

IX. b₃**Cephalopoden**

Von SIEGFRIED G. A. JAECKEL, Kiel

(Mit 86 Figuren)

Inhaltsübersicht

Seite

Cephalopoden als Mollusken und höchstentwickelte Evertebraten des Meeres	481
Orientierung	482
Charakteristik	482
Eidonomie	483
Organisationstypen	483
Anatomie und Physiologie	484
1. Kopfabschnitt	484
a) Kopffuß	484
b) Arme	485
c) übrige Bildungen am Kopf	488
d) Augen	490
2. Trichter, Halsregion	494
3. Rumpf, Eingeweidesack, Mantel	495
a) Schale	495
b) Flossen	498
4. Haut	498
5. Farbwechsel	499
6. Nervensystem	508
7. Übrige Sinnesorgane	515
8. Knorpel, Bindegewebe, Muskulatur	516
9. Stoffwechselorgane und Stoffwechsel	521
10. Das Coelom	529
11. Kreislauf, Molarkonzentration, Atmung	530
12. Exkretionsorgane	533
13. Geschlechtsorgane	535
14. Chemischer Aufbau und Abbau, Wirkstoffe	541
15. Leuchtorgane	544
16. Befruchtung und Entwicklung	545
17. Verheilungs- und Regenerationsvermögen, Anomalien, Verstümm- lungen, Autotomie	549
18. Maße	552
19. Gewicht	554
20. Wachstum und Alter, Wachstumsproportionen	554

	Seite
Systematik und Diagnostik, Verbreitung	557
Octopoda	558
Decapoda	566
Schlüssel zur Bestimmung der im Gebiet vorkommenden Cephalopoden nach äußeren Merkmalen	607
Verbreitung im Gebiet	613
A. Verbreitungstypen	613
B. Regionale Verbreitung	617
C. Verbreitung im Gebiet nach Lebenstypen	620
D. Verbreitung in Beziehung zur Nahrung	621
E. Verbreitung in Beziehung zum Salzgehalt	622
F. Verbreitung in Beziehung zur Wassertiefe	622
G. Verbreitung in Beziehung zur Bodenbeschaffenheit	625
H. Verbreitung in Beziehung zur Temperatur	625
I. Verbreitung in Beziehung zu Wasserbewegung und Strömungen	626
K. Vorkommen nach Jahreszeit	627
L. Periodisches Auftreten, Fluktuationen	629
M. Vorkommen nach Tageszeit	629
N. Häufigkeit	630
O. Verbreitung in anschließenden Meeresteilen	632
P. Wanderungen	632
Q. Schwarmbildung, Vergesellschaftung	633
Bewegungsformen und Bewegungsorgane	634
1. Schweben	634
2. Schwimmen	634
a) bei Octopoden	634
b) bei Decapoden	636
3. Graben und Eingraben	641
4. Kriechen und Gehen	641
5. Durchzwängen	642
6. Transportieren von Gegenständen	642
7. Anheften	643
8. Ruhe und Schlaf	643
Aufenthalt	644
Bedeutung des Trichters	646
Nahrungserwerb und Nahrung	647
Abwehreinrichtungen	651
Leuchten	654
Fortpflanzung	655
1. Sexualdimorphismus	655
2. Sexratio	656
3. Fortpflanzung im Gebiet	659
4. Zusammenleben der Geschlechter, Paarbildung, Ehe, Inversion ..	659

	Seite
5. Begattung	662
a) bei Octopoden	662
b) bei Decapoden	664
6. Laichzeit	668
7. Laichplätze	670
8. Eiablage	670
a) bei Octopoden	670
b) bei Decapoden	672
Eigröße und Eimenge, Übersicht	682
Entwicklung, Schlüpfen und erstes Verhalten der Jungen	683
a) bei Octopoden	683
b) bei Decapoden	684
Absterben	689
Psychische Fähigkeiten	690
Feinde	693
Parasiten	696
Zusammenleben mit anderen Tieren	699
Verhalten zum Menschen	700
Haltung in Gefangenschaft	700
Operationstechnik	700
Fang	700
Verwendung und Nutzen	701
Verwendung als Schmuck	704
Indirekte Verwendung	704
Tintenfische als Schädlinge	705
Tintenfische in Sage, Erzählung und bildlicher Darstellung	705
Namen der Cephalopoden	706
Literatur	711

Cephalopoden als Mollusken und höchstentwickelte Evertebraten des Meeres

Die Cephalopoden sind eine Klasse der Weichtiere und gehören zum Unterstamm *Conchifera*. Obwohl sie sich von einem trägen, mit schwerem Gehäuse behafteten Urmollusk herleiten, einem Typus, wie ihn in mehr oder minder abgewandelter Form noch die anderen Weichtiere verkörpern, sind sie dennoch ganz anders beschaffen und verhalten sich auch ganz und gar nicht wie sonst Weichtiere. Wiederum vertreten sie den Urtypus mitunter deutlicher und vollständiger als die ihnen als *Heteroneura* (NAEF) gegenübergestellten *Archaeopoda* (LAMEERE: *Gastropoda*, *Scaphopoda*, *Lamellibranchia*). Als typische Bildungen des Molluskenkörpers sind bei C. Kopf, Fuß, Eingeweidesack und Mantel, dazu meist eine Schale vorhanden. Eine gemeinsame Bildung ist auch die Radula. Das Trichterorgan ist die große, allen Mollusken zukommende Schleimdrüse des Fußes. Auch sonst geben sich viele Organe als homologe Bildungen des Molluskenkörpers zu erkennen. Rückbildung der Schale bei C. bedeutet zwar den Verlust eines wirksamen Schutzes, hat

aber dafür gesteigerte Beweglichkeit ermöglicht. Diese befähigt sie zur räuberischen Lebensweise, wie sie überhaupt durch eine Mannigfaltigkeit der vitalen Leistungen als auch durch psychische Fähigkeiten auffallen.

Cephalopoden haben unter den Wirbellosen des Meeres eine ungemein hohe Entwicklungsstufe erreicht. Wegen der vielen außerordentlich frappanten Übereinstimmungen in anatomischer Hinsicht sah CUVIER in ihnen Verwandtschaft zu den Wirbeltieren. In der Tat, auch auf physiologischem Gebiet, man denke z. B. nur an Bau und Leistungsniveau der Sinnesorgane und des Nervensystems, an die innersekretorischen Funktionen, zeigen sich immer wieder wesensverwandte Züge der sonst phylogenetisch nicht näher verwandten beiden Tiergruppen.

Orientierung

Nach morphologischen wie ontogenetischen Befunden und in Anwendung des allgemeinen Organisationsschemas der Weichtiere auf den Bau der C. stellt die Spitze des Mantels oder Eingeweidesacks bzw. der Schalenapex die ursprünglich obere, dorsale Seite des Cephalopodenkörpers dar. Der Fuß mit Kopf und Trichter repräsentiert den ehemals ventralwärts gelegenen Teil des Körpers. In Verlagerung der Körperachse und nach der physiologischen Orientierung des Tieres sowie im Sprachgebrauch wird jedoch der Kopf mit den Armen als Vorderteil, das entgegengesetzte Ende als Hinterleibsspitze bezeichnet. Trichter, Mantelhöhle und Kiemen liegen dabei unten (physiologische Ventralfläche), während die Fläche mit dem Schalenrest als Rücken- oder Oberseite erscheint.

Charakteristik

Höchstentwickelte Weichtiere. Bilateral-symmetrischer Körperbau. Im Gebiet nur *Cephalopoda Dibranchiata* (mit einem Kiemenpaar) oder *Melacephalopoda*, im Gegensatz zu den (mit 4 Kiemen und äußerer Schale ausgestatteten) ursprünglichen *Protocephalopoda* oder *Tetrabranchiata*. Schale bei den Dibranchiaten in einer Tasche unter der Rückenhaut; bei einigen Octopodiden Schalenrudimente, die auch ganz fehlen können. Der hintere Abschnitt des Fußes zu einem trichterförmigen Rohr (bei Nautiloiden noch 2 sich tütenartig aneinanderlegende Lappen) umgebildet. Der vordere Teil des Fußes hat die Fangarme entstehen lassen. Der große Kopf mit hochentwickelten Augen ist von 8 bzw. 10 kräftigen, in der Regel mit Saugnäpfen besetzten Armen umgeben. Der meist ein Paar mehr oder weniger entwickelte Flossen tragende muskulöse Mantel umschließt den Eingeweidesack sowie die 2 Kiemen enthaltende Mantelhöhle, welche durch Mantelspalte und Trichter sich nach außen öffnet. Der die Mantelspalte verengende Trichterapparat besteht aus den 2 Trichtertaschen, welche die Mantelspalte schließen, wenn sich die Mantelwand an sie anpreßt, sowie dem ventral gelegenen, zum Ausstoßen des Wassers aus der Mantelhöhle dienenden Trichterrohr. Meist mit Tintenbeutel, aus dem zum Schutz vor Verfolgern eine schwarze Flüssigkeit („Tinte“) ausgeschleudert wird. Getrenntgeschlechtlich. Spermatophoren und große dotterreiche Eier. Abweichend von den übrigen Mollusken, deren Entwicklung durch Spiralfurchung gekennzeichnet ist (Zugehörigkeit zu den *Spiralia*!), ist ihre Furchung

symmetrisch, partiell und durch Bildung einer Keimscheibe als discoidal charakterisiert. Direkte Entwicklung — ohne Trochophora- oder Veliger-artige Larven — zum jungen Tier.

Eidonomie Die äußere Erscheinung wird durch die dem deutlich abgesetzten Kopf aufsitzenden, saugnapfbewehrten Fangarme bestimmt. Diese auffälligen Bildungen dienten ursprünglich und bei den meisten ausgestorbenen Formen fußartig zum Kriechen und haben auch jetzt noch vielfach bei *Dibranchiaten*, vor allem bei Octopoden, solche Funktionen. Stammesgeschichtlich erweisen sie sich als ein zum Kopf sekundär verlagelter Fußabschnitt und haben daher dieser Molluskengruppe den Namen „Kopffüßer“, „*Cephalopoda*“ eingetragen. Nach den Armen werden unterschieden 1. die Sarmigen, plumpen, vorwiegend bodenbewohnenden *Octopoda* mit sackförmigem Rumpf, der gegenüber dem Kopf mit seinen mächtigen Armen fast wie ein Anhängsel erscheint; sie sind meist ohne Flossen und mit relativ kleinen Augen (abgesehen von den pelagisch lebenden *Argonautiden* und *Ctenoglossen*) ausgestattet und 2. die mehr oder minder eleganten, wegen ihrer meist schwimmenden Lebensweise mit Flossen und großen Augen ausgezeichneten *Decapoda*, die außer den 8 Fangarmen noch über ein Paar längere Greifarme mit Saugnapfen oder Haken (*Onychoteuthiden*, *Gonatiden*) an deren keulenartigem Ende verfügen.

Die zwischen den beiden Ordnungen vermittelnden Sarmigen *Vampyromorphen* fehlen als Tiefseebewohner dem Gebiet.

Als wichtiges und vielseitig verwendetes Organ ist stets ein Trichter vorhanden.

Organisationstypen An Organisationstypen treten bei *Decapoden* auf (*auch im Gebiet):

Spirula, Posthörnchentintenfisch, mit gekammerter, innerer Schale und Leuchtorganen, bathypelagisch in warmen Meeren.

Idiosepius, Zwergtintenfisch, benthonisch, an Substrat sich festhaltend.

*Sepioide wie **Sepiiden*, mit abgeplattetem Körper, oder **Sepiolae-morphen* mit sackförmigem Rumpf wie **Rossinae*, **Sepiolinae*, — Tintenfische im engeren Sinne, nahe dem Boden lebend und vielfach sich eingrabend, oft an der Küste, *Rossien* in der Tiefe

*Teuthoide wie die sich unter *Sepiacea* absondernde Subfam. *Heteroteuthinae* sowie als Kalmare die **Loliginacea* und **Oegopsida*, sämtlich mit rundlich langgestrecktem Körper, pelagisch lebend und gut bis sehr gut schwimmend, Oegopsiden besonders als Dauerschwimmer im ozeanischen Pelagial.

Unter den *Octopoden* stellen besondere Typen dar:

Argonautacea, bes. *Tremoctopidae*, *Ocythoidea*, *Argonautidae*, Papierboote und Segelkraken, pelagisch, meist nahe der Oberfläche, ohne Leuchtorgane, Weibchen mit Einrichtungen oder Sonderbildungen zur Brutfürsorge, Männchen als Zwergmännchen. Weitere *Incirraten* („Fransenlose“) bes. **Octopodacea*, Kraken, mit sackförmigem Rumpf, ohne Flossen. Arme ohne Cirren, nur mit sitzenden Saugnapfen, ohne

fadenförmige, kontraktile Fortsätze (Tastfäden, Velarfilamente, Umbrellarorgane „Tentakel“) an der Velarhaut, mit großem Trichter, kräftiger Radula, Tintenbeutel, ohne Leuchtorgane, meist benthonisch, räuberisch.

Cirrata, Fransentintenfische oder Fransenkraken, mit Cirren neben den Saugnäpfen, ohne Velarfilamente. Mit Flossen, enger Mantelöffnung und schwachem, z. T. sogar mit dem Mantel verwachsenem Trichter. Ohne Tintenbeutel und Leuchtorgane. Mit rückgebildeter oder fehlender Radula. Ohne Giftdrüsen. Mittels großer pulsierender Velarhaut quallenartig schwimmend und an pelagische, plankton- und microphage Lebensweise angepaßt.

Sondertypen unter Cirraten wiederum die sekundär benthonisch gewordene, durch runde, abgeplattete Form äußerst quallenartige *Opisthoteuthis* und der mit langen Armen ausgestattete, längliche, blinde, benthonisch oder eingegraben lebende Tiefseetyp *Cirrothauma*, dessen Saugnäpfe als solche nicht mehr brauchbar sind, vielmehr eher Leuchtorgane darstellen.

Der Typ der *Vampyromorpha* steht durch die große Velarhaut in gewisser Ähnlichkeit zu voriger Gruppe. Doch meist mit Leuchtorganen, sitzenden oder gestielten Saugnäpfen und Cirren, oft mit Velarfilamenten. Mit Flossen, Trichterklappe, meist gut ausgebildetem Trichter, weiter ventraler Mantelöffnung, manchmal mit einem Schließapparat (ähnlich dem der Decapoden), gut ausgebildeter Radula, Gladius-ähnlichen Schalenbildungen, mit relativ großen Augen. Ebenfalls ohne Tintenbeutel und bathypelagisch lebend.

Vampyromorphen sind, nur klein, während Octopoden wie Decapoden auch große bis riesige Arten ausbilden.

Auf Grund ähnlicher benthonischer Lebensweise zeigt sich vielfach Konvergenz: Rossien z. B. erscheinen Octopoden-ähnlich.

Anatomie und Physiologie

Am Körper der C. sind Kopfabschnitt und Rumpf zu unterscheiden, zwischen beiden eine Halszone mit dem Trichterapparat. Dem Kopf sitzen die Arme auf. Der Rumpf besteht aus Eingeweidesack und Mantel, der den Eingeweidesack umhüllt und eine Mantelhöhle freiläßt, in welche die Kiemen hineinragen und sich die Ausführgänge aus dem Eingeweidesack, nämlich Enddarm mit Tintengang, Nieren und Gonaden öffnen.

1. Kopfabschnitt. a) Der Kopffuß, der auffälligste, diesen Tieren namengebende, bei den Octopoden meist auch größte Körperabschnitt, trägt die für den Kopf charakteristischen Bildungen, Augen, Statocysten. Organe für chemische Sinnesperzeptionen, ferner grubige Bildungen, die offenbar auf Wasserdruckreize ansprechen, und den von Lippen und Kiefern eingefassten Mund. Hauptsächlich enthält er 1. die Bukkalmasse (Schlundkopf) mit Kiefern, Radula, Radulaknorpel, Radulatasche, Bukkal- oder vordere Speicheldrüsen, die noch einen außerhalb gelegenen Teil besitzen oder ganz außerhalb gerückt sind (Octopoden, außer *Stauroteuthis*), ferner Gang und Mündung der hinteren Speicheldrüsen. (vgl. Fig. 80, Seite 719), 2. die Schädelkapsel mit Gehirn und Statocysten, 3. die Augen mit Augenganglien, 4. die hinteren Speichel- oder Gift-

drüsen, 5. die Armknorpel. Zum Kopfabchnitt gehören vor allem auch die vom Molluskenfuß umgeformten, ungemein beweglichen Anhänge, die als Arme und mit Haftapparaten ausgebildet sind. Entwicklungsgeschichtlich gesehen sind diese der frontale Teil des Fußes; der hintere, caudale ist der Trichter (vgl. Fig. 20. Seite 518).

b) *Arme*. Die Arme, etwa als eine Art Kriechscheibe, symmetrisch in einem Kranz um den Mund herum angeordnet, stellen von außerordentlich kräftiger Muskulatur erfüllte, von gangliösen Nerven durchzogene und mit Saugnäpfen an ihrer Vorder- oder Innenseite besetzte, mehr oder minder ausgezogene Fortsätze am vorderen Teil des Kopfes dar. Ihren Ansatz finden sie am Kopfknochen, bei den dorsalen treten zuweilen noch Knochen zur Verstärkung der Basis auf (Armknorpel). Die Zahl der (sessilen) Fangarme beträgt 8. Vom Rücken an gerechnet werden sie als 1., 2., 3. und 4. Paar, einzeln mit den Zahlen 1, 2, 3 oder 4 bezeichnet. Die relative Länge der Arme ist ein wichtiger Artcharakter. Zu den sessilen Fangarmen tritt bei Decapoden oder Zehnfüßern noch ein Paar längere Greifarme oder Tentakel hinzu. Zwischen den beiden unteren (ventralen) Armen auf jeder Seite, außerhalb des Kranzes der übrigen Arme gelegen, entspringen sie aus einer unter dem Auge liegenden Tasche, in die sie ganz oder teilweise zurückgezogen werden können (Sepioiden, Myopsiden). Durch plötzliche Kontraktion zirkulärer und transversaler Muskeln können sie blitzschnell verlängert und nach der Beute „geschossen“ werden. Die Tentakel sind ursprünglich wohl den übrigen Armen gleichwertig oder ähnlich gewesen, haben sich aber allmählich verlängert und umgewandelt, indem der meist napflose Stiel verlängert und die napftragende Keule verbreitert wurde. Ihre Innervierung verläuft von der der anderen Arme getrennt (vgl. Fig. 17).

Durch die Weichheit bzw. Skelettlosigkeit werden die vielfältigen Drehungen und Windungen, insbesondere der Octopodenarme, ermöglicht. Zwischen den Armen und an diesen sich mehr oder minder entlang ziehend ist bei Octopoden eine Schirmhaut gespannt, die, in extremer Ausbildung bis nahe an die Armspitzen miteinander verbunden, bei den planktono- und mikrophagen Formen zu einem die Lokomotion unterstützenden oder sie allein übernehmenden, glockenförmigen, pulsierenden Schirm (Velum, Umbrella) geworden ist. Bei den Decapoden sind die Arme durch Ausbildung von Längskanten und Säumen, von denen die Schutzsäume die mit Näpfen bestandene Fläche einfassen, die Schwimmsäume als Steuerflossen auf der Außenseite besonders der Tentakel wirken, differenziert. Vor allem bei den Oegopsiden, die ihre Tentakel nicht einzuziehen vermögen, können diese durch die Wirkung der Saugnäpfe fest aneinander gepreßt werden. In morphologischer Abänderung wird diese Fähigkeit auf einen bestimmten Teil des Tentakels örtlich eingeschränkt. Die Chitinringe der zu dieser Funktion kommenden Saugnäpfe verlieren ihre Bezahnung, werden glattringig und an den Stellen des Gegententakels, an den sich solche Saugnäpfe ansaugen, bilden sich *Haftknöpfchen* aus (hauptsächlich am Karpalteil, doch auch auf Stiel und Hand). Die Tentakelarme gehen seltenerweise mehreren Oegopsiden beim Heranwachsen verloren. Teile des Armapparates werden später durch regelmäßige Autotomie entfernt (*Tremoctopus* u. a.).

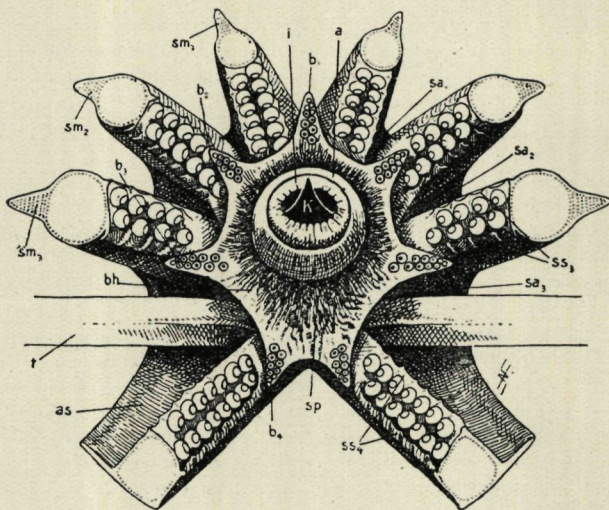


Fig. 1a

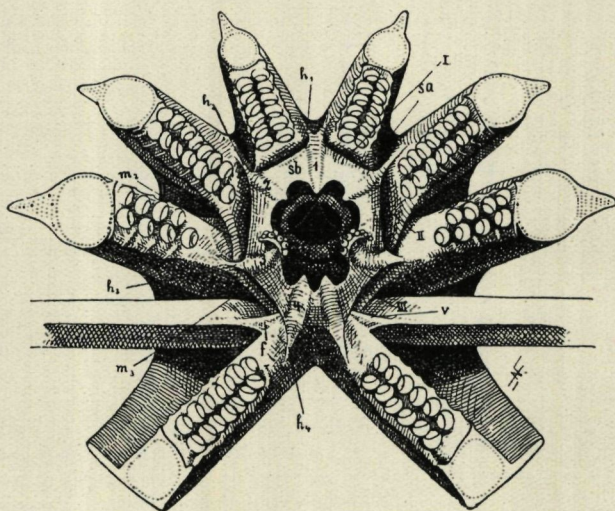


Fig. 1b

Fig. 1. Mundfeld von *Loligo vulgaris* bei ausgebreiteten Armstümpfen. Nat. GröÙe.
 a) Bukkalpfeiler (Mundarme) ausgebreitet, *k* Unterkieferspitze, *t* Innenlippe, *a* Außenlippe, *b* die Bukkalzpfeiler, *sm* die Schwimmsäume der 3 oberen Arme, *bh* Bukkalhaut, *t* Tentakelstiel, *as* Außensaum, *sp*. Stelle zum Empfang der Spermatophoren beim ♀, *ss*. Schutzsäume, *sa* Schirmhautverbindungen b) bei eingeschlagenen Bukkalpfeilern, die sich außen von der Schirmhaut abgrenzen. *h* Heftungen der Bukkalpfeiler; 1–4 Bukkalpfeiler; *sb* Schirmhautverbindung zwischen zwei Pfeilern; 1–IV Bukkaltschen; *sa* Schirmhautverbindung zwischen den oberen Armen, *v* Tentakelvene, *f* Fesselband, *m*₂, *m*₃ Adduktoren des 2. u. 3. Armes (n. NAEF).

Bei Ommatostrephidenlarven verwachsen beide Tentakelstiele vorübergehend zu einem treffsicheren Rüssel mit wenigen Keulennäpfchen an der Spitze. Durchweg wird ein Teil (selten der ganze) der Napfgarnitur meist an einem bestimmten Arm, jedoch bei einigen Arten an mehreren Armen oder wiederum gar nicht bei männlichen C. für die Übertragung der Spermatophoren auf das ♀ mehr oder minder weitgehend umgebildet (hectocotylisiert). Die Umgestaltung kann so weit gehen, daß der Hectocotylus-Arm für jeden anderen Dienst unbrauchbar wird, ja bei Argonautiden nimmt der Hectocotylus, abgetrennt vom Körper des ♂, selbständig und freibeweglich (Nerven, Gefäße) in der Mantelhöhle des ♀ die Befruchtung vor.

In einem 2. inneren Kranz oder Bukkaltrichter stehen noch weitere 10—6 rudimentäre, als Bukkalzipfel bezeichnete, z. T. verkümmerte Saugnäpfe tragende Mundarme, verbunden durch eine runzlige oder gekrauste Schirmhaut, die Mund- oder Bukkalmembran. Bei den ♀♀ der meisten Sepioiden, Myopsiden und einigen Oegopsiden werden an ihrem Ventralteil mit der Bursa copulatrix bei der Begattung die Spermatophoren vom ♂ befestigt. Bei den Octopoden fehlen Bukkalzipfel oder -Pfeiler und auch die Bukkalmembran. Zwischen den einzelnen Heftungen, den Basen der Fangarme und der Bukkalhaut sind Löcher (6 Pori buccales oder Pori aquiferi) erkennbar, die in den Peribukkalraum führen.

Die Saugnäpfe sind aus haftpolsterähnlichen Anlagen entstanden; ursprünglich einreihig angeordnet, haben sie späterhin bei Octopoden und Decapoden eine verschiedene, bei letzteren mehr abgeänderte Ausbildung und Anordnung erlangt. Die Saugnäpfe sind sehr wirksame Haftapparate; man kann eher den Arm eines Tintenfisches abreißen, als daß die Saugnäpfe loslassen. Sie bestehen aus einem festen muskulösen Ring und einem darinsteckendem Pfropf aus Längsmuskeln. An der Basis sind Ring und Pfropf miteinander verbunden, so daß der ganze Saugnapf ein etwa halbkugeliges Gebilde darstellt, das entweder mit der unteren Fläche dem Arm direkt aufsitzt (Octopoden) oder mit einem verschieden langen Stiel ihm anhaftet. Wenn der Ring sich an einen Gegenstand anpreßt und die Muskeln des Pfropfes sich kontrahieren, entsteht ein Unterdruck, der das Anheften bewirkt. Bei Octopoden ist der Ring wenig nachgiebig und dick, bei Decapoden gibt den Halt ein (dunkler) Keratochitinring, der die Muskelwand der Saugkammer ersetzt. Die Saugkammer wird um so mehr erweitert, je stärker am Stiel gezogen wird, und haftet noch lange nach dem Absterben des Tieres. Nur bei wenigen Arten oder nur bei einigen Saugnäpfen ist der Ring glatt; meist trägt er in Anordnung und Ausbildung sehr verschiedene Randzähne, so daß die Saugwirkung durch eine Krallenwirkung ergänzt oder ersetzt wird. Bei vielen Formen ist diese auf späteren Stadien die ausschlaggebende gegenüber der bloßen Saugwirkung. Einzelne Näpfe, Napfreiher, manchmal die Ausrüstung ganzer Arme oder des größten Teils des Armkranzes werden in Haken umgewandelt unter mächtiger Ausbildung eines einzelnen Randzahnes und Verkümmern der Saugkammer. An der Basis des Haken findet man vielfach noch einen Ring, den Rest des Saugkammer-Chitinringes. Haken auf dem Handteil der Tentakel bilden die Onychoteuthiden aus; jüngere Stücke haben zunächst noch Saugnäpfe. Enoplateuthiden und Gonatiden

haben Haken auf den 3 oberen Armpaaren, Gonatiden daneben noch auf den Tentakeln. Zur Erfassung weichhäutiger Beutetiere (Fische) sind offenbar Zähne und Haken geeigneter, für die der hartschaligen (Krebse, Weichtiere) dagegen glattrandige. Auf den sehr langen Tentakelstielen der bathypelagischen *Chiroteuthis* sind Drüsenknöpfe als Kleborgane mit Giftabsonderung (CHUN) oder als Leuchtorgane ausgebildet. Bei den planktonophagen *Cirraten* stehen neben einer Reihe ziemlich schwacher Saugnäpfe aus Saugnäpfen entstandene Cirren. Größte Saugnäpfe von 9 cm Durchmesser und mehr (nach Narben auf Pottwalhaut) haben die Riesenkalmare (*Architeuthis*), aber auch große Octopoden-Männchen weisen an der Basis ihrer Arme beachtlich große Saugnäpfe (4 cm Durch-

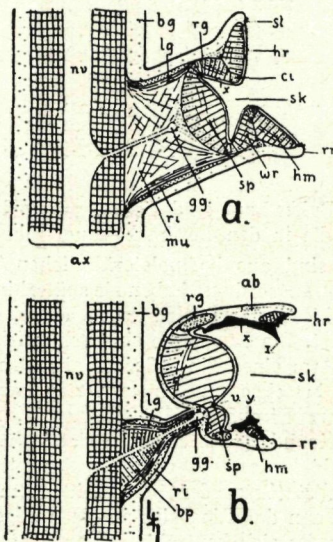


Fig. 2. Schematische Medianschnitte durch Saugnäpfe typischer Octopoden (a) und Decapoden (b): *nv* Markstrang des Armes, *ax* muskulöser Axenteil des Armes, *bg* Bindegewebe, *lg* Längsmuskulatur am Napfstiel, *rg* Ringmuskulatur des Napfes, *st* Cuticularzähnen, *hr* Hafring, *ci* Öffnungsring, *x* Cuticula, *sk* Saugkammer, *rr* Randring, *hm* dessen Muskulatur, *wr* Wandring, *sp* Saugpolster, *gg* Ganglion, *rd* Ringmuskel des Stiels, *mm* Muskelgelenk in diesem, *ab* Muskelbündel zum Ablösen des Napfes, *x, y, z* „Knorpelring“ aus Keratohitin mit Randzähnen, *v* Stielgrübchen im Saugpolster (n. NAEF).

messer und mehr*) auf. Bei *Octopus bimaculatus* beträgt die Kraft kleiner Saugnäpfe auf 1 qmm 29,2 g, bei den größten 147,4 g, bei den übrigen in Werten dazwischen oder von 45 bis 70% einer Atmosphäre. Relativ größer ist die Kraft bei kleinen Saugnäpfen. Gegenüber theoretisch maximaler Saugkraft ist die wirkliche niemals höher als 70%, im Durchschnitt 56%

c) Übrige Bildungen am Kopf. Vertiefungen am Kopf, die dort oft in große Sinus führen, sind die „Hautporen“. Ein Paar solcher Öffnungen (Pori cephalici) findet sich mitten auf der Kopfoberseite und

*) z. B. bei *Octopus vulgaris* bis 3,8 cm $\varnothing$, bei einem pazifischen O. 6,4 cm.

führt in weite Höhlungen (*Argonautacea*); ein weiteres Paar (Pori anales) liegt an der Basis des Trichters, meist nicht weit vom After (bei *Tremoctopus*, *Ommalostrephes*, *Onychoteuthis*). In den Kopfporen werden offensichtlich Erschütterungen (Annäherung von Feind- oder Beutetieren, Wasserströmung) wahrgenommen. Für nächtlich wie auch schwarmweis lebende Tiere sind sie wichtig.

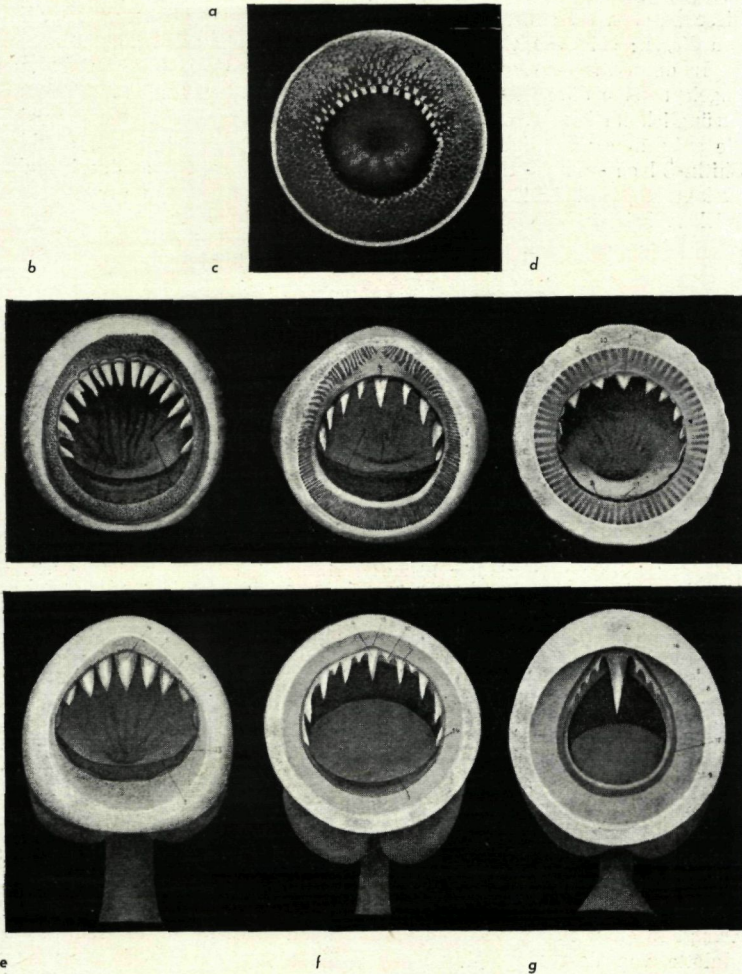


Fig. 3. Saugnapfe, a) *Sepia officinalis*, vom Ende der Keule, b) *Loligo vulgaris*, vom 3. Arm, Mitte, c) *Ommatostrephes sagittatus*, vom 3. Arm, d) *Sthenoteuthis bartrami* kl. proximaler Napf der Keule, e) *Illex coindetii*, vom 3. Arm, Distalteil, f) *Sthenoteuthis bartrami*, vom 3. Arm, Distalteil, g) *Gonatus fabricii*, Hakennapf (zusammengestellt, n. NAEF).

Sehr verbreitet sind die oben genannten Pori buccales an den Basen der Arme um den Mund. Ihre Zahl ist wechselnd (4 z. B. bei *Ommatostrephes*, 6 bei *Sepia*, *Loligo*, *Onychoteuthis*). Ein letztes Paar von solchen (Pori brachiales) befindet sich bei vielen Decapoden außen an den Basen der Fangarme, also zwischen dem 3. und 4. Arme. Sie führen in die oben erwähnten Taschen, in welche die Fangarme, zusammengeknäuel, zurückgezogen werden können. Bei Sepioiden und Sepiolaemorphen können diese Taschen die ganzen Arme aufnehmen, bei Myopsiden nur einen Teil von diesen; bei Oegopsiden sind sie gänzlich unbedeutend geworden.

In der Mitte der Armkränze wird schon beim C.-Embryo der Mund angelegt (eine dünne Außenlippe sowie eine wulstige Innenlippe als ursprünglich im Innern der Mundhöhle angelegte Ringfalte). Auffällig sind die spitzen, scharfrandigen, papageienschnabelartig geformten, dunklen Chitin-Ober- und -Unterkiefer, die an ihrer Spitze durch Kalk-einlagerung verstärkt und für das Zerstückeln der Beute von großer Wirksamkeit sind. Der Unterkiefer ragt stärker hervor.

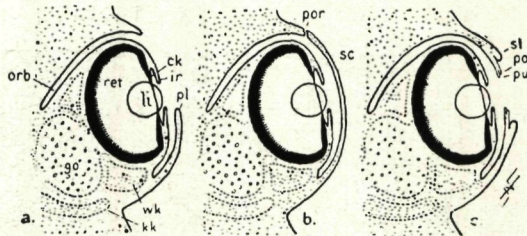


Fig. 4. Schnitt durch das rechte Auge, schematisch, a) bei *Oegopsiden*: Augenhöhle (*orb*) weit offen, Hinterrand ihrer Öffnung (*pl*) als „Primärlid“ über die Linse (*li*) schützend rückziehbar. Schutzverschluß dauernd bei *Myopsiden*; primäre Lidfalte zur Cornea (*sc*) gebildet, Orbita nur durch Porus (*por*) mit der Außenwelt kommunizierend, c) bei *Octopoden*; primärer Lidrand peripher mit sekundärer Lidfalte (*sl*), *go* Ganglion opticum, *wk* weißer Körper, *po* primärer Ober-, *pu* primärer Unterrand des Primärlids, *kk* Kopfknapel (n. NAEF).

d) Augen. Die Augen entstehen aus einer einfachen Epitheleinsenkung, die sich dann blasenartig abschnürt. Die den Nautiloiden eigentümlichen, gestielten Kameraaugen finden sich noch bei den Embryonen der Dibranchiaten. Die nach dem Prinzip des evertierten Blasenauges, also aus Napfaugen der Haut entstandenen Kameraaugen der Dibranchiaten gehören mit zu den höchstentwickelten im Tierreich. Sie zeichnen sich durch Größe und Wirksamkeit aus und sind absolut wie relativ die größten Sehorgane überhaupt. Das Gewicht der beiden Augen beträgt zwischen $\frac{1}{2}\%$ und 25 (Sepioliden), ja 40% des Körpergewichts. Das größte gemessene Auge eines Tintenfisches hatte einen $\varnothing$ von 40 cm.

Die Bildung der Linse als Vorderwand der geschlossenen Augenblase erfolgt in einer in der Tierwelt einzigartigen Weise, indem deren vordere Kalotte von dem Hautepithel, die größere hintere von dem vorderen Epithel der Augenblase ausgeschieden wird. Die Linse ist also zweiteilig und wird anfänglich von zwei zarten Epithelien durchzogen; sie besteht aus Fasern, die sich durch Umbildung der Zellen des Epithelkörpers entwickeln und übereinander lagern; vom Epithelkörper, der die Linse als

ein Ringwulst umgibt, geht auch das weitere Wachstum der Linse aus. Der periphere Ursprung des Auges drückt sich vor allem im Bau der Retina aus, deren Sehtäbchen dem Licht zugekehrt (evertiert) sind. Die Netzhaut enthält schlanke, dichtstehende Sehzellen, jede mit langem Stäbchen, in dem eine Neurofibrille mit Endknöpfchen verläuft. Zwischen ihnen oder hinter ihnen (durch Wanderung aus dem ursprünglich einschichtigen Epithel hinter die Basalmembran) stehen niedrige, indifferente Epithelzellen als Zwischen- oder Stützzellen (Limitans). Sehzellen und Stützzellen enthalten dunkles Pigment; in den Sehzellen gelangt dieses bei hellem Licht an der Neurofibrille des Stäbchens hinauf und umhüllt deren Endknöpf-

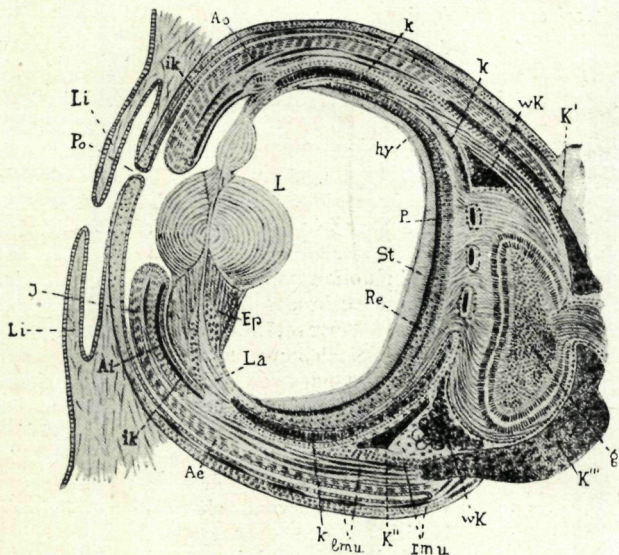


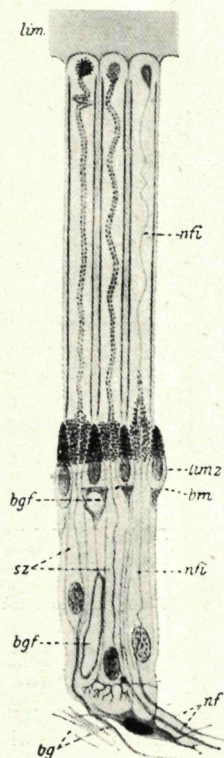
Fig. 5. Horizontaler Medianschnitt durch das linke Auge von *Sepia*; Lt Lidfalte, Po Porus der Cornea, Ai, Ae Argentea interna, Argentea externa, ir Irisknorpel, K Äquatoralknorpel, K' Trochlearknorpel, K'' Hufeisenknorpel, K''' orbitalknorpel, I Iris, L Linse, Ep Epithelkörper, La Ciliarregion m. Langerscher Muskel, hy hyaline Limitans, St Stäbchen, P Pigment, Re Zellen der Retina, g Augenganglion, wk Weißer Körper, lmu, rmu Längs- u. Ringmuskeln (n. HENSEN).

chen; in der Dunkelheit wandert es zurück. Anpassung an die Lichtintensität verschiedener Wassertiefen findet also durch Pigmentwanderung statt. Daß bei den im Dämmerlicht tätigen Tintenfischen wie *Octopus* und *Sepia* im Gegensatz zu pelagisch nahe der Oberfläche lebenden Arten wie *Loligo* die rezipierenden Enden der Sehzellen unter dem Einfluß des Tageslichtes dicht von wanderndem Pigment umhüllt werden, kann wohl auch als ein Zeichen einer besonders hohen Erregbarkeit angesehen werden (R. HESSE). Kontraktion aller Fibrillen in der Ebene der deutlichsten Bildentwerfung ergibt eine Art lokaler Feinakkommodation, was wichtig ist, da das weitgehend asymmetrische Auge an verschiedenen Netzhautorten verschieden weit entfernte Gegenstände gleichzeitig scharf erblicken muß. Das Pigment ist ein Melanin und ähnelt dem in der Retina der Wirbel-

tiere. „Sehpurpur“ ist nachgewiesen. Er ist jedoch lichtbeständig und frei von Vitamin A. Zäpfchen fehlen.

Die Stäbchen sind außerordentlich zahlreich:

Bei <i>Pteroclopus tetracirrhus</i>	26 000 pro qmm
<i>Eledone moschata</i>	40 000
<i>Octopus sp.</i>	64 000
<i>Sepia officinalis</i>	40 000
<i>Rossia macrosoma</i>	60 000
<i>Loligo vulgaris</i>	160 000—162 400
<i>Illex illecebrosus coindeti</i>	90 000
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	61 000



Auch ist eine streifenförmige Stelle schärfsten Sehens (area centralis, macula lutea) z. B. bei *Eledone* mit 8100 bzw. 105 600, bei *Sepia* mit 106 000 bis 107 600 Stäbchen/qmm ausgebildet*). Bei *Loligo* fehlt eine solche. Die sehr hohe Zahl von 160 000 bis 162 400 Stäbchen/qmm erstreckt sich hier über die gesamte Netzhaut. Die Nervenfortsätze der Sehzellen gehen nicht unmittelbar zum Gehirn, sondern treten, nach vorheriger Kreuzung, in ein umfangreiches Sehganglion ein. Die Linse besorgt allein das Entstehen des Bildes. Da sie keinen Formveränderungen unterliegt, erfolgt die Bildeinstellung nur in einer Veränderung des Linsenabstandes von der Retina. Zur Akkommodation wird die Linse vorgetrieben bzw. zurückgezogen. Das Auge ist während der Ruhe auf die Ferne eingestellt. Die aktive Akkommodation auf die Nähe wird durch sich zwischen Äquatorialknorpel und vordere Bulbuswand einschaltende Ciliarmuskeln bewirkt. Diese (Langerschen) Muskeln bedingen durch ihre Kontraktion eine Verkürzung der Bulbuswand. Hierdurch wird das Volumen der von Glaskörperflüssigkeit angefüllten Kammer vermindert unter Steigerung des Innendrucks. Der Ciliarkörper aber ist der einzige Teil, der der Druckerhöhung nachgeben kann; die Linse wird nach vorn geschoben, der Abstand Linse—Retina vergrößert und damit auf die Nähe eingestellt. Nach ALEXANDROWICZ besorgen die Ciliarmuskeln die Retraktion, die Skleralmuskeln das Vorschieben

Fig. 6. Schema der Cephalopoden-Retina (n. HESSE); *lim* Limitans, *limz* deren Zellen, *sz* Sehzellen *nf* deren Neurofibrille, *nf* Nervenfaser, *bm* Basalmembran *bg* Bindegewebe, *bgf* Blutgefäß. Die Pigmentierung zeigt in der rechten Sehzelle das gewöhnliche Verhalten bei den pelagischen u. den Zustand der Dunkelretina bei den littoralen Formen. Das linke Stäbchen zeigt den Zustand der belichteten Retina der littoralen Formen außerh. der area centr., das mittlere das Verhalten im hellen Streifen.

*) Die Zahl der Stäbchen wird bei *Sepia* auf insgesamt 70 Millionen geschätzt gegenüber 50 Millionen beim Menschen.

der Linse. Die Äquatorialringmuskulatur hat die Funktion, beim Schnellschwimmen dem die Akkommodation hemmenden Druck auf das Auge entgegen zu wirken. Taktile Reize, die zur Akkommodation beitragen sollen, werden von zahlreichen primären Sinneszellen der Cornea perzipiert; ihre peripheren Ausläufer sind gegen die innere Oberfläche der Cornea gerichtet. Vor der Linse wird durch eine ringförmige Hautfalte eine Blende oder Iris gebildet. Diese ist mit Muskulatur versehen, vermöge der das in der Irismitte offen gelassene Schloch oder Pupille verengt oder erweitert werden kann. Die Form der Pupille ist je nach Art sehr verschieden. Bei *Octopus* ist die Pupille quer und im Umriss gerundet. Bei ihr erfolgt kein Formwechsel. Formveränderlichkeit und Pupillenspiel sind dagegen bei Decapoden ausgeprägt; ihre Pupillen sind quer-langgezogen. *Sepia* kann nach Belieben am Vorder- oder Hinterrand wie in der Mitte der langgezogenen Pupille eine Öffnung formen. Bei *Sepia officinalis* stellt die schwarze Pupille ungefähr ein ω dar. Schon bei den nächsten Arten wie *Sepia orbignyana* und *S. elegans* ist sie anders gebildet. Die Formveränderungen der Iris dienen nicht nur der Abblendung, sondern auch der Begrenzung oder Erweiterung des Sehfeldes. Eine bestimmte (waagerechte) Lage der Pupille kann festgehalten werden, da sich die Augen innerhalb ihrer Orbitale rotierend (bei einigen Arten bis zu 90°) zu bewegen vermögen. Der Augapfel (Bulbus) liegt in der mit Seewasser ausgefüllten und sich bis zum Kopfknochen erstreckenden Augenhöhle (Orbitalhöhle). Sie stellt eine Einsenkung der Oberhaut dar. Die Außenwandungen der Einsenkung bilden die Primärlider. Bei Sepioiden und Myopsiden wächst das untere Lid über die Iris hinweg unter Bildung einer durchsichtigen, uhrglasartig das Auge schützenden Cornea. Diese Hornhaut verdankt ihre Entstehung der dauernden Kontraktion der Ringfalte, die sich bis auf einen kleinen, kaum wahrnehmbaren Porus (sog. Tränenöffnung) am Oberlid schließt. (Auf Druck kann aus diesem Porus Seewasser der Orbitalhöhle austreten.) Als Primärlid mit Kontraktionsvermögen, das wohl auch die ursprüngliche Funktion war, bildet die Ringfalte bei Oegopsiden (Nacktaugenkalmare) und *Spirula* keine Cornea, vielmehr läßt die weite, keineswegs porusartige Öffnung das Seewasser unmittelbar an das Auge herantreten. Bei den Octopoden ist die Haut über dem Auge nicht mehr durchsichtig, also auch nicht mehr als Cornea zu bezeichnen, vielmehr ist sie zu zwei halbmondförmigen Augenlidern umgewandelt, die die weite Öffnung vergrößern oder verkleinern können. Dem Primärlid kann noch eine weitere äußere Ringfalte als äußeres oder sekundäres Augenlid aufliegen (Sepiiden, Sepiolaemorphen, die meisten Octopoden). Das äußere Lid enthält Chromatophoren.

Die Augenhöhle bzw. der Bulbus wird von der durch eingelagerte Iridocyten silberglänzenden Argentea und der knorpeligen harten Haut (Sklerotica), in der eine besondere Verdickung als Äquatorialknorpel ausgebildet sein kann, umschlossen. Über der Linse läßt die Argentea die Iris mit dem Ring des Irisknorpels auf der Innenseite hervorgehen.

Das Sehen (bei *Sepia*) erfolgt monokular wie binokular (bei der Jagd).

Ein entwickeltes Formensehen wird durch die gute Abbildungsfähigkeit der Linse gewährleistet; die Verkleinerung des Bildes beträgt bei *Sepia* (Linsen- $\varnothing$ 7,2 mm) $\frac{1}{420}$, bei *Octopus* (Linsen- $\varnothing$ 9,4 mm) $\frac{1}{620}$.

Über Leistungen der Augen s. FRÖHLICH, insbesondere ferner über das Formensehen HEIDERMANNS, TEN CATE et TEN CATE-KAZEWA, über Farbsehen vor allem v. FRISCH, KÜHN, KÜHN et HEBERDEY, GOLDSMITH, FRÖHLICH. In ihrem Farbwechselverhalten zeigen z. B. Sepien die Fähigkeit, Farben von Helligkeit zu unterscheiden. *Octopus* vermag spektrales Blau von Gelb zu unterscheiden.

Trotz der hochentwickelten Augen ist außerdem ein Hautlichtsinn nachweisbar. Lichtperzeption erfolgt wahrscheinlich auch in den „Endorganen“, eigenartigen Leuchtorganen an den Spitzen der 6 dorsalen Arme von *Histioteuthis* (GRIMPE et HOFFMANN).

2. Trichter, Halsregion. Der hintere Teil des Fußes, der Trichter, wird aus 2 symmetrischen Lappen, den Fußrändern, gebildet, die sich tütenartig zusammenrollen und das Trichterrohr bilden (Tetrabranchiaten und Embryonen der Dibranchiaten). Bei den Dibranchiaten verwächst das Rohr später fest und erweitert sich gegen die Mantelhöhle. Der Trichter liegt ventral als ein hinten weites, nach vorn verengtes, muskulos Rohr, dessen hinterer, mit dem Körper verwachsener Teil vom Mantel überdeckt wird, während der vordere freie Teil sich meist in eine Vertiefung des Kopfes (Trichtergrube, Foveola) einbettet (bei Ommatostrephiden besonders mit einem Faltensystem ausgestattet). Der Trichter ist beweglich und kann nach verschiedenen Richtungen gewendet werden. Er arbeitet als Hohlmuskel, d. h. das Muskelgewebe ist im Umfang eines Hohlraumes angeordnet und wenn der Hohlmuskel offen ist, kommt durch rasche Zusammenziehung und Erschlaffung eine Pumpbewegung zustande. Bei stärkerer momentaner Arbeit ermöglicht diese den C. ein zum Teil sehr rasches Schwimmen durch Rückstoß (Düsen- oder Raketenprinzip), indem das durch die Mantelöffnung (Mantelspalte) zuströmende oder angesaugte Wasser in der Mantelhöhle nach Umspülung der Kiemen bei Kontraktion des als starke Muskelplatte differenzierten Mantels und bei gleichzeitigem Verschuß der Mantelspalte (mittels der Trichtertaschen bzw. eines druckknopfartigen Schließapparates) durch das engkalibrige, sich obendrein verjüngende Trichterrohr ausgestoßen und der Körper in der der Trichteröffnung entgegengesetzten Richtung vorangetrieben wird. Das Schwimmen kann also ebensowohl seitwärts wie vorwärts, besonders aber in rückwärtiger Richtung, in welcher die größte motorische Kraftentfaltung liegt, erfolgen.

Zum Trichterapparat gehören die seitlichen Trichtertaschen die ventilartig die Mantelhöhle verschließen, wenn sich die Mantelwand fest an sie schmiegt. Knorpelige Gruben an der Unterseite der Trichtertaschen, in die wie ein Druckknopf ein Knorpelstempel der gegenüberliegenden Mantelwand eingedrückt wird, erhöhen die Verschlusswirkung (hauptsächlich bei Decapoden).

Im Innern des Trichters fällt das Trichterorgan (Trichterdrüse, MÜLLERS oder VERRILLSches Organ) auf, ein drüsiges Gebilde, homolog der Fußdrüse der Weichtiere, das in seiner Bezogenheit zum Trichter dessen Fußabkunft ebenfalls bestätigt. Diese Schleimdrüse kann wegen

ihrer für die einzelnen Arten charakteristischen Form zur Artdiagnostik mitherangezogen werden.

Die Trichterklappe, ursprünglich Mittelteil des Fußes, dient bei Decapoden und Vampyromorphen als Verschuß gegen das von der äußeren Mündung des Trichters zuströmende Wasser; sie fehlt den Octopoden.

In der Halsregion finden sich die dorsal gelegenen Nackenhafte (Nackenknochen) als Gleitschlitten zwischen Hals und Mantel, die bei manchen Formen durch Verwachsungen ersetzt sind. Außerdem wird allgemein eine Gleitverbindung (Trichterhaft) zwischen Trichterrohr und Mantel angelegt und wiederum verschiedentlich durch Verwachsungen ausgeschaltet. Diesen Gleitverbindungen kommt gewisse Bedeutung zu, da bei den ursprünglicheren Formen der Kopffuß durch seine mächtigen Retraktoren rhythmisch in den Mantelsack zurückgezogen wird, wobei der gefüllte Trichterapparat durch den entstehenden Wasserdruck gegen den Mantel gepreßt wird und dadurch den Eingang zur Mantelhöhle hermetisch verschließt. Als einziger Ausweg bleibt die Trichterrohrmündung. Durch das ausgepreßte Wasser erfolgt für den Körper ein Rückstoß, der Schwimmbewegung ermöglicht. Die rhythmischen Pumpbewegungen arbeiten zwar ununterbrochen wie der Herzschlag; nicht verstärkt unterhalten sie nur die Atmung ohne das Tier von der Stelle zu rühren. Sie werden durch Eigenkontraktion des ursprünglich sehr geräumigen Trichterapparats von vorn nach hinten unterstützt, außerdem durch die Eigenkontraktion der Mantelhöhle selbst. Diese Zusammenziehung geschieht durch ein neues, charakteristisches Organ, den „Muskelmantel“, durch den bei den abgeleiteten Typen die Zurückziehung des Kopffußes vollständig überflüssig gemacht wird.

3. Rumpf, Eingeweidesack, Mantel. Eingeweidesack und Mantel bilden den Rumpf. Der ursprünglich dorsal erhobene Eingeweidesack wird vom meist muskulösen Mantel eingehüllt. Dieses Organ ist als eine Weiterbildung des äußersten, die Schale auch bei anderen *Conchiferen* überragenden Randes des primären oder Hautmantels aufzufassen, der im entsprechenden Maße, ebenso wie der von ihm bzw. von seinem Schalenepithel abgesonderte Teil der ventralen Schalenwand rückgebildet ist. Wegen seines Umfangs als Neubildung besitzt der „Muskelmantel“ auch ein eigenes, neues Nervenzentrum im Ganglion stellare.

Der Mantel, Pallium, umschließt die geräumige Mantelhöhle, die unten vom Mantel, vorn vom Trichter und einem kragenartigen Muskelwulst, oben vom Eingeweidesack begrenzt wird. Vermöge ihrer Muskulatur bewirkt die Mantelhöhlenwand Erweiterung wie Verengerung der Höhle und damit einen Wasserwechsel (Atmung, Schwimmbewegung). In die Mantelhöhle ragen die Kiemen hinein und münden Darm, Tintenbeutel, Nieren und Geschlechtsorgane.

a) Schale. Ursprünglich ist der Eingeweidesack ganz von einer Schale umschlossen worden (wie bei den Tetrabranchiaten). Bei den *Decapoden* sondert nur die Rückenseite des Mantels Schalensubstanz ab, der ventrale Schalenanteil verkümmert. Von jeder Seite legt sich ein Lappen des Mantels über der Dorsalseite dieses oberen Schalenrestes zu-

sammen und verwächst mit dem der anderen Seite, so die Schale in eine Tasche des Mantels einschließend (innere Schale).

Bei allen rezenten Decapoden ist die Rückbildung der Schale viel weiter vor sich gegangen. Auf das Proostracum, dem Rest der ursprünglichen Schale, legt das sekundäre Schalenepithel, die Innenschicht der Mantelfalte, außen als neue Schalenschicht das Periostracum oder die Scheide auf. Das Periostracum ist an seinem Hinterende vielfach in eine Spitze, das Rostrum, ausgezogen¹⁾. Diese kann bei genügend mächtiger Entwicklung

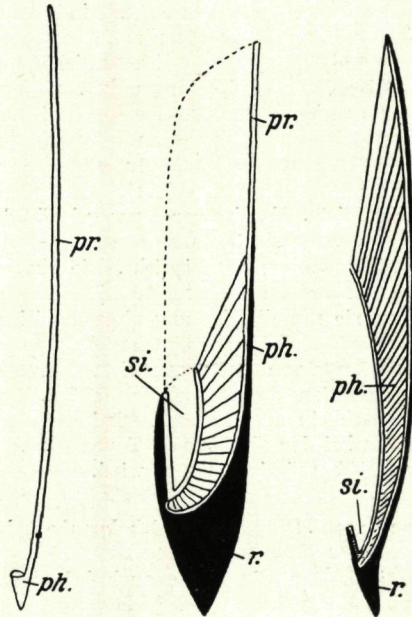


Fig. 7. Halbschematische Medianschnitte durch Schalen rezenter u. fossiler Dibranchiaten. a) *Ommatostrephes*, b) *Belosepia* (fossil), c) *Sepia*; ph Phragmoconus, pr Proostracum, r Rostrum, si Siphon (n. LANG-HESCHELER, aus HOFFMANN).

den Auftrieb der Gaskammern kompensieren und so eine dauernd waagerechte Schwimmlage ermöglichen, welche aber keinesfalls die ursprüngliche ist; alle Jugendformen sowie *Spirula* schwimmen noch heute mit dem Kopfe unten. Für die untere Schicht der Schale, das Hypostracum, ist an seinem hinteren Ende eine eigenartige Bildung, der Phragmoconus, kennzeichnend. Eine starke Verkürzung des Rostrums und des Phragmoconus ergibt Schalen, die eigentlich nur aus dem Proostracum bestehen, an dessen Hinterende der Phragmoconus-Rest als „Konus“ tütenartig vorhanden sein oder schließlich auch ganz fehlen kann. Bei einer durch exzentrisches Wachstum bedingten, ventralwärts gerichteten Einkrümmung des Phragmoconus unter Reduktion des Proostracums (und eben der ventralen Schalenfläche) entsteht der kalkige Schulp. Bei dieser Schalen-

¹⁾ Das Rostrum ist der sog. Donnerkeil bei den Belemniten (belemnion gr. = Pfeil).

bildung werden die Schichten nicht fest aufeinander gelegt, sondern periodisch durch Einlage einer weichen, später schrumpfenden und durch Gas ersetzten Masse getrennt, wodurch Gaskammern, „sekundäre“ Septen, die also nichts mit der Septierung der *Tetrabranchiaten*-Schale zu tun haben, zustande kommen. Sie machen die Hauptmasse des schwammig erscheinenden Phragmocons aus, an dessen Hinterende eine kurze, weite, später meist ausgeflachte Grube, der Siphon, und oft ein kurzes Rostrum, da-

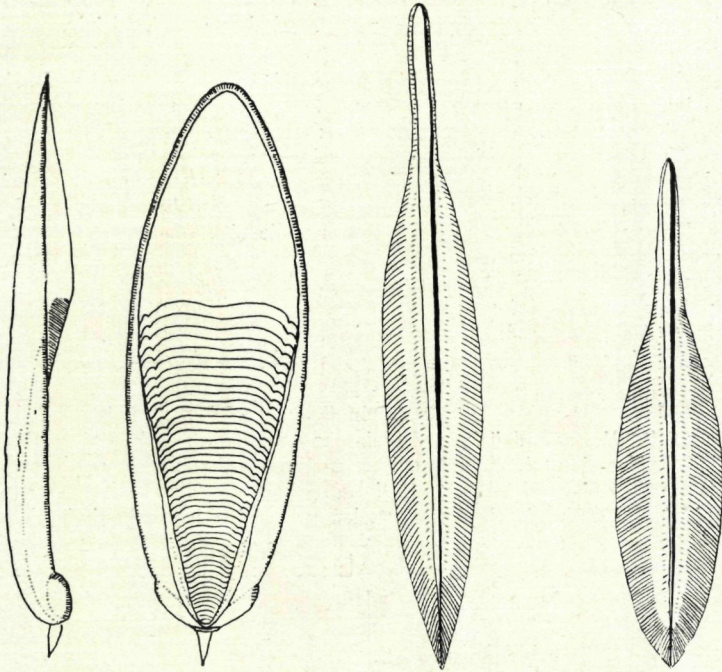


Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8. Schulp einer erwachsenen weibl. *Sepia orbignyana*, in nat. Gr., von rechts u. von unten gesehen (nur etwa die Hälfte der Lamellen, Siphonalstreifen, eingezeichnet. (n. NAEF).

Fig. 9. Gladius von *Loligo vulgaris*, ♂ u. ♀ (nach FÉRUSSAC et d'ORBIGNY).

gegen kein Proostracum mehr zu finden ist. Da die Septen schräg gegen die Längsachse verlaufen, ist das letzte Septum an dem glatten, über der Area striata gelegenen Abschnitt kenntlich. Der Schulp ist den Sepioiden eigentümlich. Eine ganz ähnliche Bildung, nur mit sehr großen Septen, ist die drehrunde, ventralwärts eingekrümmte *Spirula*-Schale im Inneren des Tieres. (Zugehörigkeit zu Sepioiden!). Schon bei den Sepiolaeormorphen, deren Embryonen noch mit mächtigem, dem Phragmocon entsprechendem hinteren Teil des Schalensacks ausgestattet sind und dann allen rezenten Teuthoiden besteht die stets unverkalkt bleibende, dünne Schalenplatte oder nur Stab, der chitinige Gladius, im wesentlichen aus

dem Proostracum. Der Phragmocon ist bis auf geringe Reste verkümmert und oft nur noch in Jugendstadien als ungekammerter löffel- bis kegelförmiger Rest (Konus), ganz selten mit Andeutungen einer Septierung vorhanden. Bei einigen Decapoden-Familien fehlt die Schale ganz. Bei den Octopoden ist die Schale bis auf eine kleine, knorpelartige Platte oder Sattel, den Rest eines Proostracums, bzw. bei den Octopodiden nach Teilung des Schalensacks auf 2 unbedeutende Knorpelstäbchen reduziert oder schließlich überhaupt verschwunden. Stets ist aber die den Körper mit der Schale verbindende Retraktorenmuskulatur nachweisbar.

b) Flossen. Als Hautfalten auf der Außenseite des Schalensacks entstehen die Flossen. In der Jugend meist klein, dorsoventral und subterminal liegend, können sie später weit an der Mantelseite entlangwachsen, mit der unterliegenden Schale oder dem diese immer mehr ersetzenden Muskelmantel gelenkig verbunden sein. Flossen kommen allen Decapoden zu, fehlen hingegen den Octopoden (nur bei wenigen Formen wie *Cirroteuthis*, *Pinnoctopus* u. a. noch vorhanden). An ihrer Basis werden die Flossen durch die Flossenknorpel, an die sich die starken, sie im eigentlichen ausmachenden Muskeln ansetzen, gestützt. Form und Ausbildung der Flossen dienen zur systematischen Charakterisierung. Stets sitzen sie an den Seiten des Rumpfes, oft allerdings dem Rücken genähert. Als Flossensaum laufen sie in ganzer Länge an den Seiten entlang (*Sepia* u. a.) oder sie beschränken sich auf einen, meist hinteren Teil.

4. Haut. Die äußere sowie die in Orbita und Mantelhöhle versenkte Haut besteht aus drüsiger, schleimabsondernder, ektodermaler Oberhaut (Epidermis) mit Zylinderepithel und mesenchymatischer gallertiger oder straffaseriger Unterhaut (Cutis). Die blasenartigen „Schuppen“ bei *Lepidoteuthis*, *Moroteuthis* u. a. stellen u. U. eine hydrostatische Ein-

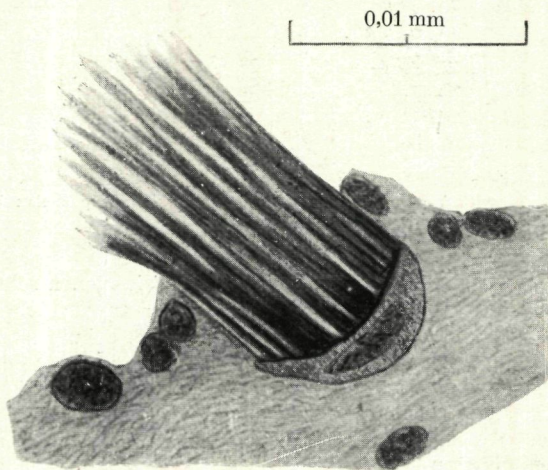


Fig. 10. Völlentfaltetes Köllikersches Bündel eines jugendl. Octopoden.
(n. v. QUERNER).

richtung dar (NOWIKOFF). Morphologisch werden sie (mit großer Reserve) zu den anatomisch ähnlich gebauten Saugnäpfen in Verbindung gebracht. Eine eigenartige Hautbedeckung sind die Borstenbüschel („KÖLLIKERSche Büschel“) bei jüngsten Octopoden. Sie sind in der Haut aller Octopoden während ihrer Jugendzeit vorhanden, bei pelagischen Tiefseeformen das ganze Leben hindurch. Die Haut ist dabei dicht mit Borstensäckchen durchsetzt (Einsenkungen der Epidermis), von denen jedes eine Borste enthält, die von einer napfförmigen Basalzelle des Säckchens geliefert wird. Solange die Borsten innerhalb der Follikel liegen, haben sie ein kegelförmiges Aussehen und zeigen eine Längsfurung, die ihrer künftigen Aufspaltung, wenn sie an die Oberfläche getreten sind, entspricht. Die Ausbreitung der Büschel erfolgt, bevor das freischwimmende Jungtier zur benthonischen Lebensweise übergeht. Funktion der Borsten ist noch unklar (Speicherniere?). Wahrscheinlich erleichtern sie das Schweben im planktonischen Stadium.

Die Cutis hat mehrere Schichten, zunächst eine Bindegewebslage, von den tieferen Partien durch eine homogene Platte getrennt, weiter die Schicht der Iridocyten und die meist zweifache Schicht der Chromatophoren. Außerdem enthält die Cutis Nerven, Muskeln und Gefäße.

An Farbzellen kommen zuweilen auch noch verästelte, mit körnigem Pigment erfüllte Bindegewebszellen vor.

5. F a r b w e c h s e l. Das wechselnde Farbenspiel der Haut wird durch die Chromatophoren, die sich plötzlich zusammenziehen können oder durch radiäre Muskelfasern flach ausgebreitet werden, bewirkt. Dies geschieht regionen- und farbkategorienweise, wodurch nacheinander die verschiedensten Färbungsmuster, teils in Anpassung an die Umgebung und die

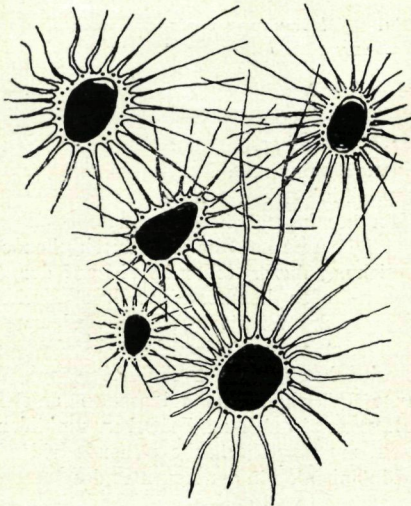


Fig. 11. 5 Chromatophoren aus der Haut von *Loligo vulgaris*, das gegenseitige Überkreuzen ihrer radiären Muskelfasern zeigend (n. F. B. HOFFMAN).

Lichtzusammensetzung verschiedener Wassertiefen (Anpassungsfarbwechsel), teils als Schreck-, Ausdrucks- oder Anlockungsmittel (Erregungsfarbwechsel) auftreten. Im übrigen ist Farbwechsel ein Ausdrucksmittel bei gesellig lebenden Tieren.

Die Chromatophore selbst besteht aus einer rundlichen, flachen, ganz mit Pigmentkörnchen erfüllten Zelle mit elastisch dehnbarer Membran. In der Fläche des größten Durchmessers der Zelle und parallel zur Hautoberfläche entspringt ein Strahlenkranz von Muskelfasern, durch deren Zusammenziehung die kuglige Chromatophore zur Linsenform abgeflacht und damit ihr Pigment auf eine größere Fläche ausgedehnt wird. Nach Erschlaffung der Muskeln, bei Nachlassen des nervösen Reizes, zwingt die Elastizität der gespannten Zellmembran die Farbzelle wieder zur Kugelform zurück. Indem nun die Zellen einer Färbung ganz

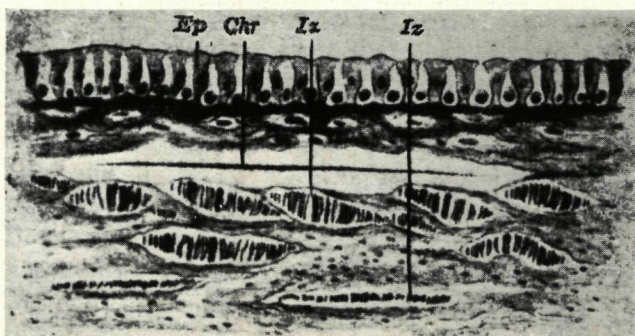


Fig. 12. Querschnitt durch die Haut von *Sepia officinalis*; Ep Epidermis, Ch Chromatophoren, Iz Iridocyten (n. W. SCHÄFER).

oder nur teilweise gedehnt, die von anderer Farbe $\pm$ kontrahiert werden, kommen durch verschiedene Mischung die mannigfaltigsten Farbtöne zustande. Der Farbwechsel kann sich sehr schnell vollziehen. An einem erregten Kalmar kann man Farbwellen mit großer Geschwindigkeit über den Körper hinhuschen sehen. Das Farbenspiel vollzieht sich im Zusammenwirken der beweglichen Chromatophoren mit den starren Flitterzellen oder Iridocyten, die eine durchgehende Zellschicht der Haut bilden. Die Wirkung dieser Zellen beruht auf der Anwesenheit unbeweglicher plättchen- oder bandförmiger kristallischer Gebilde, der sog. Iridosomen, die auf das feinste lamelliert sind, zum rechten Winkel ihrer optischen Achsen stehen und Formdoppelbrechung zeigen. Das metallische Schillern wird bewirkt durch Interferenz des Lichts an einem Satz solcher dünner Plättchen. Die Iridosomen entstehen durch Verschmelzung von Granula, die sich zu Plättchen umbilden. Enthalten die Flitterzellen senkrecht zur Hautoberfläche stehende Iridosome, so kommen daneben noch (im Tintenbeutel, in der Argentea des Auges und an anderen Stellen) irisierende Zellen vor, Reflektorzellen, mit parallel zur Oberfläche liegenden Iridosomen. Infolge der Brechung und Beugung des einfallenden Lichtes ergeben die Iridocyten schon von sich aus ein äußerst schönes

Farbenspiel, hauptsächlich von metallischen, rötlichen, violetten oder blaugrünen Farbtönen. Die weiße Farbe stellt eine Mischfarbe dar, die von den Interferenzfarben der dünnen Plättchen ausgeht; andererseits entsteht sie durch diffuse Lichtreflektion unregelmäßig gelagerter Iridosomen. Eine zonare Verteilung der Chromatophoren sowie eben dicht oder spärlich stehende Iridocyten — die Dicke der Flitterzellenschicht wechselt

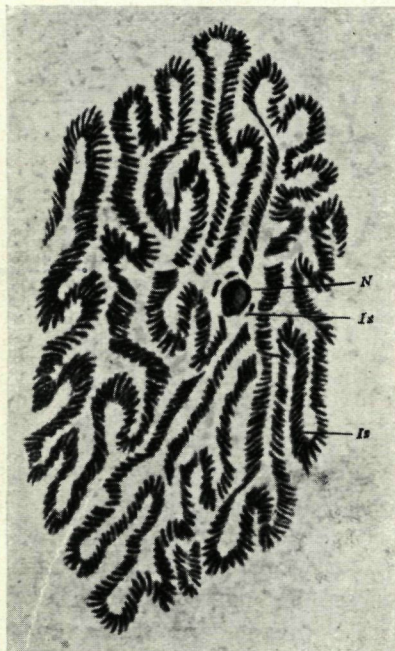
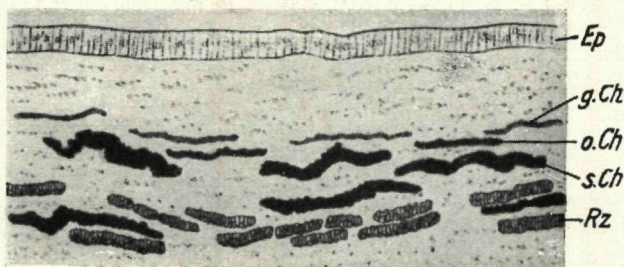


Fig. 13. Iridophore von oben gesehen (aus der Haut von *Sepia off.*) (n. SCHÄFER).
N = Kern, Is = Iridosom

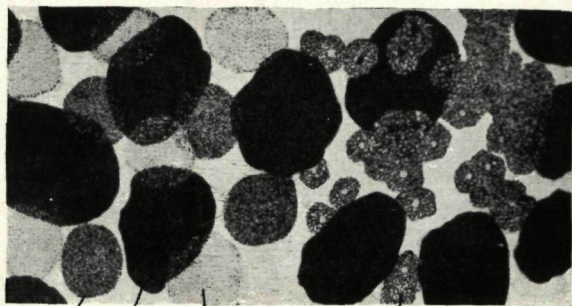
sehr, in den weißen Strukturen 10—15 Zellen, in den daneben gelegenen nur 1—2 Zellen — lassen eine Zeichnung als Flecken oder Streifen, die somit auch dem Farbenspiel unterliegen, hervortreten. Stärkster Farbwechsel erfolgt bei sexueller Erregung, Schreck, Belästigung, Schmerz, durch mechanische, chemische, thermische und Lichtreize und bei eintretendem Tode.

Sepia hat 3 Sorten von Chromatophoren, schwarz-rote, gelbe und orangefarbene. Die gelben liegen am höchsten, die schwarz-roten am tiefsten. Die Iridocyten oder Iridophoren liegen zum größten Teil unter dem Chromatophoren, zu kleinerem Teil schieben sie sich zwischen eine tiefere Lage der schwarzen Chromatophoren ein. Die Reflektorschicht glänzt im auffallenden Licht grünlich, wenn keine bunten Chromatophoren darüber, und weinrot, wenn sie über den schwarz-roten Chromatophoren wie am Kopf liegt. Die goldrot schimmernde Färbung des Kopfes bei balzen-

den ♂♂ entsteht durch völliges Kontrahieren der Chromatophoren, wodurch die Strukturfarbe der Iridophoren hervortritt. In grüner Umgebung ziehen sich die orangefarbenen Chromatophoren sehr zusammen. Der durch die Reflektorschicht bedingte grünliche Untergrund und die gelben und schwarzen Chromatophoren bewirken zusammen einen grünlichen Ton von bestimmter Helligkeit und Grauverhüllung. Auf gelbem und auf rotem Grund dehnen sich die gelben und die orangefarbenen Chromatophoren aus und erfüllen die Zwischenräume zwischen den schwarzen Chromatophoren fast ganz, so daß der grünliche Ton der Reflektorschicht



a



o.Ch s.Ch g.Ch b Rz

Fig. 14. Haut von *Sepia* off. n. ungefärbten Präparaten, a) Schnitt durch die Rückenhaut, b) Aufsicht auf ein Stück Rückenhaut, links die bunten Chromatophoren (Hohe Einstellung!), rechts die Reflektorzellen (tiefe Einstellung!) eingezeichnet, Ep Epidermis, g.Ch gelbe Chromatophoren, o.Ch orangefarbene Chromatophoren, s.Ch schwarze Chromatophoren, Rz Reflektorzellen (n. KÜHN et HEBERDEY).

verdeckt wird. Auf Weiß, Grau und Schwarz sind die bunten Chromatophoren von geringer Ausdehnung, die verschiedene Helligkeit der ziemlich farblos grau erscheinenden Tiere wird durch die wechselnde Ausdehnung der schwarzen Chromatophoren bestimmt; die gelbe Hautfarbe entsteht also durch Ausdehnung gelber und orangefarbener Chromatophoren, grün durch Zusammenziehen der gelben Farbzellen über dem Grund der reflektierenden Schicht, weiß und schwarz bei zusammengezogenen bunten Chromatophoren durch verschiedene Ausbreitung der Melanopho-

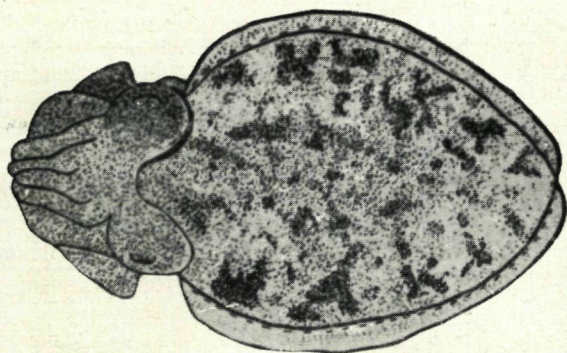


Fig. 15c

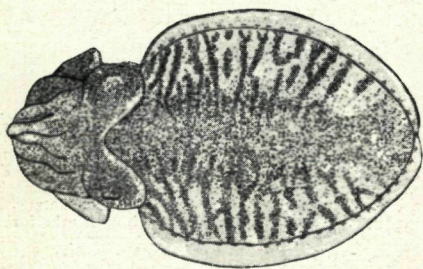


Fig. 15b

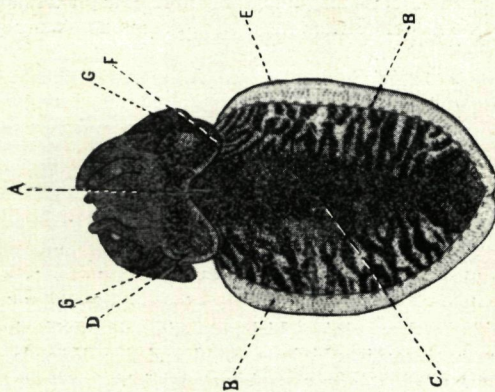


Fig. 15a

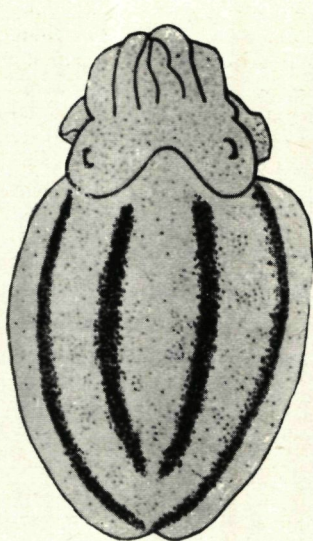


Fig. 15d

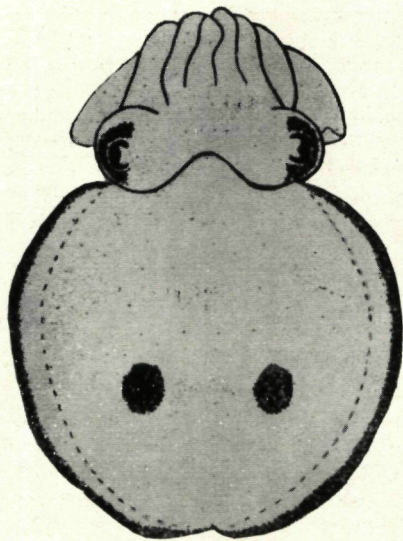


Fig. 15e

Fig 15. Farbwechseltypen von *Sepia officinalis*, a Dorsalansicht, „Zebrawurst“, A vorderer Mantelteil, B weiße, durch oberflächliche Iridocyten gebildete Stellen der Flosse, C mittl. dunklere Mantelregion, D Auge, E Flosse, F Mantelspalt, G ventrale Arme, b) in sehr bleichem Zebrawurst, c) in einer Form des „Lichte-Flecke“-Musters, d) „Schwarze-Streifen“-Muster und Ausbleichen, bei Beunruhigung, e) bei stark abgeflachter Körperform, mit Zwei-Flecke-Muster; Hervortreten der Augen, Pupillenöffnung u. Verfärbung der Augenregion, Dunkelfärbung des äußeren Flossenrandes (n. HOLMES).

ren. Auf Weiß sind die Tiere besonders hell, auf Schwarz besonders dunkel. Rot-, Gelb-, Grün-Untergrund ergibt unverhülltere (buntere) Farben. Gelb und Grün zusammen zugleich Anpassung des Farbtones, Rot gelbliche Töne. Eine Anpassung an reines Rot und an Blau ist den Sepien mit den Mitteln der Chromatophoren-Zusammensetzung nicht möglich. Auf Blaugrund zeigen sie nur Grün.

Nach HOLMES zeigt *Sepia* off. 9 Zeichnungsmuster: Nr. 1, das normale, Umriß und Form auflösende (somatolytische) Zebrawurst beim Freischwimmen, Nr. 2 beim Schwimmen nahe am Sandboden ein sehr bleiches aufgehelltes queres Zebrawurst, Nr. 3 bei Ruhe auf Sandboden (selten Zebrastrreifung), vielmehr ein helles Fleckenmuster, das dem des Sandes sehr ähnlich ist, Nr. 4 auf dunklem Boden ganz dunkle oder mehr abgeschwächte Färbung je nach dem Grad der Dunkelheit, Nr. 5 bei Schwarz- und Weiß-Umgebung ein Dunkelmuster mit weißem Quadrat oder breitem Band quer über den Rücken, Nr. 6 in Weißumgebung je nach dem Grad der Helligkeit unter Ausschaltung der Chromatophorenfärbung ein irisierendes Weiß durch alleinige Lichtreflektion der Iridophoren, Nr. 7 bei Beunruhigung a) Papillenbildung am Rand des Mantels vor dem Flossensaum, indem bei jeweils ausgebildeten Färbungsmuster durch Muskelkontraktionen der Haut Iridophorengruppen emporgehoben werden, die

an der Spitze der Papille ein leuchtendes Weiß hervortreten lassen, b) bei stärkerer optischer, statischer, taktiler Reizung, wie es heftige Bewegung in ihrem Gesichtsfeld oder Berührung mit der Hand zum Beispiel sind, das Schwarz-Fleckmuster, indem 2 schwarze Flecke („Augenflecke“) in bestimmter Lage auf der dorsalen Manteloberfläche jeweils ein wenig an jeder Seite der Medianlinie, normalerweise gleichzeitig entstehen, bei Reizung auf einer Seite auf der gleichen Seite allein, c) bei noch stärkerer Störung durch Ausbildung von schwarzen Längsstreifen an der Basis des Flossensaumes und entlang der Rückenmitte bei totaler Ausbleichung, d) in der Ruhe gestört, durch fast runde Abflachung des Körpers, durch Aufwärtsrichten der sonst seitlich gestellten Augen, weites Öffnen der Pupille, Ausbildung einer schwarzen Linie von voll expandierten Chromatophoren um die Seiten, den unteren Rand der Augen und entlang dem äußeren Rand der Flossen und von 2 schwarzen Rückenflecken, die alle zusammen ein Droh-Aussehen gegenüber dem Störenfried geben sollen. Farbmuster Nr. 8 tritt bei der Jagd auf, wobei die Arme in charakteristische Haltung gebracht werden — die beiden ganz dorsalen fast senkrecht erhoben, die sichelförmigen seitwärts gehalten, die übrigen in der für die Verfolgung der Beute passendsten Lage — und zeigt ein äußerst prächtiges Farbenspiel über der ganzen Haut bei keinem bestimmten und hervortretendem Muster. Nr. 9 ist das Balzkleid (vgl. TINBERGEN). Anpassungsfarbwechsel charakterisieren zur Hauptsache die Muster Nr. 1—6, Erregungsfarbwechsel Nr. 7a—d, 8 und 9. Furcht ruft Erblassen hervor.

Der Übergang von einem Muster zum anderen vollzieht sich in weniger als $\frac{1}{2}$ Sekunden.

Bei *Loligo* können die Chromatophoren braun, rot (hellviolett) und gelb sein. Die dunklen sind dabei wie bei *Sepia* die größten, die gelben die kleinsten. *Rossien* und *Septolen* haben gelbe und braune Chromatophoren.

Ein Anpassungsfarbwechsel besteht bei *Loligo* in dunkler Umgebung durch Dunkelwerden, in heller durch Hellwerden, am Boden durch Querbandzeichnung. Als Erregungsfarbwechsel tritt bei Reizung Dunkelwerden ein. Andererseits blitzt die Färbung beim plötzlichen Davonstieben des Tieres zu einem bleichen Weiß auf und kehrt nach einigen Minuten wieder zum normalen Rotbraun oder Rot zurück. Meist erfolgt auch Tintenwurf.

Ein Farbwechsel mit eigentlichem Ruhezustand der Chromatophoren ist nur von *C.* bekannt. Er steht unter dem Einfluß des Nervensystems. Das beherrschende Zentrum ist das Corpus pedunculatum, dorsal vom Augenstiel gelegen. Von ihm laufen Bahnen 1. über Pedal- und Brachialganglion zum Kopf, in die Armnerven (und zu den Saugnäpfen; Octopoden), 2. durch die hintere Kommissur über Viszeralganglion und Mantelkonnektiv zum Stellarganglion. Entnahme des Stellarganglions unterbricht die Verbindung zum Corpus pedunculatum und gibt Entfärbung und Erblässung auf der gleichseitigen Mantelhälfte. Erblässung, die auch bei absterbenden Tieren eintritt, ist aber sowohl bei *Octopus* wie bei *Sepia* nur von vorübergehender Dauer. Nach 2 Tagen kommt die Färbung der betreffenden Partien wieder.

Der Farbwechsel wird durch die Schwankungen einer dauernden statischen Erregung, eines Tonus der Muskeln in den Radiärfasern hervorgerufen. Am ruhenden, nicht gereizten Tier befinden sich die Chromatophoren in ständiger rhythmischer Bewegung (Aufblitzen und Verlöschen).

Die pulsierenden, sich auf einen wechselnden Verkürzungszustand stützenden Kontraktionen der Chromatophorenmuskeln werden nicht durch die Tätigkeit der gleichen Fasern hervorgerufen, wie die schnellen Zukungen der Tetani, sondern durch besondere „tonische“ Fasern; denn die Muskelzelle enthält zweierlei Arten von Fasern.

Die Expansion der Chromatophoren wird bei unbehandelten Tieren in erster Linie durch Reflexe hervorgerufen und durch die Einwirkung der übergeordneten Zentren geregelt. Bei *Octopus* überwiegt (im Aquarium) das Hemmungs-, bei *Eledone* das Kolorationszentrum. Das Vorkommen von Hautflecken und Zeichnungen wird ebenfalls von dem antagonistischen Mechanismus beherrscht. Bei *Eledone* gibt es noch eine besondere, als „paradoxes Phänomen der schwarzen Flecke“ bezeichnete Färbungsart.

Besonders bei den bodenlebenden Octopoden herrscht Farbwechsel mit Untergrundanpassung, d. h. es gelangt nur das vom Untergrund reflektierte Licht zur Wirkung, das direkt auffallende, obwohl an Intensität viel stärkere, ist unwirksam.

Die Zellkörper der die Chromatophorenmuskeln bei Octopoden innervierenden Fasern liegen in vier Loben der Unterschlundmasse des Gehirns. Die beiden vorderen Chromatophorenloben, welche die Chromatophoren des Kopfes und der Arme innervieren, liegen im Pedalganglion, die beiden hinteren, die Chromatophoren der Viszeralmasse innervierenden Chromatophorenloben liegen im Pallioviszeralganglion. Zwischen beiden vorderen wie hinteren Loben bestehen quere Kommissuren. Trotzdem innerviert jeder Lobus nur die Chromatophoren seiner eigenen Seite. Diese Loben sind aber nur Zwischen- oder Umschaltstationen des Chromatophorensystems und seine unteren motorischen Zentren. Die höheren motorischen Zentren des Chromatophorensystems liegen in der Oberschlundmasse und werden durch optische, taktile und statische Reize erregt. Solche z. B. von den optischen Loben oder von dem mittleren basalen Lobus kommenden Erregungen laufen zum lateralen Basallobus. Einzelne Fasern für taktile Reize können direkt zu den suboesophagealen Chromatophorenloben gehen.

Diese für *Octopus* ermittelte Anordnung ist im großen auch für *Argonauta*, *Sepia* und *Loligo* zutreffend. Infolge verschiedener Innervierungszentren und Leitungsbahnen ist der Farbwechsel der Arme und des Kopfes nicht unmittelbar mit dem des Mantels verknüpft.

Bei Octopoden zeigt sich kein Farbwechsel mehr bei an der Basis abgeschnittenen Armen. Das Spiel der Chromatophoren, von denen (z. B. bei *Octopus* und *Eledone*) rotbraune und gelbe vorkommen, zeigt sich von den Saugnäpfen der Arme abhängig. Entfernt man diese, so wird das Tier blaß und verliert die Fähigkeit des Farbwechsels für einige Zeit. Läßt man nur einen einzigen Arm oder auch nur einige wenige Saugnäpfe am Stumpf eines Armes, so besteht der Farbwechsel fort. Der mechanische Reiz bedingt ebenfalls eine Anpassung an die Färbung des Untergrunds.

Die Färbung wird intensiver, je kräftiger und in je größerer Anzahl die Saugnäpfe gereizt werden; ein an der Felswand oder an Steinen sitzender Krake sieht scheckig aus, da Gruppen expandierter, dunkle Flecke bildender Chromatophoren mit ruhenden Chromatophoren, die Hellfärbung ergeben, abwechseln. Beim Kriechen über Felsgrund, beim Ergreifen der Beute, im Liebesspiel oder Kampf nimmt die Färbung zu. Auf die sich durch erneutes Zufassen der Saugnäpfe immer wiederholenden Erregungen reagieren die Chromatophoren durch Ausbreiten. Beim Nachlassen der Erregung, z. B. wenn die Tiere auf Sand liegen, der den Saugnäpfen kein festes Anhaften bietet, werden die Pulpen daher hell und heben sich obendrein auf dem hellen Sand wenig ab. Wegen des fortfallenden Reizes auf die Saugnäpfe sehen sie daher beim Schwimmen silbergrau aus. Die Saugnäpfe der bodenbewohnenden *Octopoden* sind damit weitere Stimulationsorgane für die Chromatophoren-muskulatur.

Das motorische Zentrum wird durch adrenalinähnlich wirkende Substanz (Tyramin), das Hemmungszentrum durch cholinähnliche (Betain und Arecolin) beeinflusst. Der Nerventonus ist also von innersekretorischen Vorgängen abhängig. Diese Stoffe können durch ihre Wirkung auf die Nervenzentren nicht nur den Zustand der normalen Chromatophoren in jedem Augenblick bestimmen, sondern auch bei den denervierten Chromatophoren das Auftreten der dem Durchschneiden des Nerven folgenden Phänomene auslösen („peripherogener Tonus“).

Zahlreich sind die Versuche über die Einwirkung von Reizen (Temperatur, osmotischer Druck, verschiedene Ionen, Licht verschiedener Qualität und Intensität, Elektrizität, Stimulantia und Gifte) auf die Chromatophoren-muskeln.

Wird *Loligo*-Haut nach Ausschaltung der Nerven durch Atropin bestrahlt, so erweitern sich die Farbzellen, und zwar bei blauem Licht zuerst und besonders die gelben, bei gelbem zuerst die violett-roten (ultraviolette Strahlen lösen außerdem oft eine Erregungsausbreitung auf das ganze Tier und Fluchtreaktion aus). Gifte haben Wirkung auf die Chromatophoren wie auf die Mantelmuskulatur; Adrenalin bewirkt Erschlaffung der Chromatophoren-muskeln wie der Mantelmuskulatur, Pilocarpin, Acetylcholin und Nikotin haben einen anderen Effekt durch Kontraktionen der Chromatophoren-muskeln und Mantelmuskeln, Phenol wirkt nur auf Mantelmuskeln, Strychnin ebenso, nur schwächer; andere wiederum wie Atropin, Curare u. ä. haben keinerlei Einfluß (vgl. die Arbeiten von SERENI, TEN CATE).

Eine Abhängigkeit des Farbwechsels ist somit gegeben

1. vom Licht,

- a) unmittelbar, indem bestrahlte Hautpartien sich durch Chromatophorenexpansion verdunkeln,
- b) mittelbar, indem der Reiz nach dem Gehirn weitergeleitet wird, und zwar zu den suboesophagealen Chromatophorenloben und dann zu den höheren Zentren (Basis der 2. und 3. Zentralganglien, Ganglion pedunculi) der Oberschlundmasse.

2. durch Lichtreiz über das Auge, wobei die Erregung von der Netzhaut über Augenganglion zum Ganglion pedunculi verläuft,

wohl als supra- oder suboesophageal eingeordnet werden können. Die 3 Hauptloben der Unterschlundmasse werden gewöhnlich als Brachial-, Pedal- und Viszeralganglion bezeichnet. Der 4. ist ein rings um die Seiten des suboesophagealen Komplexes gelegener Lobus, als *L. magnocellularis* bezeichnet (weil er beim Kalmar und anderen *Decapoden* die großen Zellen des Riesenfasersystems enthält. — YOUNG 1939). Dieser Lobus ist auch bei *Octopus* vorhanden. Jedoch fehlt das Riesenfasersystem vollständig (weil schnelle Bewegungsweise infolge der benthonischen Lebensweise aufgegeben worden ist). Ihm wird Bedeutung für schnelle und plötzliche Bewegung und Tintenwurf zugeschrieben. Die Riesenfasern, die den weitesten Weg nehmen, sind am dicksten. Dadurch können verschiedene Gebiete des Körpers leichter synchron innerviert werden, da die dicksten (und längsten) Fasern am schnellsten leiten. Die Reflexzeit wird dadurch außerordentlich kurz.

Im Bereich der Oberschlundmasse, im supraoesophagealem Komplex, fallen die 2 sehr umfangreichen, für das Verhalten äußerst wichtigen optischen Loben auf; sie sind besonders bei den schwimmenden Formen ausgeprägt und erreichen z. B. bei *Alloteuthis* mit 190 % der Gehirnmasse das Extrem. Die Gehirnmasse, ohne die lobi optici, besteht zu 8—20% aus den Vertikal- und oberen Frontalloben, wobei die myopsiden Teuthoiden und Sepien mit ihren hohen Werten über relativ stark entwickelte höhere Zentren verfügen (kleinere Werte für diesen Gehirnteil zeigen Junge von *Octopus* und von *Sepia*). Nach Bau und Funktion höhere Zentren, Bildungen der breit- und miteinander verwachsenen, in mehrere Loben zerfallenen Cerebralganglien sind außer dem Lobus olfactorius, Lobus opticus sowie Ganglion pedunculi die Frontal- und Vertikalloben (*L. frontalis inferior*, *L. frontalis superior*, *L. verticalis*, *L. subverticalis*). Der Lobus frontalis inferior ist das Zentrum der Tastapparatur der Arme und vielleicht auch anderen Hautreizen, besonders solchen von den Armen, zugänglich; er ist bei Octopoden stärker als bei schwimmenden Formen (*Decapoden*) entwickelt. Reizung der Frontal- und Vertikalloben mit Lobus olfactorius und auch ihre Exstirpation ergibt keine Muskelbewegung bzw. keine Anomalitäten der Lage und Bewegungsart des operierten Tieres. Durch ihre kleinzellige Rinde sowie die sehr innige Faserverflechtung im Neuropilem erweisen sie sich als übergeordnete rezeptorische Zentren und Sitz der hohen psychischen Leistungen der C. und sind, den Sinneszonen oder Sinnesbestimmungsfeldern des Vertebraten-Großhirns ähnlich, nicht Reizen, sondern bestimmten Reizkombinationen zugänglich. Die aus pleuroviszeralen Ganglien hervorgegangenen Zentralganglien sind als die drei Basalloben der Oberschlundmasse (*L. basalis anterior*, *posterior* und *lateralis*) zur Hauptsache höhere Bewegungszentren und zu etwa 20—40% an der Gehirnmasse beteiligt. Die beiden hinteren Zentralganglien entsprechen dem Lobus occipitalis (n. THORE); in seinem Boden befindet sich das übergeordnete Zentrum, das die verschiedenen Bewegungsakte der Arme, Saugnäpfe und des Mantels zur gemeinsamen Tätigkeit des Fortschwimmens zusammenfaßt. Läsionen der 3 Basalloben verursachen Asymmetrien und Anomalitäten der Lage. Sind die Zentralganglien die Koordinationszentren, so liegen in den Cerebralganglien die Assoziations-

zentren. Die höchsten Zentren enthalten viele kleine Neurone, auch besitzen viele dieser kleinen Zellen Fortsätze, aber kein Axon. Es ist fraglich, ob die nur kurzen Verzweigungen eine Leitungsfunktion haben.

Als Nerven gehen von der Oberschlundmasse ab Opticus, Olfactorius und einige Nerven zur Nackenhaut. Der Sehnerv ist ein kurzer, dicker Strang, der von der äußersten Seitenfläche abgeht und unmittelbar zum riesigen Augenganglion anschwillt, welches schalenförmig die Hinterfläche des Bulbus umgreift. An Masse übertreffen die Augenganglien alle drei übrigen Zentren zusammen; sie zeigen einen durch verschiedene Schichten von Ganglienzellen komplizierten Bau. Der Olfactorius geht an die hinter dem Auge befindliche sog. Geruchsgrube (vgl. Fig. 82, Seite 720).

Die *Unterschlundmasse* macht einschließlich des Lobus buccalis 47—60% des Gehirnteils aus. Das Ganglion brachiale versorgt die sessilen Arme mit dicken, an ihrer Basis zu Ganglien erweiterten Marksträngen, welche, mit Ausnahme der Greifarmer, auch durch eine Ringkommissur, die sowohl sensible wie motorische Fasern von jedem Arm in die beiden Nachbararme ziehen läßt, verbunden sind. Besonders bei kriechenden Formen (*Octopus*) fallen die Ganglienverdickungen der Armnerven als perlschnurartige Bildungen auf; sie stellen keineswegs nur periphere Nerven dar, sondern selbständige Handlungen ermöglichende Zentralorgane, zwar dem Gehirn untergeordnet und nah verbunden. Wiederum bei Octopoden ist das Ganglion brachiale als vorderer Teil des Fußzentrums (Ganglion pedale, Lobus infundibularis) stärker abgegliedert. Von diesem zieht ein starker Nerv (N. infundibuli anterior) an den Trichter. Arme und Trichter erweisen auch in der Innervierung ihre Zuordnung als Fußabschnitte. Die hintere Hälfte des Trichters und der Schließknorpel werden vom N. infundibuli posterior versorgt, der aus dem Viszeralganglion entspringt, ein Beweis wiederum der nahen Verbindung des Fuß- und Eingeweidezentrums. Der vordere Trichternerv gibt einen Ast zu Hautmuskeln hinter dem Auge (N. ophthalmicus inferior) ab. Ihm entspricht vor dem Auge ein Ophthalmicus inferior anterior, welcher von der Wurzel der Tentakelnerven kommt. Von den Pedalganglien gehen außerdem zwei Augenmuskelnerven (Oculomotorius) und der Statocystennerv (Staticus) ab. Das von den Pedalganglien (einschl. Brachialganglien) beherrschte Gebiet reicht also sehr weit (Arme, Tentakel, Bukkaltrichter, Trichter, Statocysten, Augenmuskulatur). Einen großen Teil der Unterschlundmasse macht das zu einem Komplex verschmolzene Viszeralganglion aus. Im Vergleich zu übrigen Mollusken ist es als eine Verschmelzung der Pleuralganglien und der Viszeralkommissur mit dem Viszeralganglion anzusehen. Von ihm entspringen sowohl die Mantelkonnektive wie Nerven für Enddarmabschnitte, Tintenbeutel, Nierenpapillen, Herz, große Kopfvene, Kiemen, Geschlechtsorgane. Ungefähr auf der Höhe der Nierenöffnungen findet sich eine (hintere) Kommissur der beiden Viszeralnerven; von dieser strahlen Nervenäste zum Harnsack und bei den Zehnarmigen auch zu den Nidamentaldrüsen. Der Hauptast des Viszeralnerven zieht zur Kieme, trägt am Kiemenherz das Kiemenganglion und läuft auf der Kiemenarterie bis zur Spitze, rechts und links Äste in die Kiemen-

blättchen entsendend. Wie bereits genannt, innerviert das Viszeralganglion ferner den hinteren Teil des Trichters und den Mantelschließapparat. Ein Inspirations- und Expirationszentrum im Ganglion viscerale bewirkt die Atmung als Bewegungsvorgang. Ein übergeordnetes Atmungszentrum liegt in den unteren Partien der 2. und 3. Zentralganglien, wo sich die Stellen befinden, die eine Gesamtphase der Atmung hervorrufen oder sie verändern können, also Ein- wie Ausatmung regulieren und aus der Atembewegung die Schwimmbewegung entstehen lassen.

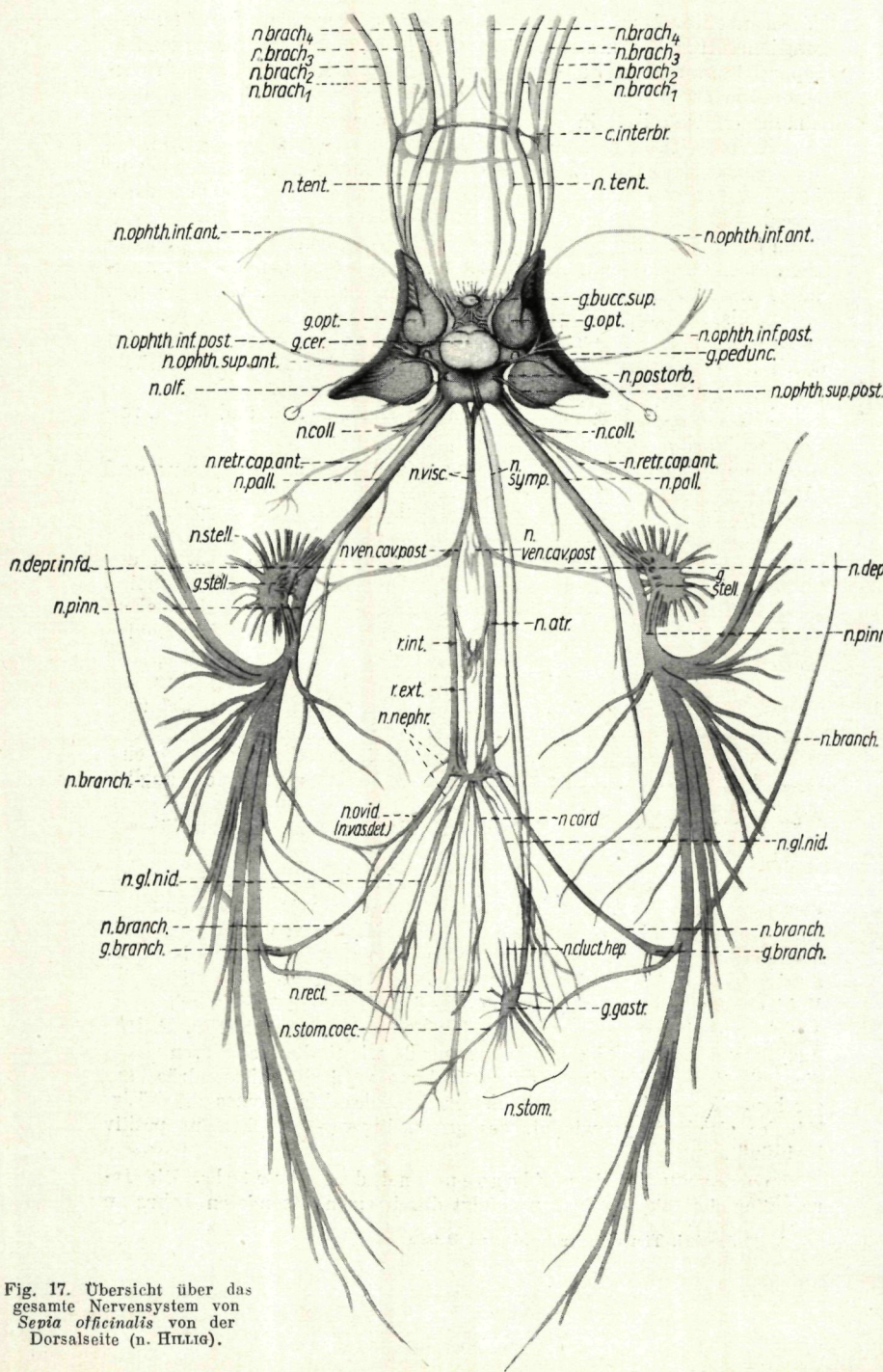
In der Unterschlundmasse liegt ferner das Zentrum für das Pupillenspiel. Nach der Benennung von THORE entsprechen der Unterschlundmasse Lobus brachialis, L. lateralis, L. accessorius, L. visceralis und L. buccalis. Die Loben unterstehen den Zentralganglien Z₁, Z₂, Z₃.

