

FORAMINIFERER-

NATURENS GENIALE ARKITEKTER

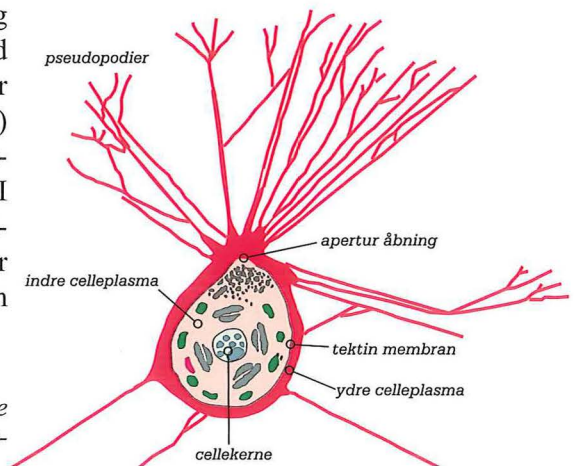
Kurt S. S. Nielsen

The case of three species of protozoans ... which apparently select differently sized grains of sand, etc., is almost the most wonderful fact I ever heard of. Charles Darwin

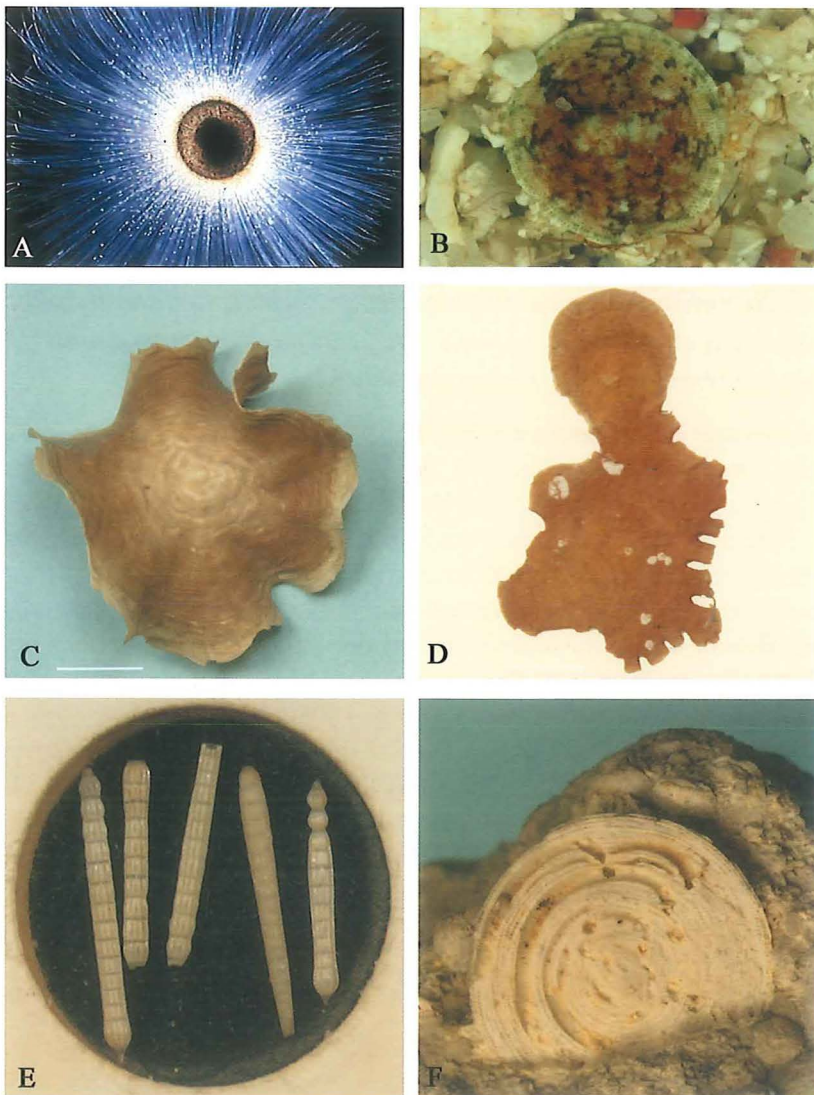
Navnet foraminiferer stammer fra det latinske ord ‘foram’, der betyder hul eller åbning. Foraminiferer betyder altså ‘den, der bærer på et hul’.

Skal man give en kort og mere præcis definition af en foraminifer, kunne den lyde: Foraminiferer tilhører en marin orden af encellede organismer (protister) med pseudopodier. Foraminiferer er skalbærende (figur 1 og tavle 1). Pseudopodier er net eller trådagtige forlængelser af det celleplasma (cytoplasma), som findes uden for skallen (tavle 1; A). Skallen, der omgiver den levende organisme, kan have et kammer (monothalamus) eller flere kamre (polythalamus). Skallen er som regel forsynet med et apertur (primær åbning), porer og hos nogle arter også sekundære aperturer. Generelt kan foraminifererne deles op i to store grupper afspejlet i deres levevis, de benthoniske (bundlevende, tavle 1;B) og de planktoniske (frit svævende i vandmasserne, tavle 1; A) [se også Varv 2000,39].

Der er mange gode grunde til at studere foraminiferer, både de nulevende og de fossile arter. Foraminiferer er formodentlig de mest diverse og udbredte marine organismer i både nutidige og fossile miljøer. Sammenlignet med mange andre marine organismer (muslinger, snegle, fisk, gopler osv.) er antallet af individer per kvadratcentimeter havbund meget stor. I Nordsøen er det anslået, at der findes ca. 5.000 foraminiferer per kvadratcentimeter. Denne rigdom



Figur 1. Cellens hovedbestanddele hos en foraminifer tilhørende gruppen Allogromiida.



Tavle 1: **A)** Levende *Orbulina universa*. Bemærk de lange pigge samt den lysende del af celleplasmaet udenfor skallen. De små granuler; der ses på pseudopodierne, er algesymbionter. **B)** Levende eksemplar af en benthonisk foraminifer der typisk findes i tropiske revsystemer. Den røde farve stammer fra algesymbionter. **C)** Indo-pacifisk benthonisk foraminifer tilhørende subfamilien *Cyclopeinae*. Foraminiferen er ca. 5 centimeter i diameter. **D)** Agglutinerende benthonisk foraminifer, *Jullienella foetida*. Foraminiferen er ca. 4,8 centimeter lang. **E)** Benthonisk foraminifer; *Nodosaria vertebralis*. Foraminiferen er ca. 1,5 centimeter lang. **F)** Eocæn kalksten med skiveformet nummulit der er ca. 1,5 centimeter i diameter.



Figur 2. Til venstre: Sedimentprøve der udelukkende består af planktoniske samt enkelte agglutinerende foraminiferer. Prøven stammer sandsynligvis fra relativt dybt vand. Bemærk at der ikke er nogle større organismer at se i prøven, bortset fra en enkelt søtand. Til højre: Sedimentprøve der udelukkende består af bentoniske samt enkelte større agglutinerende foraminiferer. Prøven er typisk for en fauna i et kystområde. De manglende planktoniske foraminiferer tyder på lav vanddybde samt indflydelse af fersk vand. Foto: T. Cedhagen.

på individer er mangedoblet i de tropiske vandmasser, hvor der er observeret mere end 30.000 individer per kvadratcentimeter. I dybhavet f. eks. udgør foraminiferer nogle steder op til 90 procent af biomassen og er dermed et vigtigt led i fødekæden både som konsumenter og føde for andre organismer.

I de fleste marine miljøer indeholder en enkelt havbundsprøve mange tusinde individer (se figur 2), og da foraminiferer reagerer meget hurtigt på forandringer i det lokale miljø, har de også vist sig at være meget velegnede til at dokumentere f. eks. forurening, spildevandsudledning, effekt af spildevandsrensning og andre miljøforbedrende foranstaltninger (disse studier har dog indtil videre kun været udført i udlandet).

Traditionelt har biologerne herhjemme brugt forekomsten af eller manglen på f. eks. muslinger, fisk, ålegræs osv. til at dokumentere eksempelvis forureningen i de indre danske farvande og iltsvind i fjordene. Hvis biologerne havde overvejet at anvende foraminiferer til disse studier kunne både tiden, der bliver brugt på studierne, samt omkostningerne have været væsentligt reduceret. Et forhold der oftest overses i den slags undersøgelser, er at foraminiferer også egner sig til tidsstudier af miljøer. Et interessant spørgsmål i forbindelse med iltsvindet i de danske forvande er, om dette fænomen også er forekommet regelmæssigt op gennem de sidste 10.000 år. Hvis det forholder sig sådan, at der har været regelmæssigt iltsvind før udviklingen af det industrialiserede landbrug i Danmark, kunne det være en indikator for, at man skulle revidere miljøindsatsen på området.

En sådan analyse ville stille store krav til den/de organismer, man ville bruge som miljøindikatorer. For eksempel er der kun aflejret ca. 40 centimeter sedi-

ment i Øresund siden sidste istid. At bruge større organismer som muslinger til at beskrive miljøets udvikling vil være problematisk med hensyn til opløsning i tid. På grund af foraminiferernes hurtige respons på ændringer i miljøet, antallet af individer samt deres størrelse vil de være ideelle til tidsstudier af denne art. Det ville formodentligt være muligt at udtrække en prøve, der indeholder en karakteristisk foraminiferfauna for hver femte millimeter. Med en lagtykkelse på f. eks. 40 centimeter ville en sådan prøveindsamling resultere i 700-800 prøver. Hver prøve vil således omtrent repræsentere 15 års udvikling af miljøet på havbunden. Der er næppe mange andre organismer, der giver den samme højopløselighed i tid som foraminiferer.

