

MASTERARBEIT | MASTER'S THESIS

Titel | Title

Anatomie der Giftklauen der Hundertfüßer (Chilopoda)

verfasst von | submitted by
Lennart Sochor BEd

angestrebter akademischer Grad | in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Master of Education (MEd)

Wien | Vienna, 2026

Studienkennzahl lt. Studienblatt | Degree
programme code as it appears on the
student record sheet:

UA 199 500 502 02

Studienrichtung lt. Studienblatt | Degree
programme as it appears on the student
record sheet:

Masterstudium Lehramt Sek (AB) Unterrichtsfach
Bewegung und Sport Unterrichtsfach Biologie und
Umweltbildung

Betreut von | Supervisor:

Mag. Dr. Thomas Schwaha Privatdoz.

Inhalt

1	Abstract	2
2	Einleitung	3
2.1	Hundertfüßer	3
2.1.1.	Das (evolvierte) Laufbein der Hundertfüßer	5
2.2	Morphologie und Anatomie der Giftklaue	7
2.3	Stand der Forschung und Forschungsfrage	11
3	Material und Methoden	11
4	Ergebnisse	13
4.1	<i>Lithobius forficatus</i>	13
4.1.1	Tabelle <i>Lithobius forficatus</i>	28
4.2	<i>Scolopendra morsitans</i>	29
4.2.1	Tabelle <i>Scolopendra morsitans</i>	35
4.3	<i>Craterostigma tasmanianus</i>	35
4.3.1	Tabelle <i>Craterostigma tasmanianus</i>	46
5	Diskussion	46
5.1	Morphologie der Telopoditelemente	46
5.2	Morphologie der Krallensehne	48
5.3	Morphologie achsensymmetrischer Agonisten und Antagonisten	50
5.4	Morphologie weiterer Muskeln	52
5.5	Morphologie der Giftdrüse	53
5.6	Morphologie und Anatomie des Laufbeins versus Giftklaue	54
6	Fazit	62
7	Literaturverzeichnis	64

1 Abstract

Eine Apomorphie der räuberischen Chilopoda sind die beiden gifteinjizierenden Maxillipeden oder Giftklauen, welche bei allen rezenten und fossilen Hundertfüßern vorhanden sind. Diese Waffe entstand aus dem evolutionär umgewandelten ersten Laufbeinpaar und dient dazu, durch Injektion des Gifts Beute bewegungsunfähig zu machen. Aufgrund der 3D-Rekonstruktionen der Anatomie dieser Giftklauen, welche im Zuge dieser Arbeit erstellt wurden, lassen sich sowohl interessante Unterschiede als auch Gemeinsamkeiten der untersuchten Arten feststellen. *Lithobius forficatus*, welche über lang ausgebildete Telopoditglieder und mehrere Gelenke im Telopodit verfügt, besitzt die differenzierteste Muskulatur aller analysierten Arten. Die Giftklauenmorphologie und -anatomie von *Craterostigma tasmanianus* ähnelt in Bezug auf Struktur und Muskulatur jener von *L. forficatus*. Die Giftklaue von *Scolopendra morsitans* besitzt weniger Muskeln als die von *C. tasmanianus* und *L. forficatus*, jedoch sind die vorhandenen Muskelbündel voluminöser ausgeprägt, was in einer größeren Kraft resultiert. Aufgrund der unterschiedlichen Anatomie und Morphologie der Giftklauen der untersuchten Arten lassen sich Rückschlüsse auf das Beutefangverhalten ziehen, wodurch *L. forficatus* und *C. tasmanianus* als flinke Räuber agieren und *S. morsitans* seine Beute mit Hilfe großer Kräfte überwindet.

2 Einleitung

2.1 Hundertfüßer

„The forcipules of centipedes are the only known example in the animal kingdom of an evolutionary transition from walking legs to venom-injecting appendages.“ (Dugon et al., 2012).

Die Hundertfüßer (Chilopoda) gehören, ebenso wie Diplopoda (Doppelfüßer), Pauropoda (Zwergfüßer) und Symphyla (Wenigfüßer), zum Taxon der Myriapoda, welche innerhalb der Gliederfüßer (Arthropoda) die Schwestergruppe zu Krebsen und Insekten (Pancrustacea) darstellen (Rilling, 1968; Regier et al. 2010; Dugon et al., 2012, Fernández et al., 2016). Zu den Myriapoda zählen die ältesten fossilen Funde von Landtieren, wobei Tausend- und Hundertfüßer bereits im Silur und Ordovizium gelebt haben und bei ihnen die frühesten direkten Beweise für Luftatmung nachgewiesen wurden (Fernández et al., 2016, Hilken et al., 2021). Aus evolutionärer Sicht handelt es sich bei den Chilopoda um eine alte terrestrische Tiergruppe, die ihre Morphologie über eine Zeitspanne von mehr als 400 Mio. Jahren kaum verändert hat (Rosenberg, 2009). Die Chilopoda, welche erstmals vor über 430 Millionen Jahren im Fossilbericht auftauchen und womöglich die älteste giftige Landtiergruppe darstellen (Undheim et al., 2015), umfassen grundsätzlich die beiden Schwestergruppen Scutigermorpha (= Notostigmophora) und Pleurostigmophora, wobei sich letztere klassischerweise aus Lithobiomorpha und Phylactometria zusammensetzt (Haug et al., 2014). Phylactometria umfasst die beiden Schwestergruppen Craterostigmomorpha und Epimorpha, letztere bestehend aus Scolopendromorpha und Geophilomorpha (Haug et al., 2014). Allerdings sind die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Pleurostigmophora (basierend auf molekularen Daten) neuerdings wieder unter Diskussion (Fernández et al. 2016; Benavides et al. 2023; Haug et al., 2014). Fernández et al. (2016) sowie Benavides et al. (2023) weisen darauf hin, dass sich die Position der Lithobiomorpha im phylogenetischen System der Chilopoda geändert hat – entgegen fast aller bisherigen Analysen sind die Lithobiomorpha die Schwestergruppe zu Epimorpha (Abb. 1).

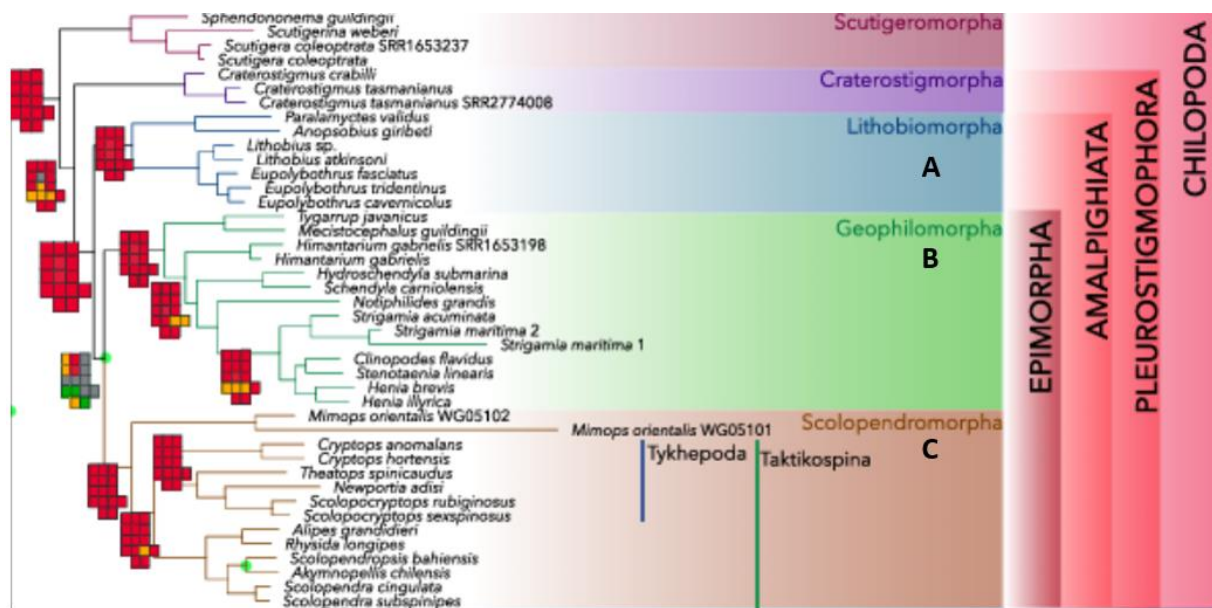


Abb. 1: Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Chilopoda. Lithobiomorpha (A) bilden die Schwestergruppe zu Epimorpha, bestehend aus Scolopendromorpha (B) und Geophilomorpha (C). Aus Benavides et al. (2023).

Chilopoda sind ausschließlich räuberische Bodenbewohner, die lichtscheu und feuchtigkeitsliebend sind. Tagsüber halten sie sich meist bedeckt und verharren unter Rinden oder Steinen, wobei sie nachts auf die Jagd gehen (Rosenberg, 2009). Man unterscheidet bei den Hundertfüßern zwei Lebensformtypen: den Lauftyp (z.B. Lithobiomorpha) und den Bohrtyp (z.B. Geophilomorpha). Ersterer ist ein flinker, schneller Räuber an der Bodenoberfläche, wobei *Lithobius forficatus* sogar bis in zwei Meter Höhe auf Bäumen zu finden ist (Rosenberg, 2009). Der Bohrtyp (beispielsweise *Geophilus sp.*) ist eher an das Leben in tieferen Bodenschichten und engeren Bodengängen angepasst. Scolopendromorpha nehmen eine Zwischenstellung ein, da sie gute Läufer sind und eine spezielle Grabtechnik entwickelt haben (Rosenberg, 2009). Hundertfüßer zeichnen sich in ihrer Morphologie durch einen dorsoventral abgeflachten Körper aus, welcher von cuticulären Skleriten umhüllt ist. Weichhäutige Membranen bewahren in Kombination mit dem Sekret epidermaler Drüsen vor Verdunstung und eindringendem Wasser (Dugon et al., 2012; Rosenberg, 2009). Es handelt sich aber weniger um einen starren Panzer, da die Sklerite mit wenig sklerotisierten, flexiblen Gelenkhäuten (Membranen) verbunden sind, was eine große Beweglichkeit gewährleistet (Rosenberg, 2009). Der Körper gliedert sich in Kopf und Rumpf (Dugon et al., 2012). Am Vorderrand des Kopfes befindet sich ein Antennenpaar (Müller et al. 2011, Undheim & King, 2011), wobei die Zahl der Antennenglieder innerhalb der Taxa

variiert (Rosenberg, 2009). Die Versorgung mit Sauerstoff wird durch ein von Einstülpungen der Körperoberfläche (Stigmen) ausgehendes Tracheensystem realisiert (Hilken, 1998). Aufgrund der zahlreichen Verzweigungen des Tracheensystems bietet es im Körperinneren eine große Oberfläche. Die Verzweigungen des Tracheensystems unterscheiden sich hierbei zwischen Scutigeromorpha und Pleurostigmophora (Hilken et al., 2021). Über die feinen Endabschnitte, die Tracheolen, wird die Atemluft zu den Organen geleitet (Rosenberg, 2009). Die Anzahl der Beinpaare variiert gruppenspezifisch - Scutigeromorpha, Lithobiomorpha und Craterostigmomorpha besitzen 15 Laufbeinpaare, Scolopendromorpha 21 bzw. 23 (mit Ausnahme von *Scolopendropsis duplicata*) und Geophilomorpha weisen über 27 bis 191 Laufbeinpaare auf (Dugon et al., 2012). Pro Rumpfsegment ist ein Paar Laufbeine vorhanden (Minelli et al., 2000; Dugon et al., 2012).

2.1.1. Das (evolvierte) Laufbein der Hundertfüßer

Das Laufbein der Chilopoda besteht in der Regel aus sechs Podomeren: Coxa, Trochanter, Präfemur, Femur, Tibia und Tarsus. Letzterer wird oft in Tarsus I und Tarsus II untergliedert und ist mit einer Prätarsalklaue assoziiert (Minelli & Koch, 2011). Der Begriff Maxilliped wird allgemein für ein modifiziertes Anhängsel/Bein verwendet, dessen Aufgabe es ist, die Nahrungsaufnahme und -verarbeitung zu unterstützen, lokalisiert am ersten Rumpfsegment (Dugon et al., 2012; Züger, 2023). Die Coxen sind mit dem Sternit des ersten Rumpfsegmentes zu einem ausgeprägten Coxosternit verschmolzen. Außerdem besitzt das distalste Podomer der Giftklaue, das Tarsungulum, die Giftdrüsenöffnung, welche dorsal etwas unterhalb der Spitze der Giftklaue liegt (Ernst & Rosenberg, 2003; Züger, 2023). Im Inneren der Giftklaue ist die Ausbildung einer zusammengesetzten Giftdrüse und eines Giftkanals eine evolutionäre Neuheit (Schendel et al., 2024).

Die Giftklaue der Hundertfüßer ist einzigartig, denn die Hundertfüßer sind die einzige Tiergruppe, die im Laufe der Evolution ein Laufbeinpaar in einen giftinjizierenden Anhang evolvierten (Dugon et al., 2012). Durch die Evolution dieser besonderen Waffe sind Hundertfüßer in der Lage, sich einen Vorteil gegenüber ihrer Beute zu schaffen. Die Giftklauen ermöglichen es ihnen, ihre Beute zu fangen. Mit Hilfe des Gifts, welches als vielfältiger Cocktail diverser Toxine beschrieben wird (Undheim & King, 2011), kann die Beute betäubt und in weiterer Folge getötet werden (Haug et al., 2014; Dugon et al., 2012; Maruzzo & Bonato, 2013). Hierbei spielt die

Sinneswahrnehmung eine wesentliche Rolle. Ernst und Rosenberg (2003) fanden heraus, dass in Arten aller Hundertfüßer-Gruppen konsistent drei verschiedene Sensillentypen auf der Giftklaue zu finden sind. Auf ventraler sowie dorsaler Seite der Giftklaue sind zahlreiche dickere Typ I Sensillen lokalisiert, dünnere Typ II Sensillen sind ausschließlich an der Spitze der Giftklaue vorhanden und längere Typ III Sensillen sind in zwei Reihen entlang der inneren Seite der Giftklaue vorhanden (Abb. 2) (Ernst & Rosenberg, 2001). Jedes dieser coeloconischen Sensillen besteht aus einem kurzen Zapfen, welcher in einer runden oder ovalen Grube sitzt (Abb. 2). Es weist eine Pore auf, was auf eine chemorezeptive Funktion schließen lässt (Abb. 2, A) (Ernst & Rosenberg, 2003). Die dünnen und dicken Dendritensegmente der Typ I Sensillen bei Geophilomorpha und Lithobiomorpha deuten zudem auf eine Doppelfunktion, nämlich Thermo- und Hygrorezeption hin – jedoch kann eine reine Chemorezeption auch nicht ausgeschlossen werden (Abb. 2, A). Bei *Lithobius forficatus* wurden Typ II Sensillen entdeckt, die möglicherweise neben chemorezeptiven auch mechanorezeptive Funktionen aufweisen - diese dienen womöglich als Chemorezeptoren oder Geschmackssensillen (Abb. 2, B) (Ernst & Rosenberg, 2001). Man geht davon aus, dass die Sensilla coeloconica an den Giftklauen nicht nur am Aufspüren, sondern auch an der Analyse der Zusammensetzung potentieller Beute und an der Bewegungskontrolle der Giftklaue beteiligt sind (Ernst & Rosenberg, 2003). Die Giftklauen dienen ebenso zur Verteidigung bei Angriffen von Feinden (Maruzzo & Bonato, 2013).

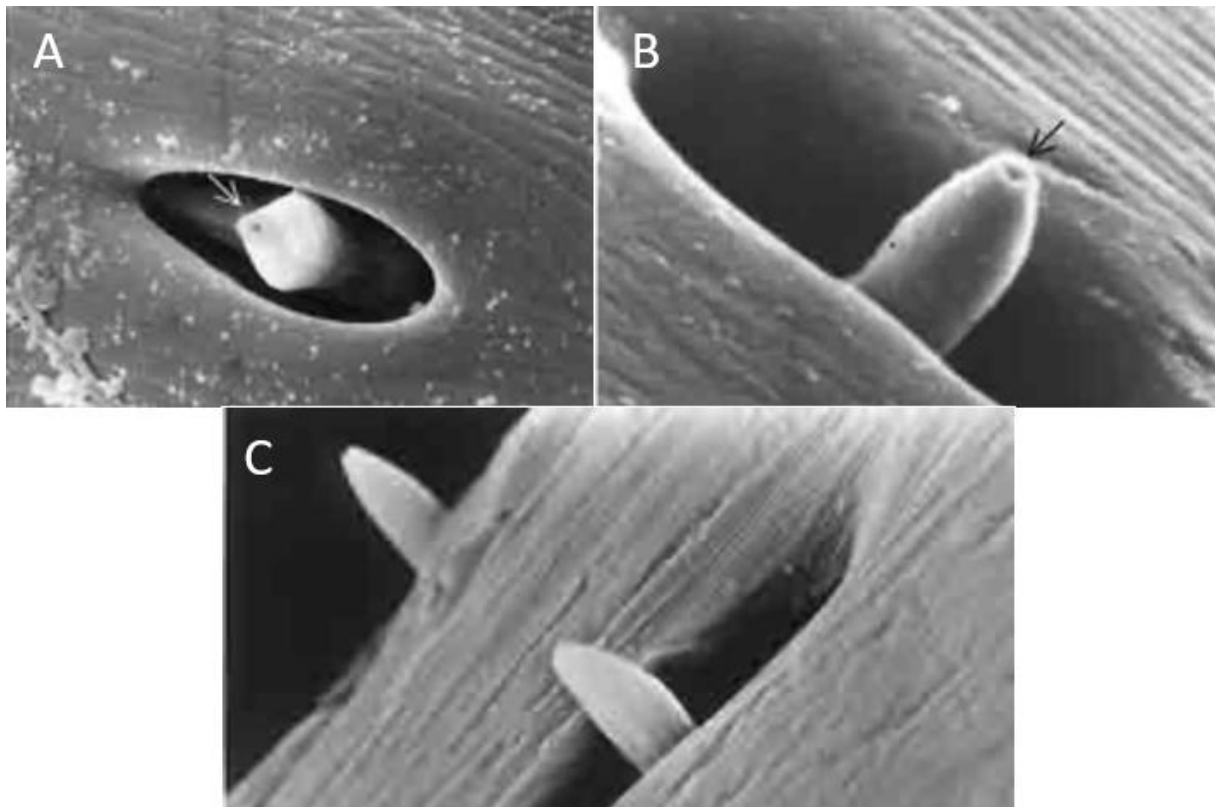


Abb. 2: Unterschiedliche Sensillentypen von *Lithobius forficatus* auf der Giftklaue. A) Dicke Typ I Sensillen (Pfeil deutet auf die Öffnung der Pore), welche dorsal und ventral auf der Giftklaue vorhanden sind. B) Dünne Typ II Sensillen (Pfeil deutet auf Öffnung der Pore), welche an der Spitze der Giftklaue lokalisiert sind. C) Lange Typ III Sensillen, welche in zwei Reihen entlang der medialen Seite der Giftklaue angeordnet sind. Aus Ernst & Rosenberg (2003).

2.2 Morphologie und Anatomie der Giftklaue

Die Morphologie der Giftklauen der Taxa der Chilopoda zeigt zwar einige Variationen auf, sie sind jedoch generell aus denselben Elementen aufgebaut (Abb. 3) (Maruzzo & Bonato, 2013; Haug et al. 2014). Man unterscheidet Coxosternit (proximal) und Telopodit (distal). Letzteres wird in vier, zum Teil fusionierte Elemente unterteilt (Haug et al., 2014). Das proximal gelegenste Element ist der meist massive Trochanteropräfemur, welcher aus Trochanter und Präfemur verschmolzen ist (Bonato et al., 2010). Distal folgen Femur und Tibia. Das distalste Element ist das Tarsungulum, welches unterhalb der Spitze die Öffnung des Giftkanals (Calyx) besitzt (Rosenberg et al., 2011; Züger et al., 2024). Bei Scutigeromorpha erkennt man im Tarsungulum deutlich zwei Teile, bei Pleurostigmophora sind diese miteinander verschmolzen (Rosenberg, 2009; Maruzzo & Bonato, 2013; Haug et al., 2014; Ernst & Rosenberg, 2003; Bonato et al., 2010). Vergleicht man die Morphologie des Tarsungulums mit der des Laufbeins, handelt es sich beim Tarsungulum um ein Verschmelzungsprodukt aus Tarsus und Prätarsalklaue. In

einigen Fällen überlappt das Coxosternit den Kopf auf der ventralen Seite (Haug et al., 2014; Züger et al., 2024). Wie ausgeprägt gewisse Elemente des Telopoditen vorhanden sind, beziehungsweise an welchen Stellen Gelenke ansetzen, ist innerhalb der Subtaxa unterschiedlich (Haug et al., 2014). Die Giftklauen der Scutigeromorpha ähneln noch sehr der Struktur eines Laufbeins, wobei die Coxosternite medial nicht verwachsen sind. Außerdem liegen die Gelenke zwischen den Podomeren an der anterioren und posterioren Seite des Maxillipeden (Haug et al., 2014; Züger et al., 2024). Bei Vertretern der Pleurostigmophora ist ersichtlich, dass die Coxosternite der Giftklauen medial miteinander verwachsen sind. Gelenke der Lithobiomorpha liegen nicht anterior beziehungsweise posterior, sondern eher lateral (Züger et al., 2024). Die Giftklaue der Craterostigmomorpha ähnelt einer Mischung aus Merkmalen der Lithobiomorpha und Scolopendromorpha. Die Podomere liegen ringartig vor und besitzen separate Drehgelenke, wie auch bei Lithobiomorpha. Im proximalen Teil erkennt man Ähnlichkeiten zu Scolopendromorpha, da median zwei gezackte Anhängsel vorhanden sind (Züger et al., 2024). Deutliche Veränderungen der Morphologie der Giftklauen sind bei Epimorpha vorhanden. Die Coxosternite bilden eine einheitliche Struktur, wobei keine mediane Suture, wie bei Lithobiomorpha, zu erkennen ist (Abb. 4, B). Die Gelenke des distalen Teils sind zu einem Einzigen zusammengefasst und seitlich angeordnet (Haug et al., 2014; Züger et al., 2024). Außerdem sind im Vergleich zu Scutigeromorpha und Lithobiomorpha der Trochanteroprä Femur deutlich kürzer, sowie Femur und Tibia schmaler ausgebildet. Ein wesentliches Merkmal ist jedoch die Form von Femur und Tibia – bei Phylactometria und Epimorpha liegen die beiden Elemente nicht geschlossen vor, sondern bilden einen „ungeschlossenen Ring“ (Abb. 3) (Haug et al., 2014; Züger et al., 2024).

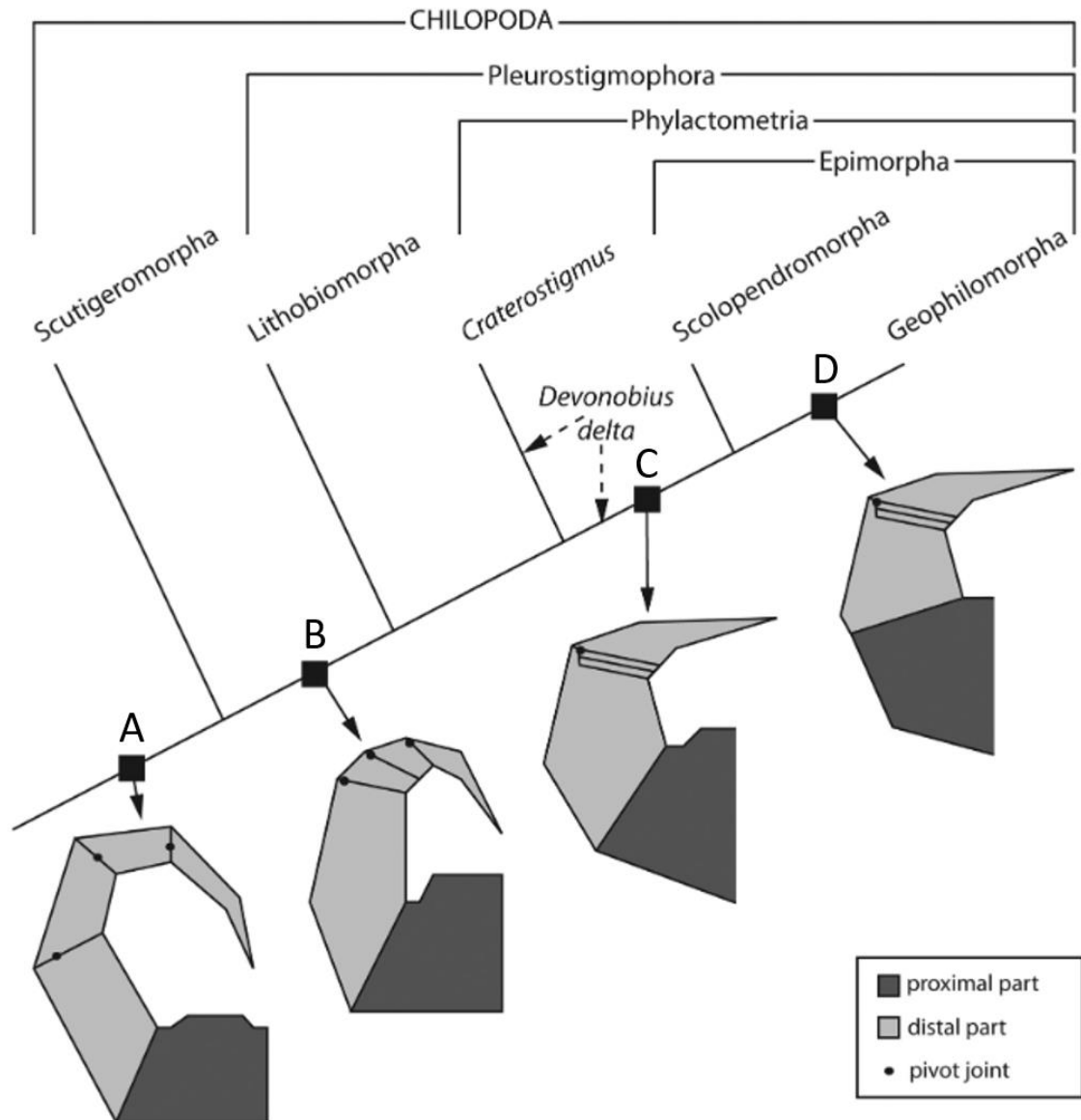


Abb. 3: Phylogenie der Hundertfüßer und evolutionäre Transformation der Giftklauen. A-D beschreibt morphologische Anpassungen. Ansatzpunkte der Gelenke ändern sich, einzelne Podomere werden kürzer. A) Lange Podomere, Gelenke median, B) Gelenke lateral angeordnet, C) und D) ein einziges Gelenk im Telopodit. Aus Haug et al. (2014).

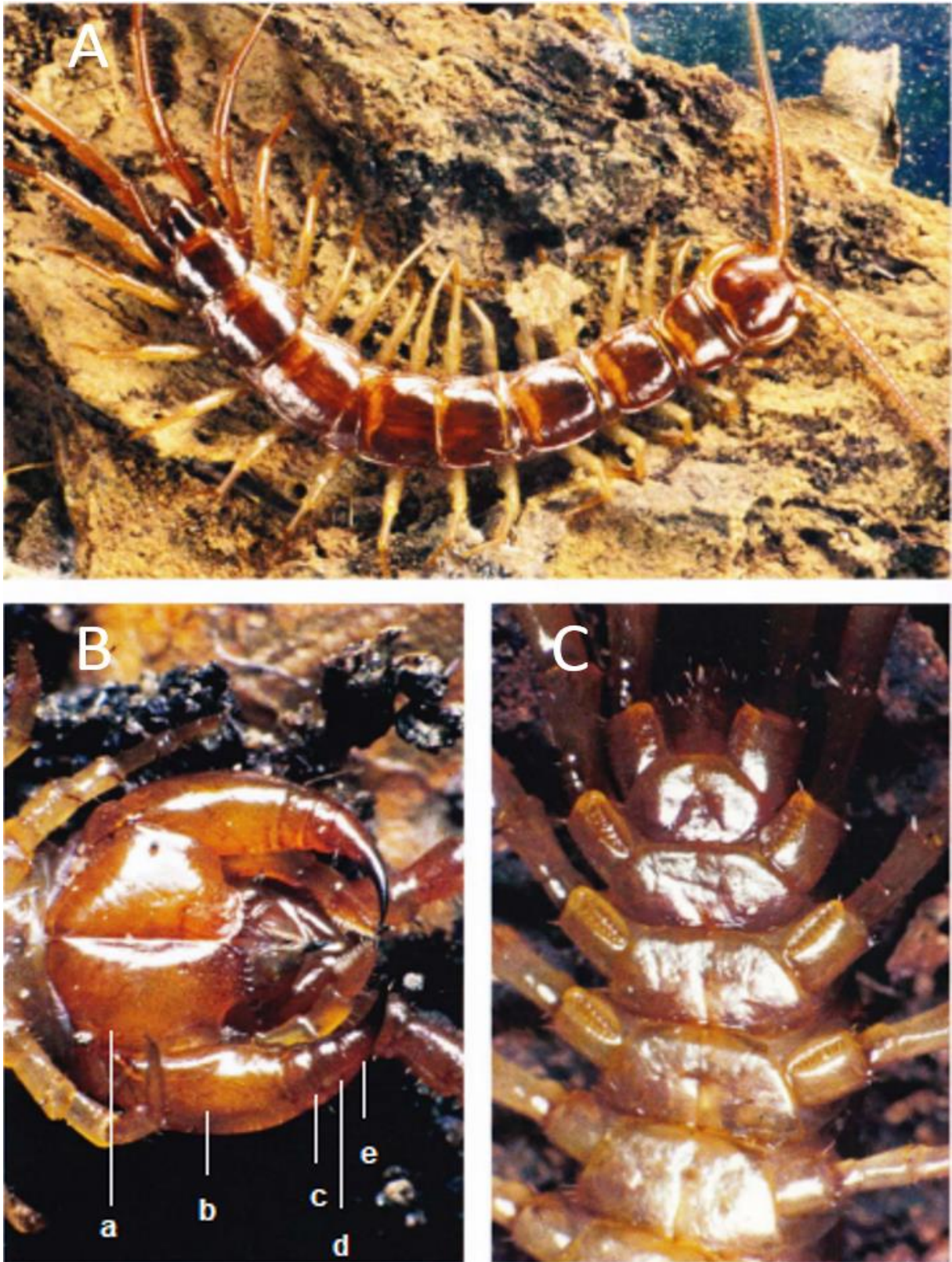


Abb. 4: Pleurostigmophora, Lithobiomorpha: *Lithobius forficatus*. A) Habitus dorsal, B) Ventralansicht des Kopfes und der Giftklauen: a) Coxosternit, b) Trochanteropraefemur, c) Femur, d) Tibia, e) Tarsungulum. C) Unterseite des posterioren Rumpfes mit Sterniten und den proximalen Anteilen der Laufbeine. Aus Rosenberg (2009).

