

発光性頭足類の研究

Study of luminous Cephalopoda I

スルメイカ科 (Ommastrephidae)

岡 田 要*

(With 5 Plates)

生物発光の研究が陸から海へとおし広められて来るまでは、ホタルだけが発光動物の唯一のものであった。この時代にあつては魚とか頭足類の中に自から光を発するものがあるなどはおよそ思い及ばぬことであった。ただヨーロッパの地中海沿岸地区にすむ人々の間に古くからある種のイカの皮膚に、ホクロカイボのような小隆起のあることが知られてはいた。しかしそれがなんの役目をするものであるかについては明らかでなく、おそらく外来の光を感受する一種の感覚器官ぐらいに考えていた。それが計らずも1831年9月のある夜、フランスのイカ学者 J.B. Vérany がニースの浜で、土地の漁師の網にかかったボーズイカ *Histioteuthis bonnellii* の新鮮な一標本を観察したことによって解決した。すなわち、彼はこれまで疑問視されていた皮膚の小隆起がいかなる宝玉の輝きにも勝る冷光を発するのを見たのである。それが発光器官であることはもはや疑う余地はない。言うまでもなく、この発見はフランスを始め当時の欧米生物学界に強い感動を与え、爾来発光性のイカの研究は年を追って盛んとなり、それに応じて発光イカの種類も多く知られ、1920年代には既に100種以上を数えるようになった。もちろん、それらの分類学的位置や分布は一様ではないが、すべては二鰓類で、しかも大部分のものが十脚類の開眼類に属している。これらのイカはときに応じてその時代の代表的なイカ学者の手で目録化され、まず W. E. Hoyle (1908) は開眼類 33 種と閉眼 3 種、計 36 種を挙げた。わずか2年後に C. Chun (1910) は開眼類 6 種を加えて 42 種とした。しかし、何と云っても最良の目録はそれから10年後に編纂された S.S. Berry (1920) のもので、その時までの既知種全部を網羅したほとんど完全に近いものである。それによると開眼類 173 種中 99 種、すなわち 57 %が発光し、閉眼類では 224 種に対して 27 種、または 11%が発光性である。然るに 195 種もある八脚類で発光種として挙げられているのはわずか1、あるいは2種にすぎない。なお、発光イカは上記 Berry の目録発表後にも数種が加えられているが、特に記事としてとり挙げるほどのこともあるまい。

著者は以前からこの種のイカに特別の興味をひかれ国内産は言うまでもなく、ヨーロッパ遊学中も (1924~1930) 機会あるごとにパリ、ロンドン、ベルリン等の自然史博物館を訪ずれてそこに保管されてある発光イカの標本を調査して見界をひろめた。ことにベルリン博物館では C. Chun が研究に使用した Valdivia Expedition の採集品とその発光器官の切片を仔細に再検した。これらの結果は纏めて一論文として発表するつもりであったが途中病にかかって中断、たまたま 1927 年の冬保養のためモナコに逗留中、その1部をその地の海洋研究所のプレチンに2回にわたって予報的な報告をこころみた。以来まったく自己の怠慢からその後の発表をおこなうことなく40年をすごしてきた。最近になって横須賀市博物館の館長羽根田弥太博士の熱心な勧誘によってようやく過去の負債の消却に踏切った次第である。とは言うものの永い間の懶癖は容易に洗いされるものでなく、

* 東京大学名誉教授

それに老齢となった今一時に全部を解消することはむしろ至難と思われる。よって調査ずみのものから1科ごとに少しずつ纏めてゆくことにした。本編はその手始めとして発光器の構造についてもっとも知識の欠けているスルメイカ科 *Ommastrephidae* を選んだ。

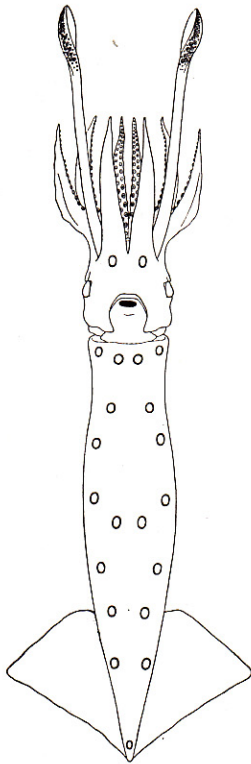
スルメイカ科は開眼十脚の頭足類中では約10属20種を含むかなり大きなグループであるが、発光の確認、またはそれを容認する発光器の発見されているのはわずかに下記の3種にすぎない。

1. *Hyaloteuthis pelagicus* (BOSC)

このイカは大西洋ならびに太平洋の赤道南北に広く分布するが、わが国ではむしろ珍種に属し、これまでに九州南端の薩摩沖と小笠原群島、および紀南田辺湾で各1匹ずつが捕獲されているだけである。本記載は最後の田辺湾産のものを対象としたもので、外套背面の長さ約7cm、腹面に19の特有な球状白斑がある。生体での発光記録はないが、これらが発光器官であることには間違いはない。第1図はその分布の状態を示したもので、外套口縁に4個、他の15個は後端の1個を除いて、

いずれも同一水準の左右2個が、対をなして全腹面にほぼ一定の間隔で規則正しく配置されている。頭部にも各腹脚基部に1個宛同様な発光斑が認められるが、W. Adam (1957) は左側腹脚の基部より1/3の高さにさらに1個の発光斑があると報告している。観察の不注意か筆者は日本産のものについて、そのような発光斑を認めることができなかった。しかし次に記す *Eucleoteuthis* には頭部ならびに腹脚の途中にも発光器のあることから *Hyaloteuthis* の腹脚の一部に発光器があっても別に不思議とは思わないが、ただそれが右側の1脚だけに限られているとなると、どうも理解しがたい。

個々の発光斑はいずれも同形同質の直径約2mmの球状体で、中央に約0.5mmの白色がかった心部が認められる。この部分をさらに切片で調査すると中央にヘマトキシリンで強く染色する顆粒性の組織の塊があり、これを取囲んで多核で非染色性の周辺部が発達している。言うまでもなくこれが発光の中心部をなしていることは、ここに入りこむ無数の毛細血管の状態からしても容易に想像されることである。そして後方には隣接する筋肉繊維が層状に排列して光の反射装置を形成し、また前方ではいわゆる発光組織を覆った皮下結締組織の繊維が扇状に広がって光の分散器と化している。頭部の発光器ではこの分散器さえもが筋肉繊維からできている(図版 XV-1~3)。もちろん個々の発光器については、それぞれ発生する位置によって多少の差異はあるが、大体において *Hyaloteuthis* の発光装置は同一型で、特徴としてはどの発光器にも色素層の発達が欠けている。ただしこのことは独りこのイカだけのことではなく次の *Eucleoteuthis* の場合も同じで、おそらくスルメイカ科全体に共通の特徴であろう。その理由の一つとして考えられることは、この科のイカの発光器は余りにも深く皮下筋肉中に没入して発達したことによるものと思われる。