Der Zusammenhang zwischen Ober- und Unterschlundmasse wird durch 2 Seitenkommissuren hergestellt, durch die vordere, schwächere in der Gegend des Bukkalganglions und durch die stärkere, hintere zwischen Viszeral- und Pedalganglion einerseits und 2. und 3. Zentralganglien andererseits.

Bukkalganglien, Innervation des Verdauungssystems. Das Ganglion buccale superius, das wiederum mit dem ventralen unteren Schlundganglion zusammenhängt, ist bei Decapoden noch vom Gehirn getrennt und durch eine kurze Kommissur mit diesem verbunden. Bei Octopoden ist das obere Schlundganglion so dicht an das Gehirn gerückt, daß es als ein vorderer Lappen von diesem erscheint, bei Argonautaceen ist es noch weiter mit ihm verschmolzen. Das obere Bukkalganglion innerviert die Lippen. Durch das untere Bukkalganglion mit den Nerven für die hinteren Speicheldrüsen, Ober- und Unterkiefermuskulatur und andere Teile des Schlundkopfes werden Vorgänge am oberen Verdauungstrakt beherrscht. Von den beiden unteren Schlundganglien entspringen die 2 langen Nervi sympathici, die am Oesophagus entlang, durch den Schlundring hindurch, mit dem Ganglion gastricum in Verbindung treten. Dieses auf dem Spiraldarm gelegene Ganglion innerviert sämtliche Abschnitte des Mitteldarms, wie Magen, Mitteldarmdrüsen, Spiraldarm, ferner Teile des Enddarms; es ist Zentrum für alle Verdauungsvorgänge.

Innervation des vasomotorischen Systems. Im vasomotorischen System erfolgt die Innervation vom Viszeralganglion über den Viszeralnerv, dessen Fasern im Herznerven in erster Linie hemmend wirken. Der Nerv der großen Vene geht direkt aus dem Viszeralganglion hervor und strahlt in vielen Ästen in die obere Hälfte der Hohlvene aus. Die Innervierung der Kreislauforgane ist allein schon wegen der verschiedenen kontraktile Bezirke recht kompliziert (s. FRÉDERICQ, BACQ. v. SKRAMLIK u. a.) Hemmende wie fördernde Nerven regeln die Pulsationen. Als eine reflexogene Zone wird die Kiemendrüse angesehen, die durch den unmittelbaren Reiz des Blutstromes die Tätigkeit des gleichseitigen wie die des gegenseitigen Kiemenherzens positiv beeinflusst.

Innervation der Flossen und des Mantels. Die Innervation der (*Sepia*-)Flossen erfolgt durch einen besonderen Lobus an



der oberen, vorderen Partie des Ganglion pallioviscerale. Bei Ausschaltung aller Hirnteile der Oberschlundmasse und optischer Einflüsse bleiben die Flossen weiterhin aktiv. Vom G. pallioviscerale geht das paarige Mantelkonnektiv (Nervus pallialis) aus, das an der Innenfläche des Mantels, an der Stelle, wo es aus dem Eingeweidesack auf den Muskelmantel, eine Neubildung der Cephalopoden, übertritt, ein großes peripheres Ganglion bildet, das Mantelganglion, Stern- bzw. Stellarganglion, G. stellare, stellarium oder stellatum, nach seiner Form durch die nach allen Seiten in die Mantelmuskulatur ausstrahlenden Nerven genannt. Die Stellarganglien, die bei flossentragenden, gut schwimmenden Formen (Oegopsiden, Myopsiden) durch eine quere Kommissur verbunden sind, innervieren besonders die Mantelmuskulatur bzw. Flossen. In den Stellarnerven verlaufen Riesenzellen, die ganz kurze Reaktionszeit ermöglichen. Diese Riesenzellen sind von syncytialer Struktur; sie stammen nicht von einzelnen Riesenzellen, sondern von zahlreichen Ganglienzellen des Stellarganglions, deren Ausläufer verschmelzen. Bei *Sepia* liegen diese Zellen in der Ganglienzellenschicht des Stellarganglions zerstreut, nehmen aber bei *Loligo forbesi* einen bestimmten Platz am Hinterende des Ganglions ein, wo 300—1500 Zellen ihre Ausläufer zu Riesenzellen vereinigen. Bei Octopoden liegt kein Riesenzellennerv, wohl aber ein homologer Epistellarkörper vor. (Über Riesennervenzellen viele Untersuchungen!)

Koordinierungszentrum für Mantelbewegungen bei Octopoden ist das gleichseitige Ganglion pallioviscerale (Abtragung führt zu Lähmung der Mantelmuskeln). Reflexfunktionen des Stellarganglions werden angegeben.

Innervation des Farbwechsels s. unter Farbwechsel
Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eines Reizes liegt bei:

	Temp.	Nerv. Stelle	mm/sec.	Latenzzeit	Autor
<i>Eledone moschata</i>	20—22	Mantelkonnektiv	400—1000		v. UEXKÜLL
<i>Octopus</i> (im Prinzip gilt das gleiche ¹⁾)	15,8—17,2	„intrazent. Mantelnerv“ (= Mantelkonnektiv)	peripher 900—	0,054—	F. W. FRÖHLICH
			zentral 1176	0,062	
		„peripherer Stellarnerv“	peripher	0,07 —	
			zentral	0,089	
<i>Loligo Sepia</i>		Mantelnerv	800—1000	0,03 —	ARVANITAKI u. Mitarbeiter
„		„	2260—3500	0,032	
„		Flosse	5100	0,39 —	
				0,41	

¹⁾ Die Reizschwellen für elektrische Reizungen liegen etwas höher als beim Frosch-Ischiadicus.

Die Erregung verbreitet sich nicht diffus im Nervensystem, sondern folgt bestimmten, durch die Erregbarkeit (Chronaxie) vorgeschriebenen Reflexbahnen. Die Teile eines Reflexbogens sind isochron miteinander und mit dem ganzen Bogen verbunden.

Bei den Kolossalfasern (Faser- $\varnothing$ 650 μ ; Axon- $\varnothing$ 637 μ) beträgt die Leitgeschwindigkeit 25 m/sec. Die Kontraktionszeit beträgt in der *Loligo-pealei*-Flosse 0.20 sec., im Mantel von *Octopus* 0.50 sec.

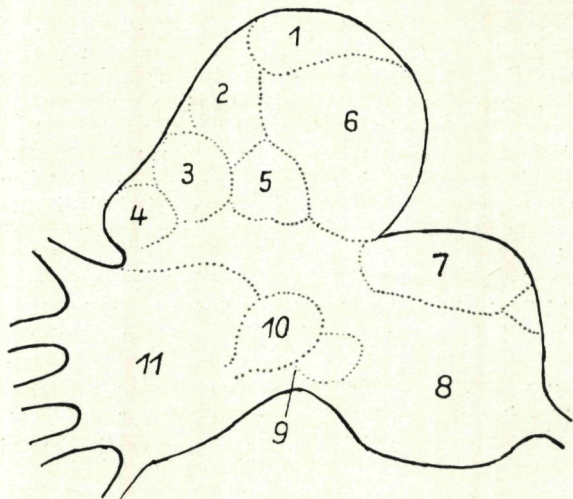


Fig. 18. Längsschnitt durch das Gehirn von *Eledone* (n. THORE, 1938/39 1 Lobus verticalis, 2 L. frontalis superior, 3 L. frontalis inferior, 4 L. buccalis, 5 L. centralis, 6 L. occipitalis, 7 L. accessorius, 8 L. visceralis, 9 L. infundibularis, 10 L. lateralis, 11 L. brachialis; ferner dazu L. subfrontalis.

Zentren und Bahnen für einzelne Reflexe liegen bei *Eledone* z. B.: Für Pupillenverengungen (Schließungs-, kein Erweiterungszentrum) vom Pedunculus opticus über Unterschlundmasse; für Augenbewegungen bei Drehung nach hinten: hinter dem Ligament, bei Drehung nach oben in den Zentralganglien; bei Drehung nach vorn an der Unterseite der dritten Zentralganglien; für Linsenbewegungen: in Nähe der hinteren Kommissuren (Akkommodationszentrum); für Armbewegungen (Saugnäpfe): Im Brachialganglion und über vordere Kommissur und Pedalganglion + hintere Kommissur, 1., 2., 3. Zentralganglion; für Zufassen der Saugnäpfe vorn im Brachialganglion; für Loslassen hinten im Brachialganglion. In den 1. und 3. Zentralganglien übergeordnete Zentren für die Bewegungen der Arme; für Trichterbewegung: Im Pedalganglion und Viszeralganglion; für Schwimmbewegungen: In den Stielen der hinteren Kommissuren; für Atembewegungen: Im Visceralganglion, für Inspiration vorn unten, für Expiration hinten oben. Bei den übergeordneten Nebenerregungsstellen für Schwimm- wie Atembewegungen am Boden der 2. und 3. Zentralganglien; für Kau- und Schluckbewegungen: Buccalganglion und erstes

Zentralganglion (Beißreflex); für Tintenwurf: In der Mitte des Stieles der hinteren Kommissuren (etwas höher als der Eintritt des Pedunculus opticus); für Hautdrüsensekretion: In der oberen Hälfte des 3. Zentralganglions — bei *Eledone moschata* Moschussekrektion bei Reizung der genannten Stelle --; für Farbwechsel: Am Boden der 2. und 3. Zentralganglien, Pedalganglion (nicht konsensuell), Ganglion pedunculi. Elektrische Reizung des Ganglion opticum gibt Braunfärbung oder Ausbleichung der Haut, Höckerreflex, Atem- bzw. Schwimmbewegungen, Linsen-Seitwärtsbewegung usw. (bei Octopoden).

Reflexe der Saugnäpfe auf Berührungs- und chemische Reize bleiben nach Abtrennen des Armes vollständig erhalten, verschwinden dagegen nahezu ganz, wenn der axiale Nervenstrang exstirpiert wird. Dieser ist also ein bedeutendes Reflexzentrum. Mindestens 3 Axone sind an den Reflexen beteiligt, ein motorisches, das dem Saugnapf eng anliegt, ein im Axialstrang liegendes und ein sensibles, das sich oft über mehrere Knoten erstreckt. Die Kommissuren des Brachialnerven enthalten nur motorische Fasern für die lokomotorische Muskulatur, nicht dagegen für die Saugnäpfe.

7. Übrige Sinnesorgane. Wie das Nervensystem und die Augen sind auch die übrigen Sinnesorgane ektodermale Bildungen. Hautsinneszellen sind einzeln und in Gruppen weit verbreitet und neben solchen für photische auch für taktile und chemische Reize empfänglich. Durch das Beziehen oder die Anlage von Verstecken erweist sich *Octopus* als außerordentlich thigmotaktisch. Auch ist der Tastsinn für seinen Nahrungserwerb wichtig. In ungewohnter Situation, etwa einer hängenden Krabbe gegenüber, erfolgen (n. BIERENS DE HAAN) Fangreaktionen nur, wenn die Arminnenseite bzw. die Saugnäpfe berührt werden (nicht die Armaußenseite). Mit den Armspitzen vermögen Octopoden jede berührte Körperstelle zu finden.

Diffus über den ganzen Körper verbreitete Hautsinneszellen, das auf der Kopfunterseite unterhalb der Augen (*Sepia*, *Loligo*) in Form einer Grube, als Papille (*Tremoctopus*) oder als kleiner vorstülplbarer Zapfen ausgebildete Geruchsorgan, das Subradularorgan [ein System von Schleimhautfalten mit hohem flimmernden Epithel (Cylinderepithel) und einem spongiösen Grundgewebe] unter der Zunge sowie vor allem die Arminnenseite und die Saugnäpfe, wahrscheinlich auch die Lippen bei zahlreichen Formen, besitzen ein sehr feines chemisches Empfindungsvermögen, das neben Futterstoffreizen sowohl auf Schmeckstoffe (Säuren, Chinin, Trauben-, Rohrzucker) wie auch auf Riechstoffe (Skatol, Moschus, Fleisch-, Fisch-, Krebsaft) anspricht und für einige Substanzen der menschlichen Geschmacksempfindung vergleichbar ist, an sie heranreicht oder sogar noch übertrifft. Dem chemischen Sinn kommt eine sehr wichtige Bedeutung zu, was z. B. daraus hervorgeht, daß ausgelagte Fleischstücke zwar betastet, aber nicht zum Munde geführt werden, dagegen mit Fisch- oder Fleischsaft vollgesogene poröse Steine. Da Octopodiden in Köderkörben gefangen werden, ist ihr Witterungsvermögen als beachtlich gut anzusehen. *Octopus bimaculatus* reagiert mit hoher Erregung bzw. Schreck, wenn Wasser, das am Körper seines Hauptfeindes, des Meer-aals, *Gymnothorax mordax*, mittels Pipette entnommen worden ist, an

seinen Körper herangebracht wird (MAC GINNITIE, G. A. et MAC GINNITIE N.). Der Geruchssinn soll den Pulp über die Mauer eines Aquariums hinweg in das Hummer-besetzte, von ihm nicht einsehbare Becken leiten. Wie auch berichtet wird, werden auf dem Lande Octopoden, auch ohne Wahrnehmung durch die Augen, durch den Geruchssinn wieder in ihr Medium geführt. Ein geblendeter *Octopus* wird durch einen toten Fisch schnell zu Suchbewegungen veranlaßt und vermag ihn in einer Entfernung über $\frac{1}{2}$ m zu finden. BIERENS DE HAAN gibt allerdings Reaktion eines sehenden Octopus nur auf 1 cm Abstand von den Saugnäpfen auf durchschnittene Krebse und auf 10–15 cm Entfernung auf Fische an. Ein vom Körper abgetrennter Arm zeigt gegen Reizstoffe die gleichen Reaktionen wie das ganze Tier. Durch Einträufeln von Fleisch- oder Fischsaft kann er durch das ganze Becken gelockt werden, ebenso wie das geblendete Tier.

Satt, verweigert *Octopus* neue Nahrung und sucht auch mit den Armen nicht mehr nach ihr. Schneidet man solchem Tier einen Arm ab, so sucht der abgetrennte Arm sofort wieder nach Futter. Die Eigentätigkeit der Arme wird demnach durch Gehirnzentren des satten Tieres gehemmt.

Den Dibranchiaten fehlen Osphradien.

Bei den Statocysten, im Schädel unter dem Oesophagus beiderseits gelegen, tragen die in einem Gitter von Stützzellen stehenden Sinneszellen eine Anzahl starrer Härchen (den Haarzellen im Labyrinth der Wirbeltiere vergleichbar) mit einem an der Macula princeps befestigten Statolithen aus organischer Grundsubstanz und eingelagerten CaCO_3 -Kristallen. Von gleicher Zusammensetzung sind die feinen, spindel- bis nadelförmigen Statoconien, durch Gallerte zu einem Häufchen verklebt, auf den accessorischen Maculae (bei Octopoden fehlend und damit auch die Statoconien). Hinzu kommen an der Cystenwand schmale Sinnesepithelbänder, cristae staticae, auf denen keine statolithenartigen Gebilde sich befinden; sie scheinen bei Drehbewegungen des Tieres auf Strömung der Cystenflüssigkeit in einer oder anderen Richtung anzusprechen. Ein von den Statocysten ausgehender feiner Kanal (Ductus Koellikeri) ist der Rest der embryonalen Verbindung mit dem Ektoderm. Über den Bau siehe HAMLYN-HARRIS, 1903, über Nervenendigungen siehe KLEIN, 1931, über Verschiedenheiten der Statocysten siehe ISHIKAWA, 1929.

Die kompensatorischen Augenbewegungen, welche bewirken, daß die Pupille bei allen Drehungen und Körperhaltungen horizontal steht, fehlen nach Statocysten-Exstirpation; diese führt zur Muskeler schlaffung. *Eledone* wird durch eine solche Exstirpation so geschwächt, daß sie sich an senkrechten Wänden nicht mehr anzusaugen vermag und abrutscht. Beim Schwimmen zeigt sie Störungen derart, daß sie um die Längsachse rollt, längere Zeit in der Rückenlage schwimmt, was normale Tiere nie tun, und sich überpurzelt, schließlich auch Kreisbewegungen um die Rücken-Bauchachse ausführt. Besonders auffällig werden diese Störungen, wenn man das Tier zugleich blendet; aber geblendete Tiere, im Vollbesitz der Statocysten, schwimmen völlig normal.

8. Knorpel, Bindegewebe, Muskulatur. Außer der Schale dienen der Verfestigung des Körpers als Trichter- und Mantel,

Nacken- und Kragenhafte sowie an der Flossen- und Armbasis entwickelte Knorpel, die um so mehr entwickelt sind, als die innere Schale rückgebildet ist. Gelegentlich treten auch Augendeckknorpel auf. Der Mantelschließapparat besteht aus den beiden napfförmigen Knorpeln an der Basis der beiden Schenkel des Trichters. Diese Knorpel stellen rundliche, ohrförmige (*Sepia*) oder längliche (*Sepiolo*, *Loligo*), biskuit- oder T-förmige (Oegopsiden) tiefe Ösen dar, die auf verschiedenen langem Fortsatz in der Muskulatur stecken. Fleischige Höcker der inneren Mantelfläche passen als Knöpfe genau in diese Vertiefungen hinein (Druckknopfprinzip). Bei *Architeuthis clarkei* ist der Schließapparat sehr schwach ausgebildet (vgl. Fig. 19b). Auch bei manchen Octopoden kommt

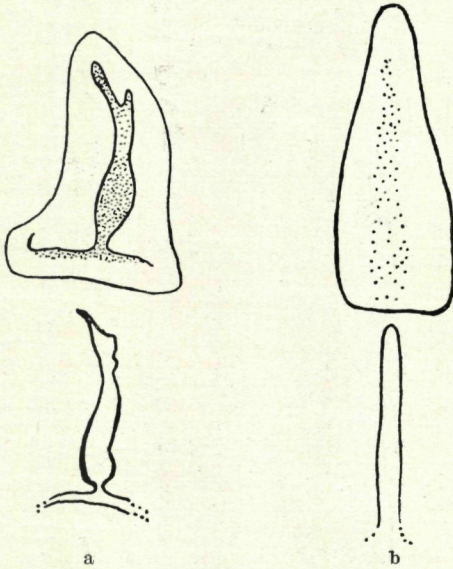


Fig. 19. Schließapparat von *Sthenoteuthis* (a) u. *Architeuthis clarkei* (b) (n. Robson)

ein ähnlicher, aber nicht knorpeliger, sondern nur fleischiger Schließapparat vor. Der Nackenknorpel fehlt einigen Sepioliden, wo der Kopf mit dem Mantel wie bei den Octopoden durch breite Muskelstränge verbunden ist; sonst kommt er allen Decapoden zu und erreicht bei den *Loliginacea* seine höchste Ausbildung. Aber nicht nur der Verfestigung des Körpers dienen die Knorpel; als Endoskelett haben sie weiter die Aufgabe, wichtigen Organen Schutz zu verleihen. Der wichtigste Knorpel daher ist der bei allen Arten vorhandene Kopfknapel, der als eine Art Schädelkapsel Gehirn und statische Organe umschließt. Als Ansatzfläche stehen die Knorpel in enger Beziehung zur Muskulatur, die wie sie aus embryonalem Bindegewebe hervorgeht. In den marginalen Teilen besteht der Knorpel aus gut abgegrenzten Knorpelzellen mit deutlich ausgebildeten Kapseln, in den zentralen dagegen in immer deutlicherer Tendenz zum Übergang zu Sternformen aus Zellen mit Ausläu-

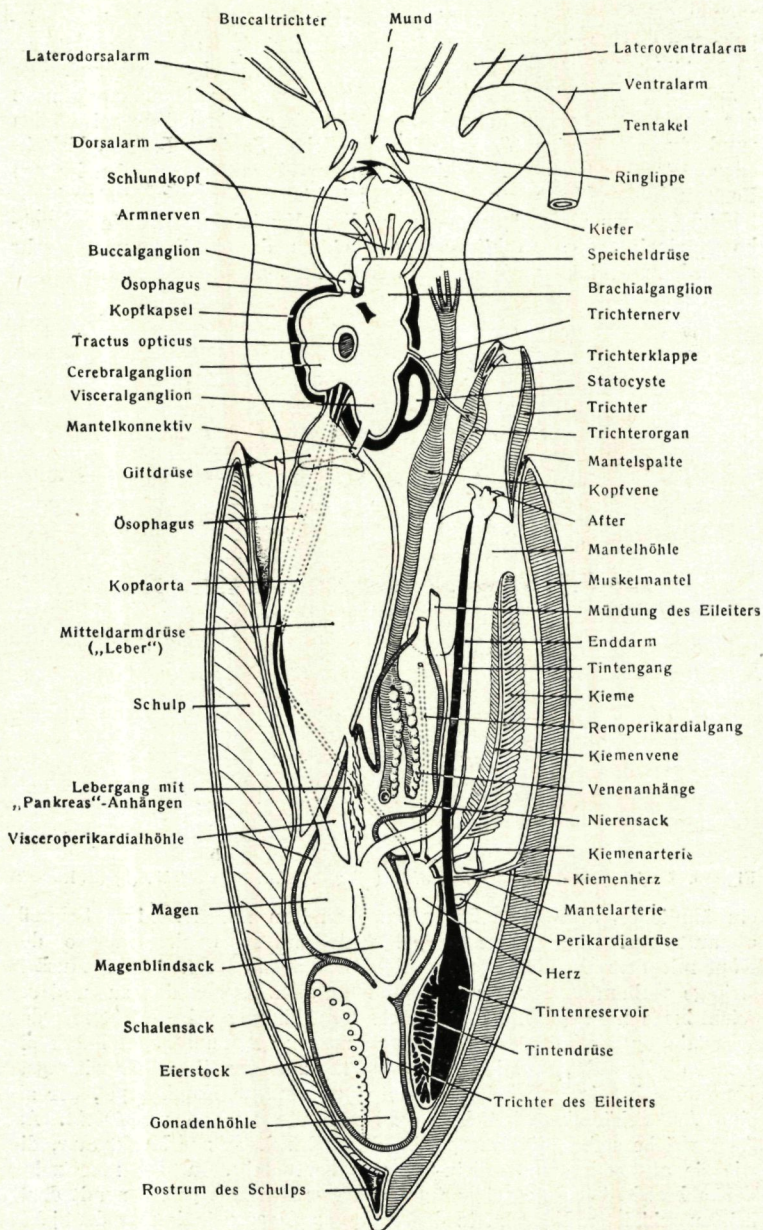


Fig. 20. Schema der Organisation eines Decapoden (*Sepia*) in idealem Sagittalschnitt. Die Nidamentaldrüsen sind weggelassen. (n. Entwurf von GRIMPE, aus KÜENTHAL-MATTHES).

fern und Verästelungen. In vielen Fällen läßt sich an diesen Zellen auch eine Andeutung einer Kapsel erkennen, die von Zellausläufern durchbohrt sein kann. Der verästeltzellige Knorpel ist für *C.* typisch (Gegensatz zu Vertebraten), Chondroidgewebe findet sich z. B. in Radulapolster und Sklera (siehe im übrigen KRUSZYNSKI und MELLO et SILVA).

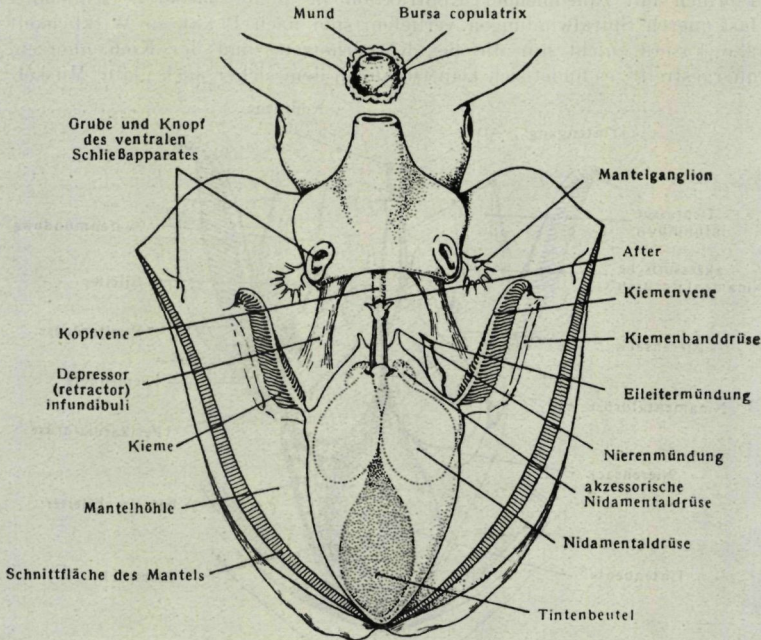


Fig. 21. Weibl. *Sepia* off., nach Eröffnung der Mantelhöhle (aus KÜKENTHAL-MATTHES).

Das Bindegewebe (im Mantel von *Sepia*) umfaßt (1.) runde oder längliche, eosinophile Granulationen enthaltende Gebilde, die sich von wandernden Leucocyten der Gefäße ableiten, und (2.) solche ohne Granulationen, die spindelförmigen Fibroblaste, die sich von granulahaltigen Leucocyten durch Streckung und Aussonderung der Körnchen herleiten. Eine gewisse Anzahl Granulakörper scheint nach fortschreitender Clasmatoxis und Auflösung des Kerns im Bindegewebe aufzugehen. Die aus dem Blut stammenden und durch Einwanderung ins Bindegewebe gelangten Leucocyten sind auch für die Umschichtung von Fremdkörpern und die Bildung von Infiltraten um Verletzungsstellen wichtig. Fibroblaste zeigen dabei keine Veränderungen (JULLIEN). (Auch die nach GOLDNER aus Fibrocyten sich bildenden Wanderzellen, Histiocyten, bei *Sepiolo* sind nach JULLIEN nicht zu finden.) Leichte Unterschiede zeigt das Bindegewebe unter der Mantelhöhle und die Flossen bekleidenden Haut, unter dem Rückenepithel und das intramuskuläre Bindegewebe.

Je mehr C., z. B. Octopoden, einer stützenden Schale oder der Verknorpelung ermangeln, um so stärker ist auch die Muskulatur ausgebildet.

Entgegen der früheren Auffassung, wonach die Muskelfasern in den meisten Organen spiralig gestreift, d. h. glatte Muskelfasern seien, deren Fibrillen mit zunehmender Kontraktion in immer flacheren, schließlich fast queren Spiralwindungen verliefen, sind nach PLENK in Wirklichkeit alle Fasern, nicht nur die des Körperherzens und der Kiemenherzen, quergestreift; es findet sich kein Organ, in dem sicher auch glatte Muskel-

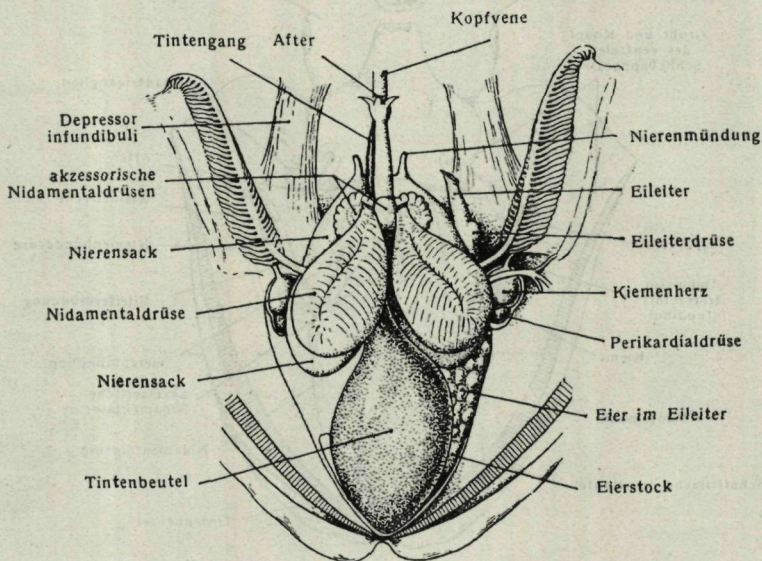


Fig. 22. Eingeweldesack einer weibl. *Sepia*, nach Entfernung der Bauchdecke (aus KÜENTHAL-MATTHES).

fasern vorkommen. Die Muskulatur ist außerordentlich widerstandsfähig, auch gegen Austrocknung, Süßwasser, Gifte. Zugleich ermüdet sie später als z. B. der Froschmuskel; Zuckungen, Dauer- und Latenzzeit sind größer als beim Muskel der Wirbeltiere. Die Muskelkraft selbst ist beachtlich. Bei *Eledone moschata* vermag ein Stück Mantelmuskulatur von $2 \times \frac{1}{4}$ cm Größe (bei etwa $\frac{1}{2}$ cm Dicke) 30 g zu heben (nach VON UEXKÜLL). Daß *Octopus* mit Hilfe seiner Arme recht ansehnliche Steine zu transportieren vermag, ist bekannt. Auch sonstige Bewegungen der C. sind sehr rasche (Riesen-Nervenfaserverplexus bei Decapoden).

Bemerkenswert ist ein großer, auf beiden Seiten in der Mantelhöhle freiliegender Muskel, Depressor (Retractor) infundibuli (z. B. bei *Sepia*). Interessant ist, daß Bewegungs- und Sperrfunktion im gleichen Muskelement vereinigt sind. Bei den Chromatophorenmuskeln hat die Bewegungsfunktion im äußeren Mantel der Muskelzelle, die Sperrfunktion im Innern ihren Sitz, auch wenn sich jener Mantel abgelöst hat, hält die

Dauerverkürzung an. Die unverletzte, tonisch kontrahierte Muskelzelle kann durch Reiz zur Zuckung veranlaßt werden; sie kehrt aber bei der Erschlaffung wieder zur vorherigen, durch den Tonus bestimmten Länge zurück. So überlagert die Bewegungsfunktion den Tonus und verläuft neben ihm und unabhängig von ihm.

9. Stoffwechselorgane und Stoffwechsel. Der Darmkanal gliedert sich in den ektodermalen Vorder- und Mittel- sowie in den entodermalen Enddarm. Entodermal sind auch die Mitteldarmdrüsen, die (größere) Leber und das (kleinere) Pankreas.

Am Munde schließt sich der kompakte, muskulöse Schlundkopf mit den papageischnabelähnlichen Chitinkiefern, der Radulazunge, dem Subradularorgan und der Ausmündung der mehr oder minder umfangreichen Speicheldrüsen an, von denen die hinteren als Giftdrüsen fungieren, durch deren Sekret die Beutetiere gelähmt und getötet werden (vgl. Fig. 80, Seite 719). Als Toxin und kristallisierbares Alkaloid enthält es p-Oxyphenyläthylamin bzw. 5-Oxytryptamin (Enteramin), das auch als nervöse Aktionssubstanz in Gehirn und Ganglien von Cephalopoden nachgewiesen wurde. Weiterhin finden sich von Monophenolen Tyrosin und Tyramin, in der Hauptmasse Di- und (Poly-)Phenole, Acetylcholin, Adenosin und Histamin (die Befunde übrigens von Art zu Art sehr verschieden); der toxische Speichel der hinteren Speicheldrüsen wirkt daher auch proteolytisch. Ferner enthält der Speichel eine Dextrinase, die Stärke auflöst. Decapodenspeichel ist ebenfalls giftig. In den Speicheldrüsen werden die durch Umwandlung einer ganzen Zelle entstandenen Riesengranula als Ganzes (holokrine Sekretion) abgegeben. Die Neubildung der Sekretgranula erfolgt durch Umwandlung basaler Zellen. Nach Abtrennung vom Zellverband lösen sie sich unter Quellungserscheinungen auf. Unter anderem bedingen sie einen auffallend hohen Sekretionsdruck. Die vorderen Speicheldrüsen sind groß bei Octopoden, bei Oegopsiden, schwach entwickelt bei Myopsiden (unpaar im Schlundkopf gelegen); bei Bathypolypodiden sind die hinteren Speicheldrüsen reduziert und fehlen ganz bei Cirraten.

Die Reibzunge, *Radula*, fehlt bei *Spirula* und ist rückgebildet oder fehlt den planktono- oder mikrophagen Cirraten. Sonst ist sie im allgemeinen bei räuberischem Nahrungserwerb recht kräftig und in jeder Querreihe in 7- oder 9plattiger (bei den Gonatiden nur mit 5plattiger) Anordnung mit langen, hohen und meist gezackten Zähnen bewaffnet, die zum Hineinziehen der Nahrung in die Mundhöhle und zum Schlucken sehr geeignet sind. Die Zahl der Platten, der Reihen und der Gesamtzahl der Radulazähne beträgt:

<i>Gonatus fabricii</i>	5 × 30 bis 35	150—175
<i>Allorossia glaucopis</i>	7 × 40	280
<i>Sepia officinalis</i>	7 × 50 bis 55	350—385
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	7 × 50 bis 60	350—420
<i>Bathypolypus arcticus</i>	7 × 64	448
<i>Octopus deflippii</i>	7 × 100 bis 120	700—840

Im allgemeinen sind 7 Längsreihenplatten vorhanden, von denen die äußersten seitlichen immer zu langen Haken umgebildet sind. Sehr häufig treten aber an den Seiten noch flache, nicht zahntragende Platten hinzu,

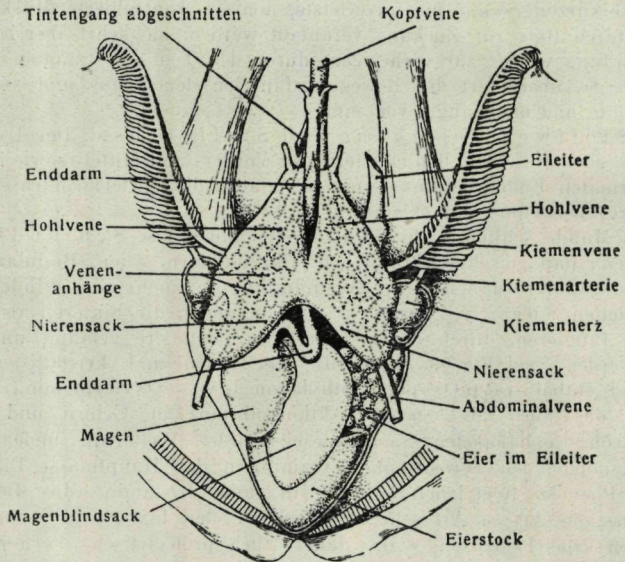


Fig. 23 a

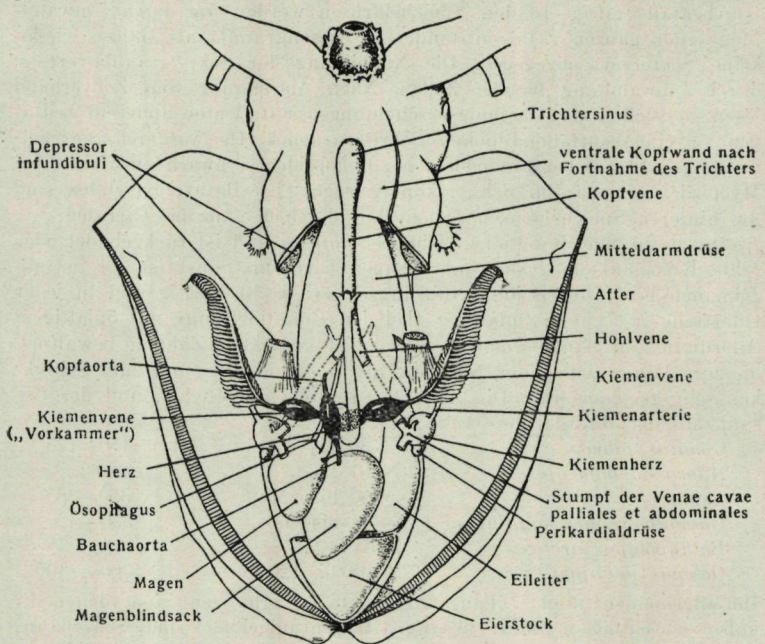


Fig. 23 b

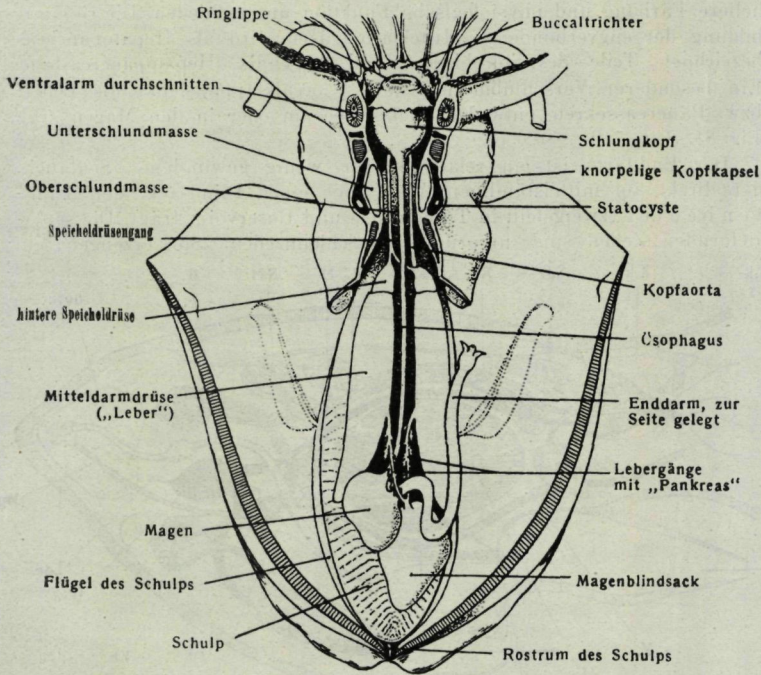


Fig. 23 c

Fig. 23. a) Eingeweidesack einer weibl. *Septa*, nach Entfernung der Nidamentaldrüsen u. des Tintenbeutels. Abb. 23. b) Anatomie, nach Entfernung der Nieren, Venenanhänge und des Trichters. Abb. 23. c) Anatomie; ventrale Kopfwand median gespalten (aus KÜKENTHAL-MATTHES).

so daß auch 9 Platten in jedem Gliede nicht selten sind (*Eledone*, *Octopus*, *Loligo*) (vgl. Fig. 25, Seite 525).

Das unter der Radula als fleischige, lappige oder zapfenförmige, papillenträgende Masse hervorragende Subradularorgan wird als Geschmacksorgan angesprochen.

Bei den *Octopoden* ist die Speiseröhre (Ösophagus) sackartig zu einem Kropf erweitert, der bei *Bathypolypodiden* fehlt.

Der Mitteldarmbereich erstreckt sich (1.) auf den kutikularisierten, muskelreichen Magensack (Kaumagen), der dem Gastralschild der Muscheln entspricht, (2.) ein kurzes, rohrförmiges Vestibulum, (3.) einen langen Blindsack (Coecum), an dessen Basis (4.) die großen paarigen Mitteldarmdrüsen („Lebern“) jederseits durch einen „Gallen“gang einmünden. Diese sind mächtige, meist traubige und bräunliche Verdauungsdrüsen und dienen als Speicherorgane für Fett. Bei *Onychoteuthis* und *Octopoden* ist die Leber nur einteilig, aber mit 2 „Gallen“gängen versehen (vgl. Fig. 24, Seite 524). Am Austritt der „Gallen“gänge aus der Leber und in diese eingebettet liegt das kleine gelbliche Pankreas. Es kann die Gallengänge besonders bei *Decapoden* ganz überziehen, und ist durch

hellere Färbung und physiologische Funktion unterschieden. Die Gesamtbildung der engverbundenen Mitteldarmdrüsen wird als Hepatopancreas bezeichnet. Teile des Spiraldarms sind Appendix, Hepatopancreasfalte. Ein besonderer Verschußmechanismus (Coecalklappe) lenkt die Leber- bzw. Pankreassekrete entweder in das Coecum oder in den Magen (vgl. Fig. 81, Seite 719).

Der Enddarm ist ein relativ kurzer, wenig gewundener Schlauch, der direkt am mittelständigen After noch einen Blindsack, den Tintenbeutel (zweigeteilt in Tintendrüse und Reservoir) trägt. Die sepialiefernden Zellen sind ursprüngliche Schleimzellen. Sie erzeugen ein

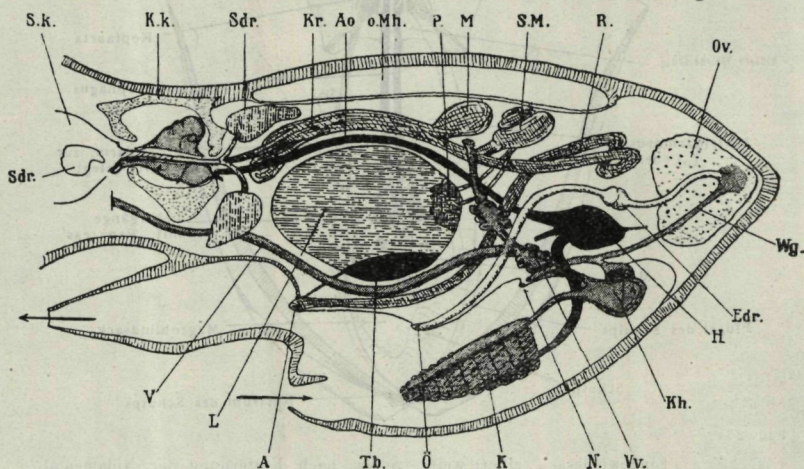


Fig. 24. Längsschnitt durch *Octopus* (n. JAMMES verändert, aus MEYER); A After, Ao Kopfarterie, Edr. Eileiterdrüse, G Gehirn, H Herz, K Kieme, Kh Kiemenherz, Kk Kopfknochen, Kr Kropf, L Leber, M Magen, N Nierenpapille, Ö Eileiteröffnung, o.Mh. obere Mantelhöhle, Ov Eierstock, P Pankreas, R Enddarm, Sdr Speicheldrüsen, Sk Schlundkopf, SM Spiraldarm, Tb Tintenbeutel, V Kopfvene, Vv Venenanhänge, Wg Wassergefäße. Die Pfeile geben Ein- und Ausstromrichtung des Atemwassers an.

Melaninpigment („Tinte“), die außer 75% Wasser sowie etwas Mucin in festen Bestandteilen aus etwa 78% Melanin, 14% CaCO_3 , 7% MgCO_3 , über 2% Na_2SO_4 und NaCl sowie aus komplizierten organischen Verbindungen besteht (bei *Sepia officinalis*). Die Tinte, bei Decapoden tiefschwarz, bei Octopoden mehr schwarz-violett, entsteht aus Granulationen. Die durch ein Ferment, das Tyrosin, bei O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe über eine rote Zwischenstufe in Melanin verwandelten, in reicher Fülle gebildeten, winzigen Körnchen werden aus bewimperten (!) Zellen in den Tintenbeutel entleert. In außerordentlich feiner Verteilung wird das Sekret vom gereizten Tier ausgestoßen. Ein Tintenbeutel ermangelt vielen Tiefsee-Octopoden. Bei *Octopus* liegt der Tintenbeutel in der rundlichen Leber eingebettet, bei *Sepioida*, dreilappig oder birnenförmig, vorn unter der Leber, dicht am After bei *Loligo*, *Rossia* u. a., ganz unten im Eingeweidesack bei *Sepia*, wo er überdies auch von allen C. relativ am größten ist.

Die Afterpapille ist vierzipfelig, mehr zweilappig bei *Sepia*, rund bei *Octopoden*.

Der ganze Darmkanal ist bei der ausschließlichen Fleischnahrung kurz und die Verdauung außerordentlich lebhaft. Die durch die Tätigkeit der Giftdrüsen getötete Nahrung wird durch die Kiefer zerstückelt und nach Einschleimung durch die Sekrete der Bukkaldrüsen (vordere Speicheldrüsen) mit Hilfe der Radula verschluckt.

Im Magen findet (bei Decapoden) eine erste Phase der Verdauung statt. Die Nahrung kommt mit heller, im Coecum gesammelter Pancreasabsonderung zusammen. Durch diese wie durch die mechanische Tätigkeit wird sie zu breiiger und teilweise flüssiger Form zerkleinert. Ungefähr $\frac{1}{2}$ Stunde nach dem Fang, derweil sich schon Unverdauliches

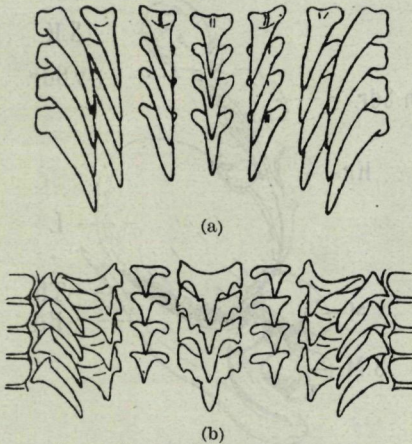


Fig. 25. Radula von *Sepia officinalis* (a) u. *Octopus vulgaris* (b) (aus NAEF).

(Gräten, Schuppen und andere Hartteile) allmählich im Magen zu einer kompakten Masse konzentriert, tritt der erste Schub von teilweise verdauter Nahrung in den Blindsack über. Bei diesem Vorgang, der durch starke Kontraktionen des Blindsacks begleitet wird, erschlaffen die Muskeln der Coecalklappe, der Hepatopancreasfalte und des Lebersphinkter, so daß die wie ein einfaches Ventil wirkende und durch die Weite des vorderen Coecumabschnitts offengehaltene Coecalklappe es der Nahrung ermöglicht, in den Spiraldarm (Coecum) zu treten, wo sie mit Leberssekreten zusammenkommt. Besonders bei Octopoden tritt die spiralige Einrollung des Coecums hervor.

Entsprechend der Bildung bei Muscheln, wo das linke Septum des Magenstiels in den Magen eintritt und bis zur Mündung der Mitteldarmdrüsen reicht, zieht auch bei C. das linke Septum des Darmes auf die basale Coecumwand bis zu den Gallengängen. Unter diesem Septum des Darms liegt eine bewimperte Ausfuhrinne. Dieser werden durch die divergierend auf sie zulaufenden, recht hohen Wimperrippen mit dazwischen liegenden Wimperinnen (Cilienorgan) in Schleim gehüllte Partikel aus dem Nahrungsbrei im Coecum zugeführt. Auf diese Weise

werden die Nahrungsteilchen schnell wieder aus dem Coecum herausgebracht, ohne den langen Blindsack zu verstopfen. In Intervallen treffen weitere Portionen von teilweise im Magen verdauter Nahrung im Blinddarm ein und mit braunen Lebersekreten zusammen. Während im vorderen Teil des Coecum das Cilienorgan ständig die festeren Teilchen in die Ausführinne strudelt, wo sie eingeschleimt werden, wird im hinteren Teil des Coecum die Verdauung zum Abschluß geführt, die Resorption durchgeführt (und zwischen den Mahlzeiten das Pancreassekret gespeichert). Während dieser Vorgänge im Spiraldarm gelangt durch Öffnung der Coecalklappe etwas Nahrungsbrei mit eingeschleimten Teilchen aus dem Coecum in den Enddarm, wo ebenfalls Resorption erfolgt und auch nach Anschluß der Resorption im Spiraldarm hier fortgeführt

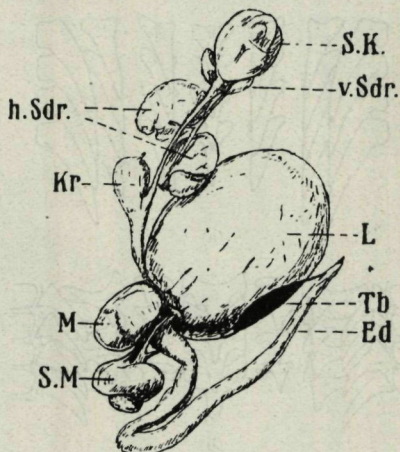


Fig. 26. Darmtraktus von *Octopus* (n. KEFERSTEIN aus MEYER); Ed Enddarm, Kr Kropf, M Magen, SM Spiraldarm, L Leber, v Sdr, h Sdr vordere, bzw. hintere Speicheldrüsen, Sk Schlundkopf, Tb Tintenbeutel.

wird. Die Magenverdauung dauert durchschnittlich $1\frac{1}{2}$ bis 2 Std.; die Verdauung im Blinddarm und die Resorption sind nach ungefähr 4 Std. abgeschlossen. Nach Beendigung der Resorption, zuweilen nur, wenn ein zweites Mahl eingebracht, verdaut und resorbiert worden ist, wird der unverdauliche Rest, in schützendem, vom Darmbesatz ausgeschiedenen Schleim wohl eingehüllt, aus dem Magen befördert. Durch den Verschuß der Blinddarmklappe werden die Faeces am Eintritt in den Spiraldarm gehindert.

Nach beendeter Verdauung wird der Lebersphinkter geschlossen, so daß die braunen Lebersekrete in der Leber bleiben, die Hepatopancreasfalte geöffnet, so daß die hellen Sekrete der Pancreas sich auch zwischen den Mahlzeiten im Coecum ansammeln; einfache Ventilwirkung hält sie hier zurück.

Erwähnt sei, daß die Darmresorption wahrscheinlich besonders bei der Geschlechtsreife wichtig ist. Zu dieser Zeit können die Gonaden fast den ganzen, im allgemeinen vom Blinddarm eingenommenen Raum des

Eingeweidesacks erfüllen. Sogar bei völliger Ausweitung könnte der Appendix nicht völlig für den Verlust sowohl an resorbierender Oberfläche wie an Rauminhalt entschädigen. Zu solchen Zeiten ist der Darm nicht allein zur Resorption, sondern auch zur Aufnahme noch nicht resorbierter Nahrung wichtig. (Zugrunde gelegt sind in Vorstehendem die Verhältnisse bei Loliginiden nach A. BIDDER, 1950.) Resorbiert wird also nur im Spiraldarm und Enddarm, nicht in den Mitteldarmdrüsen, die daher mit Recht (im Gegensatz zu anderen Wirbellosen) Leber und Pancreas heißen.

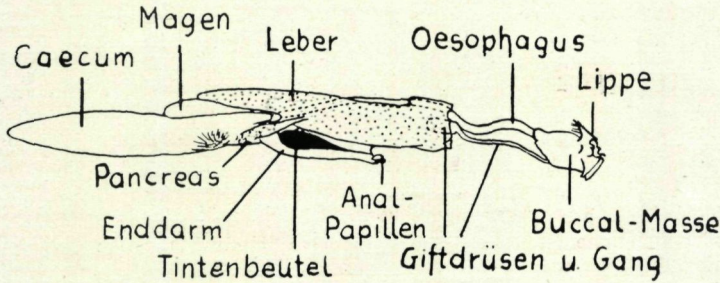


Fig. 27. Verdauungssystem von *Loligo vulgaris*, von rechter Seite gesehen (n. BIDDER).

Geschwindigkeit und Vollständigkeit der digestiven Vorgänge sowie der komplizierte, sie bewirkende Apparat sind hervorstechendste Kriterien. Trennung des Mitteldarms in (1.) Kaumagen und (2.) Spiraldarm ermöglichen eine Sonderung der Verdauungsvorgänge in zwei Phasen, einer aufschließenden im ersten, einer beschließenden im zweiten. Sie geht unabhängig und gleichzeitig unter Wirkung passender Enzyme vor sich. Die Zerteilung des Mitteldarms und die komplexe Struktur der Hepatopancreasfalte sind eng mit dem Ablauf des Verdauungsvorganges in zwei Phasen verknüpft. Die Geschwindigkeit der aufschließenden Magenverdauung ist wahrscheinlich teilweise der Art der Pancreassekretion, mehr noch der starken Schüttelwirkung des Magens selbst zuzuschreiben. Der Ausschluß des Spiraldarms von großen Mengen unverdauter Nahrung und unverdaulichen Nahrungsresten erleichtert ungemein die weiteren Vorgänge von Verdauung wie Resorption löslich gewordener Nahrungsbestandteile. Die Funktion des großen Blindsacks als wichtigem Resorptionsorgan wird durch das Vorhandensein eines Cilienorgans ermöglicht; dieses verhindert einmal Anhäufung fester Partikel, die sonst belasten und das Lumen verstopfen würden, da nur Flüssiges resorbiert wird, zum anderen hält es das resorbierende Epithel ganz von festen Bestandteilen für den größeren Abschnitt der Resorptionsphase frei. Das Cilienorgan hat eine Parallele und gewißlich auch sein Homologon in dem Cilienapparat des primitiven Gastropoden- und Lamellibranchier-Mitteldarms. Bei diesen Tieren, wie häufig bei Evertrebraten, findet Sekretion und Resorption neben- oder nacheinander in derselben Zelle, in einer Aus-

sackung des Mitteldarms statt. Durch Bildung einer zweiten Aussackung für die Aufnahme von löslicher Nahrung haben zumindest *Teuthoiden*, für die diese Vorgänge ermittelt wurden, ihr Molluskenerbe zu einem Verdauungsapparat von frappierender Wirksamkeit gestalten können. Der ganze Verdauungstrakt ist bemerkenswert an das Leben eines unaufhörlich schwimmenden Tieres als Räuber von Schwarmtieren und selber wieder Beute von schnellen Räubern angepaßt. Die Abtrennung von Magen- und Darmverdauung ist besonders für eine kontinuierliche Nahrungsaufnahme bei reich gebotener Nahrung, etwa wenn ein Fischschwarm umstellt ist, vorteilhaft, und setzt in Stand, Nahrung, so oft sie geboten wird, aufzunehmen, ohne Mischung mit dem Verdauungsvorgang eines früheren Mahls. Der schnelle Verdauungsablauf (4—6 Stunden im Gegensatz zu 40—60 Stunden z. B. bei der Scholle) setzt eine die Aktivität beeinträchtigende Trägheit und Überfülle zu geringster Dauer herab. Vermerkt werden mag, daß die Stauung von Pancreassekretion im Coecum darauf hinausläuft, in diesem Organ einen mehr oder minder ständigen Speicher bei Ernährung wie Hunger zu schaffen, was sonst ebenfalls die Ernährung beim Schwimmen beeinträchtigen würde. Die Wirtschaftlichkeit des Verdauungsvorganges erlaubt größte Ausnutzung jedweder aufgenommenen Nahrung. Die einzige assimilierbare Nahrung, die verlorenggeht, ist der kleine Anteil von Fett-Tröpfchen und Nahrungssubstanz, die von der Schleimhülle aus dem Coecum mitgeführt wird. Verglichen mit den großen Mengen ausnutzbarer Nahrung, die mit den Faeces bei anderen Carnivoren abgeht, ist der Verlust als nebensächlich anzusehen. Besonders das innige Zusammenspiel der Muskulatur von Magen, Blinddarm und Oesophagus-, Darm- und Lebersphinktern sowie der Hepatopancreasfalte und Spiraldarmklappe ist recht bemerkenswert. Die Lage des Magenganglions erleichtert die Koordinierung aller dieser Vorgänge.

Der Mitteldarm, die Leber, das Pancreas und der Magensaft enthalten Lipasen (pH-Optimum 6,02—6,35). Einfache Ester werden leichter als höhere Fette gespalten. Die Reaktion des eine Proteinase enthaltenen Magensaftes ist schwach sauer bis neutral. Die Leber sezerniert verschiedene Proteasen: Proteinase, Carboxypolypeptidase, Aminopolypeptidase, Dipeptidase und verdaut natives Eiweiß, Pepton, Chloracetyl-1-Tyrosin, Leucyldiglycin, Glycylglycin. Besonders die Dipeptide werden gut gespalten. Der Rohextrakt des Pancreas spaltet Casein, Pepton, Chloracetyl-1-Tyrosin nicht, wohl aber Leucyl-diglycin und Glycylglycin. Ihre Proteinase und Carboxylpeptidase spalten jedoch nach Aktivierung mit einem Extrakt der Coecumwand oder mit Wirbeltier-Enterokinase auch native Eiweißkörper. Da Glutathion und H₂S nicht aktivierend wirken, und der Coecumextrakt auch Wirbeltier-Proteinasen aktiviert, besteht die Möglichkeit einer Identität der *Sepia*-Kinase und Wirbeltier-Enterokinase; wahrscheinlich sind auch die Proteinasen beider Tiergruppen identisch. Die Optima der Eiweißkörperspaltung stimmen mit der Reaktion des Magensaftes überein. Die Peptidasen verdauen dagegen bei alkalischer Reaktion am besten. Die Leber enthält ferner ein Labferment. Bei *Sepia off.* und *Loligo vulg.* findet sich an Carbohydrasen nur aus Leber und Pancreas stammende Amylase, bei *Eledone cirrosa* daneben

auch Maltase und Saccharase. Der Leberextrakt spaltet Stärke, der Pancreassaft Glykogen besser. Auch aus dem Spiraldarm von *Octopus vulg.* läßt sich ein Stoff extrahieren, der analoge Eigenschaften wie das Sekretin aus der Mucosa des Duodenum der Wirbeltiere hat; er ruft eine verstärkte Sekretion des Hepatopancreas hervor und kann auch die äußere Sekretion des Pancreas beim Hunde steigern. Umgekehrt steigert das Sekretin des Schweines die Sekretion des Hepatopancreas beim *Octopus*.

Keine Sezernierung der Leber erfolgt gegenüber anderen Mollusken und Tiergruppen beim Hungern.

Die Faeces (bei *Octopus*) werden als klumpige kompakte Masse aus der Mantelhöhle durch den Trichter entfernt.

Alles in allem ermöglichen die vorzüglichen Ernährungseinrichtungen, insbesondere die weitgehende Arbeitsteilung im Verdauungsapparat, eine gute Ausnutzung der Nahrung, ein schnelles Wachstum und auch die Ausbildung von Großformen, in welchen sie übrige Wirbellose gewaltig übertreffen.

10. Das Coelom. Das Coelom überlagert den ganzen Komplex der zentralen Kreislauf-, Exkretions- und teilweise den der Geschlechtsorgane. Als Coelomrest hat sich bei Decapoden ein ansehnlicher Raum im ventralen (vorderen) Rumpfteil als Viszero-Perikardialhöhle (Perikardialhöhle), die das Herz umhüllt, und in offener Verbindung miteinander ein dorsaler (hinterer) Abschnitt, die Genitalhöhle, erhalten. Zwischen dem mit Flüssigkeit erfüllten Perikard und dem Genitalcoelom ist eine Trennung nur unvollkommen, vielmehr gehen die Epithelien ineinander über. In Seitenkammern des Perikardialraumes liegen die Kiemenherzen und an diesen der sog. Kiemenherzanhang, eine Drüse des Coelomepithels (Perikardialdrüse) inkretorischer Funktion. Aus dem Perikard-Gonocöl führen zwei Paar Ausgänge als ehemalige Nephridien in die Mantelhöhle. Das eine Paar, die hinteren Ausgänge mit ihren mehr oder minder unabhängig gewordenen Aussackungen, den Nierensäcken, sowie dem ausmündenden Pericardialtrichter, dem Nephrostom, besitzt noch exkretorische Funktion. In die Nierensäcke, die den zuführenden Kiemengefäßen zugeordnet sind, eng anliegen und sich von diesen auf die hinteren Mantelvenen, weiterhin auf Venenschenkel, vordere Mantelvenen, „Gallen“gänge ausdehnen, hängen traubige oder gekräuselte Venenanhänge hinein.

Die vorderen Ausgänge des Pericardial-Gonocöls dagegen haben als Gonodukte die Leitung der Geschlechtsprodukte allein übernommen. Paarig sind diese als Eileiter noch bei den ♀♀ der meisten Arten. Dagegen hat sich bei den ♂♂ (bis auf eine Ausnahme) von den Gonodukten nur der linke erhalten.

Die Octopoden zeigen nur in Jugendzuständen ein relativ vollständiges Coelom. Später verkümmert das Pericard und erhält sich nur in Form enger „Wassergefäße“, die das Gonocöl jederseits mit einem Säckchen verbinden, welches den Kiemenherzanhang umgibt. Herz, Kiemenherzen, Magen, Blinddarm und Enddarm werden dann statt von Coelom von Bindegewebe und Blutlakunen umgeben. Das Gonocöl bildet nur noch eine enganliegende, annähernd kuglige Kapsel um das Ovar.

11. Kreislauf, Molarkonzentration, Atmung. Das Kreislaufsystem ist größtenteils geschlossen; nur das Gehirn, der „Weiße Körper“ und die hinteren Speicheldrüsen, bei Octopoden auch Herz, Magen, Darm, liegen innerhalb venöser Blutlakunen (starke Reduktion der Sinus bei Decapoden und Tiefsee-Octopoden). In das arterielle, etwa in der Körpermitte gelegene Herz (Ventrikel) münden 2 Kiemenvenen, die das Blut aus den Kiemen heranzuführen; basale, spindelförmige Anschwellungen dieser Venen werden meist als „Vorkammern“, Auriculae, bezeichnet. Aus der Herzkammer treiben zwei nach vorn und hinten abgehende Arterienstämme (Aorta cephalica und Aorta abdominalis) das Blut in den Körper; von der A. abdominalis kann sich eine A. genitalis als selbständiges (Pericard-)Gefäß abtrennen. Bei Myopsiden und Octopoden kommt diese direkt aus dem Herzen. Das Blut wird, nachdem es ein wohlausgebildetes Kapillarnetz bzw. die wandlosen Lakunen durchflossen hat, wieder durch das Venensystem gesammelt und gelangt durch die sich in zwei Hohlvenenschenkel gabelnde Vena cephalica zu den beiden vor den Kiemen eingeschalteten, muskulösen und stark kontraktile Kiemenherzen, die das Blut in die zuführenden Kiemengefäße pressen. Bei Tintenfischen genügt die Kraft des Körperherzens für das reich verzweigte Gefäßnetz nicht; zusätzlich übernehmen daher die Kiemenherzen pulsatorische Funktion. Doch pulsieren nicht nur der Ventrikel und die Kiemenherzen, sondern auch die Hauptarterie und die zentralen Venen (Vena cephalica, Venae cavae, V. mesentericae + Peritonealtuben) u. a. Auch die Kiemenvenen zeigen Peristaltik. Die neue Kontraktionswelle beginnt bereits an der Vena cephalica, wenn die vorhergehende bei den Kiemenvenen und Vorhöfen angelangt ist. Die beiden Kiemenherzen schlagen deutlich synchron. Das Herz hat verschiedene Formen; bei Oegopsiden meist in der den beiden Aorten entsprechenden Richtung gestreckt, nimmt es aber auch häufig eine quere Lage ein, entsprechend der Eintrittsstelle der beiden Vorhöfe. Bei Octopoden besteht das Kreislaufsystem aus einer Vena cava, welche sich in zwei Venae renales teilt, die innerhalb der Nierensäcke in das Corpus fungiforme (Venenanhänge) münden. Auf diese folgen die zwei venösen Herzen, aus denen die branchialen Arterien abgehen. Diese enden dann in den beiden Auriculae, die ihrerseits in dem einzigen unpaaren Ventrikel einmünden, aus dem eine Arteria genitalis und zwei Aorten hervorgehen. Bei Octopodiden ist die Herzkammer mehr oder minder vollständig durch ein Septum in zwei Hälften geteilt. Die Vorhöfe entbehren einer eigenen Muskulatur, sind also nur erweiterte Venen. Die Kontraktionen erfolgen rhythmisch mit einer Frequenz von 10—16 Schlägen pro Minute, nur der Ventrikel hat eine höhere Frequenz mit 30—36/min. Die Tätigkeit der Kiemenherzen wird durch vom Ventrikel ausgehende Reflexe über Herz- und Kiemenganglien geregelt. Dagegen scheint die Koordination zwischen Ventrikel und Vorkammern nicht auf nervösem Weg, sondern durch mechanische Reizung (Binnendruck) zu geschehen (baryogene Polyrhythmie). Über Schlagzahl der pulsatile Organe einzelner Arten s. GRIMPE, G. und HOFFMANN, H. in Tab. Biol.

Durch Zusatz geringer Mengen Hämolymphe zu der Salzlösung, in welche das Körperherz von *Loligo*, *Sepia*, *Octopus* und *Eledone* verbracht

worden ist, wird dieses gereizt. Vermehrung des Inotropismus, des Chronotropismus und häufig auch des Tonus tritt ein. Die Wirkung hat Ähnlichkeit mit der von Adrenalin, zeigt jedoch Besonderheiten. Durch Hämolymphe anderer Mollusken, von Crustaceen, Echinodermen, Ascidien und durch Fischserum kann ebenfalls der Automatismus des Tintenfischherzens gereizt werden.

Die Herzgewichte betragen: bei *Octopus* (Bodentier) 0,72⁰/₁₀₀ des Gesamtkörpergewichts, bei (*Loligo*) (Schwimmer) 1,16⁰/₁₀₀.

Das Blut ist (reduziert) eine helle, (oxydiert) durch das kupferhaltige, kristallisierbare Chromoprotein Hämocyanin ins Bläuliche gehende Flüssigkeit und enthält (bei höchstem Eiweißgehalt des Blutes im Tierreich!) bis fast 10% Eiweiß, etwas Zucker, 7,5% Salze und nicht koagulierbare Substanzen, 80—89% Wasser. Als eine Hämolymphe ist es arm an Blutzellen (*Sepia* 7—8 μ ♂, *Octopus* 5—7 μ ♂). Ein echtes blutkörperchenbildendes Organ ist der „Weiße Körper“, eine schwammige Masse ektodermaler Herkunft. Dieser füllt die Orbita hinter den Augen und rings um die Ganglia optica als ausgelappte perlmuttrig-weiße Kapseln von Bindegewebsfasern kollagener Natur aus. An diese schließen sich reticuläre Fasern, die ins Innere vordringen und sich auch den Gefäßen verbinden, an. Den Hauptbestandteil bildet ein Netzwerk Blutkörperchen erzeugender Stränge, zwischen denen Sinus vorhanden sind. In den Strängen liegen, zu inselartigen Keimzentren in Syncytien vereint, die Leukoblasten mit Basophilie (durch Ribonucleinsäure, die bei den Zellteilungen und beim Aufbau bestimmter Proteine eine Rolle spielt). In lebhafter Teilungsfähigkeit durch Mitose lassen sie die Proleukocyten entstehen. Diese machen 3 Entwicklungsstadien durch und gelangen dann durch die nicht ganz kontinuierlichen Epithelwände der umliegenden Gefäße als Leukocyten in die Sinus, wo sie noch einen Reifungsprozeß durchlaufen, und treten in den Kreislauf ein. Die Leukocyten sind rundlich oder leicht eiförmig. Der eingelappte Kern liegt exzentrisch in dem mit feinen eosinophilen Granulationen angefülltem Cytoplasma.

Neben ihnen und wohl aus ihnen entstehend, finden sich (bei Decapoden) mit größeren Körnchen angefüllte Granulocyten. In einer weiteren Umbildungsphase können bei aseptisch entzündlichen Prozessen, um Fremdkörper (auch eingebrachtem carcinogenem Teer), in dem im Bindegewebe entstehendem Infiltrat durch allmähliche Umwandlung der aus den Gefäßen ausgetretenen Blutzellen, besonders den Granulocyten, längsspindelförmige Fibroblasten auftreten. Unter Verlust ihrer Granula bilden sie in 2—4 Tagen ein mehrschichtiges Narbengewebe um den Fremdkörper. Auch an der Bildung normalen Bindegewebes sind Blutzellen beteiligt. Bei den Decapoden haben die Blutzellen keine Nephrocytenfunktion. Bei den Octopoden werden die zelligen Elemente des Blutes von 2 Zelltypen, den globuligenen, sich lebhaft teilenden Leukoblasten mit runden oder ovoiden Kernen und den Nephrocyten, dicklichen Gebilden mit anastomosierenden Anhängen, dargestellt. In ihrem Cytoplasma befinden sich grüne, aus der Purinexkretion gebildete Xanthinkugeln, die dieselben Eigenschaften wie die Purinkugeln in den Cellulae propriae der Kiemenherzen haben. In das Blut gelangt, lösen sich die Granula auf. Sowohl

im „Weißen Körper“ wie in den Nieren vollzieht sich die Umwandlung von Xanthin in dann endgültig ausgeschiedene Harnsäure.

Kapillarendothelien, feste und kreisende Blutzellen, ihre Funktionen und ihre Umbildungsmöglichkeiten im Bindegewebe ergeben Ähnlichkeiten mit dem reticulo-endotheliale Gewebe der Wirbeltiere.

Das Blut macht bei *Octopus vulgaris* rund 5% des Körpergewichts und des Gesamtvolumens aus; die Höhe des Blutdrucks beträgt durchschnittlich 40 mg Hg an der Aorta cephalica (soviel etwa wie bei *Scyllium*) und schwankt zwischen 25—80 (88) Hg-mm oder 62—108 H₂O-mm.

Das O₂-Absorptionsvermögen des Blutes beträgt bei *Octopus vulg.* 4 bis 5% und ist an die Cu-Komponente des Haemocyanins gebunden. Andererseits zeichnet das Haemocyanin ein spezifisches CO₂-Bindungsvermögen aus; es ist imstande, wesentlich mehr von diesem Gas aufzunehmen als Seewasser. CO₂ vermindert aber die Affinität des Hcy zu O₂. Von den CO₂-Drucken ist die O₂-Diffusion abhängig. CO₂-Anhäufung, wie Sauerstoffmangel, verursachen bei C. Hyperpnoe, die sich vor allem — bei fast unveränderter Frequenz — in einer Zunahme des Atemvolumens bis auf das Zehnfache äußern kann. Schon Unterschiede von 0,1 mm Hg im CO₂-Druck sind merklich. Wo aber für leichte O₂-Aufnahme aus dem Wasser gesorgt ist, wirkt sich der hohe O₂-Druck des Blutes außerordentlich günstig auf die O₂-Diffusion aus. Der O₂-Druck des ausgeatmeten Wassers ist nämlich praktisch gleich null. Bei der Entladung des Haemocyanins im venösen Blut spielt bei C. der besonders große Bohr-Effekt eine wichtige Rolle, d. h. „daß bei der Abgabe des Sauerstoffs in den Geweben wohl in erster Linie die Kohlensäuretenion als fördernder Faktor in Betracht zu ziehen ist, die Sauerstoffspannung in der Peripherie der vom Blute umspülten Gewebe hoch sein wird, was wieder ein hohes Druckgefälle und damit eine schnelle Diffusion möglich macht. Eine gute Versorgung der Gewebe mit O₂ dürfte aber für diese sehr aktiven Tiere von großer Wichtigkeit sein“ (WOLWEKAMP, 1938; ähnlich REDFIELD und GOODKIND, 1929). Der PH-Wert des Blutes (*Octopus*) beträgt 7,4—7,8, in *Sepia* off. 7,8 (bei Seewasser von 8,15), das spez. Gewicht (*Octopus*) 1,047 und mehr. Das Blut ist stark K-haltig.

Die Molarkonzentration ist mit der des Seewassers isotonisch; z. B. 1. bei *Octopus*:

Außenmedium (39,1‰)	Innenmedium (Blut)
Gefrierpunkterniedrigung $\Delta = 2,13$	2,16
Molarkonzentration Mol. = 1,151	1,168
(Mittelwert für Seewasser) ca. 1,25	1,24
	(in 1000 g) (in 1000 g H ₂ O)

2. bei *Sepia*: ähnlich, wo bei Verminderung des Salzgehaltes im Außenmedium unvermindert dieselbe Konzentration bis zum Tode aufrechterhalten wird.

C. ermangelt einer osmoregulatorischen Einrichtung.

Die federförmigen Kiemen (Ctenidien) sind mit zu- und abführenden Gefäßen ausgestattete, spitze in die Mantelhöhle hineinreichende Hautfalten, die weiterhin durch Sekundärfaltung ihren alternativ-gefederten Bau erhalten haben. Sie sind nicht mit Flimmerepithel überzogen. Viel-

mehr muß der ganze sie umspülende Wasserstrom allein durch die Muskulatur des Mantels hervorgebracht werden. Jede Kieme wird durch besondere Hautfalten (Kiemenbänder), zwischen denen die aus großkernigen Zellen bestehende Kiemenbanddrüse (Kiemendrüse, Kiemenmilz, Blutdrüse), eine inkretorische Drüse, homolog der Hypobranchialdrüse der Mollusken, liegt, dorsalwärts an den Muskelmantel angeheftet. Die zuführenden Gefäße verlaufen auf der inneren, der Kiemendrüse zugekehrten Seite; auf der der Mantelhöhle zugekehrten zieht das ableitende Gefäß und bildet den Rücken des Kiemenkammes. Zwischen ihnen wird die Kieme in der Regel durch einen Kanal, der durch unvollkommene Verwachsung der Blätter mit der Rhachis entstanden ist, durchzogen. Die primären Kiemenblätter sind bei Octopoden rundlich, dick, wenig zahlreich (bei *Eledone* 11—13, *Octopus* 10—12, Bathypolypodiden 5—9; bei Decapoden sind sie eckig, fein, meist in großer Anzahl vorhanden (*Loligopsis* 24, *Sepia* 36, *Loligo* 60). Die Kiemenflächen betragen bei *Sepia officinalis* (von 193 g) 165,2 qcm (n. PÜTTER), 1700—1800 qcm (n. JOUBIN). Als Atemfläche kommt dazu noch die Körperbekleidung. Über die Frequenz der Atemzüge s. GRIMPE, G. und HOFFMANN, H. (Tab. Biol.).

Octopus vulgaris adult, von mittlerer Größe, braucht ca. 3 l Wasser pro Minute bzw. 180 l pro Stunde oder mehr als das Zehnfache seines eigenen Volumens. Der Verbrauch wird höher (2,5mal), wenn die Temperatur von 10 auf 24° steigt.

Die Diffusion genügt zur Erklärung der Atemtätigkeit. Diese folgt der RGT-Regel. Bei der Kiemenpassage des Atemwassers kann die Ausnutzung des Sauerstoffes mehr als 70% betragen.

Die Inspiration beruht auf Erschlaffung der Mantelmuskulatur, Öffnung des Mantelrandes. Das Wasser strömt zwischen Mantelrand und Rumpf ein. Bei Octopoden schließt sich der Trichter durch Kontraktion der Ringmuskeln an der Öffnung, bei Decapoden wird der Verschuß durch die ventilartige Trichterklappe bewirkt. Expiration dagegen beruht auf Verschuß des Mantelrandes (Andrücken gegen den Rumpf) und Kontraktion der Mantelmuskulatur. Hierbei wird das Wasser durch den Trichter ausgestoßen. Druck auf die Kiemen, durch den Mantel hindurch, bedingt Inspiration; Dehnung des Mantelrandes dagegen ist der reflektorische Reiz für die Expiration. Da bei der Ausatmung durch die Mantelmuskulatur ein Druck auf die Kiemen ausgeübt wird, ist die Ausatmung zugleich der reflektorische Reiz für die folgende Einatmung, während das einströmende Wasser bei der Inspiration zugleich reflektorisch die folgende Ausatmungsbewegung, durch Dehnung des Mantelrandes, zuwege bringt. Eine Hilfseinrichtung bei der Atmung, wichtig noch für das Schwimmen, ist der Mantelschließapparat (Knorpelgruben am Trichtergrund und Verdickungen im Mantel).

Das O₂-reich gewordene Blut sammelt sich in der Kiemenvene und gelangt durch den Vorhof in den Ventrikel (Körperherz).

12. Exkretionsorgane Als Exkretionsorgane haben Dibranchiaten 1 Paar Nephridien, die bei Octopoden voneinander getrennt bleiben und je eine Nebenkammer aufweisen, mit denen sie in offener Verbindung stehen. Bei Decapoden sind beide Nephridien miteinander vereinigt, und es kann sich eine weite dorsale Ausbuchtung entwickeln, sie sich unter

der Schale nach hinten ausdehnt; verschiedene Venen mit drüsigen Anhängen erstrecken sich in diese. Die Ausführungsgänge des Herzbeutels münden in die Anfangsteile der Nephridialgänge, die sich mitunter auf paarigen zwischen Kiemenwurzel und After gelegenen Papillen in die Mantelhöhle öffnen. Exkretionsfunktion haben in erster Linie die traubigen Aus- und Einstülpungen in den Nierensäcken, die auch als Venenanhänge bezeichnet werden, da sie an den hinteren Schenkeln der Vena cava, bevor diese in die Kiemenherzen tritt (Octopoden) oder daneben noch an den Endstämmen der von den hinteren Eingeweiden kommenden

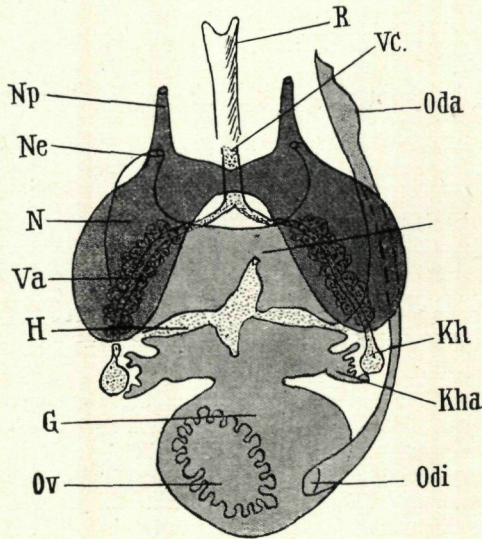


Fig. 28. Harnsack u. Perikard von *Sepia*; *G* Gonadenhöhle, *H* Herz, *Kh* Kiemenherz, *Kha* Kiemenherzanhang, *N* Niere (dunkelgrau), *Ne* innere Nierenöffnung, *Np* Nierenpapille, *Oda*, *Odi* äußere, bzw. innere Eileiteröffnung, *Ov* Eierstock, *R* Enddarm, *Va* Venenanhang, *Vc* Kopfvene, Perikard hellgrau (n. ZIEGLER aus MEYER).

Venen (Decapoden) gelegen sind. Durch das Nierenepithel werden dem Blut die Exkrete entnommen; sie werden in die Nierensäcke, deren Lumen mit einer aus dem Perikard stammenden Flüssigkeit angefüllt ist, abgeschieden. In den Venenanhängen, die wohl mehr saure Stoffe ausscheiden, gibt es zwei histochemisch verschiedene Zellsorten, die zwei Stadien der exkretorischen Funktion darstellen. Die von den zuführenden Kiemengefäßen her in das Pericard hineinragenden, als Kiemenherzanhänge auf die Kiemenherzen verschobenen Pericardialdrüsen (Nephridien) sind in ihrer Funktion (Ausscheidung mehr für basische Stoffe) mit den Kiemenherzen verknüpft, die selber durch ihr parenchymatisches Gewebe (Nephrocyten) exkretorische Nebenfunktionen haben. Exkretionsorgane sind ferner bei Octopoden die Nephrocyten im „Weißen Körper“. Auch das Pancreas hat Exkretfunktion. Gewisse lös-

liche Exkrete wie NH_4 -Verbindungen gelangen außerdem durch die Kiemen und Haut nach außen. In den Nierensäcken leben die exkretorisch (?) tätigen Dicyemiden.

Als Abbauprodukt erscheint Hypoxanthin. Der Harn der C. ist ammoniotelisch (Stickstoff verläßt den Körper z. T. in Form von Ammoniak in salzartiger Bindung). Er ist sauer, klar, angefüllt mit Massen von Infusorien und Kriställchenbildungen (von feiner roter Farbe, rhomboedrischer oder rhomboidlamellarer Form und mit Harnsäurereaktion). Purinderivate und Harnstoff spielen nur eine unbedeutende Rolle. Die große Masse der Exkrete besteht aus Aminosäuren und ihren Abbauprodukten. Der Harn ist deutlich hypertonisch, wie aus dem Vergleich Blut-Harn beim gleichen Tier (*Sepia*) in folgender Übersicht zu ersehen ist:

Stickstoffgehalt in mg/100 ccm Flüssigkeit

	Blut	Harn
Eiweiß-N	1830	31,6
Rest-N	14,8	142
Amino- + Ammoniak-N	2,8	92
Aminosäuren	7,1	12,0
Harnstoff-N	1,2	3,3
Purinbasen-N	0	7,0

13. Geschlechtsorgane. Die Gonade liegt im hinteren Körperende und hängt in den vorderen (dorsalen) Coelomabschnitt, das Genitalcoelom oder Gonadenhöhle hinein.

Weibliche Gonaden. Das Ovarium hat keinen Hohlraum, was durch Rückbildung infolge der Größe der Eier erklärlich ist. Die Eier entwickeln sich aus Zellhaufen außerhalb der Coelomwand, nicht aus ihrem Epithel, das vielmehr die Anlage überdeckt. In dieser treten außer den Eiern Follikelzellen auf, die sich um jene zu einem Epithel anordnen und ihm den Dotter sowie eine feste Hülle (Chorion) liefern; dabei bildet der Follikel in das Ei eindringende Falten, bald in Form eines Netzes, bald nur in einer Richtung. Bei der Reifung der Eier platzt das Epithel des Pericards und die Eier gelangen in dieses und werden durch den Eileiter oder die Ovidukte nach außen befördert. Die Eileiter sind bei allen Oegopsiden (Ausnahme *Pterygioteuthis*, nur ein rechter), bei den Octopoden (Ausnahme Cirroteuthiden, nur ein linker) paarig ausgebildet und überall paarig angelegt. Bei Sepiaceen und Myopsiden ist nur der linke vorhanden. Vor seiner Mündung zwischen Kiemenwurzel und linker Nierenpapille in die Mantelhöhle hängt der Eileiter mit seinem Endteil in eine Tasche (Genitaltasche) hinein, an der auch die flaschenförmige Eileiterdrüse mit zwei Abschnitten von Drüsenfächern sitzt. Genitaltaschen fehlen bei *Octopus*. Die Öffnungen der weiblichen Gonaden sind gewöhnlich einfache Mündungen in der Wand der Mantelhöhle; mitunter liegen sie jedoch auf wohlentwickelten Genitalpapillen. Bei Octopoden ist das obere Drittel des paarigen Eileiters zur sog. Vagina aufgetrieben und enthält noch die zweiteilige Eileiterdrüse und Speicherräume für Spermatozoen. Diese Räume stellen langgestreckte, mit Zylinderepithel ausgekleidete Schläuche dar, die in ihren sich verjüngenden Mündungsteilen mit der Eileiterdrüse gemeinsamen Ausführgang zum Eileiter be-

sitzen. Bildung des Laiches und der Eihüllen sowie Befruchtung wird bei Octopoden im Eileiter vorgenommen. Bei Decapoden werden die äußeren Eihüllen durch Sekrete der großen, den Nierensäcken aufliegenden Nidamentaldrüsen gebildet. Sie sind ektodermale Bildungen, wie übri-

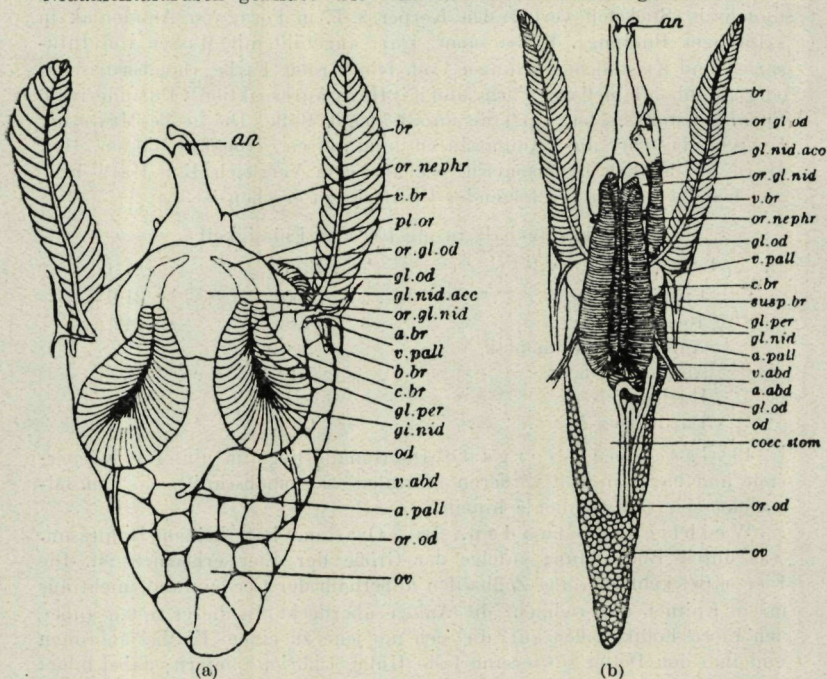


Fig. 29. Situs des weibl. Geschlechtsapparats von *Sepia elegans* (a) u. *Loligo vulgaris* (b, Ventralansicht; an After, abr Kiemenarterie, a pall Mantelarterie, br Kieme, bbr Kiemenwurzeltasche, cbr Kiemenherz, gl nid. Nidamentaldrüse, gl nid. acc. accessorische Nidamentaldrüse, gl. od. Eileiterdrüse, gl per. Perikardialdrüse, od Eileiter, or nephr. Mündung der Niere, or gl nid Mdg. der Nidamentaldrüse, or gl od Mdg. der Eileiterdrüse, or od Mdg. des Eileiters in das Coelom, ov Ovarium, pl or Mündungsfeld der access. Nidamentaldrüse, v abd Abdominalvene, vbr Kiemenvene, v pall Mantelvene, a abd. Abdominalarterie, coec. stom. Cecum, susp br. Kiemenband (n. DÖRING).

gens auch die Eileiterdrüsen. Die mitunter einheitlichen accessorischen oder vorderen Nidamentaldrüsen, die zuweilen rudimentär auch bei ♂♂ vorkommen, entstehen aus paarigen ektodermalen Epithelverdickungen. Indem sich auf diesen ein System radiärer Leisten entwickelt, die leiterförmig miteinander verwachsen, bilden sich zahlreiche Grübchen, die schließlich zu den Drüsenschläuchen auswachsen. An der Bildung der Eihüllen sind sie nicht beteiligt. Wohl aber spielen sie vielfach eine Rolle als Symbionten- oder Leuchtorgane.

Männliche Gonaden. Das Epithel der Samenkanäle im Hoden ist eine Fortsetzung des Pericardepithels. Die Spermiensammelnden Samenkanälchen gehen nach der Mündung aus der Hodenkapsel in den Ductulus efferens über. Er ist der meist aufgewickelte und enge Anfangs-

teil des Samenganges (Vas deferens). Dieser ist nur bei *Calliteuthis* paarig. Sonst ist von den Geschlechtswegen nur der linke erhalten. Eine anschließende drüsige Erweiterung am unteren Gang wird als Spermatophorendrüse bezeichnet und ist bereits ektodermaler Herkunft. Sie steht in Verbindung durch einen dünnwandigen kurzen Gang mit einem Blindsack (Accessorische Drüse, Rangierdrüse, Prostata). Auch

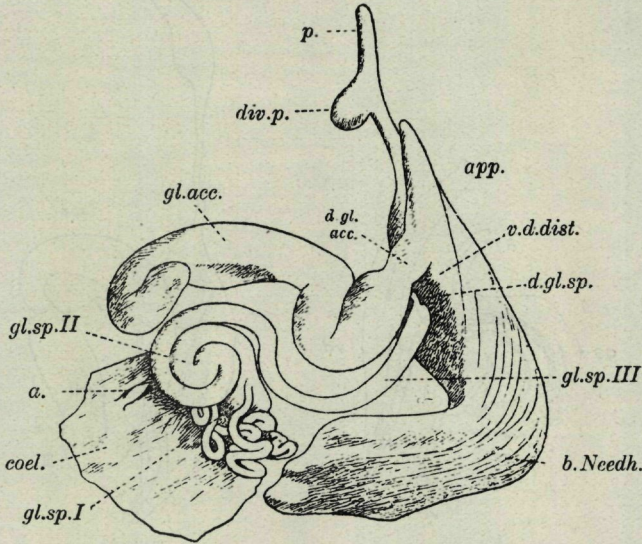


Fig. 30. Geschlechtsreifer Leitungsapparat (♂) von *Octopus vulgaris*; a Ampulle des Vas deferens, app (Appendix) Blindsack des distalen Vas deferens, b Needhamsche Tasche, coel Coelom, div p Penisdivertikel, d gl acc. Ausführungsgang der a accessorischen Drüse, d gl sp Ausführungsgang der Spermatophorendrüse gl acc Accessorische Drüse (Prostata), gl sp I, II, u. III erster, zweiter u. dritter Abschnitt der Spermatophorendrüse, p Penis, v d dis distales Vas deferens (n. MARCHAND).

ist am Ausführungsgang eine weitere blindsackartige Schleife (Appendix) und schließlich der Spermatophorensack (NEEDHAMsche Tasche, NEEDHAMsches Organ) ausgebildet. Ihr in die Mantelhöhle vorragender Teil wird, soweit er deutlich abgesetzt (und auch muskulös) ist, als Penis und seine Erweiterungen, wo solche vorliegen, als Penisdivertikel bezeichnet. Zur Begattung wird er anscheinend nur bei *Chiropsis mega* vermöge seiner Länge verwendet.

Spermatozoen und Spermatoophoren. In den Anfangsteilen des Ausführungssystems bis zum ersten Abschnitt der Spermatophorendrüse unterliegen die Spermatozoen unmittelbar der Sekretwirkung. Im weiteren Verlauf werden die Spermien zu Spermienspiralen zusammengeballt, die in eine Sekretmembran (Spermienmembran) eingeschlossen werden; es findet die Bildung des Achsenstrangs und der Trompe statt (im Schaltstück und 2. Abschnitt der Spermatophorendrüse). Im 3. Abschnitt der Spermatophorendrüse, in der Rangierdrüse, wird die so geformte Spermienmasse mit äußeren Hüllen

umgeben, so daß eine fertige Spermatophore entsteht. In umgekehrter Lage gelangen die Spermatophoren in den Appendix und schließlich in die NEEDHAMsche Tasche, in der sie wieder die Richtung vor dem Austritt in die Mantelhöhle ändern. Die accessorische Drüse

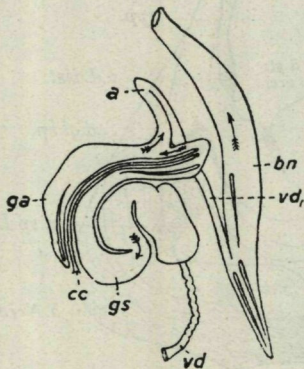


Fig. 31.

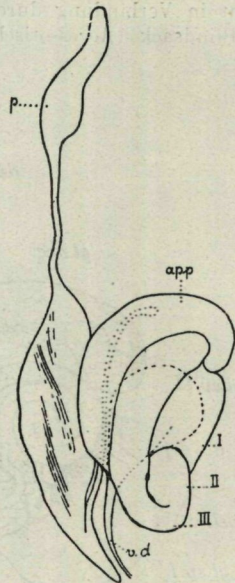


Fig. 32.

Fig. 31. Männlicher Ausführungsgang eines Oegopsiden (schematisch); *a* blindsackartige Schleife (Appendix), *bn* Needhamsche Tasche, *cc* Flimmergang, *ga* accessorische oder Rangierdrüse, *gs* Spermatophorendrüse, *vd*, *vd*, Anfangs- u. Endteil des Vas deferens. Die Pfeile deuten den Weg der Spermatophoren an. (n. MARCHAND aus THIELE).

Fig. 32. Fortpflanzungsorgane (♂) von *Alloteuthis subulata* *a* *pp* Rangierdrüse (Prostata), *bn* Needhamsche Tasche, *p* Penis, I, II, III drüsige Abschnitte des Vas deferens (n. ROBSON).

und das Divertikel sind nicht nur Rangierstationen für die Spermatophore, sondern haben auch sekretorische Funktion. Im Divertikel wird der Endfaden gebildet, während in der accessorischen Drüse die korkenzieherartige Drehung der Trompe zustande kommt und die äußere Hülle um die Spermatophore gelegt wird. Am Aufbau der Spermatophore sind keine cellulären Bildungen, sondern ausschließlich Produkte von Sekretionsprozessen beteiligt. Nachdem die Spermatozoen in die Membran eingeschlossen und in einem optimalen Medium eingebettet sind, wird durch die dichte Packung, mechanisch, wie durch Einwirkung von CO₂ (?), chemisch, die Hemmung ihrer Eigenbewegung bewirkt. Die Einbettung der Spermien in ein dem Nebenhodensaft der Säuger physiologisch ähnliches, die Resistenz erhöhendes Sekret geschieht bereits im Ductulus efferens und ersten Teil der Spermatophorendrüse. Die Größe der bei der Begattung übertragenen Spermatophoren ist ebenso verschied-

den wie die Ausbildung ihres vorderen Abschnittes. Ihre Länge schwankt von Art zu Art sehr, wie folgende Übersicht zeigt:

<i>Octopus honghogensis</i>	1,15 m!
<i>Octopus vulgaris</i>	variabel nach Größe des Tieres; 53, 60—80 mm
<i>Octopus macropus</i>	46 mm
<i>Eledone moschata</i>	15—17 (17—18) mm
<i>Eledone cirrosa</i>	25—26 mm
<i>Bathypolypus arcticus</i>	20—50 mm
<i>Ocythoe</i>	über 80 mm
<i>Sepia officinalis</i>	5,5—10,5 mm
<i>Sepia orbignyana</i>	kleiner als bei off.
<i>Sepia elegans</i>	3,25—3,5 mm
<i>Rossia macrosoma</i>	20 mm
<i>Sepiola (rondeleti)</i>	7 mm
<i>Loligo vulgaris</i>	12 (Spermaschlauch 9, projektiler Schlauch 3 mm)
<i>Alloteuthis media</i>	2,3—3 mm
<i>Illex coindetii</i>	28 (Gesamtlänge der ausgestülpten Spermatophore 44 mm)

Auch ist die Zahl der Spermatophoren verschieden. Es werden ganze Bündel, nur wenige, z. B. bei *Bathypolypus* nur 5—6 oder, wie bei *Ocythoe* und *Benthocotopus ergasticus*, nur eine sehr lange erzeugt.

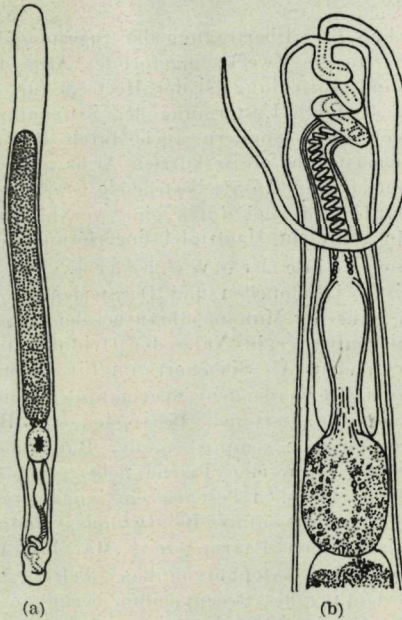


Fig. 33. *Alloteuthis subulata*-Spermatophore (a) u. deren distales Ende, stärker vergr. (b) (n. ROBINSON).

Dem Bau nach besteht die Spermatophore aus einer festen, rohrförmigen Hülle, in deren hinteren Teil die Spermatozoenmasse enthalten ist, während der vordere Abschnitt den projektilem Apparat enthält. Ihre äußere Kappe läuft meist in einen Faden aus. Der projektile Apparat zeigt gewöhnlich einen vorderen, in Schleifen oder Windungen gelegten Teil (Trompe) und einen hinteren, flaschenförmigen, der mit dem Spermaschlauch breit oder durch einen Faden zusammenhängt. Bei der durch Quellung einer gallertartigen Substanz im Seewasser oder durch Sekrete des ♀ (ROSE und HAMON, 1926) eintretenden „Explosion“ wird der flaschenförmige Schlauch herausgeschleudert und umgestülpt, so daß er die Spermamasse mitnimmt, die durch Auflösung frei wird. Das Aufspringen und Ausschleudern der Spermatophoren ist von der Wasserstoffionenkonzentration, dem osmotischen Druck und dem Kationen-Antagonismus Alkali-Erdalkali des Milieus abhängig. Das Innere der Spermatophoren und der NEEDHAMschen Tasche ist stark sauer (PH = 5,8 bis 6,2). Auf der Wanderung vom Grunde bis zur Öffnung der NEEDHAMschen Tasche machen die Spermatozoen einen Reifungsprozeß durch und werden auch auf die das Aufspringen und Ausschleudern bewirkenden Reize empfindlicher. Solche sind alkalische Lösungen und Seewasser-isotonische Glukoselösung. Ca⁺⁺ wirken auf Na⁺ und K⁺ antagonistisch und verhindern teilweise das Springen der Spermatophore im alkalischen Milieu. Hinsichtlich der Wirkungsweise und des Wirkungsgrades verschiedener Lösungen auf Spermatophoren bestehen auch bei den einzelnen Arten große Unterschiede.

Hectocotylus. Der Übertragung der Spermatophoren auf das ♀ dient ein meist zu diesem Zweck umgeformter Arm, der Hectocotylus-arm. Nach Lage und Ausbildung ist der Hectocotylus sehr verschieden, bei Decapoden meist durch Umformung der Saugnäpfe, bei Octopoden nicht nur in dieser allein, sondern auch durch Bildungen wie Gleitrinne an der Innenseite des oft verkürzten Arms und die an der Armspitze in einem löffelförmigen Ansatz bestehende Greifplatte (Ligula). Hier fehlen die Saugnäpfe und sind durch eine Anzahl Querleisten ersetzt. Von der Unterseite greift ein Hautzipfel fingerförmig herüber (Calamus).

Spermareservoir bei Weibchen. Die Anbringung der Spermatophoren ist bei Octopoden und Decapoden im allgemeinen verschieden, meist in Nähe der Mundmembran bei den ♀♀ der Decapoden, in der Mantelhöhle entweder in Nähe der Oviduktmündungen oder in diesen bei den Octopoden. Als Speicherraum für die nach dem Platzen der Spermatophoren freiwerdenden Spermatozoen, die eine Zeitlang das ♀ bei sich trägt, fungiert bei Decapoden die Bursa copulatrix (Spermatheca, Receptaculum seminis) in der Bukkalmembran, bei vielen Sepioliden die Pharetra, eine Tasche neben der Oviduktmündung. Bei Octopoden bilden, wie oben beschrieben, langgestreckte Fächer am Ovidukt das Receptaculum seminis. Bei *Octopus vulgaris* enthält dieses auch nach der eigentlichen Paarungszeit (Mai bis August) bis zum Frühjahr von den Spermatophorenhüllen befreite Spermamassen. Die biologische Bedeutung des Receptaculum beruht in der Speicherung von in ihrer Beweglichkeit gehemmten Spermien, deren Lebensdauer damit recht lang sein kann. Ihre Beweglichkeit erhalten sie erst bei Ver-

dünnung des Mediums mit Seewasser. Mit der Ovulation findet die Befruchtung erst im Frühjahr statt (s. auch die Mitteilungen über Begattung, Seite 662—664).

14. Chemischer Aufbau und Abbau, Wirkstoffe. Über den chemischen Aufbau der Gewebe seien zu den bereits gebrachten Angaben noch einige weitere genannt. An Leichtmetallen finden sich: Na (im Blut), K (zahlreich bei Cephalopoden, im Blut), Mg (in Schalen von *Sepia* und *Argonauta*, bei dieser 6,02% des Mineralanteils), Al, Sr (in Schale, Tintendrüse und Eischale von *Sepia*), Ca, Ru (Spuren in Testikel von *Sepia* und *Loligo forbesi*), an Schwermetallen Zn, Pb (in Leber von *Octopus vulg.*), Mn (in Leber, Pancreas, aber nicht in der Tintendrüse von *Sepia off.*), Fe (*Nautilus*, *Sepia*, *Octopus*, *Argonauta*), Cu (besonders im Blut, aber auch in der Leber von Octopoden und *Sepia*, ferner in deren Eiern), Ag (in Schale, Leber, Vas deferens und Eiern von *Sepia officinalis*, in der Leber von *Loligo forbesi*). Von Nichtmetallen kommt z. B. Brom in den Melaninen der Tinte vor. Jod ist in *Octopus* nachgewiesen. Si findet sich in *Nautilus*, *Argonauta*, aber nicht in *Sepia*. Es finden sich im Körper von C. Schwermetalle. Das Blut ist reich an Cu. In Trockensubstanz enthält das Blut 9% Hämocyanin. Bei *Octopus vulgaris* enthält das Hämocyanin wiederum 5,9—9,1% Cu oder 14,8—22,8 bzw. 23 und selbst bis 28,5 mg (n. DHÉRÉ), bei *Loligo pealei* 7,2—8,8% Cu oder 18,8—22,8 mg (n. REDFIELD).

Es ergibt sich ferner, daß die Leber recht reich an Fe und noch mehr an Cu ist. In den Leberextrakten sind 1,41% CuO oder 1,12% Cu nachgewiesen. Während der Cu-Gehalt mit 14 mg auf 100 g Frischsubstanz in der Leber von *Octopus* ziemlich konstant bleibt, wechselt der Fe-Gehalt von 3,55 mg bis 13,22 mg auf 100 g Frischsubstanz. Der Mn-Gehalt ist nur gering (in der Leber von *Loligo vulg.* 0,05%, 0,119% bei *Sepia*). Die Nieren (*Octopus*) sind ziemlich arm an Mn (0,11%), aber ziemlich reich an Fe (2,06%) und an Cu (2,89%). Zn scheint in C. nicht nachgewiesen. Die Schale von *Sepia* besteht aus 85% CaCO₃ (Calcit), ferner aus MgCO₃, Spuren von Ca-Phosphat, Na-Nitrat, Ca-Nitrat, organischer Substanz sowie aus 4% H₂O. Die Eier von *Sepia off.* sind verhältnismäßig arm an Metallen (Fe und Mn) hauptsächlich in ihrer Schale. Nach Veraschung von Eiern und Embryonen von *Sepia off.* sind Cu, Ag, Fe, Ni, Na, K, Li, Ca, Sr, Mg, Br, Zn, B, Si, Ti, Al, V, Mo, Mn nachgewiesen. Während der ganzen Embryogenese ist das Fe-Ni-Verhältnis stets konstant, bei anderen Elementen schwankt der Mengenanteil. Als nebensächliche oder gar giftige Komponenten der mit Wasser durch die Embryonalhüllen eindringenden Mineralstoffe liegen Ag und Ba außer anderen vor, während Cu, Ca, Mg, Na, K für bestimmte chemische bzw. morphologische Prozesse direkt erforderlich sind. Es herrschen vor Cu, Fe, Mn, V, B, Li, Sr.

An besonderen Eiweißkörpern in Cephalopoden kommen Chromoproteine, Nucleoproteide, Glykoproteide, Albumine, Fibrine, Globuline, Skleroproteine (in Spermatophorenschubstanz) vor. Von Extraktstoffen aus *Octopus octopodia* sind Taurin (X), Hypoxanthin (X), Xanthin, Gärungsmilchsäure, Guanin, Guanidin, Histidin, Cytosin, Carnitin, Betain (X) z. B. im Blut, Muskulatur, Harn), Creatinin (bzw. Creatin), d-Alanin, Arginin und daraus nach dem Tode des Kraken eine Base Octopin (X) festgestellt (die

mit X in großer Menge). Es fehlt Carnosin. Ferner gewann man in der Argininfraktion Methylagmatin als Dipikrat. Außerdem ist eine phosphagenartige Substanz vorhanden. In *Octopus*-Muskulatur liegen als Phosphogene die Argininphosphorsäure und Adenylpyrophosphorsäure vor, ferner in frischen Muskeln nur dl-Milchsäure, bei der Autolyse l-Milchsäure. Beim Abbau des *Octopus*-Muskels werden weiterhin Tyrosin, Glykokoll, l-Leucin, Glutaminsäure, Phenylalanin und Tryptophan gebildet. Im Muskel von *Ommatostrephes* sind u. a. Aminen dagegen noch Trimethylamin und Trimethylaminoxid, das bei *Octopus* fehlt, nachgewiesen. Während der Autolyse nehmen erstere an Menge zu, das letztere ab. Die Gesamtaminmenge bleibt konstant, auch bei Austrocknung des Muskels. In den Ovarien von *Octopus ocellatus*, die in Japan viel gegessen werden, sind Guanin, Adenin, Xanthin, Hypoxanthin, Glykokoll, Alanin, Valin, Leucin, Isoleucin, Prolin, Phenylalanin, Glutaminsäure, Asparaginsäure, Serin, Tyrosin, Tryptophan, Histidin, Arginin, Lysin, Cystin, Cholin nachgewiesen. Die Ovarphosphatide bestehen hauptsächlich aus einem Diaminomono-phosphatid. In Spermatophoren liegt Phenylalanin, Tyrosin, Cystin, Arginin, Tryptophan, Histidin vor.