2.3 Stand der Forschung und Forschungsfrage

Im Gegensatz zur äußeren Morphologie ist über die Anatomie der Giftklauen wenig bekannt. Einzig Rilling (1968) erarbeitete eine Übersicht zur Muskulatur bei *Lithobius forficatus*. Züger et al. (2024) zeigten in ihrer Arbeit, dass sich innerhalb der Giftklauen aller Hundertfüßer kompakte Muskeln befinden. Diese wurden jedoch nicht weiter interpretiert, da der Fokus ihrer Analyse auf der Sklerotisierung und den Materialeigenschaften des Telopoditen lag. Die Ultrastruktur der Giftdrüse wurde unter anderem von Rosenberg und Hilken (2006) und Schendel et al. (2024) für *Lithobius forficatus* und von Dass und Jangi (1978) für *Scolopendra morsitans* beschrieben. Die Giftdrüsen sind vorwiegend im Trochanteroprä Femur lokalisiert und setzen sich aus mehreren Drüseneinheiten zusammen. Peripher lassen sich bei einigen Vertretern Muskelfasern erkennen, welche die Drüsen umgeben (Rosenberg et al., 2011; Rosenberg, 2009; Antoniazzi et al. 2009). Über einen gemeinsamen Ausführkanal (Calyx) wird das Sekret nach außen zur Giftpore geleitet, welche etwas unterhalb der Spitze des Tarsungulums mündet (Rosenberg et al., 2011; Züger et al., 2024; Rosenberg, 2009; Maruzzo & Bonato, 2013; Rilling, 1968). Die Giftdrüse wird durch Nerven versorgt, die ihren Ursprung an einem vorderen Nerv des Ganglions des ersten Körpersegments haben (Rosenberg, 2009). Das Ziel dieser Masterarbeit liegt darin, die morphologischen und anatomischen Merkmale der Giftklauen ausgewählter Vertreter der Chilopoda in ihrem dreidimensionalen Kontext zu rekonstruieren und vergleichend zu analysieren. Der Fokus liegt hierbei auf der Morphologie und Anatomie der Giftdrüsen, der cuticulären Bereiche und der mit der Giftklaue assoziierten Muskulatur, sowie deren serielle Homologie zu „normalen“ Laufbeinen.

3 Material und Methoden

Digitale micro-computertomographische Datensätze von drei Arten aus unterschiedlichen Ordnungen sind die Grundlage, um die Anatomie der Giftklauen mittels des 3D-Rekonstruktionsprogramms Amira (ThermoFisher) darzustellen: *Lithobius forficatus* (Lithobiomorpha), *Craterostigma tasmanianus* (Craterostigmomorpha) und *Scolopendra morsitans* (Scolopendromorpha).

Art	Objektiv	Scaneinstellungen		Pixelgröße
<i>Lithobius forficatus</i>	10x	30 kV, 200 μ A	3 s	1.98 μ m
<i>Craterostigma tasmanianus</i>	10x	40 kV, 200 μ A	3 s	2.12 μ m
<i>Scolopendra morsitans</i>	10x	40 kV, 200 μ A	2 s	2.12 μ m

Tabelle 1: Parameter der Micro-CT-Scans

Die Individuen wurden mit CO₂ betäubt und anschließend fixiert und präpariert. Über Nacht wurden die Präparate in Bouinscher Lösung fixiert, woraufhin sie in Phosphatpuffer (0,1 M, pH 7,2) gewaschen wurden. Mit Hilfe einer aufsteigenden Ethanolreihe wurden sie dehydriert und über Nacht in einer 1%igen Iodlösung (Iod, resublimiert, Carl Roth #X864.1, in >99,8% Ethanol) kontrastiert. Anschließend erfolgten mehrere Waschschrte in >99,8% Ethanol und die Proben wurden mit dem automatischen Kritisch-Punkt-Trockner Leica EM CPD300 getrocknet. Zuletzt wurden die Präparate mittels Heißkleber auf Insektennadeln fixiert (Sombke et al., 2015).

Die Scans wurden mit dem Röntgenbildgebungssystem Xradia MicroXCT-200 (Carl Zeiss Microscopy GmbH) an der Universität Greifswald (Zoologisches Institut und Museum) durchgeführt. Einstellungen, Pixelgröße und Scanzeiten wurden für jedes Präparat und jeden Scan in Tabelle 1 protokolliert. Die Einstellungen wurden für jedes Präparat individuell optimiert und Objektive entsprechend der Probengröße ausgewählt. Mit Hilfe einer Software XMReconstructor (Carl Zeiss Microscopy GmbH) wurden die tomografischen Projektionen rekonstruiert, was zu Bildstapeln (TIFF-Format) führte. Alle Scans wurden mit Binning 2 (Zusammenfassung von vier Pixeln, was zu einer Rauschreduzierung führt) durchgeführt und im Anschluss mit Binning 1 rekonstruiert, um Informationsverluste zu vermeiden.

Die zahlreichen virtuellen Schnitte der Micro-CT Datensätze wurden auf verschiedenen Ebenen analysiert, wodurch eine 3D-Rekonstruktion der Anatomie der untersuchten Präparate erstellt wurde. Mit der Hilfe zahlreicher Literaturquellen wurden die visualisierten Muskeln interpretiert (Rilling, 1968; Undheim et al., 2015; Manton, 1965). Aufgrund der Interpretation diverser Muskeln konnten funktionelle Muskelgruppen erstellt werden, welche sich in der Rekonstruktion farblich voneinander unterscheiden. Mittels Amira (ThermoFisher) ist man zudem in der Lage, einzelne Gruppen respektive Elemente der Rekonstruktion beziehungsweise einzublenden, was zum besseren Verständnis des

dreidimensionalen Kontextes beiträgt und eine nachvollziehbare didaktische Darstellung ermöglicht.

4 Ergebnisse

4.1 *Lithobius forficatus*

Die proximalen Coxosternite sind bei *Lithobius forficatus* medial in Form eines Suturaalkamms verschmolzen. Am anterioren Rand des Coxosternits besitzt diese Art üblicherweise fünf Zähne (Abb. 5, A), lateral sitzt ein Porodont, vergleichbar mit einem Nebenzahn (Bonato et al., 2010). Der Telopodit besteht aus vier Elementen. Das proximalste Element, der Trochanteropräfemur, ist deutlich länger als breit (Abb. 5, A). Distal folgen die Podomere Femur sowie Tibia, welche nahezu gleiche Ausmaße in Breite und Länge besitzen. Sie sind deutlich kürzer als breit und haben eine durchgängige, ringartige Form (Abb. 5, A). Das distalste Podomer ist das Tarsungulum, welches proximal die Breite der Tibia aufweist, distal jedoch spitz ausläuft (Abb. 5, A). Die Podomere der Giftklaue sind lateral durch drei Gelenke verbunden.

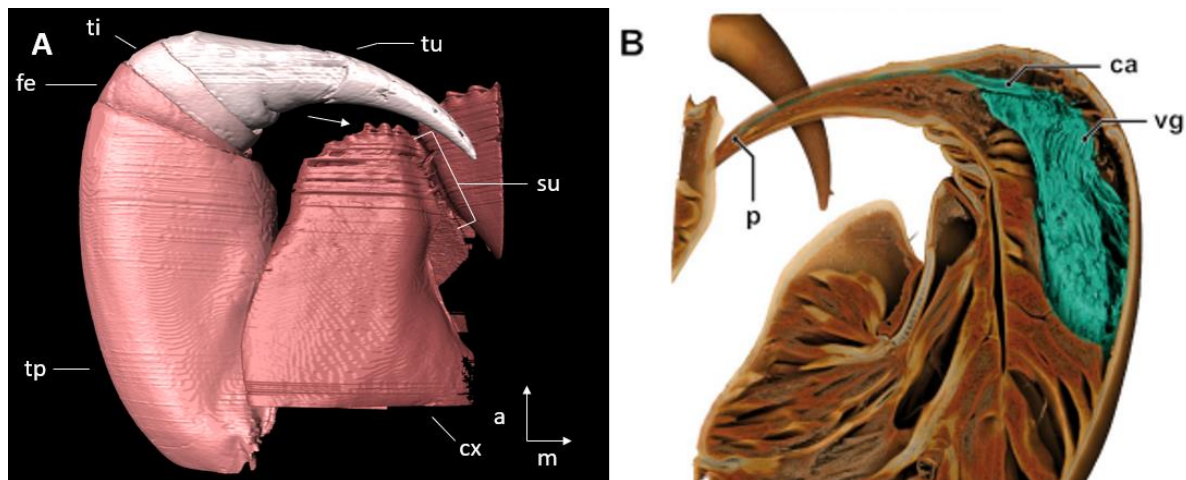


Abb. 5: Dorsalansicht auf die Giftklaue von *Lithobius forficatus*. A) Linke Giftklaue, **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **su** Sutura, **ti** Tibia, **tp** Trochanteropräfemur, **tu** Tarsungulum. Zähne am anterioren Rand des Coxosternit (Pfeil). B) Rechte Giftklaue, **ca** Calyx, **p** Pore, **vg** Giftdrüse. Aus Schendel et al. (2023).

Durch die Podomere des Telopodits zieht zentral die Krallensehne (KS) (Abb. 6). Sie besitzt eine schmale, dorsoventral lanzettliche Form und setzt am proximalen ventralen Rand des Tarsungulums an (Abb. 6). Alle Muskeln, die an der Krallensehne ansetzen, verlaufen achsensymmetrisch. Dorsal befindet sich Muskel 01, welcher proximal im Trochanteropräfemur entspringt und distal an der

Krallensehne ansetzt (Abb. 7). Spiegelsymmetrisch dazu befindet sich auf der ventralen Seite der Muskel 02 (Abb. 7). Mit 27 separaten Muskelbündeln ist Muskel 02 etwas stärker ausgeprägt als sein Antagonist Muskel 01, welcher nur aus 15 Muskelbündeln besteht (Abb. 7). Durch Kontraktion dieser Muskeln kann der gesamte Telopodit Richtung medial gebeugt werden (Abb. 43). Die Muskeln 03 und 04 sind ebenfalls spiegelsymmetrisch. Sie haben ihren Ursprung lateral im distalen Drittel des Trochanteropräfemurs und setzen am proximalen Rand des Tarsungulums an (Abb. 8). Es handelt sich um kleine Muskeln: der dorsale Muskel 03 besteht aus sieben Muskelbündeln, der ventrale Muskel 04 besteht aus lediglich zwei Muskelbündeln (Abb. 8). Durch die Kontraktion der Muskeln 03 und 04 ist es möglich, das Tarsungulum Richtung medial zu bewegen. Muskel 05 hat seinen Ursprung am dorsalen Rand des Trochanteropräfemurs und setzt an der dorsalen Seite des Femurs an (Abb. 9). Er besitzt drei Muskelbündel und beugt durch seine Kontraktion den Femur. Am Coxosternit entspringt mediodorsal der Muskel 06 und zieht nach distal, wo er medial auf Höhe des letzten Drittels des Trochanteropräfemurs an der Krallensehne ansetzt (Abb. 10). Sein spiegelsymmetrisches Pendant ist Muskel 07, welcher medioventral liegt (Abb. 10). Muskel 06 besitzt neun Muskelbündel, Muskel 07 vier Muskelbündel.

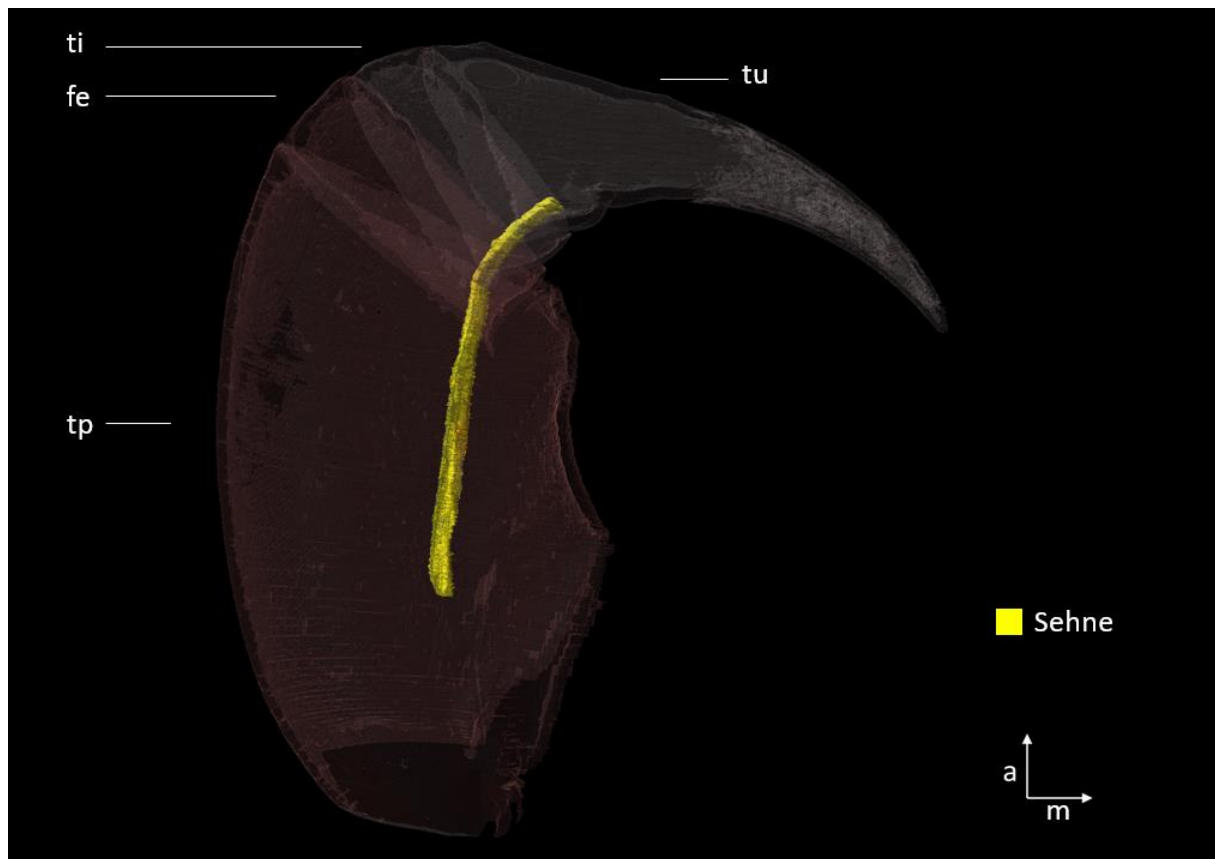


Abb. 6: Linke Giftklaue (Ansicht von dorsal). Podomere (transparent) und Krallensehne von *Lithobius forficatus*. fe Femur, ti Tibia, tp Trochanteroprefemur, tu Tarsungulum. Die Sehne setzt am proximalen Rand des Tarsungulums an und ist für die Flexion nach medial verantwortlich.

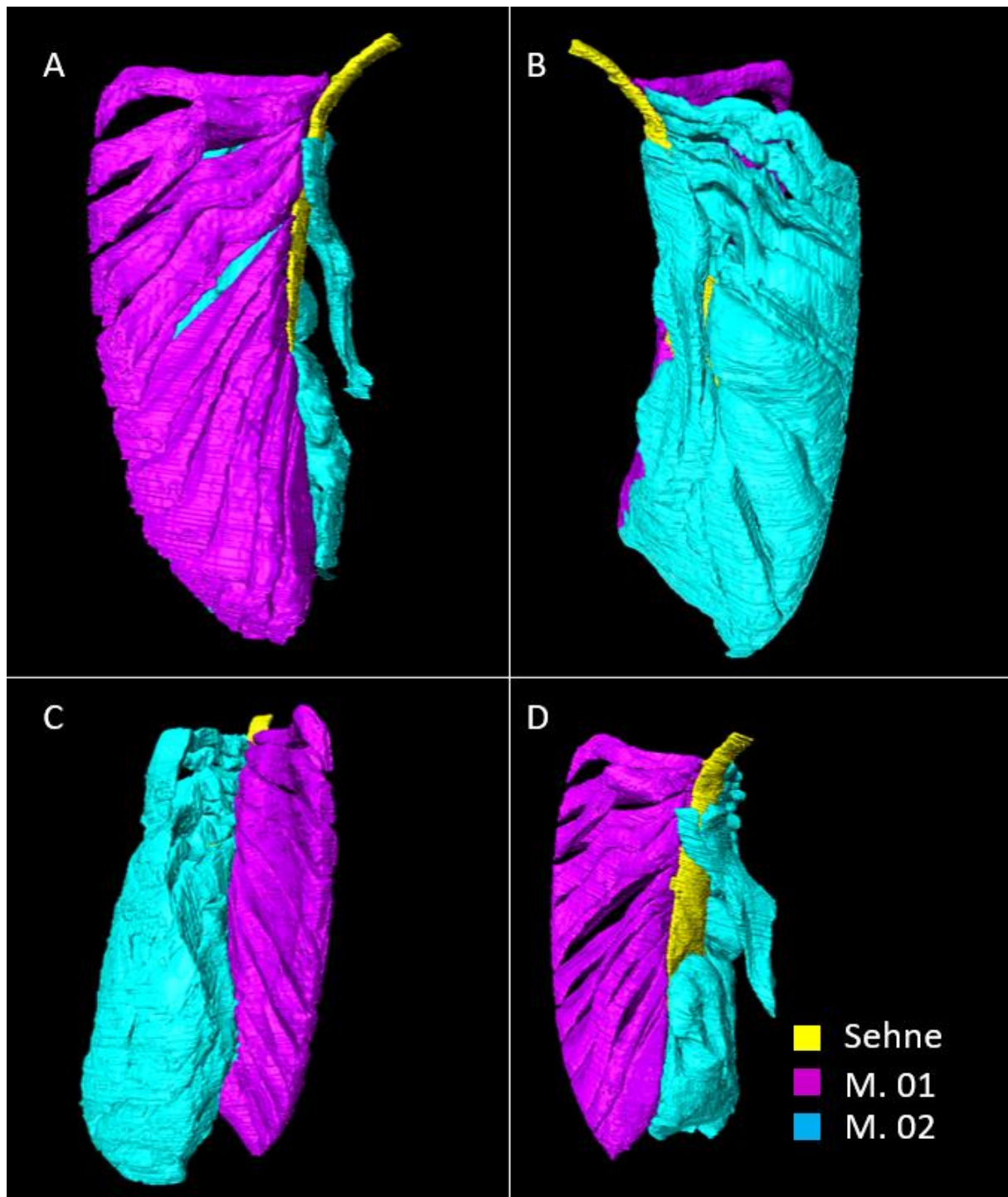


Abb. 7: Linke Giftklaue. Muskel 01 (dorsal), Muskel 02 (ventral) und Krallensehne (Sehne) von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **M. 01** Muskel 01, **M. 02** Muskel 02. M. 01 und M. 02 sind stark ausgeprägte Muskeln, die an der Sehne ansetzen und zwischen sich die Giftdrüse einschließen. Sie entspringen im Trochanteropräfemur und setzen an der Sehne an.

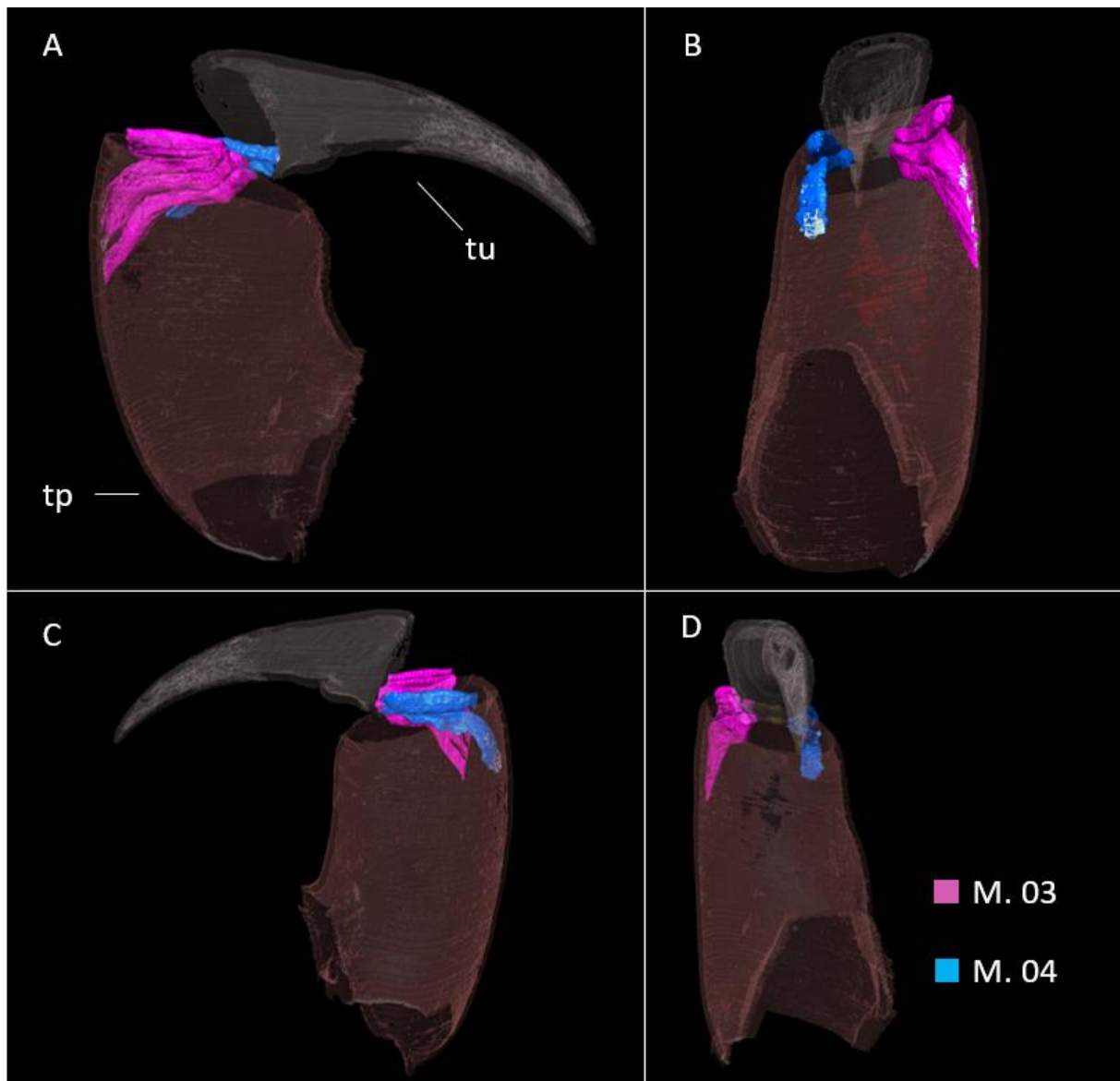


Abb. 8: Linke Giftklaue. Muskel 03 (dorsal), Muskel 04 (ventral) und Tarsungulum von *Lithobius forficatus*.
A) Dorsalansicht, B) Lateralansicht, C) Ventralansicht, D) Medialansicht. **M. 03** Muskel 03, **M. 04** Muskel 04. **tp** Trochanteroprä Femur, **tu** Tarsungulum. M. 03 und M. 04 sind weniger stark ausgeprägte Muskeln und speziell für die Flexion des Tarsungulums essenziell. Sie entspringen im Trochanteroprä Femur und setzen am proximalen Rand des Tarsungulums an.

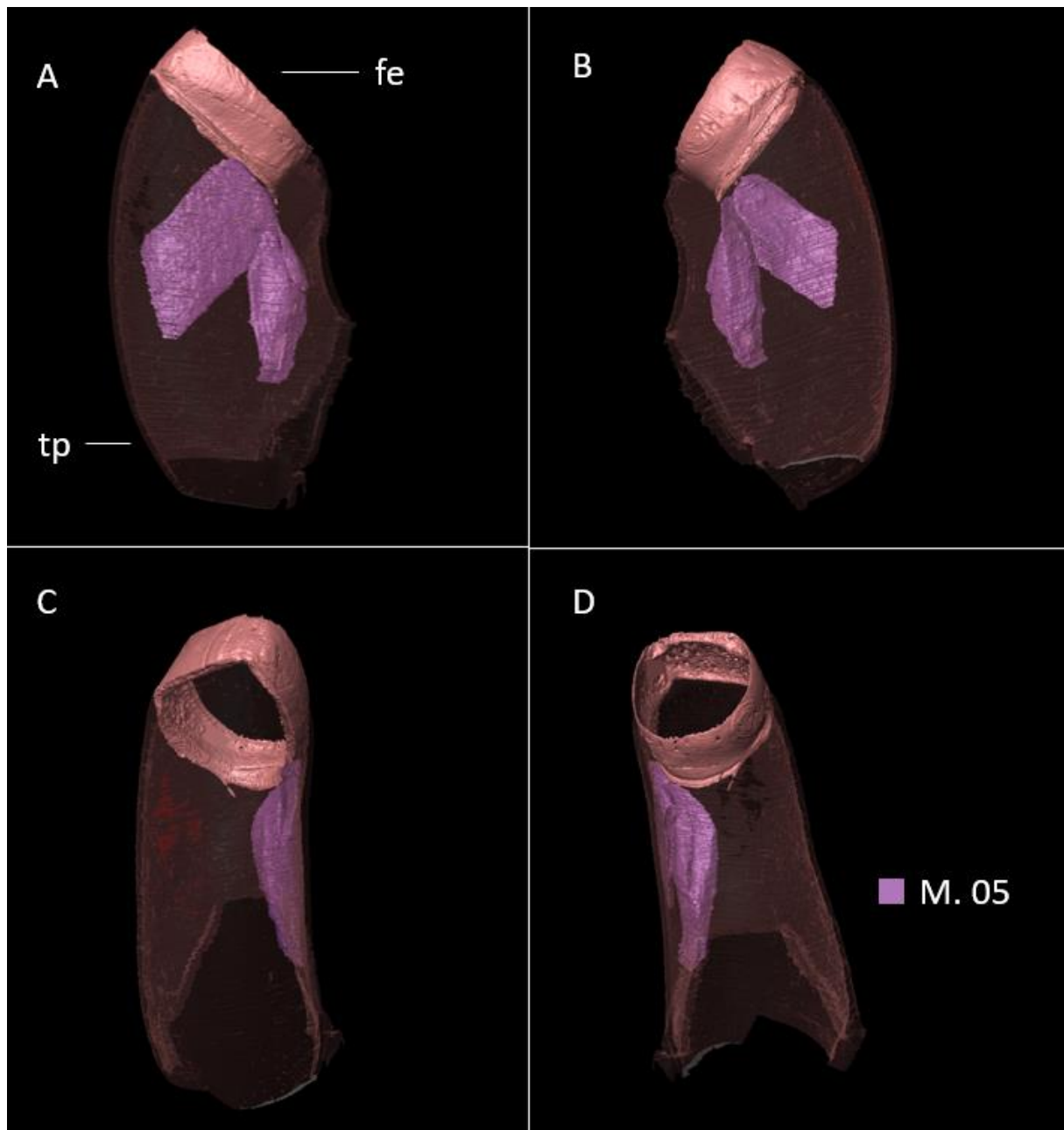


Abb. 9: Linke Gifftklaus. Muskel 05 und Femur von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Medialansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **M. 05** Muskel 05, **fe** Femur, **tp** Trochanteroprefemur. M. 05 ist zuständig für die dorsale Flexion des Femurs. Er entspringt im Trochanteroprefemur und setzt am proximalen Rand des Femurs an.

