N	Jb. Geol.	Paläont. Abh	. 164	1/2	3—305	Stuttgart,	Oktober	1982
---	-----------	--------------	-------	-----	-------	------------	---------	------

Contents

A. SEILACHER: Introduction

B. Reports

I. Projektbereich A "Quantitative Methoden der Palökologie"

U. BAYER: Data storage and data processing in paleoecology	10
U. BAYER: Cluster- and classification-strategies in paleoecology	12
E. ALTHEIMER, U. BAYER & R. OTT: The mapping package PEMAP	17
U. BAYER: Zur Auswertung von Richtungsdaten	23
U. BAYER: Wahrscheinlichkeitsmaße auf Profilen	26

7

II. Projektbereich B "Fossil-Lagerstätten"

Teilprojekt B 10 "Schwarzschiefer"

der Schwarzschiefer-Bildung	30
A. SEILACHER: Erfolgte die Ammoniten-Besiedlung im Holzmadener Posi- donienschiefer vor oder nach dem Absinken?	31
A. ZIELINSKI: Kohlepetrographische Bearbeitung der organischen Partikel im Posidonienschiefer SW-Deutschlands. Ein Beitrag zur Faziesanalyse von Schwarzschiefern	32
W. RIEGRAF: Bituminöses Untertoarcium am Truc de Balduc, Dép. Lo- zère, Südfrankreich	32
J. P. WALZEBUCK: Sedimentologie der oberliassischen Schwarzschiefer in NW-Griechenland	33
Teilprojekt B 20: "Schill-Lagerstätten und Bankungsrhythmen"	
a. Einführung	
G. EINSELE: Genese von Schill-Lagerstätten und Bankungsrhythmen in sedi- mentologischer, ökologischer und diagenetischer Sicht. Allgemeiner Über- blick	34
b Kurzberichte über Einzelarbeiten	
E. FUTTERER: Untersuchungen zur Unterscheidung wellen- und strö- mungsbedingter Schille	35
E. FUTTERER: Untersuchungen zur Unterscheidung wellen- und strö- mungsbedingter Schille	35 36
 E. FUTTERER: Untersuchungen zur Unterscheidung wellen- und strömungsbedingter Schille A. SEILACHER: Merkmale sandiger Tempestite TH. AIGNER: Kalkige Tempestite: Sturm-Schichtung im Oberen Muschelkalk 	35 36 36
 B. Kurzberichte über Einzelarbeiten E. FUTTERER: Untersuchungen zur Unterscheidung wellen- und strömungsbedingter Schille A. SEILACHER: Merkmale sandiger Tempestite TH. AIGNER: Kalkige Tempestite: Sturm-Schichtung im Oberen Muschelkalk H. HAGDORN: Die "Bank der Kleinen Terebrateln" (Oberer Muschelkalk, Trias) bei Schwäbisch Hall (SW-Deutschland) — ein tempestitischer Kondensationshorizont 	35 36 36 37

As a preliminary study of the quantitative calculation of shell changes, an investigation of the changes in shell growth of Late Paleozoic ammonoids (KANT & KULLMANN, 1980) was made. In this study a methodical concept was developed to analyze the various shell types in time and space. This was accomplished by means of allometry calculations of the entire form including the early ontogenetic stages. Because the shell growth is dependent on environmental conditions and is therefore sensitive to changes in the environment, it may be possible to determine from the distribution of certain types the changes of the environmental conditions of shell data.

In the case which was investigated, certain restrictions of the environment could be assumed, which led to a relatively uniform shell form during the Upper Carboniferous, and which partly disappeared at the beginning of the Permian. Through the geological-paleoecological research the investigation of the environmental factors, which were responsible for the formation of the ammonoid shell will be possible.