Wichtig ist, daß der Gladius, die Radulazähne, die Kiefer und die Saugnapfringe bzw. auch deren Zähne und Haken sowie einzelne Hautbildungen, wie z. B. die KÖLLIKERSchen Borstenbüschel aus Chitin bestehen, daß also diese eigenartige Hartschubstanz auch bei dieser Tiergruppe auftritt. Die Speichersubstanz ist hauptsächlich Fett. Neben Phosphatiden sind Sterine im Fett nachgewiesen. Bei *Sepia off.* wurden aus 310 g Leber mit 17,3 g Fett aus 2,6 g Unverseifbarem, 1,635 g Cholesterin und 41 mg eines Kohlenwasserstoffes gewonnen. An Zuckern liegt Glukose (z. B. in Octopoden) vor. Der Vitamin-C-Gehalt ist bei C. wechselnd, bei *Sepia off.* ziemlich gering. Das Hepatopancreas bei *Octopus vulg.* enthält 1,5 mg Ascorbinsäure je 1 g Frischsubstanz; weniger reich sind die Organe des Verdauungstrakts, arm die Muskulatur, doch enthalten sie das dreifache dieser Säure wie die der Wirbeltiere. In den Muskeln ist auch stets mehr an Glutathion und Sarcoplasma. Eine carotinoide Substanz wurde aus Augen von Decapoden, aus Augen und Leber bei *Eledone cirrosa* gewonnen. Aminooxydase wurde in verschiedenen Geweben, in der Leber, den hinteren Speicheldrüsen, den Nierenanhängen, in der Wand des Tintenbeutels, jedoch nicht im Muskel festgestellt. Von höchster Wirksamkeit ist sie in der Leber (höher als in der Leber von Säugetieren). Die Amino-Oxydase von *Sepia* zeigt eine ausgesprochene Bevorzugung von Tyramin gegenüber anderen Substraten. Histaminase und eine Decarboxylase sowohl für 1 (—) Tyrosin als auch für 1 (—) Dopa fehlen. Als besonders für das Sehen und nervöse Vorgänge wichtiges Gewebshormon ist Acetylcholin, z. B. in den Ganglienzellen von *Octopus* (778 γ pro Gramm) bekannt. Organe innerer Sekretion sind der „Weiße Körper“ und die hinteren Speicheldrüsen. Diese liefern Oxytryptamin, Octopymin, Tyramin, Dihydroergotamin, etwas Tyrosin, Histamin, also Mono-phenolamine gegenüber den Diphenolaminen, Adrenalin und Noradrenalin bei Wirbeltieren. An isolierten Organen von *Loligo pealei* wirken erregend bzw. hemmend:

auf	Adrenalin	Acetylcholin	Ergo- tamin	K- Ionen	Ca- Ionen
Herz	+++	---	+++	+++	---
Magen	++	—	+	++	—
Rectum	++	+	+	++	—
Penis	++	+	+	++	—
Eileiter	++	+	?	++	?
Chromatophoren der dorsalen Mantelfläche	+	+	+	+++	—

Adrenalin, Ergotamin und K⁺ wirken gleichsinnig, stark bis sehr stark erregend auf die Organe ein, Adrenalin wirkt auf die Chromatophoren nur in sehr starker Konzentration (ca. 1%); K⁺ rufen eine Expansion hervor, Ca⁺⁺ wirken wiederum antagonistisch. Die Verkleinerung des Quotienten Ca/K durch Vermehrung der K⁺ hat den gleichen Erfolg wie Adrenalin. Die Erhöhung von Ca⁺⁺-Mengen zu den K-Ionen wirkt dagegen nicht immer gleichsinnig wie Acetylcholin, so daß das ZONDEKSche Gesetz hier nicht gilt. Ca-Ionen sind für die Herztätigkeit (stark hemmend) unerlässlich, für andere Organe jedoch von geringer Wirksamkeit. Auch bei Abwesenheit von Ca⁺⁺ verlaufen Kontraktionen der Muskeln des Genital- und Verdauungstrakts normal. Auch die Wirkung des Adrenalin tritt in Abwesenheit von Ca⁺⁺ ein. Acetylcholin wirkt erregungshemmend auf Magen, stark erregungshemmend auf Herz, erregend dagegen auf die anderen Organe, so daß sich nicht immer eine in allem antagonistische Wirkung zum Adrenalin ergibt (zahlreiche weitere Arbeiten von BACQ über die Wirkung von Ionen, Hormonen u. ä. auf Muskulatur, Chromatophoren-muskeln, arterielles Herz, von SERENI auf Chromatophorensystem, Pupille, hintere Speicheldrüsen). Vasomotorisch beschleunigt und vergrößert Adrenalin die Kontraktionsamplitude, Ergotamin steigert die chronotrope wie inotrope Funktion beträchtlich und andauernder, daneben tritt auch eine Tonuswirkung ein. Tyramin beschleunigt und verstärkt die Pulsationen bei 100 bis 1000fach größeren Dosen als Adrenalin. Durch Adrenalin tritt eine Vergrößerung der Pupille (Kontraktion der Dilatatoren) und Dunkelfärbung der Haut (Expansion der Chromatophoren durch Kontraktion der Radialfasern), umgekehrt Verkleinerung der Chromatophoren und Verengung der Pupille durch Cholin, Acetylcholin, Pilocarpin, Physostigmin ein. Die in den hinteren Speicheldrüsen sekretiv wie inkretiv ausgeschiedenen Monophenolamine, besonders das Tyramin, geben das Adrenalinsyndrom (dunkle Färbung, große Pupille), wenn die Drüsen gerade beim Töten der Beute in Aktion treten. Beim Hungern, ohne Sekretion der Drüsen, wird die Hautfärbung blasser. *Eledone* enthält mehr von diesen Wirkstoffen und ist meistens dunkler, bei größerer Pupille als *Octopus vulg.* Somit sind diese Unterschiede am größten bei fressender *Eledone* und hungerndem *Octopus*. Wird Blut einer fressenden *Eledone* einem hungernden *Octopus* eingespritzt, so wird dieser vorübergehend dunkler und erweitert die Pupillen.

Ein tyraminartiger, dem Sekretin (aus Schweinedrüsendarm) ähnlicher Stoff wurde im Magen festgestellt. Endokrine Funktionen haben auch die Kiemenbanddrüsen (Kiemenmilzen). Der Wegnahme des einen Paarlings folgen keine Ausfallserscheinungen, wohl aber kompensatorische Hypertrophie der verbliebenen Drüse. Werden beide Organe entfernt, so sistiert das Wachstum, woraus sich ergibt, daß die Kiemenbanddrüsen für das normale Wachstum unbedingt nötig sind. Ferner ist von THORE (1940) ein inkretorisches Organ des Cerebralganglions beschrieben worden, das bei allen untersuchten Decapoden in verschiedener Entwicklung vorkommt, Octopoden aber fehlt. Es besteht aus Bläschen, deren epitheliale Wand ein weites Lumen umschließt, das mit einer fädigen Sekretmasse gefüllt ist. Am primitivsten erscheint das Organ bei *Sepia*, am höchsten, was Größe und Lage der Follikel anbelangt, entwickelt bei *Illex* (Follikel hängen zusammen). Abweichend ist es bei *Loligo* und auch bei *Sepiolo* gebildet.

Auch in der Pericardialdrüse (*Sepia*) wird ein inkretorisches Organ vermutet (KESTNER, O. et KESTNER, E.). Inkretorische Funktion haben zur Hauptsache Pedunculardrüsen, das Corpus subpedunculatum, neurosekretorische Drüsen im Cerebralganglion (bei Decapoden), die Epistel-lardrüse des Stellarganglions, hintere Speicheldrüsen (bei Octopoden), Kiemendrüsen, Kiemenherzanhänge.

Eine elektrische Erregungsübertragung von den Nervenendigungen auf das Erfolgsorgan genügt zur Erklärung der Vorgänge und Wirkungen im Bereich des Zentralnervensystems; für solche des sympathischen Systems und humorale Wirkungen, insbesondere des Kreislaufs und Stoffwechsels, sind Wirkstoffe wie die Monophenolamine und Acetylcholin wichtig.

Sexualhormone scheint es bei C. nicht zu geben. Weder Gonaden noch die accessorischen Drüsen üben einen Einfluß z. B. auf die Regeneration des Hectocotylus aus. Selbst bei völliger Kastration wird der Hectocotylus in normaler Weise gebildet, woraus sich ergibt, daß dieses sekundäre Geschlechtsmerkmal nicht von eigentlichen Sexualhormonen beeinflusst wird.

15. Leuchtorgane. Leuchtorgane besitzen unter Decapoden viele Arten, dagegen fehlen sie bis auf *Cirrothauma* und 2 oder 3 anderen Arten den Octopoden, nur die Vampyromorphen sind meist mit solchen ausgestattet. Es sind mehrere Typen von Leuchtorganen zu unterscheiden. Bei Myopsiden treten 1. offene Leuchtorgane, Wohnkammern leuchtender Microorganismen auf; diese können auch als leuchtender Schleim aus den Kammeröffnungen ins Freie entleert werden (*Heteroteuthis* und ähnlich einige Sepioliden mit offenen Leuchtorganen), 2. können die accessorischen Nidamentaldrüsen als symbiontische Leuchtbakterien kultivierende Mycetome zu Leuchtorganen geworden sein (*Alloteuthis media*, *Rossia macrosoma*, *Sepiolo atlantica* und andere Sepioliden, *Sepia officinalis* und weitere Sepien, *Spirula*, *Loligo forbesi* und andere). Durch den Besitz accessorischer Nidamentaldrüsen sind daher in erster Linie Weibchen, die überdies zur Fortpflanzungszeit stärker leuchten, zur Lichtproduktion befähigt, doch leuchten bei einer Reihe von Arten auch beide Geschlechter (zum Beispiel *Sepiolo atlantica* und

andere *Sepiolen*). Eine Form mit accessorischer Drüse beim ♀, einem accessorischen Drüsenrudiment beim ♂ und gleichfalls rudimentären Leuchtorganen ist *Rossia mastigophora*. Die Leuchtbakterien, die völlig getrennte Bezirke bewohnen können und auch äußerlich durch unterschiedliche Färbung erkennbar sind, werden entweder im Schleim dem Ei mitgegeben (n. PIERANTONI) oder sonst erst später aus dem Wasser aufgenommen. Jugendliche Tiere erweisen sich meist noch nicht infiziert. Mehrere streng symbiontisch angepaßte Arten von Bakterien sind bekannt.

Beim 3. Typ, dem geschlossenen Laternentyp, treten keine Leuchtsymbionten auf. Die Leuchtmasse, die nicht ausgespritzt werden kann, da keine Öffnungen der Leuchtorgane vorhanden sind, erzeugen die Tintenfische selbst; *Spirula*, einige Myopsiden, vor allem aber über 56% aller Oegopsidenarten. Die Farbe des Lichtes ist wie bei den Bakterien-Leuchtorganen blaugrün. Durch besondere Vorrichtungen wie Pigmentkörner, Flitterlagen oder vorgelagerten Chromatophoren, können aber an demselben Tier alle möglichen Farbtöne von Ultramarinblau über Blau, Blaugrün, Grün, Rot, Weiß und Perlfarben, getrennt nach Leuchtbezirken, aufleuchten. Der Bau dieser Leuchtorgane ist recht kompliziert; trichter- oder halbkugelförmige Reflektoren (Tapetum), photogenes Gewebe (Leuchtzellen oder Leuchtmasse), Pigmentmantel oder Lamellen-Zwischenschicht, Linse, CHUNsche Schuppenzellen, Blutlakunen u. a. m.

Auch die das Auge an Umfang übertreffenden optischen Ganglien leuchten bei *Octopoteuthis sicula*.

16. Befruchtung und Entwicklung. Die Befruchtung der Eier findet meist bei der Ablage statt, wenn sie durch den Endteil des Gonoduktes, die Mantelhöhle, den Trichter und am Munde vorbei passieren und dabei mit der Gallerthülle das Sperma mitnehmen. Bei den Sepioiden kann dieses durch die noch dünne Eihülle hindurchdringen.

Zur Ontogenese muß besonders auf die vorzüglichen Ausführungen und Abbildungen von NAEF (1928) verwiesen werden.

Die verhältnismäßig sehr großen Eier haben telolezithal-meroblastische Furchung. Wegen der enormen Dottermenge ist das Gastrulastadium un- deutlich. Dafür bildet sich eine mehr oder minder ausgedehnte Keimscheibe. Die Furchung ist eine symmetrische und zunächst partielle. Die erste Furche liegt in der Symmetrie-Ebene des Eies; sie beschränkt sich auf den animalen Pol (alkalische Substanz: pH 7,8), so daß es nicht zu einer Zerteilung des Eies in 2 Furchungshälften kommt. Senkrecht zur ersten Furche steht die zweite, die das Ei in vier Segmente zerlegt. Die folgenden Furchen gruppieren sich symmetrisch zur ersten Furche, doch so, daß bald ein vorderer und hinterer Abschnitt erkennbar wird. Im vorderen Abschnitt der Keimscheibe bildet sich der Mund, nahe ihrem Hinterende der After, an den Seitenrändern die Armknospen. An die Bildung der Keimscheibe schließt sich die des Dotterepithels an, indem Zellen sich vom Rand der Keimscheibe ablösen und über den Dotter hinwandern, bis sich eine dünne Zell-Lage zum vegetativen Pol (saure Substanz pH 5,0) hinzieht. Sie differenziert sich damit zur Dotterhülle,

die den von der Embryonalanlage mit umfaßten Teil des Dotters umhüllt. Die Zellwucherung, der die Zellen des Dotterepithels ihren Ursprung verdanken, geht von einer bestimmten Stelle des Randes der Keimscheibe aus und rückt bis zur gegenüberliegenden Stelle vor, wo der so gebildete Ring sich schließt. Ein Einschnitt kennzeichnet diese Stelle noch auf späteren Stadien und stellt die Seite des späteren Mundes dar, die Stelle, wo die Zellenwucherung einsetzte, die des After. In Beziehung zur gewaltigen Dottermasse, die nicht wie sonst bei Tiergruppen mit dotterreichen Eiern, seitlich umhüllt wird, bildet sich bei der Entwicklung der C. eine neue Achse, die senkrecht zur Eioberfläche steht. Die schließlich mehrschichtige Keimscheibe legt dann in äußerster Lage als Ektoderm in oberflächlichen Erhebungen und Einsenkungen die äußeren Organe an. Der Mantel nimmt seine Bildung als ringförmiger Wulst nahe der Körperspitze und wächst dann in Form einer Duplikatur mundwärts, wobei auf der Unterseite des Rumpfes eine Mantelhöhle gebildet wird. An den Seiten des Mantels zeigen sich die beiden Trichterlappen, zwischen diesen und dem Mantel die Kiemen. Ebenfalls seitlich, aber außerhalb der Trichterhälften, treten Anlagen des Kopfes hervor und am äußeren ventralen Rande des Keims die ersten Bildungen der Arme. Mit der weiteren Entwicklung überwächst der Mantel die Kiemen und die Trichterhälften, die zum geschlossenen Trichterrohr verschmelzen. Der Mantel umhüllt frühzeitig auch die vom Ektoderm eingesenkte Schalendrüse. Der zwischen den Armen hervorragende Dottersack bildet sich allmählich bis zur Zeit des Ausschlüpfens zurück. Durch dorsales Vorrücken der Arme gelangt der ursprünglich außerhalb der Armanlagen gelegene Mund inmitten des Armkranzes. Als Bildungen am Kopf treten Augenblasen, Statocysten und Gehirn hervor. Ektodermaler Herkunft sind ferner Vorderdarm und Teile des Mitteldarms. Aus der ursprünglich ringförmigen Innenschicht wird außer dem Dotterorgan die Mittel- und Enddarmanlage geformt. Ektoderm und Mesoderm sind anfangs noch nicht deutlich voneinander gesondert. Aus dem Mesoderm werden Bindegewebe, Muskulatur, Knorpel, Blutgefäße mit Blut sowie das epitheliale Coelomsystem herausdifferenziert. Die Genitalzellen gelangen mit diesem erst sekundär in Zusammenhang; primär gehören sie zum Dotterektoderm.

Mit der Entwicklung schließt sich die Öffnung der Schalendrüse. Die Schale wird umhüllt von der Schalenfalte, deren inneres Epithel sich als „sekundäres“ Schalenepithel betätigt und mit dem primären zusammen den Schalensack bildet (bei Octopodiden sekundär Zweiteilung). Am Mantel treten Flossen auf. Statocysten entstehen aus Einsenkungen am Kopf, die sich später ablösen (Rest = KÖLLIKERScher Kanal). Herz und Herzbeutel, Nieren werden paarig angelegt. Die Gonade befindet sich in den frühesten Stadien schon in der definitiven Caudodorsal-Lage und besteht aus drei Schichten: Einer zentralen Bindegewebsmasse, einer allein Protogonien enthaltenden Rindenzone und einem dünnen Epithel, in Fortsetzung des Coelomepithels. Bei der Entwicklung der Gonade bei *Sepia* in NAEFs Stad. XII—XX sind zunächst, abgesehen von einem geringen Zuwachs, im Umfang keine Änderungen zu erkennen. Die Absonderung von Dottermasse in die cau-

dale Coelomböhle im Stad. XVII bewirkt sogar eine gewisse Größenabnahme des Protogonialekernes. Sichtbare Differenzierungen treten erst 4 bis 10 Tage nach dem Schlüpfen ein, wenn die Rückbildung der Dottermasse die Gonade vom Druck befreit. In der weiblichen Gonade dringen die zentralen Bindegewebszellen in die Oogonien-schicht und bilden das Grundgewebe des Ovariums und Follikel-(Coelom)-Epithels. Einige der Oogonien zeigen zuerst meiotische Stadien und gehen zu auxocy-tischen Stadien über. Das Ovar ist bereits in frühester Bildung stark vascularisiert. Der in seinem ganzen Verlauf mesodermale Ovidukt ent-steht als Rinne der Coelomwand; diese Rinne schließt sich zu einem Kanal, der sich vorn in ein Ektoderm-säckchen (Genitaltasche) ein-stülpt, hinten mit offenem Ende auf das Ovarium zuwächst.

Die Bildung der Nidamentaldrüsen des ♀ tritt im NAEFschen Stad. XVII in Erscheinung und geht jeder sichtbaren Differenzierung der Go-nade voran. Die großen wie die vorderen Nidamentaldrüsen entwickeln sich aus Hautdrüsen.

Die Ektodermteile der Gonodukte erscheinen als symmetrische An-lagen früh bei beiden Geschlechtern. Aber die rechte Anlage bildet sich bald zurück; die linke wird viel breiter beim männlichen Tier (Anlage der NEEDHAMSchen Tasche) als beim ♀ (Anlage der Eileiterdrüse). Zur Hauptsache sind die Gonodukte Coelomodukte und werden vom Mesoder-m geliefert.

Die männliche Gonade ist viel weniger vascularisiert. Die Durch-dringung der Außenschicht durch die zentralen Bindegewebskerne ist viel schwächer. Die Spermatogonien-schicht enthält Protogonien-artige Zell-kerne. Mit der Meiosis wird nicht eher begonnen, als bis die Individuen 6 cm lang sind. Bindegewebszellen begrenzen die samentragenden Bän-der, indem sie jeweils Gruppen von Spermatogonien einhüllen.

Hectocotylisierung zeigt sich nicht eher, bevor eine Körperlänge von 6 bis 7 cm (*Sepia*) erreicht ist; offenbar ist sie mit dem Beginn der Spermatogenese gekoppelt.

Dotter, seine Umbildung und sein Kreislauf. Eine durch „Umarbeitung“ von den Follikelzellen gebildete perivitelline Sub-stanz macht den primären Dotter durch Anfärben unterscheidbar. Nahe dem vegetativen Pol, der beginnenden Dottersackbildung, macht sich die Dottersubstanz durch saure Komponenten (pH 5,0) früh kenntlich. Der Dotter wird durch verschiedene, sich einander ablösende Systeme resorbiert. Im periblasto-dia-statischen System erfolgt zunächst die Auf-lösung des Dotters durch Fermente. Es tritt eine morphologische Diffe-renzierung in Gewebe und Organe ein, zu der die Proteine des Bildungs-plasmas und des Dotters beisteuern. Im endothelialen System der Sinus und Blutgefäße werden während der Embryogenese die Spaltungspro-dukte der Vitellasen an die für sie bestimmten Stellen zum Aufbau ge-bracht. Nach einer histochemischen Differenzierung, die im Herbei-schaffen von Aufbausubstanz (Proteide, Lipoide, Fette, Glykogen, Mine-ralstoffe usw.) besteht, folgt die physiologische Differenzierung.

Die Dottermassen des Keimlings (*Loligo*) werden nicht durch den Mitteldarm, der ja vom Dottersack getrennt bleibt, aufgenommen; sie treten, gelöst, auch nicht unmittelbar in die Gewebe über, sondern wer-

den diesen durch den Kreislauf zugeführt. Der embryonale Stoffaustausch vollzieht sich in vier Phasen: 1. Zirkulation vor Ausbildung der zentralen Kreislauforgane, 2. Periode der Verbindung von Dottersacksinus und zentralem Kreislaufsystem, 3. Abbau der äußeren Dotterzirkulation und Periode der inneren Dotterresorption, 4. Zusammenarbeit der pulsatilen Organe.

Phase 1. Auf der Entwicklungsstufe von NAEFs Stadium IX beginnt die Wandung des äußeren Dottersacks sich mittels mesodermaler Mus-

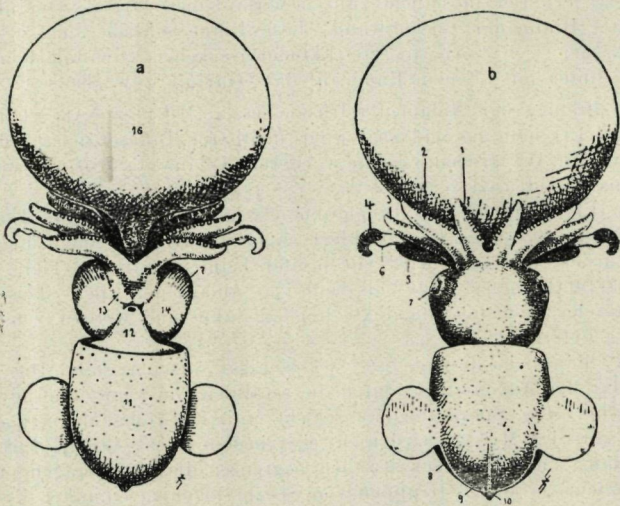


Fig. 34. Embryo von *Rossia macrosoma*, im allg. fertig entwickelt u. wohl auch ohne den mächtigen Dottersack (16) lebensfähig. Stadium XIX. Neapel 9/1 nat. Gr. Ventralansicht (a), Dorsalansicht (b). 1—5 Arme, 6 Schwimmsaumanlage der Tentakelkeule, 7 Cornea, noch ohne Sekundärlid, 8 lateraler, 9 medialer Arm des Hoyleschen Organs, 10 Endtasche, 11 Mantelsack, 12 Trichterrohr, 13 Tentakelgrund, in die röhrenförmige Tentakeltasche versenkt, 14 Riechorgan (n. NAEF).

kelzellen zu kontrahieren. Das erste Gefäßsystem ist ein Blutraum auf der Höhe der Augenanlagen, der später zum Kopfsinus wird; mit ihm verbunden ist ein hinterer Sinus, und das ganze System steht mit dem äußeren Blutsinus des Dottersacks in Verbindung, und zwar durch ein „unteres“ und ein „oberes“ Dottergefäß.

Phase 2. Wenn die Kiemenherzen und der Ventrikel zu pulsieren beginnen, wird das Blut durch das stark verlängerte „untere“ Dottergefäß direkt vom Dottersack in den zentralen Kreislauf gebracht.

Phase 3. Wenn die Armentwicklung die Verbindung des äußeren Dottersacks mit dem Blutkreislauf des Embryos unterbricht, wird durch Kontraktionen der Mundfeldmuskulatur der Dotter nach innen gepreßt; es wird der innere Dottersack ausgebildet, und die Dotterresorption erfolgt durch ein Gefäßnetz dieses inneren Sackes, wo die Dottersubstanz von der dem Dottersyncytium anliegenden, sich relativ spät differenzierenden Leber resorbiert wird. Diese steht in direktem und engem Austausch mit dem Dottersack und ersetzt ihn schließlich im Körper des

Tieres. Das Pancreas hat ebenfalls direkte Verbindung mit der Leber und wird von einem Blutsinus umgeben. Augenscheinlich passiert das Nährmaterial von der Leber durch das Pancreas in den Blutstrom. Besonderen Hinweis verdient dabei, daß die embryonale Leber und Pancreas resorbieren können, was sie ja als ausgewachsene Organe nicht mehr tun. Es beginnt dann die Tätigkeit der pulsatilen Organe (Hohlvene und Komplex der Kiemenherzen und Ventrikel), die zunächst in verschiedenem Rhythmus arbeiten. Auch bei Embryonen, die bereits die Eihüllen verlassen haben, hat jedes der pulsatilen Systeme seinen Rhythmus. Erst spät im Lauf der postembryonalen Entwicklung erfolgt „Concordanz“ im Rhythmus der Kreislauforgane. Zwischen Atembewegungen und Blutkreislauf besteht zunächst kein Zusammenhang. Die Anlage der Kiemen vollzieht sich unabhängig von der Entwicklung der Blutgefäße, dagegen ihre weitere Ausbildung in Abhängigkeit von der Blutzirkulation. Atembewegungen des Mantels beginnen dann, wenn in den Kiemen der Blutstrom nachweisbar ist.

Mit Ausnahme der generativen ist der ausschlüpfende Cephalopode in den wesentlichen Organen sonst wohl ausgebildet. Nur bei kleineiigen Formen finden sich larvenhafte Jugendzustände (Oegopsiden, viele Octopoden) mit noch gehemmten Armanlagen, Armen mit höchst geringer Napfzahl u. a. An planktonische Lebensweise angepaßt, haben sie zunächst nur die allernötigste Ausrüstung miterhalten.

Eine embryonale Drüsenbildung, die dem Embryo das Schlüpfen ermöglicht, ist das „HOYLESche Organ“. Es ist eine Schlüpfdrüse, in welcher eine Protease gebildet wird, die erst im Augenblick des Schlüpfens wirksam und dabei noch von anderen, in ihrer Bedeutung untergeordneten, eiweißauflösenden Fermenten unterstützt wird. Außerdem enthält es auch eine schwache Amylase. Die borsten-, pinsel- oder samtartigen Chitinbildungen, die KÖLLIKERSchen Büschel, auf der Haut jüngster Octopoden haben beim Schlüpfen keine Bedeutung, da sie sich oft erst in Stunden nachher entfalten (vgl. im übrigen S. 498 u. 683—684).

17. Verheilungs- und Regenerationsvermögen, Anomalien, Verstümmelungen, Autotomie. Das Verheilungs- und Regenerationsvermögen bei C. ist recht beachtlich. So werden Hautwunden geschlossen und Verletzungen geheilt, verlorene Saugnäpfe ersetzt. Das Regenerationsvermögen von Octopoden war schon ARISTOTELES und PLINIUS bekannt. Es erfolgt z. B. Ersatz von Armen, sogar verzweigte Armanden entstehen. OKADA fand an *O. vulg.* einmal 68 Verästelungen an den 8 Armen, wobei der vierte rechte 23, der dritte 6, der zweite keine und der erste 5 — auf der linken Seite —, der erste 3, der zweite 3, der dritte 16 und der vierte 12 aufwies. Die Verästelungen sind lateral als Bifurkation 26mal, lateral als Trifurkation 17mal, dorsal als Bifurkation 17mal, dorso-lateral-gemischt 3mal, als subkutane 4mal und als ventrale 1mal ausgebildet. (Es ist nicht unwahrscheinlich, daß solche Vorgänge mit zur Entstehung der Sage von der Hydra oder dem Medusenhaupt beigetragen haben.) Bei *Octopus* ersreckt sich die Regeneration sogar noch auf das Auge bis zur Wiederkehr der Lichtempfindlichkeit. Bei *Eledone* ist Ersatz von Armen beobachtet worden, auch sonst

bei Octopoden viele Naturregenerate. Weit eingeschränkter ist das Regenerationsvermögen bei Decapoden. Regenerate kleiner Teile von Flossen, Schutzsäumen der Arme, Augenlidern, des Mantelrandes können ebenfalls sowohl aus freier Natur erhalten wie in Gefangenschaft leicht er-

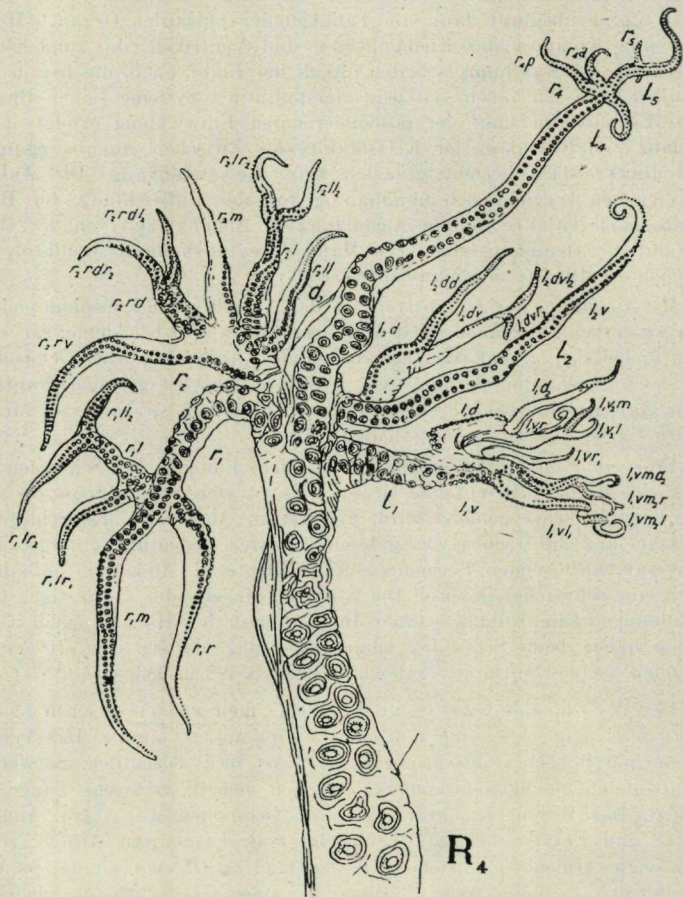


Fig. 35. Teratologische Armverzweigungen (Rechter Ventralarm, R 4, Innenseite) bei *Octopus vulgaris* (n. OKADA).

zeugt werden. Schwere Verletzungen der Schale werden noch regeneriert, wie mißgestaltete Schulp von *Sepia off.* oder Schalenverbildungen anderer Arten (auch bei Nautiloiden und den *Argonauta*-Brutschalen) dartun. Auch Saugnäpfe (bei *Loligo*, *Illex* u. a.) werden ersetzt, jedoch nicht experimentell. Ja, es soll kompensatorisch Regulation vorkommen, indem an Stelle eines verlorengegangenen Armes der benachbarte Bukkalpfeiler

auswächst (nicht experimentell). Als abnorme Regenerate sind gegabelte Armenden (auch bei Decapoden), eine kleine Nebenflosse auf der Hauptflosse bei *Sepia off.*, Verbildungen und Asymmetrien in der Radula, Anomalien der Tentakelkeule bei *Alloteuthis subulata*, indem die rechte Keule schwächer, mit breiteren Schutzsäumen, vergrößerten Marginalnäpfen im Proximalteil und mit weniger Ringzähnen als normal war (ADAM), Verzweigung der Kieme bei *Loligo*, Verdopplung der rechten Kieme bei *Octopus niveus*, doppelseitige Hectocotylistation z. B. bei einigen Sepioliden, *Eledone cirrosa*, *Octopus vulgaris*, *Illex*, übersteigerte Armzahl (bei *Octopus*, *Eledone*), Verminderung der Armzahl auf 7 (bei *E. cirrosa*), ein krüppelhafter, nahezu völlig in der Schirmhaut eingeschlossener rechter Ld-Arm (bei *E. cirrosa*), Verdoppelung der Saugnapffreien bei *Eledone*, ein überzähliger rechter Geschlechtsang bei einer männlichen *Eledone moschata* oder ein Fall bei *Alloteuthis media*, wo ein sonst normal entwickeltes reifes ♂ mächtige, wenn auch nicht ganz normal ausgebildete Nidamentaldrüsen (aber keine accessorischen Nidamentaldrüsen!) zeigte, beobachtet. Viele Fälle abnormer Gestaltung bei Embryonen sind bekannt, z. B. Duplicitas cruciata bei einem *Sepiola-intermedia*-Embryo.

Auch experimentell können bei der Entwicklung des Keimes Veränderungen und Absonderlichkeiten hervorgerufen werden. Durch Zusatz von Salzen wie LiCl oder MgCl₂ treten asymmetrische oder halbseitige Anomalien, Hemmungsbildungen, Cyclopien und weitere Mängel und Defekte auf.

Die einzelnen Organe erweisen sich weitgehend zur Selbstdifferenzierung befähigt. Auf NAEFS Stadium XII sind sie bereits irreversibel determiniert. Die Histiogenese verläuft dabei unabhängig von der Organogenese (RANZI).

Bei Wegnahme größerer Dottermengen wird die Entwicklung und Formbildung des Keimlings nicht gehemmt. Wird fast die ganze vegetative Hemisphäre des Eis abgetrennt, so vollendet der Embryo seine Entwicklung ganz normal und weicht auch in der Größe nur unerheblich von Kontrolltieren ab. Bei Entfernung von $\frac{2}{3}$ oder von etwas mehr als $\frac{2}{3}$ der Dottermasse entstehen auch noch normale, aber beträchtlich kleinere Embryonen. Erst wenn nahezu der ganze Dotter abgeschnürt ist, treten Mißbildungen auf, die sich vor allem in Asymmetrien äußern. Da diese aber mit der Zeit abzuklingen scheinen, wir der Dottermangel diese nicht allein verursachen. Solche Embryonen erreichen an Größe noch die Hälfte der Normaltiere.

Doppelte Hectocotylistation tritt bei *Octopus* etwa im Verhältnis 1 : 4500 auf. Bisher ist anscheinend nur ein Fall von Hermaphroditismus bei C. bekannt geworden (PICKFORD).

Autotomie der Arme erfolgt bei *Octopus defilippii*, Regeneration wiederum rasch und vollständig. Regelmäßiger Verlust der Tentakel in der Jugend tritt ein bei den Octopodoteuthiden und den *Gonatopsis*-Arten.

Verstümmelungen an den Tentakeln oder ihren völligen Verlust findet man oft, vielfach auch bei großen C., z. B. *Sthenoteuthis*; sie

mögen auf Kämpfe mit anderen Cephalopoden oder mit Cetaceen bzw. anderen Feinden zurückgehen.

Nach operativen wie elektrophysikalischen Eingriffen am Gehirn von *Octopus* können in kürzester Zeit gewebliche Veränderungen und Umgestaltungen im Nervensystem vor sich gehen; es resultiert eine schnelle Wiedererlangung gewisser Reaktionsfähigkeiten. Auch sonst erfolgen im Nervensystem Regenerationen. Nach Durchschneidung der Stellarnerven wachsen regenerierende Fasern direkt in die Muskulatur ein, ohne erst Verbindung mit dem peripheren Nervenstumpf zu suchen. In Regeneraten (Armen, Saugnäpfen) bilden sich Nervenendigungen neu, und zwar formen sich die Saugnäpfe zu gleicher Zeit wie die Zentralachse der Nerven, wobei die distal des Regenerats stehenden Näpfe in gewebbildender Hinsicht zunächst noch nicht innerviert sind. Die auf halbem Wege liegenden haben bereits Endigungen, die sich im Wandring verzweigen, die basal stehenden, bereits gut differenzierten, sind vollständig im Saugring wie im Wandring innerviert. Die Saugnäpfe wirken also als Attraktionszentren auf den Zentralnervenzweig der Arme, von dem die Innervation mit sensiblen und motorischen Fasern ausgeht (in Übereinstimmung mit der Neuretropentheorie CAJALS).

Vier Wochen vergehen bei der Regeneration von *Octopus vulgaris*, bis der ersetzte Arm seine ursprüngliche Form annimmt, eineinhalb Monate, bis der Arm auf eine Länge von 1 auf 2 cm regeneriert ist. Nach der vierten Woche setzt auch erst Pigmentation der regenerierten Teile ein. Chromatophorenervenregeneration tritt nach 111, 126 oder 134 Tagen bei Cephalopoden ein. Überleben von Einzelorganen kommt z. B. vor im spontan losgelösten Hectocotylus.

Autophagie der Arme kommt wohl als Gefangenschaftsanomalie bei gefangen gehaltenen (nur bei solchen?) Octopoden (*Octopus*, *Eledone*) vor.

18. Maße. Unter den noch jetzt lebenden C. gibt es sowohl Riesenformen (*Architeuthis*, bis über 20 m Länge) und zwerghaft kleine (*Idiosepius pygmaeus*, wenig über 10 mm messend). Auch bei den im Gebiet der Nord- und Ostsee auftretenden Tintenfischen ist die Größe der einzelnen Arten recht unterschiedlich. Mit *Architeuthis* sind Riesen von fast 10 m, an der norwegischen Küste sogar von 17 m Länge angetrieben worden. Die Sthenoteuthinen erreichen ebenfalls beträchtliche Maße (mehrere Meter), von den Oegopsiden weiterhin *Ommatostrephes sagittatus* (gelegentlich bis 1,5 m Gesamtlänge). Die Myopsiden bleiben viel kleiner; von diesen ist die größte Art *Loligo forbesi* (Gesamtlänge bis fast 1,5 m). Auch *Loligo vulg.* erreicht gelegentlich eine Länge von über 1 m (bei Cromer, 1 ×). Die kleinsten Arten des Gebietes sind *Sepiella pfefferi* (ventr.-Mantellänge 12,1 mm, Gesamtlänge ca. 37,5 mm) und *Sepietta neglecta* (ventr.-Mantellänge 14 mm, Gesamtlänge ca. 50 mm). Von den Octopoden sind die Formen des Profundals (*Bathypolypus*, *Graneledone*, *Eledone cirrosa zellandica*) klein; *Octopus vulg.* erreicht in der Nordsee ca. 90 cm und *Eledone cirrosa* (mit weit kürzeren Armen) sogar 105 cm Länge.

An Maximalmaßen (in cm) für C. des Gebietes der Nord- und Ostsee sind zu nennen:

	ventrale Mantellänge		Gesamtlänge		
	♂	♀	♂	♀	
<i>Eledone cirrosa</i>	12	20,2	20,5	105	(Golf v. Gascogne bis 65; Brit. W-Küste 55,8, Mittelmeer 32)
<i>Eledone cirrosa zetlandica</i>	6,5		16		
<i>Octopus vulgaris</i>		13,5	ca. 90		(Mittelmeer 100—300)
<i>Bathypolypus arcticus</i>	6	~ 5	17,2	14,8	♂ 20,2—29,2 (NW-Atlantik) ♀ 36 n. VERRILL
<i>Graneledone verrucosa</i>	9	16,2	32,3 (20,2—36)	58,5 (29,2—36)	(Norw. Küste n. GRIEG)
<i>Sepia officinalis</i>	21	23,5	bis 47,7		(N-amer. Küste)
Schulp:		26,5			(Mittelmeer b. 50; Tentakel bis 30)*
<i>Sepia orbignyana</i>			7,62		
	(ca. 6)		ca. 17,5—22)		Mittelmeer
Schulp:			9,7		
<i>Sepia elegans</i>		(4,2)	(7,6)		(7—10; Mittelmeer)
<i>Rossia macrosoma</i>	4,8	5,4	12,7—25,4		(Mittelmeer gelegentl. bis 14)
<i>Allorossia glaucopsis</i>	3,8	3,6	bis 8		
<i>Sepiolo atlantica</i>		2,1	bis 4		
<i>Sepiolo aurantiaca</i>			4		Mittelmeer 3,5
<i>Sepiolo pfefferi</i>	1,21	1,20	ca. 3,75		
<i>Sepietta oweniana</i>		2,15	4, selten b. 6,5		
<i>Sepietta scandica</i>			4 und größer, bis 7,5 (♀)		
<i>Sepietta neglecta</i>		1,4	bis 5		
<i>Loligo vulgaris</i>	29—35	23—27	ca. 70 (♂♂ größer, über 100 (Cromer) Mittelmeer 50		
<i>Loligo forbesi</i>	76	55	üb. 100 80 Gesamtlg. 1,5 m		
			Mittelmeer 48		
			(ohne Tentakel 80)		
Gladius:		55,9			
<i>Alloteuthis subulata</i>	11,4 -14,0	11,5	18,0 -21	ca. 12,7	Mittelmeer 20
<i>f. autumnalis</i>	12,5	12,1		ca. 16,5	
<i>Alloteuthis media</i>	6,8 (Neapel)	6,75			Mittelmeer 15
<i>Onychoteuthis banksi</i>	ca. 15				(sonst größer)
<i>Gonatus fabricii</i>	(20)		(über 30)		(Norw. Gebiet)
<i>Architeuthis (monachus, dux)</i>	ca. 200		472		(1700 Norw. Küste)
Gladius:	fast 200				(Jütische Küste)
<i>Architeuthis harveyi</i>				617	
<i>Architeuthis clarkei</i>	152,4		mindest.	579 (617)	
<i>Brachiteuthis riisei</i>	3,3				

*) maximal: Mantellänge 38, Tentakeln bis 50, Gesamtlänge bis 91 cm.

	ventrale Mantellänge		Gesamtlänge		
	♂	♀	♂	♀	
<i>Illex coindetii</i>	15,3		38,8		Mittelmeer 39 (im Geb. meist viel kleiner) Mittelmeer (mittl. Gr.) 40,5 Mittelmeer (14)
<i>Todaropsis eblanae</i>	10,5		23—28,7 (♀)		
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	53—73		bis 150		
<i>Sthenoteuthis bartrami</i>	53			214—	(sonst noch größ.)
<i>Sthenoteuthis caroli</i>		71— 76,5		217,3	
<i>Sthenoteuthis pteropus</i>	91,5		179,1		

19. Gewicht. Bei den Riesenformen kann das Gewicht ganz enorm sein. Riesenexemplare von *Architeuthis* mit 6,3 m Mantellänge oder ca. 17 bis 19 m Gesamtlänge sind (von PÜTTER) auf 2500 bis 5000 kg berechnet worden auf Grund der Tatsache, daß ein Kalmar von 1 m Mantellänge bereits bis 20 kg wiegt (?). Eine *Architeuthis* von 16,76 m (bei 6 m Länge und fast 1 m Durchmesser des Rumpfes) wird auf 29 Tonnen, mit Tentakeln auf 30 Tonnen angegeben. Bei anderen wurde nach Armen von 12,8 m bzw. 14 m die Rumpflänge sogar auf über 7 m und einen Durchmesser von 1,5 m berechnet, was einer Gesamtlänge von über 20 m und einem mutmaßlichen Gewicht von 42 Tonnen entsprechen könnte (M. E. et N. MACGINNITIE). *Architeuthis clarkei* von über 1,5 m ventraler Mantellänge und 6,17 m Gesamtlänge wird auf 108 kg geschätzt (ROBSON). Ein *Octopus vulgaris* von 3 m Länge (Nizza) wog 25 kg (VÉRANY). Sehr große *Sepia officinalis*, mit einer Körperlänge von 30 bis 35 cm, erreichen (im Mittelmeer) ein Gewicht bis 5 kg (VÉRANY). *Ommatostrephes sagittatus* erreicht bis 15 kg. Sein Durchschnittsgewicht beträgt 1 kg. Das Gewicht der *Sthenoteuthis caroli* von 1,48 m (Juist) betrug 13,1 kg. *Loligo* wiegt bei 1,2 m Gesamt- oder 0,5 m Mantellänge 1,6 bis 2 kg.

20. Wachstum und Alter, Wachstumsproportionen. Das Wachstum erfolgt bei Tintenfischen außerordentlich rasch. Sie gehören zu den am schnellsten wachsenden Tieren überhaupt. NAEF sah junge Octopoden während einer Woche um das Doppelte an Gewicht zunehmen. LO BIANCO gibt für *Octopus vulg.* z. B. folgende Zahlen an:

Tier A am 8.8. (1906)	65 g	Tier B am 30.8.	100 g
6. 10.	600 g	10. 10.	410 g
12. 11.	1300 g	22. 11.	1150 g
19. 12.	1770 g	14. 12.	1500 g
25. 1. (1907)	1930 g		
19. 3.	1880 g*)		
27. 4.	2400 g		

*) Temperatursturz auf 8,6 Grad und demzufolge Nahrungsverweigerung. Während der ersten 8 Wochen hat sich also das Gewicht bei Tier A fast verzehnfacht, in 18 Wochen verdreifacht, in 36 Wochen fast vervierzigfacht. Hierbei ist jedoch eine Abhängigkeit von der Temperatur festzustellen.

Für *Loligo vulgaris* im Mittelmeer werden von LO BIANCO angegeben:

Junge im Juli	mittl. Länge	5 cm
im September		12 cm
im Dezember	ca.	20 cm (und fortpflanzungsfähig),

nach TINBERGEN und VERWEY umgerechnete, von RAJA (1935) gemessene im Mittelmeer

	ventrale Mantellänge	
Juli	1—4 cm; durchn. = 1 cm	
August	1—6	3 cm
September	1—7 cm	4 cm
Oktober/November	4—10 cm	7 cm
Dezember/Januar	9—16 cm	12,5 cm

Ähnlich liegen die von TINBERGEN und VERWEY für *Loligo vulgaris* bei den Helder mitgeteilten Werte. Die schematische Übersicht des Wachstums der ♂♂ läßt dies deutlich erkennen.

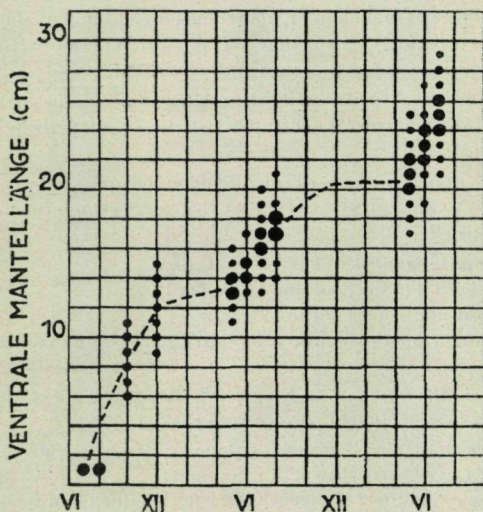


Fig. 36. Schematische Übersicht der Größen- bzw. Wachstumsklassen der ♂♂ bei *Loligo vulgaris* (holländ. Küste bei den Helder) (n. TINBERGEN et VERWEY). (römische Zahlen = Monat)

Das Wachstum von *Loligo pealei* (aus Massenfängen von VERRILL berechnet) beträgt:

Monate	VI	VII	VIII	IX	XI	V—VII	Bemerkung.
Mantellänge	Schlüpfen d. Jungen	30—48	50—68	60—62 (110)	79—85 (90)	152—188	1-jährig
					♂ 200—275		2-jährig
					♀ 175—225		1)
					300—425		3-jährig
							2)

1) Wahrscheinlich alles 1-jährige.

2) Wohl richtiger 2- oder 1½-jährige.

Ausgewachsen mit 40 cm Mantellänge und geschlechtsreif ist *L. pealei* im 2. Jahre.

Die Wachstumsgeschwindigkeit (ventr. Mantellänge) bei *Alloteuthis subulata* ist n. GRIMPE (Deutsche Bucht) und n. JAECKEL (Beltsee, Kattegat, Skagerrak):

(Monat)	V—VI	VI—VII	VII—VIII	VIII	VIII—IX	IX	IX—X	X	XI	XII	I	II	III	IV
Deutsche Bucht	Eier	2,1	3,2	11,5	19,4		28,6							(fehlt in diesem Gebiet)
Beltsee, Kattegat, Skagerrak						22,3		33,7	45,2	49,9	...			

Der in Japan wirtschaftlich wichtige und viel (jährlich bis 70 Millionen kg) gefischte *Ommatostrephes sloani pacificus*, der eine Größe von ca. 25—30 cm erreicht, gilt im Laufe eines Jahres für ausgewachsen (MADOKA, SASAKI). Doch können reife Individuen wie auch bei anderen Arten, z. B. der einjährigen *Alloteuthis subulata*, länger leben und weiter wachsen. Ehe sie ihren riesenhaften Körperrumfang erreichen und zur Fortpflanzung gelangen, brauchen die Riesentintenfische zweifellos trotz schnellen Wachstums bei vorzüglichen Ernährungseinrichtungen und guter Ausnutzung der Nahrung eine längere Zeit. A. WEISMANN schreibt ihnen noch eine Lebensdauer von Jahrzehnten zu.

Auf Grund ihrer Größe wird das Alter von C. im allgemeinen sehr überschätzt. Infolge ihres Wachstumes ist dieses aber als relativ kurz anzuschlagen.

An Lebensalter für C. wird im allgemeinen nur 1 Jahr angenommen (LO BIANCO, NAEF, GRIMPE, HOFFMANN), im besonderen ist an Lebensdauer anzugeben bei:

(großen) *Octopus vulgaris* mehr als 1 Jahr,
Eledone moschata 1 Jahr (und mehr n. LO BIANCO),
Eledone cirrosa mehr als 1 Jahr,
Sepiolinae möglicherweise nur $\frac{1}{2}$ Jahr (2 Fortpflanzungsperioden im Jahr!).

Sepia officinalis bis zu 5 Jahren.

Rossia macrosoma 1 Jahr (n. RACOVITZA),

Loligo vulgaris 3jährige ♀♀ sehr selten, ♂♂ schon eher 3jährig,

Loligo pealei 1—3 Jahre (bzw. 2—4 Sommer).

Loligo opalescens kaum 2 Jahre (Kaliforn. Küste, n. MACGINNITIE),

Alloteuthis subulata 1 Jahr (n. GRIMPE). Exemplare erreichen eine Mantellänge von 30—40 cm (im Oktober) und zeigen beim Verlassen des Gebietes bereits Spuren geschlechtlicher Differenzierung. Die Art ist 18 Monate in Gefangenschaft gehalten worden.

Ommatostrephes sagittatus 2 Jahre (Island).

Das Wachstum ist bei C. sonst unbegrenzt, besonders bei den ungestört lebenden Tiefseearten, die damit gewaltige Ausmaße erreichen können. Doch ist es mit zunehmendem Alter nicht mehr so bedeutend und nimmt nur noch um geringe Prozente zu.

Wachstumsproportionen zeigen sich besonders deutlich in der Entwicklung der Flossen; diese sind bei alten Stücken größer, d. h. länger und breiter als bei jungen. Dies zeigen die von derselben Art gegebenen Abbildungen in der Literatur. Mit ganz wenigen Ausnahmen ist

die Zunahme der Flossengröße mit dem Wachstum ein allgemeines Gesetz bei den Cephalopoden¹⁾.

Das Flossenwachstum erfolgt z. B. bei *Loligo forbesi* allmählich bis zu einem gewissen Maximum. Dieses Maximum erreichen nun weibliche Tiere bereits bei einer Mantellänge von rd. 150 mm (80%), die männlichen dagegen erst bei einer solchen von rd. 150 mm (80%), die männlichen verringert sich die relative Größe der Flossen wieder ganz allmählich, wenn sie auch absolut weiter zunimmt. Bei den jüngsten, noch ganz „larvalen“ Tieren verhält sich die Flossenlänge zur Mantellänge etwa wie 1 : 6 (16,7%); bei Individuen von 10 mm ventraler Mantellänge und wenig mehr beträgt diese Proportion etwa 1 : 4 (25%), steigt dann (♀ ♀) bei 147 mm ventraler Mantellänge auf 80%, um dann bei weiterer Größe wieder zu fallen, bei ♂ ♂ von 197,5—292 mm ventraler Mantellänge auf 84 (82,6%), um dann weiter bei z. B. 480 mm ventraler Mantellänge auf 71% zurückzugehen.

Das Maximum der relativen Flossenlänge und Eintritt der beginnenden Reife fallen annähernd zusammen. So erscheint das Ansteigen bzw. Maximum der Flossenentwicklung als Ausdruck der höchsten Lebensenergie. Die Ei- und Samenreife, die Vorbereitung auf das Geschäft der Begattung und Eiablage schwächen andererseits die Tiere, die Folge davon ist eine Herabsetzung der Vitalität, die sich wohl wieder in vermindertem Flossenwachstum äußert (GRIMPE, 1925). Unterschiedlich zwischen jüngeren und adulten Tieren sind mitunter die Wachstumsproportionen der Arme, besonders bei Oegopsiden. Zum Teil mögen solche Abweichungen mit der Entwicklung aus zunächst larvenartigen Stadien erklärt werden.

Über embryonale wie postembryonale Gewichtsvariationen bei *Loligo vulg.* aus dem Golf von Neapel hat M. RAJA Untersuchungen einzelner Teile wie Mantel, Ganglien, Augen, Linse, „Weißer Körper“, Kiemenherz, Kieme, Leber, Tintenbeutel, Kiefer und Gladius im Verhältnis zum Gesamtgewicht angestellt.

Ein *Eledone cirrosa*-♀ von 42 mm ventr. Mantellänge hatte trotz verhältnismäßig geringer Größe schon einen hohen Grad der Geschlechtsreife erlangt, ja war vielleicht schon vollreif (HERTLING, 1936).

Über Größenverhältnisse einiger Loliginiden-Arten oder auch von *Ommatostrephes sagittatus* im Gebiet zahlreiche Angaben, besonders von GRIMPE, SPÄRCK, TINBERGEN et VERWEY, STEVENSON, TEN BROEK, LÖNNBERG. Dazu ältere Angaben.

Systematik und Diagnostik, Verbreitung

Klasse: **Cephalopoda** Schneider 1784, Cuvier 1798.

Unterklasse: *Protocephalopoda* Grimpe 1922, *Tetrabranchiata* Owen 1836, *Ectocochlia* Schwarz 1894, *Tomochonia* Haeckel 1896, *Tentaculifera d'Orbigny* 1840; Alt-Tintenfische (nicht im Gebiet).

Unterklasse: *Metacephalopoda* Grimpe 1922, *Dibranchiata* Owen 1836, *Endocochlia* Schwarz 1894, *Gamochonia* Haeckel 1896, *Coleoidea* E. W. Berry 1928, *Acetabulifera d'Orbigny* 1840; Neu-Tintenfische.

¹⁾ Zu bemerken ist jedoch, daß schlechte Konservierung die Flosse vergrößern kann.

Ordnung: **Octopoda** Leach 1817, Naef 1916, Thiele 1934, Robson 1929, *Octobrachia* C. R. Boettger 1952.

Körper mehr oder minder kurz, sackförmig, mit oder ohne Flossen. Innere Schale rudimentär oder völlig rückgebildet. Leuchtorgane selten vorhanden. Mantel am Rücken fast immer mit dem Körper verwachsen. Der Kopf trägt 8, meist an Länge wenig verschiedene Arme, die durch eine mehr oder weniger breite Schirmhaut miteinander verbunden sind¹⁾. Mund ohne Bukkalmembran. Tentakel fehlen. Saugnäpfe meist ungestielt, radiär gebaut, fast immer in 1 oder 2 Längsreihen angeordnet. Trichter meist ohne Klappe. Von den Armen oft ein Arm (der 3.) als Kopulationsorgan verändert (hectocotyliert). Leibeshöhle verengt und Pericard rückgebildet. Meist 2 Eileiter ausgebildet. Penis mit einem Blindsack.

Der Organisationshöhe nach dürften sie über den Decapoden stehen. Den Übergang zwischen beiden Ordnungen vermitteln die Vampyromorphen, vielleicht eine eigene Ordnung.

1. Unterordnung *Vampyromorpha* Robson 1929; *Vampyromorphae* Grimpe 1917; *Eurytreta* Joubin 1920; *Odontoglossa* Naef 1922; *Protopinnata* Sasaki 1929; *Dicerata* Joubin 1929; *Vampyroteuthacea* Thiele 1934.

Mit ein oder zwei Paar Flossen und einer einzigen Reihe von (bei einigen Formen auch gestielten) Saugnäpfen und daneben mit paarigen Cirren auf jedem der acht Arme. Zwischen den 1. und 2. Armen fadenförmige, kontraktile Fortsätze in einer Grube der Velarhaut (Velarfilamente. Umbrellarorgane, Vestigialarme, Tastfäden, „Tentakel“). Mantelöffnung weit, bei einigen Gattungen Schließapparat ähnlich dem der Decapoden. Trichter groß und mit Klappe. Radula normal entwickelt; Zähne unicuspidat. Die Ganglien des Zentralnervensystems (soweit bekannt) abgesetzt und mit getrennten brachialen und oberen buccalen Ganglien. Subapical gelegener unpaarer Schalenrest gladiusähnlich. Als Bewohner der Tiefsee ohne Vertreter im Gebiet.

2. Unterordnung *Palaeoctopoda* Naef 1921 (ausgestorben).

3. Unterordnung *Cirrata* Grimpe 1916, Robson 1929; *Cirromorphae* Grimpe 1917; *Cirromorpha* Robson 1932; *Cirroteuthoidea* Berry 1920 (Naef 1923); *Cirroteuthacea* Thiele 1934; *Stenotreta* Joubin 1920; *LioGLOSSA* Lütken 1882 (Naef 1922); *Pteroti* Reinhardt et Prosch 1848.

Mit fransenartigen Cirren neben den Saugnäpfen, ohne Velarfilamente. Mantel mit enger ventraler Öffnung, manchmal mit dem Trichter verwachsen. Leuchtorgane, Schließapparat, Tintenbeutel, hintere Speicheldrüsen fehlen. Radula rückgebildet (oder fehlend). Flossen groß. Schalenrest sattel-, reifen- oder stabförmig. Rechter Ovidukt fehlt. Vorderdarm kropfförmig.

(Keine Vertreter im Gebiet; nur ältere zweifelhafte Angabe.)

¹⁾ Die Schirmhautanordnung wird durch ein von Robson 1929 eingeführtes Formelschema symbolisiert (dazu Fig. 83, Seite 721, Fig. 1, Fig. 2, Fig. 3, Fig. 4). Jeder Sektor wird nun mit Buchstaben bezeichnet wie in den 4 Figuren. Die Formel wird durch die Buchstabenreihen in der Reihenfolge der Größe der Sektoren, für die sie stehen, ausgedrückt. Eine Schirmhaut wie in Fig. 1, radiärer Typ, würde also A=B=C=D=E eine solche wie in Fig. 2 als ABCDE, in weiteren Beispielen eine solche wie in Fig. 3 EDCBA oder in Fig. 4 CD=BEA sein. [Bei allen Indexzahlen (von Robson) wird größter, mittlerer und kleinster Wert angegeben.]

4. Unterordnung: *Incirrata* Grimpe 1916, *Polypodoidea* Naef 1921, *Octopodoidea* Grimpe 1925.

Mantel ohne Flossen oder durch feine Längskanten am Mantelsack angedeutet. Arme mehr oder weniger lang, meist mit 1 oder 2 Saugnapf-reihen, ohne Cirren. Meist ein Arm, linker oder rechter Laterodorsalar-m hectocotylisiert. Trichter ohne Klappe. Radula gut ausgebildet, gewöhn-lich heterodont. Beide Eileiter erhalten. Schalensack früh in 2 Hälften divergierend, später z. T. völlig verschwindend. Schalenrudiment höch-stens durch 2 Knorpelstäbchen im Mantel repräsentiert. Kropf (mit Aus-nahme der Bathypolypodiden) vorhanden.

Gruppe (Tribus) I *Argonautida* Naef 1912), Robson 1929 (nicht im Gebiet). Gruppe (Tribus) II *Heteroglossa* Naef 1921.

Incirrate Octopoden ohne auffälligen Geschlechtsdimorphismus, außer dem der Veränderung des 3. rechten oder linken Arms (sehr selten beide) als ♂-Kopulationsorgan. Hectocotylus nicht selbständig, besteht im we-sentlichen aus einem distalen, mehr oder minder deutlichen, napflosen Löffel (Ligula), davon an der Innenseite einem ausgußschnabelartigen Ap-paratus copulator (Calamus) und auf dem Rande der an ihm ventral heraufziehenden Schirmhaut einer zum Apparatus führenden Gleitrinne für die Spermatophoren. Schließapparat besteht aus schwachem Kopf-und Mantelanteil. Letzterer kann auch fehlen. Radulazähne verschieden. Höchstens in der mittleren Reihe mehrzinkige Zähne, während die der beiden jenseits anschließenden Reihen nie mehr als zwei Zinken tragen. Ein- oder meist zweireihige Anordnung der Saugnapfe. Schalenreste als „Knorpelstäbchen“ stets nachweisbar.

Sippe (Stirps) *Octopodacea* Thiele 1934.

Ein oder zwei Reihen von manchmal ziemlich großen Saugnapfen. Velarsaum schmal. Ohne echte Flossen, aber z. T. mit zarten Haut-leisten oder Flossensäumen längs der Mantelseiten. Schale rudimentär, zwei schräg zu beiden Seiten, im Muskelmantel steckende, median nicht zusammenhängende „Knorpelstäbchen“, die auch völlig verschwunden sein können. Mittelplatte der Radula gut ausgebildet, manchmal mit Nebenzacken, innere Zwischenplatte klein, äußere mit breiter Basis, eine schuppenförmige Randplatte vorhanden. Ein Arm (III. — meist der rechte —) hectocotylisiert; mit einem Canalis seminalis, der meist in einer kegelförmigen Papille (Calamus) endet und einem löffeartigen End-teil (Ligula), oft mit Querfurchen. Geschlechter im übrigen nicht auffal-lend verschieden.

Fam. *Octopodidae* d'Orbigny 1845, Chun 1913, Grimpe 1933, Can-traine 1840, Naef 1912; *Polypodidae* Hoyle 1904, Grimpe 1920.
(Diagnose bei Naef 1923.)

Tintenbeutel vorhanden (bis auf Bathypolypodidae). Kiemen mit in-neren und äußeren Blättern. Kropf meist gut ausgebildet. Arme selten über die Mitte hinaus durch Schirmhäute verbunden. Trichterorgan W-oder VV-förmig.

IX. b₃ 36 Jaeckel, Tierwelt der Nord- und Ostsee

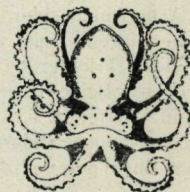


Fig. 37

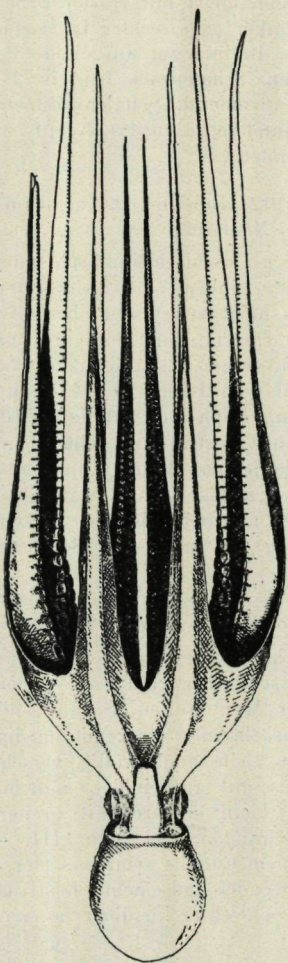


Fig. 38

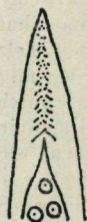


Fig. 39a



Fig. 39b

Fig. 37. Junger *Octopus vulgaris*, lebend gez. (n. NAEF).

Fig. 38. *Octopus vulgaris*, halbwüchsiges ♂ (n. NAEF).

Fig. 39. Hectocotylus von *Octopus vulgaris*, a) Ansicht von der Arminnenseite, (n. ROBSON). b) von der Seite (n. MEYER).

Unterfam. *Octopodinae* Grimpe 1921, Thiele 1934.

Tintenbeutel stets vorhanden. Saugnapfanordnung zweireihig. Eier klein. Meist in wärmeren Meeren nahe der Küste lebend.

Octopus Lamarck 1798; *Polypus* Schneider 1784¹⁾, Hoyle 1901. (Diagnose bei Naef 1923.)

Arme mit mäßig breiter, in der Regel symmetrischer Velarhaut. Rechter 3. Arm hectocotylisiert. Ohne flossenartigen Saum am Mantel. Mantelöffnung weit, Penisvertikel einfach. Eier klein (unter 5 mm Länge).

Octopus (O.) *vulgaris* Lamarck 1798. (Diagnose bei Naef 1923, Robson 1929.)

Länge bis 90 cm (Nordsee), sonst auch größer. Die größten Exemplare sind Männchen.

Armlänge rechts 2, 3, 4, 1; links 3, 2, 4, 1; nicht auffallend untereinander verschieden. Längste Arme = 4 — über 5 × der Mantellänge.

Farbe gelblich-braun bis grau (im Zustand der Erregung braune, rote und gelbe Töne). Haut pflasterartig gefeldert, mit sehr undeutlichen, unregelmäßigen Warzen. Großer Augencirrus. Kopf länger als breit. Saugnapfe max. $\varnothing$ 13% der Mantellänge. Schirmhautindex 20, flach (Formel CDBEA oder CDEBA). Trichterorgan W-förmig. Kiemenblätter selten mehr als 11. Hectocotylus mit deutlichem Calamus und löffelartiger Ligula (klein; 4,4% des Armes). Penisdivertikel kurz. Spermatophore bis 8 cm lang. Eier klein, in durchsichtigen Kapseln.

Verbreitung im Gebiet: In der südlichen Nordsee (im allgemeinen nur selten), Doggerbank (z. B. 55° 24,5' N; 2° 10' O u. a. Orte), belgische und holländische Küste, Deutsche Bucht (vor der Emsmündung), Helgoland, 40 sm westlich Helgoland, Montrose (schottische Ostküste — juv. Tier von 15 mm Mantellänge, wohl pelagisch dorthin getrieben, ebenso wohl die jungen Stücke von Büsum, wenn sie nicht von Fischern aus anderen Teilen der Nordsee mitgebracht worden sind).

In älterer unbestätigter Angabe aus dem Firth of Forth (GRANT, 1826).

Sonstige Verbreitung: an der südenglischen Küste, im Westen ferner Liverpool Bay und Dublin Bay, an den Kanalinseln, an den französischen Küsten, an den bretonischen Küsten z. B. gemein, an den spanischen und portugiesischen Küsten, im Mittelmeer, an der NW-Küste Afrikas, Kanaren, Madeira, Azoren.

Im übrigen wird die Art (in einigen Rassen) von den Tropen und Subtropen fast der ganzen Welt angegeben (Atlantik, nordwärts im Westatlantik z. B. bewohnt die Art die USA-Küste bis North-Carolina, wandernd kommt sie noch bis Stonington, Connecticut, vor; im Indik (von Kapstadt-Simonstown bis ins Rote Meer und indo-malaische Gewässer, im Pazifik (von Japan bis Australien und St. Paul).

Unterfam. *Eledoninae* Grimpe 1921.

Arme mit einer Reihe von Saugnapfen. Beim ♂ distale Saugnapfe der normalen Arme modifiziert! Hectocotylus nicht differenziert in Calamus und Ligula. Sein plumpes Endteil (mit Rinne, ohne Querfaltung) sieht NAEF als Calamus-Bildung, ROBSON dagegen als Ligula an.

¹⁾ Die Namenspriorität hat wohl *Polypus*. Doch ist der Name *Octopus* mehr gebräuchlich und wird deshalb auch weiter verwendet.

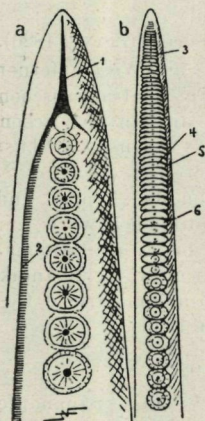
Eledone Leach 1817; *Moschites* Schneider 1784; Hoyle 1901; *Ozaena Rafinesque* 1814 (Diagnose bei Naef 1923, Robson 1932). Weitere Synonyme s. THIELE 1934.

Eledone (*Acantheledone* Fort 1937) *cirrosa* Lamarck 1798 (*cirrosa* Lam.) synonym *E. aldrovandi* Montfort 1802 (*Rafinesque* 1814).

Länge max. 105 cm, durchschn. 38 cm, Armlänge sehr verschieden

	rechts 2, 4, 1, 3	links 3, 2, 4, 1 ♂	
oder	2, 3, 4, 1	2, 4, 1, 3 ♂	(HERTLING)
oder	4, 2, 3, 1	4, 3, 2, 1	(GRIMPE)

Körper ovoid und mäßig breit. Farbe gelblich-grau oder hell-fleischfarben bis graubraun und braun (bei abgestorbenen und konservierten Stücken violett). Auf der Oberseite des Eingeweideträschs und der Arme sowie der Umgebung der Augen ohne schwarze Flecke, doch rötlich-braun getüpfelt. Unterseite heller, grünlich bzw. bläulich-weiß mit gröberen und mehr unregelmäßig verteilten, rötlichen und bläulichen Tüpfeln. (Schreckfarbe: grau-weißlich.) An der Mantelperipherie eine feine Seitenlinie. Lateroventralarme auf proximalem Drittel mit dunklem Längsstrich. Haut sehr fein gekörnelt (grobe Körnelung vielfach bei konservierten Stücken). Augen orange mit silbrig-weißen Lidern. Über dem Auge ein einziger warzenartiger Cirrus. Ungefähr 80 Saugnapfe auf dem Arm. Durchschnittlicher $\varnothing$ 12,8 bis 13,9% der Mantellänge, Index 12,2. Mantelöffnung mäßig weit. Stets mit Tintenbeutel. Kiemen groß. 11—(13) Branchialfilamente (bei ♂♂ weniger als bei ♀♀). Moschusgeruch fehlt. Kropf vorhanden. Trichterorgan W- oder W-förmig (n. ADAM bei einem großen ♂ auch VV-förmig). Schirmhaut 29% der längsten Arme (A = B = CDE; E gewöhnlich etwas flacher als D), Große Exemplare stets



Weibchen. Hectocotylus 3. Arm rechts; Endteil (3,7 bis 2,7% des Arms) mit Rinne, ohne Querfaltung. Veränderung der distalen Näpfe an den sehr stark verjüngten Endspitzen der nicht hectocotylisierten Arme zu Cirren (auf eine Länge von 10 mm hin). Dem ♀ fehlen die Cirren. Verhältnis des hectocotylisierten Armes zu dem gegenüber befindlichen Lateroventralarm bei reifen Männchen 69—76% bei unreifen 90—92%. Kleiner Penisdivertikel (bei *moschata* fehlend). NEEDHAMsches Organ länger und schlanker. Accessorische Drüse länger. Penisanhang gut entwickelt. Spermatophoren klein. Vagina klein, Ovidukt lang. Eier groß 7—8×2,5 mm).

Gegenüber *Octopus vulgaris* Augen kleiner und Arme kürzer. Diese zum Körper mehr proportioniert: Länge etwa doppelt so lang. Gegenüber *E. (E.) moschata* Arme kürzer (70%), je-

Fig. 40. Armspitzen eines zieml. ausgewachsenen ♂ von *Eledone cirrosa*, a) Hectocotylus; Endteil mit nahezu die Spitze erreichender Rinne (1) und zuführendem Canalis seminalis. b) Cirrenbildung auf gewöhnlichem Arm. Die Näpfe gehen distal in quer zusammengedrückte Gebilde (6) mit dem Rest eines Saugnapfes (4) über; ihre Seitenteile (5) ziehen sich ± deutlich zu „Cirren“ auseinander. Am äußersten Ende wieder mehr normale Napfanlagen (3) (n. NAEF).

doch mit mehr (ca. 120) Saugnapfen. Außerdem Branchialretraktoren. ♂-Geschlechtsapparat und Spermatophoren u. a. verschieden (daher *Acantheledone cirrosa*). — An Gestalt schlanker als *Graneledone verrucosa*.

Verbreitung im Gebiet: Belgische Küste (z. B. bei Ostende), holländische Küste (besonders in der Bucht von Nieuwediep), Doggerbank, englische O-Küste, Deutsche Bucht und Helgoland, westdänische Küste und Limfjord, mittlere Nordsee, Ost- und Nordschottland mit Orkneys und Shetlands, nördliche Nordsee (z. B. viel auf der Gr. Fischerbank), Norwegische Rinne, norwegische Küsten, Skagerrak, Gullmarn, schwedische Schärenküste, Kattegat. [Die aus Väderöarne, Väderöbod 1939 von B. WINGARD dem Mus. Stockholm als *moschata* übergebenen Eledonen dürften *cirrosa* sein. Nicht gesichert erscheint ferner das Vorkommen von *moschata* (n. THORE) an der schwedischen W-Küste].

Sonstige Verbreitung: Westliches Mittelmeer (bis Lissa und Lesina in Dalmatien), an den westeuropäischen Küsten (Portugal, Spanien, Frankreich, Biscaya, bei Roscoff als Hochseeart nur gelegentlich in Nähe der Küsten, Ärmelkanal, um England, Irland, Schottland, z. B. Irische See, Hebriden, Butt of Lewis, Firth of Clyde, nördlich der Shetlands, bei 59° 4' N, 7° 4' W; bei 59° 41' N, 8° W; 62° N, 6° 12' W; 63° 5' N, 0° 53' W, auf der Lousy-Bank (60° 19' N, 12° 36' W), bei den Faroern, Island, an den westnorwegischen Küsten, z. B. bei Bergen und im Trondhjemsfjord, östlich von Munkholmen, zwischen Innrøy und Ytterrøy; über den Polarkreis hinaus zu den Lofoten (Rødøy, 66—67°).

var. zelandica Russell 1921.

Arme lose verbunden durch eine dünne Schirmhaut, so daß Umbrellahöhlung weit und wenig tief. Breite des Kopfes nicht weniger als $\frac{2}{3}$ der Mantellänge. Färbung gewöhnlich etwas grau, nicht so tief rot. Kleiner (nur bis 16 cm).

Verbreitung im Gebiet: Moray Firth, östlich Moray Firth-Grund (58° 17' N); 1° 03' W, 120 m, Sand mit Schlick), Swatch Way nordöstlich der Long Forties (57° 24' N; 1° 07' O; 93 m, unreiner, steiniger Grund; bei den Shetlands.

Sonstige Verbreitung: The Minch (N-Schottland), westlich der Orkneys; 58° 44' N; 4° 00' W; bei den Faroern und im Faroer-Kanal; östlicher Nordatlantik.

Unterfam. *Bathypolypodinae* Robson 1931, Thiele 1934.

Ohne Tintenbeutel. Mantelspalte mehr oder weniger eng. Arme meist kurz, mit 1 oder 2 Napfreiheiten. Schirmhaut mäßig breit. Kropf klein oder fehlend. Ligula des Hectocotylus $\frac{1}{4}$ und mehr der Länge des Armes. Spermatophoren groß und wenig zahlreich. Vagina und Eileiterdrüse groß, Eier ebenfalls.

Bathypolypus Grime 1921, Robson 1924.

Arme mittelmäßig bis kurz, mit 2 Saugnapfreiheiten. Hectocotylus stark entwickelt, mit Calamus und Ligula. Trichterorgan 2teilig. Mittelplatte der Radula mit einer langen Spitze ohne Nebenzacke, die übrigen Platten normal. Eileiterdrüse meist groß.

Bathypolypus arcticus Prosch 1849 (*bairdii* Verrill 1882) (Diagnose bei Robson 1932).

Länge (sehr selten) bis 36 cm (♀), meist sehr viel kleiner. Im Gebiet nur bis 17,2 cm Länge. Länge der Arme 1, 2, 3, 4 oder 1, 2, 3 = 4; etwa dreimal der Mantellänge. Körper ovoid oder kuglig (Breite durchschnittlich 90% der Länge), etwas abgeflacht, weich, gallertig. Farbe purpurviolett, einfarbig oder gefleckt (bei westatlantischen ein durchsichtiges Bläulich-Weiß, dicht getüpfelt mit lichtem Orange-Braun und dunklem Purpurbraun, in der Schattierung sehr wechselnd). Haut mit unregelmäßiger Skulptur, mit wenigen oder zahlreichen, einfachen oder zerteilten



Fig. 41

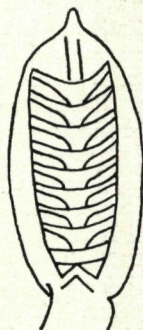


Fig. 42

Fig. 41. Ocularcirrus von *Bathypolypus arcticus* (n. ROBSON).
Fig. 42. Hectocotylus von *Bathypolypus arcticus* (Spitzbergen) (n. ROBSON).

Warzen. Zahlreiche rauhe und unregelmäßige, etwas konische Tuberkeln um die Augen. Ein sehr großer, einwärts gerichteter, erektiler, mit unregelmäßigen, körnchenartigen Auswüchsen besetzter Cirrus über jedem Auge. Kopf schmaler als der Körper (durchschnittlich 71,2% der Mantelbreite). Arme relativ kurz und ungleich. Interbranchialhaut sehr tief (24–26% der längsten Arme), für $\frac{1}{3}$ mit den Armen verbunden, an der Länge des freien Teils der Arme wenig entwickelt (ABCDE; AB = CDE). Mantelöffnung eng. Trichter groß, lang, spitz zulaufend, für $\frac{1}{3}$ der Länge frei. Trichterorgan VV-förmig. Mantel mit Flossensaum, 7–8 Kiemenfilamente (♂ 5; ♀ 6–8 und 8–9, n. ADAM). Kiemenoberfläche bemerkenswert klein. Saugnäpfe klein ($\varnothing$ 5,9% der Mantellänge). Radula schwach, Kropf fehlt. Arm III hectocotyliert. Hectocotylus riesig, tief löffelförmig mit 11 (13–17) Querrippen (*Laminae copulatoriae*), bei *var. lentus* 9 Querrippen. Appendix des Penis gut ausgebildet. NEEDHAMS Organ mit 5–6 Spermatophoren von gewöhnlicher Form. Spermatophoren häufig in Schnüren: Länge 20–50 mm. Beim ♀ proximaler Abschnitt der Ovidukte in einer Mittellinie vereinigt. Oviduktdrüsen gewöhnlich größer, dunkel bei Erwachsenen, bleich und relativ klein bei unausgewachsenen. Proximaler Teil des distalen Ovidukts geschwollen.

Verbreitung im Gebiet: Östlich und nördlich der Shetlands, nördliche Nordsee, Aberdeen, Norwegische Rinne, Utsira-Loch, norwegische Küsten, z. B. im Sogne- und Bergensfjord, Skagerrak, Bohuslänküste, z. B. Kosterinne, Singelfjord, im schwedischen Schärenggebiet.

Sonstige Verbreitung: arktisch; Westgrönland (Holstenborg), Davisstraße, Labrador, Neu-Fundland, Miquelon-Insel, mit dem Labradorstrom südwärts an der O-Küste Nordamerikas bis zur Breite Charleston-Savannah oder South-Carolina-Georgia, 30° 36' N; im Nordpolarmeer von Ostgrönland (Julianehaab, Ivigtut, 65° 36' N; 56° 24' W), der Bäreninsel nach Nordnorwegen, Finnmarken, Murmanküste, Kolabucht, Spitzbergen. Franz-Josef-(Lomonossow-)Land, Nowaja Semlja, Karameer, nördlicher Atlantik, Island, Faroerkanal, Faroer, von der nordnorwegischen Küste und den Lofoten südwärts an der norwegischen Küste; westlich der Shetlands und (?) Achill Head, Irland (410 m) bis SW-Irland (465 bis 1258 m).

Die Angabe Pt.-Barrow (Nord-Alaska, am Strand nach DALL 1885) nach ROBSON fraglich. Die Art fehlt bei den Pribiloff-Inseln. Als Profundalform bewohnt sie die Böschung des Kontinentalsockels. *Bathypolypus* und *Octopus* schließen einander in der Verbreitung aus.

var. faeroeensis Russel 1909.

Schlank (Breiten-Längenindex 63%), Kopf schmal. Arme länger im Verhältnis zum Körper. Der hectocotylierte Teil viel kürzer als bei *arcticus*, bei dem der hectocotylierte Teil $\frac{1}{3}$ der Armlänge beträgt. Ligula kurz. Charakteristisch die Besetzung mit Papillen auf Rücken, Kopfoberseite, Armen und Schirmhaut. In herzförmigen Flecken (bis 7 mm Ø) von lichterer Färbung als die umgebende Haut steht jeweils in der Mitte eine niedrige konische Papille, um sie herum 6—7 kleine Papillen.

Verbreitung: westlich der Shetlands und bei den Faroern.

Weitere Varietäten: *lenus* Verrill (mit peripherem Hautsaum): an der O-Küste Nordamerikas, in nordwestlichen und nördlichen Abschnitten des Nordatlantik (nicht an der norwegischen Küste, z. B. im Bergensfjord; berichtet von GRIEG), ferner *obesus* Verrill (? = *arcticus* subsp. n. ROBSON).

Graneledone Joubin 1918 (Hauptentwicklung des Genus im antarktischen Gebiet) (vgl. Fig. 84, Seite 722).

Haut dorsal warzig und mehr oder minder unregelmäßig gekörnelt. Arme mittelmäßig, mit einer Saugnapffreihe. Hectocotylus klein. Penis mit großem, sackförmigen Divertikel. Kieme sehr klein. Mittelplatte der Radula mit ziemlich breiter, dreieckiger Schneide und kleineren Seitenzacken; innere Zwischenplatte gut ausgebildet; Schneiden der äußeren Zwischenplatte und der Seitenplatte kräftig. Ohne Tintenbeutel. Mantelpalte stark verengt.

Graneledone verrucosa Verrill 1881 (Diagnose bei ROBSON 1932).

Länge bis 58,5 cm (GRIEG). Länge der Arme rechts 1, 3, 2, 4 schwankend, links 2, 1, 3, 4 schwankend. Körper breit-eiförmig oder sackförmig fast so breit wie lang (75,4—94%). Apex breit gerundet. Kopf entweder so breit oder (weniger oft) breiter als der Körper. Färbung der Oberseite einförmig dunkelpurpurbraun, Unterseite dunkler purpurn. Saugnapfanordnung einreihig (gelegentlich durch Konservierung zweireihig erscheinend). Augen groß, aber nicht vorragend. Ohne Hals. Arme 85—72% der Gesamtlänge Saugnäpfe klein und in Größe nicht verschie-

den (σ -Index von 6,4—5). Schirmhaut ziemlich tief (39—25) und bilateral; $C = D = BAE$. 3 bis 5 bedornete Augencirren in einem Kranz um das Auge. Mantelöffnung eng. Trichterorgan VV-förmig. Trichter weit an der Basis, mäßig lang und an der Mündung klein. Kiemenblattpaare 7 (und weniger). Männchen kleiner als Weibchen. Hecototylus klein, 55 Saugnäpfe, deutlich gegliedert in Calamus und Ligula.



Fig. 43. *Graneledone verrucosa* ♀, Herdlabucht, Norw. (n. GRIEG).

Verbreitung im Gebiet: ein Exemplar bei Saetreosen, 120 bis 130 m; ein mittelgroßes und ein kleines Exemplar aus der Herdla-Bucht westlich Lamøy, 100 bis 120 m; ein Exemplar aus der Herdla-Bucht auf einem weißlichem Grund nahe bei Lamøy, 20 bis 40 m; ein kleines ♀ von Herdla, 120—160 m; zwei mittelgroße ♂ bei Bergen; ein großes ♀ von Eidebrekke bei Mandal (sämtliche Angaben nach GRIEG).

Sonstige Verbreitung: Von NIELSEN noch als litorale und nordostamerikanische Art angesehen, jedoch typische Abyssalform in verschiedenen Meeren; bei den Faroern, SW-Inland (62° 10,5' N; 19° 36' W, 2150 m), im Nordatlantik im Tiefwasser der Höhe von Halifax (Nova Scotia), bei Cape Sable, südlich von Cape Sable, vor der USA-Atlantikküste, in der Höhe von Nantucket, vor New York und OSO von New York, in der Höhe von Martha's Vineyard, SO Long Island, in der Höhe der Delaware-Bucht, insgesamt in Tiefen von 862—2325 m.

Familie II *Vitreledonellidae* Robson 1931 (nicht im Gebiet).

Gruppe (Tribus) III *Ctenoglossa* Naef 1921; *Eledonellidae* Thiele 1926 (nicht im Gebiet).

Ordnung: **Decapoda** Leach (1784) 1818, *Decacera* Blainville 1818; *Decabrachia* C. R. Boettger 1952. Innere kalkige oder hornige, selten ganz fehlende Schale. Acht (sessile) Arme und 2 längere (jedoch manchmal rückgebildete) Tentakel. Gestielte, meist bilaterale Saugnäpfe mit einem oft gezähnten Keratochitinring (Zähne können auch in Haken umgewandelt sein). Mundhaut (Bukkalmembran) mit 6—8, mehr oder weniger

deutlichen Zipfeln. Mantel mit seitlichen Flossen. Trichterrohr mit Trichterklappe und mit dem Mantel jederseits durch eine längliche, teilweise verknorpelte, schüsselartige Haftscheibe verbunden (Trichterhaft, Trichterknorpel). Nierenöffnungen dem After genähert.

1. Unterordnung *Belemnnoidea* Zittel (Naef 1912) (ausgestorben).

2. Unterordnung *Sepioidae* Naef 1916.

Phragmoconus (soweit nicht durch völlige Rückbildung fehlend) noch verkalkt und gekammert mit deutlichem Siphon. Flossen am Hinterende nicht median vereinigt. Kiemenachse nicht durchbohrt (d. h. zwischen zu- und abführendem Gefäß kein Längskanal).

Sippe (Stirps) *Sepiacea* Thiele 1934, *Sepiormorphae* Grimpe 1922.

Schale kalkig, hornig oder fehlend. Körper ziemlich massig, meist ohne Leuchtorgane. Arme nie mit Haken bewaffnet. Augenkammer (bis auf einen Porus) geschlossen, Bukkalhaut ohne Verbindung mit den Armbasen, nur zuweilen mit deutlichen Zipfeln, selten mit kleinen Saugnäpfen. Nur ein Eileiter ausgebildet. Accessorische Nidamentaldrüsen vorhanden. Eier werden einzeln zu Gelegen am Substrat abgelegt.

Fam. *Belemnosidae* Naef (ausgestorben).

Fam. *Belosepiellidae* Naef (ausgestorben).

Fam. *Belopteridae* Naef (ausgestorben).

Fam. *Spirulirostridae* Naef (ausgestorben).

Fam. *Spirulirostrinidae* Naef (ausgestorben).

Fam. *Spirulidae* d'Orbigny 1826, Naef 1916, Thiele 1934.

Schale kalkig, im hinteren Teile des Tieres eingeschlossen, drehrund, spiralig mit etwa $2\frac{1}{2}$ getrennten Windungen, ventralwärts eingerollt (enthält in letzter Kammer die Mitteldarmdrüsen). Körper walzenförmig, mit kleinen, rundlichen, fast endständigen Flossen und einem hinteren Ringwulst, der ein Leuchtorgan umgibt. Augen mit einer offenen Lidfalte. Arme mäßig stark, mit mehreren, am Grunde bis zu sechs Reihen von kleinen, kurzgestielten Saugnäpfen und durch breite Hautsäume miteinander verbunden. Bei ♂♂ beide ventrale Arme hectocotyliert (nicht im Gebiet; nur eine leere Schale mit dem Golfstrom angetrieben am Strand von Dünkirchen), PELSENER leg. (s. GIARD, A. Bull. scient., T. 19, 1888, p. 296).

Fam. *Sepiidae* Lesueur 1821, Keferstein 1866. (Diagnose bei NAEF 1923.)

Körper ziemlich massig, etwas zusammengedrückt, mit seitlichen Flossensäumen. Schale kalkig, eine dorsale Platte darstellend, oft mit einem hinteren Dorn, an der schwach wannenartig ausgebildeten Ventralseite mit einer Masse feiner schräger Septen, die durch kleine senkrechte Pfeiler gestützt werden; das zuletzt gebildete Septum bildet den vorderen Teil dieses Wulstes, darauf folgen die Ränder der übrigen Septen; ein Siphon ist durch eine flache hintere Grube angedeutet, seitlich und manchmal auch ventral durch einen Rand, die sog. Gabel, begrenzt. Augenkammer fast ganz geschlossen, mit einer sekundären Lidfalte. Arme mit 2—4 Saugnäpfreihen, Tentakelkeulen mit 4—8 Reihen von Saugnäpfen. Tentakel ganz in Taschen rückziehbar. Ventralarme mit muskulösen

Schutzsäumen. Tintenbeutel sehr groß. Linker Ventralarm hectocotyliert. Radulaplatten ohne Nebenzacken.

Unterfamilie *Sepiinae* Naef 1921.

Körper breit, sehr deutlich abgeflacht.

Großgattung *Sepia* Linné 1758.

Ohne Drüsenporen am Mantelsack (Diagnose bei NAEF 1923).

Sepia (*Eusepia* Naef 1923), *officinalis* Linné 1758 (Diagnose bei NAEF 1923).

Armlänge meist 4, 3, 2, 1; Mantellänge bis 25,4 cm, Gesamtlänge bis ca. 45,7 cm (Schulp bis 26,5 cm), sonst noch größer, im Mittelmeer Körperlänge — ohne Tentakel — ca. 35 cm, Tentakel bis 30 cm.

Färbung dorsal braun, gewöhnlich in braunen Querstreifen, weißlichen zebraartigen Streifen und kleinen purpurnen und weißen Flecken, Unterseite bläulich-grün schimmernd. Flossen als Saum und unmittelbare Fortsetzung der Rückenhaut, beginnen beim lebenden Tier einige Millimeter hinter der Mantelspalte; ihre Breite ca. ein Drittel der Breite des Mantels. Färbung des Flossensaumes durchsichtig, bläulich oder violett mit kleinen weißen Flecken. Arme grünlich mit weißen Flecken, kurz, Tentakel lang, mit ungleich großen Saugnäpfen in sechs Reihen. Wenn nicht gebraucht, Tentakel in Taschen (*Pori brachiales*) am Kopf unterhalb des Augenbulbus zurückgezogen, sonst mehr oder minder vorgestreckt. Tentakelkeule lanzettförmig. Armnäpfe in vier Reihen. Augenkugeln bläulich. Augen schwarz, hervorstehend. Geschlechter äußerlich deutlich zu unterscheiden; hinsichtlich der Zebrastrreifung ♂ mit geringerer Anzahl, aber breiteren Querstreifen, außerdem an einer hellen Linie am äußeren Rande der hinteren $\frac{3}{4}$ des Flossensaumes kenntlich, Körperform schlanker, daher auch mit schlankeren Schalen. (Beim ♀ Streifenanzahl um $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ größer, auch sind die Helligkeitsgegensätze der Färbung weniger groß. Körper breiter.) Hectocotylus 4. linker Arm des Ventralpaares, im proximalen Teil des Armes nahe der Basis. Näpfe verkleinert und ersetzt durch quere Furchen. Besonders sind die Saugnäpfe selbst reduziert, während ihre Stiele bedeutend verlängert sind; sie verschwinden aber in der netzartig gefalteten, drüsenreichen Haut der Arminnenseite. Basal 4 Saugnäpfe, 6—7 verkümmerte, als Hectocotylus umgeformte Saugnäpffreien, distale Saugnäpfe normalgestaltig. Spermatophoren bis 10,5 mm lang. Eier 6 × 8—9 mm, zitronenförmig, mit dicken schwarzen Hüllen (vgl. Fig. 74, Seite 674).

Im Gebiet nur f. *filliouxii* Lafont 1868, von *officinalis* unterschieden in Größe und Form der Schale und besonders in der Ausdehnung der Schalenstreifung (*Area striata*). Ganz selten und vereinzelt Schulp von *officinalis typica* an der belgischen Küste (ADAM).

f. *filliouxii*: Schalenlänge bis 265 mm. Schale breiter (Quotient etwa 2,68—2,56; bei jungen 2,9). *Area striata* regelmäßig begrenzt, bedeckt mehr als die Hälfte der Ventralseite (57,3%); bei jüngeren unter 150 mm Schulplänge 42%; südliche Nordsee) (vgl. Fig. 85, Seite 722).

f. *officinalis*: Schalenlänge meist kleiner. Schale schlanker, entsprechend der Gestalt, etwa $\frac{3}{4}$ der Körperlänge. Area striata bedeckt weniger als die Hälfte der Ventralseite (ca. 45%, bei ♀♀ 46,8%, bei ♂♂ 45,0%).

Verbreitung im Gebiet: nur *filliouxi* Laf.; in der südlichen Nordsee, an der belgischen Küste, Tiefe Rinne zwischen Lowestoft und Ymuiden, an der holländischen Küste, an der englischen O-Küste nördlich bis Hull, in der Deutschen Bucht (Ostfriesland, Helgoland), gelegentlich an die dänische W-Küste, Skagerrak, Bohuslän-Küste, nach Nordschottland und bis Bergen (♂); Schulpel werden dagegen noch bis an die norwegischen Küsten (63—70° N), der nordschottischen Küste, den Orkneys und Shet-

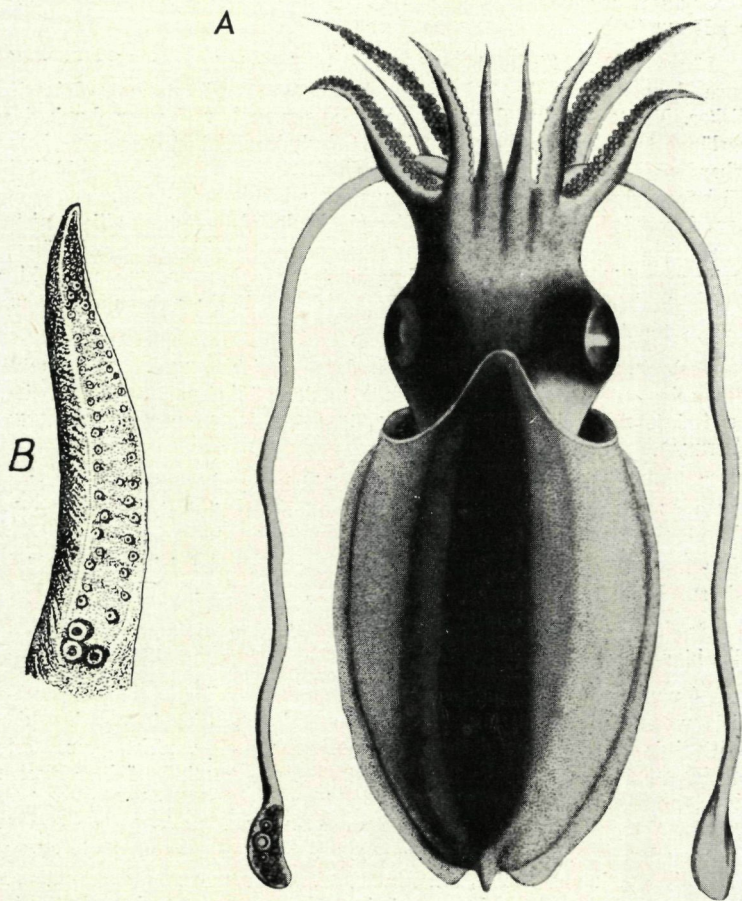


Fig. 45

Fig. 44. *Sepia orbignyana* Fér. A (n. D'ORBIGNY et FÉRUSSAC), B Hecto., cotylus (n. JATTA).

lands, Hebriden und sogar noch bei den Faroern, gelegentlich bis Island angetrieben.

Verbreitung außerhalb des Gebietes: sehr weit, in verschiedenen geographischen Rassen, im Mittelmeer (hauptsächlich *officinalis* und *véronyi*), französische und britische Küsten (*filliouxi*), englische, irische und schottische Küsten (ein Exemplar noch auf der Faroerbank 1923), bei 59° 48' N, 0° 30' W, 135 m), an den lusitanischen Küsten, den Azoren, Madeira und Kanaren, an der afrikanischen Küste bis Port-Étienne (*officinalis*), an der W-Küste Afrikas von Port-Étienne bis Angola (*hierredda* Rang), an der S-Küste Afrikas (*vermiculata* Quoy et Gaimard).

Sepia (*Parasepia* Naef 1923), *orbignyana* Férussac 1826 (Diagnose bei NAEF 1923).

Länge 7,62 cm (der Schale 6,35 cm) — in südlicheren Meeren noch etwa doppelt so große Individuen. Kopf (im Verhältnis zu *officinalis*) dicker. Mantel in eine deutliche Spitze auslaufend, und zwar durch den verlängerten geraden und spitzigen Schulpdorn (Rostrum), der beim lebenden Tier gelegentlich die Außenhaut am Hinterende durchbohrt. Färbung, ohne Zebrastrreifung, grauglänzend mit purpurbraunen Flecken. Saugnäpfe in vier Reihen. Tentakelkeule, abgesetzt, rundlich, nicht lanzettlich. Schulp mäßig lang, schmal, besonders hinten verschmälert, mehr ausgehöhlt, rosig-fleischfarben statt weiß. Flossensaum nach hinten verbreitert. Hectocotylus 4. (Ventral-)Arm links; nahezu die ganze Innenseite des Arms modifiziert.

Verbreitung im Gebiet: für die Nordsee fraglich (GRIMPE) oder zumindest sehr selten. Schulp nicht selten in der südlichen Nordsee an den belgisch-holländischen Küsten (VAN BENTHEM JUTTING; VAN REGTEREN ALTENA).

Sonstige Verbreitung: Mittelmeer, südlich an der westafrikanischen Küste bis Kap Blanco (Rio de Oro), an der atlantischen Küste Frankreichs (an der bretonischen, z. B. bei Roscoff sehr selten), Englischer Kanal, an den Küsten Englands und Irlands, an der irischen W-Küste bis zur Höhe von Galway.

Sepia (*Rhombosiepien* Rochebrune 1889, *Parasepia* Naef 1923), *elegans* d'Orbigny 1839. (Diagnose bei NAEF 1923.)

Mantellänge etwa 4,2 cm (im Mittelmeer noch größer). Färbung weißlich violett, durch die Chromatophoren weinrot, mit einer neben der Mittellinie des Rückens gelegenen Doppelreihe großer, nicht ganz regelmäßig geformter und angeordneter, fast warziger, unrein gefärbter Flecke. Im ganzen etwas dunkler violett als *orbignyana*. Auf der hellen opalisierenden Ventralseite nahe dem Mantelrand je eine Reihe linearer opalweißer oder silbriger Flecke. Flossen ziemlich gleich breit. Schale schlank eiförmig, stark ausgehöhlt, mit hinteren Flügeln. Grenzlinien der Wustlamellen an den Seiten mit regelmäßigen Ecken, ohne (starken) Dorn (im Verhältnis zu jungen *orbignyana* schlanker). Saugnäpfe in 2 Reihen. Drüsiges Leuchtorgan. Hectocotylus 4. (Ventral-)Arm links.

Verbreitung im Gebiet: an der englischen O-Küste (Cullercoats, Northumberland) — ein vollständiges Exemplar aus Kabeljaumagen —, sonst aus der südlichen Nordsee wohl nur Schulp (belgisch-holländische Küsten), meist im Juli bis Oktober, in einzelnen Jahren in gewisser Häufigkeit.

Sonstige Verbreitung: Mittelmeer, Marmarameer bis Istanbul, an der westafrikanischen Küste bis Cap Bojador, an den lusitanischen Küsten Europas, Biscaya, nördlich bis England und Irland, äußere Hebriden.

Fam. *Idiosepiidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Sepiadariidae* (nicht im Gebiet).

Sippe (Stirps) *Sepiolaeomorpha* Grimpe 1921.

Fam. *Sepiolidae* Leach 1817 (Diagnose bei NAEF 1923).

Von meist kleiner Gestalt. Rumpf sackförmig, kurz, hinten gerundet. Flossen mehr oder minder groß, abgerundet, nicht terminal, sondern etwas über der Mitte ansetzend. Schale hornig, rudimentär oder fehlend. Primäres Augenlid eine Cornea bildend, in deren Umkreis sich von unten her eine sekundäre Lidfalte erhebt, die den weiter vorn liegenden Porus nicht einschließt. Arme ohne Schutzsäume, mit kugeligen Saugnäpfen. Tentakel in Taschen rückziehbar. Radulaplatten ohne Nebenzacken. Von den Armen ein oder zwei dorsale oder ein latero-dorsaler hectocotyliert, doch vielfach auch übrige Arme des ♂ accessorisch modifiziert. Eier groß, nicht in Gallertschnüren, oft in Schwämmen oder Hohlkörpern abgelegt.

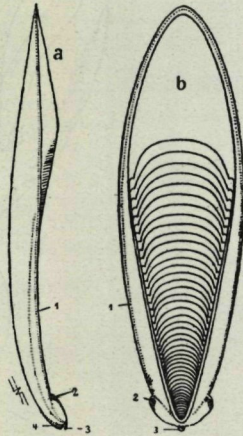


Fig. 45. *Sepia elegans*, Schulp. Am Umriss eine punktiert abgegrenzte, unverkalkte Randzone (1), die bes. an den Flügeln (2) stärker ausgebildet ist; am Hinterende „Schnabel“ od. Rostrum (3) und Rostralkamm (4). Artmerkmale: leistenförmige Gabel u. Form der Siphonalstreifen (n. NAEF).

Unterfam. *Rossinae* Appellöf 1898.

Mantelrand dorsal frei. Mantelspalt läuft rings um den Kopf. Mit einem Nackenknochen und einem deutlichen Schalenrudiment. Flossen abgerundet. Trichter mit einer Klappe. Die basalen Armeile durch eine Schirmhaut verbunden. Die randständigen Saugnäpfe auf dem mittleren Teil der Arme auffallend vergrößert. Länge der Fangarmpaare sehr ungleich. Tentakelkeule mehr oder weniger verbreitert, mit einem Schwimmsaum. Einer oder beide Dorsalarms hectocotyliert.

Rossia Owen 1834 (mit 4 Saugnäpfen).

Rossia macrosoma delle Chiaje 1829 (Diagnose bei NAEF 1923).

In der *f. oweni* Ball 1842 größer als der mediterrane Typ.

Ventrale Mantellänge ♂ 48; ♀ 54 mm. Gesamtlänge nach britischen Angaben bis 25,4 cm. Länge der Arme 3, 2, 4, 1. Färbung fleischfarben bis rötlich-braun mit vielen kleinen purpurnen Farbflecken (im Mittelmeer helles gelbbraun mit grünlichen Tönen bis dunkelrotbraun

bei glatter Oberfläche, n. NAEF; bläulich mit leichten Tönen zu grün und gelb, n. JATTA). Flossen groß, etwa bis zur Hälfte der Mantellänge. Ohne Papillen auf der Rückenhaut. Näpfe der Arme groß, auf dem größeren Teil der Fläche, wenigstens in der oberen Hälfte, in vier Rei-

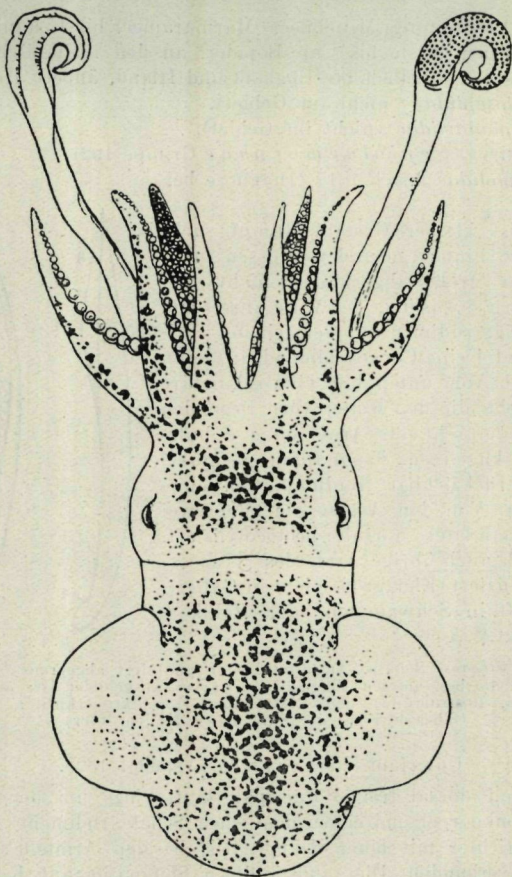


Fig. 46. *Rossia macrosoma*, nat. Gr. (n. PFEFFER).

hen, auf den Lateralarmen bedeutend größer als auf dem Dorsal- und Ventralpaar. Näpfe der Randreihen auf den Lateralarmen beim ♀ ein wenig, aber deutlich größer als die der Mittelreihen, beim ♂ zum Vielfachen der Napfgröße der Mittelreihen vergrößert. Tentakelkeule mit etwa 10 Reihen von Saugnapfen; diese nehmen vom Grunde bis zur Spitze hin an Größe ab. Drüsiges Leuchtorgan unmittelbar hinter dem Trichter. Hectocotylus auf beiden Dorsalarmen (1 rechts und links).