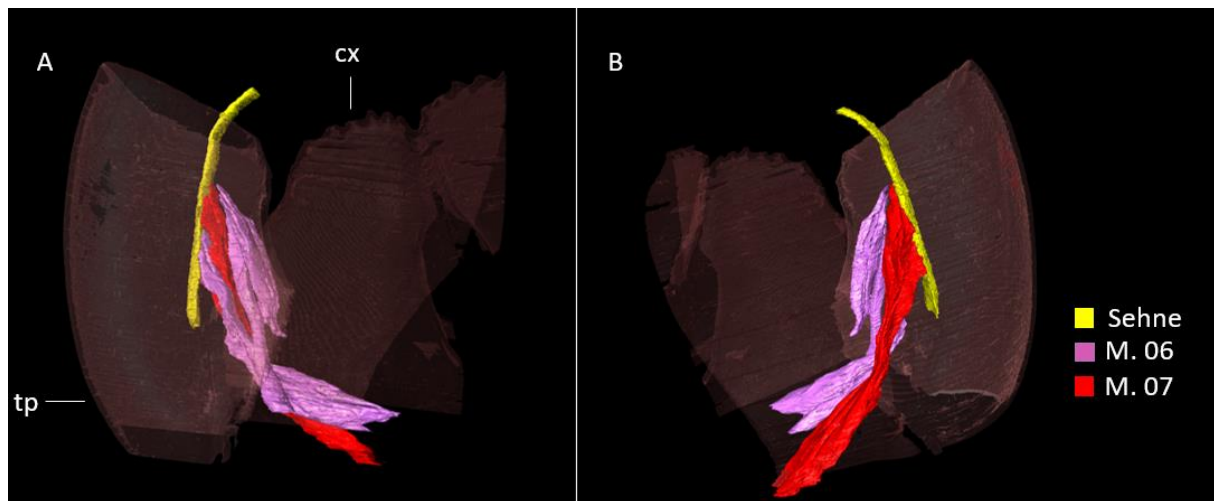


Abb. 10: Linke Giftklaue. Muskel 06, Muskel 07 und Sehne von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht. **cx** Coxosternit, **tp** Trochanteroprefemur, **M. 06** Muskel 06, **M. 07** Muskel 07. M. 06 und M. 07 entspringen im Coxosternit und setzen an der Sehne, ungefähr auf Hälfte des Trochanteroprefemurs an. Sie unterstützen die Flexion der Giftklaue nach medial.

Im Coxosternit entspringt an der ventralen Seite der Muskel 10, welcher am ventralen Rand des Femurs ansetzt (Abb. 11). Dieser Muskel besteht aus vier Muskelbündeln und liegt nicht spiegelsymmetrisch vor. Seine Funktion ist es, den Femur in Richtung medial zu beugen. Die Muskeln 11 und 12 sind spiegelsymmetrisch und entspringen im Trochanteroprefemur, wobei Muskel 11 (dorsal) im distalen Drittel des Trochanteroprefemurs entspringt (Abb. 12, A) und Muskel 12 (ventral) im proximalen Drittel des Trochanteroprefemurs entspringt (Abb. 12, B). Beide ziehen bis in die Tibia (Abb. 11). Der dorsal gelegene Muskel 11 besitzt vier Muskelbündel. Ventral befindet sich Muskel 12, welcher nur ein Muskelbündel besitzt. Diese Muskeln sind Flexoren der Tibia.

Im Coxosternit befinden sich zwei weitere stark ausgeprägte Muskeln. Muskel 08 hat seinen Ursprung am dorsalen medialen Rand des Coxosternit und setzt am proximalen Rand des Trochanteroprefemurs auf der dorsalen Seite an (Abb. 13, A). Muskel 09 ist sein Antagonist auf der ventralen Seite, entspringt demnach am ventralen medialen Rand des Coxosternits und setzt ventral am Trochanteroprefemur an (Abb. 13, B). Muskel 08 besteht aus 52 Muskelbündeln, Muskel 09 aus 81 Muskelbündeln, womit dieser der mächtigste Muskel in der Giftklaue bei *Lithobius forficatus* ist (Abb. 13). Beide wirken wie eine Verbindung vom proximalen zum distalen Teil, welche die Bewegung des Telopoditen auf- sowie abwärts ermöglichen. Am proximalen Rand im Trochanteroprefemur sind acht große Muskelbündel des Muskels 13 lokalisiert, welche vom dorsalen Rand des Trochanteroprefemurs zum

ventralen Rand reichen (Abb. 14). Sie sind dafür verantwortlich, den Trochanteropräfemur dorsoventral abzuflachen und dadurch den Binnendruck des Telopoditen zu steigern, um die restlichen Glieder auseinanderzuspreizen (vergl. Rilling, 1968).

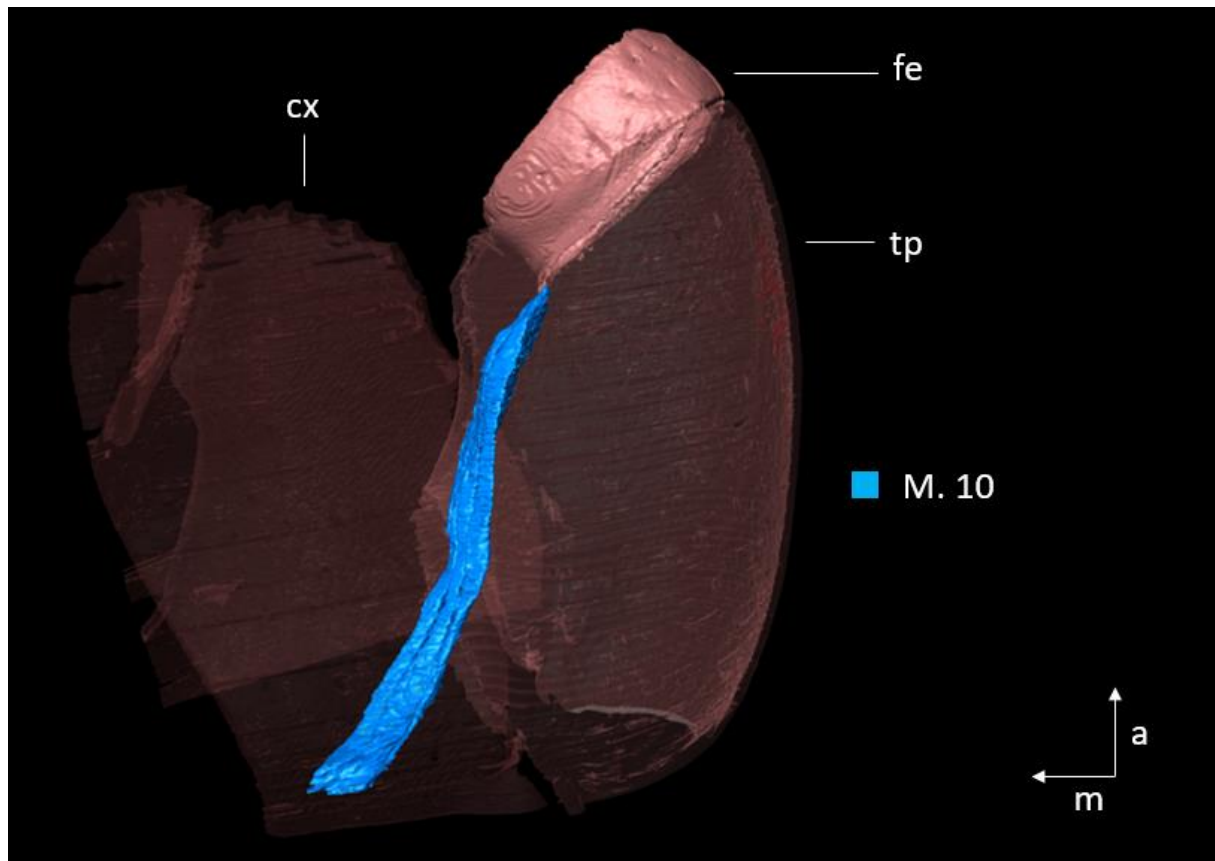


Abb. 11: Linke Giftklaue. Muskel 10, Coxosternit, Trochanteropräfemur und Femur von *Lithobius forficatus*. **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **tp** Trochanteropräfemur, **M. 10** Muskel 10. M. 10 ist verantwortlich für die ventrale Flexion des Femurs. Er entspringt im Coxosternit und setzt am proximalen, ventralen Rand des Femurs an.

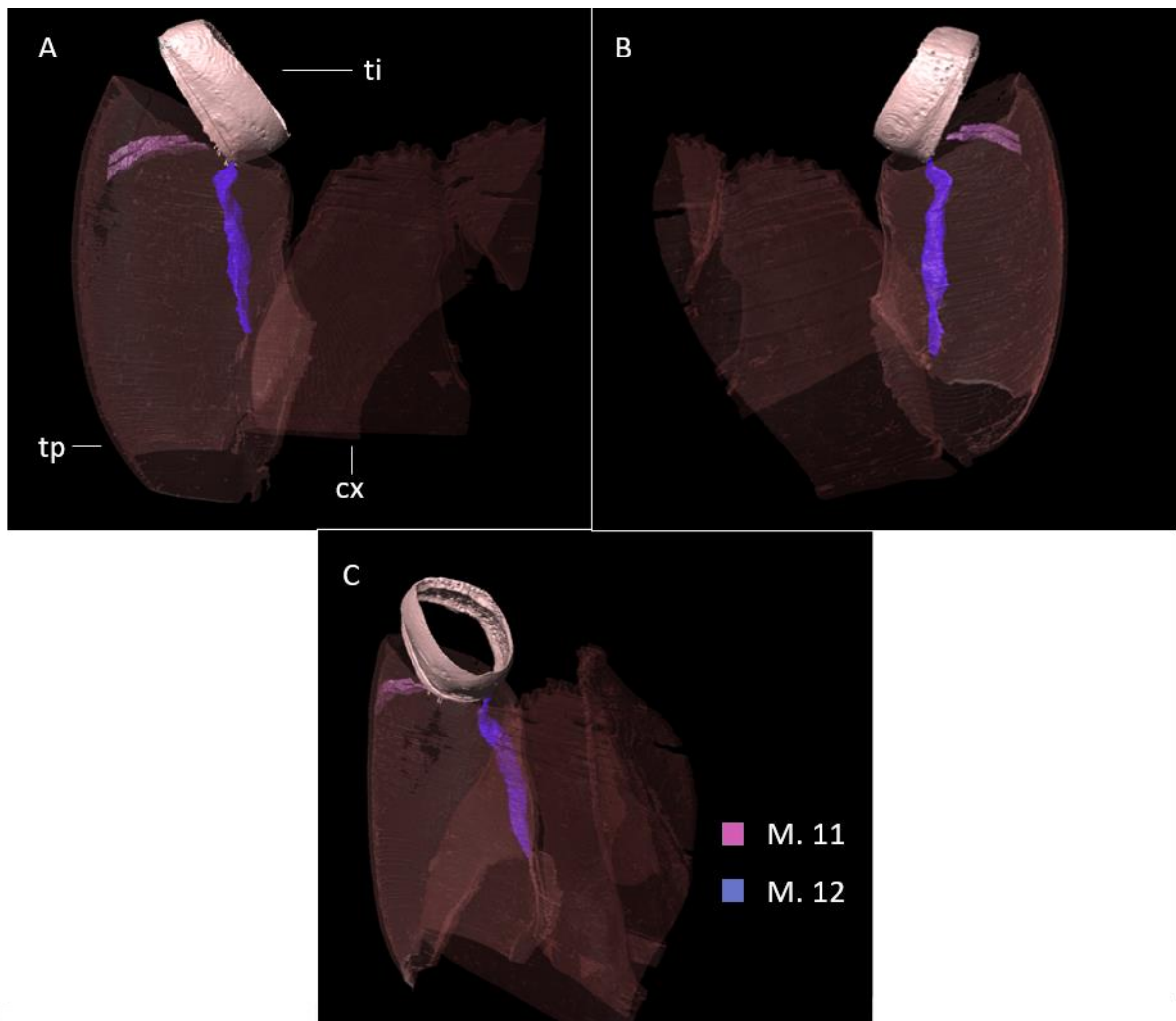


Abb. 12: Linke Giftklaue. Muskel 11, Muskel 12 und Tibia von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Medialansicht. **cx** Coxosternit, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprä Femur, **M. 11** Muskel 11, **M. 12** Muskel 12. M. 11 und M. 12 sind Flexoren der Tibia. Sie entspringen im Trochanteroprä Femur und setzen am proximalen Rand der Tibia an.

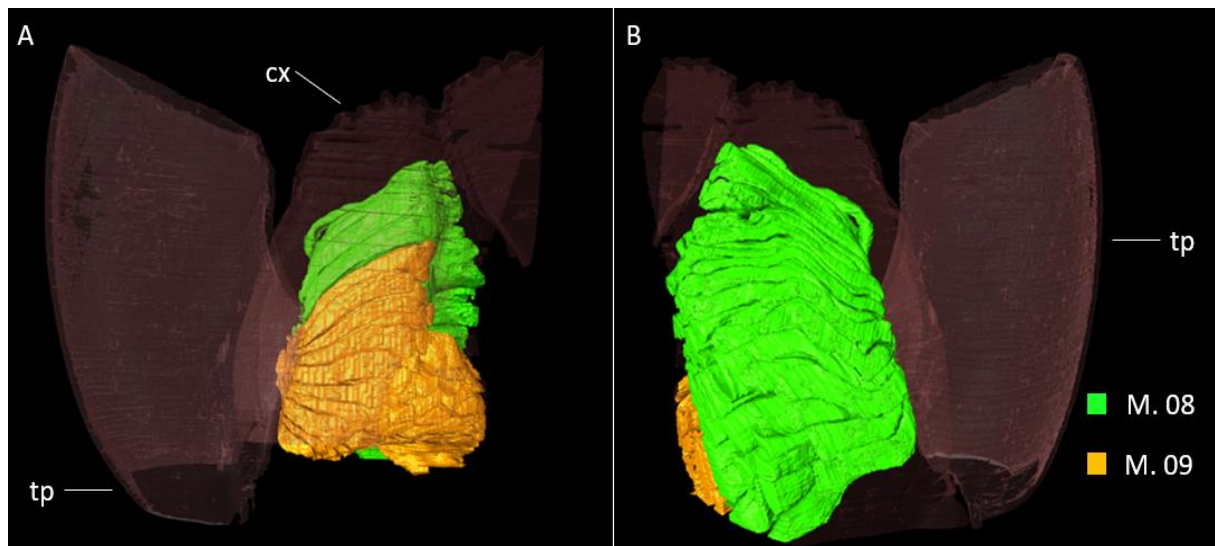


Abb. 13: Linke Giftklaue. Muskel 08, Muskel 09, Coxosternit und Trochanteropraefemur von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht. **cx** Coxosternit, **tp** Trochanteropraefemur, **M. 08** Muskel 08, **M. 09** Muskel 09. M. 08 und M. 09 entspringen im Coxosternit und setzen am Übergang zum Trochanteropraefemur an.

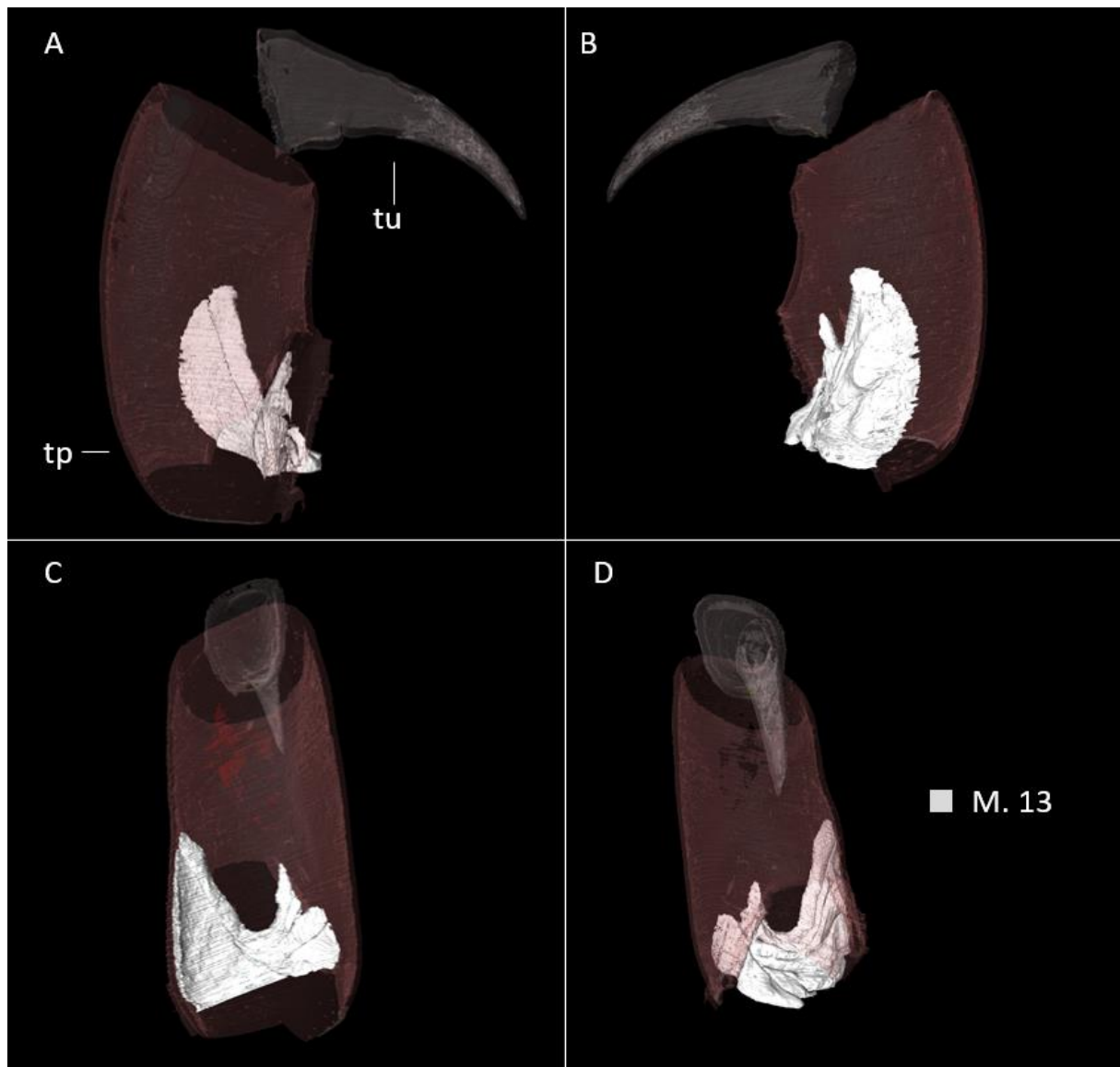


Abb. 14: Linke Giftklaue. Muskel 13, Trochanteroprä femur und Tarsungulum von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **tp** Trochanteroprä femur, **tu** Tarsungulum, **M.13** Muskel 13. M. 13 zieht am proximalen Rand des Trochanteroprä femurs von ventral nach dorsal. Dieser Muskel besitzt eine wichtige Funktion bei der Extension der Giftklaue.

Die Giftdrüse von *Lithobius forficatus* erstreckt sich in der Giftklaue vom distalen Drittel des Trochanteroprä femurs bis zum Tarsungulum (Abb. 15). Sie liegt lateral in der Giftklaue (Abb. 15). Lateral wird sie von den Muskeln 01 und 02 eingeschlossen (Abb. 16). Im Verlauf nach distal wird ihr Durchmesser etwas größer (Abb. 15). In keinem der Telopoditelemente nimmt sie jedoch mehr als die Hälfte des verfügbaren Platzes in Anspruch. Sie weist im Querschnitt eine lanzettliche Form auf (Abb. 17). Proximal am Tarsungulum befindet sich der Calyx, welche bis zur Pore (Abb. 5, B) am Tarsungulum reicht. Durch diesen Giftkanal und in weiterer Folge durch die Pore

wird das Gift der Giftdrüse nach außen transportiert. Medial in der Nähe der Giftdrüse zieht ein Nerv nach distal (Abb. 17).

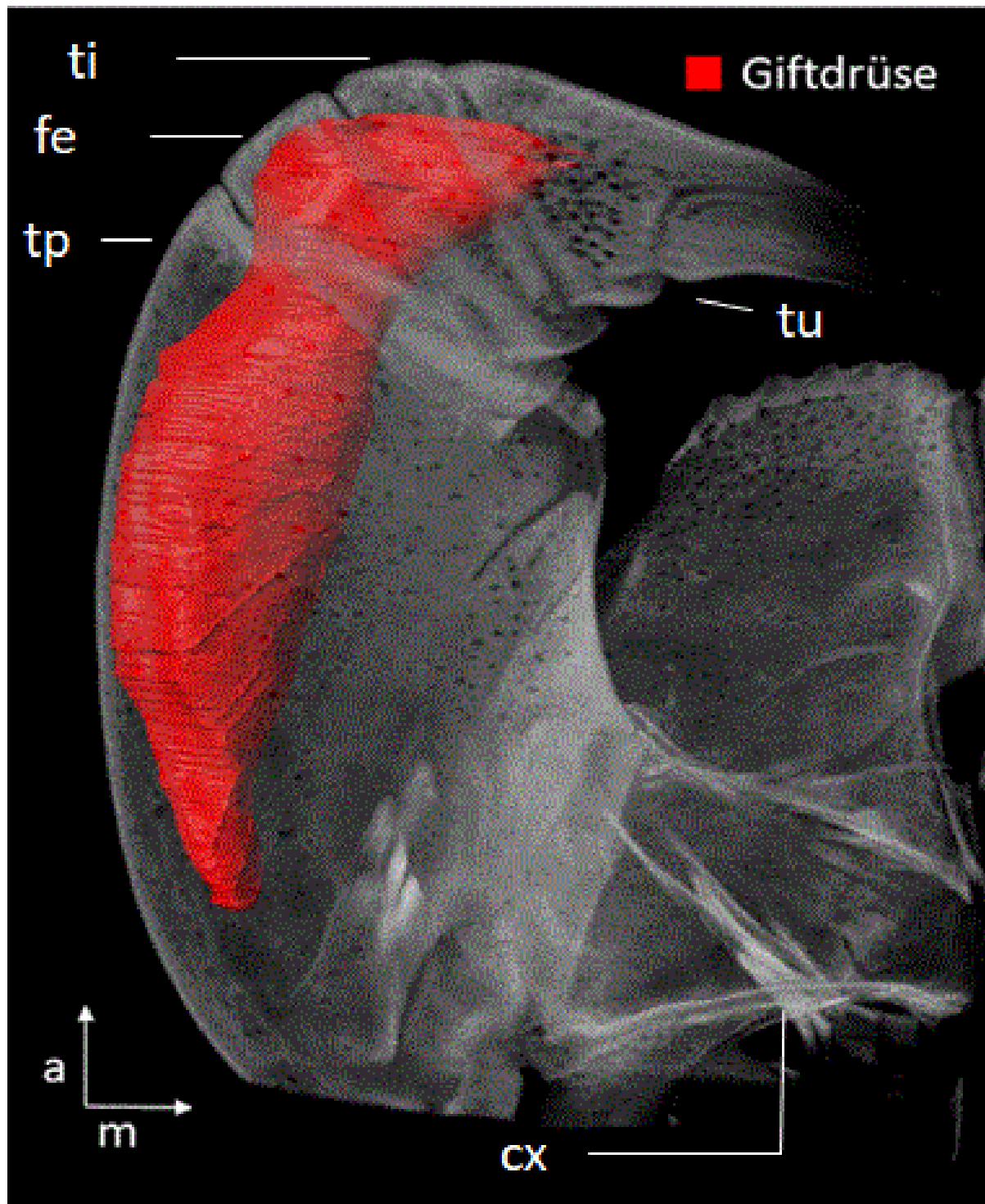


Abb. 15: Dorsalansicht der linken Giftdrüse von *Lithobius forficatus*. cx Coxosternit, fe Femur, ti Tibia, tp Trochanteroprefemur, tu Tarsungulum. **Giftdrüse** (rot) erstreckt sich innerhalb der Giftklaue vom proximalen Bereich des Trochanteroprefemurs (tp) bis ins Tarsungulum (tu).

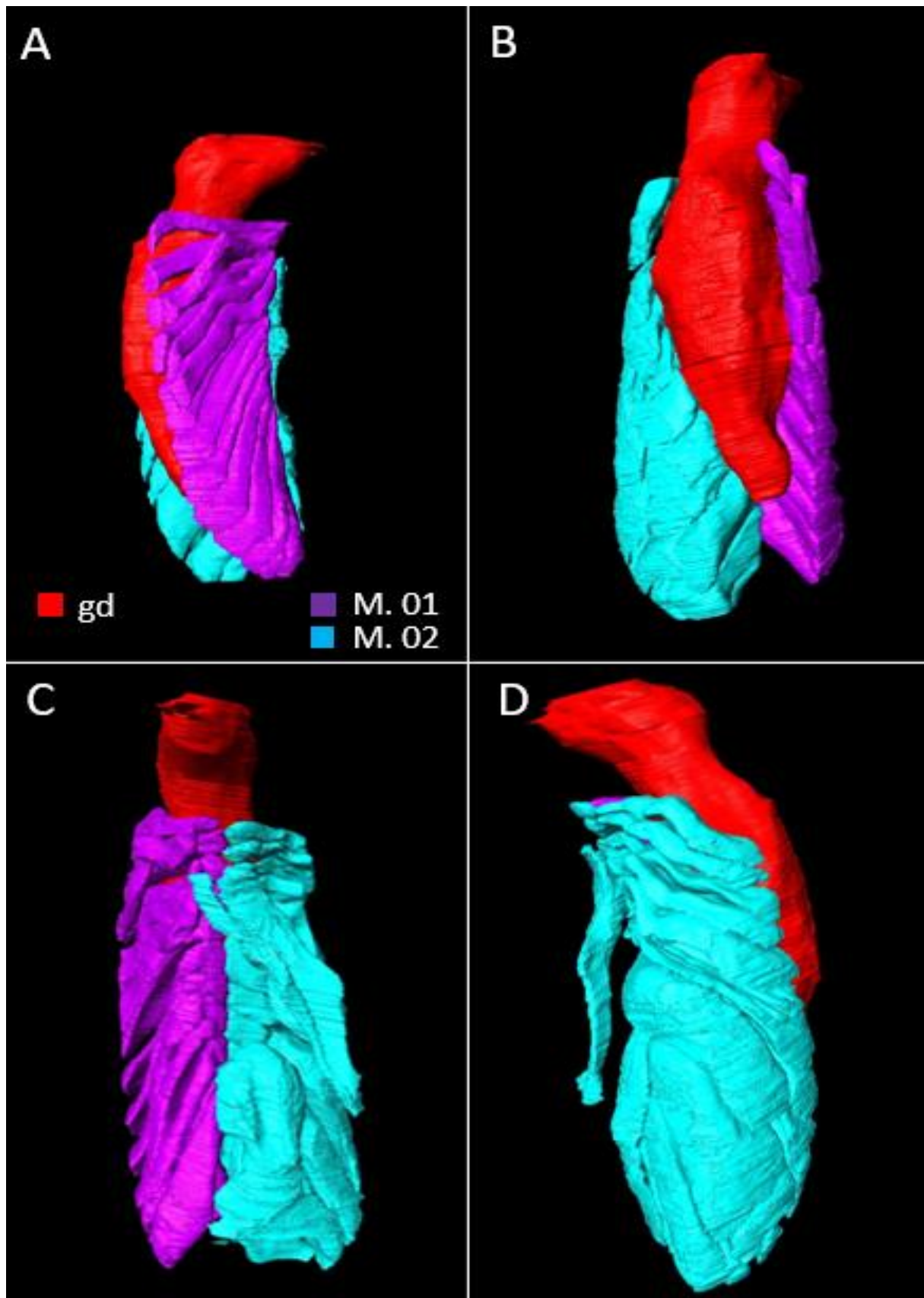


Abb. 16: Linke Giftklaue. Muskel 01, Muskel 02 und Giftdrüse von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Lateralansicht, C) Medialansicht, D) Ventralansicht. **M. 01** Muskel 01, **M. 02** Muskel 02, **gd** Giftdrüse. Die Giftdrüse wird dorsal von M. 01 und ventral von M. 02 umschlossen.