Dannelsen af CaCO_3 fra foraminiferernes skaller anslås i mange tropiske miljøer til at være 1-2 kilogram per kvadratmeter havbund per år. Dette gør dem til den gruppe af organismer, der næst efter kokkolitter producerer mest kalk i det marine miljø. Som en konsekvens heraf er de med til at påvirke den globale CO_2 -balance og dermed det globale klima.

Også i et generelt geologisk perspektiv er foraminiferer betydningsfulde. De er en af de mest brugte og mest studerede fossile organismer, vi kender. De anvendes indenfor alle grene af palæontologien som f. eks. i biostratigrafi, palæoøkologi og palæoklimatologi. I denne artikel vil kun enkelte aspekter af deres anvendelse indenfor geologien blive omtalt. De egenskaber, der er nævnt ovenfor, og som gør dem anvendelige til undersøgelser af nutidige miljøer, gælder også for fossile miljøer. Men herudover har foraminifererne også en hurtig evolution, der gør dem meget velegnede til biostratigrafiske undersøgelser. Biostratigrafi er inddelingen af den geologiske lagsøjle i tidsenheder baseret på forekomst eller uddøen af fossile organismer.

Et eksempel på en praktisk anvendelse af foraminiferer er olieselskabernes brug af disse i Nordsøen. Her styrer man dels dybden af de lodrette borer med første eller sidste gangs optræden af forskellige foraminiferarter, og dels styrer man niveauet af de vandrette borer ved hjælp af samme teknik. Det skal således være muligt at styre en vandret boring med en præcision indenfor en halv meter i Nordsø-boringerne.

I mange fossile miljøer er foraminifererne bjergartsdannende. Cheopspyramiden er eksempelvis bygget af eocæne kalksten (ca. 50 millioner år), der næsten udelukkende består af skaller fra nummuliter (*Nummulites ghizensis*, tavle 1; F). Den græske filosof Aristoteles troede i øvrigt, at de centimeterstore runde skaller af *Nummulites ghizensis*, som lå spredt rundt omkring pyramiden, var fossile kiks eller linser repræsenterende slavernes forplejning under pyramidebyggeriet.

Foraminiferer optræder med sikkerhed første gang i Kambrium (for ca. 500-545 millioner år siden), men adskillige forskere mener at kunne dokumentere

nogle arters optræden allerede i Prækambrium. Der kendes mere end 40.000 forskellige arter, hvoraf ca. 4.000 er nulevende. De forekommer i alle marine miljøer fra marsken til dybhavet og i alle temperaturzoner fra de ækvatoriale til de arktiske vandmasser. Foraminifererne varierer meget i størrelse. De fleste voksne foraminiferer bliver mellem 100 µmeter (µmeter=1/1.000 millimeter) og 0,5 centimeter i diameter. De største arter lever generelt i de subtropiske-tropiske vandmasser (tavle 1; C, D, E).

Foraminiferer er på mange måder forunderlige organismer, der adskiller sig væsentligt fra de øvrige protister:

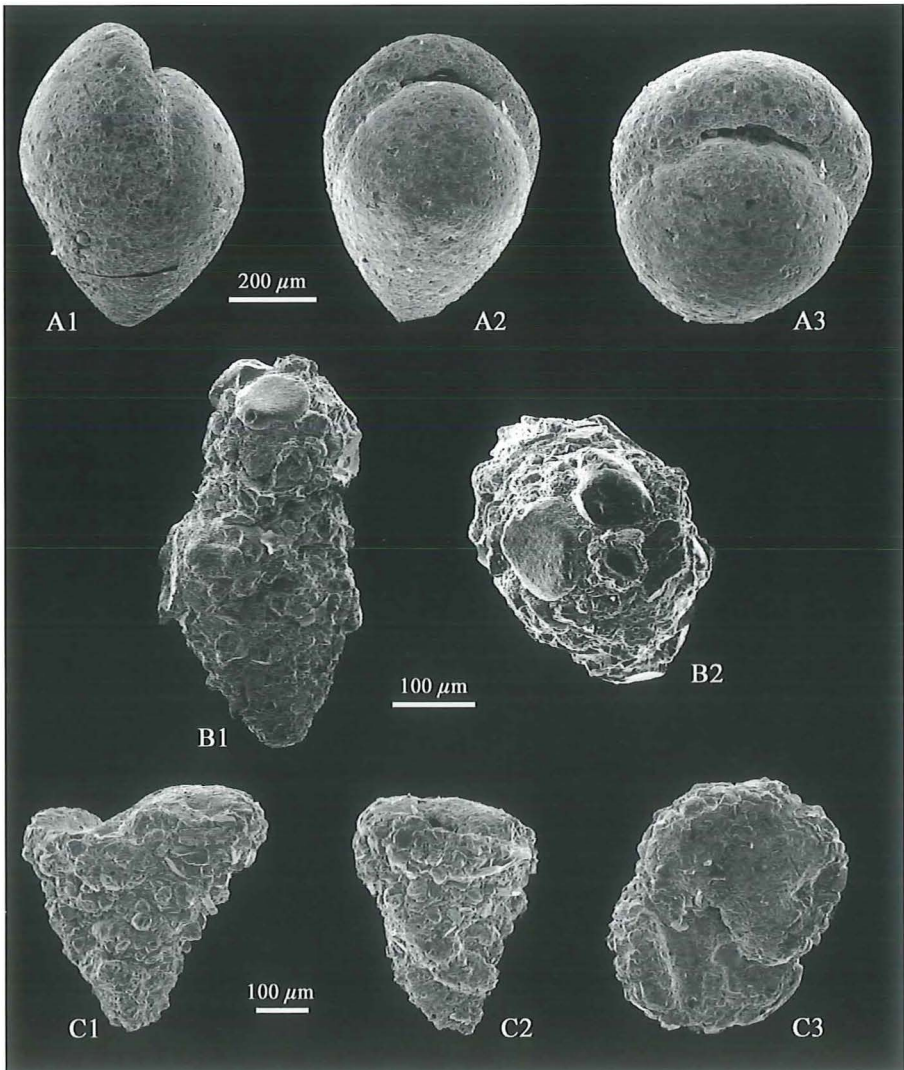
1. De er relativt store, og der findes faktisk typer, som kan nå den betragtelige størrelse af omkring 15 centimeter i diameter. Foraminiferer er i mere end én forstand de encellede organismers giganter. Til sammenligning kan nævnes, at de fleste encellede organismer ikke bliver større end 2-50 µmeter.
2. De har en lang livscyclus, nogle arter kan blive op til 2-3 år gamle.
3. De kan fordøje føden både indenfor og udenfor skallen.
4. De er ekstremt varierede, både med hensyn til antallet af arter og udseende.
5. De er tilpasset enhver biotop, der kendes i det marine miljø.

Generelt har de fleste benthoniske foraminiferer regelmæssigt skift mellem kønnet og ukønnet formering, mens de planktoniske foraminiferer formodentlig kun har kønnet formering. I dag kender man den fulde livscyclus af færre end tyve nulevende arter, hvoraf alle er benthoniske.

FORAMINIFERERNES TAKSONOMI

Generelt inddeles alle levende organismer i et af de to superriger, prokaryote og eukaryote organismer. De prokaryote organismer adskiller sig fra de eukaryote ved ikke at have en organiseret cellekerne, dvs. DNA flyder frit rund i cellens cytoplasma. Prokaryote omfatter organismer som bakterier - et eksempel kunne være blågrønalger (cyano bakterier) - og en række af beslægtede organismer. Foraminiferer tilhører som nævnt i indledningen gruppen af protister, der omfatter alle encellede eukaryote organismer, som f. eks. alger, protozoer og dermed også foraminiferer. Foraminifererne tilhører rækken (phylum) Sarcocystigophora, som også omfatter f. eks. silikoflagellater og dinoflagellater (furealger). Organismerne i rækken Sarcocystigophora har alle det fælles træk, at de enten bære en flagel (hale- eller pisklignende organ/organeller som f. eks. furealger bruger til at svømme med) eller har evnen til at forme pseudopodier. De organismer, der har pseudopodier, samles i underrækken Sarcodina (f. eks. amøber, radiolarier og foraminiferer). Den vigtigste egenskab, der adskiller disse organismer fra hinanden, er udseendet af pseudopodierne. Foraminiferernes

pseudopodier kan både være tråd- og netværksagtige og indeholder desuden små granuler (klumper af f. eks. mitochondria, se forklaring nedenfor). Derfor er foraminiferer sammen med nogle få arter uden skal (Athalamida) samlet under klassen Granuloreticulosea. Alle skalbærende organismer, som har



Tablle 2. Udvalgte agglutinerende foraminiferer.

A1-A3: *Dorothia gibbosa*. B1-B3: *Bigerina nodosaria*. C1-C3: *Connemarella rudis*. Bemærk at apatur-åbningen hos *D.gibbosa* (A3) er udformer som en slids, mens *B.nodosaria* har en rund åbning med en lille krave (B2).

pseudopodier med granuler, er samlet i ordenen Foraminiferida. Foraminiferernes nærmeste slægtning inden for Sarcodina er amøberne.

Der har i mange år været en voldsom diskussion om, hvorvidt foraminiferer og amøber tilhørte samme orden. Amøber udviser generelt mange lighedstræk med foraminiferer. Kendskabet til begge grupper, såvel fossilt som recent, er desværre ufuldstændigt. Geologer har mest været af den opfattelse, at foraminiferer var en separat orden og altså klart adskilt fra amøber. Det er først indenfor de sidste to år, at det er lykkedes en forskergruppe i London at syntetisere rent foraminifer DNA. Resultaterne blev præsenteret på den nyligt afholdte kongres 'Forams 2002' i Australien og tyder på, at foraminiferer kan adskilles fra amøberne.

