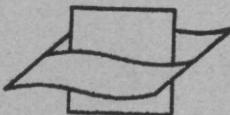


ZUR BIOLOGIE VON LOLIGO
VULGARIS LAM.

15946 VON

L. TINBERGEN UND J. VERWEY

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

*Extrait des Archives Néerlandaises de Zoologie, tome VII,
1^e et 2^e livraison (1945).*

Les Archives Néerlandaises de Zoologie forment la Série
IV B des Archives Néerlandaises des Sciences exactes et
naturelles et la continuation du Tijdschrift der Nederlandsche
Dierkundige Vereeniging.

ZUR BIOLOGIE VON LOLIGO VULGARIS LAM.

von

L. TINBERGEN und J. VERWEY

ZOOLOGISCHE STATION, DEN HELDER

In den Jahren 1932–1940 kaufte die Zoologische Station in Den Helder grosse Mengen Kalmare (*Loligo vulgaris Lam.*) von den dortigen Fischern. Anfangs geschah dies aus faunistischem Interesse, da die Art im Nordseegebiet selten sein sollte (TESCH 1908, GRIMPE 1925). Es zeigte sich sehr bald, dass dies für die Umgebung von Den Helder nicht zutrifft und dass die Tiere hier alljährlich in grosser Anzahl zum Laichgeschäft ins Küstenmeer wandern. VERWEY benutzte diese Gelegenheit die Biologie der Art auch in anderer Hinsicht zu studieren. Seine Beobachtungen bezogen sich insbesondere auf das Wachstum, die Fortpflanzungsverhältnisse und den Zug. Sie umfassten im Ganzen 12000 Stück, deren Grösse, Geschlecht, Entwicklungszustand der Gonaden, Fundort und Funddatum notiert wurden. Die Auswertung dieser Notizen überliess er TINBERGEN. Sie bildet das Thema des vorliegenden Beitrags, der von TINBERGEN, unter Mitarbeit von VERWEY, geschrieben wurde.

Diese Arbeit will nicht mehr sein als eine erste Orientierung, die zufolge der Methode eine gewisse Heterogenität zeigt. Die Wanderungen der Kalmare nehmen in ihr einen wichtigen Platz ein; es ist versucht worden, ihre Behandlung durch vergleichende Betrachtung wertvoller zu machen.

Der Inhalt ist nach folgenden Punkten angeordnet:

1. Wachstum und Alter; die Teilnahme der Altersklassen am Zuge	214
2. Das Geschlechtsverhältnis und die Reihenfolge der Geschlechter auf dem Zuge	225
3. Der Zyklus der Gonaden und seine Beziehungen zu den Wanderungen	231
4. Die Periodizität des Zuges	245
5. Die Häufigkeit der Laichzügler in den verschiedenen Jahren	248
6. Die Verbreitung der Kalmare bei Den Helder	
a. Die Gebietswahl in seiner Abhängigkeit von äusseren Faktoren	249
b. Das Vorkommen von ♂♂ und ♀♀ gesondert	261
c. Das Vorkommen der Eier	262
7. Der geographische Verlauf der Wanderungen	262
8. Zusammenfassung	278

I. WACHSTUM UND ALTER; DIE TEILNAHME DER ALTERSKLASSEN AM ZUGE

Bei unseren weiteren Betrachtungen ist Kenntnis des Wachstums und des Alters öfters unentbehrlich. Wir fangen deshalb mit diesem Abschnitt der Untersuchungen an.

Für die Feststellung des Wachstums benutzten wir vor Allem die Frequenzverteilung der Größen und zwar der ventralen Mantellängen. Altersmerkmale wie die Schuppen- und Otolithenringe der Fische wurden trotz wiederholter Bemühungen nicht gefunden.

In den Frequenzkurven wurden die gemessenen Längen folgendermassen in Klassen untergebracht: 10.5-11.4 cm wird 11 cm-Klasse, 11.5-12.4 cm wird 12 cm-Klasse u.s.w.

Die Beobachtungszeit ist in 4 Perioden („bis zum 20. V.“, „21. V.-20. VI.“, „21. VI.-20. VII.“ und „nach dem 20. VII.“) aufgeteilt, welche als solche von je einem Monat aufzufassen sind. Zwar sind in der ersten Periode auch vor dem 21. IV., in der letzten auch nach dem 20. VIII. gemessene Tiere begriffen, doch wurde die Mehrzahl der übrigen Messungen in der zweiten Hälfte der ersten, bzw. in der ersten Hälfte der letzten Periode vorgenommen, so dass die gefundenen Mittelwerte immerhin als Monatsziffern betrachtet werden können.

Zur Beurteilung des Wachstums der Männchen betrachten wir zunächst Abb. 1, in der die Messungen aller Jahre vereint sind. Die Frequenzkurven zeigen folgende Gipelpunkte:

bis zum 20. V.	13-14 cm	20-22 cm
21. V.-20. VI.	15 cm	23 cm
21. VI.-20. VII.	15-18 cm	23-27 cm
nach dem 20. VII.	17-18 cm	?

Man könnte in diesen Gipfeln zwei Jahresklassen sehen; verfolgt man diese aber in den Kurven der einzelnen Jahre (Abb. 2), so findet man viele Unregelmässigkeiten und daher ein wenig überzeugendes Bild. Es wäre also möglich, dass die Zweigipfligkeit der Abb. 1 rein zufällig entstanden ist und bei einer anderen Zusammenfügung der Jahre verschwinden würde. Dass letzteres jedoch nicht der Fall ist, geht aus Abb. 3 hervor, in der die Kurven für einige solcher Kombinationen eingezeichnet sind. Auch hier treten die zwei Gipfel recht deutlich hervor. Die Unregelmässigkeiten der Kurven der einzelnen Jahre sind also wahrscheinlich auf zu geringen Umfang des Tatsachenmaterials zurückzuführen.

Wir nehmen daher vorläufig an, dass zwei aufeinanderfolgende

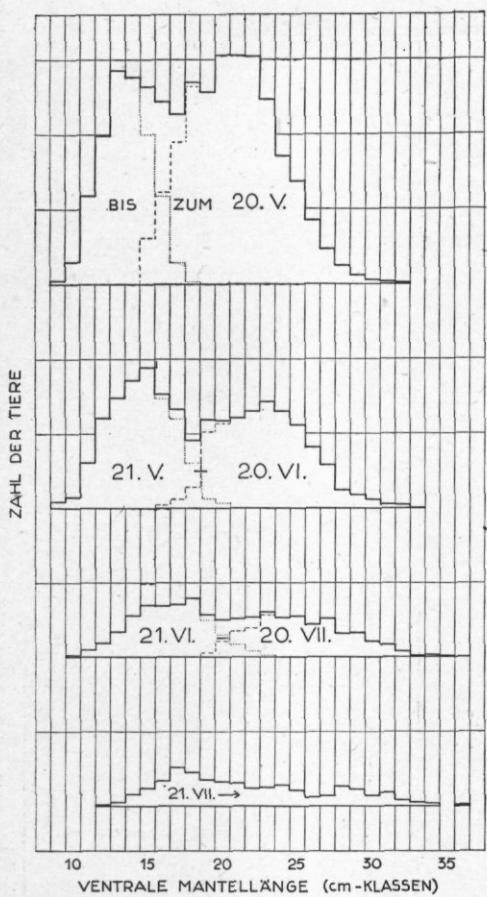


Abb. 1. Längenfrequenzkurven sämtlicher ♂♂. Nicht eingezzeichnet: 1 ♂ von 42 cm, 21. V.-20. VI.; 1 ♂ von 39 cm, 21. VII. →.

nehmen auf ungefähr 3½ cm, einschätzen wir, dass im Meere das jährliche Temperaturmaximum etwas später als auf dem Lande erreicht wird und in Küstennähe auf Ende Juli, Anfang August zu setzen ist. Die Tiere der 13 cm-Klasse würden also in der Periode 21. X.-20. XI. einen Gipfel bei 21 cm zeigen und müssten – wenn sie tatsächlich mit der 21 cm-Klasse des nächsten Jahres korrespondierten – während der Periode 5. XI.-5. V. nicht wachsen. Durch ihre Abwesenheit im Beobachtungsgebiet sind aus dieser Jahreszeit keine Beobach-

Jahresklassen von ♂♂ am Laichzuge teilnehmen. Nach ihrer ventralen Mantellänge in der Periode bis zum 20. V. werden wir sie als „13 cm-Klasse“ und „21 cm-Klasse“ bezeichnen.

Inwieweit diese Annahme berechtigt ist, kann uns in erster Linie der Wachstumsverlauf zeigen. Zwischen der ersten und letzten Messungsperiode, d.h. im Durchschnitt etwa vom 5. V. bis zum 5. VIII., beträgt das Wachstum der Tiere der 13 cm-Klasse nach obiger Tabelle 4 cm. Nehmen wir an, dass die Wassertemperatur den Zuwachs bestimmt, so können wir das Wachstum in den nächsten 3 Monaten (nämlich in der Periode 5. VIII.-5. XI.) auf etwas weniger als 4 cm, wir wollen an-

Dabei berücksichtigen

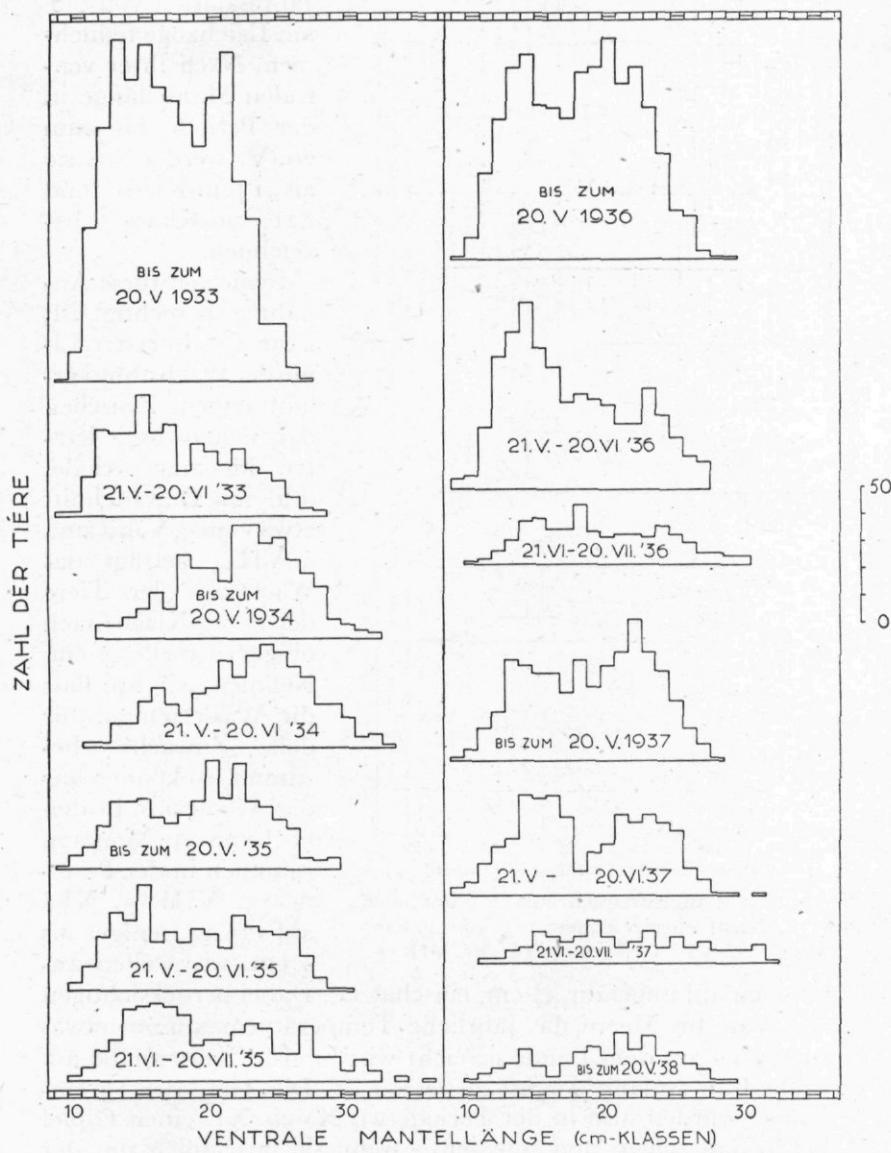


Abb. 2. Längenfrequenzkurven der ♂♂. Daten der einzelnen Jahre. Einige sehr kleine Monatfänge sind nicht eingetragen.

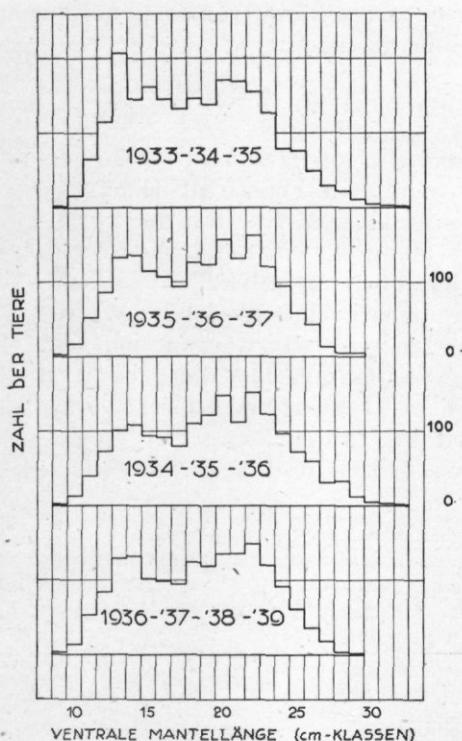


Abb. 3. Längenfrequenzkurven der ♂♂. Periode bis zum 20. V. Kombinationen verschiedener Jahre. Siehe den Text.

Klasse und 1934 die 21 cm-Klasse verhältnismässig häufig, was darauf hindeutet mag, dass die beiden identisch sind. Weitere Argumente für oder gegen unsere Auffassung sind aber aus dem Material kaum abzuleiten.

Es fragt sich nun, wie alt die 13 cm-Klasse ist. Leider stehen uns von den ersten Jugendstadien nur wenige Angaben zur Verfügung. Die im Juni und Juli öfters im Aquarium unsrer Station ausschlüpfenden Kalmar sind etwa 0.5 cm lang. Drei an der belgischen Küste (Ostende) am 4. IX. 1934 gefangene Jungtiere hatten laut freundlicher Mitteilung von Dr. ADAM (1941 in litt.) ventrale Mantellängen von 2.6, 3.5 und 4.0 cm. Bei 6 ♂♂, die zwischen dem 28. IX. und 24. X. 1934 bei Den Helder erbeutet wurden, betrug die ventrale Mantellänge 6.0, 7.9, 9.4, 9.8, 10.3 und 10.4 cm. Schliesslich wurden zwischen dem 24. XI. und dem

tungen vorhanden; wir besitzen solche aber für die jungen, eben geborenen Tiere und aus diesen geht hervor, dass bei ihnen während der Wintermonate das Wachstum tatsächlich fast still steht. Der Zuwachs der im Sommer geborenen Tiere beträgt nämlich, wie sich weiter unten zeigen wird, vom Juni (Juli) bis Anfang Oktober etwa $8\frac{1}{2}$ cm (Anfangslänge $\frac{1}{2}$ cm), von Anfang Oktober bis Anfang Dezember etwa 3 cm und von Anfang Dezember bis Anfang Mai nur etwa $1\frac{1}{2}$ cm. Diese Überlegungen haben uns deshalb davon überzeugt, dass die 13 cm-Klasse mit der 21 cm-Klasse des nächsten Jahres identisch ist.

Die relative Häufigkeit der beiden Klassen in verschiedenen Jahren könnte auch Hinweise auf ihre gegenseitigen Beziehungen geben. So ist 1933 die 13 cm-

18. XII. 1939 19 ♂♂ mit einer mittleren Länge von 12.1 cm und nachfolgender Frequenzverteilung gefangen:

9	10	11	12	13	14	15	16	cm
4	2	2	3	2	2	3	1	Stück

Zur selben Größenklasse gehört ein von HERTLING (1929) erwähntes ♂ von 12.3 cm, Dez. 1928, beim Feuerschiff Haaks.

Von letzterer Gruppe nun ist es klar, dass sie mit der 13 cm-Klasse des nächsten Frühlings identisch sein muss. Wenn man weiter annimmt, dass diese Tiere etwa ein halbes Jahr alt sind, kann man alle eben erwähnten Stücke in einer fliessenden Wachstumskurve zusammenbringen. Letzteres ist zwar an sich kein Beweis für die Richtigkeit der Annahme, dass die genannten Herbst- und Wintertiere zur 13 cm-Klasse des nächsten Frühlings gehören. Diese Annahme wird aber durch RAJAS (1935) Messungen des postembryonalen Wachstums in starkem Masse unterstützt.

Frl. RAJA gibt viele Gewichte von bei Neapel gefangenen jungen *Loligo vulgaris*. Die Tiere wurden auch gemessen; leider sind die Längen aber nicht erwähnt. Da wir nicht in Verbindung mit Frl. RAJA kommen konnten, waren wir gezwungen die genannten Gewichte mit Hilfe der in Holland gefundenen Verhältniszahl $\frac{\text{ventrale Mantellänge}}{\text{Gewicht}}$ auf Längendaten zurückzuführen. Hierbei kamen wir zum folgenden Ergebnis:

Juli:	ventrale Mantellänge	1-4 cm,	durchschn.	1 cm
Aug.:	"	1-6 cm,	"	3 cm
Sept.:	"	1-7 cm,	"	4 cm
Okt., Nov.:	"	4-10 cm,	"	7 cm
Dez., Jan.:	"	9-16 cm,	"	12½ cm

Das Wachstum ist also fast dasselbe wie das von uns für Den Helder angenommene.

LO BIANCO (1909) gibt eine viel raschere Zunahme, gleichfalls für die Umgebung Neapels, an. Nach diesem Autor würden die im Mai geborenen Tiere im Dezember nämlich schon 20 cm lang sein. Da er seine Beobachtungen aber nur summarisch gibt, ist es nicht möglich, ausfindig zu machen, ob hier vielleicht ein Irrtum vorliegt.

In dieser Beziehung interessieren uns auch die Masse einiger von ADAM (1942, in litt.) untersuchten Jungtiere der afrikanischen Westküste (Pulpito Baie, Villa Cisneros und Angra de Cintra (Rio de Oro)), welche im November 1935 und 1936 gesammelt wurden:

2	3	4	5	6	7	cm
1	4	2	11	12	4	Stück

Genau wie die neapolitanischen Tiere waren diese etwas kleiner als die holländischen Novembertiere; sie waren also entweder langsamer gewachsen oder später geboren.

Abb. 4 gibt eine schematische Übersicht unserer Beobachtungen über das Wachstum der ♂♂. Sie gründet sich auf Abb. 1. Wir haben ja die dort gegebenen Kurven so interpretiert, dass die zwei Gipfel die zwei Jahresklassen andeuten, die beim Laichzuge eine Rolle spielen. Die Frequenzkurven von jeder dieser

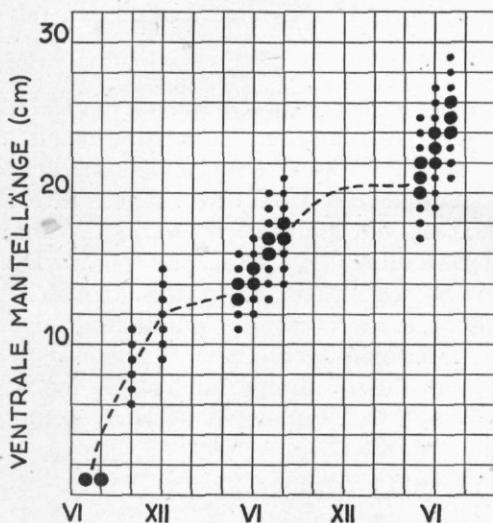


Abb. 4 Schematische Übersicht des Wachstums der ♂♂.

zwei Jahresklassen sind in Abb. 1 schätzungsweise eingezeichnet unter der Annahme, dass die Verteilung der 13 cm-Klasse symmetrisch sei, was natürlich nicht richtig zu sein braucht, uns für unsre Zwecke aber erlaubt scheint. Die so erhaltenen Einzelkurven sind in Abb. 4 in wiederum vereinfachter Form eingezeichnet worden. Wir bekommen so eine klare Übersicht über das Wachstum bis zur Vollendung des zweiten Lebensjahrs. Der Gipfel der etwa 24 Monate alten Tiere liegt nach Abb. 1 bei 24–26 cm; die grössten unter ihnen sind 30 bis 36 cm lang. Einzelne, grössere Tiere gehören wahrscheinlich einer älteren, wohl der dritten Jahresklasse an. Vor Allem scheint uns dies von zwei Stücken der Fall zu sein: ♂ 38.7 cm (21. VII. 1933) und ♂ 42.4 cm (3. VI. 1939).

Bei dem Laichzuge spielen also nur zwei Jahresklassen eine wesentliche Rolle.

Es fällt auf, dass die zweijährigen Tiere im Durchschnitt etwas häufiger sind als die einjährigen, während man von einer älteren

Jahresklasse erwarten würde, dass sie durch Sterblichkeit abgenommen hätte. Wir messen aber nur Laichzügler. Anscheinend nimmt von den einjährigen Tieren ein geringerer Prozentsatz am Zuge teil als von den zweijährigen. Das Missverhältnis zwischen ein- und zweijährigen ist am grössten in der Periode bis zum 20. V. Hieraus geht hervor, dass die zweijährigen relativ früher einwandern als die einjährigen.

Das Wachstum der Weibchen scheint von der Geburt bis zum ersten Winter nicht von dem der ♂♂ abzuweichen. So weisen 8 Oktobertiere keinen grossen Unterschied zu den oben beschriebenen ♂♂ aus diesem Monat auf, indem ihre Länge 6.0, 7.3, 7.4, 7.5, 8.0, 8.5, 8.8 und 9.0 cm beträgt. Während 19 im November und Dezember 1939 gefangene ♂♂ im Durchschnitt 12.1 cm messen (S. 218), haben 14 in derselben Zeit gefangene ♀♀ eine durchschnittliche ventrale Mantellänge von 11.7 cm.

Die im Sommerhalbjahr gefundenen Längenfrequenzkurven geben aber ein ganz anderes Bild als diejenigen der ♂♂. In Abb. 5 sehen wir sie als schmale symmetrische Kurven mit folgenden Gipelpunkten:

- bis zum 20. V. 14-15 cm,
- 21. V.-20. VI. 14-15 cm,
- 21. VI.-20. VII. 15-16 cm,
- nach dem 20. VII. 15-17 cm.

In der ersten Periode liegt der Gipfel etwa 1 cm höher als bei den einjährigen ♂♂; später bleibt er aber ganz zurück.

Man könnte sich nun durch den Anblick der symmetrischen eingipfligen Kurven zu der Folgerung verleiten lassen, dass die ♀♀ nur eine einzige Jahresklasse umfassen. Es wäre aber auch denkbar, dass es mehrere Jahresklassen gäbe, die durch teilweises Zusammenfallen eine gemeinsame „Trug“-kurve bilden. Welche der beiden Lösungen zutrifft, ist aus den Gesamtkurven nicht zu erkennen. Wir brauchen hierzu die Kurven der einzelnen Jahre, welche zum grössten Teil in der Abb. 6 dargestellt sind und deren Gipfel weiter in untenstehender Tabelle zusammengefasst werden.

	1933	1934	1935	1936	1937	
bis zum 20. V.	14-15	17-18	14-15	14-15	14-15	cm
21. V.-20. VI.	13-15	17-19	<15	14	14	cm
21. VI.-20. VII.	16	16-19	15-16	15	16	cm
nach dem 20. VII.	17	?	16	15-16	17	cm

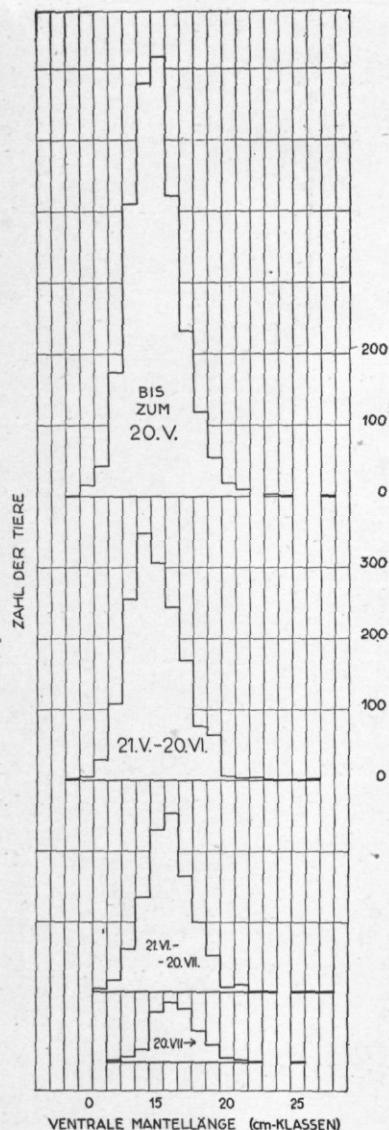


Abb. 5. Längenfrequenzkurven sämtlicher ♀♀.

