

Über die Postembryonalentwicklung von *Histioteuthis* und über ihre sogenannten „Endorgane“.

Von

G. Grimpe - Leipzig und H. Hoffmann - Jena.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 9 Textfiguren.

Inhalt.	pag.
Vorbemerkung	179
Zur Postembryonalentwicklung von <i>Histioteuthis</i>	181
Histologischer Bau der „Endorgane“	201
Streifenleuchtorgane und Laternen.	205
Das Endorgan von <i>Histioteuthis</i> verglichen mit ähnlichen Bildungen bei anderen Ögopsiden	208
Biologisch-physiologische Betrachtungen	210
Zusammenfassung	216
Literaturverzeichnis	218

Vorbemerkung.

Durch die glanzvollen Untersuchungen Chuns ist unsere Kenntnis von den Leuchtorganen der Cephalopoden beinahe vollständig. Deshalb stellt jeder Versuch, neue Beiträge zu diesem Thema zu liefern, lediglich eine Ergänzung des Chunschen Meisterwerkes dar. Etwas anderes als eine Ergänzung soll vorliegende Studie auch nicht sein. Es kommt uns allein darauf an, die Aufmerksamkeit auf ein Leuchtorgan zu lenken, das bisher kaum gebührend beachtet wurde. Dieses Organ findet sich an den Spitzen der Arme bei der Gattung *Histioteuthis* und ist bereits den älteren Autoren (Férussac und Orbigny, Vérany, Verrill) aufgefallen, die es allerdings kaum erwähnen, auf deren meist vorzüglichen Abbildungen es aber recht deutlich wahrzunehmen ist. Der erste, der in neuerer Zeit kurz darauf verwiesen hat, ist Joubin. Bei seinen eingehenden Untersuchungen über die rundlichen Leuchtorgane, mit denen bei *Histioteuthis* und ihren Verwandten der ganze Körper, der Kopf und die Arme dicht besät sind, hat Joubin auch die dunklen, länglichen Endanschwellungen an den Armspitzen wahrgenommen, ohne sich jedoch näher mit ihnen zu befassen. Immerhin spricht er die Vermutung aus, daß es sich bei diesen merkwürdigen Körpern um Leuchtorgane handeln möchte.

Ohne Gründe dafür anzugeben, behauptet er, diese Endorgane seien ein Verschmelzungsprodukt mehrerer rundlicher Leuchtorgane. Wir werden weiter unten sehen, daß das nicht der Fall ist, die Endorgane vielmehr das Primäre sind, von denen sich die runden Organe auf den Armen im Laufe der Individualentwicklung abschnüren. Nach Joubin hat dann Anne L. Massy die Endanschwellungen bei einem jugendlichen Stück von nur 129 mm Gesamtlänge gefunden, sich aber nicht näher darüber ausgesprochen. Deutlich sind diese Organe auch auf der vorzüglichen Abbildung Chuns (1910, tab. XXI) zu sehen. Merkwürdig ist aber, daß er sie — wohl in Analogie zu den „Drüsenknöpfen“ an den Tentakeln bei *Chiroteuthis* (vgl. p. 210) — für drüsige Organe erklärt. Genauer geht aber auch er nicht darauf ein. Schließlich wäre noch der großen Pfefferschen Monographie zu gedenken, in der alle bisher bekannt gewordenen Stücke der Gattung berücksichtigt werden und mit kritischem Scharfblick Ordnung in die teilweise sich widersprechenden Angaben der Autoren gebracht wird. Dabei ist von besonderer Wichtigkeit, daß Pfeffer den Endorganen eine hohe systematische Bedeutung beimißt. Er erklärt, daß erst nach genauer Kenntnis dieser Gebilde ein abschließendes Urteil über die Gattung *Histioteuthis* gefällt werden könne. Vor allem meint er, daß etwas definitives über die Postembryonalentwicklung dieser Form, von der wir bisher herzlich wenig wissen, erst dann ausgesagt werden könne, wenn der Zeitpunkt des Auftretens der Endorgane und des Segels feststände.

Es soll hier nun der Versuch gemacht werden, Klarheit in diese Angelegenheit zu bringen. Veranlaßt werden wir hierzu durch den glücklichen Umstand, daß sich im Leipziger Museum drei noch sehr jugendliche *Histioteuthis* befinden. Sie gelangten 1913 in seinen Besitz und stammen von Messina, wo sie von Arena gesammelt wurden. Das jüngste dieser Stücke ist überhaupt das kleinste der bisher bekannt gewordenen Exemplare der Gattung, da es eine Gesamtlänge von nur 48 mm besitzt. Der Rumpf dieses Stückes ist allerdings arg verletzt, der Kopf und der gesamte Armapparat dagegen in absolut tadelloser, vorbildlicher Verfassung. Auf dieses Stück gründet sich nun in der Hauptsache vorliegende Studie, da die zwei größeren Exemplare etwas stärker beschädigt sind. Der Konservierungszustand aller drei ist ganz vorzüglich, so daß histologische Untersuchungen der Leuchtorgane ein voll befriedigendes Resultat ergaben. Daneben wurde das Hauptaugenmerk auf das Segel gerichtet, daß bei dem noch sehr jugendlichen Stück bereits seine volle Entfaltung zeigt. Da gerade bezüglich dieses Punktes noch völlige Unklarheit herrscht, erschien es angebracht, hierüber genaue Angaben zu machen; denn erst eine sichere Kenntnis dieser Verhältnisse ermöglicht es, festzustellen, welche der bisher beschriebenen *Histioteuthiden*larven wirklich in den Entwicklungskreis der Gattung *Histioteuthis* gehören. In den allermeisten Fällen sind, wie wir noch sehen werden, junge *Culiteuthis* für *Histioteuthis*-Larven ausgegeben worden. Auch die von Hoyle beschriebene *Histiopsis* gehört nicht hierher, sondern repräsentiert

vermutlich die Jugendform eines selbständigen, südatlantischen Genus.

Den Stoff verteilten die beiden Verfasser so unter sich, daß der letztgenannte die histologischen Untersuchungen vornahm und die „Endorgane“ (Streifenleuchtorgane) mit den rundlichen Leuchtorganen (Laternorganen) der *Histioteuthiden* im speziellen und der *Ogopsiden* im allgemeinen verglich, während der erstgenannte die vergleichend-anatomische und systematische Auswertung des kostbaren Materials übernahm und beide gemeinsam den physiologischen Teil ausarbeiteten.

Zur Postembryonalentwicklung von *Histioteuthis*.

Zuerst soll eine genaue Beschreibung des jüngsten der drei Leipziger Stücke erfolgen. Es hat eine Gesamtlänge von etwa 48 mm; davon entfallen rund 9 mm auf den Mantel, der arg beschädigt ist. Die Länge der wohl erhaltenen Arme beträgt:

- I. rechts 25,5, links 26,5 mm;
- II. rechts 28,0, links 29,2 mm;
- III. rechts 28,4, links 29,8 mm;
- IV. rechts 27,1, links 28,0 mm.

Die Armformel ist also: 3, 2, 4, 1; die linken Arme sind durchweg 1 bis 1,5 mm länger als die rechten, eine bei *Histioteuthiden* allgemein, aber auch bei anderen Cephalopoden zu beobachtende Erscheinung. Alle Arme sind von deutlich trapezartigem Querschnitt, mit konvex zugerundeter, längerer Außenseite (s. Fig. 5). Das ventrale Paar ist bei weitem das kräftigste. Während ein zweiter Arm außen an der Basis 4,3, in der Mitte 2,6 und auf $\frac{3}{4}$ seiner Länge 2,1 mm breit ist, betragen die entsprechenden Maße bei einem vierten Arm: 5,1, 3,2, 2,7 mm. Die Saugnäpfe sind winzig, besonders die proximalen, die weit auseinanderstehen. Etwa in der Höhe des Velumrandes werden sie ein wenig größer und engstehend. Im allgemeinen sind sie biserial angeordnet; nur an den äußersten Spitzen der Dorsalarms stehen sie (bei mikroskopischer Prüfung) deutlich in vier Reihen, und zwar bei allen drei Stücken (vgl. Fig. 4 und p. 195). — An der Außenseite glänzen die Arme metallisch: innen sind sie dumpf-purpurn gefärbt und zwar um so dunkler, je näher man dem Munde kommt. An den Seiten erscheinen sie hellrötlich pigmentiert. Dort, wo das Velum ansetzt, sind sie dicht mit Chromatophoren bedeckt. Diese greifen auf die Segel über, die nur gegen ihren Vorderrand hin fast farblos und durchscheinend sind. — Die Tentakel fehlen bis auf kurze Stümpfe.

Nur die sechs dorsalen Arme tragen die sogenannten „Endorgane“, von denen jedes 3,9 mm lang ist. Sie nehmen fast die äußerste Spitze des Armes ein; denn 4 mm von ihr entfernt beginnen sie. An den Ventralarmen fehlen die Endanschwellungen vollständig, eine sehr beachtenswerte Tatsache, weil bei den bekanntesten Abbildungen erwachsener Stücke sich solche auch auf den IV. Armen finden. Dagegen gibt Massy an, daß nur die drei dorsalen Paare diese Gebilde aufweisen (vgl. p. 183, 196).

Jedes der sechs Endorgane stellt einen länglichen, sich nach der Armspitze hin nur wenig verjüngenden Körper dar, der einen nierenförmigen Querschnitt hat; die konvexe Seite weist nach außen (Fig. 1). — Dem unbewaffneten Auge erscheint dieser Körper als eine

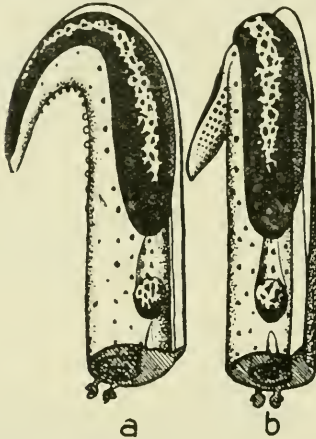


Fig. 1. Spitzen des III. und I. Arms links mit den „Endorganen“ von *Histioteuthis bonelliana* Fér. juv. — Vergr. 12:1.

a III. Arm halbschräg von der Seite.
b I. Arm von außen.

dunkle Auftreibung des Armendes selbst. Es handelt sich aber, wie man bereits unter der Lupe leicht feststellen kann, um ein selbständiges, wohl begrenztes Organ, das dem Muskelrohr des Armes außen aufliegt. Durch seine dunkle, schwarzbraune bis -blaue Farbe hebt es sich deutlich von den umliegenden bleichen Geweben ab. Sieht man von außen auf den Körper, so nimmt man in seiner Mitte etwa einen schlitzzartigen, helleren, grauen Streifen wahr, der unregelmäßig von dem an dieser Stelle offenen Pigmentmantel begrenzt wird. An einigen Stellen liegen Chromatophoren in mehr oder weniger expandiertem Zustand; lose darüber. Seitlich dieses Streifs, d. h. wenig dorsal der Armmitte, verläuft der schwache Schwimmsaum des Armes. Da

die Arme an der äußersten Spitze eingebogen sind, folgen die Endorgane der Krümmung. — Über den feineren Aufbau dieser Gebilde und ihre physiologische Leistung vergleiche man die unten folgenden Erörterungen, aus denen deutlich hervorgehen wird, daß es sich hier um wohlentwickelte Leuchtorgane von beträchtlicher Kapazität und ganz spezifischer Funktion handelt.

Außer diesen „Streifenleuchtorganen“, wie wir sie nennen wollen, trägt jeder Arm noch eine größere Anzahl rundlicher sogenannter Laternorgane von dem durch Joubin und Chun bekannt gewordenen Typ. Auf dem ventralen Armpaar stehen sie bei *Histioteuthis* in je drei, auf den übrigen Armen in je zwei Reihen; und zwar unterscheidet man auf jenen eine dorsale, mediale und ventrale Reihe, auf diesen deutlich nur eine dorsale und ventrale. Da die Anordnung dieser Organe von hohem systematischem und morphologischem Werte ist, sei auf sie hier etwas näher eingegangen. Was zunächst die IV. Arme betrifft, so ist zu sagen, daß sich die mediale Reihe von der Basis bis zur Spitze des Armes verfolgen läßt, die ventrale dagegen nur $\frac{9}{10}$, die dorsale sogar nur $\frac{3}{4}$ der Armlänge einnimmt. An der Armwurzel sind die Leuchtorgane aller drei Reihen gleich groß; erst gegen das Ende einer Reihe hin werden sie kleiner. Schwimmsäume fehlen den IV. Armen. — Wesentlich anders liegen die Verhältnisse

auf den sechs dorsalen Armen, bei denen die Organe der Ventralreihe stets erheblich größer sind, als die der Dorsalreihe. Diese endet bereits auf halber Armlänge oder früher, während die Ventralreihe bis zur Spitze läuft und in dem Endorgan gewissermaßen ausklingt. Man macht die Beobachtung, daß sich auch auf den sechs Dorsalarmen zwischen diesen Reihen ganz vereinzelt winzige Leuchtorgane befinden, ein Hinweis darauf, daß früher offenbar auch bei ihnen ursprünglich drei Reihen vorhanden gewesen sind.

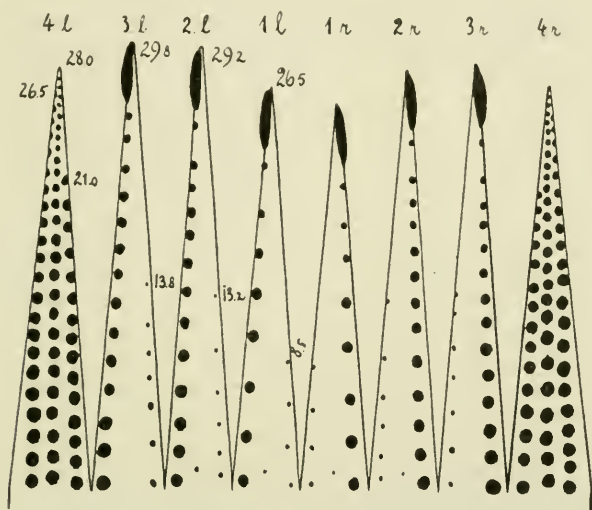


Fig. 2. *Histioteuthis bonelliana* Fér. juv. — Verteilung der Leuchtorgane auf den Armen. Vergr. genau 2:1.

Wie wir noch sehen werden, ist auch die Zahl der einzelnen Leuchtorgane nicht ohne Belang. Deshalb soll hier eine genaue Aufstellung gegeben werden. In ihr bedeutet ein (+) hinter der Zahl, daß ev. noch ein Organ mehr vorhanden ist, das seiner Kleinheit wegen möglicherweise dem Auge entgangen sein könnte. Eine ! mit einem ! dahinter (+!!) besagt, daß auf die Laternorgane noch ein Streifenleuchtorgan folgt. — Bei dem jüngsten Stück zählen wir links

auf dem ersten Arm in der Dorsalreihe	4 (+),
auf dem ersten Arm in der Ventralreihe	8 (+! !),
auf dem zweiten Arm in der Dorsalreihe	6 (+),
auf dem zweiten Arm in der Ventralreihe	13 (+! !),
auf dem dritten Arm in der Dorsalreihe	7 (+),
auf dem dritten Arm in der Ventralreihe	14 (+! !),
auf dem vierten Arm in der Dorsalreihe	15,
auf dem vierten Arm in der Medialreihe	26 (+) und endlich
auf dem vierten Arm in der Ventralreihe	22 Laternorgane.

Am genauesten Aufschluß hierüber gibt obenstehende Fig. 2. —

Die Abstände zwischen den einzelnen Organen sind verschieden groß. Mißt man die Entfernung zwischen den Zentren zweier sich folgender Laternen, so erhält man durchschnittlich 1,6 bis 2,0 mm (Organe der Ventralarme); je größer die Organe sind, desto näher liegen sie gewöhnlich hintereinander. Gegen die Armspitzen hin werden die Abstände im allgemeinen etwas größer. Auffällig bleibt dabei jedoch, daß die Entfernung zwischen dem distalsten Laternorgan und dem Endkörper kaum 1 mm beträgt (vgl. Fig. 8).

Die Laternen erscheinen von außen betrachtet annähernd eiförmig und haben bei dem jüngsten Stück einen Längsdurchmesser von 0,4 bis 1,1 mm (auf den Ventralarmen; die kleinen Organe in den Dorsalreihen der anderen Arme messen noch weniger). Ihr spitzeres Ende weist überall nach hinten und ist ganz dunkel gefärbt; die vorderen zwei Drittel nimmt ein hellerer, fast kugelförmiger Körper (die Linse) ein, der in eine halbkegelige Vertiefung, den Spiegel, paßt. Auf der Linse sieht man lose stets einige, gewöhnlich ausgebreitete Chromatophoren liegen. — Laternorgane sind nicht nur auf den Armen anzutreffen, sondern bedecken in großer Zahl und in absolut regelmäßiger Anordnung auch den Kopf und den Rumpf. Systematisch bedeutungsvoll ist, daß wesentliche Unterschiede bezüglich dieses Punktes zwischen meinen jugendlichen Stücken und allen erwachsenen, die ich aus eigener Anschauung oder aus Abbildungen kenne, nicht bestehen. Die Anordnung der Organe ist also für *Histioteuthis* charakteristisch; das gleiche läßt sich für *Calliteuthis* sagen, nur daß dort die Anordnung eine wesentlich andere ist. Es macht somit keine Schwierigkeit, Histioteuthidenlarven genau auseinander zu halten, schon auf Grund dieses Merkmals, natürlich erst von dem Zeitpunkte an, wo in der Postembryonalentwicklung die Leuchtorgane überhaupt vorhanden sind. Das ist aber schon sehr frühzeitig der Fall.

