

MASTERARBEIT | MASTER'S THESIS

Titel | Title

Tracheensysteme der Myriapoda in 3D – ein Vergleich von
Doppelfüßern und Hundertfüßern

verfasst von | submitted by
Philip Penzinger 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.

Inhaltsverzeichnis

1	Abstract	2
2	Einleitung.....	3
2.1	Hundertfüßer (Chilopoda)	5
2.2	Doppelfüßer (Diplopoda)	8
2.3	Anatomie und Morphologie der Tracheensysteme	11
2.4	Stand der Forschung und Forschungsfrage	14
3	Material und Methodik	15
3.1	Arbeitsprozess	16
4	Ergebnisse.....	18
4.1	Chilopoda: Europäischer Riesenläufer (<i>Scolopendra cingulata</i>)	18
4.1.1	Stigmen.....	18
4.1.2	Tracheensystem	22
4.1.3	Erstes Stigma der linken Seite (Laufbeinsegment 3)	24
4.1.4	Zweites Stigma der linken Seite (Laufbeinsegment 5)	33
4.2	Diplopoda: Gemeiner Feldschnurfüßer (<i>Cylindroiulus cf. caeruleocinctus</i>)	38
4.2.1	Stigmen.....	39
4.2.2	Tracheensystem	43
5	Diskussion.....	47
5.1	Das Tracheensystem der Chilopoda	47
5.2	Das Tracheensystem der Diplopoda	50
5.3	Vergleich der Tracheensysteme und evolutionäre Aspekte	51
5.4	3D-Modelle	54
6	Literaturverzeichnis.....	56

1 Abstract

Die Tracheensysteme der Myriapoda sind sehr vielfältig ausgeprägt. Der Ursprung der Tracheensysteme und die Hypothesen einer einmaligen oder mehrfach unabhängigen Entstehung werden noch diskutiert. In dieser Arbeit wird das Tracheensystem von *Scolopendra cingulata* (Chilopoda, Pleurostigmophora) und von *Cylindroiulus* cf. *caeruleocinctus* (Diplopoda, Helminthomorpha) untersucht und mithilfe von Synchrotron-Mikro-CT-Scans dreidimensional rekonstruiert.

Die Ergebnisse zeigen deutliche Unterschiede in Organisation, Verzweigungsmerkmalen und Stigmenverteilung. *S. cingulata* besitzt kräftige und stark verzweigte Tracheen mit zahlreichen Längs- und Queranastomosen, während *C. caeruleocinctus* ein kompaktes System feiner Tracheen ohne Anastomosen besitzt, die unter der Kutikula verlaufen. Diese Unterschiede in der Ausbildung müssen nicht als Beweise gegen einen möglichen gemeinsamen Ursprung interpretiert werden, da neuere Ergebnisse zur Stigmenposition (subcoxale bzw. pleurale Position) und paläontologische Daten (Euthycarcinoidea) auf homologe Grundstrukturen innerhalb der Myriapoda hinweisen. Die Ergebnisse werden in Bezug zu bestehenden morphologischen, molekularen und fossilen Hypothesen zur Evolution der Tracheensysteme gesetzt. Die 3D-Modelle erlauben erstmals einen detaillierten räumlichen Vergleich der Tracheensysteme beider Gruppen und erweitern damit die Diskussion zur funktionellen Morphologie sowie zu Hypothesen über Homologie und Konvergenz innerhalb der Myriapoda.

2 Einleitung

Der Übergang vom Wasser zum Land war eine große Herausforderung für die Tiere. Um ein Überleben außerhalb aquatischer Lebensräume zu ermöglichen, mussten grundlegende Körperfunktionen wie der Wasserhaushalt, die Fortbewegung und die Atmung an die neuen Bedingungen angepasst werden (Powers and Bliss, 1983; Hilken, 1998; Hilken et al., 2021).

Bei den Wirbeltieren erfolgte dieser Übergang vermutlich nur einmal vor 390 Millionen Jahren (Dickson et al., 2020). Ganz anders verlief die Entwicklung bei wirbellosen Tieren wie Mollusca (Weichtiere) und Arthropoda (Gliederfüßer). Sie besiedelten das Land mehrfach, unabhängig und zu verschiedenen Zeitpunkten in der Erdgeschichte (Lozano-Fernandez et al., 2016; Urquiza, 2024). Viele terrestrische Arthropoden entwickelten ein Tracheensystem, das einen Gasaustausch zwischen der Umwelt und den Organen ermöglicht (Hilken, 1998).

