to each other and partly anastomose. They contain cell organelles but do not transport food particles in contrast to other foraminifera. *Heterostegina* does not engulf food, it lives entirely on its symbionts.

Chamber formation process

The test grows by successive addition of new chambers. *Heterostegina* has receded inside the sheath to provide space in front of the youngest chamber. Milky-opaque cytoplasm has flowed into this space in order to form the template of the new chamber. With the formation of subdivisions which mark the future walls of the chamberlets the template is finished. The calcareous walls, now clearly visible, form on the template. Increased time lapse shows symbiont-transporting streams of cytoplasm.

From the youngest chamber cytoplasm streams into the space sheltered by the sheath. The cytoplasm is transporting organic particles flowing together in a milky-opaque layer. The template of the chamber consists of the row of templates of the chamberlets. On top of these organic compartment frameworks an organic membrane forms on which calcification takes place. The protecting sheath is retracted to the periphery of the chamber. A whitish tinge shows the developing calcareous wall.

In interference contrast the sheath is clearly visible. One can observe again the formation and growing of the organic templates of the chamberlets. At the time of beginning calcification cytoplasm and symbionts enter the new chamber. The sheath is retracted to the new chamber.

Another chamber formation process: emerging cytoplasm, formation of the templates of the chamberlets, beginning calcification of the new chamber, entering of the cytoplasm with its symbionts.

In comparison to the previous time lapse shots, here the movement of the cytoplasm is shown in normal speed.

With increasing calcification the new chamber loses its transparency. A chamber formation process lasts 24 hours.

Shedding of the sheath

As new chambers are added the sheath is becoming too tight for the foraminifer. Therefore, growing individuals often have to leave their sheaths and to replace them by new and larger ones. Upon shedding of their sheaths the individuals move around some hours and then attach by new sheaths.

By turning the foraminifer tears its sheath.

Literatur

- [1] LEE, J. J.: Nutrition and physiology of the Foraminifera. In: M. Levandowsky, S. H. Hutner: Biochemistry and physiology of Protozoa, 2nd Edition. Academic Press 1980, 43-66.
- [2] 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.
- [3] LEE, J. J., M. E. McENERY, R. RÖTTGER, and C. W. REIMER: The isolation, culture and identification of endosymbiotic diatoms from *Heterostegina depressa* d'Orbigny and *Amphistegina lessonii* d'Orbigny (Larger Foraminifera) from Hawaii. *Botanica Marina* 23 (1980), 297-302.

- [4] RÖTTGER, R.: Die Bedeutung der Symbiose von *Heterostegina depressa* (Foraminifera, Nummulitidae) für hohe Siedlungsdichte und Karbonatproduktion. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **65** (1972), 42–47.
- [5] RÖTTGER, R.: Die Ektoplasimahülle von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). Marine Biology **21** (1973), 127–138.
- [6] RÖTTGER, R.: Eine Foraminifere häutet sich. Mikrokosmos **62** (1973), 289–292.
- [7] RÖTTGER, R.: Großforaminiferen als Meeressand-Erzeuger. Naturwiss. Rundschau **31** (1978), 133–138.
- [8] 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.
- [9] RÖTTGER, R., and M. RICHWIEN: Sheaths and locomotion in the larger foraminiferan *Heterostegina depressa*. Abstract. Intern. Congress Protozoology, New York (1977), p. 368.
- [10] ROSS, C. A.: Evolutionary and ecological significance of large calcareous Foraminiferida (Protozoa), Great Barrier Reef. Proceedings Second Intern. Coral Reef Symposium 1. Great Barrier Reef. Committee, Brisbane (1974), 327–333.
- [11] ROSS, C. A.: Ecology of large, shallow-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.
- [12] SCHMALJOHANN, R., and R. RÖTTGER: Die Symbionten der Großforaminifere *Heterostegina depressa* sind Diatomeen. Naturwissenschaften **63** (1976), 486.
- [13] SCHMALJOHANN, R., and R. RÖTTGER: The ultrastructure and taxonomic identity of the symbiotic algae of *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). J. mar. biol. Ass. U. K. **58** (1978), 227–237.
- [14] SCHMALJOHANN, R.: Ernährungsphysiologische Untersuchungen an der Foraminifere *Heterostegina depressa* (Nummulitidae). Dissertation Univ. Kiel (1980), 139 pp.
- [15] SPINDLER, M.: Anatomy of the test of *Heterostegina depressa* (Foraminiferida). J. Foram. Res. **8** (1978), 319–331.
- [16] SPINDLER, M., and R. RÖTTGER: Der Kammerbauvorgang der Großforaminifere *Heterostegina depressa* (Nummulitidae). Marine Biology **18** (1973), 146–159.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–3: R. RÖTTGER, Abb. 4–6: Einzelbilder aus dem Film; Foto: J. KAEDING (IWF).