

Die Hundertfüßer

Chilopoda

1. Auflage

Jörg Rosenberg

mit Beiträgen von Karin Voigtländer
und Gero Hilken



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 285

Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2009

Inhaltsverzeichnis

	Einführung	12
1	Äußere Morphologie	25
1.1	Notostigmophora	29
1.2	Pleurostigmophora	31
2	Integument und Kutikula	34
2.1	Integument	34
2.2	Kutikula	34
3	Epidermale Drüsen	41
3.1	Zweizellige Epidermisdrüsen	42
3.2	Dreizellige Epidermisdrüsen	45
3.3	Vierzellige Epidermisdrüsen	48
3.4	Gemeinsame Merkmale epidermaler Drüsen	50
3.5	Funktion	51
4	Kopfdrüsen und vesikulöse Drüsen	52
4.1	Kopfdrüsen	52
4.2	Vesikulöse Drüsen der vorderen Rumpfsegmente	64
5	Verdauungssystem und Verdauung	68
5.1	Allgemeine Gliederung	68
5.2	Verdauungsphysiologie	80
6	Exkretionsorgane und Exkretion	83
6.1	Maxillarnephridien	83
6.2	Nephrozyten	91

6.3	Malpighische Gefäße	96
6.4	Exkretion	100
7	Nervensystem	104
7.1	Scutigeromorpha	105
7.2	Lithobiomorpha	107
7.3	Scolopendromorpha	110
7.4	Geophilomorpha	112
7.5	Histologie und Ultrastruktur	113
7.6	Neurotransmitter	115
7.7	Neurogenese und Axogenese	116
8	Sinnesorgane	117
8.1	Lichtrezeptoren (Komplexaugen und Ocelli)	117
8.2	Tömösváry- oder Schläfenorgan	126
8.3	Streckrezeptoren (Propriorezeptoren)	130
8.4	Haar- oder Kutikulasensillen	131
9	Endokrines System	148
9.1	Neurosekretion	149
9.2	Neurohämälorgane	153
9.3	Neuroendokrine Drüsen: Cerebraldrüsen	154
9.4	Endokrine Hormondrüsen	157
9.5	Endokrine Regulationsprozesse	160
10	Tracheensystem und Atmung	168
10.1	Notostigmophora	170
10.2	Pleurostigmophora	176
11	Kreislaufsystem	197
11.1	Allgemeiner Aufbau	198
11.2	Feinstruktur	206

11.3	Innervierung	208
11.4	Herzschlag	211
11.5	Akzessorische Pumporgane	213
11.6	Perikardialzellen/Perivaskularzellen/Kowalevsky-Körper	213
11.7	Hämolymphe/Hämozyten	216
12	Entwicklung	226
12.1	Embryonalentwicklung	226
12.2	Postembryonale Entwicklung	238
13	Geschlechtsorgane und Fortpflanzung	260
13.1	Äußere Geschlechtsorgane	260
13.2	Innere Geschlechtsorgane	264
13.3	Fortpflanzung	265
14	Segmentierung	304
14.1	Segmentierung bei den Taxa	304
14.2	Modellvorstellungen zur Segmentierung	308
15	Giftdrüsen und Giftwirkung	310
15.1	Giftdrüsen	310
15.2	Giftwirkung auf Tiere	314
15.3	Giftwirkung auf den Menschen	317
15.4	Pharmakologie des Giftes	322
15.5	Behandlung von Bissen	322
16	Wehrdrüsen	324
16.1	Telopoditdrüsen	325
16.2	Sternaldrüsen	326
17	Biolumineszenz	329
17.1	Lokalisation der Biolumineszenz	330
17.2	Leuchtsekret	331

17.3	Biochemie der Biolumineszenz	332
17.4	Bedeutung der Biolumineszenz	332
18	Coxal- und Analorgane	334
18.1	Vorkommen und Lage	335
18.2	Aufbau der Coxal- und Analorgane	338
18.3	Funktion	341
19	Maxillarorgan von Scutigera	343
19.1	Aufbau des Maxillarorgans	343
19.2	Feinstrukturelle Organisation	345
19.3	Funktion	347
20	Parasitismus, Pseudoparasitismus	349
20.1	Endoparasiten	349
20.2	Ektoparasiten	357
20.3	Pseudoparasitismus	359
21	Ernährung	364
21.1	Scutigermorpha	364
21.2	Lithobiomorpha	365
21.3	Craterostigmomorpha	367
21.4	Scolopendromorpha	367
21.5	Geophilomorpha	368
22	Verhaltensbiologie	371
22.1	Beutefang	371
22.2	Putzverhalten	375
22.3	Verhalten gegenüber Luftfeuchtigkeit	380
22.4	Optisches Verhalten	381
22.5	Diurnaler Rhythmus	383
22.6	Lautäußerungen (akustische Abwehr)	383

23	Ökologie (K. VOIGTLÄNDER)	385
23.1	Hundertfüßer und ihr Lebensraum	385
23.2	Ökologische Strategien	388
23.3	Verbreitung der Chilopoden	390
23.4	Beute und Nahrungswahl	396
23.5	Feinde und Nahrungskonkurrenten	397
23.6	Hundertfüßer als Schädlinge	398
23.7	Siedlungsräume in Mitteleuropa	398
24	Fossile Belege	410
24.1	Paläozoikum	410
24.2	Mesozoikum	412
24.3	Känozoikum	412
25	Phylogenie und Systematik (G. HILKEN)	415
25.1	Myriapoda oder myriapode Atelocerata?	416
25.2	Chilopoda, Hundertfüßer	419
26	Verbreitung der Chilopoden in Europa (K. VOIGTLÄNDER)	430
27	Fang, Haltung und Zucht	451
27.1	Fang	451
27.2	Haltung	452
27.3	Zucht	462
28	Literaturverzeichnis	465
29	Glossar	516
30	Register	520

