

# Foraminiferen als Überlebenskünstler von Pol zu Pol: ein Review

Maria HOLZMANN

Foraminiferen sind Einzeller, die alle marinen Lebensräume von küstennahen Flachwasserbereichen bis in die Tiefsee besiedeln. Sie sind durch den Besitz von verzweigten granulären Scheinfüßchen, den sogenannten Granuloreticulopodien gekennzeichnet, welche zur Fortbewegung, zum Nahrungserwerb und zum Verankern am Untergrund verwendet werden. Ein weiteres kennzeichnendes Merkmal der Foraminiferen ist ihr monothalameres (einkammeriges) oder polythalameres (mehrkammeriges) Gehäuse, welches bei einigen Gruppen aus agglutinierten Sedimentpartikeln besteht, bei den meisten jedoch aus Kalk sezerniert wird. Diese Gehäuse sind fossil erhaltungsfähig, seit dem Paläozoikum bekannt und können in solchen Massen auftreten, dass sie gesteinsbildend wirken. Rezente Foraminiferen treten in großer Formenvielfalt sowohl in polaren als auch in tropischen Bereichen auf, stellen eine wesentliche Komponente des Benthos in Tiefseebecken dar und finden sich auch in marinen Randbereichen.

Die klassische Systematik der Foraminiferen beruht auf morphologischen Gehäusemerkmalen, während in neuerer Zeit auch verschiedene molekulare Marker verwendet werden, um evolutionäre Zusammenhänge zu erforschen.

Soritacea und Nummulitidae zählen zu den sogenannten Großforaminiferen, die mit symbiontischen Algen vergesellschaftet sind und in tropischen und subtropischen Flachwasserbereichen leben. Die traditionelle Einteilung der Großforaminiferen beruht auf verschiedenen Gehäusemerkmalen. Molekulare Analysen weisen darauf hin, dass die Entwicklung verschiedener Gehäusertypen sowie der Wechsel zu unterschiedlichen Symbiontentypen eine wichtige Rolle in der Evolution der Soritacea gespielt hat. Molekularphylogenetische Analysen der Nummulitidae haben gezeigt, dass Konvergenzen auftreten und dieselben Gehäuseformen mehrfach unabhängig voneinander entstanden sind. Die Ergebnisse molekularer Untersuchungen belegen, dass die Diversität und Spezifität der endosymbiontischen Algen in Foraminiferen sehr hoch ist und Koevolution hier eine Rolle spielt.

Allogromiide Foraminiferen sind typische Vertreter des polaren Benthos. Aufgrund einer eingeschränkten Anzahl morphologischer Merkmale, die zur Bestimmung herangezogen werden können, ist die Zahl der beschriebenen Taxa begrenzt. Molekulare Analysen haben gezeigt, dass die genetische Diversität der Allogromiide um ein Vielfaches (ca. 10× auf Artniveau) höher ist, als ihre morphologische Diversität. Als Besonderheiten sind anzuführen, dass sowohl Konvergenzen vorkommen (derselbe Morphotyp tritt in unterschiedlichen genetischen Gruppen auf), aber auch verschiedene Morphotypen innerhalb einer monophyletischen Gruppe auftreten können.

## **HOLZMANN M., 2007: Foraminifera as survivalists from pole to pole: a review.**

Foraminifera are single-celled organisms that inhabit every marine region from shallow water to deep-sea environments. They are characterized through the possession of granuloreticulopodes that are used for locomotion, feeding or attachment to a substrate. Most taxa either build a monothalamous (single-chambered) or polythalamous (multi-chambered) test which consists in some forms of agglutinated sediment particles but is in most of calcareous origin. Fossil foraminiferal tests are known since the Paleozoic and some of them were so numerous that they built up organogenic limestones. Recent foraminifera play an important role in polar and tropical settings and constitute a considerable part of the biomass in deep-sea basins.

Classical taxonomy in foraminifera is based on morphological characters of their tests while recently different molecular markers have been used to investigate evolutionary relationships.

Larger foraminifera are not a taxonomic unit but consist of different groups of symbiont-bearing foraminifera that reach 1mm or more in diameter. They inhabit tropical and subtropical shallow-water seas. Soritacea and Nummulitidae are representatives of larger foraminifera. The superfamily Soritacea belongs to the suborder Miliolina

and is divided in two families, Peneroplidae and Soritidae. The latter comprises two subfamilies, Archaiasinae and Soritinae. Molecular data indicate that the acquisition and change in symbiotic algae were crucial steps in the evolution of large miliolid foraminifera. The molecular division of Soritacea into three groups largely corresponds to their division based on different algal endosymbionts. Nummulitidae are the largest extant calcareous foraminifera. Classical morphology-based taxonomy divides them in two subfamilies, the Nummulitinae and the Heterostegininae, according to the absence or presence of chamber subdivisions. Molecular results show that chamber subdivisions developed several times independently in the evolutionary history of Nummulitidae, providing an example of parallel evolution in foraminifera. Molecular studies on algal symbionts in larger foraminifera suggest that each acquisition of a new symbiont type was followed by a rapid diversification and independent radiation of symbionts within their foraminiferal hosts.

Allogromiid foraminifera are widely distributed in polar benthic regions. The high molecular diversity of allogromiid assemblages contrasts with the relatively low number of higher taxa distinguished by morphological classifications. The discrepancy between the molecular and morphological diversities of allogromiids seems partly due to a lack of correlation between morphotypes and molecular types. While some monophyletic lineages are composed of very different morphotypes, the same morphotype can also appear in more than one lineage.

