

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 12 · NUMMER 4 · 1979

FILM E 2273

Sepia officinalis (Sepiidae)
Balz, Paarung und Eiablage



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, farbig, 98 m, 9 min (24 B/s). Hergestellt 1973, veröffentlicht 1978.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden durch das Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht (FWU), Grünwald, am Löbbecke-Museum und Aquarium, Düsseldorf, Dr. M. ZAHN. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. G. LOTZ; Schnitt: H. WITTMANN.

Zitierform:

ZAHN, M., und FWU: *Sepia officinalis* (Sepiidae) – Balz, Paarung und Eiablage. Film E 2273 des IWF, Göttingen 1978. Publikation von M. ZAHN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 4/E 2273 (1979), 26 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. M. ZAHN, Löbbecke-Museum und Aquarium, Postfach 1120, D-4000 Düsseldorf 1.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftlichen Ergänzungen zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 2 10 34

MANFRED ZAHN, Düsseldorf, und INSTITUT FÜR FILM UND BILD IN WISSENSCHAFT UND UNTERRICHT, Grünwald:

Film E 2273

***Sepia officinalis* (Sepiidae) – Balz, Paarung und Eiablage**

Verfasser der Publikation: MANFRED ZAHN

Mit 4 Abbildungen und 2 Tabellen

Inhalt des Films:

***Sepia officinalis* (Sepiidae) – Balz, Paarung und Eiablage.** Das Verhalten von *Sepia* ist weit differenzierter, als bisher angenommen wurde. Die 11 komplexen sozialen Verhaltensweisen von *Sepia* setzen sich aus 30 Signalen bzw. Verhaltensanteilen zusammen. Am auffälligsten sind die der Balztracht des Männchens, die sowohl beim Werben um ein Weibchen, als auch beim Breitseidrohen gegen einen Rivalen gezeigt werden. Dazu gehören bestimmte Haltungen, Färbungen und Musterungen von Armen, Augen, Flossen und Körper. Das defensive Frontaldrohen, das von allen Tieren, auch jungen, angewandt wird, besteht in einer auffälligen und die Frontansicht vergrößernden Armhaltung.

Auf die Werbung eines Männchens treten unreife Weibchen die Rückstoßflucht an, paarungswillige aber antworten mit einer Paarbindungsgeste, eine solche wird dann auch vom Männchen ausgeführt. Bei der Begattung folgen 7 Handlungsteile aufeinander, deren Abfolge zwingend ist.

Zur Eiablage gehören 4 komplexe Verhaltensweisen, von der Suche nach einem Ablageplatz bis zum Anhängen jedes einzelnen Eies.

Summary of the Film:

***Sepia officinalis* (Sepiidae) – Pairing, Mating and Egg Laying.** The behaviour of *Sepia* varies much more than has been assumed to date. The 11 complex social attitudes comprise 30 signals or attitudes respectively. The most prominent is the pairing dress of the male which is shown both in the courting of the female and during broadside threats directed at rivals. This includes specific attitudes, colours and patterns on arms, eyes, fins and body. The defensive frontal threatening attitude, which is adopted by all animals even the young, consists of a noticeable arm posture which enlarges the front view.

In response to the males courting efforts immature females retreat in a backwards movement, those ready to respond however answer with a pairing gesture, which is repeated by the male. During mating 7 acts follow each other in strict sequence.

Four complex attitudes are involved in depositing eggs, ranging from the search for a suitable spot to attachment of each single egg.

Résumé du Film:

***Sepia officinalis* (Sepiidae) – Parade amoureuse, accouplement et ponte des œufs.** Le comportement de la seiche est beaucoup plus différencié que l'on croyait jusqu'ici. Les 11 modes de comportement sociaux complexes de la seiche se composent de 30 signaux ou attitudes. Les plus remarquables sont ceux de la parade amoureuse du mâle qui est montrée lorsqu'il brigue une femelle et menace un rival de sa face élargie. Certaines attitudes, colorations et certains motifs apparaissant sur les bras, les yeux, les nageoires et le corps, en font partie. La menace frontale défensive, qui est employée par tous les animaux, même les jeunes, consiste en une position bizarre des bras qui élargit l'animal de face.

Devant la brigue d'un mâle, des femelles encore trop jeunes battent en retraite en se propulsant en arrière, tandis que les femelles disposées à l'accouplement répondent par un geste d'acquiescement que le mâle exécute ensuite à son tour. Au cours de l'accouplement se succèdent 7 actions, dans un ordre déterminé.

La ponte des œufs comporte 4 modes de comportement complexes qui vont de la recherche d'un lieu adéquat à la suspension de chaque œuf.

Allgemeine Vorbemerkungen

Wie das im Film E 2272 dargestellte Verhalten legt auch das in diesem Film im Zusammenhang mit der Fortpflanzung gezeigte Verhalten zum Artgenossen einen Vergleich zwischen *Sepia* und den Wirbeltieren, besonders den Fischen, nahe. Entsprechend der vorherrschenden Stellung des ausgezeichneten Gesichtssinnes bei *Sepia* sind die auslösenden Signale für den Verkehr mit den Artgenossen vorwiegend optische. Hierin ähnelt *Sepia* gewissen Fischgruppen auffällig, z.B. den wohlbekannten Buntbarschen (Cichliden).

Am stärksten fordert das Drohverhalten einiger Cichliden-Arten, deren Männchen dem Rivalen die durch „Tricks“ (wie Flossenspreizen und Mundbodensenken) möglichst groß gemachte Breitseite zeigen und dazu noch in den auffälligsten Farben prangen, zu einem Vergleich mit *Sepia* heraus.

Das Verhalten von *Sepia* ist differenzierter als bisher angenommen. Außerdem ist es recht komplex, was in diesen Zeilen nicht zum Ausdruck kommen kann, die auf Analyse und klare Darstellung abgestellt sind. Die Komplexität besteht in der situationsbedingten Überlagerung der Handlungen aus verschiedenen Verhaltensbereichen. Diese „hochnervösen“ Tiere machen das Zuordnen ihrer Handlungen und oft blitzartigen Reaktionen zu bestimmten Verhaltensbereichen durch das Feuerwerk ihrer häufig wechselnden Farbkleider, die oft nur für Sekundenbruchteile gezeigt werden, schwer. Auch die Bedingungen der Aquarienhaltung lassen vielleicht manches Verhalten in einem falschen Licht erscheinen, so können sich die Sepien z.B. dauernd in den Aquarienscheiben gespiegelt sehen, und sie reagieren auch darauf, wie ich an verschiedenen Stellen nachgewiesen habe. Daher ist es erklärlich, daß es noch Widersprüche und Unklarheiten gibt.

Die im folgenden und im Verzeichnis „Verhaltensinventar von *Sepia officinalis*“ unter „S“ nummerierten Verhaltensweisen beziehen sich auf das Sozialverhalten. Darunter werden hier alle Interaktionen zwischen Artgenossen verstanden. Das

schließt nicht aus, daß einige Verhaltensweisen auch in anderen Situationen angewendet werden. An entsprechender Stelle wird darauf hingewiesen.

Wenn hier das Wort „Paarung“ bzw. „verpaart“ angewandt wird, so nur in seinem eigentlichen Sinn der Bildung eines Paares aus verschiedengeschlechtlichen Artgenossen, die für einige Zeit zusammenbleiben, nicht in dem oft fälschlich gebrauchten Sinn für Begattung.

Sozialverhalten

Im Verlauf mehrjähriger Beobachtungen an mehreren hundert Sepien und wiederholter genauer Durchmusterung des Film- und Fotomaterials haben sich ca. 30 Farb-, Form- und Bewegungssignale und Verhaltensanteile herausgestellt, die in der folgenden Liste aufgeführt sind, wo angängig nach Körperteilen geordnet.

