

Zur Histologie und Homologie von Cephalopodenarmen.

Von

HERBERT ZELL.

Mit 10 Abbildungen.

Kurzfassung: Der histologische Aufbau der Arme von neun Cephalopodenarten wurde untersucht, wobei auch der Buccalarm von *Loligo vulgaris* einbezogen wurde. Allen Armen sind drei Strukturen gemeinsam: Die nervöse Achse, Transversalmuskulatur und die innere Longitudinalmuskulatur. Die sessilen Arme und Tentakel der Decapoden besitzen zudem eine äußere Armmuskulatur, bestehend aus den Obliqui und dem M. extrabrachialis. Diese Muskeln fehlen sowohl den Buccalarmen wie den Octopodenarmen. Eine Besonderheit der Octopodenarme stellt die innere Lateral-muskulatur dar, die den Decapodenarmen fehlt.

Den einfachsten Aufbau besitzen die Buccalarme, die somit als „Urtyp“ des Cephalopodenarmes angesehen werden können. Die histologischen Ergebnisse, ergänzt durch die Innervierung der Arme sowie der Lagebeziehung der Arme im Mundfeld, führen zu dem Schluß, daß mit hoher Wahrscheinlichkeit die Arme der Octopoden nicht den sessilen Armen und Tentakeln, sondern dem Buccaltrichter der Decapoden homolog sind.

Summary: The histological structure of arms of nine cephalopod species has been investigated including the buccal arms of *Loligo vulgaris*. All arms have three structures in common: the central nervous axis, a transversal and an inner longitudinal muscular system. In addition, the sessil arms and tentacles of the decapods possess an “outer muscular system” consisting of the “Obliqui” and the “M. extrabrachialis”. These muscles are missing both in the buccal arms and in the arms of the octopods. The arms of the octopods possess something special: an “inner lateral muscular system” which does not exist in the arms of the decapods.

The simplest structure is owned by the buccal arms, which can therefore be regarded as the “primeval type” of a cephalopod arm. The histological results, completed by the innervation and the position of the arms around the oral opening, lead to the conclusion that, in all probability, the arms of the octopods are not homologous to the sessil arms and tentacles but to the buccal arms of the decapods.

Einleitung.

Grundlage jeder phylogenetischen Untersuchung ist das Erkennen von Homologien und deren Unterscheidung von Analogien. REMANE (1956) führt neben mehreren Hilfskriterien drei Hauptkriterien der Homologie an: 1. Lagegleichheit in vergleichbaren Gefügesystemen, 2. spezielle Qualität der Strukturen und 3. Verknüpfung durch Zwischenformen. Als Analogie sind Strukturen zu verstehen, die auf Grund gleicher Lebensweise oder Funktion ähnlich ausgebildet sind, ohne von einem gemeinsamen Vorfahren ererbt zu sein, weder als ausgebildetes Merkmal

Anschrift des Verfassers: Dr. HERBERT ZELL, Institut für Biologie II der RWTH, Kopernikusstr. 16, D-5100 Aachen.

noch als genetische Anlage. Eine Nicht-Homologie (Ax 1984) kann somit entweder eine Analogie sein oder aber auf gleicher genetischer Prädisposition (Homoiologie) beruhen. Dieser Begriff ist also mehrdeutig.

Bei einer Untersuchung über die Phylogenie der Cephalopoden ergab sich das Problem der korrekten Definition der Arme und somit der Homologisierbarkeit. NAEF (1923: 656) definiert z. B. die Octopoden als „Dibranchiaten mit 8 Fangarmen, von denen das 3. Paar den Tentakelarmen der Decapoden homolog ist.“ Die Ableitung des 3. Armpaares der Octopoden von den hochspezialisierten Decapodententakeln stößt aber auf einige Schwierigkeiten. So unterscheidet sich das 3. Armpaar der Octopoden histologisch nicht von den anderen Armpaaren, was bedeutet, daß sämtliche für Decapodententakel typische Strukturen reduziert worden sein müssen, während andererseits octopodentypische Strukturen gebildet wurden. Zudem unterscheiden sich die Tentakel durch den Verlauf der sie innervierenden Brachialnerven (vgl. z. B. CHUN 1910: Taf. 41). Die Homologie des 3. Armpaares der Octopoden mit dem Decapodententakel ist zwar nicht völlig auszuschließen, erscheint aber unwahrscheinlich.

Vergleichende Untersuchungen der Cephalopodenarme wurden fast ausschließlich an Fangarmen und Tentakeln der Decapoden sowie den Armen der Octopoden durchgeführt (COLASANTI 1876, GUERIN 1908, TITTEL 1963, NIXON & DILLY 1977, YOUNG 1977, BROWNING 1980). Einer der wenigen, die den Buccaltrichter in ihre Untersuchungen mit einbezogen, war VIALLETON 1885. Über diesen führt er aus (: 1303): «Au contraire, si l'on tient compte de la masse musculaire des lobes, de la presence des ventouses, et surtout de l'existence dans chacun d'eux d'un cordon ganglionnaire analogue aux nerfs des bras et ayant avec eux une origine commune, on voit que tout nous porte à regarder ces lobes comme de véritables petits bras rudimentaires, et par suite, à rapporter la membrane buccale à un cercle de bras dans lequel la membrane interbrachiale serrait très développée par rapport aux bras eux-mêmes.» (vgl. hierzu auch TRYON 1897: Taf. 12, 1).

Somit besitzen *Nautilus* und die Decapoden zwei echte Armkränze, wobei der Mundarmkranz von *Nautilus* nach NAEF (1923: 178) dem Buccalkranz der Decapoden entspricht. Octopoden besitzen nur einen einzigen Armkranz.

Damit sind grundsätzlich drei Möglichkeiten denkbar:

1. Die acht Arme der Octopoden entsprechen dem äußeren Armkranz der Decapoden (1. Homologiemöglichkeit).
2. Die acht Arme der Octopoden entsprechen dem Buccalkranz der Decapoden (2. Homologiemöglichkeit).
3. Die acht Arme der Octopoden entsprechen weder dem äußeren noch dem inneren Armkranz der Decapoden (Nicht-Homologie oder Analogie).

Da meines Wissens über den Buccalarm keine histologischen Untersuchungen vorliegen, mußten zur Entscheidung der Homologiefrage die Cephalopodenarme unter Einbeziehung des Buccaltrichters vergleichend-histologisch untersucht werden, wobei auch die Angaben GUERIN's überprüft wurden.

Material.

Zur Untersuchung dienten neun Cephalopodenarten, die Decapoden *Loligo vulgaris* LAMARCK 1799, *Allotenthis media* (LINNÉ 1758), *Liocranchia reinhardti* (STEENSTRUP 1858), *Ommastrephes sagittatus* (LAMARCK 1798), *Sepia officinalis*

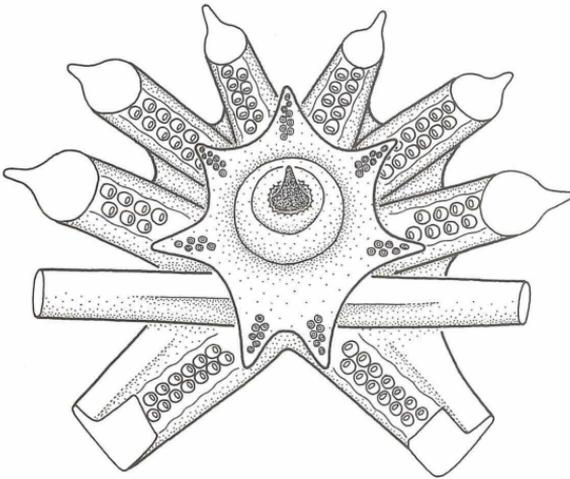
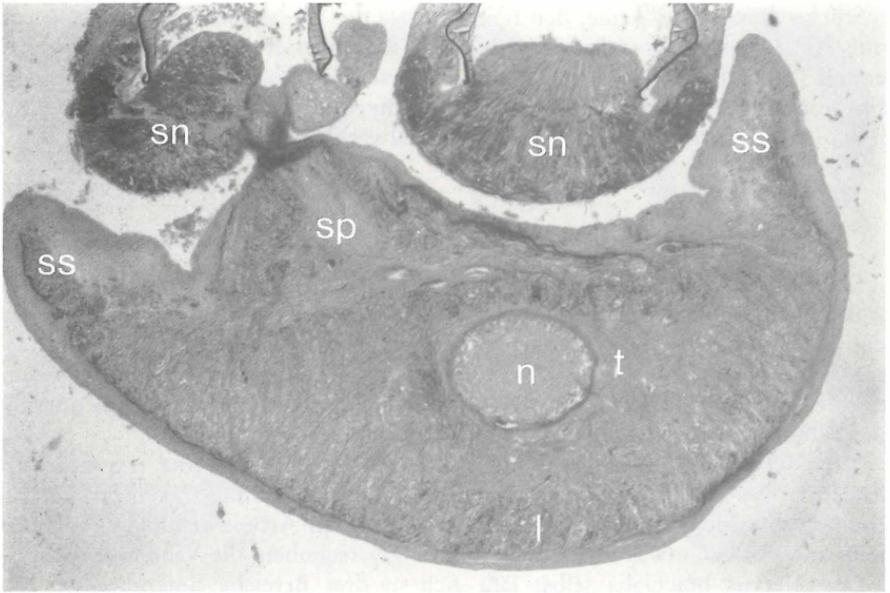


Abb. 1. Querschnitt durch den Buccalarm von *Loligo vulgaris* und Anordnung der Arme. Zentral die Mundöffnung mit den kräftigen Kiefern. Sie wird umgeben von der Innen- und der Außenlippe. An diese schließt sich der Buccaltrichter mit den Buccalarmen an. Distal liegt der Kranz der sessilen Arme und die Tentakel (nach NAEF 1923). Im Querschnitt sind zu erkennen: n: Nervus brachialis, l: Longitudinalmuskulatur, t: Transversalmuskulatur, sn: Saugnapf, sp: Saugnapfpolster, ss: Schutzsaum.