*macrosoma:**oweni:*

Körper kleiner, aber durch die langen Tentakel länger, bis zu 14 cm.

Größer (bis 25,4 cm).

Körper kürzer, gerundeter.

Mehr verlängert.

Breite 70—74% der Länge.

50—60% der Länge.

Färbung heller.

Dunkler (bräunlich).

Tentakel länger.

Kürzer.

Tentakelsaugnäpfe kleiner.

Deutlich größer.

Spermatophoren einander verschieden.

Verbreitung im Gebiet: Nördliche Nordsee, an den westlichen und südlichen Küsten Norwegens (z. B. im Herlöfjord bei Bergen), im Skagerrak, im Oslofjord, Gullmarn, an der schwedischen Schärenküste (zahlreich), im Kattegat und nördlichen Oeresund, an der schottischen O-Küste (z. B. Aberdeen, Firth of Forth, Moray Firth-Außengrund, Orkneys und Shetlands, südlich bis zu den Farndeeps (55° 31' N, 0° 50' O; 90—100 m, 21. VIII. 50) und vor Whitby, im Limfjord.

Sonstige Verbreitung: westmediterran und boreal. Nördlichste Grenze an der norwegischen Küste, Ganlosen im Trondhjemfjord, weiterhin Røberg, Leksa-Inseln und Trondhjem, nördlich und nordwestlich der Shetlands (Rand des Faroer-Kanals), Faroer-Bank (61° 08' N; 8° 47' W), Faroer, schottische, irische und englische Küsten, im östlichen Atlantik bis in 512 m, an den Küsten Frankreichs (Bretagne), Biscaya (250 m), an den spanischen und portugiesischen Küsten, an den Azoren, südlich bis zur Küste von Französisch-Guinea, im Mittelmeer.

Allorossia Grimpe 1925: *Franklinia* Norman 1890.

Ohne Leuchtdrüsen; mit 2 Saugnapfreihen.

Allorossia glaucopsis Lovén 1845.

Ventrale Mantellänge ♂ 38 mm, ♀ 36 mm. Gesamtlänge bis 80 mm (var. *sublevis* Verrill). Größe nimmt nach Norden zu. Bei der typischen Form Mantelrand ausgebuchtet, Dorsalseite des Mantels und Kopfes mit zahlreichen kleinen weißen Papillen (bei der westatlantischen var. *sublevis* bildet der dorsale Mantelrand eine gerade Linie; weniger Papillen der Haut; Flossen größer). Färbung braun-rötlich mit vielen kleinen, etwas dunkleren Flecken. Flossen $\frac{2}{3}$ bis fast die Hälfte der Mantellänge (doch kleiner, als bei den Sepietten und Sepiolen). Kopf groß und breiter als der Körper mit sehr großen Augen. Saugnäpfe auf den Armen überall in ganzer Länge nur in zwei Reihen. Lateroventralarme wesentlich länger als die Laterodorsalarne. Armnäpfe mit Ausnahme derer des dorsalen Paares ziemlich groß. Tentakelkeule basal ohne bemerkenswert vergrößerte Saugnäpfe, diese klein und in 8—10 Reihen. Ohne Leuchtdrüsen. ♂ mittlere Armnäpfe zeigen eine deutliche, wenn auch nicht erhebliche Vergrößerung, und zwar auf den Lateroventralarmen, etwa 10, auf den Laterodorsalarmen etwa 8 Napfpaare. Näpfe der ventralen Reihe der Ld- und die der dorsalen Reihe der Lv-Arme dabei ein wenig größer als ihre dorsalen bzw. ventralen Partner. Hectocotylus auf beiden Dorsalarmen, 1 rechts und links; Näpfe auf stämmigen Papillen; drüsige Anschwellungen auf den übrigen Armen.

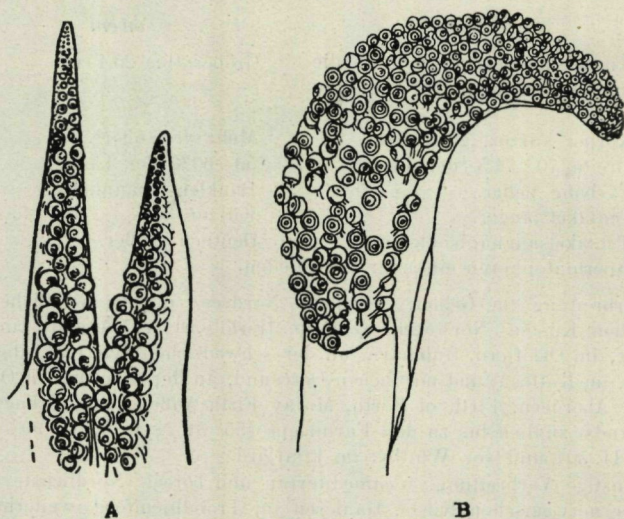


Fig. 47. *Allorossia glaucopsis*, rechte Lateralarme (A), rechte Tentakelkeule (B)
(n. GRIMPE).

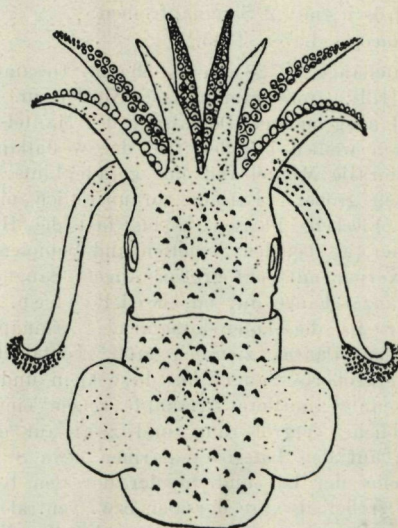


Fig. 48. *Allorossia glaucopsis* (n. SARS, aus PFEFFER).

Verbreitung im Gebiet: An der norwegischen W-Küste (z. B. im Hjeltefjord bei 110—140 m, Bergensfjord, Hardangerfjord (Djølvik, Djupevik, 'Straumestein, 200—600 m), Korsfjord (400—600 m), in der Norwegischen Rinne und an ihrem Westrand, Südnorwegen, Oslofjord, Skagerrak, Kattegat, Gullmarn, an der schwedischen Schärenküste (sehr zahlreich), bis zur Kullenküste, in der nördlichen Nordsee, den Shetlands, Orkneys, Kinnaird Deeps, der schottischen Küste, Bressay Shoal und dem Moray Firth.

var. sublevis angegeben von Kosterrinne, Väderöarne, Gullmarn.

Sonstige Verbreitung, arktisch: Ostküste Nordamerikas (südlich bis 32° N), Nova Scotia, Westgrönland (bis 646 m), Davisstraße, Elwin Bay, Prince Regent's Inlet, Ostgrönland, Jan Mayen, Nordpolarmeer, Bäreninsel, Spitzbergen, Nowaja Semlja, Barentsmeer, Kara-Meer, Murmanküste, vom Varangerfjord an den norwegischen Küsten südwärts (gemein z. B. im Trondhjem- und Sognefjord, im Nordfjord, Ström fjord); um Island, nördlich und nordwestlich der Shetlands, im Faroer-Kanal, Faroer-Bank, Faroer (160—620 m), ? westlich von Irland (51° 25' N, 11° 32' W, 695—725 m), als *Allorossia caroli* Joubin südwestlich von Irland bei 465 m. In bipolarer Verbreitung bei Patagonien vor Cape Virgins (52° 20' S, 76° 39' W, ca. 100 m).

Unterfam. *Sepiolinae* Appellöf 1898 (Diagnose bei NAEF 1923).

Mantelrand dorsal mit dem Kopf verwachsen. Mantelspalt also nicht rings um den Kopf offen. Ohne Nackenknorpel. Arme mit größtenteils zwei Reihen Saugnäpfen, beim ♂ hat der linke Dorsalarm ein eigenartiges Kopulationsorgan nahe der Basis, auf den anderen Armen sind die Saugnäpfe vergrößert. Orbitalporen offen. Zuweilen mit Leuchtdrüsen.

Sepiola Leach 1817, s. restr. Naef 1912 (Diagnose bei NAEF 1923).

Eine schwache Schale meist vorhanden. Arme mit zwei Reihen von Saugnäpfen, nur zuweilen an den Spitzen der Ventralarme in vier Reihen. Beim ♂ nur der linke Dorsalarm umgestaltet. Tentakelkeule mit acht Napfreißen. Leuchtdrüsen vorhanden. Tintenbeutel breit herzförmig, nicht birnenförmig.

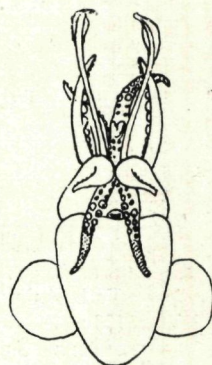
Sepiola (*Heterosepiola* Grimpe 1922), *atlantica* d'Orbigny 1839.

Ventrale Mantellänge 21 mm, Gesamtlänge bis 40 mm. Färbung zart fleischfarben oder zart rosenrot bis bräunlich rot, auch grünlich (besonders vor den Augen). Chromatophoren verhältnismäßig groß, besonders an der Ventralseite (bei Helligkeit Körper mehr dunkelbraun, bei Dunkelheit weißlich-hell). Körper stark durchsichtig. Gestalt selten beutelförmig mit breitem stumpfen Ende (wie bei den Rossien), vielmehr kurz zylindrisch oder konisch mit spitz zugerundetem Hinterende. Flossenlänge mehr als die Hälfte (%) der Mantellänge. Saugnäpfe auf den Ventralarmen bis zur Spitze mit mehr als zwei Reihen (vier Reihen), auf den übrigen zweireihig. Mindestens im distalen Viertel der Ventralarme Viereihigkeit. Die charakteristische Endspitze der Ventralarme bereits bei jüngsten Stadien erkennbar, Saugnäpfe am Grunde der Keule in etwa 6 Reihen, nach der Spitze der Keule zu, ebenso am Grunde der Keule nach der ventralen Seite zu, bedeutend kleiner werdend. Tentakel rückziehbar. Gladius kräftiger als bei den übrigen Sepiolen und Sepiotten. Die breit-lanzettliche Fahne erreicht etwa $\frac{3}{7}$ der Schulplänge, seine Breite etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamtschulp-

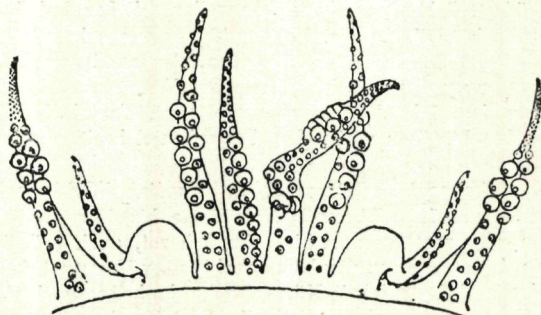
länge. Tintenbeutel dreigelappt, in zwei fast symmetrische Hörner ausgezogen. Dem Tintenbeutel liegen die zu Leuchtorganen umgewandelten, auch beim ♂ vorhandenen accessorischen Nidamentaldrüsen auf. Beim ♂ Tentakel = zweimal Länge des Körpers. Hectocotylus stark modifiziert (gegenüber anderen Sepiolen). Am 4. Armpaar 4—5 Napfpaare stark vergrößert. Das 3. Paar hat nur kleine Näpfe; jeder Arm nach dem Munde des



a) dorsal, natürl. Größe



b) ventral, natürl. Größe



c) ♂, auseinandergelegte Armkrone

Fig. 49. *Sepiola atlantica*, nat. Gr. (a) dorsal, (b) ventral, (c) auseinandergelegte Armkrone des ♂ (n. PFEFFER).

Tieres zu stark eingebogen bis zur Berührung mit dem Arm der Gegenseite, von da aus divergieren die Enden der Arme ventralwärts. Durch diese Bildung wird das 4. Armpaar ganz an die Ventralfläche des Tieres gepreßt. Am 2. Armpaar 4—5 Näpfe der Außenreihe stark vergrößert, die Innenreihe hat etwa drei nicht so stark vergrößerte Näpfe. Der rechte Arm des 1. Paares zeigt auf der Innenseite etwa 4—5 vergrößerte Näpfe, während die der Außenreihe ihre gewöhnliche Bildung aufweisen. Der linke Arm des 1. Paares ist charakteristisch ausgebildet, oberhalb des subbasalen

Wulstes finden sich auf der Innenreihe 2—3 nicht sehr stark vergrößerte Näpfe; die dazugehörigen Polster sind zu einem unregelmäßig gefalteten Wulste auf der Seitenfläche des Armes umgewandelt. Auf der distalen Hälfte der Innenreihe etwa 3 stark vergrößerte Näpfe mit derselben Umbildung der dazugehörigen Polster. Die Umwandlung der Polster am übrigen distalen Ende des Armes nicht bemerkenswert ausgeprägt, nähert sich mehr der Bildung wie bei den ♀. Durch die Ausbildung der zwei gefalteten Wülste an der Seitenfläche des Armes zeigt dieser zwei chirurgische Verdickungen und Verbiegungen.

Verbreitung im Gebiet: In nahezu allen Abschnitten der Nordsee (bis Bergen), im Kattegat und bis zu den Belten und südlichen Oeresund.

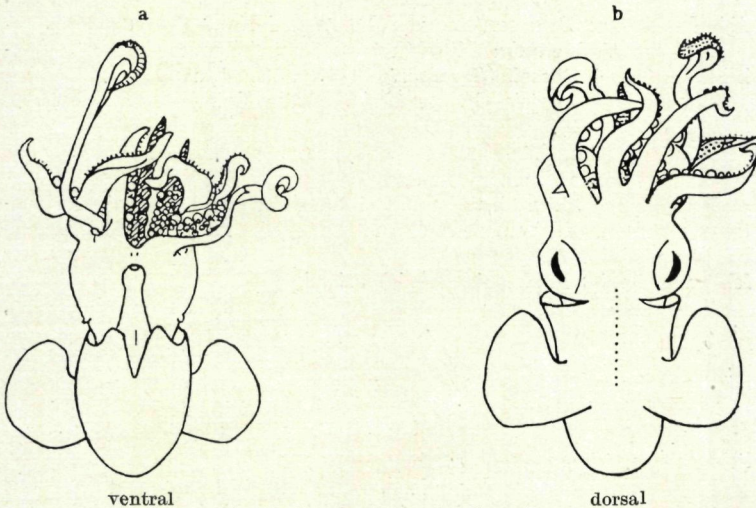


Fig. 50. *Sepiola pfefferi* (n. GRIMPE).

Sonstige Verbreitung: Westnorwegen, Island, zwischen Island und Irland, um Irland, 61° 34' N, 18° 43' W; 63° 25' N, 20° 8' W; 63° 30' N, 20° 14' W; 64° 7' N, 22° 39' W, Faroer, Faroer-Kanal, 50° 29' N, 30° 8' W; schottischen Küsten, Hebriden, Shetlands, englische Küsten, Kanal, französische Küsten (Bretagne), an den lusitanischen Küsten südlich bis Marokko (Höhe von Casablanca), dagegen nicht im Mittelmeer: alle Angaben über diese Art dürfen sich auf *S. tenera* Naef (= *steenstrupiana* Levy) beziehen.

Fast durchweg innerhalb der 200-m-Isobathe.

Sepiola aurantiaca Jatta 1896 (Diagnose bei NAEF 1923).

Gesamtlänge 40 mm. Ventralrand des Mantels sehr kräftig vorgezogen und in der Mitte tief ausgeschnitten, U-förmig mit tiefem Einschnitt für den Trichter. Arme mit 2 Reihen von Näpfen; beide Dorsalarms hectocotyliert: Der linke oder eigentliche Hectocotylus am Grunde nur mit 2 Näpfchen, indem das 3., der Innenseite angehörige, verlorengeht (wenn auch Spuren seines Trägers sich erhalten können). Napfträger 3.

und 4. der Außenreihe stellen einwärts gerichtete kräftige Fortsätze dar, deren Grund mit einem zahnartigen Gebilde zusammenhängt, das am Ende einer lateral, von den Basalnäpfen entspringenden muskulösen Leiste steht, die auch in der Dorsalansicht sichtbar wird und der Außenseite des Armes angehört.

Verbreitung im Gebiet: 1 Exemplar im Bergensfjord und 3 Exemplare von den Schären vor Bergen (Sölsvig, 17 m), ferner 1 juv. von „Michael Sars“-Stat. 295, 60° 30' N, 0° 24' W, 107 m. Nach GRIMPEScher Ansicht gehören die vier Exemplare bei Bergen (Angaben von GRIEG) zu *S. pfefferi*. Weitere Nachuntersuchung von GRIEG ergab jedoch, daß sie eines sehr tiefen Einschnittes des Mantelrandes ermangeln. Diese Exemplare mit U-förmigem Mantelrand stimmen überein mit Beschreibungen und Abbildungen der *S. aurantiaca* von JATTA und NAEF (GRIEG, 1936).

Sonstige Verbreitung: Mittelmeer (endemisch, nach GRIMPE), möglicherweise noch Roscoff (*S. vulgaris* Gerv. et Bened. nach LEVY 1912).

Sepiola (Hemisepiola) Grimpe 1925), *pfefferi* Grimpe 1921 (= *aurantiaca* Russell 1909).

♂ dorsale Mantellänge 12,3 mm, ventrale Mantellänge 12,1 mm.

♀ dorsale Mantellänge 13,0 mm, ventrale Mantellänge 12,0 mm.

Mantelausschnitt noch tiefer als bei *aurantiaca*, tief V-förmig am ventralen Mantelrand. Ventralarme bis zur Spitze mit zwei Reihen von Näpfen. Linker Dorsalarm hectocotyliert, der rechte Apparatus copulator fehlt vollständig; Bukkaltrichter siebenzipflig.

Verbreitung im Gebiet: Bergen (nach GRIMPE), Norwegische Rinne, nördliche Nordsee, Shetlands, Firth of Forth, britische O-Küste, Höhe von Flamborough Head, Hull, in schottischen Küstengewässern verhältnismäßig häufig.

Sonstige Verbreitung: Faroer-Kanal, nordwestlich Fair-Insel (59° 46' N, 2° 21' W), Yell-Sound (W-Shetlands); Berriedale Waters, 28—92 m; südlichster (fraglicher) F. O. Roscoff (Bretagne).

Überall sehr selten, eine nordostatlantische, rein boreale Art.

Sepietta oweniana d'Orbigny 1839, Pfeffer 1908 (Diagnose bei NAEF 1923).

Schale rudimentär. Arme und Tentakel lang. Beim ♂ linker Dorsalarm zwischen den Napfreißen verbreitert und ausgehöhlt. Tintenbeutel schlank, birnförmig ohne Leuchtdrüsen.

Sepietta oweniana d'Orbigny 1839 Pfeffer 1908 (Diagnose bei NAEF 1923).

Gesamtlänge 40 mm (selten bis 65 mm) (Unterschied zu mediterranen Exemplaren). Gestalt beträchtlich gestreckter als bei Rossien und Sepiolen. Färbung ein helles Grau, das ins rötliche spielt. Farbflecke des Rückens meist klein, nur mit wenigen größeren. Überhaupt Besetzung mit Chromatophoren weit spärlicher als bei anderen Arten, nur nach dem Hinterende zu etwas dichter stehend. Flossenlänge = $\frac{1}{2}$ Mantellänge. Flossenansatz höher, etwa bei $\frac{1}{3}$ der dorsalen Mantellänge, im Bogen nach hinten ansetzend. Arme und Tentakel relativ lang. Saugnäpfe der Ventralarme (ob stets?) mehrreihig, die der übrigen zweireihig. Saugnäpfe der Tentakelkeule winzig, griesartig (von allen Arten am kleinsten). Gladius rudimentär, schwach linear und borstenförmig. Trichterklappe beim

♂ 2—3fach kleiner als beim ♀. Dorsalarms hectocotylisiert. Am Grunde des linken noch ein besonderer Kopulationsapparat, eine (durch Ausbuchtung des Armes gebildete) Tasche, die zur Aufnahme der Spermato-phoren vor der Begattung dient.

Verbreitung im Gebiet: Westnorwegen (z. B. Bergen), Südnorwegen z. B. Kvernaesfjord bei Oslo), um Dänemark und Schweden ins Kattegat, durch den Sund bis zur Køge-Bucht (Ost-Seeland) — im Kattegat häufiger als *S. atlantica* —, an der dänischen Westküste und im Limfjord, in der Deutschen Bucht bei Helgoland, in der nördlichen Nordsee, bei den Shetlands, Orkneys, der schottischen und britischen O-Küste, aus der südlichen Nordsee, im holländischen Küstengebiet (früher auch bis in die Westerschelde).

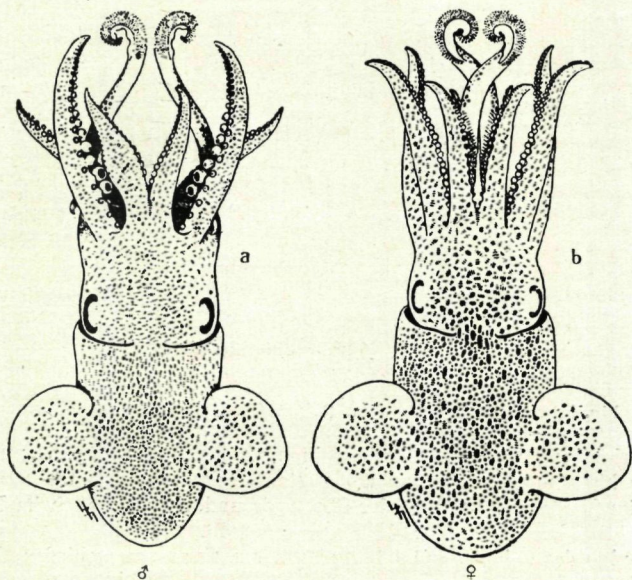


Fig. 51. *Sepietta oweniana* (Neapel), reifes ♂ u. reifes ♀, nat. Gr. Dorsalansicht. (n. NAEF).

Sonstige Verbreitung: westmediterran, lusitanisch, boreal. An der norwegischen Küste nördlichster F. O. Höhe von Ålesund ($62^{\circ} 45' N$; $7^{\circ} 40' O$, 200 m), bei den Färöern, an der W-Küste Schottlands, um Irland, an den englischen Küsten (z. B. St.-Georgs-Kanal, Plymouth), bei Roscoff (als *scandica* nach DAUTZENBERG et FISCHER), südwärts an der afrikanischen Küste bis Rio de Oro, im Mittelmeer (hauptsächlich in der Adria). An Küstengebiete gebunden.

Sepietta scandica Steenstrup 1887 (zumindest eine abzutrennende Rasse von *S. oweniana*). GRIMPE, 1933, hat sich für die Artselbständigkeit entschieden.

Der mediterranen *S. petersi* Steenstrup 1887 (= *S. obscura* Naef) ähnlich, aber größer als *petersi* und *oweniana* (oft über 40 mm, bis 75 mm

Gesamtlänge). Flossenlänge ungefähr halbe Mantellänge, Flosse kurz, gleichmäßig geformt und vorragend, also mit gerundetem Ansatz. Saugnapfe auf allen Armen, auch auf den ventralen, zweireihig. Gladius und kleiner, silbriger Tintenbeutel wie bei *oweniana*. Trichterklappe scheint dem ♂ zu fehlen (STEENSTRUP 1887). Dorsalarmer hectocotyliert, doch Hectocotylus verschieden von *oweniana*. Eier kleiner als bei dieser (?).

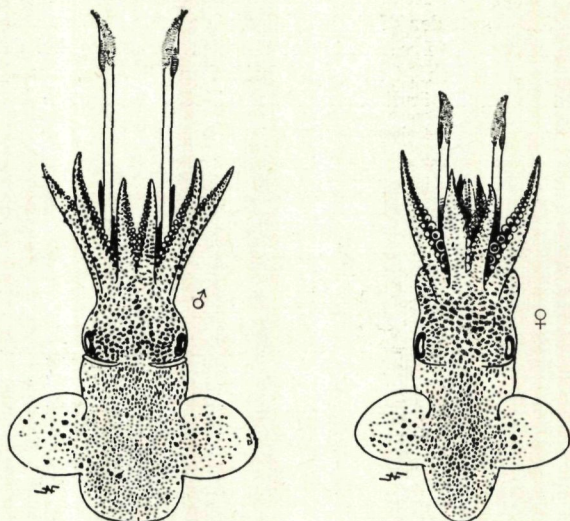


Fig. 52. *Sepietta neglecta*, ♂ u. ♀, nat. Gr. Dorsalansicht (n. NAEF).

Verbreitung im Gebiet: berührt in nördlichster Nordsee, Norwegische Rinne bis zum SW-Rand, an der westnorwegischen Küste (bei Bergen), evtl. im Skagerrak, nördlich der Shetlands und vielleicht auch im Moray Firth (Burghead Bay — ♀ 7,5 cm Länge, 2,7 cm Breite), die nördlichen Abschnitte des Gebiets. Nicht immer von *oweniana* unterschieden, F. O.-Angaben daher unsicher.

Sonstige Verbreitung: arktisch-subarktisch. Westnorwegische Küsten und Norwegische See, Faroer, Island, nördlicher Nordatlantik, Grönland, NO-Amerika. (Alle über *Sepietta oweniana* von NO-Amerika, Grönland, Island und der norwegischen See gemeldeten F. O. dürften sich auf *S. scandica* beziehen, GRIMPE 1933). Anscheinend Hochseeform küstener Gebiete.

Sepietta neglecta Naef 1916 (Diagnose bei NAEF 1923).

Ventrale Mantellänge ♀ 14 mm, Gesamtlänge bis 50 mm. Klein, nicht mehr als 5 cm in toto lang, zart, schlank. ♂ mit mäßig stark verbreitertem linken Dorsalarmer, mit verhältnismäßig einfach gegliedertem Apparatus copulator und mit proximal vergrößerten Saugern nur in der oberen Napfreihe dieses Armes. Tentakelkeule mit weniger als 20 Reihen von Näpfen. Tentakel auffallend zart. Keule mit sehr kleinen, gleichmäßigen Näpfchen, zu über 16 in schrägen Querreihen.

Verbreitung im Gebiet: Sehr selten in der nördlichen Nordsee und am SW-Rand der Norwegischen Rinne.

Sonstige Verbreitung: Hauptsächlich an der W- und SW-Küste Schottlands, im Mittelmeer, Marmarameer.

3. Unterordnung *Teuthoidea* Naef 1916, *Loligoidea* Lesueur 1821, *Chondrophora* Keferstein 1866.

Phragmocon bis auf geringe Reste verkümmert (und oft nur noch in Jugendstadien als ungekammerter Löffel- bis kegelförmiger Rest-Konus am Ende des Gladius), so daß der bei rezenten Formen stets unverkalkte Gladius wesentlich aus dem Proostracum besteht. Trichterausschnitt des ventralen Mantelrandes seitlich von deutlich, meist scharf vorspringenden Ecken begrenzt, Kiemenachse zwischen zu- und abführendem Gefäß mit weitem Längskanal, der zwischen den Kiemenblättchen hindurch mit der Mantelhöhle in Verbindung steht. Radulazähne der Mittelreihe stets dreispitzig, die der angrenzenden Seitenreihen zweispitzig, in dem lateral von der Hauptspitze eine Nebenspitze liegt.

Sippe (Stirps) *Prototeuthoidea* Naef 1921 (ausgestorben).

Sippe (Stirps) *Mesoteuthoidea* Naef 1921 (ausgestorben).

Sippe (Stirps) *Myopsida* d'Orbigny 1845, Naef 1916; *Metateuthoidea Myopsida* Naef 1921.

Primärlid bis auf den Porus zur Cornea geschlossen, sonst altertümlich. Küstennahe Formen, die den Laich noch an feste Körper heften.

Gruppe (Tribus) *Loliginacea* Thiele 1934; *Myopsida* d'Orbigny 1845, Norman 1890, Naef 1916.

Schale hornig, federförmig, zuweilen mit rudimentärem Endkegel.

Flossen rundlich und endständig oder weiter nach vorn verlängert.

Bukkalmembran in der Regel mit 7 Zipfeln und meist mit einigen kleinen Saugnäpfen. Arme relativ kurz. Dorsaler Mantelrand mit Knorpelspitze. Trichterhaft einfach, ohne Querfurche. Musculus adductor pallii medianus fehlt. Die drei mittleren Radulaplatten mit Nebenzacken. Meist der linke Ventralarm distal hectocotyliert.

Eier zu gallertigen Schnüren in kompaktem Laich auf Substrat abgelegt.

Fam. *Loliginidae* d'Orbigny 1845, Steenstrup 1861, Keferstein 1866.

Unterfam. *Loligininae* Grimpé 1922.

Mantel ziemlich schlank, etwa sechsmal so lang wie breit. Flosse rhombisch, über die Hälfte der Mantellänge einnehmend. Arme kurz, mit zwei Reihen von Saugnäpfen. Bukkalmembran mit 7 Zipfeln, die zwei Reihen von Saugnäpfen tragen. Tentakelkeule mit 4 Reihen von Näpfen. Tentakel nur teilweise rückziehbar. Schale mit gebogenen Seitenrändern.

Loligo Lamarck 1798 (Diagnose bei NAEF 1923).

Loligo vulgaris Lamarck 1798.

Ventrale Mantellänge bis 350 mm, Gesamtlänge oft bis ca. 70 cm (♂). Gelegentlich über 1 m. Länge der Arme 3, 4, 2, 1. Färbung eigentümlich durch Vorherrschen eines prächtig leuchtenden Karminrotes. Körper schlank, zylindrisch. Flosse breit, an der Spitze zusammenlaufend, rhom-

bisch, die hinteren $\frac{2}{3}$ der Mantellänge einnehmend. Tentakel dreimal so lang wie die kürzesten Arme, ca. $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie der Rumpf. Auf der Keule vier Reihen sehr ungleich großer Saugnapfe (in medianen Reihen drei- bis viermal so groß wie in den Seitenreihen): ihre Hornringe nur in der oberen Hälfte bezahnt. Saugnapfe der 7-zipfligen Bukkalmembran mit 7—10 längeren, spitzeren Zähnen und in

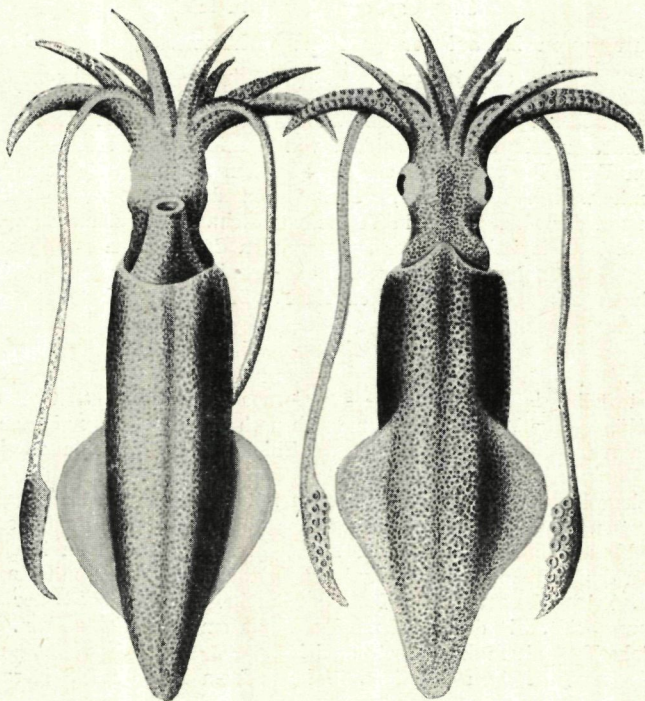


Fig. 53. *Loligo vulgaris*, ♀, Dorsal- u. Ventralansicht (n. D'ORBIGNY et FERUSSAC).

gestaltlicher Abweichung gegenüber *forbesi*. Gladius so lang wie der Rücken, federförmig, mit gebogenen Seitenrändern. ♂ auf den Mantelseiten kurze Längsstreifen mit Anhäufung von dunklen Chromatophoren. Hectocotylus 4. Arm links, Näpfe an der Spitze ersetzt durch zugespitzte Papillen, bis zu 40 an der Zahl (vom 22. bis 24. Saugnapf an werden die in zwei Reihen stehenden Näpfe kleiner und kleiner. Dafür verbreitern und strecken sich ihre Stiele und werden zu Papillen, die allmählich an Größe zunehmen und bis zur Spitze des Armes ziehen. Vor dem modifizierten Ende des Hectocotylus auf der medianen Reihe 25—27 normale Näpfe, wobei der erste, auch wenn er der medianen Reihe zuzugehören scheint, nicht gezählt ist).

Verbreitung im Gebiet: In der südlichen Nordsee hauptsächlich im holländischen Gebiet, in der Deutschen Bucht und mittleren Nordsee, an

der dänischen W-Küste und im Limfjord, im Skagerrak, Gullmarn, Kattegat bis in die westliche Ostsee (äußerster einmaliger F. O. Travemünde), im norwegischen Gebiet nur selten (Laich im südlichen Norheimsund, Hardanger), selten in der nördlichen Nordsee und Norwegischen Rinne. Von der Yorkshire-Northumberlandküste an nordwärts vor den britischen Küsten fehlend.

Sonstige Verbreitung: Litoral des Mittelmeeres, besonders an der französischen, westitalienischen und tunesischen Küste, und des Ostatlantik zwischen 21° und 59°. Im N an den Faroern, Irland, den britischen W- und S-Küsten, im Ärmelkanal, an den Küsten Frankreichs (gemein z. B. an den bretonischen bei Cap Finistère), an den lusitanischen Küsten südwärts zu den Azoren (bei 26° 15' W), Madeira, Kanaren und Rio de Oro. In merkwürdiger Isoliertheit wiederum an den niederländisch-westindischen Inseln (ADAM).

Loligo forbesi Steenstrup 1856.

Ventrale Mantellänge bis 76 cm (♂), 55 (♀); Gesamtlänge (im Gebiet) über 1 m (♂); 0,8 m (♀). Färbung (bei Ausdehnung der Chromatophoren) weniger grellrot, mehr bräunlich, mit rötlichen oder bräunlichen Flecken, sonst durchscheinend, schön opalisierend, um die Augen grünlich. Gestalt mehr konisch, plumper; Flosse größer als bei *vulgaris*, in erwachsenem Zustand ca. drei Viertel der Mantelseite einnehmend. (Bei Jugendformen Hinterende wenig zugespitzt, gegenüber kleinen Loliginiden der Unterfam. *Alloteuthinae*). Näpfe der Rhachialreihen der Tentakelkeule kaum vergrößert. Hornringe der Tentakelsaugnäpfe ringsum bezahnt. Tentakelkeule massiger. Hornringe der kurz gestielten bilateral symmetrischen Pfeilersaugnäpfe der sieben Bukkalzipfel mit größerer Anzahl (12–15) engstehender, stumpfer, zinnenförmiger Zähne, außerdem in gestaltlicher Abweichung der Bukkalpfeilernäpfe gegenüber denen von *vulgaris*, (vgl. GRIMPE 1925). Die rotbraune Streifung auf dem Mantel sowohl bei älteren ♂♂ wie ♀♀. Mit accessorischen Nidamentaldrüsen (als Leuchtorgan?). Hectocotylus 4. Arm links, Näpfe an der Spitze ersetzt durch zugespitzte Papillen (wie bei *vulgaris*).

Verbreitung im Gebiet: In allen Abschnitten der südlichen, mittleren und nördlichen Nordsee mit Norwegischer Rinne, südwestlichen und südlichen norwegischen Küsten, Skagerrak, Kattegat, bis in die Lübecker Bucht der westlichen Ostsee.

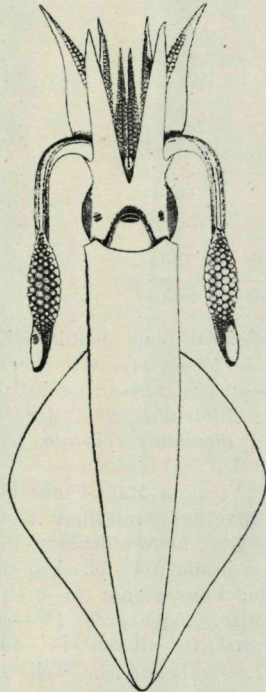


Fig. 54. *Loligo forbesi*, junges ♂
Ventralansicht, (n. NAEF).

Sonstige Verbreitung: Nördlich an der W-Küste Norwegens (Trondhjemfjord bis 65° N), Farøerbank (60° 58' N, 8° 37' W, 103 m), Farøer, im britischen und irischen Gebiet, an der französischen, spanischen, portugiesischen Küste; 50° 29' N; 30° 08' W; bei den Azoren; bei 26° 15' W, Madeira bis südlich zu den Kanaren, im westlichen Mittelmeer und in der Adria. — Neuerdings auch südlich von Island.

Unterfam. *Alloteuthinae* Grimpe 1922.

Hinterende des erwachsenen Tieres in eine $\pm$ lange Spitze ausgezogen, welche die mehr oder minder tütenartig eingerollte Spitze der Schale enthält und von den Enden der Flossen gesäumt wird. Bukkal-

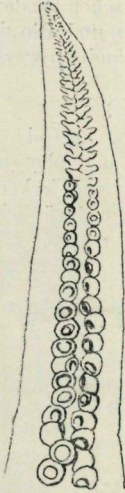


Fig. 55a. *Loligo forbesi*, Hectocotylus (orig.).

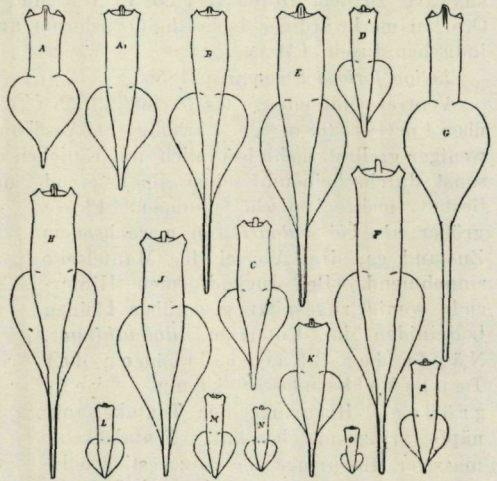


Fig. 55b. *Alloteuthis subulata*, Nordsee, Mantelkonturen (n. GRIMPE).

membran ohne deutliche Zipfel und ohne Saugnapfe. Zusammen bilden die Flossen eine etwa herzförmige Figur. Dem ♀ fehlt ein verlängerter Geschlechtsfortsatz, während er beim ♂ der Kiemenwurzel genähert bleibt.

Alloteuthis Naef M S. Wülker 1920.

Alloteuthis subulata Lamarck 1798, Naef 1921 (Diagnose bei NAEF 1923).

Ventrale Mantellänge bis 140 mm (♂), Gesamtlänge bis 210 mm (♂). Länge der Arme 3, 4, 2, 1. Färbung (im Leben ähnlich der von *Loligo forbesi*) blaß-rötlichgrau bis bräunlich, wie mit zahlreichen kleinen rötlich-braunen Farbflecken ziemlich gleichmäßig überspritzt; diese kaum auf den Flossen, nur in streifenartiger Häufung median bis zur Schwanzspitze. Augen groß. Flossen länglich-herzförmig mit lang ausgezogener Spitze. Bei älteren ♂♂ diese so lang oder länger als der ganze vor den Flossen befindliche Teil des Mantels. Auch bei erwachsenen ♀♀ der Herbstform (*autumnalis* Grimpe 1925) ist das Hinterende in eine mehr oder minder lange Spitze ausgezogen. Tentakel kurz und zart (ohne

Zerrung im frischen Zustand, zurückgeschlagen, nicht bis ans Hinterende reichend). Keule klein, ♂ der größten Näpfe $\frac{1}{12}$ bis $\frac{1}{10}$ des Kopfdurchmessers. An den Ringen der großen Tentakelnäpfe zu den einzelnen Zähnen in der Regel keine kleineren Zähne oder diese nur selten und unregelmäßig. Hectocotylus am 4. (Ventral-)Arm links, auf der medianen Reihe mit 9—10 normalen Näpfen (bei mediterranen meist 15—13—16 normalen Näpfen, weiterhin mit feinen „Papillen“.

Verbreitung im Gebiet: Überall in der südlichen, mittleren und nördlichen Nordsee (hier z. B. im schottischen Gebiet, hauptsächlich in Tiefen von 110 m). Sichere Angaben fehlen noch aus der Norwegischen Rinne in ihrer Tiefe. Doch im südwest-norwegischen Gebiet (Bergen), an der südnorwegischen Küste, im Skagerrak, Kattegat und schwedischen W-Küste bis zum Sund, durch die Belte in die westliche Ostsee bis zur nördlichen Mecklenburger Bucht. Ferner im Limfjord. Im ostenglischen Gebiet oft fehlend, nur vor Lincolnshire zwischen Humber und Wash.

Sonstige Verbreitung: An der norwegischen Küste kaum über den 62° hinaus, an den britischen NW- und W-Küsten, um Irland, im Ärmelkanal, atlantische Küsten Frankreichs (besonders Bretagne, Biscaya), Spaniens, Portugals, Marokkos, an der westafrikanischen Küste bis Angola (12° S, 13° 3' W), im Mittelmeer (doch hinter *A. media* sehr zurücktretend).

(*subulata*) 36° 28' N, 9° 06' W, 2000 m (juv.) n. DEGNER.

Alloteuthis media Linné 1758, Naef 1921; *marmorae* Vérany 1851 (Diagnose bei NAEF 1923).

Ventrale Mantellänge 67,5 mm (♀). Zugespitzt, doch nicht langgeschwänzt wie *subulata*, daher kleiner erscheinend, doch kräftiger gebaut. Chromatophoren auf dem Mantel ungleichmäßig ausgebildet: sehr große, die hervorstehende Flecken erzeugen, neben zerstreut stehenden, kleineren. Tentakel länger, Tentakelkeule viel mächtiger und länger, mit großen Näpfen von $\frac{1}{9}$ bis $\frac{1}{10}$ Kopfdurchmesser. Bei Stücken gleicher Mantellänge ist die Keule $1\frac{3}{4}$ bis $1\frac{1}{2}$ mal so lang und $1\frac{1}{2}$ mal so breit wie bei *subulata*: dementsprechend Größenunterschied im ♂ der Ringe der großen medianen Tentakelnäpfe. Zahlreichere Zähne auf den Ringen der großen Tentakelsaugnäpfe. Armnäpfe ebenfalls größer. Tentakel länger (ohne Zerrung bei frischen Tieren um 1—2 Keulenlängen über das Hinterende hinaus rückziehbar). Flosse blattförmig mit schwach ausgezogener Spitze, breiter und weiter hinten gelegen. Hectocotylus auf der medianen Reihe mit 10—12, meist 11 normalen Näpfen. Weiterhin grobe „Papillen“.

Verbreitung im Gebiet; Unperiodisch und ziemlich selten; südliche Nordsee und Deutsche Bucht, Moray Firth und Shetlands (11—90 m)*)

Sonstige Verbreitung: An den britischen W- und den irischen Küsten, im Ärmelkanal und an den lusitanischen Küsten Frankreichs, Spaniens und Portugals südlich bis Fedhala (Marokko), bei 40° 14' N, 0° 54' O, 200 m; im ganzen Mittelmeer bis Istanbul (WEINDLS, 1912, Angabe Rotes Meer unsicher).

*) Die Angaben JAECKELS aus der westl. Ostsee sind zu streichen; die Exemplare liegen nicht mehr vor, doch dürfte es sich bei der großen Variabilität von *Alloteuthis subulata* um diese Spezies gehandelt haben.

Fraglich hier anzuschließen n. THIELE, 1934.

Fam. *Lepidoteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Promachoteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Pickfordiateuthidae* (nicht im Gebiet).

Sippe (Stirps) *Oegopsida* d'Orbigny 1845, *Metateuthoidea* Naef 1916, *Architeuthacea* Thiele 1934, *Teuthidae* Prosch 1847.

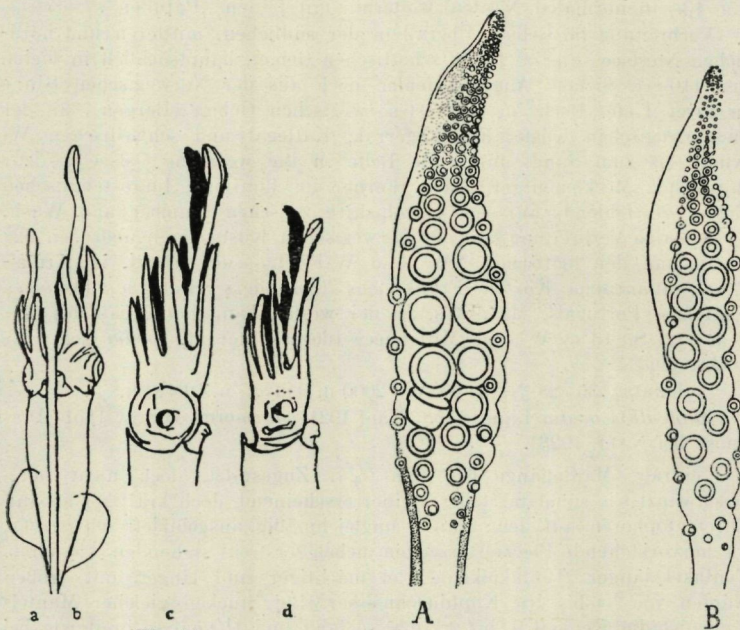


Fig. 56

Fig. 57

Fig. 56. *Alloteuthis subulata* u. *A. media* (a) ♂ von *A. subulata* (52 mm ventr. M.-Lge), (b) ♂ von *A. media* (52 mm ventr. M.-Lge), (c) ♀ von *A. media* (67,5 mm ventr. M.-Lge), (d) ♀ von *A. subulata autumnalis* (114,3 ventr. M.-Lge) 1/2 nat. Gr. (n. GRIMPE).

Fig. 57. Tentakelkeule von *Alloteuthis media* (A), u. *Alloteuthis subulata* (B) (n. ROBSON).

Schale (Gladius) hornig, stark rückgebildet, feder- oder stabförmig. Mit offenem Primärlid. Integument über der Augenlinse läßt einen größeren, ± herzförmigen Lidspalt offen (Lidspalatkalmare, Oegopsiden).

Haut oft mit Leuchtorganen ausgestattet. Weibliche Gonodukte paarig. Accessorische Nidamentaldrüsen verkümmert, meist fehlend. Bukkalhaut meist mit 7, seltener 8 oder 6 Zipfeln und Heftungen. Trichter frei, nicht mit dem Mantelrand verwachsen (bis auf *Cranchiidae*), so daß die Mantelhöhle vielmehr durch zwei Knorpelpaare (Trichter- und Mantelhaft) nach Bedarf geschlossen und geöffnet werden kann (Mantelschließapparat). Hectocotylus vielfach nicht vorhanden.

(Ausführliche Charakterisierung bei PFEFFER 1912.)

Neuzeitliche, dem Leben der Hochsee und der Tiefe angepasste Teu-

thoiden. Als „Larven“ anfangs mit erst 6 wohlentwickelten Armen, auf späteren Stadien bei einigen Arten mit Haken. Laich pelagisch.

Fam. *Lycoteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Enoploteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Octopodoteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Neoteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Onychoteuthidae* Gray 1849, Pfeffer 1900, Chun 1910.

Mantel mehr oder weniger schlank, hinten zugespitzt. Flossen groß, dreieckig, endständig. Gladius federförmig mit mehr oder weniger breiter Fahne; im hinteren Teil dachförmig, mit starkem Mittelkiel, hinten flach, löffelförmig, mit einer soliden chitinenen oder knorpeligen Endspitze. Trichterknorpel einfach, schmal. Mantelknorpel länger. Hals mit einer Querfalte und jederseits drei Längsfalten, oft auch mit Nackenfalten. Bukkalhaut meist mit 7 Zipfeln und Heftungen und 6 Poren. Arme kantig mit zwei Reihen kleiner Saugnäpfe mit glatten oder schwach gezähnten Ringen. Tentakel ziemlich lang, auf dem Karpalteil mit einer rundlichen Gruppe dicht stehender kleiner Saugnäpfe und Haftknöpfe. Handteil in der Jugend mit Reihen von Saugnäpfen, deren mittlere sich später meist in Haken umwandeln, während die äußeren sich rückbilden oder als Näpfe oder Haken sich weiter erhalten. Hectocotylisierung findet nicht statt. Leuchtorgane fehlen meist, zuweilen solche in der Mantelhöhle oder um die Augen. Mittelplatten und Nachbarplatten der Radula mit kleinen Außenzacken.

Onychoteuthis Lichtenstein 1818.

Tier fleischig, mit weicher, stark gefärbter Haut, schlank, mit langer, hinterer Spitze. Flosse groß, querrhombisch mit ausgezogener hinterer Spitze, beim erwachsenen Tier länger als die halbe Mantellänge. Mit (Längs- und Quer-)Nackenfalten. Trichtergrube vorn spitz. Knorpelleiste des Mantels wenigstens doppelt so lang wie der Trichterknorpel. Gladius mit mäßig langer freier Rhachis und lanzettlicher, im mittleren Drittel gelegener Fahne, die sich nach hinten sehr verschmälert und nach unten einschlägt, wodurch der kurze, flache Löffel abgetrennt erscheint; die Mittelrippe bildet auf dem hinteren Teil einen hohen, scharfen Kiel, der nach dem Löffel hin niedriger wird, die chitinige Endspitze schlank dreieckig, schräg ansitzend. Karpalteil der Tentakel von einem Hautsaum umgeben. Handteil der Erwachsenen mit zwei medianen Hakenreihen. Die der beiden Marginalreihen bleiben entweder Saugnäpfe, werden auch in Haken umgewandelt oder unterdrückt. An der Basis eine rundliche Gruppe Haftknöpfe. In den zwei Reihen auf den sessilen Armen nie mit Haken. Mit Leuchtorganen.

Onychoteuthis banksi Leach 1817 (Diagnose bei NAEF 1923).

Ventrale Mantellänge ca. 150 mm (in anderen Gebieten sonst größer). Armlänge 2, 3, 4, 1. Färbung kräftig, Haut weich und ungepflastert (gegenüber *Moroteuthis*). Tentakelhand mit Krallen (bei ganz jungen noch nicht) in zwei medianen Reihen. In der Mantelhöhle zwei Paar Leuchtorgane, das vordere auf der Leberkapsel, das hintere größere auf dem Tintenbeutel (dazu zwei große, gelbbraune Leuchtorgane auf der Ventralfläche des Augenbulbus?).

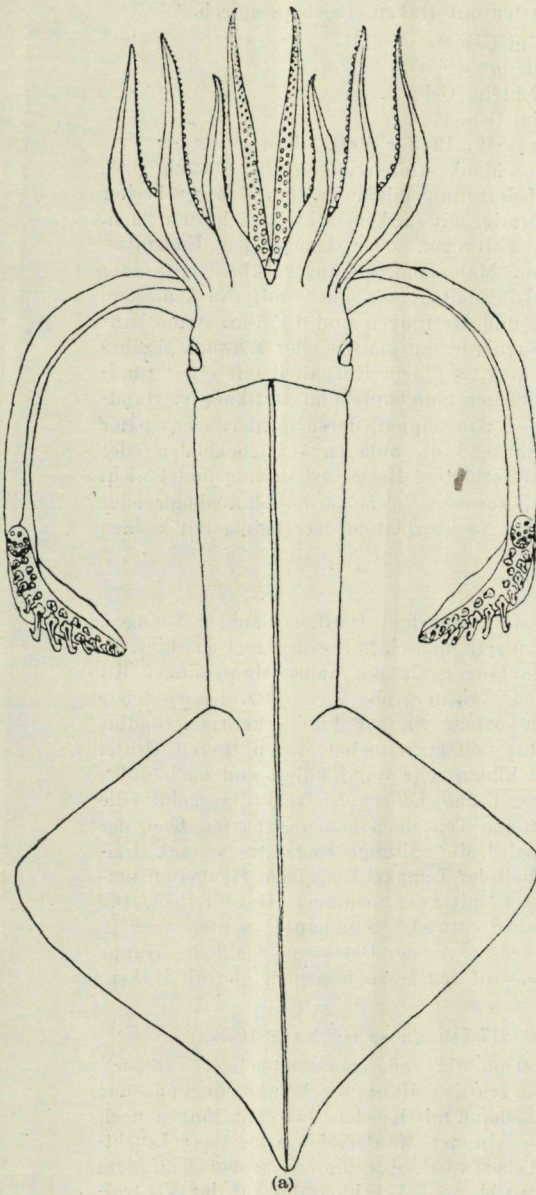


Fig. 58. *Onychoteuthis banksi* (a) Gesamtansicht, (b) Tentakelkeule (n. PFEFFER).

Verbreitung im Gebiet: In der Nordsee nur selten, in den nördlichsten Abschnitten, nördliche Nordsee über 100 m-Linie, schottische Küste (Moray Firth, Banff), norwegische Küsten, Bohuslänküste, Kattegat und Oeresund.

Sonstige Verbreitung: Als kosmopolitische Art weit verbreitet, an der norwegischen Küste nördlich bis Hammerfest, West-Finnmarken, bei Island, südlich von Island ($62^{\circ} 39' N$, $18^{\circ} 52' W$), an den britischen, französischen, lusitanischen Küsten Europas, westlich und südlich von Irland, zwischen Portugal und den Azoren, an den Azoren, Madeira, im Mittelmeer (hauptsächlich jüngere), in den wärmeren und gemäßigten Abschnitten des Atlantiks südlich bis Kap Hoorn, im Indischen Ozean, im Pazifischen Ozean, Chile, Juan Fernandez, Neuseeland, Kalifornien, Britisch-Kolumbien, Hawai-Inseln, Laysan, Südsee, indo-malayischer Archipel.

Bei Formosa, Japan und nördlich bis ins Beringsmeer ersetzt durch *O. borealis-japonica* Okada (durch andere Leuchtorgane unterschieden).

Fam. *Gonatidae* Hoyle 1886, Pfeffer 1900.

Körper mittelgroß. Mantel ziemlich schlank, hinten zugespitzt mit endständiger rhombischer oder rundlicher Flosse, Gladius federförmig, mit verhältnismäßig großem tütenförmigen Endkegel, der nicht bis zum Hinterende des Mantels reicht. Hals mit Ring- und drei Längsfalten. Trichterknorpel einfach, schmal, mit einer Längsrinne, der eine entsprechende Längsleiste am Mantelrand gegenüberliegt. Mantelknorpel fadenförmig. Bukkalhaut mit 7 Heftungen. Arme mit vier regelmäßigen Reihen von Saugnäpfen, von denen sich bei älteren Tieren die beiden Innenreihen an den 1. bis 3. Armen in Haken umwandeln; auch am Handteil der Tentakel, mit mehr als 4 (bis 8) Reihen von Näpfen, können sich einige Sauger in Haken umbilden.

Tentakelstiel in seiner ganzen Länge mit Saugnäpfen und Haftknöpfchen besetzt; letztere auch in einem Teil der Keule. Keine Leuchtorgane. Hectocotylisierung scheint nicht stattzufinden. (Ausführliche Beschreibung bei PFEFFER 1912, NAEF 1923.)

Gonatus Gray 1849.

Tentakel gut ausgebildet. Proximaler Teil der Tentakelkeule verbreitert. Außer den Näpfen mit einer Längsreihe verschieden großer Haken. Färbung zwischen gelb- und rotbraun (violett-braune Töne auf dem Rücken nur angedeutet). Radula nur mit 5 Längsreihen von Platten, statt wie sonst bei Metacephalopoden mit 7.

Gonatus fabricii Lichtenstein 1818 (ventrale Mantellänge 20; Gesamtlänge über 33 cm).

Verbreitung im Gebiet: Nur in der Norwegischen Rinne bei Bergen.

Sonstige Verbreitung: zirkumarktisch (der eigentliche und häufigste Oegopside der Arktis n. PFEFFER), im Atlantik bis in das Ostmittelmeer und Marmarameer, ferner bis Rhode Island, im Pazifik bis etwa $40^{\circ} S$ südwärts und bipolar verbreitet in einer kaum unterscheidbaren Art oder Rasse (*G. fabricii antarcticus* Lönnberg) auch im subantarktischen Gebiet. Vorkommen im N bis zur Eisbarriere. Fundorte liegen zwischen Spitzbergen und Grönland, im Barentsmeer, O-Finnmarken, Porsangerfjord, N-

Norwegen, W-Norwegen, bei Jan Mayen, östlich und südlich Grönland, in der ganzen Davisstraße, bei 65° 28' N, 25° 48' W und 26° 20' W; westlich von Island, bei Island, zwischen Island und Schottland, bei den Faroern, in den Tiefen des Nordatlantik zwischen Neufundland und Irland, bei 840—1200 m, in der Biscaya bei 58° 45' N, 48° 39' W, 58—61° N, 16° 52' W, bei Nova Scotia; 100 sm südlich Newport; an der Robbeninsel und südlich vom Kap der Guten Hoffnung. In der Beringsee, im Pazifik bei Kamtschatka und Japan bis etwa 40° N südwärts.

Fam. *Psychroteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Architeuthidae* Pfeffer 1900.

Vertreter dieser Familie können riesige Maße erreichen (Riesen-Cephalopoden). Mantel schlank, hinten spitz, mit endständiger, lang eiförmiger hinten spitzer Flosse. Gladius hinten spitz endend, Fahne im vorderen Teil flach, im hinteren zu einem kleinen Endkegel eingerollt, meist mit 2 vom Hinterende der Rhachis nach vorn divergierenden stärkeren und mehreren schwächeren Rippen, weit vor dem Hinterende des Mantels endend. Augen von mäßiger Größe, Hals mit Quer- und Längsfalten. Trichter- und Mantelknorpel länglich, einfach. Arme lang und kräftig. Zahlreiche Saugnapfe in zwei Reihen. Zu jedem muskulösen Basalpolster, auf denen die Stiele der Saugnapfe entspringen und die Muskelzüge als Querbrücken in die Schutzsäume entsenden, zwei Stützen des Schutzsaumes. Tentakel lang bis sehr lang, Keule wenig verbreitert, mit 4 Nafpreihen; Napfe der beiden Rhachialreihen größer. Napfe mit gezähnten Ringen. Schaft mit Längsreihen kleiner Napfe und Haftknöpfe. Bukkalhaut mit sieben Zipfeln und Heftungen. Hectocotylus ?. Mittelplatte der Radula und Nachbarplatte mit Außenzacken. Ohne Leuchtorgane. Bezeichnend die Schlaffheit der Muskulatur.

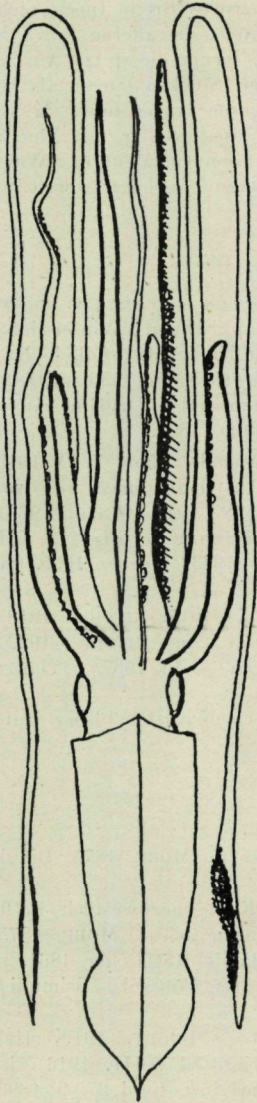
Architeuthis Steenstrup 1857.

Architeuthis (mehrere nordatlantische Arten, *dux* Steenstrup 1857, *monachus* Steenstrup 1857, *harveyi* Verrill 1879, *clarkiae* Robson 1933 — mehrmals, meist tot oder verstümmelt angetrieben, nicht immer einwandfrei bestimmt oder auch bestimmbar. — Eine Determination wie auch eine genaue Artdiagnose daher unsicher).

Was im übrigen von den Merkmalen zu halten ist, vgl. PFEFFER 1912 oder ROBSON 1933.

Skandinavische Autoren sprechen die Architeuthen meist als *dux* und *monachus* an, angelsächsische dagegen als *harveyi*.

Dux, *monachus*, *harveyi* werden als schlank und spitz zulaufend angegeben, *clarkiae* gilt als sehr plump. Bei *harveyi* Arme gleich lang (gegenüber *princeps* Verrill 1875), bei der die 4. Arme länger sind. Auch bei *clarkiae* Arme gleich lang, bei dieser die Mantellänge dreimal der Breite (ebenso bei *princeps*). Flossen ± länglich herzförmig mit abgesetztem vorderen Lappen. Körperlänge zu Tentakellänge bei *dux* = 28%; Breite zu ventraler Mantellänge = 35%; Flossenbreite = $\frac{1}{4}$ Flossenlänge; Flossenlänge zu ventraler Mantellänge = 34,4%; Breite des Kopfes zu Mantelbreite = 70%. *A. dux* hat außerdem starke Schutzsäume. Unterschiede zwischen den einzelnen Arten möglicherweise in der Form der Kiefer (vgl. Abb. 65). Färbung bei *harveyi* ein tiefes Rötlich-Braun, das an der Bauchseite in Weiß übergeht.



F

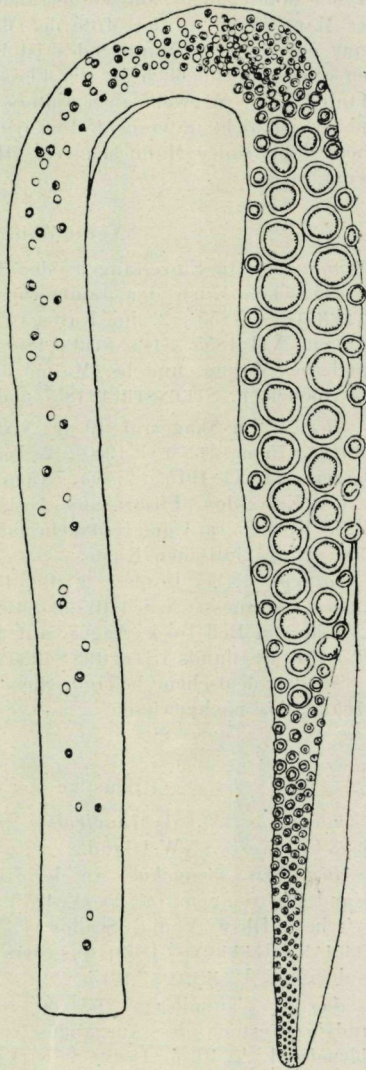


Fig. 59b

Fig. 59a). *Architeuthis dux*, (n. BRINKMANN aus GRIEG).

Fig. 59b). *Architeuthis harvegi*, Tentakel (n. PFEFFER).

Zu den Altersunterschieden würde sich ohne Verallgemeinerung ergeben: Die Mantelform der jüngeren Stücke hat die größte Breite (noch nicht $\frac{1}{4}$ der Mantellänge) am Vorderrande des Mantels, die älteren (etwa $\frac{1}{2}$ der Mantellänge) in der Mitte der Mantellänge, ferner die spitze Ausziehung des hinteren Mantelendes ist bei jüngeren Stücken länger als bei den älteren. Schließlich ist die Flosse bei jüngeren länger (etwa $\frac{1}{2}$ der Mantellänge). Wieweit auch Unterschiede der Geschlechter mit hineinspielen ist nicht untersucht. Dickarmige Ex. mögen (n. VERRILL) Weibchen, dünnarmige Männchen sein. Hectocotylisierung erfolgt, soweit bekannt, nicht.

Verbreitung im Gebiet:

monachus in Einzelfängen oder Strandungen nachgewiesen 1. an der nordjütischen Küste der Jammerbucht vor Kap Skagen (Winter 1853, STEENSTRUP 1855), 2. im Kattegat an der Aalbaekbucht südlich Kap Skagen (XII. 1855, STEENSTRUP 1898), 3. und 4. 1545 und 1550 im Oeresund (bei Malmö) und bei Malmö ein fast 2,5 m und ein 2,67 m langer Meermönch, n. STEENSTRUP 1857 und n. LÖNNBERG 1891.

dux: 1. im Skagerrak 10 sm NNO von Hirtshals (75 m, 7. IX. 1949, Länge 1,75 m, JENSEN, 1950); 2. bei Lerøy, Austrheim, eben ndl. von Bergen (21. XI. 1915, ♂, ca. 7,15 m, BRINKMANN, 1916, GRIEG, 1933); 3. bei Kalveidøy, Fitjar, aus Ausgang des Hardangerfjords (13. XII. 1927, Körper ca. 1 m, Tentakeln 6,5 m, GRIEG 1933); ferner 1639 und 1790 an der jütischen Küste.

harveyi: 1. bei Dunbar, Firth of Forth (2. XI. 1917, RITCHIE, 1918); 2. bei Caithness, N-Schottland (1921, Länge 4,72 m, RITCHIE, 1922); 3. Höhe von Bell Rock, Angus, auf See gefangen (7. XI. 1937, STEPHEN, 1937); 4. Shetlands (STEPHEN, 1950).

An den deutschen, holländischen und belgischen Küsten bisher keine *Architeuthis* nachgewiesen.

Sonstige Verbreitung:

monachus (?), als *Dinoteuthis proboscideus* n. MORE, 1875, Dingle Bay, Co. Kerry, NW-Irland.

dux (bzw. *monachus*) an der irischen W-Küste nordwestlich Boffin Island, Co. Connemara, 25. IV. 1875, von Fischern erlegt, MORE, 1875, zwischen Hillswick und Scalloway, West-Shetlands, 1860 oder 1861, n. ALLMAN, JEFFREYS, 1869; aus dem Magen eines Pottwals, Belmullet-Walstation, HAMILTON, 1915.

dux bei Trondhjem (63° 60' N; 9° 30' O) n. HJORT, 1912, Helandsjø, westlich des Ausganges vom Hevnefjord (17. III. 1916), im Hevnefjord, ♀ 10. 4. 1896; ♂ Kirksäterören im Hevnefjord 27. 9. 1896; Nordlandküste, ca. 67° N, 13° O (HJORT 1912); im Ulvangerfjord, Alstadhaug, Nordland (1680); Øvag, Djøma, Helgeland (XI. 1916); bei Kvaengen (1880); bei Tönsvik, Tromsøysund (1880); bei Lundenes, Gryøy-Spitze, Senjen (Herbst 1910 oder 1911); bei Veiholmen (Smølen) südlich der Insel Hitra (II. 1912); Yderstadt (Mus. Christiansand, fide BRINK-

MANN 1916), bei Rauheim, ca. 8 km östlich Trondhjem (4. 3. 28); bei Buøy im Foldenford (1874), ferner bei Island (Thingöresand N-Island; Mödrurvalle-Strand, N-Island; N-Küste von Island); Mofjord (Island); nördlich der Faröer, ca. 63° N, 7° W, an den Faröern (als *monachus* Posselt), an der W-Küste Grönlands (Holstenborg); Westindien, im N der Bahamas.

harveyi bei N Uist (Äußere Hebriden), II. 1920, RITCHIE (1920); ROBINSON (1933).

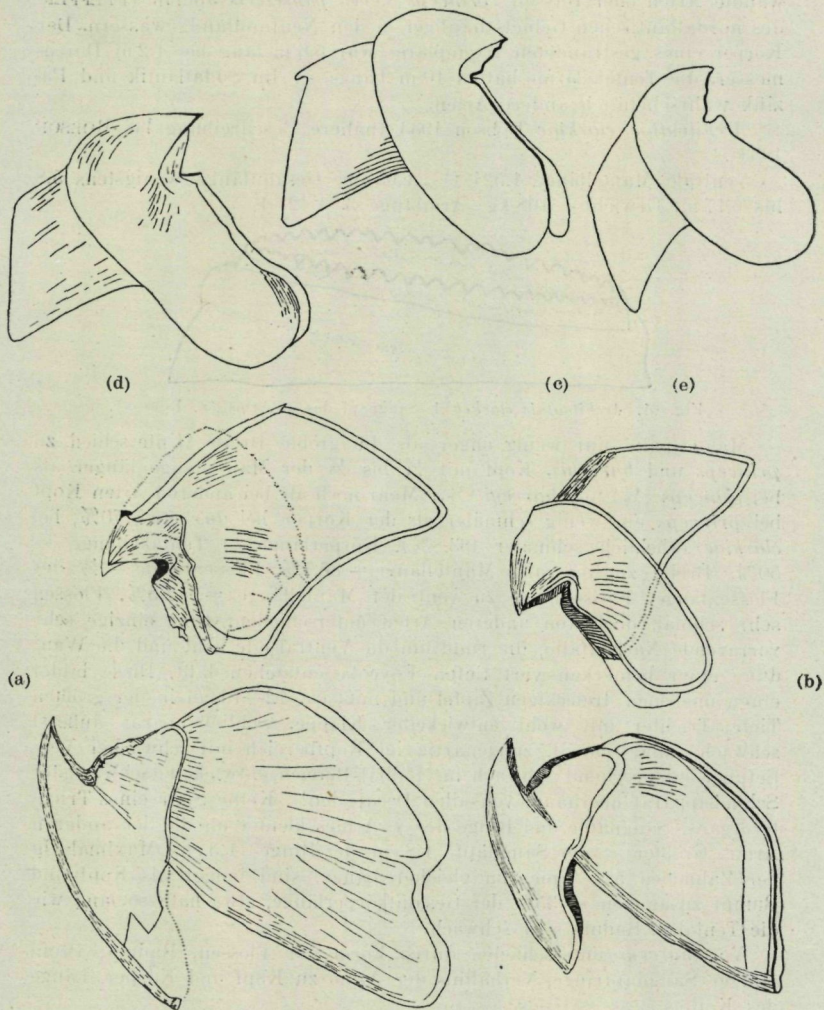


Fig. 60. Kiefer von *Architeuthis* (a) *princeps*, Ober- u. Unterkiefer, (b) *harveyi* (Ober- u. Unterkiefer), (c) *dux*, (Unterkiefer), (d) *monachus*, Unterkiefer, (e) *clarkii*, Unterkiefer (n. VERRILL, a-d; n. ROBINSON e).

Architeuthis sp. 4. X. 1880, gestrandet bei Kilkee, Co. Clare, Irland, RITCHIE, 1918.

princeps nördlich São Jorge (38° 34' N, 30° 39,5' W) n. JOUBIN 1895; *princeps* Verr. bzw. *physeteris* Joubin (PFEFFER) an den Azoren bei Angra (Terceira) n. JOUBIN 1905; *physeteris* Pfeffer (*bouyeri* Verr.) in der Höhe von Teneriffa, n. VERRILL 1882. Gleiche oder nahe verwandte Arten oder Rassen (*princeps* Verr., *physeteris* Joubin (PFEFFER)) des nordatlantischen Gebiets häufiger in den Neufundlandgewässern. Der Körper eines gestrandeten Exemplares war 6,6 m lang bei 1,2 m Durchmesser, die Tentakelarme hatten 10 m Länge. — Im Südatlantik und Pazifik wahrscheinlich andere Arten.

Architeuthis clarkiae Robson 1933 (nähere Beschreibung bei ROBSON 1933).

Ventrale Mantellänge 1,524 (— 1,65) m. Gesamtlänge wenigstens 5,8 bis 6,17 m. Gewicht = 108 kg. Armlänge 3, 4, 2, 1.

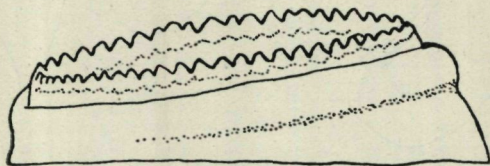


Fig. 61. *Architeuthis clarkiae*, 1. Saugnapf des 3. Arms (n. Robson).

Mantelspalte nur wenig enger als die größte Breite (Unterschied zu *princeps* und *harveyi*). Kopf mit $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Mantellänge länger als bei *princeps* ($\frac{1}{2}$) und *harveyi* ($\frac{1}{2}$). Mehr noch als bei anderen Arten Kopf bei *princeps* ein wenig schmaler als der Körper, bei *dux* etwa 70%, bei *clarkiae* erheblich schmaler (63,8%). Körperlänge zu Tentakellänge = 50%. Breite zu ventraler Mantellänge = 36,7%. Flossenbreite = $\frac{1}{2}$ der Flossenlänge. Flossenlänge zu ventraler Mantellänge = 42,5%. Flossen sehr schmal, doch von anderen Arten unterschieden. Eine einzige sehr vorragende Nackenfalte, die rund um die Ventralseite geht und die Wandung einer bemerkenswert tiefen Foveola entstehen läßt. Diese bildet einen unebenen dreieckigen Zipfel und mißt ca. 12—13 cm in der größten Tiefe. Trichter mit wohl entwickelter Klappe. Schließapparat äußerst schwach, lang, schmal, zungenartig im Kopfbereich mit schwacher Vertiefung, entsprechend schwach im Pallial-Bereich entwickelt (schwächster Schließapparat überhaupt von allen Decapoden!). Keine Spur eines Trichterorgans. Saugnapfe und Ringe des 4. Armes kleiner als die der anderen Arme. Größter σ der Saugnapfe 1,8 cm, der Ringe 1,3 cm. Maximalzahl der Zähnnchen 52. Arme von gleicher Länge, sind länger als Kopf und Rumpf zusammen = 35% der Gesamtkörperlänge, etwa halb so lang wie die Tentakel. Radula sehr schwach.

Von *harveyi* unterschieden durch Form der Flossen, Radula, Profil einiger Saugnapfringe, Verhältnis der Arme zu Kopf und Körper, Länge des Kopfes.

Von *princeps* durch Form der Flossen, Größe des 4. Arms im Verhältnis zu den drei ersten, im Anteil, um den der 4. Arm über die Länge des Kopfes hinausgeht, Profil der Saugnapfringe, Länge des Kopfes.

Von *dux* durch Anordnung der Saugnapfzähne, Profil der Saugnapfringe, Anordnung der Sauger am Arm.

Von *physeteris* durch Form der Flossen und Gestalt des Mantels.

Verbreitung im Gebiet: seltene Art, gestrandet an der ostenglischen Küste (South Bay) bei Scarborough, 14. I. 1933; ferner eine am meisten dieser Art nahekommende *Architeuthis* (5,87 m) am 30. XI. 1949 lebend gestrandet vor Aberdeen (RAE, 1950).

Sonstige Verbreitung: Nicht weiter gefunden und unbekannt.

Fam. *Histioteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Alluroteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Bathyteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Brachioteuthidae* Pfeffer 1908; *Tracheloteuthidae* Pfeffer 1900.

Mantel schlank, hinten sehr spitz, mit ziemlich großer endständiger Flosse. Gladius bis gegen das Hinterende nur aus der Rhachis bestehend, mit kurzer Fahne, die hinten einen tiefen tütenförmigen Endkegel bildet. Leuchtorgan scheint zu fehlen. Augen groß. Halsfalten schwach (oder fehlend). Trichterknorpel einfach, länglich, mit breiter Grube und schmalen Rändern. Mantelknorpel länger, leistenförmig. Bukkalhaut mit sieben Stützen, Zipfeln und Heftungen. Arme mit zwei Saugnapfreiheiten und mit Schwimm- und Schutzsäumen. Die beiden seitlichen Armpaare bedeutend kräftiger als die anderen. Ringe der Saugnäpfe in der distalen Hälfte mit breiten, stumpfen Zähnen. Tentakel kräftig, ziemlich lang. Keule in der distalen Hälfte mit 5 oder 6 Reihen größerer Näpfe mit spitzen Zähnen. In der proximalen mit sehr vielen und kleinen Näpfen. Haftapparat fehlt. Hectocotylierung findet nicht statt.

Brachioteuthis Verrill 1881; *Tracheloteuthis* Steenstrup 1882 (ausführliche Diagnose bei PFEFFER 1912, NAEF 1923).

Ventrale Mantellänge 33 mm, Flosse $\frac{2}{5}$ der Körperlänge. Kopf lang, schmal. Ohne deutliche Trichtergrube. Zinnenförmige Bezahnung auf dem distalen Rand der Armnäpfe, wobei die Zwischenräume ebenso breit wie die Zähne sind.

Entomopsis-Larve.

Brachioteuthis riisei Steenstrup 1882.

Verbreitung im Gebiet: Bisher nur selten in der nördlichen Nordsee ($60^{\circ} 22' N$, $2^{\circ} 6' O$), ferner $60^{\circ} 19' N$, $0^{\circ} 28' O$.

Sonstige Verbreitung: Eine gemeine pelagische bis halbplanktonische Art des Nordatlantik, von der Oberfläche bis 3000 m. Die Fundorte dieser im Mittelmeer, an den westeuropäischen Küsten und bei den Faroern nicht gerade seltenen Art erreichen im Norden fast den Polarkreis, so daß ihr Vordringen mit dem Golfstrom ins arktische Gebiet wahrscheinlich ist. Die nördlichsten bekannten Fundorte: Faroer-Kanal, $61^{\circ} 32' N$, $17^{\circ} 57' W$; $61^{\circ} 34' N$, $18^{\circ} 43' W$; $61^{\circ} 50' N$, $0^{\circ} 43' O$; $62^{\circ} 4' N$, $17^{\circ} 33' W$; ferner die Gewässer südlich von Island ($63^{\circ} 16' N$, $19^{\circ} 57' W$), im Süden ebenso weit bis $60^{\circ} S$ verbreitet.

Fam. *Valbyteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Ommatostrephidae* Steenstrup 1861, Gill 1871, Pfeffer 1900 (Diagnose bei NAEF 1923).

Mantel lang und schlank, hinten spitz. Flossen groß, meist dreieckig. Gladius sehr dünn, Fahne rudimentär, bis gegen das Hinterende nur aus der Rhachis bestehend, am Hinterende ein kurzer Hohlkegel. Trichtergrube mit einem System von Falten, die im vorderen Teil längsgerichtet

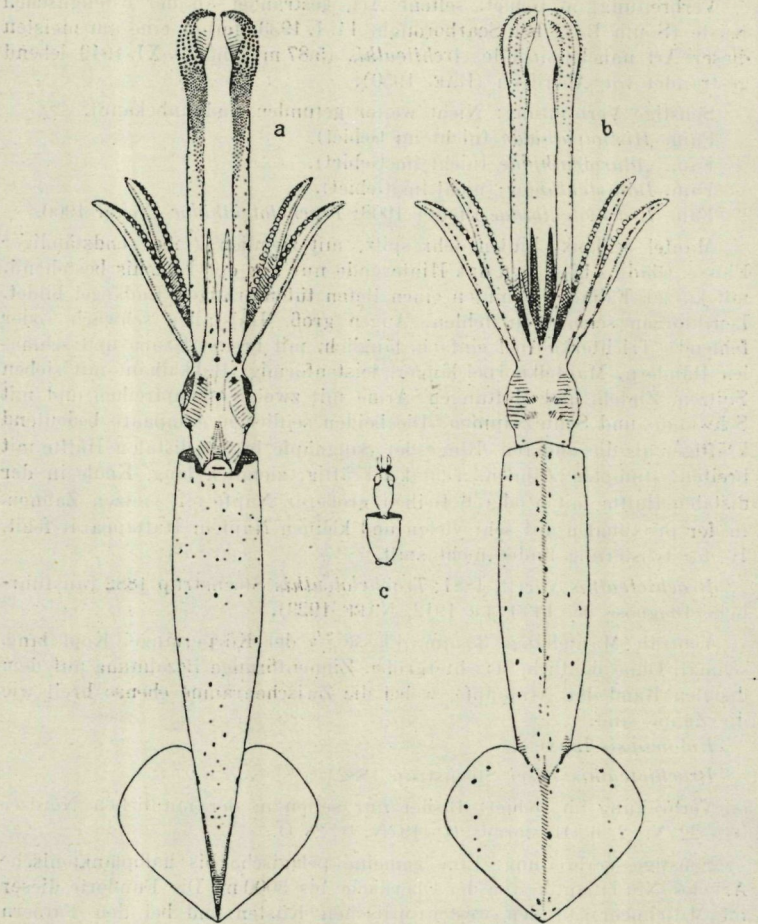


Fig. 62. *Brachioteuthis riisei* (Messina) ♀ (a) ventral, (b) dorsal, (c) *Entomopsis*-Larve (n. NAEF).

sind. Dieser Teil (Foveola) wird hinten durch eine halbmondförmige Querfalte (Lunula) begrenzt und in den Ecken können noch weitere Falten und Seitentaschen auftreten. Trichterknorpel dreieckig, die Furche nach hinten verbreitert und durch ein Paar starke Knoten von einer hinteren Querfurche getrennt, entfernt ohrmuschelartig. Mantelknorpel dementsprechend T-förmig. Augen $\pm$ vortretend. Hals mit starken Falten.

Bukkalhaut mit 7 Zipfeln, meist von den Armen durch einen ringförmigen Raum getrennt, mit den Tentakeln durch eine Hautbrücke verbunden. Arme ziemlich kräftig mit zwei Reihen von Saugnäpfen. Tentakelkeule in der Mitte mit größeren, am Endteil mit kleineren Näpfen, am Karpalteil meist mit einem aus Näpfen und Knöpfen bestehenden Haftapparat. Ein Ventralarm oder beide hectocotylisiert (terminale Saugnäpfe

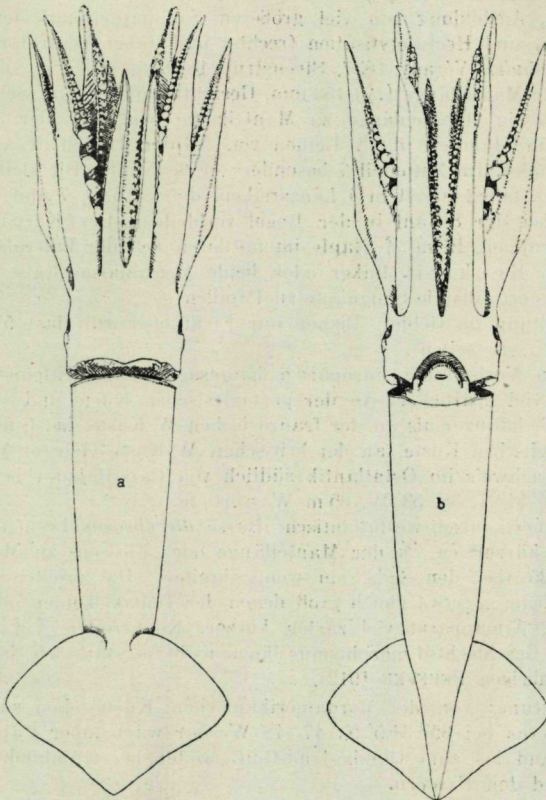


Fig. 63. *Illex coindetii*, reifes ♂, a) dorsal u. b) ventral (n. NAEF).

zu Papillen umgeformt). Die drei mittleren Radulaplatten mit Außenzacken. Leuchtorgane nur bei *Hyaloteuthis*, *Ornithoteuthis volatilis* und *Symplectoteuthis* (*Eucleoteuthis*) *luminosa*.

Unterfam. *Illicininae* Posselt 1890.

Falten der Foveola undeutlich. Furche des Trichterknorpels und Längsleiste des Mantelknorpels gerade. Zwischen der Bukkalhaut und dem Ansatz der 2. Arme ein offener Porus. Haftapparate der Tentakel undeutlich. Gladius schwach, braungelb; (Hectocotylus auf dem rechten oder linken Ventralarm oder auf beiden; s. im übrigen PFEFFER 1912).

Illex Steenstrup 1880.

Distaler Teil der Tentakelkeule mit acht Reihen von Saugnäpfen. Große Ringe der Lateralarme distal mit zinnenförmigen Zähnen, proximal mit einer Hochleiste. Beim ♂ sind die Näpfe vergrößert. Die großen mittleren Näpfe der Tentakelkeule mit ganzrandigen oder ringsum zinnenförmig eingeschnittenen Ringen. Sexualdimorphismus: ♂♂ unterschieden von ♀♀ durch kürzere Gestalt, stärkere Entwicklung der Arme, Ausbildung von viel größeren Saugnäpfen auf dem 2. und 3. Armpaar und Hectocotylistation (rechter und linker Ventralarm).

Illex coindetii Vérany 1837, Steenstrup 1880.

Ventrale Mantellänge (♂) 153 mm, Gesamtlänge 388 mm. Sehr schlank und kurzflossig (Flossenlänge zu Mantellänge wie 1 : 3 oder 36—37%). Tentakel im Handteil mit 4 Reihen von Näpfen (rhachiale viel größer als marginale). Im Mittelteil 7 besonders große Näpfe. Die kleinen Näpfe auf dem Distalteil zuerst in 4 Längsreihen, die auf 5, 6, 7 und 8 anwachsen und bei der 8-Zahl in der Regel verbleiben. Der Karpalteil zeigt 3 Vierergruppen. Beim ♂ Näpfe im mittleren Teil der Lateralarme stark vergrößert. Rechter, linker oder beide Ventralarme (als Anomalie) hectocotylistiert (distale Saugnäpfe zu Papillen).

Verbreitung im Gebiet: Bisher nur Firth of Forth (fast 57° N) und Helgoland (sehr selten).

Sonstige Verbreitung: europäisch, hauptsächlich im Mittelmeer, außerhalb sehr viel spärlicher. An der portugiesischen Küste und südwestlich davon noch häufiger als an der französischen W-Küste, bei Guernsey und der südenglischen Küste, an der britischen W-Küste (Isle of Man), südlichster Nachweis im Ostatlantik südlich von Cap Bojador bei 26° 3' N, 15° W; 40° 54' N, 38° 53' W, 65 m Wassertiefe.

Nordamerikanisch-westatlantische Rasse *illecebrosus* Lesueur 1821.

Flosse kürzer, ca. $\frac{1}{2}$ der Mantellänge oder Flossen- zu Mantellänge wie 1 : 2,25 (bei den ♀♀ ein wenig breiter). Die größten Armnäpfe (3. Arm) beim ♀ etwa gleich groß denen der Tentakelkeulen oder kleiner als diese), Armapparat viel zarter, kürzer. Kopf reifer ♂♂ bedeutend schmaler. Geschlechtsdimorphismus längs nicht so stark wie bei *coindetii* (vgl. im übrigen PFEFFER 1912).

Verbreitung: von der nordamerikanischen Küste eben südlich von Cap Hatteras bei 35° 34,5' N, 47° 48' W, nordwärts über Cap Cod und Neufundland bis zum Cumberland-Golf, weiter bei Grönland, noch bei Island und den Faroern.

Todaropsis Girard 1890.

Distaler Teil der Tentakelkeule mit 4 Reihen von Saugnäpfen. Große Ringe der Lateralarme distal mit spitzen Zähnen, proximal mit einer niedrigen Hochleiste. Die große mittleren Näpfe der Tentakelkeule ringsum mit spitzen, voneinander entfernten Zähnen. Beide Ventralarme hectocotylistiert.

Todaropsis eblanae Ball 1841 (Diagnose bei NAEF 1923).

Ventrale Mantellänge 105 mm, Gesamtlänge 287 mm. Weniger schlank (schwimmt weniger gut; nektobenthonisch). Flossenlänge nicht ganz halbe Mantellänge. Flossen querrhombisch (elliptisch). Ihre Breite, zusammengekommen, mehr als $1\frac{1}{2}$ —2mal der Länge. Tentakelkeule mit vier

Reihen von Näpfen auch im Distalteil. Hectocotylus auf beiden Ventralarmen (4. rechts und links). Umformung der Näpfe in Papillen. Treppenförmige Fortsätze nahe der Basis des linken Armes.

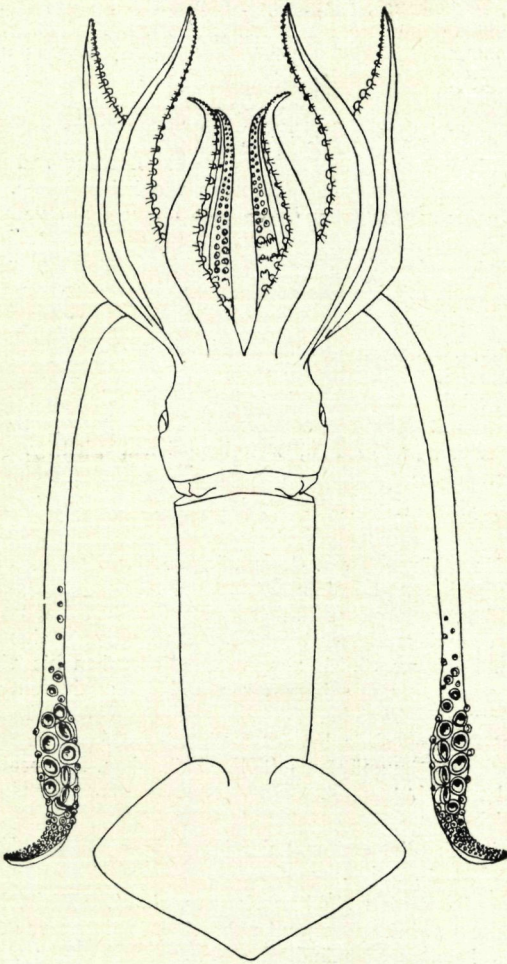


Fig. 64. *Todaropsis eblanae* (n. PFEFFER).

Verbreitung im Gebiet: In der südlichen Nordsee an der belgischen Küste und am W-Abfall der Doggerbank (Bruceys Garden), 70 m, englische O-Küste (Höhe Robin Hoods Bay), südlich der Shetlands bei 58° 36' N, 1° 46' W, 108 m, NO-Shetlands 61° N, 0° O, 180 m; Norweg. Rinne, Skagerrak (Riks-Mus., Stockholm, aus den Jahren 1933, 1934, 1935, 1937, det. ODHNER), Skagerrak bei Kap Skagen.

In südlicheren Teilen der Nordsee seltener, im Gegensatz zu nördlichen, besonders skandinavischen Nordseeabschnitten.

Sonstige Verbreitung: Schelfsockel rund um Irland, Irische See, britische Küsten, Ärmelkanal, spanische Atlantikküste, portugiesische Küste, Bay von Gibraltar, im westlichen Mittelmeer bis Dalmatien, Ostatlantik 38° 1' N, 9° 20' W (700—2000 m); bei Teneriffa (n. LÖNNBERG), bei Kapstadt (n. ROBSON).

Unterfam. *Ommatostrephinae* Posselt 1890, Pfeffer 1912.

Trichtergrube mit Foveola, Halbmondfalte (Lunula) und Längsfalten, aber ohne Seitentaschen. Knorpel ähnlich wie bei *Illicinae*. Bukkalhaut mit einem Ansatz der 2. Arme durch eine dünne Haut verbunden, ohne Porus. Haftapparat der Tentakel unvollkommen, mit gezähnten Näpfchen. Große Näpfe der Keule ohne Kreuzzähne. *Rhynchoteuthion*-Larve: beide oberste Arme miteinander verwachsen und zusammen wie ein hohler Rüssel erscheinend.

Ommatostrephes d'Orbigny 1839 (unrichtig *Ommastrephes*).

Große Näpfe der Lateralarme distal mit schlank kegelförmigen Zähnen, proximal mit glattem, nach außen umgeschlagenen Rand. Große Näpfe auf dem mittleren Teil der Tentakelkeule ringsum mit schlanken, voneinander entfernten Zähnen, zwischen denen niedrige Zinnenzähne stehen können.

Ommatostrephes (*Todarodes* Steenstrup 1880), *sagittatus* Lamarck (1798) 1802.

Ventrale Mantellänge 73 cm. Gesamtlänge 150 cm (sehr groß, sonst und in anderen Meeren meist kleiner, ca. 70—80 cm Gesamtlänge). Armlänge 3, 2, 4, 1. Körper schlank, zylindrisch, hinten zugespitzt und am Ende mit großer dreieckiger Flosse, die beide zusammen eine rhombische Figur bilden. Färbung rötlich ziegelrot, fleischfarben bis violett. Chromatophoren groß, Augen größer als z. B. bei Loliginiden, ebenso der Trichter. Länge der Tentakel die doppelte der Arme. Der näpfchentragende Teil des Tentakels beträgt mehr als 75% seiner Gesamtlänge. Tentakel neben den Saugnäpfen mit Haftknöpfchen. Hectocotylus rechter Lateroventralarm (KAAS et TEN BROEK) (linker Ventralarm, wie HOYLE angibt, fraglich).

Charakteristisch die Stellung der Saugnäpfe auf den Tentakeln (s. KAAS et TEN BROEK, 1940).

Verbreitung im Gebiet: südliche Nordsee, südostenglische Küste (z. B. ein sehr großes Ex. bei Overstrand nahe Cromer, Höhe von Foulness Island, Essex), belgische, holländische Küsten (zahlreiche Angaben holländischer Autoren), ostfriesische Inseln, z. B. bei Norderney n. HERTLING, n. GIRSCHER V. 1954, vier ausgewachsene Ex. n. KRAUSE, in der Deutschen Bucht bei Helgoland (Länge 1,15 m), in der mittleren Nordsee, an der Yorkshire-Küste, oftmals zahlreich, größtes Ex. (♀) 1,19 m, durchschnittliche Länge 0,61 m, bei Scarborough (bis 0,96 und 1,12 m), an der schottischen O-Küste oft massenhaft, bei den Orkneys und Shetlands, in der nördlichen Nordsee, in der Norwegischen Rinne und der westnorwegischen Küste (Jaederen, NW und NNW von Bergen, Jöndal,

Hardangerfjord), S-Norwegen. Skagerrak, Oslofjord, an der jütischen W-Küste, im Kattegat, Bohuslän bis zum Kleinen Belt.

Sonstige Verbreitung: Im nördlichen O-Atlantik zwischen 30° N und 72° N weitest verbreitet, bis zur NO-amerikanischen Küste streifende Art, im Sogne- und Trondhjemgebiet, überhaupt an der W-Küste Norwegens (hier der wichtigste Kalmar n. MURRAY et HJORT), nordwärts bei den

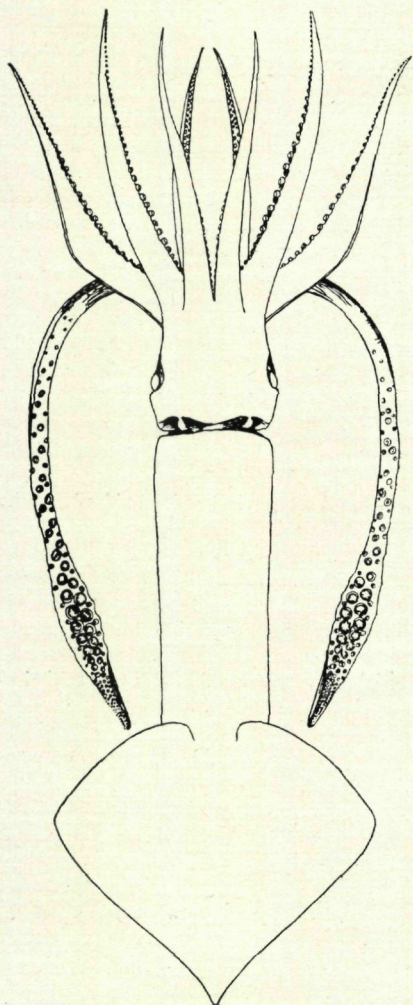


Fig. 65 *Ommatostrephes sagittatus* (n. PFEFFER)

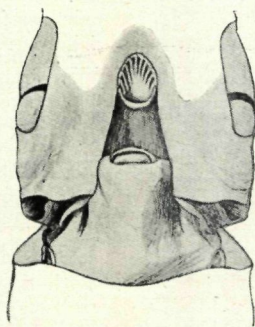


Fig. 66

Ommatostrephes sagittatus,
Ventralansicht von Kopf, Hals
und Trichter (n. PFEFFER).

Lofoten, Finnmarken, Petsamo, Murmanküste, nördliches Eismeer, Weißes Meer (an der W-Küste Nowaja Semljas bereits fehlend), Barentsmeer, Kara-Meer, Norwegische See (auch im W-Teil), Island, Faroer, Lousybank, Hebriden, W-Schottland, Irland, England, Ärmelkanal, französische W-Küste (Roscoff, Biscaya), spanische, portugiesische, marokkanische Küsten, Madeira, Azoren, im Mittelmeer bis Istrien.

Im Südatlantik (Feuerland) als *hyadesi* Rochebrune et Mabilie, im Pazifik als *sloani* Gray f. *pacificus* Appellöf und vielleicht einer ostpazifischen Rasse *sloani sloani*.

Unterfam. *Sthenoteuthinae* Pfeffer 1912 (*Stenoteuthinae*).

Trichtergrube mit Foveola, Lumula, Längsfurchen, auch mit Seitentaschen. Bukkalhaut wie bei *Ommatostrephinae*. Grube des Trichterknorpels vorn geknickt. Länge der größten Näpfe an den Lateralarmen ringsum gezähnt, die weiter distal stehenden Näpfe an der proximalen Seite glatt, nach außen umgeschlagen. Große rhachiale Näpfe der Tentakelkeule mit vier größeren, kreuzweise stehenden Zähnen. Haftapparat gut ausgebildet, mit glattringigen Näpfen und Knöpfen. Ohne Leuchtorgane. Rechter Ventralarm hectocotyliert (ausführliche Beschreibung bei PFEFFER 1921). Larven als *Rhynchoteuthion*.

Perikardialtrichter ragt röhrenförmig aus der Nierenöffnung heraus.

Sthenoteuthis Verill 1880. (*Stenoteuthis*.)

Sthenoteuthis bartrami Lesueur 1821 (ausführliche Beschreibung bei PFEFFER 1912, NAEF 1923).

Maße erheblich (gehört mit zu den größten Cephalopoden). Armlänge 3, 2, 4, 1 (bei jungen); 4, 3, 2, 1 oder 4, 2, 3, 1 (bei alten). Körperfarbe bläulich mit bräunlich-roten Streifen (konserviert violett-blau), sehr schlank. Mantellänge etwa fünfmal der Breite. Kopf so breit wie der Mantel. Dorsaler Mantelrand überall gerade, ohne Winkel. Tentakel kürzer als bei *pteropus*, dagegen Velum des 3. Armpaares so groß wie bei *pteropus*. Haftapparat aus 3—4 Näpfchen und Knöpfchen bestehend, in dichter Gruppe. Vorderrand der Trichtergrube halbkreisförmig (7 innere Falten der Trichtergrube, 4 äußere, keine accessorischen). Saugnäpfe des 2. Armes 1,9% zur Gesamtlänge, die der Tentakel 2,5%: Unterschied 6. An der Hectocotyliation auch die Schutzsäume beteiligt.

Verbreitung im Gebiet: holländische Küste (Zandvoort), Helgoland.

Sonstige Verbreitung: Häufigster aller Oegopsiden (PFEFFER 1912), der hauptsächlich wärmere Meere bewohnt, aber weit nach N und S schweift, im N sogar bis ins arktische Gebiet, hier vielfach in die Tiefsee vordringend. Fundorte: Spitzbergen, nördlich Island (in Mägen von arktischen, profundallebenden Fischen), bei Island, britische W-Küsten, Irland, lusitanische Küsten, im Mittelmeer (recht selten), Kanaren, an den afrikanischen Küsten bis zum Kap der Guten Hoffnung, an der O-Küste Nordamerikas und bei Neufundland Gegenstand ausgedehnter Fischerei, in der Davis-Straße, West-Indien, Brasilien, Argentinien, Südatlantik, Pazifischer Ozean, Chile, Neuseeland, Hawai-Inseln, China und Japan, im Indischen Ozean. Pelagisch meist nahe der Oberfläche, sich oft über dem Wasserspiegel hinausschnellend („Fliegender Kalmar“, „flying squid“, VERRILL).

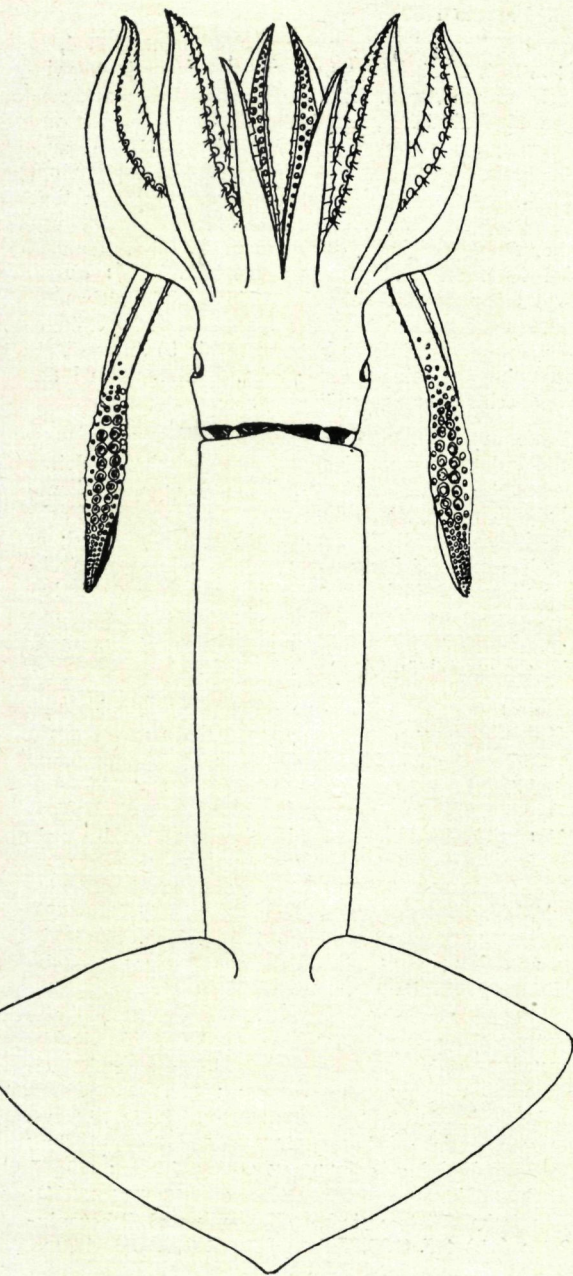


Fig. 67 *Stenoteuthis bartrami* (n. PFEFFER).

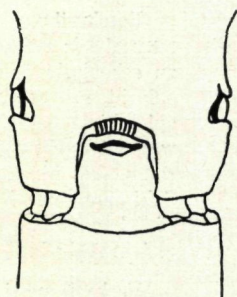


Fig. 68 *Sthenoteuthis bartrami*, Kopf, Hals u. Trichter, Ventralansicht (n. PFEFFER).

Sthenoleuthis caroli Furtado 1887.

Gesamtlänge bis 2,173 m (im Gebiet). Armlänge n. ROBSON 3, 2, 4, 1; n. FURTADO 3, 4, 2, 1; 2, 3, 4, 1. Färbung purpurn (in Konservierung violett). Sehr schlank. Schutzsaum der 3. Arme außerordentlich stark verbreitert, mit mächtigen Muskelbrücken, mindestens viermal so breit wie der der Latero-Dorsalarne, als großes dreikantiges Segel (Velum) ausgebildet (etwa doppelte Breite des Saumes als bei voriger Spezies). Kopf schmaler als der Mantel. Dorsaler Mantelrand geschwungen. Durch tiefe dorsale und laterale Halsfurche von *bartrami* unterschieden. Größe von Saugnapfen der sessilen Arme und der Tentakelarme (zur Gesamtmantellänge) größer als bei *bartrami* und *pteropus* (2,6 bzw. 2,8%: Unterschied 2). Haftapparat mit wenigen, nahezu in einer Linie stehenden Knöpfen. Seitlich zusammengedrückte Tentakel 1,5mal der Mantellänge. Vorderer Rand der Flosse konvex, hinterer konkav. 3 (bis 5) äußere Falten der Trichtergrube, 7 innere, keine accessorische. Hinterer Rand der Nackenfalten tiefer und schwächer (gegenüber *bartrami*).