第1図 腹面よりみた *Hyaloteuthis palagica* の頭および外套発光器の分布
Distribution of the photogenic organs on head and in mantle. $\times 0.8$

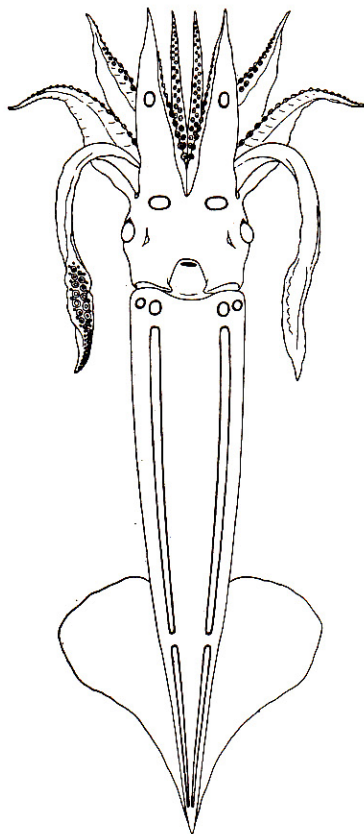
2. スジイカ *Eucleoteuthis luminosa* (SASAKI)

1906年6月の東京動物学会(日本動物学会の前身)の例会で渡瀬庄三郎教授は「発光力を有する烏賊に就て」と題して講演し、当時世界に知られた数属の発光イカのうち日本に発見されるものと

して以下の7種、すなわち 1) グミイカ *Abralia andamanica* (小田原, *A. armata*), 2) ホタルイカ *Watasenia scintillans* (滑川, *Abraliopsis joubini*), 3) クラゲダコ *Stigmatoteuthis dofleinii* (房州, *Calliteuthis reversa*), 4) *Meleagroteuthis separata* (三崎, *Meleagroteuthis hoylei*), 5) ユウレイイカ *Chiroteuthis imperator* (小田原, 三崎, *Chiroteuthis picteti* (?)), 6) シュモクイカ *Pyrogopsis pacificus* (三崎, *Zygaenopsis zygaena*), および 7) スジイカ *Eucleoteuthis luminosa* (三崎, *Symplectoteuthis oulaniensis*)* をあげ、特に最後のスジイカの発光器の起原について力説した。

当時、教授が観察したこのイカの写生図ならびにそれに附記された説明文は60年後の今日においてもほとんど修正をほどこす必要なくすぐにも利用できるほど立派なものであるが、ただ種名だけは後に門下の佐々木望 (1915) によって新種と判定され、*Symplectoteuthis luminosa* と命名された。しかし、この属名も翌年 S.S. Berry の「Kermadec 諸島の頭足類報告」の中では *Eucleoteuthis* と書き改められている。筆者 (1927) はパリの国立自然博物館所蔵の日本産頭足類の記載、ならびにモナコ海洋研究所のブレチン掲載の「発光イカ研究の予報」にこの Berry の属名を採用したが、佐々木はどこまでも最初に使用した属名を固持して 1929 年の「日本およびその隣接海域の二鰓頭足類」の中でも Berry の属名を採用していない。それは兎も角として、このイカは保存状態では (以下佐々木 (1929, p. 295) の記載より) “背面がより濃き赤褐色で、腹面に2条の白色がかった線が走り、頭ならびに第4腕の腹面にも同様な楕円形の斑があるが、すべて発光器官と見做される。” “腹面の白線は外套の腹半面を縦にほぼ3等分し前端はやや膨らんで外側に曲る。” “腹面の皮をはがすと、白線はそれ自身全長に褐色の筋をともなった細長い白の判然とした帯である。” “然もその全長は連続するのではなく3ヶ所で切れて4つの可成りはっきりとした部分に分れている。” “其中最前位の2つは全く短かく、斑点状で外套縁にそってほぼ水平に配置されている。” “次の部分、すなわち前より第3番目のものは最も長くてその後端は鰭の前半に達する。” “最後の部分は前記のもの半分の長さよりわずかに短かく外套の後端で消えてなくなってしまう。” “これら白線の下部は、外郭以外の部分は带状でなく、横に長い楕円形である。” (おそらく図版 XVI-3 に示されてある数珠状に連なる発光組織を言っているものと思われる。)

渡瀬教授の生体観察によると、このイカには以上の佐々木の記載する発光器以外にも、1) 鰭の背面や外套、特にその後部、2) 頭部背面および眼の周囲、さらに 3) 腕と触手の内部が光る。“これは多分腕 (や触手) の内部に発光器があって光はすべての吸盤をとおして輝くのであろう” その他の可視的発光器についても “構成は被いの絨氈組織が非常に発達していて燈火や月光のようなごく弱い光でも最高の器官のように光らせる。しかし、それを全くの暗黒の中におくとにも認めることができない。よってこの装置はまわりに撒布された微弱な光をよく利用してそれを反射するも



第2図 スジイカ *Eucleoteuthis luminosa* の腹面観察による各部発光器 Localization of photogenic organs in ventral view. $\times 0.4$

* カッコ内はイカの捕獲場所と渡瀬教授の用いた学名

のと考えられるが、それには動物の全腹面に必要以上に発達した銀色の結締組織がこの仕組によって全表を光らせる可能性が強い。”なお教授は“皮膚をはぐと直ちに筋肉中に埋没する発光体と思われるものを認める。そしてこの線状体が自から光を発し、おおいの絨氈組織はそれを反射し、かつ強化する”と述べ、このイカの発光体が皮下の筋肉内にあることを正しく見ている。図版 XVIII-1 はスジイカの発光分布を示したもので、以上の渡瀬教授の観察を基に画工の描いたものである。さて、スジイカの発光装置を前記 *Hyaloteuthis pelagica* のそれと比較すると、後者の発達が場所の如何にかかわらず様に球に近いものであったのに対して、前者、すなわち当のスジイカでは、頭部ならびに外套口縁のやや横長の白斑を除けば、外套腹面のほとんど全長にわたる1対の長い線である。しかし内部の構造はいずれも *Hyaloteuthis* の球状発光器に似てその幾つかを横または縦に連結したようなものである(図版 XVI-2, 3, 5)。それ故その何れかの1つを長軸の方向に直角切断して観察すると *Hyaloteuthis* の発光器と全く同じで、中央にヘマトキシリンに強く染色する発光組織を中心に後方に筋繊維からなる反射装置があり、また前方には渡瀬教授の言う“銀線状の結締組織繊維の過剰発達”による扇状の拡がりが見られる。然も *Hyaloteuthis* の場合と同様、発光器は皮下筋肉の深い窪みの内に収められていて、色素層の発達を伴わない(図版 XV-4~6)。ただ異なる点は前方の扇状装置の中心が必ずしも内部の発光部より発散する光の集約点と一致していないことである。あるいは渡瀬のいう“絨氈装置”はたんに発光の光を拡散するだけではなく周囲の弱い光もあわせて反射し、かつ強化するためのものであるかも知れない。