Innerhalb der Arthropoda gab es mindestens drei voneinander unabhängige Landgänge der Linien der Arachnida (Spinnentiere), Myriapoda (Vielfüßer) und Hexapoda (Insekten). Später folgten einige Gruppen der Krebstiere (Rota-Stabelli et al., 2013; Lozano-Fernandez et al., 2016). Obwohl diese Übergänge unabhängig verliefen, entwickelten sich, vor allem bei Myriapoda und Hexapoda, Tracheensysteme mit einem ähnlichen morphologischen Aufbau (Hilken et al., 2021; Urquiza, 2024).

Frühere Arbeiten (Manton, 1977; Kraus, 1998; Wägele und Kück, 2014) gingen davon aus, dass Hexapoda und Myriapoda ein Tracheensystem mit gemeinsamem Ursprung besitzen. Diese Annahme führte zur sogenannten „Tracheata“ Hypothese, die Hexapoda und Myriapoda als Schwestergruppen innerhalb des gemeinsamen Taxons „Tracheata“ zusammenfasst. Ripper (1931) vertrat diese Ansicht deutlich. Er sah eine Homologie zwischen den Tracheensystemen der Insekten und Chilopoden (Myriapoda), hat aber eine Homologie zwischen Chilopoda und Diplopoda (Myriapoda) ausgeschlossen. Auch bei den Cheliceraten (Kieferklauenträger), zum Beispiel Spinnen und Skorpione, nahm er unabhängig entstandene Atmungsorgane an. Rippers (1931) Argumente stützten sich vor allem auf den Bau der Tracheen und die Lage der Stigmen (Tracheenöffnungen).

Heute widersprechen morphologische Unterschiede und genetische Untersuchungen dieser Vorstellung. Molekulare Daten zeigen, dass Hexapoda mit den Crustacea (Krebstiere) eine engere Verwandtschaft bilden („Pancrustacea“ Hypothese) (**Abbildung 1**) (Regier et al., 2010; Rota Stabelli et al., 2011; Zwick et al., 2012; Borner et al., 2014; Rehm et al., 2014). Damit erscheint ein mehrfacher, unabhängiger Ursprung von Tracheensystemen innerhalb der Arthropoden als wahrscheinlich (Hilken, 1998). Selbst innerhalb der Myriapoda sind mehrere unabhängige Landbesiedlungen und die konvergente Entwicklung der Tracheensysteme denkbar (Hilken 1998, Hilken et al. 2021).

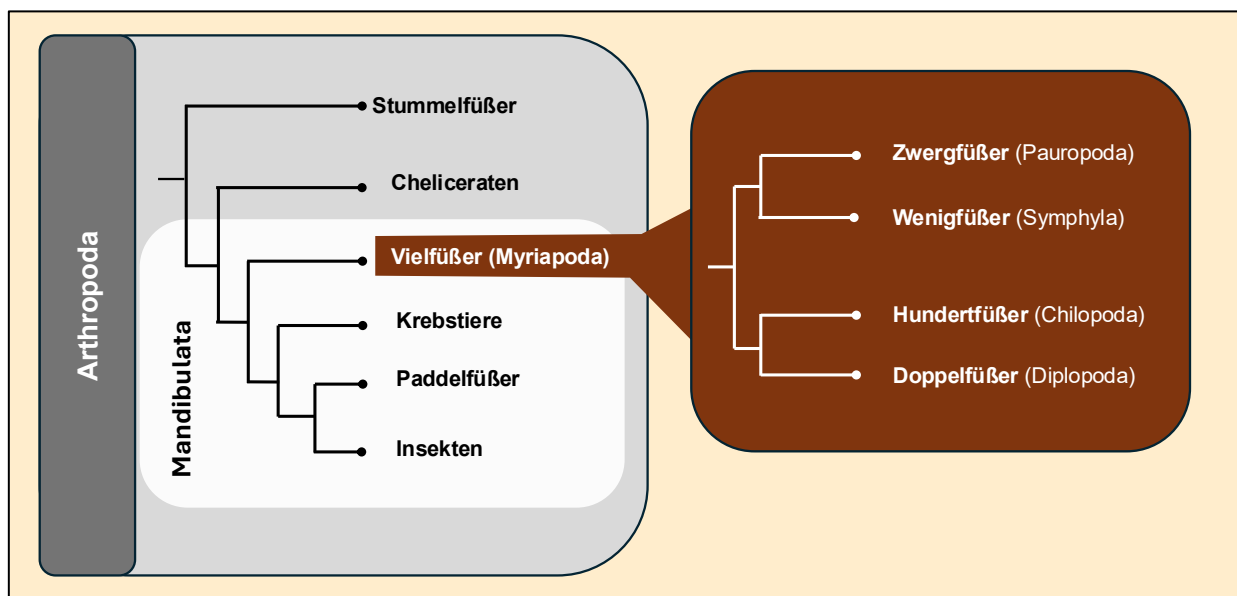


Abbildung 1: Die Einordnung der Myriapoda innerhalb der Arthropoda und die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Myriapoda. Innerhalb der Arthropoda sind die Hexapoda (Insekten) mit den Crustacea (Krebstieren) näher verwandt als mit der Gruppe der Myriapoda. Die neuesten Studien schlagen vor, dass Chilopoda und Diplopoda miteinander die Schwesterngruppen bilden (nach Benavides et al., 2023).

