

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 15 · 1983

FILM E 2505

Sepia officinalis (Sepiidae)
Schlüpfen und Jugendentwicklung



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, farbig, 100 m, 9½min (24 B/s). Hergestellt 1975–1977, veröffentlicht 1983. Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Aus dem Löbbecke-Museum und Aquarium, Düsseldorf, Dr. M. ZAHN. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D. HAARHAUS; Schnitt: H. WITTMANN.

Zitierform:

ZAHN, M.: *Sepia officinalis* (Sepiidae) – Schlüpfen und Jugendentwicklung. Film E 2505 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von M. ZAHN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol. Ser. 16, Nr. 15/E 2505 (1983), 17 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. M. ZAHN, Löbbecke-Museum und Aquarium, Postfach 1120, Brehmstraße, 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

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung 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. (05 51) 20 22 02

MANFRED ZAHN, Düsseldorf:

Film E 2505

Sepia officinalis (Sepiidae) – Schlüpfen und Jugendentwicklung

Verfasser der Publikation: MANFRED ZAHN

Mit 8 Abbildungen und 2 Tabellen

Inhalt des Films:

Sepia officinalis (Sepiidae) – Schlüpfen und Jugendentwicklung. In ausgemessenen Zeitraffer- und Normalaufnahmen werden die Stadien der discoidalen Embryonalentwicklung gezeigt, vom Umwachsen des Dotters durch das Dotterepithel, über die Rotation und Kontraktion des Embryos, das Abheben des Embryos vom Dottersack, das Schließen der Trichterfalten zum Trichter, den Beginn der Mantelkontraktionen und Armbewegungen bis zum Beginn der Augenpigmentierung, zum Erscheinen des Tintenbeutels und dem Schlupf. Der zweite Teil des Films zeigt das Verhalten der Jungseprien vom Schlupf bis zum Alter von etwa 2 Monaten, das sich – mit Ausnahme des Sexualverhaltens – kaum von dem der Adulten unterscheidet. Die einzigen deutlichen Unterschiede betreffen zwei Signale: Das Frontaldrohen wird vom Augenblick des Schlupfes an in den ersten Lebenswochen fast ständig ausgeführt, und in Gruppen vereinigte Jungseprien zeigen ständig die rotbraune Gruppentracht mit Signalfleck.

Summary of the Film:

Sepia officinalis (Sepiidae) – Eclosion and Post-embryonic Development. For the first time is shown in a film the discoidal embryonic development of a cephalopod in time controlled quick motion and normal motion pictures. The stages are: The enveloping of yolkmass by the yolk epithelium, the rotation and contraction of the embryo, the lift off the yolk sac by the embryo, the joining of the paired funnel rudiments to the funnel, the start of mantle and arm movements, the start of eye pigmentation, the appearance of the ink sac and the hatching. The second part of the film shows the behaviour of the youngsters up to an age of about two months, it does not differ much from that of the adults – except the lack of sexual behaviour. There are only differences concerning two signals: The frontal threatening gesture is shown by the hatchling and for the first few weeks almost steadily and youngsters joined in groups show permanently the red brown group dress with the signal spot.

Résumé du Film:

Sepia officinalis (Sepiidae) – Éclosion et le développement de jeunesse. On voit dans des prises de vues mesurées réalisées à la vitesse normale et en accéléré, les stades du développement embryonnaire discoidal, depuis l'enrobage du germe par l'épithélium germinatif, en passant par la rotation et la contraction de l'embryon, le détachement de l'embryon de l'enveloppe germinative, la fermeture en entonnoir des plis de l'entonnoir, le début des contractions du manteau et des mouvements des tentacules, jusqu'au commencement de la pigmentation des yeux, à l'apparition de la poche à encre et l'éclosion. La seconde partie du film montre le comportement de jeunes seiches depuis l'éclosion jusqu'à l'âge d'env. 2 mois, lequel se distingue à peine de celui des adultes – à l'exception du comportement sexuel. Les seuls différences nettes concernent deux signaux: Dans les premières semaines qui suivent l'éclosion, la menace frontale est exécutée presque constamment et les jeunes seiches réunies en groupes montrent en permanence le brun-rouge caractéristique du groupe, avec tache signalétique.