Beschreibung der Farben und des Farbenspiels durch HAFFNER n. HERTLING (1938): Rücken tief gelblich-braun (nicht rotbraun), nach den Seiten zu ockerfarben und gegen die Ränder zu fast elfenbeinhell; Kopf ebenso gefärbt, mit sepiafarbenen Flecken, die distalwärts kleiner werden. Farbspiel hier besonders zwischen den Flecken auf hellerem Untergrund; es war wie Farbstaub, der in seiner Färbung von fast reinem Pompejanischrot wolkig hinluschte; über der Färbung des Rückens ein metallischer Schimmer wie helle Bronze oder heller Goldstaub; Flossen heller mit rötlichen (rosa) Tönen, ebenfalls mit metallischem Schimmer; Unterseite gleichmäßig blaß weiß, eher weißbläulich als -bräunlich.

Verbreitung im Gebiet: (1.) 8. I. 1911, Briar Dene, Northumberland. MEEK et GODDARD (1926), 1,19 m; (2.) 3. I. 1925, Withernsea, S. Yorkshire, ROBSON (1925), 2,17 m (3.) 7. I. 1925, Cullercoats, Northumberland. MEEK et GODDARD (1926), 1,12 m bis zur Spitze der 3. Arme; (4.) 14. I. 1927, Buckie, Moray Firth, STEPHEN (1933, 1944), (5.) III. 1927, N-Berwick, STEPHEN (1944); (6.) 18. III. 1927, North Bay, Scarborough. CLARKE et ROBSON (1929), 1,7 m; (7.) 1. II. 1928, South Bay bei Scarborough, STEVENSON (1928), CLARKE et ROBSON (1929), 1,1 m ohne Tentakel; (8.) I. 1929, Buckie, Moray Firth, STEPHEN (1944); (9.) 11. XII. 1929, N. Berwick, STEPHEN (1944) 2 Exemplare; (10.) 9. I. 1930, Filey, Yorkshire, CLARKE (1930) und STEVENSON (1935), 1,14 m bis zur Spitze der dritten Arme; (11.) III. 1930, Dunbar, STEPHEN (1944); (12.) 6. I. 1931, Dunbar, STEPHEN (1944), 2 Exemplare; (13.) 22. XII. 1931, South Sands bei Scarborough, STEVENSON (1935), 1,78 m; (14.) 12. XII. 1932, Buckie, Moray Firth, STEPHEN (1933, 1944), 1,88 m; (15.) 31. I. 1935, South Bay, Scarborough, CLARKE et STEVENSON (1935), 1,52 m; (16.) 13. II. 1935, 1½ sm nördlich Scarborough, CLARKE et STEVENSON (1935), 1,60 m; (17.) 24. XI. 1937, Birsay Parish, Orkneys, STEPHEN (1938), 1,53 m; (18.) 18. XII. 1937, Stronsay, N-Orkneys, STEPHEN (1938), 1,73 m; (19.) I. 1941, Fair Isle, zwischen Shetlands und Orkneys, STEPHEN (1944); (20.) Ende 1661, holländische Küste zwischen Kattwijk und Scheveningen, STEENSTRUP (1887); (21.) 1. I. 1935, Juist, HERTLING (1938), 1,79 m.

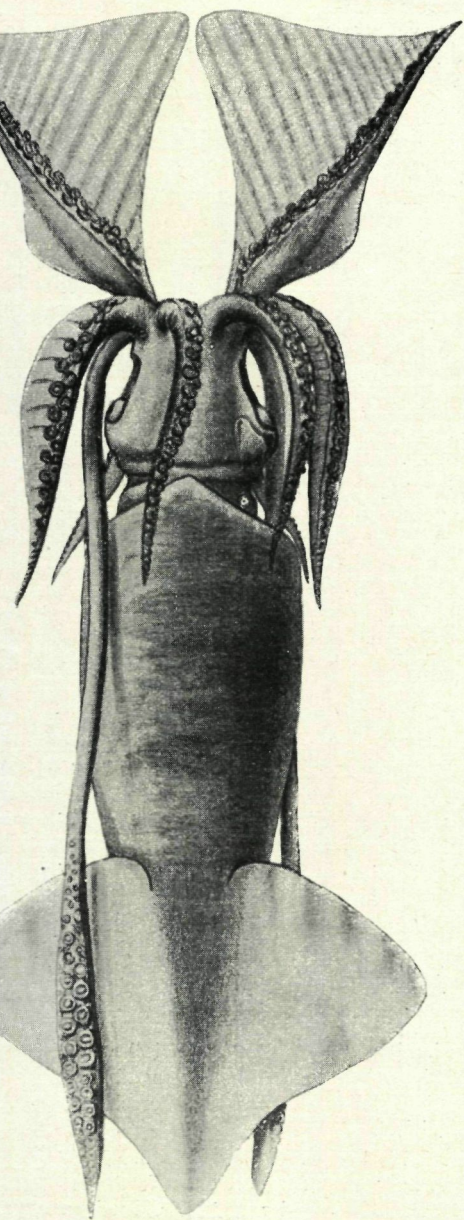


Fig. 69. *Sthenoteuthis caroli* (n. LÖNNBERG).

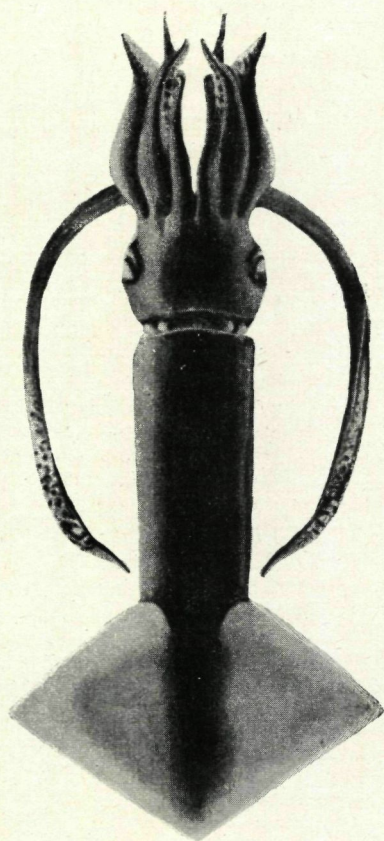


Fig. 70. *Sthenoteuthis pteropus* (n. PFEFFER).

Sonstige, ohne auf genauer Determination beruhende Angaben aus dem Gebiet: Banffshire (RITCHIE, vgl. CLARKE et ROBSON, 1929); Fair Isle Channel, ROBSON Ms, CLARKE et ROBSON, 1929; Länge bis zum Mund 1 m, Länge der Tentakeln 1 m; 6. I. 1925, Tunstall, 4 sm nördlich Withernsea, angespült, aber bei stürmischem Wetter wieder in See abgetrieben, ROBSON, 1925, CLARKE et ROBSON, 1929; V. 1929, Ostpier von Scarborough, ca. 1,37 m, von einem Angler als Köder zerschnitten (CLARKE n. STEVENSON, 1935); Ende VI. 1929, South Sands bei Scarborough, ca. 1,52 m, ins Wasser zurückversetzt, wo sie fortgeschwommen ist (CLARKE n. STEVENSON, 1935); Anfang II. 1933, Yorkshire-Küste, 2 Exemplare, das eine, nach Schätzung, ca. 1,83 m, das andere, ohne Tentakeln, ca. 0,9 m, CLARKE n. STEVENSON, 1935; ferner ein Riesenkalmar aus der mittleren Nordsee (vgl. CLARKE et ROBSON, 1929). Damit liegen allein von der englischen Ostküste 8 sichere und 5 weitere Meldungen, von schottischen Nordseegewässern 12 sichere und 2 weitere vor.

Sonstige Verbreitung: Isle of Skye (II. 1921 und 10. II. 1930); Isle of Mull (II. 1930); Höhe von Oban, Isle of Mull (1930 oder 1931); Castle-rock, Co. Londonderry (3. XI. 1935); Looe, Cornwall (XI. 1940); ferner Faroer, Portugal (mehrmals), Teneriffa (n. LÖNNBERG). Vielleicht gehört auch der von DOUMET-ADANSON (1880) für Sète (Cette) gemeldete *Sthenoteuthide* zu dieser Art (GRIMPE).

Pelagisch, vorwiegend in der Tiefe.

Bisher nur in ♀♀ bekannt.

Sthenoteuthis pteropus Steenstrup 1857.

Gesamtlänge 1,79 m (Maße erheblich, gehört mit zu den größten C.). Armlänge 4, 3, 2, 1 oder 3 größer bzw. gleich 4, 2, 1 (4, 2, 3, 1 bei reifen Ex.). Färbung rosig (bis violett) mit rosenroten Farbflecken (konserviert rot), ebenfalls mit metallischem Schimmer. Unterseite gleichmäßig blaß-weiß, eher weiß-bläulich als bräunlich. Gestalt plumper als bei vorigen. Mantellänge nicht viel mehr als 3½mal der größten Breite. Kopf breiter als Mantel. Flosse größer, von fast halber Mantellänge; ihr Hinterrand nicht so zugespitzt, ihre Breite etwas mehr der 1½fachen Länge. Dorsaler Mantelrand gerade mit medianer Vorbuchtung. Schließknorpel des Trichters und Mantels nicht miteinander verwachsen. Arme nicht peitschenartig verlängert, mit etwa 50 Saugnapfpaaren. Stützen der Schutzsäume nicht frei lappen- oder tasterförmig. Ventraler Schutzsaum (Velum) des 3. Armpaares sehr breit, von halbmondförmigem oder dreieckigem Umriss, nicht besonders stark entwickelt. Keine Seitentaschen in der Foveola. Dafür 7—9 (8) große, vertikale Falten, mehr als 4 äußere. Vorderrand der Trichtergrube oval. Haftapparat unmittelbar am proximalen Ende der Keule (zwischen 0 bis 2 Näpfen) mit wenigen unregelmäßig stehenden Knöpfen. Saugnäpfe des 2. Armes 2,1% zur Gesamtlänge, die der Tentakel 2,2% (Unterschied 1). Rechter (ventraler) Arm hectocotylisiert.

Verbreitung im Gebiet: An den britischen Ostküsten: (1.) 19. XI. 1883. Scarborough, GOODRICH (1892), 1,32 m; (2.) 27. II. 1884, „North Sea“, GOODRICH (1892), 1,83 m; (3.) 19. XII. 1907, Redcar südlich Hartlepool. HOYLE (1908), 1,79 m; (4.) 1. III. 1912, Redcliffe bei Scarborough, CLARKE

(MS), 0,94 m ohne Tentakel; (5.) VI. 1921, N. Berwick, Firth of Forth, RITCHIE (1922); (6.) 1566, holländische Küste (STEENSTRUP), Körperlänge etwas über 0,66 m.

Sonstige Verbreitung: Vor allem in den westindischen Meeren, im Nordatlantik sowohl auf amerikanischer wie auf europäischer Seite; Westküste Irlands, Killala, Co. Mayo, 0,55 m; Miltown Malbay, Co. Clare; Isle of Man; in der Höhe von St. Kilda, westlich der Hebriden, XI. 1925, lebend im Fischernetz auf 350–380 m Tiefe gefangen (1,83 m); Plymouth, ca. 50° 20' N; 4° 0' W; Salcombe, Devon, 1 m; Kanaren; Kapverden; im Mittelmeer mit Sicherheit fehlend.

Nicht an der Oberfläche, bewohnt den Rand des Kontinentalschelfs, recht selten, nie in Schwärmen. Ihr Vorkommen unterliegt in europäischen Gewässern noch größeren Fluktuationen als bei *caroli*.

Fam. *Thysanoteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Chiroteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Joubiniteuthidae* (nicht im Gebiet).

Fam. *Cranchidae* (nicht im Gebiet).

Schlüssel zur Bestimmung der im Gebiet vorkommenden Cephalopoden nach äußeren Merkmalen

1. a) Saugnäpfe ungestielt, radiärggebaut, ohne Hornring; Arme nur in der 8-Zahl, mehrmals länger als der Rumpf; Mantelschließapparat fehlt; Trichterrohr ohne Klappe (*Octopoda*) 2
- b) Saugnäpfe gestielt, bilateral gebaut, mit Hornring; außer den 8 sessilen Armen, die meist kürzer als der Rumpf sind oder ihn nur selten wenig an Länge übertreffen, noch 2 längere, keulentragende Fangarme (Tentakel) jederseits zwischen Ventral- und Lateroventralarmen; Mantelschließapparat vorhanden; Trichterrohr mit Klappe (*Decapoda*) 5
2. a) Saugnäpfe auf allen Armen in 2 Reihen 3
- b) Saugnäpfe auf allen Armen nur in 1 Reihe 4
3. a) Seitlich am Rumpf fehlen kielartige Leisten; Mantelspalte weit, Armlänge etwa 4mal Mantellänge (Eier klein) . *Octopus vulgaris*
- b) Flossenartiger Saum vorhanden; Mantelspalte ± eng; Arme relativ kurz (Eier groß) *Bathypolypus arcticus*
4. a) Haut sehr fein gekörntelt; Mantelöffnung weit. Rumpf verhältnismäßig schlank, ovoid; Oberseite gelblichbraun bis hellfleischfarben, Unterseite heller; ♂ am Ende der nichtectocotylierten Arme mit Cirren; Calamus und Ligula des Hectocotylus undeutlich, sein Endteil mit Rinne, ohne Falten .. *Eledone cirrosa*
- b) Haut warzig, unregelmäßig gekörntelt, Rumpf plump, rundlich; Oberseite dunkelpurpur-braun, Unterseite dunkler purpurn; Mantelöffnung eng; Armspitzen ohne Cirren (auch beim ♂); Hectocotylus deutlich gegliedert in Calamus und Ligula
Graneledone verrucosa
5. a) Rumpf beutel- bis sackförmig, nicht spitz konisch nach hinten zugespitzt 6

- b) Rumpf zigarren-, holzen- oder torpedoförmig, nach hinten stets deutlich zugespitzt (*Teuthoidea*) 19
- 6. a) Flossen verhältnismäßig weit, über halbkreisförmig, muskulös, mit der Basis etwa das mittlere Drittel des Mantels einnehmend; Kalkschale fehlt (*Sepiolidae*) 7
- b) Flossen sehr schmal, saumartig, fast nur häutig, beinahe die ganze Rumpflänge einnehmend; mit platter Kalkschale (*Sepiidae*) 17
- 7. a) Eine muskulöse Kopfnackenverbindung vorhanden, so daß die Mantelspalte nicht ringsum den Kopf vom Mantel trennt (*Sepiolinae*) 8
- b) Eine muskulöse Kopfnackenverbindung fehlt, so daß die Mantelspalte ringsum den Kopf vom Mantel trennt (*Rossinae*) .. 16
- 8. a) Tentakelkeule mit vielen (13—24) Reihen winziger, dem unbewaffneten Auge bestenfalls als feiner Gieß erscheinender Saugnäpfe; die Verbindungshaut zwischen den Dorsalarmen etwas höher hinaufreichend als zwischen den anderen Armen; ventraler Mantelrand flach ausgeschnitten (*Sepietta*) 9
- b) Tentakelkeule mit geringer Anzahl von Näpfen (bis 8 Reihen) mäßig kleiner, mit unbewaffnetem Auge schon deutlich als solche erkennbarer Saugnäpfe; die Verbindungshaut zwischen Dorsalarmen nicht oder kaum höher hinaufreichend als zwischen den anderen Armen; ventraler Mantelrand deutlich bogig ausgeschnitten (*Sepiolo*) 11
- 9. a) Tier verhältnismäßig klein, nicht mehr als 5 cm Gesamtlänge. Schlank, zart; ♂ mit stark verbreitertem linken Dorsalarm, mit verhältnismäßig einfach gegliedertem Apparatus copulator und mit proximal vergrößerten Saugnäpfen nur in der oberen Napfreihe dieses Armes; Tentakelkeule mit weniger als 20 Reihen von Näpfen, in schrägen Querreihen *Sepietta neglecta*
- b) Tier verhältnismäßig groß, robust, gedrungen 10
- 10. a) Saugnäpfe der Ventralarme an der Spitze mehrreihig, der übrigen 2reihig; Länge 40 mm (selten bis 65 mm) *Sepietta oweniana*
- b) Saugnäpfe auf allen Armen, auch auf den ventralen, zweireihig; Länge oft über 40 mm, bis 75 mm *Sepietta scandica*
- 11. a) Näpfe nur auf den 3 oberen Armpaaren bis zur Spitze in 2 Reihen; distales Fünftel der Ventralarme deutlich abgesetzt und mit mehr als 2 Reihen von Näpfen (*Heterosepiolo*) 12
- b) Näpfe auf allen Armen bis zur Spitze in 2 Reihen 13
- 12. a) An den Distalenden der Ventralarme 5—8 Reihen von Näpfen (*Heterosepiolo*) *Sepiolo atlantica*
- b) An den Distalenden der Ventralarme 3—4 Reihen von Näpfen (*Heterosepiolo*) *Sepiolo steenstrupiana* (nicht im Gebiet)
- 13. a) Bucht des ventralen Mantelrandes tief, U- oder V-förmig ausgeschnitten (*Hemisepiolo*) 14

- b) Bucht des ventralen Mantelrandes sanft, flachbogig ausgeschnitten (*Eusepiola*) 15
14. a) Mantelbucht spitzwinklig, V-förmig ausgeschnitten, etwa $\frac{1}{4}$ der ventralen Mantellänge einnehmend, seitlich des Trichters deutlich in Lappen ausgezogen; beim ♂ nur der linke Dorsalarm mit Apparatus copulator versehen *Sepiola pfefferi*
- b) Mantelbucht tief, aber bogig, U-förmig ausgeschnitten, etwa $\frac{1}{4}$ der ventralen Mantellänge einnehmend, seitlich des Trichters wenig deutlich in Lappen ausgezogen; beim ♂ beide Dorsalarme hectocotylisiert, am rechten Dorsalarm ein accessorischer Apparatus copulator *Sepiola aurantiaca*
15. a) Nackenband verhältnismäßig breit; Kopf zierlich; viele, kleine Chromatophoren auf Flossen und Bauch; linker Dorsalarm des ♂ stark zur Seite gekrümmt mit vergrößerten Saugern nur in der oberen Napfreihe
Sepiola rondeleti (im Gebiet nicht festgestellt)
- b) Nackenband verhältnismäßig schmal; Kopf ziemlich plump, wenige große Chromatophoren auf Flossen und Bauch; linker Dorsalarm des ♂ nur distal ein wenig zur Seite gekrümmt, proximal mit einigen vergrößerten Saugern in beiden Napfreiheiten *Sepiola intermedia* (nicht im Gebiet)
16. a) Sessile Arme mit 2 Reihen von Näpfen; meist mit kleinen Papillen auf Rücken und Kopf *Allorossia glaucopsis*
- b) Sessile Arme fast von der Basis an mit 4 Reihen von Näpfen, diejenigen der 2 Außenreihen beim ♀ wenig, beim ♂ beträchtlich größer als die der Innenreihen; Rücken und Kopf ohne Papillen *Rossia macrosoma*
17. a) Flossensaum einige mm hinter der Mantelspalte beginnend, sie mit seinem freien Ende vorn nicht überragend und am Hinterende nur wenig ausgeschweift, Rumpfbreite gleich der halben Rumpflänge oder weniger; Schulp schlank, vorn spitzbogig 18
- b) Flossensaum fast unmittelbar hinter der Mantelspalte beginnend, sie mit seinem freien Ende vorn deutlich überragend und am Hinterende wellig ausgeschweift; Rumpfbreite meist etwas mehr als die halbe Rumpflänge; Schulp plump, vorn stumpfbogig, weiß *Sepia officinalis*
18. a) Näpfe auf den sessilen Armen in vier Reihen; Mantelbreite etwas weniger als die halbe Mantellänge; Flossensaum nach hinten verbreitert; Schulp mäßig schlank, mit langem, oft die Außenhaut durchbohrendem Rostrum, rosig-fleischfarben
Sepia orbignyana
- b) Näpfe auf den sessilen Armen in 2 Reihen; Mantelbreite viel weniger als die halbe Mantellänge; Flossen ziemlich gleichbreit; Schulp sehr schlank mit sehr kurzem, die Außenhaut nicht durchbohrendem Rostrum *Sepia elegans*

19. a) Augen von der Körperhaut cornea-artig bedeckt, Linse verborgen (*Myopsida* im engeren Sinne) 20
- b) Augen von der Körperhaut nicht bedeckt, keine Cornea, Linse freiliegend (*Oegopsida*) 23
20. a) Bukkaltrichter mit sieben deutlichen Zipfeln, die einige (je bis 11) Saugnäpfe in zweireihiger Anordnung tragen; Rumpf zigarrenförmig, nach hinten konisch verjüngt, aber nie in eine feine oder schwanzartige Spitze ausgezogen; Flossen querrhombisch (*Loligininae*) 21
- b) Bukkaltrichter ohne deutliche Zipfel, die nie Saugnäpfe tragen; Rumpf spindelförmig, nach hinten zu in eine feine bis schwanzartige Spitze (wenige mm bis einige cm lang) ausgezogen; Flossen herzförmig, mit dem Rande beiderseits das Hinterleibsende tütenartig halb umschließend (*Alloteuthinae*) 22
21. a) Die Näpfe der beiden Mittelreihen auf der Tentakelkeule bedeutend (2—3mal) größer als die der beiden Randreihen; Ringe der beiden Armnäpfe nur auf dem höheren Rande gezähnt (Merkmal nicht immer deutlich ausgeprägt) *Loligo vulgaris*
- b) Die Näpfe der beiden Mittelreihen auf der Tentakelkeule wenig (höchstens 1—1 $\frac{1}{2}$ mal) größer als die der beiden Randreihen; Ringe der Armnäpfe ringsum gezähnt (Merkmal nicht immer deutlich) *Loligo forbesi*
22. a) Färbung ziemlich gleichmäßig, mit den zahlreichen kleinen Chromatophoren wie „überspritzt“ (Merkmal nicht immer zutreffend); bei erwachsenen Tieren (von 45 mm ventr.-Mantellänge an) Hinterleibsende stark zugespitzt, schwanzartig; Flossen mehr als 50% der Mantellänge einnehmend; Armapparat, besonders Tentakel verhältnismäßig zart; Tentakel kurz (ohne Zerrung im frischen Zustand zurückgeschlagen, nicht bis ans Hinterende reichend), Keule klein, σ der größten Näpfe $\frac{1}{12}$ bis $\frac{1}{16}$ des Kopf- σ ; an den größten Tentakelnäpfen Zähne etwa alle gleich groß *Alloteuthis subulata*
- b) Chromatophoren auf dem Mantel ungleichmäßig ausgebildet; sehr große, die hervorstehende Flecken bilden, zerstreut zwischen kleineren. Bei erwachsenen Tieren (von 40 m ventr. Mantellänge an) Hinterleibsende deutlich zugespitzt, doch nicht schwanzartig; Flossen 42—48% (maximal 50%) der Mantellänge einnehmend; Armapparat, besonders Tentakelkeulen, kräftig; Tentakel länger (ohne Zerrung bei frischen Tieren um 1—2 Keulenlängen über das Hinterende hinaus rückziehbar); an den größten Tentakelnäpfen meist 2 größere Zähne mit einem kleineren Zahn abwechselnd *Alloteuthis media*
23. a) Die Ringe der Saugnäpfe auf den beiden Mittelreihen der Tentakelkeule verwandeln sich nie in Haken, stets mindestens 4 Reihen von Näpfen auf der Keule, an ihrer Basis nie ein deutlich begrenzter Apparat von Haftknöpfchen und Saugern 24

- b) Die Ringe der Saugnäpfe auf den beiden Mittelreihen der Tentakelkeule verwandeln sich im Alter in Haken; die beiden Randreihen verschwinden später meist, an der Basis (Karpalteil) der Keule ein deutlich begrenzter scheibenförmiger Apparat mit Haftknöpfchen und Saugnäpfen *Onychoteuthis banksi*
24. a) Tiere klein bis mäßig groß mit einer Mantellänge von selten mehr als 1 m; Arme kurz, dem Rumpf an Länge nie gleichkommend; Flossen rhombisch, ihr Vorderrand stets mehr oder weniger konvex; Tentakellänge bis Körperlänge oder wenig mehr, Form des Mantelschließknorpels meist wenig einfach 29
- b) Tiere sehr groß mit einer Mantellänge von mehr als 1,5 m (Riesencephalopoden); Arme lang, dem Rumpfe an Länge etwa gleich oder ihn darin übertreffend; Flossen flügelartig, ihr Vorderrand mehr oder weniger gerade bis konkav; Tentakel von mehrfacher Mantellänge; Trichterschließknorpel mit einer einfachen Längsgrube 25
25. a) Rumpf schlank, spitz zulaufend; Kopf ziemlich breit 26
- b) Rumpf plump; Mantellänge 3mal der Breite; Kopf erheblich schmaler als der Körper; 3. und 4. Arme fast gleich lang 27
26. a) Flossen $\pm$ herzförmig, mit deutlich abgesetztem Vorderlappen an jeder Seite; Armlänge $\frac{1}{2}$ des Körpers; Kopf $\frac{1}{2}$ der Mantellänge, ein wenig schmaler als der Körper; Arme kürzer als Kopf und Rumpf; Tentakel über 4mal der Mantellänge; Zähnen an den Ringen der Armsaugnäpfe zahlreicher, breiter, dreieckiger; Mantelöffnung enger als die größte Breite; Gesamtlänge erheblich (bis 18 m und mehr) *Architeuthis princeps*
- b) Flossen sehr schmal, regelmäßig oval, ihre Länge übertrifft erheblich ihre Breite; Armlänge $\frac{1}{16}$ des Körpers; Kopf $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Mantellänge, erheblich schmaler als der Körper; Arme länger als Kopf und Rumpf; Tentakel noch nicht $2\frac{1}{2}$ mal der Mantellänge; Napfpolster sehr schwach; Mantelöffnung nur ein wenig enger als die größte Breite; ohne Trichterorgan; Gestalt plumper als bei voriger; Gesamtlänge ca. 6,17 m
Architeuthis clarkiae
27. a) Gesamtlänge anscheinend kleiner (bis 2,5 m Mantellänge) 28
- b) Gesamtlänge größer (über 2,5 m Mantellänge); Flossen mehr oder minder herzförmig, mit deutlich abgesetztem Vorderlappen jederseits; Mantellänge fast $3\frac{1}{2}$ mal der Breite; Kopf $\frac{1}{2}$ der Mantellänge; Arme gleich lang, kürzer als Kopf und Rumpf; Saugnäpfe auf Muskelpolster, alternierend auf beiden Seiten lassen sie eine mediane Zickzack-Abflachung erkennen. Von jedem der Polster laufen zwei verdickte muskulöse Kiele nach außen zum Rand der Schutzsäume. Gesamtlänge ca. 6 m und mehr *Architeuthis harveyi*
28. a) Flossen von ziemlich schmalen, hinten spitz ausgezogener, sonst ovaler Form *Architeuthis monachus*

- b) An der Innenseite der Polster eine deutliche Falte gerade vor dem Stielansatz; Saugnäpfe schräg auf dem Arm befestigt (trotzdem liegt die Öffnung in derselben Ebene wie die Oberfläche des Armes); Napfstiele kommen, statt an der Unterseite des Napfes angebracht zu sein, seitlich heraus. Schutzsäume stark; Tentakellänge 2,8 bis über 4mal der Mantellänge

Architeuthis dux

29. a) Arme mit 4 Reihen von Saugnäpfen, von denen bei älteren Tieren die beiden Innenreihen an den ersten bis dritten Armen sich in Haken umwandeln. Auch am Handteil der Tentakel können sich einige Näpfchen in Haken umbilden. Trichterknorpel schmal, mit einfacher Längsgrube; Mantelknorpel fadenförmig *Gonatus fabricii*
- b) Arme mit 2 Reihen von Saugnäpfen, die nie in Haken umgebildet werden; Trichtergrube dreieckig, die Furche nach hinten verbreitert und durch ein paar starke Knoten von einer hinteren Querfurche getrennt; Mantelknorpel T-förmig 30
30. a) Trichtergrube einfach, ohne Quer-, und Längsfalten (*Illicinae*) 31
- b) Trichtergrube mit einem komplizierten System von Quer- und Längsfalten 32
31. a) Tentakelkeule proximal mit 4 Reihen, distal mit 8 Reihen von Näpfen; Ringe der 7—8 größten Sauger oft glatt oder mit einigen abgestumpften Zähnen; Flossen rhombisch, Breite von beiden zusammen kaum wenig länger als ihre Länge, etwa $\frac{1}{2}$ und mehr des Mantels einnehmend; Rumpf schlank, fast torpediform *Illex coindetii*
- b) Tentakelkeule überall mit nur 4 Reihen von Näpfen; Ringe der 4—6 größten Sauger mit vielen (etwa 40) Zähnen; Flossen elliptisch, beide zusammen $1\frac{1}{2}$ mal ihrer Länge an der Basis, fast halb so lang wie der Mantel; Rumpf verhältnismäßig plump und gedrunken *Todaropsis eblanae*
32. a) Saugnapftragender Teil des Tentakels verhältnismäßig kurz, etwa $\frac{1}{3}$ des ganzen Tentakels einnehmend; Ringe der größten Saugnäpfe mit vier im Kreuz (d. h. beim Vergleich mit einer Uhr an Stelle der 3, 6, 9, 12) stehenden kräftigeren Zähnen; Schutzsäume an den Lateralarmen, besonders ventral an den 3. stark velum- oder segelartig entwickelt 33
- b) Saugnapftragender Teil des Tentakels verhältnismäßig lang, etwa $\frac{2}{3}$ des ganzen Tentakels einnehmend; Ringe der größten Tentakelnäpfe mit einem, manchmal mit 2 kräftigeren Zähnen; Schutzsäume an den Lateralarmen nur schwach entwickelt
- Ommatostrephes sagittatus*
33. a) Kopf schmaler als der Mantel; Gestalt schmal; Zahl der inneren Falten der Trichtergrube 7, die der äußeren selten (bei *caroli*) mehr als 4, keine accessorischen Falten; Vorderrand der Trichtergrube halbkreisförmig; Tentakelhaftapparat distal des pro-

ximalen Endes der Keule. An den II. Armen fehlen stark vergrößerte Näpfe. Oft II. bis III. Arme am längsten. Färbung des Tieres bläulich oder purpurn, im konservierten Zustand violett-blau 34

- b) Kopf breiter als der Mantel; Gestalt plump; Mantelrand gerade mit medianer Vorbuchtung; Zahl der inneren Falten der Trichtergrube 7—9, die der äußeren mehr als 4, mit accessoirischen Falten; Vorderrand der Trichtergrube oval, Tentakelhaftapparat unmittelbar am proximalen Ende der Keule, zwischen Saugnäpfen, mit wenigen unregelmäßig stehenden Knöpfen; an den II. Armen stark vergrößerte Näpfe vorhanden; IV. Arme am längsten; ventraler Schutzsaum der III. Arme nicht besonders stark entwickelt; proximal von dem proximalen Knöpfchen des Haftapparates der Tentakelkeule 0 bis 2 Näpfe. Farbe des Tieres rosig (bis violett), im konservierten Zustand rot bis purpurbraun *Sthenoteuthis pteropus*
34. a) Körper sehr schmal; Länge des Mantels = 5mal der Breite; Kopf so breit wie der Mantel; dorsaler Mantelrand überall gerade, ohne Winkel; Haftapparat in dichter Gruppe, aus 3 bis 4 Näpfchen und Knöpfchen bestehend; Größe der Saugnäpfe des II. Armes (1,9) und der Tentakelsaugnäpfe (2,5) kleiner in % der Gesamtlänge als bei folgender (2,6 bzw. 2,8); bei größeren Tieren IV. Arme am längsten; Färbung bläulich mit bräunlich-roten Streifen *Sthenoteuthis bartrami*.
- b) Körper schlank; Länge des Mantels 2,6- bis 2,7mal der Breite; Kopf schmaler als der Mantel; dorsaler Mantelrand geschwungen; Haftapparat mit wenigen, nahezu in einer Linie stehenden Knöpfen; Größe der Saugnäpfe des II. Armes (2,6) und der Tentakelsaugnäpfe (2,8) größer in % der Gesamtmantellänge als bei *bartrami*; III. oder II. Arme am längsten; ventraler Schutzsaum der III. Arme außerordentlich stark entwickelt, mit mächtigen Muskelbrücken, mindestens 4mal so breit wie der der Latero-Dorsalarmer, als großes dreikantiges Velum (etwa doppelte Breite des Saumes als bei *bartrami*); durch tiefe dorsale und laterale Halsfurche von voriger unterschieden; der hintere Rand der Nackenfalten viel niedriger und schwächer; Färbung purpurn *Sthenoteuthis caroli*

Verbreitung im Gebiet

A. Verbreitungstypen. Im Gebiet der Nordsee, das im Norden von der Linie N-Shetlands/Manger nördlich Bergen begrenzt wird, sowie in den anschließenden Meeresgebieten (Skagerrak, Kattegat, Beltsee) sind 31 C.-Arten zur Beobachtung gekommen. Die wenigsten von diesen sind im Gebiet Dauerbewohner. Als solche sind anzusehen *Eledone cirrosa*, *Bathypolypus arcticus*, die Sepietten, die Sepiolen und die Rossien. Regelmäßige, sich periodisch (alljährlich, zu gewissen Jahreszeiten) einstellende Besucher sind *Sepia officinalis*, die Loliginiden und von Oegopsiden *Ommatostrephes sagittatus*. Die Loliginiden besonders kommen zum Zwecke des sich in flacheren Küstenzonen vollziehenden Abbläichens in

das Gebiet. Auch *Sepia officinalis* und *Ommatostrephes sagittatus* laichen im Gebiet. Mit weit weniger Regelmäßigkeit, ziemlich unperiodisch, entweder nur zu wenigen Exemplaren, andererseits auch wieder häufig, in Form einer Invasion, kommt *Octopus vulgaris* in die Nordsee, wo er sich dann nur im südlichen Teil, an den französisch-belgisch-holländischen Küsten aufhält und allenfalls zur Doggerbank, bis Helgoland und in die Deutsche Bucht vordringt. Alle übrigen, bisher im Nordseegebiet festgestellten C.-Arten sind mehr oder minder gelegentliche Gäste oder Irrgäste, besonders also die Oegopsiden und von diesen vor allem die großen Arten wie *Architeuthis* und *Sthenoteuthis*. Das regionale Vorkommen im Gebiet zeigt die Tabelle (S. 616). Zu den im Gebiet weit verbreiteten Arten rechnet *Eledone cirrosa*, die nach Süden zu spärlich vorkommt, ferner *Sepietta oweniana*, *Sepiolo atlantica*, *Loligo forbesi*, *Alloteuthis subulata*, die an der englischen SO-Küste im Sommer allerdings nur hin und wieder auftritt, sowie *Ommatostrephes sagittatus*. Bei allen diesen handelt es sich auch um die häufigsten Arten. *Loligo vulgaris*, die noch massenhaft auftritt, beschränkt ihr Vorkommen hauptsächlich auf die küstennahen Zonen der südöstlichen und mittleren Nordsee. Sie findet sich wohl im ganzen Gebiet (mit Ausnahme der britischen O-Küsten nördlich vom Humber), sogar hin und wieder noch bis S-Norwegen oder bis in die westliche Ostsee, doch kaum mehr in solchen Schwärmen und schon unperiodisch. Nur wenige Arten der in der Nordsee auftretenden Tintenfische, von denen die meisten gute Schwimmer sind, haben größere und weltweite Verbreitung. Kosmopolitische Arten sind *Onychoteuthis banksi*, *Gonatus fabricii* und in weiten Abschnitten des Atlantik verbreitet die *Architeuthis*- und z. T. *Sthenoteuthis*-Arten. Die meisten Tintenfische der Nordsee sind gebietsweise verbreitet, weshalb man, besonders bei den benthonisch lebenden oder wenig wandernden Arten, eine Zuweisung nach einzelnen Verbreitungstypen vornehmen kann.

Als nordische Arten treten nur in nördlichen Abschnitten des Gebietes *Bathypolypus arcticus*, *Graneledone verrucosa* (hauptsächlich im Nordwest-Atlantik verbreitet), *Sepietta scandica*, *Sepiolo pfefferi*, *Allorossia glaucopsis*, *Rossia macrosoma oweni* (in der mittleren Nordsee noch bis zu den Farndeeps an der Northumberlandküste) auf, zu denen sich in der nördlichen Nordsee als Arten mit südlicher Verbreitung die seltenere *Sepietta neglecta* sowie die eupelagischen Oegopsiden, die atlantische *Brachioteuthis riisei* und die kosmopolitische *Onychoteuthis banksi*, beides aber Arten hauptsächlich eines Warmwassergebietes, gesellen. Nur in das nördliche Nordseegebiet als Bewohner mittlerer Meerestiefen (um 400 m) mit Strömungen verschlagene atlantische Arten sind die großen, schwerfälligen Architeuthen. Von den zuwandernden Oegopsiden-Arten tritt die wieder sehr an die Küste gebundene südliche *Todaropsis eblanae* sowohl im Süden, an der belgischen Küste wie im Norden in der nördlichen Nordsee über der 100-m-Linie bis zum Skagerrak auf. Da sie hier von Jahr zu Jahr und in größeren Mengen gefangen wird, gehört sie wohl zu den Dauerbewohnern der nördlichen Nordsee. Einen gewissen nördlichen Einschlag betont für das Gebiet auch trotz ihrer weiten Verbreitung, *Loligo forbesi*. Bei der borealen *Eledone cirrosa* nimmt die Häufigkeit nach der nördlichen Nordsee

hin zu, ebenso bei *Sepietta oweniana* und der ebenfalls borealen *Sepiolo atlantica*, die im Gebiet der Norwegischen Rinne und ihren Ausläufern, Skagerrak und Kattegat mit Sund gegenüber *Sepietta oweniana* (und der hochnordischen *S. scandica* im nördlichsten Teil) zahlenmäßig abnimmt. Bei der hochnordischen *Allorossia glaucopsis* zeigt sich mit Deutlichkeit Zunahme der Individuenzahl nach Norden; auch werden die Tiere größer. Eine nordatlantische Art (oder Rasse der südlichen *coindetii*) ist *Illex illecebrosus*, der von den amerikanischen Küsten bis Island und den Faroern verbreitet ist. An den westlichen britischen Küsten wie in der Nordsee kommt nur die Rasse *coindetii* vor.

Südliche Arten mit Vorkommen in der südlichen Nordsee sind *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Sepia orbignyana*, *Sepia elegans*, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media*, *Illex (illecebrosus) coindetii*, *Sthenoteuthis bartrami* (noch im nördlichen Atlantik). Als Südart ist *Rossia macrosoma* z. B. an der schottischen W-Küste bedeutend häufiger als an der O-Küste.

Einige Arten treten in Rassen auf, die ebenfalls regionale Verbreitung haben, wie *Rossia macrosoma* in der großen nordischen f. *oweni* Ball im Gegensatz zur kleineren mediterranen Form (*macrosoma*), *Eledone cirrosa zellandica* (nordwestlichste Nordsee), *Sepia officinalis* in der mehr nördlichen und im nördlichsten Verbreitungsgebiet ausschließlich auftretenden f. *filliouxii*, *Loligo forbesi* überwiegend und in der mittleren und nördlichen Nordsee mit Randgebieten im Skagerrak, Kattegat und Beltsee, nur in der f. *moulini* und *Illex (illecebrosus)* in der südlichen mediterranen, lusitanischen (f.) *coindetii*. *Sepia atlantica* erscheint im Norden in einer frühjahrslaichenden Form, im Osten (Deutsche Bucht, holländisch-belgische Küsten) in einer herbstlaichenden. Dazwischen in der mittleren Nordsee gibt es ein Mischgebiet, in welchem sowohl im Frühjahr als im Herbst abgelaicht wird, ohne daß es bei dieser Art schon zu einem Saisondimorphismus gekommen wäre. Ein solcher ist bei *Alloteuthis subulata* gegeben, bei der es zwei Laichzeiten gibt, eine im Frühjahr und eine im Spätsommer-Herbst. Morphologisch unterscheiden sich beide Formen durch die Schwanzlänge des Weibchens. Langschwänzige Weibchen hat die anscheinend mehr nördliche f. *autumnalis* Gpe., die im Herbst ablaicht und z. B. noch im Winter in der westlichen Ostsee und im Kattegat, wahrscheinlich auch im Skagerrak und in der nördlichen Nordsee vorkommt, zu einer Zeit, zu der die Sommerrasse (f. *subulata*) bereits abgewandert bzw. abgestorben ist. Die Zuwanderung im Frühjahr erfolgt nicht nur von Norden her, sondern auch von Süden. Es läßt sich kein Unterschied in der Zeit der Zuwanderung in die südliche Nordsee feststellen. Vielmehr hat es den Anschein, daß die Frühjahrslaicher und die Herbstlaicher zusammen in die Nordsee kommen, was den Größenunterschied der Individuen, die im Frühjahr kommen, erklären könnte. Auch bei *Sepietta oweniana* mögen sich Unterschiede im mediterranen und borealen Gebiet ergeben. Wenigstens eine Rasse, wenn nicht gesonderte Art, ist *S. scandica* im Norden.

Unterschiede z. B. bei Rossien und Sepiolen zu solchen südlicher Gewässer (Kanal, Mittelmeer) sind z. T. auch durch Abweichungen der Spermatophoren gegeben. Bei der atlantischen *Sepia officinalis filliouxii*

Regionale Verbreitung der
Cephalopoden im Gebiet
der Nord- und Ostsee

	südliche Nordsee	belgisch- holland. Küsten	Doggerbank	engl. Ostküste York- shire-Northumberl.	Firth of Forth — Aberdeenshire	Mittlere Nordsee	Deutsche Bucht, Helgoland	dänische Nordsee- küste	Limfjord	Firth of Moray (schottische Küste)	Orkneys	Shetlands u. Fair- Ins.	nördliche Nordsee 60-100 m-Linie	nördliche Nordsee > 100 m-Linie	Norwegische Rinne	südwest- norwegische Küste	Skagerrak	südl. norweg. Küste	Oslofjord	Gullmarfjord	Bohuslänsküste	Kattegat	Kullen-Küste	nördl. Sund	Kattegat (W-Teil u. SW-Teil)	Belte (u. südl. Sund)	Kieler Bucht	Lübecker Bucht	Mecklenburgische Bucht
Eledone cirrosa		x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x					
Eledone cirrosa zetlandica		x	x																										
Octopus vulgaris		x	x																										
Bathypolypus arcticus					(x) 2									x															
Graneledone verrucosa																													
Sepia officinalis fillioux1	x	x			x		x	x		x								x	x	x									
Sepia orbignyana																													
Sepia elegans																													
Rossia macrosoma oweni																													
Allorossia glaucopsis																													
Sepiolo atlantica	x	x		x	x	(x)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x				
Sepiolo aurantiaca																													
Sepiolo pfefferi				x	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
Sepietta oweniana				x	x																								
Sepietta scandica								2																					
Sepietta neglecta																													
Loligo vulgaris	x	x		x	2	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
Loligo forbesi	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
Alloteuthis subulata		x	x	x	x		x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
Alloteuthis media		2					x																						
Onychoteuthis banksi																													
Gonatus fabricii																													
Architeuthis sp. sp. sp.																													
Architeuthis clarkei				x	x					x	(x)	x																	
Brachiotheuthis riisei																													
Illex coindetii		2			x					2																			
Todaropsis eblanae		x	x			x																							
Ommatostrephes sagittatus		x	x																										
Sthenoteuthis barttrami		x	x																										
Sthenoteuthis caroli		x																											
Sthenoteuthis pteropus		x																											

1) Bis zur Köge-Bucht.

sind Verschiedenheiten in Anordnung und Bau der Iridophoren zu solchen der mediterranen *officinalis* festzustellen.

B. Regionale Verbreitung. Wie die Übersicht über die regionale Verbreitung im Gebiet der Nord- und Ostsee zeigt, treten Unterschiede nach Vorkommen und Häufigkeit der einzelnen Arten deutlich hervor. *Eledone cirrosa* wird südlich der Doggerbank nur vereinzelt gefunden und ist entschieden in den nördlichen Gebieten (nördliche Nordsee und Norwegische Rinne mit ihren Ausläufern nach Südosten) zahlreicher. Im Kattegat ist sie noch bemerkenswert häufig und erreicht auch beträchtliche Maße. *Octopus vulgaris* ist eine ausgesprochene Südform, die gelegentlich vereinzelt bis zur Doggerbank, der Deutschen Bucht und Helgoland verstößt; er bevorzugt flacheres, wärmeres Wasser. *Bathypolypus arcticus*, eine hochnordische (arktische Art), findet sich nur in tiefem, kaltem Wasser der nördlichen Nordseeabschnitte, im allgemeinen von mehr als 200 m, die nordatlantische *Graneledone verrucosa* im Gebiet der Norwegischen Rinne (mit den Fjorden) und ihren Ausläufer im Skagerrak. *Sepietta oweniana* gehört zu den im Gebiet weit verbreiteten Arten, doch scheint sie nach der Häufigkeit der Funde und rein zahlenmäßig eine gewisse Ballung in den nördlichen Teilen der Nordsee zu haben. Diese im norwegischen Gebiet häufigste Art ist im Kattegat und nördlichen Sund durchaus nicht selten, in einem Fang noch in der Køgebucht (SO-Seeland) festgestellt worden. Im Vergleich zu der sonst häufigen, überall verbreiteten *Sepiolo atlantica* ist *oweniana* hier sogar verhältnismäßig zahlreich. Aus allem ergibt sich, daß sie nicht nur für das nördliche Gebiet charakteristisch, sondern auch hier heimisch zu sein scheint. Ihr sehr nahestehend, deswegen früher meist als synonym zu *oweniana* angesehen, doch als hochnordische Art etwas größer als diese, hat *Sepietta scandica* nördliche Verbreitung. Sie erreicht mit der Südgrenze ihrer Verbreitung die nördlichste Nordsee. Bei der überall im Nordseegebiet vorkommenden *Sepiolo atlantica* liegt die Dichtigkeit des Vorkommens entschieden in der mittleren Nordsee mit den Nachbarabschnitten im Süden und Norden. Sie ist hier häufiger als *S. oweniana*. Im Kattegat dagegen wird sie stark durch *oweniana*, z.T. auch *scandica* (?) ersetzt. Die beiden Rossien sind nordische Arten; *glaucois* hat bipolare Verbreitung. Beide Arten fehlen der südlichen Nordsee, der Doggerbank und weiten Abschnitten der mittleren Nordsee gänzlich. *Allorossia glaucois* ist südlich nur bis zu den schottischen Gewässern, *R. macrosoma oweni* etwas südlicher bis zu den Farndeeps vor der Northumberlandküste verbreitet. An den westbritischen und irischen Küsten kommt sie noch zahlreich vor, weiter südlich in der Rasse (*macrosoma*) sogar recht häufig bis ins Mittelmeer. Als Nordform fängt sie verhältnismäßig früh im Jahre an zu laichen, auch in den dann noch recht kalten norwegischen Gewässern. *Sepia officinalis* ist Südform. Ihr Vordringen bis zu den Shetlands und in skandinavisches Gebiet kann immer wieder durch neueren Nachweis von Tieren bestätigt werden. Wie auch dänische Teuthologen (SPÄRCK, KNUDSEN) zum Ausdruck bringen, erfolgt die Zuwanderung, die übrigens in den letzten Jahren, wenigstens was das deutsche Nordseegebiet betrifft, vielmehr zugenommen hat, aus der südlichen Nordsee und nicht durch den nördlichen Eingang zur Nordsee. Auch die von der

Yorkshire-Küste und dem schottischen Gebiet gemeldeten Exemplare dürften über die südliche Nordsee zugewandert sein. Während der Sommermonate erscheinen bis in die nördlichen Gebiete größere Exemplare, im Winter dagegen vielfach kleinere und halbwüchsige. Die beiden anderen Sepien (*S. orbignyana*, *S. elegans*) sind Südformen und selten. *Loligo vulgaris* ist ebenfalls Südform in der Nordsee mit Hauptauftreten im Südtteil (belgisch-holländische Küsten) und Deutscher Bucht. Nach N zu nimmt ihre Häufigkeit schnell ab; die hier als besondere Rasse *breviceps* wegen anderer Proportionen bezeichneten großen Exemplare sind meist 3jährige, besonders schwimmtüchtige, nach N und bis in die westliche Ostsee vordringende Tiere (♂♂ aus von S zuwandernden Schwärmen). *Loligo forbesi*, nächst *Alloteuthis subulata* im ganzen Nordseegebiet die häufigste C.-Art und überall verbreitet, hat aber ihr Hauptverbreitungsgebiet in der mittleren und nördlichen Nordsee mit Skagerrak, Kattegat. Gelegentlich dringt sie bis in die Kieler und Lübecker Bucht der westlichen Ostsee vor. Die Art ist wohl zu allen Jahreszeiten in der Nordsee anzutreffen, doch die größte Häufigkeit erreicht sie mit dem gleichzeitigen Eintreffen der Heringsschwärme im Spätsommer und Herbst, zu welcher Jahreszeit sie auch ablaicht. Ihre Wanderungen sind viel weniger Laichwanderungen, denn mit geschlechtsreifen Exemplaren wandern gleichzeitig auch jugendliche ein, die auch in den von JAECKEL untersuchten Nordseefängen z. B. recht häufig und mitunter ausschließlich vorkommen und erst gegen Ende Herbst geschlechtsreif werden, z. T. aber noch unreif die Nordsee im November wieder verlassen. Unter den letzteren ist die Zahl der ♀♀ vermutlich größer, da sie ganz allgemein noch etwas später geschlechtsreif zu werden scheinen (HOYLE, GRIMPE). *Alloteuthis subulata* als häufigste Art ist überall im Gebiet anzutreffen, auch noch bis in die westliche Ostsee (Kieler Bucht, nördliche Mecklenburger Bucht), doch scheint sie im südostenglischen Küstenbereich spärlich zu sein (hier n. STEVENSON im Winter und zeitigen Frühjahr). Die Zuwanderung im Frühjahr erfolgt in die Nordsee sowohl von Süden her durch den Ärmelkanal wie von N an den Orkneys und Shetlands vorbei. Zum Winteraufenthalt werden tiefere und wärmere Meeresgebiete der östlichen Atlantikküste aufgesucht. Das Ablaichen geschieht größtenteils in der mittleren Nordsee und den benachbarten Abschnitten (auch noch im Limfjord); während sich das Abwandern nach dem Laichgeschäft überlebender Tiere und der Jungen verhältnismäßig rasch bis zum Oktober über die Einwanderungswege von S und NW vollzieht, halten sich junge und ausgewachsene Exemplare noch immer teilweise in Schwärmen den Winter über (gelegentlich in der westlichen Ostsee), im Kattegat, Skagerrak und nördlichen Nordsee (hier noch nicht reife Individuen im März) auf. *Alloteuthis media* ist eine Südart und nur bis zur mittleren Nordsee verbreitet. *Sepietta neglecta* als mediterran-lusitanische Art ist ziemlich selten. Ihre Verbreitung erstreckt sich in die nordwestliche Nordsee um die irisch-schottischen Küsten herum. *Onychoteuthis banksi* ist nur in der nördlichen Nordsee und den von der Norwegischen Rinne auslaufenden Abschnitten bis ins südwestliche Kattegat hin und wieder nachgewiesen. Durch die N-Öffnung der Nordsee gelangt die pelagische bis halbplanktonische *Brachioteuthis rüsei* in die Nordsee ausschließlich in deren nörd-

lichen Teil, einen Bereich stärker salzhaltigen Wassers über 35⁰/₀₀, in Tiefen über 100 m. Aber nicht nur diese kleine, z. B. bei den Faroern häufige Art, kann mit der Strömung hierher geraten, sondern auch die riesigen, mehr benthonisch lebenden *Architeuthis*-Arten, die in der nördlichen Nordsee und im O bis zum Oeresund, im W bis zur Northumberlandküste angetrieben worden sind. *Illex illecebrosus coindeti* als südliche Form gelangt durch die südliche bis in die mittlere Nordsee (Firth of Forth). Für *Todaropsis eblanae*, eine nektobenthonisch lebende und als südlich anzusprechende Art, die in der südlichen Nordsee und in der nördlichen Nordsee in großer Tiefe gefangen wird und auch noch bis ans Kattegat verbreitet ist, kommt sowohl Nord- wie Südeinwanderung in das Nordseegebiet vor. Sie ist z. B. noch an den irischen Küsten häufig und geht bis zur Nordspitze der Shetlands. Von den im Gebiet vorkommenden Oegopsiden ist sie am meisten an den Küstenbereich gebunden. *Ommatostrephes sagittatus* ist im ganzen Nordseegebiet bis zu den dänischen Meerengen festgestellt worden. Bei seinen unregelmäßigen Wanderungszügen wandert er sowohl von Süden wie von Norden in die Nordsee ein. Meldungen von den *Sthenoteuthis*-Arten liegen für die südliche und mittlere Nordsee vor, was einestheils Zuwanderung von Süden nahelegt, doch kommt meist Nordeinwanderung in Frage, wie die Strandungen an der schottischen und an der Northumberlandküste (nicht südlicher als bis zur Linie Withernsea-Tunstall) dartun. *Gonatus fabricii* erreicht noch gerade das Schelfgebiet und findet sich im nördlichsten Abschnitt der Nordsee, bei Bergen. Von den hochpelagischen Oegopsiden sind einige Arten vermöge ihres ausgezeichneten Schwimmvermögens weit, z. T. sogar weltweit verbreitet.

Mehr noch als die mittlere Nordsee erweist sich als ein Mischgebiet südlicher und nördlicher Faunenelemente die nördliche Nordsee mit ihren Randabschnitten, der Norwegischen Rinne und dem Skagerrak, Kattegat und Beltsee, was hauptsächlich durch das Vordringen südlicher Arten um die westschottische Küste herum durch den Fair-Kanal und Pentland-Firth verursacht wird. Neben weitverbreiteten Arten (*Onychoteuthis*, *Architeuthis*) sind an südlichen Arten hier noch *Todaropsis eblanae*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris* und *Sepietta neglecta* festgestellt worden. Auffallend artenarm ist die Yorkshire-Northumberland-Küste. Hier sind nur nachgewiesen *Sepiolo atlantica*, *Sepiolo pfefferi*, *Loligo forbesi moulinsi*, *Alloteuthis subulata* (jedoch nur hin und wieder auftretend) außer einigen Irrgästen. Gerade die öfteren Strandungen von *Sthenoteuthis* infolge Kentern des von Norden kommenden Stromes vor der Doggerbank an der Linie Withernsea-Tunstall zeigen, daß hinsichtlich des Auftretens von C., das Gebiet vor der Yorkshire- und der Lincoln-Norfolk-Küste in einem toten Winkel liegt. Die Doggerbank selbst erweist sich, wie es hinlänglich auch für andere Tiergruppen und für Mollusken an Prosobranchiern, Opisthobranchiern, Lamellibranchiern und Scaphopoden bekannt ist, als große Barre und damit als deutliche Verbreitungsschranke sowohl für die südlichen wie für die nördlichen Arten. Von den sonst immerhin häufigen südlichen Arten gelangen z. B. *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Sepietta neglecta* wie auch *Sthenoteuthis bartrami* nicht an die Yorkshire-Northumberlandküste. Auch durch auffallende Individuenarmut scheint das

Gebiet gekennzeichnet. Doch gehört es wohl zu den Winterrückzugspätzen für *Alloteuthis subulata*. Bezeichnenderweise, und was die Ansicht über die Verbreitungsschranke stützt, ist das Vorkommen z. T. sehr großer Ex. von *Ommatostrephes sagittatus* an der südöstlichen englischen Küste bis

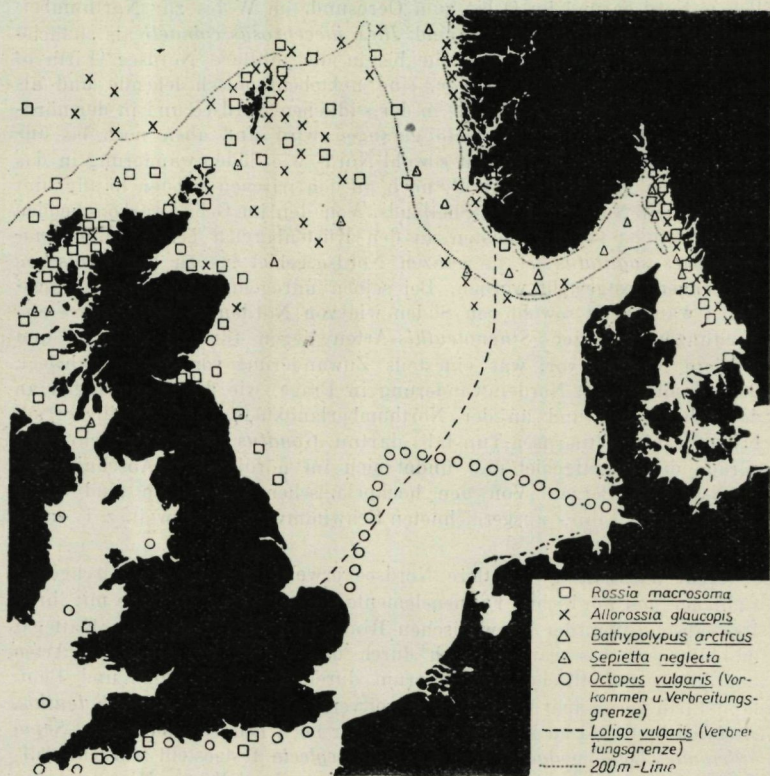


Fig. 71. Die Verbreitung einiger Nordarten u. Südarten in der Nord- u. Ostsee.

Overstrand bei Cromer (Norfolk); er wandert also in diesen Fällen von Süden zu, wie auch an den holländischen und ostfriesischen Küsten. Bis Cromer an der Norfolk-Küste ist *Loligo vulgaris* festgestellt.

C. Verbreitung im Gebiet nach Lebensstypen. In der Nordsee, überwiegend einem Flachmeer, das nur im Norden Tiefen von mehreren hundert Metern erreicht, und sonst noch größere Absenkungen im Gebiet der Norwegischen Rinne und im Skagerrak hat, sind einerseits ausgesprochene Flachwasserbewohner (besonders in der südlichen und mittleren Nordsee), etwa 12 von 31 Arten, dann aber auch an größere Wassertiefen gebundene Arten (besonders in der Norwegischen Rinne mit Skagerrak und Kattegat sowie in den Tiefen der nördlichen Nordsee über 100 m) anzutreffen. 5 Arten kommen hier in Wassertiefen über 200 m

Wassertiefe vor. Von diesen geht *Eledone cirrosa* noch in flacheres Wasser von 24 m und *Rossia macrosoma* in das obere Sublitoral (bis 32 m), *Allorossia glaucopsis* bis 30 m. Überwiegend sind die C. der Nordsee Bewohner mittlerer Tiefen. Ausgesprochene Tiefseebewohner fehlen. Die in ozeanischen Wassertiefen von einigen hundert Metern lebenden *Architeuthis*-Arten als ziemlich träge Bodenformen, die sich zur Hauptsache von sessilen Tieren (Bodenaufwuchs und Aas) nähren oder die ungemein gut schwimmenden *Sthenoteuthis*-Arten als Jäger gelangen nur hin und wieder in das Gebiet und dann meist in bereits angeschlagenem oder absterbendem Zustand, wenigstens die großen *Architeuthen*. An Lebensstypen setzt sich die C.-Fauna der Nordsee zusammen: 1. aus benthonischen Formen als ständigen oder Dauerbewohnern (Octopoden, Rossien, Sepietten und Sepiolen), 2. den nektobenthonischen als regelmäßigen Besuchern, die auf ihren Laich- und Nahrungswanderungen in das Gebiet kommen, besonders die Loliginiden, teilweise auch *Sepia officinalis*, seltener *S. orbignyana* und *S. elegans*. Auf Laichwanderungen kommt *Loligo vulgaris* im Frühjahr an die belgisch-holländischen und deutschen Küsten, um nach der Laichablage wieder zurückzuwandern, während sie in den nördlicheren Abschnitten bis zur norwegischen Küste, Skagerrak, Kattegat und Beltsee erst im Spätsommer erscheint und bald wieder verschwindet, meist ohne zu einer Laichabgabe gekommen zu sein. Dagegen treiben *Loligo forbesi* weniger Laich- als Nahrungsabsichten voran, da Schwärme aus jugendlichen, unreifen Exemplaren bestehen, und die Art schon recht früh im Jahr (in der nördlichen Nordsee) erscheint, wo sie dann noch nicht ablaicht. Von den (3.) seltenen Gästen, den hochpelagischen Oegopsiden, kommt *Ommatostrephes sagittatus* bei der Verfolgung seiner Beute häufig in die Nordsee. Er laicht hier nur selten (schottische und norwegische Gewässer) ab. Auch *Onychoteuthis banksi* erscheint auf ihren Nahrungswanderungen nicht gar so selten im Gebiet. Die übrigen Oegopsiden sind dagegen nur hierher verschlagen. Jedoch ist die in ihrer Lebensweise von den *Ommatostrephiden* abweichende *Todaropsis eblanae*, die viel eher nektobenthonisch (wie die Loliginiden) als nektopelagisch ist, wohl als heimisch anzusehen, wenn auch Fortpflanzung bisher noch nicht nachgewiesen werden konnte.

In der westlichen Ostsee sind bisher nur schwimmende pelagische, keine benthonischen Arten festgestellt worden.

D. Verbreitung in Beziehung zur Nahrung. Die Abhängigkeit von der Nahrung, hauptsächlich dem Hering, führt eine Reihe von Arten in die Nordsee, *Loligo forbesi* sogar bis in die westliche Ostsee. *Loligo* hält sich zwischen den Fischschwärmen auf oder folgt diesen. So gelangt sie mit diesen z. B. von der nördlichen Nordsee nach der südlichen in der Abwanderungsrichtung des Herings und im November aus der südlichen Nordsee bis in den Kanal. Den Fischzügen gesellen sich von den hochpelagischen Oegopsiden beispielsweise *Ommatostrephes sagittatus*, *Onychoteuthis banksi* und *Gonatus fabricii* bei. Jedenfalls handelt es sich bei dem im Nordseegebiet, an der norwegischen Küste sogar in großen Schwärmen erscheinenden *Ommatostrephes sagittatus* um keine reinen Laichwanderungen. *Sthenoteuthis bartrami* folgt Fischschwärmen, z. B. jungen Makrelen, und gerät bei der Verfolgung in das seichte Was-

ser der Küste. Von den gutschwimmenden Arten sind Fischfresser Loliiniden überwiegend und Oegopsiden gänzlich. Crustaceenfresser treten hinter den Fischfressern im Gebiet ganz zurück. In Ermangelung seiner Hauptnahrung, den Krabben, hält sich *Octopus* an Weichtiere (Muscheln). Die Häufung von *Octopus*-Funden in britischen Gewässern und der südlichen Nordsee erklärt sich zur Hauptsache durch Zuwanderung alter Tiere infolge Nahrungsmangel in südlicheren Gebieten.

E. Verbreitung in Beziehung zum Salzgehalt. Eine Abhängigkeit vom Salzgehalt ist insofern gegeben, als Tintenfische (zumindest des Gebiets) sämtlich stenohalin sind und im Brackwasser schnell zugrunde gehen. Über die Lübecker Bucht hinaus sind keine C. mehr angetroffen worden. *Octopus vulgaris* wird vom River Crouch (Essex) ohne nähere Daten angegeben. Reine Hochseeformen stellen Ansprüche an weit höheren Salzgehalt, während die Küstenformen Salzgehaltsschwankungen viel besser vertragen. Im besonderen ergibt sich, daß z. B. *Brachioteuthis riisei* nur im Bereich jener Zone stärker salzhaltigen Wassers (über 35‰) auftritt, die sich von der Fair-Straße zungenartig in östlicher Richtung in die nördliche Nordsee verschiebt. Mit salzreichen Strömungen gelangen die *Sthenoteuthis*-Arten in das Gebiet. Dort, wo der aus der nördlichen Nordsee nach S ziehende Strom kentert und das Wasser durch Humber und Wash süßer wird, vor der Doggerbank, an der Linie Withernsea-Tunstall der englischen Ostküste, häufen sich die Funde von *Sthenoteuthis*. Hier, südlich Spurn Head, vermischt sich auch die Tidenbewegung. Nach TINBERGEN et VERWEY wird das holländische Wattengebiet von den Kalmaren (*Loligo vulgaris*) nur besucht, wenn der Salzgehalt in dessen westlichen Bezirken über ungefähr 30,3‰ steigt, während die Temperatur hierbei keinen Einfluß zu haben scheint. Andererseits werden die weiter vom Strande entfernten Teile des Küstenmeeres dann am meisten besucht, wenn der Salzgehalt niedriger (unter 34‰) und das Temperaturgefälle zur offenen See gering ist. Die Tiere scheinen eine Abneigung gegen unvermishtes salziges Nordseewasser sowie eine Vorliebe für die wärmeren Gebietsteile zu haben. Beide Eigenschaften binden sie an das Küstenmeer, wo der Salzgehalt niedriger und (im Frühjahr und Sommer) die Temperatur höher ist als weiter von der Küste entfernt. Da die ♂♂ in den Gebieten, die am meisten unter Landeinfluß stehen, verhältnismäßig häufiger sind als in anderen Gebieten, ist zu folgern, daß sie wahrscheinlich einen geringeren Salzgehalt oder eine höhere Temperatur beanspruchen bzw. vertragen als die ♀♀.

F. Verbreitung in Beziehung zur Wassertiefe. Besonders bei den benthonischen Arten ist verschiedentlich eine Abhängigkeit von der Tiefe festzustellen. Tiefenbewohner des Bathyals (200–400 m) und des Profundals (ab 400 m) sind vor allem *Bathypolypus*, *Graneledone*, *Eledone cirrosa*, besonders in der *f. zelandica* und größtenteils auch *Allorossia glaucopsis* und *Rossia macrosoma*. *Bathypolypus arcticus* kommt im nordamerikanischen Gebiet in Tiefen von 90–900 m, andererseits dort auch in der geringen Tiefe von 9 m vor. In der Hocharktis lebt er zum Beispiel in Flachwasser, im Abyssal bis 1589 m. In der nördlichen Nordsee ist die geringste Tiefe seines Vorkommens 128 m. *Graneledone* ver-

Vertikale Verbreitung der Cephalopodenarten im Gebiet und außerhalb	Nordsee		außerhalb des Gebiets	
	von	bis	von	bis
<i>Eledone cirrosa</i>	11	240	11	spec. 1085
<i>Eledone cirrosa zetlandica</i>	93	120	11	850
<i>Octopus vulgaris</i>	32	45	1	407(748; 1262)
<i>Bathypolypus arcticus</i>	128	600	(9) 90	1589
<i>Graneledone verrucosa</i>	20—40	100—200	850	2325
<i>Sepia officinalis filliouxii</i>	Flachwasser	135	wen. m	190
<i>Sepia orbignyana</i>	Flachwasser		30	100
<i>Sepia elegans</i>			20	250
	mittleres und unteres Sublitoral			
<i>Rossia macrosoma</i>	32 (jv. 22)	600	40	512
<i>Allorossia glaucopis</i>	30 (20)	600	50	833
<i>Sepiolo atlantica</i>	16	128		300
<i>Sepiolo aurantiaca</i>	17			
<i>Sepiolo pfefferi</i>	28	92	28	107
<i>Sepietta oweniana</i>	Flachwasser	190		200 (512)
<i>Sepietta scandica</i>	Hochsee (größere Tiefe)		92	460
<i>Sepietta neglecta</i>	28	122		127
<i>Loligo vulgaris</i>	12	62	(0) 30	150
<i>Loligo forbesi</i>	11	250	20	193 (280)
<i>Alloteuthis subulata</i>	8	200		153 (jv. 2000)
<i>Alloteuthis media</i>	20	42	11	90 (200)
<i>Onychoteuthis banksi</i>	Hochsee (Oberfl. — größere Tiefen)			
<i>Gonatus fabricii</i>	Hochsee (Oberfl. — größere Tiefen) 1200			
<i>Architeuthis</i> sp., sp., sp.	Hochsee (mittlere Tiefen und größere)			
<i>Architeuthis clarkei</i>	Hochsee (mittlere Tiefen)			
<i>Brachioteuthis riisei</i>	Hochsee (Oberfl. — größere Tiefen) 3000			
<i>Illex coindetii</i>	Hochsee (Oberfl. — mittlere Tiefen)			
<i>Todaropsis eblanae</i>	Sublitoral (70) 300		48	195(700; 2000)
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	Hochsee (0—170)		0	1000
<i>Sthenoteuthis bartrami</i>	Hochsee (mehr an der Oberfläche)			
<i>Sthenoteuthis caroli</i>	Hochsee (mehr in der Tiefe) 400			
<i>Sthenoteuthis pteropus</i>	Hochsee (mehr in der Tiefe)			

rucosa, sonst noch in viel tieferem Wasser bis 2325 m, kommt in der Tiefe der Norwegischen Rinne mit den Fjorden zwischen 100—200 m vor, merkwürdigerweise einmal sogar in 20—40 m Wassertiefe (Herdlabucht). *Eledone cirrosa* gibt vor der Flachsee tieferen Regionen den Vorzug; sie ist auch sonst noch in Tiefen von einigen hundert Metern festgestellt. Doch kommen ♀♀ zum Zwecke des Brutgeschäftes in weniger tiefe Regionen und gelegentlich auch in flaches Wasser, wo sie stranden. *Octopus vulgaris* dagegen bewohnt flachere Regionen, zumindest vollzieht sich das Abbläuen im Flachwasser. Von den benthonischen Rossien kommt *glaucopis* im Gebiet von 30—600 m (juv. auch noch bei 22 m), hauptsächlich von 180 m an, *macrosoma* zwischen 32 und 600 m vor. Sepietten und Sepiolen leben hauptsächlich in Küstengebieten bis zu 200 m, so *S. atlantica* im flachen oder mäßig tiefen Wasser bis nur wenig mehr als 100 m (gelegentlich bis 200 m, selten darüber). *S. pfefferi* (28—92 m), *S. oweniana* vom Flachwasser bis 190 m, *S. neglecta* von 28—112 m. Lediglich *S. scan-*

dica kommt als Hochseeform noch in größerer Tiefe bis 460 m vor. Sepietten und Sepiolen halten sich vorwiegend am oder nahe am Boden auf. In Fängen aus schottischen Gewässern beispielsweise fanden sich von diesen 13 Stck. an oder nahe der Oberfläche, 16 in mittlerem Wasser und 56 am oder nahe dem Boden. Auch n. DEGNER ist bei *Sepiola atlantica* Bevorzugung oberflächlicher Schichten klar erwiesen. Daß aber *S. atlantica* auch in der Hochsee, 170 km von der 200-m-Linie entfernt, vorkommt, beweist der Fang eines Jungtieres (n. DEGNER). *Sepia officinalis* geht im Mittelmeer bis über 100 m Tiefe und ist auch in der nördlichen Nordsee noch bei 135 m (30. 10. 22) angetroffen worden. Angaben lauten sonst noch bei der Art auf 190 m. An der holländischen Küste, z. B. an den Rändern der Haaksgründe, kommt sie in einer Tiefe von 7—33 m, meist bei 11—22 m vor. *Sepia elegans* bevorzugt im Gegensatz zu *officinalis* tieferes Wasser und kommt noch weit von der Küste (135 km) entfernt bis 155 m vor, an der schottischen W-Küste noch bei 125 m. *S. orbignyana* wiederum lebt mehr wie *S. officinalis*. Die Loliginiden gehen zum Ausruhen, bei starker Beunruhigung, bei Wärme, starkem Sonnenschein oder gelegentlich zur Nahrungsaufnahme auf den Boden hinab, die Aloteuthen dabei in weniger große Tiefe als die Loligo-Arten. *L. forbesi* wird in skandinavischen Gewässern von 20—250, hauptsächlich von 50—125 m Tiefe angetroffen. Im lebenskräftigen Zustand zeigen sich Tiere dieser Art wie auch von *L. vulgaris* im Gebiet anscheinend nie an der Wasseroberfläche. *L. vulgaris* bevorzugt während ihres Aufenthaltes zur Fortpflanzung in der Nordsee das Flachwasser wegen dessen größerer Wärme. Auch *Alloteuthis subulata* wurde im flachen Limfjord laichend beobachtet, wo sich Embryonen wie Jungtiere besonders schnell entwickeln. Im Sommer 1955 geriet sie zu Hunderten in die Priele am Nordstrand von Norderney. Außerhalb der Laichzeit gibt *Alloteuthis subulata* unteren Wasserschichten den Vorzug, z. B. in schottischen und skandinavischen Gewässern oder besonders im Winter und zeitigen Frühjahr (Winterrefugium) an der englischen Ostküste. *Octopus vulgaris* geht (erwachsen) im Mittelmeer im allgemeinen bis 100 m (wird aber noch von küstenfernen Stationen, 748—1263 m tief, genannt (JOUBIN; n. ROBSON jedoch unsicher). Von den Oegopsiden lebt vorwiegend bodennah (oder zumindest loliginidenartig) an litorale Bezirke noch im Schelfbereich gebunden *Todaropsis eblanae* (bis 300 m). Die hochpelagischen Oegopsiden kommen in oberen Wasserschichten von der Oberfläche bis in größere Tiefen vor, ja, wie es von *Brachioteuthis rüsei* erwiesen ist, sogar bis zum Meeresgrund; doch gibt diese Art immerhin oberflächlichen Schichten den Vorzug. *Illex* hält sich meist an der Oberfläche auf, dagegen *Ommatostrephes sagittatus* bei Nacht in oberflächlichen Regionen — vor der schottischen Küste fängt er sich viel in Heringstreibnetzen — wie in der Tiefe bei Tage. Er ist bis 170 m nachgewiesen. Mehr in der Tiefe (von einigen hundert Metern) leben die Architeuthen und die großen Stenoteuthen (*caroli* und *pteropus*). Geselliger Oberflächenschwimmer ist hingegen *Sthenoteuthis bartrami* (vgl. im übrigen die Übersicht). Bei den meisten in der nördlichen Nordsee nachgewiesenen Arten zeigt sich hinsichtlich ihres Vorkommens bereits in den schottischen Gewässern bzw. südlich der „Großen Schlickbänke“ und von der jütischen Küste an nach

Süden eine deutliche Abnahme; wegen der relativ geringen Tiefen in der mittleren Nordsee, mehr noch auf der Doggerbank und in der südlichen Nordsee, fehlen viele schließlich gänzlich.

G. Verbreitung in Beziehung zur Bodenbeschaffenheit. Eine direkte Abhängigkeit von der Bodenbeschaffenheit ist bei den benthonischen Arten im allgemeinen wenig ausgeprägt; sie leben auf jeglichem Grunde, sind also eury-edaphisch. Für die Nordsee sind dies *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa*, die sowohl auf Fels, scharfem Grund, als auf Sand wie auf schlickigen Böden vorkommen, letztere bei Island auch auf Sand, Kies und hartem Grund (n. ADAM). Immerhin hat sie, wie auch im Mittelmeer, Vorliebe für schlickige Böden. Diese Bodenart bevorzugen *Bathypolypus*, *Graneledone* und *Allorossia*, Sandböden wiederum *Sepia officinalis* (obgleich sie auch auf Schlammgrund auftreten kann), *Rossia macrosoma* (im Mittelmeer ebenfalls auch auf Schlammgrund), *Sepietta oweniana* und vermutlich auch die anderen Sepietten. *Sepiola atlantica* findet sich hauptsächlich auf Sandgründen, auch solchen mit kleinen Steinen, mehr im flachen Wasser, jedoch nicht in einem solchen stärkerer Strömung oder Bewegung, *Sepiola pjefferi* auf Sand mit Schill; *Loligo vulgaris* soll sich bei Neapel mit Vorliebe über Böden mit schlammiger Beschaffenheit aufhalten (n. LO BIANCO). In der Nordsee ist sie sowohl über Bezirken reinen Schlammgrundes wie über anderem Grund (Sand, Kies, Schill, auch Riffgrund) gefangen worden (ebenso *L. forbesi*). *Sepia elegans* lebt mehr auf Schlammgrund (Schlammsepie). Ferner ist *Todaropsis eblanae* verschiedentlich auf Schlammgrund angetroffen worden. Im nordfriesischen Wattenmeer wird *Alloteuthis subulata* vereinzelt mit Schleppnetzen gefangen. Auch *Loligo vulgaris* kann ins Wattenmeer vordringen (TINBERGEN et VERWEY), ebenso *Alloteuthis subulata*.

H. Verbreitung in Beziehung zur Temperatur. In deutlicher Weise wirkt sich der Temperaturfaktor für das Auftreten der C. aus. So ist es auffallend, daß an der isländischen Küste, im Bereich des kälteren arktischen Wassers, jenseits des Wyville-Thomson-Rückens oder bei Norwegen, besonders auch bei Nord-Neufundland, mehrfach und in gewisser örtlicher Häufung die großen Architeuthen zum Stranden kommen. Es ist keineswegs der verminderte Wasserdruck etwa — die Tiere leben in Tiefen um etwa 400 m — als der Wechsel der Temperatur, der sie inaktiv macht und stranden läßt. Nach Frosttagen erfolgt das Stranden von *Sthenoteuthis* und *Architeuthis* im Gebiet, weil diese großen Arten bei niedriger Temperatur weniger beweglich werden. *Architeuthis*-Beobachtungen im Gebiet werden ausschließlich in der Zeit von September bis April, hauptsächlich Ende Dezember bis Ende Januar verzeichnet, ebenso bei *Sthenoteuthis* im Winter, an der schottischen Küste sogar nur im Januar und Februar. *Architeuthis* lebt in Wasser zwischen 5—10° C (n. ROBSON).

Die tieferes Wasser liebende *Eledone cirrosa* findet sich in südlichen Nordseeabschnitten nur zu wenigen Exemplaren, und zwar ausschließlich im Sommer (Mai—September). Mit Eintritt der kälteren Jahreszeit begibt

sie sich offenbar wieder in tieferes (hier wärmeres) Wasser (im analogen Verhalten zu Scholle und Seesunge, die sich mit Eintritt des Winters von der Höhe der Doggerbank in die „Silbergrube“ und andere tiefere Stellen wärmeren Wassers zurückziehen). Eine, wenn auch nicht allein ausschlaggebende Wirkung des Temperaturfaktors für das Erscheinen der zur Laichablage zuwandernden *Loligo vulgaris* im holländischen Gebiet sowie für deren Häufigkeit ist erwiesen (TINBERGEN et VERWEY). Die Tiere erscheinen in kalten Jahren später als in warmen, und die wärmeren Jahre ergeben die größeren Fänge. Als Zuwanderer südlicher Herkunft beansprucht *L. vulgaris* hohe Temperaturen, weshalb sie veranlaßt wird, in kalten Jahren nicht so weit nördlich vorzudringen als in warmen. Zuwanderung der Südarten infolge der klimatischen Erwärmung der letzten Jahrzehnte nimmt deutlich zu. Welche Ursachen *Octopus vulgaris* und *Sepia officinalis*, die in unregelmäßigen Zeiträumen und z. T. massenhaft in die Nordsee invadieren, zur Einwanderung veranlassen, ist noch nicht ganz sicher geklärt. Sicher spielt dabei der Temperatureinfluß eine wichtige Rolle. *Octopus vulgaris* kommt bis zu einer Isotherme von 11—10° vor; er kann noch 6° C ertragen, doch liegt die Laichtemperatur bei wenigstens 11,5—12°. Sein fluktuierendes Vorkommen an der südengli-chen Küste steht (n. GARSTANG) unter deutlichem Temperatureinfluß.

Die aus dem atlantischen Warmwassergebiet (Golfstrom!) pelagisch zuwandernde *Brachioteuthis riisei* erscheint von Ende Juni bis Ende August. In Temperaturbezogenheit steht auch das Vorkommen von *Alloteuthis subulata* im Winter in der westlichen Ostsee. Das Abwandern von *Alloteuthis* und anderer Arten vollzieht sich mit dem Winter, im Zusammenhang mit der Abkühlung flacher Meeresgebiete, in tieferes, wärmeres, küstenfernes Wasser oder in andere Meeresgebiete.

Bei zu großer Wärme an der Wasseroberfläche suchen die Loliginiden die Tiefe oder den Bodengrund auf.

I. Verbreitung in Beziehung zu Wasserbewegung und Strömungen. Offenbar durch Strömungen gelangen die südlichen Arten *Sepietta neglecta*, *Brachioteuthis riisei*, *Illex (illecebrosus) coindeti* und wohl auch *Todaropsis eblanae*, in das Gebiet. Hinsichtlich der Strandungen von *Sthenoteuthis* an der ostenglischen Küste war schon der Einfluß der nördlichen Strömungen und der Tidenbewegung genannt. In verschiedenen Fällen konnte das Auftreten von Tintenfischen mit den von S heranziehenden Strömungen (z. B. von *Sthenoteuthis caroli* bei Juist oder von *Ommatostrephes sagittatus* an den holländischen und ostfriesischen Küsten, von *Octopus vulgaris* juv. bei Büsum und bei Montrose und anderen Fundorten in Zusammenhang gebracht werden. Mit dem Strom zieht *Loligo vulgaris* im Frühjahr entlang den belgisch-holländischen Küsten von S nach N. Die Geschwindigkeit des Zuges ist dabei noch immer größer als die Resultante der Wasserbewegung; der Ortswechsel geschieht also aktiv (TINBERGEN et VERWEY). Das Erscheinen von Tintenfischen, insbesondere von *Loligo forbesi*, im Skagerrak und Kattegat bringt AURIVILIUS mit dem „Jütlandstrom“, einem hauptsächlich aus S heranziehenden Strom, in Verbindung. Wohl infolge ihrer Zartheit meidet *Sepiolo atlantica* Gebiete stärkerer Strömung und Wasserbewegung. Sie wird an der englischen O-Küste z. B. mit Garneelen-

kurren gefangen. Bei unteren Springtiden gerät *Alloteuthis subulata* gelegentlich in Schubnetze.

Sepia officinalis stellt sich meist gegen den Strom, seltener mit dem Hinterende voran, nie quer.

Bei den schwarmweise lebenden Decapodenarten ist Orientierung nach Stromverhältnissen wahrscheinlich.

Sepienschulpe und wohl auch die Tiere folgen in ihrem Vordringen nach O und N deutlich dem Strome, der im Kreise im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers entlang der O-, W.- und S-Küste des Meeres läuft. Während Sepienschulpe oft massenhaft angetrieben werden, gelingt es nur selten, einen Gladius zu bemerken. Dieses Gebilde ist zu hinfällig und wird auch beim Gefressenwerden des Tieres mitverschluckt, wohingegen die Sepienschulpe vom *Conger* und anderen Fischen ausgespien werden. Doch werden an einigen Stellen die Chitinschnäbel von Oegopsiden mitunter massenhaft, z. B. an der norwegischen Westküste, angespült. Sepienschulpe wurden häufig z. B. 1904 an der Helgoländer Düne und bei Sylt, 1923, einem Jahr des Massenauftritts an den friesischen Inseln, an der nordschottischen Küste bei den Shetlands (ein langes weißes Band an der Flutkante bildend), bei den Faroern (hier auch *Spirula*-Schalen) oder sogar bis an die norwegische Küste von 63–70°, 1927 an der ostenglischen Küste massenhaft oder 1951 an den deutschen, dänischen Nordseeküsten und Skagerrak massenhaft, zusammen mit vielen kleinen *Sepia*-Schalen, angetrieben. Schulpe werden gelegentlich noch bei Island angespült. Eine *Spirula*-Schale fand PELSENER am Strand von Dünkirchen.

Abgesehen vielleicht von *Brachioteuthis* fehlen dem Nordseegebiet planktonische Tintenfisch-Arten, von denen es sonst solche des pelagischen wie des bathybiischen Planktons gibt. Auch auf Grund der Stromverhältnisse werden anscheinend keine ins Gebiet geführt. Doch werden Jungtiere sowohl von Octopodiden wie auch von Myopsiden, z. B. von *Loligo* und *Alloteuthis*, als Formen des Macroplanktons im Gebiet weit verdriftet.

Die sich durch große Umbrella fortbewegenden Cirraten, durchweg Tiefenbewohner, werden mit kalten Meeresströmungen gelegentlich bis ins Litoral getragen (*Cirroteuthis mülleri* sehr fragliche Angabe für die Nordsee).

Angeführt sei hier: stärkste Häufung in der Ausdehnung des Tsushima-Stromes zeigt *Ommatostrephes sloani pacificus* bei Japan.

K. Vorkommen nach Jahreszeit. Octopodiden und die meisten benthonischen Arten sind das ganze Jahr über anzutreffen, besonders die Russien, deren Fortpflanzungszeit sich über das ganze Jahr erstreckt, vielfach auch die Sepietten und Sepiolen. In den schottischen Gewässern sind junge Sepietten und Sepiolen zu allen Monaten (mit Ausnahme des Januar) angetroffen worden, hauptsächlich von April bis in den September mit Maximum im Juli, *S. oregoniana* an der Yorkshire-Küste im Januar und Frühjahr. Junge Eledonen werden am häufigsten von April bis August festgestellt. Keinen Zusammenhang mit der Jahreszeit zeigt das Vorkommen von *Todaropsis eblanae*. Je nach Jahreszeit erscheinen die nektobenthonisch lebenden Sepien, Loliginiden und vor allem die pelagischen Oegopsiden in dem Gebiet. *Sepia officinalis* ist an der französi-

schen W-Küste im März, an der belgischen Küste Anfang Mai, ebenso an der holländischen bei den Helder, auf Grådyb vor Esbjerg am 6. bis 15. VI., bei Skagen am 30. VI., 7. VII., 24. X., jedoch noch von Dezember bis März in der mittleren und nördlichen Nordsee bei Nordschottland, den Shetlands und bei den Hebriden angetroffen worden, am 11. XI. in südlicher Nordsee (Witte Water, 27—37 m), Ende XI. wieder im Kanal-ausgang. Heraus ergibt sich eine Abwanderungsrichtung nach S durch den Kanal, wenigstens für Stücke in der südlichen und mittleren Nordsee. Daneben scheint es einige ständige Nordseebewohner unter den Sepien zu geben, wie Winterfunde, z. B. am 1. II. nordöstlich Scarborough oder in der südlichen Nordsee und Doverstraße belegen.

Bei *Loligo vulgaris* kommt die Hauptmasse an die holländische Küste (den Helder) im Mai, ebenso in der Deutschen Bucht, weiter im N im Skagerrak, Kattegat im Juli—August—September, in der westlichen Ostsee September—November. Bei *Loligo forbesi* sind die jahreszeitlich ersten (Anfang März) nördlich den Shetlands und in der nördlichen Nordsee festgestellt (ähnlich wie *Alloteuthis subulata*). In die Deutsche Bucht ebenso ins holländische Gebiet kommt sie frühestens Anfang Juli und dann erst ganz vereinzelt. Die Hauptmasse kommt gewöhnlich im September, seltener im Oktober, gelegentlich auch schon Ende Juni. In der südlichen Nordsee ist sie von Mitte Juni bis November mit Maximum im Juli—August—September, gelegentlich auch noch später wie am 2. II. noch im Diepwaterkanal (51° 33' N, 20° 5' O). Für Skagerrak und Kattegat liegen die Hauptfänge im Herbst und Winter (September bis oft November), in der westlichen Ostsee im Spätherbst. Hauptfänge vor der schottischen und der Northumberlandküste datieren von Mitte August bis Ende September. Wie bei *Alloteuthis subulata* in diesen Gebieten vollzieht sich hier ihre Abwanderung sehr spät im Winter. Noch im Februar ist sie für das Skagerrak nachzuweisen. *Alloteuthis subulata* trifft in der nördlichen Nordsee Anfang März, in der südlichen Nordsee erst im April ein (1 junges Ex. im Februar am Cap Gris Nez, im März keine vor der belgischen Küste). In der Nordsee bis ins Kattegat wird das Vorkommen allenthalben für Juni, mit Maximum im Juli—August, an der englischen O-Küste wiederum im Winter und zeitigen Frühjahr verzeichnet. In die westliche Ostsee fällt das Erscheinen von Ende Juli ab hauptsächlich in den August bis in den Herbst. In einigen Jahren wurde der Zwergkalmar auch noch im Winter bis in den Januar angetroffen, fast massenhaft im Dezember 1951 in der Kieler Bucht, was mit Temperaturverhältnissen zusammenhängen dürfte (noch warmes bzw. wärmeres Wasser als im Skagerrak), Ende Oktober 1953 in der Hohwacher Bucht. Ähnliche Beobachtungen wurden 1933 bis in den Januar, 1948 im Spätherbst gemacht. Fast stets finden sich dann zu dieser Jahreszeit die Bastardmakrele (*Caranx*) oder halbwüchsige Makrelen (*Scomber*) noch in der westlichen Ostsee. Wie *Loligo forbesi* wandert *Alloteuthis* aus der Beltsee und dem Kattegat erst spät ab und ist noch im Februar manchmal im Skagerrak anzutreffen. Die bemerkenswerten Tintenfischvorkommen in der westlichen Ostsee werden ganz allgemein im Herbst und Winter notiert. Schulppe von *Sepia officinalis* werden an der englischen O-Küste häufiger im Winter angetrieben.

Günstige Bedingungen finden Südwanderer seit dem Herbst 1933 und 1934. *Octopus* erscheint an der holländischen Küste; Mittelmeerfische dringen bis in die Nordsee und sogar Ostsee vor, Sardellen z. B. bis in die Rügensch Gewässer.

Von den Oegopsiden fällt das Auftreten bei *Brachioteuthis riisei* in die 2. Junihälfte bis in den August. *Ommatostrephes*-Schwärme treten an der norwegischen Küste z. B. in der Gegend von Bergen, hauptsächlich in den Wintermonaten von November—März, einzelne Individuen im Juli—August auf. An der schottischen Küste hat die Art das Maximum ihres Vorkommens im Februar, an der holländischen Küste im April und noch im Mai, sonst im Winter. Im Sommer fehlt diese Art (bis auf hin und wieder einzelne und dann meist größere Exemplare) in der südlichen Nordsee, an den belgisch-holländischen Küsten und in der Deutschen Bucht. Vor der ostenglischen Küste (Scarborough) wiederum findet sie sich häufig das ganze Jahr (GYNGELL, 1928). *Gonatus fabricii* erscheint im Gebiet zur Zeit seiner großen atlantischen Wanderzüge. Das jahreszeitliche Auftreten von *Architeuthis* und *Sthenoteuthis* während der kalten Monate steht in Bezogenheit zur Temperatur (vgl. Funddaten).

L. Periodisches Auftreten, Fluktuationen. Periodisches Auftreten, in manchen Jahren in größerer Menge und dann wieder spärlich oder gar nicht, kennt man von *Octopus vulgaris*, *Sepia off.* und anderen Arten. Die Ursachen dieser bemerkenswerten Erscheinung liegen offenbar außerhalb der Nordsee, es findet eine stärkere Einwanderung in sie nur statt, wenn die betreffende Art in dem in Frage kommenden oder dem diesem vorangehenden Jahr auch im Kanal in größerer Menge auftritt. GARSTANG, 1900, hat auf das gelegentliche Überhandnehmen von *O. vulgaris* an der englischen Südküste aufmerksam gemacht und TESCH konnte nachweisen, daß regelmäßig in den einer solchen Invasion folgenden Jahren die Art in der belgischen Bucht auftaucht bzw. an Individuenzahl stark zunimmt. Die Fluktuationen beruhen zur Hauptsache auf Zuwanderung aus Gebieten, in denen ein Überhandnehmen von Individuen eingetreten ist. Fluktuationen im Vorkommen haben weit mehr die pelagischen Arten, z. B. *Brachioteuthis* und andere Oegopsiden, weniger die nektobenthonischen (z. B. *Sepiola pfefferi*, die fast das ganze Jahr über angetroffen wird). Fluktuierendes Vorkommen zeigt sich dann auch besonders in den Grenzgebieten der Verbreitung der Arten, z. B. bei *Alloteuthis subulata* in der westlichen Ostsee, doch auch im sonstigen Verbreitungsgebiet, z. B. in der Deutschen Bucht und an der holländischen Küste; besonders bei *O. sagittatus* unterliegt das Auftreten z. B. an der Yorkshire-Küste großen Fluktuationen. Auch die Größe der dabei auftretenden Individuen zeigt erhebliche Schwankungen.

M. Vorkommen nach Tageszeit. Auch nach Tageszeit machen sich Unterschiede im Vorkommen von Tintenfischen bemerkbar (vor allem bei den eupelagischen Arten). So steigen selbst benthonische Arten nachts auf, wie es von *Eledone* und *Octopus* bekannt ist. *Loligo* ist bei Tagesfängen meist mehr in Nähe des Bodengrundes, doch schwimmen (bes. von *pealei*) „Schulen“ auch im prallsten Sonnenschein nahe der Oberfläche, diese kann glatt oder von Wellen bewegt sein. Immerhin scheint

ein Tages-Nachtrhythmus gegeben zu sein. Tintenfische sind ganz allgemein vorwiegend Dämmerungs- oder Nachttiere. Jedenfalls sind C. der euphotischen Stufe nachts aktiver als am Tage. Ein Tages-Nacht-Wechsel ist in der Tatsache zu erkennen, daß man in Mägen von Dorschen, die in 308 m Tiefe und bei Nacht heraufgeholt wurden, als ihre Tagesbeute Tintenfische derselben Art fand, die nachts im Scheine der über Bord hängenden Lampen an der Oberfläche zur Beobachtung kamen. Vor allem folgen pelagische Arten ihren Nahrungstieren, z. B. den Heringen, die sich bei Tage nahe dem Boden aufhalten und nachts zur Oberfläche aufsteigen. Pelagische Arten steigen aus der Tiefe nachts empor, auch solche aus größerer Tiefe, z. B. während der Fortpflanzungszeit. *Ommatostrephes sloani pacificus*, der sich über Tage zwischen 90 und 180 m Wassertiefe aufhält, kommt bei Sonnenuntergang zusammengeschart in obere Schichten, ja an die Oberfläche sogar. Gegen Mitternacht zerstreuen sich die Scharen und sinken auch, um sich in der Dämmerung des Sonnenaufganges wieder nahe der Oberfläche zu sammeln (SASAKI).

Auch Bodenformen wie *Sepiola atlantica* oder *Sepia officinalis* liegen tagsüber fast ganz im Sande vergraben und werden erst gegen Abend lebhaft. *Loligo forbesi* wird über Tage in Grundnetzfangen erbeutet; bei Tage ruht sie sich auch bei großer Wärme an der Oberfläche am Boden aus (ähnlich wie *L. pealei*). Dagegen werden Loliginiden besonders nachts mit Licht gefangen. Über einen Tageszeitrhythmus bei *Octopus* und bei *Sepia off.* berichtet FRITSCH (1938); *Octopus* ist bei Tage im Versteck, auch *Sepia* hält während des Tages Ruhe. Nachts erfolgt Umherschwimmen, nicht als Folge der Belichtung; denn auch in der Dunkelkammer bei dauernder Dunkelheit oder dauernder elektrischer Beleuchtung findet es statt. *Onychoteuthis banksi* ist bei Nacht an der Oberfläche.

N. Häufigkeit. Im Zusammenhang mit den vorstehend genannten Faktoren ergibt sich, daß die Häufigkeit der einzelnen Arten im Gebiet sehr verschieden und sehr wechselnd ist. Die benthonisch lebenden Formen treten mehr vereinzelt auf und sind nie häufig (Octopodiden und Rossien). Von letzteren sind nie mehr als 5 Tiere in einem Fang und dann noch auf ihren bevorzugten Aufenthaltsplätzen (und im August) gezählt. Von *Rossia macrosoma* werden an der schottischen O.-Küste und in der nördlichen Nordsee bei 24 Stationen auf 21 nur ein einziges, an den anderen Stationen 2, 3 und 9, an der schottischen W.-Küste nur ein einziges bei 19 und 2 bei 12 Stationen, an weiteren 12 Stationen von 3 bis 9 und schließlich an einer Station 11 Individuen gefangen.

R. macrosoma ist überall im Gebiet häufiger als *glaucois*. Eine gewisse Häufigkeit erreichen beide Arten im westschwedischen Schärengebiet und Gullmarn. Von *Eledone cirrosa*, die sonst nur zu wenigen Exemplaren jeweils in den Fängen vorliegt, wird von großer Häufigkeit am Strand angetriebener Tiere im Firth of Forth (Okt. 1933) berichtet. Von jungen Eledonen im Plankton des Firth of Forth, wo diese in einzelnen Jahren zahlreich sein können, werden folgende Angaben gemacht (STEPHEN 1944):

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
2	6	6	11	25	13	18	22	7	4	3	1

Octopus dringt in manchen Jahren aus dem Kanal häufiger vor. Bei den nektobenthonischen Arten ist die Häufigkeit je nach Jahreszeit sehr wechselnd. *Alloteuthis subulata*, *Loligo forbesi*, *Loligo vulgaris* stellen in alten wie jungen Tieren die häufigsten C. des Gebietes; sie halten sich während der wärmeren Jahreszeiten, während der das Abbläichen und die erste Entwicklung der Jungen erfolgt, in Schwärmen hier auf. *Alloteuthis* hat in den verschiedensten Abschnitten des Gebietes (Schottland, Deutsche Bucht, holländisches Meeresgebiet) im Frühjahr und Sommer hauptsächlich im August ihr Hauptauftreten, an der englischen O.-Küste im Winter und zeitigem Frühjahr. Nach STEVENSON haften sie zuweilen in solchen Massen in den Fischnetzen, daß diese von ihnen ein ganz weißes Aussehen bekommen. Junge *Alloteuthis* sind im September—Oktober auch in größerer Anzahl im Makro-Plankton zu finden. Zur Häufigkeit von *Loligo forbesi* (vgl. Fig. 86. Seite 723) ist zu sagen: In weiten Abschnitten der mittleren Nordsee und am Ostrande der Doggerbank ergeben sich im August—September Durchschnittsfänge von 30 ausgewachsenen Tieren je Hol. Die Massenhaftigkeit im Skagerrak/Kattegat zeigen z. B. folgende Fangergebnisse (in Tonnen) dänischer und schwedischer Fischer (n. OTTERLIND):

	1948	1949	1950	1951	1952	1953
Juli		116	7,5	1	8	3
August		362	12	9	11	2,5
September	9	340,5	57,5	23	16	7
Oktober	82	446	110	29	50	15
November	283	579,4	26	17,5	42	29,5
Dezember	72	52	17,5	8	22	37
Gesamtjahresfang	445,8	1305,2	237	93,8	152,4	98,7

Über die Häufigkeit von *Loligo vulg.* im holländischen Gebiet geben TINBERGEN et VERWEY detaillierte Ausführungen. Nächsthäufige Art ist *Sepiolo atlantica* im Sommer, oft in großen Massen (256 Expl. in einem Hol) oder 183 am 12. XII. 1922 in einem Ottertrawl an der ostschottischen Küste, 23 m, etwa 60 Stück am 7. XI. in der südlichen Nordsee. Bei *Sepietta oweniana* wechselt die Häufigkeit schon sehr, noch mehr bei *S. neglecta*. Von jungen Sepiotten und Sepiolen (Schottland) wurde folgende Häufigkeit verzeichnet:

Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
—	3	7	17	15	20	23	17	11	8	7	1

Von *Sepietta oweniana* im Väderöfjord (Bohuslän) befinden sich bis gegen 50 Exemplare in einem Trawlzug (OTTERLIND). In nicht geringer Häufigkeit, und zwar in Trupps von 30 bis 40 Exemplaren (im Höchstfall) kann *Sepia off.* z. B. in der südlichen Nordsee bis zu den holländischen Küsten (den Helder) auftreten. Das Vorkommen lebender Tiere steht in keinem Verhältnis zur Massenhaftigkeit der angetriebenen Schulpe. In Schwärmen, besonders in nördlichen Teilen des Gebiets, er-

scheint mitunter *Ommatostrephes sagittatus*. Im holländischen Gebiet kamen beispielsweise in einem Monat (April) bis zu 30 Exemplare zur Beobachtung. Schwarmtiere sind eine Reihe weiterer Oegopsiden, wenn sie im Nordseegebiet schon seltener und mehr einzeln zur Beobachtung kommen.

Von den großen seltenen Arten sind aus der Nordsee, den schottischen Gewässern, der Deutschen Bucht und aus dem holländischen Gebiet immerhin bisher 22 sichere Expl. der *Sthenoteuthis caroli* gemeldet, von *Architeuthis* von den irischen bis norwegischen Gewässern einschließlich Nordsee bis Sund etwa ebenso viele (an der norwegischen Küste in den letzten 60 Jahren allein mindestens 13 Expl.).

O. Verbreitung in anschließenden Meeresteilen. Im N. an die Nordsee anschließende Meeresteile beherbergen noch weitere Arten, wie z. B. *Benthoctopus piscatorum* Verr. als benthonische Form, auf dem Schelf der Nordseeküste NW. der Shetlands, an den norwegischen Küsten und in der norwegischen See. Für die britischen Gewässer insbesondere werden noch zahlreiche andere Arten angegeben (vgl. STEPHEN, HOYLE, MOORE, MASSY u. a.). Der nicht gelatinöse und aufgequollene, mit sternförmigen Hautpapillen besetzte *Bathypolypus faeroensis* Russell bei den Faroern ist nur eine Form von *arcticus*. *Eledone moschata*, die auf Grund dreier von PUTZE (!) gekaufter Stücke von Schottland wie von den Faroern angegeben wird, ist wie schon PFEFFER festgestellt hat, zweifelhaft. Sie ist nach wie vor eine rein mediterrane Art. *Brachioteuthis bowmanni* Russell kommt noch im Faroer-Shetland-Kanal vor (61° 27' N; 3° 42' W, 778 m).

In den schottisch-irischen Gewässern allein kommen etwa 47 Arten (nach MASSY in den irischen nur 32), in den südnorwegisch-französischen und lusitanischen fast 50, in den norwegischen 26 Arten vor. Im Vergleich zu der 53 Arten umfassenden Cephalopodenfauna des Mittelmeeres, eines abgeschlossenen Meeres, zeigt sich, daß also diese in der Nordsee als in einem Teil des nordatlantischen Ozeans artenmäßig durchaus nicht so stark zurücktritt, vielmehr auch Tiefenformen besitzt, die wie viele übrige Arten dem nordischen Verbreitungstypus zuzurechnen sind. Eine Anzahl Arten ist beiden Atlantikküsten, nordamerikanischen wie europäischen gemeinsam, z. B. *Bathypolypus arcticus*, *Octopus vulgaris*, *Graneledone*, *Allorossia glaucopsis*, *Sepietta scandica*, *Onychoteuthis banksi*, *Gonatus fabricii*, die *Architeuthis*-Arten, *Brachioteuthis rüsei*, *Illex*, *Ommatostrephes sagittatus*, *Sthenoteuthis bartrami*, *Sthenoteuthis pteropus*.

P. Wanderungen. Die Wanderungszüge besonders der gesellig lebenden Arten der Hochsee, sind bei der Weiträumigkeit ihres Mediums oft sehr ausgedehnt. Bei einigen Tintenfischen anderer Meeresgebiete (Norwegische See, nordamerikanischer oder südamerikanischer Atlantik, japanischer Pazifik) sind diese noch ausgeprägter. Wanderungszüge sind noch kennzeichnend für einen großen Teil der Nordseearten, während z. B. die Mittelmeerarten weit weniger wandern. Wo die gleichen Arten in beiden Meeren auftreten, sind die Mittelmeerbewohner ganz allgemein von weniger Wandertrieb durchdrungen und bedeutend mehr ortsgebunden. Doch gibt es auch bei den mediterranen Oegopsiden besonders immerhin beachtliche saisonale Wanderungszüge. Auch nektobenthonische

Arten, wie *Sepia officinalis*, *S. elegans* (August-Sepie), *Loligo* u. a. wandern im Zyklus der Jahreszeiten zwischen Strandregion und tieferen Bereichen (besonders im Mittelmeer beobachtet). Junge *Loligo* ziehen sich vor dem Winter aus den *Posidonien*wiesen auf hellen und sandigen Grund der Tiefe zurück. Vertikale Wanderungen sind ebenfalls beträchtlich. Im Tages-Nacht-Rhythmus werden mehrere hundert Meter zurückgelegt. Geringes Wanderungsvermögen bei den Nordseearten haben die Rossien; sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung entfernen sie sich nicht weit von ihren Nahrungs- und Laichplätzen.

Den während der Nacht aufsteigenden Planktonten folgen die Planktonfresser, und diesen, z. B. den Heringen, wiederum die Kalmare.