LINNÉ 1758, *Sepia orbignyana* FÉRUSSAC 1826, *Rossia macrosoma* (DELLE CHIAJE 1829), *Sepietta oweniana* (PFEFFER 1908) sowie der Octopode *Eledone moschata* (LAMARCK 1799).

Stücke der sessilen Arme, der Tentakelstiele der Decapoden sowie der Buccalarme von *Loligo vulgaris* wurden in Formol-Seewasser fixiert, entwässert und in Paraffin (Schmelzpunkt 60°) eingebettet. Querschnitte der Arme wurden mit dem Mikrotom mit einer Schnittdicke von 10 µm angefertigt. Die Färbung der Schnitte erfolgte teilweise mit Eosin-Methylenblau, teilweise mit Azan.

Der histologische Aufbau der Arme.

Die nervöse Achse.

Bei allen Cephalopoden verläuft der Nervus brachialis, umgeben von einer mehr oder weniger starken Bindegewebsschicht, im Zentrum des Armes. In aboraler Lage liegt in dieser Bindegewebsschicht die Arteria brachialis. Die Struktur des Nerven zeigt besonders zwischen Octopoden und Decapoden starke Unterschiede und läßt innerhalb der Decapoden eine zunehmende Komplexität erkennen.

Der Nervus brachialis der Octopoden (Abb. 2a) besitzt eine trapezförmige Gestalt, wobei die kürzeste Seite adoral liegt. Besondere Mächtigkeit erreicht die Bindegewebsschicht an den lateralen Seiten. Neben der Arteria brachialis verläuft in dieser auch lateral, etwas in aboraler Richtung verschoben, die Vena brachialis.

Der Nervus brachialis selbst läßt sich in drei Bereiche untergliedern. Das gesamte Zentrum nimmt die medulläre Region ein, die in etwa einen rechteckigen Querschnitt aufweist. Sie wird lateral und adoral von der Corticalregion U-förmig umgeben. Aboral, in der offenen Seite des Corticalbereichs, liegt zwischen der Arterie und der medullären Region ein Bereich längslaufender Axone. Diese Myelinregion besteht aus zwei Teilbereichen, die, je nach Führung des Schnittes, als zwei getrennte, runde Längsstränge, oder als ein einziger, hantelförmiger Strang erscheinen.

Der Nervus brachialis der Decapodenarme erscheint im Querschnitt rund bis oval. Wie bei den Octopoden verläuft die Arterie aboral im Bindegewebe. Zwar können im Bindegewebe lateral ebenfalls Blutgefäße auftreten, die Hauptvene verläuft jedoch nie in diesem Bereich, sondern in der Regel (Ausnahme Tentakel von *Liocranchia reinhardti*) adoral im extrabrachialen Muskel. Im Basalteil der Tentakel verläßt die Vene den M. extrabrachialis und zieht in die Tentakelheftung.

Die stärkste Ähnlichkeit mit den Armnerven der Octopoden zeigen die Buccalarme (*Loligo*) und die sessilen Arme von *Liocranchia reinhardti* (Abb. 2b). Bei ersterem umgibt die Corticalregion ebenfalls U-förmig den medullären Bereich. Die aboral gelegene medulläre Zone wird durch einen einzigen querovalen Bereich längslaufender Axone gebildet. Zusätzlich treten hier aber noch einige Axone auf, die adoral zwischen der Cortical- und der medullären Region verlaufen.

Der Nerv des sessilen Armes von *Liocranchia reinhardti* (Abb. 2c) weist ebenfalls zwei Myelinregionen auf. Die adorale schiebt sich in die Corticalregion, sodaß diese an dieser Stelle dünner wird und nur noch lateral die ursprüngliche Mächtigkeit besitzt. Bei den sessilen Armen von *Sepietta oweniana* und *Sepia orbignyana* ist die Myelinregion so weit in die Corticalregion eingedrungen, daß diese völlig in zwei laterale Bereiche getrennt wird und nur noch vereinzelt Zellkörper adoral der Myelinregion auftreten. Völlig durch die Myelinregion in zwei laterale Bereiche getrennt ist die Corticalregion der sessilen Arme von *Rossia macrosoma* und *Sepia officinalis*.

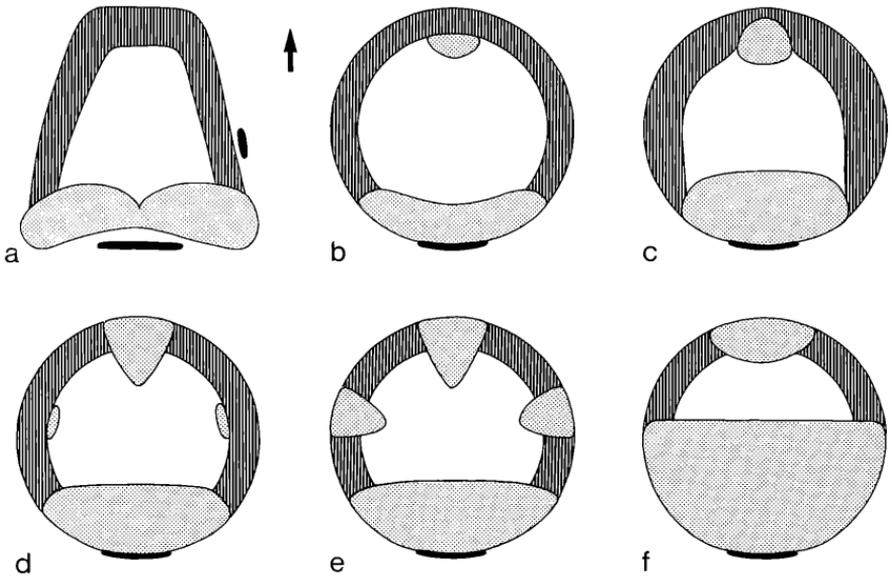


Abb. 2. Querschnitt durch den Nervus brachialis (punktiert: Myelinregion; schraffiert: Corticalregion; weiß: medulläre Region). a: *Eledone moschata*, b: *Loligo vulgaris*, Buccalarm, c: *Liocranchia reinhardti*, sessiler Arm, d: *Loligo vulgaris*, sessiler Arm, e: *Ommastrephes sagittatus*, sessiler Arm, f: *Sepia officinalis*, Tentakel. Der Pfeil weist in adorale Richtung.

Der eben geschilderte Aufbau des Nervus brachialis findet sich auch in den Tentakelnerven aller untersuchten Decapoden wieder: adorale und aborale Myelinregion, laterale Corticalregion und zentrale medulläre Region. Die Flächenanteile der einzelnen Regionen sind jedoch beim Nerv des sessilen Armes und des Tentakelnervs verschieden. Bei letzterem nimmt die aborale Myelinregion mehr als die Hälfte der Querschnittsfläche ein, die adorale etwa $\frac{1}{4}$, während die Corticalregion nur in einem kleinen lateralen Bereich zwischen den Myelinregionen ausgebildet ist (Abb. 2f). Entsprechend der Vergrößerung der Myelinregion ist die medulläre Zone kleiner ausgebildet.

Der Nervus brachialis der sessilen Arme von *Alloteuthis media* entspricht im Aufbau dem der Gattung *Sepia*. Allerdings treten hier vereinzelt auch lateral, an der Grenze medulläre Region — Corticalbereich, einzelne längslaufende Axone auf. An dieser Stelle sind bei *Loligo vulgaris* bereits zwei deutliche laterale Myelinregionen ausgebildet, die der Corticalregion anliegen (Abb. 2d). Die adorale Myelinregion ist vergrößert und springt keilförmig in die medulläre Region vor. Bei *Ommastrephes sagittatus* sind die lateralen Myelinbereiche soweit in die Corticalregion verschoben, daß diese jederseits in zwei Bereiche getrennt wird (Abb. 2e). Durch die Ausbildung der lateralen Myelinregionen erhält die medulläre Zone im Querschnitt eine „Schmetterlingsform“, die an einen Rückenmarksquerschnitt eines Säugers erinnert. Die gleiche Schmetterlingsform weist auch der Tentakelnerv von *Ommastrephes sagittatus* auf, eine laterale Myelinregion fehlt dagegen im Tentakelnerv von *Alloteuthis media* und *Loligo vulgaris* völlig.