Allgemeine Vorbemerkungen

Embryonalentwicklung

Erstmals konnten große Teile der discoidalen Embryonalentwicklung eines Cephalopoden in diesem Film festgehalten werden. Dem Vorhaben standen zwei Schwierigkeiten entgegen: Die für *Sepia* typische dicke, gewöhnlich stark gefärbte Eihülle und die starke, lang anhaltende Rotation des Embryos. Der Undurchsichtigkeit konnte mit der Wahl der seltenen schwachpigmentierten Eier und – mit mehr oder weniger Erfolg – dem Entfernen der äußeren Hüllen begegnet werden. Alle Embryonen, die nicht rotieren konnten, starben bald ab. Bei weniger starker Zeitraffung, die die Einzelheiten der sich differenzierenden Keimscheibe noch erkennen läßt, wird der Film viel zu lang. So ist man bei stärkerem Interesse an den Differenzierungsvorgängen während der Rotationsphase auf die Einzelbildbetrachtung angewiesen. Für denjenigen, der dazu keine Möglichkeit hat, gebe ich nachfolgend einige Zeichnungen. Sie gehen über die Rotationsphase hinaus und zeigen auch Bilder aus unveröffentlichtem Filmmaterial, um das Bild abzurunden und die in der Tabelle 1 aufgeführten Ereignisse zu verdeutlichen, deren Zeitangaben auf Bildauszählung bei bekannten Start- und Stopzeiten der Aufnahmen beruhen. Die in der Tabelle angegebenen Zeiten für die Organogenese weichen möglicherweise von denen ab, die nach den klassischen Methoden der Entwicklungsmorphologie mit fixiertem Material gewonnen wurden. Die Filmbilder vom lebenden Embryo lassen wegen der Durchsichtigkeit und Kontrastarmut des Plasmas einige Vorgänge und Einzelheiten vielleicht erst später erkennen als an fixiertem Material.

Tabelle 1:

Embryonalentwicklung von <i>Sepia officinalis</i> bei 22–23°	Zeit nach Ablage	Embryo
	h = Stunden d = Tage	
Beginn der Dotterumwachsung	27 h	C
Ende der schnellen Dotterumwachsung	113 h	A
	118 h	E
Beginn der Rotation des Embryos	113 h	A
Rotationsgeschwindigkeit 1U/80 Minuten	114 h	A
Erscheinen des Keimscheibenrandes (Verdickungszone)	124 h	E
Erscheinen der Armanlagen	129 h	D
	132 h	E
	148 h	C
Erscheinen der Schalendrüse/Mantelanlage	143 h	C
Kontraktion der Keimscheibe: Beginn	136 h	E
	153 h	F
Erscheinen der Augenanlagen	150 h	C
Rotationsgeschwindigkeit 1U/25 Minuten	150 h	B

	Zeit nach Ablage h = Stunden d = Tage	Embryo
Rotationsgeschwindigkeit 1U/10 Minuten	155 h	F
Ende der Rotation des Embryos	165 h 169 h	B F
Abheben des Embryos von der Dotterkugel: Beginn	167 h 169 h	B F
Längenwachstum der Arme: Beginn	173 h 175 h	B F
Schließen der Trichterfalten zum Trichter	185 h 190 h	B F
Erscheinen der Mantelhöhle	189 h	B
Beginn der Mantelkontraktionen	215 h 234 h	B F
Beginn der Armbewegungen	215 h 246 h	F B
Frequenz der Mantelkontraktionen 1 K/8 Sekunden	11. d	F
Beginn der Flossenbewegungen	243 h	F
Frequenz der Mantelkontraktionen 1 K/8 Sekunden	12. d	G
Beginn der Augenpigmentierung	277 h 312 h	F B
Erscheinen des Tintenbeutels	384 h	B
Schlupf	23–25°	29 d
	22–23°	33 d
	21°	30 d
Anmerkung: Nur die Embryonen A(1), B(1), G und mehrere unbezifferte Jungsepien (1) beim Schlupf sind in diesem Film zu sehen. Die Daten der Embryonen C(4), D(4), E(4), F(4), H(1), I(6) und J(4) stammen aus unveröffentlichtem Filmmaterial und Direktbeobachtungen des Verfassers. In Klammern die Zugehörigkeit zu einer Gefangenschaftsgeneration.		

Erklärungen zu den nachfolgenden Abbildungen:

- | | |
|---|--|
| 1 Chorion | 10 Linker Arm 1 bzw. dessen Anlage |
| 2 Chorionflüssigkeit | 11 Linker Arm 4 (Fangentakel) bzw. dessen Anlage |
| 3 Dotter | 12 Linker Arm 5 bzw. dessen Anlage |
| 4 Dottersack | 13 Linke Statocyste bzw. deren Anlage |
| 5 Dotterepithel | 14 Linke Kieme bzw. deren Anlage |
| 6 Keimscheibe | 15 Linke Trichterfalte bzw. deren Anlage |
| 7 Restloch der Dotterumwachsung | 16 Stomodaeum-Anlage |
| 8 Mantel mit Schalensack bzw. deren Anlagen | 17 Tintenbeutel |
| 9 Linkes Auge bzw. dessen Anlage | 18 Trichter |

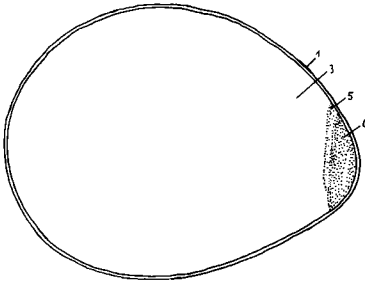


Abb. 1. Ei von *Sepia officinalis* ca. 35 Stunden nach der Ablage, ohne äußere Hüllen. Am spitzen (animalen) Eipol die Keimscheibe, von der aus das Dotterepithel beginnt, den Dotter zu umwachsen