Beachtenswert ist allerdings, daß Laternen nur auf der Ventralseite des Tieres in größerer Zahl und in deutlichen Reihen, bezw. Mustern anzutreffen sind, während über den Rücken scheinbar regellos nur einige wenige Organe verstreut sind (über den Zweck dieser Erscheinung vgl. p. 212). — Da die das Auge umsäumenden Laternen systematisch besonders wertvoll sind, seien sie hier an Hand nebenstehender Skizze etwas näher betrachtet. Es ist bekannt, daß die Augen bei allen Histioteuthiden eine asymmetrische Ausbildung zeigen; das linke ist stets wenig oder erheblich größer als das rechte. Diese Asymmetrie spricht sich auch noch in anderer Hinsicht aus, einmal in der verschiedenartigen Anordnung der sogenannten „Augenorgane“ (besser Palpebralorgane), d. h. der die Lidöffnung einrahmennden Laternorgane (Pfeffers „Ciliarreihe“; korrekter wohl „Palpebralreihe“ zu bezeichnen), das andere Mal bezüglich der Lidbildung selbst (Fig. 3). Am rechten Auge zerfällt das Lid deutlich in drei wohl abgesetzte Teile, von denen der dorsale schwach konvex und glattrandig ist. Vorn bildet er mit dem zweiten, stark gefalteten, konkaven Lidteile einen Winkel von annähernd 120 Grad, so daß es zu einer eigentlichen Sinusbildung nicht kommt. Der Rand der einzelnen Falten

dieses „vorderen“ Lides ist schwärzlich rot bis schwarz pigmentiert. Nach hinten zu wird die Lidöffnung ebenfalls von einer faltenreichen Hautduplikatur begrenzt, die aber pigmentlos ist und deren Rand annähernd gerade von unten nach oben zieht, um auf den oberen Lidteil in einem Winkel von etwa 90 Grad zu stoßen. Am Lid des linken Auges läßt sich dagegen eine deutliche Scheidung in drei Abschnitte nicht vornehmen. Dorsal befindet sich zwar auch eine konvex zugerundete Hautklappe; im übrigen begrenzt die Lidöffnung aber ein ununterbrochener, glattrandiger und ringsum unpigmentierter Hautsaum. An dem vorderen Winkel, den er mit der genannten Klappe bildet, befindet sich beim linken Auge ein kleiner Sinus.

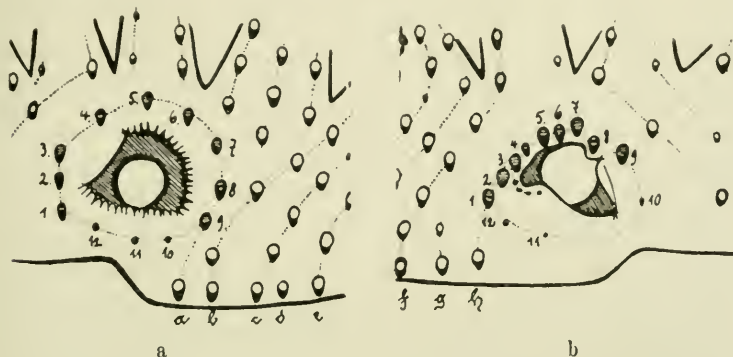


Fig. 3. *Histioteuthis lonelliana* juv. Leuchtorgane des Kopfes, insbesondere der Palpebralreihe. — a Umgebung des rechten, b des linken Auges. (In a ist rechts, in b links = ventral; die Palpebralorgane sind numeriert und schraffiert dargestellt; die Laternen der Collarreihe mit a—h bezeichnet)

Besonders deutlich prägt sich die Asymmetrie der Augen in den die Lidöffnung umgebenden Laternorganen (Palpebralorganen) aus; doch sei gleich hier betont, daß bei der Gattung *Calliteuthis* diese Asymmetrie viel stärkere Formen annimmt. Bei unseren *Histioteuthis*-Larven stoßen wir auf folgende Verhältnisse: Das rechte Auge umsäumen 12 Organe, von denen die 9 größeren über, vor und unter demselben stehen. No. 1 bis 3 (in Fig. 3a) sind dorsal des Auges in einer fast geraden Längsline angeordnet und etwa gleich weit voneinander entfernt; No. 4 bis 6 bilden die vorderen, No. 7 bis 9 die unteren Palpebralorgane. Die sechs letzteren umfassen ziemlich lose gereiht in einem nach hinten-oben offenen Halbkreise das Auge. Den Rest bilden drei kleine Organe (10 bis 12), die den Palpebralring nach hinten zu abschließen. Die beigegebene Abbildung vermag besser als eine weitschweifige Auseinandersetzung die charakteristische Anordnung dieser Laternen darzutun. — Wesentlich anders verhält sich nun das linke Auge. Wir unterscheiden hier zwar auch zunächst 9 größere und 3 kleinere Organe, die aber eine wesentlich andere

Gruppierung zeigen. Sie bilden zusammen keinen geschlossenen Ring, sondern die 9 größeren (1 bis 9) stehen in einem flachen Kreisbogen vor der Lidöffnung und sind einander stark genähert, während die 3 kleinen (10 bis 12) weit auseinander und ohne jeden festen Zusammenhang hinter ihr liegen. Das 4. Organ ist merklich kleiner als die vorangehenden und nachfolgenden; das 8. fällt etwas aus der Reihe, da das Lid an dieser Stelle ein wenig nach dem Augenzentrum zu vorspringt. Außer diesen Laternen finden sich am linken Auge noch 4 kleine „Interpalpebralorgane“, welche die ventrale Ausbuchtung der Lidöffnung nach hinten zu umsäumen. Sie stehen ziemlich dicht nebeneinander, so daß sie nicht einmal die Hälfte des hinteren Lidrandes, den sie beinahe berühren, einnehmen, und erscheinen als eine direkte Fortsetzung der Palpebralreihe, die sich beim 3. Organ in einen inneren (Interpalpebralorgane) und äußeren Schenkel (No. 1 und 2) spaltet (vgl. Fig. 3b). Pfeffers Darstellung dieser Verhältnisse (1912, p. 308) beim erwachsenen Tier scheint bezüglich dieses Punktes von meinem Befunde abzuweichen. Doch vermute ich, daß durch eine Verwechslung der Bezeichnungen „hinten“ und „unten“ bei ihm dieser Unterschied eine Erklärung findet.

Die Anordnung der Leuchtorgane auf den übrigen Teilen des Kopfes stimmt bei meinen Stücken fast völlig mit dem von Pfeffer wiedergegebenen Befund überein. Man unterscheidet zwischen den beiden Palpebralreihen auf der Ventralseite des Kopfes deutlich vier Längsreihen von Organen, die Pfeffer Medial- und Brachialreihen nennt. Wenn diese Bezeichnungen auch dem morphologischen Verhalten am besten gerecht werden, so sind sie doch nur schwer praktisch zu verwerten. Ich möchte deshalb lieber Pfeffers Medialreihe fallen lassen und statt von drei von vier Brachialreihen sprechen, da die vier Längsreihen des Kopfes, bei meinen Stücken wenigstens, eine direkte Fortsetzung der drei Reihen des linken Ventralarmes und der Ventralreihe des III. Armes links bilden. Die entsprechenden Reihen der rechten Arme enden blind zwischen der am weitesten rechts gelegenen Brachial- und der rechten Palpebralreihe. — Die Asymmetrie des Kopfes findet auch durch dieses Verhalten eine starke Ausprägung; oder präziser gesagt: Durch die einseitige Vergrößerung des linken Auges verschieben sich die Leuchtorgane auf der ventralen Kopfseite derart, daß der Anschein erweckt wird, es seien überhaupt nur noch solche der linken Kopfhälfte vorhanden, diejenigen der rechten dagegen völlig unterdrückt (vgl. Fig. 3). — Die gleichzeitige Anordnung der Leuchtorgane des Kopfes im Quinkunx ist bei meinen jungen *Histioteuthis* nur ganz undeutlich, bei ähnlich alten und selbst noch jüngeren *Calliteuthis* der Leipziger Sammlung dagegen aufs deutlichste ausgeprägt.

Auf der Dorsalseite des Kopfes ist zwischen den Augen eine deutliche Reihenbildung nicht festzustellen, da die Leuchtorgane hier sehr weit auseinanderstehen. Doch wäre falsch, eine völlige, bzw. ursprüngliche Regellosigkeit in ihrer Anordnung anzunehmen. Mein jüngstes Stück zeigt etwa in der Mittellinie des Kopfes 4

Organe, von denen jedoch allein das vorderste groß (halb so groß wie ein ventrales) ist und mit den beiden ersten Organen der Dorsalreihe der I. Arme im Dreieck steht. Nach hinten schließen sich an dieses Organ drei kleinere an, die in einer etwas nach rechts ausgebuchteten Längslinie stehen (Medialreihe). In gewissem Sinne lassen auch die außerhalb dieser Linie stehenden Organe eine bestimmte Anordnung erkennen. Es ist so möglich, jederseits der Sagittalen 2 bis drei Brachialreihen festzustellen, wobei „Reihe“ allerdings nur *cum grano salis* zu verstehen ist, insofern nämlich, als bei den weiten Entfernungen zwischen den einzelnen Organen vom Vorhandensein geschlossener Reihen überhaupt nicht die Rede sein kann. Auf der linken Kopfseite unserer Stücke befinden sich zwischen dorsaler Medial und linker Palpebralreihe 5 Organe; davon stehen zwei mit dem 1. Organ der Ventralreihe des Dorsalarms in einer Linie. Das am weitesten hinten gelegene dieser „inneren Brachialreihe“ ist verhältnismäßig groß; bei dem zweitältesten Stück (ventrale Mantellänge: 10,2 mm) kommt es an Größe einem Organ der Ventralseite fast gleich. — Zwei andere, mittelgroße Organe der Kopfoberseite stehen mit dem ersten Organ der Ventralreihe des Laterodorsalarms in einer Linie und bilden die sogenannte „äußere Brachialreihe“, die in sehr flachem, nach hinten-unten offenem Bogen um das Auge herum zieht (s. Fig. 3b). Zwischen diesen beiden „Reihen“ findet sich schließlich noch ein kleines Organ, das gewissermaßen als eine direkte Fortsetzung der Dorsalreihe des II. Armes und somit als letzter Rest einer ehemals vorhandenen (oder als erster Zeuge einer in Entstehung begriffenen) „mittleren Brachialreihe“ aufgefaßt werden kann. — Auf der rechten Hälfte der Kopfoberseite stoßen wir auf ganz ähnliche Verhältnisse; auch hier können wir — selbstverständlich mit Rücksicht auf oben gemachten Vorbehalt — eine innere und äußere Brachialreihe unterscheiden. Bei dem zweitgrößten der uns vorliegenden Stücke liegen die vier Laternen, aus denen sich diese „Reihen“ zusammensetzen, auf der rechten Kopfseite völlig symmetrisch zu denen der linken; bei dem jüngsten machen sie rechts einen etwas zusammengeschobenen Eindruck. Das kleine Organ, das wir als Platzhalter einer mittleren Brachialreihe auf der linken Kopfhälfte ansprachen, fehlt rechts bei beiden Stücken.

Kurz wäre nun nur noch der Organe der sogenannten Collarreihe zu gedenken. Mit diesem Namen belegt Pfeffer die in querrer Anordnung unmittelbar vor dem Hinterrande des Kopfes befindlichen Laternen. Wie hinreichend bekannt, ist der Kopf der meisten *Ogopsiden* durch eine gewöhnlich scharf ausgeprägte Kante von dem vorderen, vom Mantel umkleideten Rumpfteile abgesetzt. Ohne triftigen Grund nennt man diese Körperpartie „Hals“, ihre Begrenzung gegen den Kopf „Halskante“ und etwa hier vorhandene Hautleisten „Hals-“ oder „Nackenfalten“. Letztere fehlen bei *Histioteuthiden* gänzlich, auch bei unseren sehr jugendlichen Stücken. Die Halskante ist dagegen aufs deutlichste ausgeprägt, namentlich an der Ventralseite des Kopfes. Unter jedem Auge springt sie in sanft geschweiftem

Bogen etwas zurück und wird nach oben zu immer unschärfer. Ihre Lage ist aber auch hier überall leicht festzustellen, weil sich der stark pigmentierte, metallisch glänzende Kopf von dem bleicheren, dumpf-blaßrötlich gefärbten „Hals“ merklich abhebt. Die Asymmetrie der Augen bleibt auch nicht ohne Einfluß auf den Verlauf der Halskante, insofern nämlich, als die erwähnte Bucht unter dem rechten Auge weniger sanft ausgeprägt erscheint. — Nur an ihrer Ventralseite trägt die Halskante Leuchtorgane (Collarreihe; s. Fig. 3). Diese sitzen mit ihrem Pigmentmantel ihr direkt auf; nur die am weitesten links stehenden (g und h) heben sich ein wenig von ihr ab: offenbar auch eine Folge der Vergrößerung des linken Auges. Man zählt in der Collarreihe im ganzen 8 Organe. Sie beginnt rechts auf der Höhe des Winkels, den der ventrale und der hintere Lidteil dieses Auges miteinander bilden. Das 1. (in Fig. 3 mit a bezeichnete) Organ liegt, schärfer präzisiert, auf der Tangente, die man von ihm aus an den Ring der Palpebralreihe zwischen den Organen 8 und 9 derselben gelegt denkt. Das 2. Organ der Collarreihe (b) bildet gewissermaßen den Beschluß der am weitesten rechts gelegenen Brachialreihe der Kopfunterseite, die, wie wir sahen, eine direkte Fortsetzung der Ventralreihe des linken Ventralarms ist. Dasselbe gilt von dem 3. Organ (c), das auf der Verlängerung der rechten inneren (der Mediane genähten) Brachialreihe liegt, die wiederum die Fortsetzung der Medialreihe des linken Ventralarms ist. Das nun folgende, etwas kleinere Organ (d) liegt dem vorhergehenden nahe und tritt mit keiner der vorgenannten, über die Ventralseite des Kopfes ziehenden Längsreihen irgendwie in Beziehung. Dagegen bezeichnet das 5. Collarorgan (e) das Ende der linken inneren Brachialreihe (Fortsetzung der Dorsalreihe des linken Ventralarms) und das 6. (f) dasjenige der linken äußeren Brachialreihe (Fortsetzung der Ventralreihe des Lateroventralarms links). Es folgt dann eine 7. Laterne (g), die wieder mit keiner der vorgenannten Kardinalreihen irgendwie in Zusammenhang steht. Auffällig ist, daß vor ihr noch ein kleines Leuchtorgan liegt, das sich ebenfalls nicht einordnen läßt, sondern mit dem 7. der Collarreihe zusammen eine Reihe für sich bildet (eine „Ocularreihe“ Pfeffers?). Den Beschluß macht schließlich ein 8. Organ (h), das in etwa 2.2 mm Entfernung schräg hinter der 1. Laterne der linken Palpebralreihe steht und damit — ähnlich wie rechts — ungefähr auf der Tangente liegt, die man sich von ihm aus an diese Reihe zwischen 1. und 2. Palpebralorgan gezogen zu denken hat.

Bei dem jüngsten Stück ist der Mantel so beschädigt, daß man von der Anordnung seiner Laternen keine genaue Vorstellung gewinnen kann. Die hier gemachten Angaben beziehen sich deshalb auf das zweitjüngste Exemplar, dessen Mantel gerade gut erhalten ist, während es am Armapparat schwere Schäden zeigt.

Es besitzt eine Totallänge von etwa 56 mm; davon entfallen auf den Mantel ventral 10.2 mm. Die Flossen messen an der Basis 3.8 mm. Von den Armen sind nur der I. und IV. links vollständig erhalten;

jener mißt 50,1, dieser 33,0 mm. Auf dem IV. zählt man in der Ventralreihe 24+, in der Medialreihe 28+ und in der Dorsalreihe 16 Laternorgane. Die Organe des Mantels stehen auf der Ventralseite deutlich in Querreihen. Der Rand der Mantelspalte wird zunächst von einer „Marginalreihe“ dicht stehender Laternen eingerahmt. Diese ist sicher aus zwei ursprünglich getrennten, hintereinander gelegenen Reihen entstanden; denn 1. setzt sie sich aus mehr als der doppelten Zahl von Organen (26) als die nächstfolgende (erste) Querreihe zusammen; 2. stehen diese in einer stumpfen Zickzacklinie, in der immer ein kleineres, nach dem Mantelrande mehr vorspringendes Organ mit einem größeren, etwas weiter hinten gelegenen abwechselt. Nach den Körperseiten zu wird der Verband der Reihe etwas lockerer, d. h. die Entfernung der Organe voneinander nimmt zu, so daß die ursprüngliche Trennung der Marginalreihe in zwei Querreihen hier besonders gut sichtbar wird. Auf diese Randreihe folgen nun acht deutliche Querreihen gleich großer Laternen („Pallealreihen“): man zählt in ihnen von vorn nach hinten fortschreitend 11, 9, 8, 7, 6, 5, 3, 2 Organe, die ziemlich rein im Quinkunx angeordnet sind. Die hinterste Reihe befindet sich unmittelbar am Körperende, eben vor der Insertion der Flossen. Auf der Rückseite trägt der Mantel fast ausschließlich kleine Leuchtorgane von primitivem Bau. Reihenbildung läßt sich hier im allgemeinen nicht erkennen; es existiert höchstens eine Art Marginalreihe. Dennoch scheinen die lose stehenden Rückenorgane nicht regellos angeordnet zu sein, sondern in den meisten Fällen auf der dorsalen Verlängerung der nur ventral scharf ausgeprägten Querreihen zu liegen. Das gilt insbesondere von den zwei einzigen großen Organen des Rückens, die im gegenseitigen Abstand von 2,3 mm unmittelbar vorn an den Flossenbasen („Ohren“ Naefs) sitzen. Sie gehören der fünften Pallealreihe an, die sich also ventral aus 7, und dorsal aus 2 Organen zusammensetzt. Die Entfernung zwischen dem am weitesten links gelegenen Ventralorgan dieser Reihe und dem linken Dorsalorgan beträgt etwa 5 mm.