Literature

- KANT, R. & KULLMANN, J. (1978): Gehäuse-Allometrie bei Cephalopoden. N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 157: 98—103, 4 Abb.; Stuttgart.
- (1980): Umstellungen im Gehäusebau jungpaläozoischer Ammonoideen. Ein Arbeitskonzept — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1980: 673-685, 6 Abb., 3 Tab.; Stuttgart.
- KORN, D. (1979): Mediandornen bei Kosmoclymenia SCHINDEWOLF (Ammonoidea, Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1979: 399–405, 2 Abb.; Stuttgart.
 - (1981): Cymaclymenia cinc besonders langlebige Clymenicn-Gattung (Ammonoidea, Cephalopoda). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 161: 172— 208, 24 Abb.; Stuttgart.
 - (1981): Ein neues, Ammonoidcen-führendes Profil an der Devon-Karbon-Grenze im Sauerland (Rhein. Schiefergebirge). – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1981: 6 Abb.; Stuttgart.
- KULLMANN. J. & PITZ, T. (1980): Dombarites (Goniatitidae, Cephal.) aus dem Ober-Visé des Rheinischen Schiefergebirges. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 159: 297—323, 7 Abb.; Stuttgart.
- J. WIEDMANN & S. V. BOLETZKY

Wachstum und Differenzierung des Schulps von Sepia officinalis unter künstlichen Aufzuchtbedingungen — Grenzen der Anwendung im palökologischen Modell

1. Einleitung

Aufzucht-Versuche mit Sepia officinalis haben gezeigt, daß sich der Ernährungszustand der Individuen an der Struktur des verkalkten Schulps nachträglich ablesen läßt. Durch Unterernährung verursachte Verlangsamung des Längenwachstums überträgt sich nicht vollständig auf den Rhythmus der Septenbildung. In allen Fällen liegt die "Kammer"-Zahl pro Längeneinheit über derjenigen im Schulp von optimal ernährten Versuchstieren und Wildfängen (v. BOLETZKY, 1974).

Die aus dieser Verschiebung resultierende Septen-Drängung ist, zumindest in der Juvenil-Phase, von einer Vereinfachung der "Kammer"-Struktur begleitet, indem die organischen Interseptal-Lamellen nicht ausgebildet werden (v. BOLETZKY & WIEDMANN, 1978).

Diese Beobachtungen können zur Interpretation von gewissen Schalenmerkmalen bei fossilen Cephalopoden herangezogen werden, besonders zur Erhellung des Problems der Septendrängung bei Ammonoideen. In diesem Zusammenhang muß allerdings berücksichtigt werden, daß dem Sepia-Schulp echte Kammern fehlen; die Schulp-Septen entsprechen allein den Siphonaldüten ("septal necks") typischer Kammer-Schalen (BANDEL & v. BOLETZKY, 1979).

Im somit begrenzten, dank gesicherter Homologien der Schalenkomponenten aber definierbaren Rahmen, lassen sich einige palökologische Fragen gezielt angehen. In einer früheren Mitteilung wurde als Hypothese in Betracht gezogen, daß auffallende Verbreitung von Zwergwuchs und Septendrängung bei Ammoniten mit verändertem Nahrungsangebot in Zusammenhang stehen könnte (WIEDMANN, 1978). Gleichzeitig stellte sich indessen die Frage, ob auch veränderte physikalisch-chemische Umweltbedingungen einen direkten Einfluß auf Wachstum und Schalenstruktur haben. Diese Frage hat sich auf experimentellem Weg bisher nicht eindeutig beantworten lassen, da die Ernährungsbedingungen im Versuch, etwa bei erniedrigter Salinität, nicht konstant gehalten werden können.

Jenseits des Bereichs allgemeinerer Aussagen, wie wir sie 1978 gemacht haben, stellt sich immer wieder das Problem der Interpretierbarkeit beobachteter Abweichung von einem als Norm betrachteten Zustand. In allen Versuchsgruppen ist ein hoher Grad indvidueller Variation festzustellen. Die Gefahr einer Überbewertung von abweichenden Struktur-Merkmalen läßt bei zahlenmäßig beschränktem Material jede Zuordnung zu einem vermuteten Kausalfaktor fragwürdig erscheinen. Für groß angelegte Versuchsserien unter genau kontrollierten Bedingungen fehlen jedoch die Mittel.