**Keywords:** Foraminifera, molecular evolution, Soritacea, Nummulitidae, Allogromiidae.

## Einleitung

Foraminiferen sind Protozoa und zählen zur Klasse der Granuloreticulosea. Sie sind durch den Besitz von granulären, verzweigten Pseudopodien, die als Reticulopodien bezeichnet werden, charakterisiert. Die meisten Foraminiferen bilden ein Gehäuse aus, dass bei basalen Formen entweder aus einer organischen Membran besteht oder agglutiniert wird, indem Sedimentpartikel auf die organische Membran geklebt und untereinander verkittet werden. Bei höher entwickelten Formen wird ein Kalkgehäuse sezerniert (LOEBLICH & TAPPAN 1988). Das Gehäuse fehlt bei einer Gruppe von amöbenartigen Foraminiferen, die im Süßwasser leben und als Athalamida bezeichnet werden. Es gibt einige Annahmen, dass das Gehäuse dieser Süßwasserformen sekundär verloren ging (HAUSMANN & HÜLSMANN 1996).

Foraminiferen sind in allen marinen Bereichen vertreten, finden sich in geringer Zahl auch im Süßwasser und eine Art ist aus einem terrestrischen Lebensraum beschrieben worden (MEISTERFELD ET AL 2001). Der Großteil der marinen Arten lebt im Benthos, es gibt aber auch eine Gruppe von planktonischen Foraminiferen, die in offenen marinen Bereichen anzutreffen sind.

In tropischen und subtropischen Bereichen sind die sogenannten Großforaminiferen besonders auffällig, die zwischen 1mm und 15 cm Durchmesser erreichen und mit symbiotischen Algen vergesellschaftet sind. Vertreter der Großforaminiferen stellen Leitfossilien in meso- und känozoischen Sedimenten dar, sie werden in der Mikropaläontologie für stratigraphische Analysen verwendet und bestimmte Arten gelten als Indikatoren für Erdölvorkommen (LEHMANN 1961, HOTTINGER 1983). Rezente Großforaminiferen leben in Riffen und Karbonatablagerungsbereichen und tragen neben Korallen und korallinen Rotalgen wesentlich zum Aufbau eines Rifflandes bei, sie stellen bis zu 15% eines Rifflandes dar (LANGER ET AL 1997, HALLOCK 1986). Unter den symbionttragenden Organismen sind Großforaminiferen die Gruppe, welche die höchste Anzahl an verschiedenen Symbiontentypen besitzen: Neben Vertretern der Rotalgen und Grünalgen finden sich auch Dinoflagellaten und Diatomeen als Symbionten (HOLZMANN ET AL 2001, 2006).

Allogromiide Foraminiferen sind monothalamid (= einkammerig) und repräsentieren die basale Gruppe, aus der sich polythalamide (= mehrkammerige) Foraminiferen entwickelt haben (LOEBLICH & TAPPAN 1964). Allogromidae sind nicht nur in marinen Lebensräumen, sondern auch im Süßwasser und terrestrischen Bereichen beschrieben worden und stellen eine der dominanten Protistengruppen des polaren Benthos dar. (HOLZMANN & PAWLOWSKI 2002, PAWLOWSKI ET AL 2002).

Foraminiferen sind die einzige Gruppe von nicht unter Laborbedingungen kultivierten Protisten, für die eine große Anzahl molekulargenetischer Daten vorliegt. Zur Zeit sind mehr als 1900 Foraminiferensequenzen aus der GenBank-Databank abrufbar. Die beeindruckende Entwicklung dieser Foraminiferendatei ist teilweise auf die Eigenheiten ihrer ribosomalen Gene zurückzuführen, die durch spezifische Insertionen und Punktmutationen gekennzeichnet sind, welche bei allen anderen bislang untersuchten Eukaryonten fehlen (PAWLOWSKI & HOLZMANN 2002). Diese speziellen Insertionen erlauben es, foraminiferenspezifische PCR Primer zu konstruieren, die DNA von den verschiedensten Foraminiferen amplifizieren, darunter auch solche mit endosymbiontischen Algen. Die spezifischen Primer ermöglichten es auch, Foraminiferen DNA aus Sedimentextraktionen nachzuweisen (HOLZMANN ET AL 2003).

Durch den Einsatz molekularer Methoden wurde die Evolution der Foraminiferen und ihre phylogenetische Stellung im System der Organismen untersucht (PAWLOWSKI ET AL 2003, FLAKOWSKI ET AL 2006). Molekulargenetische Studien an symbionttragenden Großforaminiferen brachten neue Einblicke in ihre phylogenetischen Beziehungen, die der klassischen mikropaleontologischen Sicht der Evolution in dieser Gruppe widersprechen (HOLZMANN ET AL 2001, 2003). Molekulare Studien der symbiontischen Algen weisen auf eine hohe genetische Diversität und Spezifität in einigen Algentypen hin (HOLZMANN ET AL 2006, POCHON ET AL 2006). Die Resultate molekularer Analysen zeigen auf, dass die genetische Diversität allogromiider Foraminiferen sehr viel höher ist, als ihre morphologische Diversität und dass Allogromiidae verschiedene Gruppen von monothalamiden Foraminiferen umfassen (PAWLOWSKI ET AL 2002, 2003).

## Material und Methoden

Vertreter der Soritacea und Nummulitidae wurden im Indopazifik, dem Roten Meer und der Karibik gesammelt. Lebende Großforaminiferen, die aufgrund ihrer Symbionten eine ausgeprägte Protoplasmafärbung besitzen, wurden unter dem Binokular identifiziert. Von jeder Art wurden einige Vertreter mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) fotografiert (HOLZMANN ET AL 2001, 2003). Die Mehrheit der allogromiiden Foraminiferen wurde in Explorers Cove (Mc Murdo Sound, Antarktis) sowie in Kosterfjorden und Gullmarfjorden (Schweden) gesammelt (PAWLOWSKI & HOLZMANN 2002, PAWLOWSKI ET AL 2002). Die Identifizierung allogromiider Foraminiferen erfolgte mittels eines Binokulars.

