

Analyse von Wachstumskurven von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae)

R. Röttger

Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Kiel; Kiel, Germany (FRG)

Abstract

Analysis of Growth Curves of Heterostegina depressa (Foraminifera: Nummulitidae)

Chamber formation in individuals of the large foraminifer *Heterostegina depressa* was studied with the intention of explaining the different shapes of growth curves established for groups of individuals. The material was derived from clone cultures and from the natural habitat. Chamber formation was observed by daily control of many individuals. The growth increments of a group of individuals depend mainly upon the frequency of chamber formation of the individuals, they also depend upon the percentage of growing individuals present and the sizes of chambers. Within a prolifically growing group, each individual builds a new chamber every second or third day, and 81 to 86% exhibit chamber-building activities. Further features of quickly growing individuals are: formation of chambers in a regular sequence, and short periods of rest between long periods of growth. During low illumination intensity and in darkness, growth of *H. depressa* may cease for several months (up to 8½ months). Cessation of growth is connected with a marked reduction in all other physiological processes. After month-long inhibition of growth, different individuals responded with different growth behaviour under the same environmental conditions. For example, smaller individuals needed longer periods of physiological regeneration before building new chambers. Prior dark-exposure resulted in intermittent growth in many individuals. Periods of rest were followed by periods of unusually intensive growth. Lower temperature resulted in a reduced frequency of chamber formation. The size of chambers, however, was not influenced; accordingly the shape of the test did not vary. Immediately after multiple fission, rapid growth begins. Growth curves of *H. depressa*, therefore, do not show initial periods of slow growth which is characteristic for general exponential growth. *H. depressa* exhibited sigmoidal growth curves only after periods of growth inhibition; it displayed typical regenerative growth. During these periods, up to 4 chambers in 4 days, or 9 chambers in 12 days, were built by 11-month-old individuals.

Einleitung

Bei der Kultur von *Heterostegina depressa* d'Orbigny 1826 (Foraminifera: Nummulitidae) hat sich die regelmäßige Messung aller Individuen eines Klons als wertvolle Methode erwiesen. Es lassen sich auf diese Weise Wachstumskurven erstellen. Diese vermitteln ein verlässliches Bild der Reaktion der betreffenden Individuengruppen auf Änderungen der Umweltbe-

dingungen. Die Änderung der Wachstumsrate ist die augenfälligste Antwort auf verbesserte oder verschlechterte Kulturbedingungen.

Die Punkte einer Wachstumskurve geben jeweils nur die mittlere Gehäusegröße einer Individuenschär an. Die um dieses Mittel stark streuenden Einzelmaße lassen vermuten, daß sich die Individuen in ihrem Wachstum auffällig unterscheiden.

Wir stellen deshalb folgende Fragen:

(1) Sind an dem von Meßdatum zu Meßdatum registrierten Wachstum alle Individuen oder ist nur ein Teil der Individuen beteiligt?

(2) Welches sind die Ursachen für den unterschiedlich steilen Verlauf von Wachstumskurven?

(3) In welchen Zeitabständen wächst ein Individuum durch Anbau jeweils einer neuen Kammer?

Um diese Fragen beantworten zu können, muß die Kammerbauaktivität jedes Individuums einer Individuenschär täglich kontrolliert werden.

Material und Methode

Versuchsobjekt war *Heterostegina depressa*. Für die täglichen Kontrollen dienten (1) 3 Versuchstiergruppen von gezüchteten F_2 -Klonen, die auf Großelter-Individuen aus Hawaii zurückgehen (Kulturmethoden siehe Röttger, 1972b); (2) 2 Gruppen von Individuen unterschiedlichen Alters aus dem natürlichen Lebensraum.

Bei den 3 Gruppen von F_2 -Individuen handelt es sich um Klone, die mehrere Monate lang Versuchsbedingungen unterworfen worden waren, die ihr Wachstum mehr oder weniger stark gehemmt oder sogar zum Stillstand gebracht hatten. Nach Beendigung der Versuche waren die Individuen unter Normalbedingungen zurückgebracht worden. Die Stärke des Wachstums, das nunmehr erneut einsetzte, dürfte vor allem von der Vorbehandlung während der Versuche und dem Alter der Individuen abhängig gewesen sein. Die täglichen Kontrollen, deren Ergebnisse hier vorgetragen werden sollen, fanden in dieser Wachstumsperiode statt, die der Beendigung der Versuche folgte.

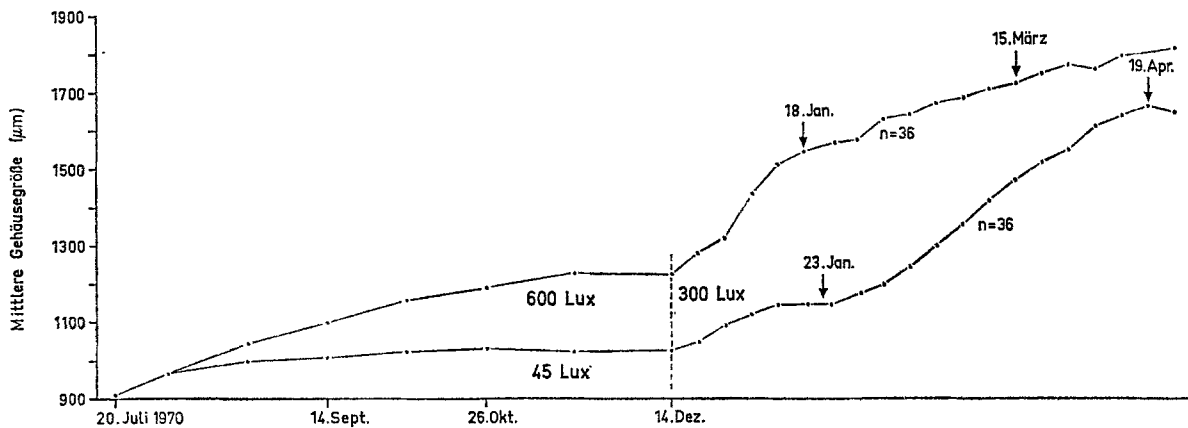


Abb. 1. *Heterostegina depressa*. Wachstumskurven zweier Geschwistergruppen des Klons F_2 20. April 1970. Von ihrem 4. bis 8. Lebensmonat waren diese Versuchstiergruppen unter 45- bzw. 600-Lux-Bedingungen, von da an (Strichellinie) beide unter einer Beleuchtungsstärke von 300 Lux kultiviert worden. Die Pfeile geben in jeder Kurve den Anfangs- und Endpunkt der Zeitspanne an, in der das Wachstum eines jeden Individuums täglich kontrolliert wurde. Jeder Punkt einer Wachstumskurve stellt das Mittel aus den größten Gehäusedurchmessern in μm aller Individuen der Versuchstiergruppe dar. Wie auch bei der Wachstumskurve des Klons F_2 4. Mai 1970 (Abb. 2) wurden bei Berechnung der Mittelwerte auch die nichtwachsenden Individuen mit einbezogen

Die Versuchstiergruppen 1 und 2 sind Geschwistergruppen des Klons F_2 20. April 1970. Die Versuchstiergruppe 1 war 5 Monate lang, während ihres 4. bis 8. Lebensmonats, unter einer Beleuchtungsstärke von 45 Lux kultiviert worden (Abb. 1). Unter diesen Bedingungen war das Wachstum allmählich zum Stillstand gekommen. Am Ende dieses Versuchs wurden alle Individuen fotografiert (16. Dezember 1970). Darauf wurden sie unter Normalbedingungen (als solche betrachten wir eine Beleuchtungsstärke von 300 Lux) zurückgeführt. 5 Wochen später wurden diese Individuen erneut fotografiert (22. Januar 1971). Durch Vergleich beider Reihen von Fotografien wurde die Zahl der Kammern ermittelt, die in diesen 5 Wochen von jedem Individuum gebaut worden waren (Tabelle 1, Spalte 16. Dezember 1970 bis 22. Januar 1971). Von diesem Zeitpunkt an (23. Januar 1971) wurde das Wachstum eines jeden Individuums durch tägliche Kontrolle $12\frac{1}{2}$ Wochen lang verfolgt (Tabelle 1). Der Zeitraum der täglichen Kontrollen ist in die Wachstumskurve dieser Versuchstiergruppe eingetragen (Abb. 1, Pfeile).

Die Versuchstiergruppe 2 war 5 Monate lang (ebenfalls während ihres 4. bis 8. Lebensmonats) bei einer Beleuchtungsstärke von 600 Lux kultiviert worden (Abb. 1). Auch hier hatten die Individuen das Wachstum sehr zögernd, im Laufe mehrerer Monate eingestellt.