In der vorliegenden Mitteilung soll anhand weniger Beispiele dargelegt werden, wie sich die Beschränkung in Umfang und Qualität der Versuchsbedingungen einerseits, und die mangelnden Grundlagenkenntnisse auf dem Gebiet der aktuellen Cephalopoden-Ökologie und -Fortpflanzungsbiologie andererseits auswirken.

2. Schulp-Wachstum unter wechselnden Außenbedingungen

2.1 "Normales" Schulp-Wachstum (Abb. 1)

Wie bereits bei früherer Gelegenheit mitgeteilt (v. BOLETZKY & WIED-MANN, 1978), haben Normal-Sepien (Abb. 1A) eine durchschnittliche Septen-



Abb. 1. SEM-Aufnahmen der Feinstruktur "normaler" Sepien-Schulpe.

- A-D, F. "Normalform" G 262, Zuchtexemplar bei normalen Lebensbedingungen. E. desgl., G 359.
- A. Detail der Kammerung. 45/1.
- B. Ausschnitt aus A, eine Kammer mit Pfeilern und Interseptallamellen. 90/1.
- C. Schulp-Ausschnitt mit linear verlaufenden Pfeilerwänden. 20/1.
- D. Ausschnitt aus C. 70/1.
- E. Aufsicht auf stark gefältelte Pfeilerwände nach Ablösung des auflagernden Septums. 50/1.
- F. Detail des Pfeilersystems einer Kammer mit Anwachsstreifung und Interseptallamellen. 210/1.

bildungsfrequenz von etwa 1,7 Tagen/Septum. Die Kammerhöhe variiert zwischen 0,40 und 0,50 mm. Pro Kammer sind außerdem 6-8 organische Interseptallamellen entwickelt, die als zusätzliche Träger von Flüssigkeitsfilm dienen (Abb. 1B). Die Septenabstände sind über den gesamten Schulp hin gleich. Die Septen haben einen planen (Abb. 1C, D) bis schwach gewellten (Abb. 1A, B) Verlauf. Das in den Kammern ausgebildete Pfeilersystem bildet teils mehr (Abb. 1E), teils weniger stark gefältelte (Abb. 1C, D) Stützwände aus, die eine deutliche Anwachsstreifung (Abb. 1F) erkennen lassen.

Normal ernährte Zuchtformen stimmen zwar in allen diesen Details der Schulp-Anatomie mit Wildfängen überein, bleiben aber in der Gesamtgröße doch deutlich hinter diesen zurück (v. BOLETZKY & WIEDMANN, 1978, Tab. 1). Unter Gefangenschaftsbedingungen bildet sich im allgemeinen eine "Freß-Hierarchie" heraus, so daß nur die größten, optimal ernährten Individuen eine völlig dem Wildzustand entsprechende Schulpform haben, die durch einen Kammer- oder Lamellenindex ≥ 1 gekennzeichnet ist.

2.2 Grob-morphologische Veränderungen am Sepia-Schulp (Abb. 2, 3)

Bei Wildfängen können mitunter auffällige Veränderungen am Schulp beobachtet werden, die entweder auf Verletzungen oder auf Mißbildungen des Schalensackes zurückzuführen sind. Im allgemeinen ist jedoch eine gleichmäßige Wölbung aller Oberflächenpartien festzustellen, wobei der "gcstreifte" Siphonalbereich im hinteren Schalenteil konkav ist (Abb. 2, 4, 5). Selbst bei unterernährten Tieren ist diese gestreifte Zone im allgemeinen ebenmäßig ausgebildet.