Liste der Signale und Verhaltensanteile des Sozialverhaltens

Arme¹

- | | | |
|----|-----|--|
| 1 | ♂ ♀ | Ausstrecken und Verbreitern der 5. Arme |
| 2 | ♂ | Kontrastreiches großteiliges Streifenmuster auf 5. Armen |
| 3 | ♂ | Buckelförmiges Anheben der Armpaare 1–3 |
| 4 | | Brauner Saum an 5. Armen |
| 5 | * | Aufstellen des 1. Armpaares |
| 6 | | Zusammenlegen und Hängenlassen der Arme |
| 7 | ♂ | Streicheln auf Kopf und Rücken des Weibchens |
| 10 | ♂ ♀ | Abflachen des Armbündels, Flachlegen der 5. Arme und Einziehen der Augen |
| 17 | ♂ | Dunkelfärbung von Armen 1 + 2 und Kopf |

Augen

- | | | |
|----|-----|--|
| 8 | ♂ | Empordrücken und Freilegen des Augapfels |
| 9 | ♂ ♀ | Öffnen der Pupille |
| 10 | ♂ ♀ | Einziehen der Augen und Abflachen des Armbündels |
| 11 | ♂ ♀ | Rot- oder Grünfärbung der „Augenbrauen“ |
| 12 | * | Dunkle Augenumrandung |

Flossen

- | | | |
|----|---|--|
| 13 | ♂ | Weißer Flossensaum und starke Undulation |
| 14 | ♀ | Brauner Flossensaum |

¹ Die Arme von Sepia werden in der Ruheschwimmlage von oben nach unten gezählt:

Arm 1 rechts und links = oberstes Armpaar, 1. Armpaar usw.

Arme 4 sind in Taschen verborgen und erscheinen nur zum Beutefang

Arme 5 = unteres Armpaar, Arm 5 links = Hectocotylus (Begattungsarm)

Körper

- | | | |
|----|---|---|
| 15 | ♂ | Kontrastreiches großteiliges Zebamuster |
| 16 | ♂ | Schiefziehen und Verkippen des Körpers |
| 17 | | Dunkelfärbung von Kopf und Armen 1 + 2 |
| 18 | * | Signalfleck |
| 19 | | Rotbraun-Färbung des ganzen Tieres (langzeitig) |
| 20 | | Kontrastarme unauffällige Färbung |
| 21 | | Kontrastarmes kleinteiliges Zebamuster |

Bewegung, Stellung zum Partner, Kontakt mit dem Partner

- | | | |
|----|-----|---------------------------------------|
| 22 | ♂ | Querstellung über dem Weibchen |
| 23 | ♂ | Parallelschwimmen zum Weibchen |
| 24 | ♂ | Ergreifen des Weibchens |
| 25 | ♀ | Abspreizen der Arme |
| 26 | ♂ | Bündeln der Arme des Weibchens |
| 27 | ♂ | Spülen des Schirmraumes des Weibchens |
| 28 | ♂ | Übertragung der Spermatophoren |
| 29 | ♂ ♀ | Trennung vom Partner |
| 30 | ♂ ♀ | Ausspülen der Spermatophorenreste |

- * = kommt auch außerhalb des Artgenossenverkehrs vor
 ♂ usw. = wird nur von diesem Geschlecht verwendet bzw. nur im geschlechtsreifen Zustand.

Von diesen 30 Verhaltensanteilen kommen etwa die Hälfte allein dem Männchen zu, während nur 2 typisch weiblich sind. Das macht die aktive Rolle des Männchens deutlich, zumindest seine sehr viel auffälligere.

Diese Verhaltensanteile bilden nun, allein oder in verschiedenen Kombinationen, etwa 11 soziale Verhaltensweisen, die in der folgenden Tabelle dargestellt sind. Angehängt sind 2 Verhaltensweisen (K 1 und K 2), die nicht den Artgenossenverkehr betreffen, aber eine gewisse Verwandtschaft zu ihm zeigen, da bei ihnen Verhaltensanteile aus dem Sozialverhalten benutzt werden.

Aus der Tabelle ersieht man z.B. die erwartete nahe Verwandtschaft des Breitseitdrohens mit der Werbung. Ferner erkennt man „starke“ und „schwache“ Verhaltensanteile, d.h. solche, die häufig obligatorisch, und solche, die nur fakultativ vorkommen. Fast alle „starken“ Signale bzw. Verhaltensanteile sind männlich. In jeder Verhaltensweise kommt mindestens ein sie charakterisierender obligatorischer Verhaltensanteil vor, die fakultativen Anteile treten entweder nur gelegentlich oder alternativ zu anderen F-Anteilen auf.

Es folgt nun die Einzelbesprechung der Verhaltensweisen.

S 1: Frontaldrohen:

Es hat ein starkes, obligatorisches Signal und zwei alternativ auftretende.

- 5 Aufstellen des 1. Armpaares, von der Basis an senkrecht nach oben, seine Spitzen krümmen sich hakenförmig nach vorn. Von dieser Grundform gibt

Tabelle 1. Die sozialen Verhaltensweisen mit Zuordnung der Signale und Verhaltensanteile.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24–30
S 1	Frontaldrohen gegen Artgenossen																							
S 2	Breitseitdrohen																							
a)	♂ gegen ♂																							
b)	♀ gegen ♀																							
S 3	Werbung des ♂																							
S 4	Aufforderungsverhalten des ♀																							
S 5	Paarbindungsgeste des ♂																							
S 6	Paarbindungsgeste des ♀																							
S 7	Begattung																							
S 8	Unterlegenheitszeichen des ♂																							
S 9	Allgemeines Begegnungssignal																							
S 10	Gruppentracht der Jungsepien																							
S 11	„Flachmachen“																							
K 1	Konfliktverhalten bei Annäherung des Pflegers																							
K 2	Konfliktverhalten bei Annäherung „gefährlicher“ Beute																							

O = Obligatorisch; F = Fakultativ

es eine Reihe von Varianten: V-förmiges Spreizen, Überkreuzen der Spitzen, obere Hälften der Arme bilden Ring oder Ellipse, Arme verlaufen schräg nach vorn, proximale Hälften verlaufen waagrecht und nur die distalen werden aufgestellt.

Bei vollständiger und stärkster Ausführung, die bis 20 Sekunden dauern kann, werden zusätzlich die übrigen Arme nach vorn gestreckt und leicht einwärts gekrümmt, das Tier neigt sich vorn abwärts. Diese zusätzlichen Anteile entfallen beim Frontaldrohen auf dem Boden.

Weitere Zusätze: Waagrechtes Ausstrecken und Aufstellen der Spitzen des 2. Armpaares, Nach-unten-strecken und Spreizen des 5. Armpaares.

17 Schwarzfärbung von Kopf und Armen, der übrige Körper bleibt oder wird hell.

20 Kontrastarme unauffällige Färbung, sie ist die häufigste Farbtracht beim Frontaldrohen.

Beim Frontaldrohen gegen einen balzenden Geschlechtsgenossen kann auch Signal 4 gezeigt werden. Eine eindrucksvolle Farbvariante ist das Braunfärben der 1. und 5. Arme, die nach oben bzw. unten gestreckt und gespreizt sind, so daß ein liegendes Kreuz erscheint.

Eine Bewegungsvariante: Seitliches Ausschwenken der immer parallel bleibenden aufgestellten 1. Arme.

Angedroht werden von vorn sich nähernde Artgenossen und das eigene Spiegelbild. Frontaldrohen kann einem Breitseidroh-Duell zweier ♂ folgen, wenn der Unterlegene mit dieser Geste rückwärts flieht. Umgekehrt kann Frontaldrohen in Breitseidrohen übergehen.

Die Aussage des Frontaldrohens im geschlechtsreifen Zustand scheint zu sein: Laß mich in Ruhe, ich bin kein Geschlechtspartner und konkurriere nicht (mehr). Nicht ganz in dieses Bild scheint zu passen, daß auch ein Männchen ein Weibchen frontal androhen und wenig später (nach beiderseitigem „Flachmachen“) begatten kann.

Niemals wurde gesehen, daß ein frontaldrohendes Tier angegriffen oder belästigt wurde. Bemerkenswert ist deshalb die Beobachtung, daß begattungsunwillige Weibchen das Frontaldrohen gegen zudringliche Männchen nicht anwenden, sondern unter Tintenausstoß fliehen.

Frontaldrohen, einzige Drohform vor der Geschlechtsreife, ist eine der ersten Verhaltensweisen, die die 4–6 mm großen Jungsepien direkt nach dem Schlüpfen zeigen, wenn sie ihr Spiegelbild in der Aquarienscheibe erblicken. Bei den Jungsepien finden sich die meisten der o.a. Varianten und Zusätze.

S 2: Breitseidrohen:

a) ♂ gegen ♂:

Diese Verhaltensweise ist eine der mit den meisten Signalen ausgestatteten, was ihren Schaucharakter unterstreicht und sie in den Komplex der Balz (S 2, S 3, S 5, S 7) stellt.