* * *

Nächst den Leuchtorganen ist die Anordnung des Segels (Velums) von grundlegender Bedeutung für die Morphologie und Postembryonalentwicklung der Gattung *Histioteuthis* und ihrer Verwandten. Es bedarf zunächst kurz folgender Vorbemerkung: Zwischen je zwei Armen ist bei dieser Form eine Art „Schwimmbaut“, besser Spannhaut, ausgebildet, die reichlich bis zur Hälfte oder sogar bis zum zweiten Drittel derselben hinaufragt. Zwischen den Heftungsstellen buchtet sich der Rand der Spannhäute nur verhältnismäßig wenig ein. Diese sind ziemlich derb und, wie Chun überzeugend nachgewiesen hat, aus den weithin verschmolzenen Schutzsäumen der Arme entstanden. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß nur die drei oberen Armpaare in der geschilderten Weise miteinander verbunden sind, während wir zwischen den III. und IV. und zwischen beiden IV. Armen auf eine

wesentlich andere Anordnung des Segels stoßen (vgl. p. 192). Bevor wir uns auf die morphologische Analyse dieser Verhältnisse einlassen, sei erwähnt, daß die an der Ventralseite der III. Arme heftende Spannhaut nicht, wie man ohne Kenntnis der Zusammenhänge erwarten sollte, eine Verbindung mit der Dorsalseite des Ventralarmes, bezw. mit dessen dorsalem Schutzsaum, herstellt, sondern mit derjenigen des III. Armes der entgegengesetzten Seite verschmilzt. Es kommt dabei in der Sagittalebene des Tieres zur Bildung einer Hohlkante („Firste“, Chun 1910, p. 151); denn die beiden Spannhäute fließen nicht direkt ineinander über, sondern bilden miteinander einen nach dem Zentrum des Armkranzes offenen Winkel von etwa 120 bis 150 Grad. Da sie sich nach den Armbasen zu rasch verjüngen, so hat jede von ihnen die Gestalt eines Dreiecks, dem eine Spitze, die proximale, abgeschnitten wurde. Die Hypothenusen dieser zwei Flächen fallen mit den Ventralseiten der III. Arme zusammen. Die eine Kathete der beiden Dreiecke bildet links wie rechts den freien Rand der Spannhaut; die anderen Katheten verschmelzen miteinander zu der schon erwähnten Hohlkante, die proximal auf dem ventralen Pfeiler des Buccaltrichters ruht (vgl. p. 199). In dieser „Kante“ stoßen außen nun auch die Spannhäute zusammen, die an den Ventralseiten der IV. Arme heften. Sie sind ebenfalls etwa dreieckig, doch erheblich schmaler als die vorigen und bilden miteinander einen Winkel von ungefähr 60 Grad. Da sich in dieser „Kante“ also vier dreieckige Flächen mit einer ihrer Seiten berühren, so gewinnt der ventrale Teil des Segels — grob schematisch ausgedrückt — eine gewisse Ähnlichkeit mit einem vierteiligen Quirl oder einer vierschneidigen Harpunenspitze, deren Flügel allerdings ungleich groß sind. Zu bemerken ist dazu noch, daß die Kante, wie Pfeffer (1912, p. 303) richtig angibt, „nicht eigentlich einen linienförmigen Strang darstellt, sondern ein schlankes Dreieck, dessen Spitze distal, dessen Basis proximal gelegen ist“. (Dem Verständnis dieser komplizierten Verhältnisse dienen insbesondere Pfeffers instruktive fig. 10 auf tab. XXIII und seine tab. XXIV, ferner die Abbildungen Orbignys [1839, tab. Cranchies II fig. 1, 3], Chuns Tafel XXI und die unten folgende Fig. 4; außerdem vgl. p. 198.)

Man war bisher der Meinung, daß sich das Segel bei *Histioteuthis* erst auf vorgerückteren Jugendstadien entwickle, oder mit anderen Worten, daß junge *Histioteuthis* segellos und damit *Calliteuthis*-ähnlich seien. Veranlaßt wurde man zu dieser irrigen Auffassung durch die falsche Voraussetzung, daß die 1885 von Hoyle beschriebene *Histiopsis atlantica* in den Entwicklungskreis von *Histioteuthis* gehöre (Pfeffer 1900, p. 170; 1912). Von dieser Voraussetzung ausgehend sind nun von verschiedenster Seite segellose Jugendstadien von *Histioteuthiden* als solche von *Histioteuthis* ausgegeben worden, während sie in den allermeisten Fällen sicher zu *Calliteuthis* oder einer ihrer nächsten Verwandten (*Calliteuthinae*) gehören (vgl. hierüber die Ausführungen p. 192, 198). Erschüttert wurde die irrige Auffassung zum ersten Male durch Anne L. Massy, welche 1907 aus irischen Gewässern eine jugend-

liche *Histioteuthis* beschrieb, die bei einer Totallänge von 129 mm bereits über ein vollentwickeltes Segel verfügt. War nun schon durch diesen Befund die Pfeffersche Ansicht über die Zugehörigkeit der *Histiopsis* im speziellen und über die Postembryonalentwicklung der *Histioteuthis* im allgemeinen arg ins Wanken geraten, so wird sie durch die nun folgenden Erörterungen ganz haltlos.

Das Segel ist bei den drei jugendlichen Stücken des Leipziger Museums ebenfalls bereits in voller Entfaltung vorhanden, und zwar nicht nur zwischen den drei dorsalen Armpaaren, sondern ebenso ventral. Die Verwachsung der Schutzsäume zu Spannhäuten zeigt bei diesen jungen Tieren also genau die gleichen Verhältnisse wie bei den erwachsenen. Ein Vergleich untenstehender Fig. 4 mit den schon mehrfach zitierten Abbildungen älterer *Histioteuthis* lehrt das

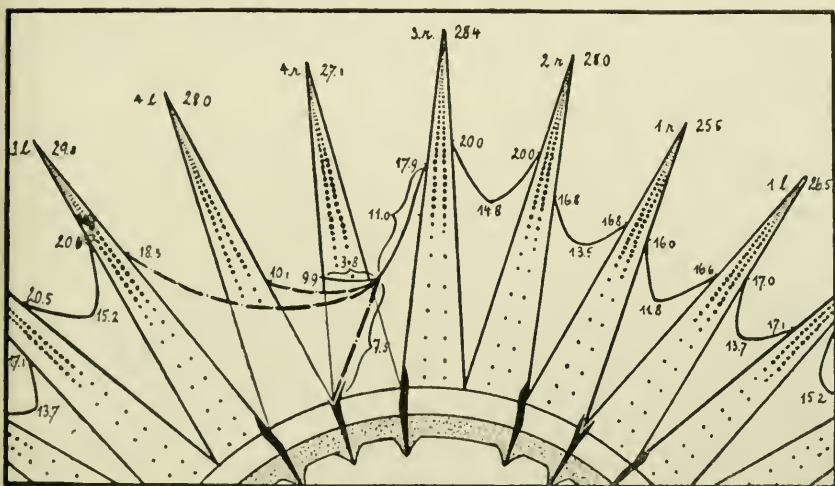


Fig. 4. *Histioteuthis bonelliana* Fér. juv. Anordnung der Saugnapfe, des Buccaltrichters und Segels. — Vergr. genau 1,64:1. (Die gebrochenen Linien mußten aus Gründen der graphischen Darstellung länger, als sie in Wirklichkeit sind, wiedergegeben werden.)

auf den ersten Blick. Die Übereinstimmung geht sogar so weit, daß die relative Höhe des Velums und seiner Anheftungsstellen bei den Larven etwa die gleiche ist wie bei den geschlechtsreifen Tieren. Das Segel nimmt also mit zunehmendem Alter wohl absolut, aber nicht relativ an Längenausdehnung zu. Die Fig. 4 gibt die genauen Maße wieder, so daß wir hier darauf nicht einzugehen brauchen. Man ersieht aus ihr, daß zwischen den Dorsal- und Laterodorsalarmen das Velum sechs Zehntel, zwischen den letzteren und den Lateroventralarmen sogar mehr als sieben Zehntel (fast $\frac{3}{4}$) der Armlänge einnimmt. Ganz ähnliche Proportionen erhält man, wenn man in Chuns und Pfeffers Abbildungen Arme und Velum nachmißt. Das Segel hält also

beim Wachstum mit den Armen gleichen Schritt, wächst nicht schneller, wie man bisher annahm. Das gilt nun nicht nur für die Spannhäute zwischen den sechs dorsalen Armen, sondern auch für die Segelbildung zwischen den zwei ventralen Armpaaren. An der Ventralseite des III. Armes rechts reicht es, bereits bei der jüngsten Larve, über die proximale Hälfte desselben hinaus (63%); viel tiefer heftet es an der Ventralseite der IV. Arme (37%), ein Verhalten, das auch für die Erwachsenen zutrifft; denn auf Chuns Tafel (1910, tab. XXI) liegt das Ende der Velarhaut an diesem Arm ebenfalls nur wenig distal des proximalen Drittels desselben (ähnlich bei Pfeffer 1912, tab. XXIV). Die „Kante“, in der die vier ventralen Spannhäute aneinanderstoßen, mißt bei meinem jüngsten Stück 7,5, beim zweitjüngsten sogar 8,3 mm. Der freie Rand der ventralen Velarhaut ist 3,8, derjenige der latero-ventralen 11,0 mm lang. Da die linken Arme, wie wir sahen, je um etwa $1\frac{1}{2}$ mm länger sind als die rechten, so kann es nicht wundernehmen, daß die Spannhäute zwischen den letzteren etwas weniger weit hinaufreichen als zwischen den ersteren; das Verhältnis bleibt aber ungefähr das gleiche.

Was lehren nun diese Feststellungen? Zunächst geht aus ihnen unzweideutig hervor, daß jugendliche *Histioteuthis* bereits bei einer Totallänge von 48 mm und bei einer ventralen Mantellänge von 9 mm ein vollentwickeltes Segel in typischer Anordnung besitzen. Dasselbe entfaltet sich also nicht, wie man bisher annahm, erst in vorgerückterem Alter und auch nicht schrittweise, indem zunächst nur die sechs dorsalen, viel später dann die vier ventralen Spannhäute entstehen sollen, sondern aus dem Vorangegangenen erhellt unzweideutig, daß schon in früher Jugend ein Velum vorhanden ist. Da dasselbe ferner auf späteren Stadien der postembryonalen Entwicklung bezüglich seiner Proportionen zu den Armen bereits völlig mit demjenigen erwachsener *Histioteuthis* übereinstimmt, so kann man weiter folgern: 1. daß auch noch wesentlich jüngere, bisher nicht bekannte Stadien dieser Form, höchst wahrscheinlich selbst die das Ei verlassenden Embryonen, ein wohlentwickeltes Segel besitzen, 2. daß alle *Histioteuthiden*-larven dann nicht zu *Histioteuthis* gehören, wenn ihnen das Velum fehlt. Nun wäre allerdings denkbar, daß etwa gerade bei einer Länge, wie sie das jüngste Leipziger Stück aufweist, die Ausbildung des gesamten Segelapparates abgeschlossen sein könnte, noch jüngere Exemplare dagegen in seiner Entwicklung weiter zurück wären. Nun, dieser Einwand läßt sich leicht entkräften; denn es ist selbstverständlich, daß ein so umfängliches Organ, wie das Segel von *Histioteuthis* nicht plötzlich entstehen kann. Da es bei recht jungen Stücken bereits in mächtiger Entfaltung vorhanden ist, kann es noch jüngeren nicht fehlen. Viel näher liegt also die Annahme, den Beginn der Segelbildung in der frühesten Jugend, d. h. aber im Embryonalleben, zu suchen.

Wenn wir das bisher Behandelte überblicken und mit den Befunden bei anderen Gattungen der Familie vergleichen, so ergibt sich daraus folgendes für die Postembryonalentwicklung von *Histioteuthis* im speziellen und für diejenige der *Histioteuthiden* im allgemeinen:

I. Eigentliche Larvenstadien fehlen in der Postembryonalentwicklung der *Histioteuthiden*, selbst bei der Gattung *Histioteuthis*. Die Jungen zeigen also bereits frühzeitig die typischen Eigenschaften der Eltern. Diese Übereinstimmung geht oft bis ins kleinste und vielfach so weit, daß man, um nur ein Beispiel herauszugreifen, *Histioteuthis* und *Calliteuthis* allein auf Grund der Anordnung der rechtsseitigen Palpebralorgane leicht auseinander halten kann, und zwar in jedem Alter. Zur Bekräftigung dieser Tatsache möchte ich hier anführen, daß bei zwei recht verschieden großen Exemplaren der *Calliteuthis meneghinii* Pfeffer 1912 (*reversa* Verrill var. *mediterranea* Naef 1921) des Leipziger Museums bezüglich dieses Punktes völlige Übereinstimmung herrscht. Das kleine Stück mit 9 mm ventraler Mantellänge trägt um das rechte Auge einen ringsum geschlossenen Kranz von 17 großen, sich gegenseitig berührenden Palpebralorganen; ein 18. liegt, gewissermaßen etwas aus der Reihe gedrängt, vorn-oben unmittelbar neben dem Kranze. Genau die gleiche Anzahl und dieselbe eigenartige Anordnung finden wir nun auch am rechten Auge des anderen, annähernd achtmal so großen, geschlechtsreifen Exemplares (ventr. Mantellge. 75 mm) wieder. Ungefähr dasselbe gilt auch vom linken Auge der beiden Stücke. Wir haben hier wie dort vor dem Auge 7 große Palpebralorgane, die dicht gedrängt auf einer schwach ausgeprägten, leistenartigen Erhebung („Augenbraue“) stehen; nach hinten zu wird es von einer Anzahl lose stehender, kleiner Laternen im Halbkreis umsäumt; man zählt bei dem jungen Stück 8, bei dem alten 9 solche Organe. Da wir bei der von Chun (1910, p. 177, tab. XIX, fig. 1) beschriebenen und abgebildeten Jugendform, die auf ähnlicher Entwicklungsstufe steht wie das eben behandelte, auch von Messina stammende Stück, auf absolut gleiche Verhältnisse stoßen, so gehört dieselbe, schon allein auf Grund dieses einen Merkmales, nicht zu *Histioteuthis*, wie Chun meint, sondern zu *Calliteuthis*.

II. Wegen der Tatsache, daß jugendliche und erwachsene Individuen der einzelnen *Histioteuthidengattungen* weitgehend miteinander übereinstimmen, gilt des weiteren, daß sich die große Mehrzahl der unterscheidenden Merkmale, die man für die einzelnen Arten festgestellt hat, von den Erwachsenen ohne weiteres auf die Jungen übertragen läßt. Um diese Unterschiede möglichst deutlich hervortreten zu lassen, seien hier die Befunde an jugendlichen *Calliteuthis* und *Histioteuthis* einer vergleichenden Betrachtung unterzogen. Zu dieser Untersuchung dienten neben den schon erwähnten Stücken mehrere Jugendformen verschiedenen Alters von *Calliteuthis*.

Damit hier lediglich das wesentlichste gebührende Beleuchtung erfährt, sollen zu dieser Gegenüberstellung nur einige besonders charakteristische Merkmale herangezogen werden.