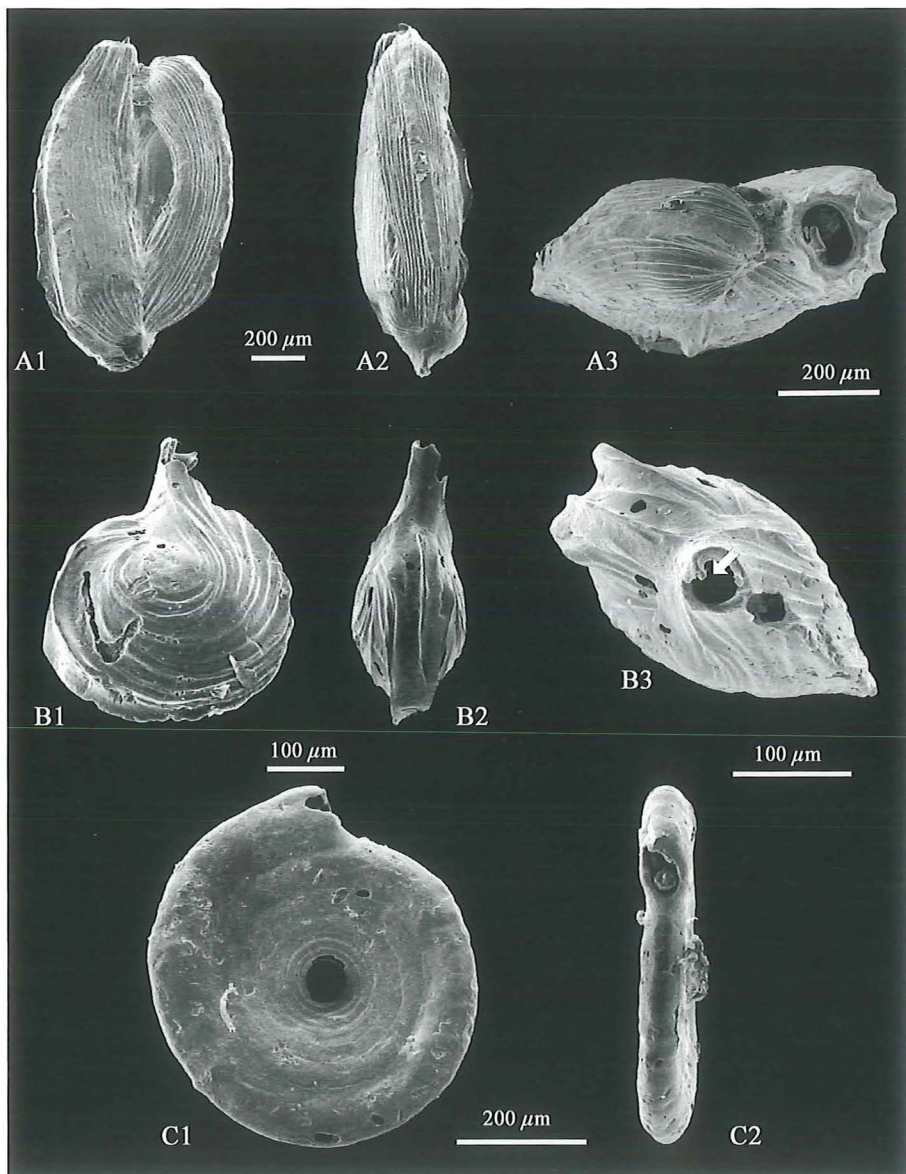
DE FORSKELLIGE ORDENER AF FORAMINIFERER

Foraminifera kan inddeles i 9 ordener (tabel 1) og 32 superfamilier. Opdelingen sker efter følgende kriterier: (1) type af skalvægsmateriale, (2) skalvæggens konstruktion og krystalstruktur, (3) kammerarrangement og form, dvs. den måde de enkelte kamre er placeret i forhold til hinanden, (4) aperturets udseende samt eventuelt modifikationer af samme, (5) indre strukturelementer, (6) geologisk historie, (7) levevis og føde, (8) ontogenetisk udvikling (udviklingen fra juvenil (barnestadie) til voksen organisme), (8) måden at formere sig på samt (9) den levende celles karakteristika.

Som det kan ses af ovennævnte kriterier for klassifikation, er skallens struktur, type, form, ydre og indre struktur, ornamentik samt foraminiferernes biologi alfa og omega inden for forskningen af Foraminifera. Derfor vil disse emner blive beskrevet grundigt i det følgende.

Orden	Skal type	Lameller	Skal-materiale	Alder
Allogromiida	organisk	ingen	tektin	Kamb?-Nutidig
Textulariida	aglutinerende	ingen	partikler	Kamb- Nutidig
Fusulinida	mikro-granular	ingen	kalцит	U. Paleozoikum-Perm
Miliolida	porcelæns	ingen	kalцит	Karbon- Nutidig
Nodosariida	hyalin	monolamellære -bilamellære	kalцит	Perm- Nutidig
Robertinida	hyalin	bilamellære	aragonit	Trias- Nutidig
Buliminida	hyalin	bilamellære	kalцит	Jura- Nutidig
Rotaliida	hyalin	enkelt krystal el. bilamellære	kalцит	Trias- Nutidig
Globigerinida	hyalin	bilammellære	kalцит	Jura?- Nutidig

Tabel 1. De forskellige ordener af foraminifera, samt nogle af deres karakteristika. Eksempler på foraminiferer fra de forskellige ordener er vist i tavle 1-8. Tavle 8 er placeret på dette nummers bagside.



Tavle 3. Tre udvalgte Milonider

A1-A3: *Adolosina elegans*. B1-B3: *Adolosina lavigata*. C1-C2: *Cornuspira insolvens*.
 Bemærk at *A. elegans* (se A3) har en bifid tand (dobbelt tand), mens *A. lavigata* har en enkelt tand, se også figur 11; 1)

FORAMINIFER-CELLENS ORGANISERING OG ORGANELLER

For en foraminifer med organisk skal (Allgromiidea) er cellens hovedbestanddele vist nederst. Cellen af den levende foraminifer består af en indre del (indre celle cytoplasma) og en ydre del (ydre celle cytoplasma). Den indre del af cellen er begrænset af den ydre membran og skallen bliver dannet på denne. Forlængelserne af den indre del af cellecytoplasmaet sker kun gennem aperturet. Den ydre del af cellens cytoplasma lægger sig dels som et lag omkring skallen og danner dels pseudopodierne. Pseudopodierne har mange funktioner og bruges både til at bevæge sig med, til fødeindsamling og i forbindelse med skaldannelsen hos nogle arter.

Foraminiferer kan bevæge sig utrolig hurtigt, hvilket gør levende arter ret besværlige at studere under et mikroskop, idet de i et uopmærksomt øjeblik hurtigt kan kravle ud over kanten af glasskålen og forsvinde. Det helt specielle ved pseudopodier er, at hver enkelt tråd opfører sig som en slags tovejs transport bånd, hvilket medfører at f. eks. affaldsstoffer kan bringes ud fra det indre af cellen samtidigt med at næring bringes ind.

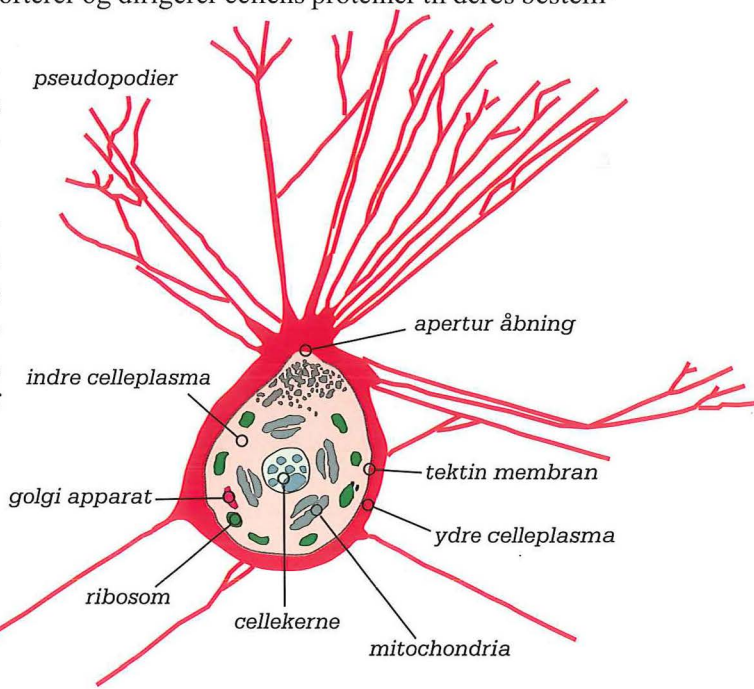
Den indre del af cellen består dels af cellekernen (foraminiferer kan have flere end én) samt en række organeller og cytoplasma. Cellens DNA findes i cellekernen og er adskilt fra resten af cellen ved en cellévæg. De forskellige organeller er fordelt i cellens cytoplasma, og kun de vigtigste skal nævnes her.