Am Breitseitdrohen ♂ gegen ♂ können 12 Anteile (siehe Tabelle und Liste) beteiligt sein. Ich nenne zuerst die obligatorischen (in der Numerierung der Liste):

- 2 Kontrastreiches großteiliges Streifenmuster auf den 5. Armen, das in seiner optimalen Ausprägung nur beim ♂ in der Balz auftritt (s. Abb. 3), im übrigen in schwächerer Ausführung außerhalb von Balzhandlungen das einzige zuverlässige ♂-Kennzeichen (am lebenden Tier) von Beginn der Geschlechtsreife an ist. Deshalb steht es hier an erster Stelle.
- 1 Ausstrecken und Verbreitern der 5. Arme, die einen Signalwimpelcharakter haben, wird nur angewendet auf der Seite des Gegners (befindet sich auf der anderen Seite das ♀, das gegen den Rivalen verteidigt wird, Anwendung auf beiden Seiten). Der Arm wird um ca. $\frac{1}{3}$ verlängert, manchmal die Spitze bugartig aufgebogen. Der freie flache untere Saum des Armes, der am Kopf besonders breit in einem Lappen endet, wird verbreitert und nach unten gehalten. Wird auf dem Boden sitzend gedroht, so wird der verbreiterte und verlängerte Arm $\pm$ flach auf dem Boden ausgelegt. Immer wird der Arm so gehalten, daß ihn der Gegner in seiner vollen Länge und Breite sehen kann. Deshalb kann der Arm auch seitlich abgewinkelt werden.
- 8 Empordrücken und Freilegen des Augapfels, der eben nicht nur zum Sehen dient, sondern auch als Schauapparat fungiert (man vergleiche Abb. 3 mit E 2272 Abb. 1 bezüglich der Augen!). Die Deckhaut zieht sich vom Augapfel zurück und gibt eine große Fläche der stark reflektierenden Iris frei (weitere Schaumerkmale des Auges unter 9, 11 und 12).
- 9 Öffnen der Pupille nur auf der Seite des Gegners (Partners); die Irisklappe wird hochgezogen, so daß die große schwarze Pupille eindrucksvoll in der großen stark reflektierenden Iris erscheint. Im Film weniger deutlich wegen der starken Aufnahmebeleuchtung, auf dem Blitzlichtfoto (Abb. 3) besonders deutlich im Spiegelbild links im Gegensatz zum abgewandten linken Auge des Tieres.
- 15 Kontrastreiches großteiliges Zebamuster, das auf der Körperoberseite vom ♂ bei allen Balzhandlungen hergestellt wird (s. Abb. 1). Starke ♀ können gelegentlich ein fast gleiches Zebamuster zeigen, man lasse sich nicht täuschen und beachte die Zeichnung auf dem 5. Arm!

Neben diesen 5 obligatorischen Anteilen können 7 weitere auftreten, die teils nur situationsbedingt fehlen.

- 4 Brauner Saum an 5. Armen.
- 13 Weißer Flossensaum mit starker Undulation der Flosse, genauer gesagt weiß-schwarzer (von innen nach außen), tritt eigentlich obligatorisch bei allen Balzhandlungen auf (s. Abb. 1), nur beim Breitseitdrohen am Boden fehlt die Undulation. Die Bewegung dieses kontraststarken Saumes scheint wesentlich zu sein, da auf eine körperliche (Abguß) ♂-Attrappe, die natürlich starre Flossen hat, kaum, jedenfalls nicht geschlechtsspezifisch reagiert wird.
- 11 Rot- oder Grünfärbung der „Augenbrauen“, der Deckhaut oberhalb der Iris; ein weiteres, sehr häufiges, manchmal sehr eindrucksvolles Signal des Augenkomplexes.

- 12 Dunkle Augenumrandung, eins der häufigsten Artgenossenkontakt-Signale des Augenkomplexes, steigert den Eindruck der hell leuchtenden Iris (s. Abb. 3), kann sehr verschieden stark ausfallen und sich auch auf eine größere Fläche unter dem Auge erstrecken, besonders auf der Seite des Gegners (Partners).
- 16 Schiefziehen und Verkippen des Körpers dienen der Vergrößerung der Ansichtsseite, der Gegner (Partner) soll möglichst die ganze zebragestreifte Rückenseite und auch noch die weiß-schwarz gesäumte Flosse der von ihm abgewandten Seite sehen. Dazu wird die ganze abgewandte Körperseite (Flosse und Auge) hochgezogen, und an der Stelle, wo normalerweise die Flosse sitzt, kann sich eine Leiste bilden (s. Abb. 3).
- 3 Buckelförmiges Anheben der Armpaare 1–3 (s. Abb. 3, schwache Ausprägung) dient ebenfalls der Vergrößerung der Ansichtsseite, die Arme werden so zum Gegner (Partner) orientiert, daß ein möglichst kompakter Eindruck entsteht.
- 17 Schwarzfärbung des Kopfes mit Armen, oft mit 3 kombiniert, eine besonders eindrucksvolle Form des Breitseidrohens.

Die alte Ansicht scheint nicht zuzutreffen, nach der ein paarungsbereites ♂ jeden begegnenden Artgenossen anbalzt und solche, die keine Reaktion zeigen, ♀ seien und begattet werden, die anderen aber sich durch gleiches Balzverhalten als ♂ zu erkennen geben. Da die ♂ etwa 2 Monate früher reif werden als die ♀, ist eine Regulation zu erwarten, die einerseits sinnlose, kräfteverschwendende Kopulation verhindert und andererseits weitere Werbung als aussichtsreich erscheinen läßt. Sie besteht im Fluchtverhalten nicht paarungsbereiter ♀ und im Aufforderungsverhalten (s. S 4) paarungsbereiter ♀. Aber auch angebalzte ♂ müssen nicht auf gleiche Weise antworten, sondern können sich durch Frontaldrohen schneller aus der Affäre ziehen.

Kommt es aber zum Breitseidrohen zwischen zwei ♂, so umkreisen sich die Rivalen langsam, immer parallel zueinander, wobei die Köpfe sowohl in die gleiche Richtung, als auch in verschiedene Richtungen zeigen können.

Breitseidrohen, bei dem sich die Gegenspieler auf Tuchfühlung nahe kommen, kann in einen Rempelangriff übergehen, wobei das dominante Tier das andere mit den Armen wegzuschieben versucht. Wenn es erst soweit gekommen ist, flieht der Unterlegene, gelegentlich unter Frontaldrohen. Auch gegen das eigene Spiegelbild kann der Rempelangriff gerichtet werden (s. Abb. 3). Die oft bei erwachsenen Tieren zu beobachtenden Beißangriffe, die meistens von hinten erfolgen, und der Kannibalismus, der zunächst wie eine Begattung aussieht, also von vorne erfolgt, sollen hier nicht weiter besprochen werden. Sehr wahrscheinlich existieren sie nur unter den Bedingungen der Aquarienhaltung, bei der die unterlegenen Tiere nicht fliehen können. Auch in einem 2,5 cbm fassenden Becken kann man mehrere reife Männchen nicht länger als einige Tage in Frieden zusammen halten.

b) ♀ gegen ♀:

Einziger Bestandteil des Breitseidrohens der ♀ ist das Signal 1, aber in einer ganz abgeschwächten Form. Der 5. Arm wird auf der Schauseite kaum gestreckt, nur

verbreitert, die Spitze bugartig nach oben gebogen, oberer und unterer Rand des Armes erscheinen sehr hell.

Diese Verhaltensweise sieht man oft bei auf dem Boden sitzenden ♀, wenn sich ein anderes nähert. Schwimmt das ankommende Tier vor dem sitzenden vorbei, so wechselt die Schauseite, und die Signalausführung geht auf den anderen Arm über.

S 3: Werbung des ♂:

Werbung und Breitseidrohen sind sehr ähnlich, in den meisten Anteilen identisch. Es sollen daher nur Abweichungen genannt werden.

23 Parallelschwimmen zum Partner. Das ♂ schwimmt kürzere oder längere gerade Strecken in voller Balztracht neben dem ♀ her.

4 Brauner Saum an 5. Armen, kann fakultativ im Balzkleid des ♂ auftreten.

13 Weißer Flossensaum und starke Undulation, treten im (theoretischen) Gegensatz zum Breitseidrohen, wo die Undulation fehlen kann, nur obligatorisch auf, weil Werbung nie vom Boden aus, sondern immer aus der Bewegung heraus betrieben wird.

Der Hauptunterschied zum Breitseidrohen ist das Parallelschwimmen. Zwar stehen in der Hauptphase des Breitseidrohens die Gegner auch parallel nebeneinander, schwimmen aber nie gerade Strecken zusammen, sondern drehen sich allenfalls langsam umeinander.

