

*Lehrjahre der Autoren*

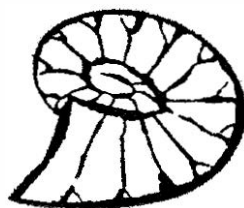
# Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie

Begründet 1807

## Abhandlungen

### **Paleoecology**

Constructions, Sedimentology, Diagenesis  
and Association of Fossils



Report 1976–1978

Sonderforschungsbereich 53

Tübingen

Edited by A. Seilacher and F. Westphal

Reprint of N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Band 157, Heft 1/2



E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung  
(Nägele u. Obermiller) · Stuttgart 1978

- KANT, R. (1977): Die Integrationskonstante im allometrischen Wachstum, eine konstruktionsmorphologische Analyse unter besonderer Berücksichtigung des Ammonoideen-Gehäuses. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 154, 263—289.
- KULLMANN, J. & SCHEUCH, J. (1970): Wachstums-Änderungen in der Ontogenese paläozoischer Ammonoideen. — Lethaia, 3, 397—412.
- (1972): Absolutes und relatives Wachstum bei Ammonoideen. — Lethaia, 5, 129—146.

S. v. BOLETZKY & J. WIEDMANN

## Schulp-Wachstum bei *Sepia officinalis* in Abhängigkeit von ökologischen Parametern

Einige Grundfragen der Septal- und Lobenorganisation der Ammonoideen haben bislang keine befriedigende oder zumindest eindeutige Erklärung gefunden. Es sind dies insbesondere die Fragen

- a) des qualitativen Unterschieds zwischen Pro- und Primärsutur,
- b) der primären (frühontogenetischen) oder sekundären (adulten) Septendrängung und
- c) der stammesgeschichtlich gerichteten Zunahme der Primärlobenzahl und gleichzeitig auch der Protokonchgröße.

Es ist auffallend, daß (c) mit den Zeiten größerer Faunenschnitte (Perm/Trias-Grenze, Trias/Jura-Grenze) zusammenfällt, an denen auch (b) gehäuft auftritt, oft kombiniert mit dem Merkmal „Zwergwuchs“. Dies deutet darauf hin, daß nicht endogene Faktoren (z. B. „orthogenetische“ Entwicklung, Geschlechtsreife) für diese Vorgänge verantwortlich gemacht werden können, sondern sehr wahrscheinlich ökologische Faktoren. An Stelle von letztlich unbefriedigenden Spekulationen an fossilem Material wurde der Versuch unternommen, die Faktorenfrage an Sepien-Zuchten zu testen und diese wechselnden Streß-Situationen zu unterwerfen. Dabei wurde vereinfachend davon ausgegangen, daß der Sepien-Schulp und der Ammoniten-Phragmokon einander homolog sind, also auch die Septierung beider „Organe“ einander entspricht.

So sind in der Tat auch von Sepien-Schulpen Septendrängungen bekannt geworden, allerdings sehr verschiedenen Ursachen zugeschrieben worden: Sexualreife (W. ADAM, 1940), Migration und Wassertemperatur (A. RICHARD, 1967; entsprechend ähnlichen Vermutungen von EICHLER & RISTEDT, 1966 an *Nautilus*) oder einfach „Wachstumsverringerung“ (E. J. DENTON & D. W. TAYLOR, 1964). Demgegenüber steht allerdings die Tatsache, daß Sepien-Wildfänge im Mittelmeer bisher weder eine altersgebundene noch eine jahreszeitlich bedingte Septendrängung erkennen ließen.

Die geplanten Testuntersuchungen an *Sepia* erwiesen sich als schwieriger und langwieriger als ursprünglich erwartet. So konnte bisher nur der Parameter „Ernährung“ in seinen Auswirkungen auf das Schulpwachstum untersucht werden, ergab aber bereits sehr interessante Ergebnisse (Tabelle 1, Abb. 1):