Q. Schwarmbildung, Vergesellschaftung. Schwarmbildung fällt besonders bei jüngeren Stadien auf. Sie ist bekannt sowohl von benthonischen C. (*Octopus*, *Eledone*) als auch von nektobenthonischen (Sepien, Sepioliden, Loliginiden) wie auch von nektopelagischen (Oegopsiden). Nach dem Schlüpfen bleiben die „Larven“ oder Jungtiere zusammen und bilden später Jahrgangs-„Schulen“ (von engl. shoals = Schwärme). Im Gegensatz zu den meisten Decapoden leben Octopoden solitär. Mit zunehmender Größe (Nahrungsbedarf!) und Alter sondern sie sich immer mehr ab und leben schließlich allein oder paarweise. Wenn man *Octopus vulg.* (Neapel) zu zweit in ein leeres Aquarium setzt, vertragen sie sich, sofern sie gleichstark sind, meist gut miteinander. Aber sie fühlen sich überlegen im Raume und bekämpfen neu hinzugesetzte Artgenossen, sogar bedeutend größere, auf das heftigste und vielfach mit Erfolg. Auch im freien Wasser, in größerer Nähe ihrer „Burg“ dulden sie so leicht keinen Wettbewerber. Die Tendenz des Zusammenscharens von *Octopus vulg.* an der südgenglischen Küste (n. GARSTANG) scheint eine Ausnahme zu ein. *Eledone cirrosa* lebt n. ISGROVE in kleineren Trupps zu 2 bis 6 Tieren. Nur in kleinen Scharen, wenn nicht in adulten Stücken einzeln, leben Rossien und die meisten Sepioliden (mindestens im Gebiet) einzeln oder in kleinen Trupps. Bei *Loligo pealei* sind in den Schulen bis zu 100 Stück, ähnlich dürften die Zahlen bei *L. forbesi* liegen (vgl. Häufigkeitsangaben). Mit zunehmender Größe leben auch die größeren dreijährigen *Loligo* mehr in kleineren Trupps und vereinzelt. Die Größe der Tintenfischschwärme steht in umgekehrtem Verhältnis zur Größe der einzelnen Individuen, weil die kräftigeren Exemplare sich auf Kosten der schwächeren Artgenossen mästen. Aus diesem Grunde auch halten sich die kleineren Individuen in Schulen zusammen und mischen sich nicht oft mit den Schwärmen größerer. Schwarmbildung verführt immerhin bei den C. als Räubern leicht zum Kannibalismus. ♂♂, besonders in ausgewachsenen Stadien, wandern mehr als Weibchen. Schwarmbildung finden wir besonders bei kleineren, z. B. *Brachioteuthis*, wie größeren Oegopsiden, z. B. *Gonatus*, *Ommatostrephes*, *Illex illecebrosus*. Dagegen soll *Illex coindetii* im Mittelmeer stets einzeln in oberen Zonen leben (ISSEL). Wie es von *Ommatostrephes sloani* erwiesen ist, sind die Schwärme dabei ohne Führertier. Erstaunlich sind bei den schwarmweis lebenden Kalmaren die plötzlichen, als eine Einheit durchgeführten Richtungsänderungen, die, ähnlich wie bei den in Schwärmen sich zusammenfindenden Vögeln oder Fischen, wie auf ein Kommando hin erfolgen. Dabei geraten sie niemals

miteinander in Berührung oder stoßen an die Wände des Aquariums (nur optische Orientierung?, Ferntastsinn). Die aktive Gesellung führt immerhin bei Decapoden besonders als psychisch hochstehende Formen und von wirbellosen Meerestieren höchststehenden Lebewesen zu einer gewissen Überwindung des Futterneides und anderer selbstischer Neigungen.

Gemeinsames Jagen wird durch Umstellen von Fischschwärmen erfolgreicher.

Schwarmbildung bei „Larven“ und Jugendformen gibt es z. B. bei *Gonatus fabricii*; diese finden sich häufig in den mittleren tiefen Schichten, im Norden des Verbreitungsgebietes aber anscheinend mehr oberflächlich.

Auch lockere Gesellung mit anderen Arten findet statt, z. B. junge *L. forbesi* und *Alloteuthis*. Sonst ist darüber nicht viel bekannt. Gesellung zu Fischschwärmen hat als Ursache die bequeme Nahrungsquelle.

Der Geselligkeitstrieb zur Fortpflanzungszeit mag auch das merkwürdige Gebaren vieler Sepiaceen- und *Loligow*eibchen einbeziehen, nämlich ihren Laich dort anzuheften, wo sich schon anderer der gleichen Art befindet.

Bewegungsformen und Bewegungsorgane

1. Schweben.

Als Bewegungsform ist zunächst das ruhige Schweben im Wasser bei den nichtbenthonischen Formen aufzufassen. Zwar haben alle Tintenfische trotz Wasserreichtums der Gewebe ein höheres spezifisches Gewicht als das umgebende Medium. Starke Wassereinlagerung in den Geweben (gallertiger Körper) erleichtert besonders bei den planktonischen und pelagischen Arten, auch den „Larven“, das Schweben. Eigentliche Schwebereinrichtungen gibt es, abgesehen von der Umbrella einiger Tiefsee-Octopodiden, den KÖLLIKERSchen Büscheln und den Hautsäumen einer Reihe von Decapoden, nicht. Alle pelagialen Arten müssen sich durch Muskelarbeit vor dem Versinken bewahren. Dies geschieht bei den pelagischen Arten beim ruhigen Schweben durch Flossenschlag. Bei den Sepien ermöglicht das ruhige Schweben und Schwimmen die undulierende Bewegung des Flossensaumes.

Eine hydrostatische Einrichtung ist die Einlagerung von Gas in den Kammern von *Sepia*- oder *Spirula*-Schalen.

2. Schwimmen. In sämtlichen Arten schwimmen C. oder sind zum Schwimmen befähigt. Dieses zeichnet sie ja gerade vor den allermeisten anderen Mollusken aus. Ausschlaggebend für ein förderndes Schwimmen ist die Stromlinienform des Körpers, die nahezu alle C. besitzen oder, wie die Octopoden, während des Schwimmens annehmen können.

Die Bewegungsform der C. ist eine antikinetiche, d. h. sie können sowohl vorwärts wie rückwärts schwimmen. Der Angriff erfolgt in der Richtung des Angriffspols (Kopf), die Flucht in der des Fluchtpols (Apex).

a) Schwimmen bei *Octopoden*. Während die zehnfüßigen Tintenfische durch schlängelnde Flossenbewegung schwimmen, geschieht dies bei *Octopoden*, die einer Flosse ermangeln, durch Rückstoß. Der Trichter ist verstellbar und damit kann die Schwimmrichtung verschieden sein. Die Bedeutung des Trichters als Bewegungsorgan erhellt daraus, daß

ein ruhender *Octopus* einen in seiner Nähe sich bewegenden Körper nicht nur mit den Augen verfolgt, sondern zu gleicher Zeit mit dem Trichter, den er dem vermeintlichen Feind stets entgegenhält. Erfolgt ein Angriff, so vermag das Tier sofort gradlinig von dem Angreifer wegzuschwimmen. Hauptbewegungsrichtung ist die mit dem Körper voran und den zusammengelegten Armen nach hinten in gestreckter Haltung. Octopoden betreiben dies Schwimmen nur gelegentlich, oft nur zur Flucht. Das Schwimmen mit den Armen nach vorne aber, wobei diese nicht zusammengehalten werden, sondern derart voneinander ausgestreckt, daß die Armschirmhaut sich halbkugelig wölbt, soll nur auftreten beim Ergreifen des Beutetieres. Im allgemeinen trifft dieses im Unterschied zur Bedeutung der Schwimmrichtung in der Flucht zu, aber nicht immer. Der *Octopus* schwimmt hinter der Krabbe her mit der Mantelspitze nach vorne. Sowie er sich über der Krabbe befindet, tritt eine plötzliche Umkehr der Bewegung auf und das Tier stürzt sich auf die Beute. Wenn diese zunächst entkommt, wiederholt sich derselbe Vorgang und *Octopus* verfolgt die Beute rückwärtsschwimmend. Bei weiterem Fehlschlag tritt nach BUYTENDIJK Änderung des Verhaltens ein. Der Pulp schreitet jetzt sehr langsam und flach am Boden mit weit ausgreifenden Armbewegungen auf die Beute los, um auf ungefähr 30 cm Entfernung mit einer kräftigen Schwimmbewegung und zielgerichteter Armstreckung die Krabbe zu ergreifen.

Für gewöhnlich bewegen sich Octopoden am Boden unter Vorstrecken und Verkürzen der Arme. Bei *Eledone* erfolgt die Bewegung wie bei *Octopus vulgaris*. Die Armschirmhaut bei *E. cirrosa* wird nicht für das Schwimmen gebraucht, sondern nur beim Niedersinken. Nur ganz junge Eledonen schwimmen dauernd, da bei ihnen der Rückstoß viel wirksamer ist als bei den schweren erwachsenen Tieren. Bei *Bathypolypus* spielt die Schirmhaut, die die Basis der 8 Arme verbindet, bei der Fortbewegung eine wichtige Rolle. Das Tier kriecht nicht nur, wobei es dann seine Arme ebenso wie *Octopus* benutzt. Hingegen wird das Schwimmen, das bei ihm als benthonische Form noch oft erfolgt, nicht allein durch Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter bewerkstelligt, sondern es tritt auch die Verbindungshaut der Arme (Schirmhaut, Umbrella) als Hilfsmittel bei der Lokomotion hinzu. Die Arme werden beim Schwimmen abwechselnd gespreizt und geschlossen. Das Schließen erfolgt sehr energisch und geschieht gleichzeitig mit dem Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter. Nach dem Schließen der Arme werden diese in gestreckter Haltung nach vorne gerichtet, so daß sie nicht als Bremse funktionieren können. Nimmt die Schnelligkeit der Bewegung allmählich ab, so werden die Arme wieder ausgespreizt, darauf kräftig geschlossen und es erfolgt ein neuer Ausstoß aus dem Trichter, so daß die ganze Bewegung in einer Reihe von ruckweise erfolgenden Einzelstößen aufgelöst erscheint. *Bathypolypus* vermag aber nicht nur nach rückwärts, sondern nach jeder beliebigen Richtung zu schwimmen. Will das Tier nach vorwärts schwimmen, so stellt es den Trichter nach unten und wendet dessen Mündung nach hinten, so daß die Bewegung nach vorwärts erfolgen muß. Hierbei kann natürlich das Armsegel nicht in Tätigkeit gesetzt werden und die Arme bleiben geschlossen, so daß sie nunmehr als Wellenbrecher das Wasser durch-

schneiden. Die Vorwärtsbewegung geschieht also bei *Bathypolypus* in derselben Weise wie bei *Sepia* oder *Loligo*. Die Schwimmrichtung wird gleichfalls durch ein entsprechendes Verstellen des Trichters gesteuert, auch kann sie durch Hin- und Herbiegen der zusammengelegten Arme beeinflusst werden.

Schwimmen bei pelagischen Octopodiden, besonders den Cirromorphen, erfolgt nicht mehr mittels des Trichters, sondern durch kontrahierende, pumpende Bewegung der Arme mit der großen Armschirmhaut, außerdem durch Flossenschlag.

Der Fortbewegung durch Schwimmen dienen also bei den Octopodiden (1.) der Trichter, (2.) die sich pumpend bewegenden Arme, verstärkt (3.) durch die zwischen den Armen ausgespannte Schirmhaut (Umbrella) und bei einigen Arten auch (4.) Flossen oder flossenähnliche Hautsäume.

b) Schwimmen bei Decapoden. Bei den Decapoden dienen der Bewegung (1.) die Flossen, (2.) der Trichter, (3.) Flossensäume, (4.) rudernde Armpaare, (5.) Schwimmsäume und Schutzsäume an den Armen und Tentakeln.

Schwimmsäume sind unpaare von Muskulatur durchsetzte Hautblätter, die besonders an den Ventralarmen auftreten und als eine Art Steuer beim Schwimmen dienen. Bei den gutschwimmenden Arten treten außerdem Schutzsäume, paarig, neben den äußeren Saugnapffreien längslaufende Hautleisten auf, die sich in extremen Fällen, z. B. bei den Sthenotoididen, als Velarsäume oder Velum flughautartig verbreitern können und zwischen den Armen miteinander verbunden sind. Sie sollen verhindern, daß beim schnellen Schwimmen Wasser zwischen den Armen einströmt, was hemmend auf die Fortbewegung einwirken würde.

Wo beim Schwimmen die Tentakel nicht mit Saugnapfen aneinandergehalten werden, besorgen dies verstärkt sog. Haftknöpfe, die einzeln oder in Gruppen stehen, hauptsächlich auf dem Karpalteil, aber auch auf Stiel und Hand.

Durchweg sind bei den Tintenfischen die Flossen bei alten Individuen größer, d. h. länger und breiter als bei jungen. Die Zunahme der Flossengröße mit dem Wachstum ist bis auf wenige Ausnahmen ein Gesetz bei den C. (zu bemerken ist jedoch, daß schlechte Konservierung die Flosse vergrößert).

Für das Zustandekommen der Fortbewegung durch Schwimmen ist ein Schwingen des ganzen Körpers nicht nötig; es genügt, wenn einzelne Teile in Schlängelbewegung versetzt werden, Flossensäume oder flossenartige Anhänge. Auf solche Weise bewegen sich die zehnfüßigen Tintenfische. Bei den Sepiiden ist der Mantel seitlich und hinten von einem Flossensaum umgeben. Wenn auf ihm die Schlängelwellen von vorn nach hinten fortschreiten, wird das Tier vorwärtsgetrieben und umgekehrt. Auch die Kalmare (Loliginiden) schwimmen durch schlängelnde Bewegung seitlicher Flossen. Die Länge der Flossen ist verhältnismäßig gering, dafür ist ihre Breite bedeutender und der Ausschlag sehr stark. Daß man es hier mit fortschreitenden Wellen zu tun hat, ist hier nicht so leicht zu erkennen wie bei *Sepia*, weil nicht mehrere Wellenberge zugleich an einer Flosse sichtbar werden; aber es wird deutlich dann, wenn die Schlängelbewegung sich umkehrt und das Tier rückwärts schwimmt. Die

Höhe und Breite der wirksamen Ruderfläche bietet hier einen gründlichen Ersatz für eine größere Zahl schwächerer Wellen.

Sepia schwimmt verhältnismäßig viel, in geringer Tiefe in Nähe des Bodens. Bei den Liebesspielen schwimmt sie immer. Eine schwimmende Sepie schwebt im Wasser, und zwar wird dies bei dem plumpen stämmigen Körper wesentlich erleichtert durch Herabsetzung des spezifischen Gewichtes mittels des Schulpes und hierbei besonders durch das Gas, das die Räume zwischen den leichten, ja fast spongiös gebauten Kalklamellen des zarten Schulpes füllt. Von den Formen des Plattfischtypus, den die Sepioiden unter den C. repräsentieren, bewegt sich *Sepia* mittels der Lateralflossensäume an dem platten Körper. Für das ruhige Schwimmen genügt die undulierende Bewegung des Flossensaumes. Die Flosse ist fast immer in Bewegung. Sie wird von Wellen wechselnder Amplitude und Geschwindigkeit durchlaufen. Die Richtung dieser Wellenbewegung ist, je nach dem das Tier vorwärts schwimmt, beiderseits rückwärts, wenn es nach hinten schwimmt, beiderseits vorwärts bzw. eine kurze Drehung macht, auf der einen Seite vorwärts, auf der anderen rückwärts. Vorherrschende Bewegungsrichtung ist die nach rückwärts. Will das Tier aufwärts steigen, so wird der Lateralsaum stärker nach abwärts als nach aufwärts geschlagen, während das Abwärtssteigen durch die entgegengesetzte Bewegung des Saumes erzielt wird. Stets hilft auch der Trichter bei den Schwimmbewegungen mit; dieser kann durch örtliche Kontraktion der Längsmuskeln, die an seiner ganzen Oberfläche vorkommen, in fast allen Richtungen unter der horizontalen, gekrümmt werden. Weit fördernder ist die Fortbewegung beim Schwimmen mittels der beiden großen unteren, mit Schutzsäumen versehenen (Ventral-)Arme, die sie bei horizontaler Körperhaltung vom Kopf herabhängen läßt und wie zwei mächtige Ruder benutzt. Die Tentakel sind ganz eingezogen. Die ebenfalls stark zum Kopf hin angezogenen Arme läßt sie herabhängen. Zu schnellem Schwimmen jedoch, etwa bei der Flucht, ist die Benutzung des Trichters erforderlich. Schon ein ruhig atmendes Tier, das nur einen Teil seiner Atemhöhle bei jeder Atmung leert, wird von dem Ausatmungsstrom schon deutlich erkennbar, auch ohne daß dabei eine Fortbewegung erfolgt, in Vibration versetzt. Vielmehr kann sich ein Tier, das die ganze Mantelhöhle ruckweise entleert, eine beträchtliche Geschwindigkeit geben. Das Schwimmen ist also eine verstärkte Atembewegung. *Sepia* lebt ziemlich benthonisch; wie benthonische Formen, z. B. *Octopus*, liebt sie Bewegung nicht, da sie nicht auf Beute streift, sondern auf sie lauert. Wenn *Sepia* nicht frei und unbewegt im Wasser steht, liegt sie, was mehr und hauptsächlich bei Tage der Fall ist, auf dem Grunde, entweder schlafend mit geschlossenen Augen oder blinzeln und spähend.

Die Sepiiden und Sepiolen, die Standtiere sind und wenig zu wandern scheinen, auch in ausgewachsenen Exemplaren mehr einzeln leben, schwimmen sehr graziös. Die Greifarme sind gewöhnlich ganz eingezogen, auch die Arme sind zum Kopf hin angezogen so daß es aussieht, als wenn der Kopf sozusagen „zwischen den Schultern“ steckt. Die großen Flossen sind in unaufhörlicher undulierender, schraubenförmiger Bewegung und lassen das Tier schnell vorwärts gleiten. Sie dienen hauptsächlich dazu, das hintere Ende des Tieres zu erheben, während die wie Richtungsan-

zeiger erscheinenden Arme das Hochhalten des vorderen Teils besorgen. Der Trichter kann in alle Richtungen gestellt werden und je nach seiner Richtung kann das Tier dadurch schnell rückwärts wie vorwärts oder seitwärts schwimmen. Bei den Sepiolaemorphen erfolgt bei starker Rückbildung der Chitinschale keine Kalkanlagerung mehr.

Bei den gut schwimmenden und meist in Bewegung befindlichen Lohginiden, die truppweise leben, sind als Lokomotionsarten ein langsames und ein schnelles Schwimmen zu unterscheiden. Die Körperachse ist während des ruhigen Schwebens und langsamen Schwimmens horizontal gestellt, eine gleiche Körperhaltung ergibt sich beim schnellen Schwimmen, der Flucht. Schwimmt der Kalmar langsam, so bewegt er sich nicht durch Trichterstöße, sondern nur durch ruhige wellige Schläge seiner Terminalflosse fort. Soll die Bewegung nach vorwärts gehen, so beginnt die undulatorische Bewegung der Flosse an deren Vorderende, während das langsame Rückwärtsschwimmen dadurch zustande kommt, daß die undulatorische Bewegung am Hinterende der Flosse einsetzt. Das langsame Schwimmen von *Loligo* ist ein anmutiges, flugähnliches Rudern mit den großen, einen flügelartigen Eindruck machenden Flossen, nur hin und wieder durch leichte Wasserstöße aus dem Trichter unterstützt. Während des Aufsteigens und Absteigens, also bei der Vertikalbewegung, schwimmt *Loligo* in klinonektischer Haltung (ABEL). Das Aufsteigen erfolgt in der Regel bei schräggestellter Körperachse und mit dem Hinterende (oder Schwanzende) voran, seltener mit dem Kopfende voran, das Absteigen fast immer mit dem Kopfende voran. Bei der Vertikalbewegung nach oben oder nach unten ist also fast immer das Kopfende nach unten und das Schwanzende nach oben gerichtet (ursprüngliche Cephalopoden-Orientierung). Umdrehbewegung von der Rücken- zur Bauchlage oder umgekehrt werden beim Schwimmen leicht bewerkstelligt, und zwar ebenfalls mittels der Flossen. Die wichtigste Aufgabe der Flossen besteht zweifellos darin, im Verein mit dem Trichter, dem Tier ein Auf- und Absteigen in schräger Richtung zu ermöglichen. Bei den Kalmaren ist die leichte federförmige Schale nur hornig-chitinös; die Flosse ist eine Muskelflosse. Der Trichter ist verstellbar und kann nach jeder beliebigen Richtung umgeklappt werden. Beim schnellen Schwimmen und bei der Flucht vor Feinden wird der Kalmar— Körperachse parallel zur Fluchttrichtung — durch den Rückstoß des aus der Mantelhöhle durch den Trichter ausgetriebenen Wassers mit bauchwärts angelegten Flossen, Hinterende voran, torpedogleich kräftig und schnell fortgetrieben. Auch bei *Loligo* ist die Bewegung vor allem als Fluchtbewegung bisweilen so kraftvoll, daß die Tiere weit aus dem Wasser hinausschnellen und gelegentlich auf dem Trockenen landen können. Gegenüber gleichgroßen Fischen sind Kalmare entschieden die besseren und schnelleren Schwimmer. Die mächtigen Muskelkontraktionen und schnellen Wendungen werden durch die Innervierung im Komplex der Riesen-nervenfaser vom Lobus magnocellularis im motorischen Abschnitt des Gehirns sowie des Stellarganglions ermöglicht.

Von den Oegopsiden ist das Schwimmen beispielsweise bei den im Gebiet vorkommenden Arten *Illex illecebrosus* und *Sthenoteuthis bartrami* beschrieben worden. Der schwarmweise lebende *Illex illecebrosus*

schwimmt außerordentlich schnell und fällt durch seine zierlichen Bewegungen auf (VERRILL). Er schwimmt ebenso gewandt nach rückwärts wie nach vorne oder seitlich, und zwar ist sein einziger Lokotionsapparat der Trichter, aus dem er das Wasser mit großer Kraft ausstößt. Auch wenn er in einem Fischbehälter gefangengehalten wird und sein Bewegungsraum eng begrenzt ist, ist es kaum möglich, ihn mit einem Schöpfnetz herauszufangen, da er durch rasche Schwimmstöße immer wieder dem Netze entrinnt. Da die große, in ihren Umrissen einem Kreisquadranten entsprechende Terminalflosse das Tier beim Rückwärtsschwimmen aufhalten würde, wenn sie ausgebreitet wäre, so wird diese beim schnellen Rückwärtsschwimmen so dicht um das Körperende gerollt, daß dieses seine spitze Kegelform beibehält und das Wasser mit äußerst geringem Widerstande durchschneiden kann. Hingegen wird die Flosse beim langsamen Schwimmen als accessorisches Lokotionsorgan oder als Balancierapparat verwendet. Es ist anzunehmen, daß die Funktion der endständigen Hautflossen bei allen ähnlich gebauten Oegopsiden dieselbe ist wie die von VERRILL festgestellte Funktion der Terminalflosse bei *Illex*.

Bei Oegopsiden zeigt der Kopf eine Vertiefung (Fovea), in die der Trichter gerade hineinpafst; der Zweck dieser Grube ist, geringsten Widerstand dieses sonst vom Körper abstehenden Organes beim Schwimmen zu bieten. Beste Schwimmer sind die Sthenoteuthinen. Bei *Sth. bartrami* erfolgt das Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter mit solcher Kraft, daß das Tier sehr häufig aus dem Wasser so hoch emporgetragen wird, so daß es auf das Verdeck von Schiffen niederfällt. Diese Tatsache ist bei Seeleuten allgemein bekannt und hat dem Tiere Bezeichnungen wie „Flying squid“ oder „Fliegender Tintenfisch“ oder „Flugkalmar“ eingebracht. Das Herausschnellen aus dem Wasser durch schräges Anschwimmen gegen den Wasserspiegel und gleichzeitiges Auspressen von Wasser aus dem Trichter in Form eines Rückstrahles, ist wahrscheinlich bei *Sth. bartrami* auf dieselben Ursachen wie bei den „Fliegenden Fischen“, den Exocoeten, nämlich auf das Bestreben zurückzuführen, den verfolgenden Feinden zu entinnen. Es erfolgt jedoch wohl auch im Eifer der Verfolgung von Fischschwärmen. Das Herausspringen aus dem Wasser erfolgt nicht nur gelegentlich wie bei vielen Fischen, die die obersten Wasserschichten bewohnen, sondern beim „Fliegenden“ Kalmar häufig und schwarmweise, wie bei echten Fallschirmfischen. Sie können sich in größere Höhe als die meisten Flugfische erheben, etwa 2,5 m, nach MERTENS auf schätzungsweise 3–4 m und legen etwa 10–15 m in der Luft zurück, bei 25–30 cm eigener Körperlänge. *Ommatostrephes sagittatus* vermag sich aus dem Wasser zu schnellen, zu „fliegen“.

Für eine rasche Fortbewegung sind die Flossen bei den Oegopsiden nur von untergeordneter Bedeutung; sie dienen vielmehr besonders als Steuer- und Stabilisationsorgane. Wenn Hochseetintenfische langsam schwimmen, übernehmen allerdings auch die Flossen zuweilen ausschließlich die Fortbewegung.

Bei Oegopsiden ist die Schale, am durchgreifendsten von allen Decapoden, noch weiter zu einem langen, dünnen Chitinstab reduziert.

Bei den C. ergibt sich im übrigen eine deutliche Korrelation derart, daß, wo Trichter und Mantelapparat rückgebildet sind, stärker die Flos-

sen und deren Muskulatur ausgebildet sind, wie auch die als Umbrella bezeichnete, zwischen den Armen ausgespannte Schirmhaut durch Kontraktion, unter Einengung des dazwischen befindlichen Raumes, rückstoßartig bei solchen pelagischen Formen, die den Trichter dazu nur wenig oder gar nicht mehr benutzen, die Fortbewegung allein übernimmt. Über die Funktion der Flossen bei Octopoden wie Dekapoden ergibt sich nach ABEL (1916):

I. Muskulöse Terminalflossen, meist von rhomboidaler bis deltoidaler Gestalt, haben als Funktion

- a) beim langsamen Schwimmen durch aktive Wellenbewegung das Schweben und Schwimmen zu unterstützen (*Illex*, *Loligo*),
- b) beim schnellen Schwimmen sind sie um das Körperende zusammengerollt (*Illex*, *Loligo*),
- c) beim gelegentlichen Herausschnellen aus dem Wasser gespreizt und als Fallschirm funktionierend (*Sthenoteuthis bartrami*).

II. Muskelschwache oder muskellose Terminalflossen und Infraterminalflossen, meist von herzförmiger, kreisförmiger, quer ovaler bis achterförmigem Umriß, ferner terminale oder laterale, muskellose Hautsäume, lanzettförmige, lorbeerblattförmige, schmetterlingsförmige oder in zwei kleine terminale Hautlappen aufgelösten Terminalflossen, ausschließlich als Balancierapparat dienend, infolge Fehlens einer starken Muskulatur stets in gespreizter Haltung verharrend, nicht oder nur unvollkommen einrollbar (planktonische Formen).

III. Muskulöse Lateralsäume haben als Funktion

- a) beim Schwimmen durch aktive Wellenbewegungen das Schweben und Schwimmen zu unterstützen (*Sepia*, *Sepioteuthis*, *Cucoteuthis*, *Ctenopteryx*),
- b) beim Liegen auf dem Meeresboden durch aktive Wellenbewegungen den Körper einzugraben (*Sepia*),
- c) beim Anheften an Felsen zusammen mit dem abgeplatteten Bauch und dem ventralen Armpaar eine Saugscheibe zu bilden (*Sepia*, namentlich im Jugendzustand).

IV. Muskulöse Lateral-flossen mit breiter Flottenbasis haben als Funktion

- a) beim Liegen auf dem Boden durch lebhafte Schläge von oben nach unten den Körper in den Sand oder Schlamm einzugraben (*Sepioida*, *Rossia*, *Stoloteuthis*, *Inioteuthis*),
- b) beim Schwimmen durch lebhafte Schläge von oben nach unten (Flatterbewegung!) als Lokomotionsapparat zu funktionieren (*Sepioida*, *Rossia*, *Stoloteuthis*).

V. Muskulöse Lateral-flossen mit schmaler Flossenbasis dienen

- a) beim Schwimmen oder Eingraben nach jeder beliebigen Richtung schlagend als Lokomotionsapparat (*Cirroteuthis*, *Stauroteuthis*, *Cirrothauma*, *Froekenia*),
- b) beim Schweben ausgebreitet als Balancierapparat (*Cirroteuthis*, *Stauroteuthis*, *Froekenia*).

VI. Muskellose, rudimentäre Flossen sind

- a) als Lateralflossen funktionslos (*Opisthoteuthis*), ebenso
- b) als Terminalflossen (*Teuthowenia*).

Passive Schwimmfortbewegung in leeren Salpengerhäusen erfolgt bei *Ocythoe*-♂♂.

3. Graben und Eingraben. Als Bewegungsform besonders einiger benthonisch lebender Decapoden erfolgt das Graben und Eingraben, und zwar mittels des Flossensaumes (Sepioiden), der wichtiger vielleicht als für das Schwimmen zum Aufwühlen des Bodens ist, indem Sand oder Schlamm über den Rücken gewirbelt wird wie bei Plattfischen und Rochen. Der aufgewirbelte Bodengrund wird über die Flanken des Tieres gebreitet, wodurch einerseits eine Entdeckung des Tieres durch seine Feinde erschwert wird und andererseits Beutetiere (Krebse und Fische) nicht anstehen, sich arglos in die Nähe der *Sepia* zu begeben, die dann mit schnellem Ruck ihre Tentakel aus den Taschen vorschleudert, um das überraschte Opfer zu fesseln und in den Bereich der sessilen Arme zu ziehen. Mehr noch haben die Flossen die Funktion des Eingrabens, indem die kräftigen abgestutzten Flossen direkt als Grabscheite benutzt werden, bei Rossien, Sepiolen und Sepietten. Das Eingraben in den Sand erfolgt bei *Sepiolo atlantica*, die sich meist am Boden oder im Boden aufhält, indem sie einen Wasserstrahl aus dem Trichter auf eine bestimmte Stelle lenkt, so daß die leichten Sandkörner weggeschwemmt werden und eine Höhlung entsteht. Wo kleine Steinchen sich im Sand befinden und der Wasserstrahl nicht genügend Kraft hat, diese zu entfernen, zieht das Tier es vor, diese mittels der Saugnäpfe wegzuziehen. Eingraben in den Bodengrund, von dem sie in unsichtbarer Lage nach Beute spähen, ist für Arten aus anderen Meeresgebieten bekannt geworden. Vielfach wird der Körper dabei ganz mit Sand oder Mud überdeckt, nur der Trichter zur Atmung an die Oberfläche vorgestreckt.

4. Kriechen und Gehen. Das Kriechen und Gehen ist die hauptsächlichste Bewegungsart bei den nur wenig schwimmenden Octopoden, deren sackförmiger Körper meist eines Hautsaumes entbehrt (schwach vorhanden bei *Bathypolypus*, der oftmals schwimmt; auch *Eledone* hat einen noch erkennbaren Hautsaum). Das Kriechen geschieht mit weit gespreizten herumtastenden Armen durch Vorstrecken und Verkürzen der Arme. Octopoden können nach allen Richtungen hin kriechen, lieben jedoch die Bewegung nach der Seite am meisten. Dabei breiten sie die Arme aus, erheben den Kopf, neigen den Körper etwas auf das 4. Armpaar und wenden die Trichteröffnung auf die Seite. Sie vollführen die Seitenbewegung vorzugsweise mit den beiden mittleren Armpaaren, während die oberen und unteren Arme nur beiläufig, wie es gerade die Gegebenheiten des Untergrundes erfordern, gebraucht werden. Das Kriechen erfolgt aber noch auf andere Weise, z. B. mit den Armen auf den mehr oder weniger eingerollten Armspitzen, wobei der Körper meist vorangetragen wird, ferner durch Ansaugen mit den Saugnäpfen und Nachziehen des Körpers. Kriechend kommen Octopoden in wie außerhalb des Wassers ziemlich schnell

von der Stelle. Von selbst verlassen sie nur selten, öfters schon unter abgeänderten Lebensbedingungen wie in Aquarien, ihr Element. Auf den Strand gelegte oder landeinwärts verbrachte Octopoden werden durch den Geruchssinn in die Richtung auf das Meer geführt, ohne es mitunter sehen zu können.

Octopus vulgaris, auf den Spitzen der Arme marschierend, legt 2,10 m pro Minute zurück.

Kriechen durch Vorstrecken und Verkürzen der Arme erfolgt auch bei den Bodenformen, besonders den Rossien, mit erhobenem rechteckig abgespreizten Körper. *Sepiolo atlantica* kriecht mit den Saugnäpfen. Selbst *Sepia* und *Loligo* sind noch imstande, den Kopf nach unten, kriechend sich zu bewegen.

5. Durchzwängen. Das Vermögen, sich durch enge, den normalen Körperdurchmesser übertreffende Spalten hindurchzuzwängen, ist bei *Octopus* außerordentlich beachtlich. Die vielfältigen Drehungen und Windungen der Arme wie auch die Formveränderlichkeit des Körpers werden durch die Weichheit bzw. Skelettlosigkeit ermöglicht.

6. Transportieren von Gegenständen. Steine, Muscheln, Krabben und andere Beute werden von *Octopoden* transportiert. Das Transportieren und Zusammentragen von Steinen geschieht z. B. beim „Burgenbau“ des *Octopus*. Das Bauen erfolgt durch Herbeischaffen von Steinen an einen bestimmten Platz, wo der Polyp dann inmitten des von ihm aufgetürmten Walles sich niederläßt. BIERENS DE HAAN hält die Anhäufung von Steinen nur für die Folge eines thigmotaktischen Bedürfnisses. Nach FRITSCH hat der Sättigungsgrad Einfluß auf den Bautrieb des *Octopus* im tageszeitlichen Rhythmus. In der ersten Hälfte der Nacht werden noch keine Steine gesammelt, erst nach Mitternacht begonnen. Da die Octopoden ihre Beutezüge hauptsächlich nachts unternehmen, dürfte die Zeit der Sättigung und des tagesperiodischen Bauens zusammenfallen. Hinzu kommt der von POLIMANTI beschriebene Kollektionismus, d. h. das Zusammentragen von Futtertieren an einen Platz. Fehlen Steine oder sind diese unzureichend und klein, so dienen auch in Verbindung mit Steinen Krabbenpanzer und Muschelschalen, die sonst als Futterreste mit den Faeces an einen gewöhnlich eng umgrenzten Ort in einiger Entfernung von der Hauptwohnung angehäuft werden, zum Bau eines Walles und werden auch mit den Armen als „Mundstein“ festgehalten. Einen Stein nämlich hält *Octopus* vor sich über den Mund, wendet ihn auch gegen die Angriffsrichtung zusammen mit dem Trichterstrom. Bei fortgesetzter Reizung, rückwärts wegstreichend, gibt er sogar den Stein nicht preis und hält ihn fest. Mehrere Steine können gleichzeitig gesammelt und zusammen weggetragen werden. So trug ein 9,5 cm langer *Octopus* einmal 8 Steine von zusammen rund 220 g oder bei anderer Gelegenheit fünf Steine von etwa 350 g. Kraken von 12 cm Körperlänge befördern noch Steine von 16 cm größtem Durchmesser und über 2 kg Gewicht. Selbst Steine von 3 kg werden aus etwa 1 m Entfernung noch herantransportiert, wobei *O.* mit dem Hinterende vorangeht und den Stein mit den Armen nachschleppt. Auch hochbeinig auf den Armenenden, mit der Last Davongehen, kommt vor. Das Steineschleppen entspricht nach FRITSCH dem

ersten Teil des Angriffs als Fangsprung. Erst am Ruheort stellt sich vielleicht heraus, daß der ergriffene Gegenstand ungenießbar und daher nur zum Verbauen geeignet ist. *Octopus* macht bei der Wahl der Steine bestimmte Form- und Gewichtsunterschiede. Wenn keine Steine zum Burgenbauen vorhanden sind, wird (im Aquarium) die Platzwahl nach optischen Gesichtspunkten getroffen. Der Winkel zwischen Gefäßwand und Wasseroberfläche oder beschattete Stellen an der Wasseroberfläche werden in diesem Fall bevorzugt.

Paroctopus digueti wirbelt Schlamm oder Sand unter Muschelklappen weg, deren Höhlung er zur Aufnahme des Laichs bedarf.

Beim Eingraben erfolgt Wegschaffen von Steinchen mittels der Saugnapfe, z. B. bei *Sepiola atlantica*.

7. Anheften. Ein Festklammern am Boden erfolgt bei Octopodiden meist im Zustand der Ruhe und des Schlafes. Ein Anheften an das Substrat (Tange) kommt besonders beim japanischen *Idiosepius pygmaeus* und bei ganz jungen Sepien vor; aber auch bei größeren Sepien ist ein Anheften an Felsen und festem Untergrund ohne weiteres möglich. Dieses ist als ein Ansaugen anzusehen, indem die Lateralsäume zusammen mit dem abgeplatteten Bauch und dem ventralen Armpaar eine Art Saugscheibe bilden.

8. Ruhe und Schlaf. Nach VÉRANY klammert sich *Eledone* im Zustand der Ruhe mit Hilfe der Saugnapfe am Boden fest und nimmt mit Kopf und Rumpf ungefähr die Stellung ein, die auch *Octopus* liebt. Dabei sind die Enden der Arme frei und die Trichteröffnung seitwärts hervorgestreckt. Bei der geringsten Störung gleitet eine dunkle Färbung blitzschnell über den ganzen Körper, um ohne Spur wieder zu verschwinden. Mit diesem Zustand glaubt VÉRANY (nach GRIMPE, 1918) „eine Art Schlafzustand“ abwechseln gesehen zu haben. Die Stellung ist die nämliche, aber die Armenden sind an den Körper herangezogen, nur die vierten Arme sind ausgestreckt, wie um Wache zu halten. Die Pupille ist zusammengezogen und die Atmung geht langsamer vor sich. Die gewöhnliche Färbung ist dabei ein Graugelb oder Graubraun und immer fehlen die kastanienbraunen Flecken. Gehör und Gesicht sind unempfindlich; man kann sich den Gefäßen nähern, schreien oder irgendein Geräusch machen, ohne daß das Tier erwacht. Aber bei dem geringsten Stoß an das Gefäß oder wenn man einen Arm auch nur ganz leise berührt, wacht es augenblicklich auf und es geht in seinem Wesen eine auffallende Veränderung vor. Der Moschuskrake hebt schnell den Körper fast senkrecht hoch, bläht ihn etwas auf und spitzt ihn zu. Die ganze Hautfarbe wird gelblich. Es erscheinen die dunklen symmetrischen Flecke und überall erheben sich kegelförmige Warzen. Die Iris zieht sich zusammen und färbt sich stark schwefelgelb, die Einatmung wird schneller und unregelmäßig.“

Ruhe kommt bei *Sepia* und Sepioliden durch Eingraben in Sand vor. Ein Ruhezustand ist auch von *Loligo* bekannt (STEVENSON).

Beim Schlaf ruht das Chromatophorenspiel und die Haut bleicht ab (z. B. *Loligo pealei*).

Aufenthalt Als Aufenthalt dienen den benthonischen und vielfach auch den nektopelagischen Arten (zu gelegentlichem Anlaß) der Bodengrund, für *Sepia off.* auch das Phytal, bei Octopodiden sonst natürliche Felspalten und Höhlen oder selbstgebaute Verstecke, die bei *Octopus* aus zusammengetragenen Steinen oder Resten der Mahlzeiten (Muschelschalen oder Krebspanzern) bestehen und von ihm, wo er z. B. auf Schlamm- oder Sandgrund haust, zu einem Krater oder Wall angehäuft werden, in welchem er hockt und auf Beute lauert, bei dem kalifornischen *Paroctopus digueti* der Raum unter leeren Muschelschalen, unter die er auch den Laich absetzt und bewacht. Octopoden haben überhaupt die Tendenz, sich in Hohlräume (Fang in Hohlkörpern, Krügen und dergleichen!) zurückzuziehen. Aber nicht nur ein starkes thigmotaktisches Empfinden, sondern ein großes Schutz- und Versteckbedürfnis zeichnet sie aus. So wird eine zu große Öffnung der Wohnung mit Steinen zugebaut, auch hält er Steine beim Angriff von Feinden vor. Nach der Menge der in der Nähe aufgehäuften Muschel- und Crustaceenschalen geht hervor, daß ein Tier längere Zeit dasselbe Nest bewohnt, vielleicht den größten Teil des Jahres. Nur in den Sommermonaten wandert *Octopus* auch. Auch *E. cirrosa* birgt sich gern in Hohlkörpern. Von den benthonischen Octopoden ist *O. vulgaris* eine Form des oberen Sublitorals bis zum mittleren Sublitoral, *Eledone* eine des oberen Sublitorals bis zum Bathyal, *Bathypolypus* des Bathyals und profundalen Benthos, *Graneledone* (weniger im Gebiet, doch sonst) eine Form des Bathyals bis Abyssals. Von den Decapoden des Gebietes gehören die meisten, mehr in Küstennähe bleibenden, zum neritischen Pelagial, auch wenn sie wie Rossien und Sepioliden sich mehr oder minder im Benthos aufhalten. Vertreter des ozeanischen Pelagials sind die Oegopsiden (bis auf die mehr benthonische *Todaropsis* im Sublitoral). Formen des abyssischen Pelagials fehlen im Gebiet, allenfalls gibt es zwischen ozeanischen und abyssischem Pelagial wechselnde, wie einige Oegopsiden. Ihre größten Vertreter haben die Decapoden in der Tiefsee als Oegopsiden, die Octopoden in Octopodinen, z. B. *Macroctopus* u. a. Gattungen im Pazifik.

Anpassungserscheinungen an das Leben in der Tiefsee z. B. bei *Bathypolypus arcticus* sind folgende: Verlust des Tintenbeutels, Verlust oder Rückbildung des Kropfes, Rückbildung der Radula, Rückbildung der Kiemen, deutliche Vergrößerung der Schirmhaut, Verengung der Mantelöffnung, doppeltes Trichterorgan, nahezu gelatinöses Gewebe, große Vagina, große Ausmaße der Eier, große und wenige Spermatophoren. Die Ausbildung der Chromatophoren ist augenscheinlich von der Tiefe unabhängig.

Die bemerkenswert hohe Zahl von C. in der Tiefsee ist Ausdruck ihrer Vielseitigkeit und Anpassungsfähigkeit auf Grund ihrer auf räuberische Lebensweise eingestellten Organisation.

Zwischen Aufenthalt in verschiedener Meerestiefe und Konsistenz des Körpers ergeben sich deutliche Beziehungen. Wir finden einmal die sehr muskulösen, prallen und unbeschuppten Körper bei den nektopelagischen Oegopsiden, wie *Sthenoteuthis*, *Ommatostrephes*, *Onychoteuthis*, *Illex*, *Gonatus*, ferner bei den nektolitoralen Loliginiden, den bentholitoralen Sepien, Sepiolen, *Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa*, einen muskulösen, aber

schlaffen Körper bei den nektobenthonischen Formen der Tiefe, wie bei *Architeuthis* und *Allorossia glaucopsis*, besonders bei *var. sublevis*, einen gequollen gallertigen Körper bei den bathyalen Octopodiden, wie *Granelledone* und *Bathypolypus arcticus*, besonders bei *var. lentus*. Noch tiefer in der abyssalen Region haben sämtliche Typen gallertige oder häutige Körper.

Hingewiesen sei ferner auf Beziehungen zwischen Aufenthalt und Bau bzw. Stellung der Augen der Cephalopoden, ähnlich wie bei den Fischen. Die torpediformen, nektionischen Vertreter besitzen in der Regel seitlich stehende (laterale) Augen, während die depressiformen, benthonischen in der Regel eine Verschiebung der Augen auf die Oberseite des Kopfes (dorsale Stellung) aufweisen. Eine weitere Augenstellung gibt es in der Tiefsee. Bei Fischen sowohl wie bei Dibranchiaten können die ganzen Augen nach vorne geschoben sein (frontale Stellung) oder es sind wenigstens die Achsen der in diesen Fällen teleskopartig geformten Augen schräg nach vorne und oben oder gerade nach vorne gerichtet. Außerdem weisen aber einige Dibranchiaten eine sonst nur sehr seltene und bei Fischen noch nie festgestellte Verschiebung der Augen auf die Ventralseite des Kopfes auf z. B. *Chaunoteuthis mollis*, aber auch *Sandalops melancholica*, *Chiroteuthis exophthalmica* u. a.).

Tintenfische machen einen sehr wesentlichen und formenreichen Bestandteil vor allem des pelagischen Tierlebens aus. Sämtliche fossil wie rezent (etwa 730) bekannten Arten sind ausschließlich Meeresbewohner und sogar an hohen Salzgehalt gebunden, demnach ausgesprochen stenohalin. Im Brackwasser gehen sie schnell zugrunde. In der westlichen Ostsee scheint ihrem Vorkommen (*Alloteuthis*, *Loligo*) der Salzgehalt von 15‰ eine Grenze zu setzen. In einem Brackwassergebiet wie in der westlichen Ostsee scheinen sie ferner trotz reichlichen und schwarmreichen Auftretens (*Alloteuthis subulata*) auch geschlechtsreifer Tiere, nicht zur Fortpflanzung zu schreiten.

In dem durch die thrakischen Meerengen mit dem Mittelmeer verbundenen Schwarzen Meer, das sonst ähnliche Verhältnisse und z. T. gleichen Salzgehalt wie die Beltsee aufweist, sind keine Tintenfische nachgewiesen, wohl aber im Brackwasser des St.-Lorenz-Stromes oder in Ästuaren, Flußmündungen (*Octopus vulg.* im River Crouch, Essex).

Cirroteuthis mülleri kann im salzärmeren Arktiswasser (Davisstraße) leben.

Nur wenige Arten von Tintenfischen überhaupt haben eine größere geographische Verbreitung; die meisten sind auf ein engeres Wohngebiet beschränkt.

Innerhalb des Meeres haben sich C. die verschiedensten Lebensgebiete erobert, benthonische Arten vom flachen Sandstrand, der Felsküste und den Tangwäldern bis in die abyssale Tiefe (5400 m, *Eledone pygmaea* Verrill), von der Wasseroberfläche bis zu ebenfalls erheblichen Tiefen (*Bolitaena diaphana* bis zu 4000 m) vor allem nekt- und eupelagische Arten, die meist und in den großen Formen durch Oegopsiden vertreten sind. Die größten von diesen, nämlich *Architeuthis*, sind allerdings Grundbewohner mittlerer ozeanischer Tiefen. Sie sind ziemlich schwerfällig und schwimmen nur ungern, was die schwache oder fehlende Ausbildung der

zum Schwimmen befähigenden Organe nahelegt; von um so ausgreifender Länge sind ihre Tentakel.

Die Zahl der abyssalen Tintenfische ist verhältnismäßig groß, die der benthonischen bleibt dabei hinter dem Anteil der bathypelagischen Arten zurück.

In vertikaler Richtung werden bei einem Tages-Nacht-Rhythmus erhebliche Strecken- und Tiefenunterschiede bewältigt, nicht nur von einer Reihe von Loliginiden und Oegopsiden, sondern auch bei Tiefenformen wie *Cranchia* und *Pterygioteuthis*, die nachts an die Oberfläche kommen. Ein Tages-Nacht-Rhythmus ist besonders auch bei *Ommatostrephes sloani pacificus* nachgewiesen.

Freiwillig verlassen z. B. Pulpen nur selten und vorübergehend ihr Element. *Eledone*, die vier Stunden auf dem Trockenen gelegen hatte, erholte sich im Wasser wieder. Decapoden wie *Sepia*, die knirscht, wenn man sie aus dem Wasser nimmt, oder Sepioliden und Loliginiden sterben außerhalb des Wassers schnell ab, am schnellsten die energiereicheren Oegopsiden. Cephalopoden sind durchweg Tiere, die sich im diffusen Licht, in der Dämmerung und bei Nacht wohlfühlen. Viele Arten verbringen ja ihr ganzes Leben in lichtarmen oder lichtlosen Meerestiefen.

Loligo kann durch grelles Licht getötet werden (POLIMANTI). Auch ihr Laich wird durch starke Insolation mit Ultraviolettlicht zum Absterben gebracht.

Bedeutung des Trichters

Die Bedeutung des Trichters, nicht eines neu gebildeten, sondern eines bereits vorhandenen, nur umgewandelten Organes (Fuß, der durch die freibewegliche Lebensweise dazu umgeformt ist) ist für Tintenfische eine ganz außerordentliche. Er erfüllt verschiedenlei Aufgaben:

1. Fortbewegung (Rückstoß beim Schwimmen),
2. Änderung der Bewegungsrichtung durch Umlappen beim Schwimmen und beim Kriechen,
3. Atmung (Wassersog),
4. Eingraben (bei Sepioliden),
5. Entfernen der Exkremente (Harn, Faeces),
6. als Leitwege der Geschlechtsprodukte (Spermatophoren, Eier),
7. Entleerung von Tinte oder Leuchtschleim,
8. Reinigen (Abspritzen) von mechanischen oder chemischen Verunreinigungen der Beute (bei *Eledone*, *Octopus*),
9. Reinigen von Sekretresten bei der Eiablage (bei *Sepia*),
10. Anblasen von *Sepia* angetroffener Eigelege vor der Eiablage,
11. in Ermangelung von Anheftungsmöglichkeiten „Ausspucken der Eier“ durch den Wasserstrom (bei *Sepia*),
12. Wegblasen von störenden Gegenständen, z. B. Nahrungsabfall wie Krabbenschalen (*Octopus*),
13. Einholen zu entkommensuchender Beute (Krabben) auf dem Lande mittels ausgespritztem Wasserstrahls (bei *Octopus*),

14. Vorbefeuchten des Substrates zum Ausstrecken der Arme und An-Land-Gehen (bei *Octopus*),
15. zur Brutpflege bei Octopoden, indem das Gelege mit frischem Atemwasser seitens der Mutter versorgt wird.

Somit dient er den wichtigsten Lebensfunktionen: Der Atmung, Fortbewegung, des Eingrabens (Schutzsuchen und Tarnung), der Ernährung, der Ausstoßung der Sekrete, zur Abwehr (Tinte, Leuchtschleim, der Entfernung von Stoffwechselschlacken und Exkreten, der Ableitung von Geschlechtsprodukten, bei der Laichablage und der Brutfürsorge.

Da bei Tiefseeoctopoden der Gruppe *Stenotreta* die Mantelhöhle einer starken Einengung unterliegt, erfährt auch zugleich der Trichter eine Verkleinerung. Er wird für die Fortbewegung untauglich und dient nur noch als Ausstoßrohr für Atemwasser und Fäkalien. Bei *Chunioctopus* geht die Rückbildung soweit, daß der Trichter überhaupt nicht mehr aus der zu einem Loch gewordenen Mantelspalte hervorgestreckt werden kann. Dafür übernimmt die große Umbrella allein die Fortbewegung.

Nahrungserwerb und Nahrung

Sämtliche C. sind carnivor (Räuber bis Bodentier- und Aasfresser oder microphag und Planktonfresser). Planktonfresser fehlen in den der besonderen Lebensweise angepaßten Form im Gebiet (*Cirrotheuthis mülleri* ältere fragliche Angabe für die nördliche Nordsee). Infolge der Microphagie und Planktonphagie tritt bei diesen, besonders bei den Cirrotheuthiden, Reduktion der Saugnäpfe, Verlust der Radula, Verlust der hinteren Speichel-(Gift-)Drüsen, Ausbildung von Tastfäden an den Armen und Ausdehnung der die einzelnen Arme verbindenden Schirmhaut bis fast an die Spitze der Arme sowie sonstige Bildung oder Ausfall ein.

Bei Wahrnehmung der Beute tritt der Geruchssinn hinter den Gesichtssinn. Lediglich bei geblendeten Tieren reagiert er kompensatorisch sehr fein und übernimmt eine größere Rolle.

Bei den Räubern erfolgt der Angriff durch Vorwerfen des Körpers oder auch nur durch Vorschneilen von Armen, die zum Ergreifen und Bewältigen der Beute dienen und mit glatten (Octopoden) oder meist gezähnten Chitinringen versehenen Saugnäpfen ausgestattet sind, besonders bei Decapoden durch die vorschnellbaren Tentakel. Statt der Saugnäpfe sind diese bei einigen Oegopsiden mit Krallen oder Fanghaken (bei *Gonatus* z. B. auch auf den Armen) ausgerüstet, wodurch es den Tieren ermöglicht wird, auch größere, weichhäutige Beutetiere (Fische) zu ergreifen und solange festzuhalten, bis die lähmende Wirkung des giftigen Bisses meist in die Kopfgegend eingetreten ist. Die bathypelagische *Chirotheuthis* besitzt auf den sehr langen Tentakelstielen eigentümliche „Drüsenknöpfchen“, Kleborgane, deren giftiges Sekret die ergriffene Beute lähmt. Zum Beißen dienen die scharfen, kräftigen papageischnabelähnlichen Chitinkiefer, mit denen C. imstande sind, den Kopf von Fischen bis zum Gehirn zu durchbeißen, Krebspanzer und Muschelschalen zu knacken bzw. anzuknacken, um das Sekret der hinteren Speicheldrüsen heranzulassen.

Zum Fang benutzt wird bei Octopoden das 2. Armpaar, in erster Linie weil es das längste ist. Auch dient es meist der Erkundung durch Herumtasten.

Von BIERENS DE HAAN wird bestritten, daß *Octopus* seine Beute belauert, beschleicht und bespringt. Beim Beutefang ist er an sehr spezialisierte Bilder, keineswegs nur bewegte, sondern auch solche einer bestimmten Form gebunden. — Wenn bei kriechenden Beschleichen das Opfer, meist eine Krabbe, zu entinnen droht, stürzt sich der Krake in gewaltigem Schwimmstoß mit ausgebreiteten Armen auf dieses. Bei *Octopus* (wenigstens) erfolgt das Töten der Beutetiere nicht allein durch Biß, sondern schon durch das mit dem Wasserstrom herangeführte, lähmende Speicheldrüsen Gift im Atemwasser der Krebse, bei den beschalten Weichtieren durch Öffnen der Schalen (mittels der Arme) und Einspeichelung. Bei Herzmuscheln z. B. werden einige Zähne des hinteren Schalenrandes mittels des Schnabels herausgebrochen (PIÉRON). Mit dem Biß eines Loches in Krebspanzer oder Schale wird neben dem Gift ein starkes Verdauungsferment in das Opfer gespritzt, das in seiner eigenen Schale vorverdaut wird. Im verflüssigten Zustand wird der Inhalt vom *Octopus* aufgesogen. Eine teilweise Vorverdauung bei Octopoden mag die Armschirmhaut, die einen engen Raum um die von den gewaltigen Speicheldrüsen eingespeichelte Beute legt, ermöglichen. Doch wird die Nahrung in kleinen Brocken, bei den Tiefseeformen vielfach ganz hinuntergeschluckt.

Nach LACAZE-DUTHIERS soll der Pulp auch Muschelschalen zerschmettern. *Octopus* lebt von jeglicher Beute, die er bewältigen kann. Als Hauptnahrung werden einerseits Kurz- oder Langschwanzkrebse (*Cancer pagurus*, *Homarus vulgaris*, *Palinurus* und Schwimmkrabben, *Portunus puber* und *depurator*, *Carcinus* u. a.) angegeben. Nach CORI wird er z. B. den Hummerbeständen der Adria schädlich. Andererseits lebt er auch von Muscheln, wobei er Veneriden (*Tapes*, *Sunetta*) den Vorzug gibt, ferner Cardiidn, Psammobiiden u. a., selbst noch große Pectiniden und *Pectunculus* wie auch Austern, weshalb sein Auftreten in Austerngärten gefürchtet wird. In der Bucht von St. Malo ist *Mytilus edulis* in der tieferen Region bei gleichzeitiger Zunahme von *Octopus* gänzlich verschwunden (in Aquarien frißt *O.* mit ihm zusammenlebende *Eledone cirrosa*). Beim Kampf mit einem großem Hummer sogar erweist sich *O.* als überlegen durch Fesselung der Scheren. Er beißt dann seinem Opfer den Kopf ein. *Octopus* trägt seine Nahrung zu seinem Ruheplatz, um sie zu verzehren. Ja, er häuft auch Vorräte mit getöteten Futtertieren (Krabben) an, die er erst später verzehrt (Kollektionismus). Die Reste seiner Nahrung sammeln sich um sein Versteck an, das auf diese Weise kenntlich wird. Futterreste wie Faeces werden an einem gewöhnlich eng umgrenzten Platz in einiger Entfernung von seiner Wohnung angehäuft. Muschelhaufen, die z. B. so entstehen, nehmen z. T. großen Umfang an. In einem derartigen wurden mehr als 2000 Schalen, zur Hälfte von *Tapes pullastra*, zur anderen von *Tapes virgineus* mit einigen *Tapes aureus* und *Psammobia vespertina* gezählt.

Die Hauptnahrung des *Octopus* an den Kanalinseln ist *Tapes virgineus* (= *Paphia rhomboides*).

Unter den gefressenen Muscheln werden ferner *Mytilus* und *Pinna* genannt; selbst Gastropoden wie *Haliotis* dienen zur Nahrung.

Zur Anlockung von Beute haben die zwischen Tangen auf Beute lauern- den Achtfüßler eine eigenartige Vorrichtung ausgebildet; auf ihrer Haut können sie Warzen und unregelmäßige Auswüchse hervortreten lassen. Von nahrungssuchenden Beutetieren werden diese Gebilde für Pflanzenteile gehalten (?).

Eledone cirrosa frißt vorwiegend Aas, tote Fische und Kruster, die sie lebend fängt u. a. *Nephrops*, *Carcinus*, *Hyas*, *Cancer*, *Homarus* (?). Jedoch fängt sie sich manchmal in ausgelegten Hummerkörben, die sie indes wohl mehr des Köders wegen aufsucht. Auch Fische (Makrelen u. a.) frißt sie von den Köderleinen. ISGROVE gibt ferner Krabben und Garneelen an. NORDGAARD fand *Eledone* an einem toten *Gadus virens* fressend. Sie säuberte beim Fressen ihre Beute, indem sie von Zeit zu Zeit auf diesen einen Wasserstrahl lenkte. Außer Crustaceen werden auch kleine Mollusken gefressen (D'ORBIGNY). Bei *Eledone* kann ein Saft, wahrscheinlich Speichel, etwa 20 cm weit gespritzt werden (v. UEXKÜLL).

Bathypolypus arcticus hatte in einem Exemplar (n. ROBSON) große Mengen von thecosomaten Pteropoden, denen er wohl schwimmend nachgeht, sowie geringe Crustaceen-Reste im Magen.

Bei *Graneledone setebos* Robson, im antarktischen Flachwasser, fand sich einmal im Magen eine beträchtliche Menge Seekraut (MASSY 1916), sicherlich als Verlegenheitsnahrung in einem Felstümpel.

In Mägen von Tiefseeoctopoden werden oft ganze Tiere angetroffen (Bewältigung großer Brocken wie bei anderen Tiefseetieren). Die Radula ist bei den carnivoren C. kräftig, weist aber wegen der gleichförmigen Nahrung keine Sonderung nach Typen auf. Sie dient ausschließlich zum Herunterbefördern der Nahrungsbrocken.

Die Radula ist rückgebildet oder fehlt bei micro- oder planktonophager Lebensweise (*Spirula*, *Cirroteuthiden*).

Dem Zwecke der Anlockung von Beutetieren dienen auch die Leuchtorgane.

Die benthonischen Achtfüßler nähren sich hauptsächlich von Bodentieren, ebenso die überwiegend benthonisch lebenden Sepioiden, Rossien und Sepioliden, die nektopelagischen Loliginiden vorwiegend von Krebstieren und Fischen und die Oegopsiden, mit Ausnahme vielleicht von *Architeuthis clarkiae* u. a., ausschließlich von Fischen oder schwimmenden Crustaceen, Nudibranchiern und ihrem Laich, ferner von Pteropoden, Medusen und Würmern.

Die fischfressenden Schwimmer verfolgen ihre Beute, packen sie mit den langen Tentakeln und ziehen sie in den Bereich der übrigen Arme und des Bukkaltrichters.

Bei den Decapoden ist die Einspeichelung weit geringer. Sie bleibt innerhalb der Bukkalmembran. Das schirmhautartige Velum der Sthenoteuthinen kann vielleicht beim Einhüllen der Beute eine Rolle spielen.

Bei den Decapoden erfolgt Zerstückeln der Beute durch Arme und Kiefer, während die Radula mehr zum Herunterbefördern der Nahrungsbrocken in den muskulösen Magen dient. Im Magen sind stets auch größere Nahrungsbestandteile bzw. ihre Überreste in Form von Otolithen, Gräten, Knochenteilen, Schuppen, Krebspanzern, Muschelschalen, Cepha-

lopodenkiefern bzw. sonstigen unverdaulichen Hartteilen zu finden. Bei den meisten Arten wird wohl nachts gefressen.

Sepioliden sind Muschel- und Krebsfresser. *S. atlantica* frißt Mollusken und kleine Fische (n. D'ORBIGNY et FÉRUSAC), verhältnismäßig große lebende Beute (Sandgarneelen, Meergrundeln, junge *Carcinus* usw., nach HEINCKE). Zwischen den Kiefern eines jungen Exemplars von Langeoog befanden sich größere Mengen Caprelliden. Garneelen (auch *Crangon*) scheinen Hauptnahrung zu sein.

Rossien (wie *macrosoma*) fressen kleine Crustaceen und Fische, Sepien hauptsächlich decapode Krebse.

Sepia off. im Mittelmeer Krebstiere und Fische; an der belgischen Küste hatte ein Exemplar (n. PELSENER) ganz ausschließlich Schwimmkrabben, und zwar *Platonychus latipes*, im Magen. Gefressen wird auch, wie bei den Kalmaren, beim Schwimmen, wobei zerpfückte Nahrungsteile und Reste zu Boden sinken. Ein ergriffener Fisch wird zuweilen längere Zeit (bis 1 Std.) beim Schwimmen mitherumgeführt. Von Fischen wird besonders Gehirn und vordere Rückenmuskulatur verzehrt. 26 Stunden lang kann *Sepia off.* hungern. Gegen das Gift der *Adamsia palliata* sollen *Sepia* wie *Octopus* unempfindlich sein.

Daß die Kalmare nicht ausschließlich Oberflächenschwimmer sind, geht auch aus ihrem Mageninhalt hervor, indem man darin zuweilen Reste hartschaliger Mollusken findet. Hauptsächlich fressen sie Krebstiere, in zweiter Linie Fische. *Loligo pealei* stellt dem Maifisch *Alosa menhaden*, *L. vulgaris* Fischen, Krebsen, kleineren Kalmaren nach. Nachgewiesen sind im Mittelmeer an Nahrungstieren *Chupea (pilchardus)*, *Engraulis encrasicolus*, *Boops boops*, *Moena*, *Spicara*. Von den Schizopoden-Resten, besonders nach dem Telson, waren *Mysis* und *Siriella* zu bestimmen. Zehn von 100 *Loligo* hatten (nach ZOLLEZZI) Artgenossen gefressen (nachgewiesen durch Kiefer und Arme). In einem Magen fanden sich auch Polychaetenreste.

L. vulgaris hält einen gefangenen Fisch so, daß der Kopf vor ihrem Munde liegt und dessen Schwanzflosse schräg nach oben aus den Armen herausragt. Hierauf beißt sie mit den Kiefern innerhalb 2—5 Minuten den Kopf ab und läßt ihn fallen. Den Fischkörper hält sie in der Längsrichtung, in gleicher Körperachse, vor sich. Die abgebitenen Stücke werden von den Zähnen der Radula erfaßt und in den Oesophagus befördert. Den Darm des Fisches frißt der Kalmare nicht und läßt ihn fallen. Dagegen wird das noch an der Wirbelsäule haftende Fleisch entnommen, gleichsam abgenagt, indem der Schlundkopf so um den Oesophagus rotiert, daß sich die Gelenkachse der Kiefer manchmal um 90° dreht.

Loligo forbesi stellt hauptsächlich Heringen (in der westlichen Ostsee Herbslheringen und Sprotten, ebenso im Kattegat, besonders vom September bis November) nach, sonst neben anderen Fischen, besonders den schwarmlebenden, jüngeren Artgenossen und gelegentlich auch Bodentieren. Jüngere (10—15 cm Länge) von der Egersundbank auf ca. 200 m Tiefe waren mit Krabbenresten vollgestopft.

Nahrung von *Alloeuhris subulata* sind Kleinheringe und junge Schwarmfische. Mit dem Erscheinen von Stöckern (*Caranx*) und halb-

wüchsigen Makrelen (*Scomber*) in der westlichen Ostsee im Spätherbst und Winter mancher Jahre, wenn das Ostseewasser zu diesen Jahreszeiten noch verhältnismäßig warm ist, ist stets auch ein reicheres Auftreten von *Alloleuthis* gekoppelt. Krebstiere als Nahrung hatte ein ♀ bei Helgoland (22. VII. 06) genommen.

Von den pelagischen Oegopsiden leben die schwerfälligen Architeuthen von Tieren des Meeresgrundes, sedentären Wirbellosen und Aas, alle übrigen von schwimmender Beute; *Onychoteuthis* von Fischen, auch schnellschwimmenden; *Ommatostrephes sagittatus* von Fischen, hauptsächlich Heringen, aber auch von höheren Krebsen und Würmern (POSSELT), im Mittelmeer hauptsächlich von *Smaris*, *Box*, *Moena*, Nahrung von *Ommatostrephes sloani pacificus* sind zu 70% Fische, 20% Tintenfische, 10% Crustaceen u. a. Junge bis 85 mm Mantellänge leben von Microorganismen (Plankton) und Crustaceen.

Nachgewiesen in *Illex illecebrosus* sind Heringe, Garneelen (*Thysanopoda norvegica*), den wiederum von den Heringen nachgestellt wird), so daß man in den Mägen entweder Heringe oder Garneelen oder ein Gemisch beider gefunden hat.

Über die Nahrung der vorwiegend nektobenthonisch lebenden *Todaropsis eblanae* liegt nur eine Angabe aus dem Golf von Genua vor. Die Mehrzahl hatte kleine macrure Crustaceen, ein Exemplar eine Ascidienhülle, ein anderes Reste kleiner Fische im Magen. Die Art ist Leitform der *Nephrops*gründe in 150 bis 300 m.

Sthenoteuthis bartrami lebt von Schwarmfischen, auch schnellschwimmenden, wie Makrelen, die sie auf ihren weiten Wanderungszügen verfolgt.

Beim *Rhynchoteuthion* dient die röhrenförmige Bildung der Arme zum Einschlürfen von Nahrung.

Abwehreinrichtungen

Außer schneller Beweglichkeit (Fluchtvermögen), aktiver Verteidigung mit Fangarmen und deren Saugnäpfen durch die Chitinkiefer und das Gift der Speicheldrüsen gilt als Abwehrmittel der Kopffüßer, die mit guten Sinnesorganen, Augen (bis auf die blinde sich im Schlamm eingrabende Tiefseeart *Cirrohauma*) ausgestattet sind, bekanntlich die aus dem Tintenbeutel zur „Einnebelung“ mit starkem Strahl ausgestoßene Tintenflüssigkeit, die sich in einer Wolke verteilt und in derer Schutz der angegriffene Tintenfisch zu entkommen sucht. Bei *Sepiolo* ist es auch Irreführung des Angreifers durch Bildung einer das Tier nachahmenden Wolke (FRÉDÉRICQ 1878). Da sich die Tintenwolke bei einer Reihe Octopoden- wie Decapodenarten erst nach dem Zuschnappen des Angreifers zerteilt, hat sie die Aufgabe, ein Phantom des angegriffenen Tieres abzugeben (SCHÄFER). Neuerdings ergibt sich, daß zu der Tarn- oder optischen Täuschungswirkung auch eine narkotisierende auf das Geruchsorgan des Angreifers erfolgt. Die Beobachtung ergab, daß nach einem Angriff einer Muräne oder eines See-Aales, als die Tintenwolke sich verzogen hatte und der *Octopus* wieder deutlich sichtbar war, dieser nicht mehr gejagt und nicht einmal bemerkt wurde, als der Fisch mit der Nase auf ihn stieß. Sein Geruchssinn war gelähmt und es dauerte über eine Stunde, bis er ihn zurückgewann. Außerdem scheinen sich Tinten-

fische in engen Behältern durch das Tintensekret selbst zu paralysieren, jedenfalls gelingt ihre Haltung nach öfterem Tintenwurf schlecht. Vor der narkotisierenden Wirkung der Tinte auf das Geruchsorgan des Fisches scheint die Tarnwirkung die größere Bedeutung zu haben. In lichtlosen Tiefen wird meist kein Tintenbeutel zur Sekretabscheidung ausgebildet. Die Bedeutung des Tintenwurfes ist von größerer Wichtigkeit bei den langsameren und benthonischen Formen, unerheblich bei den nahe der Oberfläche schwimmenden pelagischen Oegopsiden, die in großen Scharen auftreten und leichte Beute für Meeressäuger und Vögel abgeben. Bei Arten der lichtlosen Tiefe (im Nordseegebiet *Bathypolypus* und *Granelledone*) ist dieser Schutz völlig sinnlos und überflüssig, wie denn auch abyssale Arten meist des Tintenbeutels ermangeln. Dafür wird z. B. bei der schon im Mittelmeer in großer Tiefe (Straße von Messina) lebenden *Heteroteuthis dispar* leuchtender Schleim aus den Leuchtdrüsen abgesondert. Das Sekret leuchtet nicht gleich bei Beginn der Sekretion, sondern erst, wenn O₂ herantritt.

„Wir sind über die Bedeutung dieses Leuchtorgans unterrichtet, da das Tier infolge von aufsteigenden Strömungen häufig noch lebenskräftig an die Oberfläche gelangt. Im Dunkeln sieht man das Leuchtorgan durch den Mantel der Bauchseite hindurchschimmern. Das Tier reagiert auf mechanische Reizung durch den Auswurf seines leuchtenden Sekretes wie Tintenfische der Oberfläche durch Tintenauswurf und schießt durch den Rückstoß des gleichzeitig aus dem Trichter ausgestoßenen Wassers rückwärts davon. Das schleimige Sekret schwimmt in grünlich-leuchtenden Kugeln und Fäden durchs Wasser. Die Erscheinung ist so zu verstehen: Der durch das Licht herbeigelockte Feind wird durch die Leucht-kugeln des ihm entgegengeblasenen Sekrets getäuscht und schnappt nach diesen, während der Tintenfisch sich dank des Rückstoßes in Sicherheit bringt. So übernimmt das Leuchtsekret die Wirkung der Tinte, deren Wolke in dem Dunkel der Meerestiefen wirkungslos bleiben würde, und in der Tat ist der Tintenbeutel rückgebildet“ (W. TH. MEYER). Bekanntlich findet sich die gleiche Erscheinung, Absonderung von leuchtendem Schleim, auch bei einigen Tiefsee-Garneelen.

Ein wichtige und äußerst wirkungsvolle Abwehreinrichtung, durch welche Tintenfische ganz besonders ausgezeichnet sind, ist die des Farbwechsels, die ihnen im hohen Grade eine farbliche Anpassung und Übereinstimmung mit der Umgebung ermöglicht. Besonders der plötzliche Farbwechsel soll auf Verfolger von Wirkung sein (HOLMES). Färbung überhaupt ist als Schutz von größter Wichtigkeit. Nur wenige Tiefsee-Cephalopoden haben die Fähigkeit des Farbwechsels, da ihm eine schützende Bedeutung nicht mehr zukommt, eingeübt.

Tintenfische sind im allgemeinen wenig auffallend gefärbt. So z. B. die hauptsächlich in der tropischen Hochsee verbreitete und an der Oberfläche schwimmende und „fliegende“ *Sthenoteuthis bartrami* bläulich, kleinere hochpelagische, meist hell durchsichtig, solche in litoralen Bezirken meist hell fleischfarben bis rötlich (*Loligo vulgaris* fast karminrot) bei heller Unterseite. Mehr in Bodennähe lebende Formen sind bei ebenfalls heller Unterseite grünlich, grau oder bräunlich, vorwiegend also dunkel mit Fleckung oder Bänderung (wie die Sepien im Phytal und Benthäl) oder

hell durchsichtig wie die kleinen, meist sandgrundbewohnenden Sepioliden. Da die Iridophoren in der Interferenz des Lichtes hellen metallischen Glanz geben, fallen Tintenfische zwischen den hellen guaninschuppenglänzenden, silbrigen Schwarmfischen wenig auf.

Wie bei den benthonischen Arten erfolgt auch bei den nektopelagischen ein Farbwechsel in Anpassung an die Umgebung. *Loligo* hat nicht nur einen Tages-Nacht-Farbwechsel, sondern zeigt gute Schutzfärbung an dem Boden, wenn sie sich bei großem Schreck oder Beunruhigung dorthin wie ein Stein herunterfallen läßt. Auch nach der Störung verharren die Trupps der Kalmare (*Loligo pealei*) noch volle fünf Minuten ohne jede Bewegung am Boden, ehe sie sich einer nach dem anderen wieder hoch begeben und normale Färbung annehmen. Das Anpassungskolorit in

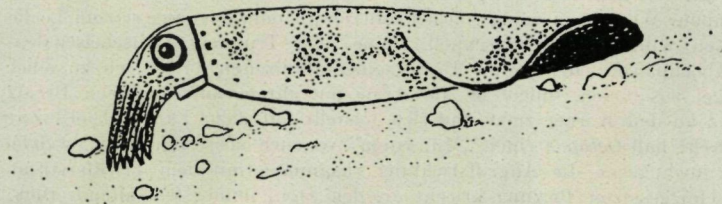


Fig. 72. Schreck- bzw. Schutzfärbung einer *Loligo pealei* am Meeresgrund (n. STEVENSON).

Schreck- oder Totstellung am Boden sind auf weißlichem Untergrund 3 bis 4 rotbraune Bänder quer über der Rückenoberfläche, eins der Bänder dabei stets quer über dem Kopf. Bei geringerem Grad der Störung reagieren Kalmare in der Schule durch plötzliches Losschießen entweder vor oder rückwärts, je nach ihrer Lage weg von der Quelle des Schreckes. Die Färbung blitzt dabei zu einem bleichen Weiß ab, kehrt aber nach einigen Minuten wieder zum normalen Rotbraun oder Rot zurück. Einige hinterlassen auch beim Davonstieben eine kleine Wolke von Sepia.

In der Tiefe, schon vom untersten Sublitoral an, wird die Farbe bei den hier lebenden C.-Arten zunehmend rot bis violett. Die rote Farbe, im Gebiet bei *Bathypolypus*, *Graneledone*, teilweise auch bei den Rossien, ist in der Tiefsee die vorherrschende. Schokoladenbraun an der Oberseite, purpurrot bis violett an der Unterseite ist *Opisthoteuthis*, braun *Leachia*, schwarz *Melanoteuthis*, *Vampyroteuthis*, Cirroteuthiden, fast farblos wiederum *Cirrothauma*. Bei manchen Oegopsiden der Tiefe kommen außerdem mit rotem körnigem Pigment angefüllte Bindegewebszellen vor. Bei einigen Cranchiiden lagern sich rote und grünschillernde Pigmente als Endprodukte des Stoffwechsels auf der Mitteldarmdrüse ab, z. B. bei *Taonius*.

Unzweifelhafte Schutzfärbung zum Zwecke des Unerkannbleibens vor Feinden oder auch Beutetieren ist die Zebra- oder Wellenzeichnung bei den Sepien; bei Octopoden ist es eine eigentümliche Tarnfärbung beim Beschleichen der Beute. Bei diesen kommt zur Fähigkeit des sympathischen Farbwechsels, der sie bei veränderter Umgebung schützt, auch Formanpassung hinzu. Außerdem treten bei Beunruhigung Warzen und Höcker

auf der Haut hervor, auch wird die Lidspalte weiter. Je nach dem Anhalten des Schrecks oder der Störung wird in mehreren Phasen nach dem Abklingen des Reizes, währenddessen der Körper mit den Auswüchsen bedeckt ist, Aussehen und Färbung meist für mehrere Minuten beibehalten. Wird der Reiz aber fortgesetzt, so geht *Octopus* durch den ganzen Bereich des Wechsels an Färbung und Hautaussehen, bis er schließlich, sofern er sich nicht an eine geschützte Ecke zurückziehen kann, einen anderen Ort aufsucht. Als Schreck- oder Ekelwirkung kommt beim Moschuspolyp (*Eledone moschata*) der Moschusgeruch hinzu.

Eine Abwehr von Feinden ermöglichen auch Maßnahmen und Gewohnheiten von Tintenfischen. So wird berichtet, daß der pelagische *Tremoctopus microstoma* zwischen seinen Armen Stücke von nesselnden Medusen zur Abwehr hält. Von *Octopus* ist hier die Tarnung und Totstellung zu erwähnen. Wenn man einen solchen mit Gewalt oder List aus seinem Loche ziehen will, ergreift er schnell Steine oder Trümmer (Muschelschalen, Krabbenpanzer oder andere Reste seiner Mahlzeiten), rollt sich zu einer Kugel zusammen, indem er die Arme mit ihrem aufgegriffenen Besatz ganz an den Körper zieht und sich totstellt (oft dazu Farbwechsel). Zur Abwehr hält *Octopus* einen „Mundstein“ vor sich über dem Mund, wendet ihn auch gegen die Angriffsrichtung zusammen mit dem Trichterstrom. Bei fortgesetzter Reizung kriecht er, den Stein immer festhaltend, rückwärts weg. Mit vorgehaltenen Steinen wehrt der Krake Angriffe von Feinden ab. Schutz vor Feinden bietet auch das Beziehen von Verstecken (*Octopus*), das Eingraben in Sand oder Schlamm (Sepiiden und Sepioliden).

Da mit Augen sich orientierende Meeres-Säuger als Hauptfeinde von *Sepia officinalis* gelten, können die verschiedenen Farbmuster von Wichtigkeit sein (HOLMES).

Bei Larvenformen und pelagisch planktonischen Arten herrscht meist gallertige Beschaffenheit und Durchsichtigkeit vor. Beide Eigenschaften sind als Schutz anzusehen. Als Schutzeinrichtung der Eier gegen Laichräuber haben die schlüpfrigen Gallertmassen bei vielen Arten zu gelten.

Leuchten

Etwa 56% aller Decapoden-Arten und etwa 9% aller Octopoden-Arten besitzen Leuchtorgane, von letzteren mit Sicherheit nur die meisten Vampyromorphen und unter Incirraten vielleicht einige Vitreledonelliden und Octopodiden.

Die Leuchtorgane sind nach zwei Typen gebaut, nach dem Laterentyp, der sich bei den Oegopsiden und *Spirula* findet, und nach dem Drüsentyp, der hauptsächlich bei den Sepioliden, Sepiiden, Loliginiden u. a. vertreten ist. Auch in der Nordsee, obwohl diese ein Flachmeer ist und besondere hochentwickelte Leuchtorgane, wie bei den in der Tiefsee lebenden Tieren zum Ablauf ihrer Lebensprozesse hier nicht erforderlich sind, gibt es einige C.-Arten, die mit Leuchtorganen ausgestattet sind. Da diese Einrichtung bei manchen Arten, auch der freischwimmenden, nicht nur in der Tiefsee, sondern auch der in oberflächlichen Regionen lebenden, auf die Weibchen beschränkt ist, erhellt daraus die Bedeutung der Leuchtorgane für das Zusammenfinden der Geschlechter. Besonders den Tiefseearten ersetzt Färbung, Verteilung und Typus der Photophoren

Kolorit und Zeichnung. Leuchtorgane finden sich vielfach auf der Ventralseite und außen wie in der Mantelhöhle. Zur Paarungszeit ist das Leuchten stärker (Sepiaceen). Bei den in der Nordsee vorkommenden Arten, die nach dem Drüsenprinzip Leuchtorgane besitzen, geben Lumineszenz die accessorischen Nidamentaldrüsen. Sie schimmern bei *Sepia off.* ♀♀ matt durch die pigmentlose Bauchhaut. Die Drüsen erweisen sich als Bakterienorgan, Mycetom, in welchem symbiontische Leuchtbakterien leben. Das Sekret dieser Drüsen mit massenhaften, freibeweglichen Leuchtbakterien soll sich auch innerhalb der geschichteten Eischale unmittelbar um das Ei herum finden. Sonst werden Leuchtbakterien aus dem Meere aufgenommen; sie wandern von außen her in die offenen Organe ein. Jugendliche Tiere sind vielfach noch nicht infiziert. Wo accessorische Nidamentaldrüsen auch bei ♂♂ auftreten, finden sich ebenfalls Leuchtmycetome. Von Arten des Gebiets haben Leuchtorgane *Sepia officinalis* (♀), *Sepia elegans* (♀), viele Sepioliden, *Rossia macrosoma*, dagegen nicht Sepietten. Das durch den zarten durchsichtigen Körper der Sepioliden durchscheinende Licht ist mattgrün oder blaugrün. Oft ist es aber so schwach, daß man erst den Mantel aufschneiden muß, um es sichtbar zu machen. Bei *Loligo forbesi* haben ♂♂ wie ♀♀ in den accessorischen Nidamentaldrüsen Leuchtorgane (PIERANTONI).

Von den Oegopsiden des Gebietes besitzt *Onychoteuthis banksi* zwei axiale, beiden Geschlechtern zukommende Leuchtorgane, auf der Leberkapsel, das größere in medianer Linie des Tintenbeutels eingelassen, vor den Nierenpapillen gelegen, sowie ein weiteres auf der Ventralfläche des Augenbulbus.

Fortpflanzung 1. Sexualdimorphismus. Abgesehen von der Hectocotylierung finden sich bei Octopoden (bis auf die Argonautiden, bei diesen dann allerdings durch die Ausbildung von Zwerg-♂♂ sehr hervortretend) keine äußerlichen Geschlechtsunterschiede. Beim ♂ von *Eledone cirrosa* fällt die Cirrenbildung an den Endspitzen der nicht-heckocotylierten Arme auf. Auch sind die ♂♂ kleiner als die ♀♀, ebenso bei *Graneledone*; bei *Octopus vulgaris* ist das männliche das größere der beiden Geschlechter.

Bei Decapoden ist Sexualdimorphismus öfters der Fall. Die ♂♂ sind bei den meisten Arten schon durch die Hectocotylierung kenntlich. Eine beträchtliche Vergrößerung der Saugnäpfe, kräftigere Arme, größerer Kopf, findet sich bei den Sepioliden-♂♂, die anscheinend auch meist größer sind. Bei *S. atlantica* sind Veränderungen auch auf den nicht-heckocotylierten Armen vorhanden.

Oftmals sind es schon Größen- oder Proportionsunterschiede, die die Geschlechter äußerlich kennzeichnen. Durch die Volumenzunahme des Ovars scheint das ♀ breiter. Bei *S. officinalis* sind die ♀♀ hinten viel breiter als die ♂♂ (Breite bis $\pm 50\%$ der dorsalen Mantellänge, die Flossensäume eingerechnet 70 bis 80% der Länge). Auch ist der Kopf ein wenig breiter als der Mantel und sind die Tentakelarme zuweilen stärker. ♂♂ und ♀♀ weisen auch z. T. verschiedene Bezeichnung der Saugnäpfe an einzelnen Armen auf. Die ♂♂ sind von schmalerer Gestalt, besonders auch deren Schulp. Außerdem sind sie durch eine weiße Linie am äußeren

Rande des Flossensaumes unterschieden. Zwischen den Geschlechtern bestehen deutliche Färbungs- und Zeichnungsabweichungen, z. B. hinsichtlich der Zebrastreifung. Beim ♂ ist es eine hervorleuchtende weiße Streifung auf der Dorsalseite der 4. (Ventral-)Arme, beim ♀ eine wenig auffallende Fleckenzeichnung. Der Schulp der ♂♂ ist größer als der der ♀♀; bei dem ♀ dagegen ist der vordere und hintere Teil des Mantels mehr gerundet als beim ♂. In der Größe der Area ergeben sich nur unwesentliche Unterschiede (45% beim ♂, 47% bei ♀). Ebenso sind bei *S. orbignyana* die ♀♀ breiter, desgleichen ihre Schulpe. Ferner sind auch bei *S. elegans* Unterschiede zu erkennen. Bei Rossien, Loliginen, Alloteuthinen sind die ♂♂ größer. *Loligo vulg.*-Männchen, erwachsen (von 18 bis 35 cm Mantellänge), haben einen Längen-Breiten-Index von etwa 6, sind also schlanker, die erwachsenen ♀♀ (18 bis 29 cm Mantellänge) haben einen solchen von etwa 5, sind also plumper. Jugendliche ♂♂ wie ♀♀ haben ziemlich übereinstimmend einen Index 2 bis 4. Für *Loligo pealei* gibt VERRILL auf Grund eines großen Materials genaue Daten, von denen hier die folgenden wiedergegeben seien.

Verhältnis der	beim ♂		beim ♀	
Flossenbreite zur Mantellänge wie	1:2,12 bis 1:2,45	1:2,25	1:1,7 bis 1:2,12	1:1,9
Kopfumfang zur Mantellänge wie	1:2,55 bis 1:3,45	1:3,1	1:1,75 bis 1:2,45	1:2,25
Schulp-Breite zur Schulp-Länge wie	1:7,5 bis 1:9,36	1:8,6	1:5,66 bis 1:6,04	1:5,8

Geschlechtsreife ♂♂ von *Loligo vulgaris* und *Loligo forbesi* zeigen eine eigentümliche Streifung der Haut („Hochzeitskleid“); bei *Loligo forbesi* kommt sie dagegen nicht ausschließlich dem ♂ zu. Bei *Alloteuthis subulata* ♂♂ ist der Mantel meist, bei ♀♀ selten, in eine lange Spitze ausgezogen. Bei den übrigen Teuthoiden fehlt in einzelnen Familien eine Hectocotylisierung. Einen Geschlechtsunterschied geben hier mitunter die Proportionen, z. B. die Länge und Dicke der Arme (bei den Architeuthen (?). Besonders stark ist der Sexualdimorphismus bei *Illex coindetii*, längs nicht so bei *illecebrosus*.

Der hectocotylisierte Arm erweist sich vielfach verkürzt.

2. Sexratio. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter ist bei C. sehr unterschiedlich.

Bei <i>Nautilus pompilius</i> kommen auf 100 ♀♀	227 ♂♂	(0,4:1)
<i>Octopus vulgaris</i>	33	(3 : 1)
(nach Pelseneer)	50	(2 : 1)
<i>Eledone moschata</i> (bei Sète)	33	(3 : 1)
<i>Loligo vulgaris</i> (Mittelmeer)	16	(6 : 1)
(holl. Küste)	132	(0,8:1)
<i>Loligo forbesi</i>	310	(0,33:1)
<i>Alloteuthis subulata</i>	84	(1,2:1)

(Vgl. weitere Angaben, zusammengestellt von PELSENER.)

Bei Octopoden, insbesondere bei *Octopus vulg.*, *Eledone moschata* und *E. cirrosa* sind entschieden die ♂♂ weit in der Minderzahl. Bei letzteren sind sie sogar so selten, daß es ISGROVE für ihre Monographie der *Eledone* nicht gelang, eines ♂ aus der Irischen See habhaft zu werden und zwar, weil die ♂♂ in größerer Tiefe leben. Bei Plymouth ist das Verhältnis 1:50 (ISGROVE). Auch ADAM bemerkt, daß die ♂♂ weniger zahlreich sind, ebenso MÖRCH (bei den Faroern); GRIMPE fand in der Nordsee 5 ♀♀ auf 2 ♂♂. Die größere Weibchenzahl ist hier zu bestätigen. Etwas häufiger dagegen ist die Zahl der ♂♂ bei *Bathypolypus*. Bei Argonautiden überwiegt die Männchenzahl.

Bei *Sepia officinalis* scheint das Verhältnis der Geschlechter meist gleich zu sein, die Zahl der ♂♂ zuweilen etwas höher zu liegen (Mittelmeer). Unter den von ADAM aus der südlichen Nordsee untersuchten Material befanden sich insgesamt 6 ♂♂ und 6 ♀♀. TINBERGEN lagen für seine Versuche 32 ♂♂ und 20 ♀♀ vor (den Helder). Wiederum fand ADAM unter den 231 untersuchten Exemplaren von der französischen westafrikanischen Küste nur 7 ♂♂ (wobei noch einige weitere unter den Jungen hinzukommen können). Von 133 neugeborenen Jungen war die Sex-ratio 51,88% ♀♀ zu 48,12% ♂♂ (Mittelmeer, n. MONTALENTI et VITAGLIANO).

Bei den Rossien ist die Zahl der ♀♀ wohl stets eine größere:

- glaucopsis* (Nordsee) 5 ♀♀ zu 2 ♂♂ (n. GRIMPE's Angaben),
 (Faroer-Bank) nur 2 ♀♀ (n. NIELSEN)
macrosoma (Nordsee) 5 ♀♀ zu 2 ♂♂
 (Faroer) 5 ♀♀ zu 1 ♂
 (Banyuls) ♀♀ dreimal häufiger als ♂♂ (n. RACOVITZA)
 (schottische Gewässer) in gleicher Anzahl (n. STEPHEN)

Es trifft zu, daß an den Verbreitungsgrenzen immer mehr ♂♂ gefangen werden, was bei den Octopodiden, wo stets weniger ♂♂ vorhanden sind, um so mehr ins Gewicht fällt (*Octopus*-♂♂ an der Nordgrenze, bei Helgoland; *Eledone* in der südlichen Nordsee, *Bathypolypus arcticus* in der nördlichen Nordsee, ferner auch *Sepia off.*-♂♂ bei Bergen). Auch scheinen *Sepia*-♂♂ länger im Gebiet zu verweilen. Von den großen *Loligo vulgaris*, die bis in die westliche Ostsee vordringen, sind die meisten ♂♂. Diese Tatsache beruht auf einem größeren, mit der Fortpflanzung wegen der Aufsuchung der ♀♀ verbundenen Wandertrieb. Sie dringen auch eher als ♀♀ in Wasser mit vermindertem Salzgehalt vor. Der Einwand, daß sich die ♂♂ evtl. leichter fangen lassen, entfällt. TINBERGEN et VERWEY geben von *Loligo vulg.* in den Fängen an der holländischen Küste 7484 ♂♂ und 5657 ♀♀ insgesamt in den Jahren 1932 bis 1940 an, was einem Verhältnis von 57% oder von 132 ♂♂ auf je 100 ♀♀ entsprechen würde. In den einzelnen Jahren jedoch konnte das Geschlechtsverhältnis beträchtliche Schwankungen aufweisen. So wurden 1933 58% ♂♂, 1934 61%, 1935 60%, 1937 53% erbeutet (in jedem dieser Jahre wurden mehr als 1500 Tiere untersucht). Es zeigte sich, daß ♂♂ und ♀♀ fast zu gleicher Zeit im Küstengebiet eintreffen, die ♀♀ aber im Durchschnitt noch etwas später im Jahr zur Beobachtung kamen als die ♂♂. Aus den Fangzahlen erhält man 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 liegt eine noch etwas gesteigerte ♂♂-Zahl, nämlich 62%, vor. Alle diese Zahlen scheinen ziemlich eindeutig; vergleicht man aber das Ergebnis in den einzelnen Jahren, so scheint diese Reihenfolge der Geschlechter doch nicht jedes Jahr vorzukommen. 1933 und 1934 kamen die Geschlechter etwa zu gleicher Zeit an, 1935 erscheinen die ♀♀ relativ früher, 1936 und 1937 schließlich die ♂♂, doch gibt es gebietsweise Unterschiede (TINBERGEN et VERWEY).

Bei *Alloteuthis subulata* liegen aus der südlichen Nordsee (n. ADAM) 33 ♂♂ und 35 ♀♀ vor. Nimmt man den Fang vom 27. VI. 1907 gesondert, so ergibt sich ein Zahlenverhältnis von 16 (64%) ♂♂ zu 9 (36%) ♀♀. Wechselnde Zahlenverhältnisse scheinen sich wiederum für die holländische Küste zu ergeben. GRIMPE lagen an älteren Herbstindividuen der Fröhsommerform in der Nordsee 40 ♂♂:45 ♀♀, an geschlechtsreifen Individuen der Fröhsommerform (Mai—Juni) 52 ♂♂:42 ♀♀, von der Herbstform 20 ♂♂:22 ♀♀ vor. Er erwähnt ausdrücklich, daß die Zahl der ♂♂ gegenüber der der ♀♀ im Herbst sehr gering wird. Für die Fröhsommerform mit 1417 reifen Exemplaren hat er 668 ♂♂ und 749 ♀♀ gezählt, so daß man als Verhältnis zwischen ♂♂ und ♀♀ die Proportion 1:1,12 (98,2 ♂♂ auf 100 ♀♀) erhält. Von nachweislich total konservierten Fängen gibt er folgende Zahlen an:

Stückzahl	♂♂	♀♀	Verhältnis beider
124	58	66	1:1,14 (87,9:100)
59	27	32	1:1,19 (84,4:100)
674	305	369	1:1,21 (82,7:100)

♂♂ und ♀♀ der Fröhsommerform verhalten sich ihrer Zahl nach ungefähr wie 5:6. JAECKEL jr. fand für Nordseetiere aus „Poseidon“-Fängen überwiegend ♀♀. Soweit die Beobachtungen reichen, scheint dies zumindest für Herbst und Winter auch in der westlichen Ostsee zuzutreffen. Bei *Alloteuthis subulata* an der Küste von Rio de Oro überwogen ebenfalls die ♀♀.

Für *Loligo forbesi* scheint umgekehrt zu gelten, daß die ♂♂ häufiger als die ♀♀ sind, was jedenfalls ausgewachsene oder geschlechtsreife Exemplare anbelangt. GRIMPE schreibt bereits, daß reife ♀♀ in der Deutschen Bucht zu den allergrößten Seltenheiten gehören. Reife ♂♂ sind dagegen etwas häufiger. Dieses „Mißverhältnis“ der Geschlechter ist schon älteren Autoren (STEENSTRUP, HOYLE) aufgefallen. Das von GRIMPE untersuchte Helgoländer Material einschließlich jugendlicher Tiere ergab jedoch insgesamt eine sexratio der ♂♂ zu der der ♀♀, wie 149:48, also etwa wie 3:1, bei den reifen ♂♂ zu den reifen ♀♀ dagegen wie 8:1. Ein eigentliches Mißverhältnis der Geschlechter besteht also nur, sofern man lediglich die reifen Tiere berücksichtigt. Sonst sind ungefähr von 4 Individuen 3 ♂♂ und 1 ♀. Im Skagerrak sind ♂♂ häufiger als ♀♀ (MALM). Auch im Kattegat sollen die ♀♀ mindestens ebenso häufig, wenn nicht noch häufiger sein als ♂♂, da LÖNNBERG ein-

mal unter 27 Individuen 24 ♀♀, ein anderes Mal gleich viel ♂♂ wie ♀♀ fand. SPÄRCK berichtet, daß die Art auch im Limfjord in großen Schwärmen auftritt, die oft ausschließlich aus ♀♀ bestehen. Nach den von TERSLIN aus dem südöstlichen Kattegat mitgeteilten Fängen sind 13 ♂♂ und 10 ♀♀, wobei im März einmal 2 ♀♀ in einem Fang, ein anderes Mal 3 ♂♂ vorliegen.

Außerordentlich selten sind die ♂♂ (nicht nur reife) bei *Ommatostrephes sagittatus* (GRIMPE). Die größten Exemplare scheinen meist ♀♀ zu sein.

3. Fortpflanzung im Gebiet. Mit Sicherheit ist Fortpflanzung im Nordseegebiet nachgewiesen bei *Eledone cirrosa*, *Sepia officinalis*, *Sepiolo atlantica*, *Sepietta oweniana*, *Sepietta neglecta*, den Rossien, den beiden *Loligo*-Arten und *Alloteuthis subulata*. Obwohl letztere noch bei vermindertem Salzgehalt des westlichen Limfjord (Mitte Juli) ablaicht, scheint dies im schwachen Salzwasser der Beltsee nicht mehr der Fall zu sein. Von den aus dem nördlichen Sund bekanntgewordenen Arten ist Fortpflanzung nachgewiesen bzw. Laich gefunden worden bei *Rossia macrosoma*, *Sepietta oweniana*, *Loligo vulgaris*. Im Kattegat und Beltsee ist Ablichten von *Loligo forbesi* noch nicht beobachtet worden. Für das Nordseegebiet ist Ablichten bei Oegopsiden allenfalls für *Ommatostrephes sagittatus* an der schottischen Küste festgestellt worden, doch unter Umständen auch für *Todaropsis eblanae* nicht ausgeschlossen. Wenn auch noch nicht erwiesen, dürfte sich *Sepiolo pfefferi* als indigene Art des Gebietes hier regelmäßig fortpflanzen.

4. Zusammenleben der Geschlechter, Paarbildung, Ehe, Inversion. Paarweises Zusammensein wenigstens während der Fortpflanzungszeit ist bei den sonst einsiedlerischen Octopoden (das ♂ kann dem ♀ an Größe vielfach überlegen sein) bekannt. Daß Sepien paarweise lange zusammenbleiben, zumindest während der Fortpflanzungszeit, ist erwiesen (Saisonehe). Bezeichnend ist das paarweise Nebeneinanderschwimmen mit eigenartiger Armhaltung des ♂, wie ferner die charakteristische Färbung während der Fortpflanzungszeit. Zwischen den ♂♂ gibt es kurze Kämpfe, die aber nie heftig werden. „Ist schon ein ♀ im Becken, das mit dem ♂ in Ehe lebt, so wird ein neuankommendes ♀ so lange nicht beachtet, bis das alte kränkelt und die Eiablage einstellt. Zwischen einem neuen und alten ♂ finden auch dann, wenn ♀♀ zugegen sind, keine Eifersuchtszenen statt, obwohl beide um Gunst des ♀ balzend werben.“ GRIMPE hat „dagegen zweimal beobachtet, daß im gleichen Becken zwei verschiedene Pärchen nebeneinander, ohne Übergriffe der beiden ♂♂, in ungestörter Monogamie lebten. Auch nach dem Tode des einen ♀ suchte das verwitwete ♂, selbst wenn es größer ist, dem anderen die Gattin nicht streitig zu machen. Nimmt man dieses aber weg, so sind bald eheliche Beziehungen zwischen den beiden übriggebliebenen Tieren aufgenommen. Die Größe des ♂ spielt hierbei keine Rolle; denn es war zu beobachten, daß ein ♀ mit einem wesentlich (etwa um ¼) kleineren ♂ 12 Tage lang in strenger Einehe lebte, obwohl während der letzten 5½ Tage gleichzeitig ein zweites, dem ♀ an Größe ebenbürtiges ♂ im Becken lebte. Nach dem Tode des ersten ♂ ergriff jenes aber sofort von dem verwitweten ♀ Besitz“.

Beim Balzkleid des *Sepia*-♂ zeigen Mundarme und Rücken ein deutliches, scharf gezeichnetes schwarz-weißes Zebaramuster, indem alle Chromatophoren über den weißen Strukturen extrem kontrahieren, neben ihnen aber extrem expandieren. Zwischen dem Ruhekleid und dem vollen Balzkleid gibt es alle möglichen Zwischenstufen. Die Chromatophoren auf den Kopfteilen expandieren manchmal nicht vollständig, wodurch diese Teile braunrot werden und kontrahieren ein anderes Mal fast ganz, wobei eine goldrot schimmernde Farbe entsteht (Strukturfarbe der Iridocyten). Das Balzkleid wird auch vom ♀ angenommen. Nur sind die Farben dunkelbraun und schmutzig-weiß, der Kopf rötlich braun. Obwohl die Lage der Iridocyten bei den ♀♀ dieselbe wie bei den ♂♂ ist, ist die tieftrote Kopffärbung nie zu beobachten. Ein balzendes ♂ hält sich mit Trichter und Flosse an einer Stelle und streckt einen der ventralen (IV.) Arme, der in Länge und Breite stark zunimmt und fast messerartig platt wird, weit seitwärts. Die anderen Fangarme streckt es auch seitwärts, aber nicht so stark (die Rückenarme werden in ähnlich charakteristischer Weise vielfach rüsselartig nach oben gestreckt, GRIMPE, Neapel). Dabei wird das Balzkleid angenommen und das an der Seite des ausgestreckten Armes liegende Auge ganz weit geöffnet, wodurch die sonst ω-förmige Pupille halbkreisförmig wird. Bei dem sich auf einen Artgenossen richtenden Balzgebaren hält sich das ♂ in dessen unmittelbarer Nähe auf und streckt seine Kopfarme in dessen Richtung. Auch die ♀♀ nehmen bisweilen die Balzstellung ein, was aber bei der Paarbildung keine Rolle spielt, im Gegenteil, je mehr sie balzen, um so weniger sind sie zur Paarung bereit. Das Benehmen des ♀ kann wechseln. In den meisten Fällen schwimmt es ohne äußerlich sichtbare Reaktion ruhig umher. Manchmal nimmt es die Balzstellung ein, indem es einen Augenblick einen unverfärbten ventralen Arm seitwärts streckt. Manchmal balzt es stärker, worauf es fast immer flieht. Manchmal flieht das ♀ schon, sobald ein ♂ es anbalzt, bei stärkerer Verfolgungsjagd gelegentlich mit Tintenwurf. In allen Fällen, wo ein Weibchen nicht flieht, wird bald ein Paar gebildet. Das ♂ bleibt zuerst in Balzstellung vor dem ♀ schwimmend, bringt aber bald seine Arme in die gewöhnliche zusammengeschlossene Haltung und stellt sich in charakteristischer Weise über dem ♀ auf. Das Nebeneinanderstehen fehlt ganz. In Balzfärbung schwimmt das ♂ dicht über dem ♀ und folgt diesem, wohin es sich begibt. Beim Schwimmen streicht es ihm öfters mit den Armen über den Rücken. Bald greift nun das ♂ den Kopf des ♀ zur Begattung. Brünstige ♂♂ führen ihre Paarbildungsreaktionen indes nicht nur ♀♀, sondern auch ♂♂ gegenüber aus. Dabei ergibt sich, daß die ♂♂ die ♀♀ in solchen Fällen den nichtbrünstigen ♂♂ keineswegs vorziehen. Nachdem ein ♂ mit einem nichtbrünstigen ♂ ein Paar gebildet hat, läßt es dieses beim etwas späteren Erscheinen eines ♀ nicht im Stich. In TINBERGENS Versuchen wurde auch einmal eine *Trygon pastinaca* und eine *Trigla* angebalzt. Für das Auslösen des Balzens kommen allein optische Eindrücke einschließlich wahrgenommener Bewegung (Spiegel- und Attrappenversuche TINBERGENS) in Frage. Deshalb wird das brünstige Verhalten während der Nacht ganz eingestellt. Die Paarbildung nimmt etwa folgenden Verlauf (n. TINBERGEN): Das brünstige *Sepia*-♂ sucht einen Artgenossen auf und balzt ihn an. Wenn der Art-

genosse gleichfalls ein brünstiges ♂ ist, löst die Balzreaktion bei ihm dieselbe Antwortreaktion aus und die zwei Tiere drohen einander in der Balzstellung. Wenn der Artgenosse, sei es ein ♂ oder ein ♀, nicht mit dem männlichen Balzverhalten antwortet, so bildet das brünstige ♂ mit

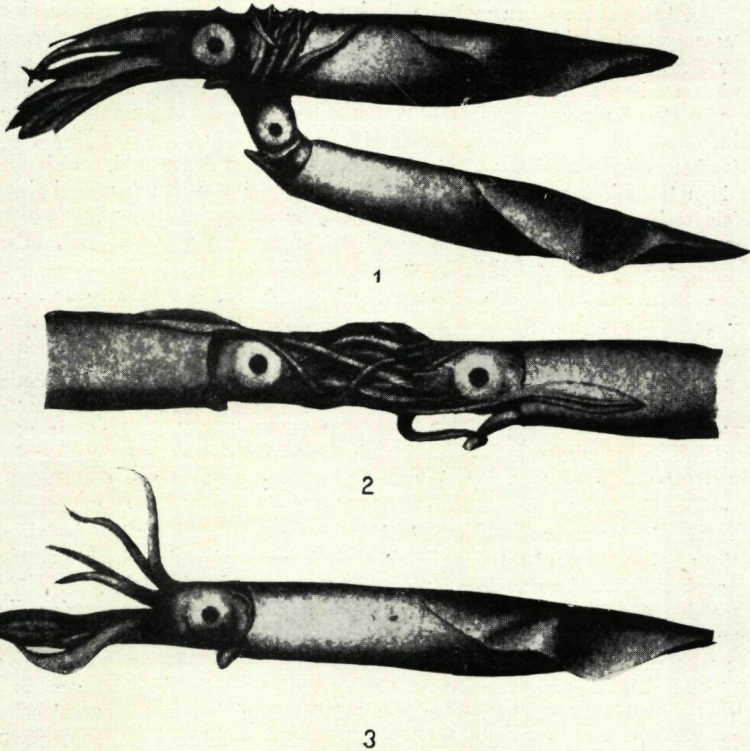


Fig. 73. (1) Paarungsstellung bei *Loligo pealei*, wenn die Spermatophoren in der Mantelhöhle des ♀ oder normal (2) an der Bukkalmembran des ♀ befestigt werden. Der Augenblick ist festgehalten, wo das ♂ mit der Spitze des Hectocotylusarms das Bündel der aus dem Trichter hervortretenden Spermatophoren ergreift. (3) ein paarungsbereites ♂ mit charakteristischer Haltung der Arme. (n. DREW).

ihm ein Paar. Die Chromatophorenreaktionen, die Körperstellungen und die Bewegungen, die zusammen das männliche Balzverhalten charakterisieren, sind ein optisches Signal: „Begatte nicht, ich bin ein ♂!“ Zeigt eine *Sepia* dieses Signal nicht, so gilt sie als ♀. Obgleich es im Aquarium öfters ♂♂ gibt, die das Signal nicht geben und als ♀♀ betrachtet werden, wird dies im Freien nur ausnahmsweise geschehen, da nichtbrünstige ♂♂ in der Fortpflanzungszeit draußen vermutlich kaum vorkommen. Eine besondere Änderung des Verhaltens des Weibchens, ein Auslöser ihrerseits, ist für die Paarbildung nicht notwendig. Die Duldung der Begattung ist die einzige Reaktion zur Paarbildung seitens des ♀. Durch die Flucht des ♀ kann die Paarbildung unmöglich gemacht werden. Die Balzreaktion übt

eine stärkere auslösende Wirkung auf das ♂ aus als auf das ♀. Nur das ♂ hält das Paar zusammen. Das Zusammenbleiben des Paares kommt nicht durch persönliches Erkennen, sondern dadurch zustande, daß ein ♂ einem ♀ immer genau folgt.