Die bisher auffälligste Veränderung bei einem Versuchstier ist bei einem geschlechtsreifen männlichen Individuum zu beobachten, das ab ovo im Tag/Nacht-Rhythmus aufwuchs und nach 578 Tage dauernder Unterernährung starb. Der Schulp dieses Tieres (Abb. 2A, B) zeigt eine scharf abgesetzte Stufe im vorderen Siphonalbereich. Dem Versuchsprotokoll ist ein Wachstumsstop zu entnehmen (Abb. 3A) und ferner die Tatsache, daß dieser Stop mit dem Tod des zweitletzten Tieres der Versuchsserie (Serie H in v. BOLETZKY, 1979) zusammenfällt. In den folgenden 7 Monaten wuchs das Tier kaum noch weiter (Zunahme der Mantellänge ca. 1 cm!). Die extreme Drängung der in dieser Periode ausgebildeten Septen war aber nicht von einer entsprechenden Verkürzung der Septen begleitet, was zu einer Überwölbung im Siphonalbereich führte (Abb. 2A).

Die schon in der Außenmorphologie ablesbare Wachstumsänderung ist auch im Innenbau des Schulps mühelos wiederzuerkennen. Während der Schulp zunächst (Abb. 2C-E) normales Kammer-Wachstum bei der für Hungerschulpe üblichen Verringerung der Kammerhöhe erkennen läßt, treten mit dem Wachstumsstop im Siphonalbereich Faltenbildung (Abb. 2F), Diskordanzen (Abb. 2G) und extreme Septendrängung (Abb. 2H) auf. Gleich-



Abb. 2. Gcsamtansicht und SEM-Aufnahmen des im Tag/Nacht-Rhythmus aufgezogenen Exemplars (G 470) mit Vernarbungsstruktur.

- A, B. Gesamtansicht des Schulps. Etwa 1/1. In der Ventralansicht wird die Überwölbung der Kammern zur Zeit des "Traumas" deutlich (Pfeile links unten, rechts oben).
- C. Fragmentarischer Schulp-Längsschnitt. Etwa 10/1.
- D. Detail juveniler Schulp mit Normalwachstum, normaler Kammerhöhe und Interseptallamellen. Etwa 50/1.
- E. Detail aus D mit normalem Pfeilerwachstum. Etwa 50/1.



- F. Faltenbildung und Kammerdrängung im adulten Schulp zur Zeit des Temperaturanstiegs. Reduktion der Zwischenlamellen. Etwa 50/1.
- G. Gestörtes Kammerwachstum bei extremer Septendrängung im Adultstadium. Etwa 25/1.
- H. Detail aus G. Septendrängung und -fältelung. Reduktion der Interseptallamellen. Etwa 250/1.

zeitig treten die im ungestörten Schulp-Abschnitt noch zahlreich ausgebildeten Interseptallamellen stark bis vollständig zurück, und die zunächst planen Septen zeigen im gestörten Schulp-Abschnitt die für Septendrängung charakteristische Fältelung der Septen. Die Korrelation von Septenfaltung im Innern und Wachstumsstop im Siphonalbereich ist deutlich; unbekannt ist, welche der beiden Veränderungen primär ist und damit die andere nach sich zieht. Es mag der Eindruck entstehen, als sei die Länge eines Septums matrizenhaft vorgegeben, so daß ein Wachstumsstop im Siphonalbereich des Schulps zwangsläufig zu der beobachtbaren Faltenbildung im Innern des Schulps führen muß.



Abb. 3. Die Entwicklung von Sepia officinalis im Tag/Nacht-Rhythmus.
A. Lebensalter und Zuwachs der Mantellänge (ML) des Versuchstieres (Expl. G 470).
B. Temperatur-Verlauf während des Wachstums.

Abb. 3B gibt den Temperatur-Verlauf während der gesamten Aufzucht wieder. Hieraus ist ablesbar, daß der Wachstumsstillstand mit einem Temperatur-Anstieg auf 23°C zusammenfällt. Vergleichbare Temperaturen haben jedoch in anderen Versuchsserien keinen drastischen Effekt gezeigt, so daß in diesem Fall auf ein Trauma anderer Art geschlossen werden muß (z. B. Angriff des im gleichen Becken gehaltenen und kurz darauf verendeten Tieres).