Einführung

Schon seit langem sind Biologen von den Tausendfüßern (Myriapoda) fasziniert, da man lange annahm, dass diese Tiergruppe systematisch zwischen den Krebsen (Crustacea) und Insekten (Hexapoda oder Insecta) steht. Inzwischen ist ihre systematische Stellung wieder unsicher geworden. Von diesen Taxa unterscheiden sich die Myriapoden in vielen anatomischen und morphologischen Merkmalen und hinsichtlich ihrer Biologie. Die Myriapoda ihrerseits umfassen die Hundertfüßer (Chilopoda), die Doppelfüßer (Diplopoda), die Zwergfüßer (Symphyla) und die Wenigfüßer (Paupoda). Die etwa 3.300 Arten der Chilopoden lassen sich den folgenden fünf Untergruppen zuordnen: Scutigermorpha (Spinnenläufer), Lithobiomorpha (Steinläufer), Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha und Geophilomorpha (Erdläufer).

Die Chilopoden sind eine phylogenetisch sehr alte und erfolgreiche Tiergruppe mit ersten fossilen Belegen aus dem Silur (ca. 420 Millionen Jahre) (s. Kap. 24 »Fossile Belege«). Die meist langgestreckten Tiere erreichen Körperlängen von 10-100mm, einige tropische Arten können sogar bis zu 300mm lang werden. Chilopoden besiedeln alle Kontinente mit Ausnahme der Antarktis, haben aber ihre größte Mannigfaltigkeit in den Tropen und Subtropen. Die meisten Vertreter leben als Bodenbewohner verborgen in der Laubstreu und/oder den oberen Bodenschichten. Sie sind ferner unter Steinen, Borke oder an Baumstämmen zu finden, einige Arten besiedeln Wiesen, Wüsten, Höhlen oder das Küstenlitoral (s. Kap. 23 »Ökologie«). Die Mehrzahl der Tiere ist nachtaktiv. Als einzige Myriapoden ernähren sich Chilopoden ausschließlich räuberisch. Entsprechend ihrer Körpergröße erbeuten sie Würmer, kleine Arthropoden (Spinnen oder Insekten) oder andere wirbellose Tiere. Große Scolopender können sogar Wirbeltiere erbeuten (s. Kap. 21 »Ernährung«). Mit den zu kräftigen Kieferfüßen umgewandelten 1. Rumpfextremitäten, den Maxillipeden, ergreifen sie ihre Beute und betäuben oder töten sie mit einem wirkungsvollen Gift. Die Maxillipeden beherbergen mächtige Giftdrüsen, deren Gift in die Beute injiziert wird (s. Kap. 15 »Giftdrüsen«). Die Coxen (Hüften) der Kieferfüße sind zu einem plattenförmigen, freistehenden Gebilde, dem Coxosterniten, verwachsen, das sich wie eine 2. Unterlippe von unten über die übrigen

Mundwerkzeuge legt und dieser Tiergruppe ihren Namen Chilopoda (= Lippenfüßer) gab.

Wie bei allen Arthropoden besteht auch bei den Chilopoden die Körperdecke, das Integument, aus einer von der Epidermis lückenlos abgeschiedenen Kutikula. Die Kutikula bildet ein Außenskelett, das den Tieren Schutz vor mechanischen und chemischen Einflüssen gewährt. Zusätzlich bietet sie einen gewissen Verdunstungsschutz (s. Kap. 2 »Integument und Kutikula«). Wenn die Tiere heranwachsen, muss die alte, nicht mitwachsende Kutikula abgestreift und durch eine neue ersetzt werden. Dieser für die Tiere tiefgreifende Prozess der Häutung unterliegt einer komplexen hormonellen Steuerung (s. Kap. 9 »Endokrines System«).

Zur Fortpflanzung setzen die Männchen nach einem komplizierten Paarungsverhalten Spermatophoren (Samenbehälter) ab, die von den Weibchen aufgenommen werden (indirekte Spermienübertragung). Während die Weibchen der Scutigermorpha und Lithobiomorpha ihre Eier auf den Untergrund ablegen und nicht weiter betreuen, betreiben die Weibchen der Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha und Geophilomorpha Brutpflege (s. Kap. 13 »Geschlechtsorgane und Fortpflanzung«). Bei der postembryonalen Entwicklung lassen sich bei Chilopoden beide möglichen Entwicklungsformen unterscheiden: Anamorphose und Epimorphose. Die Jungtiere (Larven) der Scutigermorpha, Lithobiomorpha und Craterostigmomorpha schlüpfen mit einer geringen Zahl von Segmenten aus dem Ei und erreichen erst nach mehreren Häutungen ihre volle Segmentzahl (Anamorphose). Bei den Scolopendromorpha und Geophilomorpha schlüpfen die Jungen mit der vollständigen Anzahl von Segmenten aus dem Ei (Epimorphose). Welche von beiden Entwicklungsrichtungen als die ursprüngliche anzusehen ist, wird bis heute diskutiert. Die Craterostigmomorpha nehmen eine Mittelstellung ein. Sie betreiben Brutpflege, die Jungtiere schlüpfen jedoch nicht mit der vollen Segmentzahl aus den Eiern. U.a. aufgrund dieses Verhaltens werden sie als Schwestergruppe der Epimorpha (Scolopendromorpha und Geophilomorpha) angesehen und bilden mit diesen das Taxon der Phylactometria (EDGEcombe & GIRIBET 2004). Aufgrund ihrer unterschiedlichen postembryonalen Entwicklung wurden die Chilopoden früher in die Anamorpha (Scutigermorpha und Lithobiomorpha) und Epimorpha (übrige Chilopoden) eingeteilt (Anamorpha-Konzept) (s. Kap. 25 »Phylogenie und Systematik«).