1. Die Körperproportionen. Die Länge des Mantels steht zu derjenigen der Arme bei den verschiedenen Gattungen unserer

Familie in einem ganz bestimmten, für das einzelne Genus ziemlich konstanten und damit charakteristischen Größenverhältnis. Es ist bekannt, daß alle *Histioteuthiden* bezüglich ihres Habitus eine gewisse Ähnlichkeit mit den *Octopoden* haben, d. h. die Arme sind bei ihnen länger, oft bedeutend länger, als der Rumpf, ganz im Gegensatz zu den übrigen *Decapoden*, bei denen fast stets das Umgekehrte der Fall ist. Innerhalb unserer Familie lassen sich nun deutliche Stufen des fortschreitenden Überwiegens von Armapparat und Kopf über den Rumpf feststellen. Die Gattung *Histioteuthis* stellt insofern das Extrem dar, als bei ihr der Mantel an Länge noch nicht oder eben dem dritten Teile eines Armes gleichkommt. Ein Blick auf Chuns und Pfeffers Tafeln (XXI bzw. XXIV/XXV) genügt, um diesen Tatbestand für die erwachsenen Tiere zu ermitteln. Ich kann hinzufügen, daß er auch für jugendliche Individuen zutrifft; denn stellt man bei den oben besprochenen Exemplaren die Mantellänge zur Länge eines Armes in Proportion, so erhält man den Wert 0,3; d. h. aber, jeder Arm ist mehr als dreimal so lang als der Rumpf. Es mag dabei nicht unerwähnt bleiben, daß dieser Wert mit zunehmendem Alter eher größer als kleiner wird. — Ganz anders verhält sich nun *Calliteuthis*. Man stellt zwar auch bei ihr ein Überwiegen des Armapparates fest, aber längst nicht in so ausgesprochenem Maße. Bei dem großen Leipziger Stück, von dem wir bereits sprachen, mißt der Mantel ventral 75 mm, der längste Arm (linker Lateroventralarm) 138 mm: er ist also noch nicht doppelt so lang wie der Rumpf (Proportion: 0,52). Auffälliger wird der Unterschied bei jugendlichen *Calliteuthis*. Die jüngste mir vorliegende Larve, die scheinbar überhaupt die jüngste bekannte ist, besitzt eine ventrale Mantellänge von nur 1,8 mm, der längste Arm (II.) ist 2,1 mm lang, so daß man als entsprechende Proportion 0,86 erhält; bei einem anderen Stück von 9 mm ventr. Mantellänge ist der längste Arm (II.) 11 mm lang, der Wert infolgedessen 0,82. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß bei *Calliteuthis* mit fortschreitendem Wachstum die Arme nicht nur relativ, sondern auch absolut an Länge zunehmen. *Calliteuthis* verhält sich demnach bezüglich dieses Punktes gerade umgekehrt als *Histioteuthis*, bei der sich das Übergewicht der Arme ja mit zunehmendem Alter ein wenig verringert. Der Unterschied in den Körperproportionen ist bei jugendlichen Stücken beider Gattungen also noch schärfer, als bei den Erwachsenen ausgeprägt. Dieser Unterschied verliert nicht an Deutlichkeit, wenn man statt der Armlänge die Gesamtlänge junger *Histioteuthiden* in Proportion zur Mantellänge setzt. Es sei z. B. nur darauf verwiesen, daß bei meiner jüngsten *Histioteuthis* und zweitjüngsten *Calliteuthis* die ventrale Mantellänge zufällig gleich ist, je 9 mm mißt. Jene hat dabei eine Totallänge von 48, diese nur eine solche von 24,5 mm. Bei Stücken mit gleicher Gesamtlänge wären *Histioteuthis* demzufolge sofort an ihrem bedeutend kleineren Rumpfe zu erkennen. Seine Länge ist bei dieser mehr als fünfmal, bei *Calliteuthis* nur $2\frac{3}{4}$ mal in der Totallänge enthalten. — Beiläufig sei erwähnt, daß die Gattung *Meleagroteuthis* eine Mittel-

stellung zwischen *Calliteuthis* und *Histioteuthis* auch in dieser Hinsicht einzunehmen scheint.

Aus obigen Feststellungen ergibt sich, daß *Histioteuthiden*larven schon auf Grund ihrer Körperproportionen, selbst in frühester Jugend, leicht auseinander zu halten sind, ferner, daß alle zu *Histioteuthis* gezogenen Jugendformen dann zu *Calliteuthis* oder einer ihrer nächsten Verwandten gehören, wenn die Arme nicht mindestens dreimal so lang sind als der Rumpf. Schon aus diesem Grunde haben bestimmt nichts mit der Gattung *Histioteuthis* zu tun sämtliche von Chun als deren Jugendformen ausgegebenen Stücke (1910, p. 176—179, tab. XVIII, fig. 6—7, XIX, fig. 1—4), ferner die Hoylesche *Histiopsis atlantica*, die Pfeffer (1900) für eine junge *Histioteuthis* erklärte, das Exemplar Lo Biancos (1903) und vermutlich einige der von Massy (1909, p. 30; Maßtabelle) beschriebenen Stücke.

2. Die Anordnung der Saugnäpfe auf den Armen ist im allgemeinen ebenfalls sehr charakteristisch für die einzelnen Genera der *Histioteuthiden*. Um weitschweifige Auseinandersetzungen zu umgehen, sei kurz betont, daß die Näpfe bei der Gattung *Calliteuthis*, sowohl im jugendlichen wie vorgeschrittenen Alter, auf allen Armen von der Basis bis zur Spitze deutlich in zwei Reihen stehen; sie sind ziemlich groß und in annähernd gleichen Abständen regelmäßig über die Oralfläche der Arme verteilt. — Anders bei *Histioteuthis*. Bei ihr muß man zwischen einem proximalen und distalen Abschnitt des Arms unterscheiden, insofern nämlich, als proximal nur wenige winzige, fast rudimentäre Näpfchen auf verlängerten Stielen in weiten Abständen voneinander der Oralfläche des Armes aufsitzen und gewöhnlich nur undeutlich biserial (in Schrägreihen) angeordnet sind (vgl. Fig. 4), auf den distalen drei Fünfteln sich dagegen etwas größere, überaus engstehende und distal der Velarhaut scheinbar unregelmäßig gehäufte Sauger finden. Indeß lehrt die mikroskopische Untersuchung von Schnitten, daß auch hier die Näpfe in zwei Längsreihen angeordnet sind. Das gilt jedoch nur mit einer gewissen Einschränkung, indem sich nämlich an den äußersten Spitzen (distale 2 mm) der Dorsalarme — und zwar nur an ihnen — bei allen drei der uns vorliegenden jugendlichen Stücke eine deutliche Vierreihigkeit nachweisen läßt. Chun (1906; 1910, p. 168) hat etwas ähnliches bei einem großen, geschlechtsreifen Männchen von *Histioteuthis* festgestellt und geglaubt, es in Beziehung zur Hectocotyliation setzen zu müssen. Da sich eine derartige Napfanordnung bei unseren drei Stücken, die von der Geschlechtsreife doch noch sehr weit entfernt sind, in vollkommen gleicher Ausbildung wiederfindet, so erscheint es statthaft, hier die Vermutung auszusprechen, daß es sich in diesem Falle wohl kaum um einen besonderen Geschlechtscharakter des männlichen Tieres handeln dürfte. Denn abgesehen von der Jugend unserer Stücke, die an sich das Schonvorhandensein sekundärer Geschlechtsunterschiede unwahrscheinlich macht, wäre es doch zum mindesten sehr merkwürdig, daß alle drei diesen Charakter gleichmäßig entwickelt zeigen, sie somit alle Männchen sein müßten. Es sei hier übrigens nicht unerwähnt gelassen, daß ich

der Auffassung Chuns, es handele sich bei dieser Bildung um eine Art Hectocotylisierung, ziemlich skeptisch gegenüberstehe. Doch das nur nebenbei. Sicher ist dagegen, daß auch die gesamte Saugnapfanordnung ein gutes Merkmal abgibt, mit dessen Hilfe sich eine Unterscheidung jugendlicher *Histioteuthis* gut durchführen läßt. Es wäre dabei vielleicht noch zu erwähnen, daß sich *Histiopsis* bezüglich dieses Punktes an *Histioteuthis* anzulehnen scheint (vgl. Hoyle 1886, p. 181), sonst aber mit ihr nicht viel zu tun hat.

3. Die Anordnung der Leuchtorgane ist bei *Calliteuthis* und *Histioteuthis* ziemlich ähnlich. Bemerkenswerten Unterschieden begegnet man nur an den Armen, im Umkreise der Augen und auf dem Rumpfe. An den Armen von *Calliteuthis* fehlen zunächst die für *Histioteuthis* charakteristischen, länglichen Endorgane. An ihrer Stelle finden sich bei jener, und in verstärktem Maße bei *Histiopsis*, 3 bis 4 (5?) rundliche Laternorgane, die etwas größer als die zahlreichen proximal gelegenen sind, und etwa das distale Sechstel des Armes einnehmen. Jugendliche *Histioteuthis* besitzen Endorgane schon bei einer Totallänge von 48 mm, aber nur an den sechs dorsalen Armen; erwachsene zeigen sie (stets?) auch an den Ventralarmen, doch dann in wesentlich schwächerer Ausbildung; bei jungen *Calliteuthis* findet man die oben erwähnten, endständigen, großen Lateralorgane ebenfalls nur an den sechs oberen Armen. — Bei *Calliteuthis* sowohl wie bei *Histioteuthis* sind die Organe der Ventralreihe auf den Armen stets größer als die der Dorsalreihe. Pfeffers Angabe (1912, p. 249, im Schlüssel!!; ferner p. 269), daß bei *Histioteuthis* im Gegensatz zu *Calliteuthis* die großen Organe dorsal gelagert sein sollen, ist ganz unverständlich, da seine tab. XXV dem widerspricht, und er p. 309 das Gegenteil sagt. Wichtig ist dagegen, daß bei *Calliteuthis* jeden Alters die kleinen Organe der Dorsalreihe der sechs oberen Arme die größeren der Ventralreihe an Zahl erheblich übertreffen, ein Verhalten, das zu dem oben (p. 183) für *Histioteuthis* festgestellten das gerade Gegenteil ist. Dieses Merkmal erleichtert die Bestimmung sehr. — An den Ventralarmen finden sich keine Unterschiede zwischen *Calliteuthis* und *Histioteuthis*. Die Medialreihe führt bei beiden bis zur Spitze, die Ventralreihe endet auf $\frac{3}{4}$ bis $\frac{9}{10}$, die Dorsalreihe auf $\frac{2}{3}$ des Ventralarmes. Pfeffers abweichende Angaben (p. 258, bzw. 308), denen zufolge sich bei *Calliteuthis* die Dorsalreihe, bei *Histioteuthis* die Ventralreihe bis zur Spitze verfolgen ließe, dürften nicht stimmen, einfach schon deshalb nicht, weil seine Tafeln (XX bzw. XXIV) mir Recht geben.

Auch bezüglich der Palpebralorgane, also der die Augen umsäumenden Laternen, finden sich bemerkenswerte Unterschiede zwischen beiden Gattungen. Was zunächst das rechte Auge, bzw. dessen Lidöffnung, betrifft, so sei erwähnt, daß es bei *Calliteuthis* stets von einem Kranze dichtest stehender, sich gegenseitig drängender Organe, 18 bis 19 an Zahl, eingerahmt wird. Bei *Histioteuthis* dagegen stehen sie in einem lockeren Ring, berühren sich also nicht; man zählt bei jugendlichen Stücken 12 bis 13, bei erwachsenen gewöhnlich 15

rechte Palpebralorgane (Pfeffer 1912, p. 316). Auf älteren Abbildungen, z. B. derjenigen Orbignys (1839, fig. 1) sind 18, auf derjenigen Verrills 16 Laternen im Umkreis des rechten Auges dargestellt. Daß auf solche Figuren jedoch nicht allzuviel zu geben ist, erhellt schon daraus, daß bei Verrany, der nachweislich dasselbe Individuum wie Orbigny abbildet, nicht 18, sondern nur 15 Organe, also die gewöhnliche Zahl, eingezeichnet sind. Sicher hat der Künstler, der Orbignys Tafel entwarf, willkürlich drei Organe eingefügt, offenbar in der Meinung, daß die regelmäßige Anordnung derselben zu einem geschlossenen Ring das normale sei. Das gleiche gilt vielleicht auch von Verrills Figur, die nach einem schwer beschädigten Stück entworfen wurde, und für Chuns Tafel XXI. Der Künstler Rübsaamen hat 17 Organe gezeichnet; 15 sollen dagegen nach Chuns Angabe (fide Pfeffer 1912, p. 316) bei dem betreffenden Stück nur vorhanden gewesen sein. Wie dem auch sei, fest steht auf jeden Fall, daß die Zahl der Palpebralorgane ums rechte Auge bei *Histioteuthis* stets geringer als bei *Calliteuthis* (also geringer als 18) ist, daß sie bei letzterer ferner in einem enggeschlossenen Ring, bei ersterer in einer losen Reihe mit verschiedenen großen Abständen angeordnet sind. — Weniger auffällig sind die Unterschiede am Leuchtapparat des linken Auges; allerdings weiß man über diese Verhältnisse bei erwachsenen *Histioteuthis* bis jetzt so gut wie nichts. Meine jugendlichen Stücke setzen mich nun in den Stand, festzustellen, daß die Anordnung der Palpebralorgane ums linke Auge bei dieser Art ebenfalls von derjenigen bei *Calliteuthis* abweicht. Dazu verweise ich auf obenstehende Fig. 3b und wiederhole, daß bei *Histioteuthis* vor und halbwegs unter dem Auge in unregelmäßiger Kurve 9 größere Organe zu finden sind, während (wenigstens mediterrane) *Calliteuthis* jeden Alters, wie wir schon (p. 193) sahen, hier nur 7 aufweisen, die auf einer Art „Braue“ direkt vor dem Auge liegen. Ist dieser Charakter somit systematisch auch nicht besonders wertvoll, so ist er es umso mehr in morphologischer und biologischer Hinsicht. Es läßt sich nämlich ganz allgemein auf Grund dieses Tatbestandes die interessante Feststellung machen, daß mit zunehmender Vergrößerung des linken Auges die Zahl der dasselbe umsäumenden Leuchtorgane abnimmt. Das hat zweifellos seinen Grund darin, daß das linke Auge anderen Zwecken dient als das rechte. Vielleicht ist es gestattet, hieran die Vermutung zu knüpfen, daß das größere linke Auge für das Fernsehen (fremder, leuchtender Objekte), das kleinere rechte für das Nahsehen (im Lichtkegel der eigenen Palpebralorgane usw.) eingerichtet ist: so ließe sich für die fortschreitende Reduktion der Laternen bei gleichzeitiger Vergrößerung des Auges eine wenigstens einigermaßen befriedigende Erklärung finden. Weniger plausibel erscheint mir dagegen eine andere Deutung, die im großen linken Auge ein Sehorgan für die dysphotische, im kleinen rechten ein solches für die aphotische Zone erblickt. Höchstens der Umstand, daß die *Histioteuthiden* wahrscheinlich ebenso wie andere Tiefseecephalopoden vertikale Wanderungen, die sie bis in höhere, durchlichtete Wasserschichten bringen, ausführen, würde für eine derartige Annahme

sprechen. — Ferner sei noch erwähnt, daß sich auch bezüglich der Anordnung der Leuchtorgane auf der Ventralseite des Mantels Unterschiede zwischen *Calliteuthis* und *Histioteuthis* finden, insofern nämlich, als bei ersterer die Zahl der quer über den Rumpf ziehenden Pallearien stets größer als bei letzterer ist. — Endlich sei nicht vergessen, darauf hinzuweisen, daß feinere Abweichungen im histologischen Bau der Laternen wohl zwischen den Gattungen *Histioteuthis*, *Calliteuthis* und *Histiopsis* (vgl. Joubin 1893, 1893 A; 1895 A; Chun 1910; unsere Fig. 8), nicht aber, soweit wir wissen, zwischen jugendlichen und erwachsenen Individuen einer dieser Gattungen bestehen (Joubins fig. 4, 1893 vgl. man mit unserer Fig. 8).

4. Das Segel. Da wir bereits auf p. 189 eingehend der Bedeutung des Segels für die Postembryonalentwicklung der *Histioteuthiden* gedachten, können wir uns hier auf einige ganz kurze Ergänzungen beschränken. Da hätten wir insbesondere noch einmal auf die Gattung *Histiopsis* zu verweisen, bei der bekanntlich die sechs dorsalen Arme auf ein kurzes Stück („to some extent“; Hoyle 1886, p. 180, tab. XXX, fig. 10) durch spannhautartig verwachsene Schutzsäume miteinander in Verbindung treten. Daß es sich hier sicher um ein dem dorsalen Teile des *Histioteuthis*-Segels homologes Organ handelt, läßt sich nicht bestreiten; im einzelnen bestehen aber zwischen beiden Bildungen dennoch erhebliche Unterschiede: a) sind die Spannhäute etwas andersartig geheftet, indem sie an der Dorsalseite der zweiten Arme wesentlich höher hinaufreichen als an der Ventralseite der ersten Arme, ein Verhalten, das weder für jugendliche noch für erwachsene *Histioteuthis* zutrifft (vgl. Hoyles fig. 10 mit Chun 1910, tab. XXI und mit unserer Fig. 4); b) sind die Velarhäute ganz schwach entwickelt, so daß man sie in der Ventralansicht des Tieres (Hoyles fig. 9) kaum wahrnehmen kann. und c) fehlt eben, was das wichtigste ist, zwischen den vier ventralen Armen jede Spur einer Segelbildung. Der Einwand, daß das Velum bei dieser Form noch nicht seine volle Entwicklung erreicht haben könnte, wird hinfällig, schon allein durch einen Hinweis darauf, daß meine Stücke um die Hälfte kleiner sind als das Hoylesche (48. bzw. 96 mm Totallänge), dabei aber ein bereits vollentwickeltes Segel tragen. Wir können also mit Bestimmtheit sagen, daß die Pfeffersche Annahme (1900, p. 170; 1912, p. 314/316), *Histiopsis* sei eine Jugendform von *Histioteuthis*, falsch ist. Gestützt wird diese Gewißheit noch durch weiter oben bereits herangezogene Tatsachen (Körperproportionen, Endorgane) und durch den Befund am Buccaltrichter, dem wir uns sogleich zuwenden werden. Vorher sei jedoch noch erwähnt, daß *Histiopsis* andererseits nicht mit *Calliteuthis* vereinigt werden kann, da sie bezüglich einiger Punkte (Anordnung der Näpfe, teilweise auch Bau ihrer Hornringe; Hoyle 1886, p. 181; Pfeffer 1912, p. 315) erheblich von ihr abweicht. Sie hat vielmehr den Typus eines selbständigen, *Calliteuthis* allerdings näher als *Histioteuthis* stehenden Genus zu bilden.