Die Werbung setzt meist unmittelbar mit dem Erscheinen eines ♀ ein und kann nach wenigen Sekunden bis zu 30 Minuten in einen Begattungsversuch übergehen. Sie kann auch in die Paarbindungsgeste des ♂ oder, schwimmt das ♀ weiter, in das Parallelschwimmen übergehen.

S 4: Aufforderungsverhalten des ♀:

An diesem Verhalten sind nur ein obligatorisches und fünf ± fakultative Signale beteiligt.

14 Brauner Flossensaum, bei guter Ausprägung, die aber selten und meist nur kurz gezeigt wird, ein gutes Unterscheidungsmerkmal zum ♂ (den inneren weißen Saum des ♂ kann das am Rand manchmal besonders dichte Sternemuster auf der weiblichen Flosse vortäuschen).

4 Brauner Saum an 5. Armen, wird häufig auch nur kurz gezeigt.

9 Öffnen der Pupille.

11 Rot- oder Grünfärbung der „Augenbrauen“, ein länger anhaltendes Signal.

12 Dunkle Augenumrandung, im Gegensatz zum ♂ nie sehr großflächig, kann während des ganzen Aufforderungsverhaltens anhalten.

21 Kontrastarmes kleinteiliges Zebromuster.

Das Aufforderungsverhalten zeigen vollreife ♀ kurz vor der Eiablage, wenn sie noch nicht oder einige Tage nicht mehr mit einem ♂ zusammen waren. Es besteht im auffälligen Umherschwimmen angesichts eines Artgenossen (auch ♀) oder des eigenen Spiegelbildes mit den oben aufgeführten Signalen. Dabei kann auch schon

durch Prüfung verschiedener Gegenstände ein geeignetes Ablagesubstrat für die Eier gesucht werden (s. E 1 c).

Das Gegenteil von Aufforderungsverhalten ist es, sich der Annäherung eines ♂ zu entziehen. Hierbei gibt es außer der Rückstoßflucht und dem Tintenausstoß keine besonderen Verhaltensanteile. Deshalb sei es hier anhangsweise erwähnt. Bemerkenswert ist auch nicht das Fluchtverhalten als solches, sondern seine Eigenschaft als Indikator für das Erkennen eines ♂ durch das ♀. Ein paarungsunwilliges (z.B. noch nicht ablagereifes) ♀ flieht nicht vor anderen ♀, wohl aber vor reifen ♂. Selbst wenn das ♂ durch die Fluchtbemühungen des ♀ erschreckt frontaldroht, keine Balztracht zeigt, sich sogar eingräbt: Das ♀ versucht zu fliehen. Woran erkennt es das ♂? Das konnte bisher nicht geklärt werden, Versuche dazu sind konzipiert.

Dieser Fluchttrieb vor dem ♂ ist so stark, daß dadurch im Aquarium die meisten Hinterleibsverletzungen und Todesfälle bei den ♀ auftreten, und zwar während der beginnenden Geschlechtsreife der ♂, wenn es dem Menschen noch kaum möglich ist, ein ♂ als solches zu erkennen.

S 5: Paarbindungsgeste des ♂:

Außer den in gleicher Stärke und Häufigkeit bei der Werbung vorkommenden Signalen 2, 4, 12, 13, 15 treten zwei charakteristische Anteile auf.

- 7 Streicheln auf Kopf und Rücken des Weibchen: Das ♂ läßt die locker hängenden Spitzen der nach vorne gehaltenen Arme leicht über Kopf oder Rücken des ♀ gleiten.
- 22 Querstellung über dem Weibchen: Beim Streicheln schwimmt das ♂ meistens ganz langsam über das ♀ hinweg.

Anteil 22 kann fehlen, das ♂ steht dann hinter seiner Partnerin und schwenkt seine Arme langsam über ihren Rücken. Die Verhaltensweise S 5 kann der Begattung vorausgehen oder ihr folgen. Bleibt ein Paar mehrere Tage zusammen, wird sie immer einmal wieder angewendet. Das ♀ antwortet mit S 6, gelegentlich auch mit S 4.

S 6: Paarbindungsgeste des ♀:

Nur die „schwachen“ Signale 4 und 12, anscheinend Signale der freundlichen Annäherung, haben die Paarbindungsgesten von ♂ und ♀ gemeinsam. Aus dem Aufforderungsverhalten ist noch das Signal 14 (Brauner Flossensaum) möglich. Ein Farbkleid (21 – kontrastarmes kleinteiliges Zebrawuster) aus dem Aufforderungsverhalten kann alternativ zu einem anderen (20 – kontrastarme unauffällige Färbung) gezeigt werden.

Das einzige obligatorische ist das Signal

- 18 Signalfleck, ein großer samtschwarzer runder bis viereckiger Fleck, der in der hinteren Hälfte des „Rückens“ auf der Sichtseite des Artgenossen mehrmals für Bruchteile einer Sekunde oder länger aufflackert.

Der Signalfleck ließ sich lange nicht recht deuten, gerade weil er so häufig in verschiedenen „alltäglichen“ Situationen vorkommt, die Jungsepien in der Gruppe zeigen ihn fast ständig (S 10), bei den häufigen indifferenten Begegnungen der Tiere erscheint er oft (S 9). Erst als die Paarbindungsgeste des ♀ sich abzeichnete, als bei der Begattung gelegentlich beim ♀ der Signalfleck gesehen und registriert werden konnte und er im Protokoll vom Verhalten unterlegener gegenüber dominanten ♂ auftauchte (S 8), wurde seine Funktion deutlicher. Sie läßt sich mit „höflichem bis devotem Gruß“ umschreiben, dient also der Aggressionsverhinderung. Daß der Adressat den Fleck auch wirklich sehen „soll“, zeigt das gelegentlich angewandte Mittel der Kontrastverstärkung. Für die Sekunde des Aufflackerns des Signalflecks wird der vorher tarnfarbige oder sonst unscheinbar gefärbte Körper zitronengelb.

Die Antwort auf die Paarbindungsgeste des ♂ ist immer die des ♀, und wenn nur das einzige obligatorische Signal dieser Verhaltensweise, der Signalfleck, erscheint.

S 7: Begattung:

Von den nicht begattungsspezifischen Anteilen tritt beim ♂ das Balzkleid (15, 13, 11) auf, beim ♀ kann der Signalfleck (18) erscheinen.

Begattungsspezifisch sind die folgenden 7 Anteile, die in der Anordnung den Fortlauf der Handlung ergeben. Für das Ausführen der Folgehandlung ist die Vorhandlung Voraussetzung.

- 24 Ergreifen des ♀. Es geschieht meistens von der Seite dicht hinter dem Kopf des ♀ (s. Abb. 1), das ♂ nähert sich dem ♀ häufig durch einen Rückstoßsprung, die männlichen Arme legen sich von oben und unten ganz um den weiblichen Körper. Da es im Aquarium häufig zu Vergewaltigungen kommt, ist nicht ganz klar, ob diese Form des Ergreifens die normale ist. Es gibt auch die Form, daß der Kontakt gleich direkt von vorne, Kopf an Kopf, aufgenommen wird.
- 25 Abspreizen der Arme. Im gleichen Moment, wie das ♀ vom ♂ ergriffen wird, spreizt das ♀ alle Arme sternförmig weit auseinander (s. Abb.1). Hat das ♂ das ♀ von der Seite ergriffen, greift es über und zwischen den weiblichen Armstern und „hangelt“ sich nach vorn, um die Kopf-an-Kopf-Stellung zu erreichen. Das Abspreizen der Arme wird auch im Falle der Vergewaltigung ausgeführt.
- 26 Bündeln der Arme des ♀. Ist die Kopf-an-Kopf-Stellung erreicht, bündelt das ♂ die Arme des ♀ in bestimmter Weise: Die 1. Arme des ♂ greifen zwischen den Augen des ♀ hindurch und legen sich jederseits von oben hinten um den Augenbulbus, zwischen sich die Spitzen der 1. Arme des ♀; die 2. und 3. Arme des ♂ fassen jederseits zwischen sich die 2., 3. und 5. Arme des ♀ unterhalb dessen Augen. Dadurch ist nun die Mundmembran des ♀ von unten leicht für den Hectocotylus zugänglich. Die 5. Arme des ♂ bleiben frei, meistens liegen sie dem ♀ von unten an. Die Begattungsstellung ist also keineswegs ein Verschränken der Arme beider Partner, wie das der Finger beider Hände. Das gibt es nur beim gemeinsamen Verzehr (s. E 2272, B 5, Abb. 2).