Die Gipfel liegen in den verschiedenen Jahren bei etwa der selben Mantellänge; nur im Jahre 1934 sind sie erheblich nach rechts verschoben. Gesetzt der Fall, es handelte sich bei den ♀♀ nur um eine einzige Jahresklasse, so müsste das Wachstum im Nachsommer 1933 oder im Winter 1933-'34 etwa 20% stärker als gewöhnlich gewesen sein. Wenn wir jetzt die Diagramme der ♂♂ zum Vergleich heranziehen, zeigt es sich, dass bei den Tieren dieses Geschlechtes im Jahre 1934 die Gipfel bedeutend weniger als 20% und zwar für die einjährigen etwa 10% und für die zweijährigen 5% über den durchschnittlichen liegen. Man findet nämlich:

	Einjährige:	Zweijährige:
bis zum 20. V. 1934	16??	22-23 cm
durchschn.	13-14	21 cm
21. V.-20. VI. 1934	16	23-25 cm
durchschn.	14-15	22-24 cm

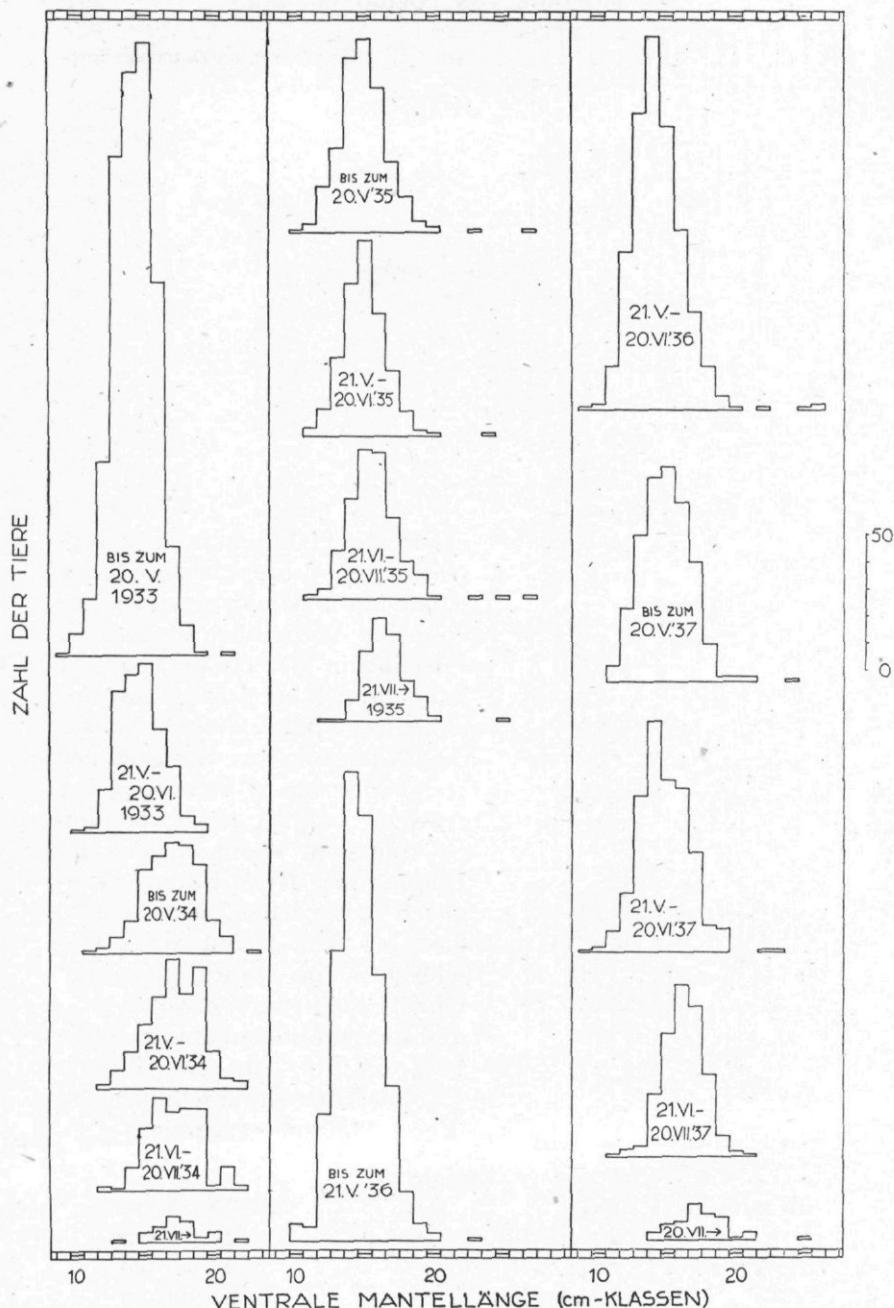


Abb. 6. Längenfrequenzkurven der ♀♀. Daten der einzelnen Jahre. Einige sehr kleine Monatfänge sind nicht eingetragen.

Deshalb ist es nicht wahrscheinlich, dass die abweichende Lage des Weibchengipfels im Jahre 1934 nur vom starken Wachstum im Jahre 1933 hervorgerufen wurde. Wir sahen schon S. 217, dass 1934 die einjährigen ♂♂ verhältnismässig sehr wenig häufig waren, woraus wir vielleicht folgern dürfen, dass die Brut 1933 schlecht gelang. Es ist nicht wahrscheinlich, dass letzteres nur für die ♂♂ und nicht auch für die ♀♀ gelten würde. Die im Jahre 1934 gefundenen abnorm grossen Längenwerte der ♀♀ müssen denn auch nach unsrer Ansicht so gedeutet werden, dass nicht nur die Tiere im vorangehenden Jahre schnell gewachsen sind, sondern auch der Prözentsatz der einjährigen Tiere abnorm klein war.

Schlechtes Gelingen der Brut und gutes Wachstum der Tiere sind, im Allgemeinen, nicht unvereinbar, da das Gelingen der Brut von anderen Faktoren abhängig sein kann als das Wachstum der jungen Tiere. So könnte der extrem warme Herbst 1933 das Wachstum stark gefördert haben, während er ohne Einfluss auf das Gelingen der Brut blieb.

Wir nehmen also an, dass die ♀♀, wie die ♂♂, aus Tieren von zwei Jahressklassen bestehen, deren Längenfrequenzkurven zusammen ein eingipfliges Diagramm bilden. Die Lage der Gipfel der einzelnen Jahressklassen im Monat Mai schätzen wir für die einjährigen auf 13–14 cm und für die zweijährigen auf 17 cm. Ersteren Wert haben wir gewählt, weil die Tiere nach S. 220 in ihrem Geburtsjahr etwa gleich schnell wie die ♂♂ wachsen, deren Gipfel ja den genannten Wert hat. Letzterer Wert beruht auf den Beobachtungen des Jahres 1934. Wir nehmen nämlich an, dass in diesem Jahr der beobachtete Gipfel (17–18 cm), dank der geringen Zahl der einjährigen, sich nicht viel von dem der zweijährigen unterscheidet. Wir zeigten aber ausserdem, dass die Längenwerte der zweijährigen ♂♂ im Jahre 1934 etwa 5% höher als im Durchschnittsjahr lagen. Deshalb schätzen wir den normalen Gipfel der zweijährigen ♀♀ auf ungefähr 17 cm.

Nach dieser Auffassung würde das Wachstum der ♀♀ vom Monat Mai am Ende des ersten bis zum Mai am Ende des zweiten Lebensjahres rund 3 cm betragen, d.h. noch nicht die Hälfte der entsprechenden Längenzunahme der ♂♂, die wir (vgl. S. 215) auf 7–8 cm veranschlagen können. Das stimmt gut zu den direkten Beobachtungen des Wachstums während der Sommermonate. Denn die Längen der einjährigen ♂♂ nehmen während der Periode 5. V.–5. VIII. um 4 cm zu (Abb. 1) und diejenigen sämtlicher ♀♀ nur um kaum 2 cm (Abb. 5). Es ist

also klar, dass die einjährigen ♀♀ während der Periode 5. V.–5. VIII. weniger als 2 cm zunehmen, d.h., wie bei der obigen Schätzung der jährlichen Längenzunahme, weniger als die Hälfte des Zuwachses der ♂♂. Die Sommerbeobachtungen unterstützen also die Annahme des Bestehens zweier Jahresklassen bei den ♀♀. Trotz der grossen Unterschiede in den Frequenzkurven der ♂♂ und ♀♀ müssen wir also annehmen, dass auch unter den ♀♀ ein und zwei Jahre alte Tiere vorkommen.

Vielelleicht findet man auch Weibchen höheren Alters. Es gibt einzelne, 23–27 cm messende Stücke, von denen man nicht feststellen kann, ob sie sehr stark ausgewachsene zweijährige oder normale dreijährige Tiere sind (vgl. Abb. 6). Wir nehmen inzwischen an, dass letzteres zutrifft.

Schliesslich muss hervorgehoben werden, dass die grösseren ♀♀, wie die älteren ♂♂, etwas früher als die kleineren ins Küstengebiet kommen. Denn im Durchschnitt nimmt die Länge der ♀♀ zwischen dem 1. und 2. Beobachtungsmonat (Abb. 5) etwas ab, während man Zunahme oder höchstens Stillstand erwarten würde, wenn die Population von unveränderlicher Zusammensetzung wäre. Es findet also eine relative Zunahme der Anzahl der jüngeren Tiere statt.

Betrachten wir jetzt nochmals einige unsrer Ergebnisse. Wie wir sahen, erreichen die ♂♂ nach einem Jahr eine durchschnittliche Länge von 13–14 cm und ein Jahr später von 21 cm. Bei den ♀♀ betragen diese Zahlen etwa 13–14 cm und ungefähr 17 cm. Nach ihrem ersten Jahre wachsen die ♀♀ also bedeutend langsamer als die ♂♂. Es liegt auf der Hand, hier Zusammenhang mit der grossen Energie zu suchen, welche die Eierproduktion bei den ♀♀ fordert. Letztere fängt bei unsrer Art zwischen Dezember und April des ersten Lebensjahres an.

Über das Wachstum von *Loligo vulgaris* in anderen Gebieten ist leider nicht so viel bekannt, dass wir hier Vergleichungen anstellen können. Auch von verhältnismässig wenigen anderen Cephalopodenarten liegen zuverlässige Daten vor.

Die amerikanische *Loligo pealii* Les. wächst ungefähr gleich schnell wie *Loligo vulgaris*. Auch hier hat das ♀ nach dem ersten Lebensjahre ein langsameres Wachstum als das ♂. VERRILL (1882) gibt an, dass im Juni geborene Stücke dieser Art im November eine ventrale Mantellänge von 8 cm erreichen. Im Mai und Juni des nächsten Jahres schwanken die Längen der einjährigen zwischen 6 und 18 cm, die der zweijährigen ♂♂ zwischen 20

und 27.5 cm, die der zweijährigen ♀♀ zwischen 17.5 und 22.5 cm. Ältere Tiere kommen wenig vor; auch hierin ähnelt die Art der unsrigen.

Dagegen erreicht *Sepia officinalis* L. an der holländischen Küste ein höheres Alter. Tiere von 3 Jahren sind nach unserer Feststellung ziemlich häufig; wahrscheinlich kommen noch ältere vor. Wie bei *Loligo vulgaris* wachsen die ♀♀ von *Sepia officinalis* in ihrem zweiten Lebensjahre langsamer als die ♂♂.

Sowohl die ♂♂ wie die ♀♀ von *Loligo vulgaris* ziehen im zweiten Lebensjahr früher ins Küstenmeer hinein als im ersten. Solch eine Reihenfolge der Altersklassen ist bei vielen zum Fortpflanzungsgebiet wandernden Tieren festgestellt worden.

Einige Beispiele folgen hier; auf Vollständigkeit müssen wir aber verzichten.

Ein früherer Zug der älteren Tiere ist unter den Cephalopoden bei *Sepia officinalis* L. festgestellt worden (eigene Beobachtungen), unter den Fischen bei *Clupea harengus* L.¹⁾, *Oncorhynchus tschawytscha* (Walbaum), *Salmo salar* L., *Salmo trutta* L., *Fundulus heteroclitus* (L.), *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas), *Merluccius vulgaris* Flem., (SCHEURING 1929-'30) und unter den Vögeln „vielfach bei grösseren Arten“ (STRESEMANN 1927-'34) [So bei *Ardea cinerea* L. (VERWEY 1930), *Ciconia ciconia* L. (SCHÜZ 1940), *Phalacrocorax carbo sinensis* (Shaw & Nodder) (KORTLANDT 1942)], weiter bei *Sturnus vulgaris* L. (KLUYVER 1935, VAN DOBBEN und MÖRZER BRUYNS 1939), *Melospiza melodia* (Wilson) (NICE 1937). Die umgekehrte Reihenfolge scheint beim Hecht (*Esox lucius* L.) vorzukommen (SCHEURING 1929-'30). Keinen Unterschied im Erscheinungsdatum zeigen die verschiedenen Altersklassen der Feldlerche *Alauda arvensis* L. (VAN DOBBEN und MÖRZER BRUYNS 1939).

Bei der Mehrzahl dieser Arten scheinen also wie bei *Loligo vulgaris* die älteren Tiere früher als die jüngeren ins Laichgebiet zu wandern.

Bei Vögeln vollzieht sich die geschlechtliche Reifung öfters gleichartig. Für die schon erwähnten Arten *Sturnus vulgaris* und *Melospiza melodia* haben z.B. KLUYVER (1935) und NICE (1937) festgestellt, dass die Gelege einjähriger ♀♀ durchschnittlich später als die der überjährigen erscheinen. Hierin äussert sich der enge Zusammenhang zwischen Zugtrieb und Reife, der frühere Autoren zu der Annahme verführt hat, die Reife sei die Ursache des Erwachens des Zugriebes (vgl. S. 247).

Nach diesem Zustand bei den Vögeln zu urteilen, könnte man erwarten, dass auch bei *Loligo vulgaris* die einjährige Tiere später reifen als die überjährigen. Dies konnte nicht festgestellt werden, weil während der Reifungszeit zu wenige Stücke erbeutet wurden (vgl. Abschnitt 3). Bei *Sepia officinalis* ist dieses nach unseren Beobachtungen tatsächlich der Fall.

2. DAS GESCHLECHTSVERHÄLTNIS UND DIE REIHENFOLGE DER GESCHLECHTER AUF DEM ZUGE

Insgesamt wurden 7484 ♂♂ und 5657 ♀♀ empfangen, d.h. 57.0% ♂♂ oder 132 ♂♂ auf je 100 ♀♀. In den einzelnen Jahren kann das Geschlechtsverhältnis beträchtliche Schwankungen auf-

¹⁾ Nach HODGSON (1934) soll jedoch in der südlichen Nordsee die umgekehrte Reihenfolge auftreten.

weisen. So wurden 1933 58% ♂♂ erbeutet; 1934 61%; 1935 60%; 1936 53% und 1937 53%. In jedem dieser Jahre wurden mehr als 1500 Tiere untersucht.

Der Wert dieser Zahlen ist recht ungewiss. Es besteht z.B. die Möglichkeit, dass die ♂♂ sich leichter fangen lassen als die ♀♀. Ausserdem ist die Interpretierung der Ergebnisse bei einer wandernden Art wie der unsrigen nicht einfach. Das ungleiche Geschlechtsverhältnis könnte nämlich auf einer grösseren Zahl der ziehenden ♂♂, auch aber auf einer längeren Verbleibszeit pro ♂ Individuum beruhen. Schliesslich muss man damit rechnen, dass man nur über das Geschlechtsverhältnis der am Laichzuge ins holländische Küstengebiet teilnehmenden Tiere Schlüsse ziehen kann und dass diese Schlüsse sich nicht ohne Weiteres für die ganze Art verallgemeinern lassen.

Weniger gefährlich ist die Deutung der Änderung des Geschlechtsverhältnisses im Laufe jedes Jahres. Aus dieser ist die Reihenfolge im Auftreten der Geschlechter auf dem Zuge abzuleiten; letztere ist schon bei sehr verschiedenen Wandertieren bekannt und gibt Anlass zu Vergleichungen.

Abb. 7 gibt die diesbezüglichen Zahlen im Gesamtergebnis.

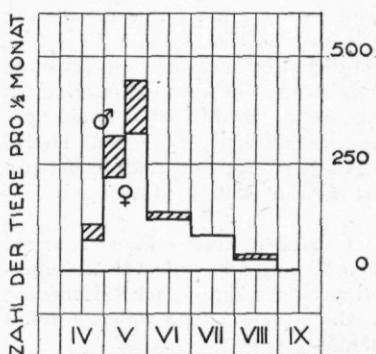


Abb. 7. Vorkommen von ♂♂ und ♀♀. Durchschnittswerte 1932-1940. Zahlen für ♂♂ und ♀♀ von der Basislinie zu rechnen.

etwas gesteigerte ♂♂-Zahl, nämlich 62%. All diese Zahlen scheinen ziemlich eindeutig; vergleicht man aber das Ergebnis in den einzelnen Jahren, so scheint diese Reihenfolge der Ge-

Es ist klar, dass ♂♂ und ♀♀ fast zu gleicher Zeit im Küstengebiet eintreffen, die ♀♀ aber im Durchschnitt bis etwas später im Jahr zur Beobachtung kommen als die ♂♂. Bei genauer Betrachtung der Fangzahlen erhält man jedoch den Eindruck, dass die ♂♂ verhältnismässig etwas früher als die ♀♀ ankommen, denn ihre relative Häufigkeit nimmt allmählich ab und beträgt im April 61%, im Mai 58%, im Juni 53% und im Juli-August 53%. Betrachtet man die Fänge aus der ersten Woche des April, in der die Tiere häufig sind, gesondert, so findet man eine noch

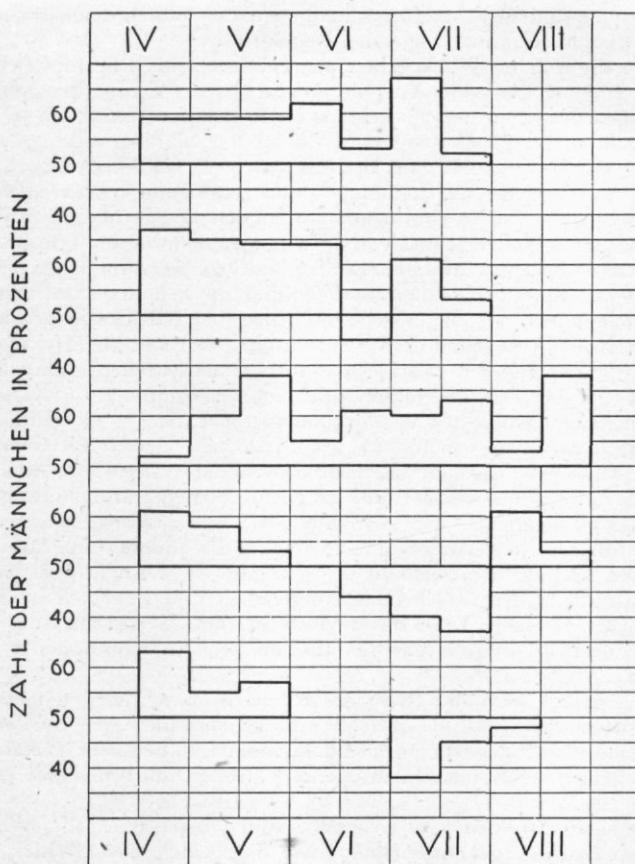


Abb. 8. Geschlechtsverhältnis in den einzelnen Jahren.

schlechter doch nicht jedes Jahr vorzukommen. Abb. 8 stellt die diesbezüglichen Daten dar. In den Jahren 1933 und 1934 kommen die beiden Geschlechter etwa zu gleicher Zeit an; 1935 erscheinen die ♀♀ relativ früher, 1936 und 1937 schliesslich die ♂♂.

Wir werden dieses Ergebnis mit einigen Literaturdaten von anderen Tierarten vergleichen.

Am besten sind wir über diese Verhältnisse bei den Vögeln unterrichtet. Tabelle 1 zeigt verschiedene Beispiele. Anscheinend sind die drei denkbaren Möglichkeiten ($\delta\delta$ vor ♀♀; ♀♀ vor $\delta\delta$; $\delta\delta$ und ♀♀ zu gleicher Zeit) alle erfüllt. Für uns ist es weiter von Interesse, dass die Reihenfolge der Geschlechter bei den Vögeln Zusammenhänge mit der Paarungsbiologie

aufweist. Deshalb sind auch Angaben über diese in der Tabelle aufgenommen worden. Wir kommen nun zu folgenden Regeln:

Bei Arten, die sich im Wintergebiet paaren, bzw. eine Ehe fürs Leben schließen, erscheinen die beiden Geschlechter zu gleicher Zeit im Brutgebiet. Dagegen zeigen die Arten, welche sich erst im Brutgebiet paaren, ein wechselndes Verhalten. Ihr Benehmen hängt von der Paarbildungsweise ab. Zur Beschreibung der Unterschiede lässt sich am besten die von MAKKINK (1942) entworfene Einteilung in „territoriogame“ und „soziogame“ Arten anwenden. MAKKINK spricht von Territoriogamie, wenn sich die Paarbildung mittels der Revierbesetzung vollzieht und von Soziogamie, wenn sie im Trupp und vor der Revierbesetzung stattfindet. Die Territoriogamie verläuft nach folgendem Schema. Eines der Geschlechter (bei den meisten Arten das männliche) besetzt eine eng begrenzte Stelle und führt hier Balzhandlungen aus, deren Funktion die Abstossung der Geschlechtsgenossen und die Heranlokung der Tiere des anderen Geschlechtes ist. Letztere streifen umher und binden sich erst bei der Paarbildung an einen bestimmten Ort. Dieses „Territoriumssystem“ ist bei den Vögeln (und auch bei anderen Tiergruppen) weit verbreitet. Es wurde von B. ALTUM entdeckt und von H. E. HOWARD zum ersten Male einer ausführlichen Diskussion unterworfen; für weitere Einzelheiten müssen wir auf die diesbezügliche Vogelliteratur hinweisen.

Bei den territoriogamen Arten zieht nun als Regel das revierbesetzende Geschlecht früher im Jahre zum Sommergebiet als das andere. Eine Ausnahme bildet der Kiebitz, der bestimmt territoriogam ist, bei dem aber nach RINKEL (1940) die beiden Geschlechter zur gleichen Zeit ziehen. Trotzdem erscheint nach demselben Autor das revierbesetzende Geschlecht (das ♂) etwas früher im Brutbiotop, so dass sich die Analogie mit den übrigen Arten wieder zeigt.

Wie schon gesagt wird die Rolle des Revierbesetzers bei den meisten territoriogamen Arten vom ♂ gespielt. Es gibt nur einzelne Arten, bei denen sie vom ♀ erfüllt wird. Bei dem einzigen dokumentierten Beispiel (*Phalaropus lobatus*) erscheinen auch tatsächlich die ♀♀ früher im Brutgebiet (sieh Tabelle 1).

Die soziogamen Arten sind im Gegensatz zum Obigen nach aller Wahrscheinlichkeit dadurch gekennzeichnet, dass die beiden Geschlechter zur gleichen Zeit erscheinen. Allerdings ist uns dieses nur von zwei Beispielen (*Charadrius hiaticula* und *Larus argentatus*) bekannt. Andere Arten sind nicht untersucht worden (Es sei hinzugefügt, dass *Larus argentatus* zwar kein charakteristischer Zugvogel ist, jedoch im Frühling eine bestimmte Entfernung vom Nahrungsgebiet zum Brutgebiet zurückzulegen hat).

So scheint bei den Vögeln die Trennung der Geschlechter auf dem Frühlingszuge mit der Territoriogamie verknüpft zu sein. Der Zusammenhang ist so eng, dass man annehmen muss, dass das frühere Erscheinen des revierbesetzenden Geschlechtes notwendig oder wenigstens für die betreffenden Arten vorteilhaft ist.

HOWARD (1920, S. 43) sucht die biologische Bedeutung der Erscheinung hierin, dass die später kommenden ♀♀ einen gleichmässig verbreiteten Männchenbestand antreffen. In welcher Weise dies den Erfolg der Fortpflanzung fördern könnte, erklärt er aber nicht. HOWARDS Deutung kommt uns nicht zwingend vor. Wir sind aber nicht imstande, sie durch eine befriedigendere zu ersetzen und können deshalb nur die Folgerung machen,

TABELLE I

Die Reihenfolge der Geschlechter auf dem Frühlingszuge verschiedener Vogelarten, mit Angaben über die Paarbildung.

N.B. Das Symbol hinter „territoriogam“ gibt das Geschlecht des Revierbesetzers an.

Art	Literatur zur Reihenfolge	Paarbildung	Literatur zur Paarbildung
A. ♂♂ vor ♀♀:			
<i>Sturnus vulgaris</i> L.	HICKS (bei KLUYVER 1935), VAN DOBBEN und MÖRZER BRUYNS 1939	territoriogam ♂	KLUYVER 1933
<i>Fringilla coelebs</i> L.	HAMMER 1928	territoriogam ♂	HOWARD 1920
<i>Melospiza melodia</i> (Wilson)	NICE 1937	territoriogam ♂	NICE 1937
<i>Plectrophenax nivalis</i> (L.)	N. TINBERGEN 1939	territoriogam ♂	N. TINBERGEN 1939
<i>Alauda arvensis</i> L.	SAXTORPH 1928, VAN DOBBEN und MÖRZER BRUYNS 1939	territoriogam ♂	HOWARD 1920
<i>Sylvidae</i>	HOWARD 1920	territoriogam ♂	HOWARD 1920
<i>Ardea cinerea</i> L.	VERWEY 1930	territoriogam ♂	VERWEY 1930
B. ♀♀ vor ♂♂:			
<i>Phalaropus lobatus</i>	N. TINBERGEN 1935	territoriogam ♀	N. TINBERGEN 1935
C. ♂♂ und ♀♀ zu gleicher Zeit:			
<i>Anser anser</i> (L.)	NIETHAMMER 1937-'38	Paarung fürs Leben	HEINROTH 1911
<i>Anas platyrhyncha</i> (L.)	NIETHAMMER 1937-'38	Paarung im Wintergebiet	HEINROTH 1911
<i>Anas querquedula</i> L.	NIETHAMMER 1937-'38	Paarung im Wintergebiet	HEINROTH 1911
<i>Charadrius hiaticula</i> L.	LAVEN 1940	soziogam	LAVEN 1940
<i>Larus argentatus</i> Pont.	N. TINBERGEN mündl.	soziogam	N. TINBERGEN 1932

dass es noch unklar ist, welche Bedeutung das frühere Erscheinen des territoriumbesetzenden Geschlechtes hat.

Die Erscheinung der festen Reihenfolge kann zwei Ursachen haben: entweder fangen die beiden Geschlechter zur selben Zeit den Frühlingszug an, doch wandern ungleich schnell, oder aber das zuerst erscheinende Geschlecht verlässt das Überwinterungsgebiet eher. Wir können in dieser Beziehung nur sagen, dass bei *Sturnus vulgaris* wahrscheinlich letztere Möglichkeit zutrifft, da sich die Reihenfolge schon in geringer Entfernung vom Wintergebiete feststellen lässt. Hier scheinen also die Geschlechter ungleiche Schwelten für die zugauslösenden Reize zu haben.

In der Gruppe der Säugetiere finden wir einige Arten, die, wie die Zugvögel, alljährlich zu ihrem Fortpflanzungsgebiet wandern. In HILZHEIMERS Zusammenstellung (1929) lesen wir, dass diese Wanderungen bei dem See-Elefanten (*Mirounga leonina* (L.)), dem Seelöwen (*Eumetopias* spec.) und dem Seebären (*Arctocephalus ursinus* (L.)) von den ♂♂ frühzeitiger ausgeführt werden als von den ♀♀. In dieser Beziehung interessieren die gleichfalls von HILZHEIMER (1914, 1929) zitierten biologischen Darstellungen dieser Arten. Die ♂♂ des See-Elefanten und des Seebären (vom Seelöwen werden keine Einzelheiten gegeben) besetzen am Anfang der Fortpflanzungszeit bestimmte Stellen am Strand, deren Besitz sie sich streitig machen und an denen sie die Weibchenscharren erwarten. Wenn auch ihr Verhalten nicht in jeder Hinsicht mit dem der obenbeschriebenen Vögeln übereinstimmt, so scheint uns doch die Analogie mit dem Territoriumsystem so weitgehend zu sein, dass wir es wagen, auch bei diesen Seesäugetieren von Territorialgamie zu sprechen. Wie bei den Vögeln sehen wir also auch hier, dass die zeitliche Trennung der Geschlechter auf dem Laichzug mit der Territorialgamie verknüpft ist.

Bei Fledermäusen ziehen die ♀♀ am Ende der Winterzeit etwas früher als die ♂♂ zum Sommergebiet, wo sie bald ihre Jungen werfen (EISENTRAUT 1937). Hier liegen also ganz andere Verhältnisse vor, was aber damit zusammenhängen mag, dass sich die Tiere nicht nach der Ankunft im Sommergebiet begatten, sondern schon im vorhergehenden Herbst gepaart geben. Bei keinem der bis jetzt behandelten Arten kam Ähnliches vor.