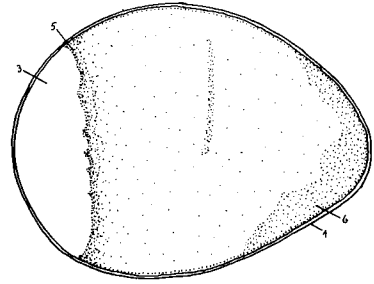


Abb. 2. Dasselbe Ei ca. 105 Stunden nach der Ablage. Die Umwachsung nähert sich dem stumpfen (vegetativen) Eipol. Die Keimscheibe hat sich beträchtlich vergrößert

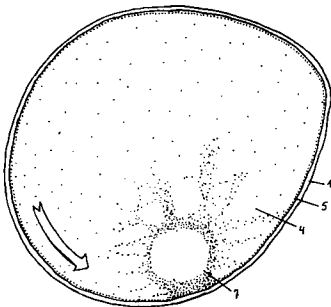


Abb. 3. 113 Stunden. Die schnelle Umwachsung ist beendet, ein Restloch bleibt zurück. Das Ei hat begonnen, innerhalb des Chorions zu rotieren (Pfeil)

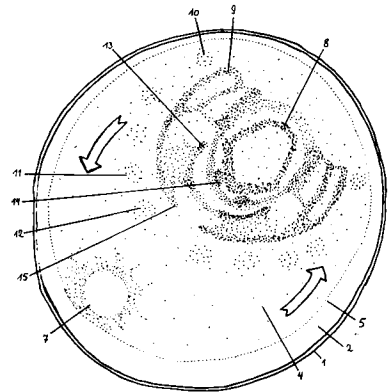


Abb. 4. Ca. 130 Stunden. Die Rotation (Pfeile) hat sich verstärkt, das Restloch (hinter der Zeichenebene) verkleinert. Durch Umfang-Vergrößerung des Chorions schwimmt das Ei nun frei in der Chorionflüssigkeit. Die noch flach auf der Dotterkugel liegende Keimscheibe läßt schon scheinhaft einige Organanlagen erkennen

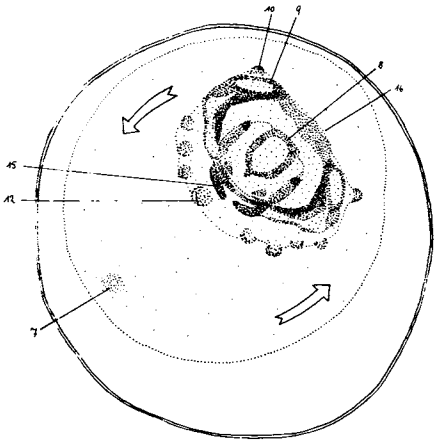


Abb. 5. Ca. 150 Stunden. Das Chorion-Volumen hat weiter zugenommen, das Restloch der Dotterumwachsung ist sehr klein geworden. Der Embryo hat sich kontrahiert, die Organanlagen treten deutlicher hervor

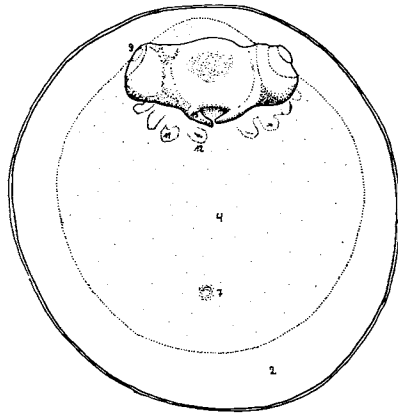


Abb. 6. Ca. 165 Stunden. Der Embryo beginnt, sich von der Dotterkugel abzuheben, die Rotation hat aufgehört

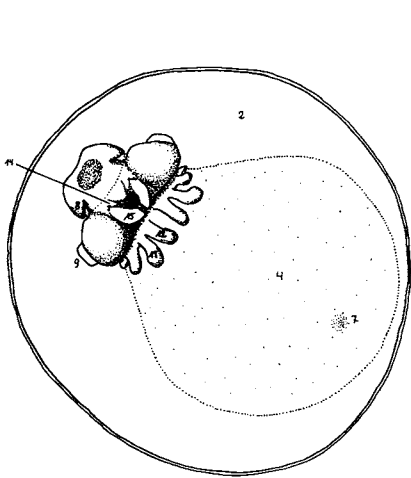


Abb. 7. 190 Stunden. Das Längenwachstum der Arme hat begonnen, die Trichterfalten schließen sich zum Trichter, die Mantelhöhle erscheint