Die innere Armmuskulatur.

Unter „innerer Armmuskulatur“ ist, mit Ausnahme der extrabrachialen Muskeln und der Obliqui der Decapoden, die Muskulatur zu verstehen, die bei GUERIN 1908 als „Musculature intrinsèque du bras“ bezeichnet wird. Sie umfaßt die Transversalmuskulatur, die Longitudinalmuskeln und die lateralen „M. obliqui“ der Octopoden. Die M. obliqui der Decapoden rechne ich, im Gegensatz zu GUERIN, nicht zur inneren Armmuskulatur, da sie außerhalb der Bindegewebsschicht liegen. Letztere müssen zur extrabrachialen Muskulatur gezählt werden. Einen Überblick über die Lagebeziehungen im Cephalopodenarm gibt Abb. 3.

Transversalmuskulatur.

Die Transversalmuskulatur ist, zusammen mit den inneren Longitudinalmuskeln, ein in allen Cephalopodenarmen anzutreffender Bestandteil der inneren Armmuskulatur. Sie wird aus Muskelfaserbündeln aufgebaut, die einerseits von adnach aboral verlaufen, andererseits von Fasern, die rechtwinklig dazu von der einen zur anderen Lateralseite ziehen. Im Zentrum des Armes kreuzen sich die Bündel. In der zentralen Kreuzungsfläche faszern die Muskelbündel auf und bilden ein regelrechtes Flechtwerk (Abb. 4a, b). In der Kreuzungsfläche verläuft, der adoralen Seite genähert, der Nervus brachialis.

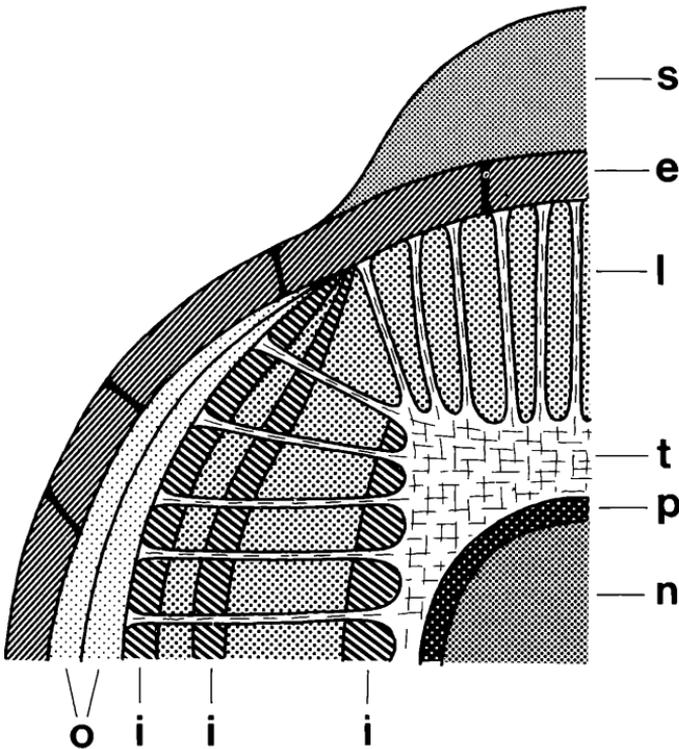


Abb. 3. Lagebeziehung der Muskulatur im Cephalopodenarm. e: M. extrabrachialis, i: innere Lateralmuskulatur, l: Longitudinalmuskulatur; n: Nervus brachialis; o: Obliqui; p: Perineurium; s: Saugnapfpolster; t: Transversalmuskulatur. Der Pfeil weist in adorale Richtung.

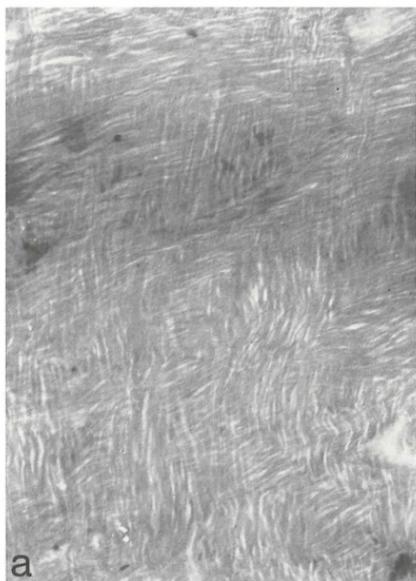


Abb. 4. Transversalmuskulatur. a: *Eledone moschata*; b: *Rossia macrosoma*, sessiler Arm; c: *Ommastrephes sagittatus*, sessiler Arm; d: *O. sagittatus*, Tentakel. Man beachte die fast rechtwinklige Kreuzung der Fasern bei *E. moschata*, die unterschiedlichen Winkel bei *R. macrosoma* (vgl. auch Abb. 5) sowie der wellenförmige Verlauf im Tentakel von *O. sagittatus*. Bei *L. vulgaris* und *O. sagittatus* enthält die Muskulatur zudem eine Vielzahl von Bindegewebsfasern (c und d: schwarz), die den übrigen Arten fehlen.

Die Lage des Nervus brachialis in der zentralen Kreuzungsfläche hat zur Folge, daß nur ein Teil der Transversalmuskulatur den Arm gradlinig durchziehen kann. Bei allen Decapodenarmen, den Buccalarmen, den Tentakeln und den sessilen Armen, weichen die von ad- nach aboral ziehenden Bündel bzw. Fasern auseinander und ziehen lateral am Nerv vorbei. Bei den die Lateralseiten verbindenden Muskelbündeln der sessilen Arme verlaufen nur wenige, und zwar die lateral adoral des Nerven inserierenden, an der adoralen Seite des Nerven vorbei. Sämtliche Fasern, die lateral auf Höhe des Nerven selbst inserieren, ziehen aboral am Nerv entlang und erscheinen daher in ihrem Verlauf U-förmig. Nur die Transversalmuskeln der sessilen Arme, die von aboral in Richtung Armnerv ziehen, enden an der den Nerven umgebenden Bindegewebsschicht (Abb. 5c).

Anders sind die Verhältnisse bei den Octopoden. Bei diesen durchziehen alle Transversalmuskeln gradlinig den Arm. Nur die Bündel, die lateral, ab- oder adoral des Nerven verlaufen, durchziehen den ganzen Arm. Die auf Höhe des Nerven lateral inserierenden Stränge laufen auf den Nerven zu und enden, indem sie pinselartig auffächern, in den Fasern der lateral am Nerv verlaufenden, von ad- nach aboral ziehenden Fasern. Gleiches gilt umgekehrt für die auf Höhe des Nerven entspringenden, von ad- nach aboral ziehenden Fasern (Abb. 5a).

Die Faserbündel der Transversalmuskulatur der sessilen Arme der Decapoden, mit Ausnahme von *Sepia officinalis*, setzen peripher direkt an der Bindegewebsschicht an. Bei *Sepia officinalis* ist dagegen auf den Lateralseiten ein von ad- nach aboral ziehender Muskelstrang ausgebildet (laterale Transversalmuskulatur), der der Bindegewebsschicht anliegt und im Armquerschnitt eine mondsichelförmige Gestalt zeigt. Während die von ad- nach aboral ziehenden Stränge wie bei den übrigen Decapoden als massive Stränge am Bindegewebe ansetzen, faszern die die Lateralseiten verbindenden Stränge in der lateralen Transversalmuskulatur pinselförmig auf, wobei jedoch die einzelnen Fasern der Bündel bis zum Bindegewebe reichen.

Eine innere distale Lateralarmmuskulatur besitzt nur der Octopodenarm (von GUERIN als O₃ bezeichnet). Wie in der lateralen Transversalmuskulatur von *Sepia officinalis* faszern die Transversalmuskeln lateral in dieser auf.

Gleiche Struktur zeigen jederseits zwei weitere Bündel der inneren Lateralarmmuskulatur (O₁ und O₂ GUERIN's). Jeweils ein Strang liegt der zentralen Kreuzungsfläche der Transversalmuskulatur lateral an (innere zentrale Lateralarmmuskulatur), jeweils ein Strang verläuft im Bereich der lateralen Längsmuskulatur, diese in einen zentralen und einen distalen Bereich teilend (innere mediane Lateralarmmuskulatur). Die Transversalmuskelbündel, die die zentrale und mediane Lateralarmmuskulatur durchqueren, faszern in diesem Bereich kaum auf. Sie sind im Armquerschnitt als durchlaufende Stränge gut zu erkennen. Allerdings können sich in diesem Bereich die Transversalmuskelbündel aufspalten, wobei einzelne Faserzüge sich mit den Fasern benachbarter Bündel vereinigen können (eine dreidimensionale Darstellung der Verhältnisse im Arm von *Eledone* findet sich bei TITTEL 1963: Abb. 8).