Auch bei den Fischen ziehen die Geschlechter öfters zeitlich getrennt zum Laichgebiet. Zum Beispiel entnehmen wir der Zusammenfassung SCHEURINGS (1929, 1930):

$\sigma\sigma$ vor ♀♀	♀♀ vor $\sigma\sigma$	$\sigma\sigma$ und ♀♀ zu gleicher Zeit
<i>Clupea harengus</i> L.	<i>Callionymus lyra</i> L.	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum)
<i>Alosa vulgaris</i> (L.)		<i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum)
<i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum)		
<i>Fundulus heteroclitus</i> (L.)		
<i>Pleurogrammus monopterygius</i> (Pallas)		
<i>Alosa sapidissima</i> (Wilson)		

Salmo salar scheint sich in den verschiedenen Teilen seines Verbreitungsgebietes ungleich zu verhalten. Zusammenhänge mit der Paarungsbiologie sind uns bei den Fischen nicht bekannt.

Wenn wir nach all diesen Ausführungen zu den Cephalopoden zurückkehren, müssen wir in erster Linie feststellen, dass *Sepia officinalis* sich anders als *Loligo vulgaris* benimmt. Bei *Sepia* erscheinen die ♂♂ im Durchschnitt deutlich früher als die ♀♀, so dass sie in den ersten 2 Wochen ihres Eintreffens 73% gegen im nächsten Monat nur 58% des Gesamtfanges bilden. Es fragt sich deshalb, ob hier auch Unterschiede bei der Paarbildung nachgewiesen werden können. Letztere kennen wir bei *Sepia* durch Aquariumbeobachtungen (L. TINBERGEN 1939). Die Art zeigt eine gewisse Übereinkunft mit den territoriogamen Vogel-

arten. So haben die ♂♂ die Gewohnheit, sich vor der Paarbildung – ohne dass die ♀♀ anwesend sind – zu bekämpfen. Ein Revier nehmen sie im Aquarium nicht ein; ob dieses im Freien stattfindet, ist nicht bekannt. Von *Loligo vulgaris* ist nun leider die Fortpflanzungsethologie ganz unbekannt. Gerade zum Vergleich mit den oben beschriebenen Zusammenhängen wären Einzelheiten über unsre Art höchst willkommen, zumal es bekannt ist, dass sie vielmehr in Trupps lebt als *Sepia*. So wissen wir heute nur, dass Einbeziehung dieser Gesichtspunkte bei einer künftigen Bearbeitung der Fortpflanzung von *Loligo vulgaris* lohnend sein muss.

3. DER ZYKLUS DER GONADEN UND SEINE BEZIEHUNGEN ZUM ZUGE

Die regelmässigen Beobachtungen über den Gonadenzustand sind in zweierlei Hinsicht von Interesse. Erstens ist der jährliche Zyklus der Geschlechtsorgane bei Cephalopoden wenig bekannt. Zweitens können diese Beobachtungen uns lehren inwieweit Fortpflanzung und Zugverhalten zusammenhängen. Solch ein Zusammenhang besteht bei vielen Wandertieren.

Zuerst geben wir die Beobachtungen über den Gonadenzyklus der Männchen. Die hierbei beschriebenen Stadien sind in Abb. 9 schematisch dargestellt.

Die oben besprochenen Jungtiere vom Oktober und Dezember (S. 217) waren schon erstaunlich weit entwickelt. 6 ♂♂ vom 24. X. 1934 hatten einen schwach geschwollenen Hoden, der bei mikroskopischer Untersuchung eine grosse Menge Spermatozoen aufwies. Das Spermatophorenorgan (Benennung nach DREW 1919) und der Spermatophoresack waren makroskopisch sichtbar, enthielten aber noch keine Spermatophoren. Bei 19 ♂♂, die zwischen dem 24. XI. und 18. XII. 1939 gesammelt wurden, war die Entwicklung bedeutend weiter vorgeschritten. Ihre Hoden waren fast so stark geschwollen wie die der Laichzügler im Frühling. In Ausstrichen konnten Spermatozoen in grosser Menge festgestellt werden. Bei 14 dieser Tiere enthielt der Spermatophoresack sogar schon eine geringe Anzahl allerdings kleiner Spermatophoren; bei den 5 anderen war er leer.

Obgleich wir im Frühwinter also nur Jungtiere mit reifenden Gonaden erhielten, können nicht alle Stücke im Herbste ihres Geburtsjahres so weit entwickelt sein, denn sogar im nächsten

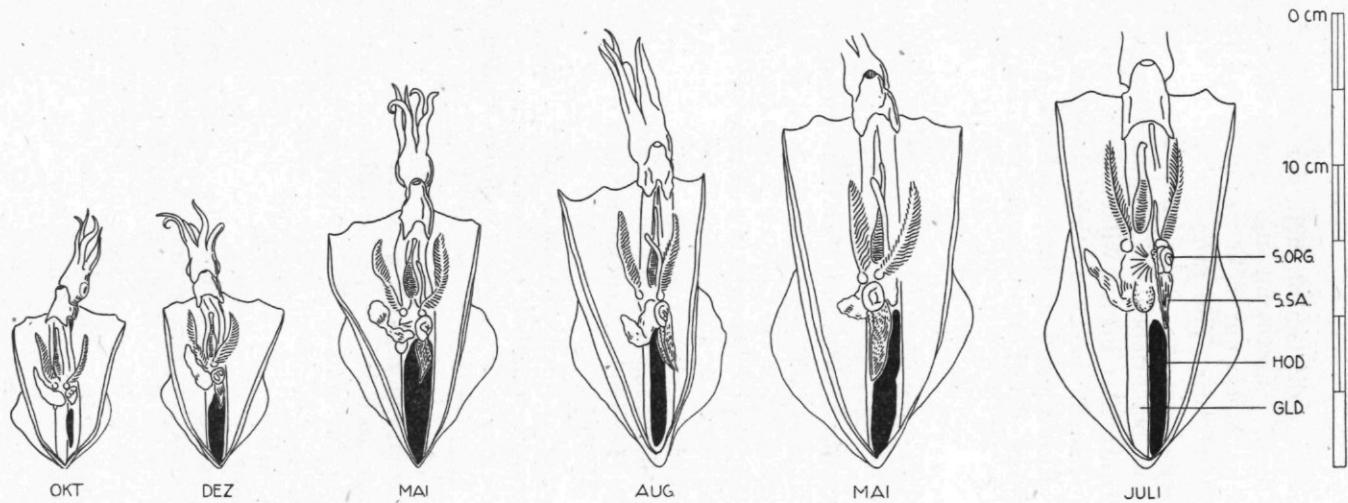


Abb. 9. Gonadenzyklus der ♂♂ von Oktober des Geburtsjahres bis zum Ende des 2. Lebensjahres. Gld. = Gladius, Hod. = Hoden, S. org. = Spermatophoreorgan, S. sa. = Spermatophoresack. Füllungsgrad der Spermatophoresäcke: Mai (1. Jahr) „voll“, Aug. (1. Jahr) „halbvoll“, Mai (2. Jahr) „voll“, Juli (2. Jahr) „viertelvoll“.

Sommer kommen noch ganz unreife einjährige Tiere vor, wie wir weiter unten sehen werden.

Aus den Monaten Januar bis März haben wir nur ganz ver einzelte Stücke. Ihr Zustand weist darauf hin, dass sich die Gonaden den ganzen Winter hindurch allmählich weiter entwickeln, oder wenigstens, dass ihre Entwicklung nicht zurückgeht:

21. I. 1937 ♂ 12.0 cm, Hoden ganz entwickelt (5.3×1.3 cm). Spermatophoresack enthält eine kleine Anzahl Spermatophoren.

12. III. 1936 ♂ 9.0 cm, Hoden ganz entwickelt, Spermatophoresack wie oben.

13. III. 1936 ♂ 7.6 cm, unentwickelt, Hoden unfindbar, keine Spermatophoren, Hektokotylus deutlich.

Wenn im April die $\frac{3}{4}$ Jahre alten Tiere in grosser Menge im Küstengebiet erscheinen, haben sie fast alle einen stark geschwollenen Hoden, der auch im Verhältnis zur Länge der Tiere grösser ist als im vorigen Herbst. In Ausstreichpräparaten findet man grosse Mengen Spermatozoen.

Im Laufe des Sommers zeigen fast alle einjährigen Tiere einen stark entwickelten Hoden. Nur bei einem verschwindend kleinen Teil ist das Organ unentwickelt. So kamen neben 4511 reisen ♂♂, die in den Monaten April bis August untersucht wurden, nur 16 „unreife“ Stücke vor.

Bei 3 dieser Tiere war der Hoden unfindbar, bei 10 kaum sichtbar und bei 2 weiteren etwas grösser, aber doch wenig geschwollen (bei einem Tier von 13.5 cm z.B. 2.3×0.3 cm, d.h. etwa gleich gross wie bei einem Jungtier von 6–9 cm). 15 dieser 16 Tiere wurden im Juli und August gesammelt; sie waren also bedeutend später als ihre reisen Altersgenossen. Ihre ventrale Mantellänge schwankte zwischen 10.1 und 16.0 cm und betrug im Durchschnitt 12.6 cm, d.h. beträchtlich weniger als die der übrigen Einjährigen, die nach S. 214 um diese Zeit 15–18 cm ist. Es handelte sich also um spät geborene oder im Körperwachstum zurückgebliebene Exemplare.

Wir sahen oben, dass ein Teil der Einjährigen nicht bei uns eintrifft. Vielleicht laichen diese anderswo, vielleicht auch nehmen sie gar nicht am Laichzuge teil. Wenn letzteres zutrifft, ist es sehr gut möglich, dass unter ihnen ein weit grösserer Bruchteil Unreifer vorkommt als unter den von uns untersuchten einjährigen Tieren.

Im Juli und August tritt eine Rückbildung des Hodens ein, die sich allerdings nur durch geringere Grösse des Organs, vor Allem durch eine kleinere Breite, kennbar macht (vgl. Abb. 9). Wie weit diese Rückbildung geht, müssen wir dahingestellt sein lassen, da Winterbeobachtungen der $1\frac{1}{4}$ bis $1\frac{1}{2}$ Jahre alten Tiere völlig fehlen. Die Beobachtungen an Jungtieren lassen vermuten, dass der Hoden im zweiten Winter eine ziemlich hohe Entwicklungs-

stufe behält. Trotzdem ist es klar, dass die Hodenentwicklung einer deutlichen Periodizität unterliegt und ihren Gipfelpunkt in den Monaten April bis Juni erreicht.

Die zweijährigen Kalmare machen im Sommerhalbjahr eine ähnliche Entwicklung durch wie die hier behandelten einjährigen. Auch ihr Hoden ist bei der Ankunft gross und verkleinert sich im Spätsommer (Abb. 9). Unentwickelte Stücke kommen unter ihnen nicht vor.

Wie der Hoden, so sind auch die übrigen Geschlechtsorgane bei den Sommertieren stark entwickelt. Das Vas deferens ist ganz geschwollen und sieht milchig aus. Im Spermatophorenorgan werden meistens einige halbausgebildete Spermatophoren gefunden. Der Spermatophorensack ist meistens stark ausgewachsen und enthält eine erheblich grössere Menge von Spermatothoren als bei den Wintertieren. Diese haben sich also zwischen Dezember und April gebildet. Nur bei den vereinzelten unreifen Stücken findet diese Bildung nicht statt; bei diesen Tieren sind denn auch all die hier genannten Organe unentwickelt und leer.

Während der Sommermonate wurde der Füllungsgrad der Spermatophorensäcke von rd. 4500 Tieren notiert. Die Bestimmung geschah schätzungsweise; dabei wurden folgende Stufen unterschieden: „voll“, „halbvoll“, „viertelvoll“, „fast leer“ und „leer“. Diese Benennungen beziehen sich nicht auf die absolute, sondern auf die relative Menge des Inhalts, d.h. sie berücksichtigen die Grösse des Tieres. Einige dieser Stadien sind auf Abb. 9 eingezzeichnet.

Es ergab sich in erster Linie, dass die Spermatophorensäcke der einjährigen Tiere bei ihrer Ankunft durchschnittlich, auch relativ gesprochen, weniger voll sind als die der zweijährigen. Dies zeigt sich am besten bei Betrachtung folgender Werte, die sich auf zwischen dem 23. IV. und 20. V. 1935 gesammelte Tiere beziehen:

Von den 49 vollen Tieren mass	24%	10-17 cm	76%	18-30 cm
89 halbvollen	25%		75%	
186 viertelvollen	39%		61%	
41 fast leeren	66%		34%	
4 leeren	(100%)		(0%)	

Die Bereiche 10-17 cm und 18-30 cm sind so gewählt, dass in ersteren die Mehrzahl der Einjährigen, in letzteren die der Zweijährigen fällt.

Wir können dies auch folgendermassen formulieren:

Von 138 Tieren von
10-17 cm war:

9%
16%
53%
19%
3%

Von 231 Tieren von
18-30 cm war:

16%
29%
49%
6%
0%

voll
halbvoll
viertelvoll
fast leer
leer

Dass der beschriebene Zusammenhang zwischen der Grösse der Tiere und dem Füllungsgrad der Spermatophorensäcke statistisch gesichert ist, geht hervor aus der folgenden Berechnung, die sich auf die Periode 23. IV.-2. V. 1935 bezieht. Es wurden damals eingeliefert: 39 volle Tiere mit einer Durchschnittslänge von 19.5 cm (Standartdeviation $\sigma_x = 0.64$) und 37 fast leere Tiere mit 16.0 cm Durchschnittslänge ($\sigma_y = 0.71$). Die Standartdeviation der Differenz ist nach $\sigma_d = \pm \sqrt{\sigma_x^2 + \sigma_y^2} = 1.0$ cm und weniger als ein Drittel der Differenz, welche deshalb statistisch gesichert ist.

Die zweijährigen Tiere haben also im Vorsommer relativ mehr gefüllte Spermatophorensäcke als die einjährigen. In anderer

Hinsicht verhalten sich die beiden Jahressklassen ähnlich und deshalb werden wir sie im Folgenden zusammen behandeln, zumal man nicht von jedem Stücke das Alter bestimmten kann.

Wir sahen schon, dass bei Ankunft der Tiere die Spermatophorensäcke mehr oder weniger gefüllt sind. Bald nachher nimmt nun die Zahl der Tiere mit weniger gefülltem Sack zu. Abb. 10 zeigt, dass diese Zunahme vom April bis wenigstens zur zweiten Junihälfte fortschreitet. Im August kommen einige Abweichungen vor, was vielleicht mit der geringen Zahl der untersuchten Tiere zusammenhängt.

Zwei Faktoren sind verantwortlich für diese Veränderungen. In erster Linie die relative Zunahme der Zahl der einjährigen Tiere im Laufe des Jahres (S. 225). Wir sahen eben, dass diese weniger voll sind als die zwei-

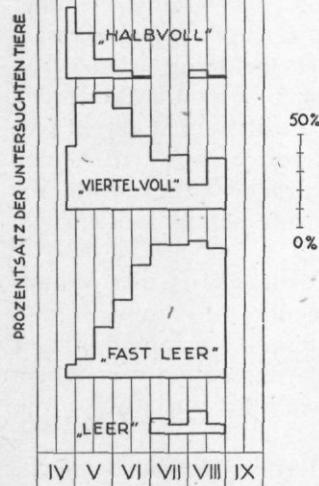


Abb. 10. Füllungsgrad des Spermatophorensackes im Laufe der Zeit, 1934-1940.

jährigen. Daher muss die Änderung der Populationszusammensetzung einen kleineren mittleren Füllungsgrad hervorrufen.

Diese Änderung ist jedoch zu klein um die ganze Abnahme zu erklären. Als zweite, wichtigere Ursache sind denn auch die den ganzen Sommer hindurch vorkommenden Begattungen zu nennen, die bei der Behandlung der ♀♀ weiter besprochen werden.

Der Verlauf des Füllungsgrades des Spermatophoresacks zeigt also, dass vor der Ankunft der Tiere die Produktion an Spermatophoren den Verbrauch und nachher der Verbrauch die Produktion übertrifft. Demnach könnte es sein, dass überhaupt während des Sommers keine Spermatophoren gebildet werden und dass die Tiere eine am Anfang der Fortpflanzungsperiode aufgespeicherte Reserve aufzehren. Letzteres ist jedoch bestimmt nicht der Fall: den ganzen Sommer hindurch kann man die sich entwickelnden Spermatophoren in den verschiedenen Abschnitten des Spermatophorenorgans finden, wie wir schon S. 234 feststellten.

Bei *Loligo pealii* geschieht Ähnliches, wie man aus DREWS (1919) schöner Arbeit über Bau und Bildung der Spermatophoren dieser Art ersehen kann.

Wie schon erwähnt, bezieht sich Obengesagtes auf ein- und zweijährige Tiere zusammen. Von beiden Jahresklassen kommen also die Individuen mehr oder weniger gefüllt an und ihre Spermatophoresäcke werden im Laufe des Sommers immer leerer. Es ist nun nicht mit Gewissheit zu sagen, ob die ausgelichten einjährigen Tiere im nächsten Frühling wieder reif werden, oder ob die reifen zweijährigen ♂♂ gerade diejenigen Stücke sind, die in ihrem ersten Jahre eventuell nicht gereift und nicht ins Laichgebiet gewandert sind (vgl. S. 233). In beiden Fällen ist es aber klar, dass die geschlechtliche Tätigkeit an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist; wir kommen hierauf zurück.

Die Beobachtungen über den Gonadenzyklus der Weibchen lassen wir hier anschliessen. Wie bei den ♂♂ empfindet man auch hier die Schwierigkeit, dass die Tiere nur während einiger Monate in genügender Zahl im Beobachtungsgebiet verbleiben.

Einige der zu beschreibenden Stadien sind auf Abb. 11 in halbschematischer Weise dargestellt.

Die wenigen jungen Herbst- und Wintertiere, die zur Beobachtung kamen, waren verhältnismässig schwächer entwickelt als die zur selben Zeit gesammelten ♂♂. Sowohl die am 24. X. 1934 als die im Dezember 1939 empfangenen Tiere hatten ein sehr

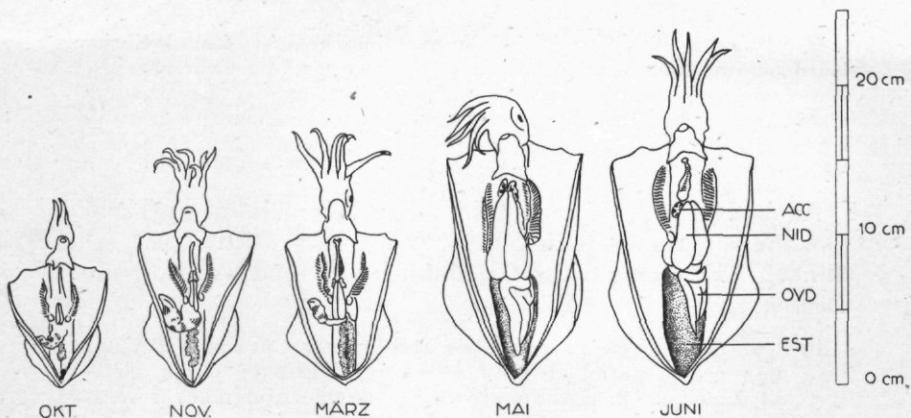


Abb. 11. Gonadenzyklus der ♀ ♀ vom Oktober des Geburtsjahres bis zum nächsten Juni. Est = Eierstock, Ovd = Ovidukt, Nid = Nidimentaldrüsen, Acc = Akzessorische Drüsen. Füllungsgrad der Ovidukte: Mai „voll“, Juni „mässig“.

kleines Ovar, dessen körnige Struktur makroskopisch kaum sichtbar war. Bei mikroskopischer Untersuchung waren die noch etwa 0.2 mm grossen Eier gut wahrnehmbar. Die Nidimentaldrüsen waren erst im Anfang ihrer Reifung (allerdings bei den Dezembertieren grösser als bei den Oktobertieren); die akzessorischen Drüsen gleichfalls. Der Ovidukt enthielt begreiflicherweise noch keine reifen Eier und die Spermatheca war makroskopisch nicht sichtbar.

Sogar ein Märztier war noch kaum weiter entwickelt, hatte aber eine sehr geringe Länge und mag deshalb später in seiner Entwicklung als die Mehrzahl seiner Altersgenossen gewesen sein.

Ganz anders sehen dagegen die in der zweiten Aprilhälfte erscheinenden ♀ ♀ – jetzt $\frac{3}{4}$ Jahre alt – aus. Die Nidimentaldrüsen sind völlig ausgewachsen und geschwollen; dasselbe gilt für akzessorische und Oviduktdrüse. Auf der Mundmembran ist die Spermatheca als ein kleiner Wulst sichtbar und das Ovar füllt einen Teil des Abdomens mit seinen 1–2 mm grossen Eiern. Links vorn gegen dieses Organ liegt in mehreren Schlingen der Ovidukt mit klaren hellgelben zu Reihen geordneten Eiern, die mithelfen den Abdominalraum prall zu füllen.

Bis zum Verschwinden der Tiere im Spätsommer bleibt der Eierstock stark bis ziemlich stark entwickelt; eine Abnahme gegen Ende der Zeit, wie sie der Hoden aufweist, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

In der zweiten bis dritten Maiwoche erscheinen in kleiner Zahl Weibchen, bei denen die Eier nicht so fest aufeinander gepackt im Ovar liegen wie vorher, wodurch der Eierstock ein auffällig lockeres, unordentliches Aussehen erhält. Wir werden S. 240 hierauf zurückkommen und sehen, dass dies wahrscheinlich die ♀♀ sind, die soeben ihr Gelege abgesetzt haben. Sie kommen den ganzen Sommer hindurch vor.

Auch bei den ♀♀ kommen einjährige Tiere mit unentwickelter Gonade vor. Ihr Ovar ist dem der Wintertiere (siehe oben) sehr ähnlich. Dasselbe gilt für die nidimentalen und akzessorischen Drüsen.

In den Jahren 1935-40 betrug die Zahl solcher unreifen ♀♀ 16 von 3505 untersuchten Exemplaren. Sie waren, im Gegensatz zu den unreifen ♂♂, die nach dem Obengesagten erst in den Monaten Juli und August auftraten, im Monat Mai am häufigsten. Ihre Länge betrug 9.8-14.7, durchschnittlich 11.5 cm; sie war also, wie bei den unreifen ♂♂, erheblich geringer als die der übrigen Einjährigen, welche nach S. 223 in dieser Zeit auf 13-14 cm geschätzt werden kann.

Herbst- und Winterbeobachtungen über die weitere Entwicklung des Ovars fehlen leider. Im nächsten Sommer haben die zweijährigen ♀♀, wie die einjährigen, zur Zeit ihres Eintreffens einen stark entwickelten Eierstock. Auch bei ihnen ist eine Rückbildung zu Ende des Sommers nicht festzustellen. Unentwickelte Stücke scheinen nicht vorzukommen, genau wie wir dies für die ♂♂ fanden.

Der als Speicherorgan der reifen Eier fungierende Ovidukt zeigt im Laufe des Sommers einen stark schwankenden Füllungsgrad. Letzterer wurde, wie beim Spermatophorensack der ♂♂, für jedes untersuchte Stück aufgezeichnet, wobei die folgenden Abstufungen unterschieden wurden: „viele“ (= „voll“), „mässig“, „wenig“ und „keine“ Eier (= „leer“). Auch hier wurde beim Schätzen der Eiermenge der Grösse des Tieres Rechnung getragen.

Wie bei dem Spermatophorensack der ♂♂ steht der Füllungsgrad in Zusammenhang mit der Länge des Tieres.

Zwischen dem 20. IV. und 11. V. 1937 wurden z.B. untersucht:

16 ♀♀ „voll“	durchschn. Länge	16.2 cm	$\sigma_x = 0.4$ cm
78 ♀♀ „mässig“		14.8 cm	
28 ♀♀ „wenig“		14.7 cm	$\sigma_y = 0.27$ cm
9 ♀♀ „leer“		12.4 cm	$\sigma_z = 0.4$ cm

Die Unterschiede in Durchschnittslänge zwischen den ♀♀ der ersten und dritten, der ersten und vierten und der dritten und vierten Gruppe sind statistisch gesichert, da sie grösser sind als $3 \times \sigma_d$ (berechnet nach

$\sigma_d = \pm \sqrt{\sigma_x^2 + \sigma_y^2}$. Dagegen besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen den ♀♀ mit mässig viel Eiern und denen mit wenig Eiern.

Auf S. 223 sahen wir, dass die zweijährigen ♀♀ zwischen dem 20. IV. und dem 20. V. durchschnittlich etwa 17 cm lang sind. Unter den vollen Tieren der obigen Tabelle findet sich also ein höherer Prozentsatz zweijähriger als unter den weniger gefüllten, m.a.W.: die zweijährigen ♀♀ tragen, auch wenn man mit ihrer Grösse rechnet, mehr Eier im Ovidukt als die einjährigen, wie auch die zweijährigen ♂♂ verhältnismässig mehr gefüllte Spermatophoresäcke als die einjährigen haben (S. 235).

Auch bei vielen Fischarten nimmt die Eierzahl mit steigendem Alter der Tiere zu (so z.B. bei *Acanthias vulgaris* Risso, vgl. FORD 1921). Ähnliches hat man bei einigen Vogelarten, die in mehreren Jahren ihres Lebens zur Fortpflanzung schreiten, festgestellt. So wissen wir vom Star (*Sturnus vulgaris*) (KLUYVER 1935), Singammer (*Melospiza melodia*) (NICE 1937) und vom Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*) (RUITER 1941), dass die mehrjährige ♀♀ mehr Eier legen als die einjährigen. Ob aber bei diesen drei Vogelarten – und auch bei *Loco vulgaris* – die Eierproduktion bei zunehmendem Alter stetig zunimmt, ist nicht bekannt und lässt sich auch nicht leicht bestimmen, da sie im Freien durchschnittlich nur ein relativ kurzes Alter haben. Man würde erwarten, dass die Eierproduktion anfangs stieg um im höheren Alter wieder abzunehmen.

Wie bei den ♂♂ werden wir im Folgenden ein- und zweijährige ♀♀ zusammen betrachten. Eine Trennung ist auch wohl kaum möglich, da die Masse der beiden Jahresklassen zu wenig verschieden sind und andere Merkmale zur Beurteilung des Alters nicht vorliegen.

Die Änderungen des Füllungsgrades der ♀♀ im Laufe der Zeit sind in Abb. 12 graphisch dargestellt. Der Prozentsatz der Tiere mit vollem bis mässig gefülltem Ovidukt ist anfangs hoch, ziemlich bald nach dem Eintreffen der Tiere werden aber die Individuen mit wenig gefülltem Ovidukt häufiger. Vermutlich wird dies, wie bei den ♂♂, nur zu einem geringen Teil von der Änderung in der Populationszusammensetzung bedingt, während die Eiablage die Hauptursache sein wird. Zu dieser Zeit bringen auch die Fischer die ersten Eiertrauben an (1933: 9. V., 1934: 12. V., 1935: 18. V., 1936: 5. V., 1937: 4. V.).