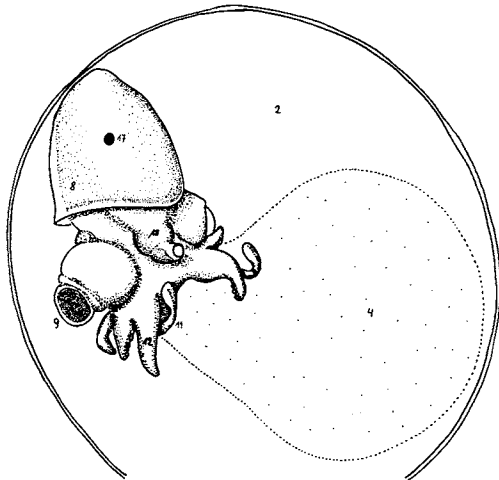


Abb. 8. 384 Stunden nach Ablage. Auffallend ist die nochmalige bedeutende Vergrößerung des Chorion-Volumens. Der Embryo hat sich etwas gedreht, so daß vom rechten Auge nur der Bulbus von hinten unten zu sehen ist. Auch das nach vorn gestreckte 1. Armpaar ist nicht zu sehen. Mantelhöhle und Trichter sind in Funktion (hier das „Einatmen“ festgehalten)

Schlupfverhalten

Auch der Schlupfvorgang wird hier erstmals im Film gezeigt. Seine einzelnen Phasen konnten durch die Filmaufnahmen genau analysiert werden. Es sind 10:

a) Anlegen des Körperendes an die Eihülle

Im Regelfall steht die schlupffreie Sepie mit ihrer Körperlängsachse in einem Winkel von 45° kopfabwärts, Rücken nach unten und legt die Hinterleibsspitze im oberen Drittel der Eihülle an die Innenwand. Hunderte von Schlupflöchern habe ich im oberen Drittel der Eihüllen gefunden.

Ausnahmen kommen vor, so z.B. in Einstellung 23 dieses Films, wo eine Sepie, ebenfalls in Rückenlage, aus der unteren Hälfte der Eihülle schlüpft, nachdem sie allerdings schon zwei Löcher in der oberen Hälfte gemacht hatte.

b) Durchbrechen der Eihülle

Nun entsteht innerhalb von 10–20 Sekunden an der Stelle, wo die Mantelspitze der Wand anliegt, ein kleines Loch. Nach mehreren Autoren ist hieran das Hoylesche Organ, ein echtes Larvalorgan der Cephalopoden, mit der Sezernierung proteolytischer Fermente beteiligt. Der zentrale Teil dieses Schlüpforgans ist als senkrechter Strich in Einstellung 20.–22. zu sehen, das ganze ankerförmige Organ in 15. Obschon nach dem Schlupf sehr schnell abgebaut, kann das Hoylesche Organ durchaus mehrmals in Funktion treten, wie die o.a. Einstellung 23. beweist. Diese ist nicht die einzige Beobachtung der Mehrfachnutzung. Zwischen den einzelnen Aktivitäten können viele Stunden liegen.

Auf eine Strukturänderung des Eihüllenmaterials um ein Schlupfloch herum unter Einwirkung der Fermente des Schlüpforgans deuten die dunklen Ränder um die Schlupflöcher hin, ebenfalls in Einstellung 23. zu sehen.

c) Zwängen der Flossenenden durch das Schlupfloch

Durch das Loch zwängen sich die Endabschnitte des rechten und linken Flossensaumes. Man hat den Eindruck, daß sie dazu beitragen, mit ihrer Aktivität außerhalb der Eihülle den Körper ein kleines Stück durch das Loch zu ziehen, zumindest aber die Mantelspitze fest im Schlupfloch zu verankern. Beim Durchzwängen sind sie nämlich nach oben (an die Unterseite der Mantelspitze) zusammengelegt, spreizen sich aber gleich nach dem Durchtritt und erinnern so an einen Spreizdübel und an seine Funktion des Verankerns.

d) Austreten des Körperendes

Unmittelbar nach den Flossenenden tritt die Mantelspitze (Körperende, Hinterleibsspitze) aus. Hiernach kann eine Pause von einigen Sekunden bis Minuten eintreten.

e) Auftreiben des ausgetretenen Teils der Mantelhöhle

Mit der ausgetretenen Mantelspitze befindet sich auch das Hinterende der Mantelhöhle außerhalb der Eihülle (wegen der Rückenlage nach oben gerichtet). Dieser Teil wird nun ballonartig aufgetrieben. Für diesen Vorgang erscheint die Verankerung durch die Flossenenden recht plausibel, könnte doch sonst die Mantelspitze leicht in das Innere zurückrutschen. In diesem Stadium ist das linke untere Tier in den Einstellungen 17.–19. steckengeblieben.

f) Kopfwärts-Kontraktionswelle der Mantelhöhle

Durch eine kopfwärts verlaufende Kontraktionswelle, die den „Ballon“ vor sich her treibt, wird in Bruchteilen einer Sekunde Körper und Kopf vollends ausgetrieben. Gleich nach Beginn dieser Welle nimmt das Körperende wieder die normale Gestalt an. Die Eihülle kann zugleich mit dem Austreiben über dem Schlupfloch faltig einsinken. Nach dem Schlupf schrumpft die Eihülle insgesamt etwas.

g) Flossenaktivität beim Austreiben des Körpers

Nur in einer Einstellung (19.) ist während des Austreibens eine lebhafte Flossenaktivität zu sehen. Hierbei handelt es sich vielleicht um Versuche zur Lagekorrektur, weil der Schlupf nicht in Normallage, der Rückenlage, sondern in Seitenlage erfolgt. In allen Fällen des Schlupfes in Rückenlage scheinen die Flossen an den Körper angelegt zu sein.