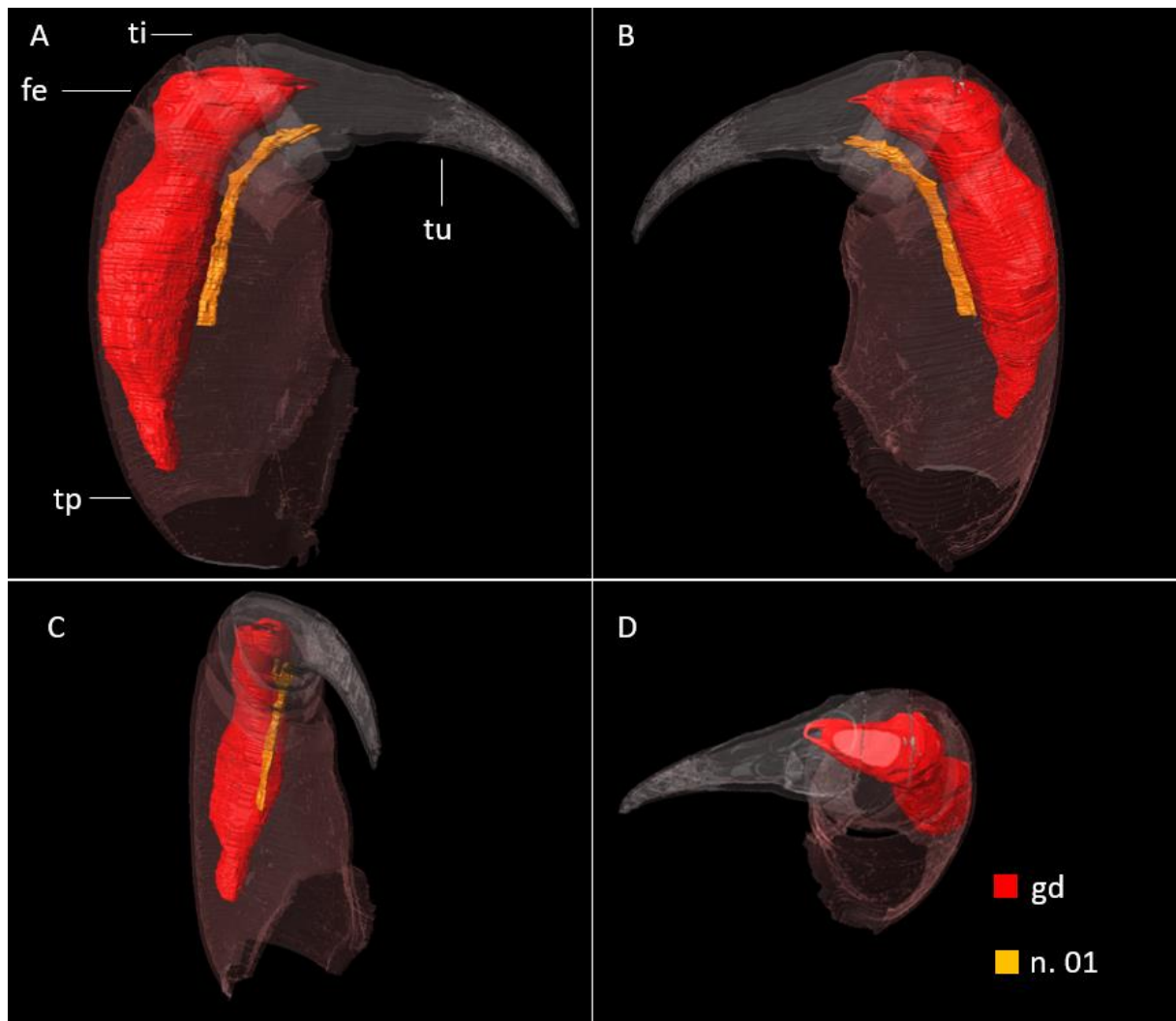


Abb. 17: Linke Giftklaue. Giftdrüse, Giftklauennerv, Trochanteroprefemur, Femur, Tibia, Tarsungulum von *Lithobius forficatus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Medialansicht, D) Kranialansicht. **fe Femur, **gd** Giftdrüse, **n. 01** Nerv, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum.**

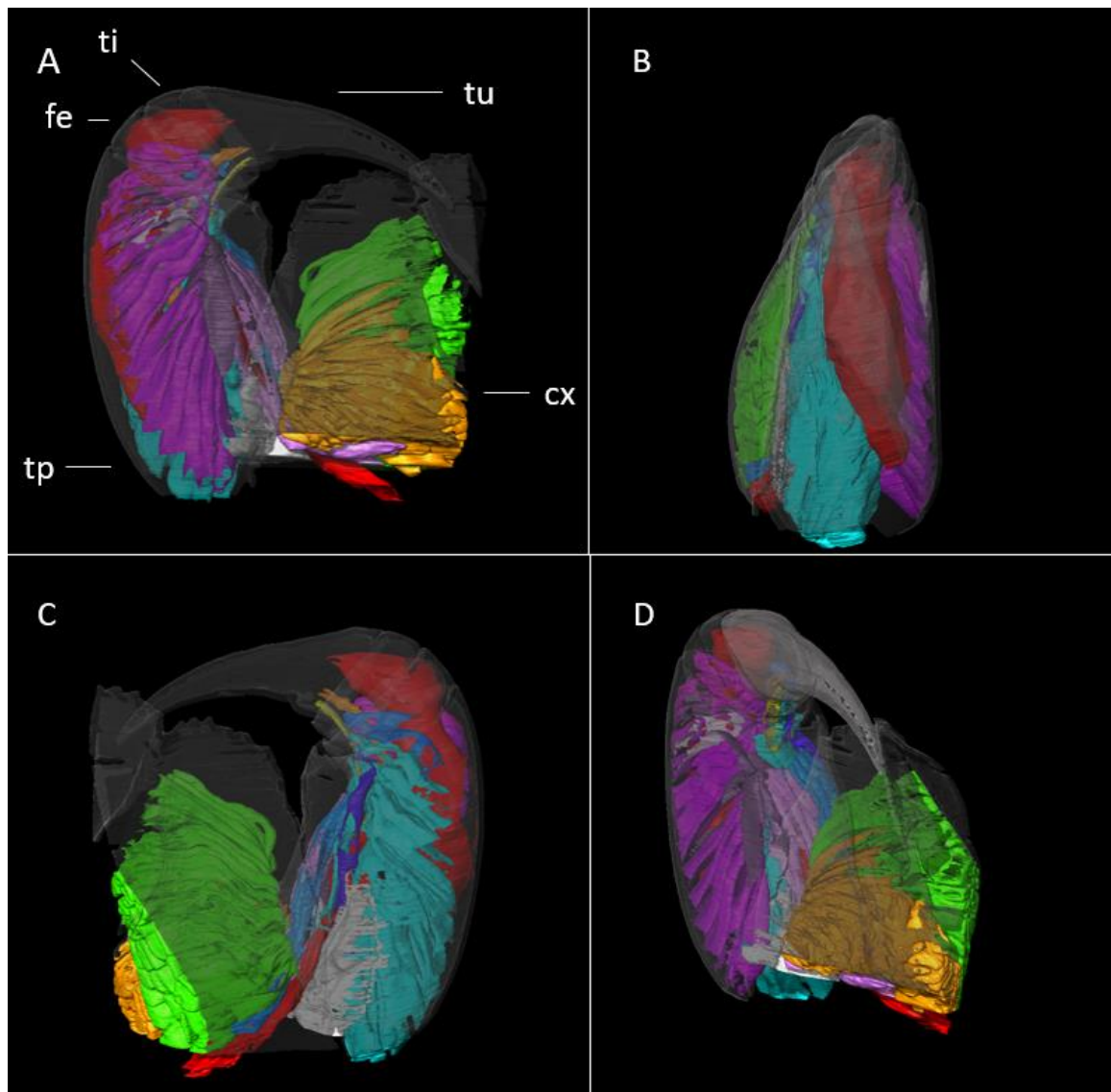


Abb. 18: Rekonstruierte Giftklaue von *Lithobius forficatus*, wobei alle Muskeln eingeblendet sind. Man erkennt lange Telopoditelemente und eine Vielzahl an Muskeln und Muskelbündeln. A) Dorsalansicht, B) Lateralansicht, C) Ventralansicht, D) Medialansicht. **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. Die Giftdrüse wird in Rot hervorgehoben.

4.1.1 Tabelle *Lithobius forficatus*

Name	Ursprung	Ansatz	Anzahl Muskelbündel
M. 01	Trochanteroprä Femur (dorsal)	Sehne	15
M. 02	Trochanteroprä Femur (ventral)	Sehne	27
M. 03	Trochanteroprä Femur (dorsal)	Tarsungulum	7
M. 04	Trochanteroprä Femur (ventral)	Tarsungulum	2
M. 05	Trochanteroprä Femur (dorsal)	Femur	3
M. 06	Coxosternit (dorsal)	Sehne	9
M. 07	Coxosternit (ventral)	Sehne	4
M. 08	Coxosternit (dorsal)	Trochanteroprä Femur	52
M. 09	Coxosternit (ventral)	Trochanteroprä Femur	81
M. 10	Coxosternit (ventral)	Femur	3
M. 11	Trochanteroprä Femur (dorsal)	Tibia	4
M. 12	Trochanteroprä Femur (ventral)	Tibia	1
M. 13	Trochanteroprä Femur	Trochanteroprä Femur	8

Tabelle 2: Muskeln in einer Giftklaue von *Lithobius forficatus*

4.2 *Scolopendra morsitans*

Der Trochanteropräfemur von *Scolopendra morsitans* ist länger als breit und trägt medial einen Zahn (Abb. 19). Tibia und Femur sind kürzer als breit und liegen nicht ringartig vor, was bedeutet, dass sie nicht geschlossen ausgebildet sind (Abb. 19, B). An der lateralen Seite grenzen daher Trochanteropräfemur und Tarsungulum aneinander (Abb. 19, B). Das Tarsungulum weist proximal den Durchmesser der Tibia auf und wird distal spitzer (Abb. 19, A).

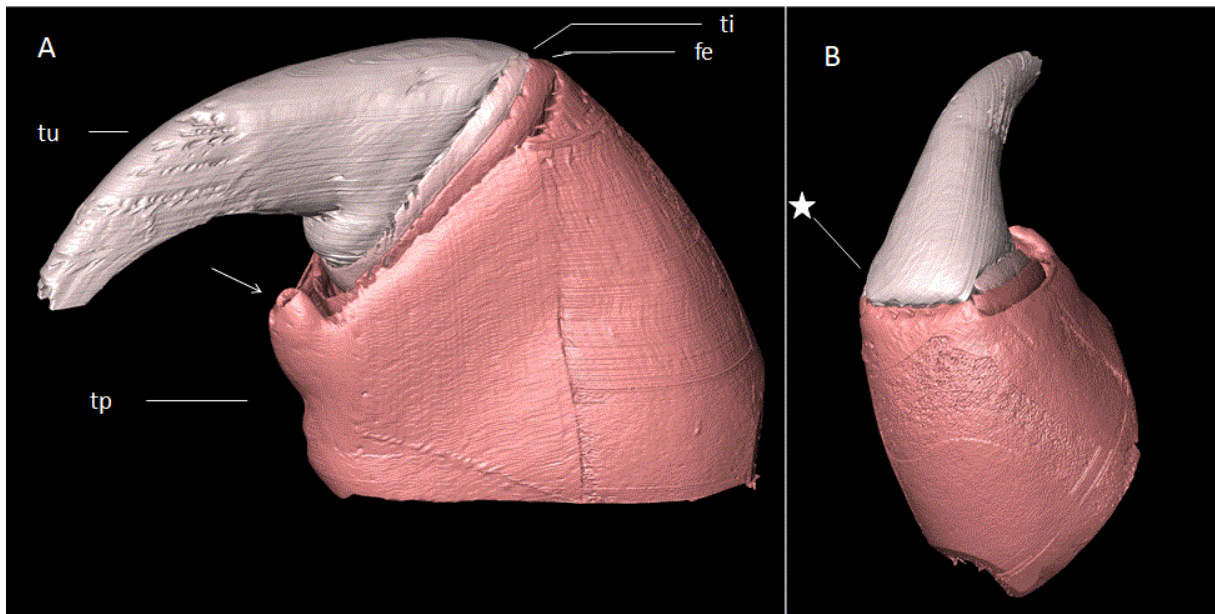


Abb. 19: Rechte Giftklaue von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Lateralansicht. A) **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteropräfemur, **tu** Tarsungulum. Zahn am medialen Rand des Trochanteropräfemur (**Pfeil**). B) nicht ringförmige, ungeschlossener Femur und Tibia (**Stern**).

Die Form der Krallensehne (Abb. 20), welche im Bereich des Trochanteropräfemurs schmal und lanzettlich ist, wird im distalen Verlauf dicker und kompakter (Abb. 20, C). Sie findet ihren Ansatz am proximalen ventralen Rand des Tarsungulums (Abb. 20, A bzw. B). Durch die Bewegung dieser kräftigen Krallensehne ist es möglich, das Tarsungulum nach medial zu beugen.

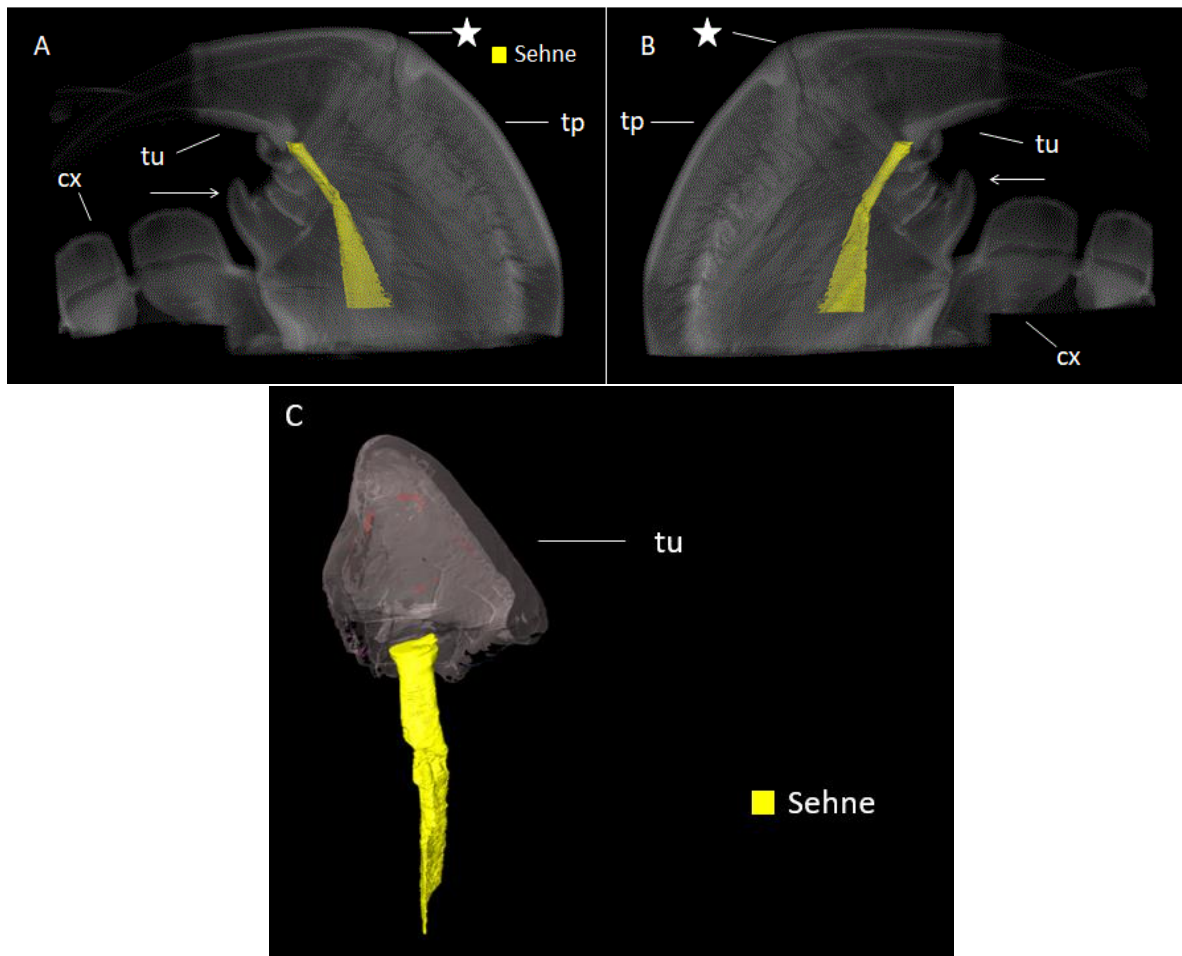


Abb. 20: Rechte Giftklaue. Lanzettliche Form der Sehne von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht. **cx** Coxosternit, **tp** Trochanteroprä Femur, **tu** Tarsungulum, Zahn (Pfeil), laterales Gelenk der Giftklaue (**Stern**). Die Sehne setzt am proximalen Rand des Tarsungulums an und ist für die Flexion der Giftklaue von großer Bedeutung.

In der Giftklaue von *Scolopendra morsitans* liegen dorsal und ventral große Muskeln, welche vom proximalen Rand des Trochanteroprä femurs bis zur Sehne, auf Höhe des distalen Drittels im Trochanteroprä femur, ziehen (Abb. 21, A). Die beiden Muskeln sind jedoch sehr kurz, da Ursprung und Ansatz im Bereich des Trochanteroprä femurs liegen (Abb. 21). Dorsal befindet sich Muskel 01, ventral Muskel 02. Muskel 01 besitzt 35 Muskelbündeln und ist etwas kleiner als Muskel 02, welcher aus 40 Muskelbündeln besteht. Durch diese beiden Muskeln kann die Giftklaue Richtung medial gebeugt werden. Außerdem entspringen am proximalen dorsalen beziehungsweise ventralen Bereich des Trochanteroprä femurs zwei weitere längere Muskeln, welche nach distal ziehen. Muskel 03 zieht dorsal vom proximalen Drittel des Trochanteroprä femurs bis zum proximalen Rand des Tarsungulums (Abb. 22, A), sein Antagonist Muskel 04 befindet sich auf der ventralen Seite (Abb. 22, B). Beide weisen jeweils nur drei Muskelbündel auf. Sie ermöglichen eine Bewegung

des Tarsungulums nach medial. Flexoren des Femurs ziehen vom proximalen dorsalen Rand des Trochanteropräfemurs bis zur medialen proximalen Gelenkmembran des Femurs (Abb. 22). Muskel 05 besteht aus zwei Muskelbündeln und ist ausschließlich auf der dorsalen Seite der Giftklaue vorhanden.

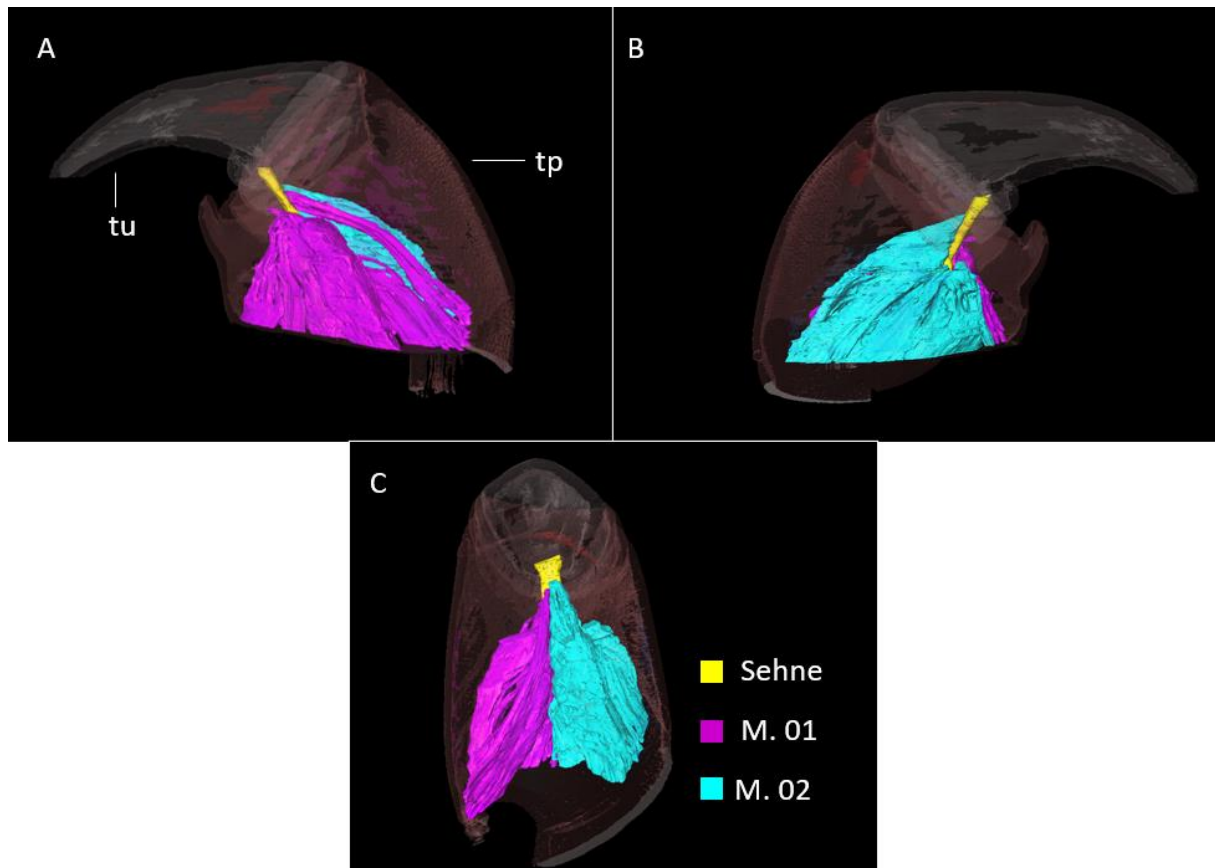


Abb. 21: Rechte Giftklaue. Ansätze der Muskeln 01 und Muskel 02 an der Sehne von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht. **tp** Trochanteropräfemur, **tu** Tarsungulum, **M. 01** Muskel 01, **M. 02** Muskel 02. M. 01 und M. 02 entspringen im Trochanteropräfemur und setzen an der Sehne an. Sie umschließen dorsal und ventral die Giftdrüse.

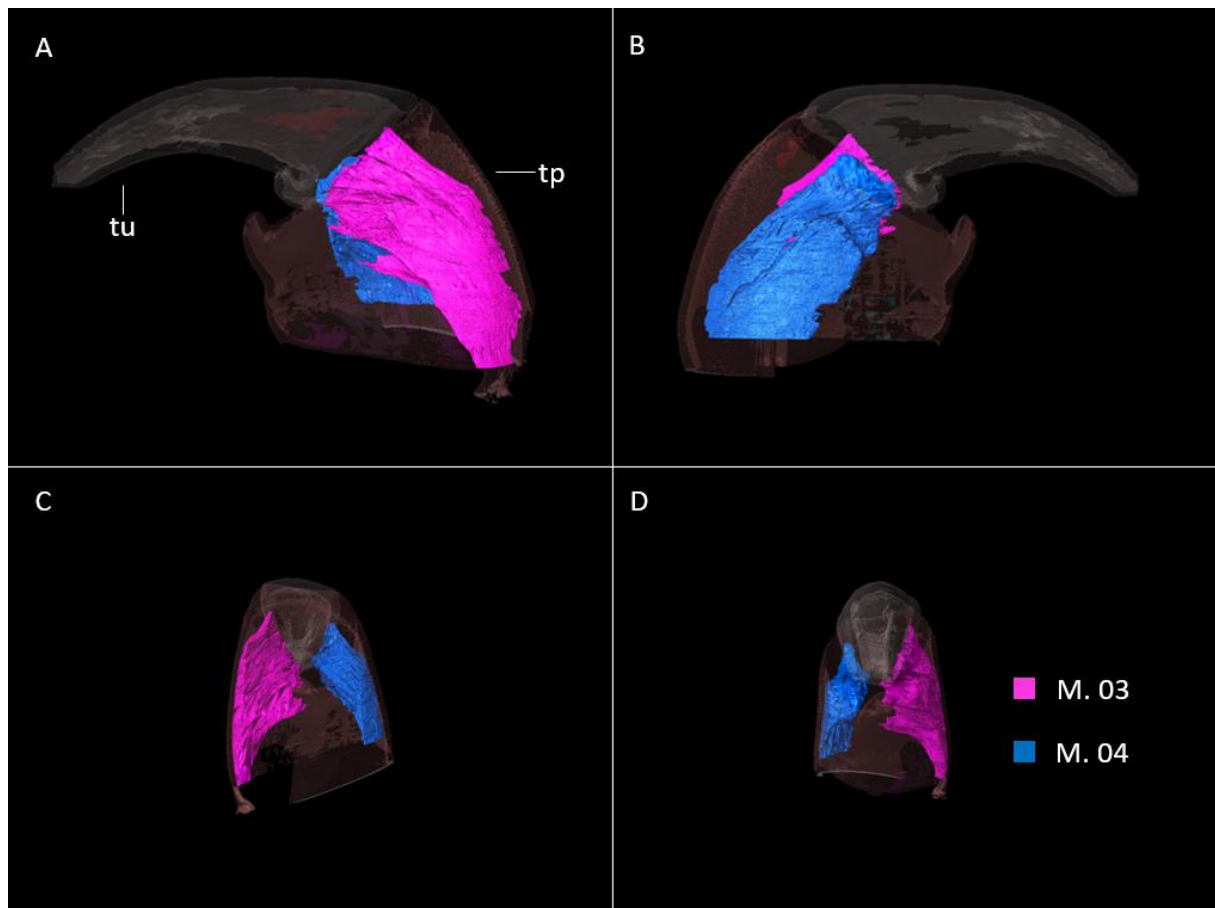


Abb. 22: Rechte Giftklaue. Muskel 03 und Muskel 04 von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **tp** Trochanteroprä femur, **tu** Tarsungulum, **M. 03** Muskel 03, **M. 04** Muskel 04. M. 03 und M. 04 setzen am proximalen Rand des Tarsungulums an und sind für die Flexion des Tarsungulums wichtig.

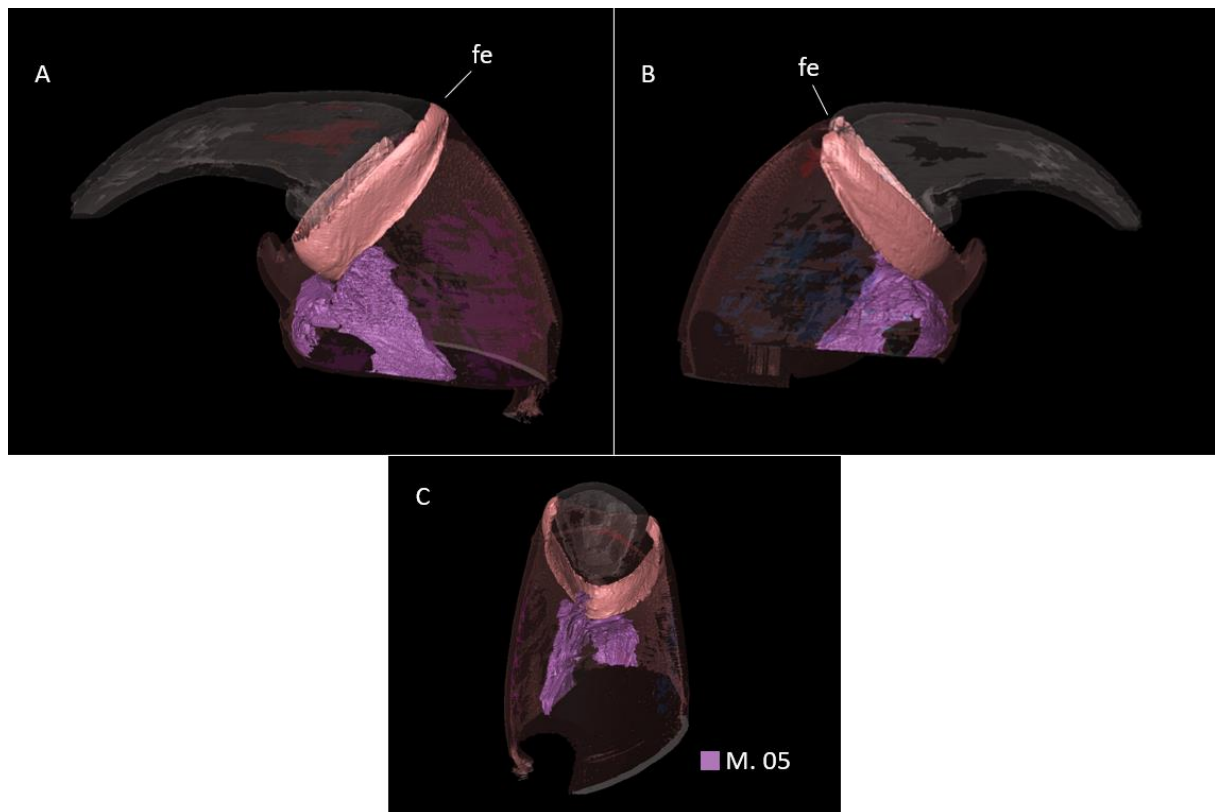


Abb. 23: Rechte Giftklaue. Femur und Muskel 05 auf dorsaler Seite des Trochanteropräfemurs von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht. **fe** Femur, **M. 05** Muskel 05. M. 05 entspringt im Trochanteropräfemur und setzt am proximalen Rand des Femurs an.

Die Giftdrüse von *Scolopendra morsitans* weist vom proximalen Drittel des Trochanteropräfemurs bis zum Tarsungulum einen ausgeprägten Durchmesser auf, welcher erst im Bereich des Tarsungulums abnimmt (Abb. 24). Bis zum Femur weist die Giftdrüse eine dorsoventral lanzettliche Form auf. Distal des Femurs wird sie mediolateral lanzettlich (Abb. 24, C). Die Pore, aus welcher das Gift austritt, befindet sich am Tarsungulum etwas unterhalb der Spitze. Medial in der Giftklaue liegt dicht an der Giftdrüse ein Nerv, welcher sich auf Höhe des Femurgelenks aufteilt und zweisträngig bis an den distalen Rand des Tarsungulums zieht (Abb. 25).

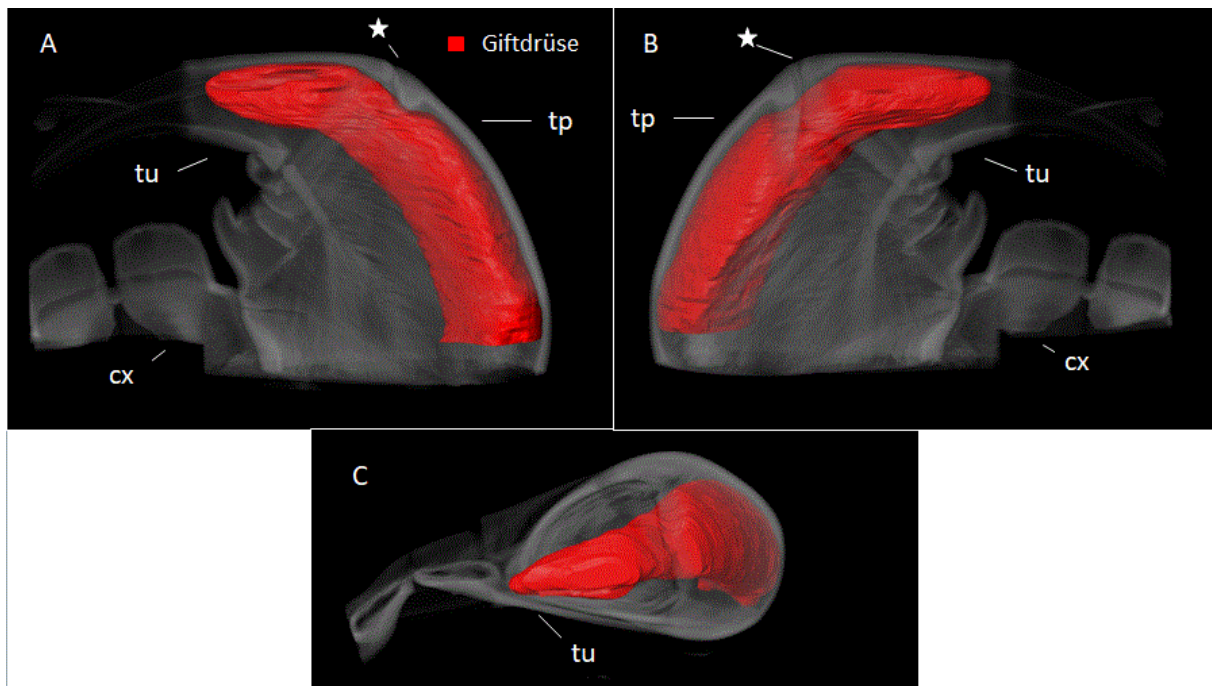


Abb. 24: Rechte Giftklaue. Form der Giftdrüse von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Anterioransicht. **cx** Coxosternit, **tp** Trochanteropraefemur, **tu** Tarsungulum, laterales Gelenk der Giftklaue (**Stern**). Die Giftdrüse reicht vom proximalen Drittel des Trochanteropraefemurs bis ins Tarsungulum.