Die relative Zunahme der Zahl der weniger gefüllten Tiere hört in der zweiten Maihälfte auf. Wir können also folgern, dass vor dem Erscheinungsdatum der Tiere die Eierproduktion den Verbrauch, dann bis Ende Mai der Verbrauch die Produktion

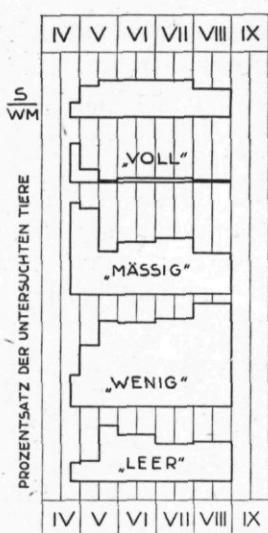


Abb. 12. Verhältniszahl $\frac{S}{WM}$ und Füllungsgrad des Oviduktes im Laufe der Zeit, 1934-1940.

sicht, während ihr Ovidukt wenige oder fast keine Eier enthält. Wir zweifeln nicht daran, dass dies Weibchen sind, die ihre Eier kurz vorher absetzten. Ein ziemlich grosser Prozentsatz derselben hat außerdem neuabgesetzte Spermatophoren auf dem Spermatheca-hügel, zum Zeichen, dass der Eiablage oft eine Kopulation folgte.

TABELLE 2
Entwicklungsstand der Eier

Monat (1933-'37)	Zahl der gesammelten Eiertrauben	Hiervon untersucht:		
		Unentwickelt, frisch	Entwickelt	Leer und verfaul
IV.	0	—	—	—
V.	30	13	1	0
VI.	37	—	—	—
VII.	37	15	16	0
VIII.	46	4	1	21
IX.	0	—	—	—

übertrifft und dass schliesslich die beiden sich ausgleichen. Und zwar ist der Verbrauch vor dem Erscheinen der Tiere gleich Null zu setzen, da die Eier nur im Küstenmeer abgelegt werden (wo die ersten Anfang Mai gefunden werden). Vom Mai bis etwa Anfang August werden stetig Eier verbraucht, wie uns die Funddaten frisch abgelegter Eier zeigen (Tabelle 2).

Die Eiablage dauert also von Mai bis Juli oder August, d.h. fast ebenso lange wie die Tiere im Küstengebiet bleiben und während dieser ganzen Zeit liefert das Ovar dem Ovidukte seine Eier ab. (Die Zahl der laichenden ♀♀ erreicht übrigens ihren Gipfelpunkt in der 2. Maihälfte, S. 245).

Wir fanden schon, dass Mitte Mai Weibchen erscheinen, deren Ovar locker und eigenartig uneben aus-

Solche ♀♀ mit lockerem Ovar und sehr wenig gefülltem Ovidukt, die also vorkommen ab Mitte Mai und den ganzen Sommer hindurch anwesend bleiben, sind nie zahlreich, sie bilden immer nur einen kleinen Prozentsatz aller Tiere; am häufigsten sind sie wohl in der zweiten Maihälfte, zweifellos weil dann so viele ♀♀ zu gleicher Zeit ihre Eier ablegen. Ab Mitte Mai kommen neben diesen ♀♀ mit lockerem Ovar ziemlich viele vor, die wie diese nur wenige Eier im Ovidukt haben, deren Ovar aber normal aussieht. Wir nehmen an, dass dies Tiere sind, deren Ovar sich sozusagen regeneriert hat und bei denen sich das Ovidukt wieder füllt. Allem Anschein nach findet die Entleerung des Oviduktes von nun an schon statt, wenn die Zahl ihrer Eier bis „mässig“ gestiegen ist, denn ♀♀ mit „vollem“ Ovidukt kommen nach Mitte Mai nur noch in sehr kleiner Anzahl vor. Die Tiere würden also mehrere Gelege produzieren, von denen das erste das grösste ist. Die Zahl der Gelege lässt sich nicht bestimmen.

Die Entwicklung des Ovidukts im Herbst und Winter ist uns unbekannt. Eier werden in dieser Zeit bestimmt nicht abgelegt. Ob die Eierproduktion im Winter fortschreitet oder zu welcher Zeit im Frühling die Ovidukte sich zu füllen anfangen, wissen wir nicht. Auch wissen wir nicht, ob jedes ♀ ein- oder zweimal in ihrem Leben zur Fortpflanzung schreitet. Es wäre nämlich möglich, dass die zweijährigen Tiere die unentwickelten einjährigen des Vorjahres sind. Wir selbst halten diese Möglichkeit aber für unwahrscheinlich.

Die Untersuchung der weiblichen Geschlechtsorgane umfasste schliesslich noch Beobachtungen über den Zustand der Spermatheca und über die Anwesenheit frisch abgesetzter Spermatothoren in deren Nähe. Es ist ja aus den Arbeiten LAFONTS (1871), DREWS (1911) und VAN OORDTS (1939) bekannt, dass bei *Loligo pealii* Les. und *Loligo vulgaris* Lam. die Spermatothoren während der Begattung auf die Mundmembran abgesetzt werden¹⁾. Sie entleeren sich hier bald; die Spermatozoen gelangen dann in die Spermatheca (= Receptaculum seminis), eine drüsige Höhle in

¹⁾ Für *Loligo pealii* stellte DREW (1911) außerdem Begattungen fest, bei denen die ♂♂ die Spermatothoren in der Mantelhöhle des ♀ absetzen. Bei den ♀♀ von *L. vulgaris* aus der Umgebung von Den Helder fanden wir, obgleich einige Tausende Stücke untersucht wurden, niemals Spermatothoren in der Mantelhöhle. LEBERT und ROBIN (1845) geben aber eine deutliche Beschreibung und Abbildung eines ♀ dieser Art, das explodierte Spermatothoren an der Innenwand des Mantels trug. Die Herkunft dieses Tieres ist unbekannt.

jener Membran. Diese Spermatheca sieht in gefülltem Zustande milchig weiss aus; wir sprechen dann von einem „weissen Mundhügel“. Die leeren oder halbleeren Reste der Spermatophoren kleben zuerst im Hautschleim der Mundmembran, verschwinden dann aber, noch bevor der Inhalt der Spermatheca verbraucht ist.

Aus unseren Beobachtungen ging in erster Linie hervor, dass die über grosse Mehrzahl der reifen ♀♀ eine gefüllte Spermatheca hat. An zweiter Stelle zeigten sie, wie sich die Frequenz der Begattungen im Laufe der Zeit entwickelte. Wenn nämlich wenige Begattungen vorkommen, verlieren viele ♀♀ die Spermatophorenreste. Es gibt dann verhältnismässig viele ♀♀ mit gefüllten Spermatheken, doch ohne Spermatophorenreste. Andrerseits kommen in Perioden von vielen Begattungen relativ viele ♀♀ vor, die Spermatophorenreste tragen. Bestimmt man nun das Verhältnis zwischen der Zahl der ♀♀ mit Spermatophorenresten und der Zahl der ♀♀ ohne solche, doch mit sogenanntem weissem Mundhügel, d.h. mit gefüllter Spermatheca oder, kurz gesagt, $\frac{S}{WM}$ ¹⁾, so hat man ein mehr oder weniger genaues Mass für die Frequenz der Begattungen. In Abb. 12, oben, ist der Verlauf dieser Verhältniszahl dargestellt. Sie steigt zuerst schnell, später langsamer und nimmt in August ein wenig ab. Wir können hieraus folgern, dass sich die Tiere von der Ankunft an und fast bis zu ihrem Abzug mit unverminderter Kraft begatten. Diese Folgerung bezieht sich auf die Zahl der Begattungen pro anwesendem reifem Weibchen; die Zahl der überhaupt vorkommenden Begattungen hat ein ausgeprägtes Maximum in der zweiten Maihälfte, wenn die Zahl der anwesenden Tiere ihren Höhepunkt erreicht.

Wir wollen diese Beobachtungen über die Periodizität der Fortpflanzung noch einmal zusammenfassen. Im Dezember ist das Ovar noch sehr wenig entwickelt und im Ovidukt finden sich dann noch gar keine Eier. Die Eiablage geschieht nur vom April bis zum August mit einem Maximum in der zweiten Maihälfte. Genau dieselbe Periodizität zeigen die Begattungen und deshalb der Spermatophorenverbrauch. Der Hoden dagegen produziert

¹⁾ Wir verwendeten die Verhältniszahl $\frac{S}{WM}$ und nicht

da sonst die Anwesenheit unreifer ♀♀ die Summe der untersuchten ♀♀ Werte beeinflusst hätte.

bereits im Oktober Spermatozoen, die schon ab Dezember in Spermatophoren aufgespeichert werden.

Was Letzteres anbelangt, benehmen andere periodisch reifende Tierarten sich ganz verschieden. Im Vogelhoden z.B. entwickeln sich die Spermatozoen erst kurz vor der Paarungszeit um bald danach wieder zu verschwinden. Man könnte annehmen, dass die frühe Reifung des ♂ Kalmars – lange Zeit vor der Begattungsperiode – in Zusammenhang steht mit der Fähigkeit, das Sperma in Spermatophoren aufzuspeichern. Eine Vergleichung mit anderen Tierarten mit Spermatophoren wäre hier interessant.

Es ist schliesslich interessant, die Fortpflanzungszeit von Kalmarren anderer Fundorte, sowie anderer Cephalopodenarten zum Vergleich heranzuziehen. Leider liegen nur wenige Daten vor.

Lo BIANCO (1909) beschreibt, dass im Mittelmeer die Eier von *Loligo vulgaris* zwischen November und Juli und am meisten von März bis Juni gefischt werden. (Hinzugefügt sei, dass die Art im Mittelmeer das ganze Jahr hindurch anwesend ist). Die Fortpflanzung dauert hier also länger und findet früher im Jahre statt. Einige andere Cephalopodenarten zeigen im Mittelmeergebiet gleichfalls eine periodische Fortpflanzung. Lo BIANCO erwähnt: *Sepia officinalis* L. XII.–VII., selten VIII., X., XI., Eier vor Allem III.–VI. häufig; *Octopus vulgaris* Lam. Eier V.–VIII.; *Eledone moschata* Lam. IV.–VII. Bei *Sepia* dauert die Fortpflanzungszeit, wie bei *Loligo vulgaris*, im Mittelmeer erheblich länger als in der Nordsee, wo sie nach unseren Beobachtungen nur vom Mai bis zum August dauert. *Loligo marmorae* Ver. laicht im Mittelmeer sogar das ganze Jahr hindurch; die Art ist nach einigen Autoren mit *Alloteuthis subulata* Lam. aus dem Nordseegebiet identisch. Letztere laicht im Winter nicht. Wir hätten hier also vielleicht mit einem Beispiel zu tun, bei welchem die Periodizität im Norden stark auffällt, im Süden offenbar fast oder ganz fehlt. Ähnliches beschreibt SASAKI (1921) vom japanischen *Ommastrephes sloani pacificus*: in SüdJapan soll die Paarzeit das ganze Jahr hindurch dauern (allerdings mit einem Maximum im Sept.-Okt.), während sie in NordJapan auf den Dezember beschränkt sein soll. Jedoch scheint letztere Folgerung uns nicht zwingend, weil in NordJapan in verschiedenen Monaten nur halbwüchsige Tiere untersucht wurden.

Wie bei allen periodischen Erscheinungen fragt es sich, von welchen äusseren Faktoren der Rhythmus der Fortpflanzung bei *Loligo* bedingt wird. Anscheinend liegen hier andere Verhältnisse vor als bei vielen Vögeln der gemässigten Zonen, deren Reifung durch die steigende tägliche Beleuchtungsdauer herbeigeführt wird (ROWAN 1938). Denn der Kalmars fängt seine Fortpflanzung im Süden bei abnehmender, im Norden bei zunehmender Tageslänge an. Am wahrscheinlichsten kommt uns eine Regulierung der Periodizität vor, bei der zur Fortpflanzung ein bestimmter Temperaturbereich erforderlich ist, dessen obere Grenze im Mittelmeergebiet zwischen Juli und November überschritten und dessen untere Grenze im Nordseegebiet erst Ende April erreicht

wird. Besonders die längere Dauer der Fortpflanzungsperiode im Süden deutet auf überzeugender Weise auf einen Einfluss der Temperatur hin. Man findet diese längere Fortpflanzungsdauer im Süden auch bei anderen Tieren mit südlicher Verbreitung (die also eine hohe Temperatur zu ihrer Fortpflanzung brauchen), z.B. den Medusen (VERWEY 1943) und Fischen (*Engraulis encrasicolus* (L.), *Clupea pilchardus* Walb.: FAGE, 1920, p. 14 und 42).

Wir sahen oben, dass das Laichgeschäft von *Loligo vulgaris* anfängt, sobald die Tiere ins Küstengebiet eingewandert sind, und fast bis zum Abzug der letzten Stücke fortgesetzt wird. Wir wissen ausserdem, dass die Fortpflanzung nicht oder nicht nennenswert ausserhalb des Küstengebiets stattfindet. Zuzug und Abzug fallen also, wenigstens ungefähr, mit Anfang und Ende der Fortpflanzung zusammen. Ferner wissen wir, dass im Laichgebiet nur sehr wenige unreife Stücke vorkommen. Dies alles sieht aus, alsob ein direkter Zusammenhang zwischen Reifheit und Zug besteht, wie dieser schon seit Jahren für Vögel angenommen wurde. Hier hat man in einem Falle sogar experimentell bewiesen, dass sowohl die Reife wie der Frühlingszug von der Zunahme der Tageslänge ausgelöst werden (ROWAN 1938). Dabei nahm man anfangs an, dass die Lichtzunahme die Geschlechtsreife verursache und diese wiederum das Erwachen des Zugtriebes. Nicht zu verstehen ist dann aber, wie die einjährigen, nicht geschlechtsreifen Jungen mancher Arten (*Sepia*, bestimmte Fische, viele Watvögel, u.a.) am Zuge teilnehmen können. Seit PUTZIG (1939) zeigte, dass kastrierte Krähen den Frühlingszug ausführen, ist die Erscheinung denn auch wahrscheinlich so zu deuten, dass Geschlechtsreife und Zugtrieb von einer gemeinsamen Ursache, der zunehmenden Tageslänge, ausgelöst werden. In ähnlicher Richtung, dass nämlich Reife und Zugtrieb von ein und derselben Ursache ausgelöst werden, müssen vielleicht auch die genannten Zusammenhänge im Falle von *Loligo* gesucht werden.

Beim Zuge erreichen die Tiere also ihre Laichgebiete. Der Funktion nach kann man also von Laichzug sprechen. Hiermit wollen wir aber nicht behaupten, dass der Zug nur diese Bedeutung hat. Letzteres würde sogar sehr unwahrscheinlich sein, da meistens mehrere Funktionen zusammengehen. So ist z.B. der Effekt der bekannten nach Norden gerichteten Frühlingswanderungen vieler Tierarten (Vögel) einerseits, dass die Fortpflanzungsgebiete erreicht werden, anderseits, dass die dort im Sommer aufblühenden Nahrungsvorräte für die Art aufgeschlossen

werden, während es wahrscheinlich ist, dass auch günstigere Temperaturverhältnisse gefunden werden. Wir werden S. 276 sehen, dass auch bei *Loligo vulgaris* wahrscheinlich der Zug mehreren Funktionen dient. Der Umstand, dass im Allgemeinen mehrere Funktionen zusammengehen, macht es unmöglich, die oft verwendete Einteilung der Tierwanderungen nach der Funktion aufrechtzuhalten.

4. DIE PERIODIZITÄT DES ZUGES

Aus dem Verlauf der Fangzahlen (Abb. 13) können wir folgern, dass bei Den Helder im Allgemeinen die Einwanderung von der zweiten Aprilhälfte bis Ende Mai die Auswanderung übertrifft und dass von Ende Mai bis Ende August umgekehrte

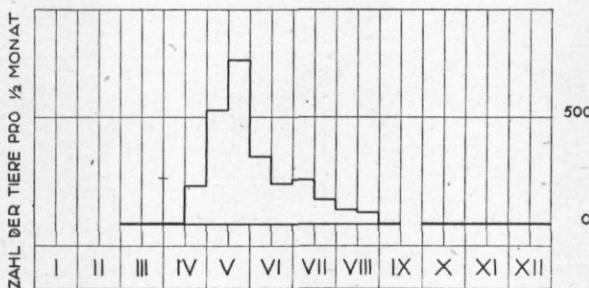


Abb. 13. Fangzahlen von Kalmaren. Durchschnittswerte 1933-1940.

Verhältnisse herrschen, ohne dass in der Zwischenzeit ein stationärer Zustand, wie wir diesen bei vielen Zugvögeln sehen, eingetreten ist. Wir halten es sogar für wahrscheinlich, dass seit frühesten Zeit auch Auswanderung stattfindet und dass gleichfalls auch nach der zweiten Maihälfte fortwährend neue Stücke einwandern. Begreiflicherweise erlauben die Fangzahlen aber nur Schlüsse über die Differenz von Ein- und Auswanderung und nicht über deren absolute Grösse.

Die Fangzahlen der einzelnen Jahre geben im Allgemeinen das gleiche Bild und sind hier nicht dargestellt worden. Es fällt auf, dass das Anfangsdatum des Zuges in den verschiedenen Jahren nur innerhalb enger Grenzen schwankt. Allerdings zeigen die Erscheinungsdaten der Einzeltiere eine grosse Streuung, wie aus Tabelle 3 hervorgeht, doch dies kann kaum verwundern, da

neben ihrer Anwesenheit der Zufall in starkem Massse ihre erste Erbeutung bestimmt. Fügen wir dagegen die Daten zusammen, an denen eine etwas stärkere Einwanderung festgestellt wurde, z.B. die Tage, an denen zum ersten Male je 5 oder je 10 Tiere eingeliefert wurden, so finden wir nur eine geringe Streuung: im ersten Falle 13.-30. IV., im letzteren 20.-30. IV. Wir können also feststellen, dass der Anfang eines stärkeren Zuzuges auf die zweite Aprilhälfte beschränkt ist und von Jahr zu Jahr nur wenig schwankt. Letzteres gilt bekanntlich für die Wanderungszeiten mehrerer Tierarten. Der Frühlings- und Herbstzug mancher Vogelarten liefern davon viele Beispiele.

TABELLE 3
Erscheinungsdaten von *Loligo vulgaris*

Jahr	Wenigstens 1 Stück	Wenigstens 5 St.	Wenigstens 10 St.
1933	13. IV., 20. IV.	20. IV.	20. IV.
1934	21. IV., 23. IV.	25. IV.	25. IV.
1935	20. IV., 23. IV.	23. IV.	23. IV.
1936	3. IV., 13. IV.	28. IV.	28. IV.
1937	2. III., 14. IV.	20. IV.	20. IV.
1938	18. III., 12. IV.	13. IV.	22. IV.
1939	15. II., 6. IV.	22. IV.	29. IV.
1940	27. IV., 30. IV.	30. IV.	30. IV.

Der Einfall des stärkeren Zuges scheint meistens ziemlich plötzlich zu verlaufen, denn in 6 der 8 Untersuchungsjahre fallen die Daten, an denen zum ersten Male je 5 bzw. je 10 Tiere erbeutet wurden, zusammen. Nur in den Jahren 1938 und 1939 liegt etwa eine Woche zwischen den beiden Daten. In beiden Jahren trat sofort nach dem Erbeuten der ersten 5 Tiere eine Periode windigen Wetters ein, die einige Tage dauerte. Zweifelsohne ist während dieser Tage die Küstenfischerei, die uns ja die Kalmare liefert, eingestellt worden. Dadurch ist das Datum der ersten 10 Stücke in diesen Jahren unnatürlich verspätet. Wenn auch eine ähnliche Wirkung in den anderen Jahren die Lage des Datums der ersten 5 Stücke beeinflusst haben kann, betrachten wir doch für unsre weiteren Ausführungen das Datum, an dem zum ersten Male je 5 Tiere gefangen wurden, als das zuverlässigste Mass für den Anfang des stärkeren Zuges.

Es ist der Mühe Wert, nach Zusammenhängen zwischen dem

Anfangsdatum des Zuges und den äusseren Faktoren zu suchen. Wir haben zu diesem Zweck in Tabelle 4 die Temperatur und den Salzgehalt beim Haaks-Feuerschiff mit dem Zugbeginn verglichen.

TABELLE 4
Erscheinungsdatum und Umweltfaktoren

	1933	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940
Temp. Haaks 1.-10.III. (°C)	4.8	4.2	6.1	5.6	4.9	5.5	5.8	
11.-20.III.	6.0	4.5	5.5	5.5	5.5	6.1	6.1	
21.-31.III.	6.1	5.2	6.1	6.4	5.8	6.8	6.0	
1.-10.IV.	7.1	5.0	6.4	6.8	6.5	7.3	6.6	
11.-20.IV.	7.6	5.6	7.2	7.1	7.5	7.4	7.8	
21.-30.IV.	8.2	6.4	8.1	7.4	8.0	7.9	8.3	
Erscheinungsdatum (April)	20.	25.	23.	28.	20.	13.	22.	30.
Salin. Haaks 21.-30.IV. (‰)	34.25	33.30	34.34	34.52	32.94	33.75	33.52	—

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass mit dem Salzgehalt der letzten Aprildekade kein Zusammenhang vorliegt. Mit der Temperatur dagegen besteht eine, wenn auch nicht sehr schöne Korrelation, indem die drei Jahre, deren letztes Aprildrittel kalt war (1934, 1936 und 1940), die spätesten Einwanderungsdaten zeigen. Jedoch ist die Temperatur nicht das einzige regulierende Prinzip. Wenn dies der Fall wäre, müssten die Tiere, die im Jahre 1934 bei 6.4° einwanderten, 1933 schon Ende März, 1935 schon Anfang April, 1936 Ende März, 1937 Anfang April, 1938 Mitte März und 1939 Anfang April erschienen sein, was den Tatsachen nicht entspricht. Die Tiere sind also durch andere Faktoren an die zweite Aprilhälfte gebunden und der Einfluss der Temperatur ist nur ein untergeordneter. Nach dem, was von Zugvögeln bekannt ist, liegt es auf der Hand, für diese Bindung an die zweite Aprilhälfte die Tageslänge verantwortlich zu machen, deren grosser Einfluss von ROWAN u. A. festgestellt worden ist.

Unserem Ergebnis entsprechen die Befunde von Frau NICE (1937), die die Phänologie der Singammer (*Melospiza melodia* (Wilson)), einer amerikanischen Zugvogelart, eingehend untersuchte. Nachdem sie nachgewiesen hat, dass die Tiere in wärmeren Jahren verhältnismässig früh, in kälteren Jahren spät an-

Kalt. Keine Beobachtungen wegen des Krieges.

kommen, stellt sie fest (S. 49): „That time of year is one of the fundamental factors in Song Sparrow migration is shown by the fact that high temperatures in December, January and early February (d.h. längere Zeit vor der Ankunft der Tiere im letzten Februar drittel) . . . never bring a migration. Migration is conditioned by both lengthening days and temperature.“ Hinzugefügt sei, dass es allen Anschein hat, dass die von NICE für die Singammer entwickelte Regel auch für den Zug mancher anderen Vogelarten gilt.

5. DIE HÄUFIGKEIT DER LAICHZÜGLER IN VERSCHIEDENEN JAHREN

Bei einer wandernden Tierart wie der unsrigen hängt die Häufigkeit, ausser vom Erfolg der Fortpflanzung in den vorangegangenen Jahren, auch vom Prozentsatz der Tiere ab, welcher am Zuge ins Untersuchungsgebiet teilnimmt. In unserem Falle ist es nicht möglich, die beiden Momente zu trennen. Eine weitere Betrachtung scheint daher ziemlich aussichtslos. Jedoch suchten wir nach Zusammenhängen zwischen der Zahl der jährlich anwesenden Tiere und den Schwankungen des „Unterwasserklimas“. Wir beschränkten unsre Berechnungen auf die Monate April und Mai, da die Juniankäufe aus technischen Gründen keine zuverlässigen Daten lieferten. In Tabelle 5 wird die Zahl der Kalmare mit den Salzgehalts- und Temperaturabweichungen des Beobachtungsgebietes verglichen. Letztere wurden in folgender Weise berechnet. Für jeden Monat wurde aus den Beobachtungen vom Marsdiep und aus denjenigen des Haaks-Feuerschiffes (zwei Stationen, die auf der Innen- bzw. Außen-grenze des Verbreitungsgebietes von *Loligo vulgaris* bei Den Helder liegen; siehe Abschnitt 6a) die Differenz gemessener

TABELLE 5

Häufigkeit der Kalmare in verschiedenen Jahren, Temperatur und Salzgehalt

	1933	1934	1935	1936	1937
Durchschn. Salzgehaltsabweichung IV., V. in %	+0.7	+0.6	-0.3	0.0	-2.2
Durchschn. Temperaturabweichung IV., V. in °C.	+0.6	-0.1	+0.1	+0.3	+0.5
Zahl der Kalmare IV., V.	2734	877	897	2162	1592

Monatswert minus den monatlichen Durchschnittswert vieler Beobachtungsjahre bestimmt und dann der Mittelwert dieser beiden Abweichungsziffern berechnet. Schliesslich wurde der Durchschnittswert der für April und Mai gefundenen Mittelwerte berechnet.

Es zeigt sich in der Tabelle, dass von den 5 Beobachtungsjahren die wärmeren die grösseren Anzahlen hatten, während ein Zusammenhang mit dem Salzgehalt nicht festzustellen ist. Da man von einer südlichen Art erwarten kann, dass sie eine verhältnismässig hohe Temperatur beansprucht, gewinnt die Erklärung an Wahrscheinlichkeit, dass in warmen Jahren ein grösserer Bruchteil der Kalmar e bis auf unsre Breite durchdringt als in kalten. Hierdurch werden dann die grossen Fänge verursacht.

6. DIE VERBREITUNG VON *LOLIGO VULGARIS* BEI DEN HELDER

a. Die Gebietswahl in ihrer Abhängigkeit von äusseren Faktoren

Bei jedem eingelieferten Stücke meldeten die Fischer den Fundort und die Nummer des Schiffes. Da der Einkaufspreis für Tiere aller Fundorte derselbe war, gab es bei diesen Meldungen keine wesentliche Veranlassung zu Betrug. Trotzdem wurden die Angaben dann und wann durch Nachfrage kontrolliert; es zeigte sich hierbei, dass die Fundorte im Allgemeinen richtig angegeben wurden.

Das von helderschen Schiffen befischte Gebiet gliedert sich in mehrere Teile. Zuerst gibt es die Fischgründe der Küstenfischer; diese sind auf Abb. 14 mit No. 1 bis 7 angegeben. Sie stehen alle mehr oder weniger unter Süßwasser- bzw. Landeinfluss. Man fischt hier mit Schleppnetzen; im Gebiet No. 7 (dem Wattenmeer) ausserdem mit „Kommen“ (stehenden Heringnetzen). Mit diesen Küstengebieten fällt das Revier der Hochseefischer z.T. zusammen. Letzteres umfasst neben der Umgebung des Haaks-Feuerschiffes und des Diepe Gat (No. 1 auf Abb. 14) eine grössere Strecke der südlichen Nordsee, deren äussere Punkte etwa Borkum Riff, Klaverbank, Markhams Hole und der Breeveertien querab Egmond sind. In all diesen Gebieten ist die Intensität der Fischerei geringer als in Küstennähe. Man fischt hier zum grössten Teil mit Schleppnetzen.