DNA wurde von einzelnen oder mehreren Individuen extrahiert, entweder unter Verwendung der DOC Methode (HOLZMANN ET AL 2001), unter Benützung des DnEasy Plant Mini Kits (Qiagen) oder der Guanidin Methode (TKACH & PAWLOWSKI 1999). Ribosomale DNA wurde mit foraminiferenspezifischen Primern und im Fall der Endosymbionten mit algenspezifischen Primern amplifiziert (HOLZMANN ET AL 2001, 2003, 2006; PAWLOWSKI ET AL 2001, 2002). Amplifizierte PCR Produkte wurden in das pGEM-T Vector System (Promega) ligiert und mittels XL-2 Ultracompetent Cells (Stratagene) kloniert. Sequenzierproben

wurden unter Anwendung des ABI-PRISM Big Dye Terminator cycle Sequenzing Kit gefertigt und mit einem ABI-377 DNA Sequenzierer (Perkin-Elmer) sequenziert.

Die erhaltenen Sequenzen wurden mittels GDE 2.2-Software in ein Alignment gebracht (LARSEN ET AL 1993). Phylogenetische Analysen basierten auf der neighbour joining (NJ) Methode (KIMURA 1980), der maximum likelihood (ML) Methode (OLSEN ET AL 1994), der maximum parsimony (MP) Methode (SWOFFORD 2000) sowie der Bayesian Methode (HUELSENBECK & RONQUIST 2001). Die Bootstrap Methode (FELSENSTEIN 1988) wurde verwendet, um die Signifikanz interner Knoten in den phylogenetischen Stammbäumen zu überprüfen.

## Ergebnisse und Diskussion

### 1. SORITACEA

Soritacea werden in zwei Familien aufgeteilt, Peneroplidae und Soritidae, wobei letztere in Archaiasinae und Soritinae unterteilt werden (GUDMUNDSSON 1994). Das Gehäuse der Peneroplidae besitzt keine inneren Stützstrukturen, lebende Vertreter sind durch symbiotische Rotalgen purpurrot gefärbt (LEE 1990). Archaiasinae weisen innere Stützelemente und eine gras- bis olivgrüne Farbe auf, bedingt durch symbiotische Grünalgen (LEE & HALLOCK 1987). Soritinae besitzen scheibenförmige Gehäuse mit komplexen internen Strukturen und Dinoflagellaten als Symbionten, die lebenden Vertreter eine bräunliche Färbung verleihen (LEHMANN 1961).

Die Systematik der Soritacea beruht auf morphologischen Merkmalen ihrer Gehäuse wie z. B. Art des Wachstums, Ausbildung und Form der inneren Stützelemente und äußere Gehäusemerkmale (LOEBLICH & TAPPAN 1964). Gudmundsson (1994) stellte aufgrund morphologischer Merkmale die Peneroplidae an die Basis der Soritacea, gefolgt von den Archaiasinae, während die Soritinae an der Spitze stehen. Bedingt durch innere und äußere Gehäusemerkmale wurden Vertreter der Gattung *Laevipeneroplis*, die endosymbiotische Grünalgen besitzt, sowohl zu den Peneroplidae als auch zu den Soritinae gerechnet (GUDMUNDSSON 1994). Konfusion ergab sich auch durch einen Vertreter der Soritacea mit symbiotischen Grünalgen und scheibenförmigen Gehäusen, der sowohl im Pazifik als auch in der Karibik auftritt und von einigen Autoren als eine Art, *Parasorites orbitolitooides* beschrieben wurde (GUDMUNDSSON 1994), während andere die karibische Form als eigene Art, *Broeckina orbitolitooides* auffassten (LEVY 1977).

Die Resultate molekulargenetischer Untersuchungen der Soritacea stellen die Unterteilung aufgrund morphologischer Merkmale in einigen Punkten in Frage (HOLZMANN ET AL 2001). Die Großgruppierung der Soritacea im molekularen Stammbaum (Fig.1) deckt sich mit klassischen, auf Morphologie basierenden Phylogenie: Peneroplidae bilden eine monophyletische Gruppe, die an der Basis steht. Archaiasinae und Soritinae sind ebenfalls monophyletisch und bilden zwei Schwestergruppen. Bei den beiden letzten Taxa unterscheidet sich jedoch die molekulare von der morphologischen Gruppierung: Vertreter der Gattung *Laevipeneroplis* clustern innerhalb der Archaiasinae, die Annahme, dass einzelne Arten entweder zu den Peneroplidae oder den Soritinae zählen, ist also nicht haltbar. *Parasorites* und *Broeckina* sind zwei verschiedene Gattungen. Während *Broeckina* auf die Karibik beschränkt ist und zu den Archaiasinen zählt, ist *Parasorites* im Pazifik anzutreffen und bildet eine Schwestergruppe zu den Soritinae (Fig.1).

Aus diesen Ergebnissen lässt sich schließen, dass die Evolution der Soritacea in engem Zusammenhang steht mit dem Erwerb verschiedener Algentypen. Die molekulare Unter-