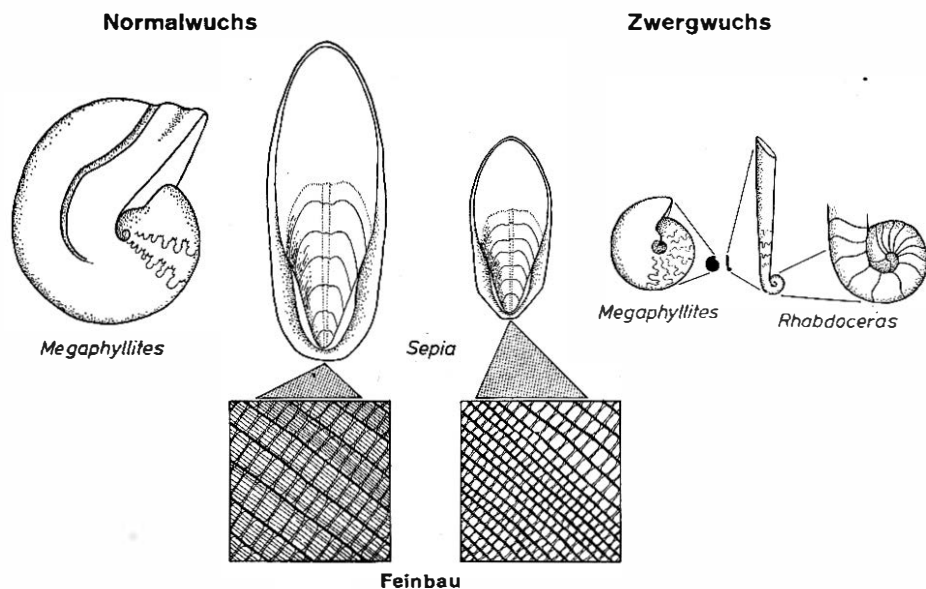


Abb. 1. Der Einfluß des Nahrungsangebots auf Größe, Septendichte und Feinstruktur bei *Sepia officinalis* und vergleichbare Verhältnisse bei Ammoniten.

Fig. 1. The effects of nutrition on size, septal density, and septal structure in *Sepia officinalis* and ammonites.

Tabelle 1. Übersicht exemplarischer Untersuchungsdaten von *Sepia officinalis* L.

	Schulpgröße (mm)	Septenzahl	Alter (Tage)	Kammerhöhe (mm)	Interseptal- lamellen	Septendräng.
„Normalform“ Zucht-Nr. G 262	65x28	66	117	0.40	6—8	—
Wildfang	217x86	120	?	0.50	6—8	—
Hungerform G 263	39x21	69	150	0.07—	0	+
				0.15		
extreme Hungerform G 358	19x 9	43	112	0.05—	0	+
				0.10		

1. Hungerformen zeigen erwartungsgemäß gegenüber Normalformen verringertes Größenwachstum, also Zwergwuchs (v. BOLETZKY, 1974; VOGEL, 1959; WIEDMANN, 1973a, 1978).

2. Hand in Hand mit der Verringerung des Größenwachstums geht eine generelle Zunahme der Septendichte (generelle Septendrängung) von 0.5 mm auf ca. 0.1 mm; sie kann, muß jedoch nicht, im Postembryonal- und Reifestadium besonders ausgeprägt sein (primäre und sekundäre Septendrängung).

3. Gleichzeitig wird bei den Hungerformen die Entwicklung organischer „Interseptallamellen“ unterdrückt; bei der Normalform sind 6—8 solcher Lamellen — als zusätzliche Träger von Flüssigkeitsfilm — in einem Interseptalraum ausgespannt.

4. Die Dauer der Septenbildung steigt von 1.7 Tagen bei „Normalformen“ (auch hierbei handelt es sich natürlich um Zucht-Exemplare) auf über 3 Tage/Septum bei den Hungerformen an.

Hieraus wird deutlich, daß Septendrängung und Zwergwuchs bei Sepien durch ökologischen Streß (Nahrungsmangel) erzeugt werden. Es ist denkbar, daß auch die Zunahme der Ei- und Protokonchgröße (= Zunahme des Dottervorrats) an entsprechende Krisensituationen geknüpft ist. Diese Beobachtungen lassen sich mühelos auf fossile Cephalopoden übertragen und liefern damit erstmals nachprüfbar konkrete Hinweise auf die Ursachen der großen erdgeschichtlichen Faunenschnitte (vgl. WIEDMANN, 1969, 1973b), ebenso wie auch der „orthogenetisch“ gerichteten Entwicklung der Primärsuturen der Ammonoideen. Voraussetzung für diese Folgerungen ist — wie schon gesagt — die Homologie von Sepien-Schulp und Ammoniten-Phragmokon.