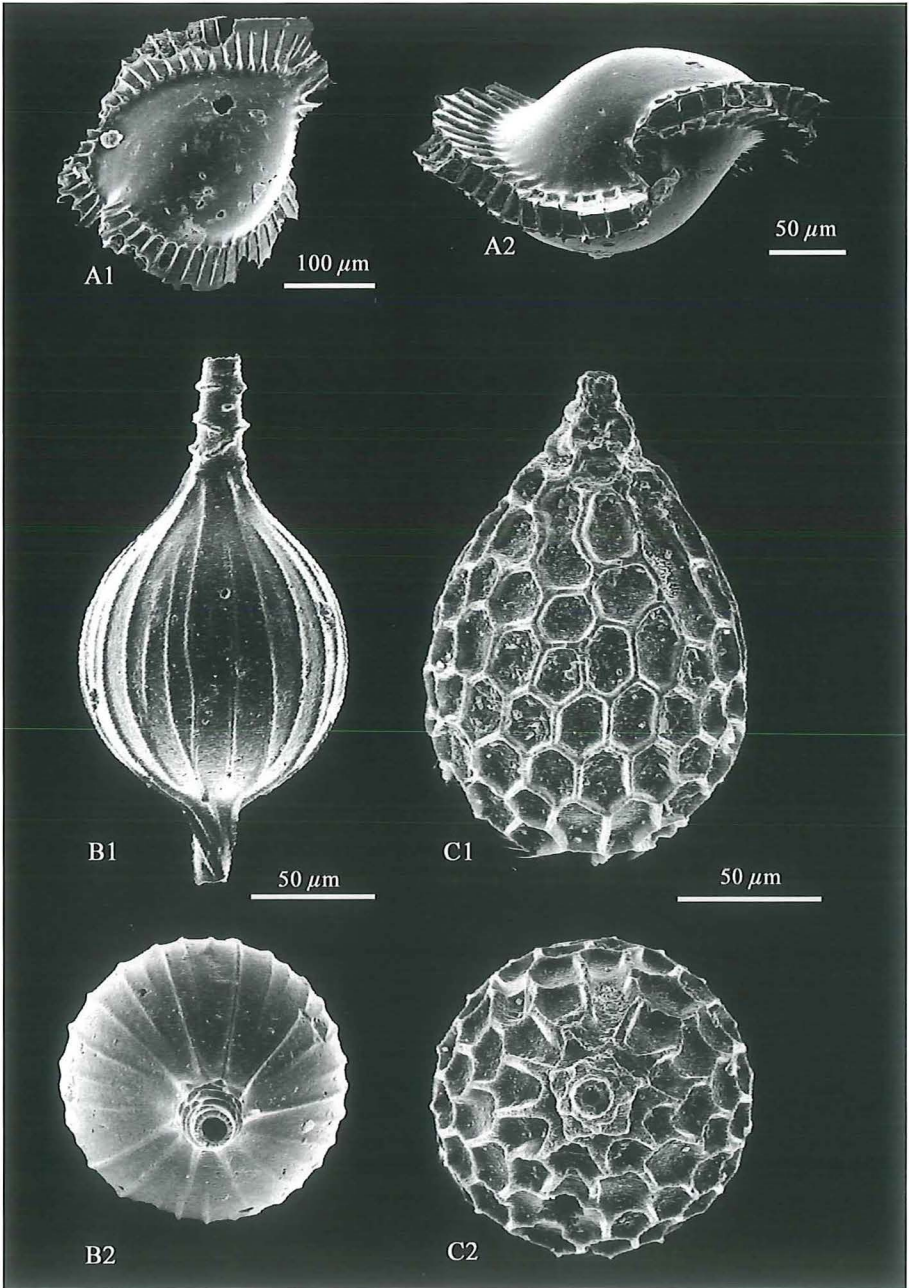
- Ribosomer er små partikler spredt rundt i den indre del af cellen. Cellen anvender disse til bl.a. at udføre proteinsyntese.

- Golgiapparatet transporterer og dirigerer cellens proteiner til deres bestemmelsessted.

- Mitochondrier er cellens energifabrik samt de organeller, hvor cellens respiration foregår.

Mange foraminiferer indeholder også grønkorn (kloroplaster) eller levende alger. Grønkornene stammer fra encellede alger, som foraminifererne lever i symbiose med.





Tavle 4. Tre udvalgte Nodosarider:
 A1-A2: Fisurina radiata. B1-B2: Lagena strunosa. C1-C2: Oolina hexagonala

SKALVÆGGENS MATERIALE

Foraminifererne inddeles i tre grundtyper alt efter skallens materiale-sammensætning.

1. Typer med organisk skal. Skallen består af den organiske proteinforbindelse tektin (suborden Allgromiida)

2. De agglutinerende typer. Skallen består af partikler (sandkorn, mineralkorn, skalfragmenter osv.), som foraminiferen har opsamlet på havbunden. Disse partikler bliver ved hjælp af pseudopodia lagt uden på den ydre membran og bundet sammen af en blanding af kalcit og organisk cement (orden Textulariida). Blandt de agglutinerende typer finder vi også Carterina, som udgør en overgangsform mellem de agglutinerende og de kalkskallede typer. Partiklerne er her afrundede kalkspikler, der er dannet i den indre del af cellen og transporteret ud og anlagt på den ydre membran. I dette specielle tilfælde er det altså transporten af partiklerne (selv om foraminiferen selv har dannet disse), der er afgørende for, at denne suborden blive regnet som tilhørende de agglutinerende typer.

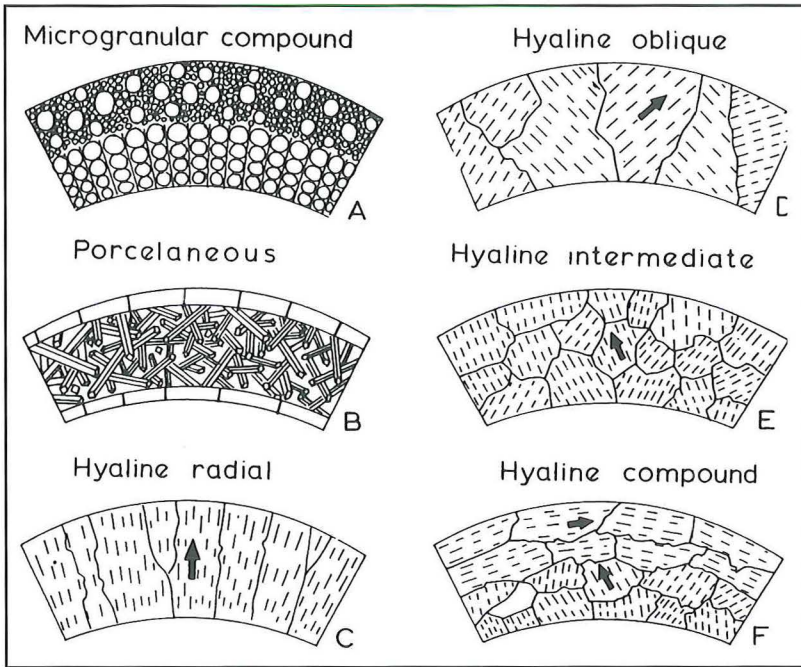
3. De kalkskallede typer. Skallen består af CaCO_3 i form af aragonit eller kalcit. Langt de fleste foraminiferer danner en skal af kalcit (se tabel 1). Kun én orden danner en skal af aragonit (Robertinida). Til forskel fra Carterina dannes og udfældes kalkkrystallerne direkte på den ydre cellemembran.

Kalkskallens krystalstruktur: De kalkskallede foraminiferer udviser tre hovedtyper af skalvægs krystalstruktur, men som det kan ses på figur 3, underinddeles den sidste type (hyaline) i flere forskellige undertyper. De tre hovedtyper er:

1. Den mikrogranulære skaltype. Denne skaltype er bygget op af tætpakkede granuler bestående af krystaller af samme størrelse.

2. Den porcelænsagtige skaltype. Denne skaltype består af tre lag af krystaller. Det inderste og yderste lag er anlagt som regelmæssige rækker af kalcitkrystaller. Det mellemste lag består af tilfældigt orienterede kalcitnåle. Betegnelsen 'de porcelænsskallede' skyldes, at skallerne har et skær der minder om den type af porcelæn, man brugte tidligere. Modsat alle andre typer har denne ingen porer (imperforate)

3. Den hyaline (glasklare) skaltype består af kalcitkrystaller, der er orienteret. Skaltypen kan genkendes under et polarisationsmikroskop, hvor man kan se krystallernes orientering i forhold til deres længste akse (C-aksen) (se pilene i figur 3). De vigtigste undertyper benævnes henholdsvis: den radiale, den granulære og den monokrystallinske gruppe. Som det kan ses i figur 3, består skallen af kalcitenheder, der er omgivet af en organisk membran. Enhederne består af krystaller, som alle har samme krystallografiske orientering indenfor enheden. Den radiale gruppe svarer til den radiale vægtype i figuren, mens den granulære



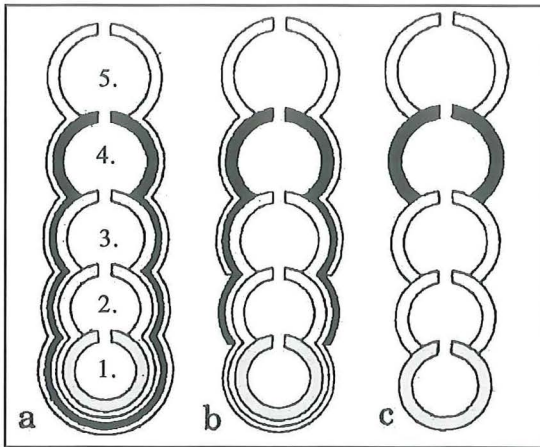
Figur 3. Skålvægskryсталstruktur hos (A) de mikrogranulære, (B) de porcelænsagtige og (C-F) de hyaline. Pilene viser orienteringen af krystallernes C-akse, se tekst.

svarer' til den 'oblique vægtype'. Den sidste gruppe (de monokryсталinske) er ikke vist i figur 3, men danner en skal, der består af én eller flere 'kæmpekryсталler', hvis længste akse (C-aksen) er orienteret i forhold til skåloverfladen (superfamilie Spirilinacea).