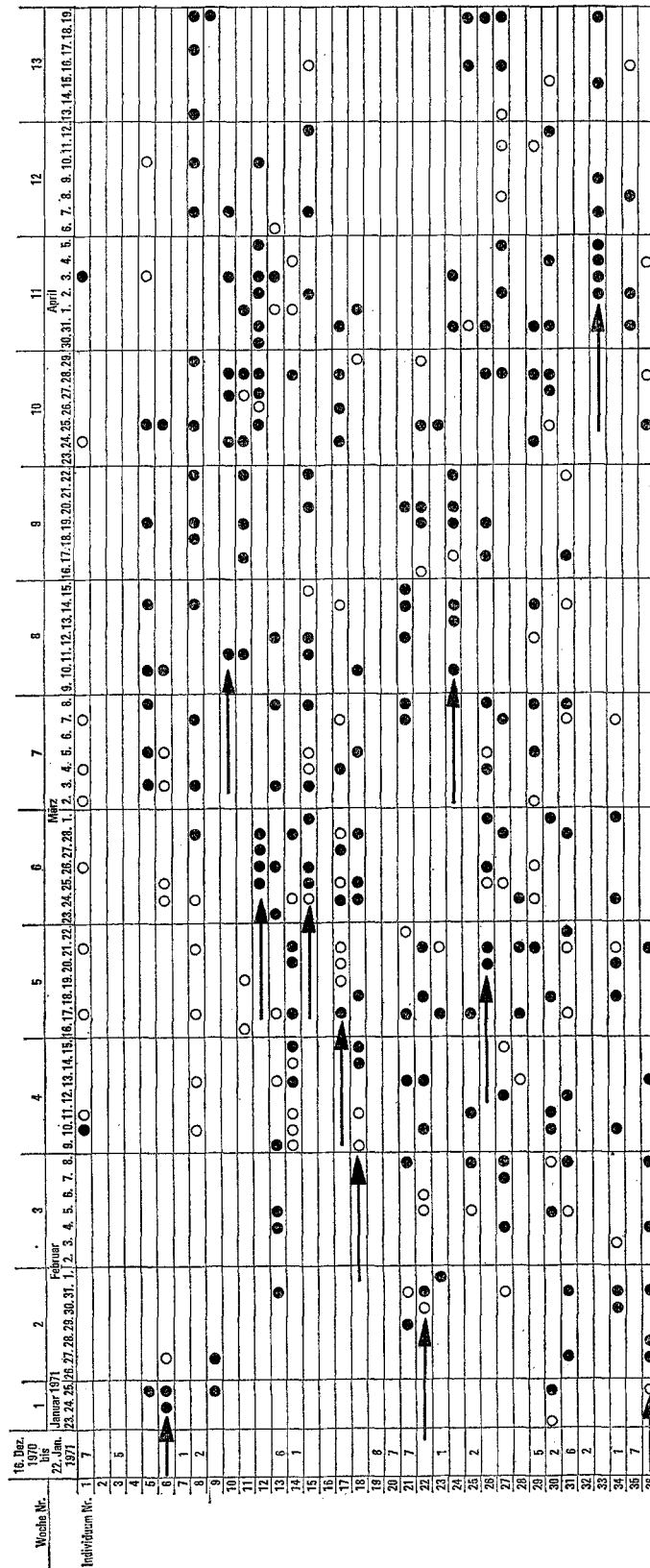
Am Ende dieses Versuchs wurden sie, wie ihre Geschwistergruppe, unter 300-Lux-Bedingungen zurückgebracht. Ihr Wachstum haben wir darauf weitere 4 Monate durch Messungen verfolgt. Innerhalb dieses Zeitraums wurde 8 Wochen lang der Anbau neuer Kammern durch tägliche Kontrollen eines jeden Individuums registriert (Tabelle 2). Der Zeit-

raum der täglichen Kontrollen ist auch hier in die Wachstumskurve dieser Versuchstiergruppe eingetragen (Abb. 1, Pfeile). Es fällt auf, daß mit Einsetzen der 300-Lux-Bedingungen bei beiden Versuchstiergruppen das Wachstum verhältnismäßig rasch einsetzt. Ablauf und Ergebnis der Kultur unter den verschiedenen Beleuchtungsbedingungen (45 und 600 Lux) hat Röttger (1972a) beschrieben und diskutiert.

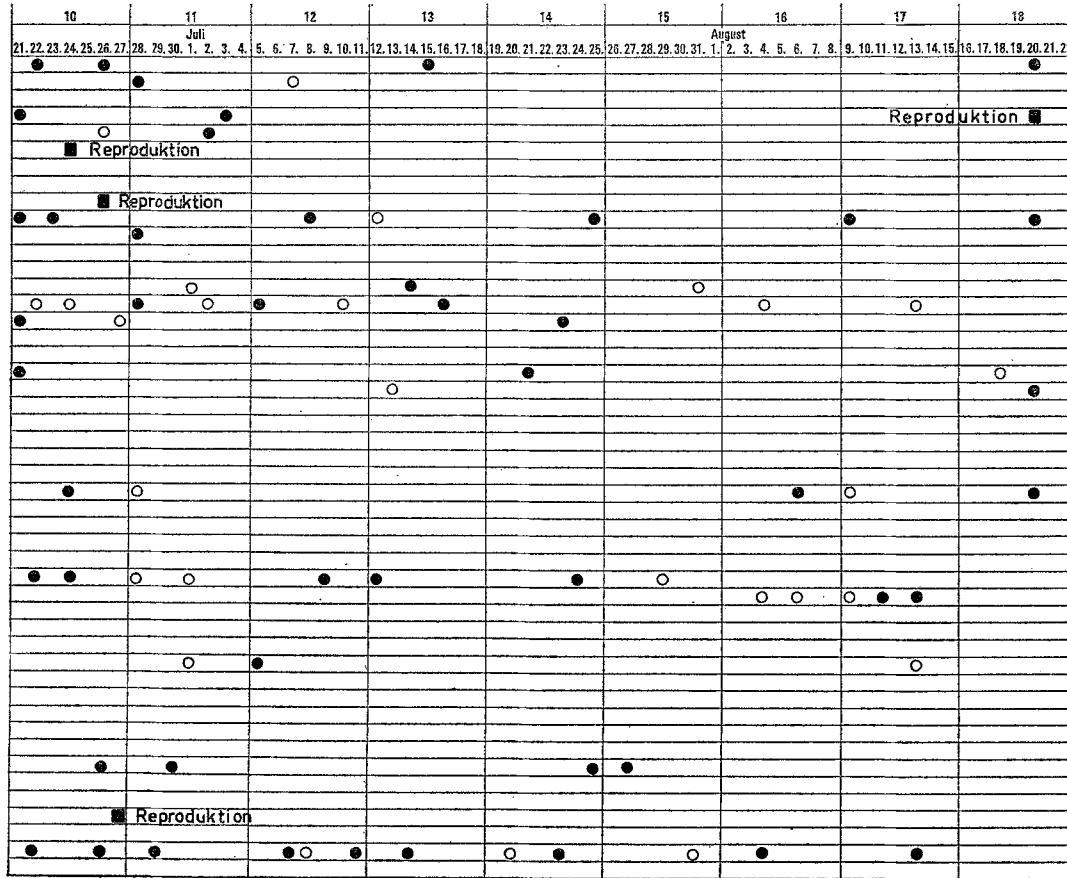
Die Versuchstiergruppe 3 besteht aus 26 Individuen des Klons F_2 4. Mai 1970. Diese waren 5 Monate lang (während ihres 4. bis 8. Lebensmonats) in tiefer Dämmerung (2 Lux) gehalten und darauf, wie die Versuchstiergruppen 1 und 2, unter 300-Lux-Bedingungen weiterkultiviert worden (Abb. 2). Während der ersten 3 Wochen der Dunkelbehandlung fand noch Wachstum statt, jedoch nur bei einem kleinen Teil der Individuen, wie aus dem flachen Anstieg der Wachstumskurve zu entnehmen ist. Die Reaktion auf den Wechsel zu 300-Lux-Bedingungen setzt sehr langsam ein: auf eine vierwöchige Erholungsphase beginnt zögernd Wachstum, und erst weitere 4 Wochen später (die Individuen sind jetzt $10\frac{1}{2}$ Monate alt) folgt starke Kammerbauaktivität. Die täglichen Kontrollen, die die Wachstumskurve in ihrem steilsten Teil analysieren sollten, erfassen gerade noch 1 Woche starken Wachstums (Abb. 2; Tabelle 3). Dieses läßt in der zweiten Woche schon nach und wird darauf rasch eingestellt.