スジイカにはこの他に表面から見えない2種類のいわゆる不可視発光器がある(図版 XVIII)。それらは鱗、外套、漏斗、頭部などの筋肉中に広く分布する点状の微細な発光体と特に触手の内部にあって、軸神経にそって発達する幾つかの連続、あるいは不連続の発光組織の塊であって、ときには左右対をなしていることもある。これらの不可視発光器はすでに渡瀬教授の生体観察によってその存在が認められており、さらに日野(1918)および筆者(1927)等の切片観察において確認されているところである(図版 XVIII-2~4)。ところで面白くことに同様な不可視発光体が佐々木の言うところによると(1929, p. 296)、近縁の *Symplectoteuthis ouaniensis* (Lesson) の皮下組織中にも認められる。すなわち“このイカがたくさん捕れる琉球地方では漁師たちは腹面から光を発する”という。自分は未だそれを実際にみる機会にめぐまれていないが、切片による調査では腹面の皮膚やその下部の組織は背面のものとは異なり、スジイカにおける岡田のいう不可視発光器官に類似する粗な腺状組織が広範囲に発達している。それ故このイカが事実発光するものなら、それらは発光に直結するものかも知れない。”しかし筆者がこのイカについて調べた限りでは、そのような腺状組織を頭部、外套のいずれの場所にも認めることは出来なかった。従って、このイカを今ただちに発光イカの群中に加えることには躊躇する。

最後に *Eucleoteuthis* の発光器中最も特色のあるのは、腹脚腹面の途中にある発光斑で、外観的には同脚基部にある頭部発光斑とならば変るところはないが、内部構造となると、それとははなはだ異なり(図版 XVII-1)、発光組織はむしろ前記触手内に発生する不可視器官と同様、腕の中軸神経の片側、または両側に発達し、ときには左右が合して馬蹄形となっていることもある(図版 XVII-2, 3)。それに応じてそれを取巻く腕の筋肉は繊維が層状に排列して反射装置を形成し、また前面の皮下結締組織も光の拡散方向に扇状排列を示している。ただし他の頭部ならびに外套腹面の発光器と異なり、前面の放射装置と中央部の発光組織とが直接せず、両者間にかなり厚い筋肉層が介在している(図版 XVII-1 参照)。よって腕発光器の構造はいわば触手の不可視発光器と頭や外套表面に露出する可視発光器の中間をなすもので、発光部は前者に属し、補助装置は後者に類する。

3. トリイカ *Ornithoteuthis volatilis* (SASAKI)

このイカも 1906 年 6 月相模湾で捕獲され、1915 年佐々木によってスルメイカの 1 新種 (*Ommastrephes volatilis* Sasaki) として発表された。

筆者はこのイカに発光能力のあることを採集者の青木熊吉より聞かされたので、早速東京大学に保管されている同イカの標本について発光器の有無を調べてみた。その結果、内臓表面の中央部を直腸基部から外套の後端近くまで縦走する 1 本の特殊な構造を発見した (第 3 図 B)。このものは保存状態では赤褐色を呈し、前端に近い直腸基部と左右の鰓の中間部よりやや下方で少しく横に広がりを示し、そして後方の広がりのほぼ中央を 1 本のかなり太い血管が貫いている。筆者は切片によってこれが発光器であることを確かめることができた。そこで後年 (1927) この発光器に他の特徴を加えてトリイカ *Ornithoteuthis* なる新属建設を提案したのであったが、種の産みの親である佐々木は、“1) 発光器はしばしば属間の関係とは何の繋がりもなく発現するものであり、かつ 2) 岡田の挙げている他の特徴にしても従来の属の特殊性と比較して、この種をスルメイカ属から分離するのに十分な重要さのあるものとは思えない”と反論してどこまでも属の変更には肯じようとはしなかった (Sasaki 1929, p. 285)。然るに比較的最近になってベルジュームの W. Adam (1957) はパリの国立自然史博物館、ベルジュームの自然史王立研究所およびダーカー (Dakar) の暗黒アフリカ仏蘭西研究所の 3 ケ所に保管されているスルメイカ類を調査し、それを基に 1 新型のイカを記載するに当

って、上記筆者の建てた属名を採用して *Ornithoteuthis volatilis antillarum* と命名した。その際“岡田は *Ommastrephes volatilis* と他のスルメイカ類との間の差異を列挙しているが、それらは彼の意見に従って新属建設を正当とする”と言っている。

さて属名の詮議はこの程度に止めて問題の発光器は図版 XIX に示す 2 の図によって、ほぼその構造を会得できるものと思う。その 1 つ図版 XIX-2 は前方の拡大部を横断したもので、内部に中央がレンズ状にもりあがった多核で毛細血管に富む発光組織があり、前後をヘマトオキシリンで一樣に強く染色する結締組織の厚い層が取囲んでいる。この位置では周囲の繊維層にまだレンズと反射装置の分化は認められないが、これに連なるより後方の部分 (図版 XIX-3) では発光組織が精



第 3 図 A) 腹面よりみたトリイカ *Ornithoteuthis volatilis* の全形; B) 外套を切開して内臓塊上の発光器を示す

A) Ventral view of *Ornithoteuthis volatilis*; B) Cut open the mantle along mid-ventral line to show the photogenic organ on visceral mass. A) $\times 0.54$; B) $\times 0.84$

円形を呈して来ると同時に、繊維層の前後にも明らかにレンズと反射装置様の区別が認められるようになる。

次に *Ornithoteuthis valatilis* の第2の発光器官として触手器官を挙げることができるが、この発光器は触手内部の軸神経上に発達したものであって(図版 XIX-4)、この点では先の *Eucleoteuthis* の触手内発光器と軌を一つにするが、構造はより複雑で完全なレンズと反射装置をそなえた高度な発達をとげたものである。ただし、この場合レンズも反射装置もともに神経ならびに大小の血管を包蔵する触手中軸を取巻く結締組織からつくられたもので、前2種のスルメイカ類でしばしば遭遇したような筋繊維より変化したものではない。また前方のレンズを構成する繊維にしても排列は光の拡散方向に平行でなく、むしろ直角方向に排置されてある。

文 献

- Adam, W. 1957. Notes sur les Cephalopodes XXIII. Quelques espèces des Antilles. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., T. XXXIII, No. 7.
- Berry, S.S. 1916. Cephalopoda of the Kermadec Inlands. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.
- , 1930. Light production in Cephalopods, I & II. Biol. Bull. Wood's Hole, 38.
- Harvey, E.N. 1952. Bioluminescence, IX Cephalopoda (pp. 269—296). Acad. Press. Inc., New York.
- Hino, M. 1918. Luminous Organs of *Symplectoteuthis luminosa* "Suzi-ika". Dissertation for Rigakushi, Tokyo Imp. Univ.,
- Okada, Y.K. 1927. Cephalopodes Japonais des Collections du Muséum. Bull. Uus. Nat. d'Hist. Nat. Paris.
- , 1927 a. Contribution à l'étude des Céphalopodes lumineux. Notes Préliminaires. Bull. Inst. Océanogr. Monaco. No. 494.
- Sasaki, M. 1915. On three interesting new Oegopsids from the bay of Sagami. Jour. Coll. Agri. Tohoku Imp. Univ. Sendai. Vol. VI, Pt, 6.
- , M. 1929. A Monograph of the dibranchiate Cephalopods of the Japanese and adjacent waters. Jour. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, Japan. Vol. XX, Supplementary Number.
- Watasé, S. 1906. 発光力を有する烏賊に就て (On the Squids with photogenic ability). Zool. Mag., Tokyo, Vol. 18, No. 213.

