

Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens.

Herausgegeben von Dr. F. Doflein.

Über Japanische Cephalopoden.

Beiträge zur Kenntnis der Systematik und Anatomie der Dibranchiaten.

Von

Gerhard Wülker.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 5 Tafeln.



Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens

Herausgegeben von Dr. F. Doffein

Über japanische Cephalopoden

Beiträge zur Kenntnis der Systematik und Anatomie der Tintenfische

Von

Gerdard Wüller

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig)

Mit 2 Tafeln



Abg. d. R. K. A. K. Ak. d. Wiss. III. 2001. Bd. I. 1. Aufl.

Einleitung.

Die systematische Kenntnis der Cephalopoden der Japanischen Küste darf schon seit längerer Zeit für recht gründlich gelten. Nachdem zuerst Hoyle (1886) und Appellöf (1886) nahezu gleichzeitig eine größere Anzahl von Arten aus dieser Gegend beschrieben hatten, gab die Bearbeitung der von Döderlein gesammelten Cephalopoden durch Ortmann (1888) eine vollständige Übersicht über alle bis dahin bekannten japanischen Tintenfische. Dieses Bild wurde seitdem nur durch einzelne Angaben vervollständigt, als deren Autoren Ijima und Ikeda (1895 und 1903), Pilsbry (1894), Joubin (1897 und 98) und Mitsukuri und Ikeda (1898) genannt seien. Eine anatomische Untersuchung einer größeren Anzahl von Formen dieser Fauna findet sich nur in der Arbeit von Appellöf; ferner veröffentlichte Meyer (1906) eine ausführliche Monographie über die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa*.

Die Ausbeute an Cephalopoden, die Herr Prof. Dr. Doflein auf seiner Ostasienfahrt im Jahre 1904 machte, steht an Artenzahl und Bedeutung hinter der Döderleinschen Sammlung keineswegs zurück. Herr Geheimrat Chun, der die Bearbeitung dieser Gruppe übernahm, hat bereits eine Mitteilung (1906) über seine interessanten Befunde an *Callioteuthis* gemacht und wird an anderer Stelle von seiner weiteren Untersuchung der Oigopsiden berichten. Mit der Bearbeitung des übrigen Materials, der gesamten Myopsiden und Oktopoden wurde ich im Sommer 1907 betraut. Es sei mir gestattet, bei dieser Gelegenheit Herrn Prof. Doflein und Herrn Geheimrat Chun meinen herzlichen Dank auszusprechen für die große Freundlichkeit, mit der sie mir das wertvolle Material überließen. Herr Geheimrat Chun, mein hochverehrter Lehrer, in dessen Institut und unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, hat mir mit einer Fülle wertvoller Anregungen beigestanden und mich dadurch zu größtem Dank verpflichtet. Nächst ihm schulde ich den anderen Herren des Leipziger Zoologischen Instituts, Herrn Prof. Simroth, Herrn Prof. zur Strassen, Herrn Prof. Woltereck und Herrn Dr. Steche Dank für ihr wohlwollendes Interesse an meinen Untersuchungen.

Die folgende Darstellung behandelt das Material von der systematischen und anatomischen Seite. Die systematische Anordnung folgt dem in Hoyles Arbeiten aufgestellten System, dessen letzte modifizierte Form in seiner Arbeit: A diagnostic key to the genera of recent dibranchiate Cephalopoda (1904 b) niedergelegt ist. Der anatomische Teil bietet einige Beiträge zur Kenntnis einzelner japanischer Cephalopoden sowie eine allgemeinere vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der sogenannten Speicheldrüsen dieser und verwandter Formen.

Die Orientierung des Cephalopodenkörpers, die im folgenden angewandt wird, ist die sogenannte physiologische, bei der der Schulp auf der Dorsalseite, der Trichter auf der Ventralseite gelegen ist, während das Vorderende durch den Kopf mit den Armen, das Hinterende durch den entgegengesetzten Körperpol, die Spitze des Mantels, bezeichnet wird.

I.

Systematischer Teil.

1. Beschreibung der Cephalopoden.

I. Ordnung: *Dibranchiata* Owen 1832.1. Unterordnung: *Octopoda* Leach 1818.1. Familie: *Argonautidae* Cantraine 1840.1. Gattung: *Ocythoe* Rafinesque 1814.(Octopus Férussac 1828, *Philonexis* d'Orbigny 1838, *Parasira* Steenstrup 1861.)*Ocythoe tuberculata* Rafinesque 1814.

(Figur 7.)

1814 *Ocythoe tuberculata* Rafinesque, Précis découv. somiol., p. 29.1838 *Philonexis tuberculatus* d'Orbigny-Férussac, Céph. acét., p. 87, T. 6, 23.1888 *Tremoctopus döderleini* Ortmann, Jap. Ceph. In: Zool. Jahrb., Bd. III, Abt. für Syst., p. 642, T. 20.1896 *Ocythoe tuberculata* Jatta, Cef. golfo di Napoli, p. 199, T. 6, 7, 19.

3 Exemplare ♀. Fundort: Bei Misaki, bei Aburatsubo (Doflein). Tokiobai (Ortm.).

Weiteres Verbreitungsgebiet: Ostküste von Nordamerika, Mittelmeer.

Das Vorkommen dieser Art schien bisher auf ein ziemlich enges Gebiet beschränkt zu sein. Indessen gelang es mir, die Identität des *Tremoctopus döderleini* Ortm. mit *Ocythoe tuberculata* an den Typexemplaren im Straßburger Museum festzustellen.¹⁾ Es handelt sich bei denselben um Stücke von außerordentlicher Größe, die scheinbar in der charakteristischen Struktur der ventralen Mantelseite von *Ocythoe* abweichen. Während nämlich bei dieser zahlreiche knorplige Warzen ausgebildet zu sein pflegen, die untereinander durch hervorragende Leisten zu einer netzartigen Felderung verbunden sind, treten bei den Exemplaren von *T. döderleini* nur die Warzen scharf höckerartig hervor, ohne weitere deutliche Verbindungen. Es finden sich jedoch beim Übergang zu den Lateralseiten auch hier knorplige Leisten zwischen benachbarten Höckern. In ganz ähnlicher Weise lassen auch große Exemplare von *Ocythoe*, so das größte der vorliegenden Sammlung die Ausbildung

¹⁾ Herr Kustos A. Speyer ermöglichte mir in Abwesenheit der Herren Geheimrat Götte und Prof. Döderlein in liebenswürdigster Weise ein eingehendes Studium der Cephalopoden der Straßburger Sammlung, wofür ihm auch hier nochmals bestens gedankt sein möge.

des maschenförmigen Knorpels in verschiedener Deutlichkeit erkennen. Als Hauptunterschied der beiden Gattungen kommt ferner das Vorhandensein von zwei Paar Wasserporen in der dorsalen Nackenhaut bei *Tremoctopus* in Betracht. Bei dem einen Typexemplar von *T. döderleini*, das ich genauer untersuchen konnte, fanden sich zwar Öffnungen an dieser Stelle, jedoch in sehr verschiedener Größe und in unsymmetrischer Lage; sie scheinen meiner Überzeugung nach von zufälligen, mechanischen Verletzungen der Haut herzurühren. Schließlich deutet auch der völlige Mangel der für *Tremoctopus* typischen Umbrella der dorsalen Armpaare auf *Ocythoe* hin. *T. döderleini* ist also nur eine *O. tuberculata* von außergewöhnlicher Größe.

Eines der Exemplare, welches laut Etikette im März bei Misaki gefangen wurde, zeigt in sehr anschaulicher Weise zwei in die Mantelhöhle eingedrungene, losgelöste Hektokotyli (Fig. 7).

2. Gattung: *Tremoctopus* delle Chiaje 1829.

(*Octopus* Férussac 1830, *Philonexis* d'Orbigny 1838.)

Tremoctopus violaceus delle Chiaje 1829.

1829 *Tremoctopus violaceus* delle Chiaje, Mem. stor. anim. regno Napoli, T. 70, 71.

1838 *Philonexis velifer* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 91, T. 18—20, 23.

1896 *Tremoctopus violaceus* Jatta, l. c., p. 204, T. 6, 20.

3 Exemplare ♀. Fundort: Küste von Boshu (Sagamisee).

Sonstige Verbreitung: Mittelmeer.

Diese Art ist bisher für die japanische Fauna noch nicht nachgewiesen, sie schien bisher nur dem Mittelmeer anzugehören. Allerdings sind nach Jatta mehrere andere Arten, so *T. quoyanus* mit ihr zu vereinigen; daraus würde eine Verbreitung im ganzen atlantischen und pazifischen Ozean hervorgehen.

2. Familie: *Polypodidae* Hoyle 1904.

1. Gattung: *Polypus* Schneider 1784.

(*Octopus* Lamarck 1799, *Polypus* Hoyle 1901.)

1. *Polypus vulgaris* Lamarck 1799.

1799 *Octopus vulgaris* Lamarck, Mém. Soc. Hist. nat. Paris, vol. I, p. 18.

1838 *Octopus vulgaris* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 26, T. 2, 3, 8, 11—15, 29.

1886 *Octopus vulgaris* Appellöf, Jap. Ceph. In: K. Svensk. Vetensk. Akad. Handling., vol. XXI, p. 7, T. 13.

1888 *Octopus vulgaris* Ortmann, l. c., p. 642.

1896 *Octopus vulgaris* Jatta, l. c., p. 212, T. 4, 7, 8, 22, 23.

1907 *Polypus vulgaris* Hoyle, Ceph. Sudan. Red Sea. In: Linn. Soc. Journ. Zool., vol. XXXI, p. 35.

1 Exemplar ♂. Fundort: Bei Misaki (Doflein), Nagasaki (App.), Tokiobai (Ortm.)

Verbreitung: kosmopolitisch.

2. *Polypus granulatus* Lamarck 1799.

1799 *Octopus granulatus* Lamarck, l. c., p. 20.

1838 *Octopus rugosus* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 45, T. 6, 23.

1886 *Octopus granulatus* Hoyle, Challenger Ceph., p. 80.

1888 ? *Octopus kagoshimensis* Ortmann, l. c., p. 644, T. 21.

1897 *Octopus granulatus* Joubin, Céph. Mus. Polytechn. Moscou. In: Bull. soc. zool. France, vol. XXI, p. 99.

1904 *Polypus granulatus* Hoyle, Ceph. Prof. Herdman. In: Rep. Ceylon Pearl Oyst. Fish. vol. II, p. 195.

4 Exemplare: 1 ♂, 2 ♀, 1 iuv. Fundort: Washinokami, Misaki (Doflein), Kagoshima (Ortm.), Nagasaki (Joub.).

Verbreitung: kosmopolitisch.

O. kagoshimensis scheint mir mit dieser Art identisch zu sein; dafür sprechen in der Ortmannschen Diagnose die Umbrella, die zwischen den Dorsalarman viel kürzer ist, die annähernde Gleichheit der Arme, die polygonale Furchung der Rückenoberfläche und die Färbung. Im Widerspruch steht höchstens die Tatsache, daß schon verhältnismäßig recht kleine Individuen einen voll entwickelten Hektokotylus aufweisen, und dieser relativ etwas länger ist als bei großen, reifen *P. granulatus*. Die Exemplare zeigen ebenso wie die von *P. vulgaris* und *macropus* zahlreiche Regenerationsstadien der Arme, wie sie ähnlich von Brock (1887) beschrieben sind.

3. *Polypus areolatus* de Haan 1835.

1835 *Octopus areolatus* de Haan in d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 65.

1886 *Octopus areolatus* Hoyle, l. c., p. 86, T. 3.

1888 *Octopus brocki* Ortmann, l. c., p. 645, T. 21, 22.

1898 *Octopus areolatus* Joubin, Céph. Leyden Mus. In: Notes Leyden Mus., vol. 20, p. 22.

1904 *Polypus areolatus* Hoyle, Rep. Ceph. Albatroß-Exp. In: Bull. Mus. Harvard Coll., vol. 43, p. 16.

4 Exemplare: 3 ♀, 1 ♂. Fundort: Bei Misaki (100 m tief), bei Dzushi (110 m tief), Tokiobai (Doflein), Kagoshima (Ortm.).

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region.

Die Vereinigung von *O. brocki* Ortm. mit dieser Art scheint auch von Hoyle vorgenommen zu werden, wenigstens fehlt erstere in seinem vollständigen Verzeichnis aller mit einem Augenfleck ausgestatteten Polypusarten (1904a). In der Tat beruht ein Teil der von Ortmann aufgeführten Unterschiede, die Beschaffenheit der Haut, die Größe der Saugnapfe und des Augenflecks wahrscheinlich nur auf der verschiedenen Kontraktion der Haut. Der braune, querovale Fleck zwischen den Augen, der außerdem *P. brocki* charakterisieren soll, findet sich auch bei den vorliegenden Exemplaren, am schönsten bei den in Formol konservierten Tieren, wo die ganze Rückenseite ihre dunkle braunrote Färbung mit irisierendem Glanz nach den Lateralseiten hin vorzüglich bewahrt hat; bei den Alkoholexemplaren dagegen ist die Farbe gleichmäßig schmutzig grau und der braune Fleck hebt sich nur schwach ab. Es ist also leicht möglich, daß dieses Merkmal allen *P. areolatus* zukommt, aber oft bei unvollkommener Konservierung übersehen wurde.

4. *Polypus pictus* Brock 1882 var. *fasciata* Hoyle 1886.

1882 *Octopus pictus* Brock, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVI, p. 603, T. 37.

1886 *Octopus pictus* var. *fasciata* Hoyle, l. c., p. 92, T. 8.

1905 *Polypus pictus* Hoyle, Ceph. In The fauna of Mald.-Laccad. Arch., vol. II, Suppl. 1, p. 979.

1 Exemplar: ♀. Fundort: Bei Aburatsubo.

Weitere Verbreitung: Australische, indomalayische Region.

Das Exemplar weicht von Hoyles Diagnose insofern ab, als das Pigment auf der Dorsalseite nicht mehr scharf in langgestreckte Bänder geteilt, sondern in eine ziemlich einheitliche dunkle Färbung verschmolzen ist. Jedoch liegen die merkwürdigen matt-

glänzenden opaken Streifen, die das Zentrum jener Bänder bei Hoyle bilden, auch hier langgestreckt und ziemlich unregelmäßig auf der Rückenseite, während die Arme in gleicher Weise dunkle Flecken tragen, in denen wiederum Ringe liegen, die rund bis langgestreckt und ebenfalls mattglänzend getönt sind. Die Haut ist nicht ganz glatt, sondern mit einzelnen regellos verstreuten Warzen besonders in der Nähe der Augen besetzt.

5. *Polypus punctatus* Gabb 1862.

1862 *Octopus punctatus* Gabb, Proc. Calif. Acad., vol. II, p. 170.

1886 *Octopus punctatus* Hoyle, l. c., p. 100, T. 5.

1897 *Octopus punctatus* Joubin, Obs. sur div. Céph. 2^e note. In Mém. de la soc. zool. de France, vol. X, p. 110, T. 9.

2 Exemplare: 1 ♂, 1 ♀. Fundort: Bei Aburatsubo (Doflein), Kamtschatka (Joub.).

Weitere Verbreitung: Indomalayische, kalifornische Region.

Die bedeutende Länge des Hektokotylus, der in ähnlicher Entwicklung nur noch bei *P. salutii* Vér. (s. Jatta 1896) vorzukommen scheint, und die Dimensionen der Arme sind so charakteristisch, daß ich diese Exemplare ohne Bedenken *P. punctatus* zuschreibe, obwohl die Warzen der schlaffen Haut so stark zurückgezogen sind, daß die typische Punktierung der Haut fast nur mit der Lupe zu erkennen ist. Der Hektokotylus gleicht der Abbildung Hoyles und erreicht bei weitem nicht die enorme Länge des Joubinschen Exemplars, bei dem er mehr als $\frac{1}{5}$ der gesamten Armlänge darstellt; vielleicht wäre die letztere Form, die von Kamtschatka stammt, doch als neue Art abzutrennen.

6. *Polypus dofleini* n. sp.

(Figur 1, 2, 10.)

1 Exemplar ♂. Fundort: Todohokke (Hokkeido). Vermerk: H. Sauter legit.

Der Körper ist oval, der Kopf kurz und breit. Die Arme sind etwa viermal so lang, als die ventrale Mantellänge, aber nicht ganz gleich an Größe, ihre Reihenfolge ist der Länge nach 2, 1, 3, 4. Die Umbrella ist zwischen allen Armen gut entwickelt, auch zwischen den Ventralarmen ist sie nur wenig kürzer, als zwischen den anderen. Sie reicht bis etwa zur 13. Saugnapfreihe jedes Armes, zieht sich aber als breiter, allmählich abnehmender faltiger Saum bis zur Nähe der Armspitzen. Die Saugnapfe stehen regelmäßig in zwei Reihen, nur die ersten drei oder vier vom Mundsaum aus ungeordnet einreihig; am größten sind ungefähr die achten bis zwölften Saugnapfpaare an jedem Arm. Der Hektokotylus bildet eine zusammengefaltete Rinne mit schwachen Querstreifen und einem kurzen zungenförmigen Gebilde an deren Anfang; längs des ganzen hektokotylisierten Armes ist der Außenrand der Umbrella durch Umfaltung zu einer Spermatophorenrinne gestaltet, die auch schwach gestreift ist und direkt in das hektokotylisierte Ende des Armes überleitet. Die Länge dieses Teils ist 20 mm bei einer Gesamtlänge des Armes von 320 mm. Der Trichter ist sehr kurz und erreicht kaum die Mitte der Umbrella der Baucharme. Die Rückenseite ist mit Falten und dazwischenliegenden Furchen ausgestattet, nach dem Kopf zu treten deutlicher einzelne Warzen auf, die in der Nähe des Auges zu großen Höckern werden; die Ventralseite dagegen ist ganz glatt.

Gesamtlänge des Körpers	570 mm
Körper vom Hinterende bis zum ventralen Mantelrand	100 "
Vom Hinterende bis zum Auge	130 "
1. Arm	links 400 mm rechts 380 "
2. "	" 430 " " 410 "
3. "	" 370 " " 320 "
4. "	" 350 " " 340 "
Länge der Umbrella vom Munde aus: zwischen den Dorsalarmlen	100 "
" " " " " " " " Seitenarmen	110 "
" " " " " " " " Ventralarmen	90 "

Die Bestimmung der Polypusarten und die Aufstellung neuer Spezies stößt auf große Schwierigkeiten, und ich kann nur Appellöf (1898) zustimmen, der vermutet, daß diese Gattung sich gerade in einer Periode großer Variabilität und einer Neubildung von Arten befindet. In diesem Sinne kann vielleicht auch die vorliegende Spezies als eine noch nicht konstant fixierte Variation angesehen werden; es scheint indessen vorläufig unmöglich, darüber mit Sicherheit zu entscheiden.

1826 *Octopus macropus* Risso, Hist. nat. Europ. méditerran., T. 4, p. 3.
 1838 *Octopus cuvieri* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 18, T. 1, 4, 24, 27.
 1886 *Octopus macropus* Hoyle, l. c., p. 95.
 1886 *Octopus cuvieri* Appellöf, l. c., p. 6, T. 1.
 1888 *Octopus macropus* Ortmann, l. c., p. 643, T. 21.
 1896 *Octopus macropus* Jatta, l. c., p. 117, T. 6, 23, 24.
 1897 *Octopus macropus* Joubin, l. c., p. 99.
 1904 *Polypus macropus* Hoyle, l. c., p. 195.

Weitere Verbreitung: Mittelmeer, Rotes Meer, indomalayische, australische, pazifische, westafrikanische Region.

Die beiden Exemplare, die aus verschiedenen Fängen stammen, sind in der Färbung stark verschieden, während Hektokotylistation, Armlänge und andere Merkmale übereinstimmen. Das eine ist hell weinrot ohne deutliche hellere Flecken, wie sie Jatta abbildet, das andere dagegen hat einen dunkeln, beinahe schwarzen Grundton, der am tiefsten auf der Dorsalseite ist. Er wird aber unterbrochen durch zahlreiche, gelbbraune Flecken, die am Kopf und den Armen ziemlich dicht stehen und besonders die Basis der Saugnäpfe hervortreten lassen, während sie auf dem Rücken mehr als langgestreckte helle Streifen erscheinen. Es scheint bei dieser Art überhaupt eine große Variabilität in der Färbung zu bestehen: schon d'Orbigny beschreibt Exemplare mit dambrett- und zebraähnlicher Musterung der Haut.

8. Jugendstadien von *Polypus*arten.

a) 12 Stück. Fundort: Bei Misaki 100 m tief, bei Jagoshima 150 m tief.

Die ventrale Mantellänge der Tiere ist 4 mm. Auffällig ist bei diesen Exemplaren die deutliche Ausbildung von vier Warzen an jedem Auge, die etwa auf eine Verwandtschaft mit *P. vulgaris* deuten könnten; auf Schnitten ergibt sich, daß an dieser Stelle die Drüsenzellen der Haut besonders dicht gehäuft sind. Der ganze Körper ist dicht mit Chromatophoren bedeckt, aber ohne Andeutung eines Augenflecks, wie er für *P. areolatus* und Verwandte typisch ist. Die Arme sind sehr kurz (3 mm) und gleich groß und mit einer starken Umbrella versehen.

b) 3 Stück. Fundort: Bei Misaki 35–50 m tief.

Die Größe der ventralen Mantellänge ist 6 mm. Der Körper ist fast völlig chromatinlos, ohne Andeutung von Warzen an den Augen. Die Armlänge ist etwa das anderthalbfache der Körperlänge. Vermerk der Etikette: „Im Leben völlig durchsichtig“.

c) 3 größere Exemplare. Fundort: Bei Misaki 45 m tief — Markt in Yokohama.

Die Mantellänge ist 9–10 mm. Bei dem einen Exemplar sind trotz der geringen Größe das zweite und das dritte Armpaar jederseits scheinbar schon einmal verloren gegangen und befinden sich auf einem frühen Stadium der Regeneration, während die unverletzten Armpaare ungefähr die doppelte Körperlänge besitzen. Auch die Arme des anderen Exemplares, soweit sie unverletzt sind, zeigen ähnliche Dimensionen. Höchst auffällig ist indessen die extreme Länge des zweiten Dorsalarms der linken Seite, der alle anderen Arme reichlich um das doppelte übertrifft. Für eine derartige asymmetrische, außerordentliche Ausbildung eines einzelnen Armes finde ich in der Literatur keine Belege. Abgesehen hiervon ähnelt das Exemplar *P. pusillus* Gould, besonders auch durch die großen Augen, ist aber nicht mit Sicherheit zu bestimmen.

2. Unterordnung: *Decapoda* Leach 1818.

1. Abteilung: *Myopsida* d'Orbigny 1845.

1. Familie: *Sepiolidae* Steenstrup 1861.

1. Gattung: *Euprymna* Steenstrup 1887.

Euprymna morsei Verrill 1881.

1881 *Inioteuthis morsei* Verrill, Ceph. N.-E. coast America. In: Trans. Conn. Ac., vol. V, p. 417.

1886 *Inioteuthis morsei* Hoyle, l. c., p. 112, T. 14.

1886 *Inioteuthis morsei* Appellöf, l. c., p. 15, T. 2, 3.

1888 *Inioteuthis morsei* Ortmann, l. c., p. 647, T. 21, 22.

1897 *Inioteuthis morsei* Joubin, l. c., p. 101.

1904 *Euprymna morsei* Hoyle, l. c., p. 26.

4 Exemplare: 3 ♀, 1 iuv. Fundort: Bei Misaki, bei Dzushi (80–150 m tief) (Doflein), Kobebai (Hoyle), Nagasaki (App. und Joub.), Tokiobai, Kadsiyama, Kagoshima (Ortm.).

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region.

Nach den Erörterungen von Hoyle (1904a) erscheint es begründet, unter dem von Steenstrup (1887) geprägten Namen Euprymna die frühere *Iniotheuthis morsei* und *Sepiola stenodactyla* Grant zu einer Gattung zu vereinigen, die nicht nur durch die breite Kopfnackenverbindung und die Tentakelkeule, sondern auch durch die Form der Hektokotylisation von *Sepiola* und *Iniotheuthis* abweicht.

2. Gattung: *Iniotheuthis* Verrill 1881.

Iniotheuthis japonica Verrill 1881.

1881 *Iniotheuthis japonica* Verrill, l. c., p. 417.

1888 *Iniotheuthis japonica* Ortmann, l. c., p. 647, T. 21, 22.

1897 *Iniotheuthis japonica* Joubin, l. c., p. 101.

5 Exemplare: 2 ♂, 2 ♀, 1 iuv. Fundort: Bei Aburatsubo, Eingang Urakanal (150 m tief) (Doflein), Tokiobai (Ortm.), Nagasaki (Joub.).

Verbreitung: Nur japanische Region.

Joubin in seiner Revision der Sepioliden (1902) stellt diese Art zu *Sepiola*. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen *Iniotheuthis* und *Sepiola* besteht nach Ausschaltung von *I. morsei* im Fehlen des Gladius bei erstgenannter Art. Indessen bezweifelt Ortmann mit Recht dessen Vorhandensein bei typischen *Sepiola*-arten; auch ich konnte bei mehreren Exemplaren von *S. rondeletii* trotz sorgfältiger Präparation keine Spuren eines solchen mehr nachweisen. Wenn dieses Merkmal als ein in Rückbildung befindlicher Teil mehr oder weniger bei Individuen derselben Art variiert, so bleiben außer geringfügigen Differenzen in der Hektokotylisation keine Unterschiede mehr übrig, und *Iniotheuthis* würde ganz in die ältere Gattung *Sepiola* einzubeziehen sein.

2. Familie: *Loliginidae* Steenstrup 1861.

1. Gattung: *Loligo* Schneider 1784.

1. *Loligo japonica* (Steenstrup) Hoyle 1886.

1886 *Loligo japonica* Steenstrup, MS. In Hoyle, l. c., p. 157, T. 24.

1 Exemplar: ♂. Fundort: Bei Aburatsubo (Doflein), Yokohama (Hoyle).

Verbreitung: Nur japanische Region.

2. *Loligo bleekeri* Keferstein 1866.

1866 *Loligo bleekeri* Keferstein, Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, Bd. III, p. 1402, T. 122, 127.

1886 *Loligo bleekeri* Appellöf, l. c., p. 31, T. 1.

4 Exemplare: 3 ♀, 1 ♂. Fundort: Bei Aburatsubo (Doflein), Nagasaki (App.), Tokio Fischmarkt (Zool. Mus. Leipzig, Ijima ddt.)

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region.

2. Gattung: *Sepioteuthis* Blainville 1825.*Sepioteuthis lessoniana* Férussac 1826.

- 1826 *Sepioteuthis lessoniana* Férussac in: d'Orbigny, Tabl. méth., Ann. Sc. nat., T. 7, p. 155.
 1839 *Sepioteuthis lessoniana* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 302, T. 1, 6.
 1886 *Sepioteuthis lessoniana* Hoyle, l. c., p. 151.
 1886 *Sepioteuthis lessoniana* Appellöf, l. c., p. 31.
 1888 *Sepioteuthis lessoniana* Ortmann, l. c., p. 657.

3 Exemplare: ♂. Fundort: Bei Aburatsubo (Doflein), Nagasaki (App.), Tokiobai, Kagoshima (Ortm.).
 Weitere Verbreitung: Indomalayische, neuseeländische, pazifische Region.

Die von Owen (1880) beschriebene Art *S. brevis* dürfte mit der obigen zu vereinigen sein. Das Typexemplar, das auch aus Japan stammt, weicht nur durch die relative Breite des Körpers und Schmalheit der Flossen ab, Merkmale, die auf dem Konservierungszustand und Alter des sehr großen, verstümmelten Tieres beruhen können.

3. Familie: *Sepiidae* Steenstrup 1861.1. Gattung: *Sepia* Linné 1758.1. *Sepia aculeata* van Hasselt 1834.

- 1834 *Sepia aculeata* van Hasselt MS. in: d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 287, T. 5, 25.

1 Exemplar: ♀. Fundort: Bei Misaki.

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region, atlantischer Ozean.

Bisher war diese Art nur aus dem indomalayischen Gebiet bekannt, während für die japanischen Meere die nahe verwandte *S. esculenta* von Hoyle (1886) beschrieben wurde. Das vorliegende Exemplar trägt entschieden die Merkmale von *S. aculeata*, die Ausbildung von Saugnäpfen an der Mundmembran und die starke kalkige Verhärtung des unteren Randes des inneren Conus der Schale; auch das Verhältnis des glatten zum gestreiften Teil der ventralen Schalseite ist das von d'Orbignys Abbildung.

Eine Form, von der nur der Schulp bekannt ist und die den beiden genannten Arten sehr ähnlich ist, wird von Pilsbry (1894) als *S. hercules* beschrieben; ihr Originalexemplar stammt ebenfalls von Japan.

2. *Sepia elliptica* Hoyle 1885.

- 1885 *Sepia elliptica* Hoyle, Diagnoses II. In: Ann. and Mag. nat. hist., vol. XVI, p. 189.
 1886 *Sepia elliptica* Hoyle, l. c., p. 131, T. 19.
 1888 ? *Sepia hoylei* Ortmann, l. c., p. 650, T. 22, 23.

3 Exemplare: ♀. Fundort: Bei Misaki.

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region.

Ich kann die Identität von *S. hoylei* Ortm. mit *S. elliptica* Hoyle nicht mit voller Sicherheit behaupten, da ich die Beschaffenheit der Saugnäpfe der ersteren im Straßburger Museum nicht nachprüfen konnte. Jedenfalls ist das Hauptmerkmal der *S. hoylei*, die polygonale Begrenzung des gestreiften Schulpteils, hinfällig; bei dem kleinsten von mir untersuchten Exemplar fand sich allerdings eine derartige Erscheinung, bei den größeren

reifen Tieren dagegen waren die stumpfen Winkel der Grenzlinie ganz verschwunden, und an ihre Stelle war der typische wellenförmige Kontur getreten. Ebenso wie dieses Merkmal scheint mir auch die geringe Ausbildung des Spermatophorenpolsters, die Ortmann hervorhebt, nur in dem unreifen Zustand seiner Exemplare begründet zu sein, da die größeren Tiere der Dofleinschen Sammlung auch hierin vollkommen normal beschaffen sind. Die Bezahnung der Saugnäpfe an den sessilen Armen ist bei letzteren nicht vorhanden, der isolierte Hornring ist vielmehr am Rande ganz glatt, wie bei den entsprechenden Näpfen anderer Sepien; es kann immerhin auch eine Mißdeutung bei Ortmann vorliegen, da die Papillen des den Ring umgebenden Papillarfeldes von der Seite gesehen den Rand als feine Zähnen zu überragen scheinen. Die Hornringe der Tentakelsaugnäpfe erweisen sich auch bei meinen Exemplaren unter starker Lupenvergrößerung als fein gezähnt, während Hoyle den Ring der *S. elliptica* als glattrandig beschreibt, ohne ihn indessen abzubilden.

3. *Sepia lorigera* n. sp.

(Fig. 3, 4, 11—14.)

3 Exemplare: ♂. Fundort: Bei Misaki.

Diese neue Art unterscheidet sich von allen bisher bekannten Sepien durch die außergewöhnliche Verlängerung des ersten Armpaares, die bei dem kleinsten, noch unreifen Exemplar gering, bei den beiden ausgewachsenen sehr bedeutend ist.

Der Körper ist länglich, das Verhältnis der Länge zur Breite etwa 5:2. Die Flossen beginnen etwa 5 mm hinter dem Mantelrand und verbreitern sich nach hinten etwas, um schließlich am Hinterende wieder verschmälert zusammenzustößen. Der dorsale Mantelrand springt stark vor, der ventrale Teil ist unter dem Trichter eingebuchtet. Der Trichter erreicht nicht ganz die Grube zwischen den beiden Ventralarmen. Trichterorgan und Mantelschließapparat sind in der für *Sepia* typischen Weise entwickelt. Die Reihenfolge der Arme ist der Länge nach: 1, 2, 4, 3. Das erste Armpaar ist mehr oder weniger stark zu dünnen peitschenförmigen Gebilden verlängert, die etwa 3—5 mal so lang sind, als das dritte und vierte Armpaar. Die Saugnäpfe stehen an der Basis des ersten Armpaares ebenso in vier Reihen und haben dieselbe Größe, wie an den anderen Armen; allmählich werden sie kleiner und nehmen an Zahl ab, in dem Maße, als der Arm von beiden Seiten komprimiert und immer schmaler und dünner wird. Schließlich schwindet die Fläche, die die Saugnäpfe zu tragen pflegt, ganz, die beiden Säume von beiden Seiten (die sogenannten Schutzmembranen) legen sich aneinander und laufen zusammen bis zum Ende des Armes, wo sie noch einmal eine bedeutende Breite erreichen. Auch das zweite Armpaar ist gegenüber dem dritten und vierten stark verlängert und in eine fadenförmige Spitze ausgezogen, an der keine Saugnäpfe mehr stehen. Die beiden ventralen Armpaare sind ziemlich gleich, das vierte stark seitlich komprimiert und mit einer scharf hervortretenden Flossenmembran versehen. Die Saugnäpfe der sessilen Arme stehen ursprünglich, besonders deutlich an dem jüngsten Exemplar in vier Reihen, bei den erwachsenen Exemplaren ist besonders an den Dorsalarmlen die Ordnung durch die seitliche Zusammenpressung so gestört, daß keine Reihen mehr zu erkennen sind. Die Saugnäpfe besitzen eine weite runde Öffnung, die von dem ungezähnten Hornring umschlossen wird. Hektokotyliert ist nicht die Basis, sondern die Spitze des linken Baucharms, ungefähr von der 15. Saugnapfreihe an: die Näpfe schwinden größtenteils, an ihre Stelle treten quergestellte ungefähr parallele Leisten,

zwischen denen nach der Spitze zu nur noch ganz kleine Saugnäpfe verstreut stehen. Die Tentakelarme betragen ungefähr $\frac{2}{3}$ der ventralen Mantellänge und sind schwach dreikantig; die Keule ist verbreitert, ungefähr doppelt so lang als breit, mit deutlicher Flossenmembran und Schutzsäumen der Saugnäpfe versehen. Diese stehen in 4—5 undeutlichen Reihen, in der Mitte vier besonders große, daneben etwa zehn von mittlerem Umfang, die übrigen ziemlich zahlreich am Rande und an der Spitze der Keule. Der Hornring der großen und mittleren Saugnäpfe ist glatt, der der kleinen mit vielen, feinen Zähnen ausgestattet (hierzu Fig. 12—14).

Die Umbrella ist unbedeutend, zwischen dem ersten und zweiten und zweiten und dritten Armpaar relativ am größten. Die Buccalmembran trägt sieben Zipfel und Bindungen nach der Basis der Arme; die äußere Labialmembran ist dünn, die innere dick und papillös.

Der Schulp ist lang lanzettförmig, nach hinten stark verschmälert. Ein schmaler horniger Rand umgibt ihn ganz; er ist in der Mitte ziemlich breit und bildet am Hinterende einen halbkreisförmigen äußeren Konus. Die Ventralseite ist schwach gewölbt, mit einer seichten Längsfurche in der Medianlinie ausgestattet. Das Verhältnis des glatten ungestreiften Teils zur ganzen Schalenlänge (Index Hoyles) ist 38,5/100. Der innere Konus ist nicht sehr spitz, nach vorn nicht ganz bis zur Mitte der Ventralseite ausgedehnt. Die Dorsalseite ist von dem hornigen Rand, der ihr breit aufliegt, begrenzt; das zwischen beiden Hornleisten gelegene kalkige Stück ist mit groben punktförmigen Granulationen bedeckt und bildet in der Mittellinie eine stark vorgewölbte Leiste, die jederseits von einer Furche abgegrenzt wird. Der Dorn ist stark und gerade, nicht nach hinten geneigt (Fig. 11).

Die Haut ist glatt, nur am dorsalen Seitenrand beim Übergang in die Flossen liegen jederseits mehrere langgestreckte Falten, die keine zufälligen Kontraktionserscheinungen sein können, da sie regelmäßig angeordnet sind und an verschiedenen Exemplaren in gleicher Zahl erscheinen. Die Farbe der Dorsalseite ist dunkelrot; über den Rücken laufen vom Hinterende ausgehend mehrere blaue Striche, die sich auf den Kopf und über ihn hinaus auf den Rücken des ersten bis dritten Armpaares fortsetzen (durch die Konservierung in Alkohol sind diese Streifen allmählich fast geschwunden). Die Ventralseite ist hellgelb mit einzelnen roten Chromatophoren; jederseits am Außenrand erstreckt sich parallel den Flossen eine breite, dunklere bandartige Zone (Fig. 4).

Maße eines großen Exemplares:

Gesamtlänge des Körpers	585 mm
Vom Hinterende bis zur Spitze des dorsalen Mantelrands	235 "
Ventrale Mantellänge	195 "
Größte Körperbreite	80 "
Flossenbreite	12 "
Länge des Tentakelarms	130 "
Länge des ersten Armpaares	350 "
" " zweiten "	80 "
" " dritten "	60 "
" " vierten "	65 "

4. *Sepia peterseni* Appellöf 1886.1886 *Sepia peterseni* Appellöf, l. c., p. 23, T. 2, 3.

3 Exemplare: ♂. Fundort: Bei Misaki (Doflein), Nagasaki (App.), Tokio Fischmarkt (Zool. Mus. Leipzig, Ijima ddt.).

Verbreitung: Nur japanische Region.

5. *Sepia tokioensis* Ortmann 1888.1888 *Sepia tokioensis* Ortmann, l. c., p. 653, T. 23.

3 Exemplare: ♀. Fundort: Bei Misaki (Doflein), Tokiobai (Ortm.).

Verbreitung: Nur japanische Region.