Chilopoden sind Tracheenatmer. Sie tragen die Öffnungen der Tracheen entweder dorsal auf der jeweiligen Rückenplatte (Notum oder Tergum; = Notostigmophora) oder auf der jeweiligen lateralen Segmentwand (Pleurum; = Pleurostigmophora) (s. Kap. 10 »Tracheensystem und Atmung«). Aufgrund dieser Merkmalsausprägung werden die notostigmophoren

Scutigermorpha heute den übrigen pleurostigmophoren Chilopoden gegenübergestellt (Pleurostigmophora-Konzept) (s. Kap. 10 »Phylogenie und Systematik«). Dieser Einteilung soll hier gefolgt werden.

Chilopoden haben im Verlauf ihrer Evolution in ihrer Anatomie, Morphologie, Physiologie und in ihrem Verhalten Anpassungen an das Leben im Boden entwickelt, die sie von den übrigen Arthropoden unterscheiden. Trotzdem blieben die Chilopoden lange eine vergleichsweise wenig untersuchte Tiergruppe. Taxonomische Arbeiten bildeten und bilden noch heute die überwiegende Zahl der wissenschaftlichen Publikationen, die sich mit Chilopoden beschäftigen. In neuerer Zeit rücken funktionelle Aspekte wieder stärker in den Vordergrund. Das Interesse an der Biologie, der vergleichenden und funktionellen Morphologie, Physiologie, Endokrinologie, Verhaltenskunde, Entwicklungsbiologie und Phylogenie dieser Tiergruppe nimmt erheblich zu. Daher soll in diesem Buch der Schwerpunkt auf die Behandlung dieser Themen gelegt werden.

Schon 1547 wurde über die bis heute rätselhafte Erscheinung der Biolumineszenz bei den Geophilomorpha berichtet (s. Kap. 17 »Biolumineszenz«). Seit dem frühen 19. Jh. wurde auf lichtmikroskopischer Ebene intensiv an Chilopoden wissenschaftlich geforscht. Mit für heutige Verhältnisse einfachen technischen Möglichkeiten wurden wegweisende Untersuchungen durchgeführt, die noch heute Anlass zur Bewunderung geben. So prägte GRENACHER (1880) erstmals den Begriff des »Rhabdoms« als die eigentliche lichtleitende Struktur im Auge von *Scutigera*. Die Existenz einer peritrophischen Membran, welche den Nahrungsbrei im Mitteldarm umhüllt, wurde erstmals bei *Cryptops* von BALBIANI (1890) erkannt. Eine Vertiefung des Wissens ermöglichten die Einführung der Elektronenmikroskopie sowie physiologische und molekulare Untersuchungsmethoden. Die Ergebnisse all dieser Forschungen wurden in einer fast unüberschaubaren Fülle von Publikationen beschrieben und sind in hunderten von Zeitschriften erschienen. Hier soll der Versuch unternommen werden, diese Fülle von Informationen über die Biologie der Chilopoden aus mehr als zwei Jahrhunderten zusammenzutragen und aktuell zu präsentieren. Eine solche zusammenfassende Darstellung ist im deutschsprachigen Bereich seit den 20er-Jahren des vorigen Jahrhunderts nicht mehr erschienen. ATTEMS (1930) und insbesondere VERHOEFF (1902-1925) fassten das damals bekannte Wissen über die Chilopoden zusammen. Obwohl bei ihnen vor allem die Beschreibung von Merkmalen der äußeren Morphologie im Vordergrund stand, dienen ihre Arbeiten bis heute dem Interessierten als wichtige Nachschlagewerke. Viele der dort niedergelegten Ergebnisse sind heute jedoch überholt. Noch vier Jahrzehnte später musste DOBRORUKA (1961) in dem in der »Neuen Brehm-Bücherei« erschienenen Bändchen über »Die Hundertfüßler

(Chilopoda)« feststellen, dass diese im Verborgenen lebende Tiergruppe weitgehend unbekannt ist. Inzwischen ist weltweit eine enorme Zunahme der Kenntnisse über Chilopoden zu verzeichnen. Ein umfangreiches zusammenfassendes Werk legte LEWIS (1981) vor, welches die Tiergruppe der Chilopoden für den englischen Sprachraum erschloss. Viele der dort beschriebenen Details haben weiterhin ihre Gültigkeit, manche sind aufgrund der Forschungsergebnisse der letzten Jahrzehnte zu revidieren und über zahlreiche neue Details ist zu berichten. Mit dem vorliegenden Buch soll diesen neuen Erkenntnissen Rechnung getragen werden. Zugleich soll der Versuch unternommen werden, die Biologie der mehr im Verborgenen lebenden Chilopoden einem breiteren Publikum vorzustellen und zu weiteren Untersuchungen anzuregen.

Da in den folgenden Abschnitten Ergebnisse aus den verschiedenen Gruppen der Chilopoden zusammengetragen werden, soll hier eine einfache systematische Einteilung dieser Tiergruppe dem Text vorangestellt werden, welche nur die Familien und einige Unterfamilien berücksichtigt (Artenzahlen nach EDGECOMBE & GIRIBET 2007).