Die Versuchstiergruppen 4 und 5 bestehen aus Original-Hawaii-Individuen. Sie wurden nach dem Datum ihrer Ankunft in Kiel benannt. Versuchstiergruppe 4: Hawaii 14. April 1971 und Versuchstiergruppe 5: Hawaii 27. September 1971. Mit den täglichen Kontrollen begannen wir jeweils am 5. und 3. Tag nach ihrer Ankunft in Kiel. In der Versuchstier-

Tabelle 1. *Heterostegina depressa*. Kontrollliste (Abb. 1) über die Kammerbauaktivität von Versuchsgruppen 1. Ehemalige 45-Lac-Individuen (Abb. 1). Für die Zeitspanne vom 16. Dezember 1970 bis 22. Januar 1971 ist nur die Summe der Kammern angegeben, die von einer Anzahl der Individuen gebaut wurde. Pfeile siehe Text, p. 236. Schwarze Kreise: alle während des Versuchs gebauten Pluskammern. (Sie tragen zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers bei); weiße Kreise: kleine Kammern



vom 14. April 1971 (Abb. 3). Das Leben einer Anzahl von Individuen endet durch Reproduktion. Siehe auch Legende zu Tabelle 1



soweit fortgeschritten ist, daß die neuen Kammern gezeichnet werden können. In der zweiten Tageshälfte konnten damit die Kontrollen stattfinden. Hierbei haben wir in die Zeichnung eines jeden Individuums, das eine neue Kammer gebaut hatte, diese neue Kammer eingezeichnet. Dies geschah möglichst maßstabgerecht aus freier Hand. Die Zeichnungen wurden durch Notizen ergänzt. Durch Messung mit dem Okularmikrometer stellten wir in jedem Fall fest, ob die neue Kammer zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers beigetragen hatte oder nicht. Kammern, die zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers beitragen, nennen wir Pluskammern. Die Ergebnisse der täglichen Kontrollen wurden in Listen eingetragen (Tabellen 1—4). Diese enthalten für jedes Individuum die gebauten Kammern in Abhängigkeit von der Zeit und die Angabe, ob eine Kammer zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers beigetragen hat oder nicht. In den Tabellen 5a—d sind folgende Parameter zusammengestellt, die das Kammerbauverhalten einer jeden Versuchstiergruppe innerhalb jeweils einer Beobachtungswoche charakterisieren.

(1) Der Prozentsatz der Individuen, die überhaupt

gebaut haben, von der Gesamtzahl kammerbauaktiver Individuen.

(2) Der Prozentsatz der Individuen, die Pluskammern gebaut haben, von der Gesamtzahl kammerbauaktiver Individuen.

(3) Die Zahl der Pluskammern plus die Zahl der Kammern, die nicht zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers beigetragen haben (wir nennen sie „kleine Kammern“), gleich Gesamtkammerzahl.

(4) Prozentsatz der Pluskammern von der Gesamtkammerzahl.

(5) Der mittlere Abstand in Tagen zwischen zwei Kammerbauvorgängen, (an jedem wievielten Tag baut jedes Individuum im Mittel eine Kammer?).

(6) Der Prozentsatz der Individuen, die während des ganzen Beobachtungszeitraums keine Kammer gebaut haben, von der Gesamtzahl der Individuen.

In jeder der kontrollierten Gruppen baute ein mehr oder weniger großer Anteil der Individuen während des Beobachtungszeitraums keine einzige Kammer. Wie die Kontrollen zeigten, Tabellen 1—4, können Tiere auch unter günstigen Lebensbedingungen ihr Wachstum wochen- und monatelang einstellen,

um dann erneut Kammern zu bauen. Es ist nicht möglich zu entscheiden, ob solche Individuen noch jemals Kammern bauen werden oder ob sie nur pausieren. Auch ist die Entscheidung nur sehr schwer zu treffen, ob sie noch leben.

Der unterschiedlich hohe Anteil solcher nicht wachsender Individuen in Klonkulturen erschwert die Erstellung von Wachstumskurven, aber auch die Beurteilung von Wachstumskurven in der Literatur. Man kann ihn annähernd durch Vergleiche der Meß-

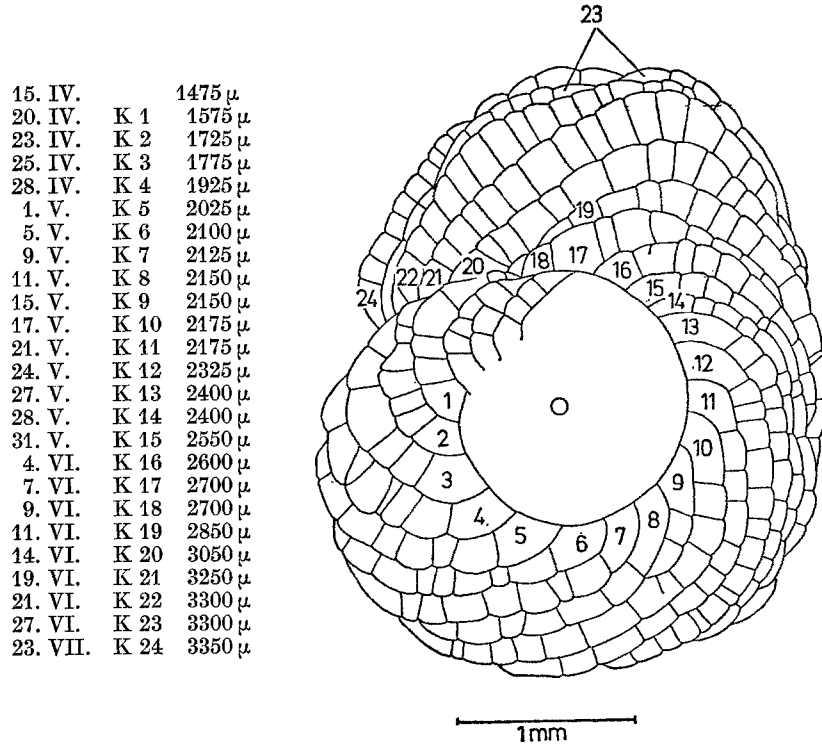


Abb. 3. *Heterostegina depressa*. Karteikarte des Individuums Nr. 16 der Versuchstiergruppe 4. Die Zeichnung ist durch das schrittweise Hinzufügen von 24 neuen Kammern entstanden, die das Tier im Laufe von 14 Kontrollwochen baute. Daneben ist für jede Kammer das Datum des Kammerbaus, die laufende Nummer der Kammer (K 1 bis K 24) und der größte Gehäusedurchmesser (in μm) nach dem Bau dieser Kammer eingetragen. Die nicht abgebildete Rückseite der Karteikarte enthält weitere Notizen

Tabelle 5. *Heterostegina depressa*. Aus Tabelle 1 bis 4 errechnete Parameter 1 bis 6, die das Kammerbauverhalten einer jeden Versuchstiergruppe innerhalb jeweils einer Kontrollwoche charakterisieren. Die Parameter sind im Text auf p. 233 erläutert. (a) Die ehemaligen 45-Lux-Individuen. n kammerbauaktiver Individuen = 28. (b) die ehemaligen 600-Lux-Individuen. n kammerbauaktiver Individuen = 21. (c) die ehemaligen 2-Lux-Individuen. n kammerbauaktiver Individuen = 23. (d) die Hawaii Individuen vom 14. April 1971. Zu Kontrollbeginn n kammerbauaktiver Individuen = 45

Tabelle 5 a

| Woche Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | Parametermittel |
|-------------|--------------|-------------------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------------|----------------|-----------------|
| Parameter 1 | 18 | 36 | 32 | 50 | 64 | 57 | 50 | 46 | 32 | 61 | 68 | 36 | 32 | 45 |
| Parameter 2 | 14 | 29 | 25 | 43 | 50 | 46 | 39 | 39 | 32 | 54 | 54 | 21 | 29 | 37 |
| Parameter 3 | 5 + 2 = 7 | 13 + 4 = 17 | 11 + 6 = 17 | 16 + 12 = 28 | 19 + 15 = 34 | 24 + 12 = 36 | 19 + 12 = 31 | 17 + 4 = 21 | 18 + 3 = 21 | 25 + 7 = 32 | 26 + 6 = 32 | 8 + 5 = 13 | 13 + 4 = 17 | |
| Parameter 4 | 71 | 76 | 65 | 57 | 56 | 67 | 61 | 81 | 86 | 78 | 81 | 62 | 76 | 71 |
| Parameter 5 | 7,7 | für den ganzen Zeitraum | | | | | | | | | | | | |
| Parameter 6 | 22 | | | | | | | | | | | | | |