In einer vergleichenden Untersuchung (BANDEL & BOLETZKY, im Druck) ist diese Voraussetzung als berechtigt belegt worden. Die entscheidende „Neuerung“ im *Sepia*-Schulp (auch gegenüber der *Spirula*-Schale) ist der Wegfall der eigentlichen großräumigen Kammerung, geblieben sind dagegen die sogenannten „Siphonaldüten“ (septal necks) in stark ausgeflachter, verbreiteter Form, die nun als „Septen“ erscheinen. Die vertikalen „Pfeiler“ sowie die „Interseptallamellen“ des *Sepia*-Schulps finden sich in praktisch gleicher Form im Siphonalrohr der *Spirula*-Schale. Diese Strukturen, die von DENTON und Mitarbeitern als „decoupling zone“ bezeichnet worden sind, finden sich in einfacherer Form sowohl bei Belemniten als auch bei Tetrabranchiaten.

Bei erhöhter Kammerbildungsfrequenz (1.7 Tage/Kammer) bei *Sepia* gegenüber Tetrabranchiaten (vermutlich ca. 14 Tage/Kammer bei *Nautilus*) handelt es sich also um einen quantitativen, nicht um einen qualitativen Unterschied. Damit sind Bildungs- und Wachstumsvorgänge im Schalenkomplex von fossilen Tetrabranchiaten mit größter Wahrscheinlichkeit vergleichbar mit den bei *Sepia* beobachteten und beeinflussbaren Prozessen.

## Summary

To obtain a better understanding of the causes of septal crowding and other important factors of septal differentiation in ammonites, specimens of Recent *Sepia* have been investigated and cultivated under normal and minimum food supply. As expected minimum food supply of so-called "diet" forms leads to dwarfism. These forms also show a temporary, but mostly general septal crowding. While in specimens under normal food supply 6—8 organic lamellae ("Interseptal-lamellen") occur in every "chamber" to support the chamber liquid, these are absent in "diet" forms. While a new septum under normal conditions is built in 1.7 days, the average rate of septal building in "diet" forms is of 3 days.

These observations can be regarded as a first concrete proof that the great faunal breaks where dwarfism and septal crowding in ammonites — combined with an increase in protoconch size — is concentrated, can be related to episodes of minimum food supply or at least situations of extreme ecological stress.

An other interesting result of these investigations is the fact that "chambers" in sepiids are built in only 1.7 days in contrast to a frequency of 14 days in nautilids and probably ammonites as well. The main supposition of these investigations, that chambers and septa of nautiloids and sepiids are homologous, has been confirmed by BANDEL & v. BOLETZKY (in press). These authors demonstrated that sepiid septa are equivalent to the septal necks in nautiloids and, especially, in spirulids.

## Literatur

- ADAM, W. (1940): Les races de la Seiche commune (*Sepia officinalis* LINNÉ). — Bull. Soc. Zool. Fr., 65, 125—131.
- BANDEL, K. & BOLETZKY, S. v. (im Druck): A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. — Veliger.
- BOLETZKY, S. v. (1974): Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). — Bull. Soc. Zool. France, 99, 667—673.
- CHOE, S. (1963): Daily age markings on the shell of cuttlefishes. — Nature, 197, 306—307.
- DENTON, E. J. & TAYLOR, D. W. (1964): The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia officinalis*. — J. mar. biol. Ass. U. K.: 44, 203—207.
- MANGOLD, K. (1966): *Sepia officinalis* de la Mer Catalane. — Vie et Milieu, 17 (2A), 961—1012.
- RICHARD, A. (1967): Influence de la température et de la nutrition sur la forme et la striation de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). — C. R. Soc. Biol., 161, 620—624.
- VOGEL, K. (1959): Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea). — Geol. Jb., 76, 469—531.
- WIEDMANN, J. (1969): The heteromorphs and ammonoid extinction. — Biol. Rev., 44, 563—602.
- (1973a): Ammoniten-Nuklei aus Schlämmproben der nordalpinen Trias. — Mitt. Ges. Geol.-Bergbaustud., 21, 521—616.
- (1973b): Evolution and revolution of ammonoids at Mesozoic System boundaries. — Biol. Rev., 48, 159—194.
- (1978): On the significance of ammonite nuclei from sieve residues. — Actes 6ème Colloque afr. Micropaléontol., Tunis 1974, Ann. Mines et Géol., 28, 135—143.