h) Lösung von der Eihülle durch Rückstoß

Noch steckt das Armbündel im Schlupfloch. Mit einem Rückstoß aus dem Trichter löst sich das Tier, im Regelfall immer noch in Rückenlage, von der Eihülle. Die Arme scheinen beim gesamten Schlupfvorgang keine Rolle zu spielen.

i) Looping aus Rückenlage in Normallage

Der gleiche Rückstoß (h) wird zu einem Looping benutzt, also zu einer Drehung von 180° um die Querachse, die das Tier in die normale Schwimmlage bringt. Im Regelfall (Schlupf in Rückenlage aus dem oberen Eihüllen-Drittel) bringt der Looping die Sepie über die verlassene Eihülle.

In anderen Fällen (siehe Einstellung 23) wird der Looping nach unten ausgeführt.

j) Absinken zum Boden

Ist die normale Schwimmlage erreicht, setzt die Tätigkeit der Flossen ein, und das Tier läßt sich zu Boden sinken. Dabei wird immer das Frontaldrohen gezeigt.

Das Absinken mit dem Kopf voran in den Einstellungen 19 und 23 ist auf den Dotterrest zwischen den Armen zurückzuführen und nicht normal. Diese Sepien waren noch nicht schlupf-reif. Ihr vorzeitiger Schlupf wurde von der starken Aufnahmebeleuchtung induziert.

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, einmal bis zur siebenten Gefangenschaftsgeneration, weitergezüchtet. Damit waren die nötigen Voraussetzungen geschaffen, ein möglichst vollständiges Verhaltensinventar von *Sepia* zu erstellen und im Film zu dokumentieren. Denn das Beobachten und Filmen der meisten Lebensäußerungen dieser Tiere ist wegen ihrer großen Fluchtdistanz und hohen Fluchtbereitschaft im Meer 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.

Im Aquarium sind Zucht und Filmaufnahmen nur möglich, wenn sich die Sepien durch vorsichtige tägliche Steigerung an den Anblick des auf sie zukommenden und am Becken hantierenden Menschen gewöhnt haben. Die Zahmheit kann dann allerdings soweit gehen, daß Hand und Arbeitsgeräte des Pflegers angegriffen werden.

Alle Angaben in dieser Veröffentlichung sind, wenn nicht anders vermerkt, Originalbeobachtungen, deren nicht geringer Teil erst durch die Auswertung des inzwischen angehäuften Filmmaterials ermöglicht wurde. Alle Filmaufnahmen entstanden im Löbbbecke-Museum und Aquarium Düsseldorf. Sie zeigen die Tiere der ersten Gefangenschaftsgeneration, deren Eltern im Ei von der nördlichen Adria und von Banyuls (Südfrankreich)¹ nach Düsseldorf kamen². Die schriftlichen Angaben berücksichtigen aber ein weit größeres Material an unveröffentlichten Filmen und Direktbeobachtungen von Tieren aus anderen Generationen.

Filmbeschreibung³

Die laufenden Nummern bezeichnen die Einstellungen. Um eine bestimmte Einstellung im Film entsprechend der Filmbeschreibung zu finden, ist bei jeder Schnittstelle bzw. Überblendung, auch innerhalb eines fortlaufenden Vorganges, weiterzuzählen.

1. Großes Eigelege mit weitentwickelten großen und unentwickelten kleinen Eiern.
2. Ei mit beginnender Differenzierung der Keimscheibe, in den inneren Hüllen, die äußeren Hüllen sind entfernt. Rechts der animale (spitze), links der vegetative (stumpfe) Eipol.
3. Zwischentitel: 12 B/b
4. Die Zeitrafferaufnahme beginnt etwa 91 Stunden nach der Ablage und zeigt die begonnene Umwachsung des Dotters durch das Dotterepithel vom animalen zum vegetativen Eipol bis zum Ende der schnellen Umwachsung und den Beginn der Rotation des Embryos (A, siehe Tab. 1) im Chorion. Die Rotationsgeschwindigkeit beträgt hier 1 Umdrehung in 80 Minuten. Bei Einzelbild-Betrachtung fällt das noch ziemlich große „Restloch“ der unvollständigen Dotterumwachsung auf, das sich von nun an nur langsam verkleinert. Die Einstellung endet 115 Stunden nach der Ablage.
5. Diese Zeitrafferaufnahme beginnt 150 Stunden nach der Ablage und zeigt einen anderen Embryo (B) mit einer Rotationsgeschwindigkeit von 1 Umdrehung in 25 Minuten. Die flach der Dotterkugel aufliegende Keimscheibe ist deutlich zu erkennen und hat bereits begonnen sich zu kontrahieren. Die Anlage der Arme, der Augen, der Trichterfalten, der Statocysten, der Kiemen und des Mantels sind bei Einzelbild-Betrachtung auszumachen, ebenso das nun schon viel kleinere Restloch der unvollständigen Dotterumwachsung. Das Chorion hat sich vom Embryo abgehoben, der nun frei in der Chorionflüssigkeit schwimmt. Im weiteren Verlauf dieser Einstellung, die einen Entwicklungszeitraum von 112 Stunden umfaßt, kontrahiert sich der Embryo weiter, kommt die Rotation zum Stillstand, hebt sich der Embryo von der Dotterkugel ab, bilden sich Eingewesack und Augen aus, beginnt das Längenwachstum der Arme, schließen sich die Trichterfalten zum Trichter, erscheint die

¹Für die freundliche Übersendung der Eier danke ich Herrn Kollegen Dr. SIGURD v. BOLETZKY.