図版解説

図版 XV

- 1 *Hyaloteuthis pelagica* の頭部発光器の横断, 20 倍 (*ph* 発光組織, *rd* 拡散装置, *rf* 反射層, この発光器に限り拡散装置も筋繊維よりなる)
- 2 外套腹面の発光器横断, 34 倍 (反射層は筋繊維, 拡散装置は真皮の結締組織よりなる)
- 3 外套後端にある単独発光器の横断, 34 倍 (*crt* 鰭軟骨, *gl* 角甲)
- 4 スジイカ *Eucleoteuthis luminosa* の外套腹面を縦走する発光帯, 前節中央部の横断, 20 倍
- 5 同節後方部の横断, 20 倍
- 6 後節中央部の横断, 20 倍

図版 XVI

- 1 長軸方向に一括切断したスジイカ *Eucleoteuthis luminosa* の外套前縁の 2 発光器, 12.5 倍 (*ph*₁ 周辺発光斑の発光組織, *ph*₂ 中心部発光斑の発光組織)
- 2 2 発光器のうち中心に近い 1 つを拡大したもの, 34 倍 (発光組織は横の連鎖形成)
- 3 外套腹面の発光帯を表面に平行切断して示した内部の発光組織, ほぼ 35 倍 (発光組織は縦の連鎖形成)
- 4 長軸に直角に切断した頭部発生斑, 20 倍
- 5 同発生斑を長軸方向に切断したもの, 20 倍

図版 XVII

- 1 スジイカ *Eucleoteuthis luminosa* 腹脚を横断して脚の中途にある発光器の構造を示す(カメラルンダによる写生図, ほぼ 20 倍, *ph*₁ 左側発光組織, *ph*₂ 右側発光組織, *ph*₃ 脚蹼の筋肉中に発生した第 3 発光体)
- 2—3 腹脚発光器の発光組織の発達状態, 30 倍 2) 中軸神経を狭んで左右に発達した相称型, 3) 左右の発光組織が軸神経の腹面で癒着した馬蹄型
- 4 腹脚発光器発光組織の一部カメラルンダ拡大 300 倍 (*bla* 動脈, *cp* 発光組織内の毛細血管, *ms* 筋肉, *N* 軸神経, *n* 神経, *phc* 中心部発光組織, *php* 周辺部発光組織)

図版 XVIII

- 1 渡瀬教授の生体観察に基づいて描かれたスジイカ *Eucleoteuthis luminosa* の発光器分布図
- 2 皮下筋肉中に埋蔵された不可視発光組織, 34 倍
- 3 触手柄部の縦断にあらわれた軸神経の 1 側に発生した発光組織の連鎖, 20 倍
- 4 横断による触手内発光器, 20 倍 (*msc* 輪筋, *msl* 縦筋, *ph* 発光組織, *sk* 吸盤)

図版 XIX

- 1 スジイカ *Eucleoteuthis luminosa* 触手内発光器の一部拡大, 300 倍 (*cp* 発光組織内毛細管, *phc* 中心部発光組織, *php* 同周辺部)
- 2 *Ornithoteuthis volatilis* の内臓発光器, 前拡張部の横断, 30 倍 (*lv* 肝臓, *ph* 発光組織, *sh* 被鞘, *st* 胃)
- 3 同, 後拡張部の横断, 30 倍 (*l* レンズ, *nd* 纏卵腺, *ph* 発光組織, *rf* 反射層)
- 4 横断でみる触手内発光器 (カメラルンダによる写生図, ほぼ 65 倍, *bla* 動脈, *blv* 静脈, *ct* 真皮層, *l* レンズ, *ms-l* 縦筋, *ms-c* 輪筋, *N* 軸神経, *n* 神経, *ph* 発光組織, *rf* 反射層, *sh* 被鞘)

省略文字

<i>bl</i>	血管	<i>ms-l</i>	縦筋
<i>bl-a</i>	動脈	<i>N</i>	軸神経
<i>bl-v</i>	静脈	<i>n</i>	神経
<i>chr</i>	色素胞	<i>nd</i>	纏卵腺
<i>cp</i>	毛細血管	<i>ph</i>	発光組織または中心
<i>crt</i>	軟骨	<i>ph-c</i>	発光中心部
<i>ct</i>	真皮層	<i>ph-p</i>	同周辺部
<i>ep</i>	上皮	<i>rd</i>	扇状体または拡散装置
<i>f</i>	鰭	<i>rf</i>	反射層
<i>gl</i>	角甲	<i>sh</i>	被鞘
<i>l</i>	水晶体または水晶体様構造	<i>sh-c</i>	真皮性被覆または被鞘
<i>lv</i>	肝臓	<i>sh-m</i>	筋肉性反射層
<i>ms</i>	筋肉	<i>sk</i>	吸盤
<i>ms-c</i>	輪筋	<i>st</i>	胃

Study of luminous Cephalopoda I
Luminous Squids belonging to the Ommastrephidae

Yô K. OKADA*

Dibranchiate cephalopods include a large number of photogenic species, though their distribution among the different groups is by no means uniform. "From time to time lists of luminous cephalopods have been published. Hoyle (1908) recorded 33, species, of which 30 are oegopsids and 3 are myopsids. Chun (1910) enumerated 39 luminous oegopsid squids. The best list is by Berry (1920), a detailed and valuable compilation of the known species at that time. According to this list, of 173 species of oegopsid, 99 species or 57% are photogenic, while of 224 myopsids 27 species or 11% are photogenic. Only one or two of the 195 species of octopod are luminous." (quoted from E.N. Harvey's *Bioluminescence*. 1952, p 269).

For the past several years I have investigated luminous cephalopods with special interest, but have not published the results except for some preliminary notes. I had an intention, if occasion comes, to make a comprehensive review of this subject, but being aware that it would be difficult to complete such a voluminous work within a limited span of time owing to the pressure of daily business and the handicap from old age, I decided to confine the scope of this report to the least-known luminous oegopsid family, the Ommastrephidae.