Beim Buccalarm von *Loligo vulgaris* ist eine genaue Abgrenzung der inneren Armarmmuskulatur nicht möglich (Abb. 5b). So sind z. B. die Saugnapfpolster nur stellenweise durch eine Bindegewebsschicht von der inneren Armarmmuskulatur getrennt. An den Stellen, an denen die Bindegewebsschicht fehlt, laufen Muskelfasern aus dem Saugnapfpolster, zu Bündeln vereinigt, als Transversalmuskeln bis zur aboralen Seite. Der Bereich der lateralen Schutzsäume ist ebenfalls nicht klar von der inneren Armarmmuskulatur abzugrenzen. Im lateralen Armbereich tritt in den von

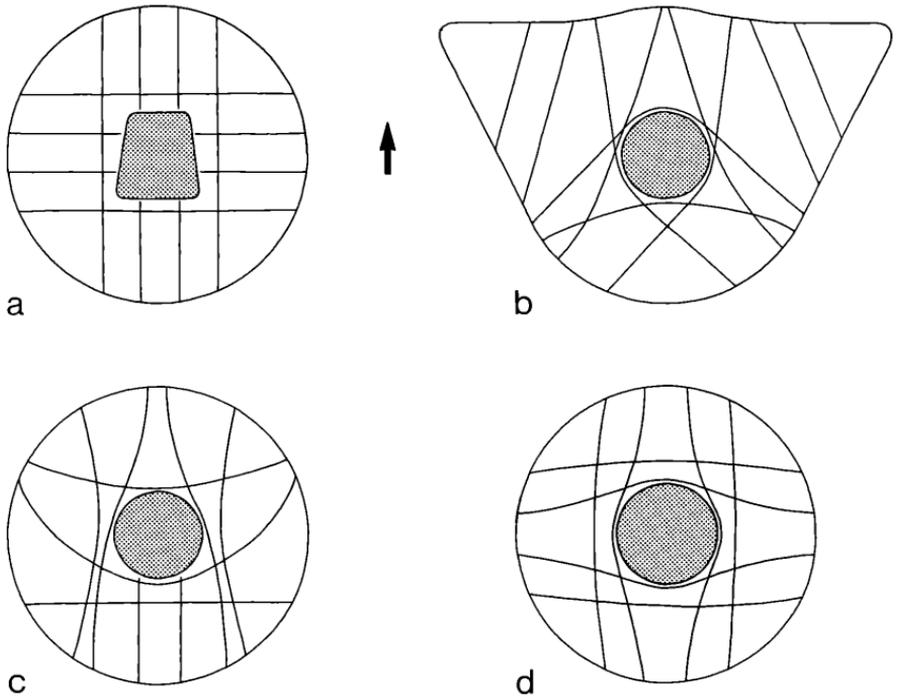


Abb. 5. Streichungsrichtung der Transversalfasern (punktiert: Nervus brachialis). a: *Eledone moschata*; b: *Loligo vulgaris*, Buccalarm; c: *Rossia macrosoma*, sessiler Arm; d: *Alloteuthis media*, Tentakel. Während bei den Octopoden die Fasern nahezu geradlinig den Arm durchlaufen und zum Teil durch den Nerven unterbrochen werden, laufen bei den Decapoden in der Regel die Fasern ohne Unterbrechung am Nerven vorbei. Der Pfeil weist in adorale Richtung.

ad- nach aboral ziehenden Muskelbündeln auch ein bindegewebiger Anteil auf, der der eigentlichen Transversalmuskulatur fehlt. Dies führt dazu, daß im eigentlichen Schutzsaumbereich keine transversalen Muskelzüge mehr auftreten, sondern daß diese durch ein Netzwerk von Bindegewebssträngen ersetzt sind.

Wie bei den sessilen Armen der Decapoden werden im Buccalarm von *Loligo vulgaris* die Bündel der Transversalmuskulatur durch den Nervus brachialis nicht unterbrochen. Die von ad- nach aboral ziehenden Fasern laufen am Nerv vorbei und ändern ihre Richtung, wobei sie ein Stück weit am Perineurium entlanglaufen. So entsteht, besonders adoral des Nervus brachialis, der Eindruck einer den Armnerven umgebenden Ringmuskulatur.

Bei der Transversalmuskulatur der Tentakel (Abb. 5d) lassen sich zwei Typen unterscheiden. Bei *Liocranchia reinhardti*, *Alloteuthis media*, Sepien und Sepioliden existieren keine distinkten Faserbündel, sondern der gesamte innere Armbereich, abgesehen vom Nervus brachialis und den Bündeln der Längsmuskulatur, wird von dem Flechtwerk der Transversalmuskulatur ausgefüllt, wobei die Fasern hauptsächlich von ad- nach aboral bzw. rechtwinklig dazu verlaufen. Durch die Längsmuskul-

stränge werden die Fasern nicht unterbrochen, sondern sie laufen an ihnen, wie am Nervus brachialis, lateral vorbei.

Bei *Ommastrephes sagittatus* und *Loligo vulgaris* bestehen folgende Unterschiede zu den übrigen untersuchten Arten: Die Transversalmuskeln setzen adoral (bei *Ommastrephes sagittatus* auch aboral) als distinkte Faserbündel am Bindegewebe an. Zudem durchziehen die Muskelfasern nicht mehr oder weniger gradlinig den Arm, sondern sie zeigen ein sehr regelmäßiges Wellenmuster (Abb. 4d).

Die Longitudinalmuskulatur.

Als Ausgangspunkt für die Betrachtung der Longitudinalmuskulatur (hier nicht im Sinne einer phylogenetischen Reihe zu verstehen) eignen sich die Tentakel von *Sepia officinalis* und *Sepia orbignyana* (Abb. 6a). Bei diesen Arten liegen die Bündel von Längsmuskeln in einem V- bis U-förmigen Bereich, dessen Basis der Bindegewebsschicht genähert ist. Hier besitzen die Muskelbündel nur einen geringen Durchmesser, während die lateralen, im Querschnitt längsovalen Bündel, bedeutend mächtiger ausgeprägt sind. *Sepietta oweniana* besitzt ebenfalls in U-Form angeordnete Längsmuskelbündel, während bei *Rossia macrostoma* die Muskelstränge beginnen, sich zu einer Kreisform zu schließen, so daß adoral nur noch ein kleiner Bereich ohne Längsmuskulatur verbleibt. Bei den übrigen Arten ist der Kreis vollständig geschlossen.

Bei *Rossia macrosoma* (Abb. 6b) sind die Längsmuskelbündel, die bei *Sepia officinalis*, *S. orbignyana* und *Sepietta oweniana* lateral etwa gleich weit vom Nerven wie von der die innere Armmuskulatur umgebenden Bindegewebsschicht entfernt verlaufen, etwas zu Peripherie hin verschoben. Die Entfernung zum Nerven ist fast doppelt so groß wie die zum Bindegewebe. Bei *Liocranchia reinhardti* (Abb. 6c) und *Loligo vulgaris* sind die Bündel bereits sehr stark der Bindegewebsschicht genähert. Die ad- und aboralen Longitudinalmuskelstränge grenzen bei *Ommastrephes sagittatus* (Abb. 6d) schließlich direkt an die Bindegewebsschicht, so daß nur lateral ein schmaler Bereich der Transversalmuskulatur distal der Längsmuskelbündel ausgebildet ist.

Ebensowenig wie bei den Decapoden durch den Nervus brachialis werden die Transversalmuskeln durch die Bündel der Längsmuskulatur unterbrochen. Sie laufen an diesen ebenfalls vorbei. Hierdurch werden die Transversalfasern zwischen zwei benachbarten Längsmuskelsträngen zu distinkten Bündeln zusammengefaßt, die nach dem Passieren der Längsmuskelzone wieder auflockern. Dies führt gleichzeitig dazu, daß dort, wo die Längsmuskeln direkt an das Bindegewebe grenzen, die zwischen benachbarten Strängen verlaufenden Transversalmuskeln ebenfalls zu distinkten Bündeln zusammengefaßt werden und auch als distinkte Bündel am Bindegewebe inserieren.

Einzig beim Tentakel von *Ommastrephes sagittatus* ist eine Unterteilung in M. longitudinalis externus, M. l. internus (die ab- bzw. adoral direkt ans Bindegewebe grenzenden Stränge) und M. longitudinalis lateralis (an die laterale periphere Transversalmuskulatur grenzend) möglich. Die gleiche Längsmuskelanordnung wie beim Tentakel von *Ommastrephes* findet sich auch bei *Eledone moschata* und *Sepia officinalis*, wobei bei *Eledone moschata* der M. l. lateralis durch die innere mediane Lateral-muskulatur in einen proximalen, zwischen zentraler und medianer innerer Lateral-muskulatur, und einen distalen, zwischen medianer und distaler innerer Lateral-muskulatur liegenden Bereichen unterteilt wird.