Für unsre weiteren Betrachtungen spielt fast nur die Küsten-

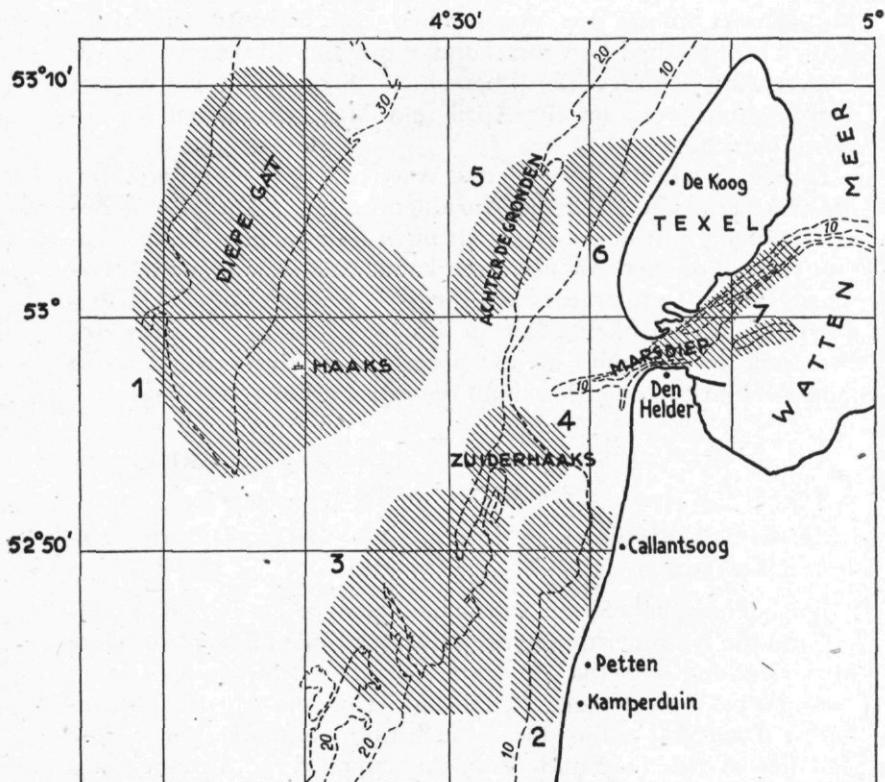


Abb. 14. Das Küstenmeer bei Den Helder mit Angabe der verschiedenen im Text genannten Gebietsteile. Tiefen in m.

zone eine Rolle, denn an diese ist *Loligo vulgaris* im Sommerhalbjahr stark gebunden. Aus dieser erhielt die Zoologische Station 1933-'40 mehr als 12000 Kalmare gegenüber nur 180 (ungefähr 1½%) aus hoher See, d.h. von weiter seewärts als Gebiet No. 1. Ein solches Missverhältnis lässt sich aus der obengenannten geringeren Stärke der Hochseefischerei nicht erklären und kann nur darauf beruhen, dass die Tiere die Küstenzone bevorzugen.

Zur Vergleichung können wir die Fangzahlen einer anderen Art, nämlich die von *Acanthias vulgaris* Risso heranziehen. Auch diese wird regelmässig von der Zoologischen Station eingekauft. In der Periode I. VI.-31. XII. 1938 wurden 110 Stücke von der Küstenzone (Gebiet no. 1-7) und 1313 Stücke von weiter entfernten Stellen eingeliefert, also ein dem von *Loligo vulgaris* fast entgegengesetztes Verhältnis.

Weiter interessiert es, dass sogar die ausserhalb der Küstenzone gefangenen *Loligo vulgaris* immerhin in geringer Entfernung vom Lande erbeutet wurden. Nur einige Winterfänge bilden eine Ausnahme: 24. XI. 1939 2 St. Tea Kettle Hole 20 Fdn., 3 St. 20 Meile NW vom Feuerschiff Haaks, 15-16 Fdn., 18. XII. 1939 8 St. Tea Kettle Hole 20 Fdn. Hierauf kommen wir später zurück.

Die Ansicht, dass die Art in der Nordsee selten sei (TESCH 1908, GRIMPE 1925), ist wahrscheinlich auf dieses Meiden der Hochsee zurückzuführen. Die Forschungsschiffe fischen selten in Küstennähe und daher bekommen die Spezialisten, welche die Ausbeuten derselben untersuchen, die Tiere nicht in die Hände.

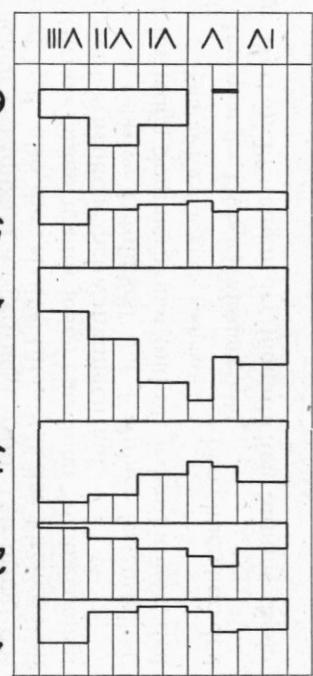
Die Ursache der Bindung ans Küstenmeer wird weiter unten untersucht werden. Zuerst betrachten wir das Vorkommen innerhalb des Küstenmeeres etwas eingehender und beschränken uns vorläufig aufs Sommerhalbjahr.

In erster Linie werden wir uns fragen, wo sich in jedem Monat die Hauptmasse der Kalmare findet. Zu diesem Zwecke ist für jeden Sommermonat die Zahl der erbeuteten Stücke pro Gebietsteil berechnet und in Prozenten des monatlichen Gesamtfanges ausgedrückt. Die Prozentsätze sind in Abb. 15a eingetragen. Diese Zahlen würden aber nur dann einen richtigen Eindruck des Vorkommens der Kalmare geben, wenn die Fischerei das ganze Jahr hindurch an den selben Stellen ausgeübt werden würde. Dies ist jedoch nicht der Fall und wir müssen daher auch die Schwankungen der Intensität der Fischerei in Betracht ziehen. Leider fehlen genaue Statistiken, aber die Journale der Zoologischen Station geben doch Anhaltspunkte zur Beurteilung dieser Frage. Denn ausser Kalmaren wurden verschiedene andere Tierarten von den Fischern angebracht. Auch deren Fundorte sind regelmässig aufgezeichnet worden. Um hieraus die zeitliche und örtliche Verteilung der Fischerei zu ermitteln, sind wir folgendermassen verfahren. Für jeden Fundort wurde die monatliche Zahl der Meldungen berechnet und in Prozenten der monatlichen Gesamtzahl ausgedrückt. Abb. 15b bringt das Ergebnis und stellt also die relative Intensität der Fischerei an den verschiedenen Fangorten für jeden einzelnen Sommermonat dar. Diese weist erhebliche Schwankungen auf.

Um nun die relative Häufigkeit der Kalmare festzustellen, müssen wir für jeden Sommermonat und für jeden Fangort den

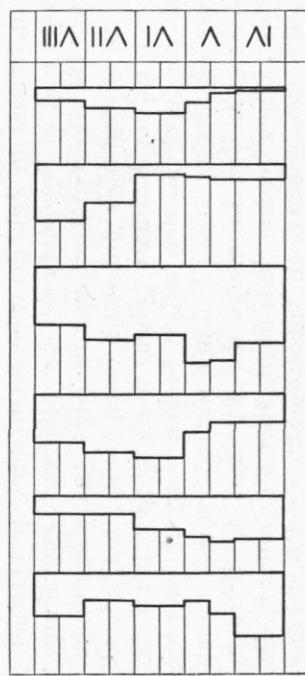
Quotienten $\frac{\text{Zahl der gefangenen Kalmare}}{\text{Intensität der Fischerei (Meldungszahl)}}$ berechnen und den gefundenen Wert in Prozenten der monatlichen Summe dieser

REL. GRÖSSE DES MONATLICHEN FANGES



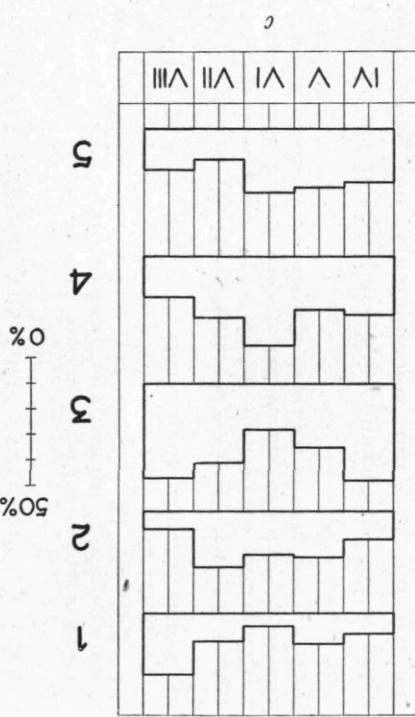
- 1 DIEPE G. 13-20 Fdh
- 2 KAMRD. 0-8 Fdh
- 3 PETL. 9-13 Fdh
- 4 ZUIDER-HAADS. 8-12 Fdh
- 5 ACHT D. 14-16 Fdh
- 6 DE KOOG 4-9 Fdh

REL. GRÖSSE DER MONATLICHEN MELDUNGSZAHL



b

RELATIVE HÄUFIGKEIT VON LOLIGO VULGARIS



c

Durchschnittswerte 1933-1940. Für Einzelheiten siehe den Text.

Abb. 15. a Fangzahlen; b. Intensität der Fischeri; c. aus a und b berechnete Häufigkeit der Kalmarer.

Quotienten ausdrücken. Diese Prozentsätze sind in Abb. 15c dargestellt. Sie zeigen uns wie ein bestimmtes Gebiet im Laufe des Jahres bald mehr, bald weniger bei den Kalmaren beliebt ist, sagen aber über die absolute Häufigkeit der Tiere sowie über deren Dichte nichts aus. Bei diesen Berechnungen konnte Gebiet No. 6 nicht berücksichtigt werden, da hier zu bestimmten Zeiten nur sehr wenig gefischt wird. Gleichfalls ist Gebiet No. 7 ausgeschlossen, da hier die Fischerei in ganz anderer Weise ausgeübt wird als in den Gebieten No. 1-6.

Die Methode gestattet uns nicht, detaillierte Schlüsse zu ziehen. Nichtsdestoweniger ist Folgendes deutlich. Gebiet 3 zeigt Maxima am Anfang und am Ende der Saison, ein deutliches Minimum im Juni. Gebiet 1 zeigt ein Maximum am Ende der Saison, offenbar kein oder kein ausgeprägtes am Anfang; es ist somit ungewiss ob es, wie Gebiet 3, ein Minimum im Juni hat. Gebiet 4 hat ein deutliches Maximum im Juni, ein Minimum am Ende der Saison, Gebiet 2 hat niedrigere Werte am Anfang und besonders am Ende als in der Mitte der Zeit des Vorkommens. Diese Tatsachen besagen Folgendes. Im Gebiete 3 sind die Tiere relativ häufig am Anfang der Saison, am wenigsten häufig im Juni. Da für das benachbarte Gebiet 2 gerade das Umgekehrte gilt, findet offenbar eine Verschiebung von Tieren von Gebiet 3 nach dem Gebiet 2 statt. Auch im Gebiet 4 aber gibt es eine deutliche relative Zunahme, besonders im Juni. Die Verschiebung findet also offenbar vom Gebiet 3 sowohl nach den Gebieten 2 wie 4 statt. Die Kalmare ziehen also mehr oder weniger nach der Küste und zugleich dem Marsdiep zu. Die relative Abnahme in den Gebieten 2 und 4 und die relative Zunahme in den Gebieten 1 und 3 in den Monaten Juli und August zeigt genau das Umgekehrte: eine Verschiebung von der Küste, aber auch vom Marsdiep fort, nach draussen. Global gesprochen nimmt die Tiefe mit der Entfernung von der Küste regelmässig zu (man achte besonders auf die Tiefenlinien der Figur 14 und nicht zu viel auf die Tiefenangaben der Figur 15a). Da die Tiere mit Schleppnetzen unmittelbar am Boden gefangen werden, können wir also sagen, dass sie sich im Juni im Durchschnitt in weniger tiefem Wasser aufhalten als zu Anfang und besonders zu Ende der Saison. Die Tiefe ist dabei aber gewiss nicht das wichtigste Moment, im Gegenteil. Denn die Tiere verbringen den Juni in grosser Anzahl im Gebiet 4, wo die Wassertiefe zum Teil genau so gross ist wie im Gebiet 3. Unten wird sich denn auch zeigen, dass sie an erster Stelle von einem an-

deren Faktor geleitet werden, nämlich von der Temperatur.

Die Kalmare führen also offenbar innerhalb ihres Sommergebietes ähnliche Bewegungen aus wie z.B. die Schollen. Während aber die Scholle bereits im Mai die wärmsten Stellen besucht, tut dies der Kalmar erst im Juni. Dabei wird die Scholle aber wahrscheinlich hauptsächlich von der Wassertiefe geleitet, der Kalmar von der Temperatur.

Die wenigen Wintertiere, die wir empfingen, kamen im Durchschnitt aus bedeutend tieferem Wasser als die Sommertiere. Wir erwähnten schon, dass einige von diesen in grösserer Entfernung von der Küste als irgendein Sommertier gefangen wurden (S. 251). Auch aus der Verteilung der übrigen Winterfänge geht hervor, dass die Tiere im Winter weiter von der Küste entfernt und in grösseren Tiefen leben. Tabelle 6 gibt die diesbezüglichen Daten. (Diese Wintertiere sind 4–6 Monate alte Stücke, vergl. S. 218.)

TABELLE 6
Gebietswahl bei Den Helder im Sommer und im Winter

	küstenferne Gebiete	küstennahe Gebiete						
		No. 1	3	5	No. 2	4	6	.7
Sommertiere (Apr.-Sept.)	180 = 11%	824	2085	650	1062	4167	661	1677
Wintertiere (Okt.-März)	14 = 25%	27	12	—	—	—	—	2

Bis jetzt betrachteten wir die Ereignisse im „Durchschnittsjahr“. Wir werden nun die Verbreitung in den einzelnen Jahren einer näheren Untersuchung unterziehen. Dabei können wir nicht, wie auf S. 251, die Häufigkeit der Tiere berechnen, denn die Intensität der Fischerei kann nicht für jedes Jahr gesondert zahlenmäßig dargestellt werden. Wir begnügen uns deshalb mit den Fangziffern. Diese zeigen in den regelmässig befischten Gebieten No. 1–7 erhebliche Schwankungen. Am grössten sind letztere im Wattengebiet (No. 7), wo bald grosse Mengen, bald fast keine Kalmare erbeutet wurden¹⁾. Anscheinend entspricht dieses Gebiet nur unter bestimmten Umständen den Ansprüchen der Tiere. Welche diese Umstände sind, konnte einigermassen analysiert werden.

Zu diesem Zweck wurde zuerst der Zusammenhang der Kal-

¹⁾ Natürlich werden nur diejenigen Monate berücksichtigt, in denen die Wattenschere ausgeübt wurde, d.h. April, Mai und Juni (ausgenommen Juni 1938 und 1939, wo keine Beobachtungen gemacht wurden).

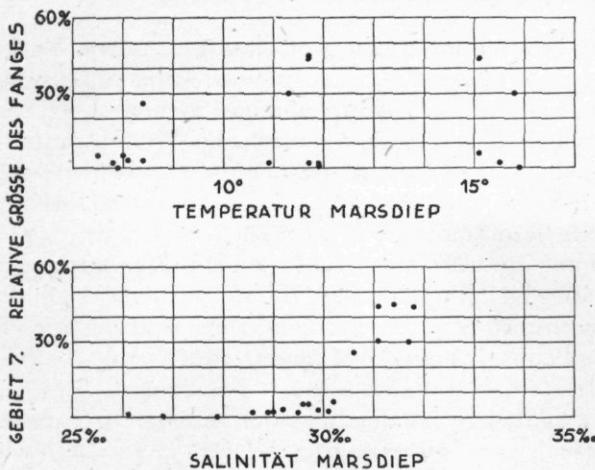


Abb. 16. Beziehungen zwischen Temperatur, Salzgehalt und der relativen Grösse des Fangs im Wattengebiet.

marfänge mit Temperatur und Salzgehalt untersucht. Abb. 16 stellt die Fänge im Wattengebiet (No. 7, Abb. 14), ausgedrückt in Prozenten des monatlichen Gesamtfanges, als Funktion der monatlichen Durchschnittswerte von Salzgehalt und Temperatur im Marsdiep (Westgrenze des Gebietes No. 7; vergl. Abb. 14) dar. Diese Werte sind aus täglichen Oberflächenbeobachtungen am Marsdiepdeich, die Herr Ir. F. LIEBERT (Rijksinstituut voor Visscherijonderzoek, Den Helder) uns freundlichst zur Verfügung stellte, berechnet worden.

Der Einfluss des Salzgehalts ist sehr ausgeprägt. Nur wenn der Salzgehalt am Deich über etwa 30.3 ‰ steigt, überschreiten die Tiere die Aussengrenze des Wattenmeeres nach innen zu. Weil die Wasseruntersuchung eben am Eingang seewärts des Gebietes No. 7 vorgenommen wurde, können wir folgern, dass eine Salinität von 30.3 ‰ tatsächlich ungefähr die untere Grenze für *Loligo* bildet. Die Temperatur scheint die Tiere gar nicht zu leiten; die Beobachtungspunkte lassen wenigstens nicht auf eine Korrelation schliessen. Dies gilt aber nur für den Temperaturbereich unsrer Beobachtungen und lässt sich nicht ohne Weiteres verallgemeinern.

Von scheveninger Fischern erfuhr P. CREUTZBERG im Jahre 1941, dass *Loligo vulgaris* querab Scheveningen im Allgemeinen ausserhalb der 3 Meilszone häufiger gefangen wird als in Küstennähe. Dies verwunderte uns anfangs, ist aber nach dem Vorhergehenden leicht verständlich, da die 30‰-Linie sowie mehrere der sonstigen Isohalinen bei Den Helder näher am Strand verlaufen als bei Scheveningen (Atlas, Cons. Int., 1933).

Aus der Feststellung dieser Korrelation zwischen Vorkommen und Salzgehalt können wir jedoch noch keine Schlüsse auf den „Mechanismus“ des Zusammenhangs ziehen. Uns kommt es am wahrscheinlichsten vor, dass sich die Tiere unmittelbar auf den Salzgehalt (oder eine seiner chemischen Begleiterscheinungen) orientieren, indem sie sich phobisch von zu süßen Stellen abwenden. Man könnte sich aber auch vorstellen, dass der Zusammenhang indirekt wäre und dass die Kalmare z.B. irgend einem Nahrungstier nachstellen, das sich seinerseits auf den Salzgehalt orientiert. Zur endgültigen Entscheidung dieser Frage fehlen die Beobachtungen; wir haben jedoch keine Anweisungen, dass die letztere, komplizierte Möglichkeit zutrifft.

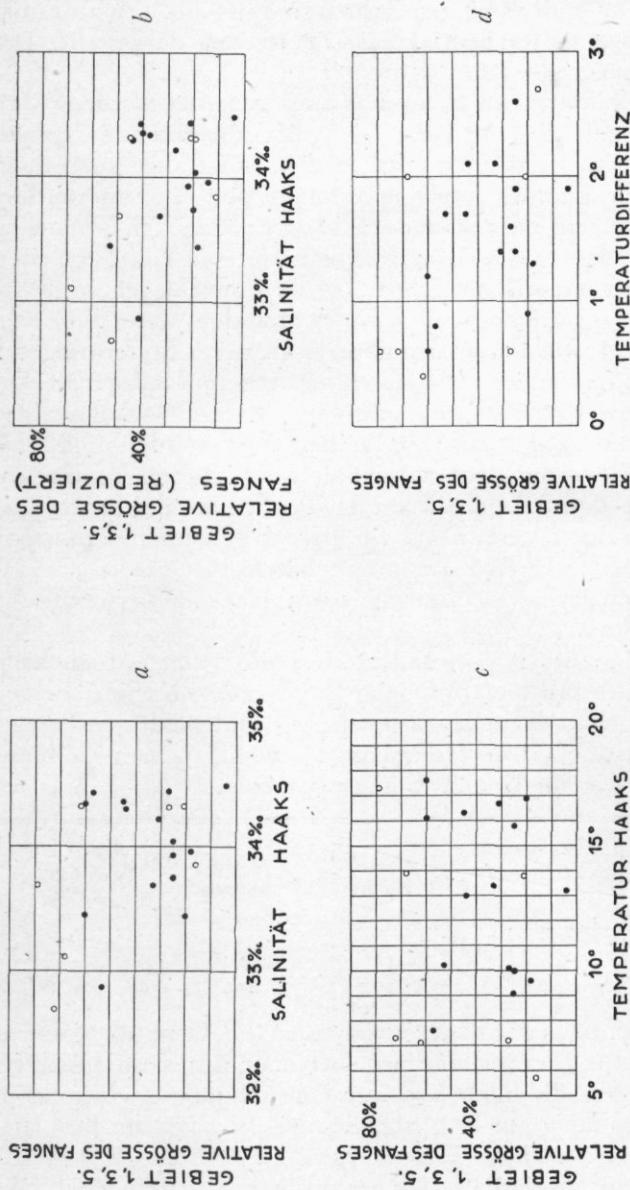
Die Schwankungen in der Lage der Innengrenze des von Kalmaren besuchten Gebietes werden bei Den Helder also vom Salzgehalt bestimmt. Die Frage drängt sich auf, ob auch die Lage der Aussengrenze Zusammenhänge mit den Schwankungen des „Unterwasserklimas“ aufweist. Wir untersuchten deshalb in der obenerwähnten Weise die Korrelation zwischen Umweltfaktoren und dem Vorkommen in den entfernteren Gebietsteilen. Zu diesem Zweck wurde für jeden Beobachtungsmonat der Salzgehalts- und Temperaturdurchschnittswert vom Haaks-Feuerschiff mit der relativen Grösse des Fanges in den Gebieten No. 1, 3, 5 (ausgedrückt in Prozenten des Gesamtfanges in Gebiet No. 1-6) verglichen (siehe Abb. 17).

Auch in diesem Falle übt der Salzgehalt einen Einfluss aus (Abb. 17a). Die Tiere sind nämlich in den entfernteren Gebietsteilen am häufigsten wenn der Salzgehalt beim Haaks-Feuerschiff relativ niedrig, unter 34%_{oo}, ist. Jedoch ist der Zusammenhang mit dem Salzgehalt nicht so ausgeprägt wie im Wattenmeer.

Wir sahen oben, dass die Kalmare innerhalb des Küstengebietes jahreszeitliche Wanderungen ausführen. Es lag auf der Hand zu untersuchen, ob die Abhängigkeit vom Salzgehalt noch merkbar ist bzw. besser hervortritt, wenn man den Einfluss dieser Saisonwanderungen eliminiert.

Die relative Häufigkeit der Tiere in Gebiet No. 1, 3 und 5 beträgt nach den Daten aus Abb. 15c für April 67%, Mai 61%, Juni 48%, Juli 54%, und August 77%. Zur Beantwortung unsrer Frage multiplizierten wir die Monatsziffern (Fangzahlen in % des

Gesamtfanges in Gebiet 1-6) mit $\frac{48}{67}$ für April, $\frac{48}{61}$ für Mai, $\frac{48}{48}$ für Juni, $\frac{48}{54}$ für Juli, $\frac{48}{77}$ für August und erhielten so eine, sei es



auch nur annähernde „Reduktion auf Juniwerthe“ in arbiträren Einheiten. Die so berechneten Zahlen sind in Abb. 17b als Funktion des Salzgehaltes beim Haaks-Feuerschiff dargestellt. Der Zusammenhang ist wieder sichtbar.

Die Korrelation kann in zwei Weisen gedeutet werden. Man kann annehmen, dass die Tiere von Wasser mit einem Salzgehalt von mehr als 34% abgeschreckt werden. Es ist aber auch möglich, dass der Einfluss vom Salzgehalt in den entfernteren Gebietsteilen nur ein indirekter ist. So könnte man sich vorstellen dass sich die Tiere, von irgendwelchem anderen Faktor geleitet, der Küste zu nähern versuchen, bis sie ihre Salzgehaltsgrenze von etwa 30% erreichen. In süsseren Monaten, wenn diese weit im Meere liegt, würden sie sich dann in grösserer Entfernung von der Küste aufhalten als in Monaten mit höherem Salzgehalt. Die Lage der Aussengrenze ihres Areals würde dann von derjenigen ihrer unteren Salzgehaltsschwelle bestimmt werden und – in unserem Falle – mit dem Salzgehalt im Marsdiep zusammenhängen. Da der Salzgehalt am Haaks-Feuerschiff in grossen Zügen den selben Verlauf hat wie der im Marsdiep, kann man auch nach letzterer Deutung grosse Fänge in Geb. 1, 3 und 5 erwarten bei geringem Salzgehalt am Haaks-Feuerschiff und umgekehrt.

Wir haben aber Anweisungen, dass die zweite Möglichkeit nicht zutrifft. April und Juni 1935 gab es nämlich zugleicherzeit hohen Salzgehalt beim Haaksfeuerschiff und niedrigen Salzgehalt im Marsdiep, wobei die Fänge sowohl in den Gebieten 1, 3 und 5 wie im Gebiet 7 niedrig waren.

	Rel. Grösse des Fanges in Geb. 1, 3, 5	Sal. Haaks	Sal. Marsdiep	Rel. Grösse des Fanges in Geb. 7
April 1935	27%	34.41% _{oo}	28.9% _{oo}	2%
Juni 1935	4%	34.49% _{oo}	30.2% _{oo}	6%

Die Annahme liegt auf der Hand, dass die Tiere im Marsdiep seewärts, beim Haaksfeuerschiff aber nach der Küste hinzu gedrängt wurden. Es blieb also nur eine schmale Zwischenzone (Gebiete 2, 4 und 6) für sie übrig, die im April 71%, im Juni 1935 90% aller angebrachten Tiere lieferte.

Wir halten es deshalb für wahrscheinlich, dass der Salzgehaltseinfluss an den entfernteren Gebieten ein direkter ist und

dass die Tiere eine Abneigung gegen Wasser von mehr als 34 %^{oo} Salzgehalt haben.

Von den weiteren Umweltfaktoren scheint der absolute Wert der Temperatur die Tiere nicht zu beeinflussen (Abb. 17c). Hieraus geht aber noch nicht hervor, dass die Wassertemperatur gar keinen Einfluss ausübt. Und zwar scheinen Zusammenhänge zwischen dem Vorkommen der Kalmare in den Gebieten 1, 3 und 5 und dem Temperaturgefälle im Küstenmeer zu bestehen. Von Februar bis September sind nämlich die küstenferneren Gebiete kälter als die küstennahen. Es scheint nun, dass die Tiere in den Monaten, wo diese Differenz gering ist, am häufigsten sind in den küstenferneren Gebieten. Abb. 17d gibt die diesbezüglichen Monatszahlen als Funktion der Differenz $t_{\text{Marsdiep}} - t_{\text{Haaks}}$. Der Zusammenhang ist ziemlich klar.