Die Exemplare zeigen vorwiegend Eigentümlichkeiten der *S. tokioensis*, besonders die Anordnung der verschiedenen großen Saugnäpfe der Tentakelkeule und die Längenverhältnisse der Arme; dagegen spricht der Index des glatten Teiles der ventralen Schulpseite mehr für *S. andreanoides* Hoyle; er ist 28—30, während Ortmann 36—40 als typische Indexzahl angibt. Es ist fraglich und wäre an einem größeren Vergleichsmaterial nachzuprüfen, ob die Indexziffer überhaupt in der Tat ganz konstant für eine jede Art und unbeeinflusst von Alter und Geschlecht der Tiere ist.

6. *Sepia appellöfi* n. sp.

(Fig. 8, 15—18.)

1 Exemplar: ♀?. Fundort: Bei Misaki.

Der Körper ist nicht sehr gestreckt, kaum doppelt so lang als breit, nach hinten allmählich verschmälert, die Flossen haben eine nur geringe, gleichbleibende Breite. Sie setzen nahe hinter dem Mantelrand an und treffen am Hinterende des Körpers nicht mehr ganz zusammen. Der Mantelrand springt dorsal vor und ist ventral unter dem Trichter etwas eingebuchtet. Der Trichter ist breit und kurz und reicht nur bis zur mittleren Höhe der Augen (Fig. 8, 15).

Die Arme sind ziemlich gleich lang, in der Reihenfolge 4, 3 (2, 1), ihre Spitzen sind schlank und ohne auffällige Schutzsäume. Alle Arme sind seitlich etwas zusammengedrückt und auf der Rückenseite kantig, aber ohne deutliche Flossensäume. Die Saugnäpfe sind kurz gestielt, in vier Reihen angeordnet, die am ersten Dorsalpaar nur undeutlich zu erkennen sind. Die Hornringe der Näpfe sind ungezähnt, das den Rand umgebende Feld ist polygonal gefurcht, wobei auf jedem Polygon eine kleine Papille steht. Der Hektokotylus ist unbekannt, da das einzige Exemplar ein noch unreifes, weibliches Tier zu sein scheint. Die Umbrella ist nur schwach entwickelt; die Buccalmembran zeigt nur undeutlich sieben Zipfel, die Labialmembranen sind typisch, die äußere dünnhäutig, die innere dick und papillös. Die Tentakelarme sind ziemlich dreimal so lang wie die sessilen und haben einen drehrunden Stiel. Die Keule trägt einen schwachen Flossensaum, sie ist abgeplattet und über doppelt so lang als breit. Ihre Saugnäpfe sind sehr klein und ganz gleichförmig, sie stehen in etwa acht Reihen und haben eine schwache Schutzmembran an den Seiten der saugnapftragenden Fläche. Der Hornring ist, wenn man ihn isoliert, glatt und ohne Zähne; er ist wie derjenige der sessilen Arme umgeben von einer Papillazone, deren Papillen von der Seite gesehen, den Rand des Ringes überragen und dadurch kleine Zähnchen vortäuschen (Fig. 17, 18).

Der Schulp ist lanzettförmig, verhältnismäßig breit und nach hinten verschmälert. Die größte Breite verhält sich zur Länge wie 28:100. Ein schmaler horniger Rand umrahmt den ganzen Schulp und verbreitert sich nach hinten zu einem halbkreisförmigen äußeren Konus; der innere Konus ist ziemlich stumpf. Die Ventralseite trägt eine schwache mediane Furche. Der Index des glatten Teils ist 37. Die Rückenseite ist von dem breiten Chitinrand umrahmt, der dazwischenliegende kalkige Teil trägt feine Granulationen; in der Mitte läuft eine hervortretende Längsleiste mit einer schwachen Furche auf jeder Seite. Der Dorn ist stark, kurz und etwas nach hinten gerichtet (Fig. 16).

Die Haut ist glatt, dorsal schmutzig dunkelrot, am Kopf bläulich, während auf dem gelben Grunde der Bauchseite purpurrote Chromatophoren verstreut sind, die nur am Rande dicht stehen.

Diese Art steht den anderen Formen, die weiter unten als *S. andreana*-Gruppe zusammengefaßt werden (s. p. 17), nahe, unterscheidet sich aber durch die relativ große Breite des Körpers und des Schulps, sowie durch die große Zahl gleichartiger Saugnäpfe auf der Tentakelkeule.

Maße:

Gesamtlänge (ohne Tentakelarme)	90 mm
Hinterende bis zum dorsalen Mantelrand	77 "
" " " ventralen "	53 "
Größte Körperbreite	35 "
Flossenbreite	3 "
Länge des Tentakelarms	63 "
Länge des ersten Armpaares	21 "
" " zweiten "	21 "
" " dritten "	22 "
" " vierten "	24 "

7. *Sepia misakiensis* n. sp.

(Fig. 5, 6, 19—22.)

2 Exemplare: 1 ♂, 1 ♀? Fundort: Bei Misaki. Eingang Uragakanal (135 m tief).

Der Körper ist länglich, mehr als doppelt so lang wie breit und hinten verschmälert. Die breiten Flossen stoßen am Hinterende gerade noch zusammen. Der Mantelrand ist dorsal vorgewölbt, ventral unter dem Trichter leicht eingebuchtet. Der Trichter ist breit und reicht nicht bis zum Zwischenraum der Ventralarme (Fig. 5, 6).

Die Arme sind fast ganz gleich, nur das erste Paar etwas länger, die Reihenfolge ist also 1 (2, 3), 4. Während bei *S. tokioensis* die Arme dorsal abgerundet sind, zeigen sie sich bei der vorliegenden Form stark seitlich zusammengedrückt und daher mit einer scharfen Kante versehen, die außer beim zweiten Paar einen deutlichen Flossensaum trägt. Alle Arme haben gut entwickelte Schutzmembranen, die beim ersten Paar besonders stattlich sind, so daß sie an der hakenförmig gekrümmten Spitze wie die Ränder eines Löffels gegeneinander gebogen sind (Fig. 20). Die Saugnäpfe stehen in vier undeutlichen Reihen; ihr Hornring hat keine Zähne und ist von einer gefelderten Zone umgeben. Die Hektokotylisation ist noch nicht deutlich ausgebildet; sie scheint in einer Verminderung der Saugnäpfe am Grunde des vierten linken Armes zu bestehen. Die Umbrella ist schwach entwickelt, die Mundmembranen zeigen die typische Form. Die Tentakelarme sind kürzer

als die Mantellänge und besitzen undeutlich dreikantige Gestalt. Die längliche Keule ist dreimal so lang als breit und hat Flossensaum und Schutzmembranen; die Saugnäpfe stehen in vier bis fünf Reihen, von ihnen treten in der Mitte fünf besonders große hervor. Diese letzteren haben einen nicht gezähnten, aber unregelmäßigen Rand; bei den übrigen trägt er zahlreiche feine Zähne (Fig. 21, 22).

Der Schulp ähnelt dem der vorigen Art, ist jedoch schlanker und schmal lanzettlich; der Index ist 38. Die Medianleiste der Rückenseite tritt schwach hervor; die Granulation ihres kalkigen Teils ist kaum wahrnehmbar (Fig. 19).

Die Haut ist glatt bis auf drei bis vier schwache Längsfalten jederseits auf der Dorsalseite am Ansatz der Flossen. Die Farbe (besonders schön bei einem in Formol konserviertem Exemplar) ist ein zartes Rosa; an der Dorsalseite des Kopfes ziehen sich feine irisierende Streifen hin; die Flossen sind heller als der übrige Körper. Das in Alkohol konservierte Exemplar ist schmutzig grau, ventral heller.

Die Art steht *S. tokioensis* nahe und brauchte vielleicht nur als Variation derselben aufgefaßt zu werden, da die Proportionen des Schulp und die Saugnäpfe der Tentakelkeule völlig übereinstimmen. Der Vergleich mit Ortmanns Typexemplaren zeigte mir jedoch so deutliche Unterschiede in der Form der sessilen Arme, hauptsächlich auch in der verschiedenen Gestaltung der Flossensäume und Schutzmembranen, daß mir die Abtrennung einer neuen Art berechtigt schien. Erst eine genauere Kenntnis der Variabilität dieser Charaktere und ihrer eventuellen Abhängigkeit von der Konservierung würde vielleicht zu einer Vereinigung der Formen führen.

Maße des Exemplares:

Gesamtlänge (ohne Tentakelarme)	92 mm
Hinterende bis dorsaler Mantelrand	65 "
" " ventraler "	58 "
Größte Breite	30 "
Flossenbreite	6 "
Länge des Tentakelarms	67 "
Länge des ersten Armpaares	28 "
" " zweiten "	25 "
" " dritten "	25 "
" " vierten "	24 "

8. ? *Sepia kubiensis* Hoyle 1885.

1885 *Sepia kubiensis* Hoyle, l. c., p. 195.

1886 *Sepia kubiensis* Hoyle, l. c., p. 142, T. 18.

1886 *Sepia kubiensis* Appellöf, l. c., p. 20, T. 3.

1888 *Sepia kubiensis* Ortmann, l. c., p. 654.

1 Exemplar: (Geschlecht?). Fundort: Bei Misaki (Doflein), Kobebai (Hoyle), Nagasaki (App.), Maizuru, Tokiobai, Kadsiyama, Kagoshima (Ortm.).

Weitere Verbreitung: Indomalayische, pazifische Region.

Das Exemplar weicht von Hoyles Beschreibung durch die größere Länge der Tentakel ab, die hier die Körperlänge übertreffen, auch ist der Kopf nicht so kurz und breit, wie bei Hoyle. Da indessen die Saugnäpfe und ihre Bezeichnung und die Gestalt der Schale gar keine Unterschiede darbieten, stelle ich das noch sehr unreife Tier zu *S. kubiensis*.

9. Jugendstadien von *Sepia* sp.

2 junge Exemplare: (Geschlecht?). Fundort: Bei Aburatsubo.

Die beiden Tiere, deren ventrale Mantellänge 27 bzw. 40 mm beträgt, gehören jedenfalls zu einer der letztgenannten *Sepia*-Arten, sind aber bei der undeutlichen Ausbildung verschiedener, systematisch wichtiger Charaktere nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Ihr Schulp weist jedenfalls bestimmt auf die im folgenden beschriebene Gruppe hin. Das größere Exemplar zeigt vier bis fünf größere Saugnäpfe auf der Tentakelkeule und hat ziemlich gleichlange Arme; sein Schalenindex ist etwa 40; alle diese Punkte würden am ehesten auf *S. kubiensis*, *tokioensis* oder *misakiensis* deuten. Bei dem kleineren Stück ist das erste und vierte Armpaar besonders fein fadenförmig ausgezogen und daher etwa noch einhalbmal länger als die anderen; die Saugnäpfe der Keule scheinen gleich zu sein und in vier Reihen zu stehen, wodurch eine Identität mit *S. andreanoides* Hoyle am wahrscheinlichsten wird.

Alle hier aufgeführten *Sepia*-Arten mit Ausnahme von *S. aculeata* und *S. elliptica* lassen sich wegen ihrer vielfachen Übereinstimmungen zu einer Gruppe zusammenfassen, die ich der Kürze wegen nach der ältesten, vollständig beschriebenen Form als *andreana*-Gruppe bezeichnen möchte. Das wesentlichste Merkmal ist die schmale, lanzettliche Schale, die sich nach hinten zu sehr stark verjüngt und in einen meist sehr spitzen Dorn ausläuft; direkt vor dessen Ansatzstelle verbreitert sie sich noch einmal, indem sich der schmale hornige Rand, der die ganze Schale umgibt, beiderseits flügelartig ausbuchtet. Die beiden Flügel verschmelzen in der Mediane, bilden eine halbkreisförmige Begrenzung und stellen dadurch den konkaven, äußeren Konus dar, der nur an der Peripherie rein hornig, im übrigen von Kalk überlagert ist. Ihm entspricht, mehr nach innen, der innere Konus, der von zwei schmalen kalkigen Leisten begrenzt wird, die sich am Hinterende vor dem äußeren Konus zu einem spitzen Winkel vereinigen; sie laufen von etwa der Mitte der Schale an längs des gestreiften Teils und nehmen nur ganz allmählich nach hinten an Stärke zu. Hand in Hand mit der außerordentlichen Verschmälerung der Schale geht eine entsprechende Längsstreckung des ganzen Körpers, die der Mehrzahl der hierher gehörigen Arten eine an *Loligo* erinnernde schlanke Gestalt verleiht.

De Rochebrune, der in seiner Monographie der Sepiaden (1884) eine neue systematische Gruppierung auf Grund der Gestalt des Schulp versucht hat, trennt die Arten der geschilderten Form als Gattung *Doratosepion* ab; er nennt als damals bekannte Spezies: *Sepia andreana* Steenstrup, *S. elongata* d'Orbigny und *S. trygonina* de Rochebrune. Von dem hier bearbeiteten Material gehören zu dieser Gruppe: *S. tokioensis*, *S. peterseni*, *S. kubiensis*, *S. lorigera*, *S. appellöfi* und *S. misakiensis*. Dazu kommen ferner aus dem Challenger-Werk *S. andreanoides* und *S. kiensis*. Mit einigem Bedenken stelle ich auch *S. burnupi* Hoyle (1903) hierher; leider ist die Mehrzahl der Typexemplare — nur die Schale dieser Art ist bekannt — verletzt und läßt gerade das Hinterende mit dem äußeren und inneren Konus nur an den kleinsten Exemplaren erkennen. Die genannten zwölf Formen bilden eine in sich gut abgeschlossene Gruppe innerhalb der Gattung; die ihnen am nächsten stehenden Arten dürften wohl diejenigen sein, die de Rochebrune wegen der

gestreckten rhombischen Form des Schulpes als Rhombosepion zusammenfaßt; von ihnen zeigt besonders *S. elegans* noch eine Andeutung der Flügel des äußeren Konus, die den übrigen Spezies der Gruppe (z. B. *S. capensis*, *S. rupellaria*) abzugehen scheint.

Außer der Form des Schulpes und dem länglichen Körper lassen sich noch folgende gemeinsame Punkte der andreana-ähnlichen Arten aufstellen: die Flossen setzen etwas hinter dem Mantelrand an und verlaufen gleichmäßig bis zum Hinterende, wo sie schmal werden und kaum miteinander zusammenstoßen. Der Mantelrand springt dorsal stark vor und ist ventral unter dem Trichter etwas eingebuchtet. Die sessilen Arme tragen ursprünglich vier Reihen von Saugnäpfen, nur bei *S. andreana* sollen sie in zwei stehen; alle Arten neigen mehr oder weniger zur Verschmälerung der Armspitzen; sie werden schlank fadenförmig ausgezogen, gleichzeitig nehmen die Saugnäpfe an Zahl und Größe ab. Die Umbrella ist schwach, die Buccalmembran hat sieben Zipfel und ist bei dem Weibchen zu einem Spermatophorenpolster umgestaltet. Die Hektokotylisation ist nur von wenigen Formen bekannt. Bemerkenswert ist immerhin, daß da, wo sie am deutlichsten ist, z. B. bei *S. lorigera* und *S. andreanoides*, die Spitze des linken vierten Armes charakteristische Modifikationen erleidet, während es bei anderen Sepien, so denen des Mittelmeeres (s. Jatta, 1896), die Basis desselben Arms ist, an der eine Veränderung durch Wegfall der Saugnäpfe und Auftreten von Querfurchen stattfindet.

Die meisten Arten der andreana-Gruppe gehören der japanischen oder der benachbarten indomalayischen Region an; nur *S. trygonina* und *S. elongata* sind aus dem roten Meer und *S. burnupi* von der Küste Südafrikas verzeichnet.

Am auffälligsten sind wohl die Arten, die ein Armpaar in einer die anderen weit überragenden Weise verlängert haben. Es handelt sich dabei um das erste und zweite Armpaar: bei *S. lorigera* zeigt das erste die extremste Verlängerung und ist drei- bis fünfmal so lang als die kürzeren sessilen Arme bzw. $1\frac{1}{2}$ mal so lang als die Mantellänge; das zweite Paar ist im Vergleich dazu weniger ansehnlich, nur $1\frac{1}{2}$ mal so lang als das dritte und vierte, die ihrerseits untereinander ziemlich gleich sind. Bei *S. andreana* und *S. peterseni* ist das zweite Armpaar bei weitem das längste; bei jener erreicht es nur das doppelte, bei dieser nahezu das zehnfache der anderen Armlängen; bei *S. peterseni* ist auch das erste Paar etwas, allerdings relativ unbedeutend, verlängert. Im allgemeinen scheinen die Dimensionen dieser Arme recht veränderlich, da sie bei gleich großen erwachsenen Exemplaren in ziemlich weiten Grenzen schwanken (s. die beiden Exemplare von *S. lorigera* Fig. 3 und 4). Immerhin darf man die Variabilität kaum für so bedeutend ansehen, daß etwa *S. peterseni* und *S. andreana* als Variationen einer Art gelten könnten. Über die biologische Bedeutung dieses auffälligen Merkmals lassen sich, solange Beobachtungen am lebenden Material fehlen, nur unsichere Vermutungen äußern: bei der außerordentlichen Schmalheit der Arme und der völligen Abwesenheit der Saugnäpfe an den geißelförmigen Spitzen kann kaum daran gedacht werden, daß sie eine größere Beute umgreifen und festhalten können. Es wäre allerdings denkbar — eine Vermutung, die Herr Professor Appellöf mir gegenüber mündlich aussprach — daß die Spitzen der Arme der *S. lorigera* mit ihren breiten Säumen kleinere flottierende Organismen von beiden Seiten zwischen sich fassen und in die Nähe des Mundes heranziehen. Ferner ist es möglich, daß sie durch wiederholte Bewegung in gleicher Richtung einen Wasserstrom nach der Mundöffnung hervorrufen können, durch den kleinere Organismen aus einem weiteren Bereich dem

Munde zugeführt werden würden. Auffällig ist die Tatsache, daß nicht nur alle von mir untersuchten Exemplare von *S. lorigera* und *S. peterseni* Männchen sind, sondern daß auch Appellöf und Steenstrup (1875) bei ihrem Material nicht mit Sicherheit Weibchen fanden. Sollte sich das Vorhandensein stark verlängerter Arme als ein sekundärer Geschlechtscharakter erweisen, so würde die Bedeutung nicht in einer der Hektokotylisation ähnlichen Funktion zu suchen sein, da ja, wenigstens bei *S. lorigera*, der vierte linke Arm hektokotylisiert ist. Wahrscheinlicher wäre es, daß der Begattung Kämpfe und Liebesspiele vorausgehen, wobei, wie bei anderen Cephalopoden, die Arme in Aktion treten; schon Appellöf (1886) äußert eine dahinzielende Vermutung. Eine Bestätigung dieser Hypothese würde für die Systematik insofern wichtig sein, als kurzarmige Formen vielleicht als Weibchen von langarmigen männlichen Tieren erkannt werden würden.

Im folgenden seien die zwölf Formen der andreana-Gruppe in einer Tabelle nebeneinander gestellt; als Unterscheidungsmerkmal dienen der Index des glatten Teils, sowie das Verhältnis von Breite und Länge der Schale, ferner die Dimensionen der sessilen Arme, die Ausbildung ihrer Saugnäpfe und Säume, schließlich die Größe, Bezahnung und Anordnung der Tentakelsaugnäpfe. Die Maße sind, wo mir keine Exemplare zur Verfügung standen, von den Abbildungen der Autoren entnommen.

I. Nur der Schulp bisher bekannt.

1. Schulp sehr schlank, Breite:Länge = 15:100. Index etwa 24. Dorn lang und spitz, schwach rückwärts gebogen. *S. elongata* d'Orbigny.

2. Ebenfalls sehr schlank, Breite:Länge = 13,5:100, aber am Vorderende mehr abgestumpft. Index etwa 20; scharfe Medianlinie auf der Ventralseite, breiter äußerer Konus. Dorn wie bei 1. *S. trygonina* de Rochebrune.

3. Schulp etwas breiter, Breite:Länge = 18:100. Index 34—46; innerer Konus auffällig schwach entwickelt. Dorn spitz, konisch, nach der Rückenseite gebogen. *S. burnupi* Hoyle.

Die drei genannten Formen können nur als provisorisch gelten; ein Vergleich der Typexemplare mit vollständiger bekannten Tieren würde vielleicht die Identität einzelner Arten ergeben.

II. Auch die Weichteile des Tieres bekannt.

1. Ein Armpaar auffällig verlängert.

a) 1. Armpaar lang fadenförmig, drei- bis fünfmal so lang als die anderen, Saugnäpfe in vier Reihen, nach der Spitze allmählich schwindend; Säume gut entwickelt, an der Spitze verbreitert. Die anderen Arme kürzer; Reihenfolge: 1, 2 (3, 4), alle seitlich komprimiert, nur am vierten ein Flossensaum. Saugnäpfe der Tentakelkeule in 4—6 Reihen, in der Mitte vier große und zehn mittlere; nur der Hornring der kleinen spitz gezähnt. Schulp: Breite:Länge = 23:100, Index 38,5. *S. lorigera* n. sp.

b) 2. Armpaar verlängert:

aa) nur doppelt so lang als die übrigen sessilen Arme; Reihenfolge: 2, 1 (3, 4); Saugnäpfe in zwei Reihen. Schale: Breite:Länge = 21:100, Index 33. *S. andreana* Steenstrup.

bb) bis zu zehnmal so lang, als die übrigen Arme, nach der Spitze fadenförmig verschmälert, wobei die Saugnäpfe schwinden und die Schutzmembranen sich aneinander legen. Reihenfolge: 2, 1, 4, 3. Saugnäpfe in vier mehr oder weniger deutlichen Reihen. Tentakelkeule mit 5—6 Reihen von Saugnäpfen, darunter fünf bis sechs größere; Hornring bei allen ungleich gezähnt. Schale: Breite:Länge = 16:100, Index 30. *S. peterseni* Appellöf.

2. Sessile Armpaare annähernd gleich, mit vier Reihen von Saugnäpfen.

a) Saugnäpfe der Tentakelkeule in 3—5 Reihen. An Größe ziemlich gleich, keine besonders hervortretend.

aa) Saugnäpfe des Tentakelarmes klein, völlig gleich, in 3—5 Reihen, ihr Hornring fein gezähnt. Sessile Arme ziemlich gleich, Reihenfolge: 1, 2, 3, 4; im Querschnitt rund, nur der vierte etwas abgeplattet. Schale: Breite:Länge = 27,5:100. Index 28—30. *S. andreanoides* Hoyle.

- bb) Tentakelsaugnapfe in 4—5 Reihen, nach dem inneren Rand zu etwas breiter. Zähne spitz, in geringer Anzahl. Sessile Arme fast gleich, Reihenfolge: 4, 3, 2, 1; konisch, dorsal abgerundet, nur das vierte Paar seitlich abgeplattet. Schale: Breite:Länge = 27,5:100. Index 40. *S. kiensis* Hoyle.
- b) Saugnapfe der Tentakelkeule in 3—6 Reihen, von ihnen immer drei bis fünf durch ihre Größe die anderen überragend.
- aa) Sessile Arme sehr kurz, weniger als $\frac{1}{3}$ der Körperlänge. Reihenfolge: 2, 4, 1, 3 (bei Ortmann das vierte am längsten). Nur das vierte Paar mit einer Kante. Saugnapfe nicht überall vierreihig, besonders dorsal scheinbar nur in zwei Reihen. Auf der Tentakelkeule fünf Reihen von Näpfen, fünf bis sechs besonders große am inneren Rand; alle Ringe mit Zähnen. Schale: Breite:Länge = 20:100. Index 36—38. *S. kobeensis* Hoyle.
- bb) Sessile Arme länglich, fast halb so lang wie die Mantellänge, ziemlich gleich. Reihenfolge: (1, 4), (2, 3); dorsal abgerundet, nur das vierte Paar mit Flossensaum an der Kante. Saugnapfe der Tentakelkeule in 3—4 Reihen, in der Mitte drei bis vier besonders große. Hornring der letzteren stumpfkantig, der kleinen fein gezähnt. Schale: Breite:Länge = 20:100. Index 36—40. *S. tokioensis* Ortmann.
- cc) Sessile Arme so lang, wie bei der vorigen Form. Reihenfolge: 1, 2, 3, 4, aber bei allen eine scharfe dorsale Kante. Schutzsäume der Saugnapfe gut entwickelt, besonders beim ersten Paar. Saugnapfe der Tentakelkeule in 4—5 Reihen, in der Mitte fünf besonders große. Hornring der großen unregelmäßig kantig, der kleinen fein gezähnt. Schale: Breite:Länge = 21:100. Index 38. *S. misakiensis* n. sp.
- c) Saugnapfe der Tentakelkeule in etwa acht Reihen, sehr klein, gleich, ohne deutliche Bezeichnung. Sessile Arme kurz, nur etwa $\frac{1}{3}$ der Mantellänge, dorsal gekielt, aber ohne Flossensaum. Reihenfolge: 4, 3, (2, 1), aber ziemlich gleich. Schale relativ breit: Breite:Länge = 28:100. Index 37. *S. appellöfi* n. sp.

2. Gattung: *Sepiella* Gray 1849, Steenstrup 1880.

1. *Sepiella maindroni* de Rochebrune 1884.

1884 *Sepiella maindroni* de Rochebrune, Monogr. Sépiad. In: Bull. soc. philomath. Paris (7), vol. VIII, p. 89.

1886 *Sepiella maindroni* Hoyle, l. c., p. 149, T. 22.

1 Exemplar: ♂. Fundort: Bei Aburatsubo (Doflein). Inneres japanisches Meer (Hoyle), Tokio Markt (Zool. Mus. Leipzig, Ijima ddt.).

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region.

(2. *Sepiella curta* Pfeffer 1884).

1884 *Sepiella curta* Pfeffer, Ceph. Hamb. Mus. In: Abh. Naturw. Ver. Hamburg, Bd. VIII, 1, p. 13, T. 16.

2 Exemplare: ♀. Fundort: Singapore (Markt).

Weitere Verbreitung: Indomalayische Region.

Ich führe diese Art in Klammern an, da sie nicht zur japanischen Fauna gehört. Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, ob sie etwa mit *S. inermis* van Hasselt zu vereinigen ist, die aus dem indomalayischen und japanischen Gebiet bekannt ist; der einzige Unterschied beruht im Hornring der Saugnapfe der sessilen Arme; nach der Abbildung bei d'Orbigny-Férussac ist er an seinem höheren Rande mit scharfen Zähnen besetzt, während er beim vorliegenden Exemplar zwar nicht völlig glatt ist, aber doch der Zähne ganz ermangelt.

2. Abteilung: *Oigopsida* d'Orbigny 1839.Familie: *Ommastrephidae* Gill 1871.1. Gattung: *Ommastrephes* d'Orbigny 1835.(Loligo (pars) Lamarek 1799, *Todarodes* Steenstrup 1880.)*Ommastrephes sagittatus* Lamarek 1799 var. *sloanei* Gray 1849.1799 *Loligo sagittata* Lamarek, l. c., p. 13.1830 *Ommastrephes todarus* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 349, T. 1, 2.1849 *Ommastrephes sloanei* Gray, Catalogue Moll. Brit. Mus.: Ceph., p. 61.1886 *Todarodes pacificus* Appellöf, l. c., p. 35, T. 3.1886 *Todarodes pacificus* Hoyle, l. c., p. 163, T. 28.1897 *Todarodes pacificus* Joubin, l. c., p. 103.1900 *Ommatostrephes sagittatus* var. *sloanei* Pfeffer, Synops. oigops. Ceph. In: Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg, vol. XVII, p. 179.

22 Exemplare: 3 ♂, 19 ♀. Fundort: Bei Misaki und Aburatsubo (Doffein), Todohokke (Hokkeido) (H. Sauter legit), Nagasaki (App.), Inneres Japanisches Meer (Hoyle, Joub.), Hakodate (Stp.).

Weitere Verbreitung: Westlicher pazifischer Ozean von Japan bis Neuseeland (die Variation *O. sagittatus sagittatus* im atlantischen Ozean, Küsten Europas, Mittelmeer).2. Gattung: *Symplectoteuthis* Pfeffer 1900.*Symplectoteuthis oualaniensis* Lesson 1830.1830 *Loligo oualaniensis* Lesson, Voy. „Coquille“ Zool., p. 240, T. 1.1839 *Ommastrephes oualaniensis* d'Orbigny-Férussac, l. c., p. 351, T. 1, 3, 21.1900 *Symplectoteuthis oualaniensis* Pfeffer, l. c., p. 180.

1 Exemplar: ♀. Fundort: Bei Misaki.

Weitere Verbreitung: Indischer und pazifischer Ozean.

2. Zusammenfassung: Die Verbreitung der japanischen Cephalopoden.

Das von mir bearbeitete Material umfaßt 25 Arten japanischer Cephalopoden, die elf Gattungen angehören. Um die Übersicht zu vervollständigen, mögen hier noch alle anderen bekannten, litoralen und pelagischen Formen aus den japanischen Meeren angeführt werden. In Klammern ist der Name derjenigen Autoren verzeichnet, die Fundorte der betreffenden Art aus japanischem Gebiet angeben; dabei bedeutet das Wort „ibid.“, daß auch schon die Typexemplare dieser Gegend entstammten. Auch die Arten, die ich nicht mit voller Sicherheit mit früher bekannten vereinigen konnte, sind mit Fragezeichen nochmals aufgezählt.

*Octopoda.*Familie *Cirrotheuthidae* Keferstein 1866.*Opisthoteuthis depressa* Ijima und Ikeda 1895 (ibid., Meyer 1906).Familie *Argonautidae* Cantraine 1840.*Argonauta argo* Linné 1758. (Ortm. 1888.)*Argonauta hiants* Solander 1786 (Ortm. 1888.)

Familie *Polypodidae* Hoyle 1904.*Polypus globosus* Appellöf 1886 (ibid., Joub. 1897).*Polypus pusillus* Gould 1852 (Ortm. 1888).*Polypus ocellatus* Gray 1849 (App. 1886).*Polypus membranaceus* Quoy et Gaimard 1832.? *Polypus kagoshimensis* Ortmann 1888 (ibid.).Familie *Amphitretidae* Hoyle 1886.*Amphitretus pelagicus* Hoyle 1885 (Ij. und Ik. 1903).Familie *Alloposidae* Verrill 1881.*Alloposus pacificus* Ijima und Ikeda 1903 (ibid.).*Decapoda.*a) *Myopsida.*Familie *Idiosepiidae* Appellöf 1898.*Microteuthis paradoxa* Ortmann 1888 (ibid.) (= *Idiosepius pygmaeus* Steenstrup 1881; s. App. 1898).Familie *Sepiolidae* Steenstrup 1861.*Promachoteuthis megaptera* Hoyle 1886 (ibid.).Familie *Loliginidae* Steenstrup 1861.*Loligo chinensis* Gray 1849 (Ortm. 1888).*Loligo tetradyndamia* Ortmann 1888 (ibid.).*Loligo aspera* Ortmann 1888 (ibid.).*Loligo edulis* Hoyle 1886 (ibid.).*Loligo kubiensis* Hoyle 1886 (ibid., Ortm. 1888).*Loligo sumatrensis* d'Orbigny 1839 (App. 1886).*Sepioteuthis sieboldi* Joubin 1898 (ibid.).? *Sepioteuthis brevis* Owen 1880 (ibid.).Familie *Sepiidae* Steenstrup 1861.*Sepia andreana* Steenstrup 1875 (ibid.).*Sepia andreanoides* Hoyle 1886 (ibid., Ortm. 1888, Joub. 1897).*Sepia torosa* Ortmann 1888 (ibid.).*Sepia hercules* Pilsbry 1895 (ibid.).*Sepia esculenta* Hoyle 1886 (ibid., App. 1886, Ortm. 1888).? *Sepia hoylei* Ortmann 1888 (ibid.).*Metasepia tullbergi* Appellöf 1886 (ibid., Ortm. 1888, Joub. 1897).*Sepiella inermis* van Hasselt 1834 (Joub. 1897).b) *Oigopsida.*Familie *Gonatidae* Hoyle 1886.*Gonatus fabricii* Lichtenstein 1818 (Pfeffer 1900).Familie *Architeuthidae* Pfeffer 1900.*Architeuthis martensi* Hilgendorf 1880 (ibid., Mits. u. Ik. 1898).Familie *Histioteuthidae* Verrill 1881.*Calliteuthis reversa* Verrill 1880 (Hoyle 1886, Chun 1906).Familie *Thysanoteuthidae* Keferstein 1866.*Thysanoteuthis rhombus* Troschel 1857 (Pfeffer 1900).Familie *Enoploteuthidae* Pfeffer 1900.*Abraliopsis* sp. (Nishikawa 1906).Familie *Chiroteuthidae* Gray 1849.*Chiroteuthis macrosoma* Goodrich 1896 (Nishikawa 1906a).*Chiroteuthis imperator* Chun 1908 (ibid.).

Faßt man die gesamten japanischen Cephalopoden nach unserer bisherigen Kenntnis zusammen, so beträgt ihre Zahl, von zweifelhaften Spezies abgesehen, 57 Arten, die sich auf 24 Gattungen verteilen, also eine beträchtliche Zunahme gegenüber dem Verzeichnis Hoyles im Challenger-Werk, wo die japanische Fauna mit 25 Arten (acht Gattungen) vertreten ist. Von den 25 Arten der Ausbeute Prof. Dofleins sind vier neu: *Polypus dofleini*, *Sepia lorigera*, *S. appellöfi*, *S. misakiensis*; außerdem waren mehrere bisher nicht aus der japanischen Region bekannt: *Ocythoe tuberculata*, *Tremoctopus violaceus*, *Polypus pictus* var. *fasciata*, *Sepia elliptica*, *S. aculeata* und *Symplectoteuthis oualamiensis*.

Nur eine kleine Zahl der japanischen Tintenfische ist dem Gebiet spezifisch eigentümlich. Pelagisch und daher weithin verbreitet im pazifischen, teilweise auch im atlantischen und indischen Ozean sind folgende: die meisten Oigopsiden (die Gattungen *Ommastrephes*, *Symplectoteuthis*, *Gonatus*, *Architeuthis*, *Calliteuthis*), einige Oktopoden (*Argonauta*, *Amphitretus*, *Alloposus*), ferner *Idiosepius* und *Promachoteuthis*. Unter den litoralen Tieren erfreuen sich einige Polypusarten einer fast kosmopolitischen Verbreitung, nämlich *P. vulgaris*, *P. granulatus* und *P. macropus*; nicht in alle Gebiete, aber doch über die Grenzen der pazifischen Küstenbezirke hinaus gehen *Sepioteuthis*, *Ocythoe*, *Tremoctopus* und *Thysanoteuthis*. Es liegt nahe, zum Vergleich die benachbarte indomalayische Fauna heranzuziehen, die zuletzt von Joubin (1894) zusammengefaßt und seitdem durch Goodrich (1896) und Hoyle (1904, 1905) noch genauer untersucht wurde. Zwischen beiden Gebieten ist eine weitgehende Übereinstimmung zu konstatieren. Abgesehen von pelagischen und kosmopolitischen Arten sind noch die folgenden zugleich in beiden Regionen nachgewiesen: *Polypus areolatus*, *P. ocellatus*, *P. membranaceus*, *P. punctatus*, *P. pictus* var. *fasciata*, *P. globosus*, *P. pusillus*, *Euprymna morsei*, *Sepioteuthis lessoniana*, *Loligo bleekeri*, *L. sumatrensis*, *L. chinensis*, *Sepia aculeata*, *S. elliptica*, *S. kobeensis*, *Sepiella inermis*, *S. maindroni*. Im Gegensatz dazu besitzt die unter ziemlich gleicher Breite gelegene kalifornische Region, die Westküste Nordamerikas, wenig gemeinsame Vertreter (s. Hoyle 1886, 1904a); außer pelagischen Formen des stillen Ozeans finden sich nur *Polypus punctatus* und *P. pusillus* zugleich in beiden Gebieten. Interessant ist dagegen die Beobachtung einer ziemlich großen Ähnlichkeit zwischen Mittelmeer- und japanischer Cephalopoden-Fauna: außer pelagischen Oigopsiden (*Ommastrephes*, *Gonatus*, *Thysanoteuthis*) und einigen Polypusarten sind es besonders die Hektokotyliferen im engeren Sinne: *Argonauta*, *Ocythoe*, *Tremoctopus*. Auch für andere Tiergruppen ist eine derartige Übereinstimmung festgestellt worden und führte zur Vermutung eines gemeinsamen Ursprungs beider Faunen in früheren geologischen Epochen. Im Sinne der Simrothschen Pendulationstheorie würde man das Mittelmeer, das unter dem Schwingungskreise gelegen ist, als Ausgangszentrum neu entstandener Arten zu betrachten haben; von dort würde unter dem Einfluß der Pendulation ein Ausweichen der Formen nach dem östlichen Schwingungspol (bei Sumatra) stattgefunden haben. Dabei ist der wahrscheinlichste Weg der Wanderung derjenige durch das Rote Meer, dessen Abgrenzung gegen das Mittelmeer an der Landenge von Suez noch sehr jungen Ursprungs ist, und durch den indischen Ozean; schließlich hätten sich die Arten von dort wieder nach Norden ausgebreitet, wo sie im japanischen Gebiet unter nahezu den gleichen Breitengraden Lebensbedingungen fanden, die denen des Mittelmeers außerordentlich ähnlich sind.