Grundsätzlich sind Myriapoda die ältesten fossil belegten Vertreter von Landtieren, wobei Funde der zwei Gruppen Chilopoda und Diplopoda bis in das Silur zurückreichen (Wilson & Anderson, 2004; Shear & Edgecombe, 2010). Diplopoda aus dem Silur liefern dabei die ersten direkten Beweise für die Luftatmung (Stigmen) von Landtieren (Wilson & Anderson, 2004).

Das Fehlen fossiler, aquatischer Vorfahren erschwerte lange Zeit Rückschlüsse auf ursprüngliche Respirationssysteme der Myriapoda. Neuere Funde von Euthycarcinoiden, einer ausgestorbenen Gruppe kambrischer Arthropoden, werden nun als mögliche aquatische Stammgruppe der Myriapoda diskutiert (Edgecombe et al., 2020). Die Funde deuten darauf hin, dass der Übergang der Myriapoda zum Landleben in mehreren Stufen

erfolgt ist. Aus den marinen Formen entwickelten sich zunächst Arten, die im Süßwasser lebten, bevor schließlich eine vollständige Anpassung an das Landleben erfolgte (Edgecombe et al., 2020).

Die Gruppe der Myriapoda wird in Chilopoda (Hundertfüßer), Diplopoda (Doppelfüßer), Symphyla (Wenigfüßer) und Pauropoda (Zwergfüßer) unterteilt. Die meisten Myriapoda besitzen ein Tracheensystem. Dieses besteht in der Regel aus äußeren Stigmen (Körperöffnungen), die in ein Atrium führen. Von dort verzweigen sich größere Tracheenröhren in feine Tracheolen, die sich teils im gesamten Körper verteilen können. Bei einigen Pauropoden ist dieses System jedoch stark reduziert oder es fehlen die Stigmen vollständig (Haase, 1883; Verhoeff, 1902; Ripper, 1931; Tiegs, 1940; Füller, 1960; Rilling, 1968; Hilken, 1998; Hilken et al., 2011; Edgecombe, 2011).

2.1 Hundertfüßer (Chilopoda)

Die Bezeichnung „Hundertfüßer“ ist irreführend, da die meisten Arten deutlich weniger Beinpaare besitzen. Die wissenschaftliche Bezeichnung „Chilopoda“ verweist hingegen auf ein auffälliges morphologisches Merkmal. Die ersten Rumpfextremitäten sind zu Kieferfüßen („cheilos“ für Lippe und „poda“ für Fuß), auch Maxillipeden oder Giftklauen genannt, umgewandelt, die sich wie eine zweite Unterlippe unter dem Kopf befinden (Rosenberg, 2009).

Die Chilopoda umfassen die fünf rezenten Gruppen Scutigeromorpha (Spinnenläufer), Craterostigmomorpha, Lithobiomorpha (Steinläufer), Geophilomorpha (Erdläufer) und Scolopendromorpha (Skolopender). Innerhalb der Chilopoda werden die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Taxa noch im Detail diskutiert (Fernandez et al., 2016; Benavides et al., 2023). Nach neuestem Stand bilden die Scutigeromorpha (=Notostigmophora) und die Pleurostigmophora Schwesterngruppen, wobei sich letztere aus den Craterostigmomorpha, Lithobiomorpha und Epimorpha zusammensetzt. Die Epimorpha bilden ein Monophylum, das sich aus den zwei Schwestergruppen Geophilomorpha und Scolopendromorpha zusammensetzt (**Abbildung 2**) (Benavides et al., 2023).