Tabelle 5b

| Woche Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | Parameter mittel |
|-------------|---------------|-------------------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------------|---------------------|
| Parameter 1 | 38 | 33 | 52 | 48 | 38 | 33 | 33 | 29 | 38 |
| 2 | 19 | 19 | 48 | 24 | 38 | 19 | 29 | 19 | 27 |
| 3 | 6 + 5 = 11 | 5 + 7 = 12 | 13 + 3 = 16 | 7 + 6 = 13 | 9 + 1 = 10 | 5 + 9 = 14 | 7 + 5 = 12 | 5 + 3 = 8 | |
| 4 | 55 | 42 | 81 | 54 | 90 | 36 | 58 | 63 | 60 |
| 5 | 12,2 | für den ganzen Zeitraum | | | | | | | |
| 6 | 42 | | | | | | | | |

Tabelle 5c

| Woche Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | Parameter- mittel |
|-------------|-----------------|-------------------------|----------------|--------------|----------------------|
| Parameter 1 | 91 | 52 | 44 | 13 | |
| 2 | 83 | 48 | 43 | 13 | |
| 3 | 41 + 11 = 52 | 27 + 8 = 35 | 18 + 1 = 19 | 5 + 1 = 6 | |
| 4 | 79 | 77 | 95 | 83 | 84 |
| 5 | 3,1 | 4,6 | 8,5 | 27 | |
| 6 | 13 | für den ganzen Zeitraum | | | |

Tabelle 5d

| Woche Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----------|-----------------|-------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|----------------|
| Para- 1 | 93 | 87 | 75 | 75 | 63 | 51 | 47 | 36 | 31 |
| meter 2 | 87 | 82 | 64 | 55 | 46 | 39 | 42 | 28 | 26 |
| 3 | 70 + 26 = 96 | 78 + 13 = 91 | 53 + 15 = 68 | 40 + 19 = 59 | 28 + 11 = 39 | 23 + 11 = 34 | 23 + 2 = 25 | 18 + 9 = 27 | 15 + 2 = 17 |
| 4 | 73 | 86 | 78 | 68 | 72 | 68 | 92 | 69 | 88 |
| 5 | 2,8 | 3,5 | 4,5 | 5,2 | 7,4 | 8,5 | 11,2 | 10,5 | 16,1 |
| 6 | 7 | für den ganzen Zeitraum | | | | | | | |

| Woche Nr. | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
|-----------|-------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Para- 1 | 31 | 31 | 17 | 19 | 17 | 11 | 11 | 17 | 14 |
| meter 2 | 25 | 19 | 14 | 14 | 17 | 3 | 6 | 8 | 11 |
| 3 | 13 + 4 = 17 | 7 + 6 = 13 | 6 + 3 = 9 | 5 + 2 = 7 | 6 + 1 = 7 | 1 + 3 = 4 | 2 + 3 = 5 | 4 + 4 = 8 | 4 + 1 = 5 |
| 4 | 76 | 54 | 67 | 71 | 86 | 25 | 40 | 50 | 80 |
| 5 | 14,9 | 19,2 | 27,8 | 35,7 | 35,7 | 62,5 | 62,5 | 62,5 | 83,3 |
| 6 | für den ganzen Zeitraum | | | | | | | | |

daten ermitteln, wenn man alle Individuen einer Versuchstiergruppe regelmäßig mißt. Es fällt dann ein bestimmter Anteil der Maße durch seine sich nicht verändernde Größe auf. In den Tabellen 5a—d werden unter „Gesamtzahl kammerbauaktiver Individuen“ nur die Individuen verstanden, die während des Kontrollzeitraums Kammerbauaktivität gezeigt haben, sei es, indem sie nur eine einzige Kammer gebaut

haben. In dieser Untersuchung wird damit die Eigenschaft „kammerbauaktiv“ als Kriterium für „lebend“ verwendet.

Ergebnisse

Das Wachstum der ehemaligen 45-Lux-Individuen

Leider begannen wir mit den täglichen Kontrollen bei keiner Versuchstiergruppe sogleich nach Einsetzen

der 300-Lux-Bedingungen. Die ehemaligen 45-Lux-Individuen geben uns jedoch Auskunft über das Kammerbauverhalten während der ersten Wochen nach Setzen des neuen Reizes.

Die Auswertung der Fotografien, die am 16. Dezember 1970 und am 22. Januar 1971 von dieser Versuchstiergruppe angefertigt worden waren (vgl. p. 229 und Tabelle 1), führt zu dem Ergebnis, daß 17 von 36 vorhandenen Individuen, das sind 47%, in diesem Zeitraum Kammern gebaut haben. Das ist für einen mehr als fünfwöchigen Zeitraum wenig. Vergleicht man hiermit 8 fünfwöchige Zeiträume während der folgenden 13 Beobachtungswochen, so haben hier jeweils 64 bis 72% der vorhandenen Individuen Kammern gebaut. Verhältnismäßig noch niedriger ist die Zahl der in 5 Wochen gebauten Kammern; sie beträgt 70. In 8 fünfwöchigen Zeiträumen während der folgenden 13 Beobachtungswochen wurden jeweils 64 bis 114% mehr Kammern gebaut. Von den 19 Individuen, die in diesem ersten Beobachtungszeitraum keine Kammern bauten, besaßen 14 (78%) eine Ausgangsgröße, die unter der mittleren Gehäusegröße der gesamten Gruppe lag.

Für den flachen Verlauf der Wachstumskurve während der ersten 5 Wochen, während derer keine täglichen Kontrollen durchgeführt wurden (Abb. 1: 14. Dezember—23. Januar), können demnach folgende Ursachen angeführt werden. Nur verhältnismäßig wenige Tiere (47%) haben überhaupt gebaut, und diese wenigen Tiere haben wiederum verhältnismäßig wenige Kammern gebaut. Das Wachstum wird dabei vorwiegend von mittelgroßen und großen Individuen getragen. Die kleinen Individuen halten durch ihr Vorhandensein das Mittel der Gehäusegröße niedrig. Die nun folgenden täglichen Kontrollen haben aber gezeigt, daß die Mehrzahl (79%) dieser kleinen Individuen, zum Teil erst nach wochenlanger Pause, wieder mit dem Wachstum einsetzte. In Tabelle 1 ist das Wiedereinsetzen ihres Wachstums durch Pfeile markiert. Kleine Individuen benötigten demnach eine längere Erholungsphase als große Individuen. Diese erste Analyse hat uns darüber unterrichtet, wie Regenerationswachstum bei *Heterostegina depressa* aussehen kann.

Ohne zunächst die berechneten Parameter der Tabelle 5 a für ein exakteres Studium des Wachstumsverhaltens zu verwenden, erkennen wir bereits aus der Betrachtung der Kontroll-Liste (Tabelle 1) und der Wachstumskurve (Abb. 1) weitere Eigenschaften der Individuen.

(1) Die Individuen besitzen die Fähigkeit, das Wachstum lange Zeit einzustellen. Seit dem 26. Oktober 1970 stagnierte das Wachstum der unter 45-Lux-Bedingungen lebenden Individuen gänzlich (Abb. 1). Die ganze Versuchstierschar ist somit im Zeitraum zwischen dem 26. Oktober und dem 14. Dezember (7 Wochen), dem Zeitpunkt der Ablösung der

45-Lux-Behandlung durch die 300-Lux-Behandlung, nicht gewachsen. Nur 47% der Individuen zeigen im Laufe der folgenden 5 Wochen Wachstum (14. Dezember 1970—22. Januar 1971, Auswertung der Fotografien). Alle übrigen (3 Individuen wachsen nie wieder) beginnen ihr Wachstum erst mehr oder weniger lange nach dem 22. Januar (während des Zeitraums der täglichen Kontrollen). Es sind das 16 Individuen (44% von der Gesamtzahl 36), die vom Tage des Beginns der 300-Lux-Bedingungen (14. Dezember 1970) bis zum Einsetzen des Wachstums 40 bis 108 Tage (6 bis 15 Wochen) benötigen. Diese Individuen haben aber seit dem 26. Oktober 1970 nicht gebaut. Zu den 40 bis 108 Tagen kommen damit 7 weitere Wochen hinzu, so daß die gesicherte Wachstumsruhe für 44% der Individuen 12 bis 22 Wochen oder 3 bis 5½ Monate beträgt.