Es sind nach alledem nur wenige Formen ausschließlich aus dem japanischen Gebiet verzeichnet: *Opisthoteuthis depressa*, *Polypus dofleini*, *Inioteuthis japonica*, *Loligo kobeensis*,

L. japonica, *L. aspera*, *L. tetradynamia*, *L. edulis*, *Sepia esculenta*, *S. hercules*, *S. peterseni*, *S. andreana*, *S. andreanoides*, *S. tokioensis*, *S. lorigera*, *S. appellofi*, *S. misakiensis*, *S. torosa* und *Metasepia tullbergi*. Keine einzige Gattung kann ausschließlich für diese Region in Anspruch genommen werden: *Metasepia* kommt in der verwandten *M. pfefferi* auch im indomalayischen Gebiet vor, *Opisthoteuthis*, von der außer der genannten Art bisher nur *O. agassizi* aus dem atlantischen Ozean, besonders von der Ostküste Nordamerikas nachgewiesen war, ist, wie die Befunde der deutschen Tiefsee-Expedition ergeben haben, auch in zwei wahrscheinlich neuen Arten im indischen Ozean (Mentaweibecken und ostafrikanische Küste) erbeutet worden. Trotzdem erscheint die japanische Region als ein gut abgegrenztes Gebiet, das auch gegenüber der indomalayischen Fauna durch den Besitz der meisten Arten der *Sepia andreana*-Gruppe, besonders der langarmigen Formen, sowie durch mehrere *Loligo*-Arten gut charakterisiert ist. Immerhin ist eine nahe Verwandtschaft mit der indomalayischen Fauna nicht zu leugnen; auf beide Gebiete zusammen beschränkt sich die Mehrzahl der *Polypus*-Arten mit dem auffallenden Augenfleck (nur *P. oculifer* Hoyle (1904 a) stammt von den Galapagosinseln) weiter die Gattungen *Euprymna*, *Inioteuthis* und *Metasepia* sowie einzelne *Loligo*-, *Sepia*- und *Sepiella*-Arten.

Über die Verteilung der einzelnen Arten innerhalb der japanischen Meere ist wenig hinzuzufügen: die Kenntnis der Cephalopodenfauna des nördlichen Japans ist noch immer gering; von der Insel Hokkeido stammt nur ein Teil der Exemplare von *Ommastrephes sagittatus sloanei* und *Polypus dosleini*; das ganze übrige Material wurde in der Tokio- und Sagami-Bucht erbeutet mit Ausnahme von *P. granulatus* aus der etwas nördlicheren Bai von Sendai (bei Washinokami). Es wäre verfrüht, nach unserer bisherigen Kenntnis einzelne Arten als spezifische Vertreter der südöstlichen mitteljapanischen Küste anzusprechen; nur ein kleines Gebiet ist bisher gründlich erforscht, während z. B. die ganze Nordwestküste, also das sogenannte Innere Meer nur durch die wenigen Angaben Hoyles bekannt ist. Die Formen, die Ortmann für ausschließliche Vertreter der Südspitze Japans hielt, sind durch die vorliegende Sammlung mit ganz wenigen Ausnahmen auch von der Küste des mittleren Japans nachgewiesen worden.

Zum Schluß seien noch die in größeren Tiefen gefangenen Arten zusammengestellt:

	Tiefe in Metern
Jugendformen von Oktopoden	30—150
<i>Euprymna morsei</i>	80—100
<i>Polypus areolatus</i>	100—110
<i>Sepia misakiensis</i>	135
<i>Inioteuthis japonica</i>	150

II.

Anatomischer Teil.

Wie schon in der Einleitung erwähnt worden ist, hat von allen Bearbeitern japanischer Cephalopoden nur Appellöf (1886) eine größere Anzahl von Arten vergleichend anatomisch untersucht. Er berücksichtigt in seiner Darstellung vorwiegend die Verhältnisse des Nerven- und Blutgefäßsystems; er versucht dabei eine Homologisierung der vom Herzen ausgehenden Gefäße bei Oktopoden, Myopsiden und Oigopsiden durchzuführen, wobei er die Auffassung Milne Edwards (1858) gegenüber Brock (1880) vertritt. Weiterhin sind wiederum die Arbeiten von Chun (1906) und Meyer (1906) als anatomische Einzeldarstellungen wichtiger aberranter Gattungen zu nennen. Wenn in den folgenden anatomischen Untersuchungen wesentlich nur Ergänzungen zu bekannten Tatsachen gegeben werden können, so liegt es hauptsächlich daran, daß diejenigen Gattungen der japanischen Fauna, die vielleicht prinzipiell neue Ergebnisse liefern könnten, etwa *Amphitretus*, *Alloposus*, *Pro-machoteuthis* und einzelne Oigopsiden wegen ihrer außerordentlichen Seltenheit und ihres pelagischen Vorkommens in dem untersuchten Material nicht vertreten waren. Die Mehrzahl der beschriebenen Cephalopoden ist entweder selbst oder in nahe verwandten Arten von den europäischen Küsten her bekannt und daher auch anatomisch verhältnismäßig gründlich bearbeitet. Wenn auch noch eine Fülle von Problemen ihrer Lösung harrt, so bedarf es doch dazu meist feinerer, histologischer Methoden und eingehender Untersuchungen an lebendem oder eventuell an injiziertem Material; allen diesen Anforderungen konnte die vorliegende Ausbeute trotz ihrer vorzüglichen Konservierung unmöglich entsprechen. Die anatomische Schilderung beschränkt sich demnach auf einige ergänzende Beiträge zur Kenntnis einzelner Myopsidengattungen; hinsichtlich der Oktopoden sei betont, daß auch die bisher noch nicht anatomisch untersuchten Arten von *Polypus* (*P. granulatus*, *P. areolatus*) gegen ihre Verwandten keinerlei Abweichungen im inneren Bau darboten; auch das reiche Material von *Ommastrephes sagittatus* konnte nur dazu dienen, die Befunde Posselts in seiner gründlichen monographischen Arbeit über *Todarodes sagittatus* (1891) zu bestätigen. Der letzte Abschnitt meiner Arbeit beschäftigt sich unter Heranziehung von anderen Cephalopoden, besonders denen des Mittelmeeres, mit den Speicheldrüsen, ein Problem, das mir wegen der Lücken und Widersprüche in der einschlägigen Literatur einer erneuten Behandlung wert erschien.

1. Zur Anatomie der Sepioliden.

Die nahe Verwandtschaft, die sich aus den systematischen Charakteren zwischen *Euprymna*, *Iniotheuthis* und *Sepiola* ergibt, wird durch die anatomische Untersuchung bestätigt: ebenso wie es sich aus Appellöfs Darstellung des inneren Baues von *Euprymna* (*Iniotheuthis*) *morsei* ergeben hat, konnte ich auch bei *I. japonica* eine völlige Übereinstimmung mit *Sepiola* feststellen. Als Ergänzung zu Appellöf, der den weiblichen Geschlechtsapparat von *Euprymna* nicht näher beschreibt, sei hinzugefügt, daß es auch hier zur Ausbildung eines receptaculum seminis an der Mündung des Ovidukts kommt, wie es zuerst von Racovitza (1894) für *Sepiola* geschildert wurde. Auf der Photographie des Pallialkomplexes von *E. morsei* (Fig. 9) ist nur die spaltförmige Öffnung des Eileiters auf der linken (in der Figur rechten) Körperseite zu sehen; der ganze Bezirk der Spermatophorentasche wird von unregelmäßigen Muskelfasern überdeckt, die vom medianen Schließmuskel nach der Seite des Mantels oberhalb der Kiemenbasis ausgespannt sind. Sie sind indessen nicht konstant und bei anderen Exemplaren nicht derartig ausgebildet. Die Spermatophorentasche selbst besitzt faltige Wülste, die nach der Mündung zu konvergieren, erreichte aber bei dem untersuchten Tier nicht die Dimensionen, die Döring (1908) für *S. rondeletii* beschreibt und abbildet. Da sie in ihrem Inneren keine Spermatophoren enthielt, und zudem auch die Nidamentaldrüsen sich bedeutend weniger weit nach vorn erstreckten, als in Dörings Abbildung, darf wohl mit Recht angenommen werden, daß das Exemplar sich nicht im Stadium der Brunst befand; kein Wunder, wenn man bedenkt, daß die Ausbeute vorwiegend im Oktober und November gesammelt wurde, während die Eiablage bei den Tintenfischen des Mittelmeers unter ähnlicher geographischer Breite und ziemlich gleichen klimatischen Bedingungen in der ersten Hälfte des Jahres, vorzugsweise im März bis Mai stattfindet. Da ich von *Iniotheuthis japonica* kein weibliches Exemplar untersuchte, kann ich nur als Vermutung äußern, daß bei der ganzen übrigen Übereinstimmung auch dieses Merkmal den Gattungen gemeinsam zukommt. In Bezug auf den männlichen Leitungsapparat von *I. japonica* ergibt sich aus den Angaben Marchands (1907) eine nur unwesentliche Abweichung von *Sepiola*.

Noch eine weitere, besonders bemerkenswerte Eigentümlichkeit ist bei den japanischen Sepioliden ebenso, wie bei *Sepiola* vorhanden, nämlich die Ausbildung eines dem Tintenbeutel jederseits anliegenden Drüsenorgans, dessen Funktion als Leuchtorgan erst kürzlich von Meyer (1906b) festgestellt wurde. Es handelt sich dabei, wie Meyer hervorhebt, nicht um ein Organ, das nach Art einer Laterne wirkt, wie es bei den von früheren Autoren (Chun, Hoyle, Joubin) beschriebenen Organen der Fall ist, sondern um eine Drüse, deren leuchtendes Sekret durch Muskelwirkung aus einer Öffnung herausgepreßt werden kann. Diese Fähigkeit ist allerdings bei der verwandten *Heteroteuthis* in weit höherem Maße ausgebildet und führt dazu, daß auf gewisse Reize hin die Leuchtsubstanz ins Wasser ausgestoßen wird, während das Organ bei *Sepiola* als rückgebildet oder als Übergangsform zu den Laternenorganen aufzufassen ist. Die Lage der Leuchtdrüse zum Tintenbeutel und den anderen Organen ist, wie Fig. 8 zeigt, bei *Euprymna* und ebenso bei *Iniotheuthis* die gleiche, wie bei *Sepiola*. Dabei ist hervorzuheben, daß sämtliche Exemplare beider japanischer Gattungen unabhängig von Geschlecht und Alter das Organ in gleich deutlicher

Entfaltung besitzen, während bei *Sepiolo* nach Meyer ein gewisser Teil der Tiere bei sonst ganz gleichem Habitus keine Spur einer derartigen Drüse an ihrem birnenförmigen Tintenbeutel aufweist. Ergänzend zu Meyers Ausführungen sei darauf hingewiesen, daß das Leuchtorgan von *Sepiolo*, obschon seiner Funktion nach unbekannt, bereits mehrfach in der Literatur erwähnt worden ist. Schon Grant (1833) beschreibt die eigentümliche dreilappige Form des Tintenbeutels, die auch er nur bei einem Teil seiner Exemplare findet, und erörtert die Frage, ob das Alter des Tieres oder die Jahreszeiten die Ausbildung beeinflussen. Girod (1882), der die einzelnen Schichten der Drüse auf Schnitten untersucht und dargestellt hat, vermutet eine Abhängigkeit ihrer Entwicklung von den Fortpflanzungsperioden, so daß also beide Formen des Tintenbeutels bei ein und derselben Art zu verschiedenen Zeiten, eventuell durch Übergangsstadien verbunden, vorkommen müßten. Dagegen benutzt Joubin (1902) in seiner Revision der Sepioliden die Gestalt des Tintenbeutels als systematisch wichtiges Kennzeichen und scheidet demnach die Arten mit der dreilappigen Form (*S. rondeletii*, *S. atlantica*) von denen mit der birnenförmigen Ausbildung dieses Organs (*S. oweniana*, *S. scandica*). Jatta (1904) wiederum steht ungefähr auf Grants Standpunkt: er bezweifelt, daß der Habitus der Drüse bei irgend einem Exemplar dauernd der gleiche ist; er vermutet außerdem schon die Funktion als Leuchtorgan, ohne daß er sie in der Dunkelkammer selbst beobachtet hätte; er unterscheidet weiter auch am lebenden Tier die irisierende Schicht (Reflektor) vom Drüsengewebe. Es erscheint also vorläufig noch unentschieden, ob die verschiedene Ausbildung des Tintenbeutels und seiner Leuchtdrüsen immer zwei verschiedenen Arten angehört; da Alter und Geschlecht wenigstens bei *Euprymna* und *Iniotenthis* keinen Unterschied veranlassen, scheint die Annahme getrennter Arten am wahrscheinlichsten. Es wäre immerhin interessant zu untersuchen, ob auch an den birnenförmig gestalteten Tintenbeuteln noch Spuren des Drüsengewebes eines Leuchtorganes nachzuweisen sind.

Es wurde schon hervorgehoben, daß das Leuchtorgan der beiden japanischen Sepioliden ebenso, wie bei *S. rondeletii* nahe hinter dem After jederseits den beiden Seitenlappen des Tintenbeutels aufliegt; der letztere legt sich den ohrmuschelförmigen Rändern des Organs genau an und tritt nur unter dessen knopfförmiger Öffnung als deutlicher schwarzer Vorsprung etwas hervor. Der gleichen Lage und Form entspricht auch die übereinstimmende Anordnung der einzelnen Schichten: Tintenbeutel, Reflektor, Drüsenschläuche und Gallertkörper gleichen ganz denen von *Sepiolo* (Fig. 23). Der Tintenbeutel liegt am meisten dorsal und dient durch seine schwarze Oberfläche zur Abblendung des Lichtes gegen die Eingeweide ähnlich der Pigmentschicht anderer Leuchtorgane. Er scheint sich der Drüse und dem Reflektor anzuschmiegen und umfaßt sie etwa nach Art einer Mulde, deren Ränder je nach dem Füllungszustand mehr oder weniger stark aufeinander zu geneigt sind und schließlich fast zu einer Röhre zusammenstoßen. Diesen extremsten Fall, dem eine sehr starke Entleerung der Drüse entspricht, zeigt der linke Drüsenteil des Querschnitts (Fig. 23). Die Ränder des Tintenbeutels berühren hier einander fast und lassen nur einen schmalen Spalt zwischen sich, durch den kaum ein dünner Streifen des produzierten Lichts in den Gallertkörper und von da nach außen treten kann. Bei stärkerer Füllung der Drüsenschläuche werden diese Ränder mehr auseinander gedrängt werden und lassen dann ein breiteres Lichtband durchschimmern; es ist wahrscheinlich, daß eine solche Wirkung als Laterne neben der scheinbar schwach funktionierenden Ausstoßung des Leuchtsekrets statt-

findet. Dem Tintenbeutel liegt ventral die Reflektorschicht auf, die aber, wie die Drüenschläuche, sich nicht über die ganze Länge eines jeden der beiden seitlichen Lappen erstreckt. Sie scheint zusammengesetzt zu sein aus zahlreichen langgestreckten Blättchen, die auf Schnitten als schmale Fasern mit unregelmäßig verteilten Kernen erscheinen. Der eigentliche Drüsenteil bedeckt kaum die Hälfte des ganzen Organes in seiner Länge und Breite. Die Zahl der nebeneinander liegenden Drüenschläuche ist scheinbar nicht konstant, kann aber jedenfalls mehr betragen, als drei bis fünf, von denen Meyer spricht. Sie kommunizieren miteinander, und der am weitesten seitlich gelegene Schlauch scheint derjenige zu sein, der die Ausleitung des ganzen Sekrets in den Ausgangsporus besorgt. Die Wände der Drüenschläuche sind ungemein dünn, anscheinend nur ein- oder zweischichtig, und haben zahlreiche, nahe dem Lumen gelagerte Kerne. Der Gallertkörper endlich erstreckt sich jederseits oberflächlich über den ganzen Seitenlappen des Tintenbeutels; er besteht aus maschigem Bindegewebe mit zerstreut eingelagerten Kernen und Fasern; diese und die sehr unbedeutende periphere Muskellage werden auch von Meyer beschrieben. Die Bedeutung des Gallertkörpers kann seiner Lage nach wohl nur die eines Glaskörpers sein, der die austretenden Lichtstrahlen in nicht näher bekannter Weise konzentriert oder in ihrer Richtung beeinflusst. Auf Längsschnitten, die wie der abgebildete (Fig. 24), ziemlich weit dorsal geführt sind, ist er nur vorn und hinten getroffen, während seine vorgewölbten mittleren Partien sich über den Drüsenteil mehr ventralwärts emporheben. Erwähnt sei noch eine kleine Differenz in der Ausbildung der Tinte produzierenden Drüse: während sie bei *Sepiolo*, wenigstens auf meinen Schnitten, ziemlich zentral gelegen ist und daher von einem Querschnitt, der die Ausgangspori der Leuchtdrüsen verbindet, in zwei gleiche Hälften geteilt wird, ist sie bei *Euprymna* ganz an das Hinterende des mittleren Teils des dreilappigen Tintenbeutels gerückt und tritt erst auf mehr nach hinten gelegenen Schnitten auf.

Es ergibt sich also, daß *Euprymna* und *Iniotheuthis* in ihrem inneren Bau *Sepiolo* sehr nahe stehen; besonders auffallende gemeinsame Merkmale sind die Spermatophorentasche und das dem Tintenbeutel jederseits aufgelagerte Leuchtorgan.

2. Zur Anatomie von *Sepioteuthis lessoniana*.

Die Gattung *Sepioteuthis*, die neben *Loligo* die Hauptrepräsentantin der Loliginidenfamilie ist, hat schon öfters eine mehr oder weniger gründliche anatomische Bearbeitung erfahren. Die erste hierher gehörige Untersuchung ist die von Owen, der in dem Artikel „Cephalopoda“ in Todds Cyclopaedia (1835) auch *Sepioteuthis* in den Rahmen der vergleichenden Betrachtung einbezieht; derselbe Autor macht dann viel später (1880) noch einige Angaben über *S. brevis*, die, wie oben gezeigt (s. p. 11), mit *S. lessoniana*, die mir zur Untersuchung vorlag, zu vereinigen ist. Weiter ist noch Verrill zu nennen, der (1880) den weiblichen Leitungsapparat von *S. sepioidea* kurz darstellt, sowie Kirk (1887), dessen Abhandlung über die neuseeländische *S. bilineata* nicht frei von Irrtümern ist. Der einzige, der in neuerer Zeit den Versuch einer vergleichenden Anatomie auf alle Organe der Cephalopoden ausgedehnt hat, ist Brock (1880) in seiner „Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden“; er sieht auf Grund seiner Befunde an *S. mauritiana*, die nach Joubin (1898)

identisch mit *S. lessoniana* ist, in dieser Gattung ein Bindeglied zwischen *Oigopsiden* und *Loligo*, eine Auffassung, die ich weiter unten zu widerlegen versuchen werde.

Leider konnte nur ein Exemplar, ein noch unreifes Männchen, der anatomischen Zergliederung geopfert werden. Infolgedessen war es nicht möglich, alle Organe gleichmäßig zu berücksichtigen, und besonders die Muskulatur und das periphere Blutgefäß- und Nervensystem mußten gegenüber anderen Organen vernachlässigt werden. Nachdem die Mantelhöhle geöffnet und die oberste Hautschicht des Eingeweidesacks wegpräpariert ist, bietet sich ein Bild, das von den bei *Loligo* bekannten Verhältnissen fast nur durch die geringere Längsstreckung der Organe unterschieden ist (Fig. 28). An den Trichter, der eine gut ausgebildete breite Klappe und ein dreiteiliges Müllersches Organ besitzt, setzen sich die kräftigen, scharfkantigen Trichtermuskeln (Mm. depressores infundibuli) jederseits an; zwischen ihnen verläuft, vom Kopf herkommend, die große vordere Vene, die größtenteils von dem langgestreckten Enddarm verdeckt wird. Dieser endet mit dem After, an dessen beiden Seiten je ein fast symmetrischer blattartiger Anhang auf einem scharfkantigen Stiel sitzt. Dorsal vom Enddarm liegt der Tintenbeutel, der nach hinten zu beinahe an die Nierensäcke stößt, deren Öffnungen zwei sehr kurze, aber muskulöse Papillen sind. Die schlanken Kiemen tragen an ihrer Basis Kiemenherzen mit einem sehr kleinen medianwärts gelegenen Kiemenherzanhang, der bei *Loligo* dieselbe Größe und Lage besitzt. Von den männlichen Geschlechtsorganen ist nur der fadenförmige Penis zwischen der linken (in der Figur rechten) Kieme und dem Enddarm und das Paket des Leitungsapparats, das auf derselben Körperseite hinter dem Kiemenherz liegt, zu sehen. Der ganze hintere Teil der Mantelhöhle wird von den Verdauungsorganen erfüllt, von denen der Hauptmagen nach der rechten Mantelwand zur Seite geschoben ist, während der lang sackförmig ausgezogene Spiralmagen bis an das Hinterende reicht und den hier nur schwach entwickelten Hoden verdeckt.

Die Atmungs- und Zirkulationsorgane zeigen die von *Loligo* bekannten Charaktere. Die Kiemen sind schlank und bestehen aus zahlreichen (etwa 64) Kiemenblättchen, die jederseits vom Kiemenband ziemlich symmetrisch liegen. Dieses Band ist breit und muskulös und enthält die Kiemenmilz; es verbindet die Kieme mit der Mantelwand, ohne daß sein hinterer Rand mit ihr verschmilzt; es kommt also nicht zur Bildung einer Kiemenwurzeltasche, wie bei *Sepia* (Döring 1908). Das arterielle Herz hat die eigentümlich gedrehte Form der Myopsiden, die Milne Edwards (1858) treffend mit einem Dudelsack vergleicht; es entsendet vier Gefäße, nach hinten die sich nahe dem Ursprung gabelnde *arteria posterior*, an der Vorderseite als Hauptgefäß die *a. cephalica* und die beinahe zusammen entspringenden *a. anterior* und *a. genitalis*. Die Anhänge der Venen im Bereich der Nierensäcke sind nicht so fein in einzelne Läppchen geteilt, wie bei *Sepia*, sondern kompakter, so daß sie nur die gefurchte, verdickte Oberfläche dieser Gefäße darzustellen scheinen. Ähnliches konstatiert schon Owen (1835) für *Sepioteuthis* und *Loligo* und hebt „die gleichförmige, zellige oder schwammige Verdickung der Wände“ hervor. Die derartig verbreiterten hinteren Seitenvenen laufen auf der einen Seite vor dem Magen, auf der anderen hinter dem männlichen Leitungsapparat zur Mantelwand.

Die Betrachtung der Verdauungsorgane ergibt folgendes (Fig. 29): der Schlundkopf hat eine ovale Gestalt; der äußerste ihn umgebende Mundsaum, die Buccalmembran hat sieben (nicht acht, wie Owen angibt) kurze, mit Saugnäpfen besetzte Zipfel, nach innen

von ihr aus liegen die beiden Lippenmembranen, von denen die äußere dünn und häutig, die innere dick, gefaltet und drüsig ist. Die Radula hat sieben Zahnreihen, von denen, wie Brock (1880) abbildet, nur die mittlere zwei deutliche Seitenhöcker trägt. Die vorderen Speicheldrüsen sind wie bei *Loligo* (Fig. 30) ausgebildet: schon äußerlich sind sie jederseits als zwei Lappen wahrnehmbar, die dorsal nicht ganz zusammentreffen, ventral in naher Beziehung zum Infrabuccalganglion stehen. Mit diesen beiden Drüsenlappen steht eine drüsige Zone im Inneren der Schlundkopfmuskulatur in Verbindung, und von ihr ziehen auch die beiden Ausführungskanäle des ganzen Drüsenkomplexes nach vorn, wo sie sich in die innere Höhle des Bulbus öffnen. Ventral am Schlundkopf, nahe dem Unterschlundganglion mündet der Gang der hinteren Speicheldrüse in ihn ein; diese ist hier wie bei *Loligo* unpaar und ziemlich tief in die Leber eingelagert und läßt von Anfang an nur einen Gang austreten (näheres über die Speicheldrüsen s. Abschnitt 5, p. 35 ff.). Die spindelförmige Leber läuft nach hinten in eine kurze Spitze aus; sie ist völlig ungeteilt, wird aber in ihrem hinteren Drittel vom Oesophagus mit der arteria cephalica durchbohrt. Das letzte Stück der Speiseröhre vor ihrem Eintritt in den Magen wird ganz von den Pankreasanhängen der Lebergänge verdeckt; diese sind zwar ziemlich kompakt, aber deutlich an der Oberfläche gegliedert, nicht ins Innere der verdickten Lebergänge verlagert, wie dies außer bei *L. vulgaris* auch für die anderen Loligoarten z. B. *L. bleekeri* (Fig. 30) die Regel zu sein scheint. Der Hauptmagen ist immer oval, innen stark gefaltet und mit einer Chitinkutikula ausgekleidet, die sich ablösen läßt und ein genaues Abbild der Magenwand ist. Der Spiralmagen ist dünnwandig und nach hinten in einen langen zipfelförmig auslaufenden Sack verlängert. Kirk (1887) bildet den Nebemagen von *S. bilineata* als kleines wurstförmiges Gebilde ab, das sich mit seiner Krümmung dem Hauptmagen eng anlegt. Diese Form kann nur einem Stadium äußerster Leere und Kontraktion entsprechen und ist keinesfalls als Übergang zu der gewundenen Spiralgestalt der *Oigopsiden* zu betrachten. Der Enddarm zieht vom Magen zum After, dessen Anhänge hier nur sehr schwach unsymmetrisch sind, nicht so, wie Brock sie zeichnet. Der Tintenbeutel ist birnenförmig, von ansehnlicher Größe und hat einen ziemlich langen Ausführungsgang.

Die Geschlechtsorgane waren bei dem untersuchten Exemplar trotz der deutlichen Ausbildung des Hektokotylus schwach entwickelt. Der Hoden lag in einem nach dem Hinterende führenden Band und erreichte kaum ein Viertel von dessen Länge. Entsprechend klein war auch der Leitungsapparat, an dem sich alle Teile wie bei *Loligo* nachweisen ließen. Besonders wurde auch ein Flimmerkanal beobachtet, der zwischen Spermatophorendrüse und accessorischer Drüse (Marchand 1907) abgeht. Er fehlt in den Abbildungen von Owen und Kirk; dieser zeichnet die Organe, die ganz denen von *Loligo* gleichen, auseinandergelegt, deutet sie aber ganz falsch, indem er schon einen Teil des proximalen vas deferens als *vesicula seminalis* und daher die eigentliche *vesicula* als *prostata* bezeichnet. Der weibliche Leitungsapparat wird von Verrill (1880) kurz geschildert, ohne daß sich daraus Abweichungen von *Loligo* ergeben.

Hinsichtlich der Muskulatur sei nur erwähnt, daß es auch hier durch Verschmelzung der seitlichen Trichtermuskeln und der Rückziehmuskeln des Kopfes zur Bildung einer geschlossenen Leberkapsel kommt, und daß sich die Trichterklappe, wie bei *Loligo* und den *Oigopsiden* als eine weit nach hinten reichende muskulöse Duplikatur der dorsalen Trichterwand erweist.

Das Zentralnervensystem zeigt die größere Konzentration der Ganglien, durch die die *Myopsiden* vor den *Oigopsiden* ausgezeichnet sind. Von peripheren Nerven sei nur der Verlauf der nervi palliales hinter dem ganglion stellatum erwähnt: auch hier scheint Brock im Irrtum zu sein, wenn er behauptet, daß die Abspaltung der beiden Hauptäste, des pallialis internus und externus bei *Sepioteuthis* geringer sei, als bei *Loligo*. Ich fand beide Äste, obwohl sie sich innig aneinander legen, bis zu ihrem Eintritt in die tieferen Schichten der Mantelwand unverschmolzen, wie bei *Loligo* (Fig. 31, r. ext., r. int.). Allerdings konnte ich bei beiden Gattungen die Kommissur nicht entdecken, die nach Brock bei *Loligo* zwischen beiden Ästen direkt hinter dem Sternganglion auftreten soll; dagegen glaubte ich noch einen dritten, dünnen Ast vom Ganglion nach hinten ziehen zu sehen (Fig. 31, r. acc.); gerade diese Verhältnisse des Nervensystems bedürfen noch einer gründlicheren Nachprüfung.

Faßt man die Kennzeichen zusammen, die Brock veranlassen, in *Sepioteuthis* einen Übergang zwischen *Oigopsiden*, speziell *Ommastrephes* und *Loligo* zu sehen, so findet man, daß alle nicht stichhaltig sind. Die äußeren Nierenöffnungen sind nicht einfach schlitzförmig, sondern zwar kurze, aber muskulöse Papillen, der Tintenbeutel ist nicht kleiner als bei *Loligo*, die Analanhänge sind, wenn auch nicht so schlank wie dort, doch beinahe symmetrisch; schließlich ist im Bau der Pallialnerven kein Unterschied nachzuweisen. Dagegen sprechen eine Menge Merkmale für eine nahe Verwandtschaft mit *Loligo*: die schlanken, stark muskulösen depressores infundibuli, das Trichterorgan, die Form des Magens und Spiralmagens, die vom Herzen ausgehenden Gefäße und die Art der Hektokotylisation. Nur in einigen Punkten, namentlich der Form der Flossen und den gelappten, äußerlich gegliederten Pankreasanhängen, sind Abweichungen von *Loligo* zu konstatieren.

Sepioteuthis erweist sich demnach in seinem Bau als echte *Loliginide* ohne Annäherung an die *Oigopsiden*.

3. Zur Anatomie von *Sepiella*.

Der innere Bau der Gattung *Sepiella* ist bisher noch nirgends behandelt worden; auch die Arbeit von Steenstrup (1880), in der die Gattung zum erstenmal genau charakterisiert wird, beschränkt sich auf die äußeren, systematisch wichtigen Merkmale. In der Tat stimmen auch bei näherer Untersuchung alle Organsysteme beider Arten so genau überein, daß eine Schilderung der Anatomie von *Sepiella* fast gleichbedeutend mit einer Beschreibung von *Sepia* sein würde. Trotzdem ist das Genus durch drei Eigentümlichkeiten hinreichend gekennzeichnet, erstens durch die Form des Schulpes, an dessen verjüngtem Hinterende keine Spur eines Dorns zu finden ist, ferner durch den veränderten Mantelschließknorpel und die ihm entsprechende knorpelige Grube an der Trichterbasis, schließlich durch den merkwürdigen, unter der Haut gelegenen Sack am Hinterende des Mantels. Auf dieses Organ sei an der Hand von Untersuchungen an *Sepiella maindroni* noch etwas genauer eingegangen.

Betrachtet man das Tier von der Ventralseite, so findet man am Hinterende des Mantels ein wenig vor dem Punkte, wo die verschmälerten Ränder der Flossen sich gerade berühren, einen Porus mit schwach gefaltetem Rande. Von ihm führt ein kurzer Gang in einen sackartig erweiterten Hohlraum. Ein sagittal durch das Hinterende geführter Längsschnitt (Fig. 25) zeigt, daß sich dieser Hautsack ein Stück weit nach vorne zieht und

dorsal vom hintersten Ende des Schalensacks und der Eingeweide, besonders also über der Rückseite des Hodens gelegen ist. Er ist von einer Schicht von Muskeln umgeben, die nicht in die starken muskulösen Massen der Mantelwände überzugehen scheinen. Die ganze Innenseite des Hohlraums trägt, wie schon Steenstrup abbildet, eine Menge längsgerichteter Leisten, die durch Furchen voneinander getrennt sind, aber durch zahlreiche immer feiner werdende Verästelungen ein feines, baumartiges Relief auf der ganzen Fläche hervorrufen. Ihr feinerer Bau läßt sich an Querschnitten durch die einzelnen Leisten studieren (Fig. 26, 27). Diese zeigen eine Vergrößerung ihrer Oberfläche durch seitliche Ausbuchtungen; zentral in jeder Leiste läuft ein Zug von bindegewebigen Fasern, der auch Zweige in die Seitenfalten entsendet. Diese Faserbündel sind an ihrer Außenseite mit zahlreichen Kernen besetzt; das Plasma, das den übrigen Raum erfüllt, trägt keine deutlichen Zellgrenzen, besitzt aber drüsigen Charakter, wie sich besonders aus dem Auftreten vieler, wahrscheinlich mit Sekret erfüllter Vakuolen ergibt. Nahe der Peripherie fallen Tröpfchen von verschiedener Größe auf, die mit Hämalaun und Hämatoxylin gefärbt, sehr dunkel erscheinen. Eine Färbung der Schnitte mit spezifischen Schleimtinktionsmitteln, Mayerschen Mucikarmin und Thionin, hatte nur ein negatives Resultat; darnach scheint das Produkt dieses Drüsenorgans keine typische Schleims substanz zu enthalten, vorausgesetzt, daß die Farbstoffe an derartigem, schon längere Zeit in Alkohol konserviertem Material noch wirksam sind.

Die Bedeutung dieses Organs bezüglich seiner Funktion und Entwicklung ist noch in keiner Weise klar gestellt. D'Orbigny und Férussac (1835—48) bilden bei *S. ornata* am dorsalen Hinterende, dort, wo auch bei dieser Art der Hautsack gelegen sein muß, eine auffällige farbige Erscheinung ab, einen goldglänzenden Kreis, der von einer schwächer leuchtenden ringförmigen Zone umgeben wird. Leider enthält der Text keinen weiteren Hinweis; sollte die genannte Figur auf Grund eines lebenden Exemplars gemacht sein, so könnte man ein Leuchtorgan an dieser Stelle annehmen. Das leuchtende Sekret würde dann beim lebenden Tier durch die an dieser Stelle verdünnte Rückenmuskulatur hindurchscheinen; das Vorhandensein eines Ausführganges und einer die ganze Drüse umgebenden Muskelschicht würde dafür sprechen, daß das Sekret auch ins Wasser ausgestoßen werden kann, wie bei *Heteroteuthis* (Meyer 1906). Wie mir Herr Prof. Appellöf mündlich mitteilte, hat er bei Exemplaren von *Sepiella* eine deutliche Purpurfärbung des Drüsenbezirks wahrgenommen; er vermutet in ihm daher eine Purpurdrüse, deren biologische oder physiologische Bedeutung allerdings vorläufig unklar bleiben dürfte. Ich fand nur bei einem Stück von *S. curta* eine Andeutung dieser Färbung, die jedoch bei längerem Verweilen im Alkohol an Deutlichkeit zu verlieren scheint. — Die auffällige Tatsache, daß *Sepiella* mit *Sepia* im allgemeinen anatomisch völlig übereinstimmt und nur dieses Drüsenorgan in seiner beträchtlichen Größe allein besitzt, führt dazu, auch hier nach einem homologen Gebilde zu suchen. Hoyle (1889 b) beschreibt an Embryonen von *Sepia* eine eigentümliche Modifikation des Epithels am dorsalen Hinterende, die aus drei nach vorn von einem Punkt divergierenden Streifen besteht; eine ähnliche, nur in einem median gelegenen Streifen ausgebildete Anlage hat Faussek (1900) bei *Loligo* als Hoylesches Organ beschrieben. In beiden Fällen besteht das Organ aus drüsigen Zellen, die zuerst als zylindrische Ektodermzellen in einer grubenförmigen Einsenkung auftreten, dann über die Oberfläche hervorstechen und dadurch schließlich im Querschnitt einen stumpfen Kegel bilden. Gegen Ende der Embryonalentwicklung verschwindet das Organ durch die schleimige Metamorphose des

Ektoderms völlig, bei *Loligo* noch vor dem Ausschlüpfen aus den Eihüllen, bei *Sepia* kurz darauf. Der Vergleich zwischen diesem Embryonalorgan und dem Hautsack von *Sepiella*, auf den Hoyle selbst hinweist, stößt allerdings insofern auf Schwierigkeiten, als es sich bei *Sepia* um ein rein dorsales Gebilde handelt, während bei *Sepiella* die mehr ventrale Lage, besonders auch der rein ventrale Porus eine Entstehung von der Bauchseite her wahrscheinlich machen. Man müßte andernfalls eine Abschnürung des Sacks von der Rückenseite her und einen sekundären Durchbruch des Ausführgangs annehmen. Ob dies der Fall ist und ob also ein bei *Sepia* und *Loligo* bedeutungslos gewordenes Organ hier die beschriebene beträchtliche Entwicklung erreicht hat, oder ob eine Neubildung, ein Organ sui generis vorliegt, könnte nur durch die Kenntnis der Embryonalentwicklung entschieden werden, die für *Sepiella* noch unerforscht ist. Zu noch unsichereren Hypothesen führt der Versuch, in der weiteren Cephalopodenreihe entsprechende phylogenetisch ältere Bildungen zu finden. Steenstrup (1880) führt außer einem Organ von *Nautilus*, über das ich in der ausführlichen Darstellung Willeys (1902) keine weiteren Angaben finden kann, die aborale Grube von *Spirula* zum Vergleich an. Herr Geheimrat Chun hat dieses seltsame Organ am Material der deutschen Tiefsee-Expedition neuerdings untersucht und stellte mir seine Schnittpräparate zum Vergleich in liebenswürdiger Weise zur Verfügung. Das Bild, das sie ergeben, bietet kaum eine Übereinstimmung mit dem Organ von *Sepiella*: keine drüsige Schicht bedeckt die Wände der Grube oder des in ihr stehenden Zapfens und auch die ganze Gestalt derselben und die rein median aborale Lage bietet keine Vergleichspunkte.

Das Resultat der Untersuchung beschränkt sich also wesentlich auf eine Erweiterung der Steenstrupschen Angaben: das charakteristische Mantelorgan von *Sepiella* hat drüsige Struktur, es ist möglicherweise ein Leuchtorgan, wenn auch primitiver Art, da Pigment, Reflektor und Gallertkörper (Glaskörper) fehlen; seine Anlage steht vielleicht in Beziehung zu dem Hoyleschen Organ von *Sepia* und *Loligo*.