5. Der Buccaltrichter. Da ich an anderer Stelle (1922) ausführlich auf die morphologische Bedeutung des Buccaltrichters bei

den Decapoden im allgemeinen eingegangen bin, kann ich mich hier ebenfalls sehr kurz fassen. Ich gestatte mir hier nur auf folgende Tatsachen hinzuweisen: a) Bei *Histioteuthis* tritt das Segel in nahe morphologische Beziehung zum Buccaltrichter („Mundmembran“), indem die ventralen Schutzsäume der III. und IV. Arme mit denen des ventralen Buccalpfeilers verschmelzen. Dieser ist, wie sich vergleichend-anatomisch leicht feststellen läßt, aus zwei ursprünglich getrennten Buccalpfeilern (rudimentären inneren Armen) entstanden. Denkt man sich den Buccaltrichter in diesen primitiven Zustand zurückversetzt, so ergibt sich für die morphologische Analyse des ventralen Segelapparates, daß die an der Ventralseite der beiden unteren Arme inserierenden Spannhäute, die jetzt in der oben erwähnten „Kante“ zusammenlaufen, ursprünglich getrennt blieben und jederseits eine Verbindung mit der Ventralseite, bzw. dem ventralen Schutzsaume, der beiden ventralen Buccalpfeiler herstellten. Ganz ähnlich verhielten sich die beiden anderen Teile des Velums, welche die Ventralseiten der III. Arme jederseits mit der Dorsalseite, bzw. mit dem dorsalen Schutzsaume dieser beiden Buccalpfeiler verbanden. Die sekundäre Verschmelzung des ventralen Buccalpfeilerpaares ist nun (wie diejenige des dorsalen Paares) eine bei gewissen Decapoden (solchen meines „Nichtenoploteuthidentyps“: 1922) weit verbreitete Erscheinung, die sich, in der Familie *Sepiolidae* z. B., von Gattung zu Gattung schrittweise verfolgen läßt. Auch bei *Histioteuthis* fand im Laufe der Stammesentwicklung eine solche Verschmelzung statt, und damit wurden auch die beiden Teile des ventralen Segels, das zu diesem Zeitpunkte in gewisser Weise bereits vorhanden gewesen sein muß, miteinander verlötet. So entstand die „Kante“, die demnach nichts anderes als eine Doppelnaht ist, und damit auch die eigenartige (aber durchaus nicht schwer analysierbare) Anordnung der einzelnen Teile des ventralen Segels zueinander. Pfeffers Darstellung dieses Sachverhaltes (1912, p. 301) trifft nicht den morphologischen Kern des Tatbestandes; doch kann darauf hier nicht näher eingegangen werden (vgl. Grimpe 1922). — b) Bei *Calliteuthis* stoßen wir auf gänzlich andere Verhältnisse am Buccaltrichter. Seine ventralen Zipfel sind hier weit voneinander getrennt und durch häutige Brücken gegen die Dorsalseite der IV. Arme geheftet. Sie machen nirgends den Eindruck einer beginnenden Verschmelzung. — c) Aus dem Buccaltrichter, wie er bei *Calliteuthis* entwickelt ist, läßt sich derjenige von *Histioteuthis* nicht ableiten. Zum Verständnis dieser Tatsache bedarf es folgender Vorbemerkung: Wie namentlich Chun (1910, p. 18 ff.) gezeigt hat, kann man innerhalb der Gruppe *Oegopsida* deutlich zwei Typen des Buccaltrichters unterscheiden, einen, bei dem seine beiden ventralen Pfeiler dorsal der Oralfläche der IV. Arme heften, und einen anderen, bei dem sich diese Heftung an der Ventralseite derselben befindet. In der erwähnten Arbeit habe ich nun einerseits den Nachweis erbracht, daß sich der eine Typ nachträglich nicht in den anderen überführen läßt, andererseits unzweideutig dargelegt, daß im Falle des ersten Typs (Enoploteuthiden-

typus) eine Verschmelzung des ventralen Buccalpfeilerpaares undenkbar ist. — Der Tatbestand liegt innerhalb der Familie *Histioteuthidae* nun so, daß α) *Calliteuthis* (auch *Histiopsis*) ein Repräsentant dieses Enoploteuthidentyps ist, und β) bei *Histioteuthis* eine Verschmelzung des ventralen Pfeilerpaares vorliegt. Der Buccaltrichter der letzteren ist also nach einem völlig anderen Prinzip gebaut; er stellt sich als eine besondere Form des zweiten Typs (Nichtenoploteuthidentypus) dar, wie man ihm ursprünglich, d. h. siebenteilig, z. B. auch bei *Loligo*, *Chiroteuthis* usw., abgeleitet, d. h. sechsteilig, z. B. bei *Rossia*, *Octopodoteuthis* usw. begegnet. Daß auch *Histioteuthis* in diese Kategorie gehört, geht einfach schon daraus hervor, daß bei ihr (in der Jugend sowohl wie im Alter) eine Verbindung zwischen dem ventralen Buccalpfeiler und der Dorsalkante der IV. Arme fehlt, dagegen eine solche zwischen ihm und der Ventralseite besteht, eine Verbindung, die in zwei Schenkel sich gabelnd, links wie rechts gewissermaßen den proximalen Abschluß der beiden ventralen Spannhäute darstellt (vgl. Grimpe 1922). — d) Ist somit der Nachweis erbracht, daß der Buccaltrichter von *Histioteuthis* morphologisch (zugleich phylogenetisch) nicht von demjenigen der *Calliteuthis* abzuleiten ist, so kann selbstverständlich auch nicht im Laufe der Ontogenese von *Histioteuthis* ein Stadium durchlaufen werden, das über einen *Calliteuthis*-ähnlichen Buccaltrichter verfügt. Das heißt aber mit anderen Worten: Jugendliche *Histioteuthiden* mit siebenteiligem Buccaltrichter vom „Enoploteuthidentyp“ gehören keinesfalls zu *Histioteuthis*, sondern zu *Calliteuthis* oder einem nächstverwandten Genus. Damit wird auch die alte Ansicht (Pfeffer 1900, p. 170; Chun 1910, p. 156; Pfeffer 1912, p. 299), daß *Histioteuthis* in der Jugend einen siebenteiligen, im Alter dagegen einen sechsteiligen Buccaltrichter besitzen soll, hinfällig. Sie war entstanden in der irrtümlichen Voraussetzung, daß *Histiopsis* in den Entwicklungskreis von *Histioteuthis* gehöre: das ist aber, wie wir sahen, nicht der Fall. Dieser Annahme fehlt also jegliche morphologische Grundlage, ganz abgesehen davon, daß mein Befund an jungen Tieren ihr direkt widerspricht. — Für die Praxis der Bestimmung jugendlicher *Histioteuthiden* gewinnen alle diese Feststellungen eine hohe Bedeutung.

Die Auffassung, die ich mir auf Grund meiner Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Histioteuthiden* untereinander gemacht habe, soll endlich noch in dem nun folgenden System der Familie einen prägnanten Ausdruck erfahren.

Histioteuthidae (Verrill 1880, p. 195; sens. amplif.) Pfeffer 1900 (p. 168).

Buccaltrichter siebenteilig:

Calliteuthinae n. subfam.

Hierher: *Calliteuthis* Verrill 1880 (p. 295), *Stigmatoteuthis* Pfeffer 1900 (p. 170), *Meleagroteuthis* Pfeffer 1900 (p. 170). *Histiopsis* Hoyle 1885 (1886, p. 180), *Histiochromius* Pfeffer 1912 (p. 319).

Buccaltrichter sechsteilig:

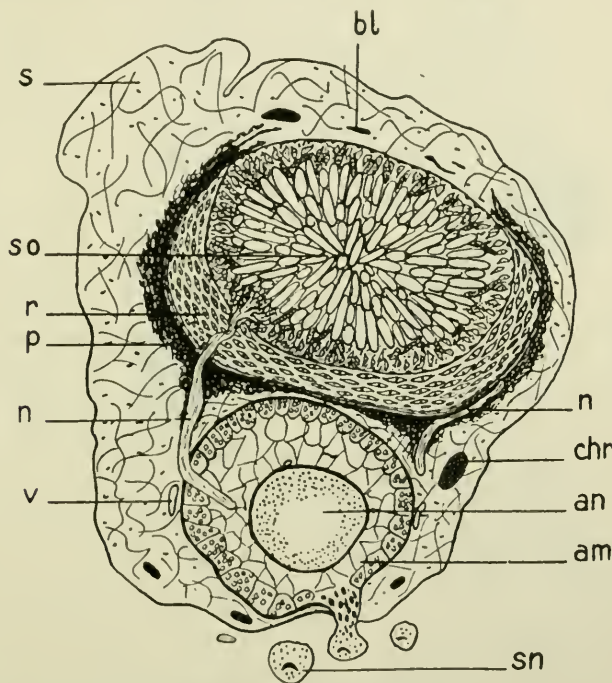
Histioteuthinae n. subfam.

(= *Histioteuthidae* Verrill 1880)

Hierher: *Histioteuthis* Orbigny 1839 (p. 327).

Histologischer Bau der „Endorgane“.

Die vorangehenden vergleichend-morphologischen Untersuchungen haben schon die Annahme, daß das dunkle Endorgan an den Spitzen der sechs Dorsalarms ein Leuchtorgan ist, ziemlich sicher gestellt. Es sollen nun hier die Ergebnisse der histologischen Untersuchung dieses Streifenorganes Darstellung finden, die diese Annahme voll bestätigen werden. Gleichzeitig habe ich die Befunde, die Joubin (1893) an den runden Leuchtorganen der Arme, den Laternorganen, wie sie genannt werden, angestellt hat, nachgeprüft und konnte so die bisherigen Kenntnisse von diesen Leuchtorganen in einigen Punkten berichtigen und erweitern.



Histioteuthis bonelliana juv.

Fig. 5. Querschnitt durch die Spitze des l. Arms links, wenig proximal der Mitte des „Endorgans“. — Vergr. 50:1. (Zeichenerklärung im Text.)

Einen Querschnitt durch die Armspitze zeigt uns die obenstehende Skizze (Fig. 5). An der oralen Seite des Armes, an der sich auch die Saugnapfe (sn) befinden, läuft der Nerv (an), umgeben von dem Muskelrohr (am). An der entgegengesetzten Seite liegt das Streifenorgan. Das Gewebe des Armes ist ein schwammiges, gallertartiges Parenchym, zwischen dem die Muskulatur gänzlich fehlt. Streifenorgan und Muskelrohr berühren sich etwa im Zentrum des Armes, so daß die oralwärts gelegene Fläche des Organs eine leichte Ein-

buchtung zeigt. Der Schwimmsaum (s) zieht, als geringe Anschwellung kenntlich, etwas seitlich am Organ entlang. Die Form des Streifenkörpers ist zur oral-aboralen Mittellinie queroval. Sein Flächeninhalt verhält sich zu dem des Muskelrohres des Armes fast überall unge-

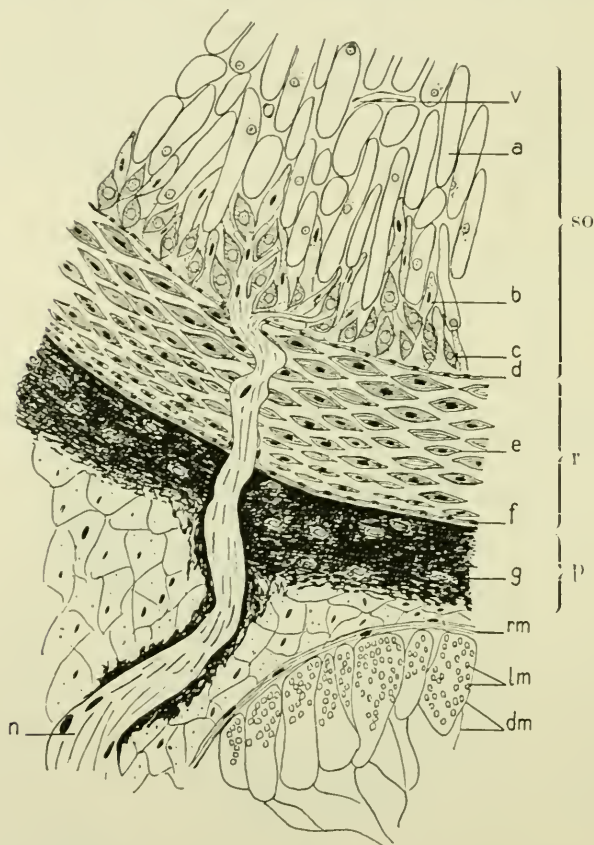


Fig. 6. „Endorgan“ von *Histioteuthis*. — Stark vergrößerter Ausschnitt der Fig. 5 (550:1). Zeichenerklärung: rm Ringmuskulatur, lm Längsmuskulatur, dm Radiärmuskulatur des Arms; übrige Bezeichnungen im Text.

fähr wie zwei zu eins, wobei sich dies Verhältnis nach dem distalen Ende hin etwas mehr zugunsten des Muskelrohres, proximalwärts aber zugunsten des Streifenorganes verschiebt. — Es fallen sofort drei scharf geschiedene Zellschichten auf: Zentral ein Komplex großer Zellen, der Leuchtkörper (so). Von hinten her wird dieser schalenförmig von einer breiten Zellschicht umfaßt, dem Reflektor (r), der dann seinerseits noch von einer schwächeren, schwarzbraunen Schicht, einem Pigmentmantel (p), umgeben wird. Wie sich die einzelnen Zell-

elemente dieser Schichten darstellen, mag ein stärker vergrößerter Ausschnitt der Fig. 5 zeigen (Fig. 6).

Beginnen wir mit der äußersten Schicht, dem Pigmentmantel (g). Er umfaßt in den mittleren Partien des Organs dieses fast zu drei Viertel; nur am distalen und proximalen Ende umschließt er es ganz. Wir finden so also an der Außenseite den Pigmentmantel in Form eines fast die ganze Länge des Organs einnehmenden Schlitzes („Fensters“) offen. In annähernd gleicher Stärke liegt er überall dem Reflektor dicht an. Am Ende der Reflektorschicht nimmt seine Dicke rasch ab, und an der Außenseite des Leuchtorganes finden sich nur einzelne, mehr oder weniger stark kontrahierte Chromatophoren (bl in Fig. 5). An der den Leuchtzellen abgekehrten Seite zeigt dieser Pigmentmantel keine scharfe Kontur. Die einzelnen Chromatophoren liegen vielmehr lose zwischen den Bindegewebszellen. Mehr nach dem Inneren zu werden die Chromatophoren immer dichter; es lassen sich nur undeutlich einzelne Pigmentbänder erkennen. Die dem Reflektor anliegende Seite erscheint schließlich fast als homogenes, schmales, schwarzes Band, in dem sich kaum die einzelnen Pigmentkörner unterscheiden lassen. Daher finden wir auch den Pigmentmantel auf seiner Innenseite scharf konturiert. Zwischen den streifig angeordneten Chromatophoren liegen verstreut die Kerne derselben.

Auf den Pigmentmantel folgt nach innen der Reflektor. Zwischen beiden zieht eine dünne Grenzschrift, die *Limitans externa* (f). Die sehr schmalen Zellen dieser Lamelle sind fast nur durch ihre vorgebuchteten Kerne kenntlich. Zudem liegt diese *Limitans* der letzten, ziemlich flachzelligen Reflektorschicht oft so dicht an, daß es kaum möglich ist, zu entscheiden, ob es sich um Reflektor oder besondere Grenzschrift handelt. Trotzdem läßt sich auch dann aus Form und Anordnung der Kerne das Vorhandensein der *Limitans* feststellen.

Der Reflektor (e) umfaßt im Querschnitt nur etwa zwei Drittel des Leuchtkörpers, und seine Breite nimmt nach den Seiten zu allmählich ab. Er wird aus etwa 8 bis 10 Schichten spindelförmiger Zellen zusammengesetzt, die ich mit Chun als „Schuppenzellen“ bezeichnen möchte. Die Anordnung dieser Schuppenzellen ist eine ganz bestimmte: Der Bauch jeder Zelle greift in den Raum ein, der durch die sich verjüngenden Spitzen zweier Zellen der darüber- bzw. darunterliegenden Schicht gebildet wird. Man kann daher außer den Längsreihen noch sich kreuzende Diagonalreihen von Zellen erkennen. Diese Anordnung wird peripherwärts¹⁾ undeutlicher, da die Schichten in zentrifugaler Richtung aus immer kleineren, schmaleren Zellen gebildet werden. — Die einzelne Schuppenzelle zeigt zentral einen großen, dunklen, ovalen Kern, der von konzentrisch geschichteten Lamellen, Bindegewebslamellen, umlagert ist.

Nach innen wird der Reflektor durch eine Grenzschrift, die *Limitans interna* (d), gegen den eigentlichen Leuchtkörper abgegrenzt.