- 27 Spülen des Schirmraumes des ♀. Nachdem die feste Verankerung zwischen ♂ und ♀ geschaffen ist, sieht man mehrere heftige kurze Rucke: Das ♂ richtet seinen Trichter in den Schirmraum des ♀ und spült ihn. (Hat das ♀ kurz zuvor eine Mahlzeit gehabt, so kommen Beutereste hervor. Früher habe ich die Rucke für Lagekorrektur durch Rückstoß gehalten. Genaue Analyse der Filmaufnahmen und neue Lebendbeobachtungen ergaben den oben dargestellten Sachverhalt.)
- 28 Übertragung der Spermatophoren. Das ♂ löst seinen linken 5. Arm (Hectocotylus) vom ♀ und schlingt ihn schnell um den Trichter, so daß die zur Samenrinne zusammengelegte innere Saugnapffläche mit ihrem proximalen Ende an die Trichtermündung kommt. Nun wird die Hectocotylus-Schlinge vom Trichter abgezogen (vielleicht ein „Melken“, bei dem das Spermatophorenbündel in die Samenrinne gequetscht wird) und die proximale Hälfte dieses Armes gerade gegen das Mundfeld des ♀ geschoben; die distale Hälfte ist abgeknickt und hängt schlaff.
- 29 Trennung vom Partner. Nach 3–9 Minuten trennen sich die beiden Tiere durch Rückwärtsschwimmen unter Wasserausstoß und Kontraktion der Arme, deren Saugnäpfe am Partner noch festhängen.
- 30 Ausspülen der Spermatophorenreste. Bei der Trennung beginnt sogleich die Reinigung des Schirmraumes mit Wasserstrahlen und unterstützenden Armbewegungen (s. P 2, E 2272), worin das ♀ besonders ausdauernd sein kann. Hervorgebracht werden einzelne Spermatophoren und Bündel von solchen, die allermeisten entleert, manchmal noch mit der anhängenden Spermientüte, deren breiter Öffnung die Spermien entströmen.

Danach führt das ♂ sofort die Paarbindungsgeste aus. Bei einem Paar können mehrere Begattungen täglich erfolgen. Nicht alle Versuche des ♂ führen zum Erfolg, manche werden vom ♀ „in aller Freundschaft“ abgewiesen (ohne daß es zu den heftigen Reaktionen der Vergewaltigungsversuche kommt), besonders wenn das ♀ schon mit der Eiablage beschäftigt ist. Die Paarbindung kann mehrere Tage anhalten, auch wenn mehrere ♀ im Becken sind.

Begattungsbereitschaft, Aufforderungsverhalten und Eiablage sind zeitlich in der Dimension von wenigen Tagen korreliert, so daß die Begattung innerhalb dieser Spanne liegen muß (Sepia-Spermatozoen leben im Kühlschrank mindestens 8 Tage).

S 8: Unterlegenheitsverhalten des ♂:

Von dominantem ♂ bedrängtes ♂ versteckt sich hinter dem ♀-Habitus.

- 6 Zusammenlegen und Hängenlassen der Arme.
- 20 Kontrastarme unauffällige Färbung.
- 18 Signalfleck.

S 9: Allgemeines Begegnungsverhalten:

Hier ist der Signalfleck als höflicher Gruß aufzufassen, unterstützt von einem Signal der freundlichen Annäherung, der dunklen Augenumrandung.

S 10: Gruppenbildung der Jungsepien:

Wenn Jungsepien (bis zum Eintritt der Geschlechtsreife) eine Gruppe bilden, haben sie dafür eine besondere Tracht:

19 Rotbraun-Färbung des ganzen Tieres

18 Signalfleck

Diese Tracht wird über Tage und Wochen beibehalten, eben solange, wie die einzelnen Tiere der Gruppe angehören (Abb.2) und sie nicht eingegraben sind. Sobald sich einzelne Tiere in der Gruppe eingraben, werden sie hell. Scheucht man sie aus dem Sand, werden sie gleich wieder dunkel. Den Signalfleck sieht man in der dunklen Gesamtfärbung kaum. Er wird nicht, auch nicht für Sekunden, durch Kontrastverstärkung hervorgehoben. Beim Schwimmen, Anschleichen, Jagen in der Gruppe wird die Tracht beibehalten. Dabei erscheint das Farbgewölk (T 6) negativ, also hell auf dunkel.

Warum sich diese Jungsepien in einer Gruppe zusammenfinden, jene nicht, ist noch ganz unklar. Eingegrabene Jungsepien sind gleichmäßig über die zur Verfügung stehende Fläche verteilt. Auf der Sandfläche sitzende Tiere rücken bis zur Berührung aneinander (Abb. 2).

S 11: „Flachmachen“:

Diese hinsichtlich Auslöser und Intention gänzlich ungeklärte Verhaltensweise, die in vier Einstellungen dieses Films zu sehen ist, besteht aus einem obligatorischen und zwei fakultativen Signalen.

10 Einziehen der Augen und Abflachen des Armbündels. Die Augen überragen im Extremfall den Kopf nicht mehr, die Arme liegen nebeneinander in einer Ebene, der freie breite Saum der 5. Arme ist flachgelegt. Meist dauert diese Stellung nicht länger als 1–2 Sekunden.

Die beiden fakultativen Signale sind das schon erwähnte Alternativ-Paar 20/21 (Kontrastarme Farbkleider).

Konfliktverhalten

K 1: bei Annäherung des Pflegers:

Ältere, aquariumaufgezozene Sepien werden ganz zahm, sie fliehen nicht mehr bei Annäherung des Menschen an das Becken. Entweder kommen sie neugierig herbei oder aber sie vollführen, mitunter jedesmal über Tage und Wochen, dasselbe „Begrüßungsritual“, eine Art Frontaldrohen. Das 1. Armpaar wird senkrecht aufgestellt, lyraförmig gebogen und etwas abgespreizt, das 5. Paar schräg nach vorn unten gestreckt und ebenfalls gespreizt. Eine besonders eindrucksvolle Variante besteht im Krausen der 3. und 5. Arme (s. Abb. 4) oder im Schwarz- oder Rotfärben der 1. Arme bei hellem übrigen Körper. Nach maximal 30 Sekunden dieser Schaustellung werden die Arme wieder zusammengelegt, und das Tier reagiert weiter nicht auf die Anwesenheit des Pflegers im Raum. Diese Art des Fron-

taldrohens setzt bei der Annäherung auf etwa 3 m ein (Jungsepiesen fliehen unter Tintenausstoß schon bei Annäherung auf 6–5 m).

Möglicherweise drückt diese Verhaltensweise einen Konflikt aus zwischen Flucht-tendenz (Annäherung eines großen Objektes) und Neugier (der Pfleger kann Futter bringen).

Anhangsweise sei an dieser Stelle eine Verhaltensweise erwähnt, die vorläufig nicht interpretiert werden kann:

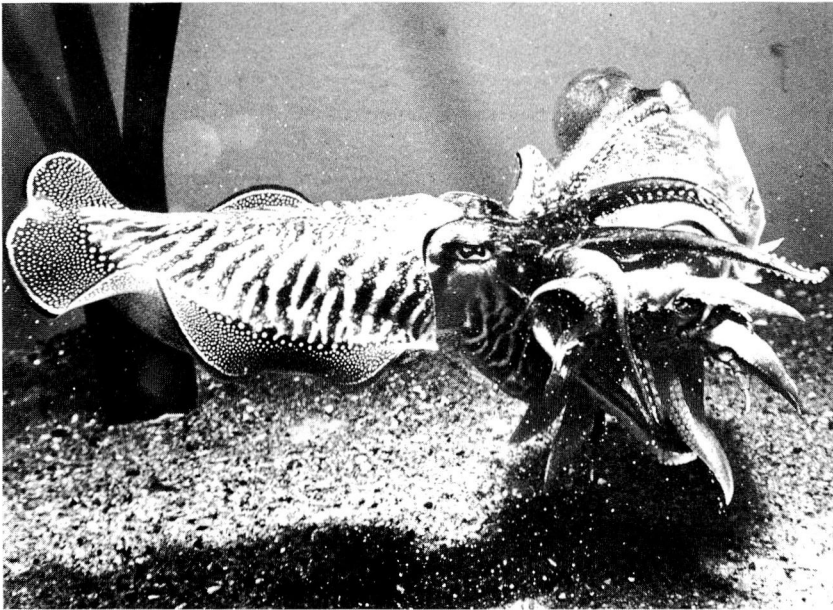


Abb. 1. Ein Männchen (links) in voller Balztracht ergreift ein Weibchen zur Begattung (S 7/24). Das Weibchen, obwohl gerade einen *Carcinus* im Schirm-raum haltend, spreizt die Arme (S 7/25). Der Rückstoßsprung des Männchens hat Sandkörnchen aufgewirbelt

Eine häufige Reaktion zahmer Sepien auf die Annäherung des Pflegers ist das Erscheinen der dunklen Augenumrandung und des Signalfleckens auf der Seite der Annäherung, wenn die Sepia mit der Breitseite zum Pfleger steht.