Die Temperaturdifferenz zwischen küstenferneren und küstennäheren Gebieten unterliegt einer ausgeprägten jahreszeitlichen Periodizität. Während der uns interessierenden Sommermonate ist sie am grössten im Juni, am geringsten im April und im August. Wir sahen S. 253 (Abb. 15c) schon, dass auch das örtliche Vorkommen der Kalmare eine jahreszeitliche Periodizität zeigt. Tabelle 7 vergleicht die Häufigkeit der Kalmare in den

TABELLE 7
Vorkommen in den küstenferneren Gebieten und Umweltfaktoren

	Monat				
	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
Relative Häufigkeit in den küstenferneren Gebieten No. 1, 3, 5 (1933-1937).			-		-
Nach Abb. 15c.	67%	61%	48%	54%	77%
Differenz $t_{\text{Marsdiep}} - t_{\text{Haaks}}$ (1933-37)	1.0°	1.8°	2.0°	1.3°	0.5°
Salinität Haaks (1933-1937)	33.92	33.81	33.98	33.88	34.06

küstenferneren Gebieten, die Grösse des Temperaturgefälles und den Wert des Salzgehalts in Monatsdurchschnittszahlen. Es zeigt sich, dass auch die jahreszeitlichen Wanderungen vom Temperaturgefälle bedingt werden, während der Salzgehalt keinen Einfluss ausübt. Das stimmt, denn in Wirklichkeit haben wir in der Tab. 7 den schon in Abb. 17d nachgewiesenen Zusammenhang nur in etwas anderer Form dargestellt.

Wir stellen uns den Zusammenhang mit der Temperatur-

differenz so vor, dass die Tiere eine Vorliebe für die wärmeren Gebietsteile haben. Diese Vorliebe muss bei unseren Beobachtungen desto deutlicher hervortreten, je grösser die Temperaturdifferenz zwischen Küsten- und Haakswasser ist. Es ist weiter klar, dass eine solche Vorliebe die Tiere im Sommer ans Küstenmeer bindet, weil es hier dann wärmer ist als auf hoher See, und gegen den Winter von der Küste vertreibt (vgl. S. 254).

Ein letzter Faktor, der bei der Bindung ans Küstenmeer eine Rolle spielt, ist die Wassertiefe. Wir sahen schon, dass die Tiere, wenigstens im Sommer, nur untiefe Stellen bewohnen. Das Vorkommen hängt also mit der Wassertiefe zusammen. Wenigstens zum Teil ist dieser Zusammenhang ein indirekter, denn Salzgehalt und Temperaturgefälle, die das Vorkommen der Tiere leiten, hängen ihrerseits schon mit der Wassertiefe zusammen. Die Frage drängt sich aber auf, ob die Wassertiefe auch einen direkten Einfluss, unabhängig von der Temperatur und vom Salzgehalt, ausüben kann. Bei unseren Beobachtungen scheint ein solcher Einfluss keine Rolle zu spielen. Im Diepe Gat werden nämlich viele Kalmare erbeutet, während die Wassertiefe hier gleich gross ist wie in den doppelt so weit von der Küste entfernten Gebieten, wo die Art nur selten vorkommt. Dies Alles schliesst die Möglichkeit nicht aus, dass der Tiefenfaktor in Gegenden, wo die Tiefenunterschiede erheblicher als in der Nordsee sind, wohl einen direkten Einfluss ausübt.

Wir wollen noch einmal zusammenfassen, was sich über den Einfluss einiger Umweltfaktoren auf das Vorkommen der Kalmare feststellen liess. Das von den Tieren bevorzugte Gebiet wird bei Den Helder an der Landseite vom Salzgehalt bestimmt, der nicht viel unter ungefähr 30.3% herabsinken darf. An der Meeresseite zeigt die Grenze Zusammenhänge mit dem Salzgehalt und dem Temperaturgefälle im Küstenmeer. Einerseits scheint die Salzgehaltslinie von etwa 34% eine Aussenschanke für die Tiere zu bilden, andererseits bevorzugen die Tiere das Küstenwasser wegen seiner grösseren Wärme. Die Wassertiefe schliesslich scheint bei der Bindung ans Küstengebiet höchstens eine untergeordnete Rolle zu spielen.

Natürlich sind Salzgehalt und Temperaturgefälle nicht die einzigen Umweltfaktoren die das Vorkommen der Kalmare bedingen. In der Umgebung von Den Helder ist aber deren Einfluss am meisten ausgeprägt. In andersbeschaffenen Gegenden kann die Wirkung dieses oder jenes anderen Faktors deutlicher

hervortreten. So erwähnt LO BIANCO (1909) einen Einfluss der Bodenbeschaffenheit: bei Neapel soll die Art eine Vorliebe für schlammigen Grund haben.

Es ist klar, dass die hier gegebene Beschreibung von Korrelationen nur eine Vorstufe in der Erforschung der Orientierung von *Loligo* bildet und keine Schlüsse auf die Art ihrer Reaktionen erlaubt. Da das Verhalten der Tiere im Meere sich unseren direkten Beobachtungen entzieht, wird eine nähere Untersuchung sich wohl auf experimentelle Methoden beschränken müssen und daher schwer ausführbar sein.

b. Das Vorkommen von ♂♂ und ♀♀ gesondert

Die beiden Geschlechter zeigen bei ihrer Gebietswahl einen geringen Unterschied. An den küstenferneren Stationen werden verhältnismässig weniger ♂♂ erbeutet als in der Nähe des Landes. Tabelle 8 gibt die genauen Zahlen.

TABELLE 8
Das Geschlechtsverhältnis an verschiedenen Fundorten

	♂♂	♀♀	Auf 100 ♀♀ fallen:
Gebietsteil No. 1	448	376	119 ♂♂
No. 6	368	293	126 „
No. 5	355	295	131 „
No. 4	2361	1806	131 „
No. 3	1218	867	140 „
No. 2	642	420	153 „
No. 7	1045	632	165 „

Fragt man wieder, welche Umweltfaktoren hier regulierend auftreten, so scheint uns ein direkter Einfluss der Wassertiefe ausschaltbar. Sonst würden die Werte der Gebiete 1 und 7 nicht derart verschieden sein. Anscheinend spielt hier eine der Wasser-eigenschaften eine Rolle. Man könnte an den Salzgehalt denken, auch aber an die Temperatur. In ersterem Falle würden die ♂♂ einen etwas niedrigeren Salzgehalt bevorzugen als die ♀♀; im letzteren eine etwas höhere Temperatur. Bei Betrachtung der Unterschiede zwischen den Gebieten 2 und 3 einerseits und 5 und 6 anderseits bedenke man, dass das süssere und (im Sommer) wärmere Wattewasser bei seiner Ausströmung aus dem Marsdiep in die Nordsee hinein südwärts abgeleitet wird (Ebbe).

Deshalb werden die südlichen Stationen mehr unter Watten-einfluss stehen als die nördlichen, zumal die nördlich von Texel liegende, gleichfalls südwärts ableitende Rinne (das Eyerlandse Gat) in dem Wasserhaushalt der Watten nur eine untergeordnete Rolle spielt. Die jetzt anwesenden Daten erlauben keine weitere Analyse dieser Zusammenhänge.

c. Das Vorkommen der Eier

Die Eiertrauben wurden nur gelegentlich (vor Allem im Jahre 1934) von der Zoologischen Station gekauft; wir haben daher verhältnismässig wenige Fundangaben zu unserer Verfügung. Diese röhren nur vom Küstengebiet her; Tabelle 9 gibt eine Übersicht ihrer Verbreitung für 1934. Zur Vergleichung sind auch die Zahlen der gefangenen Kalmare angegeben.

TABELLE 9

Vorkommen von Eiertrauben und Kalmaren bei Den Helder im Sommer 1934

	Zahl der Eiertrauben	Zahl der Kalmare
Gebiet No. 1	3	37 = 3%
3	24	288 = 20%
5	1	19 = 1%
2	42	170 = 12%
4	20	349 = 24%
6	11	26 = 2%
7	0	554 = 38%
Summe	101	1443 = 100%

Man könnte aus der Tabelle schliessen, dass die Gebiete No. 2 und 6 als Laichort sehr beliebt sind, No. 7 aber abgelehnt wird. Einige Vorsicht ist aber geboten, da die Anzahl nicht gross ist. Wir wagen es darum nicht, diese Daten für eine weitere Analyse zu verwenden.

7. DER GEOGRAPHISCHE VERLAUF DER WANDERUNGEN

In diesem Abschnitt wollen wir versuchen, aus den verfügbaren Literaturdaten und unseren eigenen Beobachtungen den geographischen Verlauf der Wanderungen von *Loligo vulgaris* zu rekonstruieren.

Das Verbreitungsgebiet von *Loligo vulgaris* umfasst das Litoral

des Mittelmeeres und der Ostatlantik zwischen 21° und 59° N.¹⁾. Im atlantischen Gebiet ist die Art an den Küsten NW-Afrikas (ROBSON 1926, BOONE 1933, ADAM 1937b, 1941), Portugalls (NOBRE 1932), Frankreichs (LOCARD 1886, DAUTZENBERG und FISCHER 1925, CUÉNOT 1927), Grossbritanniens (Plymouth Marine Fauna 1931, STORROW 1932, MOORE 1937), Belgiens (ADAM 1933), Hollands (TESCH 1908, dieser Beitrag), in der Deutschen Bucht, im Skagerrak und im Kattegat (GRIMPE 1925), in der westlichen Ostsee (GRIMPE 1925, JAECKEL 1937) und schliesslich vielleicht an der norwegischen Küste (GRIEG 1933) festgestellt worden. Im Mittelmeer wird sie u.a. an der französischen (VÉRANY 1853, LOCARD 1886), westitalienischen (JATTA 1896, LO BIANCO 1909) und der tunesischen (GRUVEL 1926) Küste gefunden.

Was die Wanderungen anbelangt, so scheint der Kalmar im Mittelmeergebiet im Winter nicht abzuziehen. VÉRANY (1853) erwähnt für die Umgebung von Nizza: „habite sédentaire les profondeurs moyens“. LO BIANCO (1909) nennt die Art für Neapel während aller Jahreszeiten. In den Marktziffern Tunisiens kommen „Calmars“ das ganze Jahr hindurch vor, siehe Tabelle 10; aus den Mitteilungen GRUVELS (1926) wissen wir,

TABELLE 10
Marktanlandungen in Tunesien
Summe der Jahre 1932–’36. Nach Bulletin Stat. Océan. de Salammbô
No. 31, 33, 35, 36, 37

Monat	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
kg Kalmare	5327	4626	4849	9148	13137	8792	4466	3973	5181	7916	6391	4170

dass es sich in diesem Falle um unsre Art handelt. In dieser Hinsicht unterscheiden sich also die Kalmare des mediterranen Gebietes erheblich von denjenigen der Nordsee, die wir als ausgeprägte Wandertiere kennen gelernt haben.

Es folgt jetzt eine nähere Beschreibung der Wanderungen im Nordseegebiet, dem einzigen Gebiete, von dem Daten in einigermassen genügender Menge vorliegen. GRIMPE (1925) fasste die Angaben über das Vorkommen in diesem Meeresteil schon teilweise zusammen. Sie werden durch unsre Beobachtungen vervollständigt.

¹⁾ ADAM (1937a) gibt 2 Stücke für Westindien an, zweifelt aber an der Richtigkeit der Fundortsmeldung.

Loligo vulgaris erscheint, wie wir schon sahen, jährlich in grosser Zahl an der holländischen Küste und erreicht die Umgebung von Den Helder in der zweiten Aprilhälfte. Ihre Anzahl nimmt bis zur zweiten Maihälfte zu und dann wieder rasch ab. Zwischen Ende Juli und Anfang September verschwinden meistens die letzten Stücke. Ihr Alter beträgt rd. 1 und rd. 2 Jahre. Ausserdem werden bei Den Helder im Spätherbst dann und wann kleine Mengen von im selben Jahre geborenen Tieren gefunden. (Im ersten Herbst sind die Bewegungen der Jungtiere übrigens schwer erfassbar, da letztere in Bezug auf die Maschenbreite der üblichen Schleppnetze noch sehr klein sind).

Um die Zugrichtung an der holländischen Küste festzustellen, wurden im Frühling 1937 zu gleicher Zeit in Den Helder und in Breskens (Prov. Zeeland) Kalmare eingekauft. Im letztgenannten Ort konnte dies durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn C. L. TER MEULEN stattfinden.

Die hier gelieferten Tiere kamen einerseits von der Schelde mündung und anderseits von der Nordsee vor den Inseln Schouwen und Goeree. Tabelle 11 zeigt die Zahlen eingekaufter Tiere. In Den Helder kommen die Tiere etwas später als in Breskens an; wahrscheinlich beträgt die Differenz 5–10 Tage¹⁾.

Kann man hieraus folgern dass die Kalmare von Süden nach Norden ziehen? Streng genommen nicht, denn man könnte sich z.B. auch vorstellen, dass die Tiere quer zur Küste vom tiefen zum seichten Wasser wanderten und diesen Aufstieg im Norden nur etwas später als im Süden unternähmen. In diesem Fall müssten aber vor dem Erscheinen an der Küste Tiere aus tiefem Wasser gemeldet sein. Da letzteres nicht der Fall ist, nehmen wir an, dass die Kalmare parallel zur holländischen Küste nach dem Norden ziehen. Dieses Ergebnis stimmt zu der Annahme GRIMPES (1925), dass *Loligo vulgaris* die südliche Nordsee vom Süden her erreicht, überein.

¹⁾ Bei Breskens werden am 14. und 15. April 27 Stück gefangen, bei Den Helder am 19. und 20. April 10 Stück und kurz darauf beträchtliche Mengen. Das gäbe einen Unterschied von ungefähr 5 Tagen. Bei Den Helder sind die Tiere später in der Jahreszeit aber viel häufiger als bei Breskens. Wenn bei Breskens also am 14. und 15. April 27 Stück gefangen werden, sind die Tiere da wahrscheinlich relativ viel häufiger als am 20. April bei Den Helder. Die Differenz beträgt also wohl mehr als 5 Tage, aber wieviel mehr lässt sich nicht entscheiden. Sicherheitshalber nehmen wir an: 5–10 Tage.

TABELLE II

Frühlingseinwanderung längs der holländischen Küste

Zahlen der 1937 in Breskens (prov. Zeeland) und Den Helder angekauften
Kalmare

	April					Mai		
	6.-10.	11.-15.	16.-20.	21.-25.	26.-30.	1.-5.	6.-10.	11.-15.
Periode	6.-10.	11.-15.	16.-20.	21.-25.	26.-30.	1.-5.	6.-10.	11.-15.
Breskens	0	28	19	0	7	5	22	55
Den Helder	0	1	11	46	27	124	75	215
Periode	4.-8.	9.-13.	14.-18.	19.-23.	24.-28.	29.-3.	4.-8.	9.-13.
Breskens	0	1	28	18	3	7	5	74
Den Helder	0	0	1	40	17	63	163	101

Anmerkung. Wir haben die Beobachtungszeit in zweierlei Weise in 5-tägige Perioden eingeteilt um sicher davon zu sein, dass das Ergebnis nicht von der zufälligen Wahl einer Unterverteilung beeinflusst worden ist.

Aus den obengenannten Beobachtungen kann man folgern, dass die Tiere, wenn sich auch die Differenz der Erscheinungsdaten nicht genau ermittelten liess, die Strecke Zeeland – Den Helder mit viel grösserer Geschwindigkeit zurücklegen als das Wasser, dessen Strömung hier gleichfalls eine nordostwärts gerichtete Resultante hat. Nehmen wir nämlich an, dass die Entfernung Zeeland–Den Helder 100 Seemeilen beträgt, so legt das Wasser (vgl. VERWEY (1943), S. 440 und 445–446) diese Strecke in mindestens 18–25 Tagen zurück, *Loligo* dagegen wahrscheinlich in etwa 5–10 Tagen. Die Wasserbewegung nordwärts ist aber die Resultante einer nordwärts und einer südwärts gerichteten Strömung. Nach unveröffentlichten Messungen des Rijkswaterstaat beträgt die Wasserversetzung nordwärts, an der Oberfläche bei IJmuiden (4 km ausserhalb der Küste), durchschnittlich 10.7 km pro Tide oder 21.4 km pro Tag. Der Weg des Wassers südwärts, 0.15 m über dem Boden, beträgt da 3.2 km pro Tide oder 6.4 pro Tag. Die Differenz zwischen beiden ist 15 km oder 8.3 Seemeilen pro Tag. Sollten die Tiere sich also während der Flut im Oberflächenwasser aufhalten und während der Ebbe nahe am Boden, so würden sie im Durchschnitt 8.3 Seemeilen pro Tag zurücklegen. In diesem Falle würde die Entfernung von 100 Seemeilen, wenn die Stromgeschwindigkeit über die ganze Strecke die gleiche wäre, in ungefähr 12 Tagen zurückgelegt werden. Wenn die Tiere also 6 statt 12 Tage brauchen würden um von Zeeland nach Den Helder zu gelangen, hätten sie ungefähr 8 Seemeilen pro Tag schwimmend zurückzulegen. Jedenfalls müssen wir nicht annehmen, dass sie, wie dies bei dem Ortwechsel zahlreicher Plankter im Wasser und vieler Insekten in der Luft (FRÄNKEL 1932) geschieht, passiv transportiert werden.

In scheinbarem Widerspruch zu unserer Annahme eines Nordzuges durch die Doverstrasse steht, dass die Art an der belgischen Küste nur vereinzelt festgestellt wurde (ADAM 1933, 1942 in

litt. ¹⁾), während sie an der holländischen Küste bei Breskens, Scheveningen (vgl. S. 255) und Den Helder bestimmt allgemein ist. Es ist aber, wie Herr ADAM uns brieflich mitteilt, sehr gut möglich, dass die Art an der belgischen Küste übersehen wurde, wie dies bis 1931 auch an der holländischen Küste geschah. Darum neigen wir immerhin zu der Annahme, dass die Kalmare der niederländischen Küste die Nordsee durch ihren südlichen Eingang erreichen. (An der französischen Kanalküste ist die Art festgestellt worden (LOCARD 1886, was später von GALLIEN (1934 in litt.) ²⁾ für Wiméreux (Dept. Pas de Calais) bestätigt wurde. Weitere Angaben über Zahlen und Phänologie liegen für die französische Westküste offenbar nicht vor).

Aus der Deutschen Bucht sind nur verhältnismässig wenig Tiere bekannt. GRIMPE zählt die 1925 bekannten auf; mit den von HERTLING (1934 in litt.) hinzugefügten kommen wir zur folgenden Liste (Tabelle 12). Die Mehrzahl dieser Tiere war reif.

TABELLE 12

Funddaten von Kalmaren in der Deutschen Bucht

($53^{\circ}56'$ – $55^{\circ}36'$ N, $5^{\circ}17'$ – $7^{\circ}51'$ O)

Nach GRIMPE (1925) und HERTLING (1934 in litt.)

Mai: 25. V. 1920, 28. V. 1920, 28. V. 1920, 3 Stücke „wahrscheinlich V. 1933“.

Juni: 8. VI. 1904.

Juli: 1. VII. 1908, 11. VII. 1903.

Aug.: –

Sept.: –

Okt.: 2. X. 1907.

Nov.: 27. XI. 1933, 28. XI. 1932.

¹⁾ Herr ADAM teilt uns freundlichst mit, dass nach der Erscheinung seiner Arbeit (1933) folgende Stücke im Brüsseler Museum empfangen wurden: 1. VII. 1925, Ostende, Eier; 6. V. 1938, Ostende, Eier; 18. V. 1927, Ostende, 1 ♀; 11. VI. 1929, Ostende, 1 ♀; 4. IX. 1934, Ostende, 3 Jungtiere (vgl. S. 217 dieser Arbeit). Wie an der holländischen Küste laicht die Art also in den belgischen Gewässern und werden dort im Herbst Jungtiere erbeutet.

²⁾ Die vielen brieflichen Angaben, die wir im Folgenden erwähnen, röhren von einer Umfrage her, die die Zoologische Station 1934 anordnete. Dabei wurde den westeuropäischen marinbiologischen Instituten ein Fragebogen bezüglich des Vorkommens verschiedener Cephalopodenarten in ihrem Forschungsgebiet zugesandt. Wir sind den Leitern dieser Stationen für ihr freundliches Entgegenkommen bei der Beantwortung sehr zu Dank verpflichtet.

Auf. S. 251 sahen wir schon, dass in der Literatur nur sehr wenig Beobachtungen von der holländischen Küste bekannt waren, obgleich die Art hier bestimmt allgemein ist. Wir halten es deshalb für sehr wohl möglich, dass *Loligo vulgaris* auch in der Deutschen Bucht weniger selten vorkommt als man annimmt, durch Mangel an Beobachtungen aber im küstennahen Meere übersehen wurde. Sind doch die meisten von GRIMPE erwähnten Stücke in ziemlich grosser Entfernung von der Küste erbeutet worden, also im Gebiet, wo nach den helderschen Erfahrungen nur ein kleiner Bruchteil der anwesenden Kalmare verbleibt. Andrerseits besteht aber die Möglichkeit, dass die Art in der Deutschen Bucht eine breitere Zone bewohnt als bei Den Helder, da in ersterem Gebiet die 34%_o-Linie in viel grösserer Entfernung von der Küste liegt als in letzterem.

Auch von der dänischen Westküste sind nur wenig Funde bekannt und diese sind meistens nicht datiert. Etwas besser sind wir unterrichtet über Skagerrak und Kattegat. LÖNNBERG (1891) beschreibt einige Tiere, die alle bei der schwedischen Küste zwischen dem Øresund und der norwegischen Grenze erbeutet wurden. Nach Mitteilung Prof. JÄGERSKIÖLDS (1937 in litt.) und Prof. BOCKS (1942 in litt.) sind seit der Erscheinung der Arbeit LÖNNBERGS weder im Göteborger Museum, noch im Naturhistorischen Reichsmuseum (Stockholm) neue Stücke empfangen worden. Die Funddaten, soweit bekannt, lauten: 8. VII. 1860, 3. VIII. 1869, 18. VIII. 1865, 19. VIII. 1872, 5. IX. 1872, (JÄGERSKIÖLD). LÖNNBERG erwähnt noch eine Mitteilung HANSENS, nach der die Art bei Strömstad im Herbste dann und wann gefangen wird. Aus neuerer Zeit haben wir die Angabe Dr. BLEGVADS (1934 in litt.): „My working district is the Kattegat and the Skagerrak. *Loligo vulgaris* is not common there.“

Aus der westlichen Ostsee sind nur ganz vereinzelte Beobachtungen bekannt: 24. IX. 1872 1 ♂ (rd. 30 cm ohne Kopfarme, also wahrscheinlich zweijährig), Travemünde (LENZ 1875); Herbst 1930 in der Kieler Bucht viele 4–5 cm grosse Tintenfische von denen zwei (des 26. XI. 1930) als *Loligo vulgaris* bestimmt wurden (JÄCKEL 1937). (Diese Stücke waren wahrscheinlich im selben Jahre geboren, vgl. S. 218 dieser Arbeit).

Ob *Loligo vulgaris* die norwegische Küste erreicht, ist ungewiss. GRIEG (1933) erwähnt nur ein zweifelhaftes Exemplar, das er in seiner Schlussaufzählung nicht mehr berücksichtigt. Dass die Art bei Bergen und Dröbak auch weiter nicht festgestellt wurde, bestätigten uns Prof. BRINKMANN (1934 in litt.) und Dr. BROCH (1934 in litt.).

Von der britischen Ostküste liegen schliesslich nur wenige Angaben vor. Ältere Daten kann man nicht verwenden, da sie viel-

fach auf JEFFREYS (1869) zurückgreifen, der *Loligo vulgaris* und *Loligo forbesi* noch nicht unterschied und alle Kalmarre als *Loligo vulgaris* Lam. benannte. So müssen wir z.B. die Beobachtung MCINTOSH' (1875) aus der Fauna von St. Andrews (p. 89: „*Loligo vulgaris* Lam. The spawn of this species is frequent“) außer Betracht lassen. Als einige positive Notiz finden wir die Mitteilung STORROWS (1932), dass *Loligo vulgaris* im August 1932 regelmässig von den Fischern aus North Shields (Tyne-Mündung) angebracht wurde. Einige negative Angaben lassen wir überdies folgen: STEVENSON (1935) erwähnt die Art nicht in seiner Liste der Cephalopoden Yorkshires; ebensowenig traf RUSSELL (1922) sie in den schottischen Gewässern (Ausbeute der „Goldseeker“) und HOYLE (1902) fand nicht ein Stück im älteren englischen Museummaterial.

So sind die Beobachtungen, die uns bei der Rekonstruktion der Wanderungen im Nordseegebiet zu Dienste stehen, ziemlich dürftig. Jedoch ist Eines klar: je weiter nördlich, desto später im Jahre erscheint *Loligo vulgaris*. Wir sahen oben, dass die Tiere bei der Scheldemündung früher eintreffen als bei Den Helder. Tabelle 13 zeigt, dass ein ähnlicher Unterschied zwischen Den Helder und der Deutschen Bucht sowie zwischen der Deutschen Bucht und den skandinavischen Gewässern besteht.

Das spätere Erscheinungsdatum der schwedischen Tiere war auch GRIMPE (1925) bekannt. Dieser Autor ist geneigt anzu-

TABELLE 13
Vorkommen von *Loligo vulgaris* im Laufe des Jahres

Monat	Den Helder (mittlere Fangzahlen pro Monat 1933-'40)	Deutsche Bucht (sämtliche Fänge siehe Tab. 12)	Skagerrak, Kattegat (sämtliche Fänge)
I.	—	—	—
II.	—	—	—
III.	1	—	—
IV.	181	—	—
V.	1294	3 (+ 3?)	—
VI.	506	1	—
VII.	325	2	1
VIII.	122	—	3
IX.	3	—	2
X.	2	1	—
XI.	1	2	—
XII.	3	—	—

nehmen, dass die schwedischen Tiere zu einer anderen Subspezies gehören als die der südlichen Nordsee und deutet in Zusammenhang hiermit ihr spätes Eintreffen in dem Sinne dass sie die Nordsee durch deren nördlichen Eingang erreichen. Er stellt sogar fest: „vor Allem scheint es ganz ausgeschlossen, dass *L. vulgaris* diagonal durch die Nordsee oder auch entlang ihrer Süd- und Ostküste dem Kattegat zuwandert.“ Nun werden wir weiter unten sehen, dass die von GRIMPE angenommenen Rassenunterschiede zwischen nördlichen und südlichen Kalmaren nicht bestehen. Zieht man weiter die Abwesenheit von *Loligo*-Fängen in den norwegischen und schottischen Gewässern in Betracht, so kommt man eher zur Annahme, dass die Art gerade entlang der südlichen und südöstlichen Nordseeküste das Kattegat und Umgebung erreicht. Es wird sich in späteren Beiträgen zeigen, dass es auch unter den Fischen einige Arten gibt, die die dänischen Gewässer hauptsächlich oder ausschliesslich durch die südliche Nordsee hindurch erreichen.