4. Zur Anatomie der *Sepia andreana*-Gruppe.

Während ein Teil der japanischen *Sepia*-Arten, z. B. *S. elliptica* bis ins einzelste mit *S. officinalis* übereinstimmt, bieten die Arten, die im systematischen Teil als *andreana*-Gruppe zusammengefaßt sind, einige bemerkenswerte Differenzen. Appellöf (1886) berücksichtigt in anatomischer Beziehung *S. peterseni* und *S. kubiensis*; mir selbst standen zur Untersuchung je ein Exemplar von *S. peterseni*, *S. tokioensis* und *S. lorigera* zu Gebote. Die Eigenart dieser Gruppe besteht, wie oben (p. 17) erörtert, in einer auffälligen Schmalheit des Körpers, die mehr oder weniger stark von den bei *S. officinalis* gewohnten Proportionen abweicht. Dementsprechend ist nicht nur die Form des Schulpes die geschilderte schmale, sondern überhaupt alle Organsysteme unterliegen einer Streckung in der Längsrichtung. Dies zeigt beim Öffnen der Mantelhöhle der ganze Pallialkomplex: die muscoli depressores infundibuli und die zwischen ihnen liegende muskulöse Leberkapsel sind viel schlanker als bei *S. officinalis*; das gleiche gilt von den Kiemen, bei denen indessen verhältnismäßig nicht mehr Kiemenblättchen ausgebildet sind, sondern jedes einzelne nur schmaler und weniger dicht an die benachbarten herangerückt ist. Ebenso ist auch der Kegel, der den Enddarm mit der Afteröffnung und den blattförmigen, kurzgestielten An-

hängen umfaßt, auffällig langgestreckt. Bis in die Basis dieses Kegels ziehen sich die Nierensäcke mit den Venenanhängen und münden in die stark muskulösen Nierenpapillen. Von den weiter nach hinten gelegenen Organen fallen noch der Tintenbeutel mit seinem langen Ausführungsgang und die Abdominalvenen auf (Fig. 32).

Bei der Betrachtung der einzelnen Organsysteme sind die Verhältnisse von *S. lorigera* in den Vordergrund gerückt, die aber bei den anderen untersuchten Arten im allgemeinen die gleichen sind. Die Organe des Atmungs- und Zirkulationssystems, die Kiemen, das Herz mit seinen Vorhöfen, die Kiemenherzen und die Venen erscheinen durch die Verschmälerung des Körpers zusammengedrückt und einander genähert. Die stärkste Veränderung in ihrer Lage erhalten die hinteren Seitenvenen, die mit ihren Anhängen, allmählich schmaler werdend, nach dem Hinterende laufen, wo sie zu beiden Seiten des Hodens an den Mantel herantreten (Fig. 32). Im Gegensatz dazu gehen bei *S. officinalis*, wenigstens bei geschlechtsreifen Exemplaren, die beiden Abdominalvenen vor dem Vorderende der Geschlechtsdrüse, die die hintere Mantelhöhle prall ausfüllt, zur Seite, erreichen also schon viel weiter vorne die Mantelwand. Wie bei anderen Sepien findet sich auch hier eine Kiemenwurzeltasche (Döring 1908), die aus der Verwachsung des Hinterrandes des muskulösen Kiemenbandes mit dem Eingeweidesack entstanden ist.

Auch der Verdauungstraktus zeigt das von *S. officinalis* gewohnte Bild in entsprechender Verzerrung (Fig. 33): der Oesophagus zieht von dem ovalen Schlundkopf zur Leber und zwischen ihren beiden Teilen, die in je einen Zipfel auslaufen, hindurch; dem vorderen Teil der Leber liegen ventral die beiden getrennten hinteren Speicheldrüsen auf, die bei *S. peterseni* auffällig klein sind. In seinem weiteren Verlauf zum Magen ist der Oesophagus bedeckt von den reich entwickelten Pankreasanhängen der Lebergänge, die ihrerseits in den Spiralmagen münden. In der Lage von Magen und Spiralcöcum ist eine Verschiebung typisch: während der Hauptmagen ziemlich median liegt und an seinem Hinterende durch ein Ligament an dem ebenfalls median gelegenen Hoden befestigt ist, rückt der nierenförmige Spiralmagen etwas nach vorn und zwar so, daß seine längere Achse sich in der Längsrichtung des Körpers erstreckt; die beiden Magen liegen daher nicht neben-, sondern nahezu hintereinander. Allerdings können diese Verlagerungen auch vom Füllungszustand des Hauptmagens beeinflusst sein, der bei den untersuchten Tieren Cykloid- und Ktenoidschuppen und Wirbel von Fischen, sowie Reste von Krustern enthielt. Der Enddarm zieht in einer geraden Linie bis zum After, ohne seitliche Windungen und Schleifen zu bilden, die bei *S. officinalis* häufig, wenn auch nicht konstant auftreten. Der Tintenbeutel fällt durch seinen langen Gang und die geringe Breite des drüsigen Teiles auf. Appellöf gibt an, daß bei *S. peterseni* der Tintenbeutel selbst asymmetrisch gelegen sei und durch ein gebogenes Stück in den median verlaufenden Gang übergehe. Ich kann dieses Verhalten nicht als ein regelmäßiges ansehen: bei allen Sepien ist ja die Form des Tintenbeutels sehr variabel, je nach der Menge des darin enthaltenen Sekrets; in Appellöfs Exemplar scheint er sich nach der Abbildung gerade in sehr entleertem, zusammengeschrumpftem Zustand befunden zu haben. Dagegen fand ich ihn bei meiner *S. peterseni* wie auch bei *S. lorigera* median gelegen, während er nur bei *S. tokioensis* (Fig. 35) etwas zur Seite gedrängt war, wahrscheinlich in Anpassung an die Form des Ovariums und der Nidamentaldrüsen. Typisch bleibt jedoch die von Appellöf betonte Tatsache, daß der Tintenbeutel niemals so weit nach hinten reicht, wie bei *S. officinalis*, und niemals das Geschlechtsorgan

verdeckt, vielmehr nur gerade dessen vorderen Rand berührt, da es den schmalen hinteren Teil der Mantelhöhle ganz für sich in Anspruch zu nehmen scheint.

Bei der Betrachtung des Geschlechtsapparates erwies sich das einzige untersuchte Exemplar von *S. lorigera* als völlig unreif, dagegen war ein Männchen von *S. peterseni* völlig entwickelt und im Besitz der einzelnen typischen Teile des männlichen Leitungsapparates (Fig. 34 a und b). Nur die Needhamsche Tasche mit dem Penis scheint von der Längsstreckung beeinflusst zu sein; außerdem ist der Hoden sehr verlängert und erfüllt reichlich ein Drittel der Länge der Mantelhöhle, während er bei *S. officinalis* kaum länger als breit ist. Der weibliche Apparat fand sich nur bei *S. tokioensis*, wo schon das kleinste Exemplar (5 cm ventrale Mantellänge) völlig reif war. Das Ovar mit auffallend großen Eiern füllt das ganze Hinterende aus, die Nidamentaldrüsen sind länglich oval, die accessorischen in eine verschmolzen (Fig. 35). Der Eileiter mündet ziemlich nahe der Kiemenbasis; in der Eileiterdrüse ist die ringförmige Zone stark entwickelt, während das Gabelsystem (Döring 1908) zurückzutreten scheint.

Ganz unverändert gegenüber *S. officinalis* scheint der Kopf und die in ihm gelegenen Nervenzentren und Sinnesorgane: Gehirn und Auge besonders entsprechen ganz der bekannten Form. Die Arten der *andreana*-Gruppe sind also in jeder Beziehung echte Sepien; ihre mehr gestreckte Form führt zwar zu unwesentlichen Verlagerungen, die aber in keiner Weise eine nähere Verwandtschaft mit schlanken Cephalopoden, etwa zu *Loligo* annehmen lassen.

5. Die Speicheldrüsen der Cephalopoden.

a) Problem der Untersuchung, Material, Methode.

Während der anatomischen Untersuchung der japanischen Cephalopoden, bei der ich meine Aufmerksamkeit besonders den Verdauungsorganen zuwandte, traf ich bei der Betrachtung der Speicheldrüsen der Dekapoden auf Verhältnisse, für die ich in der einschlägigen Literatur vergebens eine Bestätigung suchte. Die Arbeiten von Brock (1880) und Joubin (1887), die diese Organe bei einer größeren Anzahl Arten vergleichend schildern, ergaben besonders in der Darstellung der vorderen Speicheldrüsen solche Widersprüche, daß mir eine Neuuntersuchung als eine lohnende Aufgabe erschien. Bei dem Einblick in diejenigen Arbeiten, die sich speziell mit dem Schlundkopf und der Radula beschäftigen, stieß ich später mehrfach, so bei Rottmann (1901) und Heinrich (1904) auf Berichtigungen einzelner fehlerhaften Angaben Joubins; auch Appellöf (1898) erklärt in seiner Schrift über *Idiosepius* und *Sepiadarium* eine Nachprüfung dieses Problems für wünschenswert. Joubin hatte geglaubt, die vorderen Speicheldrüsen der Oktopoden und Dekapoden auf eine gemeinsame unpaare Anlage zurückführen zu können, die bei Oktopoden sich in zwei Drüsen teilen, bei allen Dekapoden dagegen als eine unpaare persistieren sollte; dieser Behauptung standen abweichende Beobachtungen anderer Autoren, besonders an *Loligineen* und *Oigopsiden* gegenüber. Es galt also vergleichend anatomisch dem Bau dieser Drüsen und ihren Ausführgängen und entwicklungsgeschichtlich ihrer Anlage und Differenzierung nachzugehen und danach die Frage der Homologie dieser Gebilde in der ganzen Dibranchiatenreihe zu entscheiden. Daneben bedurften auch einige Angaben in der Kenntnis der hinteren Speicheldrüsen, besonders bei *Loligineen*, einer Verbesserung.

Gegenüber diesem Problem wurden die anderen Fragen der vergleichend anatomischen Betrachtung, das Studium der Nerven- und Gefäßversorgung und der Histologie der Drüsen mit geringerer Ausführlichkeit behandelt; ich beschränke mich in dieser Beziehung meist auf eine Zusammenfassung und Bestätigung der Resultate früherer Autoren.

Um die Untersuchungen durch eine möglichst reiche Zahl von Arten zu stützen, wurden zu dem japanischen Material verschiedene andere Cephalopoden herangezogen, die ich teils der Freundlichkeit Geheimrat Chuns, teils der Zoologischen Station in Neapel und der K. preußischen biologischen Anstalt auf Helgoland verdanke. Die Liste der untersuchten Gattungen und Arten umfaßt folgende Formen:

Octopoda.

Argonautidae: *Argonauta argo*, *Ocythoe tuberculata*, *Tremoctopus violaceus*.

Polypodidae: *Polypus vulgaris*, *P. macropus*, *P. granulatus*, *P. areolatus*, *P. defilippi*, *Scaevargus tetracirrus*, *Moschites cirrosa* (*Eledone moschata*).

Decapoda.

Myopsida.

Sepiolidae: *Sepioloa rondeletii*, *Inioteuthis japonica*, *Euprymna morsei*, *Heteroteuthis dispar*, *Rossia macrosoma*.

Loliginidae: *Loligo vulgaris*, *L. marmorata*, *L. forbesi*, *L. bleekeri*, *Sepioteuthis lessoniana*.

Sepiidae: *Sepia officinalis*, *S. elegans*, *S. peterseni*, *S. tokioensis*, *S. lorigera*, *S. elliptica*, *Sepiella maendroni*.

Oigopsida.

Ommastrephidae: *Ommastrephes sagittatus*, *Illex illecebrosus (coindetii)*, *Todaropsis eblanae*, *Stenoteuthis bartrami*, *Rhynchoteuthis* sp.

Onychoteuthidae: *Teleoteuthis caribaea* iuv.

In dem anatomischen und dem embryologischen Teil wird die systematische Reihenfolge dieses Verzeichnisses nicht beibehalten; es handelt sich, wie sich ergeben wird, um drei Haupttypen von Speicheldrüsen, deren scheinbar primitivste Form bei *Sepiiden* und *Sepioliden* zuerst beschrieben wird. Es folgt der zweite Typus, derjenige der *Loliginiden* und *Oigopsiden*, schließlich werden die wohl am meisten abgeleiteten Verhältnisse der *Oktopoden* geschildert.

Über die Methode der mikroskopischen Untersuchung ist nur wenig zu sagen: das in Alkohol oder Formol konservierte Material ergab, mit Hämalun, Ehrlichschem oder Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt, gute Übersichtsbilder. Da mir keine lebenden Tiere zur Verfügung standen, konnten feinere Konservierungsmittel zur Fixierung der Drüsen auf verschiedenen Funktionsstadien und spezielle Färbungsmethoden nicht in Anwendung kommen. Die erheblichen Schwierigkeiten, die beim Schneiden größerer Schlundköpfe mit dem Mikrotommesser durch die harten, hornigen Kiefer entstehen, können leider nicht ganz überwunden werden; indessen wird durch Überstreichen der einzelnen Schnitte mit Mastixkollodium in ätherischer Lösung ein Ausspringen der Chitintteile vermieden. Das Embryonalmaterial, das ich meist aus Neapel erhielt, war in vorzüglicher Weise durch Flemmingsche Lösung, Pikrinsäure, Sublimat-Essigsäure und Alkohol konserviert.

b) Literaturübersicht. Physiologie der Drüsen.

Die ersten Angaben über die Speicheldrüsen der Cephalopoden rühren von Swammerdam her, der in seiner „Bibel der Natur“ (1738) die paarige hintere Speicheldrüse von *Sepia* und ihre in einen Gang verschmelzenden Ausführkanäle richtig beschreibt. Nach ihm war Cuvier (1817), wie überhaupt für die gesamte Kenntnis der Cephalopodenanatomie, so auch auf diesem Gebiet von weittragendster Bedeutung: er schildert als erster die Anatomie von *Octopus* und bildet auf einer Darstellung des Verdauungstraktes die vorderen und hinteren Speicheldrüsen gut ab. Abgesehen von zahlreichen Beschreibungen des inneren Baues einzelner Arten, die bei der speziellen Untersuchung Erwähnung finden werden, gibt namentlich Owens Arbeit (1835) neue Resultate, besonders hinsichtlich der *Oigopsiden*. Vom histologischen Standpunkt aus hat zuerst Johannes Müller (1830) die Drüsen der Cephalopoden behandelt. Während verschiedene zusammenfassende Werke, so die von Brandt und Ratzeburg (1833), von Milne Edwards (1858) und Keferstein (1866) sich auf eine Rekapitulation früherer Angaben beschränken, kommen Brock (1880, 1882) und Joubin (1887) zu neuen, freilich einander oft widersprechenden Ergebnissen. Die letztgenannte Arbeit und neben ihr die von Livon (1881), Rawitz (1892) und Krause (1897) ermöglichen einen tieferen Einblick in die Histologie der Drüsen auf Grund der mikroskopischen Untersuchung von Schnittserien; jedoch rücken alle Autoren die Oktopoden in den Vordergrund, da bei diesen die Organe am größten und der anatomischen und physiologischen Untersuchung am leichtesten zugänglich sind. Hinsichtlich der rein physiologischen Arbeiten kann ich auf die umfassende Literaturübersicht in von Fürths „Chemischer Physiologie der niederen Tiere“ (1903) und in Bauers „Einführung in die Physiologie der Cephalopoden“ (1909) verweisen. Nur in aller Kürze seien die Resultate der physiologischen Forschungen wiedergegeben:

Die Bezeichnung „Speicheldrüsen“, die in früherer Zeit beim oberflächlichen Vergleich mit höheren Tieren gewählt wurde, ist insofern irreführend, als das Vorhandensein eines diastatischen Ferments in den vorderen oder hinteren Drüsen von allen Autoren mit Ausnahme von Griffiths (1888) geleugnet wird; die Funktion, Stärke in Zucker umzusetzen, kommt vielmehr nur dem Sekret der Leber zu, die überhaupt eine Hauptrolle bei allen chemischen Vorgängen der Verdauung zu spielen scheint. Nach einer Entdeckung von Lo Bianco, die zuerst von Krause (1897) verwertet wurde, ist die Bedeutung der hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden in ihrer starken Giftwirkung zu suchen: das Sekret wird durch Muskelwirkung ausgestoßen und tötet die Beuteltiere, meist Kruster, fast momentan; auch im isolierten Zustand ruft es bei Versuchsobjekten, selbst bei Wirbeltieren, unmittelbar typische Vergiftungs- oder Lähmungserscheinungen hervor. An die Konstatierung dieser Tatsache schlossen sich eine Reihe von Forschungen an, die sich ausschließlich mit den hinteren Speicheldrüsen von Oktopoden beschäftigen, besonders bei *Polypus (Octopus) macropus*, wo das Sekret nach Einführung einer Kanüle besonders reichlich gewonnen werden kann. Die sezernierte Flüssigkeit scheint neben ihrer giftigen Eigenschaft auch in gewissem Maße verdauend zu wirken, wenigstens konnte Krause eine Lösung von Fibrinflocken durch dieselbe bei alkalischer, weniger leicht bei schwach saurer Reaktion bewirken. Zwischen den Sekreten nahe verwandter Arten scheinen nach unserer bisherigen Kenntnis auffällige Unterschiede zu bestehen: bei *P. macropus* soll es flüssig und frei von Schleim.

bei *P. vulgaris* und *Eledone* fadenziehend und mucinhaltig sein (Hyde 1897). Vielfache Widersprüche zwischen den Autoren bestehen hinsichtlich der chemischen Reaktion des Giftes, wegen seiner Beständigkeit gegen Hitze und seiner Ausfällbarkeit durch Alkohol (Henze 1905 gegen Livon-Briot 1907). Henze (1905) isolierte als spezifisches Gift eine organische Base (Alkaloid); neben ihr finden sich im Sekret noch eine zweite, ungiftige Base und Taurin, das auch in der Muskulatur der Cephalopoden in reichen Mengen nachgewiesen ist. Vielleicht findet, wie Henze vermutet, ein Teil der Stickstoffausscheidung des Organismus durch diese Drüsen statt, da dieselbe durch die Nieren nur unzureichend bewerkstelligt zu werden scheint. Schließlich beschäftigen sich einige Arbeiten (Krause, Bottazzi 1897, 1900) mit den osmotischen Verhältnissen der Drüse, die bei der Aufnahme von Flüssigkeit aus dem abdominalen Venensinus während der Sekretion von Bedeutung sind. Nur wenige Angaben betreffen die hinteren Speicheldrüsen der Dekapoden und die vorderen aller Dibranchiatengruppen; ihre Kleinheit und ihre verborgenen Ausführungsgänge bieten der physiologischen Untersuchung große Schwierigkeiten. Die Resultate sind bisher im wesentlichen negativ: eine verdauende Wirkung scheint ihrem Sekret nicht zuzukommen, und, wenn nicht auch für sie eine vielleicht nur schwache Giftwirkung konstatiert werden kann, wird ihre Bedeutung wohl nur in einem Einfluß auf die Einspeichelung und den mechanischen Transport der Nahrungsmassen beruhen.

Es möchte vielleicht erwünscht erscheinen, den Namen „Speicheldrüsen“ wegen seiner Doppeldeutigkeit im Vergleich zu den entsprechenden Organen der Wirbeltiere zu beseitigen. Krukenberg (1878) will sie als Pharynxschleimdrüsen bezeichnen, ein Ausdruck, der von Krause mit Recht zurückgewiesen wird, da mindestens ein Teil der Arten keinen Schleim in dem Sekret enthält. Es scheint mir, solange der physiologische Wert noch nicht klar festgestellt ist, nicht nötig, den alten Ausdruck ganz zu verbannen; ich werde jedoch mehrfach nach dem Vorgange Joubins die vorderen Speicheldrüsen Buccaldrüsen, die hinteren Abdominal- oder Giftdrüsen nennen. Diese Bezeichnung hat noch einen weiteren Vorzug: der Name „vordere und hintere Drüsen“ ist einseitig und rein äußerlich nach ihrer Lage gewählt. Wollte man dagegen ihre Mündungsstellen als entscheidendes Merkmal nehmen, so müßten die Ausdrücke gerade umgekehrt sein. Durch die alten Namen wird auch der Vergleich mit anderen Molluskenstämmen, bei deren Benennung gerade hauptsächlich die Ausgangsöffnungen ausschlaggebend gewesen sind, erschwert. Ich werde sie jedoch hin und wieder anwenden, da nach dieser Vorbemerkung ein Mißverständnis wohl ausgeschlossen ist.

Zur Vervollständigung der Literaturübersicht sei noch erwähnt, daß die wichtigsten Arbeiten über die Entwicklung des Vorderdarms und der Speicheldrüsen der Cephalopoden von Kölliker (1844), Grenacher (1874), Bobretzky (1877) und Joubin (1887) herrühren; sie werden in dem entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt eingehendere Würdigung finden.

c) Der Bau der Speicheldrüsen.

Sepiidae.

Den folgenden Angaben über die Speicheldrüsen der Sepien liegen hauptsächlich Beobachtungen an *S. officinalis* und *S. elegans* zu Grunde; sie haben aber auch Gültigkeit für die anderen oben aufgeführten Arten von *Sepia* und *Sepiella*, deren Untersuchung das

gleiche Bild darbot. Um die Lage der Speicheldrüsen und ihrer Gänge festzustellen, bedarf es einer kurzen Übersicht über die Teile des Schlundkopfes, der neuerdings durch Heinrich (1904) einer eingehenden Bearbeitung unterworfen worden ist. Bei der äußeren Betrachtung des etwa ovalen Bulbus (Fig. 36) fallen die Hautfalten auf, von denen die Mundöffnung umgeben ist: innen liegen die beiden Lippenmembranen, von denen die äußere dünn und häutig, die innere dick, stark gefurcht und mit Drüsenzellen besetzt ist; nach außen werden sie umrahmt von der mit sieben Zipfeln versehenen Mundmembran, die sich von jeder Armbasis zur benachbarten zieht und beim Weibchen als Anheftungsstelle der Spermatophoren Bedeutung gewinnt. Am hinteren Ende des Schlundkopfes, da, wo der Oesophagus ansetzt, liegen das obere und untere Schlundganglion; an der Ventralseite des Bulbus treten der unpaare Kanal der hinteren Speicheldrüse und die beiden zuführenden Gefäße, Äste der mehrfach geteilten *arteria cephalica*, in die Muskulatur ein.

Führt man etwas seitlich von der Symmetrieebene einen Längsschnitt durch den Schlundkopf, so werden dadurch auch die Kiefer halbiert; der ventrale der beiden (Unterkiefer) greift über den dorsalen (Oberkiefer) hinweg. In der Abbildung (Fig. 37) sind die hornigen Kieferscheiden beseitigt und es treten die sie bewegenden Muskeln, die sogenannten Kieferwülste, hervor, die in ihrer Form die Gestalt jener genau wiedergeben. Nur der vordere, kiefertragende Teil ist frei beweglich, während die Kaumuskulatur nach hinten zu einer einheitlichen basalen Muskelmasse verschmilzt, die vom Oesophagus durchbohrt wird. Der innere Raum der Schlundmasse enthält drei Hauptbestandteile: das Subradularorgan, die eigentliche Zunge mit der Reibplatte und die Zungentasche. Mit dem Namen „Subradularorgan“ (Pelseneer 1899) wird der ventral gelegene muskulöse Zapfen bezeichnet, den frühere Autoren, z. B. auch Joubin, „Zunge“ nannten, und dessen Oberfläche unregelmäßig papillös und drüsig erscheint, während feine Nervenendigungen im Inneren, besonders gut sichtbar bei Embryonen, eine sensorielle Funktion erwarten lassen. Eine scharf einschneidende Falte, in die hinein sich das freie Ende der Radula erstreckt, grenzt diesen Teil gegen die eigentliche Zunge ab. Als diese gilt nach Heinrichs Auffassung der ganze muskulöse Wulst, dem die Radula aufliegt; sie ist kein einheitliches Muskelpolster, sondern läßt einerseits Stützmuskeln, die in Verbindung mit einer knorpeligen Radulastütze stehen, andererseits Bewegungsmuskeln des Reibapparats, Pro- und Retraktoren in meist paariger Ausbildung unterscheiden. Die ganze Masse des Subradularorgans und der Zunge wird von beiden Seiten umhüllt von den Blättern der Zungentasche. Diese hängen hinten mit der großen gemeinsamen Muskelmasse an der Basis des Schlundkopfes (morphologisch betrachtet an dessen Hinterende) zusammen und bilden so zwischen den Kiefern und dem Zungenkomplex auf jeder Seite des letzteren ein breites muskulöses Blatt. Da der Schnitt auf der Figur nicht genau median geführt ist, so ist die Zungentasche der einen (linken) Seite, die im übrigen weggenommen ist, ein Stück weit stehen geblieben; man sieht dort, daß eine Verschmelzung der beiden Muskelblätter nur am dorsalen Rand der Zunge, wo sie von beiden Seiten zusammentreffen, stattfindet. Ihr vorderer Rand dagegen ist frei und legt sich nahe der Zunge an und umhüllt sie ganz. Der Teil dieser Lappen, der in den Oesophagus vorspringt, ist an seiner Innenseite mit einer hornigen Kutikula und zahlreichen Zähnchen versehen; überhaupt sind fast alle Teile des Schlundkopfinneren von einer dünnen hornigen Schicht überzogen, die sich in den Oesophagus fortsetzt. Der genannte an die Speiseröhre angrenzende Teil der Zungentasche ist, wie sich ergeben wird, besonders

wichtig für die Ausführungsgänge der vorderen Speicheldrüsen, deren Lage auf der Figur für die eine Seite eingezeichnet ist.

Erst auf Mikrotomschnitten läßt sich die Lage von Drüsenbezirken im Inneren des Schlundkopfes genau feststellen. Ein fast medianer Längsschnitt (Fig. 38) zeigt drüsiges Gewebe an zwei Stellen, einerseits auf der dem Unterkiefer zugekehrten Fläche des Subradularorgans, andererseits in der basalen Muskelmasse zwischen Radula und Oesophagus. Die erstgenannte Drüse ist die Unterkieferdrüse, die von Livon (1881) als *glande sous-mandibulaire* bei Oktopoden beschrieben, später von Joubin (1887) auch für Sepia (*glande sublinguale*) festgestellt wurde. Sie kommt neben den buccalen und abdominalen Drüsen in allen Dibranchiatengruppen in gleicher Ausbildung vor und ist ein Polster von zahlreichen, nebeneinander gelegenen Drüsenschläuchen, die die Oberfläche des Subradularorgans bedecken und nebeneinander in die Mundhöhle münden. Über die Beschaffenheit und Bedeutung ihres Sekrets ist bisher nichts bekannt. Die Muskelmasse des Subradularorgans zeigt sich außerdem in ihrer ganzen Länge durchbohrt von einem Kanal, dem Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen, der ein Stück vor dem Unterschlundganglion in die Muskulatur des Bulbus eintritt. Über die Form der anderen Drüsenzzone im Inneren des Schlundkopfes können erst Querschnitte volle Klarheit geben (Fig. 39). Es ergibt sich aus diesen, daß die Drüse zwar in ihrem hintersten Teil scheinbar unpaar ist, nach vorn zu aber immer deutlicher in zwei getrennte Komplexe von Drüsenschläuchen zerfällt. Sie nehmen in dieser Richtung an Zahl immer mehr ab und bilden schließlich nur ein einfaches Ausführrohr, das ziemlich weit vorn auf der Innenseite der Zungentasche mündet. Nur auf den am weitesten hinten geführten Querschnitten also drängen sich die Drüsenschläuche so nahe zusammen, daß man keine scharfe Grenze zwischen den Tubuli der linken und rechten Seite erkennen kann; denn die Muskelzüge zwischen den einzelnen Drüsenschläuchen sind besonders bei erwachsenen Tieren in der Medianlinie keineswegs stärker, als in den seitlichen Partien. Dagegen treten auf den vorderen Schnitten (Fig. 39 b) immer stärkere Muskelbrücken zwischen die Drüsentubuli und teilen sie in zwei symmetrisch gelegene Haufen. Die Verschmälerung derselben geht in dem Maße vor sich, als sich die Zungentasche von der großen Grundmuskelmasse abhebt, und in dem vordersten Teil der muskulösen Blätter verläuft, wie gesagt, nur noch der Ausführkanal einer jeden Seite, der das Sekret aller der verzweigten Drüsenschläuche aufnimmt. Dieser Gang öffnet sich schon ein Stück vor dem vorderen Zungentaschenrand in die innere, die Radula umgebende Höhlung; dieser Lage entspricht etwa die schematische Einzeichnung der Drüse in Figur 37. Auch der Längsschnitt (Fig. 38) ist so weit seitlich von der Medianlinie geführt, daß ein Teil der Zungentasche und des in ihr verlaufenden Kanals mitgetroffen ist. Der paarige Charakter dieser Drüsen geht nicht nur aus ihrer Lage und der Zweizahl der Ausführungsgänge, sondern auch aus der embryologischen Untersuchung (s. p. 52 f.) hervor, und besonders die letztere berechtigt dazu, diese Drüsen mit den paarigen, äußerlich am Schlundkopf gelegenen vorderen Speicheldrüsen anderer Dibranchiaten zu homologisieren. Übrigens ist auch die Außenseite des Teils der Zungentasche, der dem Oesophagus zugekehrt ist, dicht mit Drüsenzellen besetzt, die aber keinen Zusammenhang mit dem inneren Drüsenbezirk zeigen.

Die hinteren Speicheldrüsen liegen ventral vom Oesophagus dem Vorderrande der Leber auf; sie sind in der Zweizahl vorhanden, ziemlich gleich groß und symmetrisch gestaltet und legen sich fest aneinander an. Jede entsendet einen Kanal, aber diese beiden

vereinigen sich nicht weit von ihrem Austritt (Fig. 33), und der gemeinsame Ausführungsgang beider Drüsen zieht nun nach vorn und tritt ventral in den Schlundkopf ein, wo er, wie bereits erwähnt, vorn am Subradularorgan ausmündet.

Während die äußere Form der Abdominaldrüsen und ihr Ausleitungsgang bereits von Swammerdam (1738) richtig dargestellt wurde, sind die Angaben über die Buccaldrüsen reich an Irrtümern. Von Cuvier (1837) wird das Vorhandensein sehr kleiner Speicheldrüsen an der Außenseite des Schlundkopfes behauptet; diese Angabe findet keine Bestätigung bei den späteren Autoren, vielmehr leugnet auch noch Brock (1880) völlig das Vorkommen vorderer Speicheldrüsen bei Sepia. Erst Joubin (1887), der auch die Unterkieferdrüse bei Dekapoden feststellte, beschrieb an der Hand von Schnittserien eine angeblich unpaare, intrabulbäre Drüse, die er den paarigen vorderen Speicheldrüsen der Oktopoden gleich setzte. Wie es scheint, hat er nur Längsschnitte eingehender untersucht und ist dadurch zu fehlerhaften Vorstellungen gekommen. Entsprechend der Einzahl der Drüse nimmt er auch nur einen Hauptausführgang an, außer diesem sollen aber mehrere accessorische Kanäle sich direkt in den Oesophagus öffnen. Als solche scheint er mir die zahlreichen Falten und Ausbuchtungen angesehen zu haben, die der Oesophagus in die benachbarte Muskulatur aussendet; ich habe mich indessen an verschiedenen Schnittserien überzeugen können, daß diese Gebilde zwar nahe an die Drüsenschläuche herantreten, nie aber mit ihnen kommunizieren. Ebensowenig konnte ich ein Reservoir bemerken, in das die Drüsenröhren ihr Sekret gemeinsam ergießen sollen. Was Joubin für den unpaaren Kanal gehalten hat, ist mir nicht klar geworden; es müßte denn gerade ein seitlich geführter Schnitt den Drüsenkanal der einen Seite in seiner ganzen Länge getroffen haben. In der oben erwähnten Arbeit von Bauer (1909) sind diese Angaben Joubins noch insofern mißverstanden worden, als der Autor die angeblich unpaare Drüse als Submandibulardrüse bezeichnet und die eigentliche Unterkieferdrüse ganz unbeachtet läßt. Rottmann (1901) ist bei seiner Untersuchung der Radula auf Joubins Irrtümer aufmerksam geworden und bildet dementsprechend auf Tafel 12, Figur 22 einen Schnitt mit dem Kanal jederseits in der Zungentasche ab.

Über die feinere histologische Struktur der Drüsen kann ich nur wenig hinzufügen, da die in toto konservierten Tiere keine geeigneten Objekte für spezifische Färbungen und starke Vergrößerungen darstellten. Nach Joubin handelt es sich bei allen Speicheldrüsen der Dekapoden um acinöse Drüsen; ich möchte diese Behauptung wenigstens für die Unterkieferdrüse und die hinteren Speicheldrüsen sehr bezweifeln. Allerdings ist es überhaupt häufig schwer, eine scharfe Grenze zwischen tubulösen und acinösen Drüsen festzustellen; zumal wenn sich die Untersuchung nur auf Schnittpräparate erstreckt, täuschen schiefe Schnitte durch Drüsenschläuche und solche, die gerade eine Gabelung derselben treffen, leicht Differenzen in den Dimensionen der Drüsenlumina vor. In der Unterkieferdrüse liegen zahlreiche kurze Tubuli nebeneinander und bilden dadurch ein Feld von benachbart mündenden Öffnungen; dagegen verzweigen sich in den Buccaldrüsen die Schläuche vielfach, beginnend von dem jederseitigen Ausmündungsgang, der sich zuerst gabelt und von da aus immer weiter ramifiziert. Ähnliches gilt auch von den vielfach verästelten Tubuli der Abdominaldrüsen, die von Swammerdam (1738), noch für einfache Säckchen gehalten, von Johannes Müller (1830) dagegen in ihrer tubulösen Natur erkannt wurden. Allgemein für alle sezernierenden Zellen dieser Drüsen gilt die Regel, daß der

Zellkern mit etwas granuliertem Plasma am Grunde der Zelle, also an der Peripherie des Drüsenschlauchs gelegen ist, daß dagegen der dem Lumen zugewandte Teil, in dem die Zellwände nur sehr undeutlich sind, mit Sekretröpfchen und -klumpen erfüllt ist.

Was die Gefäßversorgung der Speicheldrüsen betrifft, so muß ich mich auf eine Wiederholung der Angaben Joubins beschränken, die ich im allgemeinen bestätigen konnte, soweit es ohne Injektionen möglich war. Die Kopfaorta, die an der Vorderseite des Herzens entspringt, teilt sich in der Gegend der hinteren Speicheldrüsen kurz hintereinander zweimal. Von dem noch ungeteilten Stamm, desgleichen von den Ästen, gehen feine Äderchen in die Abdominaldrüsen, ohne indessen konstant oder auf beiden Seiten symmetrisch ausgebildet zu sein. Je einer von den Hauptästen auf jener Seite zieht nach vorn und tritt auf der Ventralseite in den Schlundkopf ein und versorgt im Inneren jedenfalls außer der Muskulatur auch die Drüsen. Joubin beschreibt ferner ein fein verzweigtes Venensystem der Abdominaldrüsen, das die Dekapoden den Oktopoden gegenüber auszeichnet; bei letzteren umgibt bekanntlich ein venöser Sinus die Drüsen und entnimmt direkt das Blut aus ihnen.

Die Innervation findet bei Joubin keine Berücksichtigung; sie geht ganz von dem oberen und unteren Buccalganglion aus, die miteinander jederseits durch eine starke Kommissur verbunden sind. Das dreieckige Oberschlundganglion steht mit dem Gehirn, von dem es abgegliedert ist, durch Verbindungsstränge in Zusammenhang; zahlreiche Ästchen gehen von ihm in die den Schlundkopf umgebenden Membranen und die Lippen. Außerdem tritt aus diesem Ganglion nach Chéron (1866) ein Buccalast jederseits aus, der durch die Kommissur nach dem Infrabuccalganglion läuft, mit diesem aber nur oberflächlich verschmilzt, um dann wieder aus ihm heraus und in die Muskulatur einzutreten. Dieser Nerv liegt dann also, wenn man auf das Unterschlundganglion sieht (Fig. 36), am weitesten lateral an dessen beiden Seiten; außerdem gehen vom vorderen Rande dieses Ganglions noch zwei feinere Nerven auf jeder Seite in den Schlundkopf hinein. Nach hinten läßt es hauptsächlich zwei Kommissuren nach dem Magenganglion ausstrahlen, mit dem zusammen es als sympathisches Nervensystem angesehen wird; die beiden Stränge liegen nahe aneinander, mehrfach durch Anastomosen verbunden, dem Oesophagus auf (s. die Zeichnung Jattas bei Bauer 1909). Außerdem scheint noch jederseits mehr lateral ein feiner Ast nach hinten zu ziehen, den ich eine kurze Strecke weit verfolgen konnte. Ich kann nicht sicher entscheiden, ob von diesen Nerven oder von der Kommissur zum Magenganglion aus eine Innervation der hinteren Speicheldrüsen stattfindet. Chéron berührt diese Frage nicht, Krause (1897) spricht bei Oktopoden von einem Nerven, der vom Infrabuccalganglion an dem Ausführungsgang der Drüsen entlang läuft, und durch dessen elektrische Reizung er die Sekretion verstärkte; ähnlich dürften wohl auch die Nerven bei den Dekapoden liegen. Im Inneren der Schlundkopfmasse von *Sepia* werden von Pelseneer (1899) noch weitere Nervenzentren beschrieben, besonders ein in dem Subradularorgan gelegenes Ganglienpaar, das durch ein Kommissurensystem mit dem oberen Schlundganglion zusammenhängen soll.

Sepiolidae.

Die miteinander eng verwandten Gattungen *Sepiola*, *Inioteuthis* und *Euprymna* zeigen ganz dieselbe Ausbildung der Speicheldrüsen, wie *Sepia*. Abgesehen von der Unterkieferdrüse, die, wie schon bemerkt, keine bemerkenswerten Wandlungen in der Dibranchiatenreihe durchmacht, bieten auch die vorderen Speicheldrüsen nichts prinzipiell neues: die

Hauptmasse der Drüsenschläuche liegt in die Muskulatur der Schlundkopfbasis eingebettet, wobei deutlicher als bei *Sepia*, eine muskulöse Scheidewand zwischen den beiden symmetrisch gelegenen Drüsenbezirken zu erkennen ist (Fig. 40 a). Die zahlreichen Tubuli laufen ebenso wie dort nach vorn zu mehr und mehr zusammen und münden schließlich in den Ausführgang, der zuerst mit weitem Lumen, dann immer enger werdend, in der Zungentasche jederseits nach vorn zieht. Die Stelle seiner Einmündung in den Oesophagus ist auf Fig. 40 b im Querschnitt dargestellt. Ebenso gleichen auch die hinteren Speicheldrüsen denen von *Sepia*: sie sind in der Zweizahl vorhanden, liegen dem Vorderrande der Leber an und entsenden jede einen Kanal; die Vereinigung dieser beiden, der Verlauf und die Ausmündung des gemeinsamen Ganges zeigen keinerlei Abweichungen. Diese Abdominaldrüsen und ihre Ausleitung sind schon von Grant (1833) an *Sepiolo* richtig dargestellt worden, während die Buccaldrüsen von den meisten Autoren nicht bemerkt, von Joubin als gleichgestaltet, wie seine unpaare Drüse von *Sepia* angesehen wurden. Heinrich (1904) bildet einen Querschnitt durch den Schlundkopf von *Sepiolo rondeletii* ab (Tafel 2, Fig. 10), der nach meiner Ansicht unmöglich dieser Art entsprechen kann; denn die Drüsen, die auf dieser Zeichnung jederseits außen an den Kiefermuskeln liegen, kommen in dieser Lage nur bei Oktopoden vor. Übrigens zeigt in derselben Arbeit ein Längsschnitt von der gleichen Art (Fig. 9) ganz richtig die Drüse in der inneren Muskulatur und veranlaßt den Autor zur Annahme einer unpaaren, intrabulbären Drüse nach Art der von Joubin beschriebenen!