Wir müssen aber berücksichtigen, daß während der vorangegangenen 5 Monate langen 45-Lux-Behandlung der geringen Steigung der Wachstumskurve nach zu urteilen (Abb. 1), nur ein kleiner Prozentsatz der Individuen gebaut haben dürfte. Es ist daher wahrscheinlich, daß unter den 16 Individuen (44% von der Gesamtzahl), die unter 300-Lux-Bedingungen erst so spät wieder Kammern bauten, sich Individuen befinden, die seit dem Beginn der 45-Lux-Behandlung am 20. Juli 1970 keine Kammern mehr gebaut haben. Für sie gilt eine Wachstumsruhe von 5 Monaten plus 38 bis 106 Tagen, das sind maximal 8½ Monate.

Die angeführten langen Wachstumspausen waren bei einer Anzahl Individuen auf den Zeitraum mangelnder Lichtgabe beschränkt. Wir vermuten, daß die stark behinderte oder zum Stillstand gekommene Photosyntheseaktivität der symbiontischen Algen, die in großer Zahl im Protoplasma von *Heterostegina depressa* leben, die Ursache dieses Wachstumsstillstands ist. Wachstumsstillstand ist verbunden mit einer uns in seinem Maß noch unbekanntem Einschränkung anderer physiologischer Vorgänge (Rhizopodienbildung, Ortsbewegung). Die Fähigkeit, monatelange Dämmerungs- oder Dunkelperioden (wie im Fall der Versuchstiergruppe 3, Abb. 2) zu überleben, dürfte für die Tiere von Vorteil sein, wenn sie durch Sedi-mentbewegung zeitweilig verschüttet werden. Die Wachstumspausen dehnten sich aber auch bei zahlreichen, besonders bei kleinen Individuen über den Zeitraum ungünstiger Lebensbedingungen hinaus, in den Zeitraum günstiger oder optimaler Umweltbedingungen aus. Diese Individuen benötigten einen besonders langen Erholungszeitraum, bevor ihr Wachstum wieder einsetzen konnte.

(2) Manche Individuen wachsen unter konstanten Umweltbedingungen intermittierend: Wachstumsperioden wechseln mit Ruhepausen. Die Individuen Nr. 12, 14, 22, 36 (Tabelle 1) sind Beispiele dafür. Die Wachstumsperioden sind hier 4 bis 28 Tage, die Ruhepausen 22 bis 31 Tage lang. Auch andere Individuen zeigen ein solches Verhalten, nur weniger

deutlich. Innerhalb der Wachstumsperioden findet häufig explosionsartig rasches Wachstum statt: Individuum Nr. 12 baut in 4 Tagen 4 und in 12 Tagen 9 Kammern, Nr. 14 baut in 7 Tagen 6 und Nr. 33 in 8 Tagen 6 Kammern (siehe auch Individuum Nr. 6, 15, 17). Die Ruheperioden unter konstanten und günstigen Umweltbedingungen können außerordentlich lang sein, Individuum Nr. 9 pausiert 82 Tage und Nr. 35 wenigstens 9 Wochen lang.

Es scheint, als seien intermittierendes Wachstum und hohe Kammerbaufrequenz über kurze Zeiträume unter günstigen Umweltbedingungen Folgen der vorangegangenen monatelangen Behandlung mit niedriger Beleuchtungsstärke. Bei Individuenscharen ohne diese Vorbehandlung (Versuchstiergruppen 4 und 5) treten zwar auch lange Pausen, nicht aber ausgeprägte Wachstumsschübe auf.

(3) Kein Individuum bleibt während des Beobachtungszeitraums von $12\frac{1}{2}$ Wochen dauernd kammerbauaktiv. Nur die Individuen Nr. 8, 15 und 31 bauen ohne lange Pausen über längere Zeiträume (10, 8 und 8 Wochen). Für alle übrigen Individuen sind sehr unterschiedlich lange Bauperioden, verbunden mit oft langen Pausen, kennzeichnend.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß sich die Individuen bei gleichen Bedingungen der Umwelt verschieden verhalten. Die Mehrzahl baut intermittierend, wobei jedes Individuum seinen eigenen „Rhythmus“ hat und die Zahl der während des Beobachtungszeitraums gebauten Kammern von Individuum zu Individuum schwankt. Einige Individuen bauen über einen längeren Zeitraum hinweg ohne lange Pause. Einige Individuen bauen überhaupt nur ganz wenige Kammern, und andere bauen gar nicht. Weitere Aussagen über das Wachstum der ehemaligen 45-Lux-Individuen lassen sich mit Hilfe der in Tabelle 5a zusammengestellten Parameter machen. Sie erlauben uns, die in der Einleitung gestellten Fragen recht genau zu beantworten.

Parameter 1 und 2. Der Prozentsatz der Individuen, die in einer Woche überhaupt Kammern gebaut haben, von der Gesamtzahl kammerbauaktiver Individuen (Parameter 1) beträgt im Mittel nur 45% (Maximum 68%). Der Prozentsatz der Individuen, die Pluskammern gebaut haben (Parameter 2), beträgt im Mittel 37% (Maximum 54%). Der Anstieg der Wachstumskurve wird damit im Mittel von nur 37% der Individuen getragen.

Parameter 4. Je länger und je breiter eine Kammer ist, um so sicherer trägt sie zur Vergrößerung des größten Gehäusedurchmessers bei. Der Prozentsatz der Pluskammern von der Gesamtkammerzahl beträgt im Mittel 71% (56 bis 86%).

Parameter 5. Ein wichtiges Kriterium für die Wachstumsaktivität eines Klons ist die Kammerbaufrequenz. Sie beträgt bei den ehemaligen 45-Lux-Individuen 7,7: an jedem 7,7. Tag wird im $12\frac{1}{2}$ wöchigen

Mittel von jedem Individuum eine Kammer gebaut.

Parameter 6. Das Wachstum eines Klons wird ferner wesentlich beeinflusst durch den Anteil der Individuen, die überhaupt nicht bauen, das heißt, die sich entweder in einer langen Ruheperiode befinden oder das Wachstum überhaupt eingestellt haben. Bei unserer Versuchstiergruppe 1 sind das 22%. Ebenso wie intermittierendes Wachstum ist vielleicht auch der hohe Anteil Individuen, die nicht wachsen, eine Folge der Vorbehandlung im Experiment. Wir wissen nicht, ob es diese Erscheinungen auch im natürlichen Lebensraum gibt. Der Anteil nichtwachsender Individuen ist innerhalb der aus dem Originalbiotop stammenden Versuchstiergruppen 4 und 5 mit 7% deutlich niedriger.

Das Wachstum der ehemaligen 600-Lux-Individuen

Das rasche Wachstum, das nach Einsetzen der 300-Lux-Bedingungen bei den bis dahin unter 600 Lux

Tabelle 6. *Heterostegina depressa*. Vergleich der Parameter (Mittelwerte aller Kontrollwochen) der ehemaligen 45-Lux- und der ehemaligen 600-Lux-Individuen. Die Unterschiede erklären den unterschiedlich steilen Verlauf der Wachstumskurven, vergleiche p. 238

| Parameter | Ehemalige 45-Lux-Individuen | Ehemalige 600-Lux-Individuen |
|-----------|-----------------------------|------------------------------|
| 1 | 45 | 38 |
| 2 | 36,5 | 26,9 |
| 4 | 71 | 60 |
| 5 | 7,7 | 12,2 |
| 6 | 22 | 42 |

gehaltenen Individuen stattgefunden hatte, ist zum Zeitpunkt des Beginns der täglichen Kontrollen beendet (Abb. 1, 18. Januar). Während des Zeitraums der täglichen Kontrollen verläuft die Kurve flacher als die der ehemaligen 45-Lux-Individuen. Schon ein Vergleich der Protokollblätter (Tabellen 1 und 2) läßt Unterschiede zwischen den Versuchstiergruppen 1 und 2 erkennen: die Kammerbaufrequenz ist bei Versuchstiergruppe 2 niedriger. Es gibt infolgedessen keine Wachstumsschübe, während derer in kurzen Zeiträumen zahlreiche Kammern gebildet werden. Intermittierendes Wachstum ist wenig ausgeprägt (Tiere Nr. 10, 19, 29 und 34, Tabelle 2). Ein höherer Anteil Individuen von der Gesamtzahl wächst überhaupt nicht.

Die Parameter in Tabelle 6 ermöglichen einen exakteren Vergleich mit der Versuchstiergruppe 1. Die Wachstumsrate beider Versuchstiergruppen än-

dert sich während des Zeitraums der täglichen Kontrollen nur wenig. Wir können daher, um den Vergleich zu erleichtern, Mittelwerte der Parameter vergleichen.

Welches sind die Gründe für den flacheren Verlauf der Wachstumskurve der Versuchstiergruppe 2?

(1) Die Kammerbaufrequenz (Parameter 5) ist niedriger. In Abhängigkeit davon sinken die Parameter 1 und 2.