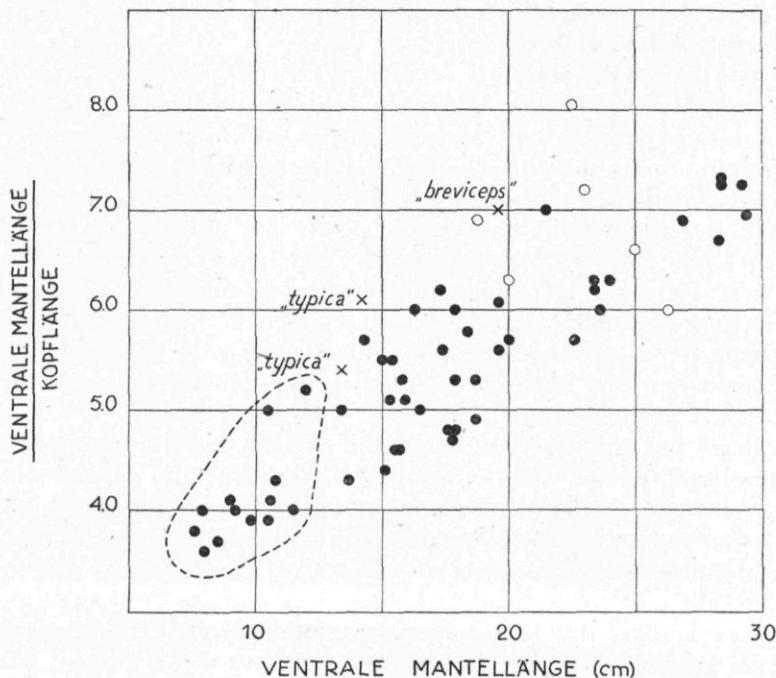
Wie ziehen die Kalmare im Herbste wieder ab? *Loligo vulgaris* kommt bei uns bis zum August, in den schwedischen Gewässern bis zum September vor. Man könnte hieraus folgern, dass unsre Tiere im Spätsommer nach Norden abziehen. Dies ist aber kaum wahrscheinlich, da die Art im Norden viel seltener ist als bei uns. Wir vermuten deshalb, dass die Tiere der südlichen Nordsee durch die Doverstrasse abwandern. Welchen Weg die schwedischen Tiere im Herbste wählen ist ganz ungewiss: einerseits machen die phänologischen Daten einen südlich gerichteten Abzug etwas unwahrscheinlich, andererseits wurde die Art in den schottischen und norwegischen Gewässern gar nicht festgestellt.

Bevor wir nun das Vorkommen im übrigen Verbreitungsgebiet erwähnen, haben wir die Subspeziesfrage näher zu betrachten.

STENSTRUP (1856) hat als erster angegeben, dass Stücke aus dänischen Gewässern einen kürzeren Kopf haben als die aus dem Mittelmeer. Er nannte sie *Loligo breviceps*. GRIMPE (1925) spricht von *Loligo vulgaris breviceps* und behauptet, dass die Tiere der südlichen Nordsee der Mittelmeerform ähnlich sind. Letztere tauft er *L. vulgaris typica*. Die Form *typica* sollte an den Frühling, die Form *breviceps* an Spätsommer und Herbst gebunden sein. An anderer Stelle in derselben Arbeit erwähnt GRIMPE aber die Möglichkeit, dass sich die Unterschiede der beiden Subspezies „einfach als Wachstums- bzw. Altersunterschiede erklären“ (S. 33).

Trotz diesem Vorbehalt wird auf S. 34 bei seinem No. 2 mitgeteilt: „Aus diesen Massen geht unzweideutig hervor, dass es sich bei diesem ♂ um ein typisches Stück von *L. vulgaris* handelt“; bei No. 3: „dieses ♂ muss ohne Frage der „Subspezies“ *breviceps* zugeschrieben werden,“ bei No. 5: „... gehört ... deutlich zu *L. typica*.“ und bei No. 6/7: „gehören ebenfalls sicher zur typischen Form.“

Als Kriterium bei dieser Unterscheidung verwendet GRIMPE die Verhältniszahlen $\frac{\text{ventrale Mantellänge}}{\text{Kopflänge}}$ und $\frac{\text{ventrale Mantellänge}}{\text{Armlänge}}$. Letztere Zahl scheint insoweit nicht zuverlässig, als bei der Fixierung die skelettlosen Arme ungleich schrumpfen können. Wir beachten deshalb nur den Quotienten $\frac{\text{ventrale Mantellänge}}{\text{Kopflänge}}$. Bei GRIMPE findet man diesen Wert für *L. vulgaris typica* als 6.1 und



5.4, für *L. v. breviceps* als 7.0 festgestellt. Wo er die Grenze zieht, wird nicht angegeben.

Wir massen in verschiedenen Monaten Kopf- und Mantellängen von bei Den Helder gefangenen Tieren. Dabei zeigte sich, dass der Wert des Quotienten in hohem Masse vom Alter des Tieres abhing. Deshalb sind in Abb. 18 die von uns gefundenen Verhältniszahlen sowie diejenigen GRIMPES als Funktion der Mantellänge dargestellt. Es ist klar, dass die Quotienten nur unter Berücksichtigung des Alters (bzw. der ventralen Mantellänge) verwertet werden können. Es zeigt sich weiter, dass GRIMPES Rassenmerkmale tatsächlich nur vom Alter bedingt werden; sein *L. v. breviceps* könnte sich nach der Graphik der Abbildung 18 sehr wohl aus einem seiner *typica*-Stücke entwickelt haben.

Schliesslich geht aus den Messungen hervor, dass die holländischen Maitiere im Vergleich zu den Augusttieren eher kurzköpfiger als langköpfiger sind und sich übrigens von diesen wahrscheinlich nicht unterscheiden. (Nach GRIMPES Auffassung könnte man erwarten, dass die Maitiere eher einen längeren Kopf hätten, siehe oben).

Es kommt uns deshalb vor, dass wir keinen Grund haben, die *Loligo vulgaris* des Nordseegebietes in zwei Rassen zu spalten, eine Folgerung, die wir S. 269 bei der Behandlung der Zugwege schon verwendet haben. Ob die Nordseetiere morphologische Unterschiede mit den Mittelmeertieren aufweisen, müssen wir durch Mangel an Material dahingestellt sein lassen.

Wir kehren schliesslich zum Vorkommen im übrigen Verbreitungsgebiet zurück. Beziiglich der Zeit des Vorkommens an den atlantischen Küsten NW-Afrikas, Portugalls, Frankreichs und an den französischen und englischen Kanalküsten fanden wir nur die Notizen CUÉNOTS (1927) und die Fischereistatistiken Portugalls. Nach CUÉNOT erscheint *Loligo vulgaris* zwischen Mai und Oktober mit unentwickelten Gonaden in der Baie von Arcachon. Dieses Verhalten weicht erheblich von dem ab, was wir in der Nordsee festgestellt haben. Unentwickelte Geschlechtsdrüsen finden wir bei der Mehrzahl der *Loligo forbesi* Ststrp. an unserer Küste, so dass man sich fragt, ob eine Verwechslung mit dieser Art vorliegen könnte.

Interessant sind die portugiesischen Fischereistatistiken (*Estatística usw.* 1929–1939), denen wir die Marktlandungsziffern für Lissabon entnehmen. In diesen trifft man eine Rubrik „Lulas“ an. Nach GIRARD (1889a) und NOBRE (1932) bezieht

sich dieser Name auf *Loligo vulgaris* Lam. und *L. media* L. (= *Alloteuthis subulata* Lam.). Aus GIRARDS Ausführungen können wir weiter folgern, dass *L. forbesi* Ststrp. auf dem Markte von Lissabon nicht von *L. vulgaris* unterschieden wird; auch diese Art wird also wahrscheinlich als „Lula“ benannt. Trotzdem ist es klar, dass sich die genannten Ziffern an erster Stelle auf *L. vulgaris* beziehen, denn dieser Kalmar ist nach NOBRE sehr allgemein auf dem Lissaboner Markte, während *Alloteuthis subulata* nach GIRARD (1889b, S. 255) „se montre très rarement sur le marché de Lisbonne“ und *L. forbesi* vom selben Autor als „rara especie“ bezeichnet wird.

Tabelle 14 gibt nun die durchschnittlichen monatlichen Fangziffern für die Jahre 1928–1937; sie werden in Abb. 19 graphisch dargestellt und mit den Zahlen von Tunesien und Den Helder

TABELLE 14
Marktanlandungsziffern für Lissabon

Nach Estatistica das Pescas maritimas (1929–1939). Durchschnittlicher Fang pro Monat, 1928–1938

Monat	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
Kalmare	9.9	10.2	7.5	3.3	2.7	2.4	1.9	1.6	4.9	8.6	12.6	9.3
(in 1000 kg)												

verglichen. Der Fang in Lissabon unterliegt einer auffälligen Periodizität, indem er im Winter (Oktober–März) viel grösser ist als im Sommer. Dies könnte etwa von einer geringen Haltbarkeit der Kalmare während des Sommers hervorgerufen werden; wenn wir aber die Zahlen des viel wärmeren Tunesiens in Betracht ziehen, hat diese Annahme nicht viel Wahrscheinliches. Letztere zeigen nämlich in den Monaten April bis Juni statt einer Abnahme einen stark hervortretenden Gipfel. Wir nehmen deshalb an, dass die Lissaboner Sommerfänge klein sind, weil die Art hier zu dieser Zeit verhältnismässig selten vorkommt.

Die Abnahme im Frühling muss also durch Abzug verursacht werden. Da die Art im Norden nur im Sommer erscheint, ist es nicht unwahrscheinlich, dass dieser Abzug S–N gerichtet ist. Beweise für diese Annahme könnte man in erster Linie in den französischen Fischereistatistiken finden. Leider behandeln diese aber die Kalmarfänge nicht gesondert.

Es fällt auf, dass das Maximum der Fänge in Tunesien zeitlich zusammenfällt mit demjenigen in der südlichen Nordsee. Dies beeinträchtigt einigermassen

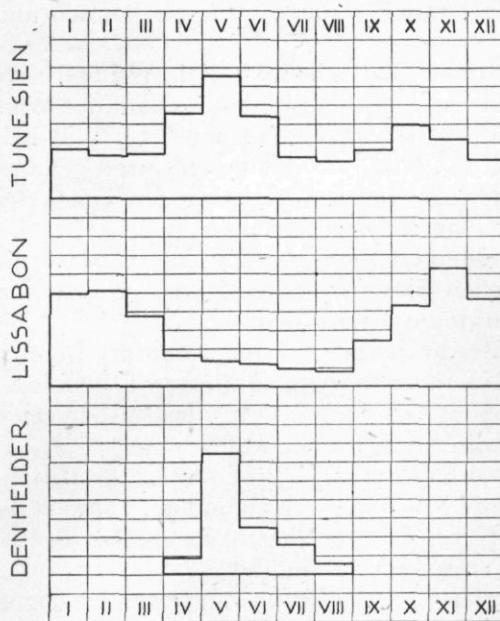


Abb. 19. Durchschnittliche monatliche Fangzahlen für Tunesien (1932–1936; siehe Tabelle 10), Lissabon (1928–1938; siehe Tabelle 14) und Den Helder (1933–1940, siehe Tabelle 13). Skala: Tunesien 1 Teilstrich = 400 kg, Lissabon 1 Teilstrich = 2000 kg, Den Helder 1 Teilstrich = 200 St.

unsre Deutung, nach welcher Lissabon seine Tiere im Sommer an den Norden abgeben würde. Ein Teil könnte ja auch nach Tunesien abwandern. Letztere Möglichkeit können wir in der Tat nicht ausschliessen, wir halten sie aber für sehr unwahrscheinlich.

Weiter interessieren noch einige Daten aus dem äussersten Westen Europas. In irischen Gewässern wurde die Art nach MASSY (1909, 1928) nicht festgestellt. Von der britischen Westküste aber liegen einige beachtenswerte Angaben vor. H. B. MOORE (1937) gibt nämlich folgende Notiz für Port-Erin (Isle of Man): „Taken frequently in seine nets in Port-Erin Bay and according to local fishermen said to be even more common off shore“, letztere Angabe mit der Fussnote: „This record requires verification“ (S. 195). Der selbe Autor meldet uns (1934 in litt.): „These squid are present all the year round, showing no apparent seasonal fluctuation, . . . All the above data are obtained from the men, but I have myself verified the identity of the species.“ Leider fehlen also genauere Einzelheiten. Trotzdem ist das Mit-

geteilte von Interesse für unsre weiteren Betrachtungen (siehe S. 276)..

Hiermit ist unser Tatsachenmaterial erschöpft. Wir müssen feststellen, dass unsre Einsicht in den Verlauf der Wanderungen von *Loligo vulgaris* noch recht lückenhaft ist. Was bei der Vervollständigung des Bildes vor Allem fehlt, sind genaue phänologische Beobachtungen aus den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes. Planmässiger Ankauf von den Fischern ist wohl die einfachste Methode, die zum Ziel führt. Sie kann an einer marinbiologischen Station meistens ohne grossen Aufwand an Geld und Energie ausgeführt werden.

Trotz der Beschränktheit unsrer Kenntnis ist eine vergleichende Besprechung von einigen unsrer Ergebnisse lohnend.

Wir sahen oben, dass *Loligo vulgaris* das Mittelmeer im Winter nicht verlässt, die Nordsee aber wohl.

Gleichartig verhält sich *Sepia officinalis* L. Im Mittelmeer wird die Art das ganze Jahr hindurch gefunden (VÉRANY 1853, JATTA 1896), in der Nordsee ist sie aber nach unsren Beobachtungen stark an den Vorsommer gebunden¹⁾.

Einen ähnlichen Unterschied im Zugverhalten zeigen mehrere Vogelarten. Bei diesen benehmen sich nicht nur die Populationen Nordeuropas anders als diejenigen aus Südeuropa, sondern auch unterscheiden sich die des kontinentalen Zentral- und Osteuropas von denen des maritimen Westeuropas. Wir können also sagen, dass es einen Zusammenhang gibt zwischen der Strenge des Winters an einem bestimmten Ort und der Bereitschaft der Tiere von dort im Herbste wegzuziehen. Einige Vogelarten seien hier als Beispiel ganz kurz behandelt.

Fringilla coelebs L. (Buchfink). Die skandinavischen, ostbaltischen und mitteldeutschen Brutvögel sind vorwiegend Zugvögel; die italienischen (ARRIGONI DEGLI ODDI 1929) und sardinischen (TOSCHI 1939) Brutvögel sind Standvogel. – Im Ostbalkikum und Mitteldeutschland vorwiegend Zugvogel, in Holland vorwiegend Standvogel, In England und Irland Standvogel (WITHERBY 1938, weitere Buchfinkenliteratur bei TINBERGEN 1941).

Sturnus vulgaris L. (Star). In Skandinavien, im Ostbalkikum und in Südostdeutschland zu einem kleineren oder grösseren Teil wegziehend (SCHÜZ und WEIGOLD 1931). In Nord- und Mittelitalien Standvogel (TOSCHI 1939). – Im Ostbalkikum und Südostdeutschland z.T. wegziehend, in England und Irland Standvogel (WITHERBY 1938).

Unter den weiteren Arten, die im nördlichen Teil ihres Verbreitungsgebietes wegziehen, in Italien aber Standvögel sind, können genannt werden: *Alauda*

¹⁾ Im Gegensatz hierzu ist *Loligo forbesi* Ststrp. im Mittelmeer sowie im Nordseegebiet ein Wandertier.

arvensis L., *Lullula arborea* (L.), *Regulus regulus* (L.), *Phylloscopus collybita* (Vieill.), *Sylvia atricapilla* (L.), *Erithacus rubecula* (L.), *Accipiter nisus* (L.), (ARRIGONI DEGLI ODDI 1929, TOSCHI 1939).

Weitere Arten, die im kontinentalen Teil ihres Verbreitungsgebietes wegziehen und im maritimen nicht, sind: *Accipiter nisus* (L.) (in Deutschland oft wegziehend (NIETHAMMER 1937-1938), in Holland selten wegziehend (EYKMAN c.s. 1937, Ringfunde des Leidener Museums), in England Standvogel (WITHERBY 1938)); *Sitta europaea* L. und *Troglodytes troglodytes* (L.) (beide Arten sind in Holland Standvogel (EYKMAN. c.s. 1937), ziehen in Zentralrussland aber öfters weg (GROTE 1940)); *Certhia familiaris* L. (in England Standvogel (WITHERBY 1938), in Zentralrussland wenigstens z.T. wegziehend (GROTE 1940)). Schliesslich erhält man aus den Beschreibungen GROTES den Eindruck, dass die *Parus*-Arten in Zentralrussland verhältnismässig in grösseren Zahlen am Zuge teilnehmen als z.B. in Westeuropa.

Es gibt weiter verschiedene Vogelarten, die sowohl im Norden (bzw. Osten) als im Mittelmeergebiet (bzw. Westen) wegziehen. Wir kennen aber keine Beispiele von Arten, die im Norden überwintern und im Mittelmeergebiet wegziehen.

Was die Verursachung der Unterschiede im Zugverhalten anbelangt, können wir schliessen, dass entweder im Süden für die genannten Arten die Reize zum Wegzug fehlen oder dass die hier wohnenden Tiere gegen dieselben unempfindlich sind. Welche dieser beiden Möglichkeiten für den Wegzug im Herbste zutrifft, können wir nicht entscheiden. Betrachten wir aber den Zug nordwärts im nächsten Frühling, so ist es klar, dass im Süden (bzw. im maritimen Teile des Verbreitungsgebietes) die zugauslösenden Reize anwesend sind, aber dass die hier wohnenden Tiere unempfindlich dagegen sind. Denn die nördlichen Formen verschiedener der eben genannten Arten überwintern gerade im Brutgebiet der südlichen Rassen. Wenn der Frühling anbricht ziehen erstere nach Norden, während letztere an Ort und Stelle bleiben.

Der Effekt der Erscheinung ist schon genannt: dort, wo der Winter streng ist, verschwinden die Tiere; wo er mild ist, bleiben sie. Die im Norden abgezogenen Tiere überwintern ohne Ausnahme an Stellen, wo der Winter milder ist als in ihrem Brutgebiet. Man kann annehmen, dass dies eben notwendig ist, weil sie in ihrem Brutgebiet den Winter nicht überstehen können. Jedoch können wir in dieser Hinsicht nichts beweisen; dazu brauchte man eine Schätzung der Mortalität, welche die Tiere erleiden würden, wenn sie im Winter den Norden nie verliessen – eine komplizierte Aufgabe. Aus den oben erwähnten Tatsachen können wir aber nur schliessen, dass sich die Arten im Süden ohne Zugverhalten instand halten können.

Kehren wir jetzt zu *Loligo vulgaris* zurück. Wir fanden, dass die nördlichen Tiere dieser Art ziehen, die Mittelmeertiere dagegen nicht. Wir können sagen, dass die Mittelmeertiere gegen die zugauslösenden Reize entweder unempfindlich sind oder denselben nicht ausgesetzt werden. Welche dieser beiden Möglichkeiten zutrifft, lässt sich aber nicht entscheiden, da die Reize für die Tiere im Mittelmeer andere sein können als für die Tiere

aus dem Norden, die – wie wir S. 272 sahen – den Winter wohl an der atlantischen Südwestküste Europas verbringen.

Wir sahen oben, dass die Kalmare aus dem Gebiet der Nordsee aller Wahrscheinlichkeit nach den Winter – wie die Zugvögel – in wärmeren Gegenden verbringen.

Die Wanderungen haben also den Effekt, dass *Loligo* der Winterkälte und deren Nebenerscheinungen nicht ausgesetzt ist. Inwieweit letzterer Effekt notwendig ist, lässt sich aber nicht angeben (wir sahen schon, dass eine andere Funktion der Wanderungen das Erreichen der Laichgebiete ist, vgl. das S. 244 Bemerkte).

Wir haben festgestellt, dass es Vogelarten gibt, die die maritimen west-europäischen Gebiete – anscheinend im Zusammenhang mit dem milderden Klima – im Winter nicht verlassen, die östlicher liegenden kontinentalen Gebiete aber wohl. In dieser Beziehung ist das Verhalten der Kalmare im Irischen Meere, das wir S. 274 aus den Beobachtungen MOORES kennen lernten, von Interesse. Nach MOORE sollten die Tiere hier Sommer und Winter anwesend sein. Tatsächlich ist der Winter im Irischen Meere etwas wärmer als in der Nordsee, wie aus den Mitteilungen BRUCES (1928) hervorgeht. Allerdings ist das Minimum der Jahreskurve in Port-Erin nur 1.5° höher als dasselbe beim Haaksfeuerschiff in der Nordsee doch wurden BRUCES Beobachtungen „at a point close inshore in one or two fathoms of water“ gemacht. Der tatsächliche Unterschied zwischen der Nordsee bei Haaks und dem Irischen Meer unweit Port-Erin wird also etwas grösser sein, da tiefere Stationen im letzteren Gebiet zweifelsohne höhere Wintertemperaturen zeigen werden. – Es wäre wichtig, genauere Angaben über das Vorkommen von *Loligo vulgaris* bei Port-Erin zu besitzen.

Es erübrigt sich jetzt, den Verlauf des Zuges von *Loligo vulgaris* mit demjenigen anderer Cephalopoden zu vergleichen. Zuerst betrachten wir einige Arten aus dem Nordseegebiete.

Sepia officinalis zeigt grosse Übereinstimmung mit *Loligo vulgaris*; sie kommt in einem anderen Beitrag aber gesondert zur Sprache.

Die Wanderungen von *Alloteuthis subulata* werden von GRIMPE (1925) ausführlich beschrieben. Nach diesem Autor erscheint sie Anfang März in der nördlichen Nordsee und verbreitet sich von dort südwärts um z.B. etwa Anfang Mai die Deutsche Bucht zu erreichen. ADAM (1933) hat aber nachgewiesen, dass sie im April schon vor der belgischen Küste vorkommt und erwähnt weiter einen Februarfang von Kap Gris-Nez. Es hat also allen Anschein, dass die Art im Süden und im Norden der Nordsee zu gleicher Zeit erscheint. GRIMPE nimmt stützend auf MASSYS (1909) Beobachtungen an, dass die Nordseetiere im

Oktober westwärts abziehen und den Winter in etwa derselben Breite verbringen als den Sommer. Ob dies auch für die im Frühling die Doverstrasse einziehenden Tiere gilt, müssen wir dahingestellt sein lassen. Es ist aber klar, dass bei *Alloteuthis subulata* ganz andere Verhältnisse vorliegen als bei *Loligo vulgaris*, die im Norden ja erst spät im Jahre erscheint.

Wenn auch weitere Einzelheiten erforderlich sind, können wir doch bemerken, dass diese Verhältnisse an diejenigen, die wir bei einigen Vogelarten Mitteleuropas finden, erinnern. So ziehen die ostbaltischen Stare (*Sturnus vulgaris* L.) und die nordwestdeutschen Saatkrähen (*Corvus frugilegus* L.) im Herbst westlich ab und überwintern in England und Irland, während die russischen Populationen letzterer Art gleichfalls stark westlich abziehen (vgl. z.B. NIETHAMMER 1938). Wie die von GRIMPE angenommenen Winterquartiere von *Alloteuthis subulata* neben ihrer Tiefe dem Einflusse des Golfstromes relativ hohe Wintertemperaturen verdanken, so ist auch das milde Klima im Wintergebiet der genannten Vogelarten letzterem Faktor zuzuschreiben.

Loligo forbesi wird, wie *Sepia officinalis*, in einem gesonderten Beitrag behandelt werden. Die Wanderungen dieser Art findet man, wie die der anderen Nordseecephalopoden, in der Literatur nicht beschrieben.

Einige Angaben über verwandte Arten in anderen Gebieten seien noch herangezogen.

Treffend ist die Übereinstimmung in den Wanderungen von *Loligo vulgaris* und *Loligo pealii*. Über diese amerikanische Art unterrichten uns die Arbeiten VERRILLS und BIGELOWS. Sie ist die gewöhnliche „Squid“ der ostamerikanischen Küste zwischen Cape Hatteras und Cape Cod. Im Sommer ist sie an das Litoral gebunden. Im Gulf of Maine erscheint sie im Frühling, laicht den ganzen Sommer hindurch in Tiefen von 0 bis etwa 50 m und verschwindet im Herbst. Im Norden erscheint sie später und verschwindet sie früher als im Süden. Da Fänge aus tieferem Wasser nach BIGELOW fehlen, sind wir geneigt anzunehmen, dass die Art längs der Küste vom Süden her einwandert.

Die morphologischen Unterschiede zwischen *L. pealii* und *L. vulgaris* sind ziemlich gering. Da auch die Biologie der beiden Arten – soweit bekannt – in mancher Hinsicht übereinstimmt, fragt man sich, ob sie nicht als zwei Rassen ein und derselben Art betrachtet werden müssen.

Wanderungen vom Süden nach Norden werden weiter von SASAKI (1921) für *Ommastrephes pacificus sloani* beschrieben, die im Frühling in nordöstlicher Richtung der japanischen Küste folgt.

Wir kennen also mehrere Beispiele von Cephalopodenarten,

die wie viele Zugvögel im Frühling in etwa nördlicher Richtung den gemässigsten Gebieten zuwandern. Daneben scheinen aber andere Wanderungstypen vorzukommen.

8. ZUSAMMENFASSUNG

1. Der vorliegende Beitrag, dessen Problemstellung viele Einzelfragen umfasst, gilt der Erforschung der Biologie von *Loligo vulgaris* Lam. Die Arbeit fußt auf der Untersuchung von etwa 12000 in der Nähe von Den Helder erbeuteten Stücken. Die Art kommt in dieser Umgebung vom April bis August allgemein und in den übrigen Monaten vereinzelt vor; sie pflanzt sich hier regelmässig fort.

2. Das Wachstum wurde mittels der Analyse von Frequenzkurven der ventralen Mantellängen festgestellt.

3. Anfang Mai haben die Längenfrequenzkurven der fast ein Jahr alten ♂♂ einen Gipfel bei 13–14 cm und die der fast zwei Jahre alten bei 21 cm, während drei Jahre alte Tiere wahrscheinlich selten vorkommen. Eine schematische Wachstumskurve der ♂♂ gibt Abb. 4.

4. Die ♀♀ wachsen, bis sie eine Länge von etwa 12 cm erreicht haben (d.h. bis sie $\frac{1}{2}$ – $\frac{3}{4}$ Jahre alt sind) gleich schnell wie die ♂♂. Im zweiten Lebensjahr wachsen sie erheblich langsamer als die ♂♂, so dass die Gipfel ihrer Frequenzkurven im Monat Mai bei etwa 13–14 cm und etwa 17 cm liegen. Langsames Wachstum im zweiten Lebensjahr ist gleichfalls bei den ♀♀ von *Loligo pealii* Les. und *Sepia officinalis* L. festgestellt worden. Dreijährige ♀♀ von *L. vulgaris* scheinen selten vorzukommen.