Genaue Aufschlüsse über Zwischenfälle im Versuchsablauf kann alleincine ununterbrochene Aufzeichnung aller Aufzucht-Bedingungen (Wasserqualität, Temperatur, Sauerstoffgehalt, Lichtintensität), sowie ebenso auch der Aktivität der Versuchstiere (durch Aktographen oder Video-Recorder) vermitteln. Da sich die Versuche über Monate erstrecken, ist der technische und finanzielle Aufwand für eine derartige Dauerkontrolle bedeutend.

2.3 Feinstrukturelle Veränderungen im Sepia-Schulp

2.3.1 Hunger-Versuche (Abb. 4)

Wie bereits bei früherer Gelegenheit erörtert (v. BOLETZKY & WIEDMANN, 1978), treten bei Hungerformen neben dem zu erwartenden Zwergwuchs auch eine Reihe von Sonderbildungen in der Schulp-Feinstruktur auf, die einen Vergleich mit ähnlichen oder sogar homologen Bildungen bei fossilen Cephalopoden ermöglichen. Es sind dies (1) die generelle Abnahme der Kammerhöhe (0,05–0,15 mm), (2) eine zusätzliche Septendrängung (Abb. 4A, B, C), (3) die Reduktion der Interseptallamellen (Abb. 4D, E) und (4) ein Anstieg der Septenbildungsdauer auf bis zu 3 Tage/Septum. Hierzu kann außerdem noch gerechnet werden (5) ein Fältelung der Septen im Bereich der Septendrängung (Abb. 4B, G).

2.3.2 Dauerlicht-Versuche (Abb. 5-7, Tab. 1)

Die Ergebnisse der Hunger-Versuche wurden noch unterschritten bei einer Versuchsreihe (Serie E in v. BOLETZKY, 1979), die bei extremer Unterernährung und unter Ausschaltung des Tag-Nacht-Rhythmus, also bei Dauerlicht aufgezogen wurde. Hier ergab sich die geringste Wachstumsgeschwindigkeit. Allerdings überlebten nur 2 Individuen den 10 Monate währenden Versuch; bei erhöhter Nahrungsration erreichte ein Tier schließlich ein Alter von 2 Jahren (Abb. 5).

Diese Versuchsserie liefert damit eine interessante Ergänzung der Hunger-Versuche:

1. Auch bei den extremen Zwergformen der Dauerlicht-Versuche ist ein Unterschreiten der bereits in den Hunger-Versuchen erreichten Kammerhöhe nicht mehr möglich; die Werte (Tabelle 1) schwanken auch hier zwischen 0,04-0,2 mm.

2. Abgesehen vom jüngsten, 5 Monate alten Exemplar Nr. 1 (Abb. 6), das relativ gleichmäßig niedrige Kammern ohne Zwischenlamellen zeigt, ist

Abb. 4. Hunger-Schulp von Sepia officinalis.

A-E. Extreme Hungerform (G 358).

F-H. Hungerform (G 359).

A1, A2. Gesamtschulp einer juvenilen extremen Hungerform mit 40 Kammern und terminaler Septendrängung. Etwa 35/1.

B. Detail im Bereich der terminalen Septendrängung. Etwa 180/1.

C. Ausschnitt aus dem Bereich der Septendrängung mit Reduktion der Interseptallamellen. Etwa 360/1.

D. Detail der Kammerung im Bereich des 20. Septums. Etwa 75/1.

E. Ausschnitt aus D mit rudimentären Interseptallamellen. Etwa 750/1.

F. Detail aus dem Bereich der 100. Kammer der Hungerform G 359. Etwa 25/1.

G. Ausschnitt aus F mit gefältelten Septen. Etwa 100/1.

H. Detail aus G mit isolierten Pfeilern des Siphonalbereichs. Etwa 260/1.



(Abb. 4 (Legende s. S. 125)



Abb. 4 (Fortsetzung)



Abb. 5. Die Entwicklung von Sepia officinalis im Dauerlichtversuch.
A. Lebensalter der Versuchstiere und Zuwachs der Mantellänge (ML).
B. Temperatur-Verlauf während des Versuchs.
Die Exemplare 5 und 6 erhielten vom 11. Monat ab erhöhte Futterrationen.