Notostigmophora

Ordnung: Scutigeromorpha (ca. 100 Arten)

Psellioididae

Scutigeridae

Pleurostigmophora

Ordnung: Lithobiomorpha (ca. 1.100 Arten)

Anopsobiidae

Henicopidae

Lithobiidae

Ordnung: Craterostigmomorpha

Craterostigmatidae (nur zwei Arten: *Craterostigma tasmanianus* und *C. crabilli* [EDGECOMBE & GIRIBET 2008])

Ordnung: Scolopendromorpha (ca. 800 Arten)

Scolopendridae (Scolopendrinae, Otostigminae)

Cryptopidae (Cryptopinae, Theatopsinae, Plutoniinae)

Scolopocryptopidae

Ordnung: Geophilomorpha (ca. 1.300 Arten)

Aphilodontidae

Ballophilidae
Dignathodontidae
Eucratonychidae
Eryphantidae
Gonibregmatidae
Geophilidae
Himantariidae
Linotaeniidae
Macronichophilidae
Mecistocephalidae
Neogeophilidae
Oryidae
Schendylidae

Die wissenschaftliche Benennung der Gattungs- und Artnamen unterliegt bei den Chilopoden einem ständigen Wandel. Im Nachfolgenden wurde weitgehend der von den jeweiligen Autoren vorgelegten Terminologie gefolgt, nur in wenigen Fällen wurden die Gattungsnamen angepasst (z.B. *Cermatia* = *Scutigera*, *Necrophloeophagus longicornis* = *Geophilus flavus*). Der jeweilige Namen lässt sich im Internet in einem frei verfügbaren Katalog der weltweit bekannten Chilopoden mit der heute gültigen taxonomischen Nomenklatur nachschlagen (<http://chilobase.bio.unipd.it/>).



Farbtafel III: Pleurostigmophora, Ordnung Scolopendromorpha: *Scolopendra oraniensis* (oben), Foto: H. POHL; *Scolopendra cingulata* (unten), Foto: E. IORIO.

1 Äußere Morphologie

Der meist stark abgeflachte Chilopodenkörper gliedert sich in einen Kopf, ein funktionell zum Kopf gehörendes Kieferfußsegment (1. Rumpfsegment) und einen langgestreckten Rumpf. Die Rumpfsegmente tragen Laufbeine mit Ausnahme der terminalen 2 Genitalsegmente und dem sich anschließenden Telson, das die Afteröffnung trägt. Bei den Scutigermorpha und Lithobiomorpha trägt das 1. Genitalsegment (Prägenitalsegment) in beiden Geschlechtern paarige Gonopoden, bei den Scolopendromorpha treten diese nur bei den Männchen auf. Die Geschlechtsöffnung öffnet sich auf dem 2. Genitalsegment (= Opisthogoneata).

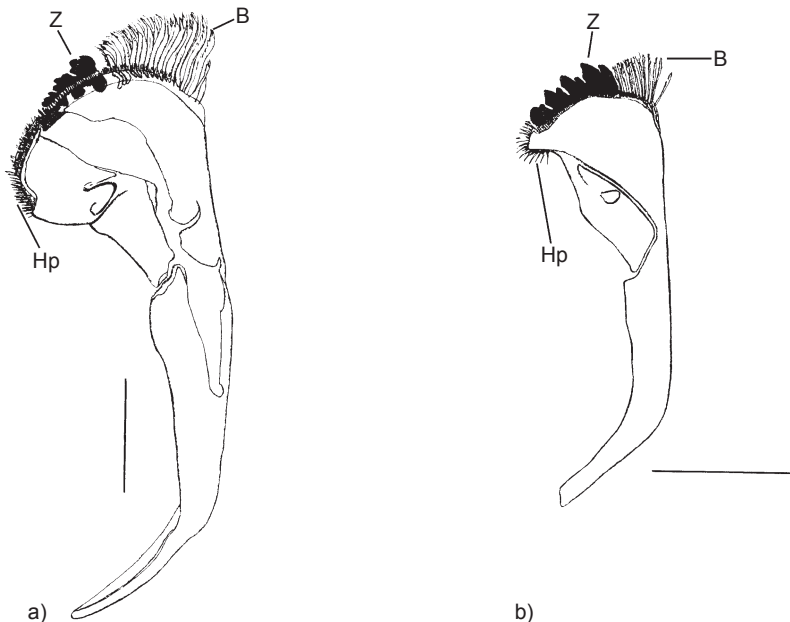


Abb. 1: **a** *Scutigera coleoptrata*, **b** *Lithobius forficatus*. Rechte Mandibel mit scharfen kutikulären Zähnen (Z) an der Vorderkante und zusätzlichen Borsten (B) und Haarpolster (Hp). Maßstäbe: 0,5mm. Nach BORUCKI 1996, verändert.

Der Kopf – bei den Scutigermorpha rundlich, bei den übrigen, spaltenbewohnenden Chilopoden stark abgeflacht – trägt ein Paar großer Komplexaugen (Scutigermorpha) bzw. eine unterschiedliche Anzahl lateraler Ocellen (Lithobiomorpha, Scolopendromorpha außer Cryptopidae, Craterostigmomorpha). Alle Geophilomorpha und *Cryptops*-Arten sind blind, ebenso einige höhlenlebende Lithobiomorpha. Das nahe der Augen gelegene paarige Tömösváry'sche Organ, ein Sinnesorgan, ist nicht bei allen Chilopoden ausgebildet (s. Kap. 8 »Sinnesorgane«). Der Kopf trägt neben den Antennen drei Paar Mundwerkzeuge, die hinter der ventral gelegenen Mundöffnung angeordnet sind. Die Mandibeln können mit den an ihrem Vorderende gelegenen scharfen Zähnen die Beute zerkleinern (Abb. 1a, b). Die abgeflachten 1. Maxillen decken das Mundfeld wie eine Unterlippe ab. Sie setzen sich in der Regel aus einer Coxa mit Innenlappen und einem beweglichen zweigliedrigen Telopoditen zusammen, dessen Innenkante mit zahlreichen Borsten besetzt ist (Abb. 2a, b). Die längeren, nach median gekrümmten 2. Maxillen wirken bei den Scutigermorpha laufbeinähnlich (Abb. 4). Ihre Coxen sind durch eine schmale Brücke zu einem Coxosternum verbunden. Das letzte Glied, der Prätersus, trägt gewöhnlich einen als Krallen ausgebildeten Prätersus (Ausnahme *Scutigera*, s. Abb. 4). Die 2. Maxillen können Nahrungsstücke halten, diese aber nicht bearbeiten.