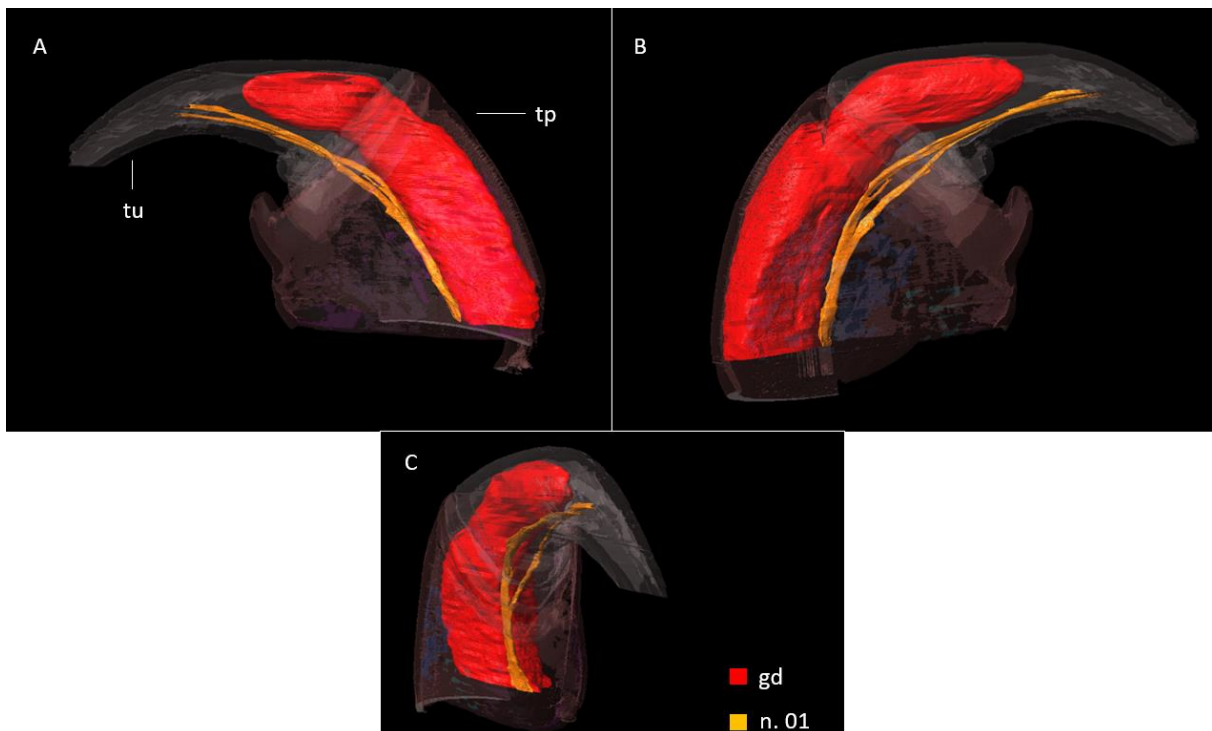


Abb. 25: Rechte Giftklaue. Form der Giftdrüse und Giftklauennerv von *Scolopendra morsitans*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Medialansicht. **gd** Giftdrüse, **n. 01** Nerv, **tp** Trochanteropraefemur, **tu** Tarsungulum.

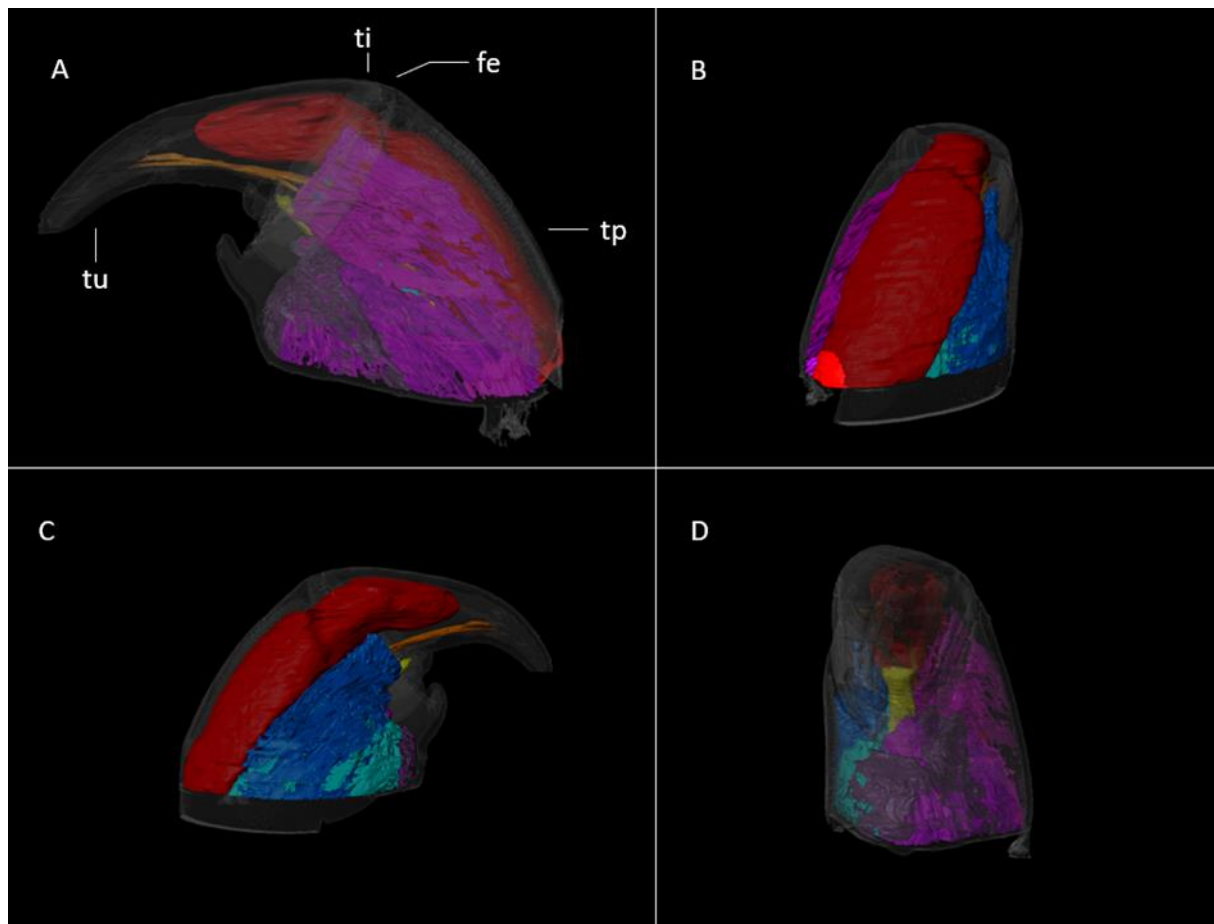


Abb. 26: Rekonstruierte Giftklaue von *Scolopendra morsitans*, wobei alle Muskeln eingeblendet sind. Man erkennt voluminöse Muskeln und kurze Telopoditelemente sowie eine große Giftdrüse. A) Dorsalansicht, B) Lateralansicht, C) Ventralansicht, D) Medialansicht. **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. Die Giftdrüse wird in Rot hervorgehoben.

4.2.1 Tabelle *Scolopendra morsitans*

Name	Ursprung	Ansatz	Anzahl Muskelbündel
M. 01	Trochanteroprefemur	Sehne	35
M. 02	Trochanteroprefemur	Sehne	40
M. 03	Trochanteroprefemur	Tarsungulum	3
M. 04	Trochanteroprefemur	Tarsungulum	3
M. 05	Trochanteroprefemur	Femur	2

Tabelle 3: Muskeln in einer Giftklaue von *Scolopendra morsitans*

4.3 *Craterostigma tasmanianus*

Am Coxosternit sind anterior ausgeprägte Zähne vorhanden (Abb. 27). Der Trochanteroprefemur ist länger als breit und trägt an der medialen Seite ebenso Zähne (Abb. 27). Femur und Tibia sind kürzer als breit (Abb. 27). Aufgrund einer gut

erkennbaren Suture (Abb. 27) erkennt man die Zweiteilung (Tarsus und Ungulum) des Tarsungulums (Abb. 27).

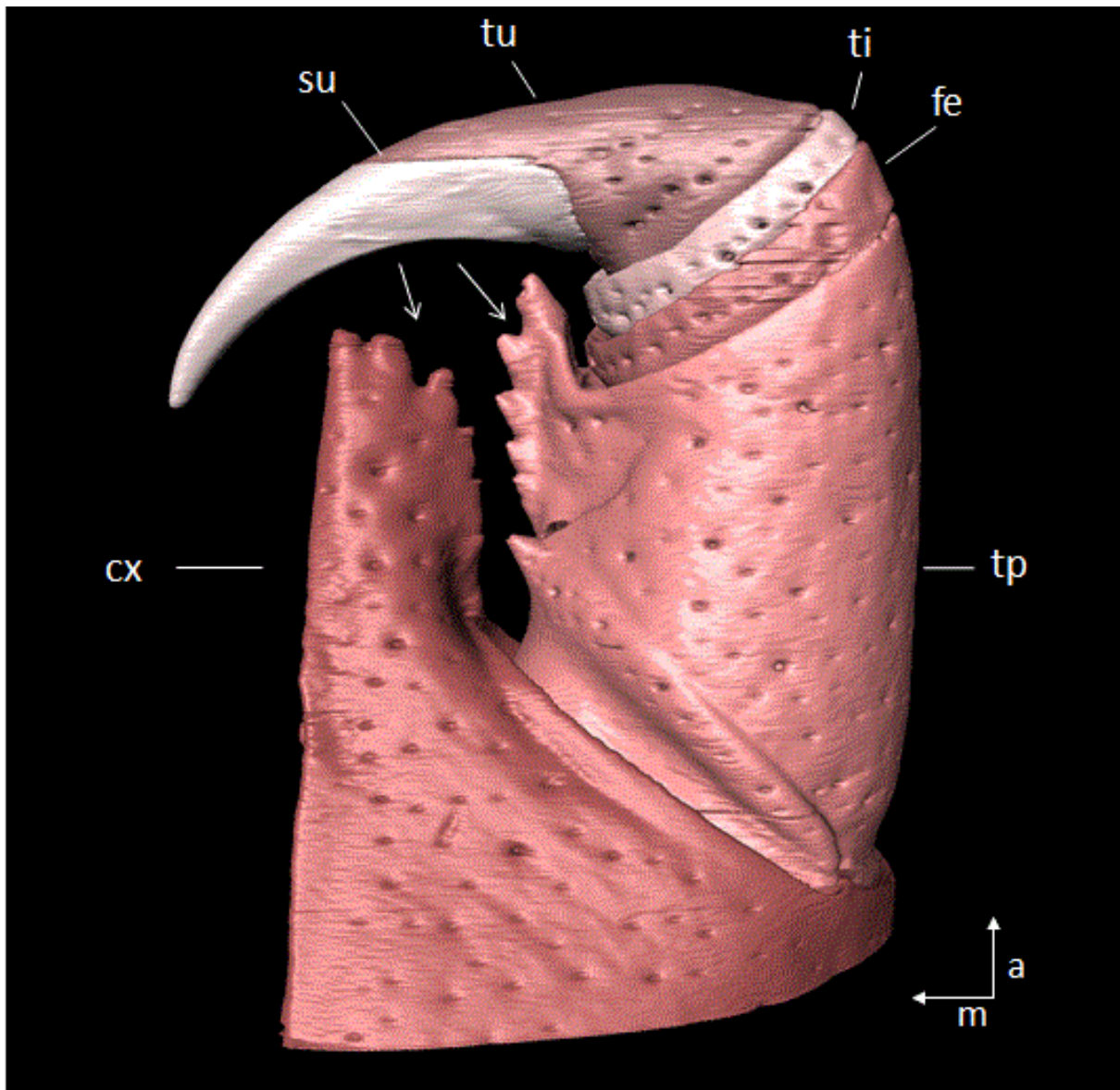


Abb. 27: Linke Giftklaue von *Craterostigma tasmanianus* (Ventralansicht). **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **su** Suture, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. Zähne am anterioren Rand des Coxosternit und am medialen Rand des Trochanteroprefemur (**Pfeile**). Anhand der Suture erkennt man die beiden verschmolzenen Elemente Tarsus und Ungulum (Tarsungulum).

Die Krallensehne von *Craterostigma tasmanianus* besitzt proximal eine dorsoventral lanzettliche, eher schmale Form (Abb. 28, C). Im weiteren Verlauf Richtung distal nimmt ihre Breite dorsoventral ab, vergrößert sich jedoch mediolateral (Abb. 28). An ihrem Ansatzpunkt, dem proximalen medialen Rand des Tarsungulums, besitzt sie eine dorsoventral lanzettliche Form (Abb. 28).

Muskel 01 entspringt an der dorsalen Seite im proximalen Drittel des Trochanteropräfemurs und setzt an der Krallensehne, auf Höhe des Femurs, an (Abb. 29, A). Sein Antagonist Muskel 02 liegt ventral, entspringt am ventralen proximalen Rand des Trochanteropräfemur und setzt ebenso auf Höhe des Femurs an die Krallensehne an (Abb. 29, B). Muskel 01 weist 14 Muskelbündel auf und ist etwas schwächer ausgeprägt als sein Antagonist Muskel 02, welcher 34 Muskelbündel besitzt. Diese Muskeln ermöglichen eine Beugung der gesamten Giftklaue. Muskel 03, bestehend aus 28 Muskelbündeln, entspringt dorsal im mittleren Drittel des Trochanteropräfemurs (Abb. 30, A) und setzt am proximalen medialen Rand des Tarsungulums an (Abb. 30, A). Sein ventral gelegener Antagonist Muskel 04 besitzt 14 Muskelbündeln (Abb. 30, B), entspringt ebenso im mittleren Drittel des Trochanteropräfemurs und setzt ventral am medialen proximalen Rand des Tarsungulums an (Abb. 30). Die Muskeln 03 und 04 sind für die Bewegung des Tarsungulums nach medial zuständig. Bei *C. tasmanianus* setzen am Femur und an der Tibia keine Muskeln an. Im Coxosternit entspringt auf dorsaler Seite Muskel 06, welcher an der Krallensehne im distalen Drittel des Trochanteropräfemurs ansetzt und aus 40 Muskelbündeln besteht (Abb. 31, A). Ventral liegt sein Antagonist Muskel 07, welcher aus 23 Muskelbündeln besteht und im proximalen Drittel des Trochanteropräfemurs an der Krallensehne ansetzt (Abb. 31, B). Außerdem entspringen im Coxosternit die Muskeln 08 und 09. Muskel 08 setzt dorsal am proximalen Rand des Trochanteropräfemurs an (Abb. 32, A). Muskel 09 hat seinen Ursprung ebenso im Coxosternit und setzt am proximalen Rand des Trochanteropräfemurs an (Abb. 32, B). Muskel 09 besitzt 44 Muskelbündel, Muskel 08 verfügt über 41 Muskelbündel. Diese mächtigen Muskeln sind möglicherweise dafür verantwortlich, den Telopodit auf- und abwärts zu bewegen.

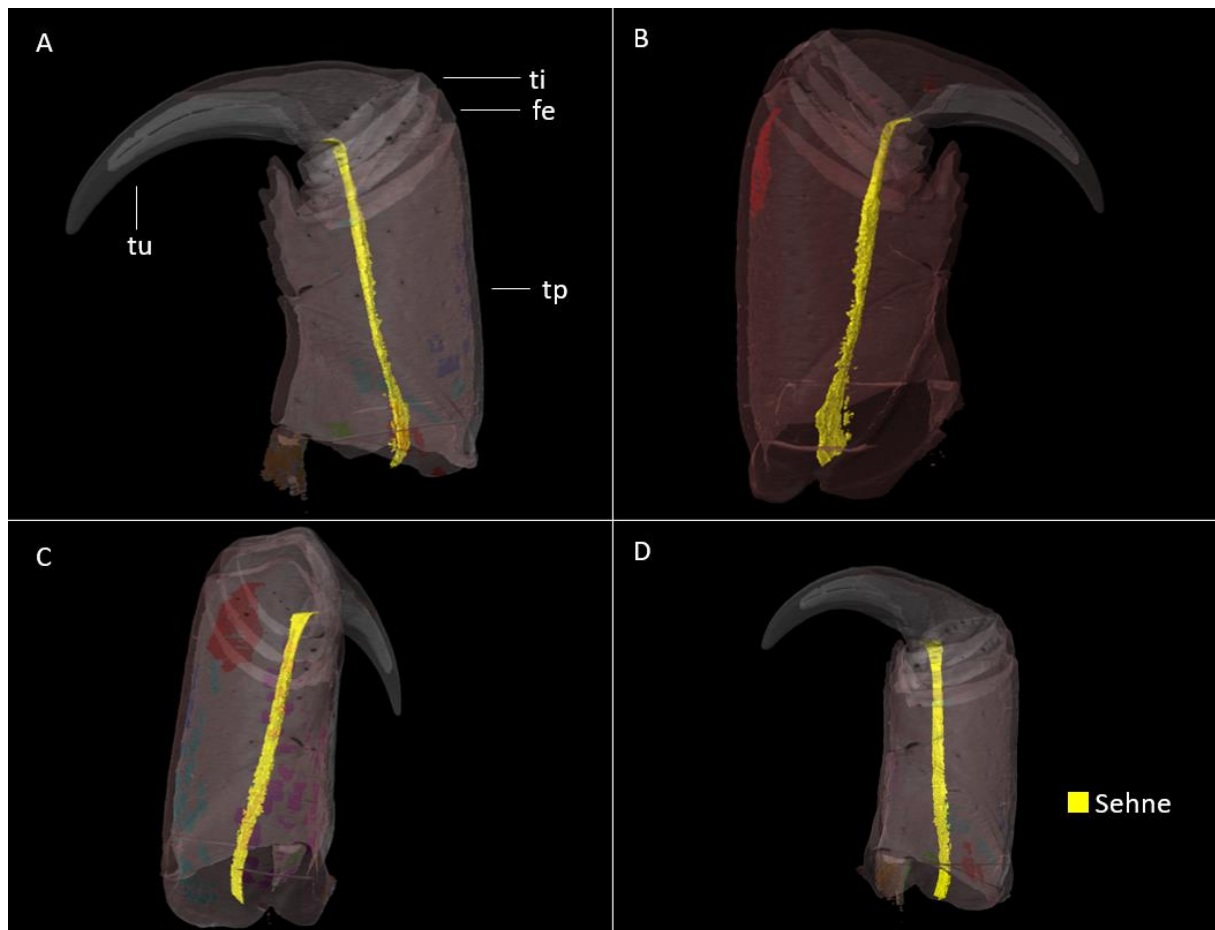


Abb. 28: Linke Giftklaue. Verlauf und Form der Sehne von *Craterostigma tasmanianus*. A) Ventralansicht, B) Dorsalansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. Die Sehne setzt am proximalen Rand des Tarsungulums an und ist wichtig für die Flexion der Giftklaue. An ihr setzen mehrere Muskeln an.

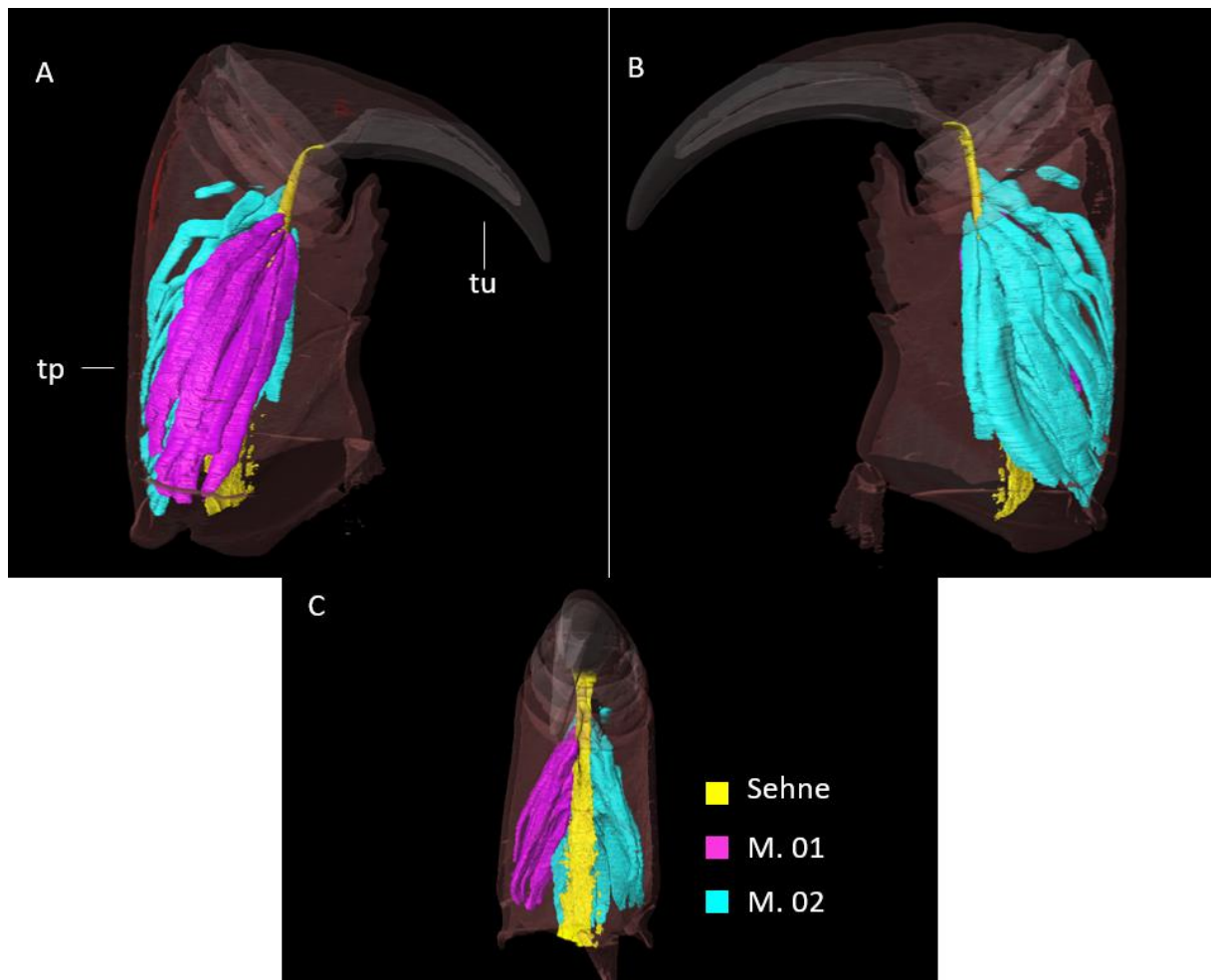


Abb. 29: Linke Giftklaue. Muskel 01, Muskel 02 und deren Ansatz an der Krallensehne von *Craterostigma tasmanianus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Medialansicht. **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum, **M. 01** Muskel 01, **M. 02** Muskel 02. M. 01 und M. 02 entspringen im Trochanteroprefemur und setzen an der Sehne an. Sie spielen eine wichtige Rolle bei der Flexion der Giftklaue. Zwischen ihnen würde die Giftdrüse liegen, welche in dieser Abbildung ausgeblendet wurde.

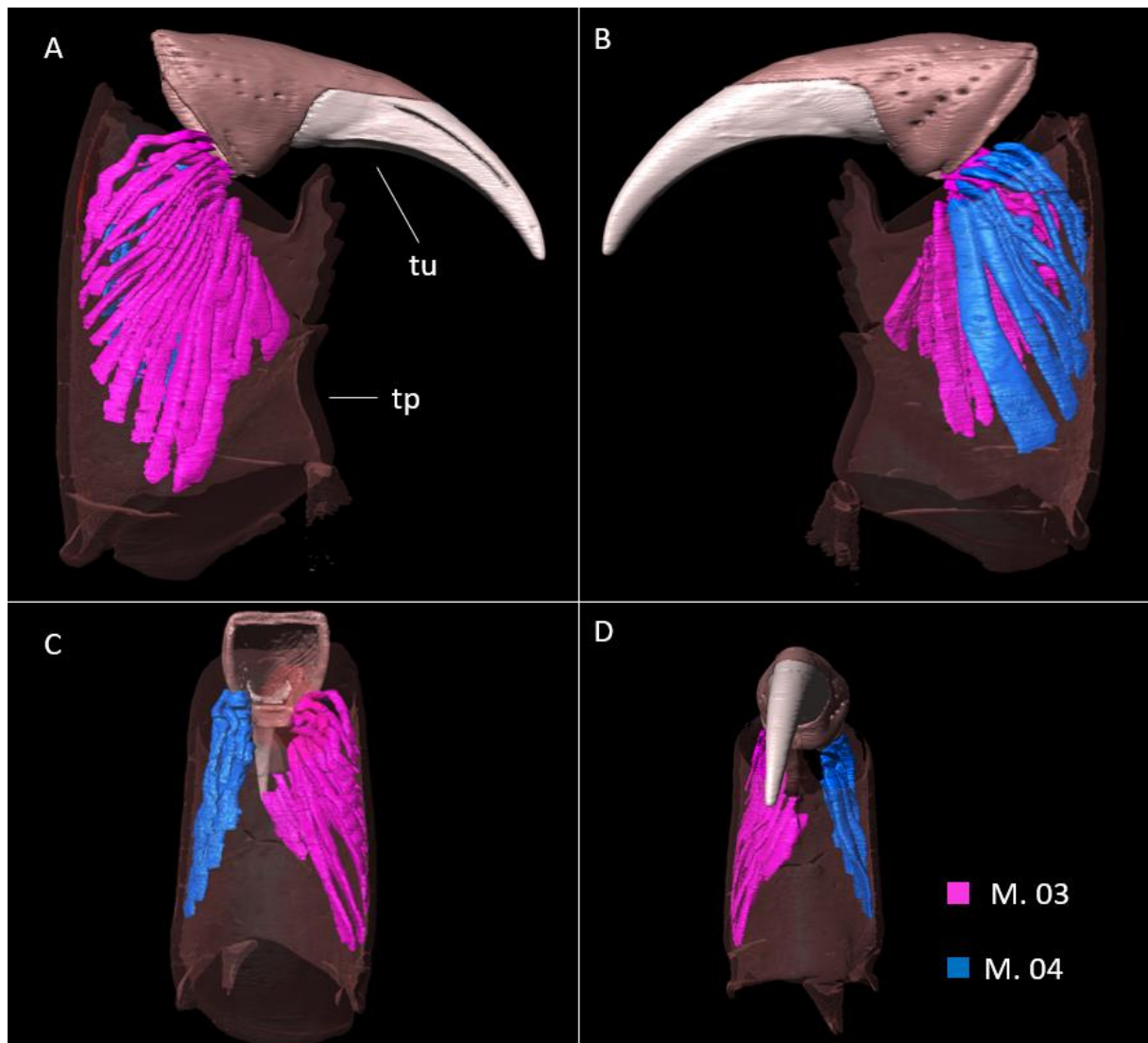


Abb. 30: Linke Giftklaue. Die Ursprünge des Muskels 03 und Muskels 04 von *Craterostigma tasmanianus* im Trochanteroprä Femur sowie deren Ansätze am proximalen medialen Rand des Tarsungulums. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **tp Trochanteroprä Femur, **tu** Tarsungulum, **M. 03** Muskel 03, **M. 04** Muskel 04. M. 03 und M. 04 setzen am proximalen Rand des Tarsungulums an und sind zuständig für die Flexion des Tarsungulums nach medial.**

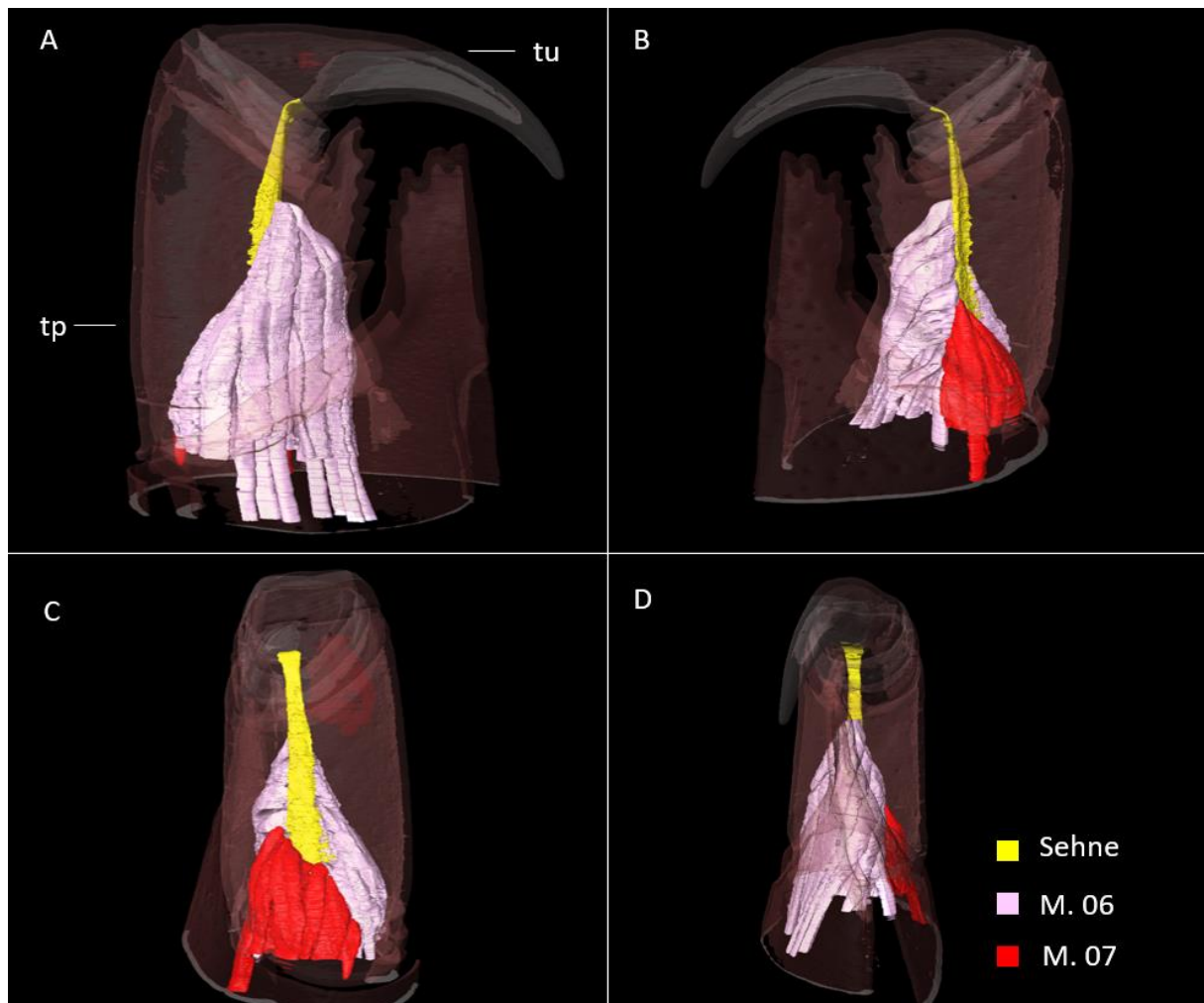


Abb. 31: Linke Giftklaue. Ursprünge des Muskels 06 und 07 aus dem Coxosternit sowie deren Ansätze an der Sehne im Trochanteroprefemur von *Craterostigma tasmanianus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum, **M. 06** Muskel 06, **M. 07** Muskel 07.