bei allen anderen Individuen eine zusätzliche Septendrängung etwa von der 15. Kammer ab zu beobachten. Allerdings treten diese Phasen extremer Septendrängung nicht streng gleichzeitig bei den verschiedenen Individuen auf. Diese Bereiche lassen sich im allgemeinen äußerlich, also an der Streifung der Siphonalzone, nicht erkennen. Auch stark verengte Kammern streichen also mit einer im Verhältnis zu ihrer Höhe recht breiten Zone am Siphonal-Epithel aus. Dies dürfte von funktioneller Bedeutung sein.

Abb. 6. SEM-Aufnahmen eines Exemplars von Sepia officinalis aus Dauerlichtversuchen (Exemplar 1 = G 466).

A. Schulp-Längsschnitt. Etwa 10/1.

B. Detail vorderer Schulp-Abschnitt ohne Interseptallamellen. Etwa 50/1.

C. Detail der Pfeiler mit Anwachsstreifung. Etwa 200/1.

D. Detail apikaler Schulp-Abschnitt: Siphonalbereich mit Kegel-Pfeilern, ebenfalls ohne Interseptallamellen. Etwa 50/1.

E. Detail apikaler Siphonalbereich mit Kegel-Pfeilern. Etwa 100/1.

F. Detail Kegel-Pfeiler, rudimentäre Interseptallamellen. Etwa 400/1.

Bei diesem Exemplar tritt Kammerdrängung zwischen 6. und 8. Septum und am drittletzten Septum auf.



ġ

3. Die organischen Interseptallamellen treten bei den Exemplaren 2, 3, 4 und 6 nach nur sporadischem Auftreten in der Frühontogenese etwa ab 20.—25. Kammer auf, bei Exemplar 5 erst ab 40. Kammer (Abb. 7A, B). Mit wenigen Ausnahmen sind jedoch die extrem vorengten Räume frei von Zwischenlamellen. Dagegen treten bei den 'Exemplaren 3—6 von den Kammern 40—45 an zunehmend regelmäßig Zwischenlamellen auf, obwohl zur Zeit ihrer Bildung noch minimal gefüttert wurde (Abb. 5).

Der langdauernde Ausfall dieser Strukturen bei jungen unterernährten Exemplaren ist also ein zeitlich begrenztes Phänomen. Der Altersvergleich zeigt, daß die früher untersuchten Exemplare (v. BOLETZKY & WIEDMANN, 1978, Tabelle 1) das kritische Alter noch nicht erreicht hatten.

4. Die durchschnittliche Bauzeit pro Kammer (Tabelle 1) steigt allerdings bei diesen Extremformen weiter an und erreicht mit einem Wert von 6.8 Tagen/Kammer über das Doppelte der früher beobachteten Werte.

5. Fältelung der Septen ist auch bei extrem unterernährten Tieren zu beobachten (Abb. 6D).



Abb. 7. Längsschnitte durch den proximalen Schulp von Dauerlicht-Sepien.

- A. Exemplar 3 (G 467) mit regelmäßig auftretenden Interseptallamellen, insbesondere im distalen Teil der Kammern. 12/1.
- B. Exemplar 4 (G 468) mit Septendrängung im Bereich der Kammern 41-44, in denen keine Interseptallamellen auftreten. 16/1.