Ommastrephids are a large family in the oegopsid section of the dibranchiate cephalopods, comprising about 10 genera and 20 species, among which the following 3 species have been confirmed as luminous or at least to possess the organs for light production.

1. *Hyaloteuthis pelagicus* (BOSC)

This squid is widely distributed north and south of the equator in the Atlantic as well as in the Pacific. In the area around Japan, however, it is held to be a rather rare species, having only been captured off Satsuma at the southern end of Kyushu, off the Bonin Islands, and in Tanabe Bay of the Kii Peninsula. This observation is based on the specimen obtained at the last mentioned locality, which is about 7 cm in the dorsal length of mantle. Although no luminescence of this squid was recorded, the ventral surface of its mantle shows 19 characteristic maculae, which are generally considered as photogenic organs. Fig. 1 shows the arrangement of those organs, four at the mantle edge, the others in regular sequence up to the posterior end of the mantle. In the head region a pair of similar structures are found; one for each of the ventral arms at the base. According to the recent report by W. Adam (1957), another photogenic macula lies about 1/3 upward from the base of ventral arm on the right side, which escaped the author's observation probably because of carelessness. However, taking into con-

* Professor Emeritus of the University of Tokyo.

sideration the arrangement of photogenic organs in the head region as well as on the mid-ventral surface of ventral arms of *Eucleoteuthis*, to be mentioned in the next section, it is no wonder that *Hyaloteuthis* has a photogenic organ in the middle of the ventral arms, except for the fact that it lies on the right-hand side arm only.

Individual photogenic maculae are spherules, about 2 mm in diameter, of the same quality and shape, and each has a central whitish core of 0.5 mm, which, on histological examination consists of two parts: the central part, finely granulated and deeply stainable by haematoxylin, and the nuclei-rich and non-stainable peripheral zone which surrounds the former. Existence of numberless blood vessels suggests a photogenic nature of this part, and moreover, muscle fibers in its proximal region are arranged in a layer forming a light-reflecting device, and connective tissues covering the distal surface are transformed into a fan-shaped light-dispersing apparatus. One will see more clearly the structure of the photogenic organs in the accompanying figures (Pl. XV Figs. 1-3). Though each organ has slight differences in detailed structure according to its location, the photogenic organs of *Hyaloteuthis* are of similar construction throughout the whole body, and one of the most characteristic features is lack of pigment layer in them. This applies not only to *Hyaloteuthis*, but also to *Eucleoteuthis* mentioned below, and it seems to be one of the general characteristics of light organs of this group of squids. Development of photogenic tissue quite deep in the subcutaneous muscle may be one of the reasons for the absence of pigment layer in the photogenic organs of the Ommastrephidae.

2. *Eucleoteuthis luminosa* (SASAKI)

In June 1906, at the regular meeting of the Tokyo Zoological Society, Prof. Shôzaburô Watase gave a lecture titled "On the squids provided with photogenic ability", in which he mentioned the following 7 species as those captured in Japan among ten genera of photogenic squids which had been known to the world by that time: 1) *Abralia andamanica* (Odawara, Gumi-ika, *A. armata*), 2) *Watasenia scintillans* (Namerikawa, Hotaru-ika, *Abraliopsis joubini*), 3) *Stigmatoteuthis dofleini* (Bôhzu-or Kurage-dako, *Caliteuthis reversa*), 4) *Meleagroteuthis separata* (Misaki, no Japanese name, *Meleagroteuthis hoylei*), 5) *Chiroteuthis imperator* (Odawara and Misaki, Yûrei-ika, *C. picteti*), 6) *Pyrgopsis pacificus* (Misaki, Shumoku-ika, *Zygaenopsis zygaena*) and 7) *Eucleoteuthis luminosa* (Misaki, Suji-ika, *Symplectoteuthis oulaniensis*), luminescence of the last-named species, having been specially emphasized by him.*

The sketches and descriptions of luminescence of this squid by Prof. Watase require no correction even after 60 years, except for the scientific name. He assumed it to be a kind of *Symplectoteuthis oulaniensis* of Pfeffer, but later it was recognized as a new species and named *Symplectoteuthis luminosa* by one of his pupils, Dr. Nozomu Sasaki (1915). This generic name was soon altered to *Eucleoteuthis* by S. S. Berry 1916. The present author (1927) adopted Berry's generic name in the list of Japanese cephalopods compiled at the Museum national d'Histoire naturelle, Paris as well as in a preliminary

* In parentheses are shown localities of capture, Japanese names, and scientific names adopted by Prof. Watase.

report on the luminous squids published in the Bulletin du Muséum océanographique à Monaco, while Sasaki maintained the old generic name, refusing to adopt the new one to the last of his life (see his "Monograph of Japanese Dibranchiate Cephalopoda" in 1929). According to Sasaki's description (1929, p. 295), the preserved specimen of this squid shows the following characteristics: "Colour in preserved state, reddish brown, deeper above. Two longitudinal paler stripes found on belly, two oval paler patches on the corresponding surface of head and an oblong patch on the ventral surface of the fourth arms; all are regarded as luminous organs. The stripes of the belly are situated so as to divide the ventral half of the whole mantle surface into three nearly equal longitudinal areas: their anterior ends expanded and bent outwards. When the belly is flayed, the stripes reveal themselves as long, narrow but distinct white zones with a brown streak along their whole length. The zone is not continuous throughout but cut at three points into four quite separate parts. Of these the two anteriormost are quite short, patch-like and arranged nearly transversely along the mantle margin. The adjacent part, i.e. the third from the anterior is by far the longest, its posterior end reaching about the level *half of the entire fin*. The hindermost part is a little shorter than half the length of the preceding part, disappearing at a distance from the posterior end of the mantle. Under the paler patches *the white zone of the stripes is not zonal* but transvers-oblong."*

According to Prof. Watase's observation on a living specimen, *Eucleoteuthis* has, in addition to those described by Sasaki, extra luminous structures such as: 1) dorsal surface of the fin and the back of mantle, especially in the posterior part; 2) dorsal surface of the head and around the eyes; and 3) the interior of arms and tentacles. "It seems," he wrote, "as though luminous organs exist inside the arm substance, and light shines forth through the whole suckers." As for other visible photogenic organs, he describes: "The structure is highly opulent to the tapetum and the faintest light such as of lamp or of moon makes them luminous in the highest organ; but when examine them in absolute darkness, one cannot see it at all. Hence it is possible that the organ utilizes the faintest amount of diffused light around and reflect it; superabundant development of silvery connective tissue in the entire ventral surface of the animal makes it highly probable that the whole surface is made luminous in this way." Furthermore he correctly pointed out localization of photogenic tissue in the subcutaneous muscles: "At the same time strip the skin one will see what looks like the luminous organ imbedded in the muscle. This striate may be self-luminous, and the tapetum reflects it and intensifies it." The drawing of luminescence in *Eucleoteuthis luminosa* reproduced here (Pl. XVIII, Fig. 1) was prepared by an artist based upon Prof. Watase's observation cited in the above, and had been left unpublished for a long time in the corner of library in Tokyo University.