² Unserem Tierpfleger-Vorarbeiter Herrn KLAUS NIESE danke ich für die jahrelange Mitarbeit bei der Sepia-Aquaristik.

³ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Mantelhöhle, beginnen Mantelkontraktionen (Atembewegungen) und Armbewegungen. Während der ganzen Zeit sieht man die Oberfläche der Dotterkugel in starker Bewegung. Die Orientierung ist so, daß der von der Dotterkugel abgehobene Embryo seine spätere Unterseite mit dem Trichter zeigt. Die Einstellung endet 262 Stunden nach der Ablage.

6. Zwischentitel: 24 B/s

7. Derselbe Embryo (B) 26 Stunden später. Die Normalaufnahme zeigt 2 Atembewegungen.

8. Überblendung. Derselbe Embryo (B) 24 Stunden später, also 312 Stunden nach der Ablage. Die Pigmentierung der Augen beginnt.

9. Überblendung. Derselbe Embryo (B) deutlich gewachsen, 72 Stunden später. Der Embryo hat sich etwa 45° um seine Längsachse gedreht, so daß das rechte Auge hinter dem Augenbulbus verschwunden ist. Der schwarze Fleck des Tintenbeutels ist nun zu erkennen. (Die hohe Frequenz der Atembewegungen ist der Aufnahmebeleuchtung zuzuschreiben und nicht in die Tabelle aufgenommen worden.) Hiermit enden die Einstellungen mit dem Embryo B 384 Stunden = 16 Tage nach der Eiablage.

10. Überblendung. Ein anderer Embryo (G) am 12. Tag seiner Entwicklung. Die Augen beginnen sich zu pigmentieren. Langsam dreht sich die Dotterkugel mit dem Embryo, dessen spätere Oberseite zu sehen ist. Die Eihüllen sind durch Volumenvergrößerung der Chorionflüssigkeit stark gedehnt und bilden ein Mini-Aquarium für den Embryo.

11. Überblendung. Derselbe Embryo (G) zur selben Zeit in Profilansicht. Wir erkennen (von oben nach unten) die durchsichtigen Flossen, zwischen den Flossen, bzw. links von ihnen, die durch den Schulp hervorgerufene Verdickung, den (vorderen) Mantelrand an der Grenze zum Kopf, links den waagrecht ausgestreckten Trichter, den Kopf mit dem rechten Auge noch ohne Irisklappe, am Kopf nach links ausgestreckt das 5. Armpaar, rechts daneben und nach vorne gekrümmt der lange rechte Fangtentakel (4. Arm), er liegt der Dotterkugel an und wird während der Einstellung an den Kopf gezogen, rechts daneben (undeutlich) der 3. und 2. rechte Arm und ganz rechts das vom Dotter abgehobene geradeausgestreckte 1. Armpaar. Der Embryo macht 5 Atembewegungen, deren Rückstoß ihn in leicht schwankende Bewegung versetzt.

12. Drei Eihüllen. In der mittleren macht die schlupffreie Sepie heftige Schwimmbewegungen. Man sieht sowohl das Tier selbst als auch seinen Schatten auf der Eihülle.

13. Nah: Eine schlupffreie Sepie von vorn oben in der Eihülle. Auf ihrer linken und dann auf der rechten Körperseite stülpt sie Hautzipfel aus (s. Tab. 2. „T4“). Deutlich ist das Spiel der Ventilkappen am Eingang der Mantelhöhe zu erkennen.

14. Drei Eihüllen. Die rechte ist schon leer und etwas geschrumpft, das Schlupfloch ist als Schlitz zu erkennen. In der mittleren schwimmt eine schlupffreie Sepie in der typischen Haltung: kopfabwärts.

15. Eine Sepie hat die Eihülle schon mit dem Hinterende durchbrochen und schlüpft in Seitenlage unter lebhafter Flossenarbeit vollends aus. Das Hoylesche Organ (Schlüpforgan) ist als dunkle ankerförmige Zeichnung auf der Hinterleibsspitze zu sehen.

16. Eine soeben geschlüpfte Sepie sinkt unter Frontaldrohen (s. Tab. 2. „S1“) zu Boden, wo sie sofort ein Scheckenmuster annimmt (s. Tab. 2. „T5“).

17.–19. Vier Eihüllen mit Sepien. Die linke untere ist beim Schlupf steckengeblieben. Die rechte untere schlüpft in Rückenlage mit einem Dotterrest zwischen den Armen und sinkt zu Boden.