¹⁾ Die Ausdrücke „peripher“, „zentrifugal“, „distal“ usw. sind stets zur Axe des Leuchtorganes gedacht, nicht zur Axe des Armes.

Auch diese ist sehr dünn und meist nur an den Vorbuchtungen ihrer Kerne kenntlich.

Der Leuchtkörper (so), der den ganzen Innenraum des Streifenorganes einnimmt, läßt deutlich drei Zellelemente erkennen, die in konzentrischen Schichten gelagert sind. Zu äußerst eine meist einfache Lage von Nervenzellen (c). An den Eintrittsstellen der Nerven in den Leuchtkörper sind diese stark gehäuft, und es liegen dann dort oft zwei bis drei Zellen übereinander. Die Zellen sind ausgesprochen bipolar und besitzen einen großen, kugligen Kern, der zwischen sehr fein verteiltem Chromatin zwei bis drei große Nucleolen zeigt.

Zwischen die Nervenzellen und nach innen bis zwischen die eigentlichen Leuchtzellen reichend liegt eine, allerdings nicht scharf ausgeprägte, Schicht von Stützzellen (b). Es sind schmale, längliche, oft auch unregelmäßig gestaltete Bindegewebszellen mit einem chromatinreichen, länglich-ovalen Kern. Mit ihren dem Pigmentmantel zugekehrten distalen Enden liegen sie zwischen den Nervenzellen, meist der *Limitans interna* an; mit ihren proximalen Enden reichen sie bis zu den peripheren Enden der Leuchtzellen, denen sie sich eng anlegen.

Die Leuchtzellen (a) endlich sind lange, schmale Zellen, die radiär angeordnet sind. Sie liegen in mehreren Schichten übereinander, und ihre rundlichen, chromatinreichen Kerne ruhen in kleinen Plasmainseln, während der übrige Raum der Zellen völlig mit Leuchtsekret erfüllt ist.

Die Zahl der Nerven (n), die zum Leuchtkörper führen, ist eine ziemlich große. Obwohl ihre Enden allseitig, also auch von außen her, an die Nervenzellen herantreten, so liegen gleichwohl die Eintrittsstellen der Nerven in das Organ in zwei zu beiden Seiten des Armnerven entlangführenden Reihen geordnet. Die Nerven, die von der Seite oder von außen an den Leuchtkörper herankommen, laufen dann zwischen den Chromatophoren des Pigmentmantels hindurch. Der Reflektor wird darauf annähernd geradlinig durchbrochen, wobei die



Fig. 7. *Histioteuthis bonelliana*. Querschnitt durch den vorderen Teil des „Endorgans“ mit vorgezogenen Blenden. Vergr. 50:1

Schuppenzellen oft direkt durchsetzt werden. Dieser meist geradlinige Verlauf des hyalinen Nerven würde es also möglich machen, daß Strahlen auch an der Rückseite des Organes austreten könnten. Um dies zu verhindern, wird der Nerv noch ein großes Stück nach dem Armnerv zu hülsenartig

von dichtem Pigment umgeben, das an der Eintrittsstelle in das Organ direkt in den Pigmentmantel übergeht. Die *Limitans externa* läuft in zentripetaler Richtung ein Stück am Nerv entlang, während die *Limitans interna* gerade entgegengesetzt, also in zentrifugaler Richtung, den Nerv begleitet.

Schließlich wird die für die Funktion des Leuchtkörpers nötige Blutzirkulation durch ein reichliches Kapillarnetz (v) zwischen den Leuchtzellen gesichert.

Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß auf vielen Schnitten der Leuchtkörper auf der Außenseite durch eine mehrschichtige Lage expandierter Chromatophoren gegen die Außenwelt abgeschlossen erscheint (Fig. 7). An solchen Stellen sind die in Fig. 5 kontrahiert dargestellten Farbzellen ausgedehnt. Ich will mich mit diesem Hinweis hier begnügen, da wir auf diese Fragen weiter unten nochmals ausführlicher zu sprechen kommen (p. 210).

Streifenleuchtorgane und Laternen.

Nachdem wir jetzt die einzelnen Elemente des Streifenleuchtorgans kennen gelernt haben, wird uns beim Vergleich mit einem Schnitt durch ein Laternorgan sofort die weitgehende Übereinstimmung im Aufbau beider Organe auffallen. Der histologische Bau eines solchen Laternorgans ist uns durch die Untersuchungen Joubins (1893) bekannt. Dennoch dürfte es sich empfehlen, die teilweise unzulänglichen Deutungen Joubins durch eine eigene mikroskopische Untersuchung nachzuprüfen. Wir verweisen zu diesem Zwecke auf Fig. 8. Zu äußerst wird der Leuchtkörper schalenartig von einem hier allerdings weit schwächeren Pigmentmantel (p) umfaßt. Diesem folgt nach innen der Reflektor (r), der auch hier aus den typischen Schuppenzellen aufgebaut wird. Die zwischen beiden liegende Limitans externa hat Joubin nicht gesehen. Nach innen hin wird der Reflektor von einer Limitans interna begrenzt, welcher dann der Leuchtkörper (lo) dicht aufliegt. Er besteht wieder aus den drei Zellelementen, Nervenzellen, Stützzellen und Leuchtzellen, die in der angeführten Reihenfolge von außen nach innen aufeinander folgen. Der Nerv durchsetzt ebenfalls die Zellen des Reflektors und wird von den beiden Grenzlamellen ein Stück in den Reflektor hinein begleitet. Charakteristisch für das Laternorgan allein ist aber dann der dioptrische Apparat und die durch dessen Ausbildung hervorgerufene Abänderung des Leuchtkörpers, der hier nicht kuglig, sondern schalenförmig ist. Ehe ich kurz auf den Bau des Linsenapparates eingehe, möchte ich nochmals auf den Leuchtkörper zurückkommen. Joubin hätte bei seinen ersten Untersuchungen schon die oben angeführten drei Zellelemente gefunden. Chun aber vermochte an seinen hinsichtlich der histologischen Erhaltung allerdings durchaus nicht einwandfreien Objekten diese Unterschiede nicht festzustellen und glaubt Joubins Angaben, wie in manchen anderen Punkten mit Recht, berichtigen zu müssen. Er erklärt die Nervenzellen für die spitz auslaufenden Enden der Leuchtzellen und die Stützzellen für Blutgefäße. Dieser Erklärung muß sich die vorliegende Nachuntersuchung entgegenstellen, welche die Joubinschen Ergebnisse in diesem Punkte bestätigt. Die starke Verschiedenheit der Kerne allein schon macht die Annahme zweier Zellelemente notwendig, selbst wenn keine Zellgrenzen zwischen Leucht- und Nerven-

zellen zu erkennen wären. Und wären die Stützzellen Gefäße, so würde eine so starke Häufung der Kapillaren an der Peripherie zum mindesten verwunderlich erscheinen. Außerdem aber müßte die Zahl der schmalen, dunklen Gefäßkerne, die, wie ich zugeoe, eine gewisse Ähnlichkeit haben mit den Kernen dieser Stützzellen, ungleich größer sein. Es muß also als sicher gelten, daß der Leuchtkörper aus den erwähnten drei Zellarten aufgebaut ist.

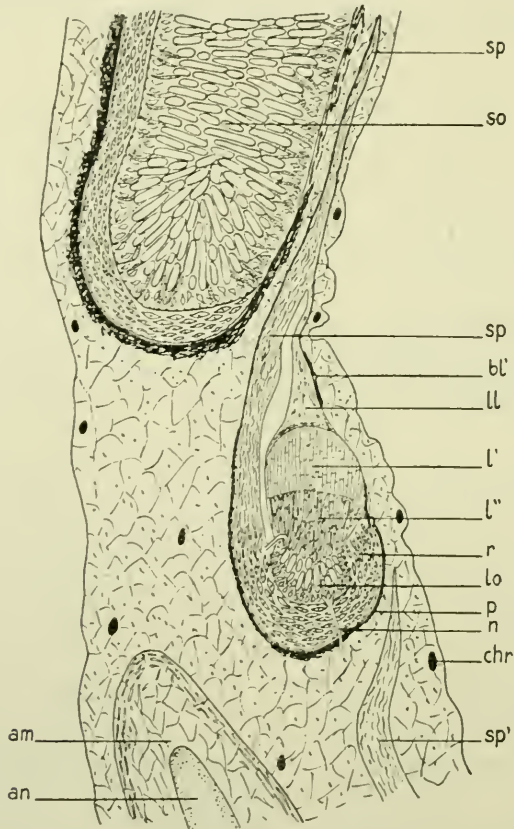


Fig. 8. *Histioteuthis bonelliana* juv. Annähernd sagittaler Längsschnitt durch das Hinterende des „Endorgans“ und das distalste Laternorgan (III. Arm links). Vergr. ca. 35:1. Zeichenerklärung im Text.

Kehren wir zurück zum dioptrischen Apparat des Laternorganes. Dieser besteht aus der Linse (l) und dem Spiegel (sp). Die erstere schließt unmittelbar an die Leuchtzellenschicht an und läßt deutlich zwei Teile erkennen. Die hintere Hälfte (l'') besteht aus einem Gerüstwerk langer, schmaler Zellen, mit rundlichen, chromatinreichen Kernen. Die Zellen lassen zahlreiche Lücken frei; auch sind sie an ihren Enden

oft in einen oder zwei Zipfel ausgezogen. Die vordere halbkugelige Partie der Linse (1') erscheint dagegen als eine fast homogene, kernlose Schicht. Bei sehr starker Vergrößerung lassen sich lange schmale Zellen erkennen, die überall dicht aneinander liegen. Zwischen dem ganz gleichmäßigen und nur schwach färbbaren Zellinhalte liegen sehr chromatinarme, runde Kerne, denen auch jeder Nucleolus fehlt. Der innere Linsenteil entspricht dem „Cône cristallin“ Joubins. Eine weitere Trennung der vorderen Linsenhälfte in die „lentille bi-convexe“ und die „lentille concavo-convexe“ habe ich, wie auch schon Chun, nicht feststellen können. Ich möchte annehmen, daß diese Scheidung Joubins eine völlig willkürliche war. Ganz unverständlich aber ist mir die Joubinsche Abbildung des „Spiegels“, des „miroir supérieur“. Meine Untersuchungen ergaben, daß der Reflektor an der Oberfläche des Armer zugekehrten Seite an der Linse ziemlich scharf abschneidet. An der gegenüberliegenden Seite dagegen setzt er sich noch weit über den Leuchtkörper hinaus fort. Die Schuppenzellen lösen sich allmählich auf, und die Bindegewebslamellen bilden einen Faserstrang, der sich allmählich verjüngt. Dieser Strang aber ist eben der Spiegel (sp.). Von der Kuppe der Linse aus zieht dann ein pyramidenförmiger Strang (ll) nach oben, der aus schmalen Lamellen aufgebaut ist. Er legt sich mit seiner Spitze etwa in der Mitte des Spiegels an diesen an. An seiner Außenseite trägt er einen bandförmigen Chromatophor (bl'). Über die Bedeutung dieses Zellstranges vermag ich nichts bestimmtes zu sagen. Ich möchte ihn für ein Aufhängeband der Linse ansehen. Darin einen Akkomodationsmuskel der Linse zu vermuten, erscheint bei der sonstigen recht weitgehenden Übereinstimmung in Bau mit einem Sehorgan zunächst nicht unwahrscheinlich. Aber die Zellelemente dieses Stranges besitzen gar keinen muskulösen Charakter. Außerdem ist vom rein physiologischen oder auch biologischen Standpunkte aus die Notwendigkeit oder wenigstens Nützlichkeit einer „Akkommodation“ absolut nicht einzusehen, wenn auch rein physikalisch durch eine Änderung der Linsenwölbung durch Muskelzug von vorn optische Effekte erzielt werden könnten. Nach Joubin nun ist dieser Zellstrang zusammen mit dem über ihn hinausgehenden Teil des Spiegels der „miroir supérieur“, obgleich die Zellstruktur beider Teile durchaus verschieden ist. Allein die Annahme einer falschen Deutung, bezw. eines Übersehens der wahren Verhältnisse kann hierfür eine Erklärung geben. Eine zweite mögliche Vermutung, Joubin habe gar keine *Histioteuthis* untersucht, ist hinfällig, da an seinem Tier „à la pointe de chacun des bras se trouve un gros cylindre noir“, eben dieses Streifenleuchtorgan, das, wie im ersten Teil gezeigt wurde, für *Histioteuthis* charakteristisch ist.

Nach diesem Vergleich eines gewöhnlichen Laternorganes mit unserem Endorgane kann bei der weitgehenden Übereinstimmung des histologischen Aufbaues keinerlei Zweifel mehr bestehen, daß dieses Streifenorgan ein Leuchtorgan ist. Da aber jeder dioptrische Apparat fehlt, haben wir in diesem Streifenleuchtorgan ohne Zweifel einen primitiveren Zustand vor uns. Wenn nun Joubin in bezug

auf das Endorgan („le gros cylindre noir“) schreibt, es sei „la coalescence de plusieurs organes lumineux“ (Laternorganen), so müßte dieser primitivere Zustand etwas sekundäres sein und nicht, wie doch natürlicher, etwas primäres. Auch ist es ganz unverständlich, warum der für Leuchtorgane doch sicherlich sehr vorteilhafte dioptrische Apparat verloren gehen soll, wenn die Leuchtfunktion bestehen bleibt. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich gerade das Gegenteil annehme: Das Streifenleuchtorgan ist nicht durch Fusion mehrerer Laternorgane entstanden, sondern es haben sich vielmehr die letzteren davon abgespalten. Einmal liegt ja das embryonale Gewebe in den Spitzen der Arme. Es ist also durchaus natürlich, wenn Organe, die der Armbasis näher liegen, weiter entwickelt sind als die Spitzenorgane. Weiter aber läßt sich auch die Bildung der Linse ganz ohne Zwang erklären. Der Leuchtkörper des Endorganes ist im Querschnitt elliptisch, der des Laternorganes aber halbmondförmig. Hier haben sich eben die äußeren Leuchtzellen zu den Linsenzellen umgebildet, und tatsächlich zeigen ja auch die Zellen der inneren Linsenhälfte eine unverkennbare Ähnlichkeit in Form und Anordnung mit den Leuchtzellen. Schließlich findet bei dieser Annahme auch die Anordnung der Spiegel ein leichteres Verständnis. Es reicht nämlich der Spiegel jedes Laternorganes (sp.) bis an das nächste, distalwärts gelegene und legt sich mit seinem Ende diesem dicht an. Der Spiegel des distalsten Laternorganes (sp.) liegt dann dem dem Endorgan an. Es besteht also so gewissermaßen ein letztes alle aus einem Ursprung entstandene Organe umfassendes Band. Wenn wir noch in Betracht ziehen, daß wir, wie im ersten Teil gezeigt wurde, *Histioteuthiden* kennen, die gewissermaßen Übergangsformen darstellen (*Histiopsis*, *Calliteuthis*, vgl. p. 196), so erscheint die Annahme der Abspaltung als ziemlich gesichert im Gegensatz zu Joubins vager Annahme einer Fusion.

Das Endorgan von *Histioteuthis* verglichen mit ähnlichen Bildungen bei anderen Ögopsiden.

Da es nun auf Grund vorliegender Untersuchungen als sicher gelten muß, daß das Spitzenorgan ein Leuchtorgan ist, so kann also die Gattung *Histioteuthis* nicht mehr zu den Formen mit einerlei Leuchtorganen gestellt werden, wie es Chun (1910, p. 49) getan hat, da er ja in dem Endorgan ein Drüsenorgan und kein Leuchtorgan erblickte. Wir müssen somit also *Histioteuthis* zu den Formen mit zweierlei Leuchtorganen zählen, wie etwa *Enoploteuthis*, *Leachia* usw.

Es wirft sich nun die Frage auf, ob derartige Streifenleuchtorgane nur bei der Gattung *Histioteuthis* vorkommen, oder ob sich ähnliche Bildungen auch bei anderen Formen finden. Es können solche Organe höchstens in der Gruppe der Ögopsiden auftreten, da die Leuchtorgane der Sepioliden gänzlich anders gebaut sind. (Die erst neuerdings [Joubin 1912, *Vampyroteuthidae*] bei Octopoden gefundenen Leuchtorgane sind in ihrem Bau so wenig bekannt, daß sie

nicht zu einem Vergleich herangezogen werden können.) Und tatsächlich finden wir in einigen wenigen Fällen ganz ähnliche Bildungen. So besitzt die Gattung *Octopodoteuthis* an allen, also auch den Ventralarmen, spindelförmige Endanschwellungen, die nach Beobachtungen Vérany's kräftig gefärbt sind. Pfeffer schreibt hierüber: „Die eigentümlichen, an die Linse mancher Leuchtorgane erinnernden Strukturverhältnisse, die man bei jüngeren Tieren wahrnimmt, dürften vielleicht den Gedanken nahelegen, daß wir es hier mit einem mehr oder weniger rückgebildeten Leuchtorgan zu tun haben“ (1912, p. 216). Wenn wir nun in Betracht ziehen, daß das ganz ähnliche Endorgan bei *Histioteuthis*, wie gezeigt, ein primitives Leuchtorgan ist, von dem sich Leuchtorgane abgespalten haben, die durch Weiterentwicklung zu komplizierten Laternen werden, so neige ich mehr der Ansicht zu, daß die Endkörper bei *Octopodoteuthis* nicht rückgebildete, sondern im Gegenteil primitive Leuchtorgane sind. Es hat hier nur keine Abspaltung stattgefunden, denn es fehlen ja diesen Formen jegliche Laternorgane an den Armen. Ich möchte also glauben, daß *Octopodoteuthis* erst am Anfang der Bildung von Leuchtorganen steht. Gestützt wird diese Annahme noch durch Chuns Untersuchung der beiden dem Tintenbeutel aufliegenden knopfförmigen Anschwellungen, in denen er sehr primitive Leuchtorgane vermuten möchte, „die“, falls es sich um solche handelt, „erst in der Entwicklung begriffen sind und einstweilen weder Reflektoren, noch sonstige Nebeneinrichtungen zur Ausbildung brachten“ (Chun 1910, p. 141). Leider fehlen bis jetzt über diese Anschwellungen genauere Untersuchungen, die eine bestimmtere Deutung ermöglichen würden.