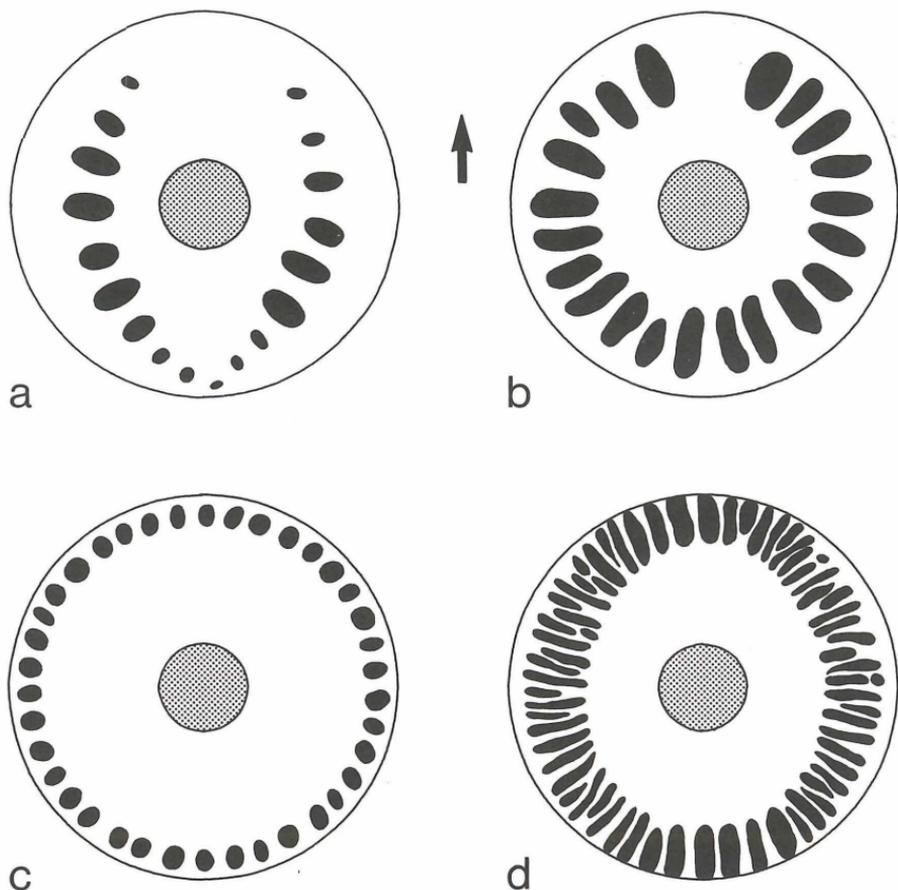


Abb. 6. Die Longitudinalmuskulatur der Tentakel (punktiert: Nervus brachialis). a: *Sepia orbignyana*; b: *Rossia macrosoma*; c: *Liocranchia reinhardtii*; d: *Ommastrephes sagittatus*. Der Pfeil weist in adorale Richtung.

Bei *Eledone moschata* setzen die Transversalmuskelbündel lateral in etwa gleichen Abständen an, so daß der M. longitudinalis lateralis in regelmäßige, etwa gleich breite Abschnitte unterteilt wird. Anders bei *Sepia officinalis*. Hier setzt lateral ein kräftiger Strang der Transversalmuskulatur an, der aboral am Nervus brachialis vorbeizieht. Aboral dieses Muskelbündels wird der M. l. lateralis durch mehr oder weniger regelmäßige, schwächere Transversalmuskelstränge unterbrochen. Adoral des kräftigen Transversalstranges fehlen die transversalen Bündel. Hierdurch besteht der adorale Teil des M. l. lateralis aus einem sehr mächtigen Faserstrang, dessen Längsdurchmesser etwa dem des Nervus brachialis entspricht.

Anders als bei *Sepia officinalis*, bei der die laterale Transversalmuskulatur im Armquerschnitt sichelförmig erscheint und sich über die gesamte Lateralseite erstreckt, auf der konvexen Seite begrenzt durch die Bindegewebsschicht, liegen die

Verhältnisse bei *Sepia orbignyana*. Die distale laterale Transversalmuskulatur liegt nur adoral der Bindegewebsschicht an. Etwa in der Mitte der Lateralseite löst sie sich ab und wird zum kräftigen Transversalmuskelstrang, der aboral am Nervus brachialis vorbeizieht. Die aboral dieses Transversalstranges verlaufenden Längsmuskelbündel grenzen somit direkt an das Bindegewebe.

Bei *Rossia macrosoma*, *Sepietta oweniana* und *Liocranchia reinhardti* erfolgt diese „Ablösung“ bereits früher, d. h. weiter adoral, so daß auf etwa $\frac{1}{4}$ der Länge der Lateralseite die Längsmuskulatur direkt an das Bindegewebe grenzt, während bei *Alloteuthis media*, *Loligo vulgaris* und *Ommastrephes sagittatus* alle Transversalmuskeln zwar am Bindegewebe inserieren, aber nicht mehr an diesem entlanglaufen, sondern sich sofort lösen. Sämtliche longitudinalen Muskeln grenzen bei diesen Arten an das Bindegewebe.

Ebenso wenig wie die zum eigentlichen inneren Armbereich gehörigen Transversalmuskeln lassen sich im Buccalarm von *Loligo vulgaris* auch die Längsmuskeln sicher abgrenzen, da auch im Schutzsaumbereich, zwischen den Bindegewebssträngen, Längsmuskelfasern ausgebildet sind.

Die äußere Armmuskulatur.

Die äußere Armmuskulatur umfaßt die extrabrachialen Längsmuskeln sowie die Obliqui, die durch eine Bindegewebsschicht voneinander getrennt sind. Sie ist bei den Decapoden an den sessilen Armen und den Tentakeln ausgebildet, fehlt aber dem Buccalarm sowie den Armen von *Eledone*.

Die extrabrachiale Längsmuskulatur.

Die extrabrachiale Längsmuskulatur der sessilen Arme von *Liocranchia* umfaßt insgesamt 4 Längsstränge (Abb. 7a). Zwei von ihnen liegen adoral, getrennt durch die Vena brachialis. Ihre stärkste Mächtigkeit erreichen diese beiden Stränge, durch die je ein extrabrachialer Längsnerv verläuft, unter den Schutzsäumen. Je ein Strang liegt im Querschnitt latero-aboral rechts bzw. links, wobei jeder zwei extrabrachiale Längsnerven besitzt. Diese 6 Längsnerven sind typisch für die extrabrachiale Muskulatur aller Decapodenarme.

Bei *Alloteuthis media* (Abb. 7b) und *Loligo vulgaris* ist die extrabrachiale Muskulatur sowohl in ihrer Ausdehnung über die Peripherie des Armes wie auch in ihrer Mächtigkeit stärker ausgebildet. Dies zeigt sich einerseits darin, daß die adoralen Stränge von den Schutzsäumen bis zur Vene nahezu nicht an Mächtigkeit abnehmen, sondern im Querschnitt etwa halbmondförmig erscheinen, nur getrennt durch die Vene, und andererseits darin, daß sie lateral an die latero-aboralen Stränge grenzen, jedoch nicht in diese übergehen.

Die kräftigste extrabrachiale Muskulatur besitzt *Ommastrephes sagittatus* (Abb. 7c). Die Mächtigkeit der adoralen Stränge übersteigt bei dieser Art den Durchmesser der Vene, so daß die beiden Stränge als ein einziger dicker Muskelstrang erscheinen. Ebenso sind die adoralen Stränge mit den latero-aboralen breit verbunden, so daß eine genaue Abgrenzung der Stränge voneinander nicht mehr möglich ist. Trotz dieser starken Entwicklung der Längsmuskulatur bleiben die latero-aboralen Stränge voneinander getrennt.

Die Vena brachialis trennt auch bei den Sepien die beiden adoralen Stränge, die nicht so mächtig werden, um im Bereich der Vene zu verschmelzen. Demgegenüber sind aber bei allen untersuchten *Sepia*-Arten sowohl die adoralen Stränge mit den latero-aboralen wie auch die latero-aboralen untereinander verbunden. Die extra-

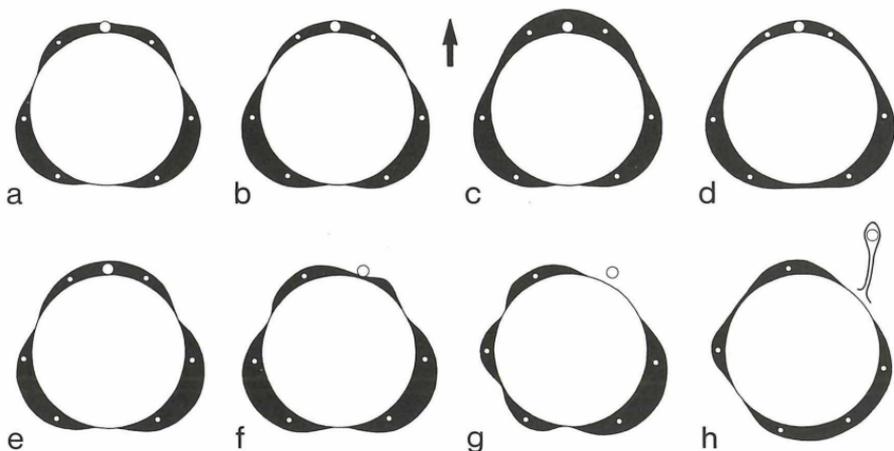


Abb. 7. a-d: M. extrabrachialis der sessilen Arme der Decapoden mit den in ihm verlaufenden 6 Nerven und der Vena brachialis. a: *Liocranchia reinhardtii*; b: *Alloteuthis media*; c: *Ommastrephes sagittatus*; d: *Sepia officinalis*. e-h: M. extrabrachialis im Bereich der Tentakelheftung (weitere Erläuterung im Text). Der Pfeil weist in adorale Richtung.

brachiale Muskulatur umgibt somit bei diesen Arten den gesamten Arm und ist nur durch die Vene unterbrochen (Abb. 7d).