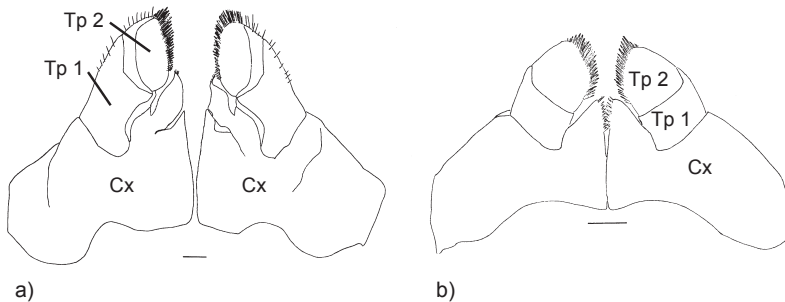


Abb. 2: **a** *Scutigera coleoptrata*. Maxille 1 mit Coxa samt Innenlappen (Cx) und den beweglichen Telopoditgliedern Tp1 und Tp2. **b** *Lithobius forficatus*. Maxille 1 mit Coxa samt Innenlappen (Cx) und den beweglichen Telopoditgliedern Tp1 und Tp2. Maßstab: **a** 0,25mm, **b** 0,2mm. Nach BORUCKI 1996, verändert.

Charakteristisch für alle Chilopoden ist die funktionelle Einbeziehung des 1. Rumpfabschnittes mit den mächtigen Maxillipeden in die Kopfregion als Kieferfuß- oder Maxillipedsegment. Die Hüftregionen (Coxa) der paarigen Maxillipeden sind meist mit ihren Sterniten zu einem plattenförmigen Coxosternit verwachsen, das sich wie eine 2. Unterlippe unter die übrigen Mundwerkzeuge legt. Der bewegliche Telopodit ist laufbeinähnlich geglie-

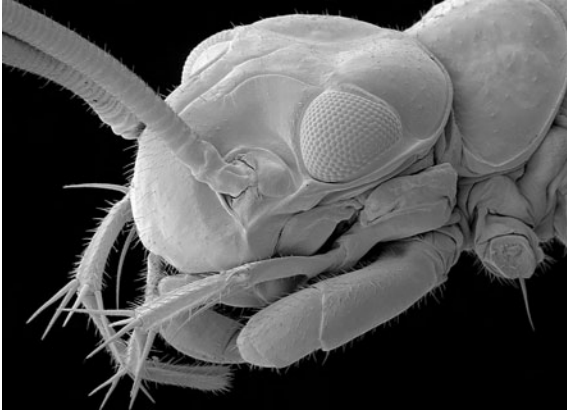
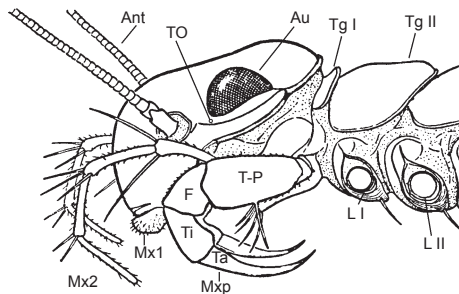


Abb. 3: *Scutigera coleoptrata*. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme vom Kopf. Foto: H. POHL.

dert: Trochanter und Präfemur sind verschmolzen zum Trochantero-Präfemur, es folgen Femur und Tibia, während Tarsus und Prätarsus zum Tarsungulum (Klauenglied) verschmolzen sind (Abb. 3, 4). Die Kieferfüße beherbergen basal jeweils eine große Giftdrüse, deren Gänge auf den Spitzen der Klauenglieder ausmünden (s. Kap. 15 »Giftdrüsen und Giftwirkung«).

Die Anzahl der laufbeintragenden Rumpfssegmente variiert innerhalb der Chilopoda zwischen 15 bis 191. Ihre Anzahl ist immer ungerade, da das Maxillipedensegment als 1. Rumpfssegment funktionell in den Kopfbereich einbezogen ist. Bei den Scutigermorpha, Lithobiomorpha und Craterostigmomorpha sind immer 15, bei den Scolopendromorpha 21-23 Extremitätenpaare ausgebildet. Bei den Geophilomorpha variiert ihre Zahl sehr stark zwischen 27–191 laufbeintragenden Segmenten (s. Kap. 14 »Segmentierung«). Sie sind somit die einzigen wirklichen »Hundertfüßer«. Die Laufbeine gliedern sich innerhalb der Chilopoda einheitlich in Coxa, Trochanter, Präfemur, Femur, Tibia, Tarsus und Prätarsus. Letzteres ist meist als Krallenglied ausgebildet (Abb. 6a, b). Die Coxen der letzten drei bis

Abb. 4: *Scutigera coleoptrata*. Seitenansicht des Kopfes mit Antennen (Ant), Komplexaugen (Au), Tömösvärschem Organ (TO) und den Mundwerkzeugen Maxille 1 (Mx1) und Maxille 2 (Mx2). Der Prätarsus der laufbeinähnlichen 2. Maxillen trägt keine Kralle. Mxp Maxilliped mit Trochantero-Präfemur (T-P), Femur (F), Tibia (Ti) und Tarsungulum (Ta), TgI 1. Rumpftergit (Kurztergit), TgII 2. Rumpftergit (Langtergit), LI-II 1. und 2. Laufbeinhüfte. Nach KAESTNER 1963, verändert.