5. Die einjährigen Tiere erscheinen durchschnittlich später im Frühling als die zweijährigen. Gleichermaßen finden wir bei vielen zum Fortpflanzungsgebiet ziehenden Fischen und Vögeln.

6. Das Geschlechtverhältnis der Laichzügler ist ungleich; im Gesamtergebnis wurden 57% ♂♂ erbeutet. Durchschnittlich ist der Prozentsatz der ♂♂ anfangs etwas höher als später im Sommer, was aber nicht für jedes einzelne Jahr zutrifft. Die Reihenfolge der Geschlechter auf dem Zuge zum Fortpflanzungsgebiet wird vergleichend besprochen und es werden die Zusammenhänge mit der Paarungsbiologie behandelt.

7. Das Laichen dauert solange die Tiere das Gebiet in grosser Menge besuchen, also vom April bis August. In der 2. Maihälfte, wenn die meisten Tiere anwesend sind, erreicht es seinen Gipelpunkt.

8. Bei den im selben Jahre geborenen ♂♂ enthält der Hoden schon im Oktober Spermatozoen. Seine Entwicklung geht im Laufe des Winters weiter, erreicht Mai-Juli den Gipelpunkt um im August wieder abzunehmen. Wie weit sie im zweiten Winter wieder zurückgeht, konnte nicht festgestellt werden. Von den zwei Jahre alten Tieren lässt sich nur sagen, dass der Hoden im Frühling und Vorsommer stark entwickelt ist und dass er sich im August wieder rückbildet.

9. Die im selben Jahre geborenen ♂♂ haben schon im Dezember Spermatophoren im Spermatophoresack. Bis zu ihrem Erscheinen im April übertrifft bei ihnen (sowie bei den zweijährigen ♂♂) die Spermatophorenproduktion den Verbrauch (der dann wohl gleich Null zu setzen ist). Sobald die Tiere eingetroffen sind, übertrifft aber der Verbrauch die Produktion, welche jedoch nicht aufhört. Das Ergebnis ist, dass die Spermatophoresäcke immer leerer werden.

10. Die im selben Jahre geborenen ♀♀ haben im Dezember keine Eier im Ovidukt, während die Eier im Ovar noch sehr klein sind. Akzessorische, Nidimental- und Oviduktdrüsen stehen noch im Anfang ihrer Entwicklung. Zwischen Dezember und April entwickelt sich das Ovar stark; eine Abnahme zu Ende des Sommers konnte nicht festgestellt werden.

11. Vor der Ankunft der Tiere im Laichgebiet häufen sich Eier an im Ovidukt, während noch keine abgelegt werden. Die Ovidukte sind also mehr oder weniger gefüllt. Kurze Zeit nach der Ankunft werden mehr Eier abgelegt als solche an den Ovidukt abgegeben werden, und die Zahl der Tiere mit leeren oder wenig gefüllten Ovidukten nimmt zu. Nach Ende Mai aber halten Verbrauch und Ersatz im Durchschnitt gleichen Schritt. Wahrscheinlich werden die Eier nicht kontinuierlich, sondern in einigen Gelegen abgesetzt.

12. Bei Den Helder setzen die ♂♂ von *Loilgo vulgaris* ihre Spermatophoren ausschliesslich auf der Mundmembran des ♀ ab, wo sich die Spermatheca (= das Receptaculum Seminis) findet. Letzteres Organ ist bei der übergrossen Mehrzahl der Sommerweibchen mit Sperma gefüllt. Aus dem Vorkommen frisch abgesetzter Spermatophoren kann man folgern, dass die ♀♀ während des ganzen Sommers begattet werden und zwar im Anfang und zu Ende der Zeit etwas weniger als in der Mitte.

13. Zweijährige Kalmare haben im Verhältnis zu ihrer Grösse einen stärker gefüllten Spermatophoresack bzw. mehr

Eier im Ovidukt als einjährige, was zu Vergleichungen mit Tieren aus anderen Tiergruppen Anlass gibt. Bei den Vögeln kommt öfters vor, dass ältere Weibchen mehr Eier legen als jüngere.

14. Verschiedene Cephalopodenarten haben, wie *Loligo vulgaris*, eine periodische Fortpflanzung. Bei einigen Arten dauert die Laichzeit im Mittelmeer länger als im Nordseegebiet, was auf einen Temperatureinfluss hindeuten könnte.

15. Die Fortpflanzung von *Loligo vulgaris* fängt in der Nordsee bei zunehmender, im Mittelmeer (nach LO BIANCOS Angaben) bei abnehmender Tageslänge an, was nicht für einen grossen Einfluss dieses in Zusammenhang mit der Fortpflanzungsperiodizität der Vögel so wichtigen Faktors spricht. Andrerseits ist eine gemeinsame Verursachung von Fortpflanzungs- und Zug-periodizität nicht unwahrscheinlich und werden wir unter 18. sehen, dass letztere wahrscheinlich eben wohl von der Tageslänge beeinflusst wird.

16. Eine der Funktionen des Zuges ist das Erreichen der Laichgebiete. Eine Einteilung der Wanderungstypen nach ihrer Funktion ist nicht angebracht, da meistens mehrere Funktionen zusammengehen.

17. Die Periodizität des Zuges geht hervor aus Abb. 13. Die Auswanderung folgt der Einwanderung unmittelbar, ohne dass ein stationärer Zustand eintritt.

18. Das Anfangsdatum der Einwanderung zeigt von einem Jahr aufs andere nur eine geringe Streuung, die Zusammenhänge mit der Wassertemperatur zeigt. Die Tiere erscheinen nämlich in kalten Jahren später als in warmen. Der Einfluss der Temperatur ist nur ein untergeordneter; viel wichtiger ist der Faktor „time of year“ (NICE), d.h. wahrscheinlich die Tageslänge. Bei Zugvögeln ist dasselbe gefunden worden.

19. Die Häufigkeit der Kalmare schwankt jedes Jahr. Von 5 vergleichbaren Beobachtungsjahren haben die wärmeren die grösseren Fänge. Wahrscheinlich beansprucht *L. vulgaris* als Wanderer von südlicher Herkunft hohe Temperaturen, wodurch die Art veranlasst wird, in kalten Jahren nicht so weit nördlich durchzudringen als in warmen.

20. *L. vulgaris* ist in starkem Masse an das Küstenmeer gebunden. Bei Den Helder wird sie selten in mehr als 20 Meilen Entfernung von der Küste erbeutet. Das Vorkommen innerhalb der Küstenzone wird einer näheren Analyse unterworfen.

21. Im Juni findet sich die Hauptmacht der Kalmare mehr in Küstennähe als im April und Mai bzw. Juli und August. Einige Winterfänge stammen durchschnittlich aus tieferem Wasser als die Sommerfänge. Wahrscheinlich werden diese jahreszeitlichen Wanderungen durch die unter 23 zu nennende Vorliebe für höhere Temperaturen verursacht.

22. Das Wattenmeer (Gebiet 7 der Abb. 14) wird von den Kalmaren nur besucht, wenn der Salzgehalt in seinem westlichen Eingang über ungefähr 30.3 ‰ steigt (Abb. 16), während die Temperatur hierbei keinen Einfluss zu haben scheint.

23. Die weiter vom Strande entfernten Teile des Küstenmeeres (Gebiete 1, 3 und 5 auf Abb. 14) werden am meisten besucht, wenn der Salzgehalt niedrig (beim Haaksfeuerschiff unter 34 ‰) und das Temperaturgefälle zwischen dem Haaksfeuerschiff und der Westgrenze von Gebiet 7 gering ist. Die Tiere scheinen eine Abneigung gegen unvermischt, salziges Nordseewasser sowie eine Vorliebe für die wärmeren Gebietsteile zu haben. Beide Eigenschaften binden sie an das Küstenmeer, wo der Salzgehalt niedriger und (im Frühling und Sommer) die Temperatur höher ist als weiter von der Küste entfernt.

24. Die Wassertiefe spielt bei der Bindung an das Küstenmeer höchstens eine untergeordnete Rolle.

25. Die ♂♂ sind in den Gebieten, die am meisten unter Landeinfluss stehen, verhältnismässig häufiger als in den anderen Gebieten (Tabelle 8, S. 261). Sie beanspruchen wahrscheinlich einen geringeren Salzgehalt oder eine höhere Temperatur als die ♀♀.

26. Die Lage der bevorzugten Laichgebiete wird beschrieben, gibt aber keinen Anlass zu weiteren Folgerungen.

27. Das Verbreitungsgebiet von *L. vulgaris* erstreckt sich über die Küsten des Mittelmeeres und der Ostatlantik zwischen 21° und 59° N.

28. Im Mittelmeer verschwindet *L. vulgaris* nicht im Winter, was zu Vergleichungen und Diskussion Anlass gibt. Für die portugiesische Küste gilt Ähnliches; hier ist die Art im Winter aber erheblich häufiger als im Sommer, was wohl auf Einwanderung beruht.

29. Entlang der holländischen Küste zieht *L. vulgaris* im Frühling vom Süden nach Norden. Die Geschwindigkeit des Zuges ist grösser als die der Resultante der Wasserbewegung; der Ortswechsel geschieht also aktiv.

30. Nach aller Wahrscheinlichkeit erreicht *L. vulgaris* die Nordsee durch die Doverstrasse, von der sie längs der belgischen, holländischen, nordwestdeutschen und dänischen Küste bis zum Kattegat und Skagerrak wandert; hier erscheint die Art erst im Spätsommer.

31. Wie die Nordseetiere im Herbste abwandern, ist ungewiss, wie auch die Lage ihrer Winterquartiere ungeklärt ist.

32. In den portugiesischen Gewässern überwintern Tiere, die wahrscheinlich den Sommer in nördlicheren Gegenden verbringen.

33. Das Vorkommen an der englischen Ostküste ist ungeklärt.

34. Die Unterschiede zwischen GRIMPES Rassen *L. vulgaris breviceps* und *L. v. typica* werden vom Wachstum bedingt und sind nicht wesentlich.

35. Nach Angaben von MOORE (1937) scheint *L. vulgaris* im Irischen Meere (wie im Mittelmeer und an der südwesteuropäischen Küste, siehe oben), während des Winters nicht abzuziehen, was Anlass zu Vergleichungen mit dem Vogelzug gibt.

36. Die Wanderungen von *L. vulgaris* werden kurz verglichen mit denjenigen anderer Cephalopoden bzw. anderer Tierarten.

LITERATUR

- ADAM, W. (1933): Notes sur les Céphalopodes. III. Les Céphalopodes du Sud de la Mer du Nord. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg. **9**, No. 46.
- _____, (1937a): Céphalopodes des Iles Bonaire et Curaçao. Capita Zoologica **8**, Pt. 3.
- _____, (1937b): Céphalopodes. Rés. Sci. Crois. Nav.-École Belge „Mercator”, Vol. I. Verhandel. Kon. Nat. Hist. Mus. België. II, **9**, 43.
- _____, (1941): Rés. Sci. Crois. Nav.-École Belge „Mercator”, Vol. III, IV. Cephalopoda. Verhandel. Kon. Nat. Hist. Mus. België. II, **21**, 83.
- ALTUM, B. (1868): Der Vogel und sein Leben. Braunschweig.
- Atlas de Température et Salinité de l'Eau de Surface de la Mer du Nord et de la Manche, 1933. Cons. Perman. Internat. pour l'Explor. de la Mer. Copenhague.
- ARRIGONI DEGLI ODDI, E. (1929): Ornitologia italiana. Milano.
- BIGELOW, H. (1924): Plankton of the offshore Waters of the Gulf of Maine. Bull. U.S. Bureau Fish. **40**, Pt. 2, 1.
- BOONE, L. (1913): Mollusca. Cruises of Eagle and Ara 1921-1928. Bull. Vanderbilt Mar. Mus. **4**, 185.
- BRUCE, J. R. (1928): Physical Factors on a sandy Beach. Journ. Mar. Biol. Assoc. **15**, 535.
- CUÉNOT, L. (1927): Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon IX. Bull. Stat. Biol. Arcachon **24**, 229.
- DAUTZENBERG, Ph. und FISCHER, P. H. (1925): Les Mollusques marins du Finistère. Trav. Stat. Biol. Roscoff **3**, 1.
- DOBBEN, W. H. VAN, und MÖRZER BRUYNS, M. F. (1939): Zug nach Alter und Geschlecht an niederländischen Leuchttürmen. Ardea **28**, 61.
- DREW, G. A. (1911): Sexual Activities of the Squid *Loligo pealii* (Les.). I. Copulation, Egg-laying and Fertilization. Journ. Morphol. **22**, 327.
- _____, (1919): Sexual Activities of the Squid *Loligo pealii* (Les.). II. The Spermatophore; its Structure, Ejaculation and Formation. Journ. Morphol. **32**, 379.
- EISENTRAUT, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse. Leipzig.
- Estatistica das Pescas Maritimas no Continente e Ilhas Adjacentes nos anos de 1928-1937, 1929-1939. Republica Portuguesa, Ministerio de Marinha.
- EYKMAN, C., c.s. (1937): De Nederlandsche vogels. Wageningen.
- FAGE, L. (1920): Engraulidae, Clupeidae. Rept. Dan. Oceanogr. Exp. 1908-10 to the Medit. Vol. 2, A 9.
- FRÄNKEL, G. (1932): Die Wanderungen der Insekten. Erg. d. Biol. **9**, 1.
- FORD, E. (1921): A Contribution to our knowledge of the Life-histories of the Dogfishes landed at Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc. N. S. **12**, 468.
- GIRARD, A. A. (1889a): Nota sobre os Céphalopodes de Portugal. Jornal de Scienias mathem. phys. e nat. II, **1**, 200.
- _____, (1889b): Révision des Céphalopodes du Muséum de Lisbonne. Ibidem II, **1**, 233.
- GRIEG, J. A. (1933): Cephalopods from the West Coast of Norway. Bergens Museums Aarbog 1933, 1.
- GRIMPE, G. (1925): Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland **16**, No. 3.
- GROTE, H. (1940): Manifestations migratoires chez les Oiseaux soi-disant sédentaires. Le Gerfaut **30**, 14.

- GRUVEL, A. (1926): L'industrie des Pêches sur les Côtes tunisiennes. Bull. Stat. Océanogr. de Salammbo No. 4.
- HAMMER, P. (1928): Om Fald af Bogfinken *Fringilla coelebs* ved danske Fyr og Fyrske. Dansk. Orn. For. Tidsskrift **22**, 1.
- HEINROTH, O. (1911): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. VI. Internat. Ornithol.-Kongresses 1910, 589.
- HERTLING, H. (1929): Mitteilung über *Ommatostrephes sagittatus* und *Loligo vulgaris* in der Nordsee. Zool. Anz., **80**, 319.
- HILZHEIMER, M. (1914): Robben, in: Brehms Tierleben, 4. Aufl. Leipzig und Wien.
_____, (1929): Die Wanderungen der Säugetiere. Erg. Biol. **5**, 219.
- HODGSON, W. C. (1934): The Natural History of the Herring of the Southern North Sea. London.
- HOWARD, H. E. (1920): Territory in Bird Life. London.
- HOYLE, W. E. (1902): British Cephalopoda: their nomenclature and identification. Journ. Conchology **10**, 197.
- JAECKEL, S. (1937): Tintenfische in der westlichen Ostsee. Arch. f. Molluskenkunde **69**, 129.
- JATTA, G. (1896): I Cephalopodi. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 23. Monographie. Berlin.
- JEFFREYS, J. G. (1869): British Conchology. Vol. V. London.
- KAMPS, L. F. (1937): De Chineesche Wolhandkrab in Nederland. Diss. Groningen.
- KLUYVER, H. N. (1933): Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw (*Sturnus v. vulgaris* L.) gedurende zijn Voortplantingstijd. Versl. Med. Plantenziekten. Dienst (Wageningen). No. 69.
_____, (1935): Waarnemingen over de levenswijze van den Spreeuw (*Sturnus v. vulgaris* L.) met behulp van geringde individuen. Ardea **24**, 133.
- KORTLANDT, A. (1942): Levensloop, Samenstelling en Structuur der Nederlandse Aalscholverbevolking. Ardea **31**, 175.
- LAFONT, A. (1871): Note pour servir à la Faune de la Gironde. Actes Soc. Linn. Bordeaux **28**, 237.
- LAVERN, H. (1940): Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers (*Charadrius hiaticula* L.). Journ. f. Ornithol. **88**, 183.
- LEBERT, J., und ROBIN, CH. (1845): Note sur un fait relatif au mécanisme de la fécondation du calmar commun (*Sepia Loligo* L., *Loligo vulgaris*). Ann. Sci. Nat. III, Zoologie **4**, 95.
- LENZ, H. (1875): Die wirbellosen Tiere der Travemünder Bucht. Anhang I zum Jahresbericht 1874–1875 der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung d. deutschen Meere in Kiel.
- LO BLANCO, S. (1909): Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità degli animali del golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel **19**, 514.
- LOCARD, A. (1886): Catalogue général des Mollusques vivants de France. Lyon und Paris.
- LÖNNBERG, E. (1891): Oversigt öfver Sveriges Cephalopoder. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handl. IV, **17**, No. 6.
- MCINTOSH, W. C. (1875): The marine Invertebrates and Fishes of St. Andrews. Edinburgh.

- MAKKINK, G. F. (1942): Contribution to the Knowledge of the Behaviour of the Oyster-Catcher (*Haematopus ostralegus* L.). *Ardea* **31**, 23.
- MASSY, A. L. (1909): The Cephalopoda Dibranchiata of the Coasts of Ireland. *Fish., Ireland, Sci. Invest.* 1907, **1**, 3.
- _____, (1928): The Cephalopoda of the Irish Coast. *Proc. Roy. Irish Acad.* **38**, B, No. 2.
- MOORE, H. B. (1937): Marine Fauna of the Isle of Man. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.* **50**, 195.
- NICE, M. M. (1937): Studies in the Life History of the Song Sparrow I. *Trans. Linn. Soc. New York* **4**, 1.
- NIETHAMMER, G. (1937-'38): Handb. d. deutschen Vogelkunde I u. II. Leipzig.
- NOBRE, A. (1932): Moluscos marinhos de Portugal. Porto.
- OORDT, G. J. VAN (1938): The Spermatheca of *Loligo vulgaris*. I. Structure of the Spermatheca and Function of its unicellular Glands. *Quart. Journ. Micr. Sci.* **80**, 593.
- Plymouth Marine Fauna, (1931) Sec. Edition. Plymouth.
- PUTZIG, P. (1939): Keimdrüsen und Heimzug. *Ber. Ver. Schles. Ornithol.* **24**, Heft 1/2.
- RAJA, M. (1935): Ricerche sull' accrescimento postembrionale del *Loligo vulgaris* Lam. *Arch. Zool. Torino* **21**, 447.
- RINKEL, G. L. (1940): Waarnemingen over het gedrag van de kievit (*Vanellus vanellus* (L.)) gedurende de broedtijd. *Ardea* **29**, 108.
- ROBSON, G. C. (1926): Cephalopoda from N.W. African Waters and the Biscayan Region. *Bull. Soc. Sci. nat. du Maroc* **6**, No. 7-8.
- ROWAN, W. (1938): Light and seasonal Reproduction in Animals. *Biol. Reviews* **13**, 374.
- RUITER, C. J. S. (1941): Waarnemingen omtrent de Levenswijze van de Gekraagde Roodstaart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). *Ardea* **30**, 175.
- RUSSELL, E. S. (1922): Rept. on the Cephalopoda . . . „Goldseeker“. *Fish., Scotl., Sci. Invest.*, 1921, Pt. 3.
- SASAKI, M. (1921): On the Life History of an economic Cuttlefish of Japan, *Ommastrephes sloani pacificus*. *Trans. Wagner Free Inst.* **9**, Art. 2.
- SAXTORPH, S. M. (1918): Studier over Fuglefald ved danske Fyr og Fyrskibe. I. Larken (*Alauda arvensis*). *Dansk. Ornithol. Foren. Tidsskrift* **12**, 1.
- SCHEURING, L. (1929): Die Wanderungen der Fische I. *Erg. Biol.* **5**, 406.
- _____, (1930): Die Wanderungen der Fische II. *Ibidem* **6**, 5.
- SCHÜZ, E. (1940): Bewegungen im Bestand des Weissen Storches seit 1934. *Ornithol. Monatsberichte* **48**, 1.
- SCHÜZ, E. und WEIGOLD, H. (1931): Atlas des Vogelzuges. Berlin.
- STEVENSON, A. J. (1935): The Cephalopods of the Yorkshire Coast. *Journ. Conchology* **20**, 102.
- S(TORROW), B. (1932): Faunistic Notes. *Rept. Dove Marine Lab.* 1932, 40.
- STRESEMANN, E. (1927-1934): Aves, in: Kükenthals Handbuch der Zoologie. Berlin und Leipzig.
- Tableaux statistiques des Pêches maritimes en Tunisie. Années 1932-1936. *Bull. Stat. Océan. de Salammbô* No. 31, 33, 35, 36, 37.
- TINBERGEN, L. (1939): Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. Néerl. Zool.* **3**, 323.
- _____, (1941): Over de Trekwegen van Vinken (*Fringilla coelebs* L.). *Ardea* **30**, 42.

- TINBERGEN, N. (1932): Waarnemingen aan Zilvermeeuwen in de Broedkolonie te Wassenaar. *De Levende Natuur* **37**, 213.
- _____, (1935): Field Observations of East Greenland Birds I. *Ardea* **24**, 1.
- _____, (1939): The Behavior of the Snow Bunting in Spring. *Trans. Linn. Soc. New York* **5**, 1.
- TESCH, J. J. (1908): Bijdragen tot de Fauna der Zuidelijke Noordzee. III. Cephalopoda, ten deeke verzameld met de „Wodan”. *Jaarboek Rijksinstituut Visscherijonderzoek*, 1908, 75.
- TOSCHI, A. (1939): La Migrazione degli Uccelli. Bologna.
- VÉRANY, J. B. (1853): Catalogue des Mollusques Céphalopodes etc. des Environs de Nice. *Journ. de Conchyliologie* **4**, 375.
- VERRILL, A. E. (1882): Report on the Cephalopods of the northeastern Coast of America. Rept. U.S. Commiss. Fish and Fisheries 1879, 211.
- VERWEY, J. (1930): Die Paarungsbiologie des Fischreihers. *Zool. Jahrbücher. Abt. Allg. Zool.* **48**, 1.
- _____, (1943): Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen. *Arch. néerl. de Zoologie* **6**, 363.
- WITHERBY, H. F., c.s. (1938): The Handbook of British Birds. London.

Le périodique „Archives néerlandaises de Zoologie” insère des articles ayant une importance scientifique, sur toutes les branches de la zoologie.

Les articles doivent être écrits en un style concis, de préférence en une langue de congrès (français, allemand, anglais, italien); il faut qu'ils ne contiennent pas de fautes de style ou de grammaire et qu'ils soient écrits à la machine. La rédaction a le droit de normaliser les abréviations d'usage; en cas de différend c'est elle qui décide sur le style ou la grammaire, toutefois après consultation avec l'auteur.

Quant au figures, on les limitera au strict nécessaire, les clichés linéaires étant préférés. Les figures doivent être envoyées en même temps que la copie de l'article, comme annexes séparés et prêtes pour l'impression; elles doivent être dessinées à l'encre de Chine sur fond blanc clair.

Les détails moins importants (descriptions de méthodologie, protocoles etc.) doivent être marqués d'une indication pour petits caractères. Les noms propres, à imprimer en PETITES MAJUSCULES, doivent être soulignés deux fois; les noms latins de genres et de catégories d'ordre inférieur, à imprimer en *italiques*, doivent être soulignés une fois; les noms d'auteurs après les noms latins, en caractères ordinaires. On indiquera l'institut où le travail a été exécuté, en dessous du titre et du nom de l'auteur.

En citant dans le texte les ouvrages consultés on se référera à la liste de littérature à la fin de l'article en mentionnant le nom de l'auteur et l'année de publication. Au cas où plusieurs articles du même auteur auraient paru dans une même année, on les indiquera par des lettres (a, b, c etc.) après l'année.

Dans la liste des ouvrages consultés, qui doit être dressée par ordre alphabétique, on mettra d'abord le nom de l'auteur, puis l'année, le titre de l'article et le nom du périodique, suivi d'une virgule; ensuite le tome et la page du périodique et, le cas échéant, le nom de la série (entre crochets) et entre le nom du périodique et le tome. P.e.: WATKINS, H. T. G., 1939: A new Satyrid Butterfly. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), 4, 160.

Pour les oeuvres séparés on indiquera au moins l'année et le lieu de publication, ainsi que le nom de l'éditeur.

Un résumé concis à la fin de l'article (de préférence dans une langue de congrès autre que celle de l'article) est fort désirable.

Pour la correction des épreuves on est prié de se servir des signes de correction fixés par la Commission Principale pour la Normalisation dans les Pays-Bas. Les frais de correction supplémentaire, autant que celles-ci s'élèvent à plus de 5 % des frais d'impression, seront à la charge de l'auteur. Après correction l'auteur remettra sa copie au secrétaire de la rédaction.

L'auteur recevra gratuitement 60 tirages à part de son article; il pourra en obtenir d'autres au prix de revient. Les thèses ne seront insérées que si l'auteur contribue aux frais d'impression et de correction selon un tarif *ad hoc*.

Adresser toute correspondance relative aux Archives néerlandaises de Zoologie, au secrétaire de la rédaction, le Dr. H. C. BLÖTE, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Pays-Bas.

PREMIÈRE ET DEUXIÈME LIVRAISON

A. PUNT and J. JONGBLOED. On factors influencing the Gas-exchange in Fish	P.	I
C. J. VAN DER KLAUW. Cerebral Skull and facial Skull	,,	16
B. J. KRIJGSMAN. Elektrophysiologie des peripheren Nervensystems	,,	38
A. P. C. DE VOS. Contributions to the Copepod Fauna of the Nether- lands	,,	52
CHR. P. RAVEN. The Development of the Egg of <i>Limnaea stagnalis</i> L. from Oviposition till first Cleavage	,,	91
H. J. JORDAN. Einige neue Theorien über die Muskelbewegung	,,	122
A. SCHREUDER. The Tegelen Fauna, with a Description of new Re- mains of its rare Components (<i>Leptobos</i> , <i>Archidiskodon meridionalis</i> , <i>Macaca</i> , <i>Sus strozzii</i>)	,,	153
A. PUNT. The influence of Temperature upon Gas-exchange in Fish	,,	205
L. TINBERGEN und J. VERWEY. Zur Biologie von <i>Loligo vulgaris</i> Lam.	,,	213
Comptes Rendus de la Société Néerlandaise de Zoologie - août 1942- juillet 1943	,,	287

Les Archives Néerlandaises de Zoologie paraissent à des époques indéterminées, en livraisons de 100 à 150 pages.

Quatre livraisons forment un volume, dont le prix est fixé à 12 florins.

On s'abonne chez le Directeur de la Station Zoologique, Den Helder (Hollande), chez son libraire ou chez la Librairie et Imprimerie ci-devant E. J. Brill, Leiden.