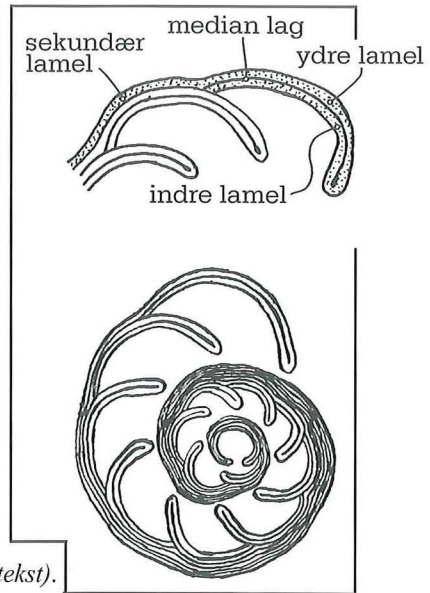
Skålvæggens makrostruktur: Udover ved de ovennævnte egenskaber adskiller de hyaline foraminiferer sig fra andre foraminiferer ved, at de danner en skålvæg bestående af lameller. De hyaline inddeles i to hovedgrupper: de monolamellære og de bilamellære (henholdsvis figur 4 og 5).

De monolamellære danner først et primært kammer, der består af en lamel (f. eks. figur 4 a). Organismen vokser nu ved at anlægge et ekstra kammer i forlængelse af det først dannede, hvor den nyligt anlagte lamel (der nu udgør det nyeste kammer) strækkes bagud over det først anlagte kammer. Det er altså ikke sådan, at monolamellære typer kun har en lamel i hele skållen, som navnet kunne forlede en til at tro.

I princippet er der fire måder, hvorpå de monolamellære typer kan anlægge deres lamel under væksten. Kun de tre vigtigste er illustreret i figur 4. Som det kan ses af a, b, c i figur 4, så er en af de vigtigste måder at genkende de mono-



Figur 4. Det monolamellære konstruktionsprincip. Det ældste (1) kammeres skal er markeret med gråt.



Figur 5. Det bilamellære konstruktions princip (se tekst).

lamellære typer på, at det yngste kammer altid består af en lamel (dette kan kun observeres under mikroskop)

De bilamellære danner altid et primærkammer med to lameller, som er adskilt af den ydre membran (medianlaget i figur 5). Under vækst anlægger de bilamellære et nyt kammer ved dels at danne et nyt kammer i forlængelse af det foregående og samtidig at strække den yderste lamel bagud, så den dækker det foregående kammer. Da den yderste lamel er defineret som adskilt fra den indre lamel af den ydre membran (indre lamel i figur 5), bliver den lamel, der strækker sig bagud, nu til den sekundære lamel i det ældre kammer (sekundær lamel i figur 5).

Karakteristisk for de bilamellære former er, at det sidst dannede kammer altid består af to lameller adskilt af en organisk membran.

UDVIKLINGEN AF DE FORSKELLIGE SKALTYPEN

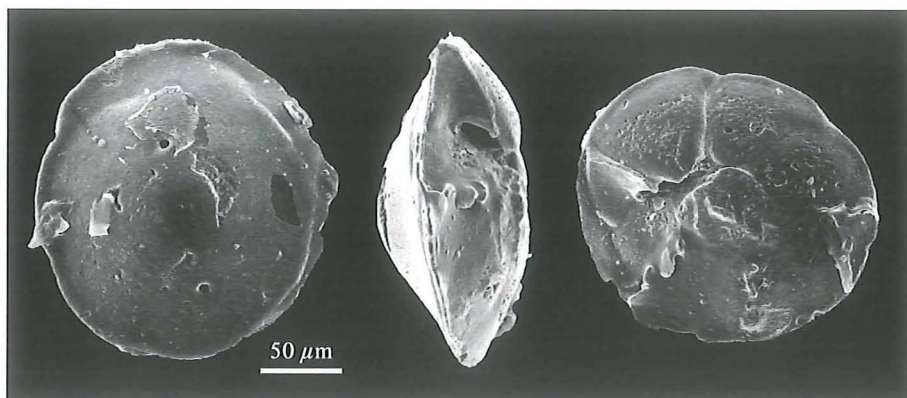
Som det fremgår af det ovenstående, er skaltypen og dens struktur væsentlig for forståelsen af foraminiferernes taksonomi. Teorier om deres udviklingshistorie, samt hvornår de forskellige skaltypen optræder for første gang har været yderst kontroversielle emner og genstand for voldsom debat. Som et kuriosum skal nævnes, at et af de mange problemer var, at nogle af de mere avancerede skaltypen tilsyneladende var opstået før de simple skaltypen, som man betragtede

 STIGENDE GRAD AF UDVIKLING	Lamellær type	bilamellære former (kalcit, aragonit) monolamellære former (kalcit)
	Typer med optisk orienterede krystaller	monokrystallinske former
	Kalkudskillende typer	spikulære former mikrogranulære former porcelænsagtige former agglutinerende former (få)
	Typer med organisk skelet	agglutinerende former organiske former

Figur 6. Pilen angiver stigende kompleksitet af skalkvægskonstruktion hos forskellige hovedgrupper af foraminiferer.

som forfader til disse. Dette kunne skyldes, at man kun havde kigget på udviklingen af skaltyper hos enkelte arter eller slægter. I 1974 foreslog Hans Jørgen Hansen, der er forsker ved Geologisk Institut i København, en forbavsende simpel, men genial løsning på årtiers diskussion. Som det kan ses i figur 6, sammenholdes evolutionen af de forskellige vægtyper med foraminiferskallens stigende kompleksitet. Sagt på en anden måde: Den simpleste skaltype er dannet før den mere komplekse skaltype i den geologiske historie. Som det ses på figur 6, er den organiske skaltype den mest simple (hermed menes dog ikke primitiv). Det næste skridt i udviklingen har været de agglutinerende foraminiferer. En mulig overgangsform mellem de agglutinerende typer og de typer, der har lært selv at udskille kalk (på ydersiden af membranen), er den nævnte Carterina. Det næste skridt i udviklingen har så været, at foraminifererne ikke bare udskiller kalkkrystallerne og udfælder tilfældigt orienterede krystaller på den ydre membran, men også er i stand til at kontrollere krystallens orientering. Det sidste skridt i udviklingen har så været dannelsen af en skaltype bestående af en eller flere lameller.

I forbindelse med konstruktionen af en kalkskal er det naturligt at spekulere over, hvordan cellen bærer sig ad med at producere de første krystaller, samt hvordan organismen styrer denne proces. Dette har ikke kun akademisk interesse. Studiet af disse processer kaldet biomineralisering er nu blevet genstand for intens forskning indenfor industrien. Det viser sig nemlig, at mange organismer danner en kalkskal, hvis fysiske egenskaber langt overgår de materialer, vi



Tavle 5. *Robertiniden* *Hoeglundina elegans*.

dag fremstiller til bygninger, biler osv. Jeg vil ikke gå nærmere ind i dette forsknings- og anvendelsesområde, men blot nævne, at der findes to fremherskende modeller for dannelsen af kalkskaller hos foraminiferer i dag.

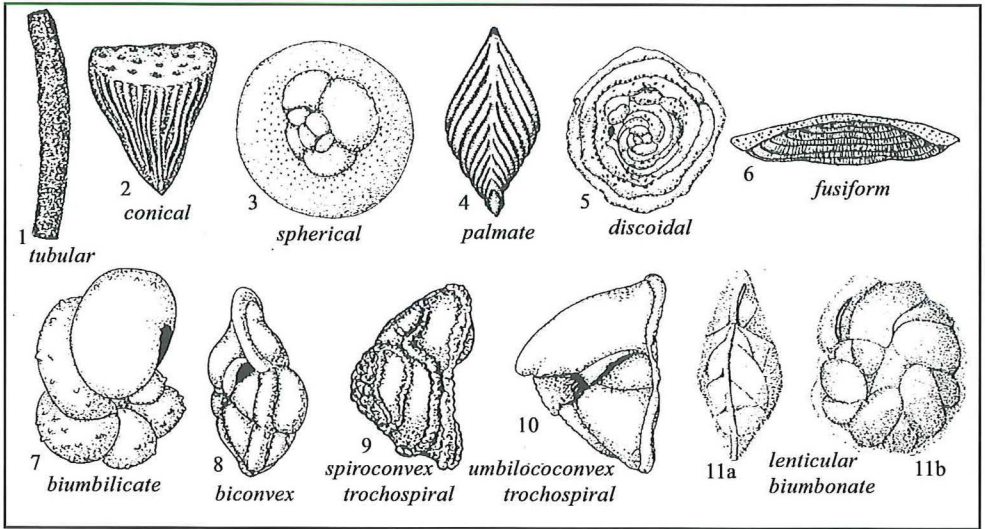
Den første kaldes epitaximodellen, og her antages det, at kalkkrystallen dannes omkring et organisk molekyle produceret af organismen. Den anden kaldes 'hulrums-modellen' (compartment model) og her dannes kalkkrystallen i et afgrænset rum i cellen, hvor de organiske vægge udskiller krystallerne. Begge modeller kan forklare dannelsen af krystaller på eller i overfladen af den organiske membran og må anses for at være ligeværdige. Et af de store spørgsmål er, hvordan cellen styrer denne proces. Som nævnt ovenfor består f. eks. de hyaline typers vægskal af orienterede krystaller, hvilket må betyde at organismen på en eller anden måde kan kontrollere krystallisationsprocessen.