Bei Loliginiden leben mehrere ♂♂ und ♀♀ in Trupps auch bei der Paarung und Eiablage zusammen. Doch scheinen nur die stärksten ♂♂ zur Begattung zu kommen. Das geschlechtlich erregte ♂ nimmt gewöhnlich eine bestimmte Haltung ein, indem die Arme nicht starr in einer bestimmten Lage, sondern häufig, wenigstens die zwei oberen Paare, voneinander und den übrigen abgespreizt werden. Fig. 73 veranschaulicht dies bei *Loligo pealei*, n. DREW. Bei den pelagischen Arten finden sich die beiden Geschlechter in den Schwärmen, während von den benthonischen viele mehr einzeln oder in Kleintrupps leben. Das Zusammenfinden der Geschlechter erfolgt bei diesen, wie bei den Rossien zum Beispiel, mitunter an bestimmten Laichplätzen.

5. Begattung. Bei C. findet nie eine äußere Besamung im freien Wasser statt, vielmehr erfolgt nach vorangegangener Begattung (Spermatophorenübertragung) eine innere Befruchtung, selbst dann, wenn die Spermatophoren äußerlich am ♀ an der Bursa copulatrix, dem Aufenthaltsort der Spermatozoen nach dem Platzen der Samenüberträger, angebracht werden. Bei Octopoden wie Decapoden findet eine Paarung mit unechten Begattungsorganen statt. Die einzige Ausnahme macht *Chiropsis mega* Joub., bei dem das ♂ ein stark verlängertes, zum Begattungsorgan (Penis) gewordenes Ende des Gonodukts besitzt. Der Penis ragt als langer zylindrischer, halbsteifer, rosenroter Fortsatz mit herzförmiger Spitze, ventral des eine leichte Eindellung zeigenden Trichters, aus der Mantelhöhle hervor. Er dient zweifellos an Stelle des fehlenden Hectocotylus der Begattung. Bei der Begattung der Dibranchiaten werden die Spermatozoen stets in Spermatophoren, Samenpatronen, verpackt, von einem Arm, meist einem eigens dazu bestimmten, mehr oder minder modifizierten als Gonopodium dienenden Arm (Hectocotylus) übertragen. Bei den Octopoden ist es der rechte III. Bei den Sepiiden und Myopsiden ist ein Arm des I. oder IV. Paares hectocotylisiert. Bei den Sepiolaemorphen sind oft zwei Arme als Hectocotylusarme modifiziert. Vielfach kommen dazu noch „Hochzeits“-Arme. Von „Hochzeits“-Armen ist zu sprechen, wenn die Arme nicht direkt der Übertragung der Spermatophoren dienen, sondern nur als Klammerorgan (Apparatus fixator) oder Reiz- oder Drüsenorgane fungieren. Bei einer Reihe Oegopsiden fehlt eine Hectocotylisierung. Bei einer solchen zeigen sich dann in dieser Sippe ein oder zwei Ventralarme (IV!), wobei aber jeweils nur einer Verwendung findet, verändert.

Die Hectocotylisierung erstreckt sich meist auf die Saugnapfe, bezieht aber vielfach noch weitere Umgestaltungen am Arm ein.

a) Begattung bei Octopoden. Bei den Octopoden, besonders bei den Octopodiden, betätigt sich der Hectocotylusarm in Begattung und innerer Besamung, in dem er die Spermatophoren oder die Spermatoaphore in die Mantelhöhle des ♀ an dessen Geschlechtsöffnung oder an das Receptaculum seminis befördert. Der Hectocotylus als solcher zeigt stärkere

Veränderungen. Zwar sind die Saugnäpfe des Armes selbst normal ausgebildet, doch ist die Spitze frei von diesen und zu einem spatelförmigen Löffel (Ligula) umgestaltet; neu dazu tritt eine von einer Hautfalte begleitete Längsrinne (Canalis seminalis), welche den ganzen Arm von der Basis bis zum Endspatel durchläuft. Die Rinne erscheint quergestreift; ihr Beginn kann durch einen dreieckigen spitzen Zipfelfortsatz der Interbrachialmembran bzw. eine zugespitzte Zunge, Calamus, besonders hervorgehoben sein. Der Hectocotylus ist aus einem übertragenen Greiforgan zu einem Leitungsorgan geworden. Beide Geschlechter brauchen dabei gar nicht mehr in unmittelbare Körperberührung zu treten. Doch sind sich paarende Octopoden einander zugekehrt, wobei die Arme miteinander verschränkt sind. Die einzige Verbindung wird hergestellt durch den Hectocotylus. Weit streckt ihn das ♂ aus, betastet und streichelt mit dessen beweglicher Spitze den Körper des ♀ und läßt diese Spitze schließlich in die Mantelhöhle des ♀ eindringen, worauf eine Samenpatrone abgesetzt wird. Inzwischen ist wiederum eine Spermatophore aus der männlichen Geschlechtsöffnung ausgetreten. Die Öffnung selbst liegt auf einer ziemlich hohen muskulösen Papille (Penis), deren Beweglichkeit und Dehnungsfähigkeit es ermöglicht, die Spermatophore in den Trichter hineinzuschieben. Dieser übernimmt jetzt die Weiterbeförderung, er biegt sich mit seiner frei vorragenden Spitze nach dem rechts gelegenen Hectocotylus um und setzt die Spermatophore am Beginn der Armrinne ab. Alsdann tritt die Armmuskulatur in Tätigkeit; wellenförmig verlaufen Kontraktionsbewegungen über den Arm dahin und schieben peristaltisch die Spermatophore in die Rinne weiter bis zum Endspatel. Dieser drückt dann die Spermatophore an die weibliche Geschlechtsöffnung an; die äußere Hülle der Samenpatrone birst entweder gleich danach oder später auseinander und ihr Spermainhalt fließt in den Eileiter über. Spermatophoren werden sowohl an der rechten wie an der linken Geschlechtsöffnung des ♀ abgesetzt. Der ganze Vorgang der Begattung dauert im Gegensatz zu Decapoden lange, bei *Octopus vulgaris* 1 Std. 35 Min.. (n. RACOVITZA).

Nur bei den Tremoctopiden und Argonautiden löst sich der Begattungsarm als freibeweglicher Hectocotylus ab. Bekanntlich hielt man den Arm für einen Parasiten (*Hectocotylus octopodis* Cuvier, *Trichocephalus acetabularis delle Chiaje*) im weiblichen Mantelraum, als man ihn dort auffand, dann für das bis dahin unbekannte ♂ selbst (KÖLLIKER). Den Namen Hectocotylus behielt er auch weiterhin, nachdem H. MÜLLER, 1852, den wirklichen Sachverhalt aufgeklärt hatte. In der Mantelhöhle des ♀ können sich oftmals mehrere Hectocotyli vorfinden. Bei allen anderen Octopoden bleibt der hectocotylierte Arm im Zusammenhang mit dem männlichen Körper.

Bei Octopoden werden nur mäßig viele, wenige oder gar nur eine Spermatophore gebildet. Ihre Größe wechselt beträchtlich je nach Art. Am oberen Ende des Ovidukts, jedoch dem Ovarium nicht eng anliegend, liegt eine Verdickung der Ovidukt wandung vor. Die Spermatophoren dringen bis an den unteren Rand dieser Verdickung („Vagina“) vor, nicht aber in diese ein (Receptaculum seminis). Bei den Arten, bei denen eine Befruchtung der Eier innerhalb des Oviduktes stattfindet, scheint ein Zufluchtsort für die Spermatozoen notwendig zu sein. Sind keine ausgebil-

deten Receptacula vorhanden, so ist wenigstens die Wand des Eileiters stark gefaltet, weshalb die Spermatozoen sich in den Spalten festsetzen können und so der Gefahr entgehen, von den austretenden Eiern wieder hinausgedrängt zu werden. Bei Arten, deren Eier außerhalb des Eileiters befruchtet werden, sind derartige Vorrichtungen nicht nötig, jedoch bestimmte Felder oder gar Taschen zur Aufnahme der Spermatophoren bzw. der Spermatozoen vorhanden. Kopulation von *Octopus vulg.* findet n. BELONOSCHKIN im Herbst, Ovulation und Befruchtung im Frühjahr statt.

Eigenartig sind die Spermatophoren von *Eledone cirrosa*, die im ausgestülpten Zustand wegen der Besetzung mit Haaren Ähnlichkeit mit Acanthocephalen haben. Durch die zahlreichen Widerhaken werden die Spermatophoren bei jeder Kontraktion des Eileiters vorwärts getrieben. Im Ovar gelangen die Spermatozoen durch Ruptur der Wandung der Spermatophoren („Spermatange“) nach außen und befruchten die Eier. Die Spermatophoren entstehen beim Herausquellen des Sperma aus dem ausgestülpten distalen Teil der Spermatophore. Unmittelbar darauf werden sie von einer zarten Hülle umgeben. Auf Grund der Befunde an den ♀♀ wird angenommen, daß diese Hüllen in der Manteltasche des ♀ gesprengt werden und daß dort die Befruchtung der Eier im Augenblick der Ablage stattfindet. In einzelnen Fällen finden sich bis 50 Spermatophoren im Ovar.

Da es (n. NAEF) bei den Octopoden nicht auf eine Überwältigung des ♀ ankommt, herrschen bei diesen im Geschlechtsleben mildere Sitten, die ihr Extrem bei den Argonautiden erreicht zu haben scheinen (Zwerg-♂♂). Doch geht der Begattung von *Octopus vulg.* vielfach ein Kampf oder Liebesspiel der beiden Geschlechter voraus (KOLLMANN, BERGMANN, SCHMIDTLEIN, JAECKEL jr.). Auch kämpfen bei dieser Art die ♂♂ miteinander um den Besitz des ♀ (HEMPELMANN). Das ♀ sträubt sich besonders dann, wenn es nicht brünstig oder schon begattet ist. Bei Störungen bei der Begattung rollt das ♂ einen der oberen Arme auf und schwingt ihn drohend umher; tiefdunkle Färbung bekundet dabei seinen Unmut.

b) Begattung bei Decapoden. Bei den Decapoden läuft die Begattung mehr auf ein Überwältigen des ♀ und eine mehr oder minder plötzliche und gewaltsame Übertragung und Befestigung der Spermatophoren hinaus. Bei *Loligo pealei* z. B. ergreift das ♂ im Schwimmen ein ♀ von deren Unterseite her und umschließt es mit seinen Armen, die Verfärbung (Dunkelwerden) zeigen, in der vorderen Mantelregion. Sobald dadurch fester Halt am Körper des ♀ gefunden ist, fährt der linke (hectocotylierte) Arm des ♂ an die eigene Trichtermündung und entnimmt dieser die Spermatophoren, die inzwischen von der innerhalb der Mantelhöhle gelegenen röhrenförmig verlängerten männlichen Geschlechtsöffnung (Penis) in den Trichter geschoben und dann an dessen Spitze zutage getreten sind. Bei der Spermatophorenübertragung stellt der hectocotylierte Teil des linken Ventralarmes eine rinnenförmige Verbindung zwischen dem Trichter des ♂ und der Bursa copulatrix des ♀ her. Dieser Vorgang vollzieht sich in kürzester Zeit, ausreichend, um die Samenpatronen äußerlich am ♀, auf der dorsalen Seite der ventralen Zipfel bzw. einem hufeisenförmigen Saugnapf der inneren Bukkalmembran unter dem Mundkegel zu befestigen. Bei *Loligo pealei*

werden manchmal auch Spermatophoren in die Mantelhöhle abgesetzt, und zwar bei solchen ♀♀, die unmittelbar vor der Eiablage stehen (n. DREW). Bei *Loligo vulgaris* erfolgt Begattung nicht nur in typischer Decapoden-Begattungsweise (Mund an Mund), sondern auch von oben und unten her durch übereinanderschwimmende Tiere. Bei Tageslicht erfolgt kaum Paarung. Bei den Helder setzen die ♂♂ von *Loligo vulg.* ihre Spermatophoren ausschließlich auf die Mundmembran des ♀ ab, wo sich die Bursa (Spermatheca, Receptaculum seminis) befindet. Diese Tasche ist bei den allermeisten Sommerweibchen mit Sperma gefüllt. Aus dem Vorkommen frisch abgesetzter Spermatophoren kann gefolgert werden, daß die ♀♀ während des ganzen Sommers begattet werden, und zwar im Anfang und zu Ende dieser Jahreszeit etwas weniger als in der Mitte (TINBERGEN et VERWEY). Bei *L. forbesi* erfolgt Anheftung der Spermatophoren ebenfalls ausschließlich am Munde. Grundsätzlich in der gleichen Weise erfolgt die Samenübertragung bei *Sepia off.*, wo die Geschlechter sich Mund an Mund mit ihren Armen umschlingen und das ♂ seine Spermatophoren bündelweise an der Bursa copulatrix, einer kranzförmigen Tasche um den Mundkegel des ♀, unterbringt. Bei der Begattung greift das ♂ das ♀, meistens von der Seite nahend, beim Kopfe oder manchmal, besonders wenn es in großer Eile herangekommen ist, beim Rumpf. Es ändert die Haltung seiner Arme, bis es mit seiner Körperachse in die Verlängerungslinie der Körperachse des ♀ gerät. Sobald es den Kopf des ♀ umfaßt (bisweilen schon vorher), schlägt das ♀ seine Arme zurück. Schlägt dieses die Arme nicht zurück, so gelingt die Begattung nicht und das ♂ läßt bald ab. Die Begattung verläuft ohne jeden Kampf. Bei einer gelingenden Begattung hält das ♂ mit den drei ersten Armpaaren den Kopf des ♀ fest, wobei seine Arme mit denjenigen des ♀ alternieren. Beim Anfang der Begattung sind die ventralen Arme des ♂ mit ihren Spitzen am ♀ verbunden oder hängen lose; Tentakel sind nicht beteiligt. Nachdem die Tiere, deren sonst eng zusammengezogene Augen groß, erweitert, rund und starr, bei schwarzer und glänzender Pupille werden, ganz kurz in dieser Stellung verharren haben, bringt das ♂ die Trichteröffnung zum basalen Teil der Oralkante des linken Ventral-(IV.)-armes, eben der hectocotylierten Stelle. Diese Kante bildet wie die Kanten der Arme, welche die Saugnäpfe tragen, im Leben immer eine rinnenförmige Längsfalte. Solange der Trichter mit dem linken Ventralarm verbunden ist, hängt der Arm frei. Das Tier gibt kurze Wasserstöße aus dem Trichter. Kurz darauf löst sich der Trichter vom Arm, an dessen Basalteil weiße Spermatophoren, wohl durch Schleim verbunden, hängen. Ob die Rinne des Armes Spermatophoren enthält, konnte nicht festgestellt werden (TINBERGEN). Der Arm wird jetzt vorwärts gestreckt und sein basaler Teil zwischen die ventralen Arme des ♀ gebracht, in dem der Spitzenteil meist frei hängt. Ob bei diesem Vorgang derselbe Teil des Armes, der in Verbindung mit dem Trichter gestanden hat oder ein weiter distal liegender die Mundmembran des ♀ berührt, war von TINBERGEN nicht festzustellen. Nach etwa 2 bis 5 Minuten läßt das ♂ das ♀ los. Beide Tiere spritzen mit einigen Stößen des Trichters Wasser zwischen die Mundarme und schwimmen davon, meistens in der charakteristischen Aufstellung: ♂ oben, ♀ unten. Die Begattung bei *Sepia* wird,

namentlich wenn die Temperatur nicht unter 14° fällt, häufig, bis viermal in 12 Stunden, wiederholt (GRIMPE).

Die Fläche der Mundmembran des *Sepia*-♀ zeigt ein verzweigtes, ziemlich einfaches System von $\pm$ abgerundeten Kammern und Kanälchen, die ganz mit Sperma angefüllt sind und durch enge Ausmündungen mit dem gleichfalls engen Zuführungsrohr, welches sich an der dorsalen Oberfläche der Mundmembran nach außen öffnet, kommunizieren. Die mit Flimmerepithel ausgekleideten Spermakammern haben nur eine enge Verbindung mit dem Zuflußrohr, womit ausgeschlossen ist, daß die Flimmerbewegung einen Einfluß bis außen ausüben kann. Die Spermatozoen schwimmen also aktiv in die Kammern. Um die Spermakammern herum liegt eine Muskelschicht, die vermutlich ihre Entleerung bewirkt. Die Spermatophoren selbst entleeren durch Aufquellung im Seewasser ihren Inhalt. Nach dem Zerplatzen der Spermatophoren werden daraus kleine birnförmige Säckchen.

Bei *Sepiola*, *Sepietta* und den Rossien ist jedes Armpaar des ♂ in spezifischer Weise für Begattungszwecke differenziert. Es sind vor allem die Näpfe und deren Polster, die Modifikationen dieses Sinnes zeigen. An den Latero-Dorsalarmen tritt eine starke Vergrößerung der mittleren Näpfe (der einen oder beiden Reihen) auf. Das gleiche gilt von den Ventralarmen. Beide zusammen stellen einen kräftigen Apparatus fixator dar, mit dem sich das ♂, das nicht immer größer zu sein braucht als das ♀, an diesem bei der Copula festklammert. Diese findet derart statt, daß das ♀ auf den Rücken geworfen wird oder, was in der Bezogenheit des Hectocotylus zur Bursa copulatrix auf dasselbe hinauskommt, indem das ♂ das ♀ von unten her erfaßt und auf den Rücken legt, also von unten her begattet (deshalb Hectocotylus auf der Dorsalseite). Dasselbe scheint der Fall zu sein bei manchen Teuthiden mit dorsal hectocotylierten Armen. Die Laterodorsalarmer des ♂ werden über den Rücken geschlagen und an den Mantelseiten des ♀ angeheftet, während gleichzeitig die Ventralarme die entsprechenden Arme des ♀ fassen. Die Funktion der Ventralarme steht in direkter Korrelation zu der der 3. Arme. Diesen fehlt ein Apparatus fixator völlig; dafür sind sie basal stark verdickt und wenig proximal der Mitte mit einer kräftigen Flexur (Fl. convexa) ausgestattet. Diese wieder korrespondiert mit dem Dens quarti, dem modifizierten Polster des 1. Napfes der Dorsalreihe des 4. Armes. Beide Ventralarmpaare bewirken eine Herabziehung der Arme des ♀, das dadurch an einer Benutzung des Trichters und deshalb am Wegschwimmen gehindert wird. Der 3. Arm findet ein Widerlager an dem erwähnten Zahn des 4. und wirkt als Apparatus constrictor, als „Bändiger“ der Arme des ♀. Die Hauptrolle bei der Copula spielen die Dorsalarmer. Beide werden dabei in die Mantelhöhle des ♀ eingeführt, wenn auch gewöhnlich nur der linke (der eigentliche Hectocotylus) aktiv an der Übertragung der Spermatophoren beteiligt ist. Dieser Arm (bei *Sepiola atlantica* zeigt er die stärkste Modifikation) besitzt proximal zunächst den Apparatus copulator; auf ihn folgt die dorsal gelegene Flexura sigmoides, die es dem Arm gestattet, eine starre, mehr als rechtwinklige Beugung vorzunehmen, um dem Apparatus copulator „Ellenbogenfreiheit“ für die Befestigung der Spermatophoren in der Pharetra, dem hinteren Teile der Bursa copulatrix, eine Hauttasche neben der

Oviduktmündung, des ♀ zu verschaffen. Distal findet sich endlich auch an diesem Arm noch ein kräftiger Apparatus fixator zur Befestigung an der Innenwand des Mantels des ♀. Der Apparatus copulator ist höchst kompliziert und baut sich aus dem stark und eigenartig modifizierten Polstern mehrerer Haftorgane beider Nappreihen auf. Unter ihnen spielen besonders zwei an der Ventralseite die Hauptrolle, der Hallux und der Dactylus. Beide sind nappflos; der erstere ist stämmig und mit einem umfänglichen, reich vaskularisierten und wahrscheinlich schwellbaren Anhang (*Morchella*) versehen. Der Dactylus dagegen ist schlank und in der Längsrichtung des Armes ringförmig eingekrümmt. In der so entstehenden Konkavität fand GRIMPE Bündel unexplodierter Spermatophoren. Hier ist also der Ort, wo die Spermatophoren zuletzt lagern, kurz bevor sie bei der Copula mittels Hallux und Dactylus im Köcher der Bursa des ♀ befestigt werden (GRIMPE). Chromatophoren und Flossen sind bei der Copula, die etwa 8 bis 10 Minuten dauert, in lebhafter Tätigkeit.

Bei Oegopsiden verläuft die Begattung recht kurz. Meist erfolgt diese mit aneinander gepreßten Mundöffnungen, derweil die Partner mit verschlungenen Armen schwimmen. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß gerade bei der nektobenthonischen *Todaropsis* die Hectocotylierung und sonstigen Veränderungen der beiden Hectocotylusarme recht stark ist. Bei den meisten Arten werden wohl, wie bei *Ommatostrephes*, die Spermatophoren an der Bukkalmembran des ♀ befestigt. Bei *Illex coindetii* finden sich Spermatophoren in der Mantelhöhle des ♀ (LO BIANCO), nahe der Oviduktmündung (MACHADO).

Als besondere Hilfseinrichtungen, außer einzelnen vergrößerten Saugnapfen, sind bei vielen C. Drüsenleisten und Drüsenfelder an den Hectocotylen vorhanden, wie etwa bei *Rossia* und *Loligo*. Ihr Sekret mag bei der Befestigung der Spermatophoren am weiblichen Körper eine Rolle spielen. Alle Epithelien, die mit den Spermatophoren bei deren Transport in Berührung kommen, sind überaus drüsenreich.

Bei Decapoden werden gewöhnlich sehr viele Spermatophoren gebildet. Die Spermaausstoßung erfolgt rein physikalisch, indem die einzelnen Anteile der Samenpatrone unterschiedliches Quellungsvermögen haben. Die äußere Hülle ist für Flüssigkeiten, speziell für Seewasser, durchlässig, möglicherweise auch für Nährflüssigkeit (?) aus den Epithelzellen der weiblichen Leitungswege, da es bei *Octopus* vorkommt, daß die Spermatozoen mit den Köpfen in den Follikelzellen unreif und in Bündeln zusammenliegen, und mitunter lange vor dem Befruchtungsfähigwerden der Eier in den weiblichen Körper hineinbefördert werden (BERGMANN). Bei *Loligo* wird die Inaktivität der Spermatozoen durch Sekrete von Becherzellen als unicellulären Drüsen an der inneren Wand der Spermatheca bewirkt. In Seewasser erhalten sie ihre volle Beweglichkeit, werden aber wiederum nach wenigen Augenblicken Kontakt mit dem Saft des Spermatheca-Inhaltes ($\text{pH} = 6,06$) immobilisiert (VAN OORDT). Bei *Sepioida atlantica* betätigt sich der Explosionsmechanismus im Laufe von etwa 10 Minuten in drei Phasen.

Die Anheftung der Spermatophoren am ♀ ist von Art zu Art unterschiedlich; an der Mündung der weiblichen Leitungswege bei den Octopo-

den, in Falten unter der Haut oder in der Vagina am Receptaculum seminis; ähnlich bei Rossien und vielen Sepioliden in der sog. Pharetra; an der ventralen Bukkalmembran in der Bursa copulatrix, bei Sepiiden, einigen Sepioliden, den meisten Loliginiden, in der Mantelhöhle (zuweilen bei *Loligo pealei*), bei den meisten Oegopsiden, nur bei einigen an der Mundmembran. Ganz abweichend wird bei *Chaunoteuthis mollis* der Spermatophor durch eine Wunde des Mantels beim ♀ eingeführt. Jedenfalls findet er sich in Rillen auf der rechten und linken Ventralseite des Mantelsackes, durch die Ventralarme des ♂ an diese Stellen gebracht, wo er sich dann selber einräbt. Daß sich bei *Sepia officinalis* Spermatophoren in der weiblichen Mantelhöhle fanden (LAFONT), dürfte, wenn nicht ausgeschlossen, eine Ausnahme gewesen sein. Bei *Allorossia glaucopsis* fand sich einmal ein ♀ mit über dem einen Auge angeklebten Spermatophoren. Die sonderbare und von normalem Befund abweichende Befestigungsweise über dem Auge erklärt sich wohl damit, daß das Tier gerade bei der Begattung durch den Fang überrascht wurde oder bei der Begattung Widerstand geleistet hat. Bei *Rossia macrosoma* fand HOYLE die Befestigung der Spermatophoren unter der Haut der Augenregion des ♀, was ebenfalls unnormal ist. In einem Fall ragten Spermatophoren zur Hälfte ihrer Länge aus der Mantelhöhle, links neben dem Trichter, halbwegs unter dem Auge, eines wohl ebenfalls bei der Begattung überraschten ♀ von *Rossia macrosoma* heraus (GRIMPE). In anormaler Weise findet sie sich auch außerhalb der Mantelhöhle der ♀ bei *Rossia*, ja selbst unter der Haut eines ♂ (RACOVITZA). Bei *Loligo vulgaris* werden die Spermatophoren niemals in die Mantelhöhle des ♀, sondern in der Nähe der Spermatheca oder auf ihrer Wandung abgelegt. Auch bei *L. pealei* ist das meist der Fall, doch werden, besonders dann, wenn die Eier sehr kurz vor der Ablage stehen, die Spermatophoren in der Mantelhöhle des ♀ abgesetzt. Die genauen Vorgänge und Paarungsstellungen sind von DREW (1911 und 1919) beschrieben.

Wo die Applikation der Spermatophoren an der Mundmembran des ♀ erfolgt und die Eier nach ihrer fertigen Bildung beim Vorbeigleiten an dieser Stelle befruchtet werden, kann es sich vielleicht schon um den Übergang zu einer äußeren Befruchtung handeln.

Künstliche Befruchtung ist bei *Ommatostrephes sloani pacificus* durch MADOKA vorgenommen worden, geht aber über die Entwicklung in den ersten Stadien nicht hinaus.

6. Laichzeit. Die Laichzeit fällt, soweit bekannt, vor allem ins Frühjahr und in den Frühsommer, seltener in den Herbst, doch scheint es bei manchen Arten eine im Frühjahr und eine im Herbst laichende Rasse zu geben. Als Laichzeiten sind bekannt:

bei *Eledone cirrosa* das ganze Jahr (Februar—Mai), im Helgoländer Aquarium 4. X. 35, April Shetlands, bei Malmö 11. VII.; bei Port-Erin VII;

bei *Octopus vulgaris* im März (Banyuls), im Mittelmeer sonst von Mai bis August, selten Februar—März;

bei *Sepia officinalis* im südöstlichen Abschnitt der Nordsee Mai—Juli, bei Arcachon Frühjahr und Herbst;

bei *Rossia macrosoma* das ganze Jahr (IV, VI, IX, n. GRIMPE), Kattegat und Sund 25. I., 29. X., 17. VI., 4. VIII., norwegische Küste und Fjorde August, September; n. GRIEG, Trondhjem-Fjord Februar, Juli, Oktober, schottische Gewässer Januar, Februar, März, April, Juni, Juli in großer Tiefe, 315 m, im August, September, Oktober, bei Banyuls September (n. RACOVITZA), Neapel reif November (in Aquarien Januar bis März, Mai und August);

bei *Allorossia glaucopsis* zu verschiedenen Zeiten April—Juni, hauptsächlich im Juni, auch noch im Juli (norwegische Küste und Fjorde Mai bis August), schottische Küste März—Mai, Spermatophoren August, amerikanische NO-Küste August—September.

bei *Sepiolo atlantica* im östlichen Abschnitt der Nordsee im Herbst, im westlichen im Frühjahr, im mittleren Nordseegebiet im Frühjahr wie im Herbst;

in schottischen Gewässern reife Individuen hauptsächlich zur kalten Jahreszeit, Oktober—März;

bei *Sepietta oweniana* Spätsommer (nördliches Kattegat 10. VIII.);

bei *Sepietta neglecta* vollreif nördliche Nordsee 22. IV.;

bei *Loligo vulgaris* als Sommerlaicher Mai—August. Die Hauptmasse laicht an der belgisch-holländischen Küste, in der Deutschen Bucht sowie im Skagerrak und Kattegat im Mai und Juni (vgl. TINBERGEN et VERWEY). Ein Laichklumpen aus dem nördlichen Sund stammt vom 5. III. 31, auch von LÖNNBERG et GUSTAFSON (1934) wird Laich im März! aus dem Gullmarfjord angegeben;

bei *Loligo forbesi* als Herbstlaicher von Mitte Juni bis Anfang November (*moulinsi*) im holländischen Gebiet Mitte Juli, bei Helgoland im Herbst, außerhalb der Nordsee in südlichen Gebieten auch im April und Mai (*forbesi forbesi*);

bei *Alloteuthis subulata* im Frühjahr und Sommer (hauptsächlich V und VI), in der südlichen Nordsee Mitte Juli, im holländischen Gebiet, in der Deutschen Bucht und mittleren Nordsee hauptsächlich Mitte Juli. Im Limfjord bei Nisum-Bredning ist am 16. VII. 27 Laich gefunden worden, im Kattegat am 19. VII., 30. VII., 1. VIII. bis 16. VIII., also später als in der eigentlichen Nordsee;

als *f. autumnalis* im Spätsommer und Herbst;

bei *Ommatostrephes sagittatus* an der Nord-Ost-Küste Schottlands Juli—August.

Bei einigen Arten dauert die eigentliche Laichzeit im Mittelmeer länger als im Nordseegebiet, was auf einen Temperatureinfluß hindeuten könnte. Das ganze Jahr wird hier Laich gefunden von *Alloteuthis media*, von *A. subulata* im März, von *Loligo vulg.* November—August, hauptsächlich XI—XII, n. LO BIANCO Spätsommer und Herbst; Eier und Embryonen im März—April, von *L. forbesi* April—Juni, von *Sepia officinalis* Anfang Januar bis Anfang Juli (Ligurisches Meer), XII—VII (Neapel), von *Sepia elegans* II, III, IX—XI, hauptsächlich Juni—August, von *S. orbignyana* März, von *Sepiolo*, *Sepietta* VIII—VI (Neapel), *Rossia macrosoma* I—III, mit unreifen Ovarien X—V, mit Spermatophoren in der Mantelhöhle III bis V (Neapel) V, VIII (Neapel); *Illex coindeli* (X—), III—V (Neapel).

7. Laichplätze. An Laichplätzen im Nordseegebiet ergeben sich folgende:

bei *Eledone cirrosa*, Regionen tieferen Wassers (mindestens von 30 m ab), in den schottischen Gewässern, der nördlichen und mittleren Nordsee, südwestliche norwegische Küsten, Skagerrak, nordöstliches Kattegat;

bei den mehr benthonisch lebenden Sepiaceen werden keine oder, abgesehen von *Sepia off.*, nur im geringen Umfange Laichwanderungen unternommen. Ablaichen erfolgt also an ihren sonstigen Aufenthaltsorten: bei *Sepia off.* in der südlichen Nordsee, an der belgisch-holländischen Küste, in der Deutschen Bucht und nordwärts bis ins Skagerrak;

bei den Rossien als Hauptlaichplätze der nördliche Fladengrund, das Bressay-Shoal-Plateau, die Winking- und Lingbank, auch entlang des Südrandes der Norwegischen Rinne, im Norden der Kleinen Fischerbank. Hier anscheinend nur *Allorossia glaucopis*. Auch im Kattegat wird Laich der beiden Arten gefunden. Die beiden Arten fehlen anscheinend ganz auf den Jütland im NW vorgelagerten Gründen, ferner auf Jubilee-Jütland-Tarbot und Monkey-Bank, merkwürdigerweise auch der Großen Fischerbank und den beiden Schlickbänken;

bei *Allorossia glaucopis* bei den Shetlands auf Sand bei 132 m, bei 58° 30' N, 2° 30' W, westlich von Bressay-Shoal 130 bis 132 m, Fladengrund 152 m, Südwestrand der Norwegischen Rinne 114 bis 125 m, Norwegische Küste und Fjorde nach NORDGAARD und GRIEG in gleich großen Tiefen, nördliche Nordsee, im Kattegat;

bei *Rossia macrosoma* nördlich Fladengrund 100 bis 130 m, südöstlich von Bressay-Shoal 110 bis 121 m auf schlickigem Grund, Moray-Firth 47 bis 75 m auf rauhem Grund, Kattegat, norwegische Fjorde, nördlich bis zum Trondhjemsfjord in 90 bis 600 m, in schottischen Gewässern von 41 bis 315 m, bei Banyuls in 100 bis 163 m auf feinem oder kiesigem Sand; im Firth of Forth noch bei 8 m Wassertiefe;

bei *Loligo vulgaris* an der belgisch-holländischen Küste, in der Deutschen Bucht, an der dänischen Westküste, an der südwestnorwegischen Küste (Norheim-Sund), im Skagerrak, Kattegat bis zum nördlichen Sund;

bei *Loligo forbesi* nördliche Nordsee, schottische Küste (vor Aberdeen), norwegische Fjorde (z. B. Farsund, Oslofjord), mittlere Nordsee, Filey Sands, Deutsche Bucht, Helgoland, im Skagerrak und Gullmarn, jedoch bisher nicht vom Kattegat; angetriebener Laich bei Walcheren 17. VII. 1934.

bei *Loligo spec.* südliche Nordsee (West-Hole, 28 m);

bei *Alloteuthis subulata* etwa in den Gebieten, wo auch *Loligo vulg.* laicht. Meldungen liegen vor aus der südlichen Nordsee (Teekessel-Loch), von Helgoland, der Deutschen Bucht, dänischen Westküste, dem Limfjord Westteil, südlichem Skagerrak bis zum nordwestlichen Kattegat.

8. Eiablage. Von den für das Gebiet nachgewiesenen Kopffüßern sind alle ovipar. Eiablage indes ist hier nur für wenig Arten bekannt geworden.

8a. Eiablage bei Octopoden. Bei den Octopoden werden die Eier in Haufen und Klumpen abgelegt. Bei *Eledone cirrosa* erfolgt die Eiablage morgens und abends. Der Vorgang wird sehr anschaulich von JOUBIN (1888) geschildert. Bei der Ablage wird *E.*, die eine charakteristische

Armhaltung während der ganzen Laichzeit aufweist, unruhig und beginnt sich heftig zu rühren; sie führt die Spitze einiger Arme in die Mantelhöhle und bewegt sie dort lebhaft hin und her, wobei diese anscheinend die den Grund der Mantelhöhle ausfüllende Ovarialmasse betasten. Das Tier zieht darauf die Arme zurück, bleibt für einige Augenblicke ruhig und schickt sich dann an, heftig alle seine Arme rund um den Kopf zu bewegen. Nach einer Pause, während der ausgeatmet wird, atmet es stark ein. Bei klaffendem und sich stark verlängerndem Trichter ist dann der Augenblick des Laichens gekommen. Zunächst tritt ein weißlicher Tropfen aus dem Trichter und wird auf die vorgesehene Unterlage gebracht. Der Tropfen wird von kleinen Saugnäpfen beknetet und abgeflacht. Daraufhin werden die einzeln aus dem Trichter gleitenden Eier mit Hilfe der Saugnäpfe an die vorbereitete Unterlage angeheftet. Eine ähnliche Beschreibung gibt GRAVELY, 1909. Die Eikapseln selbst haften mit einem Faden an einem größeren, der Unterlage aufsitzendem Zentralfaden. Die Länge des Geleges ist 4 cm, die Anzahl der Eier bis 30, wobei sich die Zahl mit jedem weiteren Gelege vermindert. Nach JOUBIN werden im ganzen 600 bis 700 Eier abgesetzt. Jedes ♀ legt n. ISGROVE etwa 30 getrennte Laichklumpen mit je 25 bis 30 Eiern ab. Bei nur 4 bis 6 Kapseln bilden die hornigen Stiele, mit denen sie untereinander befestigt sind, die Hauptachse des Geleges. Dieses ist größer als das von *moschata* (Sätze von 2 bis 4 Eiern, n. NAEF, 1928).

Die Kapseln sind weißlich, durchscheinend und laufen in einen langen, leicht gekräuselten Faden aus. Durch ihren gelben Inhalt erscheinen die Eikapseln gelblich. In der äußeren Form ähneln sie bei *cirrosa* denen von *moschata*, doch sind die Kapseln gegen den Endfaden nicht so deutlich abgesetzt, sondern hier zugespitzt; ihr Querschnitt ist kreisrund (HERTLING). Die Größe des Eies beträgt 7 bis 8 mm (JOUBIN). Der durch kleineigen Laich charakterisierte *Octopus vulgaris* erzeugt mehrere Tausend, bei Neapel bis etwa 100 000, bei Tunis 150 000, in durchsichtige Kapseln eingebettete Eier ($2,5 \times 1,5$ mm). Das ♀ übernimmt an dem umfangreichen Gelege Brutpflege. Das Laichen vollzieht sich (Engl. Kanal) bei Mindesttemperaturen zwischen 16–11,5° C innerhalb der 10-m-Linie und kann sich über zwei Monate hinziehen (Anfang Mai bis Anfang Juli). Das Schlüpfen erfolgt einen Monat später (vgl. REES et LUMBY). ARISTOTELES war der erste, der nachgewiesen hat, daß der Polyp über seinem Gelege brütet. Das ♀ schützt es und bspült es mit frischem Atemwasser. Während dieser Zeit wird keine Nahrung aufgenommen. Meist wird der traubenförmige Laich in das Steinnest oder die Höhle abgelegt und mit dem Körper bedeckt. *Octopus vulg.* bei Tunis, der im Oktober brütet, baut für das Gelege kein Nest. Die Eier werden auf dem Rücken der Mutter gehalten, wobei sie von zurückgeschlagenen Armen umklammert werden, in ähnlicher Weise wie bei *Octopus cyaneus* (Australien), *Paroctopus appolyon* (Kalifornien). Bei letzterem werden die 45 000 bei Nacht abgelegten Eier zwischen den zurückgeschlagenen, einen schützenden Korb um sie bildenden Armen der Mutter umschlossen und bewahrt. Die schlanken Armden der Mutter sind in unablässiger Bewegung und tasten die Eier ab, verschieben sie behutsam und entfernen jeglichen Unrat, der etwa auf sie gefallen ist. Das Atemwasser für die Eier

wird durch den Wasserstrom aus dem Trichter in Bewegung gesetzt. Die etwa 9 Wochen lang brütende Mutter stirbt wenige Tage nach dem Schlüpfen der Jungen, wobei sie stark abgemagert und erschöpft, bis zuletzt noch über leeren Eikapseln wacht. Bei vielen Octopoden findet sich eine wohl entwickelte Tendenz, den Laich innerhalb von Hohlräumen unterzubringen. Bei *Paroctopus digueti* (Kalifornien) z. B. wird der Laich unter leeren Muschelschalen deponiert und bewacht, bei *Octopus rugosus* (Florida) in Schwämmen abgesetzt und bebrütet. Bei *Tremoctopus violaceus* (Mittelmeer) werden die Eier noch im Segel der eigentümlich segmentierten Dorsalarms, bei *Argonauta* — in weiterer Steigerung — in einer dünnen, kalkigen von den segmentierten Armen ausgeschiedenen Brutschale (Papierboot), mit der das ♀ durch das Wasser gleitet, getragen, bei *Ocythoe tuberculata* und *Vitreledonella ingeborgae* (in der Tiefsee bei den Azoren) endlich im eigenen mütterlichen Körper (Viviparie) erbrütet.

Eledone und wahrscheinlich die beiden anderen Octopoden der Tiefe im Gebiet betreiben keine Brutpflege. Dafür haben sie große, besonders dotterreiche Eier in kleinen Gelegen, meist an Steinen und Felsen.

Sh. Eiablage bei den Decapoden. Alle Sepioiden, die Mysopiden wie die Loliniden, setzen ihren Laich an ein Substrat (feste Gegenstände), einige Sepioliden in Hohlkörper, die Oegopsiden dagegen frei ins Wasser ab.

Die Eier von *Sepia off.* werden eines nach dem anderen abgesetzt. Die erste Andeutung, daß ein ♀ Eier ablegen wird, ist meistens ein schleimiger Tintenstreifen, der dem Trichter entquillt. Kurz darauf nimmt das Tier eine charakteristische Stellung ein. Die Fangarme werden hinunter geschlagen und zusammengeschlossen. Es wird ein Raum gebildet, dessen Boden also von den flach aneinander gelegten ventralen, und dessen Gewölbe von den übrigen sechs Fangarmen hergestellt wird. Im Augenblick des Austretens eines Eies aus dem Körperinnern wird der Trichter zwischen den Basen der Ventralarme anliegend weit vorwärts in den gebildeten Raum gestreckt. Seine Öffnung tritt zwischen den 4. Fangarmen hervor. Im Widerspruch zu GRIMPE und BOTT, daß die drei Komponenten, das gelbliche eigentliche Ei (3 bis 7 mm Ø), die von den Nidamentaldrüsen gelieferte Schleimmasse und die tintenhaltige Außenschicht, nacheinander durch den Trichter geblasen werden, war durch TINBERGEN nicht festzustellen. Das Ei verläßt vollständig ausgebildet den Trichter; die Produkte der verschiedenen Drüsen werden also in der Mantelhöhle zusammengefügt. Das aus dem Trichter gleitende Ei kommt danach langsam an der Bursa vorbei, wo es durch die sich immer im Schleim der Mundmembran befindlichen Spermatozoen durch die noch zarte Hülle hindurch befruchtet wird. Wahrscheinlich gelangen die Spermatozoen aus dem Receptaculum heraus in den Mundschleim durch Kontraktion der Muskeln der Kammerwände. Das befruchtete Ei wird eine Weile vom ♀ in den Mundarmen umhergetragen. Nähert es sich der Stelle, wo das Ei abgesetzt werden soll, so verlängert es die sessilen Arme, bläst einige Male mit dem Trichter zwischen die Eier, welche bereits von ihm oder anderen ♀♀ abgelegt worden sind und vollführt mit den Spitzen der Fangarme eine hin- und herpendelnde Bewegung, genau an der Stelle, wo es sein Ei ablegen wird. Darauf weicht es um einige Zentimeter zurück, immer den Platz im

Auge behaltend und gibt einige Anstrengungen und Zuckungen, die augenscheinlich die Austreibung des Eies bezwecken, zu erkennen. Ähnlich wie JOUBIN (1888) beschreibt PRUVOT-FOL eine Art „Tanzschritt“ der *Sepia* (Monaco), wobei die beiden unteren und größeren Arme, die hängend gehalten waren, sich einer nach dem anderen verkürzen und abwechselnd einander kreuzen, was vier- bis sechsmal wiederholt wird und den Zweck zu haben scheint, die Sekretion der Nidamentaldrüsen zur Umhüllung des Eies anzuregen. Nach einiger Zeit, während der keine andere Bewegung als die ständige Undulation des Flossensaumes der *Sepia*, die sich an der erwählten Stelle hält, zu sehen ist, entweicht ein leichtes kleines schwärzliches Wölkchen, was anzeigt, daß *Sepia* im Begriff ist, ihr Ei zu schwärzen. War die Bewegung bisher langsam und schwach, kaum wahrzunehmen, so stürzt sich nun *Sepia* auf die Ablegestelle, die es eng mit den unteren zusammengefalteten Armen (ähnlich wie verschränkte menschliche Finger) umfaßt und das Ei mit einem dicken breiten Ring befestigt. Nach dem Ankleben des Eies zieht sich das ♀ regelmäßig ein Stück zurück und reinigt, bevor ein neues Ei aus dem Trichter tritt, die Berührungsflächen des Körpers bei der Eiablage von ansitzenden Sekretresten, die in Gestalt schwärzlicher Fetzen abschwimmen. Die dunkle, fast schwarze Färbung der Eier wird durch Tintensekret bestimmt. Doch kommt es vor, daß diese hell bleiben, eine durchaus nicht seltene Erscheinung, die auf vorübergehender Leerung des Tintenbeutels beruht.

Während des Umhertragens hat das Ei noch immer die stumpf-ellipsoide Gestalt, mit der es aus dem Trichter kommt. Beim Ablegen ändert sich die Form, indem die Armspitzen die Sekrethülle in Zipfel ausziehen. An der einen Seite wird das Ei ganz zugespitzt, an der anderen bekommt es zwei um das ästige Substrat gebogene Aufhängebänder (n. TINBERGEN), werden also nicht (im Gegensatz zu GRIMPE und BOTT) vor dem Absetzen gebildet. Nachdem sich die Eier einige Stunden im Meerwasser befinden, werden sie schon erheblich härter. Nach einer Woche hat ihre Härte noch zu- und ihre Größe abgenommen. Das Ablegen der Eier erfolgt längere Zeit, z. B. einige Stunden und in ziemlich schnellem Tempo. Die kürzeste Zeit zwischen dem Absetzen zweier aufeinander folgender Eier war 1 Minute, sonst etwa alle 4 Minuten oder längere, aber etwa gleich große Intervalle. Die Eier werden auch nicht alle nacheinander, sondern mit Unterbrechungen, die einige Tage dauern können, und durch Kopulationen, Ruhepausen und sicherlich auch Nahrungsaufnahme ausgefüllt sind, abgelegt. Die Eiablage findet vielfach nachts statt. Das Anblasen der vorhandenen und damit in Bewegung geratenden Eier eines vorgefundenen Geleges ist nicht unwichtig. Doch werden auch unbewegliche Eier ohne oder zusammen mit beweglichen, angenommen. Außerdem blasen nicht alle ♀ ♀ zwischen die Eier, bevor sie mit der Ablage beginnen. Wenn noch keine Stelle zur Ablage gefunden ist, versuchen sie, durch Anschwimmen an die schwarzen weitgeöffneten Augen anderer Sepien (TINBERGEN) oder öfters an die schwarzen bewachsenen Schneckenhäuser von *Euarthria cornea* und kleine Aplysien, obwohl letztere dreimal größer als ein normales *Sepia*-Ei sind, ihr Ei anzubringen (GRIMPE). Die Wahrnehmung der Eier geschieht optisch und chemisch. Taktile Reize spielen bei der Anlockung wie bei der Prüfung so gut wie

keine Rolle. Die Gelege werden unbeachtet gelassen. Brutpflege kommt nicht vor. Während der ganzen Prozedur der Eiablage nimmt das ♂ keinen Anteil (bei Salambô angebliches Schmeicheln und Liebkosen des ♀ bei dieser Tätigkeit durch das ♀). ARISTOTELES meinte, daß der schwarze Tintenüberzug des Eies vom ♂ geliefert wird.

Sepia off. heftet ihre lackschwarzen, gestielten Zipfelbeeren an allerlei derbpflanzliches Substrat (Holzstengel, Blätter, Tange), aber auch an tierische Hartteile (Korallen wie *Antipathes*, *Gorgonia*, *Isidella*), an Wurmrohren, wie von *Spirographis* oder seltener an lebende bewegliche Objekte, wie See- und Schlangensterne, Krebse, Seepferdchen, Schneckenhäuser u. a., doch anscheinend nie an Muscheln und Steinen an.

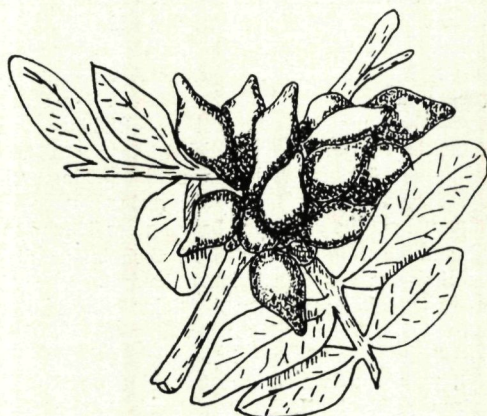


Fig. 74. Eier von *Sepia officinalis*, an einem ins Wasser gefallenem (Pistazien)-Zweig Neapel (n. JATTA).

Außer der bekannten in der Bildung der sog. Meerestrauben für den Frühsommer festgestellten Eiablage, 260 bis 300 Eier, in 2 bis 3 Tagen — von einem großen ♀ wurden einmal 452 Eier abgelegt (Helgoländer Aquarium) —, wurden auch von den gefangenen und in Fischkörben gehaltenen ♀♀ nach zwei Wochen Gefangenschaft wenig üppige Gelege nur von einigen Dutzend Eiern Ende November (bei Toulon, n. JULLIEN) abgelegt. Diese zeigen nicht mehr die Traubenform, vielmehr sind sie platt angeordnet und überziehen tapetenartig das Substrat, wobei die Eier eng aneinander abgesetzt und etwas polyedrisch abgeplattet sind (also wie bei *Rossia*).

Sepia orbignyana legt (im Mittelmeer) ihren Laich an Zweige von *Antennularia*, *Aglaophenia*, *Antipathes* u. a. Zoophyten auf detritusreichem, schlammigen Grund in 20 bis 100 m. Die Eier, Größe $5 \times 7,5$ mm, ähneln denen von *Sepia off.*, sind aber ein wenig verkürzt, von schwärzlicher oder brauner Farbe, selten auch ungefärbt und durchscheinend.

Die Eier von *Sepia elegans* sind oval (4×5 mm), von weißlicher Farbe, die ins bläuliche übergeht und werden in Schwämme auf Schlammgrund abgelegt.

Der Laich von *Allorossia glaucopsis* findet sich stets in weichen Schwämmen, besonders in *Pheronema*-, *Thenea*-, *Chalina*-, *Mycale*-Arten (vgl. ARNDT, 1913), auf mudigen und schlickigen Böden. Einschließlich der Membran ist das Ei $6 \times 6,9$ bis 7 mm groß, bei gelblich-weißer oder grauweißer Oberfläche. Es wäre gut denkbar, daß die Farbe des Schwammes bzw. des Bodens Einfluß auf die Färbung der Eier hat. Die Eier werden nur in kleinen Mengen (drei bei Island, n. BRUUN, in *Esperia*, zu 9 in *Mycale lingua* auf Bressay Shoal) abgelegt. Von Juni bis August erhalten die Eier weitentwickelte bis fertige Embryonen. Von den Embryonen in größeren Eiern von *macrosoma* unterscheiden sich *glaucopsis*-Embryonen durch bedeutend längere Arme. Außerdem haben die weiter entwickelten Embryonen nur 2 Reihen Saugnäpfe auf dem Arm. Sie weisen wie die Eier keinen Apicaldorn auf im Gegensatz zu *macrosoma*.

Bei *Rossia macrosoma* sind die Eier in undurchsichtige, derbe Kapseln von blaßbläulicher, lichtblauer (NORDGAARD) oder dunkler, bräunlich-violetter bis purpurbrauner Farbe gehüllt, im ganzen stets dunkler als *glaucopsis*-Eier. Sie sind fast kuglig, an ihrem distalen Ende ausgezogen zu einem schmalen Knöpfchen oder Vorsprung, den Apicaldorn, den auch die Embryonen als eine phyletische Reminiszenz aufweisen. Sie haften aneinander und an dem Substrat durch dünne, krepfenartige Membranen. Wo zwei Eier aneinanderstoßen, sind ihre Außenhäute abgeflacht und die Eier hängen so fest zusammen, daß es schwierig ist, sie zu trennen, ohne sie zu beschädigen. Die Eier werden in Hohlräumen von *Esperia* oder *Mycale lingua*, jedoch nur ganz selten in Schwämmen oder in leeren Schalen von *Cyprina islandica* (STEENSTRUP) untergebracht, sonst an Hydrozoen und *Filograna*-Röhren und an *Cyprina* (STEPHEN), meist auf festem Substrat, besonders auf leeren Muschelschalen (STEENSTRUP, NORDGAARD, GRIMPE) angeheftet. Ihr Laich, bis zu 50 Eiern (9 bis 10 mm), findet sich daher weniger auf Schlick als mehr auf Sand, Schill und selbst rauhem Grunde, wie denn überhaupt diese Art keine so ausgesprochene Schlickform zu sein scheint wie *Allorossia glaucopsis*. So werden außer Schalen von großen Muscheln auch Steine als Substrat genommen, wie ferner Schlacke (10 sm NW Kullen, 32 m, 29. X, 04, 20 Eier; oder an der Innenseite einer alten Tasse, Gilleleje Flak, 32 m, 25. I. 34, 50 Eier als einziger Laich eines einzigen ♀ befestigt [THORSON]). LO BIANCO gibt aus dem Golf von Neapel Laich der Art an den Zweigen von aus größerer Tiefe heraufgeholtten Korallen (*Isidella elongata* Esp.) an. Zuweilen erfolgt in Gefangenschaft die Eiablage auch an die Wände des Aquariums.

Die Eier von *Sepiolo atlantica* sind etwa 4 mm $\varnothing$ groß, stehen nicht in Schnüren, etwa gallertiger Konsistenz, sondern werden zu kleinen weißen Trauben an kleine Steine, an und in leere Muschelschalen, woran sie mit einem Scheibchen und ganz kurzstielig befestigt werden, abgelegt. Am oberen Ende des Eies befindet sich ein kleiner knopfartiger Aufsatz. Der äquatoriale Durchmesser beträgt etwa 2,5 mm, der Abstand vom Ansatz

bis zum Knopf etwa 3,5 bis 4 mm. Sie ähneln im ganzen einer kleinen Zitrone. Färbung der Eihüllen ist hellgrau. Die Eiproduktion als solche ist beträchtlich.

Bei *Sepietta oweniana* sind die Eier größer als bei *atlantica* und *scandica*. Die Laichklumpen bestehen aus etwa 130 kugeligen bis zitronenförmigen, durchsichtigen, farblos-bräunlichen Eiern ($4,3-4,4 \times 4,9$ bis $5,2$ mm). Sie waren im Fund von THORSON (10. VIII. 27) im Kattegat bei 8 m Tiefe an einem mit Algen umwachsenden Seegrasstück befestigt. Die

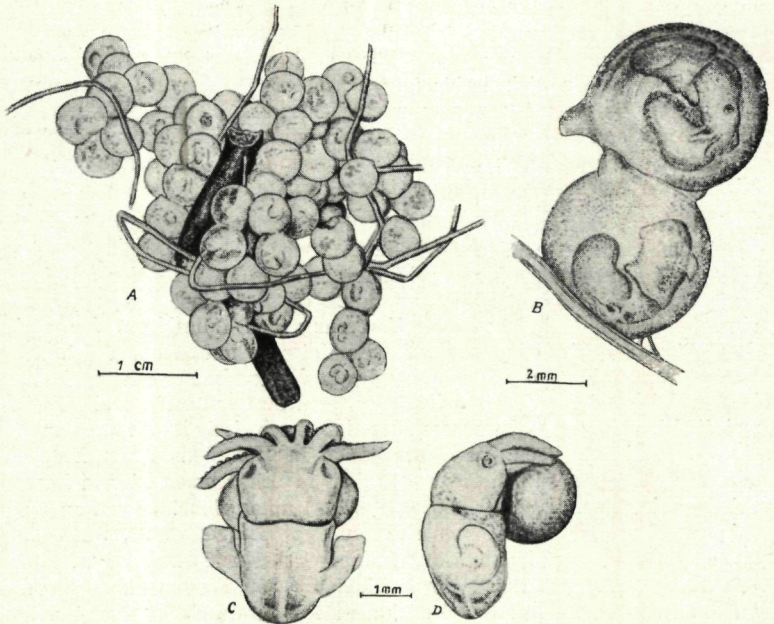


Fig. 75. *Sepietta oweniana*, A Gelege, B Eier und C u. D Embryonen (n. THORSON).

Kapseln haben sehr dünne Hüllen (im Gegensatz zu *Rossia*). Wo die Kapseln aneinanderstoßen oder an dem Substrat hängen, sind sie etwas abgeflacht und durch dünne Krempen verbunden. Die zitronartige Spitze wie bei einer Zitrone wird am distalen Ende jeder Kapsel angetroffen. Die Embryonen haben dasselbe Entwicklungsstadium in allen Kapseln und zeigen bereits die Merkmale der Erwachsenen trotz des noch vorhandenen Dottersacks ausgebildet.

Die Laichschläuche der Loliginiden bestehen aus der Oviduktgallerte, in der die Eier eingebettet sind, der gewickelten Nidamentgallerte, der sog. Außenhülle (diese ist bei den Einzeleiern von Sepiiden, Rossien und Sepioliden viel fester) und der Fixationsgallerte, die zum Anheften der Laichschläuche an das Substrat dient.

Bei *Loligo vulgaris* sind die Eier in farblose, undurchsichtige gallertige Schläuche von torpedo- oder zigarrenartiger Gestalt eingebettet. Ein ein-

ziges Gelege umfaßt ungefähr 50 Schläuche, die an eine gemeinsame Basis angeheftet sind. Wahrscheinlich werden die Nidamente auch hier nicht kontinuierlich, sondern in Abständen abgelegt. Auch können sich andere ♀♀ an der Bildung des Geleges beteiligen. Bei der Ablage sind die Schläuche kleiner; sie quellen später auf.

Unter Wasser ist ein einzelner Laichschlauch frisch durchschnittlich 120 mm lang und fast zylindrisch, keulenförmig, d. h. er nimmt stielwärts nur ganz wenig an Durchmesser ab und ist am distalen Ende sanft gerundet. An der dicksten Stelle beträgt der Durchmesser 12,5 mm, am proximalen Ende 10,8, minimal 8 mm. Mit zunehmender Reife der Embryonen nimmt der Eischlauch etwas an Länge ab und verliert dabei seine drehrunde Zylindergestalt; er wird wurstförmig und die einzelnen Eier buckeln seine Konturen unregelmäßig aus.

Die Zahl der Eischläuche, die in den stielartigen Anfangsteilen einer gemeinsamen Basisplatte aufsitzen, kann verschieden groß sein. BOHADSCH gibt 80, 170, 250, 300, 568 an. GRIMPE fand bei Neapel 11, 24, 26, 42, 120 (wobei allerdings nicht sicher war, ob sie in jedem Fall vollständig waren). Von Nordsee-Laich lag ihm ein Gelege von 46, ein anderes von 14 Schläuchen und außerdem ein einzelner Eischlauch vor. Der von GRIEG an der norwegischen Küste (südlich Norheimsund, Hardanger) beschriebene Laich von *Loligo vulgaris* hatte 30 graue, wenig durchsichtige Eischläuche von 18 bis 20 cm Länge und 1,5 bis 2 cm Breite. In einer 12 cm langen Schnur befanden sich 50 wenig hervortretende ovale Eier von $3,5 \times 3,1$ mm Größe.

JAECKEL jr. zählte an einem Mitte Juni 1952 bei Rantum (Sylt) angetriebenen Laichklumpen, bei dem ein Teil bereits fehlte, aber immerhin noch ein Gewicht von 365 g (frisch) festgestellt wurde, etwa 150 Eischläuche, die an der Basis derb kompakt mit Stielen fest einer Scheibe aufsaßen. Die Länge der Laichschnüre betrug durchschnittlich 7 cm, die Dicke 8 bis 9,5 mm, die Zahl der Eier je Schlauch 50 bis 68. Die Eier (Größe $3,6 \times 3,7$ mm) sind in den durchsichtigen hellgrauen Schnüren, von denen einzelne durch anhaftende Tinte geschwärzt sind, ziemlich hell. Einige Schläuche mit wenigen Eiern scheinen wegen ihres blasenartigen und dunklen Eindrucks abortiv. Der ganze Laichklumpen hat einen Durchmesser von etwa 16 cm.

Die Laichklumpen sind oftmals sehr umfangreich, da sich an ihrer Bildung vielfach mehrere ♀♀ beteiligen können. Im Mittelmeer werden Laichklumpen bis zu 2 kg Gewicht angetroffen (JATTA). Der Laich wird an festes Substrat küstennaher Regionen, etwa in 20 bis 30 m Tiefe, entweder auf Sand, Kies, Steinen oder Muschelschalen, sonst an Korallen, Sertularien usw., aber auch an sonstigem Substrat, wie Hummerleinen, Ketten und Zweigen befestigt. Doch scheint *L. vulg.* in der Nordsee ihre Nidamente zur Hauptsache auf dem Grund an Steinen und Muschelschalen anzuheften. Die aus einzelnen gallertigen Schnüren bestehenden Klumpen können von der Strömung oftmals losgerissen werden und flutieren dann infolge ihres geringen spezifischen Gewichtes als „Seelappen“ oder „Sea-mops“ in der See, wobei sie gelegentlich auch an den Strand gespült werden. Das Abbläichen bei *Loligo vulgaris* (und wohl auch der anderen Loliginiden) erfolgt wie bei *Loligo pealei* nachts. Bei dieser Art

werden vom ♀ 23 Eischnüre in 1 Stunde 35 Minuten abgelegt (in Aquarien). Die Anbringung der Eischläuche an das Substrat veranschaulicht die Abbildung von DREW (Fig. 77).

Der Durchmesser der schwach ovalen Eier von *L. vulg.* beträgt, wenn es sich um lebendes, vor ganz kurzer Zeit abgelegtes Material handelt, 3,5 mm in der Längs-, 3,1 mm in der Querachse; sie sind damit wesentlich größer als die von *Alloteuthis subulata*, andererseits aber auch merklich kleiner als die von *L. forbesi*.

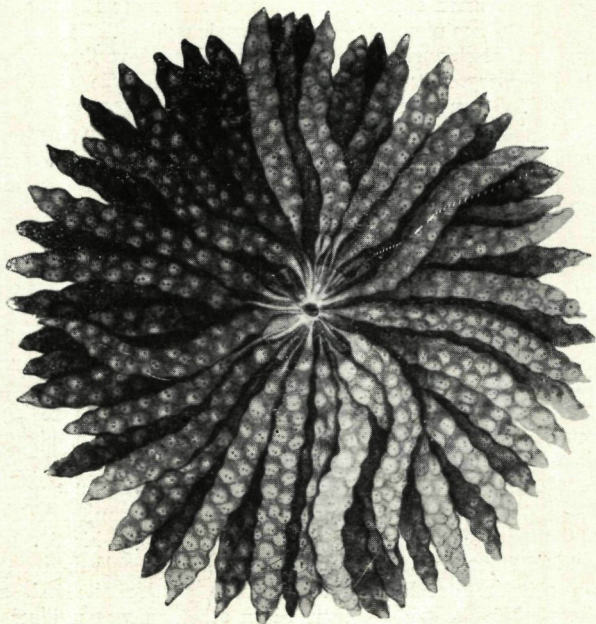


Fig. 76. Laich von *Loligo vulgaris* (n. FERUSSAC et d'ORBIGNY).

In einem Eischlauche mit wohl entwickelten Embryonen ist die Zahl der Eier bei *Alloteuthis* wie bei *Loligo* durchschnittlich etwas geringer als in einer eben abgelegten Patrone. Einige der Eier sind gewöhnlich abortiv; sie lösen sich offenbar aus dem Verbande des Eischlauches unter dem Druck der sich normal entwickelnden und mit zunehmender Reife der Embryonen größer werdenden Brutstadien. GRIMPE hat die Anzahl der Eier bei einer größeren Menge von kurz nach der Eiabgabe konservierten Patronen gezählt. Wenn von einigen wenigen Schläuchen mit auffallend geringer Eizahl (49, 72, 78) abgesehen wird, beträgt sie im Durchschnitt etwa 100 bis 120 (im einzelnen: 107, 132, 118, 121, 124, 112, 102, 109, 122, 111, 128, 121). Merkwürdig sticht davon die Angabe NAEFS (1909) ab, der — für mediterranen *vulg.*-Laich — etwa 50 Stück angibt. GRIMPE zählte bei zwei Neapeler Patronen 97 bzw. 88 Eier. Ähnlich sind auch

die von WILLIAMS (1909) für *L. pealei* gemachten Angaben (durchschnittlich 150). BOHADSCH gibt als Gesamtzahl der Eier für *L. vulg.* 40 000, WILLIAMS für *L. pealei* 26 000 an. Der achte bis zehnte Teil davon, also etwa 4000 bis 5000 Stück, dürfte ungefähr, als Produktion eines ♀, das Richtige treffen (vgl. DREW 1911), da die ♀♀ von *Sepia*, *Loligo* und wohl

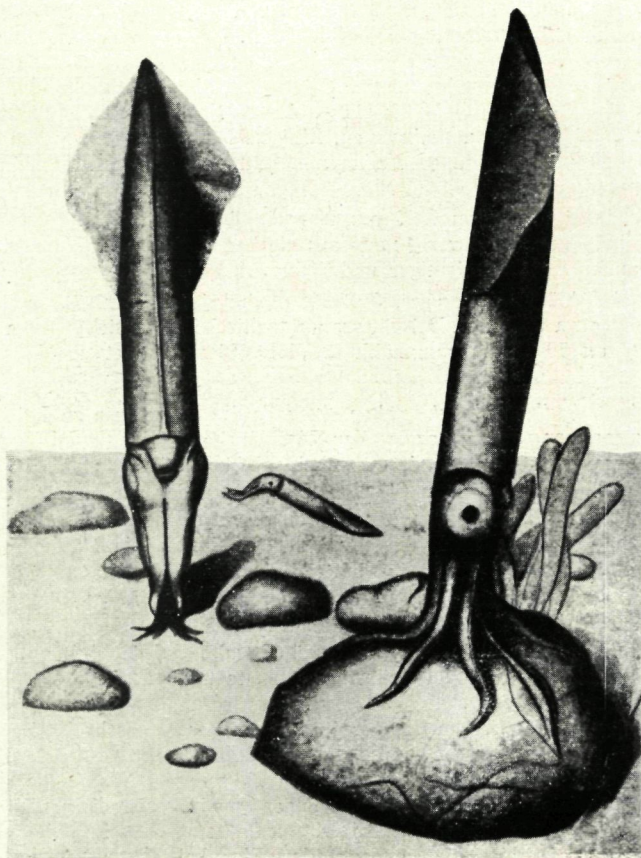


Fig. 77. Ablage der Nidamente bei *Loligo pealei* (n. DREW).

auch anderen Arten die Angewohnheit haben, mit Vorliebe dort ihre Eier abzusetzen, wo sich solche der betreffenden Art bereits befinden. Bei den *Loligo*-arten tun sich dazu mehrere ♀♀ in Gruppen von 6 bis 8 in Begleitung auch von ♂♂ zusammen.

Bei *Loligo forbesi* sind die nahezu kugligen, dunkel bis gelblichen Eier — $4,1 \times 3,9$ mm — eingebettet in farblose, durchsichtige Schläuche von langer Zylinderform. Jeder Schlauch — von 67 bis 165 mm Länge und 10 bis 12 mm Breite — enthält im Durchmesser gegen 50 Eier (maximal

61, minimal 31) und mehrere Schläuche sind mittels dünner, kurzer, gallertiger Stiele an eine gemeinsame Basis angeheftet. Mindestens 11, wahrscheinlich jedoch viel mehr Schläuche bilden ein einziges Gehege. Die Eizahl ist mit 50 bis 60 geringer als bei *L. vulg.* Die Gallerte ist durchsichtig und hell, viel durchsichtiger als bei gleich konserviertem *vulgaris*-Laich, so daß die großen, fast runden, tief dunkelgelben Eier deutlich durchschimmern. THORSON (1946) gibt für *L. forbesi*-Laich (N Hanstholm 33 m, 26. IX. 30) etwa 40 Schläuche an, von denen wenigstens 7 an gemeinsamer Basis befestigt waren. Fünf Schläuche (in Formalin) messen 101×14 ; 104×14 ; 109×13 ; 111×14 ; 125×14 mm und enthalten 43, 59, 68, 73, 79 Eier bzw. Embryonen. Einige der Schläuche enthielten frisch gelegte Eier, andere junge Embryonen und andere wieder schlüpfreife Embryonen.

Nidamente aus dem Golf von Neapel gibt LO BIANCO mit 8—11 cm Länge bei einer Breite von 15 mm an; sie ähneln denen von *L. vulg.*, sind aber auch hier durchsichtiger und dicker.

Zwei Schläuche (Nordsee, Juli 1935) sind jeder 75 mm lang, 10 mm breit mit etwa 50 Eiern. Bei Fileysands (britische O.-Küste) werden nicht weniger als 79 Eischnüre gezählt (8. VIII). Diese sind etwas über 10 cm lang.

Bei *Alloteuthis subulata* stehen ebenfalls die Nidamente zu Laichtrauben zusammen. Jeder einzelne der Eischläuche (15 bis 20, n. JAECKEL oder etwa 32, n. GRIMPE), ist stets schlank-birnenförmig und mit einem gewöhnlich ziemlich langen Gallertstiel versehen, der zur Befestigung der in größeren oder kleineren Trauben abgelegten Eipatronen an Fremdkörpern, hauptsächlich Hydroidpolypen usw. dient. Die Nidamente von *Alloteuthis* sind auffallend hyalin, viel durchsichtiger als die aller anderen Loliginiden, selbst als die von *L. forbesi* und *L. pealei*, und dies nicht nur in frischem Zustand, sondern auch nach Formol-Konservierung. Dieser Eigenschaft wegen erscheint der Laich (ebenso der von *Alloteuthis media*, n. JATTA) überaus zart, fast medusenhaft. Zur Größe der einzelnen Eipatronen wird angegeben (GRIMPE 1925), daß sie im eben abgelegten frischen Zustande ohne Stiele durchschnittlich 24 bis 28 mm, mit Stiel fast 40 mm lang und 7 bis 9 mm breit ist. Sie erscheint im Vergleich zu derjenigen von *A. media* etwas zierlicher und schlanker, ist auch dünner und länger gestielt als diese. Die Zahl der Eier ist pro Eischlauch bei *A. media* etwa 20, bei *A. subulata* über 20 (= 29 bis 30). Die Zahl der Eier bei dieser Art unterliegt großen Schwankungen. Sie richtet sich einerseits nach dem Reifezustand der Embryonen, ist aber andererseits offenbar auch sehr von mancherlei Zufälligkeiten abhängig. Bei eben abgelegten Laichtrauben, mutmaßlich eines einzigen ♀, findet man Schläuche mit 19 bis zu solchen mit 55 und durchschnittlich mit 28 bis 30 Eiern. Mittelwerte sind jedoch am häufigsten. In Patronen, deren Embryonen ungefähr halb so groß wie ihre Dottersäcke sind, lassen sich etwa gleichviel Eier nachweisen; noch später sind es aber regelmäßig weniger. Bei einem großen Gelege von über 30 Schläuchen mit fast fertigen Embryonen beträgt die durchschnittliche Eizahl 22, minimal 11, maximal 38. — Zuweilen befindet

sich mitten zwischen den sich normal entwickelnden Keimlingen eines Eischlauches ein oder einige offenbar unbefruchtete, manchmal auch abortive, in Zersetzung befindliche Eier.

Herbstlaich unterscheidet sich von Fröhsommerlaich ebenfalls durch geringe Eizahl (eben abgelegter durchschnittlich 25; mit fast fertigen Embryonen durchschnittlich 19, n. THORSON, 34), aber auch durch etwas geringere GröÖe der Schläuche.

JAECKEL jr. fand als mittlere Eizahl etwa bis 30 mm langer Schläuche 29 bis 30 Eier. Die Zahl der Schnüre in einem Gelege betrug etwa 20, doch dürfte sie größer gewesen sein. Die Zahl der in einer Laichtraube verbundenen Gallertschläuche ist recht verschieden groß und hängt von einer ganzen Reihe von Umständen ab. Die durchschnittliche Zahl der Schläuche, die ein ♀ abzulegen vermag, veranschlagt GRIMPE auf 30 bis 45. Als durchschnittliche Eizahl eines sehr jungen Schlauches wurde der Wert 29 ermittelt. Multipliziert man ihn mit der durchschnittlichen Schlauchzahl, so erhält man als Gesamtproduktion eines ♀ den Betrag 1000 bis 1300. Da mit einer Fehlerquelle nach oben hin gerechnet werden muß — mittelgroÖe Nidamente gleich weiter Entwicklung könnten ja unvollständig sein —, so trifft man wohl das richtige, wenn man die durchschnittliche Eimenge, die ein ♀ hervorbringt, auf 1500 Stück ansetzt. Anatomische Befunde stimmen hiermit überein; bei einem großen ♀, das unmittelbar vor dem Laichen stand und bereits Spermabehälter an der Mundmembran trug, hat GRIMPE die im Ovar und Ovidukt befindlichen Eier ausgezählt (etwa 1300). Eiablage im Frühjahr hat an der holländischen Küste bereits einmal am 15. IV. 33 stattgefunden (TEN BROEK, 1941). Auch GRIEG gibt für dasselbe Jahr an der norwegischen Küste (südlich Norheimsund, Hardanger) jahreszeitlich sehr früh Eischnüre von *L. vulgaris* bereits für den 8. IV. (33) an.

Die Gallerie der Nidamente ist eine Schutz Einrichtung gegen Feinde. Gegen osmotische Druckänderungen des Außenmediums bietet sie keinen Schutz, ja sie nimmt normalerweise mit dem Seewasser Mineralstoffe auf.

Als Teuthoide haben die Oegopsiden ebenfalls mit Gallerthüllen versehene Eier. Nur wird der relativ umfangreiche kleineiige Laich nicht angeheftet, sondern treibt pelagisch in Laichbändern, die fast 1 m Länge und 20 cm Breite erreichen können. Das Gelege ist erklärlicherweise um so zahlreicher, je gefährdeter die Nachkommenschaft ist. Der Laich von *Ommatostrephes sagittatus* (Nordsee) besteht aus Haufen von Gallerthüllen; jede dieser Hüllen ist ziemlich ausgezogen, birnenförmig, 30 mm lang, 8 mm breit, denen von *Alloteuthis subulata* sehr ähnelnd und enthält 12 bis 14 Eier.



Fig. 78. *Alloteuthis subulata*, eine mittelgroÖe Laichtraube von 32 Eischläuchen (Eier eben gefurcht), etwa $\frac{2}{3}$ nat. Gr. (n. GRIMPE).

Eigröße und Eimenge, Übersicht

Sowohl unter Octopoden wie Decapoden beobachtet man bei den nektonischen Formen eine Tendenz zur Verkleinerung, bei benthonischen, besonders bei den Tiefseeformen, eine solche zur Vergrößerung der Eier. Bei den primitiven Formen sind die Eier am größten (Sepiaceen — Sepioliden von 7 bis 10 mm). An Eigrößen sind anzuführen (Maße sind nicht mit absoluter Genauigkeit zu geben. Sie variieren sogar bei einzelnen Arten sehr stark):

		ohne Hülle	n. NAEF
bei <i>Octopus vulgaris</i>	2,5 × 1,5	1,8—2 × 1	
<i>Eledone cirrosa</i>	7—8 × 2,5	3,5 × 6	
<i>Eledone moschata</i> bis	19 × 6,5	15 × 5	"
<i>Sepia officinalis</i>	6 × 8—9	4,6 × 6—7	
<i>Sepia orbignyana</i>	5 × 7,5	4,5 × 7,2	"
<i>Sepia elegans</i>	4 × 5	3 × 4	"
<i>Rossia macrosoma</i>	9—10 (Banyuls)	5,3 × 7	"
<i>Allorossia glaucopsis</i>	6 × 6,9—7		
<i>Sepioida (atlantica)</i>	ca. 4		
<i>Sepietta oweniana</i>	4,3—4,4 × 4,9—5,2	2 × 2,4	"
<i>Loligo vulgaris</i>	3,5 × 2,8—3,1	1,6 × 2,2	"
<i>Loligo forbesi</i>	4,1 × 3,9	2,4 × 3,3	"
<i>Alloteuthis subulata</i>	1,2 × 1,7 (1,8)	1 × 1,3	"
<i>Alloteuthis media</i>		1,1 × 1,5	"
<i>Illex coindetii</i>		0,9 × 1,1	"
<i>Ommatotrephide</i>		0,8 × 1	"
<i>Oegopsidae</i> (Neapel)	1—1,05 × 0,8—0,9		

Eimenge und Laichform	Zahl der Eier	Laichform
<i>Eledone moschata</i>	über 200	kleine Eitrauben, zu wenigen Eiern in zahlr. Gelegen
<i>Eledone cirrosa</i>	bis 600	etwas größere Eitrauben von kleineren Eiern in zahlreichen Gelegen
<i>Octopus</i>	mehrere Tausend	Eiklumpen
<i>O. vulgaris</i>	bis 150000	Eiklumpen (in Brutschale)
<i>Argonauta</i>	viele Tausend	Eiklumpen
<i>Sepia officinalis</i>	200—500	Einzeleier in Gelege
<i>Rossia</i>	300 (in einer Lebensperiode abgelegt)	Einzeleier gemeinsam, meist in Schwammnest
<i>Sepioida</i>	100—200	Einzeleier in Gelege
<i>Loliginidae</i>	über 1000	Eischläuche
<i>Loligo vulgaris</i>	4000—5000	Eischläuche
<i>Loligo vulgaris</i>		
in großen Seelappen	bis 40000	
meiste <i>Oegopsiden</i>	viele Tausend	Eimassen (Eischnüre) (Laichbänder)

Entwicklung, Schlüpfen und erstes Verhalten der Jungen

Tintenfischeier sind relativ groß und reich mit Nahrungsdotter versorgt; damit vollzieht sich eine Metamorphose embryonal und die Entwicklung ist abgekürzt, so daß Larvenformen im strengen Sinne nicht mehr auftreten.

Die meisten Decapodeneier sind kurz nach der Ablage größer als später.

Die Eihüllen werden erst unmittelbar vor dem Schlüpfakt durch Enzyme aufgelöst und nicht durch allmähliche Dekomposition der Laichgallerte. Das „HOYLE“-sche Organ, das auch den Octopoden zukommt, ist eine larvale Drüsenbildung, die dem Embryo das Schlüpfen ermöglicht. Die „KÖLLIKER“-schen Büschel, borstenartige Bildungen der Haut jünger Octopoden, haben nicht diese Bedeutung, da sie sich oft erst in Stunden nach dem Schlüpfen entfalten. Der beim Freiwerden noch vorhandene Dottersackrest geht nicht durch mechanische Abschnürung verloren, sondern wird gefressen.

Sämtliche C. haben, soweit ihre jüngsten Stadien bekannt sind, globuliforme Larven oder Jungformen. Bei diesen ist die Fähigkeit zur Eigenbewegung im allgemeinen nur gering anzuschlagen. Sie werden daher mitunter ziemlich passiv als Macro-Plankton im Pelagial umhergetrieben, was für die Ausbreitung der Art wichtig werden kann. Oftmals können sie sich in großen Mengen im Plankton oberer Schichten finden. Sowohl für die erwachsenen benthonisch als auch bei den pelagisch in der Tiefsee lebenden Arten erfolgt damit ein Biotopwechsel.

Das Minimum der Entwicklungsdauer im Ei ist bei C. mit 2 bis 3 Wochen anzunehmen. Die Entwicklungsdauer ist sonst eine verhältnismäßig lange. Bei der Größe und dem relativ hohen Dotteranteil des Eies ist die Entwicklung eine direkte, ohne Trochophora- oder Veligerartige Larvenformen. Nur bei den kleineren und dotterärmeren Eiern der Oegopsiden, ebenso einiger Octopoden, treten pelagische, als „Larven“ bezeichnete Jugendformen auf, bei Sthenoteuthinen als *Rhynchoteuthion*-Larve, bei *Brachyoteuthis* als *Entomopsis*-Larve, bei *Chiroteuthis* als *Doratopsis* usw. Solche sind im Gebiet noch nicht festgestellt. Pelagische Jugendformen der Dibranchiaten finden sich vielfach bei erwachsenen benthonisch lebenden Arten. Besonders bei Octopodiden ist das der Fall.

a) Bei Octopoden. Bei *Octopus* stammen 25% des Wasseranteils im Ei vom mütterlichen Körper. Die *Octopus*-Eier haben nur eine dünne Eiweißmembran und erfahren während der Ontogenese keine Größenzunahme. Die primäre Lage des Embryos in der Eihülle ist derart, daß das Blastoderm der Micropyle zugekehrt liegt. Zwischen den Stad. (V), VI und VIII (IX) tritt eine Umkehrung ein, der animale Pol liegt dann dem Eistiele zugekehrt. Zwischen Stad. XIX und XX tritt eine 2. Umkehr ein, die in wenigen Minuten erfolgt ist, so daß am Ende der Entwicklung der Embryo wieder die Ausgangslage innerhalb der Eihülle einnimmt. In der Entwicklung werden zwar Flossen angelegt, später aber wieder rückgebildet. Die ausschlüpfenden *Octopus* sind recht winzig. Ihre Länge beträgt 3,5 bis 5 mm. Die Arme sind sehr kurz im Verhältnis zur ganzen Länge und gewöhnlich nahezu gleichlang. Erst später werden die Arme länger und ihre Differenzierung in der Länge wird dann ein Kriterium für die größeren. Im Verhältnis zur beträchtlichen Größenzunahme der Arme bei

den Großen ist die Schirmhaut, die auch weniger schnell zu wachsen scheint, in den „Larven“-Stadien zuweilen tiefer. Sie ist n. ROBSON mehr gleichförmig entwickelt bei den Jungen. Die Haut ist gewöhnlich mit den KÖLLIKERSchen Borsten bedeckt; diese haben offenbar besonderen Wert während der frühen pelagischen Stadien.

Die Augen sind im allgemeinen größer und mehr vorragend. Von besonderem Charakter ist die larvale Färbung. In Anzahl finden sich große, wohlabgegrenzte, gewöhnlich lichtbraune Chromatophoren oftmals auf dem Rücken und zuweilen treten Doppelreihen solcher Chromatophoren auf den Armen auf. Die Jungen von *Octopus vulgaris* sind zuerst phototrop und schwimmen lebhaft umher. Nach LO BIANCO finden sie sich von 5 mm Länge im Knephoplankton bei Neapel im August—Oktober, von 10 bis 80 mm im Mai—Dezember (hauptsächlich Mai—September). Ein pelagisches Stadium gibt auch NAEF an. Erst später sinken sie auf den Grund. Nach PORTMANN sollen sie sofort auf den Grund gehen und keine pelagische Zeit durchleben. Ein junger *Octopus* hatte im August (Salcombe-Hafen) Reiskorngröße (3,5 mm), n. GARSTANG.

Frisch geschlüpfte „Larven“ im Engl. Kanal haben ca. 1.5 mm ventrale Mantellänge; wie bei Neapel. Sie treten erst Ende Juni—Anfang Juli (die meisten 7—14 Tage alt) auf. Das Schlüpfen erfolgt zwischen 15 bis 20° Temperatur (bei Neapel) oder nach 450 Taggraden (PORTMANN) oder zwischen 420—560 Taggraden (NAEF).

Die aus größeren Eiern schlüpfenden Jungen von *Eledone cirrosa* messen 5 mm an Länge. Auch sie sind phototrop und bewegen sich in einem pelagischen Stadium zunächst schwimmend.

b) Bei Decapoden. Von *Sepia off.* (Golf von Neapel) wird berichtet, daß viele unentwickelte Eier nach harten Wintern angetroffen werden, indem die Erzeugung von Spermien dadurch notgelitten hatte oder deren Beweglichkeit gehemmt worden war.

Während der 90 Tage der Entwicklung des Eies von *Sepia off.* ergeben sich folgende Veränderungen:

Tage	Wasser		Org. Substanz		Asche	
	abs.	%	abs.	%	abs.	%
1.	40,39	52,5	35,72	46,4	0,80	2,2
50.	51,37	61,3	31,62	37,3	1,11	3,4
90.	100,60	75,8	28,90	21,8	3,30	10,2

Es werden Wasser und mineralische Bestandteile aus dem umgebenden Medium aufgenommen. Der Wassergehalt überschreitet beim Schlüpfen das Doppelte. Von organischen Bestandteilen des Eies sind 19,1% nicht am Aufbau des Embryos beteiligt. Nachgewiesen ist ein Phosphagen (Argininphosphat) im Embryo, nicht im Dotter, wie auch sonst der Phosphoranteil im Keim beachtlich ist. Das Maximum des Gehaltes an Argininphosphat fällt mit dem Maximum des relativen Anteils an Muskelsubstanz am Gesamtgewicht des Embryo zusammen (86. Entwicklungstag).

Bei *Sepia* *off.* gibt die anfänglich globiforme Jungform schon nach einigen Tagen nach dem Verlassen der Eikapsel die planktonische Lebensweise auf und sucht Halt, indem sie sich an irgendwelche Gegenstände anheftet (n. A. BATHER). Bei anderen C.-Typen kann das planktonische Leben länger andauern, um Schritt für Schritt in die nektonisch-benthonische Lebensweise überzugehen. Die frischgeschlüpften Sepien können unmittelbar aber auch in aktiver Weise schwimmen, wie sie auch zu Farbwechsel oder Tintenwurf befähigt sind. Ihre Tinte ist mehr violett. In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen sind die Chromatophoren noch wenig aktiv. Doch zeigt sich dann die Färbung der einige Zentimeter langen Sepie variabler als die der alten. Die zebrastreifigen schwarzen Bänder sind zunächst nicht zu sehen, aber die allgemeine Färbung wechselt ständig von Grau zu Weinbraun, zu Violett, zu Grün. Ihre Schwimmbewegungen sind aber noch schwach und, wo sie sich nicht an einem Substrat festhalten können, sinken sie auf den Boden und graben sich bereits ein, wobei dann nur der Kopf und ein Teil des Rückens zu sehen ist. Das Wachstum ist auch zuerst ziemlich langsam. In drei Monaten geht es kaum über eine Länge von 30 mm hinaus. Junge Sepien werden gelegentlich auch in der Nordsee beobachtet (auf Sandgrund im Sommer und Herbst, ähnlich wie bei Neapel Mai—Oktober).

Bei *Rossia macrosoma* sind sowohl die Eier und Embryonen wie frischgeschlüpfte Junge durch den Apicaldorn kenntlich. Noch in der Eihülle sind sie schon durch kürzere Arme und 4 Reihen von Saugern von *glaucoptis* unterschieden. Die geschlüpften Jungen von dieser Art weisen eine Mantellänge von 7 bis 7,5 mm, vom Hinterende bis zur Spitze der Kurzarme 14 bis 17 mm auf.

Während der Embryogenese bei *Loligo* treten mit Wasser Mineralstoffe in die Gallerthülle und Keime ein, wobei sich der Wassergehalt der Hülle konstant hält (etwa 96,5%); das Endgewicht des *Loligo*-Eies ist 33,6mal größer als das Gewicht bei der Ablage. Im Laufe der Entwicklung nimmt es um 345% zu; sein Wassergehalt steigt von 46,7 auf 76,9%. Ein Abbau der Eihüllen findet während der Embryogenese nicht statt. Das Gewicht der perivitellinen Flüssigkeit nimmt um das 461fache zu; im Vergleich zum Embryo ist ihre Menge anfangs 4,5mal kleiner, am Schluß 32mal größer. Das spezifische Gewicht der Eier nimmt von 1,145 auf 1,072 ab, das des äußeren Dottersackes bleibt konstant (1,07 bzw. 1,125).

Die Untersuchung der chemischen Zusammensetzung der Eier von *Loligo bleekeri*, 1 bis 5 Tage (Gruppe A) und 16 bis 18 Tage (Gruppe B) nach der Bebrütung ergab: das Gewicht von 1000 Embryonen nimmt während der Embryogenese von 7,2 g (A) auf 32,5 g (B) zu, das Gewicht der Gallerte während der Entwicklung ab. Die Menge der Trockensubstanz der Embryonen der Gruppe A beträgt 25,8%, wovon 23,5% organisch, 2,3% anorganisch sind. Nach längerer Bebrütungsdauer (B) enthalten die Embryonen 8,7% Trockensubstanz, wovon 5,7% organisch und 3% anorganisch sind. Die Gallerte zeigt eine Abnahme der Trockensubstanz auf 3,3%, wovon 1,2% anorganisch waren. Im Mineralstoffwechsel tritt bei längerer Bebrütung eine Zunahme des Ca, Mg, SO₃ und Cl ein, wobei die

Hauptmenge der anorganischen Salze aus Chloriden besteht. Der Reststickstoff nimmt bei längerer Bebrütung sowohl im Embryo wie in der Gallerte zu. Am Beginn der Bebrütung waren Amylase, Esterase, Tributyrinase, Nuclease, Glycerophosphatase und Urease nachweisbar. Nach längerer Brutdauer nimmt der Gehalt an Amylase, Nuclease und Urease zu, außerdem sind Proteasen und eine Naphthalinsulfatase vorhanden.

Bei *Loligo* wird durch rasch vibrierende Protoplasmahärchen auf der Außenhaut des sich entwickelnden Eies dieses in der es umgebenden Flüssigkeit in gleitender und wendender Bewegung gehalten, mit dem Zweck, daß dadurch genügend O₂ an die Oberfläche des Embryos herangetragen wird. Später bewegt und dreht sich auch der Embryo in seiner durchsichtigen Kapsel, bevor er anfängt, mit den Flossen sich an den Wänden der Umhüllung festzuhalten. Er führt eine zweimalige Drehung innerhalb der Eihülle aus; beim Schlüpfen zeigt das Kopfende zum Eistiel. Der zwischen den Armen liegende Dottersack wird vom Munde des wachsenden Keimlings aufgenommen. Die Perioden der Entwicklung bei *Loligo vulg.* sind (bei Neapel) n. NAEF:

1. Periode: Reifung, Befruchtung und Ausbreitung der Keimscheibe
1/2 bis 1 Tag,
2. Periode: Furchung bis zum vollendeten Blastoderm
2 Tage,
3. Periode: Keimblätterbildung, Ausbildung des Entoderms und des Dotterepithel (Stad. II bis IV)
3 Tage,
4. Periode: Mesodermgruppierung und Vorbereitung der äußeren Organanlagen (Stad. V bis VII)
3 Tage,
5. Periode: Auffaltung der Keimscheibe unter Bildung der äußeren Organanlagen (Stad. VIII bis IX)
4 Tage,
6. Periode: Sekundäre Umlagerungen und Ausbildung der typischen Dibranchiaten-Topographie (Stad. XII bis XVII)
5 Tage,
7. Periode: Auswachsen des Embryo zum jungen lebensfähigen Tier (Stad. XVIII bis XX)
10 Tage.

Bei *Loligo vulgaris* haben die geschlüpften Jungen (Mai, Juni, Juli) eine Länge von 7 bis 8 mm, gleichen aber sonst an Gestalt den Alten. Allerdings machen sich erhebliche Proportionsunterschiede bei Jungtieren noch z. B. von 20 mm ventraler Mantellänge oder 48 mm Gesamtlänge (Oktober 1912, südliche Hoofden) bemerkbar. Zeitweiliger Luftaufenthalt der Nidamente soll das Ausschlüpfen der Jungen beschleunigen (STEVENSON).

Ultraviolettlicht tötet Keime, Embryonen wie auch fertige Tiere. Die *Loligo vulg.*-Embryonen sind phototrop. Aus dem Ei gelöst, 3 bis 7 mm lang, sammeln sie sich, wenn ein Spektrum in ihren Behälter geworfen wird, aus dem Dunkelteil in Gelbgrün und Grün an; wird nur Rot und

Blau geboten, in Blau. Dunkeladaptierte Embryonen schwimmen lebhafter zum Licht als helladaptierte. Auch *Loligo pealei*-Junge sind phototrop. Bei verschiedenen Farben übt den größten Reiz Blau-grün (470 bis 510 μ) aus, dann Gelb-grün (520 bis 560 μ), Gelb (550 bis 590 μ), Blau (420 bis 470 μ). Strahlen über 620 μ scheinen unwirksam zu sein. Die Reaktion ist bei den *Loligo*-Larven namentlich in Blau-grün und Blau mehr als doppelt so stark wie bei Krebslarven (*Palaemonetes*), die aber noch jenseits 620 μ schwach reagieren.

Bei *Loligo forbesi* erfolgt das Schlüpfen der Jungen (8 bis 9 mm Länge) im Herbst (Ende September).

„Besonders bei *Alloteuthis subulata* ermöglicht die Durchsichtigkeit der Eischläuche es, die genaue Embryogenese der äußeren Körperformen innerhalb des Eischlauches ohne vorherige Präparation zu verfolgen. Selbst die ziemlich unscharfen Furchungsfiguren und die verschwommenen Andeutungen der ersten Organbildungen lassen sich so bei entsprechender Bewaffnung des Auges ziemlich leicht erkennen. Mit zunehmender Reife der eingeschlossenen Embryonen büßt die Nidamentgallerte etwas an Durchsichtigkeit ein. Auch verliert sie mit der Zeit ihre anfänglich ziemlich hohe Elastizität und wird schließlich, d. h. kurz vor dem Schlüpfen der Jungen, brüchig und sehr leicht verletzbar. Jeder einzelne Schlauch wird dann in seinem Umriß auch unregelmäßiger, plump, sack- bis wurstförmig und verrät deutliche Spuren der beginnenden Dekomposition, die sich z. T. schon darin äußert, daß einzelne Eier mit noch nicht fertigen Embryonen oder mit unbefruchteten bzw. abortiven Keimen sich aus dem Verband des Nidamentes lösen. So kommt es denn auch, daß mit zunehmender Reife der Keimlinge die Zahl der in einem Eischlauche befindlichen Eier oft geringer wird (wie auch bei *A. media*). Diese selbst nehmen mit der Zeit etwas an Größe zu und strecken sich in der der Längsachse des werdenden Embryos entsprechenden Richtung. Es entstehen dadurch mechanische Spannungen im Eischlauch, die schließlich neben osmotischen und chemischen Veränderungen zu seiner völligen Auflösung und zum Freiwerden der einzelnen Eier führen. Zuletzt platzt das Chorion, so daß der Embryo schlüpfen kann. Gewöhnlich besitzt er dann noch einen kleinen Dottersackrest, von dem er während der ersten Zeit seines Freilebens zehrt. Bei einiger Sorgfalt gelingt es nämlich leicht, die eben geschlüpften Larven noch wenige Tage am Leben zu erhalten; darauf sterben die Tiere aber regelmäßig ab. Offenbar ist dann der Zeitpunkt gekommen, wo die „Larve“ ihren Dottervorrat aufgebraucht hat und unter normalen Bedingungen, d. h. im freien Meere, die für nur kurze Zeit bewahrte nekto-pelagische bzw. planktonische Lebensweise aufgibt.

Interessant ist, daß bei den Embryonen kurz vor und eben nach dem Schlüpfen das Körperpigment eine fast stets charakteristische Verteilung zeigt. Die Ventralseite ist merkwürdigerweise stets viel stärker und dunkler pigmentiert als die Dorsalseite; die Farbflecke sind auf dem Bauche von dunkelrotbrauner Farbe, verhältnismäßig klein und zahlreich, während diejenigen des Rückens hellgelblich und ziemlich groß, dafür aber um so geringer an Zahl sind. Auf dem Oberkopfe und den beiden Dorsal-Armpaaren fehlt das Pigment zunächst gänzlich (im Gegensatz zu den Oegopsiden, die bereits im frühesten Alter eine lebhafte und höchst cha-

rakteristische Chromatophorenverteilung auf dem Oberkopfe zeigen, vgl. ISSEL, 1920) (n. GRIMPE, 1925).

Junge Alloteuthen werden von April bis November im Gebiet angetroffen. Sie haben beim Schlüpfen eine Mantellänge von 2 bis 2,3 mm. Bereits diese führen phototrope Bewegungen aus. Sie schwimmen stets in einer stark geschlängelten Linie. Die einzelnen Individuen verhalten sich Lichtquellen gegenüber gewöhnlich etwas verschieden. In der Mehrzahl der Fälle schwimmen sie geradlinig auf das einzelne Licht zu. Andere erst eine lange Strecke in der Mittellinie, um schließlich nach Erreichung des Entscheidungspunktes zu dem einen oder zu dem anderen Lichte abzubiegen (VON BUDDENBROCK).

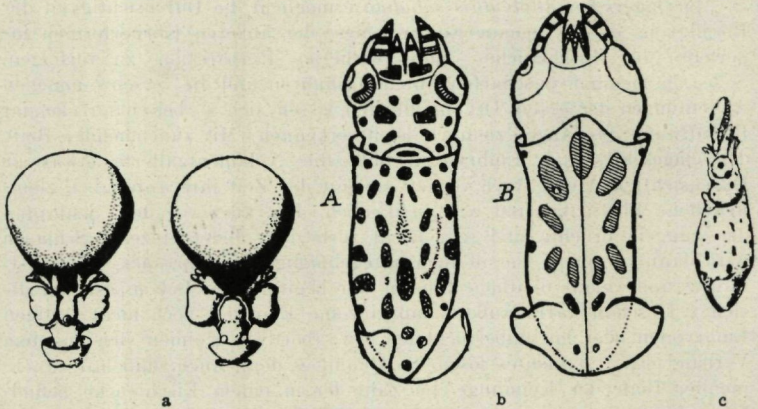


Fig. 79. *Alloteuthis subulata*, Embryonen (a), von oben u. unten gesehen, und Larven (b) eben geschlüpft (15 : 1) und (c) im nektopelagischen Stadium (5 : 1) (n. GRIMPE).

Junge Alloteuthen (Länge 4 bis 30 mm, ohne Fangarme) sind im Macroplankton des Herbstes (besonders in der südöstlichen Nordsee und der Deutschen Bucht) nicht allzu selten. Das schnellere Wachstum der im Limfjord aufwachsenden *A. subulata*, die bereits in 2—3 Monaten eine ventrale Mantellänge von 31—35 mm aufweisen, gegenüber denen der Nordsee mag sich (n. SPÄRCK) aus der im Limfjord höheren Sommer-temperatur erklären.

Bei den Oegopsiden sind die Larvenformen sehr häufig glashell oder gallertig, während sie im erwachsenen Zustande entweder den Jugendzustand beibehalten oder sich zu muskulösen Typen entwickeln. Die Larven führen ausnahmslos eine planktonisch-pelagische Lebensweise; die Fähigkeit der Eigenbewegung ist bei ihnen auf ein Minimum reduziert. Von den sonst im norwegischen Gebiet z. B. häufigen *Gonatus fabricii* sind noch keine Larven im norwegischen Gebiet gefunden, auch keine Jungen. Diese sind also bei der ausgesprochen ozeanischen Art im Nordseegebiet erst recht nicht zu erwarten. Larven und Jungtiere sind anscheinend noch nicht mal von *Ommatostrephes*, der hier gelegentlich ablaicht, gefunden worden. Junggeschlüpfte (im späten August; Westschottland) haben kurze Tentakel und rundlappige Flossen. Bei *Onychoteuthis banksi*, die sich

aber im Gebiet nicht fortpflanzt, prägt sich die postembryonale Entwicklung in dem Längen-Breiten-Wachstum der Flosse, vor allem aber in der Veränderung der Saugnäpfe auf der Tentakelkeule aus. Die ganz jungen Stücke haben vier Reihen von Saugnäpfen; das nächste Stadium bildet die beiden Mittelreihen in Haken um, während die Randreihen noch ihre Näpfe erhalten. Zu diesem Stadium gehört *Teleonychoteuthis* Pfeffer 1900. Zu erkennen sind die Jungen von *Onychoteuthis* leicht an dem haarscharf zugespitztem Hinterende, ein Merkmal, das sonst nicht wieder vorkommt, ferner an dem durch die Rückenhaut des Mantels dunkel durchscheinenden Kiel des Gladius.

Das Verhältnis des Körpermaße frisch geschlüpfter zu adulten Tieren beträgt bei:

	beim Schlüpfen	adult	
<i>Sepia officinalis</i>	ca. 8 mm	350 mm	1: 44
<i>Alloteuthis media</i>	8	200	1: 25
<i>Loligo pealei</i>	1,5	350	1:233
<i>Loligo vulgaris</i>	5	380	1: 76
<i>Octopus vulgaris</i>	2,5	700	1:250
<i>Octopus digueti</i>	5	88	1: 17,6
<i>Vitreledonella ingeborgae</i>	5	330	1: 66
<i>Argonauta boettgeri</i>	weniger als 1	59	1: 60

Absterben

Absterben nach der Fortpflanzung tritt ein bei manchen Octopoden, bei Rossien, Sepioliden, aber auch bei Sepiiden, z. B. *Sepia officinalis*. Kranke oder tote Sepien sind leichter als das Wasser und treiben an der Oberfläche. Beim Absterben, was gleichzeitig ganze Populationen erfassen kann, werden dann die Schulphe bei dieser Art frei, die damit oft in ungeheuren Mengen zum Flottieren kommen und als Strandgut, das Wälle bilden kann, abgelagert werden. In Massen werden ferner die Chitinschnäbel von Oegopsiden an den Küsten, z. B. den südnorwegischen, angespült. Absterben nach der Eiablage erfolgt bei einer Reihe Octopoden, bei *Octopus vulg.* in vielen Fällen, bei *Eledone cirrosa* teilweise. Von *Eledone cirrosa* wurden im Oktober 1933 große Massen am Strande des Firth of Forth angetrieben.

Beim Absterben, das durch sehr intensiven Farbwechsel charakterisiert ist, wird auch viel Tintensekret ausgestoßen. Massensterben von Tintenfischen durch Katastrophen, für die die Ursachen im einzelnen nicht feststehen, sind bekannt (so z. B. an der südamerikanischen W.-Küste). Auch an der O.-Küste Nordamerikas wird in manchen Jahren beobachtet, daß z. Z. der Laichschwärme Millionen von Tintenfischen (*Loligo pealei*) auf den Strand geworfen werden (Transact. Connecticut Acad. 1879—81). Berichtet wird ferner, daß am 10. I. 1858 das holländische Schiff „Vriedentrouw“ für zwei Stunden durch Massen von toten Kalmaren segelte, die die Oberfläche des Meeres bedeckten, soweit das Auge blicken konnte. Große Mengen von Tintenfischen enden in den Mägen von Verfolgern.

So wurden beispielsweise im Magen eines *Hyperoodon* gegen 10 000 Mandibel von Kalmaren gezählt.

Eledone stirbt bei Wasserwärme von 35°, *Sepia officinalis* bei 37° nach 2 Minuten, *Sepiolo atlantica* (nach dem Schlüpfen) bei 31°.

Psychische Fähigkeiten

Die „höheren“ Verhaltenseigenschaften schließen 1. weite sensuelle und motorische Fähigkeiten ein, d. h. die Eignung auf verschiedene Gegebenheiten der Umwelt zu antworten und diese Antwort auf verschiedenen Wegen zu geben, 2. die Fähigkeit, einen Zweck mit indirekten Mitteln zu verfolgen, z. B. einen Umweg einzuschlagen mit dem Ziel, Nahrung zu gewinnen und ähnliches oder andererseits alles in allem „Intelligenz“ in der Lösung von Aufgaben zu zeigen, 3. den Besitz deutlicher Lernfähigkeit, wobei Eindrücke auf Grund stattgefundenen Vorgänge und Erlebnisse bei einer sich wiederholenden gleichen oder ähnlichen Situation als Erfahrungen zur Anwendung und Ausnutzung kommen.