20.–22. Zwei Eihüllen mit schlupffreien Sepien. In der rechten Hülle liegt das Tier in der typischen Schlupfhaltung: kopfabwärts in schräger Rückenlage, die Mantelspitze gegen das obere Drittel der Eihülle gelegt. Hier entsteht ein Loch, durch das sich sofort die Flossenenden zwängen. Die Mantelspitze folgt und wird ballonartig aufgetrieben. Durch eine kopfwärts verlaufende Mantelkontraktion wird das Tier vollends ausgetrieben, zugleich sinkt die Eihülle über dem Schlupfloch faltig ein. Mit einem Rückstoß aus dem Trichter und einer Drehung von 90° um die Querachse löst sich die Sepie von der Eihülle und sinkt unter Frontaldrohen abwärts.

23. Vier Eihüllen, die untere linke schon leer. Aus der rechten schlüpft eine Sepie in Rückenlage mit Dotterrest und sinkt unter Frontaldrohen zu Boden.

24. Leere Eihülle mit Schlupfloch.

25. Eine Jungsepie schleicht unter Schreitbewegungen des 5. Armpaares (s. Tab. 2. „F1“) über den Boden und versucht sich einzugraben („T7“). Sie nimmt ein Kontrastflächen-Muster an („T3“) und läßt kurz ein Farbgewölk („T6“) über Kopf und Arme laufen.

26. Nah: Eine Jungsepie liegt in Ruhestellung auf dem Boden („R3“), sie hat Hautzipfel ausgestülpt und macht eine Augenwendung („B1a“). Dann gräbt sie sich halb ein und zeigt ein schwaches Frontaldrohen.

27. Zwei Jungsepiesen sitzen auf Glasperlen, sie haben verschiedene Färbung. Das rechte Tier wechselt mehrmals die Färbung und zeigt das Farblimmern („T2“).

28. Eine Jungsepie schwimmt unruhig unter zunehmender Verwendung des Trichters (Rückstoßschwimmen, „F2“).

29. Eine Gruppe Jungsepiesen in Gruppentracht („S10“) flieht mittels Rückstoß, Hinterende voran, unter Frontaldrohen und Tintenausstoß („T9“). Im Augenblick der rasanten Rückstoßflucht (Verlassen der Gruppe) färben sie sich hell.

30. Zwei Jungsepiesen sitzen am Boden, die rechte wendet sich (Schreitbewegungen des 5. Armpaares!) gegen die Hinterscheibe des Aquariums und droht frontal, wahrscheinlich gegen ihr eigenes Spiegelbild.

31. Eine sitzende Jungsepie (etwa 4 Wochen alt) droht eine vorbeischwimmende frontal an, diese zeigt den Signalfleck (Signal 18 des Sozialverhaltens, s. z.B. „S6“ in Begleitpublikation zu Film E 2273, S. 12f).

32.–36. Eine Jungsepie beschleicht, fängt und verzehrt eine Beute (adulte *Artemia*). Sie zeigt dabei Schreitbewegungen des 5. Armpaares, Farbgewölk, Aufhebung der Gegenschattierung, Zielen mit Mitschwenken, Ausschießen des 4. Armpaares und Rückkehr zum Ausgangsplatz.

37.–40. Eine Gruppe etwa zwei Monate alter Jungsepiesen in Kontrastflächen-Färbung („T3“) fängt vom Boden aus *Mysis*. Sie zeigen dabei Anschleichen, Anschwimmen, Abstützen am Boden mit dem 5. Armpaar, Zielen mit Mitschwenken, Farbgewölk, Ausschießen des 4. Armpaares, Rückkehr zum Ausgangsplatz („B1a“–„B4a“, Beschreibung in E 2272).

41. Eine Jungsepie fängt einen etwas zu großen *Crangon* (Zielen, Farbgewölk, Frontaldrohen, Tentakelschuß, Rückkehr in die Ausgangsmulde) und beginnt den Verzehr. Durch einen heftigen Schwanzschlag des *Crangon* wird sie versetzt.
42. Der Verzehr wird fortgesetzt.
- 43.–44. Eine zweite Sepie ist dazugekommen und beteiligt sich am Verzehr („B5“). Die Armpaare 1–3 beider Tiere haben sich über der Beute verschränkt. Ein Tier zeigt Farbgewölk.
45. Eine Gruppe Jungseprien in rotbrauner Gruppentracht schwimmt im freien Wasser („S10“).

Tabelle 2: Verhaltensinventar von *Sepia officinalis*

In den Begleitpublikationen zu den drei Filmen E 2271–E 2273 wurde das vom Verfasser erstellte Verhaltensinventar in einer Übersichtstabelle zusammengefaßt. Dabei war hinter jeder Verhaltensweise angegeben, in welchem Film und in welcher Einstellung oder auf welcher Abbildung sie zu sehen ist. Da der vorliegende Film für die Darstellung einer Reihe von Verhaltensweisen eine wertvolle Ergänzung bildet, sei die Tabelle hier wiederholt unter Anfügung der neuen Daten und natürlich erweitert um die Verhaltensweisen, die mit dem Schlupf zusammenhängen.