FORM, YDRE SAMT SKALLENS INDRE STRUKTUR

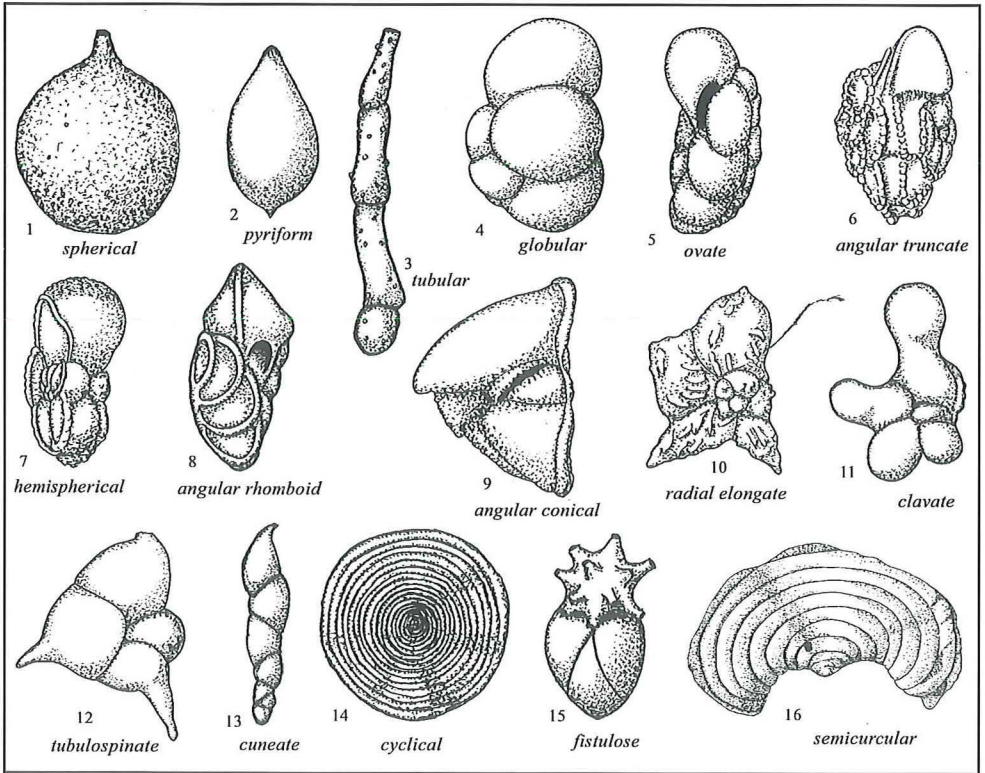
Foraminiferer har ikke en generel form. Variationen af skalformer er kolossalt stor. Det er ikke muligt i denne artikel at redegøre for alle de forskellige skaltyper samt det begrebsapparat, der bruges til at beskrive disse, men de mest almindelige er illustreret i figur 7-11. Her illustreres og navngives henholdsvis:

1. Skalform (figur 7)
2. Kammerform (figur 8)
3. S sammensat arrangement (figur 9)
4. Aperturets position og form (figur 10)
5. Aperturets modifikation (figur 11)

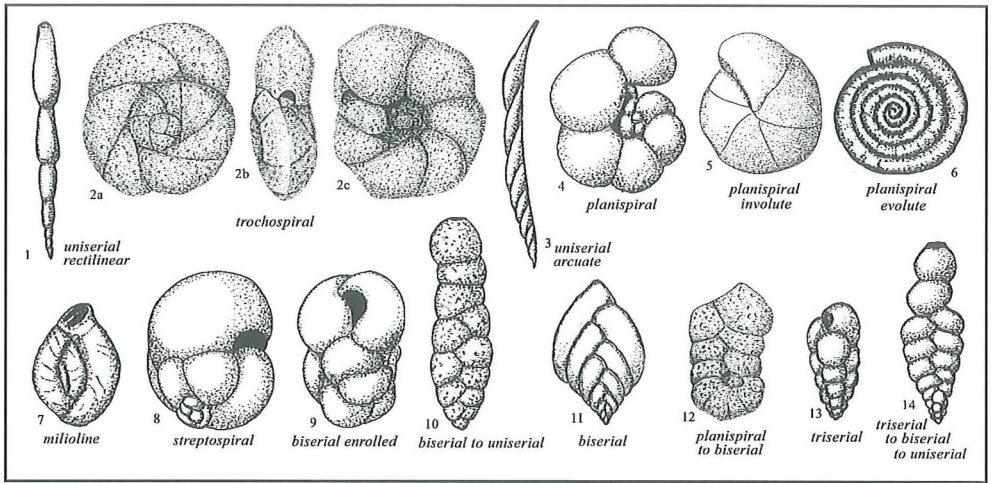
Hvis der i denne forbindelse er ord, der ikke er forklaret, henvises til ordlisten. Sammenlignet med de benthoniske foraminiferer er de planktoniske forholdsvis



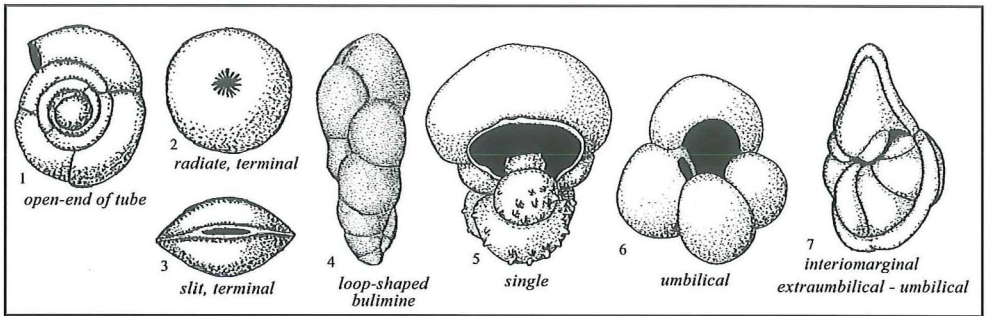
Figur 7. Udvalgte skalformstyper.



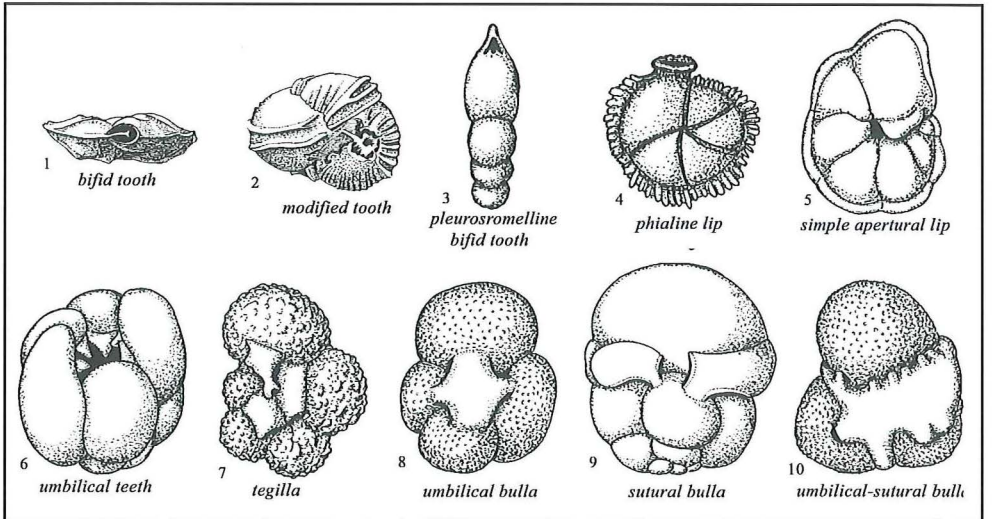
Figur 8. Kammerformer.



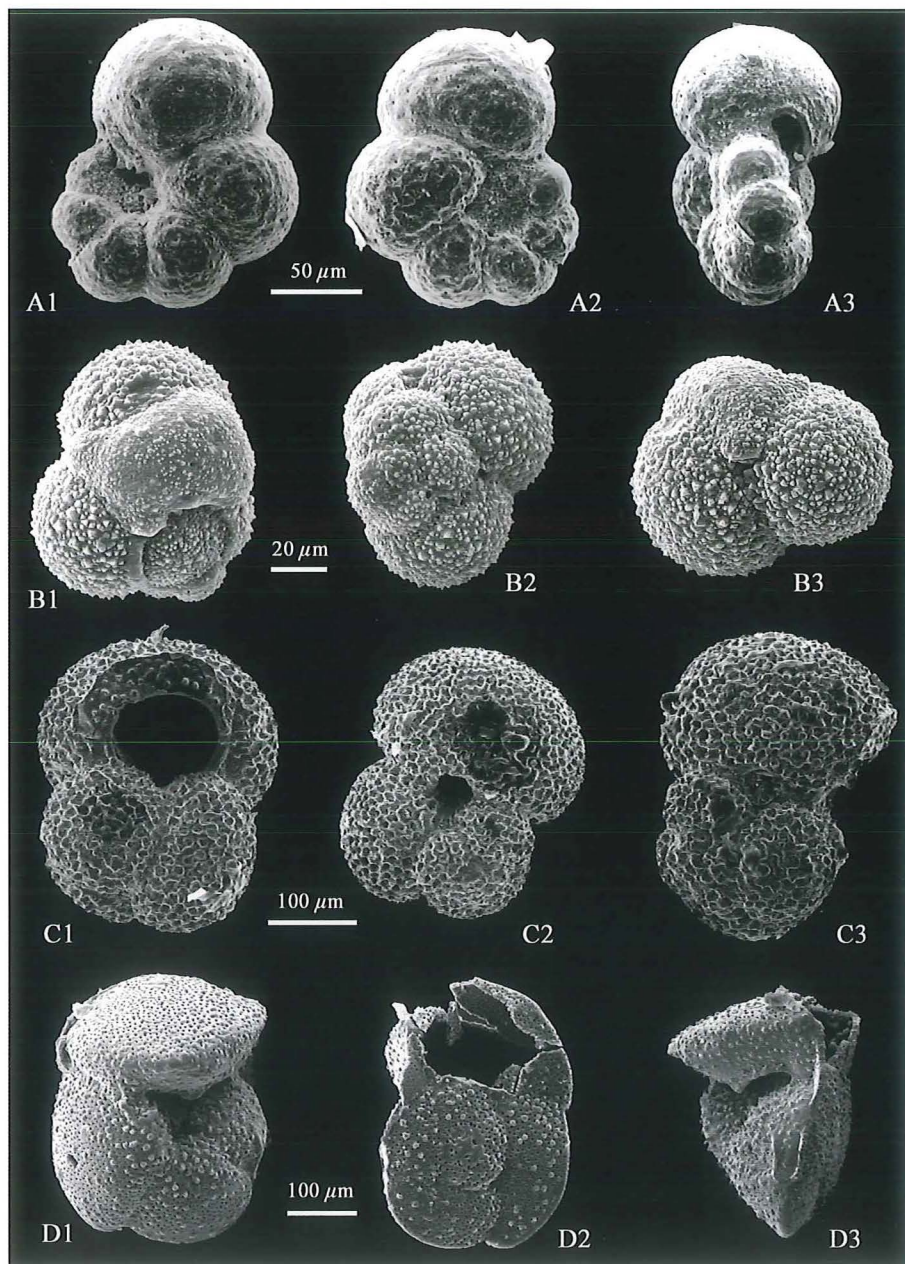
Figur 9. Kammerarrangementer.