Im Gegensatz zu den genannten drei Gattungen findet man bei *Heteroteuthis* und *Rossia* bemerkenswerte Unterschiede. Bei *H. dispar* sind es nur die hinteren Speicheldrüsen, die von *Sepiolo* abweichen: sie sind miteinander zu einer einzigen Drüse verschmolzen, deren Ausführgang auch in seinem ganzen Verlauf unpaar ist. Freilich ist ihre Entstehung aus zwei Teilen noch deutlich zu erkennen: am Vorderrande sind zwei getrennte Zipfel ausgebildet, außerdem trägt die Drüsenmasse auf der Rückseite einen tiefen Einschnitt, in den sich der Oesophagus mit der Kopfarterie hineinlagert. Dadurch zerfällt sie in zwei symmetrische Hälften; diese sind aber auf allen Querschnitten durch eine Brücke miteinander verbunden, die von Drüsenschläuchen erfüllt ist und auch nicht mehr durch eine bindegewebige Scheidewand den Ursprung aus zwei getrennten Anlagen verrät.

Einen Schritt weiter in der Differenzierung der Speicheldrüsen stellt *Rossia macrosoma* dar. Auch hier sind die Abdominaldrüsen in ihrem mittleren Bezirk ganz verschmolzen, nur vorn und hinten mit kurzen stumpfen Zipfeln versehen und in der ganzen Länge durch eine Rinne gefurcht, in der der Oesophagus liegt. Bei den Schnitten durch diese Drüse läßt sich deutlich beobachten, wie der Ausführgang der beiden Seiten nur äußerlich geschwunden ist: in ihrem Inneren liegt jederseits ein starker Kanal mit weitem Lumen und zylindrischem Epithel, in den sich die verzweigten Schläuche von allen Richtungen her öffnen. Diese beiden Hauptrohre verschmelzen in einen Gang erst direkt, bevor sie die Drüse verlassen (Fig. 42). Die Buccaldrüsen, deren Ausmündung die gleiche ist, wie bei den bisher beschriebenen Formen, sind insofern bedeutend verändert, als ihr Ausbreitungsgebiet sich gewissermaßen erweitert: am Grunde der Kiefermuskulatur, wo die Schläuche am dichtesten gedrängt liegen, tritt ein Teil derselben durch die muskulösen Wände beider Schlundkopfseiten hindurch und bildet an der Außenseite einen kleinen Drüsenbezirk, der bei näherem Zusehen schon äußerlich am Schlundkopf zu bemerken ist. Dieser äußere

Drüsenteil ist klein, aber doch breit im Vergleich zu der schmalen Brücke von nur wenigen Drüsenschläuchen, die ihn mit dem inneren Teil verbinden (Fig. 41). Es hat hier also ein Ausweichen der an Zahl zunehmenden Drüsentubuli durch die muskulöse Wand hindurch nach außen stattgefunden, ein Prozeß, der bei den beiden folgenden Gruppen noch auffälligere Formen annimmt. Brock (1882), der allein *Rossia* genauer anatomisch behandelt hat, erkennt die Drüsen an jeder Seite des Schlundkopfes und beschreibt auch die verschmolzene Abdominaldrüse; dagegen sind diese Organe von *Heteroteuthis* bisher noch nicht geschildert worden.

Appellöf (1898) hat noch zwei Formen, die sich dem Kreis der betrachteten anschließen, behandelt: *Idiosepius* und *Sepiadarium*, deren erstere allerdings jetzt meist als eine Familie für sich angesehen wird. Beide haben kleine äußere Buccaldrüsen, denen sicher auch eine symmetrische innere Zone entsprechen dürfte, die Abdominaldrüsen sind bei *Sepiadarium* verschmolzen, bei *Idiosepius* getrennt. Die erstere Art ist also ein Übergangsstadium, wie *Rossia*, die andere dagegen ähnelt mehr *Sepiola*, hat aber doch den, wenn auch unbedeutenden, äußeren Buccaldrüsenteil.

Loliginidae.

Alle untersuchten *Loligo*arten und *Sepioteuthis* bekunden hinsichtlich der Ausbildung der Speicheldrüsen ein gemeinsames Verhalten. Bei ihnen haben diese Organe im Vergleich zu *Rossia* scheinbar eine weitere Differenzierung erfahren. Der Schlundkopf zeigt schon bei der Betrachtung von außen zwei ansehnliche Speicheldrüsen, die auf der Ventralseite in der Symmetrielinie ziemlich nahe aneinander herankommen. Da sie dem Schlundkopf dicht anliegen und ganz gleich, wie er, gefärbt sind, heben sie sich trotz ihrer Größe nicht auffällig ab (Fig. 30). Ziemlich weit vorn geführte Schnitte, die schon durch den eigentlichen Schlundkopf hindurchgehen, zeigen außer den beiden äußeren Drüsenlappen auch eine drüsige Zone im Inneren (Fig. 46 b—d). Durch Kombination mehrerer Schnitte läßt sich eine, wenn auch schmale Kommunikation zwischen den äußeren und inneren Drüsenbezirken feststellen. Von hinten nach vorn gehend, bemerkt man zuerst, wie aus den äußeren Lappen auf jeder Seite einige Schläuche in die Muskulatur der Schlundkopfwand eintreten, die hier schmaler ist, als an der übrigen Peripherie des Querschnitts. Sie rücken nach vorn zu immer weiter nach der Mitte in die Nähe der inneren Drüsenzzone, die hier schon ziemlich breit geworden ist (Fig. 46 c), und schließlich vereinigen sie sich ganz mit ihr. Noch weiter vorn verschwinden dann die äußeren Drüsen ganz auf den Querschnitten, dagegen besitzen die inneren eine beträchtliche Breite, die erst nach vorn zu allmählich abnimmt. Dieser innere Teil entspricht ganz den intrabulbären Speicheldrüsen von *Sepia* und *Sepiola*: er liegt in der Muskulatur am Grunde des Schlundkopfes in zwei symmetrischen Hälften, die in der Mitte fast zusammenfließen, aber nach vorn mit der Differenzierung der Zungentasche abnehmen; ihre Ausmündung geschieht schließlich in der für *Sepia* geschilderten Weise durch einen gemeinsamen Gang auf jeder Seite vorn in der Zungentasche. Dementsprechend zeigt eine Rekonstruktion der Drüse in einem schematischen Längsschnitt (Fig. 44) und in der Aufsicht von der Dorsalseite (Fig. 43) folgendes: der enge Ausführgang in beiden Seiten der Zungentasche verbreitert sich zu der inneren Drüsenmasse in der Schlundkopfbasis; kurz vor deren hinteren Ende geht von jeder der beiden symmetrischen Hälften ein schmaler Kanal nach hinten, der aus der

Muskelmasse austritt und in die Drüsenlappen übergeht, die außen dem Schlundkopf anliegen. Nur dieser Teil bedingt den Unterschied der Buccaldrüsen der Loliginiden von denen der Sepiiden und Sepioliden, denen sie, wie die Embryonalentwicklung ergibt (s. p. 54), homolog zu setzen sind. Die ganzen Tubuli der äußeren Drüsenlappen sind vielfache Verästelungen einiger Hauptstämme, die alle in die Schläuche des Kommunikationsstranges einmünden und dadurch ihr Sekret in die innere Drüse und weiter durch deren beide Zungentaschenkanäle in die Mundhöhle ergießen. Noch augenfälliger als bei *Rossia* haben sich hier also die Drüsenschläuche im Inneren des Schlundkopfes so stark vermehrt, daß sie durch die muskulöse Wand hindurchgetreten sind, um sich an der Außenseite unbeengt weiter ausbreiten zu können. Daß dabei der Verbindungsstrang zwischen extra- und intrabulbärer Partie so schmal geworden ist, kann nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, daß die Kiefermuskulatur, die von hier ausgeht, durch eine breite sie unterbrechende Drüsenzzone in ihrer Wirkung beeinträchtigt werden würde. Die Unterkieferdrüse bietet auch in dieser Gruppe keine Abweichungen von *Sepia*.

Die Abdominaldrüsen von *Loligo* und *Sepioteuthis* sind, wie oben (p. 30, Fig. 29, 30) gezeigt, in ihrer ganzen Ausdehnung zu einer einheitlichen, erbsenförmigen Masse verschmolzen, die nur einen Kanal aussendet. Das Verhalten von *Rossia* ist hier insofern vervollkommenet, als die Vereinigung so vollständig ist, daß weder äußerlich, noch innerlich an der Drüse Spuren einer Entstehung aus zwei symmetrischen Teilen zu erkennen sind. Diese Drüse findet sich bei allen ausgewachsenen Tieren der untersuchten Arten tief in das Vorderende der spindelförmigen Leber eingelagert; auch auf Schnitten durch junge Tiere ist sie beinahe an allen Seiten von der Leber umhüllt. Der Verlauf ihres Kanals nach vorn, sein Eintritt in den Schlundkopf und seine Ausmündung vorn am Subradualorgan stimmt mit den schon beschriebenen Formen überein. In der Entwicklung macht auch diese Drüse ein zweiteiliges Stadium durch (s. p. 55), das aber frühzeitig durch eine innige Verschmelzung beider Anlagen aufgehoben wird; jedenfalls scheint die paarige Gestalt das primitivere Verhalten zu sein. Es ist auffällig, daß die unpaare Abdominaldrüse der Loliginiden von früheren Autoren stets verkannt worden ist. Owen (1835), Cuvier (1837) und Brock (1880), um nur einige zu nennen, sprechen ebenso, wie von paarigen vorderen, so auch von paarigen hinteren Speicheldrüsen, nur Williams (1902) erwähnt die letztere in der Einzahl bei *Loligo pealei*. Die vorderen Drüsen sind in ihrer äußeren Lage von den genannten Forschern geschildert worden, aber der intrabulbäre Teil und die Ausmündung ist bisher nirgends dargestellt worden, da Joubin auch für diese Gruppe seine Angaben über *Sepia* gelten läßt. Rottmann (1904) erkennt die Irrtümer bei *Loligo*, ohne aber selbst auf die inneren Drüsen und ihre Kanäle näher einzugehen.

Hinsichtlich der Innervation ist gegenüber *Sepia* zu bemerken, daß, wie schon Chéron (1866) hervorhebt, das Unterschlundganglion durch seine Zweilappigkeit deutlich den Ursprung aus zwei Hälften verrät. Die äußeren Drüsenlappen des Schlundkopfes scheinen keine direkten Nerven von außen aus dem Unterschlundganglion zu beziehen. Es sei nur noch betont, daß die Übereinstimmung mit *Sepia* sich auch auf die im Inneren des Bulbus gelegenen Ganglien erstreckt.

Für die Kenntnis der Gefäßversorgung ist die Arbeit von Williams (1902) von Bedeutung, der auch bei Dekapoden zahlreiche Venensinusse feststellte, von denen für die Speicheldrüsen der „inner and outer buccal sinus“ und der „salivary sinus“ in Betracht

kommen. Diese Sinusse sind aber nach seiner Auffassung nicht einfache Lakunen, wie man bisher annahm, sondern außerordentlich stark erweiterte Gefäße, deren Endothelien er durch Silberimprägnation nachwies. Diese Angaben sind wichtig für die Auffassung des Blutgefäßsystems der Cephalopoden, das hiernach als völlig geschlossen angesehen werden müßte; für die Betrachtung der Speicheldrüsen der Loliginiden erhebt sich eine Frage, die ich nach den bisherigen Angaben in der Literatur und meinen Beobachtungen nicht entscheiden kann, ob nämlich ein solcher Venensinus, der denen der Oktopoden gegenüber reduziert erscheint, das ganze venöse Blut direkt aus den Drüsen übernimmt, oder ob auch hier besondere abführende Gefäße ausgebildet sind, wie sie Joubin für die Abdominaldrüsen von *Sepia* beschreibt. Die Kenntnis der feineren Gefäßverteilung der Cephalopoden ist hier, wie an vielen anderen Stellen, noch sehr lückenhaft.

Oigopsida.

Die Oigopsiden schließen sich hinsichtlich ihrer Speicheldrüsen eng an *Loligo* an. Auch bei ihnen sind die vorderen Speicheldrüsen in einen inneren und äußeren Teil geschieden, die miteinander durch eine schmale Brücke kommunizieren und ihren gemeinsamen Ausführgang jederseits durch die Zungentasche nach vorn senden. Der extrabulbäre Teil scheint bei allen untersuchten Formen etwas kleiner als bei *Loligo*, und liegt oft ziemlich unauffällig in der Hohlkehle zwischen Schlundkopf und Oesophagus (Fig. 45); in seinem inneren Bau indessen ist er prinzipiell ganz gleich: die Drüsenschläuche des Verbindungskanals gabeln sich mehrfach hintereinander bei ihrem Austritt aus der Schlundkopfmasse und bilden dadurch die Drüsenlappen (Fig. 47). Über die beiden symmetrischen inneren Drüsenteile und ihren Übergang in die Kanäle ist nichts neues hinzuzufügen, und die für *Loligo* gezeichnete Rekonstruktion der Drüsen (Fig. 43) kann auch für Oigopsiden gelten.

Die hinteren Speicheldrüsen zeigen in ihrer Form mehr Variabilität in den einzelnen untersuchten Gattungen als die vorderen. Sie sind zwar überall zu einer unpaaren Drüse verschmolzen, aber bei keiner bisher beobachteten Art so vollständig, wie bei Loliginiden. Bei *Todaropsis eblanae* scheint die Form etwa der von *Rossia* zu entsprechen, wenigstens konnte ich auf Schnitten durch die Drüse eine deutliche Ausbildung von zwei Zipfeln am Hinterende feststellen; mehr nach vorn treten im Inneren der einheitlich verschmolzenen Drüse zwei Hauptkanäle auf, die sich vorn vereinigen und in den unpaaren Ausführkanal übergehen, dessen weiterer Verlauf bis zur Ausmündung an der Spitze des Subradularorgans in der bekannten Weise erfolgt. Bei *Illex coindetii* und *Ommastrephes sagittatus* nimmt die Abdominaldrüse eine etwa halbmondförmige Gestalt an, die beiden symmetrischen Hälften sind also nur in der Mittellinie verschmolzen, von wo aus auch am vorderen Rande der gemeinsame Ausführgang abgeht. Die Vereinigung der Drüsenschläuche der beiden Seiten in ihrer Berührungsfläche ist eine vollständige und nur die Ausbildung eines Hauptkanals jederseits im Inneren der Drüse beweist die Verschmelzung aus zwei getrennten Teilen (Fig. 45, 49). Bei *Sthenoteuthis* und *Teleoteuthis* ist die Abdominaldrüse eine breite rundliche Scheibe, trägt aber auf ihrer Rückseite eine tiefe Einkerbung, die dem naheliegenden Oesophagus entspricht. Bei *Teleoteuthis caribaea* kommt noch dazu, daß die beiden Pallialnerven kurz nach ihrem Austritt aus dem Gehirn so nahe an die Drüse heranrücken, daß sie jederseits eine tief einschneidende Furche an ihrem Vorderrand ver-

ursachen (Fig. 48). Alle diese Arten, die bis auf die Onychoteuthidengattung *Teleoteuthis* der Familie der Ommastrephiden angehören, stimmen trotz gewisser Unterschiede darin überein, daß die Buccaldrüsen jederseits aus einem inneren und äußeren, miteinander verbundenen Teil bestehen, und daß die Abdominaldrüsen verschmolzen sind und nur einen Ausführgang haben.

Auch für andere Oigopsidengruppen finden sich die gleichen Angaben: Owen (1880) beschreibt bei *Enoplateuthis cooki* (*Cucoteuthis unguiculatus* der modernen Nomenklatur) richtig die kleinen, außen sichtbaren Teile der Drüsen und gibt die Mündung ihrer Gänge in der Zungentasche (faucial folds) auf seiner Zeichnung an. Auch seine Untersuchung an *Onychoteuthis* (1835), ebenso die von Vigelius (1882) an *Thysanoteuthis rhombus* und von Hoyle (1889) an *Gonatus fabricii* ergeben keine prinzipiellen Abweichungen. Die Behauptung, die sich bei Owen und Brock findet, daß die Cranchiengattung *Leachia* (Loligopsis) die hinteren Speicheldrüsen entbehren solle, bestätigt sich nach den Befunden Chuns (laut mündlicher Mitteilung) keineswegs; also auch diese sehr abweichende Familie zeigt hinsichtlich der Speicheldrüsen keine Unterschiede von dem geschilderten typischen Verhalten der Oigopsiden. Den Loliginiden gegenüber muß dieses als das primitivere Stadium erscheinen, wofür die geringere Größe des äußeren Buccaldrüsenteils und die unvollständigere Verschmelzung der Abdominaldrüsen sprechen. Es wäre interessant zu untersuchen, ob Formen mit besonders primitiven Eigenschaften, wie *Calliteuthis*, auch in diesem Punkte noch einfachere Verhältnisse aufweisen.

Octopoda.

Die Speicheldrüsen der Oktopoden sind wegen ihrer bedeutenden Größe der Gegenstand der meisten und gründlichsten Untersuchungen gewesen; auf ihre Bedeutung für die physiologische Forschung und auf die Ergebnisse in dieser Richtung wurde schon oben eingegangen. Immerhin fanden sich bisher auch in der anatomischen Schilderung einige Lücken, so war der genaue Verlauf der Ausführgänge der Buccaldrüsen noch ungenügend bekannt.

Die vorderen Speicheldrüsen heben sich außen an der Schlundkopfmasse durch ihre Größe und die grünliche oder bräunliche Färbung scharf ab. Sie liegen symmetrisch auf beiden Seiten als breite Lappen und erreichen bei den meisten Arten, besonders bei Polypus, eine derartige Breite, daß sie sowohl dorsal an der Eintrittsstelle des Oesophagus, als auch ventral vor dem Unterschlundganglion nahezu zusammenstoßen. An Längenausdehnung übertreffen sie die entsprechenden extrabulbären Organe der Loliginiden nicht, doch nehmen diese niemals eine derartige Färbung und solche Dimensionen in der Breite an. Noch bezeichnender aber erscheint der Unterschied, der durch die Teile im Inneren des Schlundkopfes bedingt wird. Es ergibt sich schon bei der makroskopischen Untersuchung, daß die Buccaldrüsen der Oktopoden auf jeder Seite nur durch einen dünnen Stiel mit dem Bulbus zusammenhängen. Durch diesen ziehen in einer schwachen bindegewebigen Hülle Nerven, Gefäße, einige Drüsenschläuche und der Hauptsammelgang. Wie sich aus Schnitten ergibt (Fig. 50), dringen die Drüsenschläuche nur ein ganz kurzes Stück in die Schlundkopfmuskulatur ein, die tieferen Schichten dagegen werden ausschließlich vom Ausführgang durchbohrt, der schon in der Drüse selbst sichtbar ist und dort von allen Seiten das Sekret der viel verästelten Schläuche aufnimmt. Dieser Kanal zieht nun auf jeder

Seite durch die basale Muskelmasse nach vorn, tritt in die Zungentasche da, wo sie sich von den anderen Muskeln löst, ein und durchsetzt sie, um schließlich an ihrer Innenseite in den Pharynx zu münden. Man kann hier also überhaupt nicht von einer intrabulbären Drüsenzzone reden, wie bei den Dekapoden, vielmehr ist das Drüsengewebe ganz auf die extrabulbären Lappen beschränkt, und nur deren Kanäle dringen durch die Schlundkopfmasse. Jeder der beiden Gänge hat in seinem nach vorn gelegenen Teil nur ein sehr schmales Lumen mit einer dünnen Epithelschicht und ist selbst auf Schnitten manchmal nicht leicht zu erkennen. Entsprechend klein ist auch seine Öffnung auf der Innenseite der Zungentasche; es dürfte daher wohl Schwierigkeiten bereiten, wenn man ein Kapillarröhrchen einführen wollte, um das Sekret zu gewinnen: in der Tat haben auch die wenigen Autoren, die sich mit dieser Drüse physiologisch befaßten, nur mit Extrakten, nie mit dem direkt aufgefangenen Sekret gearbeitet. Es ist übrigens zu beachten, daß hier die Mündungsstelle des Kanals mehr ventralwärts liegt als etwa bei Loliginiden, also nicht so sehr am vorderen Innenrande der Zungentasche, sondern etwa in der Mitte ihres Querschnitts. Ich kann diesem Umstand keine weitere prinzipielle Bedeutung zusprechen, da die Höhe der Mündung und die Länge des Kanals von seinem Eintritt in den Schlundkopf bis zu diesem Punkt sonst ganz die gleichen sind, als bei allen vorhergehenden Dibranchiaten. Die Lage und der Verlauf des Ausführanges sind also bei Dekapoden und Oktopoden prinzipiell gleich, während das Fehlen der inneren Drüsenzzone und das ausschließliche Vorhandensein der äußeren — ein Verhalten, das ich bei allen untersuchten Polypodiden und Argonautiden gleichmäßig ausgebildet fand — einen scharfen Unterschied darstellen.

Auch die Unterkieferdrüse zeichnet sich bei allen Oktopoden durch ihre grünliche Färbung und bedeutender Größe aus. Der tiefe Spalt zwischen Unterkiefer und Subradularorgan reicht hier besonders weit nach hinten; die Drüse bedeckt die ganze ventrale Fläche des Subradularorgans und ist gerade in den hintersten Partien am stärksten entwickelt. Man findet daher auf Querschnitten durch den Vorderrand der Buccaldrüsen auch schon die Submandibulardrüse getroffen, was bei Loliginiden an der entsprechenden Stelle nicht der Fall ist. Ihr Drüsengewebe ist außerordentlich reich entfaltet und die einzelnen gewundenen Drüsenschläuche sind sehr lang; sie liegen geordnet und regelmäßig zusammen und bilden ein wohlbegrenztes Polster, während sie bei Dekapoden mehr verstreut in die Muskulatur eingelagert sind. Es scheint auch, daß sich bei den Oktopoden mehrfach einzelne nebeneinander gelegene Schläuche vereinigen und die Zahl der benachbart mündenden Drüsenpori eine verhältnismäßig geringe ist.

Die hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden sind immer paarig und von einer Größe, die weit über die bei den Dekapoden gewohnten Proportionen hinausgeht. Den bedeutendsten Umfang erreichen sie bei Polypus (Octopus) und Moschites (Eledone), während sie bei Scaevurgus, namentlich aber bei Argonauta und Verwandten erheblich kleiner sind. Überall liegen sie vorn der Ventralseite der massigen Leber auf, meist aber getrennt von ihr durch den Kropf, den sackartig erweiterten Abschnitt des Oesophagus. Sie schmiegen sich besonders bei den Polypusarten eng aneinander, sind aber nicht ganz symmetrisch, so daß die eine die andere teilweise überdeckt; entsprechend wurde auch von Ida Hyde (1897) ein Unterschied im Gewicht der beiden Drüsen bei *P. macropus* festgestellt. An den beiden Berührungsflächen geht aus dem sogenannten Hilus einer jeden ein Kanal hervor, der bei ausgewachsenen Exemplaren etwa stricknadeldick ist. Beide Gänge vereinigen sich

zu einem einzigen; dieser tritt, am Oesophagus herlaufend, durch den Kopfknochen hindurch, dringt in den Schlundkopf auf der Ventralseite ein und mündet in seinem Inneren an der Spitze des Subradularorganes, das er dorsalwärts von dem Bezirk der Unterkieferdrüse durchläuft. Derart liegen die Verhältnisse bei allen Polypodiden und Argonautiden, nur daß bei geringerer Größe der Drüsen (Argonauta u. a.) ihre Aneinanderlagerung nicht so intensiv ist, und daß die dreikantig zugespitzte Gestalt der Drüsen mehr hervortritt.

Schon Cuvier (1805) gibt in seiner klassischen Abhandlung „Mémoire sur les Céphalopodes et leur anatomie“ von diesen Organen ein klares Bild, an dem nur Einzelheiten zu verbessern sind, wie etwa die Behauptung, daß die Buccal- und Abdominaldrüsen eine gelappte Oberfläche besitzen sollen, eine Angabe, der auch schon Joubin widerspricht. Dagegen ist der Verlauf der Ausführungsgänge beider Drüsenpaare im Inneren des Schlundkopfes zwar schematisch, aber doch schon exakt abgebildet. Von Interesse ist die Tatsache, daß die Speicheldrüsen in der abseits stehenden Familie der Cirroteuthiden einer wesentlichen Reduktion unterliegen: bei Cirroteuthis sind nach Reinhardt und Prosch (1846) die Abdominaldrüsen in Wegfall gekommen, während bei Opisthoteuthis überhaupt nur die Unterkieferdrüse erhalten bleibt (Meyer 1906). Man muß annehmen, daß in diesen Fällen die Drüsen, die erhalten bleiben, die Funktion der wegfallenden übernehmen, oder daß diese durch Wechsel in der Lebensweise überflüssig werden. So würden die Giftdrüsen nicht mehr nötig sein, sobald die Arten die räuberische Lebensweise der Polypodiden aufgeben und sich auf kleinere und langsam bewegliche Beutetiere beschränken würden.

Die vielfach zitierte Arbeit von Joubin beschäftigt sich eingehend mit der Histologie der Speicheldrüsen der Oktopoden, sowie auch mit ihrer Vaskularisation. Jüngeren Datums sind die histologischen Untersuchungen von Rawitz (1892) und Krause (1897), die nur den Abdominaldrüsen gelten und in Einzelheiten zu widersprechenden Resultaten kommen. Für die Unterkieferdrüse nimmt Joubin acinösen Charakter an; nach meiner Beobachtung dagegen sind alle ihre Drüsenschläuche rein tubulös und weisen, auch wenn man sie tief in das Subradularorgan hinein bis an ihren Grund verfolgt, keine Erweiterung ihres schmalen von Sekret erfüllten Lumens auf. Die Bindegewebefasern, die das ganze Drüsenpolster gegen die Muskulatur abgrenzen, ziehen auch in die Drüsenmasse hinein und bilden dort die Grundlage, an der auf allen Seiten die Drüsenzellen dicht ansitzen. Auch hier, wie bei den Dekapoden, liegt in jeder solchen Zelle der Kern an der Basis, umgeben von einer Schicht granuliertem Plasma, während die dem Lumen zugekehrte Seite von zahlreichen, dicht aneinander gedrängten Sekrettröpfchen verschiedener Größe erfüllt ist. Auch für die Buccaldrüsen scheint mir die acinöse Beschaffenheit nicht sicher genug erwiesen, jedoch wage ich nicht, bei den zahlreichen Täuschungen, die das ausschließliche Studium von Schnitten möglich macht, darüber zu entscheiden. Es gelang mir leider an dem konservierten Material nicht, Mazerations- und Zupfpräparate der Drüsen anzufertigen, durch die sich die äußere Form der Schläuche, ihre Breite und Verästelung, leicht hätte feststellen lassen; Joubin und Rawitz haben ähnliches mit Erfolg nur an frisch herauspräparierten Abdominaldrüsen versucht. Das Bindegewebe ist in den vorderen Speicheldrüsen nur schwach entwickelt und umschließt zahlreiche Blutlakunen, von denen noch die Rede sein wird. Die einzelnen Drüsenzellen sind hier länger und schmaler, als die der Unterkieferdrüse, und entsprechend dichter zusammengedrängt; auch hier wieder liegen Kern und Plasma am Boden der Zellen, die Sekretvakuolen mehr nach dem Lumen zu.

Der Ausführungsgang dieser Drüsen trägt in seinem in der Schlundkopfmuskulatur verlaufenden Stück ein sehr flaches Epithel von niedrigen, nahe aneinander gelegenen Zellen. Für die hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden nehmen alle Autoren seit Joubin tubulöse Struktur an. Der Bau der Zellen ist verschieden in den Drüsenschläuchen, ihrem Sammelgang und dem Ausführkanal. Rawitz (1892) unterscheidet in der eigentlichen Drüse Schleim- und Eiweißzellen, Krause (1897) leugnet das Vorkommen von Schleim, da er keine Reaktionen auf Mucinfärbungen erhielt, glaubt aber an der Hand anderer Tinktionsmethoden vier verschiedene Typen von Drüsenzellen konstatieren zu können. Die Drüsenrohre lassen im Ruhezustand nur ein enges Lumen erkennen; im Gegensatz dazu besitzt die während der Sekretion untersuchte und konservierte Drüse nach Krause ein weiteres Lumen, die Tubuli bekommen überhaupt einen ungleichen Durchmesser, die Zellen erscheinen nach der Ausstoßung des Sekrets weniger hoch, das periphere Plasma nimmt zu und die Kerne rücken nahe an das Lumen heran. Es scheint so, als ob die Zellen beim Sekretionsprozeß nicht zu Grunde gehen, vielmehr erfolgt immer wieder eine Neubildung des Sekrets von dem persistierenden Plasma an der Zellbasis aus. Im Sammelgang, der keine sekretorische Bedeutung mehr hat, sind außer hohen Epithelzellen noch eigentümliche einzellige Gebilde vorhanden, deren Form Krause mit Geschmacksknospen vergleicht, deren funktionelle Bedeutung aber ihm und Rawitz unklar geblieben ist. Der eigentliche Speichelkanal hat stark muskulöse Wände, in denen sowohl zirkuläre, als auch Längsmuskeln nachweisbar sind; auch er ist mit einem hohen Zylinderepithel ausgestattet.

Die Nerven der Abdominaldrüsen hat Krause durch Methylenblaufärbung genau verfolgt: Darnach tritt am Hinterrande des Unterschlundganglions auf der linken Seite ein starker Stamm aus, der sich sehr bald teilt und durch Ästchen und Anastomosen eine innige Verbindung mit der Muskulatur des Ausführungsgangs eingeht; bei dessen Teilung läuft jederseits ein Nerv an jedem Kanal entlang und tritt mit diesem in den Hilus der Drüse ein. Weiterhin ist zu bemerken, daß bei allen Oktopoden das Oberschlundganglion so eng mit dem Gehirn verschmilzt, daß beide nicht mehr scharf zu trennen sind; die Innervation der oberflächlich gelegenen Teile des Schlundkopfes und der Mundmembranen erfolgt also vom Vorderrande des Gehirns aus (Chéron 1866). Schließlich konnte Heinrich (1904) im Inneren des Schlundkopfes diejenigen Ganglien feststellen, die Pelseneer (1899) für Dekapoden beschrieben hatte, besonders das Ganglienpaar im Subradularorgan und das dorsal und hinten gelegene Ganglion der „commissure stomato-gastrique“.

Der Gefäßverlauf ist bei den Speicheldrüsen der Oktopoden prinzipiell anders als bei den Dekapoden: im Anschluß an die Ausbildung großer Venensinusse um die Drüsen herum sind die arteriellen Gefäße verringert, die venösen aber ganz in Wegfall gekommen. Von den beiden Ästen der geteilten Kopfaorta zieht jederseits je ein dünner Ast nach vorn und hinten; der hintere der beiden tritt bei den Abdominaldrüsen durch den Hilus, der vordere bei den Buccaldrüsen durch den Stiel, der sie mit dem Schlundkopf verbindet, ins Innere. Durch Injektionen (Joubin, Krause) wird bewiesen, daß die Gefäße sich im Inneren nicht weiter verästeln, sondern in Blutlakunen enden, die als Zwischenräume zwischen Bindegewebe und Drüsenschläuchen ausgebildet sind. Das Blut (bzw. die Injektionsmasse) erfüllt diese Spalten und kommt bei weiterem Nachschub von hinten an der Oberfläche der Drüsen zwischen den Schläuchen wieder heraus. Die ganze Außenseite ist von venösem Blut umspült, da die vorderen Drüsen in einem Buccalsinus, die hinteren in dem großen

Abdominalsinus, der auch die Leber und andere Teile beherbergt, gelegen sind. Wie physiologische Untersuchungen ergeben haben, nehmen die hinteren Drüsen bei der Sekretion fortwährend Flüssigkeit aus dem Venensinus auf und ersetzen aus dieser Quelle ununterbrochen das verbrauchte Quantum, während die arteriellen Gefäße wahrscheinlich ausschließlich im Dienste der Ernährung der Gewebe stehen. Nicht viel anders wird es wohl bei den Buccaldrüsen sein, deren peripherer Sinus die gleiche Bedeutung haben dürfte.

Nach der vorhergehenden vergleichend anatomischen Darstellung lassen sich zusammenfassend folgende drei Haupttypen feststellen, wobei die Unterkieferdrüse als wenig variables Organ füglich fortgelassen werden kann:

Der 1. Typus, repräsentiert durch *Sepia* und *Sepiola* und deren nächste Verwandten, besitzt zwei symmetrisch im Inneren des Schlundkopfes gelegene Drüsen, die einander in der Medianlinie berühren und durch einen Gang jederseits vorn in der Zungentasche münden; die hinteren Speicheldrüsen sind paarig, ihre Ausführungsgänge vereinigen sich zu einem, der sich vorn im Subradularorgan in die Mundhöhle öffnet.

Beim 2. Typus, dem die *Loliginiden* und *Oigopsiden* zugehören, tritt zu der inneren Buccaldrüse noch ein äußerer Teil auf jeder Seite, der mit dem inneren derselben Seite zusammenhängt, so daß die Ausleitung des Gesamtbezirkes der vorderen Speicheldrüsen auf beiden Seiten auch hier durch je einen Kanal in der Zungentasche erfolgt, auf deren Innenseite die Mündung jederseits gelegen ist. Die Abdominaldrüsen gehen eine Verschmelzung ein, die bei den *Loliginiden* vollständig, bei den *Oigopsiden* mehr oder weniger gründlich ist; immer aber ist von Anfang an äußerlich nur ein gemeinsamer Gang vorhanden, der im Schlundkopf denselben Verlauf zeigt, wie beim ersten Typus.

Der 3. Typus, derjenige der *Polypodiden* und *Argonautiden*, zeigt nur extrabulbäre vordere Speicheldrüsen, die jederseits einen Gang, aber keine Drüsenschläuche in die Muskulatur des Schlundkopfes bis zur Mündung in der Zungentasche senden. Die hinteren Speicheldrüsen sind immer paarig und erreichen oft sehr bedeutende Dimensionen; ihre beiden starken Ausführungsgänge treten zu einem Kanal zusammen, der ebenso, wie bei den anderen Formen, schließlich an der Spitze des Subradularorganes in die Mundhöhle mündet.

Zwischen dem 1. und 2. Typus finden sich Übergänge, insofern die hinteren Drüsen teilweise verschmolzen sind, während der extrabulbäre Teil der vorderen reduziert (*Rossia*) oder gar nicht vorhanden (*Heteroteuthis*) ist. Kein Bindeglied dagegen führt zum 3. Typus, dem der *Oktopoden*, die in anatomischer Beziehung überhaupt mehrfach unüberbrückte Gegensätze gegenüber den *Dekapoden* an den Tag legen. Bemerkenswert sind in dieser Gruppe die Rückbildungserscheinungen der Drüsen bei *Cirroteuthiden*.

Schon nach der gemeinsamen Art der Ausmündung kann man mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit einerseits die Buccal-, andererseits die Abdominaldrüsen aller *Dibranchiaten* für homolog erklären. Aber erst die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung kann davon überzeugen, ob es berechtigt ist, die Drüsen der drei Typen stammesgeschichtlich auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen.

d) Die Entwicklung der Speicheldrüsen.

Nur ein Teil der umfangreichen Literatur über Cephalopodenentwicklung beschäftigt sich mit der Anlage des Vorderarms und der aus ihm hervorgehenden Speicheldrüsen. Grundlegend ist, wie für die Embryologie aller Organsysteme, so auch hier, die klassische Untersuchung Köllikers (1844), der schon ein klares Bild von dem Entwicklungsgang der hinteren Speicheldrüsen der Dekapoden gewann. Unter den späteren Autoren waren auf diesem Gebiet namentlich Grenacher (1874), Bobretzky (1877) und Joubin (1887) tätig; andere Forscher, die sich auf das Studium der Blastodermbildung beschränkten oder nur die Resultate ihrer Vorgänger bestätigen konnten, können an dieser Stelle unerwähnt bleiben.