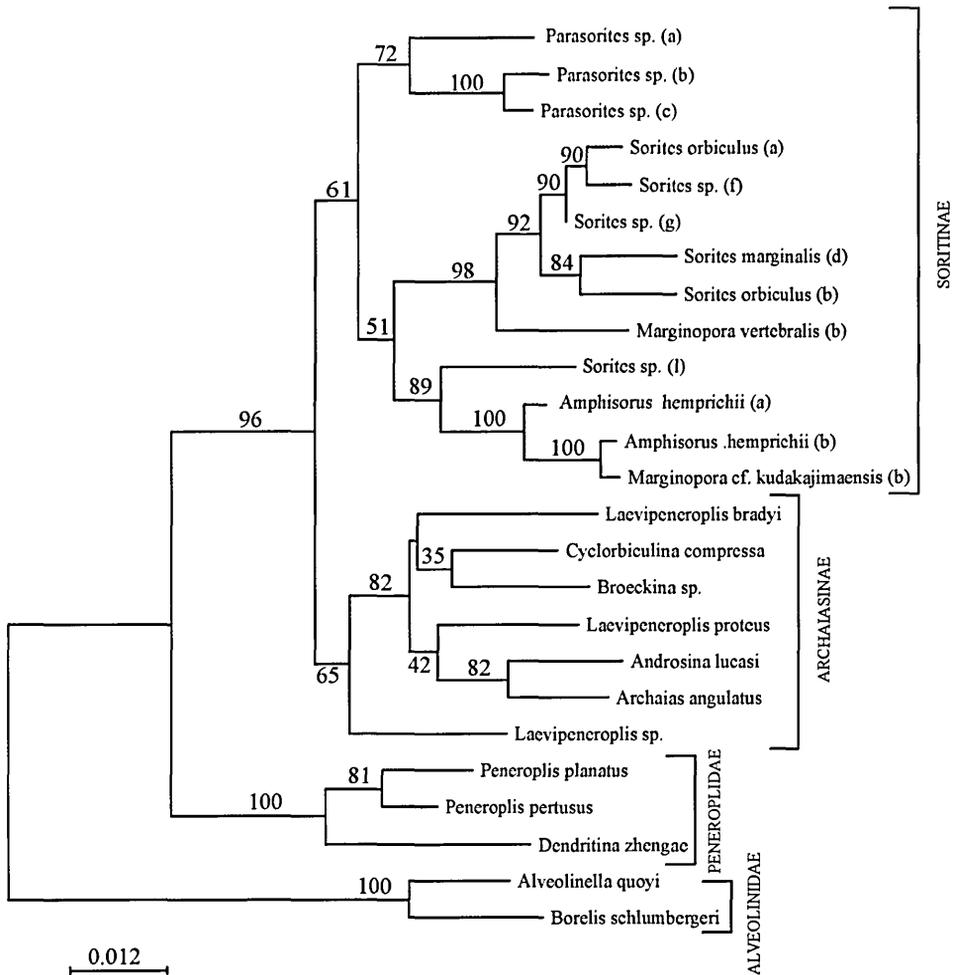


Abb. 1: Phylogenetischer Stammbaum basierend auf maximum likelihood Analyse des gesamten SSU rRNA Gens von Alveolinidae (2 untersuchte Gattungen) und Soritacea (11 untersuchte Gattungen). Alveolinidae wurden als Outgroup verwendet. Bootstrap Werte basieren auf 100 Wiederholungsprobennahmen. – Phylogenetic tree based on complete SSU rDNA sequences of two alveolinid genera and eleven soritacean genera using maximum likelihood analysis. The tree is rooted in Alveolinidae. Bootstrap values are based on 100 resampling.

teilung der Soritacea in drei Gruppen entspricht zum Großteil ihrer Unterteilung nach verschiedenen Algengruppen. Die einzige Ausnahme bildet *Parasorites*, der phylogenetisch gesehen den dinoflagellatentragenden Soritinae nahesteht, aber symbiontische Grünalgen aufweist. Morphologische Adaptation der Gehäuse an verschiedene Symbiontentypen scheinen in der Evolution der Soritacea eine große Rolle zu spielen. Rotalgen treten nur bei Formen mit einfachen Gehäusen ohne innere Stützelemente auf, während Grünalgen bei Formen mit inneren Stützstrukturen vorkommen. Dinoflagellaten finden sich nur bei Soritinen, die ein discoidales Gehäuse und die am weitest entwickelten Stützelemente besitzen. *Parasorites* hat ebenfalls scheibenförmige Gehäuse, aber rudimentäre

Stützstrukturen. *Parasorites* kann daher als eine basale Form der Soritinen angesehen werden, mit vereinfachter Morphologie und dem ursprünglichen Algentyp.

## 2. NUMMULITIDAE

Nummulitidae sind die größten rezenten Foraminiferen mit Kalkgehäuse, sie können einen Durchmesser von 15  $\mu\text{m}$  und mehr erreichen. Nummulitidae sind durch planspirale, involute oder evolute Gehäuse charakterisiert, die durch primäre Septen in Kammern geteilt werden. Bei einigen Formen treten sekundäre Septen auf, durch die Kammern in Kämmerchen unterteilt werden (Fig. 2). Alle Nummulitiden besitzen ein internes Stützskelett und ein komplexes Kanalsystem sowie Dinoflagellaten als Symbionten (HOHENEGGER ET AL 2000, HOLZMANN ET AL 2003, 2006, HOTTINGER 1977). In der klassischen morphologischen Taxonomie werden Nummulitidae in zwei Unterfamilien, Heterostegininae und Nummulitinae unterteilt. Nummulitinae besitzen nur primäre Septen, während Heterostegininae sekundäre Septen aufweisen. Man geht davon aus, dass der Besitz sekundärer Septen ein fortgeschrittenes Evolutionsmerkmal darstellt und sich Heterostegininae aus Nummulitinae entwickelt haben (HOTTINGER 1977, SCHAUB 1981).

Molekulargenetische Resultate konnten eine Unterteilung der Nummulitidae in zwei Unterfamilien nicht bestätigen (HOLZMANN ET AL 2003). Arten mit sekundären Septen (*H. depressa*, *P. operculinoides*) clustern entweder mit Arten, die nur primäre Septen aufweisen (*O. ammonoides*, *N. venosus*), oder bilden eine eigene Gruppe (*C. carpenteri*) (Fig. 2). Daraus lässt sich schliessen, dass sekundäre Septen in Nummulitiden mehrmals unabhängig voneinander entstanden sind und somit ein Beispiel für parallele Evolution in Foraminiferen darstellen.

## 3. SYMBIONTISCHE ALGEN IN GROSSFORAMINIFEREN

Symbiose spielt eine Schlüsselrolle in der Evolution von Großforaminiferen. Algensymbionten versorgen ihre Symbiosepartner aufgrund ihrer photosynthetischen Aktivität mit Energie, welche für die Großforaminiferen notwendig ist, um in oligotrophen Gewässern zu überleben und zu wachsen. Photosynthese fördert außerdem die Kalzifikation der Foraminiferengehäuse (HALLOCK 1999).