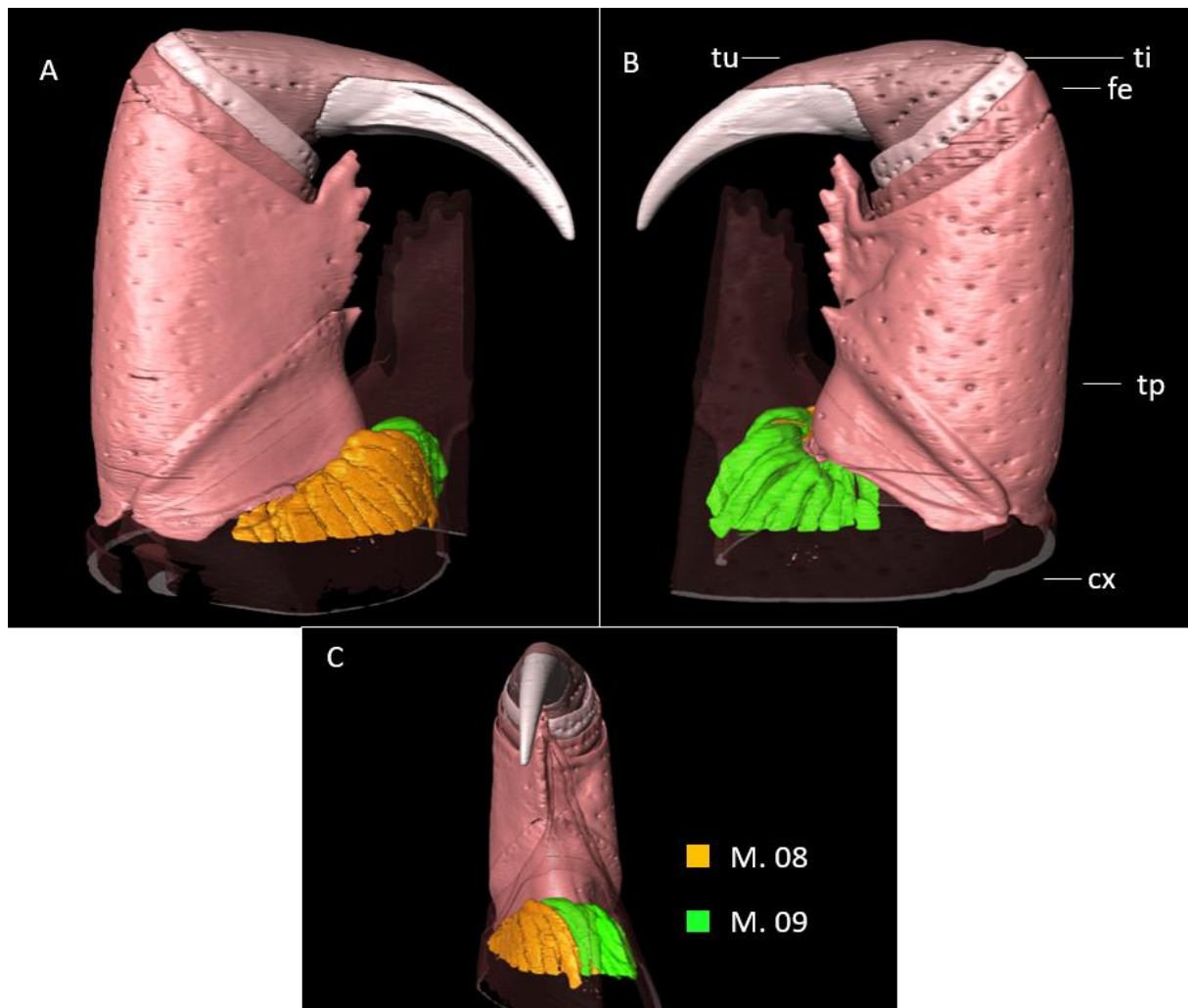


Abb. 32: Linke Giftklaue. Ansatzpunkte von Muskel 08 und Muskel 09 am Trochanteroprefemur der Giftklaue von *Craterostigma tasmanianus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Medialansicht. **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. **M. 08** Muskel 08, **M. 09** Muskel 09. Die Muskeln M. 08 und M. 09 entspringen im Coxosternit und setzen an der Grenze zum Trochanteroprefemur an.

Die Giftdrüse von *C. tasmanianus* reicht vom distalen Drittel des Trochanteroprefemurs bis ins Tarsungulum (Abb. 33). Sie entspringt im distalen Bereich des Trochanteroprefemurs und weist bis zum proximalen Bereich des Tarsungulums im Querschnitt eine nahezu ovale Form auf. Im weiteren Verlauf verändert sich ihre Form. Sie wird auf Höhe des Tarsungulums mediolateral lanzettlich (Abb. 33, 34). Proximal, im Bereich des Trochanteroprefemurs, hat die Giftdrüse einen geringen Durchmesser, welcher aber Richtung distal größer wird (Abb. 33, A, C.). Im distalen Drittel wird sie wieder dünner. Die Calyx befindet sich im distalen Bereich des Tarsungulums (Abb. 34). Medial neben der Giftdrüse befindet sich ein Nerv, welcher sich auf Höhe des proximalen Randes des Tarsungulums aufteilt und weiter Richtung distal zieht (Abb. 33, D).

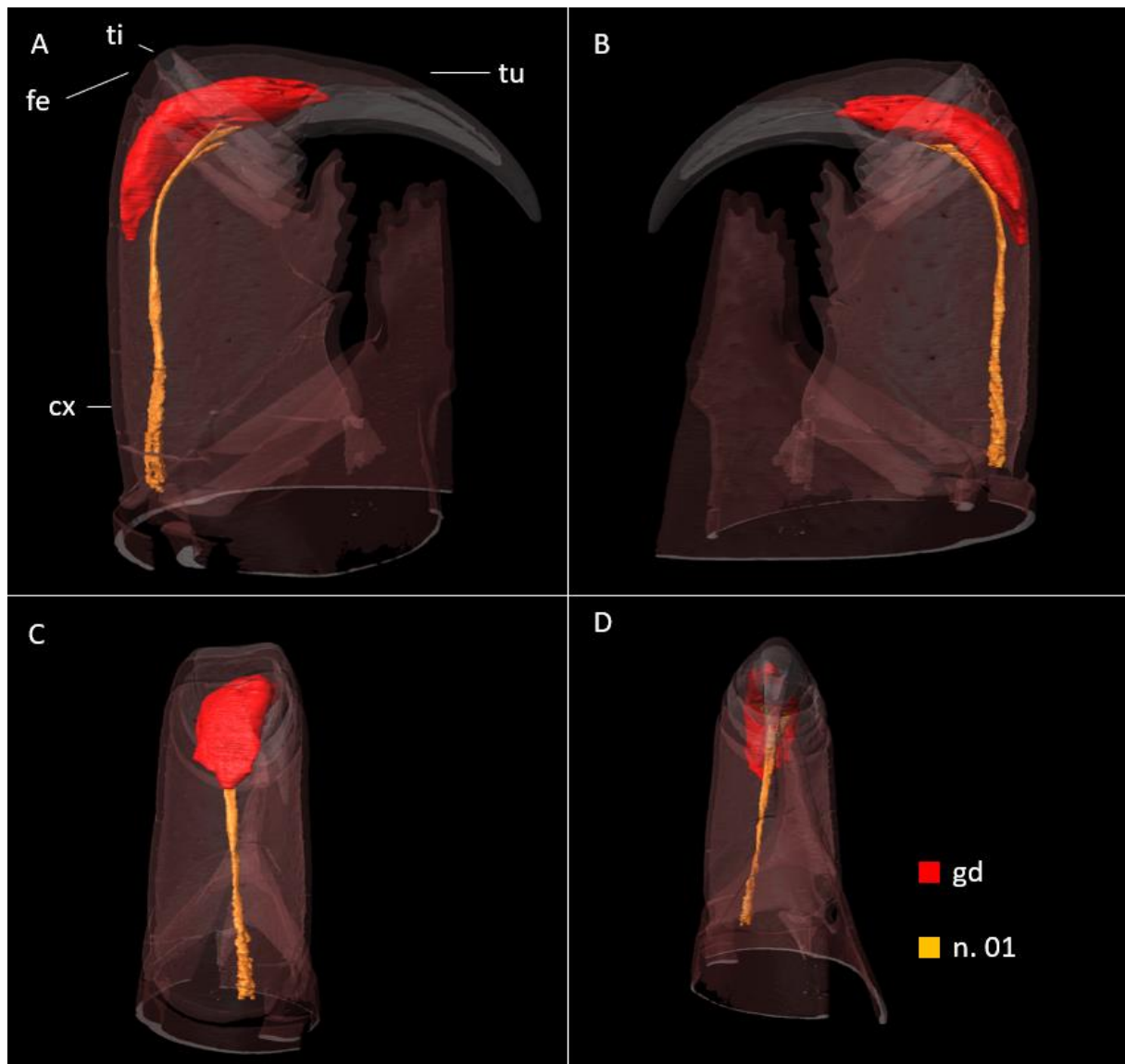


Abb. 33: Linke Giftklaue. Form der Giftdrüse und Verlauf des Giftklauennervs von *Craterostigma tasmanianus*. A) Dorsalansicht, B) Ventralansicht, C) Lateralansicht, D) Medialansicht. **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **gd** Giftdrüse, **n. 01** Nerv, **ti** Tibia, **tp** Trochanteropräfemur, **tu** Tarsungulum. Die Giftdrüse erstreckt sich erst ab dem proximalen Drittel des Trochanteropräfemurs und reicht bis ins Tarsungulum.

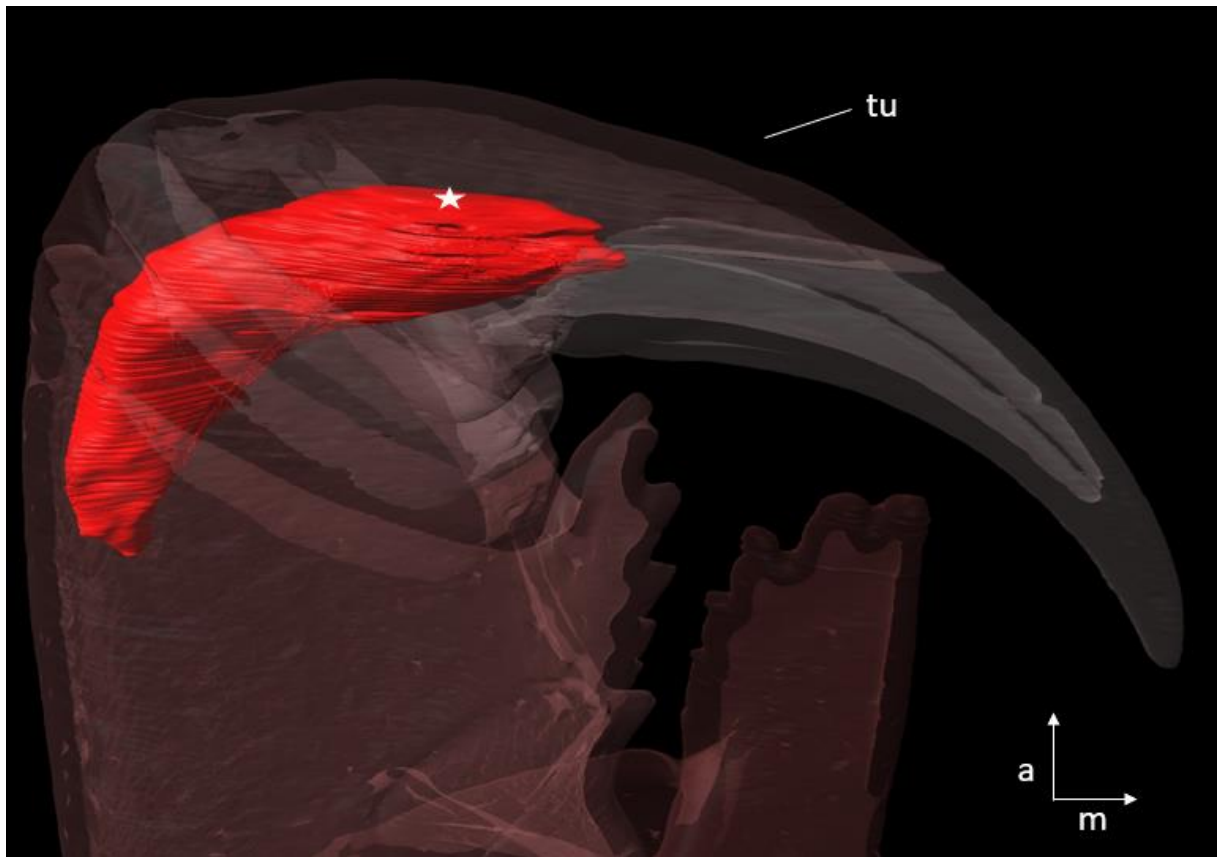


Abb. 34: Linke Giftklaue. Dorsalansicht der linken Giftklaue mit Giftdrüse und der Austrittspore am Ende des Calyx von *Craterostigma tasmanianus*. tu Tarsungulum, Austrittspore (Stern).

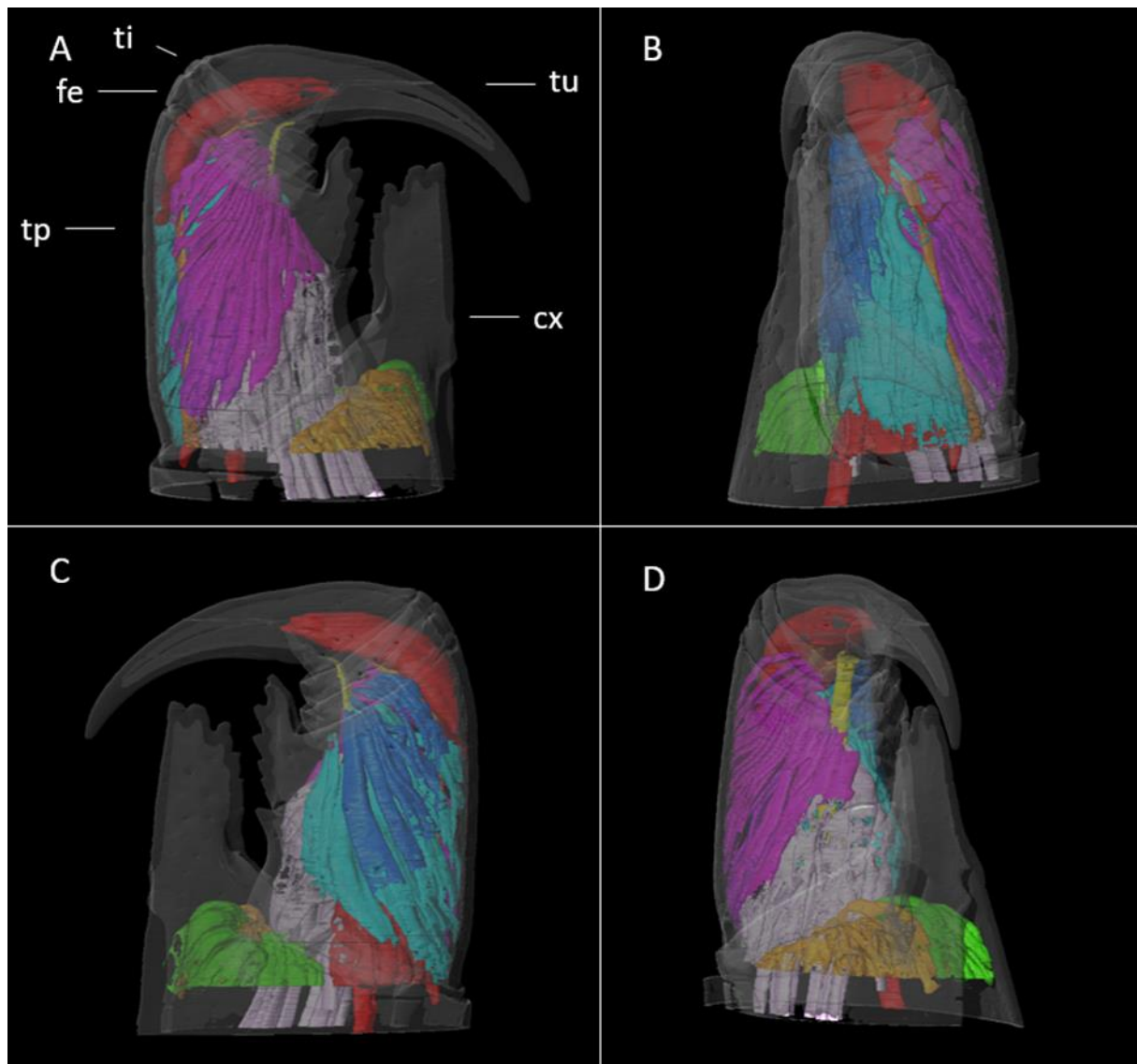


Abb. 35: Rekonstruierte Giftklaue von *Craterostigma tasmanianus*, wobei alle Muskeln eingeblendet sind. Man erkennt lange Telopoditelemente, differenzierte Muskulatur und eine weniger stark ausgeprägte Giftdrüse. A) Dorsalansicht, B) Lateralansicht, C) Ventralansicht, D) Medialansicht. **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. Die Giftdrüse wird in Rot hervorgehoben.

4.3.1 Tabelle *Craterostigma tasmanianus*

Name	Ursprung	Ansatz	Anzahl Muskelbündel
M. 01	Trochanteroprä Femur (dorsal)	Sehne	14
M. 02	Trochanteroprä Femur (ventral)	Sehne	34
M. 03	Trochanteroprä Femur (dorsal)	Tarsungulum	28
M. 04	Trochanteroprä Femur (ventral)	Tarsungulum	14
M. 06	Coxosternit (dorsal)	Sehne	40
M. 07	Coxosternit (ventral)	Sehne	23
M. 08	Coxosternit (dorsal)	Trochanteroprä Femur	41
M. 09	Coxosternit (ventral)	Trochanteroprä Femur	44

Tabelle 4: Muskeln in einer Giftklaue von *Craterostigma tasmanianus*

5 Diskussion

Die Giftklaue der Chilopoda war ursprünglich ein Laufbein, welches aus den sechs Podomeren Coxa, Trochanter, Prä Femur, Femur, Tibia und Tarsus bestand (Minelli & Koch, 2011). Im Laufe der Evolution evolvierten die Chilopoda dieses Laufbein in einen giftinjizierenden Anhang (Dugon et al., 2012). Generell weisen die Giftklauen der untersuchten Arten folgenden Aufbau auf: Coxosternit, Trochanteroprä Femur, Femur, Tibia, Tarsungulum (Rosenberg, 2009; Haug et al., 2014; Züger, 2024). Die Muskeln innerhalb der Giftklaue sind Flexoren der einzelnen Telopoditglieder und im Grunde genommen wie im Laufbeintelopodit geschichtet (Rilling, 1968). Die Extension der Telopoditelemente geschieht durch die Steigerung des Hämolymphturks.

5.1 Morphologie der Telopoditelemente

Die Form der Giftklaue spielt eine essenzielle Rolle beim Fangen potenzieller Beute und bei der Verteidigung (Manton, 1965; Ernst & Rosenberg, 2003; Züger, 2024). Aufgrund der sichelartigen Form und dem spitzen Ende des Tarsungulums ist es Hundertfüßern möglich, Feinde beziehungsweise Beute zu attackieren (Rosenberg, 2009; Maruzzo & Bonato, 2013; Haug et al., 2014). Die Spitze der Giftklaue dringt in

ein anderes Lebewesen ein, um anschließend das Gift über die Öffnung des Giftkanals zu injizieren (Abb. 5, B) (Ernst & Rosenberg, 2003). Morphologisch unterscheiden sich die Giftklauen der untersuchten Arten in diversen Merkmalen, die Grundelemente sind jedoch allesamt dieselben. Am Coxosternit, dem proximalen Teil, sind bei *Lithobius forficatus* anterior fünf Zähne (Abb. 5, A) und der Porodont vorhanden. Bei *Craterostigma tasmanianus*, welche in Relation zum Körper die größten Giftklauen besitzt (Manton, 1965), befinden sich am Coxosternit zwei gezackte mediane Vorsprünge (Abb. 25), ähnlich wie bei manchen Arten der Scolopendromorpha (Dohle, 1990). Der distale Teil, der Telopodit, setzt sich aus vier Elementen zusammen. In allen untersuchten Arten ist das proximalste Glied, der Trochanteroprä Femur, länger als breit. Der Trochanteroprä Femur von *Scolopendra morsitans* (Abb. 19, A) besitzt medial einen Fortsatz. Bei *Craterostigma tasmanianus* befindet sich ebenso medial ein gezackter Fortsatz (Abb. 27). Verglichen mit dem Trochanteroprä Femur von *Lithobius forficatus* fehlt bei dieser Art ein derartiger Auswuchs (Abb. 5). Femur und Tibia sind bei allen untersuchten Arten breiter als lang ausgebildet. Bei *L. forficatus* und *C. tasmanianus* sind diese beiden Podomere ringartig ausgebildet und durchgehend geschlossen (Rilling, 1968; Züger, 2023; Dohle, 1990; Haug et al., 2014). Femur und Tibia sind bei *S. morsitans* hingegen nicht geschlossen, beziehungsweise ringartig vorhanden (Dohle, 1990; Haug et al., 2014). Hier grenzt an der lateralen Seite der Giftklaue der Trochanteroprä Femur an das Tarsungulum (Haug et al., 2014). Das Tarsungulum ist ein Verschmelzungsprodukt aus Prä tarsus und Tarsus (Rosenberg, 2009; Maruzzo & Bonato, 2013; Haug et al., 2014; Züger et al., 2024) und bei den untersuchten Arten proximal noch so breit wie die Tibia. Es wird distal jedoch schnell schmaler, ehe es distal spitz ausläuft. Beim Tarsungulum von *C. tasmanianus* ist eine feine Suture vorhanden (Abb. 27), was darauf hinweist, dass dieses Podomer aus zwei Elementen zusammengesetzt ist (Züger et al., 2024). Bei Phylactometria, hierzu zählen *S. morsitans* und *C. tasmanianus*, ist keine Naht vorhanden. Vertreter der Lithobiomorpha und Craterostigmomorpha besitzen zwischen allen Telopoditelementen zwei laterale Gelenke (Haug et al., 2014). Vertreter der Epimorpha (Scolopendromorpha und Geophilomorpha) besitzen lediglich ein Gelenk an deren Giftklaue, welches lateral lokalisiert ist (Züger, 2024; Haug et al., 2014). In diesem Fall sind die Gelenke zu einem einzigen verschmolzen, was den Bewegungsradius der Giftklaue der Epimorpha einschränkt. Eine Ausnahme bildet

dabei *Cryptops*, jedoch wurde diese Gattung nicht in dieser Arbeit untersucht (Haug et al., 2014). Die einzelnen Telopoditelemente sind bei Lithobiomorpha länger als bei Scolopendromorpha (Haug et al., 2014; Verhoeff, 1904) - die Giftklauen der Craterostigmomorpha ähneln einer Mischung der beiden zuvor genannten (Dohle, 1990; Züger et al. 2024). Außerdem ist festzustellen, dass *Scolopendra morsitans* zahlenmäßig weniger Muskeln im Telopodit besitzt als *L. forficatus* oder *C. tasmanianus*, das Volumen der Muskeln von *S. morsitans* jedoch größer ist.

5.2 Morphologie der Krallensehne

Die untersuchten Arten verfügen allesamt über eine markante Sehne innerhalb der Giftklaue, welche medial liegt und aus dem Coxosternit bis zum proximalen Rand des Tarsungulums zieht. Eine derartige lange Krallensehne, an welcher Muskeln ansetzen, ist auch in Laufbeinen vorhanden (Rilling, 1968). An dieser Sehne setzen in der Giftklaue viele Muskeln an, wodurch sie maßgeblich an der Bewegung des Telopodits bzw. des Tarsungulums beteiligt ist. Bei *Lithobius forficatus* ist die Sehne vom Ursprung bis zum Ansatz schmal und dorsoventral lanzettlich geformt (Abb. 36, B). Rilling (1968) visualisierte die Sehne von *L. forficatus* bereits (Abb. 41) anhand von histologischen Schnitten und stellte den Ansatzpunkt am Tarsungulum dar. Die Sehne bei *Scolopendra morsitans* und *Craterostigmus tasmanianus* weist proximal eine schmale, dorsoventral lanzettliche Form auf. Ihre Form verändert sich jedoch im Verlauf nach distal, verliert dorsoventral an Breite und wird mediolateral größer. An den jeweiligen Ansätzen am proximalen Teil des Tarsungulums weist die Sehne eine kompakte, dicke Form auf. Bei *Lithobius forficatus* setzen 55 Muskelbündel an der Sehne an. Bei *Scolopendra morsitans* 75 und bei *Craterostigmus tasmanianus* sogar 111 Muskelbündel. Die Aufgabe der Sehne liegt darin, die Kontraktion, welche von den Muskeln erzeugt wird, zu übertragen und somit die Flexion der Giftklaue zu ermöglichen (Abb. 44).

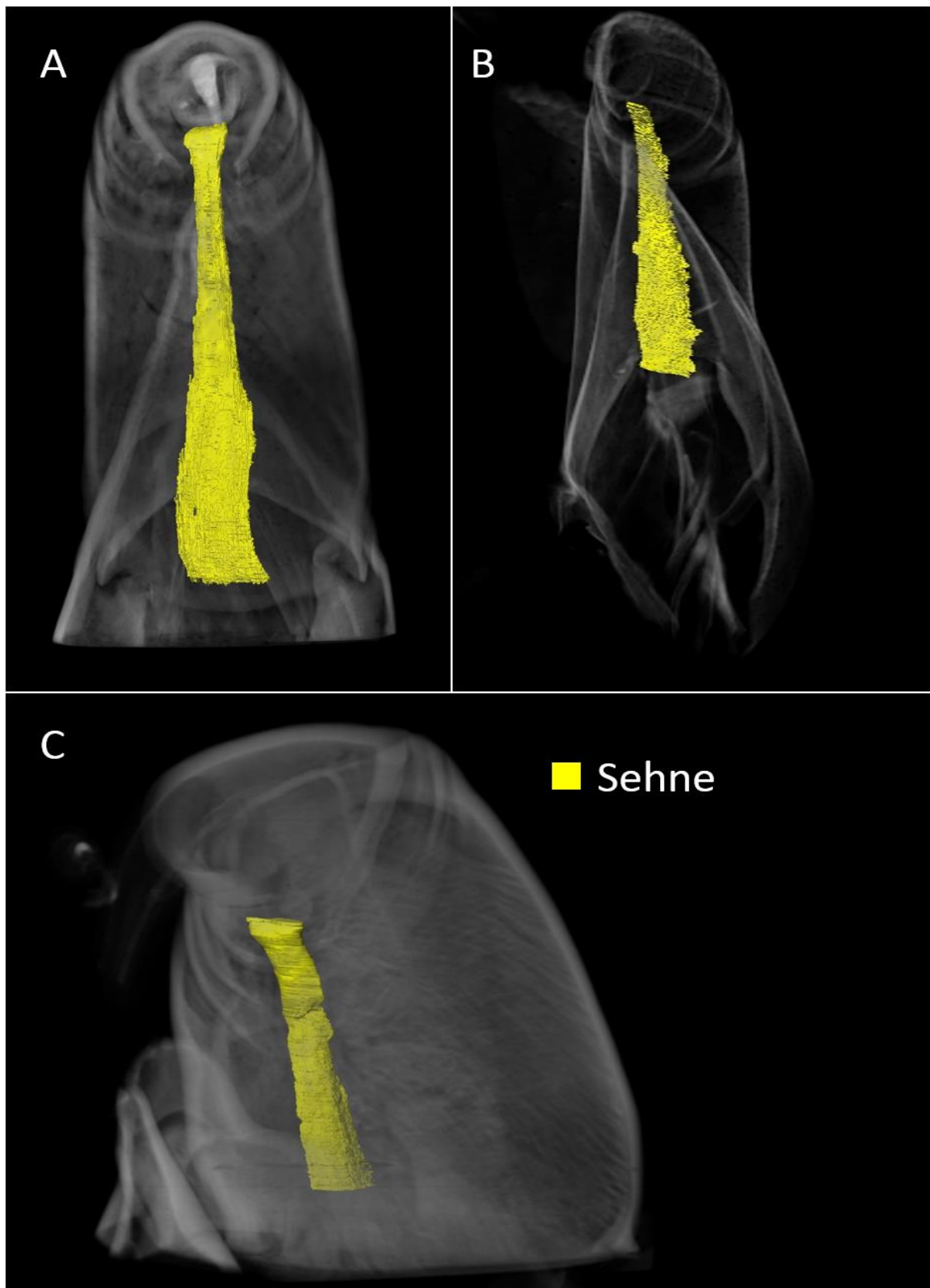


Abb. 36: Vergleich der Sehnen (Medialansicht). Ansatzpunkte der Sehne sind in allen Exemplaren am proximalen Rand des Tarsungulums. A) *Craterostigma tasmanianus*, B) *Lithobius forficatus*, C) *Scolopendra morsitans*. Die Sehnen weisen in allen untersuchten Arten robuste Formen auf. An ihnen setzen viele verschiedene Muskeln an, wodurch sie unentbehrlich für die Flexion der Giftklaue sind.