Die extrabrachiale Muskulatur der Teuthoideen-Tentakel ähnelt sehr stark derjenigen der sessilen Arme der jeweiligen Arten, allerdings bleiben bei *Ommastrephes* die adoralen Stränge von den latero-aboralen Strängen getrennt.

In den Tentakeln der Sepioliden sind die adoralen Stränge ebenfalls getrennt. Die latero-aboralen Stränge sind, im Gegensatz zu den Teuthoideen-Tentakeln, aboral verbunden und umgeben den Tentakel U-förmig, während bei den Sepien auch die adoralen Stränge mit den latero-aboralen verbunden sind. Auch hier umgibt die extrabrachiale Längsmuskulatur den gesamten Arm, die einzige Unterbrechung bildet die Vene.

Im Bereich der Tentakelheftung wird die Bilateralsymmetrie in der Anordnung der extrabrachialen Muskulatur gestört (Abb. 7e-h). Dies wird dadurch bewirkt, daß die Vene den extrabrachialen Muskel verläßt und in die Tentakelheftung, die latero-ventral ansetzt, zieht. Von distal nach proximal ergeben sich folgende Veränderungen:

Zunächst wird die Vene innerhalb des M. extrabrachialis aus der Sagittalebene in ventrale Richtung verschoben. Gleichzeitig nimmt die Mächtigkeit des ventralen adoralen Muskelstranges ab. Die Vene wird nun nach außen verlagert, gleichzeitig wird der adoral-ventrale Extrabrachialis-Strang weiter reduziert. In ihm verläuft kein extrabrachialer Nerv mehr, so daß nur noch 5 extrabrachiale Nerven ausgebildet sind. Zusätzlich wird der dorsale latero-aborale Strang getrennt. Der adorale Teil läuft zunächst mit dem zu ihm gehörigen extrabrachialen Nerven als isolierter Strang, der weiter proximal mit dem dorsalen adoralen Strang fusioniert. Der aborale Teil des latero-aboralen Stranges fusioniert mit dem latero-aboralen Strang der Ventralseite. In diesem Bereich verlaufen daher 3 extrabrachiale Nerven.

Die Obliqui.

Die Obliqui der sessilen Arme der Decapoden liegen lateral, im Querschnitt spindel- bis sichelförmig erscheinend, zwischen der inneren Armmuskulatur und dem M. extrabrachialis (vgl. Abb. 3). Sie bestehen aus jeweils zwei Teilsträngen, dem proximalen und dem distalen Obliquus, die sich oft durch verschiedene Streichungsrichtung der Muskelfasern unterscheiden. Bei *Liocranchia* ist der proximale Obliquus mächtiger ausgebildet, der distale ist dünner und auch in der ad-aboralen Richtung kürzer. An der adoralen Seite durchbrechen die Fasern des Acetabulo-brachialis den extrabrachialen Muskel und inserieren am proximalen Obliquus. Auch bei den Sepien inseriert der Acetabulo-brachialis entweder am proximalen oder distalen Obliquus, während er bei den übrigen Teuthoideen keine Verbindung zur äußeren Armmuskulatur hat, sondern dem M. extrabrachialis außen anliegt.

Die Unterschiede in der Mächtigkeit von proximalem und distalem Obliquus finden sich in gleicher Weise auch bei den übrigen Arten. In der Streichungsrichtung der Muskelfasern treten jedoch starke Unterschiede auf.

So ziehen die Fasern beider Obliqui bei *Liocranchia* von ad- nach aboral nahezu parallel zur Schnittführung. Die gleiche Streichungsrichtung besitzen auch die distalen Obliqui der übrigen untersuchten Teuthoideen. Bei den Sepien verlaufen dagegen die Fasern im Querschnittsbild schräg von außen nach innen und zudem noch schräg in die Schnittebene. Dieser Schrägverlauf weicht bei *Rossia* nur schwach von der ad-aboralen und der Längsachse des Armes ab, tritt aber bei den übrigen Sepien deutlicher in Erscheinung.

Etwas stärkere Unterschiede weisen die proximalen Obliqui auf. So verlaufen bei *Alloteuthis*, *Ommastrephes* und *Loligo* die Fasern zwar von ad- nach aboral, sie sind jedoch zur Schnittebene geneigt. Bei *Sepietta* und *Sepia* verlaufen die Fasern zudem noch, wie in den distalen Obliqui, schräg zur ad-aboralen Achse, allerdings jeweils spiegelbildlich, so daß die Fasern des distalen und proximalen Obliquus V-förmig aufeinander zulaufen.

Abweichend stellt sich der proximale Obliquus von *Rossia* dar. Er besteht aus einer Folge von Bereichen, in denen die Fasern abwechselnd in ad-aborale und in Längsrichtung parallel zu den Fasern der extrabrachialen Muskulatur ziehen.

Rossia und *S. orbignyana* zeigen eine weitere Besonderheit. Schwach ausgebildete Bindegewebsfasern durchziehen den proximalen (bei *Sepia orbignyana* in seltenen Fällen auch den distalen) Obliquus quer zur Streichungsrichtung der Muskelfasern. Sie setzen proximal an der Bindegewebschicht an, die die innere von der äußeren Armmuskulatur trennt, und zwar bevorzugt dort, wo die Bündel der Transversalmuskulatur ansetzen. Einzelne Fasern der Transversalmuskulatur können zudem noch an diesen Stellen die Bindegewebschicht durchdringen und den proximalen Obliquus durchlaufen.

Bei *Loligo* und *Ommastrephes* treten im Obliquus, wie in der inneren Armmuskulatur (Abb. 4c, d), stark färbbare Bindegewebsfasern auf. Im proximalen Obliquus von *Loligo* verlaufen diese, wie die Bindegewebsfasern bei *Rossia* und *S. orbignyana*, quer zur Streichungsrichtung der Muskelfasern, bei *Ommastrephes* dagegen parallel zu diesen.

In der Anordnung der Obliqui besitzt der Tentakel von *Ommastrephes* die größte Ähnlichkeit mit den sessilen Armen der Decapoden. Auch hier sind lateral je ein deutlicher proximaler und ein distaler Obliquus ausgebildet. Demgegenüber

umgibt bei *Liocranchia* der proximale Obliquus die gesamte innere Armmuskulatur, er erscheint ringmuskelartig, während der distale Obliquus noch auf die Lateralseiten beschränkt bleibt. Bemerkenswert ist, daß bei *Liocranchia* die Vena brachialis zwischen der inneren Armmuskulatur und dem proximalen Obliquus verläuft, also nicht wie bei den übrigen Arten in der äußeren Armmuskulatur.

Bei *Sepia officinalis* sind sowohl der proximale wie auch der distale Obliquus als Ringmuskeln ausgebildet. Sowohl innerhalb der Sepien wie auch der Teuthoideen kommt es zur Reduktion der Obliqui. So ist bei *Sepietta* eine Differenzierung in proximalen und distalen Obliquus nicht möglich, und die Obliqui beschränken sich auf die Lateralseiten, und bei *Rossia* finden sich schließlich nur noch einzelne, zerstreute Muskelfasern zwischen der inneren Armmuskulatur und der extrabrachialen Längsmuskulatur.

Ebenso ist bei *Alloteuthis* die Obliquus-Muskulatur allenfalls noch zu ahnen, während *Loligo* eine Übergangsform zwischen *Ommastrephes* und *Alloteuthis* darstellt.

Zur Homologie der Arme.

Allen Cephalopodenarmen gemeinsam sind die zentrale nervöse Achse, die Transversalmuskulatur und die Longitudinalmuskulatur. GUERIN (1908) führt als weitere gemeinsame Struktur die M. obliqui an. Betrachtet man jedoch die Lage dieser Muskeln bei den Octopoden und den Decapoden, so zeigt sich, daß diese schwerlich homologisiert werden können. Bei den Octopoden liegen die „Obliqui“ im Bereich der inneren Armmuskulatur und werden von Transversalmuskelsträngen durchsetzt. Bei den Decapoden liegen sie dagegen im Bereich der extrabrachialen Muskulatur und sind von der inneren Armmuskulatur durch eine Bindegewebsschicht getrennt. Da die gleiche Benennung dieser unterschiedlichen Muskelstränge eine nicht gegebene Homologie suggerieren könnte, wurde die Bezeichnung „Obliqui“ in dieser Arbeit bei den Octopoden durch den Begriff der „inneren Lateral-muskulatur“ ersetzt. Der Lateralmuskelstrang von *Sepia officinalis* kann ebenfalls nicht mit der inneren Lateral-muskulatur der Octopoden homologisiert werden, da er strukturell der Transversalmuskulatur gleicht und mit hoher Wahrscheinlichkeit ein Derivat derselben darstellt, während sich die innere Lateral-muskulatur der Octopoden strukturell deutlich von der Transversalmuskulatur abhebt.