(2) Der Anteil der Pluskammern, von der Zahl der gebildeten Kammern, ist niedriger (Parameter 4).

(3) Der Anteil der Individuen, die überhaupt nicht bauen, ist höher (Parameter 6).

Die Gründe können kurz zusammengefaßt werden: es bauen weniger Individuen; diejenigen, welche bauen, bauen weniger Kammern; Kammern, die gebaut werden, sind kleiner.

Die in Tabelle 6 verglichenen Mittelwerte lassen Unterschiede nicht erkennen, die beim Vergleich der wöchentlichen Einzelwerte deutlich werden. So schwankt der Anteil der Pluskammern von der Gesamtkammerzahl (Parameter 4) bei der Versuchstiergruppe 1 von Woche zu Woche weniger stark als bei der Versuchstiergruppe 2.

Das Wachstum der ehemaligen 2-Lux-Individuen

Stillstand des Wachstums über lange Zeiträume bei zu hoher oder zu niedriger Beleuchtungsstärke hatten wir bei den vorher behandelten Versuchstiergruppen 1 und 2 bereits kennengelernt. Alle Individuen der Versuchstiergruppe 3 (Abb. 2), die nun behandelt werden soll, wuchsen 6 Monate lang und einige von ihnen 7 Monate lang überhaupt nicht. Die lange Erholungszeit nach Einsetzen der 300-Lux-Bedingungen spricht für einen langen physiologischen Aufbauvorgang der 5 Monate lang in Dunkelheit gehaltenen Individuen.

Im Vergleich zu den zuvor studierten Versuchstiergruppen nimmt die Wachstumsrate der ehemaligen 2-Lux-Individuen während des Zeitraums der täglichen Kontrollen stark ab (Tabelle 5c, Parameter 5). Das Absinken der Wachstumskurve in der letzten Woche zeigt sogar Gehäuseverkleinerung durch Abbruch von Kammern. Wir können deshalb nicht mehrwöchige Mittelwerte von Parametern vergleichen, sondern müssen Woche für Woche gesondert betrachten.

Die hohe Kammerbaufrequenz (Parameter 5) fällt besonders in der ersten Woche auf (Tabellen 3 und 5c). Mit Kammerbau an jedem dritten Tag erreicht sie einen bisher nicht registrierten Wert. Auch die große Gleichmäßigkeit in der zeitlichen Aufeinanderfolge von Kammerbauvorgängen muß beachtet werden. Die Individuen Nr. 1, 10, 12, 15, 17, 19 und 21 sind Beispiele dafür. Das Tier Nr. 15 baut 2 Wochen lang mit der Regelmäßigkeit eines Uhrwerks an jedem 2. Tag eine große Kammer. Intermittierendes Wachstum, soweit man hiervon noch sprechen kann, ist auf weniger aktiv wachsende Individuen beschränkt (In-

dividuen Nr. 4, 6 und 17). Der Beobachtungszeitraum ist jedoch zur Beurteilung dieses Wachstumsverhaltens zu kurz.

Da wir die Kennzeichen eines rasch wachsenden Klons studieren wollen, interessiert uns vor allem die erste Kontrollwoche. Der Anteil der Individuen, die überhaupt gebaut haben, von der Gesamtzahl kammerbauaktiver Individuen, ist mit 91% sehr hoch (Parameter 1). 83% der Individuen tragen die Wachstumskurve (Parameter 2). Der Anteil der Pluskammern von der Gesamtkammerzahl beträgt im 4wöchigen Mittel 86%, er ist im Beobachtungszeitraum gleichbleibend hoch (Parameter 4). Der Anteil der Individuen, die im Beobachtungszeitraum überhaupt nicht bauen, beträgt nur 13% (Parameter 6).

Als Gründe für den steilen Verlauf dieser Wachstumskurve können demnach angeführt werden:

(1) eine hohe Kammerbaufrequenz; (2) ein hoher Anteil Pluskammern; (3) ein geringer Anteil Individuen, die überhaupt nicht bauen. Wir fassen wiederum kurz zusammen: es bauen zahlreiche Individuen jeweils in rascher Aufeinanderfolge große Kammern. Rasch wachsende Klone dürften darüber hinaus gekennzeichnet sein durch einen hohen Anteil Individuen, die ihre Kammern in zeitlich regelmäßiger Aufeinanderfolge bauen und nur kurze Pausen zwischen langen Wachstumsperioden machen.

Die Versuchstiergruppen 4 und 5

Diese aus dem natürlichen Lebensraum stammenden Individuen haben naturgemäß verschiedenes Alter und sind sehr unterschiedlich groß. Es handelt sich um Individuenscharen, deren Größenzusammensetzung natürlichen Populationen vielleicht nahekommt.

Jede Versuchstiergruppe wurde so lange unter täglicher Kontrolle gehalten, bis ihr Wachstum ganz oder fast ganz aufgehört hatte. Ihre Wachstumskurven sind einander ähnlich (Abb. 4). Es ist auffallend, daß auch Wachstumskurven von F_1 -Klonen, die mit der Geburt der Individuen durch Vielteilung beginnen, das gleiche Aussehen haben (vergleiche hierzu die Diskussion). Das Wachstumsverhalten eines jeden Individuums der Versuchstiergruppe 4 (Hawaii, 14. April 1971) ist aus Tabelle 4 ersichtlich. Tabelle 5d enthält die dazugehörigen Parameter, die das Wachstumsverhalten dieser Gruppe in 18 aufeinanderfolgenden Kontrollwochen charakterisieren. Das Wachstum der Versuchstiergruppen 4 und 5 ist folgendermaßen gekennzeichnet.

(1) Beim Einzeltier sinkt fortwährend die Kammerbaufrequenz (Parameter 5), und wahrscheinlich verliert ein Individuum nach dem anderen seine Kammerbaufähigkeit. Bei unserer wöchentlichen Wachstumsbilanz sinkt daher der Anteil der Individuen, die Kammern bauen und im gleichen Maß der Anteil der In-

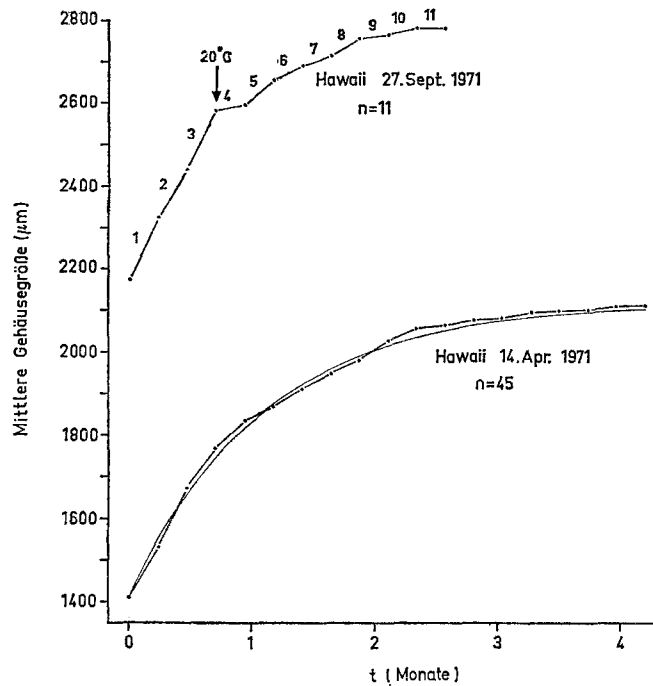


Abb. 4. *Heterostegina depressa*. Wachstumskurven der Versuchstiergruppen Hawaii 27. September 1971 und Hawaii 14. April 1971 (Versuchstiergruppen 4 und 5). Jede Gruppe besteht aus Individuen unterschiedlichen Alters aus dem natürlichen Lebensraum. Für die Versuchstiergruppe Hawaii 14. April 1971 wurde die nach der Formel $G = E - A \cdot e^{-kt}$ berechnete Wachstumskurve dem durch Messung festgestellten Kurvenverlauf gegenübergestellt (dicke Linie: gemessener Verlauf, dünne Kurve: berechneter Verlauf). Die Kurven sind in Abschnitte von Wochenlänge unterteilt (Nummern). Die in Tabelle 7 enthaltenen Parameter dienen zur Interpretation der unterschiedlichen Steigungen der einzelnen Kurvenabschnitte der Wachstumskurve der Hawaii 27. September 1971-Individuen. Bei dieser Versuchstiergruppe wurde mit Beginn der 4. Kontrollwoche die Temperatur von 24° auf 20 °C herabgesetzt, vgl. Text p. 240. Bei der Berechnung der Mittelwerte wurden die Individuen, die während des Kontrollzeitraums keine Kammern bauten, nicht berücksichtigt (2 bzw. 3 Individuen)

dividuen, die Pluskammern bauen, von 90 auf 10 % herab (Parameter 1 und 2).