	Α	в	С	D	E	F	G	н
Exemplar Nr.	innere Länge mm	glatter Wulst mm	Siphonal- bereich mm	Wulst- breite mm	Anzahl "Kommern" (inklembc)	Kommeno Lamellen Index A:E	Kammer- hohe mm	durchschn. "Bauzeit" proKammer in Tagen
1	14,5	4,8	9,7	7,5	38	0,38	0,1	5,0
2	19,7	7,2	12,5	10,0	54	0,36	0,0 5 - 0, 2	6,4
З	25,5	11,0	14,5	11,6	57	0,45	0,0 6- 0,2	6,1
4	21,8	9,0	12,8	10,4	53	0,41	0,04-0,2	6,8
5	31,0	1 1 ,5	19, 5	13,1	78	0,40	0,1- 0,4	5,8
6	84,0	17, 0	67,0	34,0	153	0,54	0.05-0,5	5,0



Tabelle 1. Schulp-Abmessungen der in Abb. 5 vorgestellten Aufzucht-Serie von Sepia officinalis unter Dauerlicht-Streß und Minimalnahrung.

3. Diskussion

Die bisherigen Beobachtungen an Versuchstieren zeugen von einer hohen physiologischen Anpassungsfähigkeit von Sepia officinalis in extremen Versuchssituationen. Dabei darf allerdings nicht vergessen werden, daß ständig unterernährte Tiere eine hohe Mortalitätsrate aufweisen. An der Struktur der Schulpe von Wildfängen läßt sich ablesen, daß unter natürlichen Bedingungen nur optimal ernährte Tiere überleben (mit einem Kammer- oder Lamellen-Index > 1; vgl. v. BOLETZKY, 1974).

Für die Übertragung der im Versuch beobachteten Vorgänge auf eine palökologische Situation sollten also bestimmte Voraussetzungen erfüllt sein. So ist das Modell eines auf Nahrungsmangel beruhenden Zwergwuchses mit Septendrängung allenfalls für ein "Szenarium" vertretbar, in dem natürliche Feinde und Beutetiere der untersuchten Cephalopoden gleichermaßen unter ökologischem Streß standen. Bei ökologischer Begünstigung der natürlichen Feinde hätte die schnelle Dezimierung der betroffenen Cephalopoden kaum Zeit gelassen für eigentliche Adaptationsprozesse — es sei denn über ein Ausweichen in neue ökologische Nischen. Bei ökologischer Begünstigung der Beutetiere wäre kein Nahrungsmangel für die Cephalopoden aufgetreten.

Es könnten aber unabhängig vom Nahrungsangebot ökologische Bedingungen aufgetreten sein, auf die Cephalopoden mit fakultativer Unterernährung reagiert haben. Das Phänomen der "Freß-Unlust" im Aufzuchtversuch ist seit langem bekannt, aber bisher nicht im einzelnen erklärt.

Solange wir nicht genauere Aufschlüsse über die Ernährungsethologie, Okologie und Populationsdynamik unserer lebenden Cephalopoden haben, können die Ergebnisse von zahlenmäßig sehr begrenzten Laboratoriums-Versuchen nicht mehr als Diskussions-Beiträge zu Einzelaspekten liefern.

Wenn das Problem des Zwergwuchses verbunden mit Septendrängung aus Labor-Versuchen immerhin Nahrung für einigermaßen präzise Hypothesen erhält, so haben wir hinsichtlich der parallelen Zunahme von Protoconchgröße, also Eigröße, bei Ammoniten (WIEDMANN, 1973) keine experimentellen Hinweise von lebenden Cephalopoden. Sepia wird zwar trotz Unterernährung und Zwergwuchs geschlechtsreif (v. BOLETZKY, 1979), zeigt aber keine Tendenz zur Vergrößerung der — ohnehin schon sehr großen — Ovareier.

Das Phänomen eines umgekehrt proportionalen Verhältnisses zwischen Eigröße und Adultgröße bei vielen marinen Invertebraten ist im Laufe der letzten Jahrzehnte wiederholt diskutiert worden (z. B. CHIA, 1974). Dabei hat sich immer wieder gezeigt, daß für gewisse Gruppen schlüssige Modelle von Fortpflanzungsstrategien nicht unbesehen auf andere Tiergruppen übertragen werden können. Unter allen Umständen müssen die ökologischen Bedingungen, denen adaptive Prozesse gelten, in ihrer ganzen Komplexität in Betracht gezogen werden.