5.3 Morphologie achsensymmetrischer Agonisten und Antagonisten

Im Coxosternit entspringen die Muskeln 06 und 07 achsensymmetrisch und setzen an der Krallensehne an. Dies ist bei *Lithobius forficatus* (Rilling, 1968), wie auch bei *Craterostigma tasmanianus* der Fall. Bei *Scolopendra morsitans* stand das Coxosternit für eine Rekonstruktion leider nicht zur Verfügung, was eine Bewertung dieses Merkmals nicht möglich macht. Bei *C. tasmanianus* (Abb. 31) sind diese Muskeln stärker ausgeprägt und in einer größeren Anzahl als bei *L. forficatus* (Abb. 10) vorhanden. Dies könnte bedeuten, dass *Lithobius forficatus* mit weniger Kraft als *Craterostigma tasmanianus* auf seine Beute einwirken kann, welcher mit 40 (dorsal) beziehungsweise 23 (ventral) Muskelbündeln stark ausgeprägte Muskeln 06 und 07 besitzt. Diese Annahme lässt sich mit Hilfe der vorliegenden Forschungsergebnisse nicht unbedingt unterstreichen, da weitere Faktoren wie Cuticulaeigenschaften, etwaige Metalleinlagerungen (Züger et al., 2024) und Anzahl sowie funktionelle Eigenschaften der Muskeln eine ebenso wichtige Rolle spielen. Weiterhin sind im Coxosternit die Muskeln 08 sowie 09 lokalisiert und füllen dieses nahezu zur Gänze aus. Ihren Ansatz finden Muskeln 08 und 09 bei *L. forficatus* am proximalen Rand des Trochanteropräfemurs (Rilling, 1968). Dieselbe Anatomie tritt bei *C. tasmanianus* auf. Bei *L. forficatus* wie auch *C. tasmanianus* ist eine Vielzahl an Muskelbündeln dieser Muskeln vorhanden. Muskel 08 ist bei beiden Arten nahezu gleich stark ausgeprägt, da hier rund 40 Muskelbündel vorliegen. Muskel 09 ist bei *L. forficatus* mit 81 Muskelbündeln weitaus stärker ausgeprägt als bei *C. tasmanianus* (44 Muskelbündel). Aufgrund ihres Ursprungs im Coxosternit sind sie womöglich verantwortlich für das Ausführen von Hebebewegungen sowie Abduktion (Öffnen der gesamten Giftklaue) und Adduktion (Schließen der Giftklaue nach medial) der Giftklaue.

Die Muskeln 01 und 02, welche an der Krallensehne ansetzen, sind für die Flexion des Telopoditen zuständig (Abb. 44). Bei *Lithobius forficatus* wurde diese funktionelle Gruppe von Rilling (1968) als „mächtige Krallenmuskeln“ bezeichnet und erwähnt, dass diese Muskeln die Giftdrüse zwischen sich einschließen (Abb. 41). Die 3D-Rekonstruktionen zeigen, dass diese Muskeln nur bei *L. forficatus* (Abb. 16) und *S. morsitans* (Abb. 29) die Giftdrüse umschließen. Bei *C. tasmanianus* schließen die beiden Muskeln die Giftdrüse nicht ein, da diese weiter distal im Trochanteropräfemur liegt (Abb. 35, B). Diese Muskeln verfügen dorsal wie ventral über eine nahezu gleiche Anzahl an Muskelbündeln. Ihr großes Volumen und die

Anzahl an Muskelbündeln zeigen die Wichtigkeit dieses Muskels für das Beugen der Giftklaue nach medial (siehe Tabelle 2-4). *Scolopendra morsitans* und *Craterostigma tasmanianus* verfügen ebenfalls über große Muskeln 01 und 02, welche genauso achsensymmetrisch vorhanden sind. Es ist auffallend, dass sie bei *S. morsitans* kürzer als bei den beiden anderen untersuchten Arten sind (für Vergleiche siehe Tabelle 2-4). Bei allen untersuchten Arten ist der Muskel 02 (auf der ventralen Seite der Giftklaue) stärker ausgeprägt und besitzt deutlich mehr Muskelbündel als der dorsale Muskel 01. Muskeln 03 und 04, die am Tarsungulum ansetzen, liegen in allen drei Arten achsensymmetrisch vor. Diese wurden für *Lithobius forficatus* von Rilling (1968) als Muskel 191a beziehungsweise 191b beschrieben (Abb. 43). Verglichen mit der 3D-Rekonstruktion von *L. forficatus*, sieht man die Muskeln 03 bzw. 04, die dieselbe Funktionalität aufweisen (Abb. 8). Die einzelnen Muskelbündel setzen an der dorsalen beziehungsweise ventralen Seite des Trochanteropraefemurs an und reichen bis zum proximalen Rand des Tarsungulums. Diese funktionelle Gruppe ist bei *Scolopendra morsitans* gemessen am Volumen am stärksten ausgeprägt (Abb. 22, Abb. 38 C, F). Die Funktion dieser Muskeln liegt darin, das Tarsungulum nach medial zu beugen (Abb. 44). Durch Innervation dieser Muskelbündel neigt sich das letzte Telopoditelement Richtung medial. Mit Hilfe der Kontraktion der Muskeln 11 und 12, welche am proximalen Rand der Tibia ansetzen (Abb. 12), wird ebenso die Bewegung der Giftklaue Richtung medial unterstützt. Muskelbündel, die an der Tibia ansetzen, sind jedoch nur bei *L. forficatus* in geringer Anzahl vorhanden. Eine Erklärung hierfür wäre, dass die Muskeln M. 03 und M. 04 bei *S. morsitans*, aufgrund des größeren Volumens der Muskelbündel (Abb. 22), ausreichend Kontraktion erzeugen und somit keine zusätzlichen Muskeln für die Flexion benötigt werden. Bei *C. tasmanianus* wäre die größere Anzahl der Muskelbündel von M. 03 und M. 04 (Abb. 30), wodurch genügend Kontraktion für die Flexion erzeugt werden kann, eine Erklärung für fehlende Muskelbündel, die an der Tibia ansetzen. Die Intensität der Kontraktion wurde jedoch nicht untersucht.

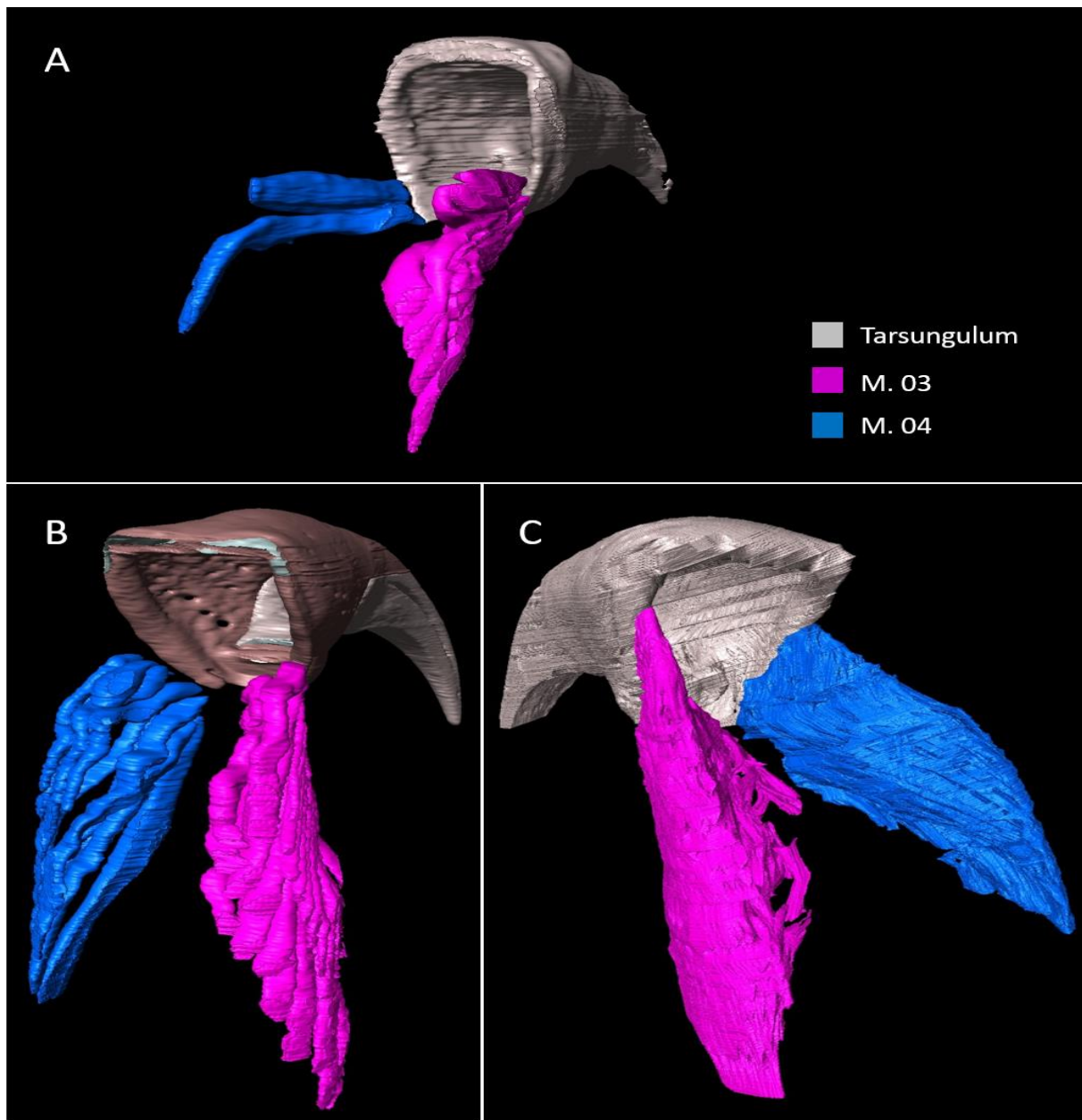


Abb. 37: Muskel 03, Muskel 04 sowie Tarsungulum der untersuchten Exemplare (Ansicht von dorsolateral). A) *Lithobius forficatus*, B) *Craterostigma tasmanianus*, C) *Scolopendra morsitans*. **M. 03** Muskel 03, **M. 04** Muskel 04. Die Muskeln setzen am proximalen Rand des Tarsungulums an und ermöglichen somit das Beugen der Giftklaue nach medial. Es liegen deutliche Unterschiede in Anzahl und Volumen der Muskelbündel zwischen den Arten vor.

5.4 Morphologie weiterer Muskeln

Muskel 05 dient als dorsaler Flexor des Femurs. Dieser Muskel ist nur bei *S. morsitans* und *L. forficatus* lediglich auf der dorsalen Seite vorhanden. Bei *S. morsitans* entspringt der Muskel proximal am Trochanteropräfemur und setzt am proximalen Rand des Femurs an (Abb. 23). Bei *L. forficatus* hingegen entspringt der Muskel im ersten Drittel des Trochanteropräfemurs, setzt jedoch am proximalen Rand des Femurs an (Abb. 9). Rilling (1968) hat den dorsalen Beuger des Femurs

mit Ursprung am Trochanteroprä Femur als Muskel 187b beziehungsweise c beschrieben (Abb. 43). Der ventrale Beuger des Femurs, Muskel 10, ist bei den untersuchten Arten nur bei *L. forficatus* vorhanden. Er hat seinen Ursprung im Coxosternit und setzt am ventralen proximalen Rand des Femurs an (Abb. 11). Rilling (1968) beschrieb einen langen ventralen Beuger des Femurs, welchen er als Muskel 188 benannte (Abb. 41). Muskel 13 ist nur bei *L. forficatus* vorhanden. Dieser Muskel, von Rilling (1968) als eigenartig beschrieben, zieht am proximalen Rand des Trochanteroprä Femurs von der ventralen zur dorsalen Seite (Abb. 14). Im Vergleich erkennt man die funktionelle Ähnlichkeit in Abb. 41 bzw. 42 (Muskel 186 sensu Rilling 1968) und in Abb. 13. Da Streckmuskeln in der gesamten Giftklaue fehlen, spielt dieser Muskel womöglich eine wichtige Rolle beim Auseinanderspreizen der Telopoditglieder. Durch Kontraktion dieses Muskels steigt womöglich der Binnendruck in der Giftklaue, was das Spreizen der einzelnen Glieder aufgrund des gesteigerten Hämolymphtdrucks im Telopodit erleichtert (Rilling, 1968).

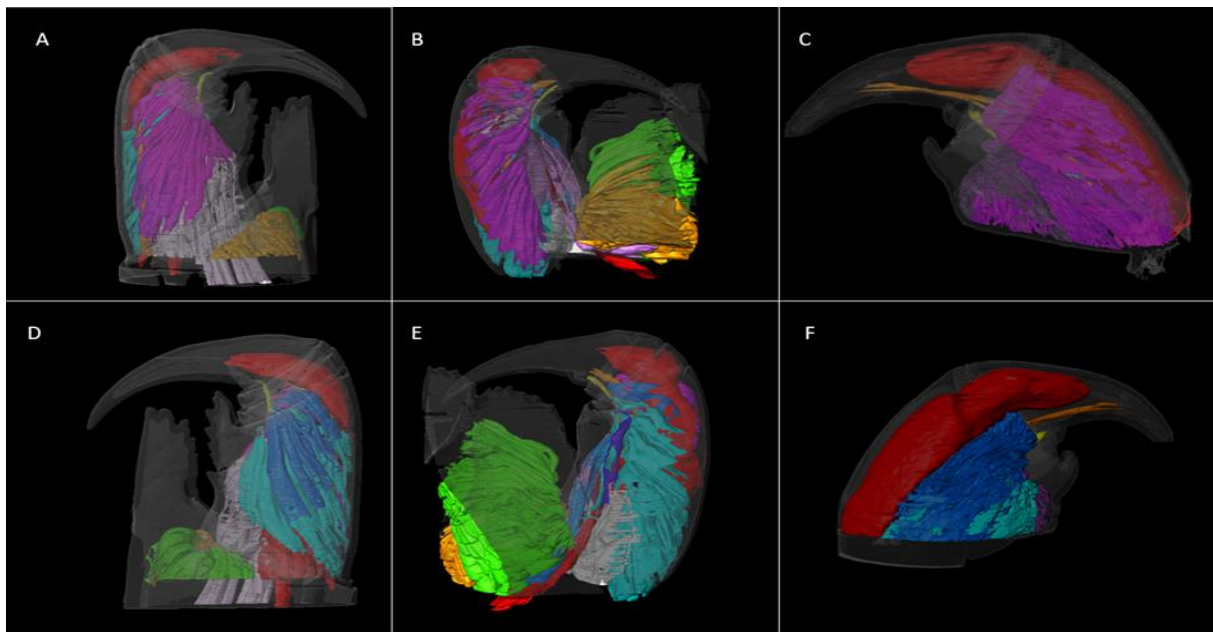


Abb. 38: Rekonstruierte Giftklauen der untersuchten Arten im Vergleich. Dorsalansichten A-C, Ventralansichten D-F: *Craterostigma tasmanianus* A,D; *Lithobius forficatus* B,E; *Scolopendra morsitans* C,F.

5.5 Morphologie der Giftdrüse

Die Giftdrüsen der Chilopoda bestehen aus mehreren sekretorischen Vier-Zell-Einheiten, die den epidermalen Drüsen entsprechen (Rosenberg et al., 2011; Schendel et al., 2024; Undheim et al., 2015). Diese Vier-Zell-Einheiten bestehen aus einer Kanalzelle, einer gewölbten Zwischenzelle und zwei Sekretionszellen. Innerhalb jeder vierzelligen Drüseneinheit geben die Sekretionszellen ihre Sekrete in den Drüsenkanal ab, welcher unter anderem von Zwischen- und Kanalzelle gebildet

wird. Der Großteil des Sekrets wird von der Typ-2-Sekretionszelle produziert, wobei sie von der kleineren Typ-1-Sekretionszelle unterstützt wird (Schendel et al., 2024). Die Giftdrüse von *Scolopendra morsitans* ist stark ausgeprägt, entspringt proximal im Trochanteroprä Femur und endet im ersten Drittel des Tarsungulums. Sie nimmt viel Volumen der Giftklaue in Anspruch (Abb. 42, C). Außerdem weist sie im Querschnitt eine runde Form auf, welche im Bereich der Tibia mediolateral lanzettlich wird. Die Giftdrüse von *Lithobius forficatus* ist im proximalen Bereich des Trochanteroprä Femurs erkennbar und weist im Querschnitt eine runde Form auf. Im Bereich der Tibia ändert sie ihre Form und wird mediolateral lanzettlich. Die Giftdrüsen dieser beiden Arten sind annähernd gleich groß. Die Form und Größe der Giftdrüse von *Lithobius forficatus* wurde bereits von Rilling (1968) und Schendel et al. (2024) beschrieben und abgebildet (Abb. 41, Abb. 42, A, Abb. 5, B). Vergleicht man Ursprung, Ansatz und Form der Giftdrüse, erkennt man Übereinstimmungen mit der 3D-Rekonstruktion (Abb. 41, Abb. 42, A, Abb. 5, B). Die Giftdrüse von *Craterostigma tasmanianus* dehnt sich erst ab dem distalen Drittel des Trochanteroprä Femurs aus und ist um einiges kleiner als bei *Scolopendra morsitans* und *Lithobius forficatus*. Sie ist im Querschnitt oval, wobei sie ab Höhe der Tibia mediolateral lanzettlich ist (Abb. 42, B).

5.6 Morphologie und Anatomie des Laufbeins versus Giftklaue

Das Laufbein der Chilopoda besteht in der Regel aus sechs oder sieben Podomeren. Von proximal nach distal sind folgende Strukturen vorhanden: Coxa, Trochanter, Prä Femur, Femur, Tibia, Tarsus I und, in manchen Fällen, Tarsus II sowie eine Prätarsalklaue (Kenning et al., 2017; Schendel et al., 2024) (Abb. 39 B, ii). Die tatsächliche Anzahl der Podomere unterscheidet sich jedoch zwischen den Taxa (Kenning et al., 2017; Rosenberg, 2009). Morphologische Unterschiede zwischen Laufbein und Giftklaue bestehen vor allem beim Coxosternit, das den proximalen Teil der Giftklaue bildet. Die Coxa ist hierbei mit dem Sternit verschmolzen (Ernst & Rosenberg, 2003). Der Trochanteroprä Femur setzt sich aus Trochanter und Prä Femur zusammen, welche im Laufbein separiert sind. Nach separatem Femur und Tibia folgt das distalste Podomer, das Tarsungulum, welches aus dem verschmolzenen Tarsus und der Prätarsalklaue gebildet wird (Abb. 39) (Züger et al., 2024). Etwas unterhalb der Spitze des Tarsungulums befindet sich die Giftdrüsenöffnung (Ernst & Rosenberg, 2003; Züger et al. 2024). Innerhalb der verschiedenen Ordnungen der Hundertfüßer besitzen die Laufbeine wie auch die Giftklauen unterschiedliche

Formen und Ausprägungen (Abb. 3). Der markanteste Unterschied in der äußeren Morphologie zeigt sich in der Länge der einzelnen Telopoditglieder. Während der Trochanteroprä Femur der Giftklaue in seiner Länge weitgehend den getrennten Elementen Trochanter und Prä Femur des Laufbeins entspricht, weisen Femur und Tibia signifikante Längenunterschiede auf (Abb. 39 B, i bzw. ii). Gleiches gilt für das distale Tarsungulum. Der Tarsus, bzw. die Tarsi, weisen im Laufbein eine deutliche Verlängerung auf. In der Giftklaue (Tarsungulum) ist dieser Teil wesentlich kürzer ausgeprägt (Züger et al., 2024) (Abb. 39 A).

Aus anatomischer Sicht haben die Laufbeine und die Giftklauen der Chilopoda viele Gemeinsamkeiten – ein klares Indiz für die evolutionäre Transformation der Giftklaue aus einem typischen Laufbein. Beiden ist die Abwesenheit von Streckmuskeln gemein. Das Strecken des Telopodits wird ausschließlich mithilfe der Steigerung des Hämolympphdrucks realisiert (Manton, 1965; Rilling, 1968). Die wesentlichen anatomischen Unterschiede zwischen Laufbein und Giftklaue liegen in der spezifischen Architektur der Muskulatur, wie auch in der Anzahl der Muskeln. Allerdings liegen hierzu nur Daten zu *L. forficatus* vor (Rilling, 1960). Während die Muskulatur der Giftklaue eine achsensymmetrische Anordnung aufweist (Abb. 18), zeigt das Laufbein eine deutliche Asymmetrie (Abb. 40): Hier sind die anterioren Flexoren weitaus kräftiger ausgebildet als ihre posterioren Antagonisten (Rilling, 1960) (Abb. 40 A, C). Vergleicht man die Anzahl der Muskelbündel in Laufbein und Giftklaue, zeigen sich Unterschiede je nach Ursprung und Ansatz der Muskelbündel (Tabelle 5). Nach Analyse der Anzahl an Muskelbündeln, welche an der jeweiligen Sehne in den untersuchten Strukturen ansetzen, sind in der Giftklaue 55 Muskelbündel (Tabelle 2) vorhanden, wobei im Laufbein lediglich 27 Muskelbündel an der Sehne ansetzen (Abb. 40 B). Hierbei ist zu erwähnen, dass die Muskelbündel im Laufbein ihren Ursprung am Trochanter, Prä Femur, Femur und Tibia haben (Tabelle 5, Abb. 40 B) – in der Giftklaue entspringen sie ausschließlich im Coxosternit und im Trochanteroprä Femur, sind jedoch achsensymmetrisch vorhanden (Abb. 7, Abb. 10). Beim Vergleich der Muskelbündel, welche an der dorsalen (Giftklaue) beziehungsweise anterioren (Laufbein) Seite vorhanden sind, zeichnet sich ein ähnliches Ergebnis ab. Im Laufbein sind 41 Muskelbündel, während in der Giftklaue 66 vorhanden sind. Die Diversität des Ursprungs ist hier jedoch im Laufbein wieder größer, da hier aus jedem Telopoditglied, bis auf Tarsus I und II, Muskelbündel entspringen und ansetzen (Tabelle 5, Abb. 40 A). In der Giftklaue

entspringen diese Muskelbündel nur aus Coxosternit und Trochanteroprä femur, setzen jedoch an allen Telopoditgliedern an (Tabelle 5, Abb. 18 A). Untersucht man die ventrale beziehungsweise posteriore Seite beider Strukturen, sind im Laufbein 19 (Abb. 40 C) und in der Giftklaue 87 Muskelbündel (Abb. 18 C) vorhanden. Die Ursprünge der Muskelbündel sind in der Giftklaue wiederum auf Trochanteroprä femur und Coxosternit beschränkt, wobei im Laufbein auch aus der Tibia noch Muskelbündel entspringen, welche dann am Tarsus I ansetzen (Tabelle 5). Die höhere Anzahl an Muskelbündeln ist demnach in der Giftklaue vorhanden. Diese kommt jedoch speziell aufgrund der Muskeln M. 08 und M. 09 zustande, welche aus dem Coxosternit an den Trochanteroprä femur ansetzen (Abb. 13, Tabelle 2) und zuständig für die kräftige Adduktion der Giftklaue sind.

Laufbein (Abb. 40) (Rilling, 1960)				Giftklaue (Abb. 6-18)			
Ansicht	Ursprung	Ansatz	Zahl	Ansicht	Ursprung	Ansatz	Zahl
anterior				dorsal			
42 a-d	Coxa, Trochanter, Prä Femur	Femur	14	M. 03	Trochanteroprä Femur	Tarsungulum	7
44 a, b	Prä Femur, Femur	Tibia	18	M. 05	Trochanteroprä Femur	Femur	3
	Femur, Tibia	Tarsus I	9	M. 08	Coxosternit	Trochanteroprä Femur	52
				M. 11	Trochanteroprä Femur	Tibia	4
Sehne				Sehne			
48 a-e	Trochanter, Prä Femur, Femur, Tibia	Sehne	27	M. 01	Trochanteroprä Femur	Sehne	15
				M. 02	Trochanteroprä Femur	Sehne	27
				M. 06	Coxosternit	Sehne	9
				M. 07	Coxosternit	Sehne	4
posterior				ventral			
43 a	Coxa	Femur	10		Trochanteroprä Femur	Tarsungulum	2
45 a, b	Trochanter	Tibia	6		Coxosternit	Trochanteroprä Femur	81
47	Tibia	Tarsus	3		Coxosternit	Femur	3
					Trochanteroprä Femur	Tibia	1

Tabelle 5: Gegenüberstellung der Muskelbündel im Laufbein und der Giftklaue. Die Daten zum Laufbein sind aus Rilling (1960), jene zur Giftklaue aus der eigenen Rekonstruktion.

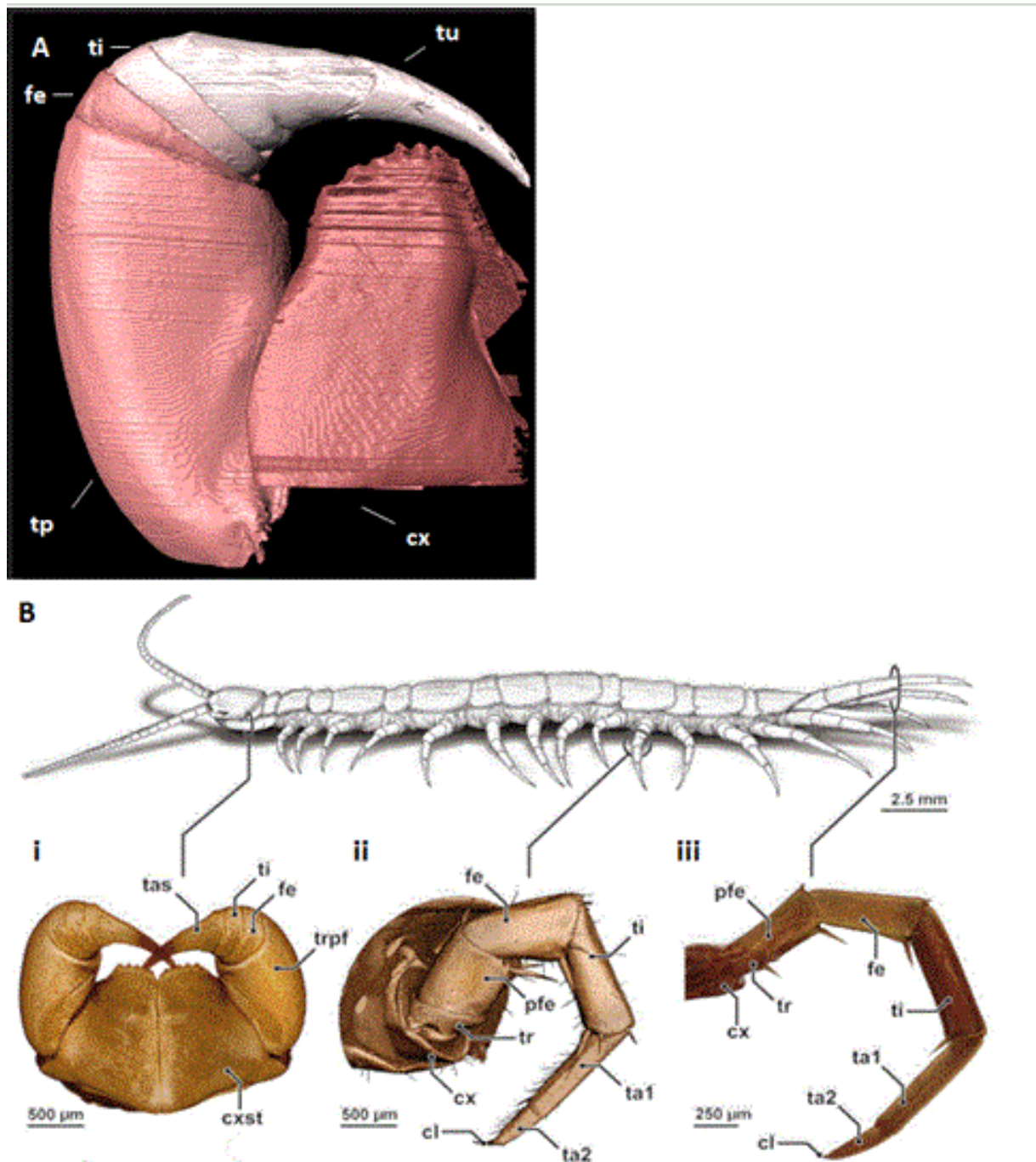


Abb. 39: Morphologischer Vergleich des Laufbeines und der Giftklaue von *Lithobius forficatus*. A) Giftklaue: **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprefemur, **tu** Tarsungulum. B) Vergleich Giftklaue und Laufbeine unterschiedlicher Rumpfsegmente: i) Giftklaue: **cxst** Coxosternit, **fe** Femur, **tas** Tarsungulum, **ti** Tibia, **trpf** Trochanteroprefemur. ii + iii) Laufbeine unterschiedlicher Rumpfsegmente: **cl** Prätarsalklaue, **cx** Coxa, **fe** Femur, **ta** 1/2 Tarsus 1/2, **ti** Tibia, **pfe** Prefemur, **tr** Trochanter. Aus Schendel et al. (2024). Die verschmolzenen Strukturen Trochanteroprefemur (Trochanter + Prefemur) und Tarsungulum (Tarsus + Prätarsus), wie auch Längenunterschiede der einzelnen Telopoditglieder sind zu erkennen.