(2) Der Anteil Pluskammern von der Gesamtkammerzahl (Parameter 4) und damit der Anteil der Individuen, die durch Gehäusevergrößerung die Wachstumskurven tragen, schwankt zwar von Woche zu Woche, bleibt aber im großen und ganzen hoch. Er besitzt den Mittelwert, den wir von den Versuchstiergruppen 1 und 3 kennen (über 75%). Während der letzten Kontrollwochen tauchen jedoch bei Parameter 4 niedrige Werte auf (25%, 40%, 50%) und könnten damit anzeigen, daß gegen Ende der Wachstumsaktivität der Anteil der Pluskammern sinkt, das heißt, daß vermehrt kleine Kammern gebildet werden. Diese Erscheinung ist deshalb von Bedeutung, weil der zunehmende Anteil kleiner Kammern, die den Mündungswinkel „füllen“ und zu einer mehr kreisförmigen Gehäuseform führen, als Zeichen ungünstiger Lebensbedingungen angesehen wird (Röttger und Berger, 1972). Prüft man deshalb bei 46 Individuen der Versuchstiergruppen 4 und 5 jeweils die letzte überhaupt gebaute Kammer auf ihre Größe, so bauten 65,2% Pluskammern. Dieser Wert ist um 10% niedriger als der entsprechende Wert, der sich aus allen 613 Kam-

mern (463 Pluskammern, 150 kleine Kammern) errechnet, die die Versuchstiergruppen 4 und 5 überhaupt bauten. Diese, wenn auch geringe Zunahme kleiner Kammern am Ende der Wachstumsaktivität der Individuen soll nicht übersehen werden.

(3) Der Anteil Individuen, die überhaupt nicht bauen, ist in beiden Gruppen gering.

An den Wachstumskurven der Versuchstiergruppen 4 und 5 haben wir den Versuch gemacht, die Steigung der einzelnen Kurvenabschnitte von jeweils Wochenlänge zu analysieren. Kammerbaufrequenz und Anteil der Pluskammern von der Gesamtkammerzahl hatten wir als die Parameter erkannt, die das Wachstum einer Individuenschär bestimmen. Beide Faktoren lassen sich leicht verbinden in der Frequenz der Pluskammern. Da jedoch Pluskammern wenig aber auch viel zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers beitragen können, müssen wir außerdem den absoluten, durch die Pluskammer verursachten Zuwachs des größten Gehäusedurchmessers kennen, den wir als mittlere Pluskammergröße bezeichnen. Die Pluskammergröße ergibt sich als Quotient des mittleren Zuwachses und der mittleren Pluskammerzahl. Unter Pluskammergröße ist nur der Betrag in μm

verstehen, um den sich beim Bau einer neuen Kammer der größte Gehäusedurchmesser vergrößert. Sie entspricht nicht der größten Kammerbreite und sagt auch nicht über die Kammerlänge aus und ist deshalb kein Maß für die absolute Gehäusevergrößerung.

Die Pluskammergröße (Mittelwert des gesamten Zeitraums der täglichen Kontrollen) ist bei den Versuchstiergruppen ehemalige 45-Lux-Individuen und ehemalige 600-Lux-Individuen (beide Individuen des Klons F_2 20. April 1970) annähernd gleich (88 und 86 μm), möglicherweise auch sonst bei Versuchstiergruppen eines Klons bei unterschiedlichen Versuchsbedingungen gleich. Bei den ehemaligen 2-Lux-Individuen (dem Klon F_2 4. Mai 1970) beträgt sie 74 μm .

Die Tabelle 7 enthält für die Versuchstiergruppe Hawaii 27. September 1971 neben der Pluskammerfrequenz auch die Pluskammergröße für Kontroll-

dieser Behandlung auch in der Kammergröße wider (Abb. 4; Tabelle 7). Auch hier ist bemerkenswert, daß sich im Experiment die Kammerbaufrequenz leichter als die Kammergröße herabsetzen läßt. Dieses Ergebnis ist von großem Interesse. Durch Bau kleiner Kammern würde die Gehäuseform Änderungen erfahren. Studien über die Gehäuseform (Röttger, unveröffentlicht) lassen aber vermuten, daß Umwelteinflüsse diese nicht oder aber nur geringfügig beeinflussen. Alle unsere Beobachtungen deuten darauf hin, daß man durch Änderung von Umweltfaktoren zwar die Kammerbaufrequenz, nicht aber Form und Größe der Kammern variieren kann.

Die Antwort auf die um 4° auf 20 °C herabgesetzte Temperatur wurde von einem Tag auf den anderen gegeben. Die Temperatur scheint demnach von unmittelbarem und starkem Einfluß auf den Kammerbauvorgang zu sein. Es zeigt sich darin die starke

Tabelle 7. *Heterostegina depressa*. Pluskammerfrequenz (hier: Zahl der Pluskammern, die im Mittel von einem Individuum je Woche gebildet wurden) und Pluskammergröße (mittlere Größe einer Pluskammer in der betreffenden Woche) für die aus dem natürlichen Lebensraum stammende Versuchstiergruppe Hawaii 27. September 1971. Die Kammerbauaktivität dieser Versuchstiergruppe wurde 10 Wochen lang im Labor kontrolliert. Die Parameter dienen zum Vergleich mit den Abschnitten der Wachstumskurve Abb. 4. Pluskammer: Kammer, die zur Vergrößerung des Gehäusedurchmessers beiträgt

| Woche Nr. | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|--------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Pluskammerfrequenz | 1,6 | 1,1 | 1,4 | 0,3 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,4 | 0,1 | 0,1 |
| Pluskammergröße (μm) | 92 | 106 | 103 | 48 | 108 | 75 | 125 | 113 | 99 | 176 |

abschnitte von jeweils Wochenlänge. Die Tabelle soll vor Augen führen, wie gleichbleibend hoch die Pluskammergröße ist (Ausnahme: Woche 4, vgl. folgenden Absatz). Die Tabellen 4 und 5d hatten uns am Beispiel der Versuchstiergruppe Hawaii 14. April 1971 die Abnahme der Kammerbaufrequenz (und damit auch der Pluskammerfrequenz) mit zunehmendem Alter der Tiere gezeigt. Da die Pluskammergröße nur gering schwankt, ist die Wachstumskurve dieser Individuenscharen und sind wahrscheinlich die Wachstumskurven aller unter Normalbedingungen lebenden Individuen im wesentlichen nur eine Funktion der Pluskammerfrequenz. Der Vergleich der Werte von Pluskammerfrequenz und Pluskammergröße in Tabelle 7 mit der Wachstumskurve in Abb. 4 läßt erkennen, wie Pluskammerfrequenz und -größe die Steigung eines jeden Kurvenabschnitts bestimmen.

Beide Versuchstiergruppen (Hawaii 27. September 1971 und Hawaii 13. April 1971) wurden unter 300 Lux und 24 °C kultiviert. Die Hawaii 27. September 1971-Individuen haben wir jedoch von Beginn der 4. Woche an unter 20 °C gebracht. Dies spiegelt sich in der Kammerbaufrequenz, die von nun an auf einen niedrigen Wert absinkt, und während der ersten Woche

Abhängigkeit dieser Foraminiferenart von hoher Wassertemperatur: *Heterostegina depressa* ist eine warmstenotherme Großforaminifere. Im natürlichen Lebensraum von Hawaii schwankt die Wassertemperatur im Jahresgang zwischen 23,4° und 27 °C. Untersuchungen über die Wirkung unterschiedlicher Beleuchtungsstärke auf das Wachstum hatten gezeigt, daß selbst bei Bedingungen, die weit vom Optimum entfernt liegen (2 Lux, 45 Lux, vgl. auch die Abb. 1 und 2) die Reaktion langsamer eintritt. Die Abnahme des Wachstums bei suboptimalen Beleuchtungsbedingungen (600 Lux, 2000 Lux) geschah dagegen sehr langsam (Röttger, 1972a; Röttger and Berger, 1972).