Comparing the photogenic apparatus of *Eucleoteuthis luminosa* with those of the above-mentioned *Hyaloteuthis pelagicus*, the latter is uniform, nearly spherical, cutaneous maculae regardless of their localization, while the former in the head region or the

* Italics show modification by the writer.

mantle edge is more or less expanded transversely, and those on the ventral surface of mantle are composed of a pair of long stripes. In either type the photogenic organs of *Eucleoteuthis* are formed by transverse or longitudinal linear connection of luminous spherules of *Hyaloteuthis* (Pl. XVI, Figs. 2, 3, 5). Accordingly, the cross-section vertical to the long axis of either of them shows characteristic structure peculiar to the Ommastrephids; i.e. in the center a mass of finely granulated photogenic tissue, in the proximal region reflecting apparatus composed of muscle fibers, and in the distal region fan-shaped "superabundant development of silvery connective tissue fibrils" as Prof. Watase described it (Pl. XV, Fig. 3~6). Besides, as in the case of *Hyaloteuthis*, the photogenic organs of *Eucleoteuthis* are housed deeply in the cavities formed in the subcutaneous muscle layers. The only difference is that the central arrangement of distal fan-shaped structure is not always in accordance with the direction of light rays seemingly diverging from the subjacent photogenic tissue (see again the figures on Pl. XV). It seems probable that this structure serves not only for dispersing light rays emitted from the photogenic tissue but also for reflecting concurrently ambient light, as pointed out by Prof. Watase.

In addition to these organs, *Eucleoteuthis* has two more kinds of so-called invisible light organs, which are hidden from the surface view. Especially those developed inside the tentacular stalk form several discrete luminous bodies along the axial nerve (Pl. XVIII, Fig. 3). These invisible light organs had been already recognized by Prof. Watase's observation on a living specimen, and later were confirmed histologically by Hino (1918) and Okada (1927). Interestingly enough, similar subcutaneous photogenic tissues were reported to be present in a related species, *Symplectoteuthis ouaniensis* (LESSON), in Sasaki's monograph (1929, p. 296): "According to fishermen of Loochoo (where this species of squid is caught abundantly)", so he states, "the belly discharges light, but I have not yet met with an opportunity to actually observe it. In sections the integument of the belly and its underlining tissue differ in structure from those of the back, and a diffused glandular tissue resembling the Okada's "organs photogenes invisibles" of *S. luminosa* (he is still sticking to the old generic name) is developed there very extensively so that it may be connected with luminosity, if ever this actually occurs." However, so far as my investigation of this squid is concerned, such glandular tissue was found neither in the head region nor in the mantle. I hesitate, therefore, to include *Symplectoteuthis ouaniensis* within the group of luminous cephalopods.

Finally, the most characteristic luminous organs of *Eucleoteuthis* are a pair of photogenic maculae on the mid-ventral surface of the ventral pair of arms, the external appearance of which is the same as that of cephalic photogenic maculae at the base of these arms. But as for the internal structure (Pl. XVII, Fig. 1), the photogenic tissue of the former, just like that of the above-mentioned intra-tentacular invisible light organs, develops at one side or both sides of the axial nerve of arm, sometimes hypertrophy as a gigantic structure surrounding the axial nerve (Pl. XVII, Figs. 2, 3). Corresponding to this, fibers of arm muscle in its proximal region are altered to become reflecting apparatus, while in the distal region subcutaneous connective tissue makes a fan-shaped

structure serving for light dispersion. Differing from other cutaneous maculae, the distal radiating apparatus and the central photogenic tissue are not directly coupled, but there are interposed between them muscle layers of considerable thickness (see Pl. XVII, Figs. 1, 2). Accordingly, the brachial luminous organ has, so to speak, intermediate structure between the intratentacular and the cephalic cutaneous organs, with photogenic part of the former and the accessory device of the latter.

3. *Ornithoteuthis volatilis* (SASAKI)

This squid was captured in Sagami Bay in June 1906, and reported by Sasaki (1915) as *Ommastrephes volatilis* nov. sp.

I heard about the photogenic ability of this squid from Mr. Kumakichi Aoki, a famous collector at the Misaki Marine Biological Laboratory. On immediate examination of the specimen preserved in the University of Tokyo I found a special structure running longitudinally along the median line of the visceral mass from near the base of rectum to the posterior end. In the preserved state, this structure is reddish brown in color, and slightly widens at the base of rectum near the anterior end and a little backward from the middle of the left and right gills, with a blood vessel of considerable size running through the center of the posterior expansion (Fig. 3B). The author recognized this structure as a luminous organ based on the histological observation of structure. Later, taking into consideration the photogenic ability and other characteristics of this squid, the author proposed to create a new genus, *Ornithoteuthis* (1927, p. 285). But Dr. Sasaki, the godfather of the species, refused to alter the generic name on the ground that "1) the luminous organs appear very frequently not to be connected with the generic relationship, and 2) other characteristics given by Okada do not seem to be weighty enough to separate the species from other *Ommastrephes*, in comparison with generic differences hitherto." (1929, p. 285) Recently, however, W. Adam (1957) of Belgium adopted the generic name proposed by the author, in describing a new type of *Ornithoteuthis volatilis antillarum* Adam on the specimens preserved at the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, the Institut royal d'Histoire naturelle, Belgium, and the Institut français d'Afrique noire, Dakar. He wrote, "Y.K. Okada a énuméré les différences entre '*Ommastrephes volatilis*' et les autres Ommastrephidae, qui, à son avis, justifient la création du genre *Ornithoteuthis*."

Stopping investigation of the generic name at this point, we shall return to the anatomy of luminous organ in *Ornithoteuthis volatilis*. As shown in Pl. XIX, Figs. 2 and 3, this is a transversely-elongated, centrally-thickened, lens-shaped photogenic body, surrounded by considerably thick layers of connective tissue fibers, deeply stained by haematoxylin, at the anterior enlargement. No differentiation of light-converging lens nor reflective structure is recognized in the distal and proximal fiber layers; nevertheless, in the posterior region, following the former after a certain distance and concurrently with central contraction of photogenic tissue, the surrounding connective tissue layers distinctly differentiate into lenticular and reflective structures.

The second type of luminous organ is of an intratentacular nature, and develops

along the axial nerve inside the tentacle. In this respect, it is similar to the intratentacular photogenic organ of *Eucleoteuthis* in the general arrangement, but is far more complicated than the latter in its structural detail, being provided with a complete lens and a reflecting device to present a highly-evolved light organ (Pl. XIX, Fig. 4). In this case, however, both lens and reflective device are derived from connective tissue surrounding the axial nerve of the tentacle, and not from muscle fibers as in other ommastrephid squids. Besides, the direction of fibers in the front lentoid structure is not parallel to that of light radiation, but rather vertical to it.