Symbiose zwischen Vertretern der Dinoflagellatengattung *Symbiodinium* mit verschiedenen Evertebraten und Protisten ist ein häufiges Phänomen in marinen Seichtwasserbereichen der Tropen und Subtropen. Symbionten der Gattung *Symbiodinium* finden sich in allen riffbildenden Korallen, in einigen Schwämmen, Bivalven und Ciliaten sowie Vertretern der Soritinae (GARCIA-CUETOS ET AL 2005). Auffallend ist, dass die genetische Diversität und Spezifität von *Symbiodinium* in den Soritinae viel höher ist als bei symbiontischen Korallen. Insgesamt konnten neun genetische Gruppen von *Symbiodinium* unterschieden werden. Sechs dieser Gruppen treten nur bei Soritinen auf und zwei sind nur bei Korallen zu finden, während eine Gruppe sowohl bei Korallen als auch bei Foraminiferen als Symbiont vorkommt (PAWLOWSKI ET AL 2001, POCHON ET AL 2001). Die hohe Spezifität innerhalb der Soritinae lässt sich durch einen kombinierten Effekt von selektiver Symbiontenwahl, vertikaler Transmission der Symbionten und biogeographischer Isolation erklären (GARCIA-CUETOS ET AL 2005).

Neben den Nummulitiden gibt es noch drei weitere rezente Familien von Großforaminiferen, die Diatomeen als Symbionten besitzen. Die symbiontischen Diatomeen können von lebenden Foraminiferen extrahiert und unter Laborbedingungen kultiviert werden, wo sie wieder beschaltete Zellkörper ausbilden und morphologisch diagnostiziert werden können (LEE ET AL 2000). Morphologische Identifikation kultivierter Diatomeen aus

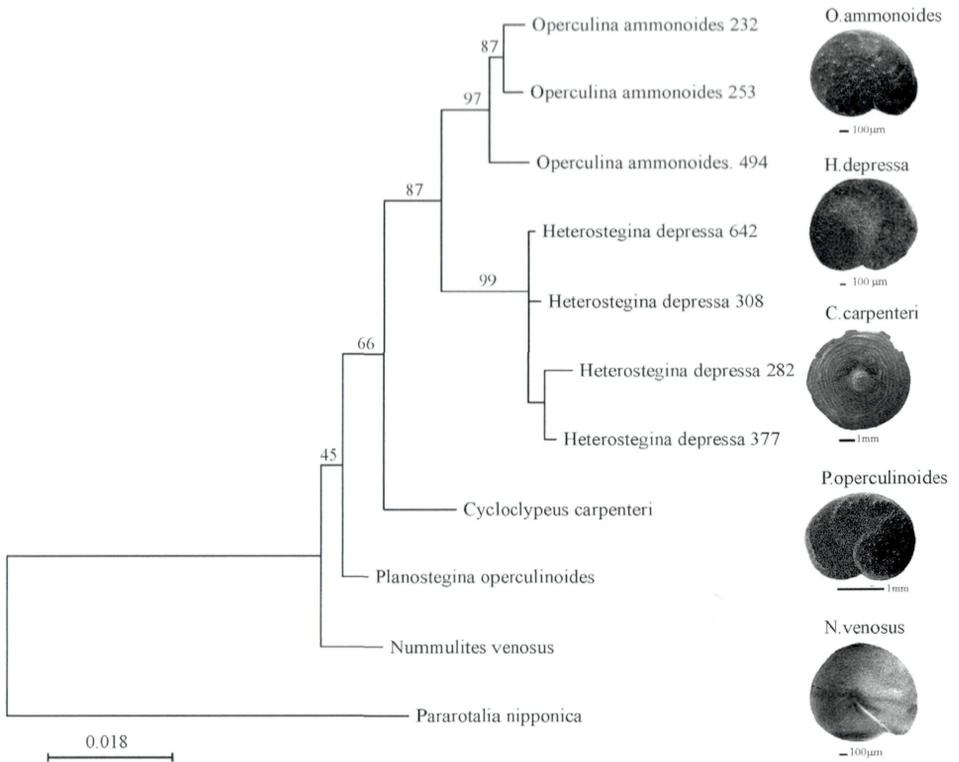


Abb. 2: Phylogenetischer Stammbaum der Nummulitidae basierend auf maximum likelihood Analyse von partiellen, kombinierten SSU und LSU rDNA Sequenzen. *Pararotalia nipponica* wurde als Outgroup verwendet. Bootstrap Werte basieren auf 100 Wiederholungsprobenentnahmen. Die Nummern der im Stammbaum dargestellten Arten beziehen sich auf DNA Extraktionsnummern. – Phylogenetic relationships within Nummulitidae inferred using maximum likelihood method, based on combined SSU and LSU rDNA. Bootstrap values are based on 100 resamplings. The tree is rooted in *Pararotalia nipponica*. Note: Numbers of the investigated specimens refer to DNA isolates.

symbiontischen Foraminiferen ergab, dass 75% aller Symbionten zu sechs verschiedenen Arten zählen, wobei drei Gattungen (*Nitzschia*, *Fragilaria*, *Amphora*) besonders häufig auftreten (LEE ET AL 1997, 2000). Innerhalb der untersuchten Nummulitidae wurden die Gattungen *Nitzschia* und *Achnanthes* als Endosymbionten identifiziert (LEE ET AL 1980, 1997).

Molekulare Untersuchungen der symbiontischen Diatomeen von Nummulitiden gelangen zu anderen Resultaten: Die endosymbiontischen Diatomeen bilden eine streng monophyletische Gruppe, die mit der Gattung *Thalassionema* nahe verwandt ist (HOLZMANN ET AL 2006). Es wurden keine anderen Symbiontentypen identifiziert, was darauf hin deutet, dass die Wirt-Symbiont Beziehungen stark ausgeprägt sind, da nur eine phylogenetisch nah verwandte Gruppe von Symbionten in Nummulitiden vorkommt. Der monophyletische Ursprung der symbiontischen Diatomeen lässt ferner darauf schließen, dass diese Symbiose ein einmaliges Auftreten in der Evolution der Nummuliten darstellt (HOLZMANN ET AL 2006).