Ermittelt man bei den Versuchstiergruppen Hawaii 14. April 1971 und Hawaii 27. September 1971 nach der Beendigung der Wachstumskontrollen für alle Individuen jeder Gruppe den Größenzuwachs aus Anfangs- und Enddurchmesser und setzt ihn für jedes Individuum in Beziehung zu dessen Anfangsgröße, so kommt man zu dem unerwarteten Ergebnis, daß innerhalb jeder Gruppe der absolute Zuwachs der kleinen Individuen nur wenig höher ist als der der großen Individuen. Unsere Erwartung, daß der Zu-

wachs in Abhängigkeit von der Anfangsgröße stehen und bei den jüngsten Individuen am stärksten sein würde, wurde nicht bestätigt. Kleine und mittelgroße Individuen wachsen über eine mittlere Größe nicht hinaus (eine Ausnahme), sie erreichen also nicht die Gehäusegröße, die sie im natürlichen Lebensraum erreicht hätten. Das demonstriert augenfällig die Wachstumskurve der Hawaii 14. April 1971-Individuen: sie endet bei 2150 μm , noch unterhalb der mittleren Ausgangsgröße der Versuchstiergruppe Hawaii 27. September 1971 (Abb. 4).

Wir hatten früher nachgewiesen, daß gezüchtete F_1 -Generationen nicht mehr die Größe von Individuen aus dem natürlichen Lebensraum erreichen und daß die Gehäusegröße von Klonkulturen von Generation zu Generation abnimmt (Röttger, 1972b).

Die täglichen Kontrollen der Versuchstiergruppe Hawaii 14. April 1971 geben uns ferner Einblick in das Kammerbauverhalten vor Reproduktionen (Tabelle 4). Vor Vielteilungsvorgängen werden mehrere bis viele Tage lang (7 bis 47 Tage) keine Kammern gebaut.

Diskussion

Wachstumskurven von Organismen haben gewöhnlich sigmoiden Verlauf: auf langsames Wachstum folgt die „große Periode des Wachstums“, danach läßt das Wachstum wieder nach (vgl. Moor, 1971). Unseren an *Heterostegina depressa* ermittelten Wachstumskurven fehlt die Anfangsphase des langsamen Wachstums. Auf die „Geburt“ durch Vielteilung folgt nämlich sogleich starkes Wachstum, das sich in einer hohen Kammerbaufrequenz dokumentiert (9 Kammern während der 10 ersten Lebenstage). Auch diese Art von Kurve läßt sich durch eine Exponentialfunktion beschreiben. Bei normalem Wachstum liefern die Anfangsphase und die Phase starken Wachstums eine linksgekrümmte Wachstumskurve ($D = D_0 \cdot e^{kt}$, „logarithmisches“ oder „exponentielles“ Wachstum). In unserem Fall ergeben sich aus dem von Beginn an starken Wachstum, das allmählich nachläßt, rechtsgekrümmte Wachstumskurven. Um zu einer entsprechenden Formulierung zu gelangen, bildet man für jeden Punkt der Kurve die Differenz der zum Zeitpunkt t gemessenen Gehäusegröße G zur Gehäuseendgröße E . Diese Differenzen, im logarithmischen Maßstab der Ordinate über der Zeit t aufgetragen, streuen geringfügig um eine fallende Gerade: $\lg(E-G) = m \cdot t + n$. Nach G aufgelöst: (1) $G = E - A \cdot e^{-kt}$ (k : Wachstumskonstante, A : Differenz zwischen Gehäuseendgröße E und Gehäuseanfangsgröße zum Zeitpunkt $t = 0$ der ersten Messung. A hängt im Gegensatz zu k und E nicht nur vom Untersuchungsobjekt selbst ab, sondern auch von der willkürlichen Wahl des Messungsbeginns durch den Beobachter). Für die Versuchstiergruppe Hawaii 14. April 1971 wurde die nach der Formel (1) berechnete Wachstumskurve dem durch Messung festgestellten Kurvenverlauf gegenübergestellt (Abb. 4).

Einen sigmoiden Verlauf von Wachstumskurven bei *Heterostegina depressa* finden wir jedoch, wenn nach Perioden der Wachstumshemmung erneut Wachstum einsetzt (Abb. 1 und 2: hinter der Strichellinie, die den Beginn der 300-Lux-Behandlung anzeigt). Ein steiler Anstieg, wie ihn nach einer hier sehr langen Latenzzeit die Kurve Abb. 2 zeigt, ist für Regenerationswachstum kennzeichnend (Wolff, 1971).

Zusammenfassung

1. Ziel dieser Untersuchung ist, den unterschiedlich steilen Wachstumskurvenverlauf von Individuenscharen der Großforaminifere *Heterostegina depressa* zu erklären.

2. An Klonkulturen und an Material aus dem natürlichen Lebensraum wurde deshalb die Kammerbautätigkeit eines jeden Individuums von Individuengruppen täglich kontrolliert.

3. Der Zuwachs einer Individuenschare hängt vor allem von der Kammerbaufrequenz der Einzeltiere ab, ferner vom Anteil wachsender Individuen von der Gesamtzahl und von der Kammergröße.

4. In rasch wachsenden Individuenscharen wird von jedem Individuum an jedem 2. bis 3. Tag eine Kammer gebaut und bauen 80% bis über 90% der Individuen Kammern. Zu den Kennzeichen rasch wachsender Individuen gehören ferner Kammerbauten in zeitlich regelmäßiger Aufeinanderfolge und kurze Pausen zwischen langen Wachstumsperioden.

5. *H. depressa* kann bei niedriger Beleuchtungsstärke (45 Lux, 2 Lux) bis zu 8 $\frac{1}{2}$ Monate lange Wachstumspausen einlegen. Der Wachstumsstillstand ist mit einer starken Einschränkung aller anderen physiologischen Vorgänge verbunden.

6. Individuen, deren Wachstum nach monatelanger Pause erneut einsetzt, zeigen sehr unterschiedliches Wachstumsverhalten bei gleichen Umweltbedingungen. So benötigen kleine Individuen längere Erholungspausen als große Individuen, bevor sie wieder mit dem Kammerbau beginnen.

7. Eine Folge der vorangehenden Dunkelbehandlung scheint auch das intermittierende Wachstum zahlreicher Individuen zu sein. Auf Wachstumspausen folgen Wachstumsschübe, während derer erstaunliche Wachstumsleistungen vorkommen können. In 4 Tagen wurden 4 und in 12 Tagen 9 Kammern gebaut. Eine so hohe Kammerbaufrequenz gibt es sonst nur bei 1 bis 10 Tage alten Individuen.

8. Durch Herabsetzen der Temperatur läßt sich die Kammerbaufrequenz beeinflussen, nicht aber die Kammergröße. Das deutet auf eine geringe Variabilität der Gehäuseform.

9. Nach der Geburt durch Vielteilung erfolgt sogleich starkes Wachstum; bei Wachstumskurven von *H. depressa* fehlt daher die Anfangsphase langsamen Wachstums, wie sie für exponentielles Wachstum kennzeichnend ist.

10. Einen sigmoiden Verlauf von Wachstumskurven finden wir nur nach Perioden der Wachstumshemmung. Er zeigt bei *H. depressa* Regenerationswachstum an.

Danksagungen. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Untersuchung ermöglichte, bin ich sehr zu Dank verpflichtet. Herrn Professor Dr. E. Seibold schulde ich Dank für die guten Arbeitsmöglichkeiten und für sein Interesse am Fortgang unserer Arbeiten an *Heterostegina depressa*. Fril. Professor Dr. J. Resig und Fril. P. Müller, Honolulu, gilt unser besonderer Dank für die Beschaffung des Tiermaterials. Meiner Technischen Assistentin, Frau H. Letzring und meinem Mitarbeiter, Herrn cand. rer. nat. M. Spindler, danke ich für ihre zuverlässige Hilfe und meinem Freund, Herrn Dr. J. Grenz-dörffer, für seinen mathematischen Rat.

Zitierte Literatur

Moor, H.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 408 pp. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag 1971.

Röttger, R.: Die Bedeutung der Symbiose von *Heterostegina depressa* (Foraminifera, Nummulitidae) für hohe Siedlungsdichte und Karbonatproduktion. Abh. dt. zool. Ges. **1971**, 42—47 (1972a).

— Die Kultur von *Heterostegina depressa* (Foraminifera: Nummulitidae). Mar. Biol. **15**, 150—159 (1972b).

— and W. H. Berger: Benthic Foraminifera: morphology and growth in clone cultures of *Heterostegina depressa*. Mar. Biol. **15**, 89—94 (1972).

Wolff, E.: Experimentelle Embryologie, 192 pp. *In*: Allgemeine Biologie, Bd. 3. pp 151—170. Ed. by P.-P. Grassé. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag 1971.

Author's address: Dr. R. Röttger
Geologisches Institut
der Universität Kiel
Herrenhaus Stift
23 Kiel 16
Germany (FRG)

Date of final manuscript acceptance: July 10, 1972. Communicated by O. Kinne, Hamburg.