Besser bekannt sind dann solche Endorgane bei den Gattungen *Abraliopsis* und *Watasenia*, die Bildungen dieser Art allerdings nur an den beiden Ventralarmen tragen. Diese Endanschwellung ist in drei kugelförmige Abschnitte gegliedert, denen sich nach vorn zu zwei bis drei kleinere knopfartige Anschwellungen anschließen. Daß es sich bei diesem Endorgan um Leuchtorgane handelt, steht einwandfrei fest, nachdem Ishikawa das Leuchten an lebenden Tieren direkt beobachten konnte. Aber auch ohne diese Tatsache hätte man aus dem Aufbau dieser Organe, der uns durch die Untersuchungen von Joubin (1896) und Chun (1910) bekannt ist, auf die Leuchtfunktion dieser Endkörper schließen müssen. Folgen wir der Chunschen Darstellung, so wird dieses Organ aus drei Schichten aufgebaut: Zentral ein etwa nierenförmiger Körper aus polyedrischen bis schlauchförmigen Zellen. Um diese nach hinten hin schalenartig eine dünne Schicht faseriger Zellen, die zur Axe des Organes ringförmig laufen. Das ganze Organ wird nach außen hin von einem Pigmentmantel umgeben. Der zentrale Körper ist natürlich der Leuchtkörper; ob er aus nur einer, oder, wie Joubin fand, aus vier verschiedenen Zellarten aufgebaut wird, braucht hier nicht erörtert zu werden. Die dünne Hülle ist dann der Reflektor. Chun fand nun den Pigmentmantel allseitig um das Organ gelagert, ein Umstand, der ihm die Deutung dieses Endkörpers als ein Leuchtorgan unmöglich erscheinen ließ. Betrachten wir jedoch seine Abbildung

eines Schnittes (tab. VIII, fig. 7) genauer, so zeigt sich, daß das Pigment an der Außenseite des Leuchtkörpers viel lockerer liegt. Wir haben ein Bild, das meiner Fig. 7 nicht unähnlich ist, wo die Chromatophoren als Blenden vorgeschaltet liegen. Das Tier vermag also, ebenso wie ich es schon für *Histioteuthis* aussprach, diese Blendchromatophoren willkürlich, bezw. reflektorisch zu expandieren und kontrahieren. Ishikawas Abbildung läßt auch erkennen, daß tatsächlich beim lebenden Tier diese Blenden meist zurückgezogen sind (seine fig. 5). Auch für *Abraliopsis* muß nun wieder die Annahme gelten, daß es sich um ein Leuchtorgan primärer Gestaltung handelt, denn es fehlt jeglicher dioptrische Apparat. Hier aber ist bereits der erste Anfang einer Abschnürung gemacht, da wir nicht mehr ein einheitliches Streifenorgan vor uns haben.

Und schließlich finden wir noch bei einer dritten Art ähnliche Bildungen, bei *Chiroteuthis*. Hier tritt an der Spitze der Tentakelkeule eine kolbige, intensiv violett pigmentierte Verdickung auf, die Chun als „Endknopf“ bezeichnet. Auf seiner Außenfläche zeigt er eine lang-oval ausgezogene Mündung, die zwischen dem Pigment weiß erscheint. Die Schnitte durch dieses Organ haben auf den ersten Blick ein ganz anderes Aussehen wie solche durch unser Streifenorgan. Vor allem sind sie nach außen offen. Und doch könnte man ohne Zwang die Teile eines Leuchtorganes feststellen: Zu äußerst ein allerdings nur schwacher und loser Pigmentmantel, auf den nach innen eine Streifenschicht, der Reflektor, folgt. Zentral ein lamellöser Leuchtkörper. Der dioptrische Apparat fehlt wieder. Es würde sich also hier um ein offenes Leuchtorgan handeln, ein Drüsenorgan, das ein leuchtendes Sekret ausstößt, sofern man nicht annehmen will, — was zwar nicht ganz ausgeschlossen erscheint — daß das Material, welches Chun für seine Untersuchung hatte, etwas verletzt gewesen ist. Er hat nun selbst die Möglichkeit einer Leuchtfunktion nicht ganz in Abrede gestellt. Doch glaubt er mehr, „daß diese Drüsenknöpfe . . . giftige Stoffe ausscheiden, die zur Betäubung der Beutetiere dienen“ (Chun 1910, p. 250). Er hat eine Begründung dieser Annahme nicht gegeben, und es ist auch kaum möglich, eine solche zu finden. Kann also für diesen Fall kein endgültiger Entscheid getroffen werden, so muß es aber als sicher gelten, daß die Endorgane bei den Gattungen *Histioteuthis*, *Octopodoteuthis*, *Abraliopsis* und *Watasenia* Leuchtorgane sind.

Biologisch-physiologische Betrachtungen.

Wenn wir die ansehnliche Größe unseres Streifenleuchtorganes in Betracht ziehen, so muß man eine recht bedeutende Leuchtkraft vermuten. Ishikawa, der ja bei *Watasenia scintillans* Berry das Leuchten am lebenden Tier beobachtet hat, schreibt: „Die Endorgane sind, wie Watasé angibt, Leuchtorgane erster Ordnung. Diese leuchten so stark, daß, falls man die Tiere im dunklen Wasser beobachtet, man nur zwei leuchtende Körper im Wasser sich bewegen sieht“ (p. 168). Bei uns vorliegenden geschlechtsreifen Weibchen von *Watasenia*

scintillans von etwa 45 mm ventraler Mantellänge messen die drei kugelförmigen Endorgane zusammen 3,5 mm, sind also noch $\frac{1}{2}$ mm kürzer, als das Endorgan bei unserer noch ganz jugendlichen *Histioteuthis*. Bei einer *Abraliopsis morrissi* Vér. von 10 mm ventraler Mantellänge maßen die drei Kugelorgane zusammen sogar nur 1,7 mm. Wenn man nun bedenkt, daß bei einer erwachsenen *Histioteuthis* die Endorgane an den III. Armen 105 mm lang sind (festgestellt nach Chun 1910, tab. XXI), so ergibt sich, daß die Lichtmenge dieser Organe, da sie diejenigen von *Watasenia* ja um das 30-fache an Länge übertreffen, auch mindestens das 30-fache betragen wird.

Die Lichtintensität eines solchen Endorganes ist also auch ganz bedeutend größer als die eines Laternorganes. Es findet diese Differenz der Intensitäten schon einen Ausdruck in der verschiedenen Dicke des Pigmentmantels, der am Streifenorgan beträchtlich (5 bis 6-mal) stärker ist als am Laternorgan (vgl. Fig. 8).

Die Farbe des Lichtes möchte man, so lange keine direkten Gegenbeobachtungen vorliegen, als eine etwa bläulich-grüne annehmen. — Bei *Watasenia scintillans* hat Ishikawa ein hellblaues Licht beobachtet. — Durch Vorschalten der Blendchromatophoren als Farofilter kann diese Farbe vielleicht in verschiedener Weise abgeändert werden, sodaß man mancherlei Farbspiele außerhalb des Leuchtstreifens vermuten könnte. Allerdings hat, wie wir gleich sehen werden, eine andere Deutung dieser Blenden für diesen Fall vielleicht mehr für sich. Wir müssen aber zunächst erst kurz auf die biologische Bedeutung der Leuchtorgane im allgemeinen eingehen, die zweifellos eine mehrfache ist.

Die Leuchtorgane gelten nach den bisherigen Anschauungen

1. als Lichtquellen. Lampen, mit dem Zwecke, die unmittelbare Umgebung des Tieres zu erleuchten, um dem Auge ein Sehen im Dunkel der Tiefsee zu ermöglichen (aktiver Leucht-zweck).
2. als Arterkennungsmerkmale. Es sind von manchen Seiten dafür (aus Analogiegründen zu streifigen Farbkleidern der Lichttiere) die in deutlichen Reihen oder Mustern angeordneten Leuchtorgane betrachtet worden, eine Vermutung, für die allerdings nur schwer triftige Gründe beizubringen sind.
3. als Lockorgane. Hier kommen zwei Momente in Frage. Entweder können sie im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen oder sexuellen Zwecken dienen (2. und 3.: passiver Leucht-zweck).

Welche dieser Aufgaben den einzelnen Leuchtorganen zufällt, ist in den meisten Fällen natürlich nur sehr schwer zu entscheiden. So werden die Laternorgane auf den Armen reine „Lampen“ sein. Dafür spricht unter anderem, daß sie auf der Ventralseite der Arme und ganz besonders auf den Ventralarmen selbst die stärkste Entfaltung zeigen. Bei der normalen Haltung im Leben ist die Ventralseite des Tieres dem Boden zugekehrt. Da die jedes Laternorgan verlassenden

Lichtstrahlen durch den vor der Linse angebrachten Spiegel ungefähr rechtwinklig abgelenkt werden, so wird der Raum unterhalb des Tieres gleichmäßig beleuchtet.

Eine ähnliche Aufgabe fällt vermutlich auch den die Augen umsäumenden Organen zu. Ihre Anordnung verrät, daß sie dazu bestimmt sind, den Raum in unmittelbarer Umgebung des Auges zu erhellen, also dem Auge ein besseres Sehen zu ermöglichen. Zweifellos ist nun die verschiedene Anordnung dieser Palpebralorgane noch von besonderer Bedeutung, die dann sicherlich auch mit der Asymmetrie der Augen in Zusammenhang steht. Um das kleinere rechte Auge sind die annähernd gleich großen Organe kreisförmig angeordnet. Das größere linke Auge dagegen zeigt nur an der nach vorn gelegenen Seite einen Bogen großer Organe, während die übrigen ganz rudimentär sind. Es bedarf hier noch eingehenderer Untersuchungen, bevor man etwas bestimmtes aussagen kann. Es erscheint uns indessen nicht undenkbar, daß das eine Auge für Nahsehen, das andere für Sehen in die Ferne eingerichtet ist, zu welchen Aufgaben eben dann diese verschiedenartige Anordnung der Palpebralorgane besonders zweckmäßig sein könnte (vgl. p. 197).

Bei allen Cephalopoden nun, die über ein Leuchtvermögen zu solchen Zwecken verfügen, ist die Gesamtheit des Licht produzierenden Apparates fast ausschließlich auf die Ventralseite des Körpers beschränkt. Die Dorsalseite ist arm an Leuchtorganen oder entbehrt ihrer gewöhnlich ganz. Auch das ist leicht verständlich. Es wäre nicht einzusehen, welche Bedeutung eine Erleuchtung des über dem Tier befindlichen, ungeheueren dunklen Raumes haben sollte. Erstens wäre der Effekt sicherlich etwa gleich Null, weil die aus solch ausgesprochenen Lampenorganen geschickten Lichtstrahlen dem Organismus doch nur dann nutzbar wären, wenn sie von einem anderen Körper zurückgeworfen würden; und das würde höchstens rein zufällig geschehen, wenn etwa ein anderes Tier in greifbarer Nähe über den Lichtspender hinwegschwöme. Zweitens aber könnten Laternen, die Strahlen nach oben aussenden, dem Organismus eher von Schaden sein als von Nutzen, da sie den Träger zu leicht für Räuber kenntlich machen würden.

Der histologische Bau der Laternen legt aber nun des weiteren die Annahme nahe, daß das Licht dieser Organe abblendbar ist: und durch die Beobachtungen Ishikawas am lebenden Objekt wird diese Annahme zur Gewißheit. Man hätte sich also vorzustellen, daß beim Herannahen einer Gefahr durch „willkürliche“ Expansion der vorgelagerten Chromatophore die erzeugten Lichtstrahlen am Austreten aus dem Organ verhindert werden. Zur Klarstellung dieser Verhältnisse haben wir nebenstehende schematische Skizze (Fig. 9) entworfen, die einer weiteren Erläuterung nicht bedarf.

Es besteht nun noch die Möglichkeit, daß die vorgeschalteten Chromatophoren das Licht nicht ganz abblenden, sondern nach Art von Farbfiltern die Farbe des Lichtes beeinflussen. Es trifft dies sicher

für einige Organe zu, wie etwa bei *Lycoteuthis diadema*, *Mastigoteuthis* usw. Diese farbige Licht ausstrahlenden Organe stehen dann vielleicht mit der geschlechtlichen Betätigung in Zusammenhang. Im einzelnen müssen wir hier jedoch auf Chun verweisen.

Wesentlich anders bezüglich der biologischen Bedeutung und der physiologischen Leistung verhalten sich die Endorgane bei *Histioteuthis* und die ähnlichen Bildungen anderer Arten. Es handelt sich hierbei zweifellos nicht um Laternen im oben gedachten Sinne, sondern um Licht spendende Organe zum Anlocken von Beutetieren. Dies geht einmal aus ihrer topographischen Lage hervor: Sie treten bei *Histioteuthis* verstärkt auf an den Dorsalarmen, die im allgemeinen Laternen, sofern sie nicht ganz fehlen, nur in schwacher Ausbildung tragen. Dann aber geht diese Annahme aufs deutlichste hervor aus dem anatomischen Bau. Das Fehlen des Linsenapparates macht das Sammeln der erzeugten Lichtstrahlen in einem Brennpunkte unmöglich. Das Licht kann also nicht nach Art einer Blendlaterne ausgestrahlt werden, sondern ist mehr oder weniger diffus. Demzufolge ist also dieses Organ nicht geeignet, einen bestimmten Bezirk zu beleuchten, um ein besseres Sehen zu ermöglichen. Es hat vielmehr den Zweck, von anderen Tieren gesehen zu werden. Unschwer ist einzusehen, daß der primitivere Bau und die daraus resultierende geringere physikalische Leistungsfähigkeit das ursprünglichere ist, während die optisch leistungsfähigeren Laternorgane das sekundäre sind.

Die andersartige, einfachere, ursprünglichere Ausgestaltung

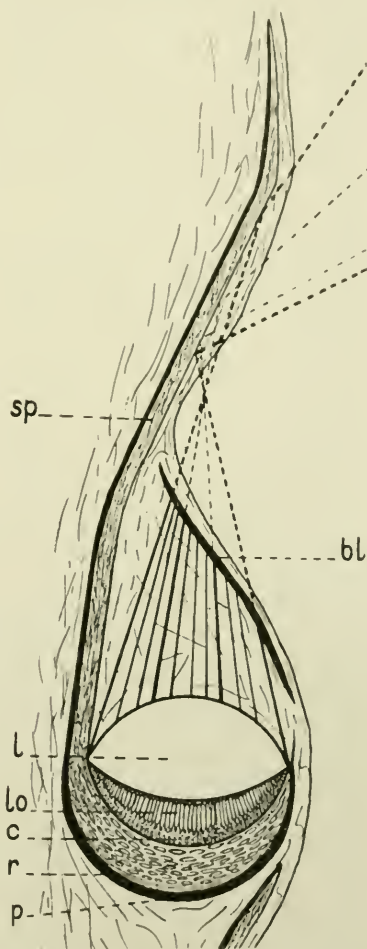


Fig. 9. Strahlengang und Abblendung eines Laternorgans von *Histioteuthis*. (Das Organ ist durch Vorschalten [Expansion] der Blindchromatophore für nach außen [u. innen] dringende Lichtstrahlen geschlossen; Bezeichnungen wie in Fig. 6 und 8.)

Schematisch, etwa 50:1.

dieses Streifenorganes verlangt natürlich auch eine andere Funktion des Blendenapparates. Da die Lichtstrahlen den Organschlitze (Fenster) ungesammelt passieren, genügt natürlich nicht eine einzige Chromatophore, um das diffus ausstrahlende Licht abzublenden. Soll hier ein Abschluß erreicht werden, so muß der ganze Schlitz mit Pigment überlagert werden, wozu schon eine größere Chromatophorenzahl erforderlich ist. Da nun außerdem die Intensität des Lichtes eine bei weitem größere ist als die eines Laternorgans, so ist verständlich, daß nicht mit einer einfachen Schicht von Chromatophoren die völlige Abblendung erreicht werden kann, sondern deren mehrere erforderlich sind. Und wir haben ja auch tatsächlich auf den Schnitten mehrere Lagen expandierter Chromatophoren beobachten können (Fig. 7; Chun, tab. VIII, fig. 7). Die Notwendigkeit einer solchen Abblendung ergibt sich ohne weiteres aus der Erwägung, daß es dem Tier beim Nahen eines Feindes möglich sein muß, sich durch völliges Löschen seiner Lichter unsichtbar zu machen. Diese Organe sind also imstande, intermittierend Licht zu entsenden, wodurch einerseits die Sicherheit des Tieres gegen seine Feinde erhöht, andererseits aber der Zweck, Beutetiere anzulocken, nicht verringert wird. Besonders hervorheben wollen wir noch, daß aus dieser Fähigkeit heraus nun nicht unbedingt die Annahme intermittierender Lichtsignale zur gegenseitigen Verständigung gefolgert werden müßte. Immerhin eröffnet diese Feststellung dem Biologen eine weite Perspektive hinsichtlich des mannigfachen Nutzens, den der Organismus noch aus der Möglichkeit einer intermittierenden Lichtabgabe zu ziehen vermag (sexuelle Zwecke z. B.).