Explanation of plates

Plate XV

1. Transverse section of the head organ of *Hyaloteuthis pelagica*. ×20
2. Transverse section of the mantle organ in mid-ventral surface of *Hyaloteuthis pelagica*. ×34
3. Transverse section of the organ at mantle tip of *Hyaloteuthis pelagica*. ×34
4. Transverse section of the ventral luminous striation of *Eucleoteuthis luminosa* in the middle of anterior segment. ×20
5. Section of the posterior part of the same segment as above. ×20
6. Section of the posterior segment of ventral striation. ×20

Plate XVI

1. Section cut through two photogenic maculae together at the mantle opening of *Eucleoteuthis luminosa*. ×12.5
2. Enlargement of proximal photogenic tissue at the mantle opening of *Eucleoteuthis luminosa* ×34
3. Horizontal section of the ventral luminous striation in mantle to show the zig-zag course of photogenic tissue. ×ca. 34
4. Head organ of *Eucleoteuthis* cut transversely to the longer axis. ×20
5. Longitudinal section of the same organ as above. ×20

Plate XVII

1. Transverse section of photogenic macula in the middle of ventral arm of *Eucleoteuthis luminosa*.
×ca. 20
- 2-3. Aspect of development of the photogenic tissue in brachial organ of *Eucleoteuthis luminosa*.
×30
 - 2) Symmetrical, bearing mass of photogenic tissue on each side of the axial nerve.
 - 3) Horse-shoe shaped, with left and right masses of photogenic tissue united under the axial nerve.
4. Histological figure of the photogenic tissue of brachial organ developed in close association with axial nerve. ×300

Plate XVIII

1. A diagrammatic representation of the distribution of *Eucleoteuthis* luminescence according to Watase's observation on living specimen.
2. Spot-like mass of photogenic tissue in subcutaneous muscle.
3. Longitudinal section of the tentacular stalk of *Eucleoteuthis* to show a serial development of photogenic tissue along the axial nerve. ×20
4. Transverse section of the tentacle of the same squid having inside invisible photogenic tissue on each side of the axial nerve. ×20

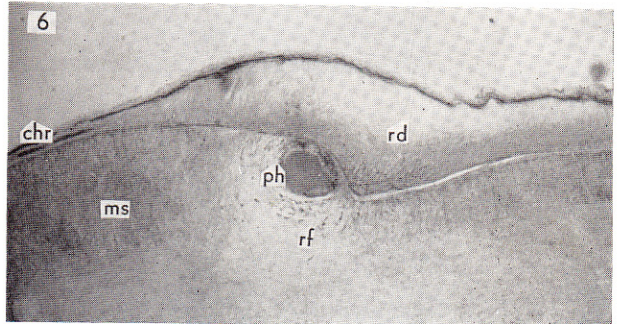
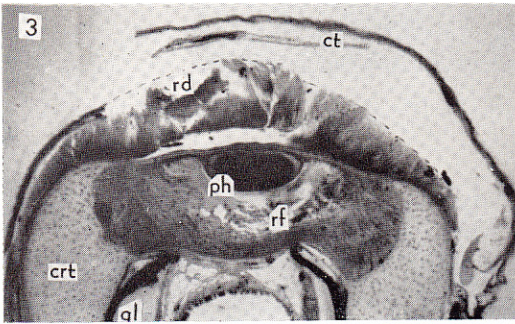
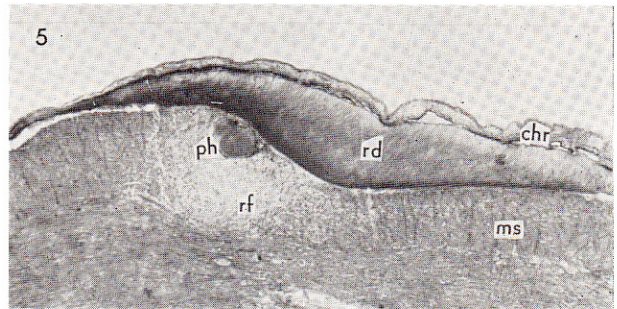
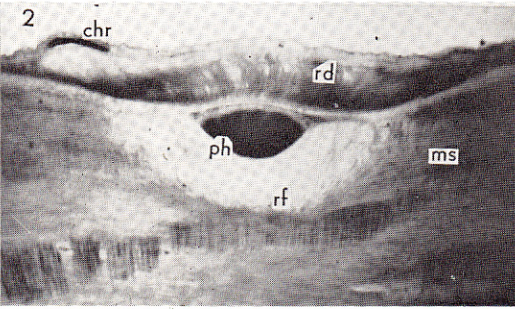
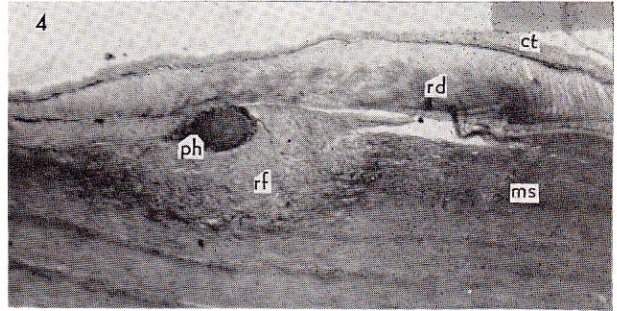
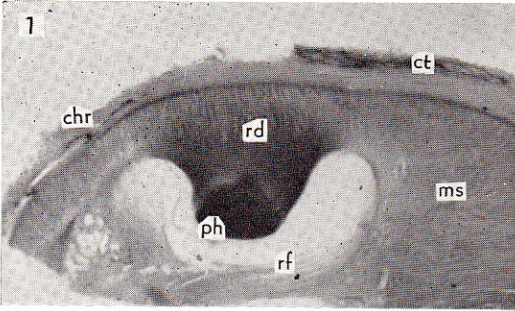
Plate XIX