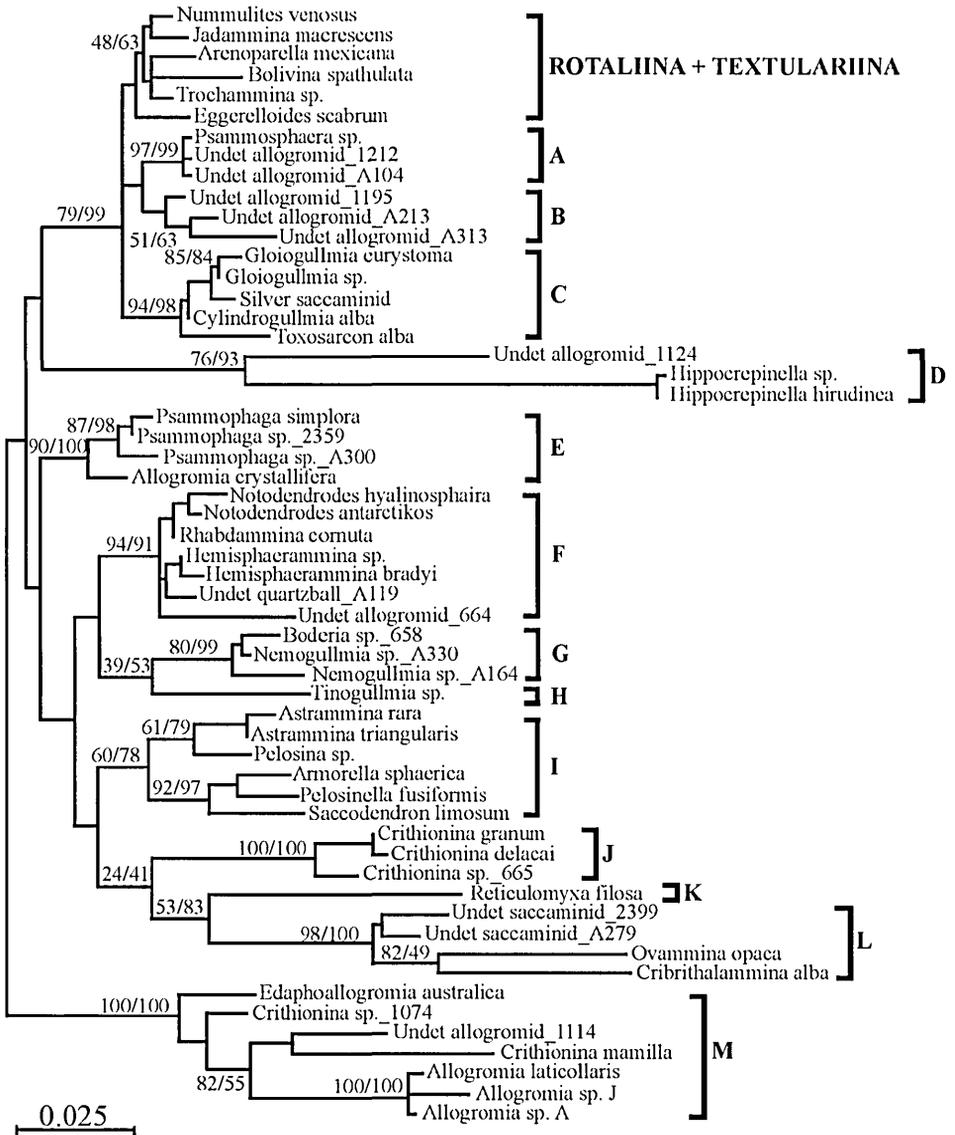


Abb. 3: Phylogenetischer Stammbaum basierend auf maximum likelihood Analyse partieller SSU rDNA Sequenzen von Foraminiferen. Die Nummern über den internen Ästen beziehen sich auf Bootstrap Werte für maximum likelihood und neighbor joining Analysen und basieren auf 100 (ML) bzw. 1000 (NJ) Wiederholungsprobennahmen. – Phylogenetic relationships among Foraminifera as inferred from partial SSU rDNA sequences using the maximum likelihood method. The numbers above internal branches are bootstrap values of maximum likelihood and neighbor joining analyses, based on 100 and 1000 replicates, respectively.

#### 4. ALLOGROMIIDE FORAMINIFEREN

In der klassischen Systematik werden Allogromiide als eine Gruppe von monothalamiden Foraminiferen definiert, deren Gehäuse aus einer organischen Membran besteht. Allogromiidae stehen an der Basis der Foraminiferen und werden in vier Familien unterteilt (LOEBLICH & TAPPAN 1988). Die taxonomische Bestimmung der Allogromiiden wird jedoch durch die Tatsache erschwert, dass die Anzahl der morphologisch verwertbaren Merkmale gering ist (PAWLOWSKI ET AL 2002).

Molekulare Untersuchungen haben gezeigt, dass membranöse Allogromiidae und agglutinierende Astrorhizidae nahe verwandt sind (PAWLOWSKI 2000). Bei Astrorhiziden handelt es sich ebenfalls um monothalamide Foraminiferen, die zusammen mit anderen agglutinierenden Foraminiferen in die Ordnung Textulariina gestellt werden und 14 Familien umfassen (LOEBLICH & TAPPAN 1988). In morphologischen und zytologischen Untersuchungen wurden Ähnlichkeiten zwischen Allogromiiden und Astrorhiziden festgestellt (BOWSER ET AL 1995). Ein Vergleich der Sequenzen beider Gruppen bestätigte diese Beobachtungen, Allogromiidae und Astrorhizidae bilden eine gemeinsame Gruppe im Stammbaum der Foraminiferen (PAWLOWSKI 2000, PAWLOWSKI ET AL 2002). In diese genetisch definierte Gruppe fallen auch athalamide, amöbenartige Foraminiferen ohne Gehäuse, von denen mehrere Formen aus dem Süßwasser beschrieben wurden (PAWLOWSKI ET AL 2002).