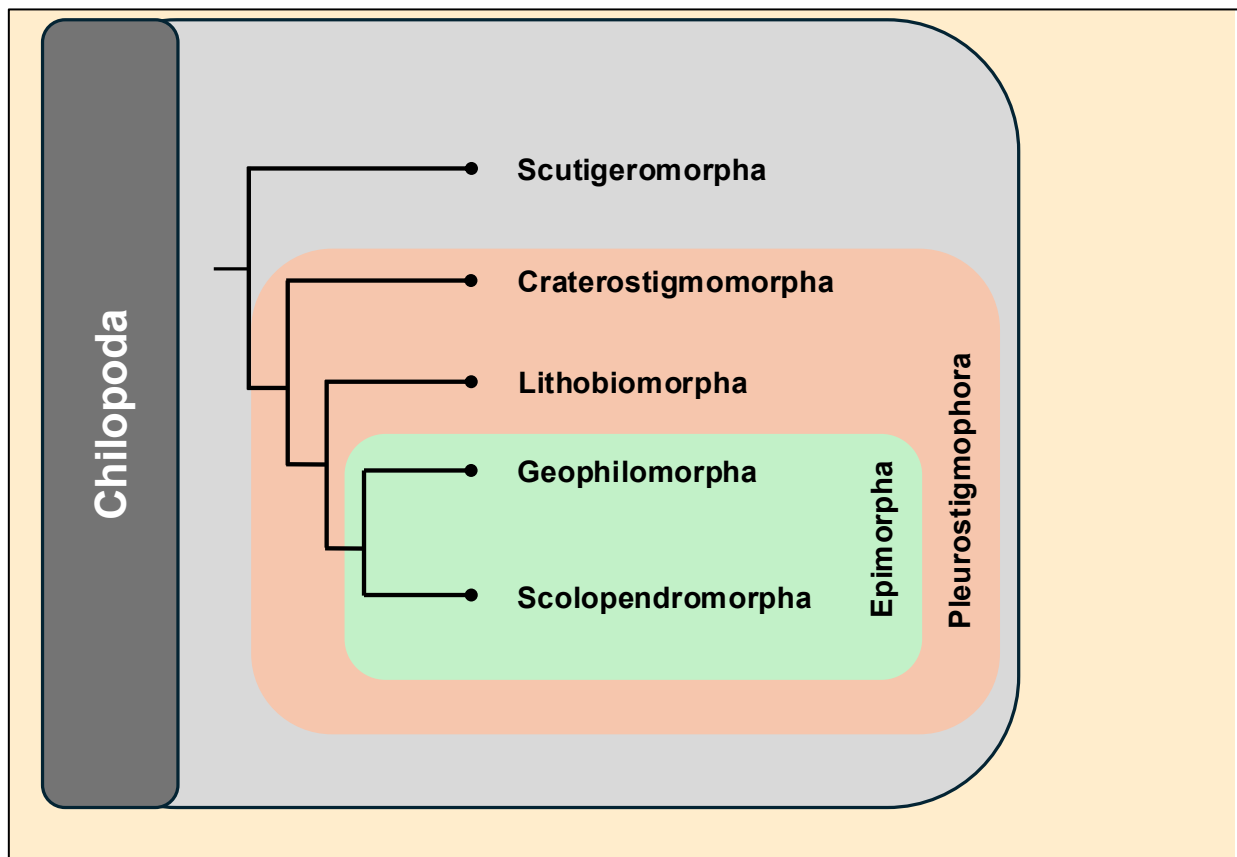


Abbildung 2: Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Chilopoda nach neuestem Stand. Die Scutigermorpha (=Notostigmophora) und die Pleurostigmophora bilden eine Schwesterngruppe, wobei die Pleurostigmophora aus den Craterostigmomorpha, Lithobiomorpha, Geophilomorpha und Scolopendromorpha gebildet werden (nach Benavides et al., 2023).

Die Verwandtschaftsbeziehungen der vier Taxa innerhalb der Myriapoda (Chilopoda, Diplopoda, Symphyla und Pauropoda) sind ebenfalls noch nicht vollständig geklärt, da sich morphologische und molekulare Daten teilweise widersprechen (Fernandez et al., 2016). Neueste Studien schlagen jedoch vor, dass Diplopoda und Chilopoda näher verwandt sind, als bisher angenommen und ein Schwesterngruppenverhältnis bilden (**Abbildung 1**) (Benavides et al. 2023).

Chilopoda sind weltweit verbreitet und besiedeln eine große Bandbreite an Lebensräumen. Je nach artspezifischen Ansprüchen an Temperatur, Feuchtigkeit und Nahrung, besiedeln sie Laubwälder, trockene Halbwüsten bis hin zu küstennahen Gezeitenzonen. Die meisten Arten sind nachtaktiv und leben verborgen in der Laubstreu, im Boden oder unter Steinen (Rosenberg, 2009). Einige Geophilomorpha können zudem erstaunlich lange im Wasser überleben (Rosenberg, 2009). Laut Plateau (1890) kann die Art *G. fla-*

vus im Meerwasser bis zu 72 Stunden und im Süßwasser sogar bis zu 15 Tage überleben. Suomalainen (1939) vermutet, dass die in den Tracheen eingeschlossene Luft gemeinsam mit den Stigmenöffnungen wie eine physikalische Kieme funktioniert.