Die einzelnen Verhaltensweisen, auf die in der Filmbeschreibung Bezug genommen wird, sind in den entsprechenden Begleitpublikationen genau beschrieben, und zwar R, P, T und F in E 2271, B in E 2272, S, K und E in E 2273.

		E 2271	E 2272	E2273	E 2505
R 1	Liegen im Boden mit vollständiger Bedeckung				
R 2	Liegen im Boden mit teilweiser Bedeckung	1, 2	1, 8		26
R 3	Liegen auf dem Boden	1, 9	19	11	25,30,31, 37–40
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			45
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	32–36
T 2	Farbflimmern	1, 7, 9, 10	5, 19	7, 10, 11, 12, 13, 14, 17, 19, 21, 23,24	27

		E 2271	E 2272	E 2273	E 2505
T 3	Kontrastflächenfärbung				25, 37–40
T 4	Hautzipfel	6	16, 19	6, 23	13, 26
T 5	Farbanpassung, Farbwechsel	9	8, 14	7, 9, 14, 16, 20	16, 27, 29
T 6	Farbgewölk	4	1, 14, 16, 17		25, 32–36, 37–40, 41, 43
T 7	Eingraben				25, 26
	a bei und vor Gefahr (s. R 1 und R 2)		12		
	b als Lauerstellung (s. R 2)	2			
	c zum Beiteverzehr		3, 4		
T 8	Anschleichen	4	17		32–36
T 9	Tintenausstoß				
	a als Körper			20	29
	b als Nebel	17			29
F 1	Fortbewegung mit den Armen				
	a Kriech- und Schreitbewegungen bei R 3 und R 4	5, 9	1		25, 30
	b Schreitbewegungen bei T 8	4, 5	1, 14, 16, 17, 19		32–36
F 2	Fortbewegung mittels Rückstoß				28
	a rückwärts	14, 15, 16, 17, 18, 19	8		20–22, 29, 14
	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	15, 28, 31 45
	b Wenden auf der Stelle, gegen- läufiges Undulieren	10	1, 8, 16, 19	7, 9, 21	30
B 1	Vorbereitung zum Beutefang				
	a Augenwendung, Kopf- wendung, Körperwendung	5, 1	1, 8, 16, 19		26, 32–36, 37–40

		E 2271	E 2272	E 2273	E 2505
	b	Anschleichen (s. T 8)	4	17, 19	32-36, 37-40
	c	Anschwimmen, Umschwimmen		8	37-40
	d	Attraktion von Spiegelbildern und Attrappen		Abb. 3	
B 2		Fang schnellflüchtiger Tiere			
	a	Zielen		14, 16, 17 19	32-36, 37-40, 41
	b	Tentakelschuß	4	8, 14, 16 17, 18, 19	32-36, 37-40, 41
	c	Speicherung		14, Abb. 3	
B 3		Fang wehrhafter Tiere			
	a	Rückstoßsprung		2, 8	
	b	Packen		2, 8	
	c	Eingraben (s. T 7c) mit Beute		3, 4, (9)	
	d	Absondern von Schleim		4, 6	
	c	Drehen der Beute bei falscher Lage		6, 9	
B 4		Schlußphase des Beutefangs			
	a	Rückkehr zum Ausgangsplatz		8, 12, 14 16, 19	36, 37-40, 41
	b	Verzehren		5, 14, 19	41, 42
	c	Abstoßen der Reste		12	
	d	Säuberung (s. P 2)		10, 12, Abb. 1	
B 5		Gemeinsamer Verzehr		Abb. 2	43-44
S 1		Frontaldrohen		3, 4, 6	16, 22, 23, 26, 29, 30, 31, 41
S 2		Breitseitdrohen	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		

		E 2271	E 2272	E 2273	E 2505
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, Gruppentracht			Abb. 2	29, 45
S 11	„Flachmachen“			7, 12, 16 23	
K 1	Konfliktverhalten bei Annäherung des Pflegers			Abb. 4	
K 2	Konfliktverhalten bei Annäherung „gefährlicher“ Beute				41
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	
H	Schlupfverhalten				
	a Anlegen des Körperendes an die Eihülle				17, 20
	b Durchbrechen der Eihülle mit dem Hoyleschen Organ				18, 20–21
	c Zwängen der Flossenenden durch das Schlupfloch				21

		E 2271	E 2272	E 2273	E 2505
d	Austreten des Körperendes				15, 21
e	Auftreiben des ausgetretenen Teils der Mantelhöhle				15, 17, 19 22, 23
f	Kopfwärts-Kontraktionswelle der Mantelhöhle				15, 19, 22, 23
g	Flossenaktivität beim Austreiben des Körpers				19
h	Lösung von der Eihülle durch Rückstoß				15, 19, 22
i	Loping aus Rückenlage in Normallage				19, 22, 23
j	Absinken zum Boden				16, 19, 22, 23

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. 1–8: M. ZAHN.