K 2: bei Annäherung „gefährlicher“ Beute:

Bei Sepien, die gerade gefüttert wurden, also nicht mehr sehr hungrig sind, kann der Anblick oder die Annäherung eines größeren potentiellen Beutetieres (Fisch oder *Carcinus*) Frontaldrohen auslösen. Die Form kann so abgeschwächt sein, daß nur das distale Drittel des 1. Armpaares kurzzeitig aufgestellt und v-förmig gespreizt wird. Dieses Verhalten kann einem Angriff auf das Beutetier unmittelbar

vorausgehen. Auch hier scheint auf der Basis des Frontaldrohens ein Konflikt zwischen Flucht- oder Abwehrtendenz (Annäherung eines potentiell gefährlichen Objekts) und Neugier (Beuteschema) ausgedrückt zu sein.

Eiablage

E 1: Suchen nach Eiablageplatz:

Wie schon erwähnt, kann die Suche nach einem Ablageplatz mit dem Aufforderungsverhalten des ♀ verbunden sein und etwa zwei Tage vor der Ablage liegen. Das ♀ schwimmt verschiedene Plätze wiederholt an und prüft sie durch Berühren



Abb. 2. Eine kleine Gruppe von 6 Jungsepien in einer weiten Sandwüste. Die Tierchen sind bis auf Körperkontakt zusammengedrückt und zeigen die dunkle Gruppentracht mit dem Signalfleck (S 10/Signale: 19, 18)

mit den Armspitzen und Anblasen mit einem Wasserstrahl. Auch zwischen der Ablage zweier Eier wird das dann schon gewählte Substrat erneut geprüft.

Im Aquarium werden Wasser- und Luftrohre und -schläuche von 3–15 mm Stärke bevorzugt.

E 2: Anblasen hängender Eier:

Eine besondere Attraktion auf ablegebereite ♀ üben bereits hängende Eier aus. Sie werden wiederholt angeblasen, so daß sie sich im Wasserstrom bewegen. In der überwiegenden Mehrzahl aller Fälle wird das neue Ei in unmittelbarer Nach-

barschaft plaziert, oft sogar an die Haftbänder der schon hängenden, wodurch die bekannten Eitrauben entstehen.

Ein ♀ kann 1–2 Tage ruhelos umherschwimmen und sogar schon einige Eier fallen lassen, obwohl genügend Ablagemöglichkeiten vorhanden sind. Fädelt man dann einige der losen Eier auf einen Faden und bindet ihn an ein Rohr, so kann es vorkommen, daß gleich neben der noch arbeitenden Hand das erste Ei angehängt wird. (Aquarienaufgezogene Sepien werden ganz zahm und stören sich nicht an ruhigen Hantierungen des Pflegers).

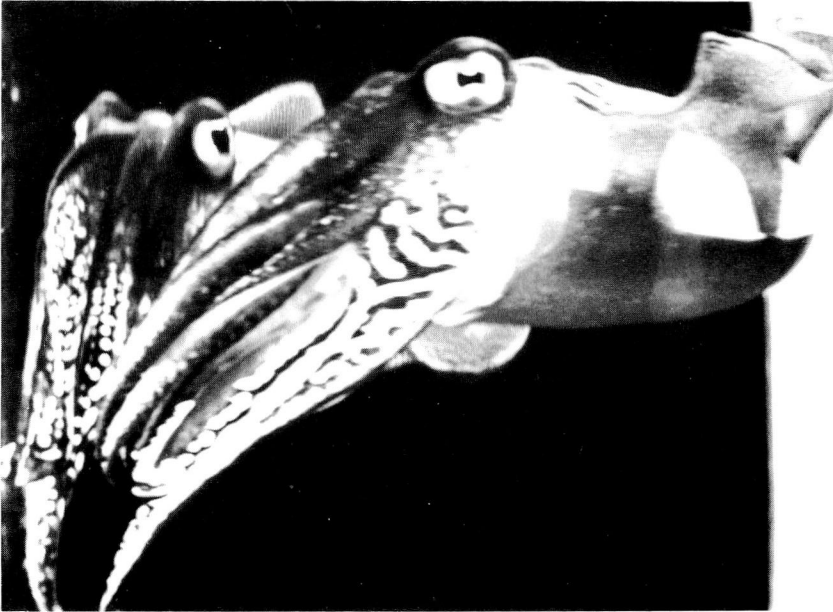


Abb. 3. Ein Männchen (im Vordergrund) in voller Balztracht beim Breitseitdrohen gegen sein Spiegelbild (S 2), das gerade mit einem Rempelangriff attackiert werden soll (nach rechts gewendeter Kopf, Arme berühren schon die Scheibe). Die Armpaare 1–3 sind buckelförmig angehoben und, besonders auf der Seite des „Gegners“, verdunkelt (Signale: 3, 17) ebenso wie dort die Augenumrandung (Signal: 12). Auffällig am Auge sind noch die groß freigelegte Iris und die weitgeöffnete Pupille auf der „Gegnerseite“ (Signale: 8, 9). (Weiteres im Text)

E 3: Einlegen eines Eies zwischen die Arme:

Die Arme werden zu einem Konus zusammengelegt und gerade vorgestreckt, aber nicht verlängert. Das breite, flachgelegte 5. Armpaar verschließt von unten die von den Armen eingeschlossene Höhle. Der Trichter wird nun zwischen die 5. Arme geklemmt und bleibt dort unter pumpenden Bewegungen etwa zwei Minuten. Nach dem Herausziehen des Trichters wird aus diesem ein schwarzer Schleim-

faden ausgestoßen. Das Ei befindet sich jetzt zwischen den Armen und bleibt dort noch eine halbe Minute bis zur Ablage.

Etwa drei Minuten nach der Ablage kann der Trichter erneut zwischen die etwas auseinanderweichenden 5. Arme gesteckt werden.

E 4: Anhängen des Eies:

Wie beim Zielen auf Beute werden die in einer Spitze zusammenlaufenden Arme nun verlängert und auf die Ablagestelle gerichtet. Ist das Substrat erreicht, betasten es die Armspitzen hastig, und das 2. und 3. Armpaar umschlingen es, während das

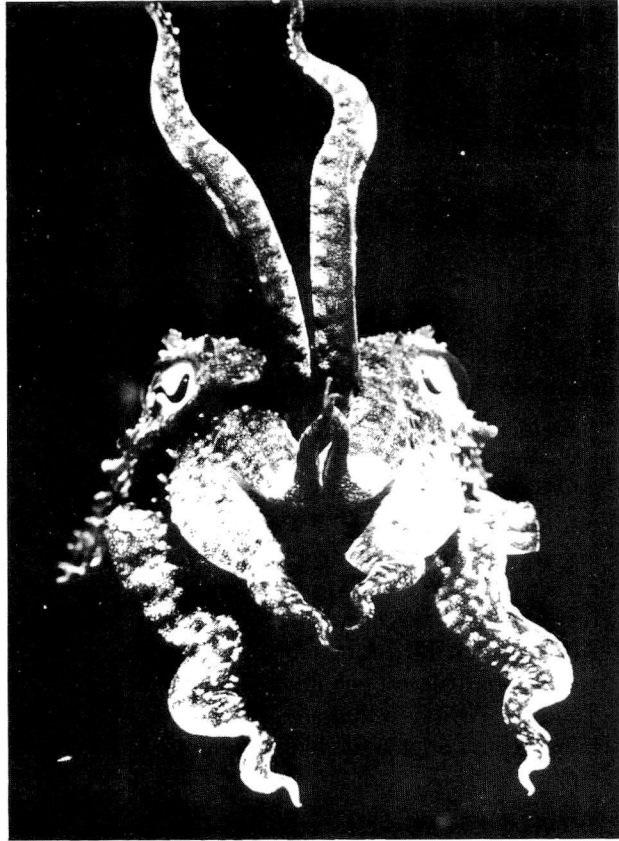


Abb. 4. Konfliktverhalten (?) eines zahmen Männchens bei Annäherung des Menschen. Es ist eine Art Frontaldrohen in einer besonders eindrucksvollen Variante mit gekraustem 3. und 5. Armpaar

1. Armpaar an ihm emporkriecht oder zurückgeschlagen wird. Die proximalen Hälften der 5. Arme schieben das Ei an das Substrat heran, die distalen werden zurückgeschlagen. Die noch weiche Hüllmasse des Eies wird vom 3. Armpaar zu den Haftbändern ausgezogen und um das Substrat gelegt. Nach etwa zwei Sekun-

den des Andrückens lösen sich die Armschlingen vom Substrat und, Sepia zieht sich vom Ei zurück.