1. Die hohen Sinnes- und Ausdruckskräfte bei C. sind wohl bekannt. Es genügt, darauf hinzuweisen, daß die Sinnesorgane gut ausgebildet sind, besonders die Augen als bei diesen Tieren wichtigsten Sinnesorgane. Ihr hochentwickelter Bau und ihre Funktion erlauben körperliches Sehen, genaues Formenwahrnehmen wie auch Farbsehen auf verschiedenem Wellenlängenbereich, nach Helligkeitsstufen und Intensität. Nachgewiesen sind ferner chemischer Sinn, Sinne für taktile Reize wie Tastsinn, Erschütterungssinn, Gleichgewichtssinn, Strömungssinn, Ferntastsinn. Bei gebildeten Tieren tritt eine Steigerung der Empfindlichkeit der anderen Sinne hervor, die von BIERENS DE HAAN einer Änderung der Aufmerksamkeitsrichtung zugeschrieben wird. Aus dem ganzen nervösen Verhalten, wie z. B. aus dem Spiel mit den Fangarmen, den Chromatophoren-Reaktionen und Farbwechsel, Augenbewegungen, Pupillenreaktion, Atmungsfrequenz, Trichterbewegung, Tintenwurf, Hautdrüsensekretion (Muschelsekretion bei *Eledone moschata*), Hautkontraktionen usw. geht gesteigerte Irritabilität hervor. *Octopus* verfügt z. B. über eine reiche Mannigfaltigkeit von Bewegungen, die in ihrem Ablauf eine Anzahl von Modulationen aufweisen. Auch Erscheinungen des Funktionswandels und Funktionswechsels bei Fortdauer des gleichen Reizes treten hervor.

Daß Cephalopoden vorwiegend visuelle Eindrücke verarbeiten, ist bekannt. Es geht auch aus zahlreichen Versuchen, vor allem vielen Attrappen- oder Spiegelversuchen (bei *Octopus vulg.*, *Paroctopus bimaculatus*, *Sepia off.*) hervor. *Octopus* bekundet ein feines Unterscheidungsvermögen (in Gefangenschaft dem Pfleger oder Experimentator gegenüber), ja BUYTENDIJK berichtet von der Zähmheit der eingewöhnten Kraken bei seinen Versuchen. Triebe und Reflexe sind in reichem Maße vorhanden. Im Gehirn liegen zahlreiche Zentren für die verschiedensten Reflexe, die auch von den Mantelganglien, Kiemenganglien, Magenganglion, also dem sympathischen Nervensystem, ausgehen. In den Armen verlaufen starke Nervenstränge mit gangliösen Anhäufungen, durch welche Reflexbögen der Saugnäpfe gehen. Selbst abgetrennte Arme werden dadurch noch zu selbständigen Wahrnehmungen und Handlungen befähigt. Die Thigmotaxis

und darunter auch der Anklammerreflex sind bei Octopoden stark entwickelt. Deshalb führt *Octopus*, haltsuchend, im Wasser wie außerhalb des Wassers auch am Menschen Klammerbewegungen aus, die als Angriff mißdeutet wurden. Man kann ferner *Octopus*, z. B. dadurch hypnotisieren, d. h. bewegungslos machen, daß man den Saugnäpfen jede Berührungsmöglichkeit mit Gegenständen der Außenwelt nimmt.

Von Instinkten sei z. B. der Elterninstinkt (mütterliche Fürsorge bei vielen Octopoden, Bewachen der Eigelege bis zu einem gewissen Grade bei *Loligo*-♂♂) genannt. Auch ein Gemeinschafts- oder soziologischer Sinn scheint bei schwarmlebenden Arten ausgeprägt, auch ohne daß es besondere Führertiere gibt. Das Heimfindevermögen bei Octopoden über 50 m weit entfernt und völlig außer Sicht des Nestes ist beachtlich (BUYTENDIJK). Ferner liegen Angaben über das Richtungsfinden auf dem Lande bei Octopoden vor. C. sind arm an Instinkten. Dies ermöglicht um so mehr selbständige „Intelligenz“-Handlungen.

2. Die Fähigkeit zu Einsicht, „Intelligenz“-Leistungen in der Lösung von Aufgaben ist ausgebildet. Schon *Octopus* ist keineswegs ein „primitives“, auf Reize nur undifferenziert reagierendes Tier. Nach BUYTENDIJK ist aus dem Verhalten frisch gefangener Tiere im Vergleich zu solchen, die schon längere Zeit in Gefangenschaft leben, zu entnehmen, daß es teilweise Handlungen sind, die von Einsicht in eine neue Situation bestimmt sind. So gehen Handlungen, die auf eine dauernde Bindung an das Subjekt weisen und die mit „Aufmerksamkeit“ verknüpft sind, auf Einsicht zurück. Hervorzuheben ist hier bei *Octopus* die Fähigkeit, ein Objekt zu fixieren, mit dem Blick zu verfolgen und aufzusuchen. Es liegen Angaben (PIÉRON, HEMPELMANN) vor, wonach *Octopus* z. B. imstande sei, eine am Boden eines durchsichtigen Glasgefäßes befindliche Krabbe von oben durch den Flaschenhals zu ergreifen oder sogar die Flasche zu entkorken. Nach BUYTENDIJK erreicht *Octopus* eine in einem hohen Drahtkorb wahrgenommene Krabbe, indem er geradenwegs den Drahtkorb übersteigt. Selbst der konstruktive Werkzeuggebrauch (Belaue- rung einer *Pinna nobilis* durch *Octopus*, mit einem Stein in einem der Arme bewaffnet, bis die Muschel die Schale öffnet und er den Schalen- verschluss durch den eingeklemmten Stein versperren kann, ebenso das Dazwischenstecken einer Armspitze zwischen Deckel und Schale von *Triton nodiferum*, n. POWER, 1857, dasselbe von PLINIUS berichtet und von Neapler Fischern behauptet) wäre zu erwähnen, wenn nicht allzu sehr bei diesen Angaben der Charakter anekdotenhafter Erzählungen hervortreten würde. Doch werden aber schnell aufgegriffene Steine oder der „Mundstein“ als Mittel zur Abwehr von Feinden meist erfolgreich verwendet. Immerhin ist Werkzeuggebrauch auch n. BIERENS DE HAAN nicht ausgeschlossen. Über das „Burgengebauen“ wurde an anderer Stelle bereits berichtet. Nach Beobachtungen von KLEIN an *Sepia off.* sei hier ferner folgendes wiedergegeben: „Wird einer *Sepia off.* nach Eröffnung der Mantelhöhle der Tintenbeutelgang abgeklemmt, so sucht das Tier die Klemme mit den Armen zu entfernen, was oft auch gelingt. Es macht den Eindruck, als ob das nicht reflexartig geschieht, sondern diese „relativ komplizierte Handlung bewußt gewollt sei.“

3. Lernvermögen ist mehrfach nachgewiesen. Ein Kalmar z. B. lernte (n. PEARSE) das Futter aus einem Loch im Glasgefäß zu holen. Auch andere Beispiele gibt es. Cephalopoden lassen sich dressieren, z. B. auf Formen, auf monochromatische Lichter. Zweifellos zeigen C. Verhaltensweisen, die im Enderfolg nur auf frühere Erfahrung (Lernen, Gedächtnis) zurückzuführen sind. In den Zentralganglien liegen die Koordinationszentren, in den Cerebralganglien die Assoziationszentren. Es gibt damit Hirnzellen, die Eindrücke registrieren. Bei Exstirpation gewisser Hirnabschnitte können bei *Octopus* alle Hemmungen beseitigt und vergessen werden. Sowohl bei Tieren ganz ohne Dressur als auch bei solchen mit vorangegangener Dressur erfolgt dann z. B. Fraß von allem. Außerdem tritt Steigerung der Reflexe ein. Beobachtungen über Ausfallserscheinungen, Funktionsabbau und sonstiges abweichendes wie auch normales Verhalten nach Exstirpation oder Trennung einzelner Hirnteile liegen vor. Tiere mit nur geringfügiger Verletzung der Cerebralganglien verhalten sich wie normale. Werden auch die Zentralganglien geschädigt, so sind die Ausfallserscheinungen erheblicher. Bei symmetrischer Läsion der Zentralganglien bei *Octopus* treten Störungen auf, die mit apraktischen Handlungen bei höheren Tieren vergleichbar sind. Die Wirkung der asymmetrischen Läsion ist anfangs Schiefstellung, die sich allmählich wieder ausgleicht; sie erscheint aber wieder, wenn das Tier in „Affekt“ gerät. Die an der Seite der Störung helle Verfärbung verschwindet, um dann und wann wiederzukehren. Die rechten und linken Arme zeigen weiterhin bedeutende Unterschiede. Gewisse Abwehrstellungen sind einseitig leicht auslösbar. Alle geblendeten Tiere nehmen leicht Abwehrstellung ein. Über die Orientierung, insbesondere über die eingenommene Lage und das Verhalten von *Octopus* nach ganzen oder teilweisen Hirnexstirpationen geben BOYCOTT et YOUNG interessante Ausführungen und Abbildungen. Verwiesen sei auch auf die Untersuchungen von BERT, FRÉDÉRICQ, PHISALIX, v. UEXKÜLL, BAGLIONI, LASCHLEY, BIERENS DE HAAN, BUYTENDIJK, YOUNG, SANDERS et YOUNG u. a.

Sepia ohne jeden Lobus verticalis oder frontalis superior ist imstande, Garneelen zu fangen, die sich in ihrem Gesichtsfeld bewegen. Allerdings wird eine Garneele nur so lange verfolgt, als sie sich im Sehfeld solcher *Sepia* befindet, während normal ja die Verfolgung auch um nicht einsehbare Ecken herum fortgesetzt wird. Normale Tiere lernen es, ihre Tentakel nicht auszuschleudern, wenn sich zwischen ihnen und der Beute (Garneelen) eine Glasscheibe befindet; die operierten Tiere lernen dies nicht.

Nach neuesten Ergebnissen (BOYCOTT 1954) würde eine vom Tier leicht erfolgende Lernfähigkeit (Dressur) nur Decapoden zuzubilligen sein. Bei *Sepia*, mit der man Versuche mit in Glasgefäßen eingeschlossenen Garneelen angestellt hat, trat schon nach 18 Stunden Vergessen aller Dressurerfahrungen ein. Man kann auch nicht auf zweierlei zugleich dressieren. Bei *Octopoden* wird das Lernvermögen nur für gering und schlecht erachtet, da sich nur mit drastischen Mitteln und durch harte Dressur (mit elektrischen Schlägen z. B.) bei diesen Erfolge ergeben. *Octopus* verliert noch schneller als *Sepia*.

Feinde

Cephalopoden haben ganz allgemein Fische (besonders Elasmobranchier, Meeresschildkröten, Meeressäuger, Robben und Wale als Feinde, die ungeheure Mengen von Tintenfischen vernichten und namentlich unter den schwarmweise lebenden Arten Verheerungen anrichten. Auch die großen Medusen und Siphonophoren machen Jagd auf diese, so daß sie als Nahrung der Meeresräuber eine wichtige Rolle spielen, allerdings weniger im Gebiet der Nord- und Ostsee, wo sie ja nie so massenhaft sind wie in anderen Meeren. Unter den Elasmobranchiern fressen mit Vorliebe Tintenfische *Scyllium*-, *Lamna*-, *Acanthias*-, *Carcharias*-, *Carcharodon*-Arten, *Prionace glauca* (Blauhais), *Raja clavata* (Nagelrochen), *Raja batia* (Glattrochen) und *Squatina angelus* (Meerengel). Auch Teleostier, vor allem viele Gadiden, Scombriden, im besonderen auch Thunfische, z. B. *Thynnus alalunga*, und Goldmakrelen, deren Opfer auch die Argonauten-♀♀ trotz ihres Gehäuses werden, nehmen Tintenfische als Nahrung. Schriftbarsche holen Octopoden aus ihren Löchern. Die Hauptnahrung vom Mondfisch *Orthogoriscus mola* und dem Gotteslachs, *Lampris guttatus*, sind Cephalopoden. Auch der Schwertfisch, *Xiphias gladius*, nimmt gelegentlich Tintenfische.

Kopffüßer werden auch von Meeresschildkröten gefressen.

Von den Kostgängern des Meeres unter den Vögeln stellen besonders Pinguine, Möwen, Alken, Kormorane, Scharben, Tölpel sowie Sturmvögel Tintenfischen nach, ja, in einigen Meeren, wie z. B. in den antarktischen, sind Cephalopoden sogar die ausschließliche oder Hauptnahrung von Tropikvögeln, Kaptauben, Albatrossen und Sturmvögeln.

Fregattvögel, die gern „fliegende Fische“ verfolgen, greifen auch „fliegende“ oder von Wellen aus dem Wasser gehobene Tintenfische. Sie aus dem Wasser schnellende, an der Oberfläche treibende oder angespülte Tintenfische werden insbesondere von Möwen und Sturmvögeln verzehrt. Mit dem Polarstrom wieder von N heruntergetriebene Sepienschalen bei Island wiesen Schnabelhiebe der Dreizehnmöve, *Rissa tridactyla*, auf. Tintenfischschnäbel wurden in *Rissa* von der Davisstraße nachgewiesen. Sämtliche (50) frisch getöteten Eissturmvögel, *Fulmarus glacialis*, während des Juni—Juli (1925) in der Davisstraße (64° N) hatten Tintenfischreste im Magen. Doch ist anzunehmen, daß es sich weniger um lebend gefangene handelt, da nach den Schnäbeln auch große Tintenfische mit über 1 m Länge darunter waren, als um geschwächte Exemplare und mehr noch um Reste aus den Faeces von Zahnwalen (HAGERUP, 1926). Ein am 26. IX. 1952 bei Strukhum, Krs. Husum, ermattet gegriffenes ♀ vom Eissturmvogel hatte nach den Schnäbeln Reste von 2 Individuen geringer unterschiedlicher, aber sonst beachtlicher Größe von *Onychoteuthis banksi* im Magen. Als lebende Beute fallen nur kleine Tintenfische dem Eissturmvogel zu.

Bei der Sturmschwalbe, *Hydrobates pelagicus*, enthielten die untersuchten Mägen neben Fettballen fast ausschließlich Augenlinsen von sehr kleinen Tintenfischen als Hauptnahrung (n. VOOUS, 1954).

Große Augen zeichnen Dämmerungsvögel (*Phaeton*) aus, die fast ausschließlich Verfolger von Tintenfischen sind, die sie besonders in der Dämmerung beim Erscheinen an der Oberfläche erjagen.

Unter den Säugern sind von den Zahnwalen einige zu ausschließlichen Tintenfischfressern geworden, wie die Physeteriden (*Physeter*, *Kogia*, *Hyperoodon*, *Mesoplodon*, *Ziphius*, *Beradius*), ferner die Delphinapteriden (*Delphinapterus*, *leucas*, *Monodon monoceros*). Die stete Aufnahme nur weichkörperiger Nahrungstiere hat bei diesen Formen zu weitgehender Reduktion des Gebisses geführt, die auch bei den teuthophag gewordenen Delphinen, z. B. *Grampus griseus*, ferner auch *Globicephalus melaena* eingetreten ist. Außer diesen Cetaceen fressen Tintenfische von den Delphiniden noch ganz besonders die *Lagenorhynchus*-Arten, außerdem noch *Phocaena phocaena*, *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*, *D. novae-zealandiae* und mitunter auch der Schwertwal, *Orca*.

Verbreitung, Wanderungen und Lebensweise der Tintenfische bestimmen im hohen Grade auch Wanderungen und Lebensweise der Pottwale und des Grindwals. Der Pottwal soll die riesenhaften Tintenfische, von denen er sich nährt, durch Aufstoßen des massigen Kopfes am Meeresboden zerquetschen. Die Walratmasse seines Kopfes hat hierbei den Sonderzweck, als Puffer bei den Stößen zu wirken.

Unter den Robben nimmt das Walroß, *Odobenus rosmarus*, hin und wieder Tintenfische, ebenso der Seehund, *Phoca vitulina*, die Bartrobbe, *Erignathus barbatus* und der Seelöwe, *Eumetopias stelleri*, während schon mehr ausgesprochene Tintenfischfresser Sattelrobbe (*Phoca groenlandica*), Bärenrobbe (*Calorhinus alascanus*), Klappmütze (*Cystophora cristata*), kalifornischer Seelöwe (*Zalophus californianus*) sind. Bei der Roßrobbe (*Ommatophoca rossi*) und dem Seeleopard (*Hydrurga leptonyx*) sind Tintenfische vorwiegende und beim See-Elefanten (*Mirounga leonina*) sogar ausschließliche Nahrung.

Im besonderen sind von dem auch im Gebiet vorkommenden C.-Arten folgende als Nahrung von Meerestieren nachgewiesen:

Bathypolypus arcticus in *Anarhichas lupus*, *Coryphaenoides berglax*, *Gadus aeglefinus*, *Gadus morrhua* (alle bei Spitzbergen); *Hippoglossus vulgaris*; *Delphinapterus leucas* (St. Lorenzstrom);

Octopus vulgaris in den Hauptfeinden *Grampus griseus*, in Muränen und Congern (z. B. an den britischen Küsten), in *Scyllium*, *Lamna* (*cornubica*), *Acanthias*, *Carcharias*; *Gadus aeglefinus*, *Lota*, *Conger*;

Eledone cirrosa in *Gadus morrhua* (Faroer), in *Molva molva* und *Lophius*.

Sepia officinalis in *Acanthias*, *Mustelus*, *Torpedo*, *Raja*, *Merluccius*, *Conger*, *Delphinus*; *Phoca vitulina* (holländ. Wattenmeer); nach zahlreichen Angaben sollen sich im Frühjahr an den atlantischen Küsten Frankreichs viele *Sepia*-Körper finden, denen von Delphiniden die Köpfe abgebissen sind.

Sepia sp. in *Centrophorus squamosus*, einem Tiefseehai (Monaco), ferner in *Delphinus novae-zealandiae*;

Sepia elegans in *Gadus morrhua* (englische Ostküste);

Rossia sp. in *Halosaurus macrochir*, in Gadiden und Selachiern;

Rossia macrosoma in *Coryphaenoides rupestris* und *Etmopterus spinax* (Herlöfjord), *Gadus aeglefinus* (Nordsee);

Allorossia glaucopsis in *Gadus morrhua*, *Gadus aeglefinus* (Spitzbergen);

Sepioteuthis atlantica in *Acanthias*, *Mustelus*, *Torpedo*, *Raja*, *Merluccius*, n. TODD, im März in *Trigla gurnardus*, im Juni in Wittlingen (*Gadus*

merlangus) und im November in *Gadus luscus*; in *Gadus aeglefinus* (Doggerbank); in *Trigla lucerna* (Westmarokko); *Trachinus draco*;

Sepiolo rondeleti in *Acanthias*, *Mustelus*, *Torpedo*, *Raja*, *Merluccius*;

Sepiella oweniana in *Trigla* (Rio de Oro);

Sepiella scandica in *Spinax niger* (Bergen);

Loligo vulgaris in *Delphinus delphis*;

Loligo forbesi in *Gadus virens*, in *Anarhichas lupus* (im Sommer, Yorkshire-Küste, besonders jüngere, oft in großen Mengen);

Loligo sp. in *Scyllium*, *Lamna*, *Acanthias*, *Carcharias*; *Mustelus laevis*;

Alloteuthis subulata viel in *Gadus merlangus*, *Gadus morrhua*, *Molva molva*, *Anarhichas lupus*, manchmal in großer Menge (Yorkshire-Küste), in *Pleuronectes platessa* (Deutsche Bucht), in Steinbutt und Glattbutt (südliche Nordsee);

Onychoteuthis banksi in *Gadus morrhua*;

Architeuthis sp. in *Physeler macrocephalus*;

Gonatus fabricii in *Grampus griseus*, *Delphinapterus leucas*, *Monodon monoceros*, *Globicephalus*, *Hyperoodon*, *Laemargus borealis* (= *Somniosus microcephalus*), *Gadus morrhua*, *Gadus aeglefinus*, *Gadus virens*, außerdem in *Cystophora cristata* (zwischen Spitzbergen und Grönland); *Fulmarus glacialis*;

Illex illecebrosus bzw. *Coindet* in *Gadus morrhua*, *Orthogoriscus mola* (z. B. St.-Georgs-Kanal), *Thynnus alalunga* (Golf de Gascogne); *Delphinapterus leucas* (St. Lorenzstrom);

Ommatostrephes sagittatus z. B. in Mägen großer Fische, z. B. in *Gadus morrhua*, *Thynnus alalunga*, ferner in *Delphinus delphis* und *Grampus griseus*;

Ommatostrephes sp. in *Polyprion cernua*, *Thynnus*, *Delphinus delphis*, *Grampus griseus*;

Sthenoteuthis bartrami in *Gadus morrhua*;

Sthenoteuthis pteropus in *Gadus sp.*, *Plagiodux ferox*;

außerdem *Entomopsis*-Larven u. a. in Thunfischen und Delphinen.

Vor allem kommt der Kannibalismus selbst hinzu und Fälle, wo Tintenfischarten untereinander sich verfolgen.

In interessanter Umkehr des Verhältnisses Räuber: Beutetier vermag eine oxyrhynche Krabbe, *Loxorhynchus grandis* (Kalifornien) mit ihren großen Scheren Octopoden zu fangen und zu fressen (MACGINNITIE, 1937). Ferner fressen Krabben *Eledone*-Laich nach Aquarienbeobachtung von ISGROVE.

Zur Beobachtung kamen in der Nordsee zwischen Lincolnshire und Ross-Shire-Küste Exemplare vom Tümmler, die rund um das Maul Schrammen und auf der Haut runde, von den Hornringen des *Ommatostrephes sagittatus* herrührende runde Narben aufwiesen. Von Riesenkalmaren verursachte Narben sind öfter, z. B. an *Grampus griseus* bei den Azoren, vielfach an Pottwalen und an *Delphinus novae-zealandiae* festgestellt worden.

Die Zahl der Feinde ist eher ungewöhnlich groß als gering zu nennen. Von den genannten Verfolgern kommen selbstverständlich nicht alle im Gebiet vor. Gegenüber anderen Nahrungstieren finden sich C. im Gebiet der Nord- und Ostsee nicht oft in Fischmägen.

Parasiten

Ektoparasiten, auf der Haut schmarotzende Parasiten sind, wenn man von den an Kiemen vorkommenden absieht, an Tintenfischen bisher nicht bekannt geworden. Wohl gibt es aber eine Reihe Entoparasiten, die verschiedene Organe, Mantelhöhle, Kiemen, Nierensäcke, Venenanhänge, Darm, Leber, Pancreas, Ligament der Ovarien und die Ovarien selbst befallen. Als Parasiten beteiligt sind *Ciliata Apostomea*, *Telesporidia*, Dicyemiden, Cestoden (Tetrarhynchiden und Tetraphyllidenlarven), Trematoden und Nematoden.

Angegeben werden (hauptsächlich für das Mittelmeergebiet):

1. *Ciliata Apostomea*, beweglich in der Leber und Venenanhängen, *A. Opalinopsidae*,
Opalinopsis octopi Foettinger (1818) in *Pteroctopus tetracirrhus* (von Neapel),
Opalinopsis sepiolae Foettinger (1881) in Leber und Mitteldarm von *Sepiola rondeleti* Leach (bei Neapel),
B. Foettingeridae in Nierensäcken und an den Venenanhängen wurmartig bis 2 mm groß, in großer Menge:
Chromidina elegans Foettinger (1881) in *Sepia officinalis*, *S. elegans*, *S. orbignyana*, *Illex illecebrosus coindetii* von Neapel, in *Loligo* sp., aus dem Japanischen Meer (WERMEL) und aus dem Mittelmeer bei Banyuls.
Chromidina coronata Foettinger (1881) in *Octopus vulg.* und *Eledone cirrosa* bei Neapel,
Chromidina in Nierensäcken und am Pancreas von *Spirula* (JEPPS, 1931).
 Opalinopsiden sind weniger an den Parasitismus angepaßt als Foettingeriden.
2. *Telesporidia*. *Aggregata dubosqui* Moroff (1908) in *Octopus vulgaris*, der sich durch Fressen von Krebsen infiziert. In den Spiraldarm (bzw. Magen) dringen die Merozoiten in die Submucosa ein und wachsen hier zu Makrogamonten und Mikrogamonten heran. Die von letzteren gebildeten Mikrogameten sind lang fadenförmig und tragen am Vorderende zwei Geißeln. Der befruchtete Makrogamet wächst zur Oocyste, die in Sporoblasten zerfällt. Die reifen Sporen enthalten Sporozoiten und werden mit abgestoßenen Darmfetzen entleert und von Krebsen (Brachyuren, Anomuren) gefressen. Auch durch Fressen toter Tintenfische können sich diese infizieren.
Aggregata eberthi Labbé (1895) in *Sepia officinalis* und *Portunus*-Arten (z. B. *depurator*), n. DOBELL (1925) nur *A. octopiana* und *A. spinosa* Moroff,
Aggregata octopiana A. Schneider (1875) in *Octopus vulgaris*; ferner *A. spinosa* und *A. legeri* Moroff.
 Gegen *Aggregata octopiana*, die Zell- und Kernhypertrophien im Darm von *Octopus* verursacht, erfolgen seitens des Wirtes Abwehrreaktionen, u. a. durch Bildung einer den Parasiten umgebenden Membran (WURMBACH und NAVILLE).
3. *Dicyemida*, die häufig, ja regelmäßig in Venen- und Pancreasanhängen der betreffenden Cephalopoden vorkommen. Eine Schädigung des Wirtes durch den meist in riesigen Mengen in der Niere lebenden

Schmarotzer ist nicht nachzuweisen. HARTMANN vermutet im Gegenteil sogar eine Art von Symbiose, in dem Sinne, daß die Dicyemiden sozusagen als Nierenepithel funktionieren. Damit in Einklang steht die Tatsache, daß die Infektion fast immer außerordentlich stark ist und daß nicht infizierte Individuen bei den Cephalopoden-Arten, die Dicyemiden führen, so gut wie nie zu finden sind, mit Ausnahme in ganz jungen oder kränkelnden Stücken. Tintenfische mit mehr pelagischer Lebensweise, wie *Loligo*, aber auch die Sepioliden, sind dagegen nur selten infiziert. Bisher sind von Cephalopoden-Arten, die in der Nordsee vorkommen, die folgenden als Wirte von Dicyemiden bekannt geworden:

Wirtsart		Dicyemiden-Art
<i>Octopus vulgaris</i>	Mittelmeer,	
	Roscoff,	<i>Dicyema typus</i> van Bened.
	Roscoff,	<i>Dicyemeneea</i> Lameerei
	Mittelmeer,	Nouv.
	Mittelmeer	<i>Dicyema clausianum</i> Nouv.
	Mauretanien	<i>Dicyema monodi</i> Nouv.
<i>Eledone cirrosa</i> (? <i>Eledone moschata</i>)	Mauretanien	<i>Dicyema megaloccephalum</i>
	„	Nouv.
	Japan	<i>Dicyema misakiense</i> Lameere
	Mittelmeer	<i>Dicyema mülleri</i> Claperède
	Mittelmeer	<i>Dicyema moschatum</i> Whitman
	„	<i>Dicyemeneea elledones</i> Wagener
<i>Rossia macrosoma</i>		<i>Pseudodicyema truncatum</i>
	„	Whitman
<i>Sepia officinalis</i> ¹⁾	„	<i>Pseudodicyema truncatum</i>
	„	Whitman
<i>Sepia elegans</i> <i>Sepia orbignyana</i> <i>Sepiolidae</i>		<i>Dicyemeneea gracile</i> Wagener
		<i>Dicyemeneea gracile</i> Wagener
	„	<i>Dicyemeneea gracile</i> Wagener
	„	<i>Pseudodicyema truncatum</i>
	„	<i>Dicyemeneea gracile</i> Wagener
	„	<i>Dicyemeneea gracile</i> Wagener
<i>Sepiola (rondeleti)</i>	„	(n. HARTMANN), Arten dieser
	„	U.-Familie nur schwach infiziert
<i>Loligo vulgaris</i>		<i>Dicyemeneea macrocephalum</i>
	„	von Bened.
	Ostende	enthält n. VAN BENEDEEN eine <i>Dicyemiden</i> -Art, die er aber weder beschrieben noch näher studiert hat. Sie dürfte selten sein und ist

1) Die Eier sind stets keimfrei, doch junge Tiere von 1–2 cm Länge sind bereits infiziert. Unter vielen 1 Stück dicyemidenfrei (HARTMANN).

<i>Loligo vulgaris</i>	Ostende	von späteren Beobachtern nicht wieder gefunden worden. Nach HARTMANN ist <i>L. vulgaris</i> stets dicyemidenfrei
<i>Loligo forbesi</i>	Nordsee	ist nach einem Stück, das GRIMPE August 1926 in Helgoland untersuchte sowie nach Feststellungen JAECKELS dicyemidenfrei
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	„	enthält nach einer Angabe KÖLLIKERS Dicyemiden; die Art ist unsicher (zit. n. STROHL in Winterstein, 22, 1914).

Außerordentlich stark infiziert sind die Octopodiden, während *Rossia macrosoma* und die Sepiolen (im Mittelmeer) nur schwach infiziert sind.

Bei *Eledone moschata* (Mittelmeer) sind 95% mit *Dicyema moschatum* und 20% mit *D. eledones* infiziert.

Von den selteneren Heterocyemiden — von GERSCH als Zerfallsstadien der Dicyemiden gedeutet — kommen *Conocyema polymorpha* E. van Beneden in den Nierenanhängen von *Octopus vulgaris* und *Microcyema vespa* E. van Beneden in denen von *Sepia officinalis*, beide bisher nur aus dem Mittelmeer bekannt, vor (vgl. HARTMANN, 1939). Befall ist nicht von der Größe und dem Alter der Wirtstiere abhängig (Zahl der befallenen Tiere 5 von 20, 13. IV. bis 16. V. (Neapel).

4. Trematoda Monogenea Fam. Gyrodactylidae.

Isancistrum loliginis de Beauchamp (1912), nur 0,2 bis 0,22 mm lang, auf den Kiemen von *Alloteuthis subulata*.

5. Cestoidea. Tetrarhynchiden- und Tetraphylliden-Larven, die geschlechtsreif im Darm von Selachiern, selten in dem von Ganoiden, gefunden werden, und zwar *Nybelinia lingualis* Cuvier (1817) (= *Aspidorrhynchus infulatus* Molin, 1858), Larve in Cephalopoden (z. B. *Sepia officinalis*) und Teleostiern, geschlechtsreif in *Acanthias vulgaris*, *Galeus canis*, *Raja batis*, *Scyllium catulus*, *Diplobothrium* in Kalmaren, *D. pruvoti* in *Loligo vulgaris*, *Phyllobothrium loliginis* in *Loligo vulgaris*, außerdem *Thysanocephalum*.

6. Nematoda.

Ascaris todari della Chiaje im Ligament des Eierstockes von *Sthenoteuthis bartrami*.

Filaria loliginis della Chiaje, in mediterranen *Loligo vulgaris* und n. GRIMPE auch in *Alloteuthis subulata* (Mantelhöhle und Ovarium) bei Helgoland, anscheinend nicht sehr häufig.

Ältere Literaturangaben nach V. LINSTOW (1889).

Bei den Apostomeen (*Opalinopsis* und *Chromidina*) sind die betreffenden C.-Arten die einzigen Wirte. Wie diese erreicht werden, ist noch

immer nicht geklärt. Ebenso sind beim Trematoden *Isancistrum* Cephalopoden ausschließlich die Wirte, die die Parasiteneier mit dem Atemwasser aufnehmen, wo sie dann an den Kiemen hängen bleiben. Bei an C. schmarotzenden Nematoden ist der Entwicklungszyklus und Infektionsweg ungeklärt. Der Vorgang des Befalles mit Dicyemiden ist ebenfalls noch nicht geklärt. Bei den Telesporidiern (*Aggregata*) sind C. die Endwirte, in denen Macro- und Microgameten heranwachsen. Zwischenwirte sind Krabben, die von den Tintenfischen gefressen werden. Für die Tetrarhynchidenlarven sind C. ausschließlich Zwischenwirte. Geschlechtsreif werden die Wurmlarven im Darm von Knorpelfischen, die Kopffüßer fressen.

Als Parasit in der Niere von Decapoden (RAABE 1934) und Octopoden, der hier Degenerationen verursacht, wird auch ein Ascomycet angegeben. Die Infektion geht durch die Blutgefäße und Blutlakunen vor sich. Die Dicyemiden fehlen in solch befallenen Tieren.

Cephalopoden sind ferner mit Bakterien parasitiert (PELSENER, 1928).

Als Parasiten der Laichgallerten von *Loligo* fanden sich Exemplare des Polychaeten *Capitomastus minimus*. Da das den Embryo umhüllende Chorion nicht durchbohrt wird, kann es sich bei ihnen nur um Parasiten der Eihüllen handeln, die diese vermutlich mit Hilfe eines zersetzenden Enzyms angreifen (H. HARAUT, et L. JECKLIN, 1933).

Im allgemeinen beherbergen C. viel weniger Parasiten als andere Tiergruppen. Dicyemiden und Heterocyemiden sind zahlreich in C. zu finden. Aber auch *Aggregata*-Arten können starken Befall verursachen.

Zusammenleben mit anderen Tieren

Die von H. P. FISCHER, 1941, in der Mantelhöhle von Kalmaren angetroffenen Fische und Kruster dürften beim Fang dorthin geraten sein; jedenfalls fand JAECKEL jr. mehrmals in der Mantelhöhle von *Loligo forbesi* Fische, von ausgewachsenen Heringen bis zu Kleinheringen und Sprotten, je nachdem, in welchen Fischschwärmen der Kalmar sich aufgehalten hatte. Solche sind nur beim Fang durch die noch anfangs geöffnete, beim Absterben des Tintenfisches aber sie gefangenhaltende Mantelhöhle hineingeraten. Ähnliche Beobachtungen sind von GRIVET gemacht worden, womit der Tatbestand eindeutig kargestellt ist. In ähnlicher Weise wurde eine kleine Eledone im Spritzloch einer sehr großen *Raja batis* gefunden.

Abgesehen von dem Verhältnis Beutetier (Nahrung) oder Opfer größerer Tiere (Feinde) oder zu den Parasiten sind bisher für das Zusammenleben mit anderen Tieren nur die Fälle bekannt, wo verschiedene Schwammarten als Aufbewahrungsorte (Brutstätten) für die Eier von Rossien und *Sepia elegans* fungieren oder lebende unbewegliche oder träg bewegliche Tiere (Seepferdchen, Seesterne u. a.) als Substrat bei der Anheftung von Eiern (*Sepia*) benutzt werden.

Das *Ocythoe*-♂ frißt Salpen aus und läßt sich in deren Cellulosegehäuse passiv fortbewegen. Leere *Nautilus*-Schalen dienen kleinen Fischen als Zufluchtsort.

Verhalten zum Menschen

Dem Menschen unangenehm oder gefährlich werden Kraken allenfalls durch ihre saugnapfbewaffneten Arme. Dem Wesen nach sind die Arten, mit denen der Mensch gemeinhin zusammenkommt, furchtsam und ziehen sich lieber zurück. Kleine Exemplare, mit denen man hantiert, machen von ihrem Gebiß keinen Gebrauch, obwohl sie untereinander auch mit den Schnäbeln beißen. Ihr Speicheldrüsensekret wirkt als Gift auch auf niedere Wirbeltiere. Bei Säugern (Kaninchen) wirkt es, ein zweites Mal gegeben, tödlich als anaphylaktischer Schock. Kalmare dagegen beißen gern. Beim Umgang mit größeren ist Vorsicht geboten. Auch spritzen sie beim Fang und noch nachher (gezielt?) ihre Tinte aus. Anlaß zu ablehnender Einstellung oder Furcht geben die großen Augen sowie das Augenspiel der Cephalopoden.

Über Angriffe auf Menschen: ältere Literatur, aufgeführt von TASCHENBERG, z. T. behandelt bei KEFERSTEIN, neuere bei BARTSCH (1917); HALSTEAD (1949).

Haltung in Gefangenschaft

Haltung in Gefangenschaft gelingt nur bei widerstandsfähigen Octopoden (*O. vulgaris* bis zu 2 Jahren, *Eledone moschata* mehrere Monate, bei *E. cirrosa* kaum länger als einen Monat, bei *Bathypolypus arcticus* nur wenige Tage). Von Decapoden dauert sie noch am längsten bei *Sepia* off., einige Monate, bei *Loligo* je nach Einlieferungszustand von wenigen Tagen bis etwa einen Monat, ausnahmsweise bis zu drei Monaten (in kühler Jahreszeit) (vgl. im übrigen G. GRIMPE, Pflege, Behandlung und Zucht der C. für zool.-physiol. Zwecke). Als Gefangenschaftsmanie werden von *Octopus* in Autophagie die Arme an- oder abgefressen. Dargebotene Nahrung wird dann nicht mehr angenommen.

Octopus kann künstlich durch harte Eier ernährt werden.

Operationstechnik

Zur Narkotisierung bei Operationen (*Octopus*) hat sich Urethan gut bewährt (BUYTENDIJK). Auch Bromyläthyl wird genommen.

Fang

Die Hauptmenge der als Köder begehrten Tintenfische (obenan *Ommatostrephes sagittatus*, z. B. bei der Island und Nordnorwegen-Fischerei, *Illex* bei der Neufundland-Fischerei, weiterhin *Loligo* und *Sepia*, auch *Gonatus*) wird mit besonderen Handangeln (franz. turbutte, salabre-Provence-, ital. lontro, engl. jig) auf See erbeutet. Diese Angel besteht aus einem rot bemalten, 7 bis 8 cm langen, bleiernen Lot, das am freien Ende einen Kranz von 20 bis 30 (10 bis 20, Island) Haken trägt. Es wird, wie die Handangeln, an einer Leine im Wasser auf und ab bewegt (gepilt) und gibt besonders in der Dämmerung einen guten Fang. Trotzdem die Angel ohne Köder gebraucht wird, sitzen nicht selten 2 bis 3 Tintenfische zugleich daran (PETERS, Hdb. der Seefischerei Nordeuropas, 4, 1935). In anderen Gebieten (Italien, USA, Chile oder bei der japanischen Fischerei auf *Ommatostrephes sloani pacificus* auch zur menschlichen Nahrung) wird der Fang mit Netzen betrieben. *Gonatus fabricii* ist in

den norwegischen Gewässern und in der norwegischen See Gegenstand einer ausge dehnten, mit dem „grapnel“ betriebenen Köderfischerei.

Loligo wird mit Angeln oder mit Zugnetzen gefangen, *L. forbesi* bei Helgoland mit Dorschangeln oder dem großen Schleppnetz. An der ost-englischen Küste gilt sie als ausgezeichnete Köder für Dorsch und Leng. Als Köder beim Dorschangfang stellt man bei Neufundland *Sthenoteuthis bartrami* eigens nach. Auf *Loligo* und auf *Ommatostrephes* wird im Mittelmeer Laternenfang im Hochsommer und Herbst betrieben. Der Fang von *Sepia* wird im Mittelmeer mit einer bleibeschwerten Schnur, an der ein mit mehreren Angelhaken gespickter Kork angebracht ist, ausgeübt. Der Octopus-Fang geschieht mittels einer Schnur entweder mit Köder oder auch nur mit zerfasertem roten Tuch. Zur Hauptsache wird der Fang auf ihn im Mittelmeer und an der bretonischen Küste mit mehrzinkigen langen Gabeln (auf die der Dreizack des Poseidon zurückgeht!) betrieben. Auch durch ausgelegte Tonkrüge (it. mummarella) für Octopoden willkommene Schlupfwinkel, die mittels Seil an Bord gezogen werden, lassen sich kleinere bis mittelgroße Exemplare fangen. Auf *Sepia* lohnt auch der Fang mit weiblichen Artgenossen, deren Schulp von einer langen Schnur durchzogen ist, als Lockköder, auf den sich die Männchen stürzen und mit an die Oberfläche ziehen lassen. Statt eines lebenden oder toten ♀ wird auch eine „Locksepia“ aus Kork, an der bisweilen ein kleiner Spiegel befestigt ist, verwandt. Diese Fangarten waren schon zu GESSNERS Zeiten üblich: „Item man bindt ein Weiblin an ein Seyl, schleyfft es durchs Meer her, so folgt jm das Määnlin nach, auß Lieb, umfaßt es mit seinen Armen, werden als beyde zumal herauß geschleyfft. Zu solchem brauchen etliche Spiegel in Holtz gefaßt, welche sie in den Grund lassen, so dann die Kuttelfisch sich selber ersehen, so begreifen sie den Spiegel, werden also zu dem Gestade gezogen, vnd mit Garnen umgeben.“ Über den Fang von *Sepia* siehe BRÜHL, in *Sepia*. Rohstoffe des Tierreichs, den von *Octopus* (Neapel) s. M. SANTARELLI (1932). Einzelheiten des Mittelmeerfangs gibt auch LO BIANCO, 1909. Im übrigen s. M. SANTARELLI et A. PALOMBI, Gli animali commestibili dei mari d'Italia, Milano, 1953. In der Südsee sind sowohl aus *Cypraea-tigris*-Schalen hergestellte bunte Angeln wie auch perlmuttrige aus dicken Muscheln (*Pteria*) verarbeitete im Gebrauch. Über den Fang von Tintenfischen siehe im übrigen auch TRYON, Manual of Conchol., 1879; A. LOCARD, Les huitres et les mollusques comestibles, Paris 1890.

Verwendung und Nutzen

Eine Nutzung der Tintenfische findet direkt und indirekt auf vielfache Weise statt.

1. Als Nahrung: Fast alle Kopffüßerarten werden vom Menschen gegessen. Als Nahrungsmittel sind sie jedoch nur von lokaler Bedeutung und auch nur für die weniger Bemittelten, während Feinschmecker an ihnen meist keinen besonderen Genuß finden. Von größerer Bedeutung als Nahrung sind sie, abgesehen von ihrer Verwendung bei küstenbewohnenden Eingeborenen, besonders der Südsee, schon in Italien und noch mehr in

Ostasien und Japan. Im Gebiet der Nord- und Ostsee werden sie von der anwohnenden Bevölkerung nicht verzehrt. Doch erfolgt Nutzung bei großen Fängen großer Tintenfische insofern, als diese nach Italien transportiert und ausgeführt wurden, wie es z. B. in der Nachkriegszeit bei reichen Skagerrak-Fängen der Fall war. Tintenfische sind im letzten Jahrzehnt Exportware skandinavischer Fischmärkte geworden (OTTERLIND). Für unseren Geschmack gilt das Fleisch z. B. von ausgewachsenen *Loligo* als zäh. Hinzu kommt, daß sich Tintenfische auf Eis schlecht transportieren lassen, „zerlaufen“, und damit für eine Anhandlung nach mehrtägigen Seereisen nicht in Frage kommen.

Wie weit aber eine Verwendung im Mittelmeer stattfindet, möge aus folgenden Zahlenangaben entnommen werden:

In der österreichischen Adria wurden 1897 (n. KRISCH) an

Tintenfischen	404,103 kg = 131,246 österr. Kronen
gemeinen Kalmaren	164,480 kg = 133,984 österr. Kronen

eingebraucht. Der jährliche Durchschnittsfang belief sich in 30 Jahren auf 600 Tonnen.

An der nordamerikanischen Küste brachte der Fang von *Loligo pealei* (1902):

vor Rhode Island	42,550 kg (= 2750 \$ oder von 11 000 Mark)
vor Massachusetts	2432,530 kg (= 26608 \$ oder von 106 430 Mark)

Hier werden in gefrorenem Zustande große Mengen in das Innere des Landes gebracht. Von dieser Art wie von *L. opalescens* (Kalifornien) erfolgt Ausfuhr nach Griechenland. Besonders das Fleisch der kleinen Arten (Sepietten und Sepiolen, kleiner *Sepia*-Arten) ist am Mittelmeer im Altertum (A. LOCARD, Histoire des mollusques dans l'antiquité, Lyon-Paris, 1884) und Neuzeit sehr geschätzt, auch das zarte Fleisch kleinerer Kalmare ist von gutem Geschmack und dort außerordentlich begehrt.

Von größeren *Loligo* werden die Arme gebraten sehr geschätzt.

Zubereitungsweisen für C. gibt TRYON 1879 (nach LOVELL, Edible Mollusks) an.

2. Die reichen Tintenfischfänge (besonders in Ostasien) werden fabrikmäßig zu Fischmehl verarbeitet. Auch Nord- und Ostseefänge von C. kommen zusammen mit Fischen in die Fischmehlfabriken.

3. Vielfach wird das Fleisch der gefangenen Tintenfische als Köder für den Fisch- und Haifischfang benutzt. Fische sind beispielsweise sehr gierig auf das Fleisch von Tintenfischen, und zwar wohl von sämtlichen Arten. Als Köder ist es damit bestens brauchbar. Bereits ARISTOTELES schreibt: „Alle Fische folgen dem Geruch von Gebratenem. Man ködert sie daher auch mit dem kräftig riechendem, gesottenem Fleische der Tintenfische.“ Im Gebiet der Nord- und Ostsee werden Köder mit Tintenfischfleisch besonders an der norwegischen Küste für die Leinenfischerei auf Leng verwendet. (Eine riesige im Trondhjem-Fjord noch mit Lebensregungen gestrandete *Architeuthis* wurde sofort als Dorschköder verarbeitet, noch bevor der Körper für die Wissenschaft gesichert werden konnte). Nach Angaben englischer Fischer ist *Ommatostrephes sagittatus* wiederum als Köder nichts wert und wird über Bord geworfen (STEVENSON).

Sthenoteuthis-Arten werden wiederum gern als Köder verwandt, ebenso *Architeuthis*.

4. Außer dem Fleisch liefern Kalmare und Sepien noch den Sepiafarbstoff. Sepia ist noch immer eine geschätzte lasierende braune Körperfarbe von äußerst reinem Farbton, der von keiner anderen Farbe übertroffen wird. Sie wird (am Mittelmeer) gewonnen, indem nach dem Fange der Sepia, die von allen Kopffüßern den rel. größten Tintenbeutel besitzt, der Tintenbeutel ausgeschnitten und rasch an die Sonne gebracht wird, wodurch der Inhalt sich festigt und trocknet. Sobald eine Anzahl solcher Tintenbeutel zusammen ist, wird die trockene Masse zerkleinert, mit starker Ätzlauge zu einem dicken Brei zerrieben, dann mit Wasser verdünnt und einige Zeit bis nahe zum Kochen erhitzt. Die Lösung wird dann zwecks Ausscheidung fester fremder Bestandteile filtriert. Mit Schwefelsäure wird aus dieser die Farbe ausgeschieden, die auf Filtern gesammelt mit Wasser bis zur neutralen Reaktion gewaschen, abgepreßt und getrocknet wird (VIKTORIN, p. 322, 1906; BRÜHL, p. 390).

Als Malerfarbe wird sie mit Gummi arabicum verrieben. Vom Tier ausgespritzte Tinte ist übrigens aus Kleidern nicht leicht zu entfernen.

Chemisch gehört der Farbstoff zu den Melaninen. (Näheres bei BRÜHL, Sepia.)

5. Als Ossa Sepia, Sepienknochen, weißes Fischbein, kommt der Rückenschulp von Sepia, zumeist aus dem Mittelmeer, wo er stellenweise in großen Massen antreibt oder aus gefangenen Tieren herausgelöst wird, in den Handel. Auch an der Nordseeküste wird er in manchen Jahren in Massen angetrieben. Spez. Gewicht 0.5.

Der Schulp dient als sehr feines Schleifmittel für Metalle, Holz, Lack- und Politurüberzüge, ferner für feine Goldschmiedearbeiten, zum Formschneiden (vgl. M. EISENTRAUT, Polierschulpe, in Rohstoffe des Tierreichs, II, 1928). Zerstoßen wird der Schulp als Ingrediens von Zahnpulvern verwendet. Besonders bei nordischen Seevölkern, bei denen Sepiaschalen Seltenheitswert haben, bemächtigte sich der Aberglaube ihrer und ließ sie offizinell werden. NORDGAARD berichtet (1928), daß bei Titra an der norwegischen Küste in früheren Zeiten die Sepienschalen als Medizin für Kühe zum Abkalben eingegeben wurden, und von Hasvåg in Flatanger, daß noch Ende des vorigen Jahrhunderts solche Schalen als Heilmittel gegen verschiedene Krankheiten angewandt wurden. Insbesondere wurden und werden noch die aufgelegten Schalen zum Wundheilen benutzt, also pharmazeutisch verwendet. Ein alter Name auf den Faroern („gröjeskel“) deutet darauf hin, daß die Sepienschalen zu diesem Zwecke Verwendung fanden. Wegen der Saugfähigkeit dienten die Schalen auch zum Entfernen von frischen Tintenflecken. Die Verwendung der Schalen als Wetzstein für Stubenvögel in Vogelbauern ist altbekannt.

Daß in der Medizin früherer Zeiten von so seltenen Tieren, wie es die Tintenfische sind, die verschiedensten Teile verwendet wurden, leuchtet ein (vgl. BRÜHL, S. 389). Die „Schwarze Suppe“ der Spartaner soll dadurch hergestellt worden sein, daß man die Sepien mit den Tintenbeuteln kochte, wodurch die Brühe einen angenehmen Geschmack erhielt (BANCROFT, 1918, n. BRÜHL, S. 392). Die Sepie erfreute sich der verschieden-

sten Eigenschaften. Ihr Fleisch war ein mächtiges Aphrodisiacum und ausgezeichnetes Stomachicum; ihre Eier wurden gegen Katarrhe der Harnblase oder gegen Blasengriß empfohlen; mit ihrer Schale, als weiße Koralle bezeichnet, stellte man Kosmetica und Zahnpuder her; eingeblasen in die Augen ließ das Puder Hornhauttrübungen verschwinden; calciniert erlaubte es, Hautaffektionen zu bekämpfen und die Krätze zu vernichten. Noch um die Mitte des 18. Jahrhunderts verwendete man in Europa Pulver aus zerstoßenen Sepienschalen bei der Bereitung von Salbe gegen Hautunreinigkeiten, Muttermaler, Flechten u. dgl., mit Honig vermischt gegen Entzündungen der Augen und innerlich gegen Asthma. In Japan, wo Tintenfische viel gegessen werden, galt ihr Fleisch als brauchbar, um auch Bluthusten zu bekämpfen oder Geschwüre zum Heilen zu bringen; ihre Tinte, mit Essig vermischt, bildet einen gegen Herzkrankheiten guten Arzneitrank. (A. LOCARD, Les hûîtres et les mollusques comestibles, Paris, 1890.)

Verwendung als Schmuck

Als Verwendung außerhalb des Gebietes sei der Kuriosität wegen angeführt, daß die großen grünen, mit kleinen goldenen Flecken betupften und mit Zähnen versehenen Saugnapfringe großer Oegopsiden aufeinander gereiht als Kettenschmuck bei Südseevölkern getragen werden. Als Kettenschmuck finden ferner Verwendung Schalenstücke von *Nautilus pompilius* (Perlmutter) und *Argonauta hians*.

Indirekte Verwendung

Eine nicht unbedeutende Rolle im Haushalt der Natur und damit auch wirtschaftlich in indirekter Nutzung für den Menschen gesehen spielen Tintenfische eine nicht unbedeutende Rolle, und zwar als wichtige Nahrung für zahlreiche andere genutzte Tiere. Für Fische ist ihr Fleisch sehr begehrt. Im Gebiet der Nord- und Ostsee kommen hier wegen ihrer Massenhaftigkeit als schwimmende Formen die Schwärme von *Alloteuthis subulata* und vielleicht die kleineren *Loligo* sowie Sepioliden in Betracht. Genauere Untersuchungen stehen noch aus. TODD (1904/05) gibt an, *Sepioida atlantica* im März in *Trigla gurnardus*, im Juni in Wittlingen (*Gadus merlangus*) und in *Gadus luscus* im November gefunden zu haben, dazu in einem *Gadus virens* auf dem östlichen Teil der Doggerbank im Mai unter anderem drei *Loligo forbesi* (?) von 5 cm Länge. MIELCK hat verschiedentlich viele Wittlinge mit *Alloteuthis subulata* im Magen gefunden. Auch n. HERTLING wird *Alloteuthis* von mehreren Fischarten gefressen, so u. a. auch von der Scholle. Besonders findet man *Alloteuthis* (n. HERTLING) im Mageninhalt von Wittlingen. Von 9 Stück (Nordey-Feuerschiff VII. 1923) hatten 5 je eine *Alloteuthis*, von 5 Stück (13 bis 15 sm NNO von Osterems-Anseglungstonne, II. 1923) einer 2, ein anderer eine *Alloteuthis* im Magen. *Gadus merlangus* scheint also mit besonderer Vorliebe kleine Cephalopoden (*Alloteuthis*, *Sepioida*) zu fressen. *Loligo*, besonders junge Exemplare, bilden n. STEVENSON an der Yorkshire-Küste einen wichtigen Bestandteil der Nahrung von *Anarhichas lupus* während des Sommers, da die Mägen dieses Fisches gemeinhin mit großen Mengen von ihnen gefüllt sind.

Zweifellos die größte Bedeutung, wenn auch nicht gerade in europäischen Meeren, speziell in der Nord- und Ostsee, haben C. für Meeres-säuger (Robben und Wale), die als Fangobjekte von erheblichem Wert in der menschlichen Wirtschaft sind, und wozu also Tintenfische mittelbar beitragen.

Indirekte Bedeutung haben Tintenfische weiterhin darin, daß gerade sie, im Darm von Zahnwalen umgesetzt, mit zur Entstehung der wertvollen Ambra beitragen. In der Ambra finden sich oft chitinige Mandibel von C. und die Schwarzfärbung rührt von Sepia-Melaninen her. („The ambergris ist then, without the least doubt, the result of the intemperate eating of cephalopods“ (TRYON 1879, S. 93), ferner H. CROSSE. Note on the origin of ambergris (Journ. Conchol. 1863). Mit Tintenfisch-köder wird in der Sagami-See bei Japan die „Millionärs“-schnecke, *Pleurotomaria beyrichi*, geangelt.

Tintenfische als Schädlinge

Fast in jedem Hol (engl. hoal oder haul) der Nordseefischfänge befinden sich Tintenfische, hauptsächlich Loliginiden, manchmal 30 ausgewachsene *Loligo* und noch mehr. Da es sich um sehr gefräßige Tiere handelt, braucht also ihre Bedeutung als Schädlinge in der Fischerei nicht gering angeschlagen zu werden. Jedoch scheint das Vorkommen in Fischfängen sich nur auf Loliginiden (und *Ommalostrephes*), in kleinmaschigen Netzen, auf *Alloteuthis* zu beziehen. Andere Tintenfische mit anderen Lebensgewohnheiten und anderen Aufenthalts-orten geraten nur selten in die Netze. In anderen Meeresgebieten schaden C. durch Abfressen der Köder an Angeln und Zerreißen von Leinen. Daß *Ommalostrephes sagittatus* schwarmlebenden Nutzfischen arg nachstellt, selbst noch in Stellnetzen, hat MCINTOSH mit Sicherheit nachgewiesen. Da *O. sagittatus* in ziemlichen Mengen und recht ansehnlichen Exemplaren auftritt, ist der von ihm angerichtete Schaden sicherlich nicht unbeträchtlich.

Die schwarmweise lebenden C., die in Fischschwärme geraten, töten durch Nackenbiß mehr Fische als sie selber fressen.

Wahrscheinlich, z. T. sogar sicher ist schließlich auch, daß die kleineren Arten sich von jungen Nutzfischen nähren; der Schaden dürfte jedoch im allgemeinen hier im Gebiet gering anzuschlagen sein. Weniger in diesem Gebiet als in tintenfischreichen Gewässern, wo Cephalopoden mitunter tonnenweise sich als nicht verwertbarer Beifang in den Netzen finden, die Netze oftmals zerreißen und durch ihre weichliche Beschaffenheit, durch Schleim und Tintenabsonderung beim Fischfang unangenehm werden, können sie eine rechte Plage darstellen.

Der Schaden durch *Octopus* in der französischen Muschelfischerei wird recht hoch angeschlagen, soll er doch diese mit zum Erliegen gebracht haben. Auch für die Nutzung von Krebstieren, besonders Lang- und Kurzschwanzkrebsen, sind *Octopus* wie *Eledone* Schädlinge.

Tintenfische in Sage, Erzählung und bildlicher Darstellung

Die absonderlichen Tintenfische haben schon seit je das Interesse des Menschen auf sich gelenkt. Das Geheimnisvolle ihrer Gestalt, besonders die

langen schlangenartig sich windenden, saugnapfbesetzten Arme (vor allem bei den *Octopoden*), der unheimliche Blick ihrer großen, beweglichen und starr fixierenden Augen, plötzlicher Farbwechsel, weiche Körperbeschaffenheit, schleimige Haut, Absonderlichkeiten ihrer Lebensweise, ihre Seltenheit in den größten Vertretern und ihre z. T. riesigen Ausmaße überhaupt, haben sie als Räuber, die zuweilen auch den Menschen unangenehm und gefährlich werden können, in Erzählungen, Märgen und Sagen eingehen lassen. Nächst der Seeschlange ist wohl kein Meerestier mit einer solchen Fülle von Erzählungen umwoben worden wie gerade der Tintenfisch. Noch heute haben Tintenfische vielfach als ausgesprochene Fabeltiere zu gelten. Einiges, was früher auch wieder als Fabel abgetan wurde, hat übrigens als Tatsache Wirklichkeit und konnte von der modernen Wissenschaft bestätigt werden. Man denke z. B. an die Aufzeichnungen des ARISTOTELES. Einige Beispiele sagenhafter Tintenfisch-Erzählungen bringen TRYON, Manual of Conchology, 1879, und JEFFREYS (British Conchology, Vol. V, 1867). Neuere Tintenfisch-Erzählungen KEFERSTEIN, Bronn's Klassen-Ordnung, 1863, BARTSCH 1917. *Octopus* ist vielleicht auch wegen des Nachwachsens der Arme und weiterer Aufspaltung dieser das Vorbild der Lernaäischen *Hydra*. Auch im friesischen und nordischen Sagenschatz spielen Tintenfische eine Rolle.

Tintenfische sind gelegentlich Gegenstand von Abbildungen bei küstenbewohnenden west-, mittel- und nordeuropäischen Völkern geworden. Die zu einem Fischmenschen, See- oder Meermönch bzw. Bischof entstellten Abbildungen in alten Werken wurden von STEENSTRUP als solche großer zehnarmer Tintenfische erkannt (1857).

Es verdient erwähnt zu werden, daß unter den Tierdarstellungen in den Königsgräbern von Mykenae Tintenfische aus Gold geformt und als Ornamente auf goldenen Blättern auffallen. *Argonauta* und *Octopus* treten auf minoischen Gefäßen, *Octopus* auf etruskischen Vasen auf. *Sepia officinalis* ist auf pompejanischen Wandmalereien dargestellt.

Da *Argonauta* sich nur bei stiller See an der Meeresoberfläche zeigt, gilt er als Verkünder guten Wetters, wie er auch jetzt noch zusammen mit *Nautilus* im malaiischen Archipel überhaupt als Glückszeichen bewertet wird.

Namen der Cephalopoden

Cephalopoden

deutsch: Kopffüßer, Tintenfische, schon besser als Tintenschnecken bezeichnet, Armschnecken, die Tetrabranchiaten als Kammer-schnecken;

engl.: Cuttlefish oder (besser) cuttle;

französ.: céphalopode;

italien.: cefalopodi;

holländ.: inktvisch oder inktvis;

dänisch: Blaeksprutte;

norwegisch: Blekksprute;

schwedisch: bläckfisk;

isländisch: Beitismokkurinn, Beitsmökkurinn.

Octopoden

deutsch: Kraken, Polypen, im eigentlichen Sinne für Octopodinen;
italien.: *ottopodi*;
dänisch-norwegisch: *ottarms*.

Octopus vulgaris

deutsch: Octopus, Polyp, Pulp, gemeiner Krake; Achtfuß; Vielfuß; gemeiner Vielfuß, großer Tintenfisch, große Sprutte;
engl.: *polypus*, *sea polypus*, *octopus*, *common octopus*, *devil-fish*, *poulp*.
französ.: *poulpe*, *poulpe commun*., *pieuvre* (nordfranz.), *pourpre*, *pourpre rouqué*, *pourpri*, *poufre*, *picone*, *chatrouille*, *satronille*, *satron*, *baligand*, (bretonisch), *minard*, *minar*.
italien.: *Purpo verace*, *Purpo è scoglio*, *Polpo*, *Polpo comune*, *pieuvre*; *folpo*, *porpo*, *folpe todero*, *folpi toti* (venet.).
spanisch: *polpo comun*, *pulpo*;
portugies.: *polvo*, *poldro*;
holländ.: *achtarm*.
kroatisch: *mërkačič*, *hobot*, *karakatnica*, *hobotnica*, *ubotnica*, *musgava* (Dalmat. Split);
griechisch: *ὀκτάπους*;

Eledone cirrosa

deutsch: Krake;
engl.: *curled octopus*;
französ.: *élédone*, *pourpre blanc*,
italien.: *folpo*, *polpo* (bianco), *polpo di scoglio*, *polpo asinesco*;
portugies.: *polvo do alto*;
isländisch: *moschussmökkur* (obwohl ohne Moschus), *mökkur*.

Eledone moschata

deutsch: Moschuskrake, Moschuspolyp, Bisampolyp, Bisamsprutte;
französ.: *élédone musquée*, *le musqué*, *poulpe musqué*, *pourpre musqué*, *pieuvre musqué*, *pourpre de mai*, *muscardier*;
italien.: *purpo musco*, *muscariello*, *moschatina*, *moscardino*, *muscardino*, *polpo muschiato*, *noscarino*.
italien.: *purpo musco* (Sard.); *muscariello* (Neapel); *moschatina*; *moscardino* (Livorno); *polpo muschiato*; *noscarino*; *nouscarina* (Nizza); *muscarolo* (venet.); *folpo da risi* (venet.); *folpo*;
kroatisch: *mërcač*; *hobotnica*; *pèrč*;

Bathypolypus arcticus

deutsch: arktischer Tiefenpolyp.

Graneledone verrucosa

deutsch: Warzenpolyp.

Decapoden

deutsch: zehnnarmige Tintenfische, Zehnfüßer;
engl.: *tentails*, *squids*;
italien.: *decapodi*.
dänisch-norweg.: *tinarms*.

Sepia-Arten im Deutschen (wie in den meisten europäischen Sprachen) als Tintenfische im engeren Sinne bezeichnet, in Unterscheidung zu Teuthoiden als Kalmare und Octopoden als Kraken.

Sepia officinalis

deutsch: gemeine Sepia, Sepia, Sepie, gemeiner Tintenfisch, Kuddelfisch, Seekatt, Seekatze (wegen der ausdrucksvollen Augen!);
 engl.: common cuttle, cuttlefish, common cuttlefish, blackfish, sepia;
 französ.: seiche, seiche commune, sêche sêpia, supi (Provence), alle Namen sprachlich abgewandelt aus Sepia; casséron (Bordelais),
 italien.: seccia, seppe, seppia, seppia comune, seppia officinale;
 portugies.: siba, chôco, chêco;
 holländ.: gemone inktvisch, zeekat;
 dänisch-norweg.: Laegesepia (= Heilsepia);
 färöens.: smockfisker;
 kroat.: sipa.

Die Schale (pharmazeutisch ossa sepia), ossa (os) Sepiae, tegmina Sepiae, os candidum,

deutsch: Schulp, Sepiaschale, Sepiaknochen, Sepie, weißes Fischbein;
 engl.: cuttle-bone, bone, sea-biscuit, sea-foam, südengl. (Cornwall): cuddle;

französ.: sêpion, sêpiostaire, sêpiostege;

italien.: osso di seppia;

portugies.: osso de soba; osso chôco;

holländ.: zeeschuim;

dänisch: Rygskold;

norweg.: Hvalskell (= Walschale), Hvalskum (= Walschaum), Hval-sukker (= Walzucker);

färöens.: gröjeskel, gröjesskell;

schwed.: valfiskfjäll, blackfiskskal.

Das Tintensekret

in den meisten europäischen Sprachen: Sepia.

Der Laich (uvae marinae, früher ebenfalls offizinell)

deutsch: Seetrauben, Seebeeren;

engl.: sea-clusters;

französ.: raisins de mer;

italien.: uva marina.

Sepia orbignyana

deutsch: Dornsepia;

italien.: seccetella culo appuntuto; der Schulp; spinoccia (wegen des langen Rostrums).

Sepia elegans

deutsch: kleine Sepie, Schlammsepia;

französ.: petite seiche, supiou (Provence);

italien.: seccetella è fango, seccia austina (weil sie hauptsächlich im August gefangen wird).

Rossia macrosoma

deutsch: Rossie, große Rossie;
 engl.: Ross'cuttle;
 italien.: purpo oder (purpe) seccia è fango, seppiole grossa, seppietta
 grossa, capo è chiono.

Allorossia glaucopsis

deutsch: blauäugige Rossie.

Sepiola rondeleti

deutsch: Mittelmeersepiole;
 französ.: sépiole de Rondelet, sépieta, sériou (Nizza, Provence), glau-
 chau (Aigues-mortes, Rousillon);
 italien.: capa è chiuno, sepiole, sepolina, seppietta, seppiola, sepiola;
 zottolina; zottolo; sepetta; supieta od. sepietta (Nizza); calmaretto.

Sepiola atlantica

deutsch: atlantische Sepiole;
 engl.: little cuttle;
 französ.: sépiole de l'océan;
 holländ.: dwerginktvisch.

Sepietta oweniana

deutsch: große Sepiette;
 italien.: sepietta;
 französ.: sépiette.

Sepietta scandica

deutsch: nordische Sepiette.

Sepietta neglecta

deutsch: Zwergsepiette.

Teuthoiden (Loliginiden und Oegopsiden)

deutsch: Kalmare
 engl.: squids;
 französ.: calmars;
 italien.: calamari;
 span.: calamares;
 portugies.: calamara.

Myopsiden

deutsch: echte Kalmare, Kalmare mit geschlossener Hornhaut; Schließ-
 augenkalmare.

Name *Loligo* schon bei PLINIUS; griechisch: teuthos, τέυθος.

Loligo vulgaris

deutsch: gemeiner Kalmar, Kalmar, Mittelmeerkalmar; rautenflossiger
 Tintenfisch od. Kalmar;
 engl.: squid (nicht common squid), calamary;
 französ.: calmar, calmar commun, calamar, encornet, cornet, corniche

(Bayonne), seiche rouge (Arcachon), glaougeau (Roussillion), touteno, toutenou;

italien.: calamaro verace (von calamaio = Tintenfaß), calamaro comune, calamaretto, totano gentile (Ligurische Küste); calmajo, calinar; calamaio;

span.: calamar;

portugies.: lula (hierunter sämtliche Loliginiden gemeint), calamar;

baskisch: chipirones;

holländ.: pijlinktvisch.

kroatisch: liganj; počuranac (Rijeka); lignja ili obična crna kraka (Split).

Loligo forbesi

deutsch: nordischer Kalmar;

engl.: common squid, auch nur squid (als common squid oder nur

squid von den Amerikanern *Loligo pealei* gemeint);

italien.: occhione (wegen der großen Augen), ucchione;

dänisch: blaeksprutte;

norwegisch: blekksprute;

russisch: karakatiza; kalmari.

Alloteuthis subulata

deutsch: geschwänzter oder gepfriemter (atlantischer) Zwergkalmar;

engl.: little squid, small squid;

französ.: calmar subulé;

italien.: calamaretto;

portugies.: lula (auch andere Arten).

Alloteuthis media

deutsch: großkeuliger (mittelländischer) Zwergkalmar;

italien.: calamaretto (Ligur. Küste), totano matto, calamariello.

Oegopsiden

deutsch: Nacktaugenkalmare, Lidspaltkalmare, Kalmare mit offener Hornhaut.

Onychoteuthis banksi

deutsch: Krallenkalmar, Hakenkalmar;

engl.: hooked squid.

Gonatus fabricii

deutsch: kleiner krallenarmiger Kalmar;

engl.-amerikanisch: bait (= Köder schlechthin).

Illex (illecebrosus) coindetii

deutsch: kurzflossiger Kalmar;

amerikanisch: sea-arrow, flying squid;

italien.: tutariello, totariella, calamaro saetta;

portugies.: lula pota, sonst lula genannt (wie echte Kalmare, insbesondere Loliginiden).

Ommatostrephes sagittatus

deutsch: Pfeilkalmar, Augenwender;

engl.: sea-arrow, red squid, auch flying squid, cuttlefish (dieser Name im Gegensatz zu squid, der *Loligo* vorbehalten ist);

französ.: grand calmar, calmaret, ommastrêphe, porte-flèche, calmar-flèche, toutenou, toutenou, casséron (Charente-inf.);

italien.: totero, totaro, todaro, todaro comune, calamaio; calamaro todero, calamar toto;

spanisch: luda, aluda;

holländ.: groote pijlinktvisch;

norweg.: Akker, Sprut, Blekksprut;

schwed.: akkar;

isländ.: Kolkrabbi (Nordisld.); Dile (NW-Isld., Isafjödur);

faröens.: Högg-Slokkur.

Architeuthis

deutsch: Riesenkalmar, Riesentintenfisch;

engl.: giant squid, huge squid, (Neufundld. rovfisk);

dänisch: Kjæmpeblaeksprutte, Kjæmpestoreblacksprutte, Kjempeblaeksprutte;

norweg.: Kjaempeblekksprute, Kjempeblekksprute.

schwed.: jättebläckfisk.

Architeuthis monachus

deutsch: Seemönch;

holländ.: zeemonnick;

dänisch: Havmand, Sömunk.

Sthenoteuthis

deutsch: Segelkalmar;

engl.: large squid.

Sthenoteuthis bartrami

deutsch: fliegender Kalmar, blauer Kalmar;

engl.-amerikanisch: flying squid, blue squid.

Literatur

- ADAM, W.: Notes sur les céphalopodes III. Les céphalopodes du Sud de la Mer du Nord. Bull. Mus. Roy. d'Hist. nat. Belgique **9**; 1933.
- ADAM, W.: Notes sur les céphalopodes V. *Ozaena cirrhosa* Lam. (1798) sur la côte belge. Bull. Mus. Roy. d'Hist. nat. Belgique **10**; 1934.
- ADAM, W.: Céphalopodes. Résultats scient. des croisières du Navire-École belge „Mercator“. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. 2. série, **9**, IV; 1937.
- ADAM, W.: Céphalopoda. Résultats scient. des croisières du Navire-École belge „Mercator“, 2. série, **21**; 1941.
- ALTENA, VAN REGTEREN, C. O.: De zeldzame *Sepia*'s. De levende Natuur. Jg. 29; 1924.

- ALTENA, VAN REGTEREN, C. O.: Bijdrage tot de kennis der fossiele, sub-fossiele en recente mollusken, die op de Nederlandsche stranden aanspoelen, en hunner verspreiding. N. Verh. Gen. Rotterdam 10: 1937.
- APPELLÖF, A.: Om Bergensfjordens faunistiske praeg. Bergens Mus. Aarsberetn. f. 1891. Bergen 1892.
- APPELLÖF, A.: Bestimmungstabelle der Cephalopoden des Nordmeeres. Als Manuskript gedruckt. 1906.
- AURIVILLIUS, C. W. S.: Vergleichende thiergeographische Untersuchungen über die Plankton-Fauna des Skagerraks in den Jahren 1893—97. Kgl. Vet. Akad. Handlg., 30, 3. Stockholm 1898.
- BENTHEM JUTTING VAN, W. S. S.: Inktvischje. De levende Natuur, Jg. 25; 1920.
- BRINKMANN, A.: Kjöppebläkspruten (*Architeuthis dux* Stp.) i Bergens Museum. Naturen; 1916.
- TEN BROEK, A. N. CH.: Teuthologische Aanteekeningen. IV. *Alloteuthis subulata* (Lamarck), Basteria 6; 1941.
- BROUWER, TH., J. Zeldzame inktvisch. De levende Natuur, Jg. 26; 1921.
- CLARKE, W. J. et ROBSON, G. C.: Notes on the stranding of Giant squids on the North-East Coast of England. Proc. Malac. Soc. London 18; 1929.
- CLARKE, W. J.: Giant Squid (*Stenoteuthis caroli*) at Filey. The Scottish Naturalist; 1930.
- COLBEAU, J.: Liste générale des Mollusques vivants de la Belgique. Ann. Soc. Malac. Belg. 3; 1868.
- COLLIN, J.: Faunula molluscorum marinorum Hellebaekiana. Naturhistoriska Tidskr. 3. R., 12; 1880.
- COLLIN, J.: Om Limfjordens tidligere og nuvaerende marine fauna med saerligt hensyn til Bløddyrfaunaen. Kopenhagen, Gyldendals Boghandel Forl.; 1884.
- GROOKEWIT, H. W. E.: Pijlinktvisch (*Ommastrephes sagittatus* d'Orb.). De levende Natuur, Jg. 36; 1931.
- DALLA TORRE VON, K. W.: Die Fauna von Helgoland. Zool. Jahrb., Syst., 4; 1889.
- DEINSE, A. B. VAN: *Loligo sagittata* (Lam.) bij Scheveningen. Natura, Jg. 1920.
- DEINSE, A. B. VAN: *Sepia orbignyana*. De levende Natuur, Jg. 26; 1921.
- DEINSE, A. B. VAN: Levende *Sepia*'s op onze kust. De levende Natuur, Jg. 28; 1924.
- ENDE, VAN DEN, W. P.: Lijst van Nederlandsche ongewervelde dieren, welke niet in de Nederlandsche Fauna of derzelver supplementen gevonden worden. Natuurk. verh. v. d. Holl. Maatsch. Wetensch. 16; Haarlem 1828.
- FORBES, E.: Remarks on a species of *Sepiolo* new to Britain (*Sep. Rondeletii*). Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 22; Mett. 1853.
- FREY, H. et LEUCKART, R.: Beiträge z. Kenntn. wirbelloser Thiere mit Berücksichtigung der Fauna des Norddeutschen Meeres. Braunschweig, Vieweg, 1847.

- GIARD, A.: Synopsis de la Fauna marine de la France septentrionale. Bull. sc. dép. du Nord et des pays voisins. **16**; 1884—1885.
- GILLIVRAY, M. W.: A history of the Molluscos and Cirripedal animals of Scotland as found in the North-Eastern district. London 1843.
- GILSON, G.: Exploration de la mer sur les côtes de la Belgique. Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique **1**; 100.
- GIRSCHER, W.: Ein Tintenfisch am Juister Strand. Arch. Moll.-kde. **69**, 1937.
- GOSSE, A.: A manual of marine Zoology for the British Isles. London 1856.
- GRANT, R. E.: On the structure and characters of the *Octopus ventricosus* Gr. (*Sepia octopodia* Penn.) a rare species of *Octopus* from the Firth of Forth. Edinburgh, New Philos. Journ. II; 1826.
- GRAY, J. E.: A catalogue of the Mollusca in the British Museum. I. Cephalopoda antepedia. London 1849.
- GRIEG, J. A.: Bidrag til kundskaben om Vestlandets Mollusker. Bergens Mus. Aarbog, 1896, No. X.
- GRIEG, J. A.: Bidrag til kundskaben om Hardangerfjordens Fauna. Bergens Mus. Aarbog (1913), 1914.
- GRIEG, J. A.: Cephalopoda, collected by the MS „Armauer Hansen“ in the North Atlantic in 1913. Bergens Mus. Aarbog (1919/20), 1921.
- GRIEG, J. A.: Cephalopods from the West Coast of Norway. Bergens Mus. Aarbog Naturv. R. Nr. 4; 1933.
- GRIMPE, G.: Teuthologische Mitteilungen VII. Systematische Übersicht der Nordsee-Cephalopoden. Zool. Anz. **52**; 1920.
- GRIMPE, G.: Teuthol. Mitt. VIII. Die Sepiolen der Nordsee. Zool. Anz. **53**; 1921.
- GRIMPE, G.: Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. Wiss. Meeresunters. Helgoland **16**; 1925.
- GUNN, T. E.: The calamary on the coast of Norfolk. Zoologist, 2. ser., **1**; 1866.
- GYNGELL, W.: Cephalopoda landed at Scarborough. Journ. Conchol. **18**; 1928.
- HAGERUP, O.: The communities of birds of the Northern Atlantic Ocean. Vid. Medd. Dansk Nat. For. **82**; 1926.
- HEINCKE, F.: Die Mollusken Helgolands. Wiss. Meeresunters. Helgoland, NF. **1**; 1896.
- HEINSIUS, H. W.: Zeeschuim. Natura, Jg. 1921.
- HERKLOTS, J. A.: Weekdieren. Natuurlijke Historie van Nederland. a) De dieren van Nederland. — De Inktvisschen. Haarlem 1859.
- HERTLING, H.: Mitteilung über *Ommatostrephes sagittatus* und *Loligo vulgaris* in der Nordsee. Zool. Anz. **80**; 1929.
- HERTLING, H.: Mitteilungen über *Todaropsis eblanae* (Ball), *Octopus vulgaris* L. und *Eledone cirrosa* (Lam.) aus der Nordsee. Zool. Anz. **114**; 1936.
- HERTLING, H.: Über eine auf Juist gestrandete *Sthenoteuthis caroli* (Furtado). Helgoland. Wiss. Meeresunters. **1**; 1937.
- HOEK, P. P. C.: Aantekeningen over de Cephalopoden, aanwezig in de verzameling van het zoologische Stat. den Helder. Tijdsschr. Nederl. Dierk. Vereen., ser. 2, **4**; 1893.

- HOYLE, W. E.: Note on *Loligo forbesi*, the so-called *L. vulgaris* of our coasts. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh 8; 1885.
- HOYLE, W. E.: British Cephalopoda, their nomenclature and identification. Journ. Conchol. 10; 1902.
- HOYLE, W. E.: A large squid at Redcar (*Stenoteuthis pteropus*). The Naturalist, 1908.
- JAECKEL, S. (sen.): Zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Büsum. Zool. Anz. 79; 1928.
- JAECKEL, S. (jun.): Tintenfische in der westlichen Ostsee. Arch. Molluskenkunde 69; 1937.
- JAECKEL, S. (jun.): Zur Cephalopodenfauna der Nordsee und westlichen Ostsee. Verhandl. d. Dtsch. Zoologen in Kiel, 1948.
- JEFFREYS, J. G.: British Conchology 5; 1869.
- JENSEN, A.: Kaempeblaeksprutten. Flora og Fauna 56; 1950.
- JOUBIN, L.: Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique Nord. Rés. Camp. Sc. Monaco, fasc. 9; 1895.
- KAAS, P.: Teuthologische aantekeningen. I. Basteria 4; 1939.
- KAAS, P. et TEN BROEK, A. N. CH.: Teuthologische aantekeningen II. Basteria 4; 1939.
- KAAS, P. et TEN BROEK, A. N. CH.: Teuthologische aantekeningen III. Basteria 5; 1940.
- KERBERT, C.: Beiträge zur Kenntnis der Niederländischen Fauna I. Nederl. Tijdschr. Dierk. 5 (1883) 1884.
- KNUDSEN, J.: Notitser om danske blaeksprutter. Flora og Fauna 56; 1950.
- LAMEERE, A.: Communication sur *Loligopsidae* de la côte belge. Faune de Belgique. Ann. Soc. malacolog. de Belgique (1893) 1895.
- LEEUWEN, J. A. VAN: Zeldzame inktvisch. De levende Natuur, Jg. 19; 1924.
- LEEUWEN, J. A. VAN: *Sepia*-vondsten. De levende Natuur, Jg. 19; 1924.
- LENZ, H.: *Loligo vulgaris* in der Untertrave. Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, Jg. 26; 1873.
- LENZ, H.: Die wirbellosen Tiere der Travemünder Bucht, Teil 1 (Anhang) zu 4.—6. Jahresber. der Komm. z. wiss. Unters. d. dtsch. Meere in Kiel, 1874/75.
- LÖNNBERG, E.: Öfversigt öfver Sveriges Cephalopoder. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 17; Afd. IV, 1891.
- LOVÉN, S.: Index Molluscorum litora Scandinaviae occidentalia habitantium. Öfvers. Kgl. Vet. Akad. Förhandl. 3 (1846) 1847.
- LOVÉN, S.: Malacologiska notiser: öfver de Skandinaviska Hafs-Mollusker-nas geografiska utbredning. Öfver. Kongl. Vet. Akad. Förhandl. 3 (1846) 1847.
- MACGILLIVRAY, W.: A history of the Molluscous and Cirripeda animals of Scotland, as found in the North-Eastern district. Edinburgh 1843.
- MALM, A. W.: Malacozoologiska bidrag. Göteborgs Kgl. Vet. Vitterh. saml. Handlg., N. Tf. 5, 1893.
- MEEK, A. et GODDARD, T. R.: On two specimens of giant squid stranded on the Northumberland Coast. Transact. Nat. Hist. Soc. Northumberland., Durham and Newcastle upon Tyne. N. S. 6; 1926.

- METZGER, A.: Die wirbellosen Meerestiere der ostfriesischen Küste. Ein Beitrag zur Fauna der Deutschen Nordsee. 20. Jahresber. Naturh. Ges. Hannover 1869/70, 1871.
- METZGER, A.: Die wirbellosen Meerestiere der ostfriesischen Küste II. 21. Jahresber. Naturh. Ges. Hannover 1871.
- METZGER, A.: Faunist. Erg. der im Sommer 1871 unternommenen Exkursionen (Ostfriesland). Ber. Kieler Kommission, I. 1873.
- METZGER, A. et MEYER, H. A.: Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt. VIII. Mollusca. Jahresber. Comm. wiss. Unters. dtsch. Meere, II—III, 1875.
- MÖBIUS, K.: Die wirbellosen Tiere der Ostsee. I. Jahresber. Comm. wiss. Unters. dtsch. Meere Kiel (1871) 1873.
- MÖBIUS, K.: Mollusca (der Fahrt nach Arendal), I. Jahresber. Comm. wiss. Unters. dtsch. Meere Kiel, 1873.
- NIJKAMP, J. A.: *Sepia's*. De levende Natuur, Jg. 29; 1925.
- NORMAN, C.: A revision of British Mollusca. Ann. and Mag. Nat. Hist. 5; 1890.
- OTTERLIND, G.: Bläckfish och fiske i Skandinavien. Faunistik Revy, Nr. 3; 1954.
- PELSENEER, P.: Études sur la faune littorale de la Belgique, I, II, III. Bull. Soc. Roy. Malac. de Belgique 16; 1881. 17; 1882. 18; 1883.
- PFEFFER, G.: Die Cephalopoden. Nordisches Plankton, Kiel u. Leipzig 1908.
- POLENAAR, J. C.: *Sepia orbignyana*. De levende Natuur, Jg. 26; 1921.
- POSSELT, H. J.: Bläksprutterne. Det Videnskabelige Udbytte Kanonbaden „Hauchs“ Togter, Kopenhagen 1895.
- RAE, B. B.: Description of a giant squid stranded near Aberdeen. Proc. Malac. Soc. London 28; 1950.
- REES, W. J.: On a giant squid *Ommastrephes caroli* Furtado stranded at Looe Cornwall, Bull. Brit. Mus. Zool. Vol. 1; 1950.
- REES, W. J.: Octopuses in the Channel. New Biology 12; 1952.
- REES, W. J. et LUMBY, J. R.: The abundance of *Octopus* in the English Channel. Journ. Mar. Biol. Assoc. 33; 1954.
- REUCHLIN, H. et DEINSE, A. B. VAN: Nog eens: de zeldzame inktvisch. De levende Natuur, Jg. 28; 1924.
- RITCHIE, J.: Giant Squids on the Scottish coast. Rep. 89. meet. Brit. Assoc. Adv. Sci. Edinburgh (1921), 1922.
- ROBSON, G. C.: On a specimen of the rare squid *Sthenoteuthis caroli*, stranded on the Yorkshire coast. Proc. Zool. Soc. London, 1925.
- ROBSON, G. C.: A giant squid from the North Sea. Mat. Hist. Mag. (London) 2; 1929.
- ROBSON, G. C.: On the habits and structure of *Sepiolo atlantica*. Ann. Mag. Nat. Hist. (9), 18; 1926.
- ROBSON, G. C.: On *Architeuthis clarkei*, a new species of giant squid, with observations on the genus. Proc. Zool. Soc. London, 1933.
- RUSSELL, E. S.: Report on the Cephalopoda collected by the research steamer „Goldseeker“ during the years 1903—1908 Fishery Board for Scotland, Scient. invest. No. III (1921), 1922.

- SARS, G. O.: Mollusca regionis arcticae Norvegiae. Christiania 1878.
- SHEPPARD, T.: Large squid on the Yorkshire coast. The Scott. Naturalist, 1925.
- SLEEN, VAN DER, W. G. N.: Lijst der aan de Nederlandsche kust aange-
troffen Evertibraten. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., 18; 1920.
- SPÄRCK, R.: Smaa bidrag til kendskabet til nordiske blaeksprutter. Vid.
Medd. Dansk. Nat. Foren. 86; 1928.
- STEENSTRUP, J.: Om den i Konge Christian III' tid i Oeresundet fangen
Havmand, Sömunken kaldet (*Monachus marinus* de Rond., Gesn., Be-
lon = *Architeuthis monacus*). Kopenhagen 1854. Übers. von H. ZIESE,
Natur, Halle 1858.
- STEENSTRUP, J.: Kjöber af en kolossal Bläksprutte (*O. pteropus*). Overs.
Danske Vid. Selsk. Forh. 1855.
- STEENSTRUP, J.: Overblik over de i Kjöbenhavn's Museer opbevarede
Bläksprutter fra det aabne Hav. Vid. Medd. Nat. Foren. (1860), 1861.
- STEENSTRUP, J.: Nogle oplysninger om de ved de danske Kyster forekom-
mende Bläksprutter. Vid. Medd. Nat. For. 1862.
- STEPHEN, A. C.: Recent invasion of the squid, *Todarodes sagittatus* (Lam.)
on the East coast of Scotland. The Scott. Naturalist, 1937.
- STEPHEN, A. C.: Rare squid in Orkney. The Scott. Naturalist, 1938.
- STEPHEN, A. C.: The Cephalopoda of the Scottish and adjacent waters.
Transact. Roy. Soc. Edinburgh 61; 1944.
- STEPHEN, A. C.: Giant squid *Architeuthis* in Shetland. Scott. Naturalist,
62; 1950.
- STEVENSON, J. A.: A large Squid (*Sthenoteuthis caroli*) at Scarborough.
The Scott. Naturalist, 1928.
- STEVENSON, J. A.: The cephalopods of the Yorkshire coast. Journ. Con-
chol. 20; 1935.
- TERSLIN, H. C.: Bläksprutten *Loligo forbesi* fra sydöstlige Kattegat.
Flora og Fauna 53; 1947.
- TESCH, J. J.: Bijdragen tot de Fauna der zuidelijken Noordzee. III. Ce-
phalopoda ten Deeze verzameld met de „Wotan“. Jaarb. Rijksinst.
Onderz. der Zee (1907), 1908.
- THOMSEN, E.: *Sepia officinalis* L. found alive in Danish waters. Vid. Medd.
Dansk Nat. For. 97; 1934.
- THORSON, G.: Reproduction and larval development of Danish marine
bottom invertebrates. Medd. Komm-Danm. Fisk-og Havunders. Serie
Plankton. Vol. 4, 1936.
- TINBERGEN, N.: Een merkwaardige schipbreukeling (*Ommastrephes sagit-
tatus d'Orb.*). De levende Natuur, Jg. 33; 1928.
- VOÛTE: Levende *Sepia* op onze küst! De levende Natuur, Jg. 28; 1924.
- WAARDENBURG, H. G.: Commentatio de Historia Naturali animalium
molluscorum regno belgico indigenorum. Leiden 1827.
- WALBRECHT, B. J. J. R.: Witte eieren van *Sepia officinalis*. Basteria 15;
1951.
- WINCKWORTH, R.: The British marine Mollusca. Journ. of Conchol. 19;
1932.

Wichtigste allgemeine Cephalopodenwerke und Literatur über Cephalopoden der Nachbargebiete (Das zahlreiche Schrifttum speziell zur Anatomie und Physiologie, Entwicklungsgeschichte und vielem anderen kann hier nicht aufgeführt werden).

- ABEL, O.: Palaebiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. G. Fischer, Jena 1916.
- ADAM, W.: Sur quelques céphalopodes de la mer d'Islande. Bull. Mus. Roy. Hist. nat. de Belgique, XV, **16**; 1939.
- BOLL, FR.: Beiträge zur vergl. Histologie des Molluskentypus. Bonn 1869.
- BRUNN, A. F.: Cephalopoda. The Zoology of Island. Vol. IV, Part 64, 1945.
- DEGNER, E.: Cephalopoda. Rep. Danish Oceanogr. Exp. 1908—10. 2, Cl. 1925.
- GRIMPE, G.: Kopffüßer. Brehms Tierleben **1**; 1918.
- GRIMPE, G.: Einiges über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. (Würzburg), 1922.
- GRIMPE, G. et HOFFMANN, H.: Mollusca (Weichtiere). Tabul. Biol. **6** (Suppl. II), 1930.
- GRIMPE, G.: Die Cephalopoden des arktischen Gebietes. Fauna arctica **6**; 1933.
- HERTLING, H.: Eine *Sepia officinalis* im Aquarium der Biol. Stat. auf Helgoland. Zool. Anz. **86**; 1929.
- HESCHELER, K.: Mollusca. Weichtiere. Lehrb. d. Vgl. Anat. d. Wirbellosen Tiere. Jena 1900.
- HOFFMANN, H.: Über die Stammesgeschichte der Weichtiere. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. (Bremen), 1937.
- ISGROVE, A.: *Eledone*. Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem. XVIII, 1909.
- JATTA, G.: I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 23. Monogr., 1896.
- JOUBIN, L.: Notes préliminaires sur les Céphalopodes des croisières du Dana (1921—29). Octopodes. I, II. Ann. Inst. océanogr. Monaco (n. s.). **6** u **7**; 1929.
- KEFERSTEIN, W.: Mollusca Cephalophora: Cephalopoda. Bronn's Kl. Ordn., 1866.
- KÜKENTHAL, W. et MATTHES, E.: Zoologisches Praktikum. 13. Aufl. Jena 1953.
- MEYER, W. TH.: Tintenfische mit besond. Berücks. von *Sepia* u. *Octopus*. Monogr. einheim. Tiere **6**. Leipzig 1913.
- NAEF, A.: Die Cephalopoden. Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 35. Monogr., 1. Teil, Bd. 1, 1923; 1. Teil, Bd. 2, 1928.
- NAEF, A.: Cephalopoda. Handwörterb. Naturw. **2**. Jena 1933.
- NORDGAARD, O.: The Cephalopoda Dibranchiata observed outside and in the Trondjemfjord. Det Kgl. Norske Vid. Skr. 1922, 5, 1923.
- NORDGAARD, O.: Faun. Notes on Marine Evertebrates: II. *Sepia*. Det Kgl. Norske Vid. Selsk. Forh. **1**, Nr. 17, 1928.
- NIELSEN, E.: Cephalopoda. The Zoology of the Faroes **56**; 1930.
- PFEFFER, G.: Die Cephalopoden der Plankton-Exp., zugl. eine monogr. Übersicht der Oegopsiden Cephalopoden. Erg. Plankt. Exp. d. Humboldt-Stiftung, 1912.

- ROBSON, G. C.: A monograph of the recent Cephalopoda .Part I, 1929; Part II, 1932.
- ROBSON, G. C.: Cephalopoda from NW African waters and the Biscayan region. Bull. Soc. sc. nat. du Maroc **6**; 1926.
- STEVENSON, J. A.: On the behaviour of the long-finned squid, *Loligo pealei*. Canad. Field Naturalist **48**; 1934.
- THIELE, J.: Cephalopoda-Kopffüßer. Handb. Zool. **5**, 2; 1926.
- THIELE, J.: Handb. system. Weichtierkunde. Jena 1931—35.
- TINBERGEN, L.: Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis*. Arch. Zool. néerland. **3**; 1939.
- TINBERGEN, L. et VERWEY, J.: Zur Biologie von *Loligo vulgaris* Lam. Arch. Zool. néerland. **7**; 1945.
- TOMPSETT, D. H.: *Sepia*. Liverpool Mar. Biol. Comm. Mem. **32**; 1939.
- TRYON, G. W.: Cephalopoda; in: Tryon-Pilsbry. Manual of Conchol. **1**; 1879.
- WILLIAMS, L. W.: The anatomy of the common squid, *Loligo pealei* Lesueur. Leiden 1909.

Manuskript abgeschlossen am 10. IX. 1954.

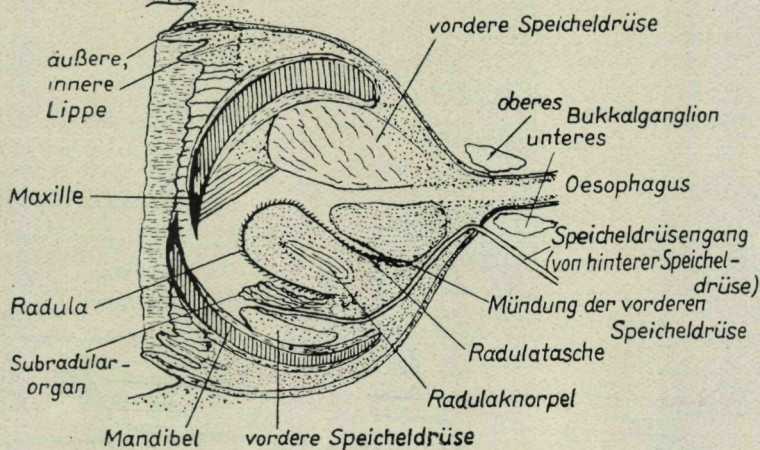


Fig. 80.

Schematischer Medianschnitt durch den Schlundkopf (Bukkalmasse) von *Sepia*.

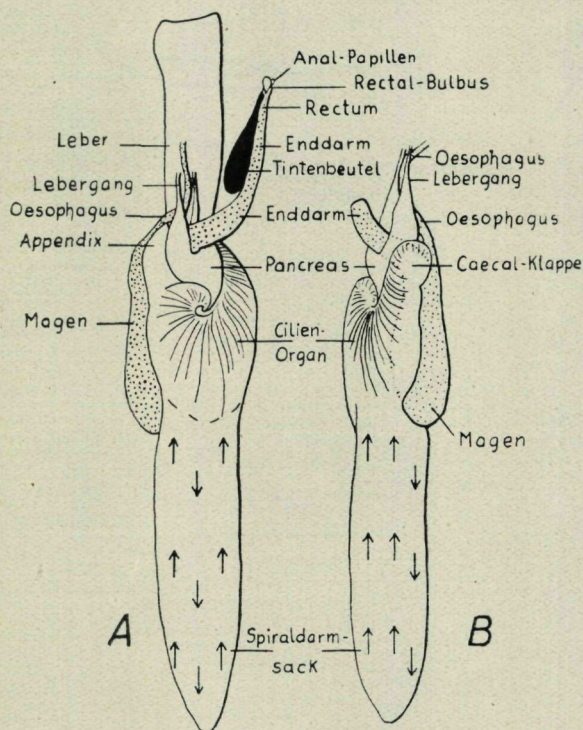


Fig. 81. Mitteldarm und Mitteldarmdrüsen von *Loligo* (n. BIDDER, 1950).

A Ventralseite mit Enddarmsystem, B von des Tieres linker Seite gesehen. Die Pfeile bezeichnen den Verlauf der Cilienbewegungen im Coelomsack

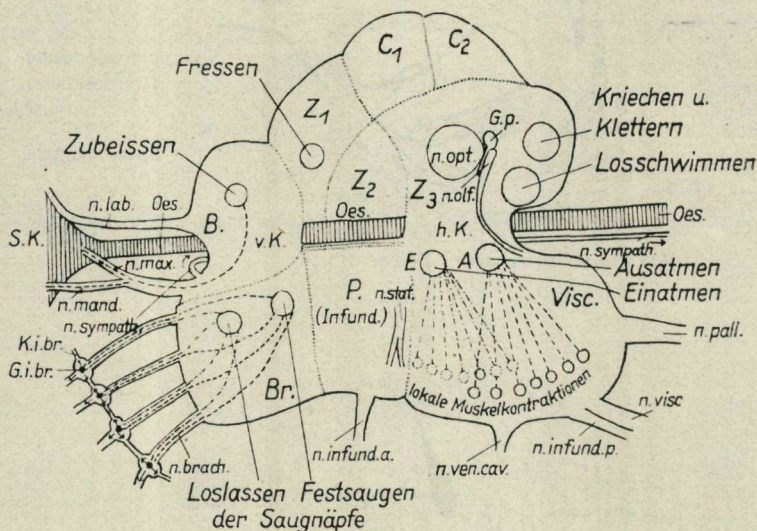


Fig. 82. Schema des Gehirns eines Octopoden mit den wichtigsten Zentren und Nerven. (Zugehörigkeit und Abgrenzung der Hirnteile durch stärkere bzw. schwächere Punktierung gekennzeichnet.) Cerebralganglion (C_1, C_2); Zentralganglien (Z_1, Z_2, Z_3); (oberes und unteres) Bukkalganglion ($B.$); Brachialganglion ($Br.$); Pedalganglion ($P.$) oder Infundibularganglion (Infund.); Visceralganglion (Visc.); vordere Kommissur ($v. K.$); hintere Kommissur ($h. K.$); Ganglion pedunculi ($G. p.$); Nervus opticus ($n. opt.$); Nervus olfactorius ($n. olf.$); Nervus labialis ($n. lab.$); Nervus maxillaris ($n. max.$); Nervus mandibularis ($n. mand.$); Nervus sympathicus ($n. sympath.$); Nervus brachialis ($n. brach.$); Nervus staticus ($n. stat.$) mit $n. maculae staticae$ und $n. cristae staticae$; Nervus infundibularis anterior ($n. infund. a.$); Nervus infundibularis posterior ($n. infund. p.$); Nervus venae cavae ($n. ven. cav.$); Nervus visceralis ($n. visc.$); Nervus pallialis ($n. pall.$); Ganglion interbrachiale ($G. i. br.$); Kommissura interbrachiale ($K. i. br.$); Schlundkopf ($S. K.$); Oesophagus ($Oes.$).

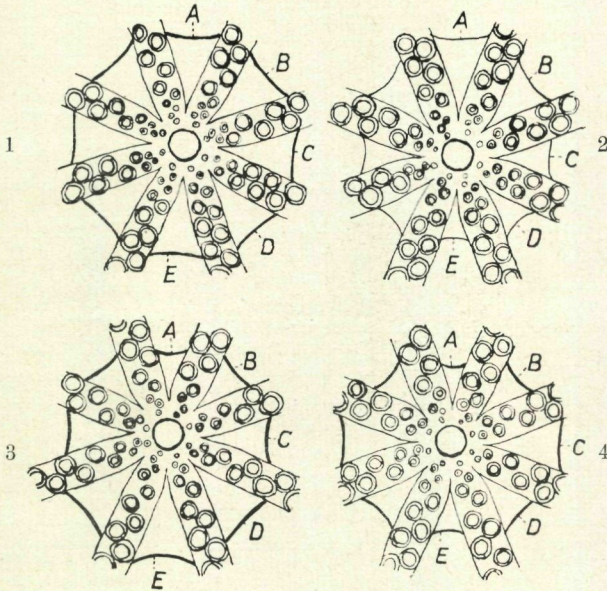


Fig. 83. Beispiele Robson'scher Formelschemata der Schirmhauttypen bei *Octopodinen* (*A B C D E* die gleich oder unterschiedlich langen Interbrachialhäute). Jeder Sektor auf einer Seite wird bezeichnet wie in Fig. 1 (hier als Beispiel alle Sektoren gleich groß, daher $A = B = C = D = E$; Fig. 2 (Größe abnehmend, daher *ABCDE*); Fig. 3 (Größenabnahme umgekehrt, daher *EDCBA*); Fig. 4 (als ein Beispiel der Unregelmäßigkeit, nämlich *CDBEA*) (n. Robson, Monogr. Octopoda, P. 1, 1929).

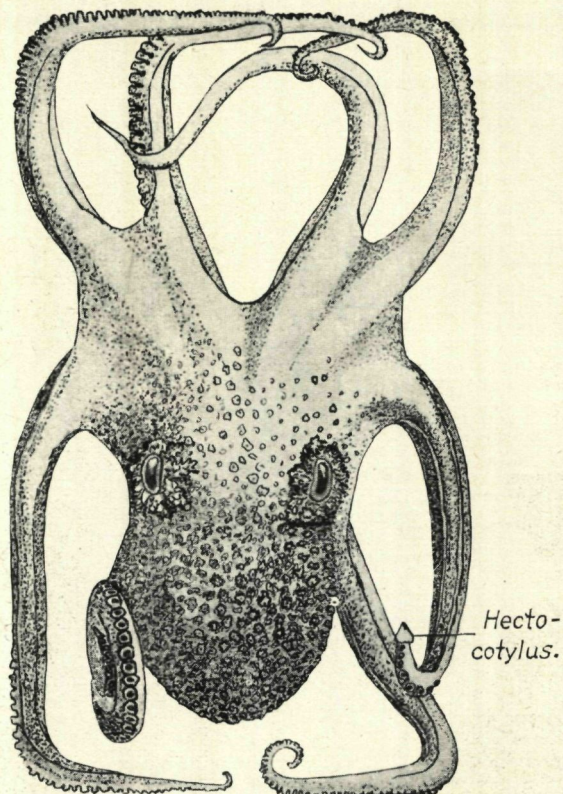


Fig. 84. *Graneledone verrucosa* Verr., ♂, nördl. Atlantik, Dorsalansicht, ca. $\frac{3}{4}$ nat. Gr. Der 3. rechte Arm mit Hectocotylus. Artmerkmale u. a. große Okularcirren im Kranz um jedes Auge, warzige Körperbedeckung, einreihige Anordnung der Saugnapfe (n. VERRILL).

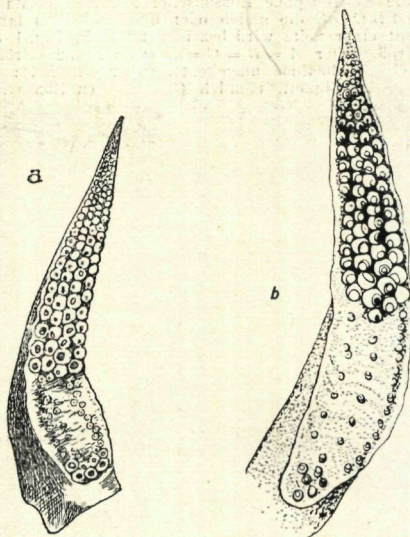
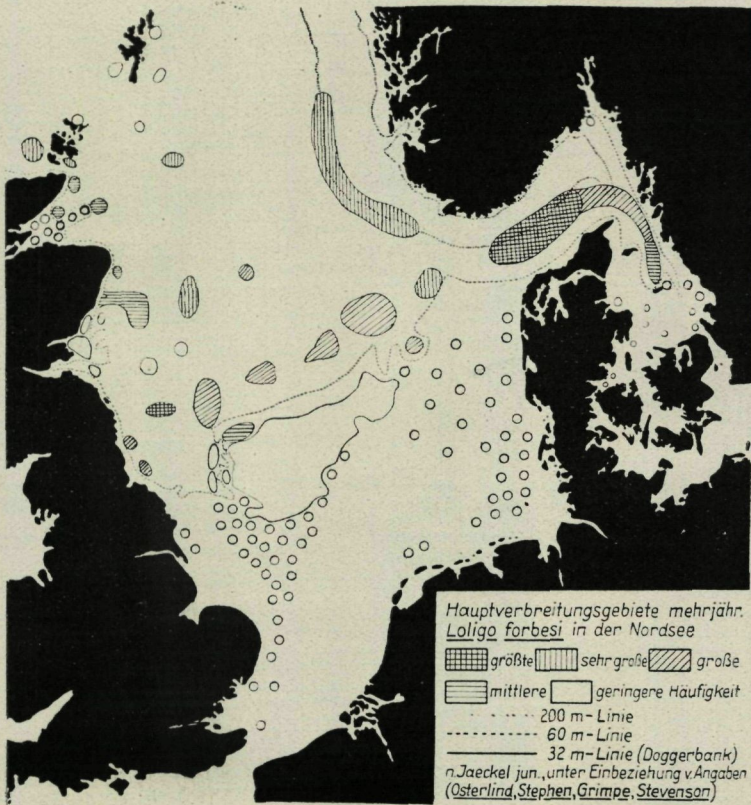


Fig. 85.
Hectocotylus von *Sepia officinalis*,
a) Mittelmeer (n. MEYER);
b) *f. fillicouxi* (Orig.).

Fig. 86. Hauptverbreitungsgebiete mehrj. *Loligo forbesi*.