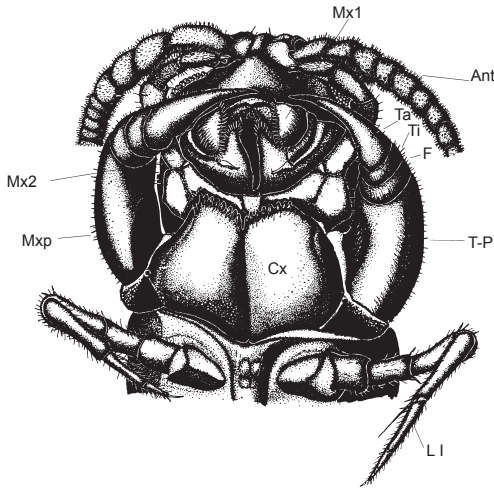


Abb. 5: *Lithobius forficatus*. Kopf von schräg vorn und unten gesehen. Ant Antenne, Cx Coxa des Maxillipeden, F Femur, LI 1. Laufbein, Mxp Maxilliped, Mx1, 2 Maxille 1, 2, Ta Tarsugulum, Ti Tibia, T-P Trochantero-Prä femur. Nach KAESTNER 1963, verändert.

fünf Endbeinpaare der Lithobiomorpha und die Endbeine der Scolopendromorpha und Geophilomorpha tragen Porenfelder bzw. Poren, die zu den Coxalorganen führen (s. Kap. 18 »Coxal- und Analorgane«). Das auffälligste Merkmal der Rumpfsegmente ist der Gegensatz zwischen einer dorsal ungleichen (heteronomen) und einer ventral gleichartigen (homonomen) Gliederung (Heterotergie) von aufeinanderfolgenden Segmenten (Ausnahme: Geophilomorpha ohne Heterotergie). Fast immer wechseln sich auf der Dorsalseite Lang- und Kurztergite alternierend ab, bei den Scutigeromorpha ist eine weitgehende Reduktion der Kurztergite zu beobachten. Während nur die Notostigmophora unpaare dorsale Stigmen auf

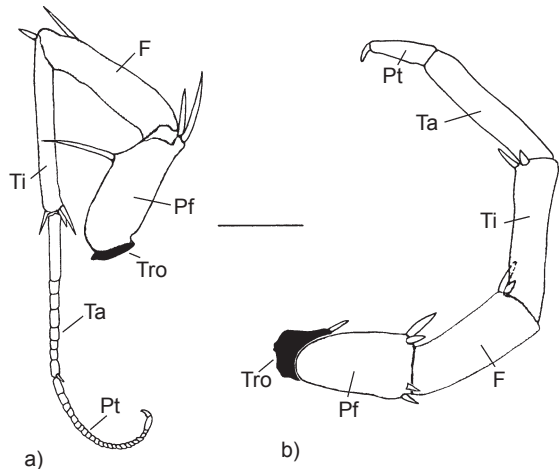


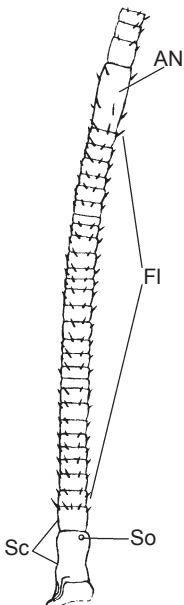
Abb. 6: Laufbeingliederung bei **a** *Scutigera coleoptrata* und **b** *Lithobius forficatus*. Tro Trochanter, Pf Prä femur, F Femur, Ti Tibia, Ta Tarsus, Pt Prätarsus. Maßstab: 1mm. Nach BORUCKI 1996, verändert.

den Tergiten aufweisen, verfügen alle pleurostigmophoren Chilopoden über paarige, auf der lateralen Segmentwand (Pleura) liegende Tracheenöffnungen (Stigmen). Innerhalb der Ordnungen sind die Stigmen in zwei verschiedenen Anordnungen anzutreffen: Die Geophilomorpha tragen an jedem Rumpfsegment mit Ausnahme des ersten und letzten paarige Stigmen, die übrigen Chilopoden tragen Stigmen nur auf jedem 2. oder 3. Rumpfsegment (s. Kap. 10 »Tracheensystem und Atmung«).

1.1 Notostigmophora

1.1.1 Scutigeromorpha

Zu den Scutigeromorpha zählen weltweit ca. 100 Arten. Die in Europa verbreitetste Art ist *Scutigera coleoptrata*, ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt in den Mittelmeerländern. Die Scutigeromorpha haben 15 Paar Laufbeine ausgebildet. Ihr spindelförmiger Körper ist gewölbt und nicht an ein Leben in engen Bodenspalten angepasst. Am Kopf sind die langen Antennen seitlich eingelenkt. Sie bestehen aus einem zweigliedrigen Schaft (Scapus) und einer aus zwei bis drei Abschnitten bestehenden vielgliedrigen Geißel