Die beiden Haftbänder werden jederseits knapp einmal um das Substrat geschlungen und „verschmelzen“ miteinander, sie kleben nicht am Substrat. Von einem Rohr kann man daher hunderte von Eiern leicht herunterschieben; einmal erstarrt, bleibt die runde Öse erhalten, sie spannt nur etwas wie ein Gummiband. Bei Eiern, die zu lange in den Armen gehalten wurden, lassen sich die Haftbänder nicht mehr ausziehen. Die Eier fallen dann nach dem Umschlingen des Substrates herunter.

Anmerkungen zur Eiablage:

Frisch abgelegte Eier sind übernormal groß und sehr weich (wabbelig). Nach 24 Stunden sind sie um etwa $\frac{1}{5}$ auf Normalgröße geschrumpft und fest. Auch ohne begattet zu sein legen Sepia- ♀ ihre Eier in der typischen Art ab.

Über Eizahl und Ablage-Perioden gibt folgende Protokollzusammenfassung über zwei ♀ Auskunft:

- | | |
|---|-----------------|
| 1. Ablage-Periode 27. 3. 1976 – 24. 4. 1976 = | 800 Eier |
| 2. Ablage-Periode 9. 5. 1976 – 13. 5. 1976 = | 950 Eier |
| | <hr/> 1750 Eier |

Jedes ♀ hat also durchschnittlich 875 Eier abgelegt.

Anmerkungen zum Lebenszyklus im Aquarium:

Bei einer Wassertemperatur von 23° C dauert die Eientwicklung von der Ablage bis zum Schlupf 33 Tage, vom Schlupf bis zum Eintritt der Geschlechtsreife der ♂ sieben Monate, vom Schlupf bis zur 1. Eiablage neun Monate und bis zur letzten (nicht desselben ♀ !) 15 Monate. Wenige Tage nach der letzten Eiablage sterben die ♀. Die ♂ werden 15–18 Monate alt. Ein ♂, das nie mit einem ♀ zusammen war, wurde 22 Monate alt bei einer Temperatur von 17° C. Vom Schlupf bis zum Tod wachsen die Sepien, von 5 mm–200/250 mm (Kurzarmspitzen – Körperende). Der Altersabbau geht schnell, innerhalb weniger Tage. Die Arme werden verkrümmt gehalten, Hautstellen auf der Oberseite werden bläulich opak, Teile der Flossen undulieren nicht mehr richtig, der Kopf hängt etwas, schließlich hängen die Langtentakel lang herab (s. R 6, E 2271, Abb. 1), und bald tritt der Tod ein.

Zur Entstehung des Films

Im Löbbecke-Museum und Aquarium Düsseldorf wurden wiederholt Eier von *Sepia officinalis* zum Schlupf gebracht, die Tiere aufgezogen und über mehrere Generationen weitergezüchtet. Die nötigen Voraussetzungen waren erprobt und geschaffen, um den Wunsch zu verwirklichen, ein möglichst vollständiges Verhaltensinventar von Sepia zu erstellen und dokumentarisch im Film festzuhalten. Das Beobachten und Filmen dieser Tiere, die eine große Fluchtdistanz und hohe Fluchtbereitschaft

haben, ist in ihrem natürlichen Biotop nahezu unmöglich. Aus eben diesem Grunde ist auch die Aquarienhaltung und -zucht recht schwierig, weil die Tiere sich bei der leicht auszulösenden panischen Flucht an den Behälterwänden beschädigen.

Alle Angaben dieser Veröffentlichung sind, wenn nicht anders vermerkt, Originalbeobachtungen, deren nicht geringer Teil erst durch die Auswertung des inzwischen angehäuften großen Filmmaterials ermöglicht wurde. Alle Filmaufnahmen entstanden im Aquarium, sie zeigen die Tiere der ersten vollständigen Gefangenschaftsgeneration (ihre Eltern kamen im Ei nach Düsseldorf), Herkunft: Nördliche Adria. Die schriftlich niedergelegten Beobachtungen beziehen sich aber auf ein weit größeres Material, mit Tieren aus anderen Generationen und auch solchen einer anderen Herkunft: Südfrankreich¹.

Filmbeschreibung

Die laufenden Nummern bezeichnen die Einstellungen. Nach jeder Schnittstelle, auch innerhalb eines fortlaufenden Vorgangs, muß weitergezählt werden!

1.–2. Breitseidrohen (S 2) eines ♂ (rechts, Signale: 1, 2, 3, 4, 8, 11, 12, 13, 15) gegen ein anderes ♂ (links).

3. Breitseidrohen eines ♂ (links, zusätzliches Signal gegenüber voriger Einstellung: 17) wird mit Frontaldrohen (S 1) eines anderen ♂ (rechts, Signale: 4, 5, 11, 13, 15) beantwortet.

4.–5. Frontaldrohen eines ♂ (Vordergrund, Signale: 2, 5, 15) gegen ein anderes ♂ (Hintergrund, von rechts, Signale: 2, 4, 7, 8, 11, 12, 13, 15), das mit einem ♀ (Hintergrund, Signale: 14, 18, 21) die Paarbindungsgeste (S 5, S 6) austauscht.

6. Frontaldrohen (Signal: 5).

7. Gleich zu Beginn zeigt das ♀ (links, Signale: 4, 10, 12, 14, 18, 21) das „Flachmachen“ (S 11), im weiteren Verlauf die Paarbindungsgeste (S 6), das ♂ (rechts, Signale: 2, 8, 13, 15) in schwacher Balztracht folgt ihm durch Seitwärtsschwimmen.

8. Ein werbendes ♂ (S 3, Signale: 1, 2, 4, 8, 11, 12, 13, 15, 22) folgt einem ♀ (Signale: 4, 12, 14, 18, 21), das die Paarbindungsgeste zeigt.

9. Ein werbendes ♂ folgt unter Anwendung der Paarbindungsgeste (Signale: 1, 2, 3 (schwach), 4 (schwach), 7, 8, 11 (schwach), 12 (schwach), 13, 15, 22 (angestrebt)) dem ♀, das mit der Paarbindungsgeste antwortet (Signale: 12, 18).

10. Bei diesem nach seiner linken Seite werbenden ♂ ist in der Nahaufnahme das Signal 1 (Ausstrecken und Verbreitern der 5. Arme) besonders eindringlich dargestellt.

11. Ein ♂ sitzt auf dem Boden und zeigt schwaches Werben oder Breitseidrohen. Gegen Ende der Einstellung sieht man, wie *Sepia* mit den „Augenlidern“ die Größe der stark reflektierenden Iris verändern kann.

¹ Für die freundliche Übersendung der Eier danke ich Herrn Kollegen Dr. SIGURD v. BOLETZKY. Unserem Tierpfleger Herrn KLAUS NIESE danke ich für jahrelange Mitarbeit bei der Sepia-Aquaristik.