Das Fehlen der extrabrachialen Muskulatur ist ein gemeinsames Merkmal der Buccalarme der Decapoden und der Octopodenarme. Als weiteres gemeinsames Merkmal wäre die Anzahl der Arme zu nennen, die im Buccaltrichter in der Regel, bei den Octopoden immer 8 beträgt (auf Ausnahmen in der Anzahl der Buccalarme wird später noch eingegangen), sowie die Anzahl der Saugnapffreien, die bei den Buccalarmen und den Octopodenarmen maximal 2 beträgt.

Geht man davon aus, daß die Entwicklung eines Organs vom Einfachen zum Komplizierten fortschreitet, so stellt der Buccalarm den einfachsten Typ des Cephalopodenarmes dar, indem bei ihm nur die drei Grundstrukturen, nervöse Achse, Transversalmuskulatur und Longitudinalmuskulatur ausgebildet sind, wobei die Transversalmuskulatur noch nicht klar gegen die Schutzsaummuskulatur abgegrenzt ist. Von einem solchen Armtyp ließe sich der Octopodenarm mit weniger Schwierigkeiten ableiten als von den hochspezialisierten Fangarmen und Tentakeln der

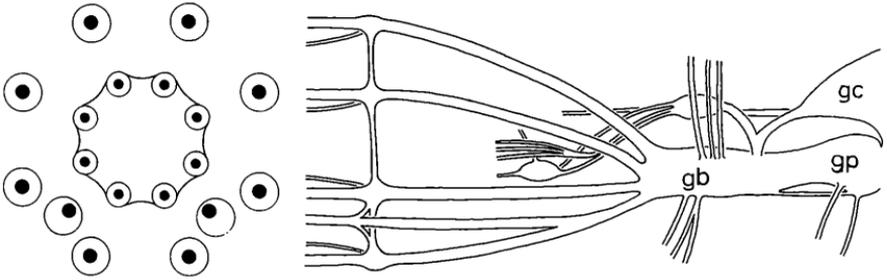


Abb. 8. Arminnervierung bei Decapoden (in Anlehnung CHUN 1910). Die Innervierung der Buccalarme und der sessilen Arme erfolgt durch die selben Nervenstränge. Der Tentakelnerv ist nicht in die Ringkommissur eingebunden. gb: Brachialganglion, gc: Cerebralganglion, gp: Pedalganglion.

Decapoden. Ausgehend vom Buccalarmtyp müßte dazu nur die innere Armmuskulatur deutlich gegen die Schutzsaum- bzw. Saugnapfmuskulatur abgegrenzt und die innere Lateralmuskulatur ausgebildet werden.

Bevor eine Homologie der Buccalarme mit den Octopodenarmen als gesichert gelten kann, müssen noch weitere Kriterien berücksichtigt werden: Läßt sich auf Grund der Innervierung eine solche Annahme bestätigen und ist sie auch mit dem 1. Homologiekriterium REMANE's (Lagegleichheit in vergleichbaren Gefügesystemen) zu vereinbaren?

Die Armnerven entstammen dem Brachialganglion, einer vorgeschobenen Partie des Pedalganglions. Während die Nerven der sessilen Arme bzw. der Buccalarme dieses Ganglion getrennt verlassen, kann der Tentakelnerv erst nachträglich aus dem ventralen Armnerven abzweigen, wie es von CHUN (1910: 23) für *Chiroteuthis* nachgewiesen wurde (Abb. 8). In der Regel entspringt jedoch der Tentakelnerv ebenfalls als unabhängiger Strang aus dem Brachialganglion.

Diese Nerven ziehen zunächst als getrennte Stränge zur Armbasis. Im Bereich der Armbasen sind die acht Brachialnerven der sessilen Arme bzw. der Buccalarme durch eine Ringkommissur verbunden. Der Tentakelnerv ist dagegen nicht direkt in diese Kommissur eingebunden. Er steht zwar über zwei dünne Nervenstränge mit dieser in Verbindung, er selbst verläuft jedoch distal davon und innerviert direkt den Tentakel.

Aus jedem Ganglion der Ringkommissur entspringen bei den Decapoden zwei Nervenstränge, von denen einer den Buccalarm, der andere einen sessilen Arm innerviert. Auf Grund der indirekten Anbindung an die Ringkommissur erlangt der Tentakel eine gewisse Sonderstellung, während die sessilen Arme und die Buccalarme untereinander gleichwertig sind.

Auf Grund der Innervierung ist eine Homologisierbarkeit der Octopodenarme mit den sessilen Armen der Decapoden wie auch mit dem Buccaltrichter denkbar. Es ergibt sich somit kein Widerspruch zu der obigen Annahme einer Homologie von Buccaltrichter und Octopodenarmen.

Schließlich soll noch das Kriterium der gleichen Lage im Lagegefüge untersucht werden. Über die Lagebeziehung der Arme im Mundfeld gewinnt man am besten Aufschluß, wenn man einen Kreis, in dessen Zentrum die Mundöffnung gelegen ist,

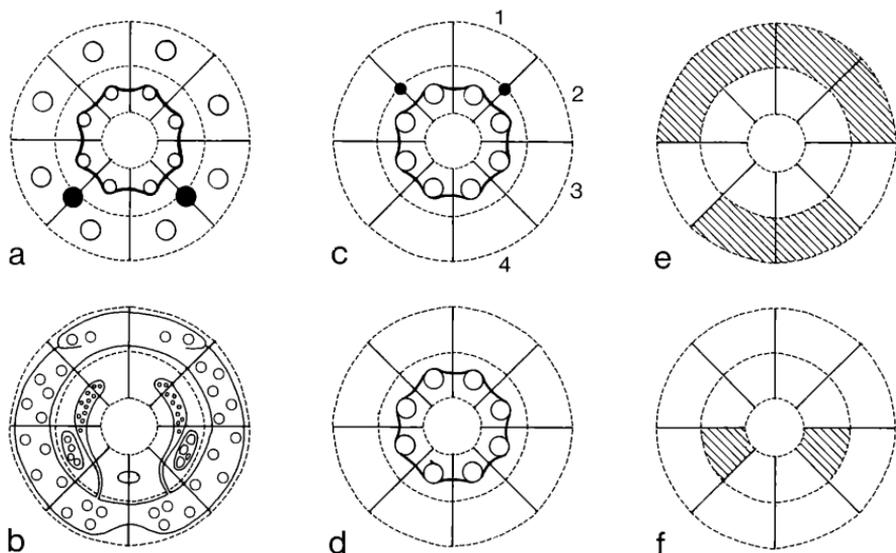


Abb. 9. Mundfeld der Cephalopoden. a: Decapoden; b: *Nautilus*; c: *Vampyroteuthis*; d: Octopoden; e, f: Hectocotylisationsbereiche (schraffiert) im distalen Armkranz (e) und im peribuccalen Armkranz (f).

in acht gleichgroße Sektoren einteilt, wobei eine der Sektorengrenzen in dorsoventraler Richtung verläuft, eine zweite senkrecht dazu. Diese vier Sektoren werden nochmals unterteilt, so daß jederseits vier Sektoren liegen, die von dorsal nach ventral mit den Nummern 1 bis 4 versehen werden.

Bei den Octopoden (Abb. 9d) liegt in jedem Sektor ein Arm. Diese Arme grenzen unmittelbar an die Außenlippe. Distal dieses Armkranzes können vier (*Tremoctopus*) oder zwei (*Ocythoe*) Kopfhöhlen ausgebildet sein (vgl. NAEF 1923: 734ff.). Sowohl bei *Tremoctopus* wie bei *Ocythoe* findet sich ein ventrales Poruspaar, bei *Tremoctopus* ist zusätzlich noch ein dorsales Poruspaar ausgebildet. Die Mündung der ventralen Poren liegt jederseits im Sektor 4, ventral der Armbasen, die der dorsalen Poren von *Tremoctopus* auf der Grenze der Sektoren 1 und 2. Eine Hectocotylusausbildung erfolgt bei Octopoden nur im Sektor 3, ist jedoch nicht an den rechten oder linken Sektor gebunden. Fast immer sind alle Arme durch eine mehr oder weniger deutliche Schirmhaut verbunden.