(Flagellum). Die einzelnen Abschnitte sind durch breitere Antennenglieder (Knoten oder Nodum) voneinander getrennt (Abb. 7). Der Schaft beherbergt das sog. Schaftorgan, ein Sinnesorgan unbekannter Funktion. Die großen Komplexaugen liegen hinter den Antennen, zwischen beiden befindet sich das Tömösváry'sche Organ (Abb. 3, 4) (s. Kap. 8 »Sinnesorgane«). Die 2. Maxillen beherbergen das nur bei dieser Gruppe vorkommende Maxillarorgan (s. Kap. 19 »Maxillarorgan von *Scutigera*«). Der Rumpf zeigt ventral eine homonome, dorsal eine heteronome Gliederung. Die Reduktion der Kurztergite ist so weit fortgeschritten, dass diese als kleine Rudimente unter den Hinterkanten der 7 Langtergite verborgen bleiben (Abb. 4, 8). An den leicht eingekerbten hinteren Rändern der Langtergite liegen jeweils unpaare dorsale Stigmen (Notostigmophora). Die Laufbeine sind sehr lang. Das ausgesprochen lange Endbeinpaar wird nicht mehr zum Laufen

Abb. 7: *Scutigera coleoptrata*. Schaft und erstes Flagellum (Fl) der Antenne. AN Antennennodus, Sc Scapus mit antennalem Schaftorgan (So). Nach VERHOEFF 1902-1925, verändert.

eingesetzt und zeigt waagrecht nach distal. Die Tarsen der Laufbeine sind in zahlreiche (oft mehr als 40) kurze sekundäre Glieder aufgeteilt (Abb. 6a, 118, 123a). Nur bei den Scutigeroforma trägt der distale Abschnitt der Tarsalglieder außer am 15. Laufbein auf der Ventralseite paarige konische Tarsalzapfen (EDGEcombe & GIRIBET 2006: tarsal papillae). Gonopoden sind in beiden Geschlechtern ausgebildet (Abb. 87a, 88a). Das Weibchen ergreift mit ihrer Hilfe die Eier, tupft sie auf das Erdreich und lässt sie schließlich fallen. Die voll lauffähigen Jungtiere schlüpfen mit 4 Extremitätenpaaren aus den Eiern, die volle Segment- und Laufbeinzahl wird nach mehreren Häutungen erreicht (anamorphe Entwicklung), die Geschlechtsreife wird erst nach mehreren postlarvalen Häutungen erlangt (s. Kap. 12 »Entwicklung«).

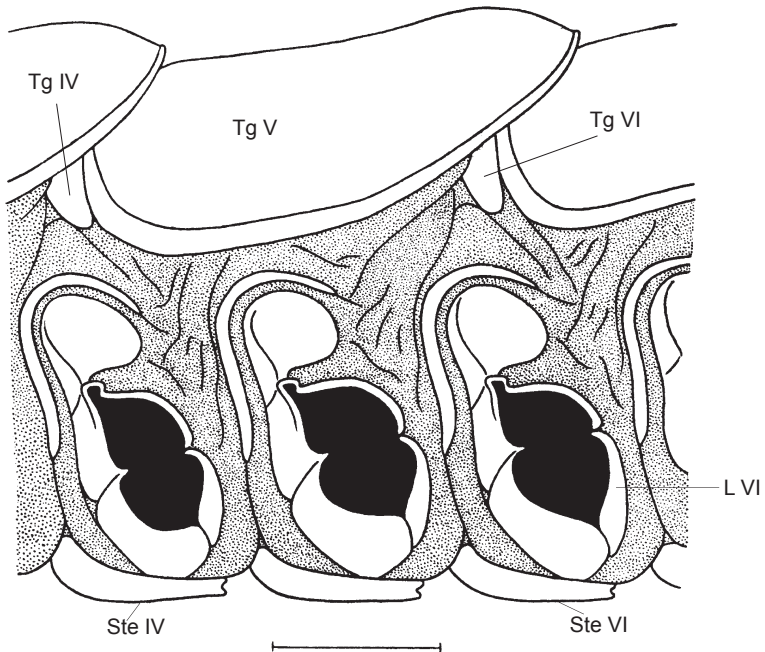


Abb. 8: *Scutigera coleoptrata*. Lateralansicht des 4.-6. Laufbeinsegmentes mit Lang- und Kurztergiten. LVI Hüfte des 6. Laufbeins, TgIV-TgVI Tergite der Segmente 4-6, SteIV, Ste VI Sternite der Segmente 4+6. Maßstab 1 mm. Nach FÜLLER 1964, verändert.

1.2 Pleurostigmophora

1.2.1 Lithobiomorpha

Die Lithobiomorpha zählen weltweit ca. 1.100 Arten, wobei *Lithobius forficatus* die bekannteste Art in Europa darstellt. Die Lithobiomorpha sind kaum mehr als 30mm lang und besitzen 15 Paar Laufbeine. Kopf und Rumpf sind stark abgeflacht. Die am Vorderrand des Kopfes eingelenkten kurzen Antennen setzen sich bei den mitteleuropäischen Lithobiidae aus 17-19 Antennenglieder zusammen. Die in unterschiedlicher Anzahl vorkommenden lateralen Ocellen liegen seitlich im vorderen Bereich der Kopfkapsel. In ihrer Nähe ist das Tömösvarysche Organ angesiedelt (s. Kap. 8 »Sinnesorgane«). Die Lithobiomorpha zeigen im Rumpfbereich eine klare Heteronomie, die Tergite 2, 4, 6, 9, 11 und 13 sind kürzer als die dazwischen liegenden Langtergite (Abb. 9). Beide Geschlechter haben Gonopoden ausgebildet (Abb. 87b, 88b). Das Weibchen ergreift mit ihrer Hilfe die Eier und gräbt sie oberflächlich in den Boden ein. Aus dem Ei schlüpft ein voll lauffähiges Jungtier, das bei *L. forficatus* 7 Laufbeinpaare trägt. Die volle Segment- und Laufbeinzahl wird nach mehreren Häutungen erreicht (anamorphe Entwicklung), die Geschlechtsreife wird nach mehreren postlarvalen Häutungen erlangt (s. Kap. 12 »Entwicklung«).