Die konstruktionsmorphologischen Grenzen, die der Adaptation eines komplizierten Schalen-Systems gesetzt sind, lassen sich verhältnismäßig klar fassen. Im Fall des Sepia-Schulpes werden unter "Streß"-Bedingungen in erster Linie Proportionen im zeitlichen und räumlichen Wachstums-Verlauf verändert. Dazu gehört auch die lange Verzögerung im Auftreten der Zwischenlamellen bei unterernährten Tieren.

Es ist denkbar, daß die "eingebaute Sicherung" zum Überdauern ungünstiger Perioden (in der Lebensspanne eines Individuums) bei anhaltendem Streß über Generationen die Selektion der entsprechenden Gen-Kombination beschleunigt. Wie der Genotypus des "genügsamen Zwerges" zur Neuverteilung seiner Fortpflanzungs-Investition findet (statt "harmonischer" Reduktion der Eigröße, der aber bei gegebenem Entwicklungstyp eine untere Grenze gesetzt ist, oder Beibehaltung der absoluten Eigröße durch Verringerung der Eizahl pro Individuum, besteht auch die Möglichkeit einer Vergrößerung der absoluten Eigröße auf Kosten der Eizahl), dafür lassen sich verschiedene Hypothesen ins Feld führen, deren experimentelle Überprüfung aber auf besonders große Schwierigkeiten stößt.

4. Zusammenfassung

Die Auswirkungen extremer Unterernährung auf Wachstum und Struktur des Schulps von Sepia officinalis werden beschrieben. Frühere Ergebnisse an Hunger-Sepien werden durch Dauerlicht-Versuche noch unterschritten (extremer Zwergwuchs, Frequenz der Septenbildung), bestätigt (Kammerhöhe, Septendrängung, Septenfältelung), bzw. ergänzt (Reduktion der Interseptallamellen in der Jugend). Möglichkeiten und Grenzen der Interpretation im Bereich der fossilen Cephalopoden werden diskutiert. Die wünschenswerte Dauerkontrolle sämtlicher eine Zuchtserie beeinflussenden Faktoren erfordert einen beträchtlichen technischen und finanziellen Aufwand, der im Augenblick nicht zu erbringen ist.

Summary

Effects of minimum food supply and other possible stress factors on the formation of the cuttlebone in Sepia officinalis are described and discussed.

Recent observations on the growth and structure of the cuttlebone reared under artificial conditions confirm earlier results, especially septal crowding in the shell of underfed animals. The absence of organic intracameral lamellae in underfed juveniles turned out to be the effect of a drastic delay in the formation program rather than complete suppression. These lamellae do appear in older animals even under minimum feeding conditions.

The use of experimental results concerning structural modifications and gross morphological alterations, which are probably of traumatic origin, in the interpretation of certain morphological and morphometrical features of fossil cephalopod shells is discussed. Emphasis is placed on the limits of their applicability.

Dank. Die Autoren danken Frl. M. SIMSON, die die SEM-Aufnahmen besorgte.

Literatur

- BANDEL, K. & v. BOLETZKY, S. (1979): A comparative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. — Veliger, 21: 313—354.
- 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.
 - (1979): Growth and life-span of Sepia officinalis under artificial conditions (Mollusca, Cephalopoda). — Rapp. Comm. int. Mer Médit., 25/26, (10): 159—163.
- V. BOLETZKY, S. & WIEDMANN, J. (1978): Schulp-Wachstum bei Sepia officinalis in Abhängigkeit von ökologischen Parametern. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 157: 103—106.
- CHIA, F. S. (1974): Energy relations of marine Invertebrate larvae. Thalassia jugosl., 10: 121—130.
- WIEDMANN, J. (1973): Ammoniten-Nuklei aus Schlämmproben der nordalpinen Obertrias — Ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung. — Mitt. Ges. Geol.-Bergbaustud., 21: 561—622.
 - (1978): On the significance of ammonite nuclei from sieve residues.
 Ann. Mines Géol., 28-I, Actes 6ème Colloque afr. Micropaléontologie, Tunis 1974, 135-143.