Bei keinem der oben aufgestellten Haupttypen ist die Entwicklung der Speicheldrüsen noch ganz unerforscht geblieben, aber immer ist besonders der Wert auf die Abdominaldrüsen gelegt, während die mangelhaft bekannten Buccaldrüsen teils gar nicht berücksichtigt, teils fehlerhaft beschrieben wurden. Es wird daher im folgenden gerade auf diese Gewicht gelegt werden, da die Angaben über die hinteren Drüsen nur an wenigen Stellen einer Berichtigung bedürfen. Von den Vertretern des ersten Typus ist bisher nur *Sepia* embryologisch behandelt worden; dagegen haben es diejenigen Autoren, die über *Sepioida* zu arbeiten glaubten, van Beneden (1841) und Metschnikoff (1866), in der Tat mit einer *Loligo*art, wahrscheinlich *L. marmorata* zu tun gehabt, wie Steenstrup (1882) aus der Form des von ihnen untersuchten Laichs überzeugend erwiesen hat. Unbekannt ist ferner auch die Entwicklung von *Rossia* und *Heteroteuthis*, die als Übergangsformen in der Ausbildung der Speicheldrüsen gerade von besonderem Interesse sein würden. Über *Loligo*, den Hauptrepräsentanten des 2. Typus, liegen die gründlichsten Untersuchungen vor, während die Kenntnis der Oigopsidenembryologie immer noch einzig und allein auf der schönen Arbeit Grenachers beruht. Schließlich wurden Embryonen des 3. Typus, besonders von *Polypus* und *Argonauta* am eingehendsten von Joubin zu einer vergleichenden Betrachtung herangezogen. Ich werde mehrfach auf die Befunde dieser Forscher verweisen müssen, da mir nur ein beschränktes Embryonalmaterial zur Verfügung stand, und besonders die frühesten Stadien nicht behandelt werden konnten. Meine Angaben stützen sich auf Schnittserien von *Sepia*-, *Loligo*- und *Polypus*embryonen, zu denen noch einige Exemplare von *Rhynchoteuthis*, jener interessanten Jugendform eines Ommastrephiden, kamen, die mir von Herrn Geheimrat Chun freundlichst überlassen wurden.

1. Typus (*Sepia*).

Von allen bekannten Cephalopodeneiern bieten diejenigen von *S. officinalis* wegen ihrer beträchtlichen Größe die anschaulichsten Verhältnisse. Die jüngsten mir zu Gebote stehenden Embryonen waren etwa auf dem achten Stadium Köllikers (vgl. dessen Figur 26, 27). Über die Anlage auf noch jüngeren Stufen gibt namentlich Bobretzky wertvolle Aufschlüsse. Darnach ist der Vorderdarm und alles, was aus ihm hervorgeht, also der Oesophagus, die Radulatasche und die Speicheldrüsen durchaus ektodermalen Ursprungs. Das Stomatodäum senkt sich schon sehr früh als eine flache, offene Grube ein, die erst allmählich weiter in die Tiefe dringt. Sehr bald treten auch die ersten Spuren der hinteren Speicheldrüsen als eine Einstülpung am Vorderdarm auf, die an dessen vorderem Rand schon äußerlich wahrnehmbar ist und erst mit der Ausbildung des Pharynx tiefer ins Innere rückt. Dabei

wächst sie zu einem unpaaren Gang aus und zieht ventral von der Radulaanlage nach hinten. In der Gegend des zerebralen Schlundringes teilt sie sich in zwei auf beiden Seiten des Oesophagus liegende Äste. Dieser Punkt ist auf dem oben genannten, von mir beobachteten jüngsten Stadium bereits erreicht: die hinteren Speicheldrüsen zeigen schon die beiden symmetrischen Zweige am Ende des unpaaren Kanals, ohne daß bis dahin schon eine weitere Verästelung der Drüsenschläuche eingetreten wäre. Wesentlich mehr neue Befunde bietet die Betrachtung der vorderen Speicheldrüsen auf dieser Stufe: in der Schlundmasse ist der Zungenkomplex schon in die einzelnen Bezirke zerfallen, so daß die eigentliche Zunge, das Subradularorgan mit dem Kanal der Abdominaldrüsen und die Zungentasche deutlich zu erkennen sind. Die letztgenannte scheint sich von Anfang an paarig als eine Muskelfalte jederseits anzulegen. An ihrer Innenseite zeigen sich zuerst die vorderen Speicheldrüsen als eine Furche, die ein Stück weit nach hinten zu verfolgen ist, dann aber durch Zusammenfaltung ihrer Ränder in eine Röhre übergeht und dergestalt noch ein Stück weit in die Anlage der hinteren Muskelmasse des Schlundkopfes eindringt (Fig. 52). Dieses röhrenförmige Stück, das ein schmales gleichförmiges Lumen zeigt, ist auf dem Stadium der Abbildung noch sehr kurz und endet auf Querschnitten gerade in der Höhe, wo die Radulaanlage sich von der Mundhöhle ventral vom Oesophagus nach hinten ausstülpt. Von einem deutlichen, der späteren Unterkieferdrüse entsprechenden Gebilde kann man auf dieser Stufe noch nicht reden, da das Epithel des Subradularorgans auf allen Seiten gleichmäßig strukturiert ist.

Ein schon etwas größerer Embryo, dessen Länge ungefähr $\frac{1}{3}$ von derjenigen des Dottersacks ist, zeigt den Gang schon von der Mündung an als geschlossenes Rohr, das durch die Zungentasche und weiter rückwärts mit gleichbleibendem Lumen läuft und jetzt schon so weit nach hinten reicht, daß es auf Querschnitten mit der Radula zusammen eine Strecke weit zu verfolgen ist (Fig. 53). In diesem Stadium werden auch die hornigen Kiefer schon sichtbar, ebenso hat das Epithel des Subradularorgans sich auf der Ventralseite durch eine Anhäufung ovaler Kerne derartig differenziert, daß man diese Partie schon mit Sicherheit als den Bezirk der Unterkieferdrüse ansprechen kann. Die hinteren Speicheldrüsen liegen nun schon ganz an ihrem definitiven Ort an der Dorsalseite hinter dem Kopfknochen; sie sind als zwei symmetrische Massen jederseits vom Oesophagus gelegen und haben durch mehrere Teilungen schon eine ganze Anzahl von miteinander verbundenen Drüsenschläuchen hervorknospen lassen.

Die weitere Entwicklung bietet keine prinzipiellen Abweichungen mehr: die Streckung des Körpers bedingt eine Verlängerung der Ausführungsgänge beider Drüsenpaare; zugleich greift eine weitere Verästelung der Drüsenröhrchen um sich, verbunden mit einer Zunahme an Dicke und Volumen. So lagern sich die symmetrischen Drüsenmassen der Buccaldrüsen zwischen die Muskelschichten des Schlundkopfes und senden jederseits ihren Kanal durch die Zungentasche in die Pharynxhöhle. Die Abdominaldrüsen erreichen ebenfalls durch reiche Ramifikation ihre definitive Größe, wobei der kurze paarige Teil des Ganges beiderseits noch etwas in die Länge gestreckt wird. Die Unterkieferdrüse erlangt ihre Gestalt durch mehrfache Faltung des Drüsenepithels und Einsenkung der Tubuli in die Tiefe; jedoch tritt diese Differenzierung, wie Joubin richtig bemerkt, erst sehr spät auf.

Man dürfte nach alledem wohl kaum fehlgehen, wenn man für die vorderen Speicheldrüsen von Anfang an eine paarige Anlage annimmt, obwohl sie nicht aus ganz frühen

Stadien erwiesen wurde; jedoch scheint mir die symmetrische Ausbildung der Drüsenkanäle, die der schon anfangs doppelten Gestalt der Zungentasche entspricht, für diese Hypothese eine gewisse Stütze zu sein. Allerdings stehe ich hierin im Widerspruch zu Joubin, der als einziger die vorderen Speicheldrüsen von *Sepia* embryologisch behandelt hat: entsprechend seiner Meinung, daß die Drüse unpaar sei, glaubt er auch ihren ersten Ursprung als ein median gelegenes Gebilde zu erkennen. Dagegen finden sich in seiner Arbeit wertvolle und zutreffende Angaben über die Entwicklung der Abdominaldrüsen, deren spätere Stadien auch schon Kolliker bekannt waren.

2. Typus (*Loligo*, *Rhynchoteuthis*).

Wie bei allen Cephalopoden entwickeln sich die Speicheldrüsen der Loliginiden und Oigopsiden aus dem ektodermalen Vorderarm. Betrachten wir zuerst die Anlage der Buccaldrüsen, so finden wir, daß sie bei *Loligo* erst auf einem Stadium, wo der Dottersack etwa ebenso groß ist als der Embryo, unzweideutig zu erkennen ist, während frühere Entwicklungsstufen noch keine klaren Bilder geben. Bei diesem Embryo und entsprechend bei einem solchen von *Rhynchoteuthis*, der 2 mm lang ist, aber bei der Dotterarmut der Oigopsideneier keinen äußeren Dottersack mehr hat, ist die Anlage schon deutlich paarig, aber noch ganz auf das Innere des Schlundkopfes beschränkt (Fig. 54). An der Innenseite der Zungentasche der beiden Seiten findet man schon die Mündung der Drüsen, die von hier aus als geschlossene, kurze Röhrchen jederseits nach hinten in die Schlundkopfmasse eindringen. Sie wachsen bald in die Länge und sind bei einem *Loligo*-Embryo, der gerade noch einen geringen Rest des äußeren Dottersacks besitzt, in ihrem Wachstum schon soweit fortgeschritten, daß sie aus dem Schlundkopf heraustreten und an seiner Außenseite links und rechts vom Oberschlundganglion als zwei kleine Kanäle mit gleichem Lumen und wenigen großen Randzellen zu sehen sind (Fig. 55). Von diesem Punkt aus geht nun die weitere Differenzierung der Drüsen: durch zahlreiche Verästelungen und gleichzeitige Vergrößerung der Schläuche entstehen Drüsenkomplexe, die auch bald die Scheidung des intra- und extrabulbären Teils hervortreten lassen. Ein Teil der entstehenden Äste nämlich, der sich mehr ins Innere des Schlundkopfes zurückzieht, bildet den inneren Bezirk, ein anderer, dessen Schläuche sich mehr außen am Bulbus verästeln, den äußeren. Dieser Vorgang ist schon bei einer relativ geringen Zahl der Drüsenschläuche wahrnehmbar (Fig. 56). Die Brücke zwischen beiden Bezirken ist zuerst noch ziemlich breit, sie wird in dem Maße verschmälert, als die muskulöse Schlundkopfwand an Dicke zunimmt. Die Anlage der vorderen Speicheldrüsen ist also ganz im Einklang mit ihrer definitiven paarigen Ausbildung auf allen Stadien, soweit ich sie zurückverfolgen konnte, eine doppelte, und es scheint auch hier der symmetrische Ursprung ziemlich gewiß zu sein, wenn diese Annahme auch wiederum dem Ergebnisse Joubins an *Loligo*-Embryonen widerspricht. Nur ganz kurz wird die Embryonalanlage dieser vorderen Speicheldrüsen bei Bobretzky (1877) erwähnt, der sie auf einer frühen Entwicklungsstufe richtig als zwei kurze röhrenförmige Drüsensäcke zu beiden Seiten des Oesophagus beschreibt.

Die Unterkieferdrüse erscheint auch hier wieder erst ziemlich spät, kurz nach dem Ausschlüpfen, in differenzierter Form, während sie vorher nur als ein Epithel mit dicht gedrängten ovalen Kernen angedeutet ist.

Über die Entwicklung der hinteren Speicheldrüsen von *Loligo* haben Bobretzky und Joubin gründliche Untersuchungen angestellt, und ich stütze mich, besonders für die ersten Entwicklungsstufen, ganz auf sie. Auch hier rückt der unpaare Schlauch, der sich aus dem Oesophagus vor der Radulaanlage ausgestülpt hat, rückwärts, tritt durch den Schlundring und gabelt sich in zwei Äste, die jedoch sehr dicht beieinander bleiben. Ich habe dieses Stadium der Teilung nicht beobachten können, es scheint aber nach jenen Forschungen und in Analogie zum Verhalten von *Sepia* (und der Oktopoden) wahrscheinlich, wenn nicht gewiß, daß es einmal auftritt. Jedenfalls aber weicht es schon sehr früh wieder einer Verschmelzung zu der unpaaren Drüse, die schon auf einem Querschnitt durch einen gerade geschlüpften Embryo ganz einheitlich ist (Fig. 57). Diese definitive Form ist bei den obengenannten Autoren nicht genügend hervorgehoben worden, obwohl schon Köllicker sie zutreffend beschrieben und den unpaaren Kanal nach vorn verfolgt hat. Bei den *Rhynchoteuthis*embryonen haben die Abdominaldrüsen schon bei dem 2 mm großen Embryo ihre endgültige Lage erreicht und sind zu einer allerdings deutlich zweilappigen Masse verbunden. Daß auch für Oigopsiden eine vorübergehende Zweiteilung der Anlage angenommen werden muß, beweisen die Befunde Grenachers (1874): der von ihm untersuchte pelagische Cephalopodenlaich eines Oigopsiden wies eine Ausbildung der hinteren Drüsen auf, die derjenigen der Myopsiden entspricht; da bei der Gabelung der Anlage, auf die ein lebhaftes Knospen der Drüsenschläuche auf beiden Seiten folgt, beide Äste nahe zusammenbleiben sollen, so ist eine sekundäre Verschmelzung derselben leicht möglich, obwohl sie von dem Autor nicht beschrieben wurde. Auch die vorderen Speicheldrüsen hat er an der Außenseite des Bulbus wahrgenommen, doch scheint er ihre Ausmündungsstelle nicht zutreffend beobachtet zu haben, da er sie ganz hinten in die Spalte zwischen Zungenmasse und Kiefermuskeln verlegt.

3. Typus (Polypus).

Es läßt sich nach dem Vorhergehenden schon aus theoretischen Überlegungen mit Wahrscheinlichkeit voraussagen, wie die Entwicklung der Speicheldrüsen bei den Oktopoden verläuft. Die vorderen werden auch hier aus einer paarigen, die hinteren aus einer unpaaren, sekundär in zwei geteilten Anlagen entstehen. In der Tat habe ich, soweit ich rückwärts verfolgte, auch bei den kleinsten Embryonen stets zwei Buccaldrüsenkeime beobachtet; allerdings gelang es mir nicht, sie auf irgend einem Stadium noch ganz im Inneren des Schlundkopfes zu finden. Schon bei dem jüngsten untersuchten Embryo liegen sie teilweise außerhalb, wenn auch noch sehr eng zusammen mit der Schlundkopfwand, so daß sie offenbar erst gerade durch sie hindurchgetreten sein können (Fig. 58). Ihr Gang läßt sich jederseits ins Innere und in die Zungentasche hinein verfolgen. Bei den kleinsten Polypusembryonen meines japanischen Materials (4 mm ventrale Mantellänge) liegen die Buccaldrüsen als eine dünne Schicht hinten an den Seiten des Schlundkopfes und weichen von der definitiven Form nur durch die geringe Zahl und Größe der Schläuche ab. Joubin bildet auch hier wieder von sehr jungen Entwicklungsstufen von *Argonauta* eine unpaare Anlage der später paarigen Drüsen ab; dieses Verhalten würde ganz übereinstimmen mit seiner Annahme, daß die definitive Ausmündung durch einen gemeinsamen Kanal erfolgt, aber in der Tat sind, wie oben gezeigt, zwei symmetrische Ausführungsgänge vorhanden. Daher halte ich es auch hier für unwahrscheinlich, daß auf Stadien, die jünger als meine frühesten

sind, irgend einmal eine unpaare Anlage auftritt; der von Joubin abgebildete Schnitt beweist schon eine so deutliche Differenzierung der Zungenmasse, daß auch die Zungentasche jedenfalls schon ganz ihre symmetrische Gestalt besitzt; man vermag sich aber kaum vorzustellen, wie sich der unpaare Gang der Anlage nachträglich noch spalten und dann erst in seine definitive Lage nach beiden Seiten rücken sollte.

Für die hinteren Speicheldrüsen dagegen kann ich alle Befunde Joubins bestätigen: gerade so, wie bei den anderen Typen stülpt sich ihr Ursprung vom Oesophagus aus, rückt nach hinten und gabelt sich. Im Anschluß an das Wachstum des Körpers erreichen die beiden Äste allmählich durch vielfache Ramifikationen und gleichzeitige Zunahme an Länge und Breite die bedeutende Größe der ausgewachsenen Abdominaldrüsen. Auch die Unterkieferdrüse läßt keine Abweichungen von den Entwicklungsformen der anderen Typen erkennen.

Ich glaube nunmehr durch die embryologischen Befunde noch nachdrücklicher die Behauptung bewiesen zu haben, die ich schon aus der gleichartigen Ausmündung abzuleiten suchte: die Buccaldrüsen aller Dibranchiatengruppen sind homolog und gehen alle von Anfang an aus einer paarigen Anlage hervor, die sich jederseits auf der Innenseite der Zungentasche einstülpt. Sie wird durch Verzweigungen vergrößert und bleibt bei der einen Gruppe (*Sepia*, *Sepiola*) aufs Innere des Schlundkopfes beschränkt, bei der zweiten (*Loliginiden*, *Oigopsiden*) läßt sie außerdem einen extrabulbären Teil jederseits hervordringen, der mit dem intrabulbären in Zusammenhang bleibt, bei der dritten (*Polypus* und andere *Oktopoden*) unterbleibt die Bildung des inneren Drüsenteils, und die Anlage entwickelt sich, sobald sie die Schlundkopfwand erreicht hat, nur an der Außenseite derselben zu den äußeren Drüsenlappen. Für die Abdominaldrüsen ist der homologe Ursprung aus einer ursprünglich unpaaren Anlage schon von Joubin für die Hauptvertreter der Dibranchiaten festgestellt worden; er bestätigt sich in gleicher Weise für die Fälle, wo die durch Gabelung entstandenen beiden Drüsen getrennt bleiben (1. und 3. Typus), wie für solche, wo sie sekundär wieder verschmelzen (2. Typus). Ebenso sind die Unterkieferdrüsen in allen Gruppen homologe Gebilde, die sich auch in der definitiven Gestalt wenig voneinander unterscheiden.

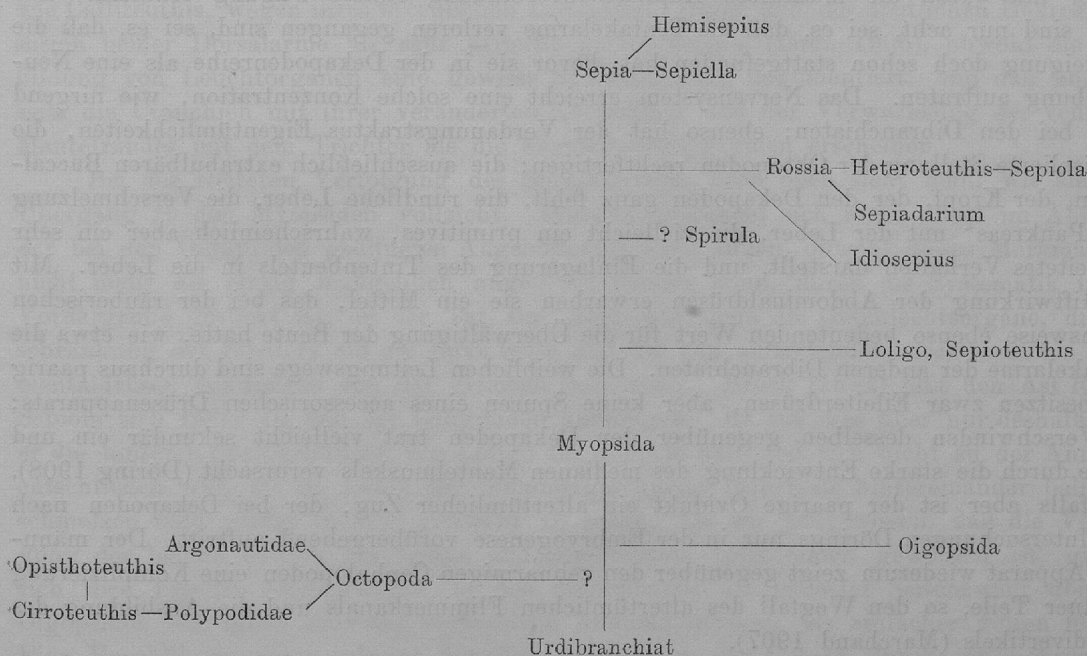
e) Phylogenetischer Ausblick.

Es sei noch gestattet, im Anschluß an die gewonnenen Resultate einigen phylogenetischen Spekulationen über die stammesgeschichtliche Gruppierung der Dibranchiaten Raum zu geben und zuletzt einen kurzen Blick auf die mutmaßlichen Beziehungen der Speicheldrüsen der Cephalopoden zu denen anderer Molluskenstämme zu werfen. Es wäre natürlich verfehlt, wenn man unter einseitiger Betonung eines so untergeordneten Organs, wie es die Speicheldrüsen sind, ganze Stammbäume konstruieren wollte. Immerhin glaube ich ein gewisses Recht, diese Verhältnisse heranzuziehen, daraus ableiten zu können, daß Brock, der den letzten Versuch (1882) auf diesem Gebiet durchgeführt hat, gerade den Speicheldrüsen eine ziemlich große Bedeutung beigemessen hat; da er sich jedoch auf teilweise fehlerhafte Beobachtungen stützte, so bedarf auch sein Stammbaum an verschiedenen Stellen einer Modifikation. Man muß sich aber davor hüten, diejenigen Formen, bei denen man in einem einzelnen Punkt primitive Verhältnisse findet, allgemein als die älteren anzusehen. So scheinen die ausschließlich intrabulbären Drüsen von *Sepia* und

Sepiola die einfachste Gestalt der Buccaldrüsen zu sein; es wäre aber ein großer Irrtum, diese Arten deshalb an den Anfang der phylogenetischen Entwicklung zu stellen. Im Gegenteil: beide stellen den Endpunkt zweier konvergierender Differenzierungsreihen dar, und einerlei, ob die vorderen Speicheldrüsen in diesem Falle ein fortgeerbtes altertümliches Merkmal oder eine sekundäre Reduktion darstellen, haben wir jedenfalls zwei Formen mit außerordentlich spezialisierten Organsystemen vor uns, die nur einige altertümliche Kennzeichen, so die Schale der Sepia, beibehalten haben.

Das Bild, das Brock von der stammesgeschichtlichen Reihenfolge der Dibranchiaten entwirft, ist etwa folgendes: von einer Urdibranchiatenform, die schon zehn Arme, im allgemeinen Oigopsiden-, aber auch Oktopodenmerkmale, wie den Kropf, besitzen soll, geht seitlich ein Ast, von dem sich einzelne Oigopsiden, besonders verschiedene Cranchiengattungen abzweigen, zu einem hypothetischen Uroktopoden, dem z. B. noch eine deutliche innere Schale eigentümlich sein, und der als der Ahne der heutigen Oktopoden gelten soll. In gerader Linie aufwärts von den Urdibranchiaten steigt der Stamm bis zu Sepia, die das Ende der Entwicklung darstellt, seitlich gehen dazwischen mehrere Zweige ab, als unterster derjenige der Ommastrephiden, weiter oben ein zweiter, der über Rossia zu Sepiola führt, schließlich kurz vor Sepia derjenige, der von Loligo dargestellt wird. Derart ist die Fassung, die Brock dem Stammbaum auf Grund seiner Untersuchungen von Rossia gab (1882), während er vorher (1880) Loligo zwischen Ommastrephiden und Sepioliden eingefügt und in Sepioteuthis ein Bindeglied zwischen den beiden ersten Gruppen gesehen hatte.

Die abgeänderte Form, die ich seinem Stammbaum mit Einfügung einzelner seit jener Zeit näher untersuchter Formen geben möchte, ist die folgende:



Zur Erläuterung dieses Stammbaumes mögen die folgenden Ausführungen dienen:

Die hypothetische Urdibranchiatenform, die den Ausgang aller heutigen Dibranchiaten gebildet haben möge, soll in sich nicht nur Oigopsidenmerkmale, sondern auch altertümliche Charaktere der Myopsiden und Oktopoden vereinigen. Sie müßte noch eine gestreckte, kalkige Schale besessen haben, etwa die der Belemniten, aus der sich einerseits die reduzierte Schale der Spirula, andererseits der hochentwickelte Schulp von Sepia, schließlich auch der chitinige Gladius und seine Rückbildungsstufen ableiten lassen müßten (Lang 1900). Ihr Zentralnervensystem würde noch die relativ unkonzentrierte, gestreckte Form der Oigopsiden aufgewiesen haben; die Ausführwege der Geschlechtsprodukte würden in beiden Geschlechtern noch paarig gewesen sein, die der Weibchen ohne Ausbildung der Nidamentaldrüsen. Auch für die Verdauungsorgane würden primitive Züge, die Ausbildung des Kropfes und einer unpaaren Leber, ein kleiner Tintenbeutel als Anhangsdrüse des Enddarms und wahrscheinlich intrabulbäre vordere Speicheldrüsen anzunehmen sein. Die Abzweigungsstelle der Oktopoden, die ich zu unterst am Stammbaume sich abspalten lasse, ist ganz unsicher: irgendwann einmal, vielleicht auch erst an einem viel späteren Punkte in der Stammesgeschichte, sind sie von einer Urform mit altertümlichen Zügen ausgegangen und haben, für sich abgeschlossen, einen langen Weg zurückgelegt, der sie weit abseits von den Dekapoden geführt hat. So verbinden sie mit einzelnen primitiven Eigentümlichkeiten in anderen Punkten eine Differenzierung, die selbst von den höchsten Dekapoden nicht erreicht wird. Sie haben eine rundliche Körperform angenommen, die Schale persistiert nur noch als zwei unbedeutende hornige Spangen, deren paariger Ursprung sich schwer mit dem unpaaren Schalensack der Dekapoden in Beziehung bringen läßt, der Körper hat durch die muskulöse Kopfnackenverbindung festere Fügung erhalten. Die Arme sind nur acht, sei es, daß die Tentakelarme verloren gegangen sind, sei es, daß die Abzweigung doch schon stattgefunden hat, bevor sie in der Dekapodenreihe als eine Neuerwerbung auftraten. Das Nervensystem erreicht eine solche Konzentration, wie nirgend sonst bei den Dibranchiaten; ebenso hat der Verdauungstraktus Eigentümlichkeiten, die eine isolierte Stellung der Oktopoden rechtfertigen: die ausschließlich extrabulbären Buccaldrüsen, der Kropf, der den Dekapoden ganz fehlt, die rundliche Leber, die Verschmelzung des „Pankreas“ mit der Leber, die vielleicht ein primitives, wahrscheinlich aber ein sehr abgeleitetes Verhalten darstellt, und die Einlagerung des Tintenbeutels in die Leber. Mit der Giftwirkung der Abdominaldrüsen erwarben sie ein Mittel, das bei der räuberischen Lebensweise ebenso bedeutenden Wert für die Überwältigung der Beute hatte, wie etwa die Tentakelarme der anderen Dibranchiaten. Die weiblichen Leitungswege sind durchaus paarig und besitzen zwar Eileiterdrüsen, aber keine Spuren eines accessorischen Drüsenapparats; das Verschwinden desselben gegenüber den Dekapoden trat vielleicht sekundär ein und wurde durch die starke Entwicklung des medianen Mantelmuskels verursacht (Döring 1908), jedenfalls aber ist der paarige Ovidukt ein altertümlicher Zug, der bei Dekapoden nach den Untersuchungen Dörings nur in der Embryogenese vorübergehend auftritt. Der männliche Apparat wiederum zeigt gegenüber den zehnnarmigen Cephalopoden eine Komplizierung einzelner Teile, so den Wegfall des altertümlichen Flimmerkanals und die Ausbildung des Penisdivertikels (Marchand 1907).

Es ist schwer zu entscheiden, ob die Polypodiden oder die Argonautiden als älter anzusehen sind. Besitzt Argonauta in ihrer Schale einen vielleicht ursprünglichen Charakter,

der manche Forscher veranlaßte, in ihr einen direkten Nachkommen der fossilen Ammoneen zu sehen, so zeigt die Hektokotylistation wiederum bei dieser Art und ihren Verwandten eine einzigartige Spezialisierung. Innerhalb der Polypodiden ist *Moschites* (*Eledone*) wohl etwas primitiver als *Polypus* (*Marchand*), während *Scaevargus* ihm sehr nahe steht. Für die übrigen Polypodiden, so etwa *Cistopus*, *Hoylea* und *Japetella*, ebenso für die Familien der Amphitretiden und Allopsiden läßt sich keine genauere Stellung angeben, da ihr innerer Bau noch nicht bekannt ist; dagegen müssen die Cirroteuthiden jedenfalls als eine weitere Entwicklungsstufe angesehen werden, deren Endglied sicherlich *Opisthoteuthis* ist.

Unter den Dekapoden sind die Oigopsiden entschieden am einfachsten organisiert und stellen den untersten Seitenast des Stammes dar. Als Beleg dafür führe ich das langgestreckte Gehirn, das nach außen offene Auge, die spindelförmige Leber, die noch nicht geteilt oder vom Ösophagus durchbohrt ist, die unvollkommene Verschmelzung der hinteren Speicheldrüsen und den Spiralmagen mit seinem nur schwachen Zipfel an; ferner ist zu betonen, daß der weibliche Leitungsweg paarig und nur mit echten, aber noch nicht mit accessorischen Nidamentaldrüsen ausgestattet ist, während die männlichen Geschlechtswege zwar selten paarig (*Calliteuthis*), sonst aber in der Differenzierung der einzelnen Abschnitte noch nicht besonders hoch entwickelt sind. Die Gliederung der Buccaldrüsen in einen äußeren und inneren Teil ist zwar wohl kein ursprüngliches Verhalten, beweist aber nichts gegen die Einreihung der Oigopsiden an dieser Stelle, da die ausschließlich intrabulbären Drüsen von *Sepia* und *Sepiola* ein sekundäres Zurückgehen auf die einfachere Form sein können. Ich bin nicht in der Lage, innerhalb der Oigopsiden eine genauere Gruppierung vorzunehmen und will nur wiederholen, daß einerseits die Histiototeuthiden, wie *Calliteuthis*, wegen ihres männlichen Leitungsapparates und der deutlichen Hektokotylistation beider Dorsalarms als sehr primitiv gelten müssen (*Chun* 1906), obwohl die Ausbildung von Leuchtorganen eine gewisse Spezialisierung dokumentiert, und daß andererseits die Cranchien mit ihrer veränderten Körperform und der Verwachsung des ventralen Mantelrandes mit dem Trichter als die abgeleiteten Formen erscheinen.

Bei der weiteren Verfolgung des Stammbaumes nach oben sieht man, wie sich der Übergang zu den Myopsiden vollzieht. Derselbe bekundet sich nicht allein im Abschluß der bei den Oigopsiden geöffneten Augenöffnung nach außen, obwohl dieses Merkmal, das nicht mehr als einzig maßgeblich angesehen werden kann, durch die Systematik in den Vordergrund gerückt ist; in der Tat sind aber besonders die Geschlechtsorgane, die Beschränkung des Eileiters auf die linke Seite und die neu auftretenden, accessorischen Nidamentaldrüsen mindestens von der gleichen Bedeutung. *Brock* (1882) läßt den Ast *Rossia-Sepiola* sich tiefer als den der Loliginiden abzweigen. Er tut dies aber nur deshalb, weil er die hinteren Speicheldrüsen von *Loligo* für doppelt hält und sich nicht zu der Annahme entschließen will, sie im Laufe der Stammesgeschichte mehrmals hintereinander bald verschmolzen bald wieder in zwei getrennt zu sehen. Da wir jetzt wissen, daß die Vereinigung der beiden Drüsen bei *Loligo* und *Sepioteuthis* vollkommen geworden ist, gliedert sich ihre Familie ungezwungen in den Stammbaum als nächster Seitenzweig über den Oigopsiden ein, deren teilweise verbundene Abdominaldrüsen als einfacher gelten müssen. Eine Vervollkommnung erleidet bei den Loliginiden das Gehirn durch ein näheres Zusammenrücken der Ganglien; in den Buccaldrüsen nimmt der extrabulbäre Teil größere Dimensionen an, die Leber wird vom Ösophagus durchbohrt, der zipfelförmige Anhang

des Spiralmagens ist in einen langen Sack ausgezogen; die neu erworbenen accessorischen Nidamentaldrüsen sind noch getrennt. Schwerlich können die Loliginiden als direkte Nachkommen jetziger Oigopsiden gelten; denn schon wegen der verschiedenen Formen der Schalen läßt sich ein solcher unmittelbarer Übergang kaum konstruieren; es scheint daher berechtigt, die Gattung *Loligo* und ihre Familie nur als Seitenast von einer nicht mehr erhaltenen Übergangsform abzuleiten. *Sepioteuthis* rangiert jedenfalls in der Nähe von *Loligo* ein; ob jedoch der primitiveren Form der Pankreasanhänge oder der vervollkommenen Gestalt der Flosse und der Verkürzung des Körpers mehr Gewicht beizulegen ist, läßt sich schwer entscheiden. Auch über die Einfügung von *Loliolus* und *Lolliguncula* ist nichts Bestimmtes auszusagen.

Die meisten Schwierigkeiten bereitet diejenige Gruppe, die an der nächsten, am höchsten stehenden Abzweigungsstelle angefügt ist. Als Hauptreihe stelle ich diejenige von *Rossia* über *Heteroteuthis* zu *Sepiola* (mit *Euprymna* und *Inioteuthis*) auf, obwohl ich darin nicht ganz mit Appellöf (1898) übereinstimme, der die *Rossien* und *Sepiolen* als zwei getrennte Stämme auffaßt. Es scheint mir aber gerade *Rossia* ein vorzügliches Übergangsglied zwischen einer oigopsidenartigen, teilweise nach der Richtung der Loliginiden hin veränderten Zwischenform und *Sepiola* zu sein. Besonders stütze ich mich darin auf die Speicheldrüsen: bei *Rossia* ist der extrabulbäre Teil der Buccaldrüsen reduziert, aber noch nicht ganz verschwunden, die Abdominaldrüsen sind noch teilweise verwachsen, bei *Sepiola* dagegen bleibt nur der intrabulbäre Teil erhalten, und die hinteren Drüsen sind vollkommen geteilt; ebenso sind die beginnende Verwachsung von Kopf und Nacken und die accessorischen Nidamentaldrüsen, die erst bei *Sepiola* verschmelzen, gute Übergangsmerkmale. Die Gattung *Heteroteuthis* stellt ein weiteres Glied in der Reihe dar, da die extrabulbären Drüsenlappen bei ihr schon verschwunden, die hinteren Speicheldrüsen noch zusammen sind; leider finden sich keine Angaben, ob ihre accessorischen Nidamentaldrüsen paarig, wie bei *Rossia*, oder vereinigt, wie bei *Sepiola*, sind. Von *Rossia* lasse ich auch *Sepiadarium* ausgehen, die nach Appellöf in ihren Speicheldrüsen und Nidamentaldrüsen gleich gestaltet ist, aber durch die muskulöse Nackenverbindung und das Fehlen der Schale eine Weiterbildung in der Richtung nach *Sepiola* zu darstellt. Einzelne Gattungen der Sepioliden, wie *Stoloteuthis*, *Promachoteuthis* und *Nectoteuthis* muß ich hier unberücksichtigt lassen, da ihre Anatomie noch nicht erforscht ist. Noch vor *Rossia*, aber doch in ihrer Nähe, füge ich schließlich *Idiosepius* ein: der paarige Eileiter, der allerdings rechts etwas zurückgebildet ist, ebenso die Hektokotyliation der beiden Ventralarme können nur als altertümlich angesehen werden (Appellöf 1898), da *Rossia* nichts derart besitzt; die Nidamental- und Buccaldrüsen stehen auf derselben Stufe, wie bei jener, die Abdominaldrüsen dagegen sind schon getrennt, wie bei *Sepiola*, deren Verwachsung von Kopf und Nacken noch nicht so vollständig erreicht ist.

Wenn ich in der Nähe des Sepiolidenstamms auch *Spirula* einreihe, so geschieht dies nur mit einem gewissen Vorbehalt. Neue Untersuchungen Chuns, über die er bei der Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1909 berichtet hat, ergeben unzweideutig entgegen den Angaben Pelseneers (Huxley-Pelseneer 1895), daß weitaus die Mehrzahl der Eigenschaften der *Spirula myopsider* Natur sind; das Auge, das hier allerdings offen, wie bei Oigopsiden, ist, kann unmöglich allein entscheidend sein, wenn andere Eigenschaften, wie das Gehirn, die weiblichen Geschlechtswege, besonders die beiden voneinander ge-

trennten accessorischen Nidamentaldrüsen, ferner die nierenförmige Form des Spiralmagens und die zweiteilige Leber neben vielem anderen enge Beziehungen zu den Myopsiden beweisen. Unter diesen ist wiederum *Rossia* diejenige, die der *Spirula* am meisten nahe kommt, besonders auch in der eigentümlichen Schleifenbildung des Eileiters nahe seiner Mündung in das Coelom; desgleichen sind die Speicheldrüsen von ziemlich derselben Form, wie ich an Schnittpräparaten, die mir Herr Geheimrat Chun freundlichst zur Verfügung stellte, beobachten konnte: außer dem paarigen Drüsenbezirk im Schlundkopf scheint auch ein schmaler, äußerer Teil vorhanden zu sein, der bei Huxley-Pelseneer abgebildet wird. Die hinteren Drüsen sind teilweise verschmolzen, aber mit zwei freien Zipfeln versehen, zugleich ist die ganze Drüse dorsal durch den Oesophagus gefurcht, wie bei *Rossia*. Es ist natürlich andererseits kaum möglich, wenn man die Schalen beider Formen betrachtet, sich ein Bild zu machen von einer Ausgangsform, aus der beide hätten entstehen können; an einer gewissen verwandtschaftlichen Beziehung muß man aber doch festhalten, wenn man nicht eine konvergente Entwicklung annehmen will, die zwei getrennte Stämme in so vielen Punkten ähnlich werden ließ.

Als Gipfel der ganzen Reihe erscheint *Sepia*, bei der eine Differenziertheit der Organe vorliegt, die von Brock ausführlich dargestellt worden ist; ich weise nur auf die Verschmelzung der Kopf- und Rückenmuskeln zu einer geschlossenen Leberkapsel und auf die Vereinigung der accessorischen Nidamentaldrüsen hin. *Sepiella* und *Hemisepius* sind nahestehende Verwandte der Stammgattung.