Monothalamide Foraminiferen sind ein auffälliges Faunenelement im Benthos der polaren Regionen und erreichen dort Größen im Millimeter- bis Zentimeterbereich. Molekulare Analysen von 50 verschiedenen monothalamiden Foraminiferen aus Polarbereichen, die identifizierte Arten und unbeschriebene Morphotypen umfassen, unterteilen diese Foraminiferen in 13 verschiedene monophyletische Cluster (A–M, Fig.3), (PAWLOWSKI ET AL 2002). Der taxonomische Status dieser Cluster ist noch nicht genau festgelegt, da aber einige verschiedene Gattungen beinhalten (z. B. E, M, Fig.3), könnten sie dem Niveau einer Familie in der traditionellen Taxonomie entsprechen. Die einzelnen Cluster sind nicht durch einheitliche Morphotypen identifiziert. Innerhalb eines Clusters können verschiedene Morphotypen auftreten, andererseits liegen auch Konvergenzen vor und ein bestimmter Morphotyp kann in mehreren verschiedenen Clustern auftreten (z. B. *Allogromia* sp.in A, B, M, Fig.3)

Auffallend ist, dass die molekulare Diversität der Allogromiidae viel höher ist, als deren morphologische Vielfalt. Die meisten Gattungen innerhalb der Allogromiidae beinhalten nur eine beschriebene Art. Während einer Untersuchung antarktischer Allogromiidae wurden jedoch mehr als 50 verschiedene Phylotypen identifiziert, die sich 20 Gruppen unterschiedlicher Morphotypen zuordnen lassen (PAWLOWSKI ET AL 2002). Die genetische Diversität der Allogromiidae dürfte ca. um einen Faktor 10 höher sein als ihre morphologische Diversität. Aufgrund der molekularen Daten wurde eine neue Klasse Monothalamia vorgeschlagen, die alle einkammerigen Foraminiferen enthält, welche membranöse oder agglutinierte Gehäuse besitzen, die in Süßwasserarten sekundär verloren gehen können.

Molekulare Methoden sind unabhkömmlich geworden bei der Untersuchung phylogenetischer und systematischer Zusammenhänge in Foraminiferen und haben neues Licht auf die Evolution dieser Organismengruppe geworfen. Molekulare Daten werden benützt, um kryptische Diversität in einigen Taxa zu untersuchen, um die biogeographische Verteilung von Foraminiferen festzustellen und um einen Überblick über die Diversität der gesamten Gruppe zu bekommen. Eine fortgesetzte Anwendung molekularer Techniken

wird das Wissen über diese Organismengruppe vergrößern, die in so mancher Hinsicht einen Höhepunkt in der Evolution der Protozoa darstellt.

## Dank

Die vorliegende Arbeit wurde durch das FWF Projekt T270-B03 ermöglicht.

## Literatur

- BOWSER S. S., GOODAY A. J., ALEXANDER S. P. & BERNHARD J. M., 1995: larger agglutinated foraminifera of McMurdo Sound, Antarctica: are *Astrammmina rara* and *Notodendroides antarcticos* allogromiids incognito? *Mar. Micropal.* 26, 75–88.
- FELSENSTEIN J., 1988: Phylogenies from molecular sequences: inference and reliability. *Annu. Rev. Genet.* 22, 521–565.
- FLAKOWSKI J., BOLIVAR I., FAHRNI J. & PAWLOWSKI J., 2006: Tempo and mode of spliceosomal intron evolution in actin of foraminifera. *J. Mol. Evol.* 63, 30–41.
- GARCIA-CUETOS L., POCHON X. & PAWLOWSKI J., 2005: Molecular evidence for host-symbiont specificity in soritid foraminifera. *Protist* 156, 399–412.
- GUDMUNDSSON G., 1994: Phylogeny, ontogeny and systematics of recent Soritacea Ehrenberg 1839 (Foraminiferida). *Micropaleontology* 40, 101–155.
- HALLOCK P., 1986: Larger Foraminifera: a tool for paleoenvironmental analysis of Cenozoic carbonate depositional facies, *Palaios*, 1, 55–64.
- HALLOCK P., 1999, Symbiont-bearing Foraminifera, In: Sen Gupta K.B. (ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 123–140.
- HAUSMANN K. & HÜLSMANN N., 1996: Einzellige Eukaryota. In: Westheide W. & Rieger R. (Hrsg.), *Spezielle Zoologie Teil I: Einzeller und Wirbellose*. Gustav Fischer Verlag, 64–66.
- HOHENEGGER J., YORDANOVA E. & HATTA A., 2000: Remarks on West Pacific Nummulitidae (Foraminifera): *J. For. Res.* 30, 3–28.
- HOLZMANN M., HOHENEGGER J., HALLOCK P., PILLER W. E. & PAWLOWSKI J., 2001: Molecular phylogeny of large miliolid Foraminifera (Soritacea Ehrenberg, 1839). *Mar. Micropal.* 43, 57–74.
- HOLZMANN M. & PAWLOWSKI J., 2002: Freshwater Foraminifera from Lake Geneva: past and present. *J. For. Res.* 32, 344–350.
- HOLZMANN M., HABURA A., GILES H., BOWSER S. S. & PAWLOWSKI J., 2003: Freshwater Foraminifera revealed by molecular analysis of environmental DNA samples. *J. Eukar. Microbiol.* 50, 135–139.
- HOLZMANN M., BERNEY C. & HOHENEGGER J., 2006: Molecular identification of diatom endosymbionts in nummulitid foraminifera. *Symbiosis* 42, 93–101.
- HOFFINGER L., 1977: Foraminifères operculiniformes: Mémoires du muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Nouvelle Série, Série C. 40, 1–159.
- HOFFINGER L., 1983: Reconstruction of marine paleoenvironments. In: Meulenkamp J. E. (ed.), *Processes determining the distribution of foraminifera in space and time*. Utrecht Micropal. Bull. 30, 239–253.
- HUELSENBECK J. P. & RONQUIST F., 2001: MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17, 754–755.
- KIMURA M., 1980: A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences: *J. Mol. Evol.* 16, 111–120.