Bei den Vampyromorpha (Abb. 9c) finden sich ähnliche Verhältnisse wie bei den Octopoden, Kopfhöhlen fehlen jedoch. Ansonsten entspricht die Anordnung der durch eine Schirmhaut verbundenen und unmittelbar an die Außenlippe grenzenden Arme der der Octopoden. Eine Sonderbildung, die nur den Vampyromorphen zukommt, ist das retraktile Filament, das durch einen fünften Armnerven innerviert wird (YOUNG 1977) und somit einen echten Arm darstellt. Das Filament liegt an der Grenze der Sektoren 1 und 2.

Bei den Decapoden sind zwei Armkranze ausgebildet, der unmittelbar an die Außenlippe grenzende Buccalkranz, dessen Arme durch eine Schirmhaut verbunden sind, sowie der distal davon liegende Kranz der sessilen Arme (Abb. 9a).

Der Buccaltrichter kann aus sechs bis acht Armen bestehen. Bei der Ausbildung von acht Armen besitzt jeder eine einzige Heftung, bei sieben Armen der median stehende Dorsalarm deren zwei, bei sechs Armen der dorsale und der ventrale je zwei. Aus dieser Tatsache kann geschlossen werden, daß ein sieben- oder sechsarmer Buccaltrichter eine sekundäre Bildung, entstanden durch Verschmelzung von Armen, darstellt. Damit kann man von acht Armen ausgehen, von denen jeder in einem der Sektoren liegt. Distal davon liegt der Kranz der sessilen Arme, von denen ebenfalls in jedem Sektor ein Arm liegt. Findet eine Hectocotylierung statt, so kann diese in jedem Sektor mit Ausnahme des Sektors 3 erfolgen (vgl. hierzu Octopoden!). Auf der Grenze der Sektoren 3 und 4 liegen zwei zusätzliche, besonders modifizierte Arme, die Tentakel.

Zwischen den beiden Armkränzen sind Kopfhöhlen ausgebildet. Jederseits liegt eine im Sektor 1, eine weitere beginnt in Sektor 2 und endet in Sektor 3, eine dritte beginnt im Sektor 3 und reicht bis in den Sektor 4.

Ebenfalls zwei Armkränze sind bei *Nautilus* ausgebildet, die jedoch aus einer Vielzahl von Cirren bestehen (Abb. 9b). Basal entspringen diese Cirren aus Armscheiden. Beim inneren Armkranz, der an die Außenlippe grenzt, sind die Scheiden zu Lappen zusammengefaßt. Die Cirren der lateralen Lappen des Mundarmkranzes liegen bei Männchen in den Sektoren 1 und 2. Im Sektor 3 liegt der als Begattungsorgan ausgebildete Spadix, auf der Grenze zwischen dem rechten und linken Sektor 4 das van der Hoevens Organ. Alle Armscheiden des äußeren Armkranzes sind miteinander verwachsen. Der im Sektor 1 liegende Abschnitt dieser Armscheide bildet den Kopfschild.

Die Bildung eines Begattungsorgans kann bei Cephalopoden entweder im peribuccalen, an die Außenlippe grenzenden Armkranz (Octopoden, *Nautilus*; Abb. 9f) oder im distalen Armkranz, im Bereich der sessilen Arme (Decapoden; Abb. 9e) erfolgen. Im ersten Fall wird der zur Spermatophorenübertragung ausgebildete Arm ausschließlich im Sektor 3 gebildet (Abb. 10). Wird dagegen im distalen Armkranz ein Arm modifiziert, so kann dies in allen Sektoren mit Ausnahme des Sektors 3 geschehen.

Die Lagebeziehung der Arme im Mundfeld spricht somit eher für eine Homologie von Octopodenarmen und Buccaltrichter als für eine Homologie Octopodenarme — sessile Arme und Tentakel der Decapoden. Für die dibranchiaten Cephalopoden ist daher der peribuccale Armkranz als symplesiomorphes Merkmal anzusehen, der äußere Armkranz von *Nautilus*, die Filamente der Vampyromorpha und der distale Armkranz der Decapoden als Autapomorphie, wobei nicht ausgeschlossen werden kann, daß diese Autapomorphien auf einer Homoiologie beruhen.

Bei den dibranchiaten Cephalopoden lassen sich die Armkränze wie folgt definieren:

Peribuccaler Armkranz: Armkranz mit maximal 8 Armen mit höchstens 2 Saugnapfreiheiten pro Arm, der unmittelbar an die Außenlippe grenzt und bei dem proximal keine Kopfhöhlen ausgebildet sind, höchstens distal; der in jedem Geschlecht höchstens zwei Armtypen ausgebildet; dessen Armen eine extrabrachiale Muskulatur fehlt; bei dem in der Regel die Arme durch eine deutliche Schirmhaut verbunden sind; der embryonal unmittelbar am Dottersackstiel gebildet wird und in dem beim Männchen ausschließlich der Arm 3 hectocotyliert wird.

Distaler Armkranz: Armkranz mit 10 (8 + 2) Armen mit je mindestens zwei Saugnapfreiheiten, der nicht unmittelbar an die Außenlippe grenzt und bei dem stets

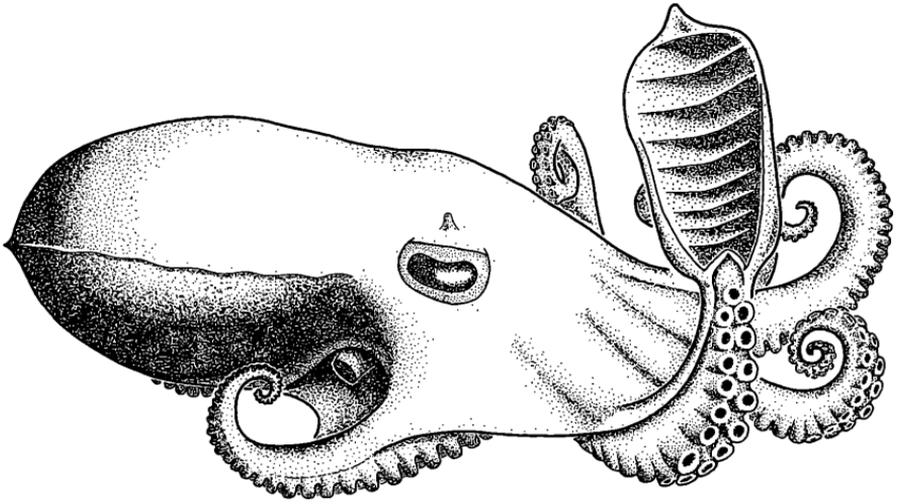


Abb. 10. *Bathypolypus lentus* (VERRILL) (nach VERRILL). Hectocotylusbildung im Sektor 3 des peribuccalen Armkranzes.

proximal Kopfhöhlen ausgebildet sind; der beim Männchen in der Regel mehr als zwei Armtypen ausbildet; der zwei zumindest teilweise retrahierbare Arme besitzt; dessen Arme eine extrabrachiale Muskulatur besitzen; der embryonal nicht unmittelbar an den Dottersackstiel grenzt, sondern von diesem durch die Anlage eines weiteren Armkranzes getrennt wird und in dem der Arm 3 des Männchens nie hectocotylisiert wird.

Danksagung: Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. P. SCHMIDT und Herrn Prof. M. SCRIBA (Aachen) für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Schriften.

- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. — 349 S.; Stuttgart, New York (GUSTAV FISCHER).
- BROWNING, J. (1980): The vasculature of *Octopus* arms: a scanning electron microscope study of corrosion casts. — *Zoomorphology*, **96**: 243-253.
- CHUN, C. (1910-1915): Die Cephalopoden. — *Wiss. Ergebn. dtsh. Tiefsee-Exp. „Valdivia“*, **18**: 1-552.
- COLASANTI, G. (1876): Anatomische und physiologische Untersuchungen über den Arm der Cephalopoden. — *Arch. Anat. Phys.*, **1876**: 480-500.
- GUERIN, I. (1908): Contribution à l'étude des systemes cutane musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. — *Arch. Zool. exp. gen.*, (4): 1-178.
- NAEF, A. (1923): Die Cephalopoden (Systematik). — *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35 A**: 1-863.

- NIXON, M. & DILLY, P. N. (1977): Sucker surfaces and prey capture. — Symp. zool. Soc. London, **38**: 447-551.
- REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — 364 S.; Leipzig (GEEST & PORTIG).
- TITTEL, K. (1963): Der funktionelle Aufbau des Tintenfischarms im Vergleich mit dem Muskelkörper der Säugerzungen. — Verh. anat. Ges., **111** (Suppl.): 264-275.
- TRYON, G. W. (1879): Manual of conchology, structural and systematic. **1**. Cephalopoda. — 316 S., Philadelphia (Selbstverlag).
- VIALLETON, L. (1885): Sur la membrane buccale des Céphalopodes. — C. R. Acad. Sci., **100**: 1301-1303.
- YOUNG, J. Z. (1977): Brain, behaviour and evolution of Cephalopods. — Symp. zool. Soc. London, **38**: 377-434.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [119](#)

Autor(en)/Author(s): Zell Herbert

Artikel/Article: [Zur Histologie und Homologie von Cephalopodenarmen
87-106](#)