Es läßt sich vielleicht vieles gegen diese Gruppierung einwenden, je nachdem man dieses oder jenes Organsystem ins Auge faßt. So besitzt z. B. nach Döring (1908) der weibliche Leitungsapparat eine Tendenz von Oigopsiden- zu Oktopodencharakteren, so daß die Oktopoden den Gipfel der ganzen Entwicklungsreihe darstellen würden. Indessen können sie unmöglich direkt von sepiaähnlichen Formen abgeleitet werden, da ihnen, wie schon bemerkt, primitive Merkmale eigen sind, die man in der ganzen Dekapodenreihe vergeblich sucht. Man muß hier wieder zu der Annahme einer Konvergenz greifen, die auch Brock mehrfach macht: ebenso wie die Reihe der Sepioliden mit den Oktopoden eine konvergente Entwicklung durchgemacht haben muß, als deren Ergebnis die rundliche Körperform, die Reduktion der Schale und die Kopfnackenverbindung bei beiden auftrat, so müssen auch die Dekapoden und Oktopoden vielfach, aber mehr im inneren Bau, der gleichen Entwicklungstendenz gefolgt sein, und es scheint, als ob die Oktopoden an manchen Stellen die Dekapoden überholt und eine Differenzierung erreicht hätten, die bei diesen erst angebahnt ist. Freilich gibt das Wort „Konvergenz“ nur auf das Was, nicht auf das Warum und Wie einer derartigen, parallel verlaufenden Entwicklung Antwort.

Werfen wir zuletzt noch einen Blick über die Grenzen der Dibranchiatenordnung hinaus, so finden wir schon bei *Nautilus* eine andere Ausbildung der Speicheldrüsen. Leider ist mir eine Abhandlung über dieses Thema von Griffin (1899) nicht zugänglich gewesen, doch ergibt sich schon aus Joubins Arbeit, daß nichts den Abdominaldrüsen entsprechendes zu finden ist, während gewisse Drüsenbezirke in der Mundhöhlenwand den Buccaldrüsen gleich gesetzt werden können. In den anderen Klassen der Mollusken¹⁾ stoßen wir außer

¹⁾ Die folgenden Angaben entnehme ich teils aus Lang (1900) und Simroth (1896—1907), teils verdanke ich sie Herrn Prof. Simroth selbst, der mir bereitwilligst seine reichen Kenntnisse auf diesem Gebiet zur Verfügung stellte.

bei den Muscheln und den durch Parasitismus veränderten Formen überall auf Speicheldrüsen, und zwar in einer solchen Fülle von Modifikationen, daß eine vergleichende Orientierung schwer wird. Selbst Simroth (1896—1907) bekennt: „unter dem Sammelnamen der Speicheldrüsen verbergen sich, wie es scheint, ganz heterogene Drüsen, die höchstens in der Eigenschaft als Ektodermeinstülpungen im oder am Proktodäum ihre Gemeinsamkeit begründen.“ Unter den Formen der Pharynxdrüsen kann man epitheliale, sackförmige, schlauchartige und verästelte Drüsen in verschiedenster Differenzierung unterscheiden. Am ehesten lassen sich zwischen den Cephalopoden und anderen Molluskengruppen Beziehungen hinsichtlich der Buccaldrüsen feststellen: besonders bei Gastropoden, aber auch bei Amphineuren, nicht dagegen bei Scaphopoden, finden sich Schlunddrüsen, die mit zwei stets getrennten Gängen zwischen Oesophagus und Radulatasche münden. Sie heißen hier ebenfalls Buccaldrüsen, manchmal auch hintere Speicheldrüsen, da weiter vorn oft ein anderes Drüsenpaar, die „glandes annexes“ Bouviers oder sekundären Speicheldrüsen, sein Sekret ergießt. Die Buccaldrüsen liegen meist nicht so nahe der Schlundmasse an, wie etwa bei den Oktopoden, sondern sind oft weit entfernt und durch langgestreckte Kanäle mit der Mündung verbunden. Bei den Prosobranchiern können sie tubulös oder acinös oder sackförmig sein: ihre Einmündung in den Pharynx kann dadurch verändert werden, daß sich Buccaltaschen beiderseits abgrenzen, die die Gänge aufnehmen und selbst drüsiges Epithel besitzen können (Haliotis). Auch bei Pulmonaten und Opisthobranchiern tritt meist ein Paar von in den Schlund mündenden Drüsen auf, deren äußere Form mannigfaltig gelappt, traubig oder kompakt zu sein pflegt. Bei *Helix pomatia* kommt es nach Nalepa zur Ausbildung einer kleinen sekundären Drüsenzzone an den Eintrittsstellen der beiden Speicheldrüsenkanäle in den Pharynx. In diesem Verhalten, ebenso vielleicht in den drüsigen Buccaltaschen, könnte man eine Analogie zu der Trennung des intra- und extrabulbären Drüsenteils bei Loligo sehen; allerdings ist bei diesem die Verbindungszone zwischen beiden nur kurz und der Zusammenhang recht eng, während bei den Beispielen auch der Gastropodenreihe ein langer Kanal beide Bezirke trennt. Es liegt mir natürlich fern, aus diesen oberflächlichen Ähnlichkeiten verwandtschaftliche Beziehungen ableiten zu wollen, immerhin ist eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den Buccaldrüsen der Cephalopoden und Gastropoden nicht zu leugnen. Schwerer ist bei anderen Mollusken ein Gebilde zu finden, das den Abdominaldrüsen der Tintenfische entspräche. Nur die vorderen oder Mundhöhlendrüsen (glandes annexes) einiger Proso- und Opisthobranchier könnten in Betracht kommen; sie sind paarig und ihre getrennten oder verschmolzenen Gänge öffnen sich vorn nahe dem Munde. Die Lage dieser Mündung macht einen Vergleich mit den Drüsen der Cephalopoden, deren Kanal von der Mundöffnung durch die Kiefer mit ihrer Muskulatur und durch das Subradularorgan getrennt ist, fast unmöglich. Sollten aber gerade diese Drüsen, die bei den Oktopoden eine so bedeutende Größe erlangen, erst bei den Cephalopoden als eine Neubildung, als ein Organ sui generis aufgetreten sein? Ich wage nicht darüber zu entscheiden und muß mich damit begnügen, die Frage angeschnitten zu haben.

Zusammenfassung der anatomischen Resultate.

Die Sepioliden *Euprymna* und *Inioteuthis* stimmen in ihrem Bau ganz mit *Sepiola* überein, besonders auch im Besitz der Spermatophorentasche und des paarigen Leuchtorgans am Tintenbeutel.

Die Gattung *Sepioteuthis* trägt durchaus den anatomischen Charakter einer echten Loliginide und stellt keinen Übergang zu den Oigopsiden dar.

Das Mantelorgan am Hinterende von *Sepiella* hat drüsige Struktur; seine Beziehungen zum sogenannten Hoyleschen Organ und seine Funktion als Leucht- oder Purpurdrüse lassen sich bis jetzt nicht sicher beweisen.

Die Arten der *Sepia andreana*-Gruppe sind ganz so gebaut, wie andere Sepien, nur bedingt die Streckung des Körpers die Verlängerung oder Verlagerung einzelner Organe.

Bei den dibranchiaten Cephalopoden kommen drei Arten von Speicheldrüsen vor: zwei davon sind meistens paarig, die vorderen (Buccal-) und hinteren (Abdominal-)drüsen; die dritte, die Unterkieferdrüse (Livon) ist immer unpaar und in allen Gruppen gleich ausgebildet. Die paarigen Buccaldrüsen bleiben entweder auf das Innere des Schlundkopfes beschränkt (*Sepia*, *Sepiola* und Verwandte), oder besitzen jederseits außer dem intrabulbären auch einen extrabulbären Teil, die miteinander in Zusammenhang bleiben (Loliginiden, Oigopsiden, *Rossia*), oder bestehen ausschließlich aus den extrabulbären Lappen (Polypodiden, Argonautiden). In allen drei Fällen sind die paarigen Ausführungsgänge die gleichen: sie durchbohren die Schlundkopfmuskulatur und münden beiderseits auf der Innenseite der Zungentasche in die Pharynxhöhle. Die Abdominaldrüsen sind entweder getrennt (*Sepia*, *Sepiola*, Polypodiden, Argonautiden), oder teilweise (Oigopsiden, *Rossia*, *Heteroteuthis*) bzw. vollständig (Loliginiden) verschmolzen. Der Ausführungsgang der getrennten Drüsen ist ein kurzes Stück paarig, dann in einen Kanal verbunden, derjenige der verschmolzenen Drüsen tritt gleich unpaar aus der Drüse hervor. In beiden Fällen mündet der Kanal im Inneren des Schlundkopfes an der Vorderseite des Subradularorgans.

Die embryologische Untersuchung ergibt, daß die vorderen Speicheldrüsen aller Typen aus einer doppelten Anlage entspringen und einander homolog sind. Für die hinteren Drüsen werden die Befunde früherer Autoren bestätigt: auch sie sind homolog; ihre unpaare Anlage gabelt sich immer auf einem bestimmten Stadium, kann aber sekundär wieder zu einer Drüse verschmelzen.

Literaturverzeichnis.

Hinsichtlich der Arbeiten über die Physiologie der Speicheldrüsen verweise ich auf die Literaturübersichten bei Bauer (1909) und von Fürth (1903).

- 1886 Appellöf, Japanische Cephalopoden (schwedisch). Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. XXI. Stockholm.
- 1898 — —, Cephalopoden von Ternate. Abh. der Senckenberg. Naturforschenden Gesellschaft, Bd. XXIV. Frankfurt a. M.
- 1909 Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteil. zool. Station Neapel, Bd. XIX, Heft 2.
- 1841 van Beneden, L'embryogénie des Sépioles. Mémoires del' académie de Bruxelles, vol. XIV.
- 1877 Bobretzky, Entwicklung der Cephalopoden (russisch). Nachr. der Gesellsch. der Freunde der Naturw. Moskau. Bd. XXIV.
- 1833 Brandt-Ratzeburg, Medizinische Zoologie, Bd. II. Berlin.
- 1880 Brock, Versuch einer Phylogenie der Cephalopoden. Morphol. Jahrb., Bd. VI.
- 1882 — —, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXXVI.
- 1887 — —, Indische Cephalopoden. Zool. Jahrb., Abt. für Syst., Bd. II.
- 1866 Chéron, Recherches sur le système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. des scienc. nat. Zool., Sér. 5, vol. V.
- 1906 Chun, Über die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anzeiger, Bd. XXIX.
- 1908 — —, Über Cephalopoden der Deutschen Tiefsee-Expedition. Zool. Anzeiger, Bd. XXXIII.
- 1817 Cuvier, Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris.
- 1837 — —, Leçons d'anatomie comparée publiées par G. L. Duvernoy, vol. V. Paris.
- 1908 Döring, Über Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XCI.
- 1900 Faussek, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Mitteil. zool. Station Neapel, Bd. XIV.
- 1903 von Fürth, Vergleichend chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena.
- 1882 Girod, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes. Archives Zool. expér. et gén., vol. X.
- 1896 Goodrich, Report on a collection of Cephalopoda from the Calcutta Museum. Transact. Linnean soc. London, Ser. 2, Zool., vol. VII, pt. 1.
- 1835 Grant, On the anatomy of the Sepiola vulgaris. Transact. of the zool. soc. of London, vol. I.
- 1874 Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XXIV.
- 1904 Heinrich, Über den Schlundkopf einiger dibranchiater Cephalopoden. Zeitschr. für Naturgesch., Bd. LXXVII. Halle.
- 1880 Hilgendorf, Über einen riesigen Tintenfisch. Sitz.-Ber. Ges. der Naturforsch. Freunde. Berlin.
- 1886 Hoyle, Report on the Cephalopoda collected by H. M. S. Challenger during the years 1873/76. Chall. Reports, vol. XVI.

- 1889a Hoyle, Observations on the anatomy of a rare Cephalopod (*Gonatus fabricii*). Proc. scient. meeting zool. soc. London.
- 1889b — —, On a tract of modified epithelium in the embryo of *Sepia*. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, vol. X.
- 1901 — —, On the generic names *Octopus*, *Eledone*, *Histioteuthis*. Mem. proc. Manchester lit. phil. soc., vol. XLV.
- 1903 — —, *Sepia burnupi* n. sp. Journ. of Conchology, vol. II, No. 1.
- 1904a — —, Report on the Cephalopoda (Albatrozexpedition). Bull. of the Mus. of Compar. Zool. Harvard University, vol. XLIII, No. 1.
- 1904b — —, A diagnostic key to the genera of recent dibranchiate Cephalopoda. Mem. and Proc. of the Manchester lit. philos. soc., vol. XLVIII, pt. 3.
- 1904c — —, Report on the Cephalopoda collected by Prof. Herdman at Ceylon 1902. Rep. Ceylon Pearl Oyst. Fish., pt. 2.
- 1905 — —, Cephalopoda. The fauna of the Mald.-Laccad. Archipel. vol. II, suppl. 1.
- 1895 Huxley-Pelseneer, Report on *Spirula*. Challenger Rep., pt. 83.
- 1896 Jatta, I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 23. Monogr. Berlin.
- 1904 — —, A proposito di alcuni Cefalopodi del mediterraneo. Boll. soc. nat. Napoli, ser. 1. vol. XVII.
- 1895 Ijima und Ikeda, Description of *Opisthoteuthis depressa* n. sp. The journ. of the college of science, Imp. Univ. Tokio, vol. VIII, pt. 2.
- 1903 — —, Notes on a specimen of *Amphitretus* obtained in the Sagami Sea. Annotat. Zool. Jap., vol. IV. Tokio.
- 1887 Joubin, Recherches sur la morphologie des glandes salivaires des Céphalopodes. Arch. zool. expér. et gén., 2. sér., vol. V bis.
- 1894 — —, Céphalopodes d'Amboine. Revue Suisse zool. et Ann. du Mus. d'hist. nat. Genève.
- 1897 — —, Observations sur divers Céphalopodes, 3. note: Céph. du Musée polytechnique de Moscou. Bull. soc. zool. de France, vol. XXII.
- 1898 — —, Sur quelques Céphalopodes du Musée royal de Leyden. Notes Leyden Mus. vol. XX.
- 1902 — —, Révision des Sépiolides. Mém. de la soc. zool. de France, vol. XV.
- 1866 Keferstein, Kopffüßler. In Bronn, Kl. und Ordn. des Tierreichs. Bd. III.
- 1887 Kirk, On the anatomy of *Sepioteuthis bilineata*. Transact. New Zealand Inst., vol. XVI.
- 1844 Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.
- 1887 Krause, Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden. Sitz.-Ber. der K. Akad. Berlin.
- 1900 Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Bd. I Mollusca, bearbeitet von Hescheler.
- 1881 Livon, Recherches sur la structure des organes digestives des poulpes. Journ. de l'anat. et de la physiol., vol. XVII.
- 1907 Marchand, Studien über Cephalopoden: I. der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. LXXXVI.
- 1867 Metschnikoff, Geschichte der Embryonalentwicklung von *Sepiola* (russisch).
- 1906a Meyer, Die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa*. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. LXXXV.
- 1906b — —, Über das Leuchtorgan der Sepiolini. Zool. Anz., Bd. XXX.
- 1858 Milne-Edwards, Leçons d'anatomie et physiologie comparée, vol. V.
- 1898 Mitsukuri und Ikeda, Notes on a gigantic Cephalopod. Zool. Magaz. Tokio, vol. VII.
- 1830 Müller, De glandularum seccernentium structura penitiori. Leipzig.
- 1906a Nishikawa, Mezurashiki Ika. Doluts. Z. Tokio, vol. XVIII, p. 109—113.
- 1906b — —, Fuyu-sei Ika-ran. Doluts. Z. Tokio, vol. XVIII, p. 310—314.
- 1835/48 d'Orbigny-Férussac, Histoire des Céphalopodes acétabulifères. Paris.
- 1888 Ortmann, Japanische Cephalopoden. Zool. Jahrb., Abt. für Syst., Bd. III.
- 1835 Owen, Artikel Cephalopoda in Todds Cyclopaedia of anatomy and physiology, vol. I.

- 1880 Owen, Description of some new and rare Cephalopoda II. Transact. of zool. soc. London, vol. XI.
- 1899 Pelseneer, Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mémoir acad. de Belgique, vol. LVII.
- 1884 Pfeffer, Die Cephalopoden des Hamburger naturhistorischen Museums. Abh. des naturw. Vereins Hamburg, Bd. VIII.
- 1900 — —, Synopsis der oigopsiden Cephalopoden. Mitteil. aus dem naturhist. Museum, Nr. 17; 2. Beiheft zum Jahresb. der Hamburger wiss. Anstalten, Bd. XVII.
- 1894 Pilsbry, Notices of new Japanese Mollusca. The Nautilus, vol. XVI. Philadelphia.
- 1891 Posselt, Todarodes sagittatus. Vid. Meddelels. Naturhist. Foren. Kopenhagen, Jahrg. II.
- 1894 Racovitza, Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes. Compt. rend. de l'acad. des sciences, vol. CXVIII.
- 1892 Rawitz, Über den feineren Bau der hinteren Speicheldrüsen der Cephalopoden. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XXXIX.
- 1846 Reinhardt und Prosch, Om Sciadephorus mülleri. Kopenhagen.
- 1887 de Rochebrune, Etude monographique de la famille des Sépiadae. Bull. de la soc. philomat. Paris, 7. Ser., vol. VIII.
- 1901 Rottmann, Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. LXX.
- 1896/1907 Simroth, Gastropoda prosobranchia. In Bronn, Klassen und Ordn. des Tierreichs, Bd. III, Abt. 2.
- 1875 Steenstrup, Hemisepius. Vid. Selsk. Skrift. 5. Raekke, naturvid. og. math. Afd., Bd. X, 7.
- 1880 — —, Sepiella. Vid. Meddelels. naturhist. Foren. Kopenhagen.
- 1882 — —, Die Entwicklung verschiedener Cephalopodentypen. Biol. Zentralbl., Bd. II.
- 1887 — —, Notae tenthologicae. 6. und 7. Overs. K. Dansk. Vid. Selsk. Forhandl., 1887.
- 1738 Swammerdam, Bibel der Natur. (Deutsche Übersetzung von Boerhave. Leipzig 1752.)
- 1880 Verrill, The Cephalopoda of the Northeastern Coast of America, pt. 2, Transact. Conn. Acad., vol. V.
- 1880 Vigelius, Untersuchungen an Thysanoteuthis rhombus. Mitteil. der zool. Station Neapel. Bd. II.
- 1902 Willey, Zoological Results based on material from New Britain etc., pt. 6. Cambridge.
- 1902 Williams, The vascular system of the common squid, Loligo pealei. American Naturalist, vol. XXXVI.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. *Polypus doffeini* n. sp. Dorsalansicht. $\frac{2}{5}$ nat. Größe.
 " 2. *Polypus doffeini* n. sp. Ventralansicht. $\frac{2}{5}$ nat. Größe.
 " 3. *Sepia lorigera* n. sp. Dorsalansicht. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
 " 4. *Sepia lorigera* n. sp. Ventralansicht. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
 " 5. *Sepia misakiensis* n. sp. Dorsalansicht. Etwas verkleinert.
 " 6. *Sepia misakiensis* n. sp. Ventralansicht. Natürl. Größe.
 " 7. *Ocythoe tuberculata* Raf. Die geöffnete Mantelhöhle enthält zwei in sie eingedrungene, losgelöste Hektokotyli, von denen der eine gestreckt, der andere etwas aufgerollt ist. Natürl. Größe.
 " 8. *Sepia appellöfi* n. sp. Dorsalansicht. Natürl. Größe.
 " 9. *Euprymna morsei*. In der geöffneten Mantelhöhle treten die dem Tintenbeutel aufliegenden Leuchtorgane hervor. Vergrößerung 3:1.
 " 10. Hektokotylisierte Armspitze von *Polypus doffeini* n. sp. (dritter rechter Arm).
 " 11/14. *Sepia lorigera* n. sp.
 11. Schulp von der Ventral- und Dorsalseite. ca. $\frac{1}{3}$ nat. Größe.
 12. Hektokotylisierter vierter linker Arm.
 13. Tentakelkeule. a) Ventral-, b) Dorsalseite.
 14. Saugnäpfe in mehrfacher Vergrößerung. a) von den sessilen Armen, b) größter, c) mittlerer, d) e) kleinster Saugnapf der Tentakelkeule.
 " 15/18. *Sepia appellöfi* n. sp.
 15. Armkranz des Kopfes von der Ventralseite (der eine Tentakelarm ist völlig eingezogen).
 16. Schulp ventral und dorsal.
 17. Tentakelkeule. Vergrößerung etwa 2:1.
 18. Saugnäpfe, bedeutend vergrößert. a) b) von den sessilen, c) d) von den Tentakelarmen.
 " 19/22. *Sepia misakiensis* n. sp.
 19. Schulp ventral, dorsal und lateral.
 20. Spitze eines Dorsalarms mit verbreiterten Schutzmembranen der Saugnäpfe.
 21. Tentakelkeule. Vergrößerung etwa 3:1.
 22. Saugnäpfe, stark vergrößert. a) von den sessilen Armen, b) größer, c) kleiner der Tentakelkeule.
 " 23. *Euprymna morsei*. Querschnitt durch den Tintenbeutel und das daraufliegende Leuchtorgan.
 " 24. *Euprymna morsei*. Längsschnitt durch dasselbe.
 " 25/27. *Sepiella maindroni*. Mantelorgan.
 25. Medianer Längsschnitt durch das Hinterende des Körpers.
 26. Querschnitt durch die drüsige Oberfläche des Mantelorgans, schwach vergrößert.
 27. Dasselbe bei starker Vergrößerung (homog. Oelimmersion $\frac{1}{12}$).
 " 28, 29, 31. *Sepioteuthis lessoniana*.
 28. Eingeweidekomplex in der geöffneten Mantelhöhle. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.
 29. Verdauungsorgane.
 31. Mantelganglion mit den Zweigen des Pallialnerven.
 " 30. Verdauungsorgane von *Loligo bleekeri*.
 " 32/35. *Sepia*arten der *andreana*-Gruppe.
 32. Eingeweidekomplex eines jungen Exemplares von *S. lorigera*.
 33. Verdauungsorgane von *S. lorigera*.
 34. Männlicher Leitungsapparat von *S. peterseni*. a) in seiner natürlichen Lagerung, b) auseinandergelegt. Vergrößerung 2:1.
 35. Eingeweidekomplex mit weiblichem Geschlechtsapparat von *S. tokioensis*.

Fig. 36/58. Bau und Entwicklung der Speicheldrüsen der Cephalopoden.

36. Schlundkopf und Oesophagus von *Sepia officinalis* in der Aufsicht von der Ventralseite (Buccalmembran beseitigt).
37. Schlundkopf von *Sepia*, durch einen Längsschnitt halbiert (die hornigen Kiefern-scheiden sind weggenommen, die Schnittfläche durch Querstreifung markiert).
38. Längsschnitt durch den Schlundkopf von *Sepia elegans*, ein wenig seitlich von der Medianebene geführt.
39. a—d. Querschnitte durch denselben Schlundkopf, von hinten nach vorn geführt, um den intrabulbären Drüsenbezirk und seine Ausleitung zu zeigen.
40. a, b. Querschnitte durch den Schlundkopf von *Euprymna morsei*. a) mit dem paarigen Drüsenbezirk im Inneren, b) Ausmündung der Ausführungsgänge in der Zungentasche.
41. Querschnitt durch den Schlundkopf von *Rossia macrosoma*.
42. a—c. Querschnitte durch die teilweise verschmolzenen hinteren Speicheldrüsen von *Rossia*, von vorn nach hinten geführt.
43. Schematisches Bild des Schlundkopfinnern von *Loligo*, das durch die Beseitigung des Oberkiefers und seiner Muskulatur geöffnet ist, von der Dorsalseite gesehen.
44. Schematischer Längsschnitt durch den Schlundkopf von *Loligo* (Schnittfläche durch Querstreifen markiert).
45. Verdauungsorgane von *Illex illecebrosus coindetii*, von der Ventralseite gesehen: paariger äußerer Drüsenteil der Buccaldrüsen und halbmondförmig verschmolzene Abdominaldrüsen.
46. a—f. Querschnitte durch einen Schlundkopf von *Loligo*, von hinten nach vorn: extra- und intrabulbärer Drüsenteil und Verbindung der beiden.
47. Querschnitt durch den Schlundkopf von *Todaropsis eblanae*: äußerer und innerer Buccaldrüsenteil.
48. Querschnitt durch die hintere Speicheldrüse von *Teleoteuthis caribaea*, die von den Pallialnerven beiderseits am Rande gefurcht wird.
49. Querschnitt durch die halbmondförmig verschmolzenen hinteren Speicheldrüsen von *Ommastrephes sagittatus*.
50. Querschnitte durch den Schlundkopf von *Polypus vulgaris*, von hinten nach vorn: extrabulbäre Buccaldrüsen und Verlauf ihrer Kanäle im Schlundkopf.
51. Schematischer Längsschnitt durch den Schlundkopf von *Polypus* (Schnittflächen durch Querstreifen gezeichnet).
52. a—c. Embryonalanlage der vorderen Speicheldrüsen bei einem Embryo von *Sepia* (Stadium VIII Köllikers): Querschnitte von hinten nach vorn.
53. a, b. Dasselbe auf etwas vorgerückterem Stadium (Dottersack etwa dreimal so lang als der Embryo). Querschnitt.
54. a—c. Anlage der vorderen Speicheldrüsen von *Rhynchoteuthis* (2 mm Länge). Querschnitte von hinten nach vorn: Embryonalanlage noch ganz auf das Innere des Schlundkopfes beschränkt.
55. Etwas vorgerückteres Stadium von *Loligo*: die Drüsenschläuche treten schon aus dem Schlundkopf beiderseits heraus. Querschnitt.
56. a—c. Weitere Differenzierung der Buccaldrüsen bei einem jungen *Loligo* (10 mm Länge): Ausbildung des äußeren und inneren Drüsenbezirks. Querschnitte von hinten nach vorn.
57. Querschnitt durch die Anlage der hinteren Speicheldrüsen bei einem gerade geschlüpften *Loligo*embryo: die Verschmelzung der beiden Teile ist schon vollkommen.
58. Anlage der Buccaldrüsen bei einem *Polypus*embryo (Dottersack etwa ebenso groß wie der Embryo): die Drüsen sind gerade an die Außenseite des Schlundkopfes getreten. Querschnitt.

Verzeichnis der in den Figuren der Tafeln angewandten Abkürzungen.

a. bl.	= Schlundkopfarterie (Ast der a. cephalica).
app.	= Blindsack des vas deferens (Prostatablindsack).
at.	= Vorhof des Herzens.
b. atr.	= Tintenbeutel.
bb.	= Schlundkopf.
br.	= Kieme.
b. N.	= Needhamsche Tasche (Spermatophorentasche).
c. br.	= Kiemenherz.
c. cil.	= Wimperkanal des vas deferens.
c. g.	= Gallertkörper.
c. gl.	= Verbindungsgang zwischen intra- und extrabulbärem Buccaldrüsentheil.
cer. visc.	= Visceralbezirk des Gehirns.
coec. stom.	= Spiralmagen.
com. stom.	= Kommissur vom Unterschlundganglion nach dem Magenganglion.
d. gl. bucc.	= Ausführungsgang der vorderen Speicheldrüsen (Buccaldrüsen).
d. gl. abd.	= Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüsen (Abdominaldrüsen).
duct. pan.	= Lebergänge mit sog. Pankreasanhängen.
duct. sperm.	= Paket des männlichen Ausleitungsapparats.
g. ib.	= Unterschlundganglion.
g. sb.	= Oberschlundganglion.
g. st.	= Stern- (Mantel-)ganglion.
g. subr.	= Subradularganglion.
gl.	= Drüse.
gl. abd.	= Hintere Speichel- (Abdominal-) drüse.
gl. acc.	= Accessorische Drüse (Prostata).
gl. b. atr.	= Tintendrüse.
gl. bucc.	= Vordere Speichel (Buccal-) drüse.
gl. bucc. p. e.	= Extrabulbärer Teil der Buccaldrüsen.
gl. bucc. p. i.	= Intrabulbärer Teil der Buccaldrüsen.
gl. nid.	= Nidamentaldrüse.
gl. nid. acc.	= Accessorische Nidamentaldrüse.
gl. ovd.	= Eileiterdrüse.
gl. per.	= Perikardialdrüse (Kiemenherzanhang).
gl. sbm.	= Unterkieferdrüse.
gl. sp.	= Spermatophorendrüse (vesicula seminalis).
h.	= Leber.
lb. ext.	= Äußere Lippenmembran.
lb. int.	= Innere Lippenmembran.
lig.	= Ligament zwischen Magen und Hoden.
mm.	= Muskulatur.
m. add. pall. med.	= Medianer Mantelschließmuskel.
n. pall.	= Pallialnerv.

oes.	= Oesophagus.
OK.	= Oberkiefer.
ov.	= Eierstock.
p.	= Ausgangsöffnung.
pap. ren.	= Nierenpapille.
ps.	= Penis.
R.	= Radula.
r. acc.	= Accessorischer Ast des Mantelnerven.
r. ext.	= Äußerer Ast des Mantelnerven.
r. int.	= Innerer Ast des Mantelnerven.
rect.	= Enddarm.
refl.	= Reflektor.
rst.	= Knorplige Radulastütze.
sacc. pall.	= Mantelorgan (Hautsack).
Sbro.	= Subradularorgan.
stom.	= Magen.
test.	= Hoden.
UK.	= Unterkiefer.
v. abd.	= Abdominalvene.
v. def. prox.	= Proximales vas deferens des männlichen Leitungsapparats.
v. def. dist.	= Distales vas deferens des männlichen Leitungsapparats.
vit.	= Dotter.
Zt.	= Zungentasche.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	3
I. Systematischer Teil	4
1. Beschreibung der Cephalopoden	4
2. Zusammenfassung: Die Verbreitung der japanischen Cephalopoden	21
II. Anatomischer Teil	25
1. Zur Anatomie der Sepioliden	26
2. Zur Anatomie von <i>Sepioteuthis lessoniana</i>	28
3. Zur Anatomie von <i>Sepiella</i>	31
4. Zur Anatomie der <i>Sepia andreana</i> -Gruppe	33
5. Die Speicheldrüsen der Cephalopoden	35
a) Problem der Untersuchung, Material, Methode	35
b) Literaturübersicht. Physiologie der Drüsen	37
c) Der Bau der Speicheldrüsen	38
d) Die Entwicklung der Speicheldrüsen	52
e) Phylogenetischer Ausblick	56
Zusammenfassung der anatomischen Resultate	63
Literaturverzeichnis	64
Erklärung der Abbildungen	67



Fig. 5.



Fig. 6.

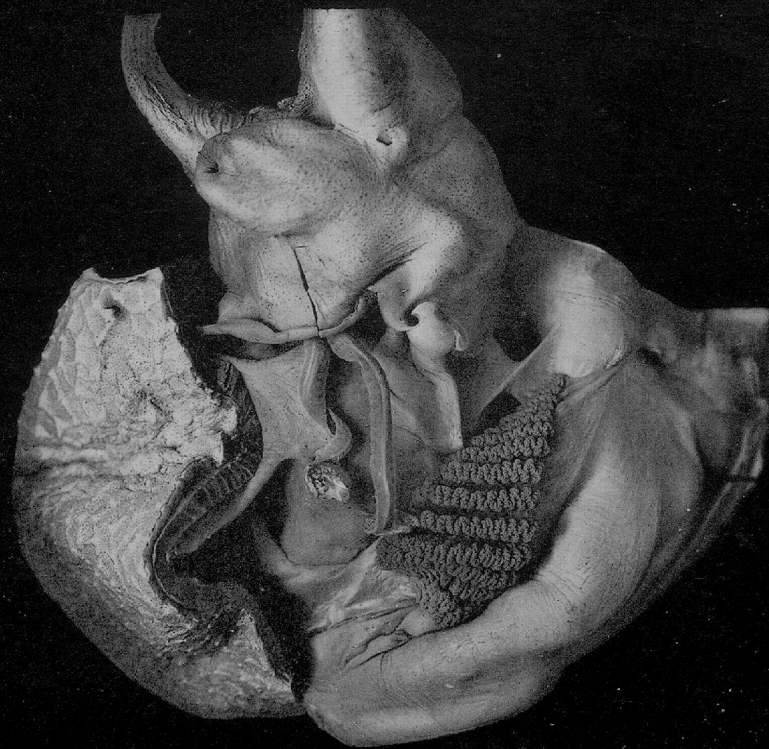


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

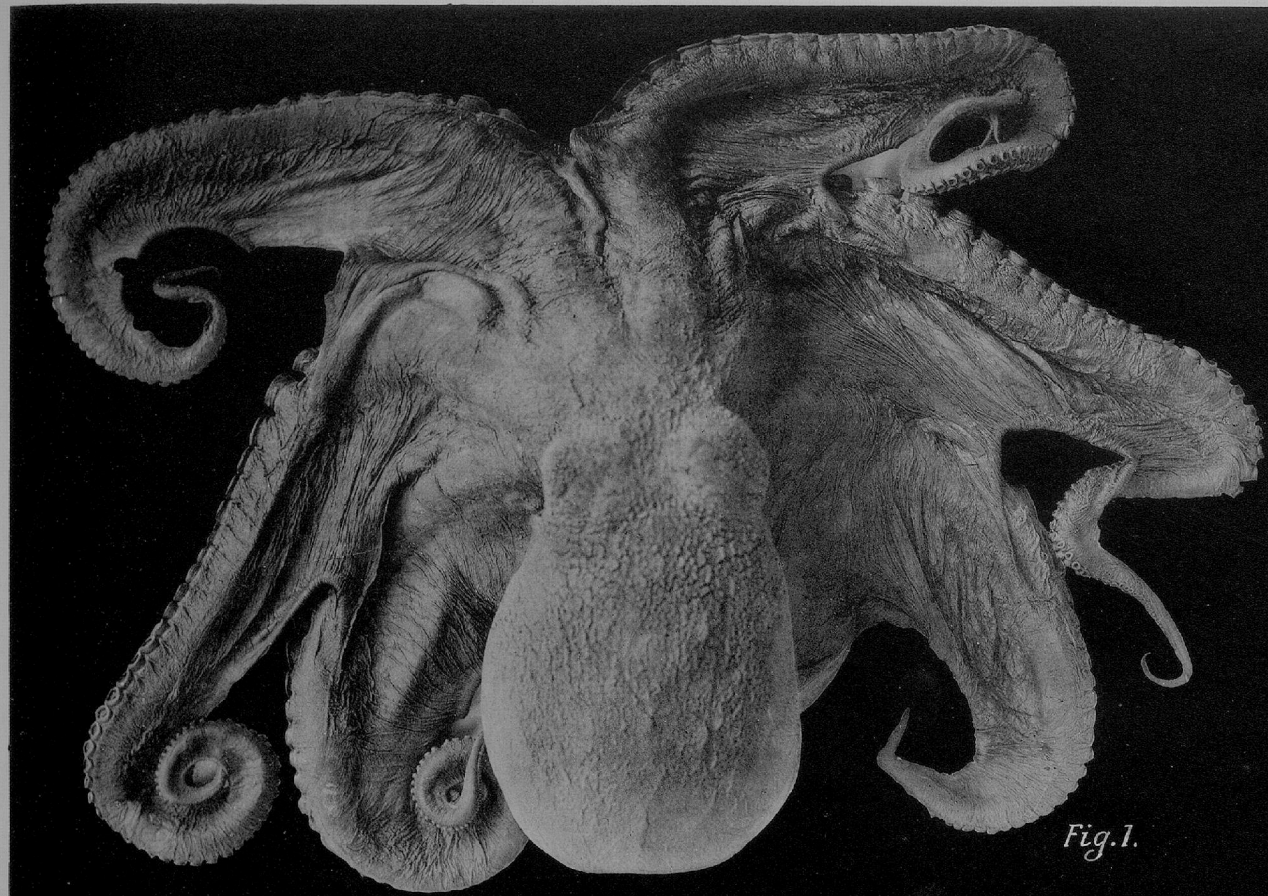


Fig. 1.

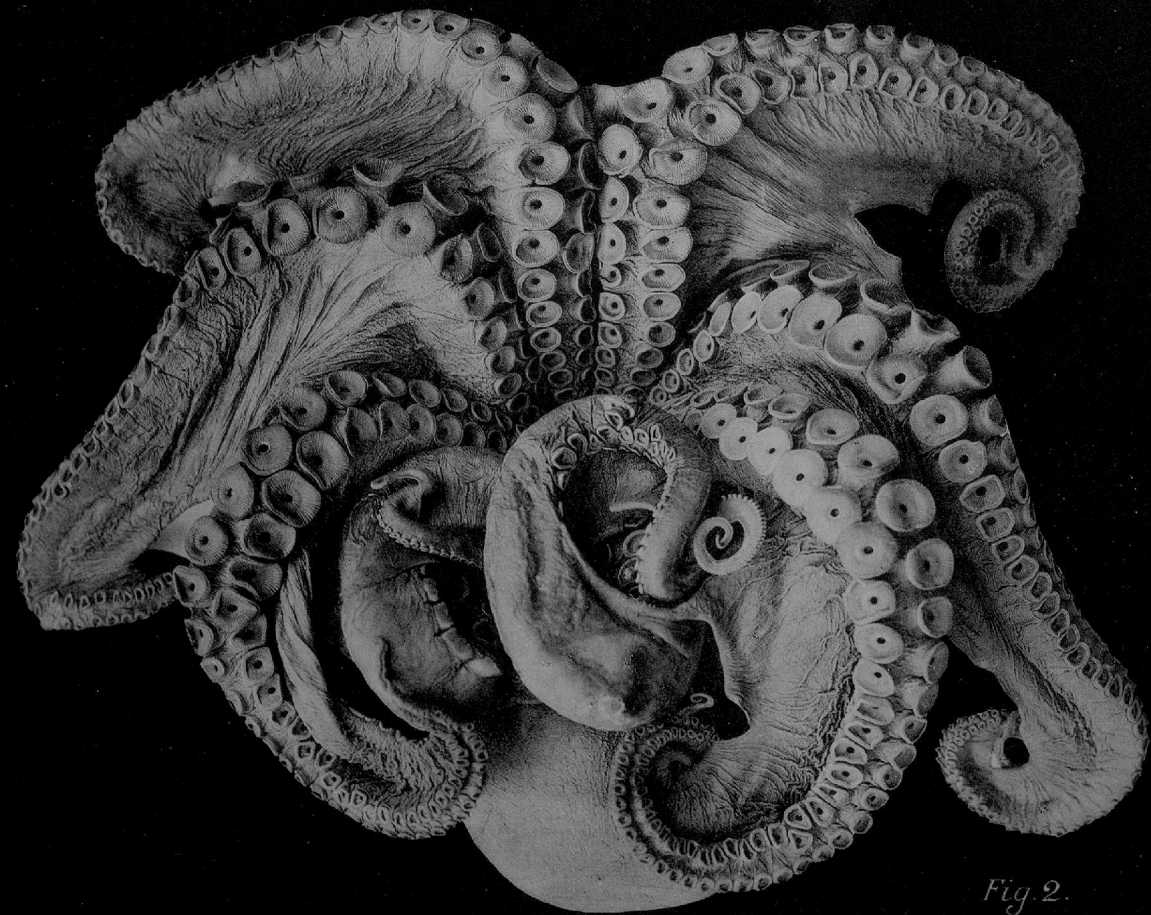


Fig. 2.