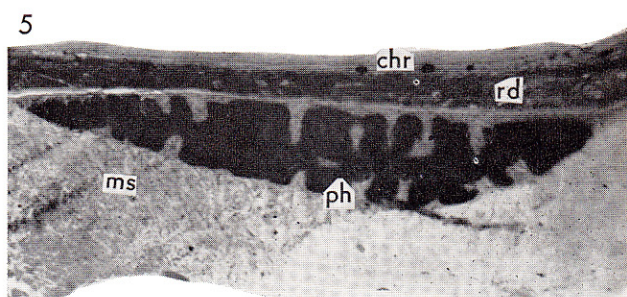
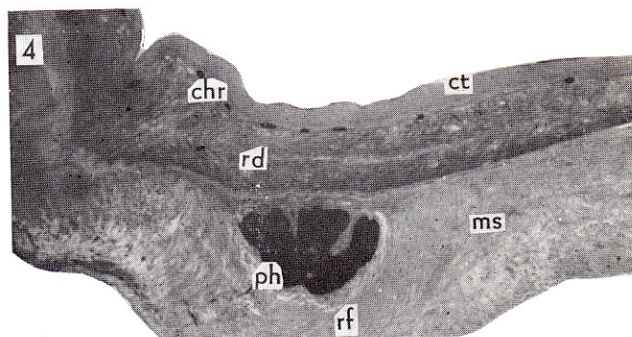
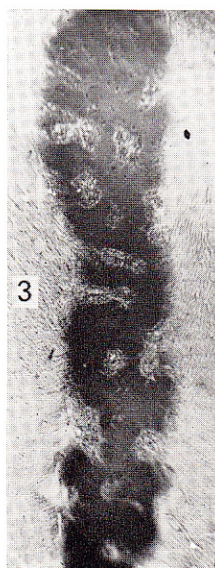
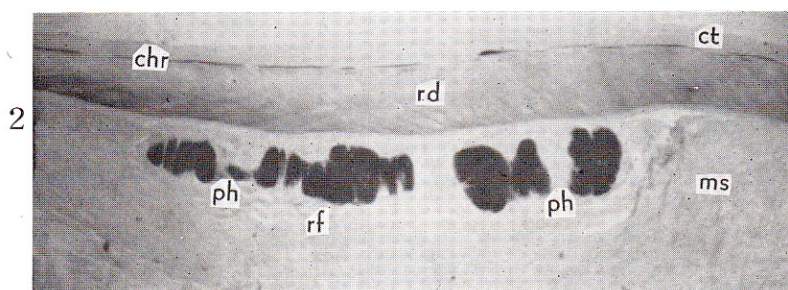
1. Fine structure of the tentacular photogenic tissue of *Eucleoteuthis luminosa*. ×300
2. Transverse section of the visceral photogenic organ of *Ornithoteuthis volatilis* at the level of anterior enlargement. ×30
3. Similar section cut in the posterior enlargement. ×30
4. Intra tentacular photogenic organ of *Ornithoteuthis* in transverse section. ×ca. 65

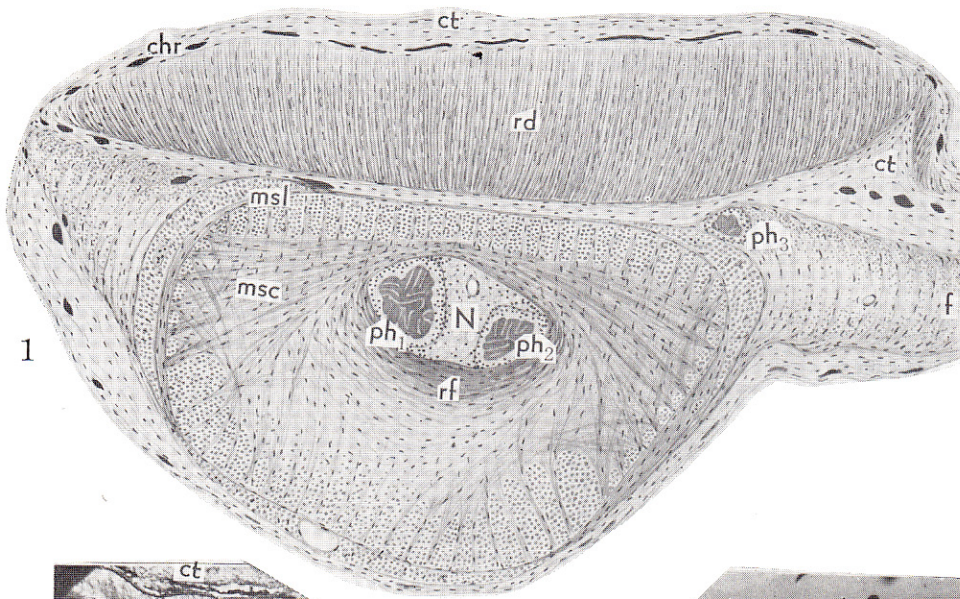
bl blood vessel
bl-a arterial vessel
bl-v venous vessel
chr chromatophore
cp capillaries
crt cartilage
ct cutis or cutaneous layer
ep epithelial layer.
f fin
gl gladius
l lens or lentoid structure
lv liver
ms muscle
ms-c circular muscle

Abbreviation

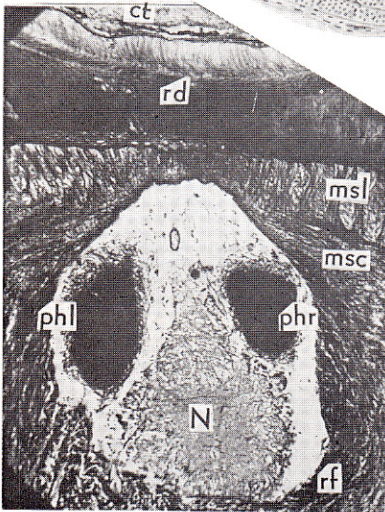
ms-l longitudinal muscle
N axial nerve
n nerve
nd nidamental gland
ph photogenic center or tissue
ph-c central mass
ph-p peripheral part
rd fan-shaped light-disperse structure
rf reflector or reflective layer
sh sheath
sh-c connective tissue sheath
sh-m muscular sheath
sk sucker
st stomach



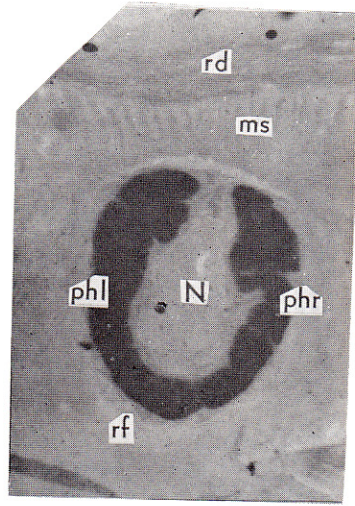




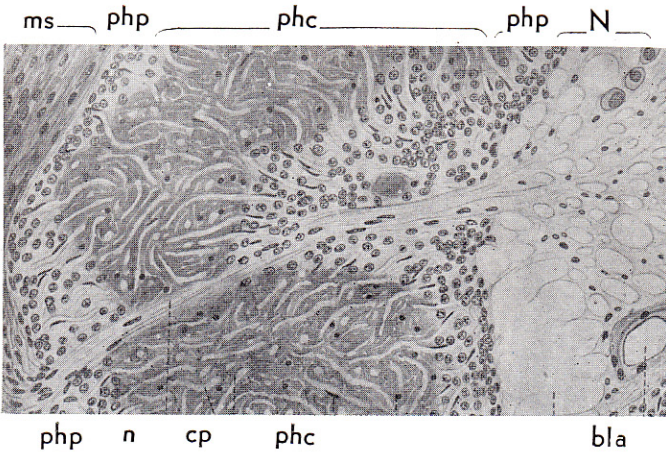
1



2



3



4