Figur 10. Det primære aperturs position. Apertur åbningen er vist med sort.



Figur 11. Modifikationer af det primære apertur.



Tavle 6. Udvalgte Globigerinider

A1-A3: *Berggrenia praepumilio*. *B1-B3*: *Globigerinita glutinata*.
C1-C3: *Globigerinoides ruber*. *D1-D3*: *Globorotalia truncatulinoides*

simple både med hensyn til skalform og indre struktur. Dette er forsøgt illustreret i nedenstående beskrivelse af den nulevende planktoniske foraminifer *Globigerinoides ruber* (tavle 6; C1-C3).

Som nævnt andetsteds er alle planktoniske foraminiferer bilamellære. Som det kan ses på figurerne, har næsten alle planktoniske foraminiferer tre sider.

- Den side hvor aperturet og/eller umbillicus findes, kaldes enten for umbilical eller apertursiden (tavle 6; C1). Umbillicus er her defineret som en central åbning, der opstår på indersiden af kamrene, når de er oprullet som en kegle. Betragter man en tom kegleformet isvaffel, er umbillicus den åbning, hvor isen burde have været (se også figur 9; 2c)

- Spiralsiden (tavle 6; C2) er den side i en trochospiralform (figur 9; 2a), hvor alle vindingerne i spiralen kan ses. Læg mærke til at også det først dannede kammer (proloculus) er synligt her. Som det kan ses, er de forskellige kamre adskilt af vægge, også kaldet suturer.

- Traditionelt vises også siden af foraminiferen, så det er mulig at danne sig et indtryk af omridset af denne samt højden af trochospiralen (tavle 6; C3).

Der er en række andre karaktertræk, som kan hjælpe os til at bestemme, hvilken art vi kigger på:

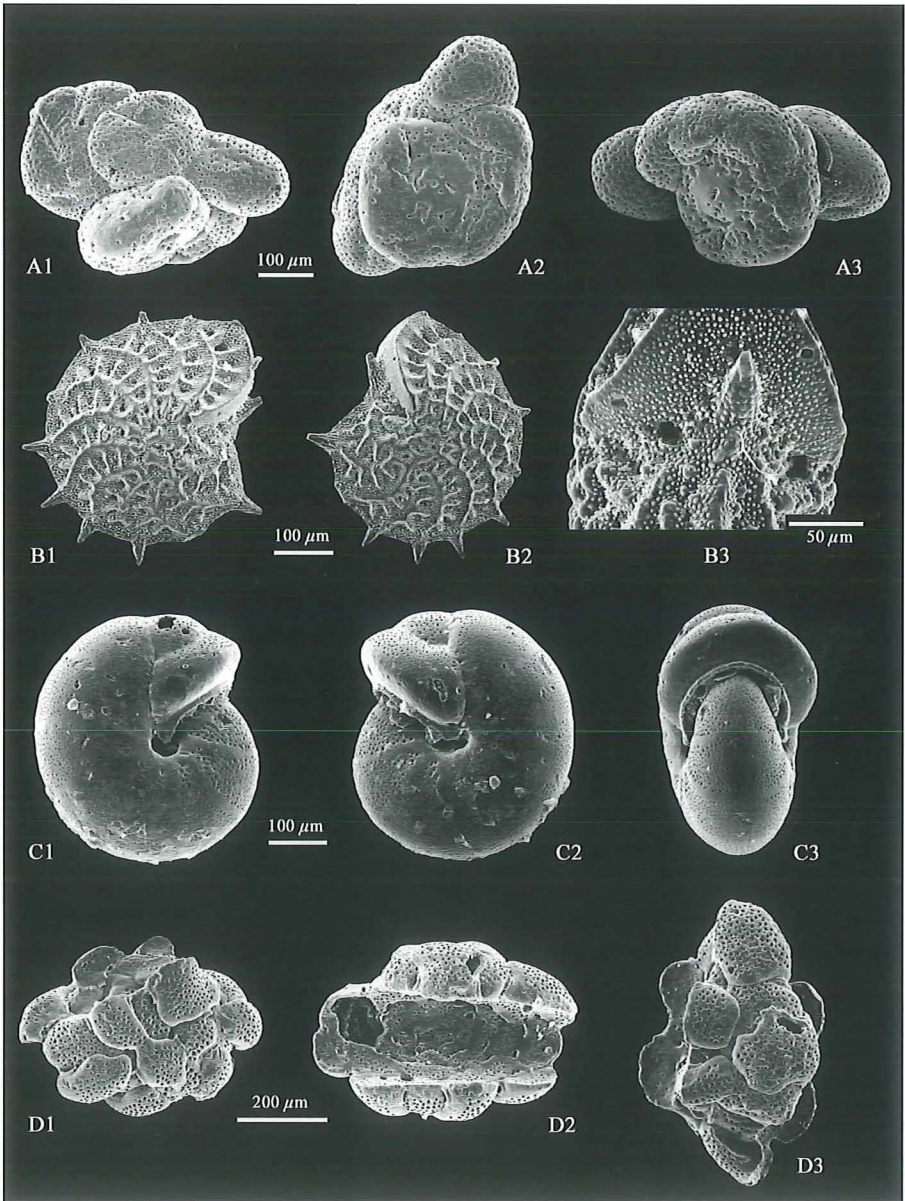
- Apertursiden; tavle 6; C1:

Der er tre kamre i sidste vinding, kamrenes form er oval-globular (figur 8; 4 og 5), aperturet har form som en bue (ark), der har en medium højde og bredde, yderkanten af aperturet er omkranset af en tynd rand (ses ikke rigtig tydeligt i billedet), suturerne er buede, omridset af skallen er cirkulært og lobat (lobeformet), aperturets position er umbilical (figur 10; 6), skaloverfladen har bikagestruktur (cancelate structure/honeycomb structure). Denne art har pigge (spines). Normalt vil det kræve et nærbillede at bestemme dette. I de fleste tilfælde vil piggene være brækket eller faldet af, og det kan være vanskeligt at afgøre, om arten er spinøs eller den blot har pseudopigge (pustuler). Endelig kan man også se, at skalvæggen er penetreret af en række af jævnt fordelte mindre huller (porer).

- Spiral siden; tavle 6; C2

Trochospiralen består af tre vindinger med 3-4 kamre i hver vinding, der er tre mindre åbninger (sekundære aperturer), som er placeret mellem sidste og næstsidste vinding, suturerne er også her buede (da suturerne ligger forholdsvis dybt i skallen, kan de beskrives som buede og dybe). Endelig er højden af trochospiralen middelstor, som det kan ses på tavle 6; C3).

I en komplet beskrivelse af *Globigerinoides ruber* skal alle disse elementer med,



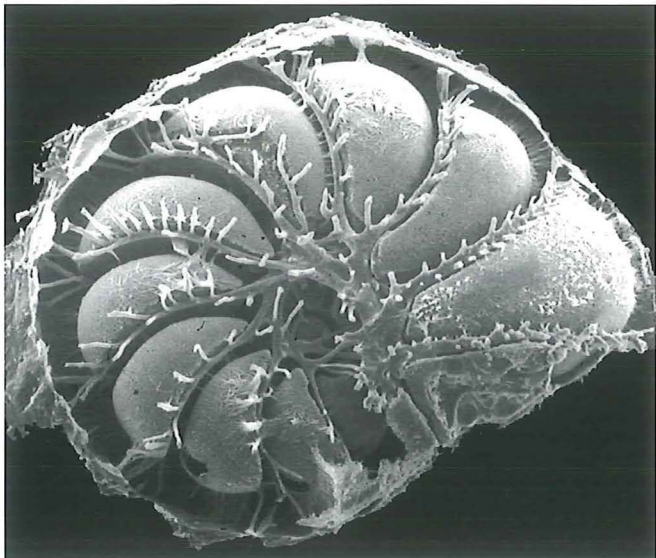
Tavle 7. Udvalgte Rotaloider

A1-A3: Cibicides variialis. B1-B3: Elphidium aculeatum.
C1-C3: Melonis pompilioides. D1 -D3: Planorbullina mediterranis

og hermed kunne man forledes til at tro, at man havde beskrevet *Globigerinoides ruber* komplet, hvilket imidlertid ikke er tilfældet. Vi mangler nemlig at beskrive variationen af alle de nævnte karakteristika inden for denne art. Endvidere mangler en beskrivelse af, hvordan den udvikler sig fra et juvenilt stadie (barnestadie) til voksent stadie. Barnestadiet og voksenstadiet behøver ikke nødvendigvis at ligne hinanden. Selvom planktoniske foraminiferer er relativt simple med hensyn til form, er der visse arter, der modificerer deres apertur i lighed med mange benthoniske arter.