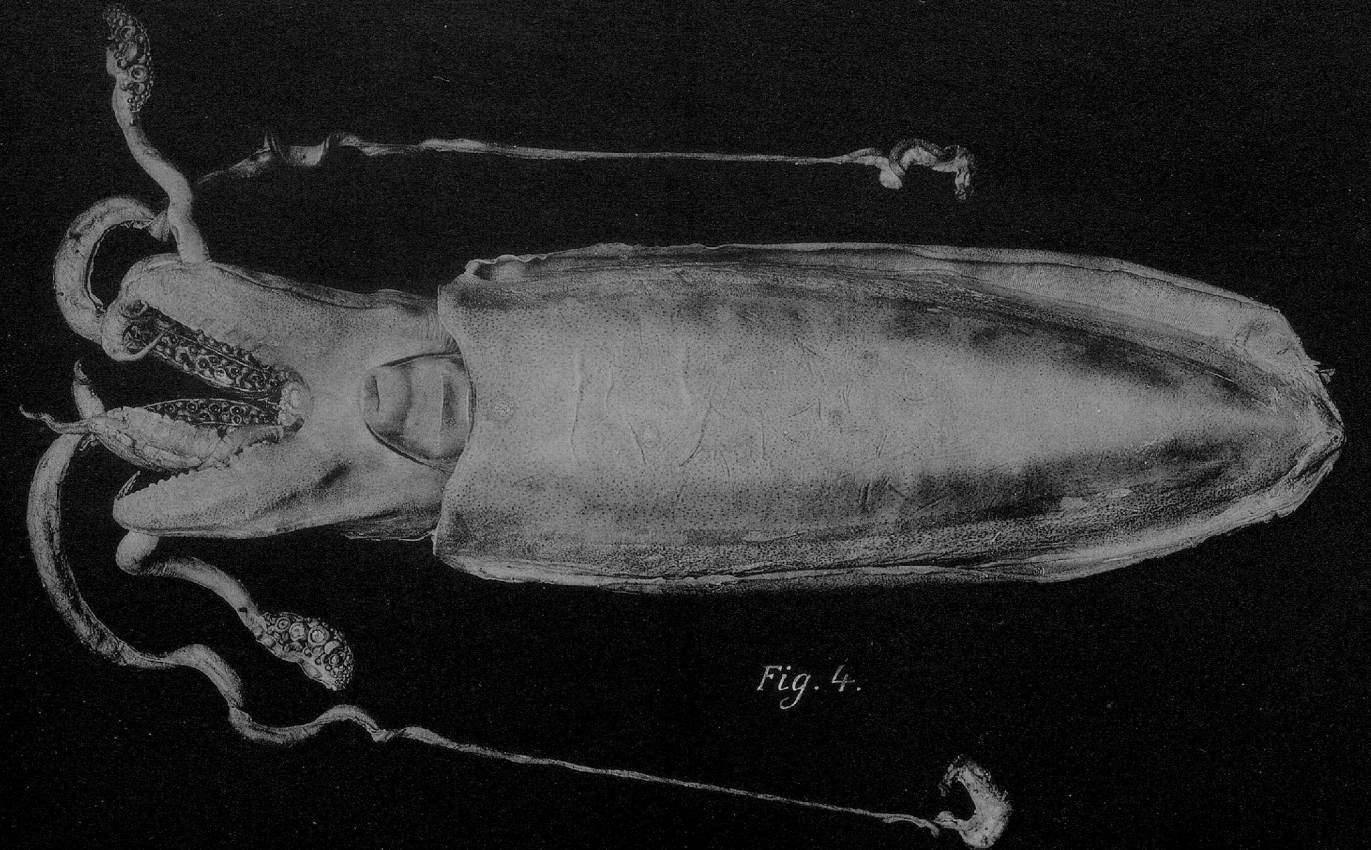


Fig. 4.

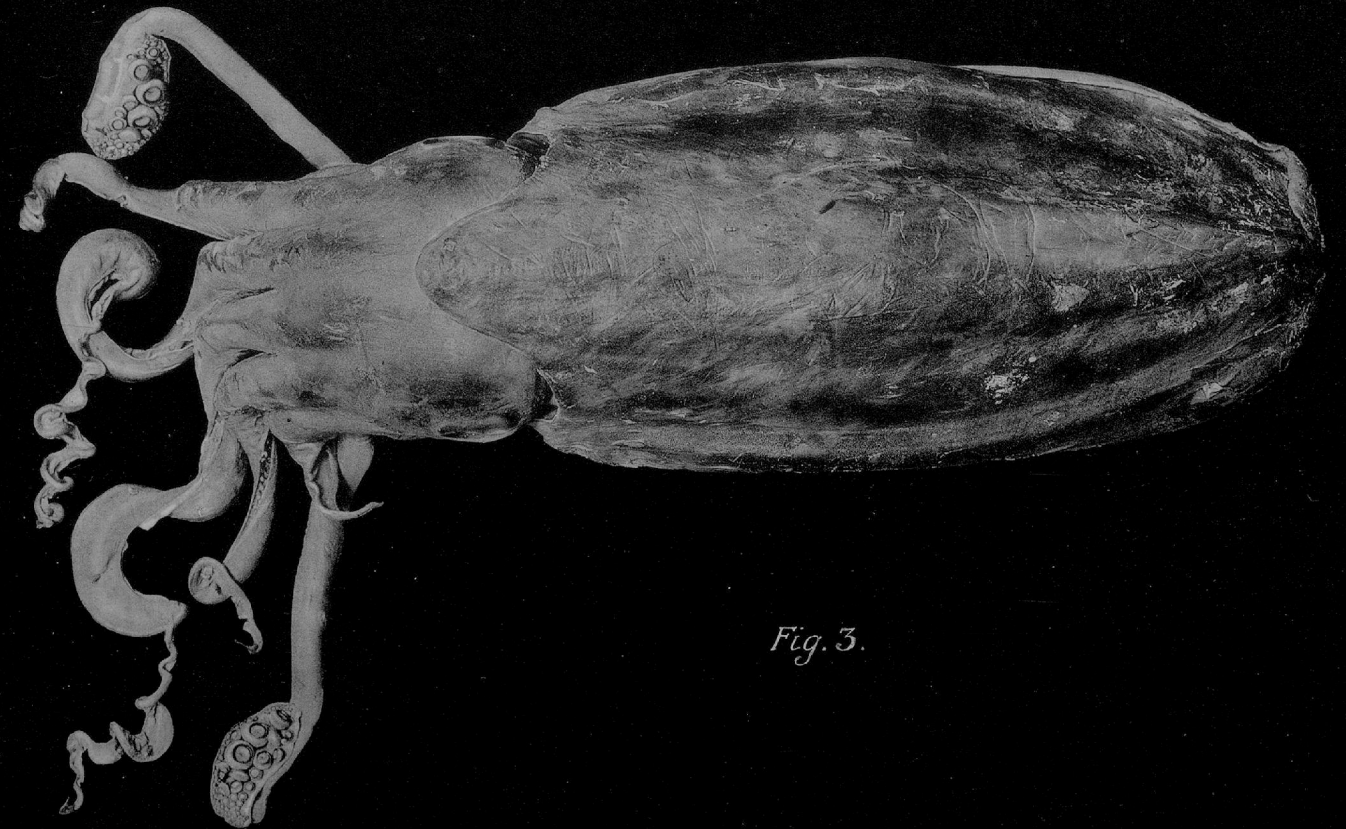
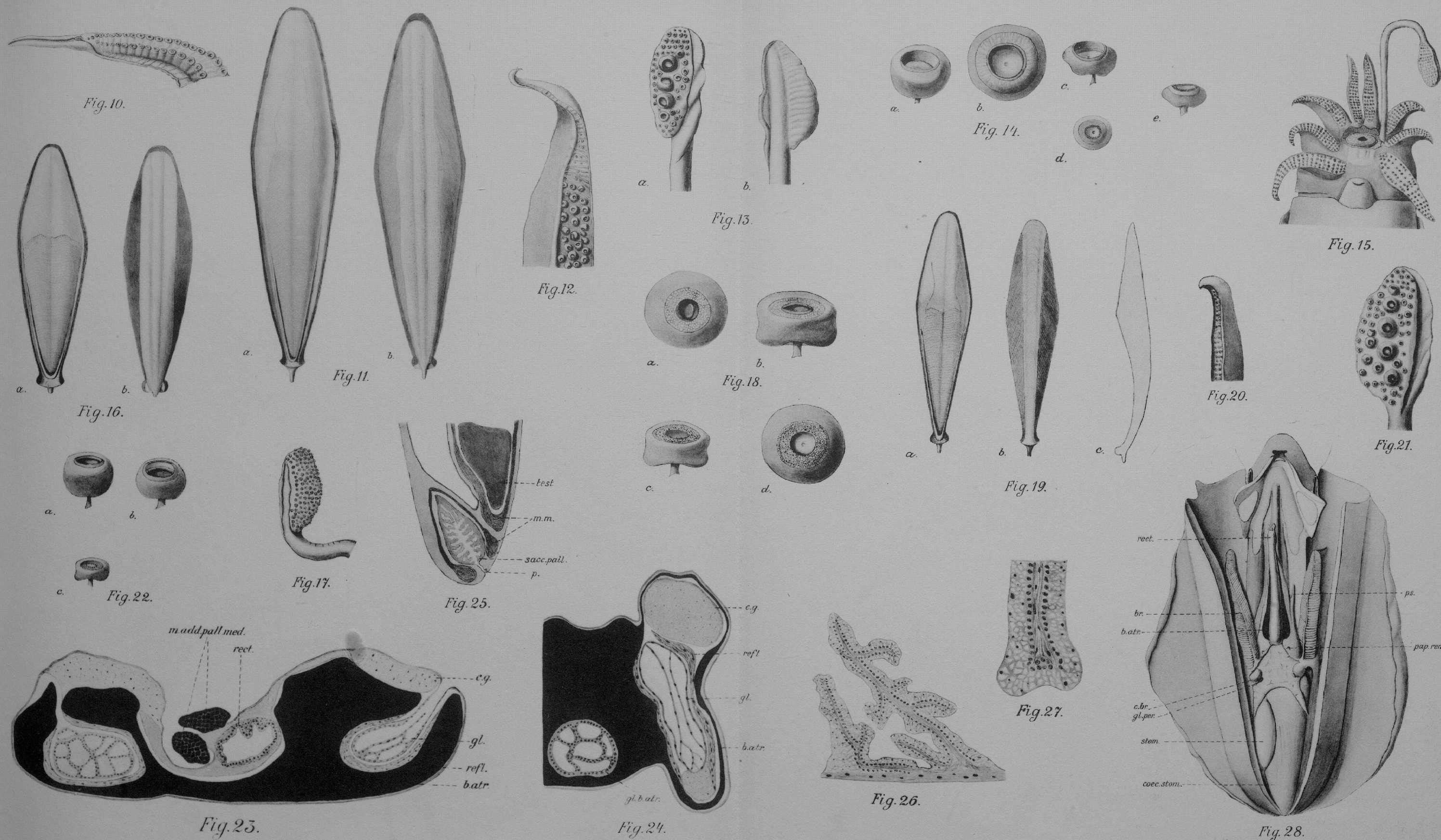


Fig. 3.



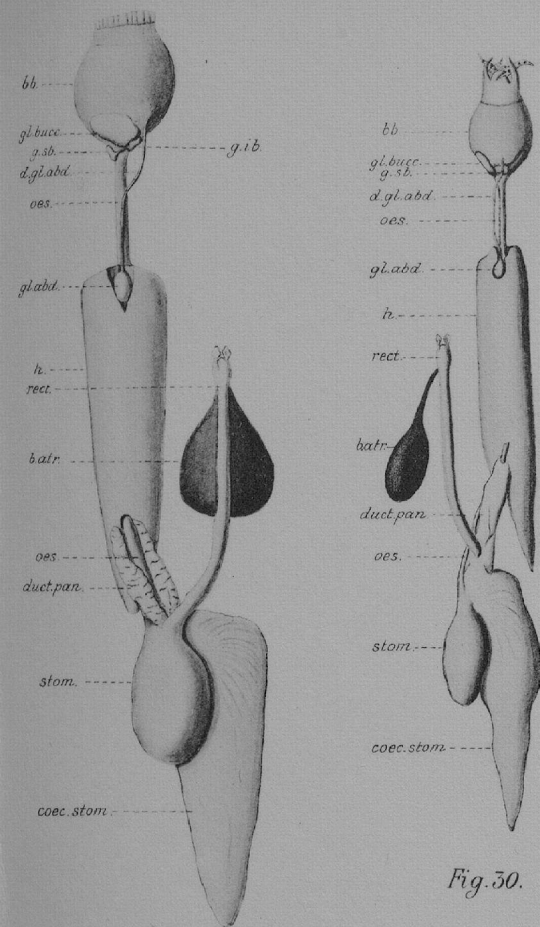


Fig. 29.

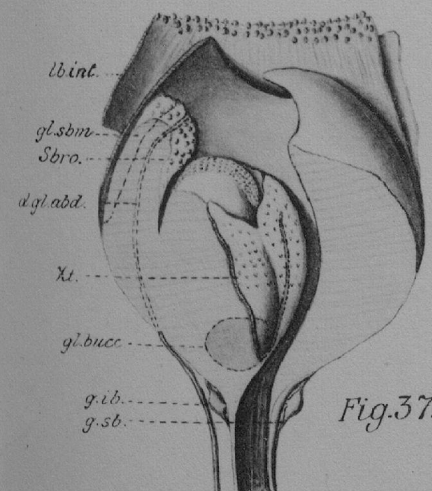
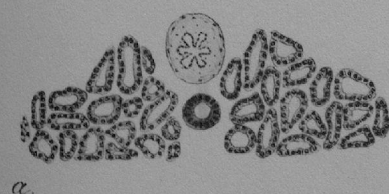
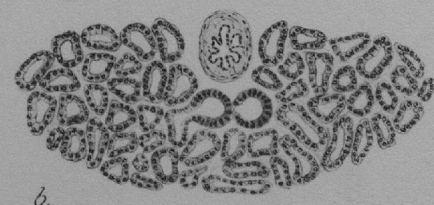


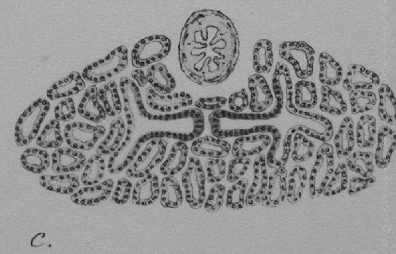
Fig. 37.



a.



b.



c.

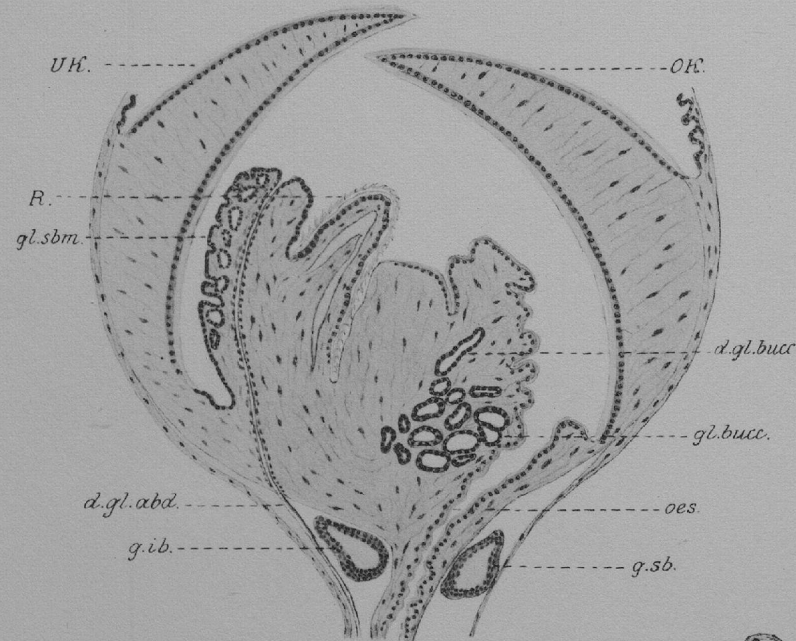


Fig. 38.

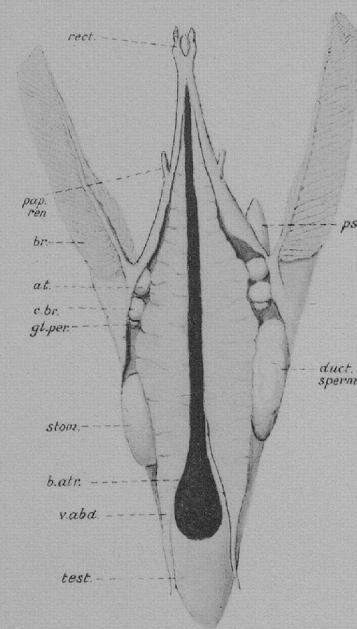


Fig. 32.

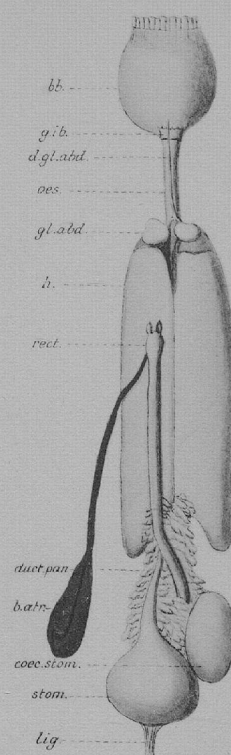


Fig. 33.

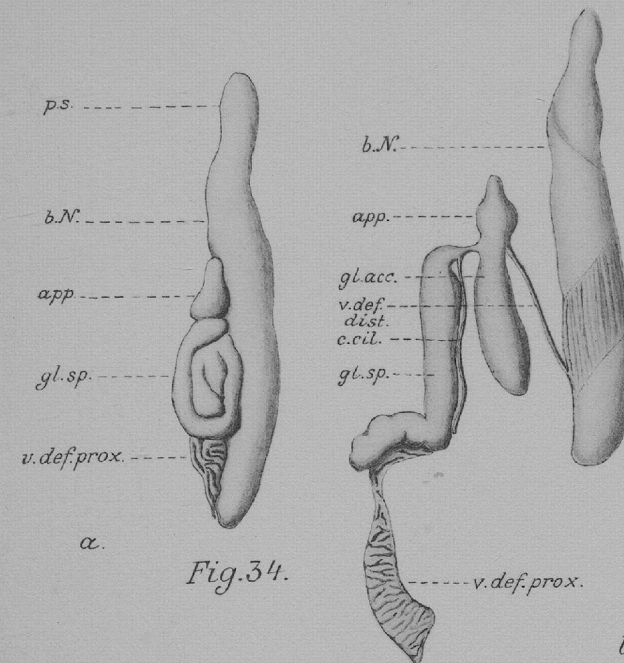
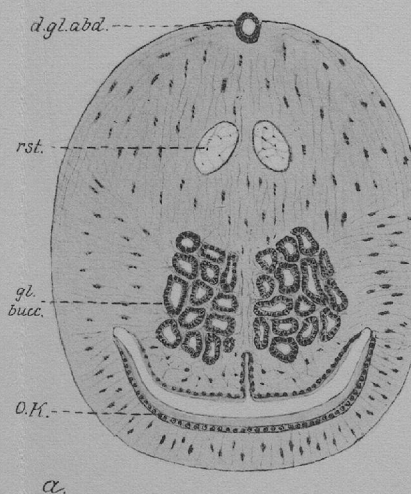
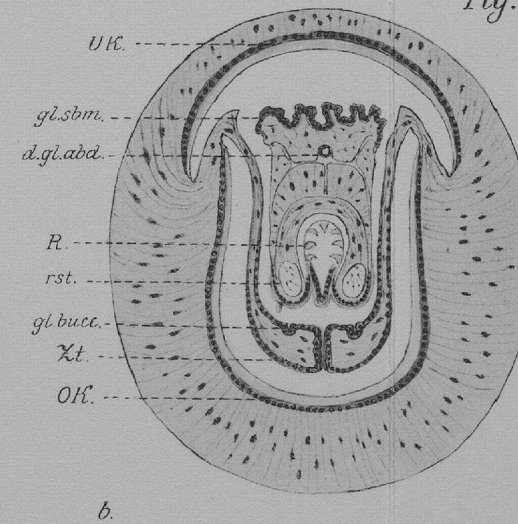


Fig. 34.

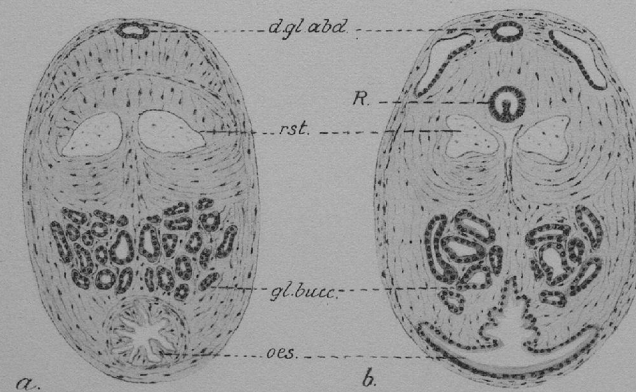


a.



b.

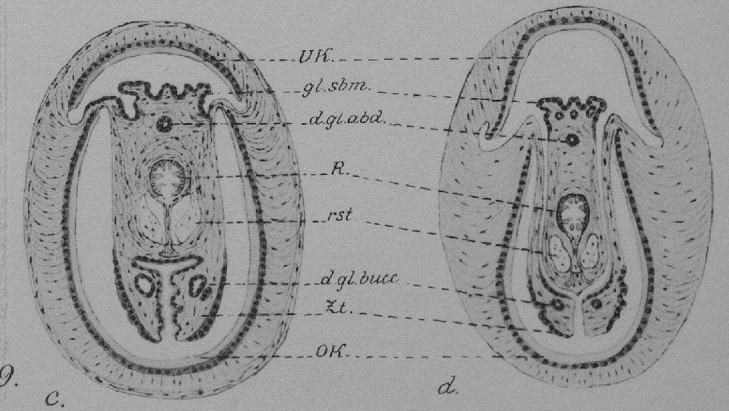
Fig. 40.



a.

b.

Fig. 39.



c.

d.

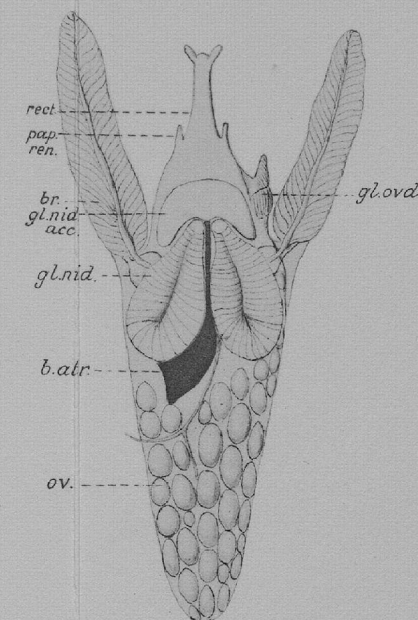


Fig. 35.

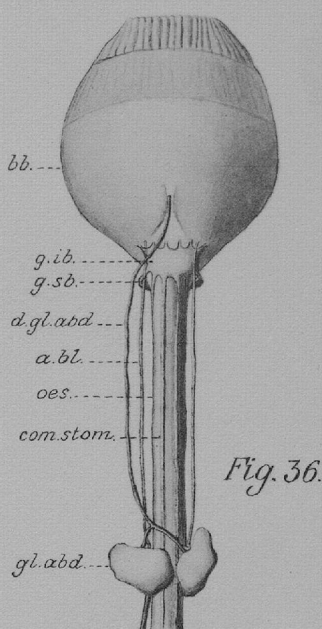


Fig. 36.

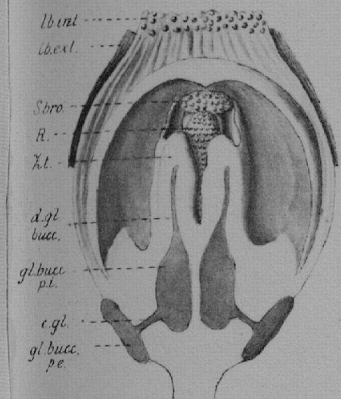


Fig. 43.

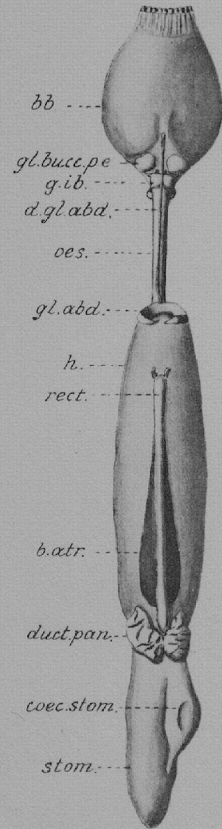


Fig. 45.

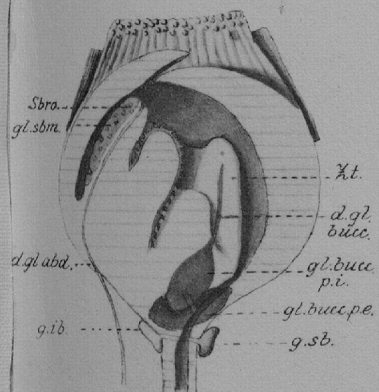
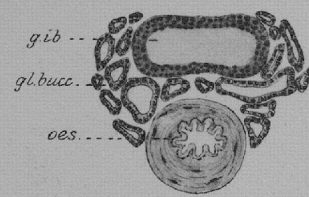
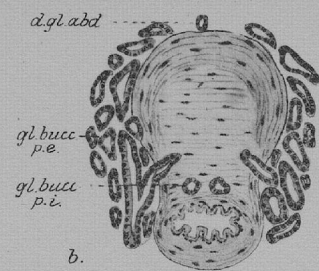


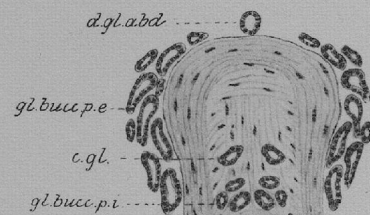
Fig. 44.



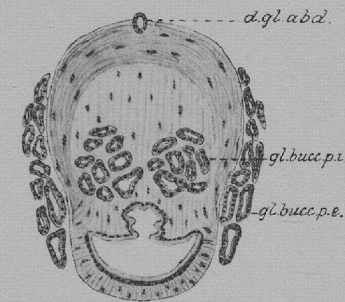
a.



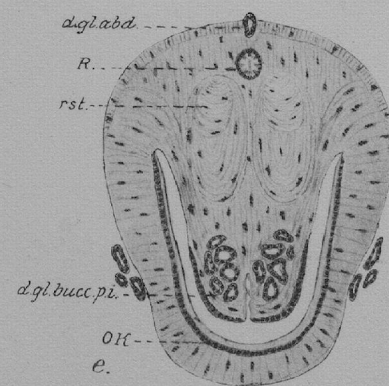
b.



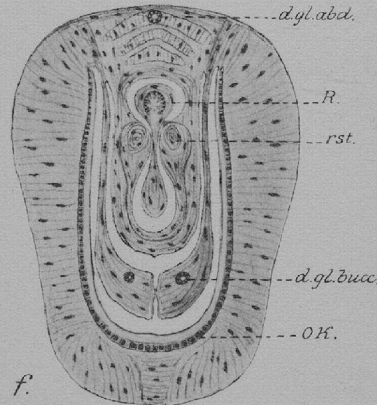
c.



d.

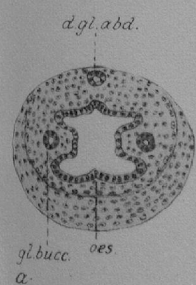


e.

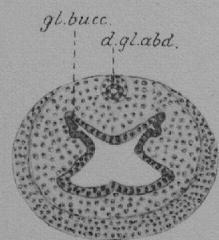


f.

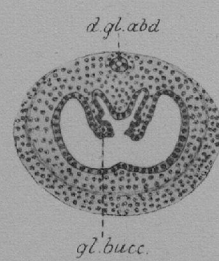
Fig. 46.



a.

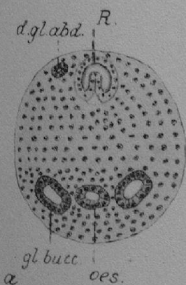


b.

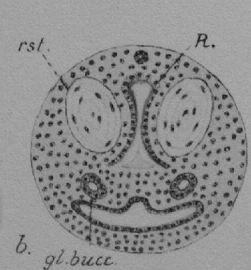


c.

Fig. 52.



a.

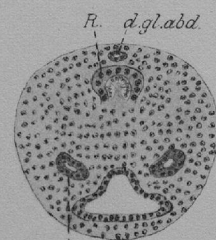


b.

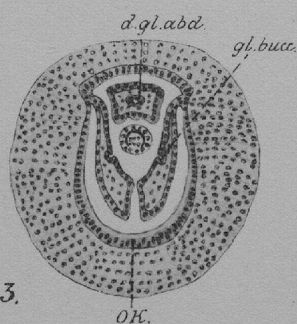


c.

Fig. 54.

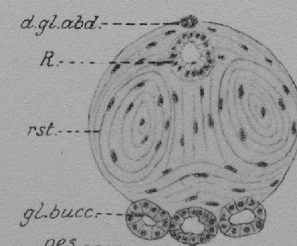


a.



b.

Fig. 53.



a.

Fig. 55.

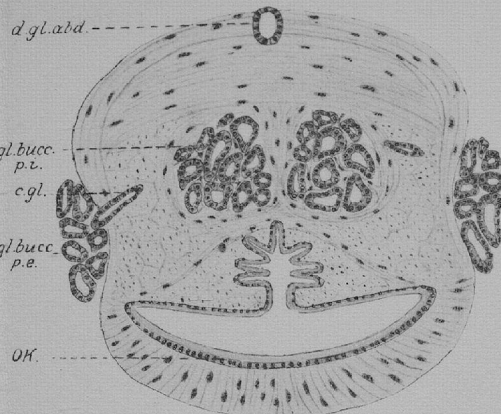


Fig. 47.

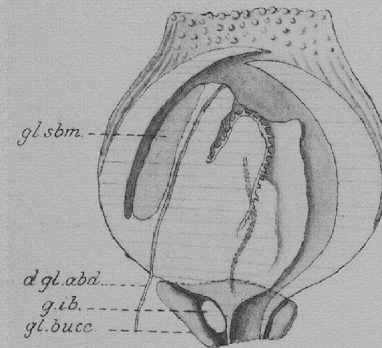


Fig. 51.

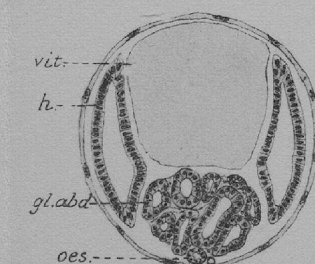


Fig. 57.

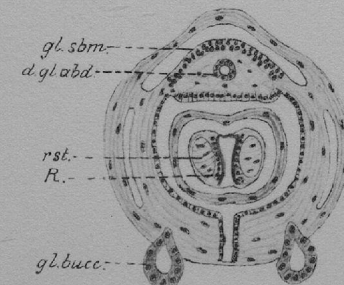


Fig. 58.

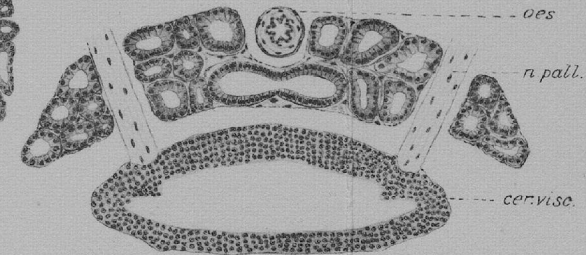
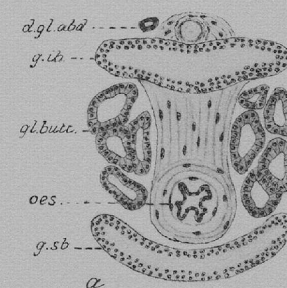
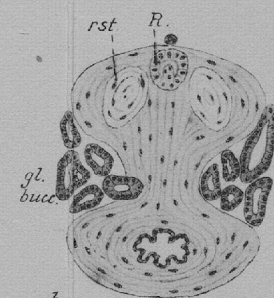


Fig. 48.



a.



b.

Fig. 56.

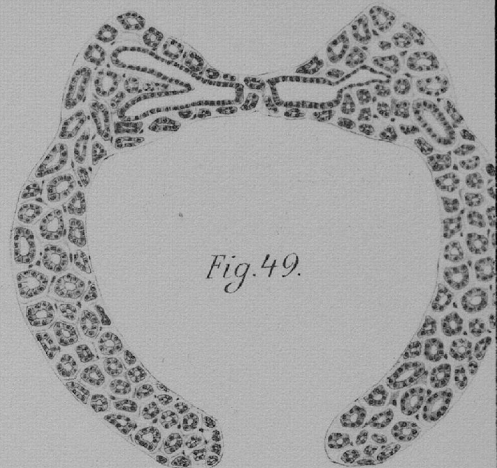
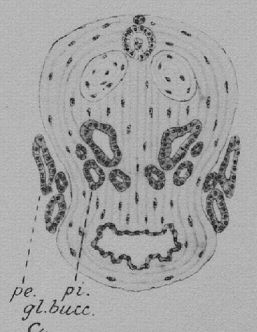
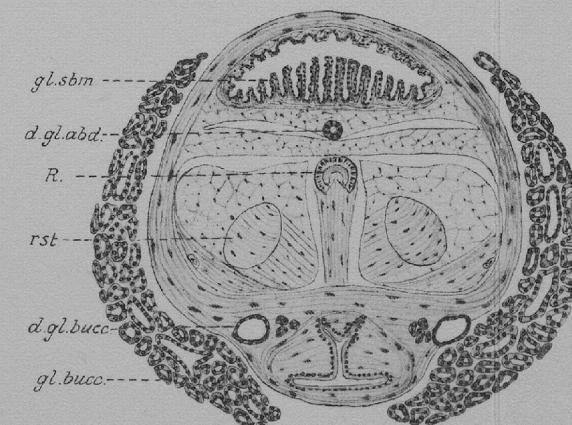


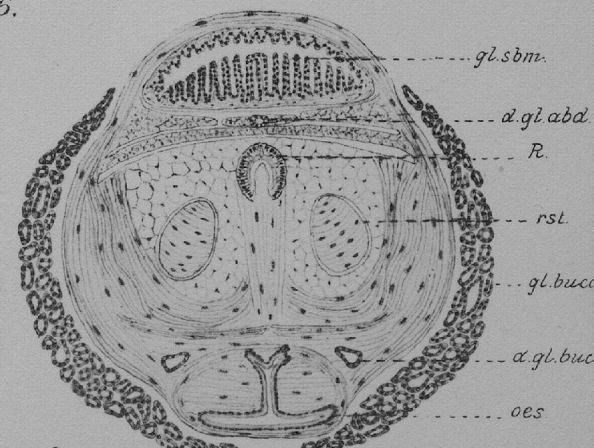
Fig. 49.



c.

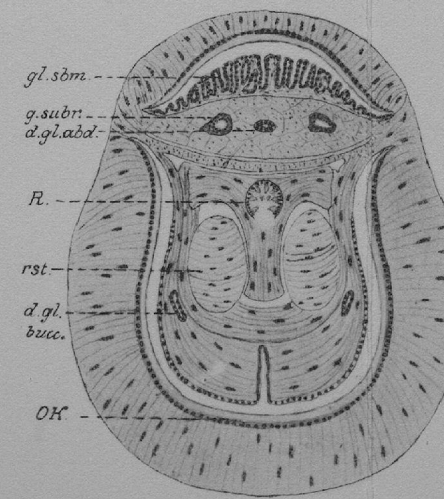


a.

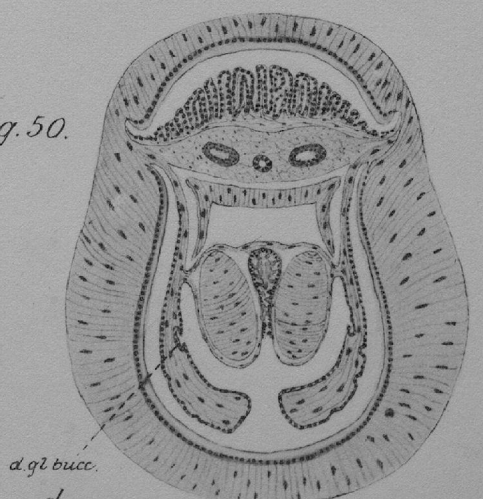


b.

Fig. 50.



c.



d.