12. Ein werbendes ♂ führt das Parallelschwimmen (23) aus, wie man an den Schatten erkennen kann.
13. Die Begattung (S 7) hat begonnen (♂ rechts). Die beiden hochstehenden Arme sind die zurückgeschlagenen 1. Arme des ♀, dessen 2.–5. Arme sind schon gebündelt (26).
14. Das Paar hat sich gedreht. Deutlich ist das Umschlingen des Trichters mit dem linken 5. Arm des ♂ (links, 28) zu sehen.
15. Das Paar trennt sich (29). Beim ♂ sieht man das Ausstoßen von Wasser (30).
16. Nach der Begattung zeigt das ♂ starkes Imponiergehabe (besonders schön Signale 3 und 17, die oft kombiniert sind) nach beiden Seiten: Nach rechts Werbung zum ♀, nach links Breitseidrohen gegen ein Tier außerhalb des Bildes. Danach spült es Spermatophorenreste (weiß, nach vorn) aus und kotet (schwarz, nach unten) durch den Trichter.
17. Die Werbung des ♂ wird vom ♀ mit der Paarbindungsgeste beantwortet.
18. ♂ und ♀ tauschen die Paarbindungsgeste aus.
19. Ein werbendes ♂ schwimmt bzw. steht parallel (23) zum ♀, das mit der Paarbindungsgeste antwortet.
20. Eine Begattung hat begonnen. Das ♂ (links) ist dabei, die 2.–5. Arme des ♀ zwischen seinen 2. und 3. Armen zu bündeln (26) und beginnt die nächste Handlung, das Spülen des weiblichen Schirmraumes (27, erkennbar an den kurzen Rucken) nicht eher, als bis auch der 2. linke Arm des ♀ eingefangen ist. Dazwischen kommt eine körperhafte Tintenwolke (s. T 9a) ins Bild. Das ♀ zeigt lange den Signalfleck (18).
21. Die Partner trennen sich, das ♀ (links) stößt Wasser aus, über ihm schwimmt eine Spermientüte. Das ♂ folgt sofort.
- 22.–23. Parallelschwimmendes Paar.
24. Ein Ei in den Armen nähert sich das ♀ einem Rohr und hängt das Ei an (E 4). Aus dem Trichter wird ein schwarzer Schleimfaden ausgetrieben.
25. Eine Eitraube wird angeblasen (E 2).
26. Wieder befindet sich ein Ei zwischen den Armen, und der Rest der mit Tinte gefärbten Hüllsubstanz wird aus dem Trichter ausgetrieben.
- 27., 28. und 30. Drei weitere Eier werden angehängt.
29. und 31. In den Nahaufnahmen sind die Haftbänder der Eier deutlich zu sehen.

Verhaltensinventar von *Sepia officinalis*

Da es nicht in allen Fällen möglich war, die einzelnen Verhaltenselemente nach den Titeln der drei Filme E 2271, E 2272 und E 2273 zu sondern, soll hier eine Übersicht über das gesamte Verhaltensinventar, soweit bis jetzt bekannt, folgen mit Angabe des Films und der Einstellung, in der eine Verhaltensweise zu sehen ist. Es werden alle Einstellungen aufgeführt, in denen eine bestimmte Verhaltensweise einigermaßen eindeutig vorkommt, auch wenn sie in der Filmbeschreibung der Kürze halber nicht erwähnt wird. (Achtung! Nach jeder Schnittstelle, auch innerhalb eines fortlaufenden Vorganges, muß weitergezählt werden).

			E 2271	E 2272	E 2273
R 1		Liegen im Boden mit vollständiger Bedeckung			
R 2		Liegen im Boden mit teilweiser Bedeckung	1, 2	1, 8	
R 3		Liegen auf dem Boden	1, 9	19	11
R 4		Stehen mit Armkontakt zum Boden	4, 6	14	1, 2, 5, 7, 11, 17, 19
R 5		Stehen im freien Wasser	Abb. 2		
R 6		Hängen an der Wasseroberfläche	Abb. 1		
P 1		Putzen mit den Armen			
	a	auf der Oberseite	Abb. 2		3
	b	auf der Unterseite			
	c	im Mantelraum			
P 2		Spülen, Defäkation		10, 12, Abb. 1	15, 16
T 1		Gegenschattierung und ihre Aufhebung	5, 9, 12	2, 14, 19	13, 21, 24
T 2		Farbflimmern	1, 7, 9, 10	5, 19	7, 10, 11, 12, 13, 14, 17, 19, 21, 23, 24
T 3		Kontrastflächenfärbung			
T 4		Hautzipfel	6	16, 19	6, 23
T 5		Farbanpassung, Farbwechsel	9	8, 14	7, 9, 14, 16, 20
T 6		Farbgewölk	4	1, 14, 16, 17	
T 7		Eingraben			
	a	bei und vor Gefahr (s. R 1 und R 2)		12	
	b	als Lauerstellung (s. R 2)	2		
	c	zum Beuteverzehr		3, 4	
T 8		Anschleichen	4	17	

			E 2271	E 2272	E 2273
T 9		Tintenausstoß			
	a	als Körper			20
	b	als Nebel	17		
F 1		Fortbewegung mit den Armen			
	a	Kriech- und Schreitbewegungen bei R 3 und R 4	5, 9	1	
	b	Schreitbewegungen bei T 8	4, 5	1, 14, 16, 17, 19	
F 2		Fortbewegung mittels Rückstoß			
	a	rückwärts	14, 15, 16, 17, 18, 19	8	
	b	vorwärts	4, 8, 19	14	8, 21
	c	aufwärts	1, 4	11	
	d	seitwärts			7
F 3		Fortbewegung mittels Flossenschlag			
	a	vorwärts, rückwärts, Umkehr der Undulation	1, 4, 5, 7, 8, 11, 12	14	8, 12
	b	Wenden auf der Stelle, gegenläufiges Undulieren	10	1, 8, 16, 19	7, 9, 21
B 1		Vorbereitung zum Beutefang			
	a	Augenwendung, Kopfwendung, Körperwendung	5, 1	1, 8, 16, 19	
	b	Anschleichen (s. T 8)	4	17, 19	
	c	Anschwimmen, Umschwimmen		8	
	d	Attraktion von Spiegelbildern und Attrappen			Abb. 3
B 2		Fang schnellflüchtiger Tiere			
	a	Zielen		14, 16, 17, 19	
	b	Tentakelschuß	4	8, 14, 16, 17, 18, 19	
	c	Speicherung		14, Abb. 3	
B 3		Fang wehrhafter Tiere			
	a	Rückstoßsprung		2, 8	
	b	Packen		2, 8	

			E 2271	E 2272	E 2273
	c	Eingraben (s. T 7 c) mit Beute		3, 4, (9)	
	d	Absondern von Schleim		4, 6	
	e	Drehen der Beute bei falscher Lage		6, 9	
B 4		Schlußphase des Beutefangs			
	a	Rückkehr zum Ausgangsplatz		8, 12, 14, 16, 19	
	b	Verzehren		5, 14, 19	
	c	Abstoßen der Reste		12	
	d	Säuberung (s. P 2)		10, 12, Abb. 1	
B 5		Gemeinsamer Verzehr		Abb. 2	
S 1		Frontaldrohen			3, 4, 6
S 2		Breitseidrohen	10, 12, 13		1, 2, 3, Abb. 3
S 3		Werbung des ♂	8, 11, 19		7, 8, 9, 10, 11, 12, 16, 17, 19, 21, 22, 23
S 4		Aufforderungsverhalten des ♀	7		
S 5		Paarbindungsgeste des ♂			5, 9, 18
S 6		Paarbindungsgeste des ♀			4, 7, 8, 9, 17, 18, 19, 22
S 7		Begattung			
	24	Ergreifen des ♀			Abb. 1
	25	Abspreizen der Arme			Abb. 1, 20
	26	Bündeln der Arme des ♀			13, 14, 20
	27	Spülen des Schirmraumes des ♀			20
	28	Übertragung der Spermatophoren			14
	29	Trennung vom Partner			15, 21
	30	Ausspülen der Spermatophoren			15, 16, 21
S 8		Unterlegenheitsverhalten des ♂			
S 9		Allgemeines Begegnungsverhalten	9	14	
S 10		Gruppenbildung der Jungsepien			Abb. 2

		E 2271	E 2272	E 2273
S 11	„Flachmachen“			7, 12, 16, 23
K 1	Konfliktverhalten bei Annäherung des Pflegers			Abb. 4
K 2	Konfliktverhalten bei Annäherung „gefährlicher“ Beute			
E 1	Suchen nach Eiablageplatz			27
E 2	Anblasen hängender Eier			25
E 3	Einlegen eines Eies zwischen die Arme			
E 4	Anhängen des Eies			24, 27, 28, 30

Filmveröffentlichungen

- [1] ZAHN, M., und FWU: *Sepia officinalis* (Sepiidae) – Ruheverhalten, Tarnung und Fortbewegung. Film E 2271 des IWF, Göttingen 1977. Publikation von M. ZAHN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 2/E 2271 (1979), 17 S.
- [2] ZAHN, M., und FWU: *Sepia officinalis* (Sepiidae) – Beutefang. Film E 2272 des IWF, Göttingen 1978. Publikation von M. ZAHN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 3/E 2272 (1979), 18 S.
- [3] ZAHN, M., und FWU: *Sepia officinalis* (Sepiidae) – Balz, Paarung und Eiablage. Film E 2273 des IWF, Göttingen 1978. Publikation von M. ZAHN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 12, Nr. 4/E 2273 (1979), 26 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1–4: M. ZAHN.