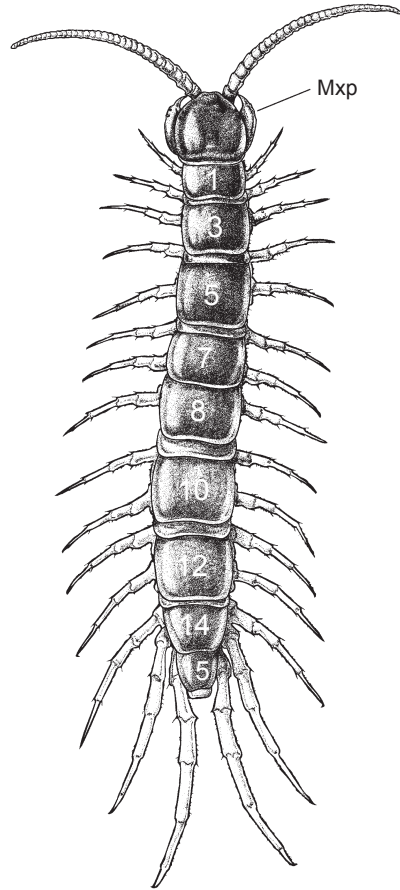


Abb. 9: *Lithobius forficatus*. Totalansicht. Mxp Maxilliped, die Ziffern 1, 3, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 15 kennzeichnen die Langtergite. Nach ANDERSSON et al. 2005, verändert.

1.2.2 Craterostigmomorpha

Craterostigmus tasmanianus aus Tasmanien (Pocock 1902) und *C. crabilli* (EDGECOMBE & GIRIBET 2008) aus Neuseeland sind die einzigen bislang beschriebenen Vertreter der Craterostigmomorpha. Die Tiere werden bis zu 37mm lang. Kopf und Rumpf sind stark abgeflacht. Die weniggliedrigen Antennen (17-18 Antennenglieder) sind am Vorderrand des Kopfes eingelenkt, ein Paar Ocellen liegen seitlich am Kopf. Der schmale Rumpf setzt sich aus 15 laufbeintragenden Segmenten zusammen, wobei die Langtergite 3, 5, 7, 8, 10 und 12 sekundär geteilt sind, so dass bei oberflächlicher Betrachtung 21 Tergite vorliegen; tatsächlich sind es jedoch 15. Gonopoden sind nicht ausgebildet. Die Weibchen betreiben Brutpflege, die Jungtiere schlüpfen mit 12 Segmenten aus dem Ei (s. Kap. 12 »Entwicklung«). Wegen der Brutpflege und einer fortgeschritteneren anamorphen Entwicklung der Larven werden die Craterostigmomorpha als Schwestergruppe der Epiomorpha (s.o.) angesehen.

1.2.3 Scolopendromorpha

Die großen Scolopendromorpha sind die aggressivsten und gefräßigsten Räuber unter den Chilopoden und weltweit mit mehr als 800 Arten vertreten. Sie erreichen in den Tropen Körperlängen von bis zu 30cm (*Scolopendra gigantea*). Die in den Mittelmeerländern vorkommenden *Scolopendra morsitans* bzw. *Scolopendra cingulata* werden bis zu 17cm lang. Europäische *Cryptops*-Arten erreichen dagegen lediglich Längen von ca. 25mm. Die kurzen Antennen am Vorderrand der Kopfkapsel setzen sich aus 17-27 Antennengliedern zusammen. Viele Arten sind blind (z. B. *Cryptops*), bei anderen Arten (z.B. *Scolopendra*) sind lateral 4 Ocellen ausgebildet (s. Kap. 8 »Sinnesorgane«). Der Rumpf der europäischen Scolopendromorpha (*Cryptops* und *Scolopendra*) setzt sich aus 21 laufbeintragenden Segmenten zusammen, nur bei einigen außereuropäischen Formen (*Scolopocryptops*, *Scolopendropsis*) sind 23 laufbeintragende Segmente ausgebildet. Die Rumpfsegmente zeigen nur im vorderen Bereich eine geringe Heteronomie. Das Weibchen betreibt Brutpflege. Es pflegt die Eier und eine Zeitlang noch die mit voller Segmentzahl schlüpfenden Jungtiere (epimorphe Entwicklung) (s. Kap. 12 »Entwicklung«).

1.2.4 Geophilomorpha

Die Geophilomorpha stellen die artenreichste Gruppe innerhalb der Chilopoden dar. Etwa 1.300 Arten sind auf 14 Familien verteilt. Die Anzahl der laufbeintragenden Rumpfsegmente variiert von 29 bis 191. Selbst innerhalb der gleichen Art kann die Anzahl der Segmente variieren, weibliche Tiere haben oftmals mehr Segmente als die Männchen (s. Kap. 14 »Segmentierung«). Alle Geophilomorpha sind blind, die Anzahl der Antennenglieder ist fixiert auf 14. Der langgestreckte Rumpf ist weitgehend homonom gegliedert. Die Tergite sind in Prä- und Posttergite gegliedert, den Sterniten sind paarige Prästernite vorgelagert. Die Sternite tragen oftmals Gruppen von Sternalporen, welche die Ausleitungen von Sternaldrüsen darstellen (s. Kap. 16 »Wehrdrüsen«). Stigmenöffnungen sind auf den Pleuren aller Rumpfsegmente zu finden mit Ausnahme des letzten laufbeintragenden Segments. Das Weibchen betreibt Brutpflege und pflegt Eier und eine gewisse Zeit die mit voller Segmentzahl schlüpfenden Jungtiere (epimorphe Entwicklung) (s. Kap. 12 »Entwicklung«).