Und endlich soll noch eine eigenartige physiologische Bedeutung der Leuchtorgane Erwähnung finden, auf die wir bei unseren Untersuchungen gestoßen sind. Die reiche Versorgung der Leuchtorgane mit sehr kräftigen Nerven und vor allem die Ausbildung einer besonderen Nervenzellenschicht peripher im Leuchtkörper, hat uns zu der Überzeugung gebracht, daß den Leuchtorganen dieser Bauart nicht allein eine lichtproduzierende Funktion zukommt. Vielmehr sehen wir in ihnen gleichzeitig eine Art Sinnesorgane. — Eine etwas ähnliche Vermutung hat bereits früher einmal Joubin (1893 B; 1895, p. 42/45) für gewisse Organe von *Mastigoteuthis grimaldii* Joubin auf Grund ihres histologischen Baues geäußert, wobei er diese Vermutung aber für diesen speziellen Fall und nicht allgemein für die Leuchtorgane aussprach. Er kommt zu dem ganz merkwürdigen Schluß, daß es sich um ein „œil thermoscopique“ handle. Über die Funktion macht er sich kurz folgende Vorstellung: Ein linsenförmiger, großer Chromatophor absorbiert alle kurzwelligen Strahlen und läßt nur die Wärmestrahlen hindurch. Diese werden dann von hinter dem Chromatophor befindlichen großen Zellen aufgenommen und auf zentral gelegene Nervenzellen zum Zwecke der Perzeption reflektiert. Chun (1910, p. 51; p. 236/237) hat bereits nachgewiesen, daß ein solches „empfindliches Tiefseethermometer“ für den betreffenden Organismus ganz zwecklos, die Joubinsche Hypothese schon deshalb völlig unhaltbar ist. — Es

ist nun keineswegs unsere Absicht, hier eine neue Stütze für diese seltsame Theorie beizubringen. Unsere Auffassung der Sinnesleistung der Leuchtorgane weicht vielmehr beträchtlich von jener von Joubin angenommenen rätselhaften, „thermischen Sinnesfunktion“ ab. Wir erblicken darin Organe mit akzessorischer optischer Sinnesfunktion, Organe, denen also neben der Funktion der Lichtproduktion in gewissem Maße auch eine solche der Lichtperzeption zukommt. Das gilt zunächst nur für die Leuchtorgane der *Histioteuthiden*, während für diejenigen anderer *Ögopsiden* dieser Nachweis in jedem Falle noch erbracht werden müßte. Zweifellos gibt es unter ihnen Arten, in deren Leuchtorganen sich keine so deutlich ausgeprägte Nervenzellschicht findet wie bei unserer Form. Diese erinnert hier fast an eine Art *Retina*. Auch die sonstige weitgehende Ähnlichkeit des Baues mit demjenigen eines Auges kann zur Stütze dieser Auffassung dienen. Es wäre da insbesondere des Blendenapparates zu gedenken. Neben der schon oben angeführten Hauptaufgabe, das im Organ produzierte Licht gegebenenfalls nach außen hin abzublenden, kommt ihm, unter diesem neuen Gesichtspunkte betrachtet, noch eine andere Funktion, eine Art *Adaption* zu. Das Dunkel der Tiefsee zwar würde eine *Adaption* an sich nicht notwendig machen. Da wir aber wissen, daß viele *Cephalopoden* bei ihren periodischen Vertikalwanderungen öfters bis dicht unter die Oberfläche, zum mindesten aber bis in Schichten kommen, bis zu welchen das Licht zu dringen vermag, so muß also die Fähigkeit einer *Adaption* durchaus zweckmäßig erscheinen. Es spricht hierfür auch, daß bei Tiefseecephalopoden, die bei Tage lebend gefischt und dann erst konserviert wurden, die Leuchtorgane stets ganz oder wenigstens zum größten Teil abgeblendet sind. (Dieser Umstand ist auch die Ursache, daß selbst so kritische Beobachter wie Chun über die wahre Funktion mancher dieser Organe [z. B. bei *Abrialopsis*] im unklaren blieben.) Das grelle Tageslicht bewirkte in diesen Fällen die hier als eine Art *Adaption* aufzufassende Abblendung. Zweck dieser Einrichtung ist also auch, die sicher hoch empfindlichen Leucht- und Nervenzellen dieser Organe gegen schädliche Lichtstrahlen von außen (*Insolation*) zu schützen.¹⁾ Wir sind also der Überzeugung, daß die hoch empfindliche Nervenzellschicht die von außen kommenden Lichtstrahlen perzipieren kann, wodurch dann reflektorisch die Expansion der Blendechromatophoren ausgelöst wird.

Diese Deutungen ergeben also, daß es sich bei den *Histioteuthiden* nicht allein um Licht produzierende, sondern gleichzeitig auch um Licht in gewissem Grade perzipierende Organe handelt.

Es ist nun natürlich klar, daß die Hypothesen über die Biologie und Physiologie der Organismen, die lediglich auf Grund des anatomisch-histologischen Baues aufgestellt wurden, durch experimentelle Untersuchungen und die direkte Beobachtung ihre Bestätigung finden

¹⁾ Vgl. hierzu z. B. *Beroë* in: Bütschli, Vorles. üb. vgl. Anat. Vol. I, 3; Berlin 1921, p. 902, 904.

müßten. Wenn man aber bedenkt, daß solche nur mit den größten Schwierigkeiten angestellt werden können, ja für viele Fälle überhaupt unmöglich erscheinen müssen, so liegt es auf der Hand, daß man sich auf diesem Wege der Hypothesen ein, wenn eben auch nur bedingtes Bild von der Biologie solcher äußerst schwer zugänglicher Tiefseeorganismen macht. Derartige Deutungen haben die bisherigen Untersucher oft nicht gewagt, selbst wenn der anatomisch-histologische Bau fast keine Zweifel ließ (z. B. Chun: Das Endorgan bei *Abaliopsis*). — Es liegt uns natürlich vollkommen fern, damit solche Hypothesen gut zu heißen, die zwar in dem anatomischen Befund zur Not eine Stütze hätten, nicht aber auch in den ökologischen Verhältnissen, unter denen die Organismen leben. Solche Hypothesen (z. B. Joubins Annahme des „œil thermoscopique“) sind für gedachte Absichten natürlich ganz zwecklos. Es kann sich allein um Hypothesen handeln, die dann durch Anatomie und Histologie fast bis zur Gewißheit gestützt sind und außerdem eine unbedingte Zweckmäßigkeit für den Organismus darlegen wollen, wie wir dies für die unsrigen in Anspruch nehmen zu dürfen glauben.

Zusammenfassung.

1. *Histioteuthis bonelliana* besitzt bereits in frühester Jugend ein wohlentwickeltes Segel zwischen den Armen in der für die Gattung charakteristischen Anordnung.
2. Alle Jugendformen der Histioteuthiden, denen dieses Segel fehlt, gehören demnach nicht in den Entwicklungskreis von *Histioteuthis*, sondern zu *Calliteuthis* oder einer ihrer nächsten Verwandten.
3. Grundlegende Unterschiede zwischen jugendlichen und erwachsenen Individuen der einzelnen Gattungen der Familie *Histioteuthidae* bestehen nicht; man kann deshalb von eigentlichen Larvenzuständen hier nicht sprechen. Die Postembryonalentwicklung kann vielmehr bereits mit dem sehr frühzeitig beginnenden Erwerb der Leuchtorgane für abgeschlossen gelten.
4. Merkmale, an denen außer der Ausbildung des Segels jugendliche *Histioteuthis* sofort erkannt und von ähnlich alten *Calliteuthis* unterschieden werden können, sind die konstanten Körperproportionen, die Anordnung der Saugnäpfe und Leuchtorgane und schließlich die Gestalt des Buccaltrichters.
5. Auf Grund der an jugendlichen *Histioteuthis* gemachten Feststellungen hat sich ergeben, daß weder die von Chun noch die Mehrzahl der von anderen Autoren beschriebenen Jugendformen, vor allem auch nicht die Hoylesche *Histiopsis*, in den Entwicklungskreis von *Histioteuthis* gehören. Die ersteren sind jugendliche *Calliteuthis*, die letztere ein selbständiges Genus.
6. *Histioteuthis* nimmt innerhalb der Familie *Histioteuthidae* eine Sonderstellung ein: es wird für sie deshalb die Unterfamilie *Histioteuthinae* eingeführt. Alle anderen Gattungen der Familie (*Calli-*

teuthis Verrill, *Stigmatoteuthis* Pfeffer, *Meleaproteuthis* Pfeffer, *Histiopsis* Hoyle und wahrscheinlich auch *Histiochromus* Pfeffer) bilden die Unterfamilie *Calliteuthinae*.

7. Die „Endorgane“ an den sechs Dorsalarmen bei *Histioteuthis* sind Leuchtorgane, sogenannte Streifenleuchtorgane.

8. Die histologischen Elemente der Laternorgane stimmen mit denen der Streifenleuchtorgane völlig überein. Es fehlt aber dem Streifenleuchtorgan der dioptrische Apparat, der in Form von Linse und Spiegel dem Laternorgan zukommt. Bei dem Streifenorgan kann die schlitzförmige Öffnung des Pigmentmantels durch mehrere Lagen von Blendchromatophoren abgeschlossen werden. Das Laternorgan wird in der optischen Axe durch eine einzige Chromatophore abgeblendet. Beide Organe besitzen peripher im Leuchtkörper eine ausgeprägte Nervenzellenschicht.

9. Das Streifenleuchtorgan ist nicht durch Fusion mehrerer Laternorgane entstanden, sondern es haben sich diese von dem Endorgan als dem primitiveren abgespalten.

10. Histologisch ähnliche Organe wie das Endorgan von *Histioteuthis*, finden sich a) bei *Octopodoteuthis* an den Spitzen aller Arme, b) bei *Abrialopsis* und *Watasenia* an den Spitzen der Ventralarme, c) bei *Chroteuthis* an den Spitzen der Tentakelkeulen.

11. Das von den Endorganen ausgestrahlte Licht ist höchstwahrscheinlich diffus: eine Sammlung der Strahlen in einem Brennpunkte findet zum mindesten nicht statt. Das Licht kann intermittierend ausgesandt werden.

12. Die Streifenorgane sind Lockorgane, wie aus ihrer topographischen Lage und ihrem anatomischen Bau zu schließen ist.

13. Die Leuchtorgane der *Histioteuthiden* sind in gewisser Hinsicht gleichzeitig Sinnesorgane mit optischer Funktion. Die Nervenzellenschicht wäre dann auch als ein Lichtperzipierendes Organ aufzufassen. Es käme dem Leuchtorgan also neben der Hauptfunktion der Lichtproduktion gleichzeitig eine solche der Lichtperzeption zu.

14. Dementsprechend dürfte die Bedeutung des Blendapparates eine doppelte sein. Er vermag einerseits das produzierte Licht nach außen hin abzublenden und andererseits käme ihm eine adaptive Funktion zu.

Leipzig, Juli 1921.

Literaturverzeichnis.

1. **Chun, C.** 1906. Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz., Vol. XXIX, No. 25/26, 1906, p. 743—753.
2. Derselbe. 1910. Die Cephalopoden. Teil I: Oegopsida. Wiss. Erg. D. T. E., Vol. XVIII, 1910, p. 147—205, tab. XVIII—XXI.
3. **Férussac & Orbigny, A.** 1839. Histoire naturelle des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris 1835—1848, p. 327—328, tab. Cranchies II.
4. **Grimpe, G.** 1922. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 1922 (im Druck).
5. **Hoyle, W. E.** 1886. Report on the Cephalopoda. Challenger Report, Vol. XVI, 1886, p. 180—183, tab. XXX, fig. 9—15.
6. **Ishikawa, C.** 1913. Einige Bemerkungen über den leuchtenden Tintenfisch *Watasea* nov. gen. (*Abraliopsis* der Autoren) *scintillans* Berry aus Japan. Zool. Anz., Vol. XLIII, No. 4, 1913, p. 162—172.
7. **Joubin, L.** 1893. Recherches sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode: *Histioteuthis Rüppellii* Vérany. Bull. Soc. Sc. et Méd. de l'Ouest, Vol. II, Rennes 1893, p. 49—78.
8. Derselbe. 1893 A. Note complémentaire sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode. *Histioteuthis Rüppellii* Vérany. Ibidem, p. 161—169.
9. Derselbe. 1893 B. Note sur une adaption particulière de certains chromatophores chez un Céphalopode (*L'oeil thermoscopique* de *Chiroteuthis Bomplandi* Vérany?). Bull. Soc. Zool. France, Vol. XVIII, Paris 1893, p. 1—6 d. Sonderdr.
10. Derselbe. 1894. Nouvelles recherches sur l'appareil lumineux des Céphalopodes du genre *Histioteuthis*. Bull. Soc. Sc. et Méd. de l'Ouest, Vol. III, Rennes 1894, p. 166—178. (Vgl. P. S.)
11. Derselbe. 1895. Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique Nord. Rés. Camp. Sc. A. d. Monaco, Fasc. IX, Monaco 1895, p. 42—45, tab. V.
12. Derselbe. 1895 A. Note sur les appareils photogènes cutanés de deux Céphalopodes: *Histiopsis atlantica* Hoyle et *Abralia Oweni* (Vérany) Hoyle. Mém. Soc. Zool. France, Vol. VIII, Paris 1905, p. 212—228.
13. Derselbe. 1896. Observations sur divers Céphalopodes. I. Note: *Abraliopsis Pfefferi* (nov. gen. et spec.). Bull. Soc. Sc. et Méd. d. l'Ouest, Vol. V, No. 1, Rennes 1896, p. 19—35.
14. Derselbe. 1900. Céphalopodes provenant des Campagnes de la Princesse Alice (1891—1897). Rés. Camp. Sc. A. de Monaco, Fasc. XVII, Monaco 1900, p. 100.
15. Derselbe. 1905. Note sur les organes lumineux de deux Céphalopodes. Bull. Soc. Zool. France, Vol. XXX, Paris 1905, p. 64—69.

16. **Lo Bianco, S.** 1903. Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht Puritan etc. Mitth. Zool. Stat. Neapel, Vol. XVI, 1903, p. 172, tab. VIII, fig. 22.

17. **Massy, A. L.** 1907. Preliminary Notice of new and remarkable Cephalopods from the SW-Coast of Ireland. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) Vol. XX, 1907, p. 377—384.

18. Dieselbe. 1900. The Cephalopoda Dibranchiata of the Coasts of Ireland. Fisheries Ireland, Sci. Invest. 1907, I, Dublin 1909, p. 29—30.

19. **Pfeffer, G.** 1900. Synopsis der ögopsiden Cephalopoden. Mitt. Nat. Hist. Mus. Hamburg, Vol. XVII, 1900, p. 168—171.

20. Derselbe. 1912. Die Cephalopoden der Plankton-Expedition etc. Ergebn. Plankt.-Exp., Vol. II, F. a. 1912, p. 243—322, tab. XX—XXV.

21. **Vérany, J. B.** 1851. Céphalopodes de la Méditerranée etc. Genua 1851, p. 114 ff., tab. XIX—XXI.

22. **Verrill, A. E.** 1880. The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Trans. Connect. Acad., Vol. V, 1879—1881, p. 234—238, tab. XXII, XXVII, fig. 3—5.

* * *

P. S. — Erst während der Drucklegung dieser Arbeit konnten wir die uns bis dahin unzugängliche Schrift Joubins, betitelt „Nouvelles recherches etc.“ (No. 10 vorstehender Liste) einsehen. Darin beschreibt er Leuchtorgane des Laterntyps, die sowohl eine Front-, als auch eine Transversallinse besitzen sollen, Licht also nach außen (ohne Spiegelablenkung) und nach vorn (mit Spiegelablenkung) ausstrahlen können. Wir vermochten eine ähnliche Bildung bei *Histioteuthis* bisher nicht festzustellen. Doch wäre denkbar, daß einen derartigen Bau einzelne Laternen aufweisen (vielleicht manche Palpebralgorgane), oder aber, daß das von Joubin abgebildete (fig. 5, p. 174) Organ verletzt war, was bei dem sehr schlechten Erhaltungszustande des Stückes sogar das wahrscheinlichere ist, zumal in seiner Figur die Frontlinse nackt zu Tage liegt. Die Möglichkeit des Vorkommens von „Doppelorganen“ (Chun) bei *Histioteuthis* soll damit keineswegs in Abrede gestellt werden, da solche ja auch von anderen Decapoden bekannt geworden sind (z. B. von *Lycoteuthis* und *Nematolampas*).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [87A_12](#)

Autor(en)/Author(s): Grimpe Georg, Hoffmann Hans

Artikel/Article: [Über die Postembryonalentwicklung von Histoteuthis und über ihre sogenannten "Endorgane". 179-219](#)