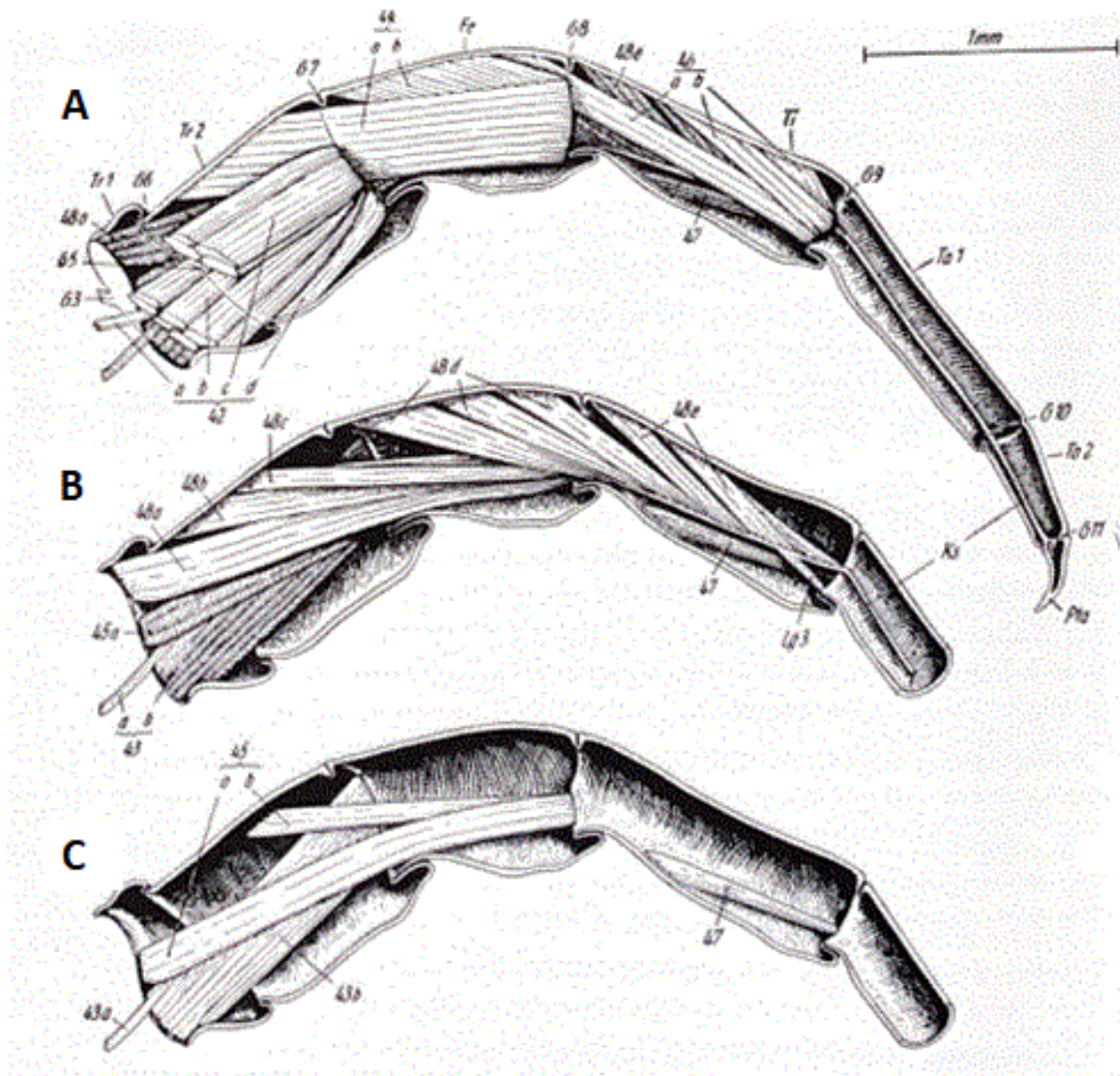


Abb. 40: Muskelbündel des linken Laufbeins aus dem mittleren Abschnitt des Rumpfes von *Lithobius forficatus*. A) Anteriore Flexoren, B) Krallenmuskel (Muskelbündel an Sehne ansetzend), C) posteriore Flexoren. **fe** Femur, **pta** Prätarsalklaue, **ta1** Tarsus I, **ta2** Tarsus II, **ti** Tibia, **tr1** Trochanter, **tr2** Prä femur. Die Muskelbündel der anterioren Seite (A) des Laufbeins sind in deutlicher Überzahl vorhanden. Achsensymmetrie der Muskelbündel ist im Laufbein nicht zu erkennen. Aus: Rilling (1960).

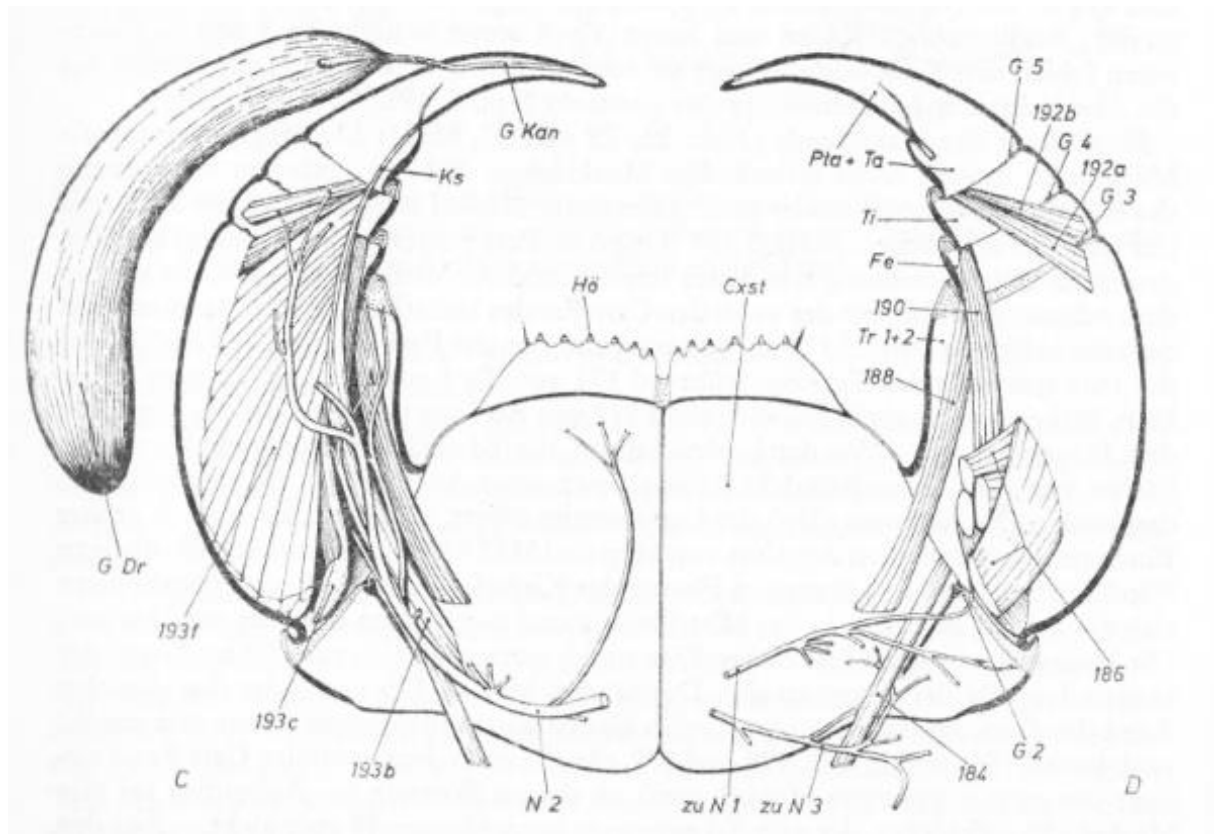


Abb. 41: Innere Muskelschicht von *Lithobius forficatus* (Dorsalansicht), dorsales Integument entfernt. G Dr Giftdrüse, G Kan Giftkanal, Ks Krallensehne, 186 Muskelbündel die am proximalen Rand des Trochanteroprefemurs von dorsal nach ventral ziehen, 188 ventraler Beuger des Femurs (Ursprung Coxosternit), 193f mächtiger Krallenmuskel. Die Giftdrüse ist zwischen dorsalem und ventralem mächtigen Krallenmuskel lokalisiert (dorsales Integument in dieser Ansicht entfernt). Der mächtige Krallenmuskel in dieser Zeichnung kann mit M. 02 in Abb. 6 verglichen werden. Ansatzpunkt der Krallensehne liegt im Tarsungulum. Aus Rilling (1968).

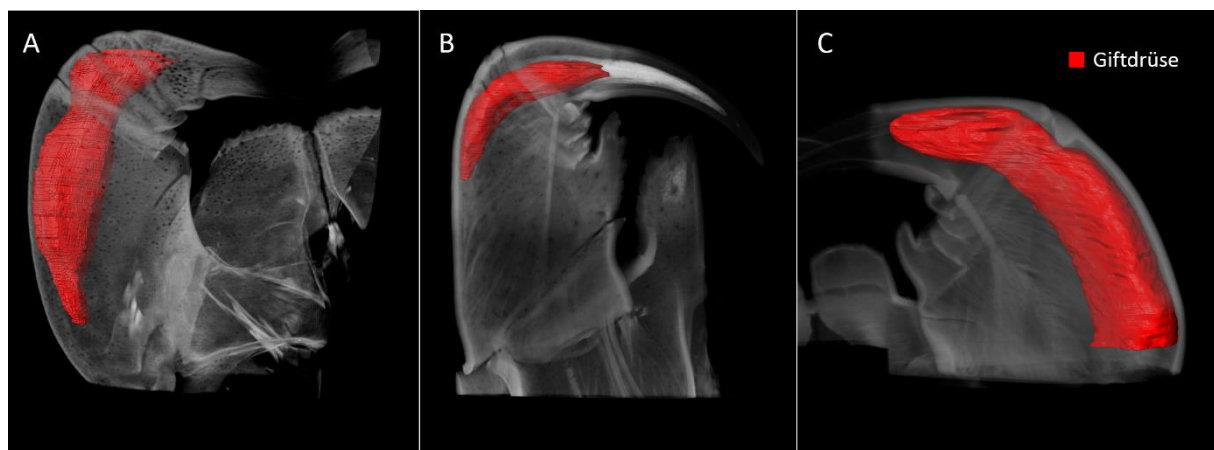


Abb. 42: Giftdrüsen im Vergleich (Ansicht jeweils von dorsal). A) *Lithobius forficatus*, B) *Craterostigma tasmanianus*, C) *Scolopendra morsitans*. Die Giftdrüse von *Craterostigma tasmanianus* erstreckt sich erst ab dem proximalen Drittel des Trochanteroprefemurs, die Giftdrüsen der anderen beiden Arten sind im proximalen Drittel des Trochanteroprefemurs bereits stark ausgeprägt.

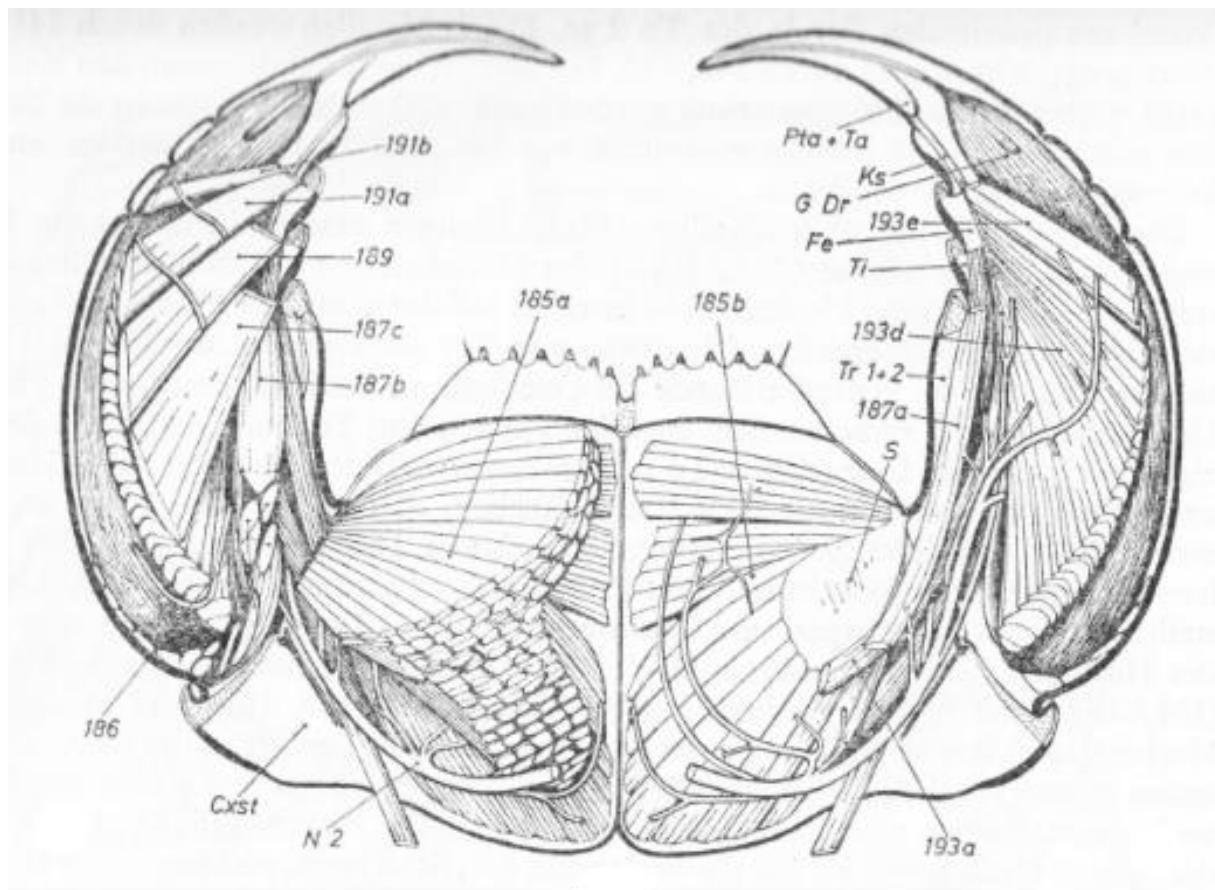


Abb. 43: Innere Muskelschicht von *Lithobius forficatus* (Dorsalansicht), dorsales Integument entfernt. 185a,b stark ausgeprägte Muskeln im Coxosternit, **186** Muskelbündel, die von der ventralen Seite des proximalen Teiles des Trochanteroprefemurs zur dorsalen Seite ziehen, **187a** dorsaler Beuger des Femurs (Ursprung Coxosternit), **187b,c** dorsale Beuger des Femurs (Ursprung Trochanteroprefemur), **191a, 191b** Muskeln, die am Tarsungulum ansetzen und für die Flexion dieses Elements verantwortlich sind. Aus Rilling (1968).

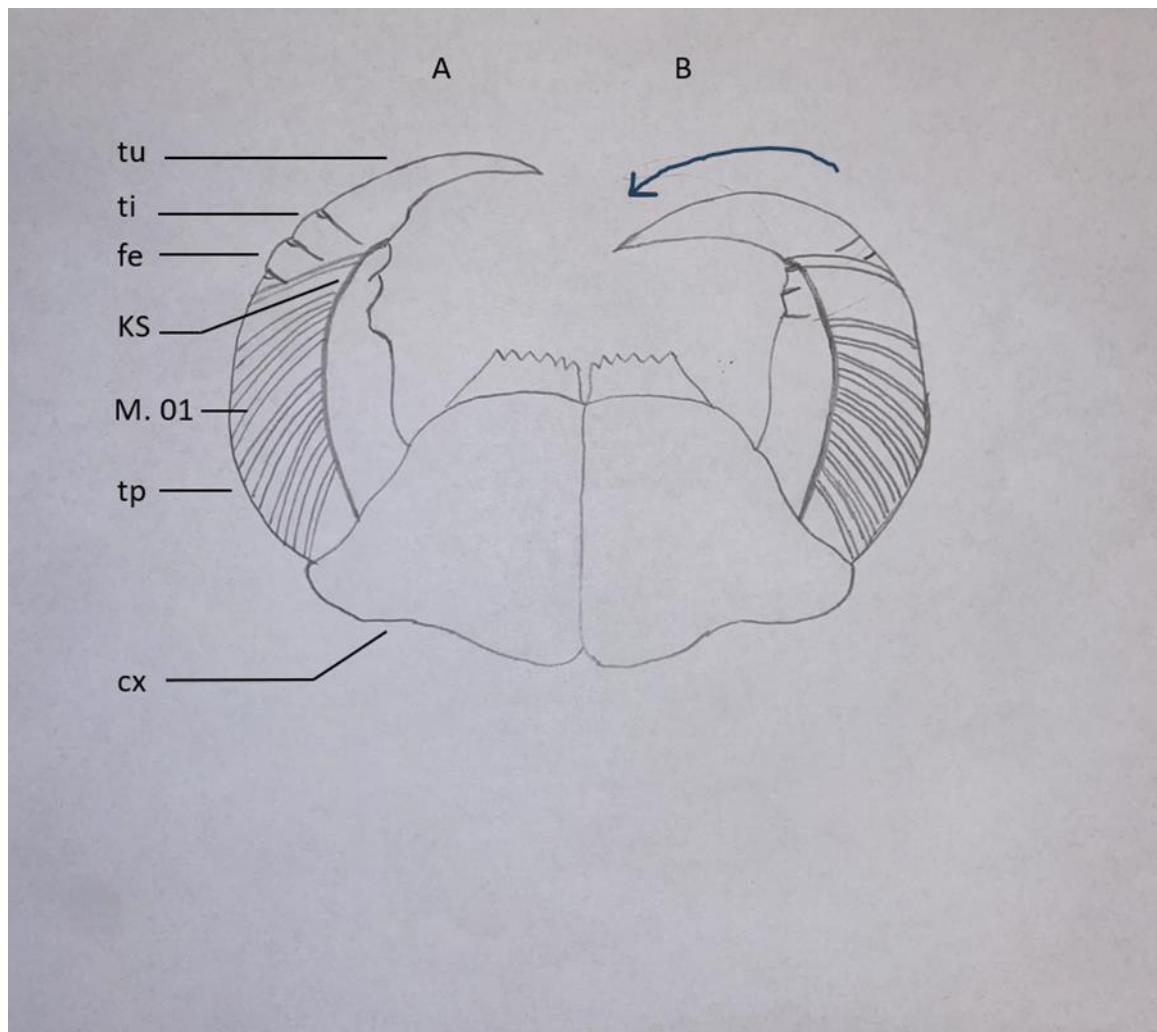


Abb. 44: Schematische Zeichnung der Giftklaue (Dorsalansicht). A) Relaxierter, entspannter Zustand, B) kontrahierter, angespannter Zustand. **cx** Coxosternit, **fe** Femur, **KS** Krallensehne, **ti** Tibia, **tp** Trochanteroprä Femur, **tu** Tarsungulum, **M. 01** Muskel 01 (dorsal). Durch Kontraktion der Muskeln (in diesem Beispiel M. 01), welche dorsal an der Krallensehne (KS) ansetzen, kommt es zu einer Flexion des Telopoditen, da die Krallensehne am Tarsungulum (tu) ansetzt.

6 Fazit

Die Untersuchung der Morphologie und Anatomie der Giftklauen bei *L. forficatus*, *S. morsitans* und *C. tasmanianus* belegt artspezifische Differenzen in der Muskulatur, der Skelettstruktur sowie im Aufbau der Giftdrüsen. Die Giftklaue von *L. forficatus* zeichnet sich durch eine hohe Anzahl an Muskeln sowie Muskelbündeln aus (Abb. 18). Die ringartig geschlossenen Podomere sowie die vorhandenen Gelenke zwischen den Telopoditelementen weisen auf eine präzise Steuerung der Giftklaue hin - außerdem sind Muskeln, die speziell für die Erhöhung des Binnendrucks zuständig sind, um die Extension des Telopoditen zu ermöglichen (Abb. 14), bei dieser Art vorhanden. Auch die Giftdrüse nimmt viel Platz in Anspruch, was auf die Produktion einer hohen Giftmenge schließen lässt. Im Gegensatz dazu besitzt

S. morsitans eine reduzierte Anzahl von Muskelbündeln, jedoch sind die vorhandenen Muskelbündel enorm voluminös (Abb. 26), was nach dem Prinzip der Hypertrophie, aufgrund des größeren Muskelquerschnitts, auf kräftigere Giftklauen schließen lässt. Die nicht ringförmig geschlossenen Podomere sowie das einzelne Gelenk im Telopodit erlauben nicht den gleichen, großen Bewegungsradius wie bei *L. forficatus*. Zudem lässt die große Giftdrüse auf einen effektiven Jäger schließen. Die Giftklaue von *C. tasmanianus* kombiniert Merkmale der beiden anderen untersuchten Arten. Die Muskulatur von *C. tasmanianus* ähnelt jener von *L. forficatus*, da bei beiden eine große Anzahl an langen Muskelbündeln vorhanden ist. In Bezug auf die Morphologie der Krallensehne gibt es Ähnlichkeiten zwischen jener von *C. tasmanianus* und *S. morsitans*, da beide im distalen Bereich mediolateral äußerst robust sind. Aufgrund der größeren Anzahl an Gelenken im Telopodit von *C. tasmanianus* ist eine ähnlich feine Steuerung der Giftklaue möglich, wie bei *L. forficatus*. Die Giftdrüse von *C. tasmanianus* ist jedoch in Relation zur Giftklaue kleiner als bei *L. forficatus* und *S. morsitans*. Infolge der Unterschiede in Anatomie und Morphologie der Giftklauen gibt es auch Unterschiede in ihrer Funktionalität. Aufgrund der langen und beweglichen Telopoditelemente ist es den anamorphen Chilopoda (*L. forficatus* und *C. tasmanianus*) möglich, schnell bewegliche Beute wie Spinnen und Fliegen zu fangen. Die Epimorpha hingegen (*S. morsitans* und Geophilomorpha) attackieren ihre Beute nicht aus der Ferne und stürzen sich nicht auf diese, sondern ergreifen sie mit ihren kräftigen Giftklauen, wenn sie auf sie stoßen (Manton, 1965).

Zusammenfassend zeigen die gewonnenen Ergebnisse, dass sich die Giftklaue innerhalb der Chilopoda in Aufbau und Funktion erheblich differenziert hat und lediglich das Vorhandensein der Giftdrüse und die Abgabe des Toxincocktails über die Giftpore am Tarsungulum jene Merkmale sind, welche die fünf Ordnungen gemein haben. Während *L. forficatus* auf feinere Motorik, *S. morsitans* auf mehr Kraft und *C. tasmanianus* auf ein Zusammenspiel von Mobilität und Stärke spezialisiert ist, spiegelt sich in diesen Anpassungen die evolutionäre Vielfalt (Fernández et al., 2016) der Chilopoda wider.

7 Literaturverzeichnis

Antoniazzi MM, Pedroso CA, Knysak I, Martins R, Guitte SPG, Jared C, Barbaro K (2009) Comparative morphological study of the venom glands of the centipede *Cryptops iheringi*, *Otostigmus pradoi* and *Scolopendra viridicornis*. *Toxicon* 53: 367-374.

Attems C (1930) Das Tierreich: eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen. De Gruyter, Berlin und Leipzig.

Benavides LR, Edgecombe GD, Giribet G (2023) Re-evaluation and dating of myriapod diversification within phylotranscriptomics under a regime of dense taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 178: 107621.

Bonato L, Edgecombe G, Lewis J, Minelli A, Pereira L, Shelley R, Zapparoli M (2010) A common terminology for the external anatomy of centipedes (Chilopoda). *ZooKeys* 69: 17-51.

Dass CMS, Jangi BS (1978) Ultrastructural organization of the poison gland of the centipede, *Scolopendra morsitans* L. *Indian Journal of Experimental Biology* 16: 748-757.

Dohle W (1990) Some observations on morphology and affinities of *Craterostigmus tasmanianus* (Chilopoda). In: Minelli A, editor. *Proceedings of the 7th Intern. Congr. Of Myriapodology*. Brill, Leiden. 69-69.

Dugon MM, Black A, Arthur W (2012) Variation and specialisation of the forcipular apparatus of centipedes (Arthropoda: Chilopoda): a comparative morphometric and microscopic investigation of an evolutionary novelty. *Arthropod Structure & Development* 41: 231-243.

Ernst A, Rosenberg J (2001) Sensilla coeloconica on the maxillipedes of centipedes. *Zoology* 104, Supplement IV: 40.

Ernst A, Rosenberg J (2003) Structure and distribution of sensilla coeloconica on the maxillipedes of Chilopoda. *African Invertebrates* 44: 155-168.

Fernández R, Edgecombe GD, Giribet G (2016) Exploring Phylogenetic Relationships within Myriapoda and the Effects of Matrix Composition and Occupancy on Phylogenomic Reconstruction. *Systematic Biology* 65(5): 871-899.

Haug J-T, Haug C, Schweigert G, Sombke A (2014) The evolution of centipede venom claws - Open questions and possible answers. *Arthropod Structure & Development* 43: 5-16.

Hilken G (1998) Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischem Aspekt. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* 37: 5-94.

Hilken G, Rosenberg J, Edgecombe GD, Blüml V, Hammel JU, Hasenberg A, Sombke A (2021) The tracheal system of scutigeromorph centipedes and the evolution of respiratory systems in myriapods. *Arthropod Structure & Development* 60: 101006.

Kenning M, Müller CHG, Sombke A (2017) The ultimate legs of Chilopoda (Myriapoda): a review on their morphological disparity and evolutionary variability. PeerJ 5: e4023.

Manton SM, (1965) The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 8. Functional requirements and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their skeleto-muscular systems and an Appendix on A comparison between burrowing forces of annelids and chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan haemocoel. J. Linn. SOC. (Zool.), 46(306-7): 254-378.

Maruzzo D, Bonato L (2013) Morphology and diversity of the forcipules in *Strigamia* centipedes (Chilopoda, Geophilomorpha). Arthropod Structure & Development 43(1): 17-25.

Minelli A, Foddai D, Pereira LA, Lewis JGE (2000) The evolution of segmentation of centipede trunk and appendages. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 38: 103-117.

Minelli A, Koch M (2011) Chilopoda - General morphology. In: Minelli A, editor. Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda 1. Brill, Leiden. 43-66.

Müller CHG, Sombke A, Hilken G, Rosenberg J (2011) Chilopoda – Sense Organs. In: Minelli A (Ed) Treatise in Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. Brill, Leiden. pp. 235-278.

Regier J, Shultz J, Zwick A et al. (2010) Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. Nature 463: 1079–1083.

Rilling G (1968) Grosses Zoologisches Praktikum. 13b. *Lithobius forficatus*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Rilling G (1960) Zur Anatomie des braunen Steinläufers *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Skelettmuskeln, peripheres Nervensystem und Sinnesorgane des Rumpfes. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Rosenberg J (2009) Die Hundertfüßer. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben.

Rosenberg J, Hilken, G (2006) Fine structural organization of the poison gland of *Lithobius forficatus* (Chilopoda, Lithobiomorpha). Norwegian Journal of Entomology 53: 119-127.

Rosenberg J, Müller CHG, Hilken G (2011) Chilopoda – Integument and associated organs. In: Minelli A. editor. Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda 1. Brill, Leiden. 67-113.

Schendel V, Müller CHG, Kenning M et al. (2023) The venom and telopodal defence systems of the centipede *Lithobius forficatus* are functionally convergent serial homologues. BMC Biol 22, 135 (2024).

Undheim EAB, Hamilton BR, Kurniawan Nd et al. (2015) Production and packaging of a biological arsenal: Evolution of centipede venoms under morphological constraint. PNAS 112: 4016-4031.

Undheim EAB, King GF (2011) On the venom system of centipedes (Chilopoda), a neglected group of venomous animals. *Toxicon* 1-13.

Verhoeff KW (1904) Über Tracheaten-Beine. 6. Aufsatz: Hüften und Mundbeine der Chilopoden. *Archiv für Naturgeschichte: Zeitschrift für systematische Zoologie* 70: 123-156.

Züger S, Krings W, Gorb SN, Büscher TH, Sombke A (2024). Material composition and mechanical properties of the venom-injecting forcipules in centipedes. *Frontiers in Zoology* 21: 21.