- LANGER M. R., SILK M.T. & LIPPS S.H., 1997: Global ocean carbonate and carbon dioxide production: The role of reef foraminifera. *J. For. Res.* 27, 271–277.
- LARSEN N. G. J., MAIDAK B.L., MCCAUGHEY M. J., OVERBEEK R., MACKE T.J., MARSH T.L. & WOESE C.R., 1993: The ribosomal database project. *Nucl. Ac. Res.* 21, 3021–3023.
- LEE J. J., McENERY M.E., LEE M., REIDY J., GARRISON J. & RÖTTGER, R., 1980: Algal symbionts in larger foraminifera. In: Schwemmler W. and Schenk H. E. A., (eds.), *Endocytobiology I*, Walter de Gruyter, Berlin, 113–124.
- LEE J. J. & HALLOCK P., 1987: Algal symbiosis as a driving force in the evolution of larger Foraminifera. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 503, 330–347.
- LEE J. J., 1990: Fine structure of the rhodophycean *Porphyridium purpureum* in situ in *Peneroplis pertusus* (Forsk.) and *P. acicularis* (Batsch) and in axenic culture. *J. For. Res.* 20, 162–169.
- LEE J. J., MORALES J., CHAI J., WRAY C. & RÖTTGER R., 1997: Progress in the studies of endosymbiotic algae from larger Foraminifera. In H. Schent et al. (eds.), *Eukaryotism and symbiosis: intertaxonic combination versus symbiotic adaptation*. Springer, N.Y., 329–344.
- LEE J. J., REIMER C. W., CORREIA M. & MORALES J., 2000: A revised description of the *Nitzschia frustulum* var. *symbiotica* Lee and Reimer emend. complex, the most common of the endosymbiotic diatoms in larger foraminifera. *Micropaleontology* 46, suppl. 1, 182–195.
- LEHMANN R., 1961: Strukturanalyse einiger Gattungen der Subfamilie Orbitolitinae. *Ecol. Geol. Helv.* 54, 597–667.
- LEVY A. 1977: Revision micropaleontologique des Soritidae actuels Bahamiens, un nouveau genre: *Androsina*. *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* 1, 393–449.
- LOEBLICH A. R. & TAPPAN H., 1964: Sarcodina, chiefly “Thecamoebians” and Foraminiferida. In: Moore R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part C. Protista 2, v.1–2*. Geol. Soc. Am. The University of Kansas Press.
- LOEBLICH A. R. & TAPPAN H., 1988: Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold Company, N. Y.
- MEISTERFELD R., HOLZMANN M. & PAWLOWSKI J., 2001: Morphological and molecular characterization of a new terrestrial allogromiid species: *Edaphoallogromia australica* gen. et spec. nov., (Foraminifera) from Northern Queensland (Australia). *Protist* 152, 185–192.
- OLSEN G. J., MATSUDA H., HAGSTROM R. & OVERBEEK R., 1994: Fast DNAm1: A tool for construction of phylogenetic trees of DNA sequences using maximum likelihood. *Comp. Appl. Biosci.*, 41–48.
- PAWLOWSKI J., 2000: Introduction to the molecular systematics of foraminifera. *Micropaleontology* 46, suppl.1, 1–12.
- PAWLOWSKI J., HOLZMANN M., FAHRNI J., POCHON X. & LEE J. J., 2001: Molecular identification of algal endosymbionts in large miliolid foraminifers: 2. Dinoflagellates. *J. Eukar. Microbiol.* 48, 368–373.
- PAWLOWSKI J. & HOLZMANN M., 2002: Molecular phylogeny of Foraminifera – a review. *Europ. J. Protistol.* 38, 1–10.
- PAWLOWSKI J., HOLZMANN M., FAHRNI, J., CEDHAGEN, T. & BOWSER, S.S., 2002: Phylogeny of allogromiid Foraminifera inferred from SSU rRNA Gene sequences. *J. For. Res.* 32, 334–343.
- PAWLOWSKI J., HOLZMANN M., BERNEY C., FAHRNI J., GOODAY A., CEDHAGEN T. & BOWSER S. S., 2003: The evolution of early Foraminifera. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 100, 11494–8.
- POCHON X., PAWLOWSKI J., ZANINETTI L. & ROWAN R., 2001: High genetic diversity and relative specificity among *Symbiodinium*-like endosymbiotic dinoflagellates in soritid foraminiferans. *Mar. Biol.* 139, 1069–1078.

- POCHON X., MONTOYA-BURGOS J.I., STADELMANN B. & PAWLOWSKI J., 2006: Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Mol. Phylog. Evol.* 38, 20–30.
- SCHAUB H., 1981: Nummulites et Assilines de la Thethys paléogène. Taxonomie, phylogénèse, biostratigraphie: *Mém. Suisses Paléontol.* 104–106, 1–236.
- SWOFFORD D. L., 2000: PAUP\* Phylogenetic Analysis using parsimony (\* and other methods). Version 4. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- TKACH V. & PAWLOWSKI J., 1999: A new method of DNA extraction from the ethanol-fixed parasitic worms: *Acta Parasitol.* 44, 147–148.

**Manuskript eingelangt:** 2007 15 06

**Anschrift:** Dr. Maria HOLZMANN, Institut für Paläontologie, Universität Wien, Althanstraße 14, 1090 Wien. E-Mail: [maria.holzmann@univie.ac.at](mailto:maria.holzmann@univie.ac.at)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: [144](#)

Autor(en)/Author(s): Holzmann Maria

Artikel/Article: [Foraminiferen als Überlebenskünstler von Pol zu Pol: ein Review 49-60](#)