På tavle 6; B1-B3 er vist den nulevende planktoniske foraminifer *Globigerinita glutinata*. Som det kan ses på tavle 6; B1 er både aperturet og umbiliculus dækket af en plade [bulla, figur 11; 10]. De fire mest almindelige former for modifikation af aperturet, der forekommer hos de planktoniske foraminiferer, er vist i figur 11; 5, 6, 8, 10.

Som det er antydnet, vil det kræve alt for meget plads også at beskrive de benthoniske foraminiferer samt deres interne struktur. Der er tre gode grunde til, jeg alligevel har valgt at vise nogle eksempler i denne artikel. Dels er de indre strukturer vigtige, når de benthoniske foraminiferer skal artsbestemmes, dels er de utroligt smukke og illustrerer med al ønskelig tydelighed, at foraminiferer på ingen måde er primitive organismer. Den letteste måde at studere nogle typer af indre strukturer er ved at fremstille en afstøbning af foraminiferskallen (figur 12). Som det kan ses, består det indre af denne foraminifer af adskillige elementer (husk på at alle hule elementer vil fremstå som udfyldte i afstøbningen). Skallens kamre er her klart adskilt af hulrum (kammeradskillelsesvægge). Foruden disse ses også et vidt forgrenet kanalsystem, som forbinder kamrene. Hovedkanalsystemet løber langs det indre af spiralen, men forgrener sig ud mod skallens ydre del. Forskellige former for kanalsystemer er vist i figur 13.

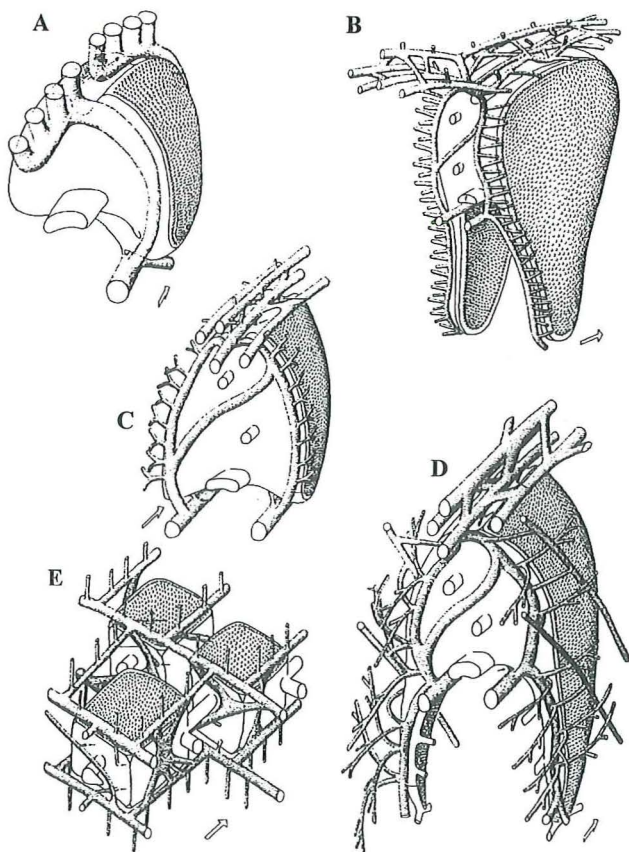


Figur 12. Afstøbning af Rotaloiid foraminifer.

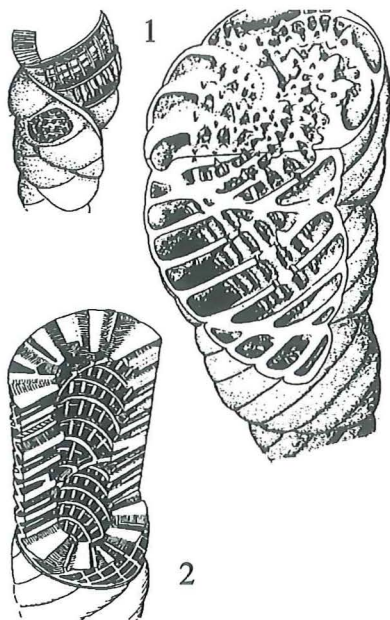
Grunden til at, foraminiferen bygger disse komplekse strukturer er ikke velundersøgt, men kan have noget at gøre med cellens behov for intern kommunikation. Menneskekroppens interne kommunikation foregår ved elektriske impulser, som foregår meget hurtigt, (hvis et rovdyr er i færd med at spise min tå, søger mine nerveceller for at fortælle min hjerne, at det gør ondt i foden, og at jeg bør flytte min tå fra dyrets mund). Encellede organismer benytter kemiske stoffer til intern kommunikation. Denne form for kommunikation er meget langsom, især i større organismer som foraminiferer. Hvis der er et rovdyr, der angriber cellens ydre dele, skal foraminiferen kunne reagere hurtigt, og det er muligt at disse kanalsystemer er en slags genvej for de kemiske signal stoffer fra den ydre del af cellen til cellekernen.

Et andet strukturelement (exoskelettet) er vist i figur 14, og som det kan ses, består dette exoskelet af forskellige elementer, der deler kamrene op i mindre

segmenter. Funktionen af disse er ukendt. Dette er blot to eksempler på indre strukturer hos foraminifererne, og selvom vi kun kan gætte på deres funktion, er beskrivelsen vigtig ved karakteristik af mange arter.



Figur 13. Forskellige typer af kanalsystemer hos (A) Sulcoperculina, (B) Ranikotalina, (C) Operculina, (D) Nummulites og (E) Heterocyclus.



Figur 14. Forskellige typer af exoskelet hos (1) *Kurnubia palastiuensis*, (2) *Pseudofeuderina*.

Forfatterens efterord

Kære VARV- læser, hvis du er nået hertil, er du et yderst tålmodigt menneske. Jeg har søgt at give dig et lille indblik i foraminiferernes verden og at viderefremme, hvorfor studiet af denne gruppe er så fascinerende. Foraminiferernes generelle økologi og deres anvendelse indenfor nutidige og fossile miljøer må gemmes til en anden gang. Som du forhåbentligt har opdaget, er vores viden om foraminiferer langt fra fuldstændig, og ingen forsker kan i dag kalde sig ekspert på alle områder indenfor studiet af foraminiferer. Der udkommer formodentligt mere end 500-1.000 videnskabelige artikler om året vedrørende foraminiferer (her er kun medregnet de engelsksprogede artikler) og det er umuligt at holde sig orienteret undtagen i bredeste forstand. Denne artikel afspejler således den viden, jeg har, og ikke nødvendigvis 'the state of the art'.

Jeg vil gerne rette en tak til følgende, som gavmildt har doneret billeder, illustrationer eller hjulpet til med sproglige: Hans Jørgen Hansen (Københavns universitet), Lukas Hootinger (Basel Universitet), Tomas Cedhagen (Århus Universitet) samt Inge Hviid Jensen. Ingen af de nævnte personer er ansvarlige for indholdet af teksten. Hvis du skulle have nogle spørgsmål eller kommentarer skal jeg gerne prøve at besvare dem.
e-mail: nk061259@geo.geol.ku.dk.

ORDLISTE

Apertur: Åbning i foraminiferskallens sidst dannede kammer. Åbningen forsætter ind i skallens ældre kamre og danner derved en forbindelse til proloculus. Denne 'kanal' kaldes foramen. Der findes tre slags åbninger i en foraminiferskal nemlig, apertur, sekundært apertur samt porer.

Biomasse: Den totale vægt, volumen eller energiækvivalent af levende organismer, der findes på et givent område.

Biotop: Område hvor organismen lever (kunne være sandbund, mudderbund, mangrove osv.).

CaCO₃ : Kalk, findes i to variationer kalcit eller aragonit. Begge typer har samme kemiske formel, men krystaliserer i forskellige krystalsystemer

Celleplasma (cytoplasma): Alle dele af den levende celle, undtagen cellekernen.

Høj diversitet: Højt antal af forskellige arter

Eocæn: Geologiske epoke, der strækker over 16,9 millioner. år (fra 54,9-38 millioner. år).

Eukaryoter: Alle organismer, som har en cellekerne, der indeholder organiseret DNA (kromosomer).

Livscyklus: En organismes livsforløb fra fødsel til død.

Kokkolit: Gruppe af encellede alger, der danner et ydre skelet af kalcit.

Krystallografisk C-akse: I krystallografi beskrives krystaller ud fra et koordinat-system, som indeholder a, b og c akser. I en orthorombisk krystal (f. eks. en 'aflang terning') er a og b akser horisontal, mens c-aksen er vertikal. Skallens fysiske egenskaber er blandt andet afhængig af, hvordan krystallerne er orienteret i skalvæggen.

Kønnet formering: Dannelsen af nye individer ved hjælp af seksuel formering.

Makrostruktur (skalvæg): Beskriver skalvæggens opbygning af lameller, lag osv.

Mikrostruktur (skalvæg): Beskriver skalvæggens krystalopbygning.

Organel: Alle bestandele af en celle, f.eks golgi-aperatet, der ligger uden for cellekernen, men i celleplasmaet

Palæontologi: Studiet af fossile organismer.

Palæoøkologi: Studiet af fossile økosystemer

Palæoklimatologi: Studiet af fossile klima-systemer.

Porer: Små åbninger i en foraminiferskal. Der er forbindelse fra skallens inderside til skallens ydre gennem disse porer, men det er kun gennem aperturet at pseudopodierne kan trænge ud.

Proloculus: Det først dannede kammer i en foraminiferskal.

Protozoer: Encellede organismer uden fotosyntese

Pseudopodier: Net- eller trådagtige forlængelser af celleplasmaet som findes uden for skallen.

Symbiose: Det forhold at to eller flere organismer lever sammen og drager fordel af dette fællesskab.

Taksonomi: Klassifikation af organismer.

Tektin (spectrine): Fibrøs protein-forbindelse.

Ukønnet formering: Dannelsen af nye individer ved hjælp af celledeling (kloning).