Für die Gruppe der Chilopoda (Hundertfüßer) sind die zu Maxillipeden oder Giftklauen umgewandelten ersten Rumpfextremitäten charakteristisch (Haug et al. 2014, Züger et al. 2024). Mit diesen Giftklauen können sie Beute ergreifen und mit einem Gift betäuben oder sogar töten (Rosenberg, 2009, Undheim & King 2011, Undheim et al. 2015a, b). Damit sind sie die einzige Gruppe innerhalb der Myriapoda, die sich ausschließlich von tierischer Nahrung ernährt. Je nach Größe jagen sie Würmer, Spinnen, Insekten und bei großen Arten, wie zum Beispiel den Skolopendern, sogar kleine Wirbeltiere. Diese Anpassung unterstreicht die Rolle der Hundertfüßer als wichtige räuberische Arthropoden in verschiedenen Ökosystemen (Rosenberg, 2009).

Chilopoda zeigen eine große Vielfalt in der Körpergröße, die von wenigen Millimetern (Geophilomorpha und Lithobiomorpha) bis zu 30 Zentimetern (*Scolopendra gigantea*) reicht (Minelli & Koch, 2011). Auch die Vielfalt an Lebensformtypen spiegelt die breite ökologische Anpassungsfähigkeit dieser Gruppe wider. Scutigeromorpha und Lithobiomorpha zählt man zum Lauftyp. Sie sind schnelle und bewegliche Räuber und besiedeln vor allem die Boden- und Streuschicht. Geophilomorpha zählen zum Bohrtyp und leben in tieferen Bodenschichten. Scolopendromorpha hingegen nehmen eine Zwischenstellung ein, da sie einerseits laufstark sind, und andererseits auch eine spezialisierte Grabtechnik entwickelt haben (Rosenberg, 2009).

Die jahreszeitliche Dynamik hat bei vielen Arten Einfluss auf die Aktivität. In gemäßigten Regionen tritt ein Frühjahrs- und ein Herbstmaximum auf, während Chilopoden die Wintermonate in tieferen Bodenschichten in Winterruhe verbringen, bei der der Stoffwechsel stark reduziert wird. Auch während sommerlicher Trockenperioden ziehen sich Geophilomorpha zurück und rollen sich ähnlich wie Regenwürmer zusammen (Rosenberg, 2009).

Grundsätzlich läuft bei allen Gruppen der Chilopoda die Fortpflanzung gleich ab. Die Männchen geben nach einem komplexen Paarungsverhalten ein Samenpaket ab (Spermatophoren), das vom Weibchen aufgenommen wird. Diese indirekte Übertragung ist ein

gemeinsames Merkmal der Chilopoden. Bei der Brutpflege bestehen jedoch Unterschiede. Während die Weibchen der Scutigeromorpha und Lithobiomorpha ihre Eier lediglich auf den Boden legen und nicht weiter betreuen, pflegen die Weibchen der Craterostigmomorpha, Scolopendromorpha und Geophilomorpha ihre Gelege aktiv und bewachen zum Teil auch die Jungtiere (Rosenberg, 2009).

Typisch für die äußere Morphologie der Chilopoda ist der abgeflachte Körper, der sich in Kopf und einen langgestreckten Rumpf gliedert (Rosenberg, 2009). Die Rumpfsegmente sind jeweils mit einem Paar Laufbeine ausgestattet. Eine Ausnahme bilden die letzten beiden Genitalsegmente und dem sich anschließenden Telson, welches die Afteröffnung enthält (Rosenberg, 2009). Die sklerotisierten Platten (Sklerite) der Cuticula, sind durch weiche und biegsame Gelenkhäute verbunden, wodurch eine hohe Beweglichkeit gewährleistet wird. Das Integument besteht aus einer Epidermis und der von ihr abgeschiedenen Kutikula, welche u.a. vor Verdunstung und eindringendem Wasser schützt (Rosenberg, 2009).

2.2 Doppelfüßer (Diplopoda)

Die Diplopoda, auch als Doppelfüßer bekannt, setzen sich aus den Schwestergruppen Penicillata (Pinselfüßer) und Chilognatha zusammen (Blanke und Wesener 2014). Die Chilognatha wiederum beinhalten die Schwestergruppen Pentazonia und Helminthomorpha, wobei sich letztere, nach neuestem Stand, in Colobognatha und Eugnatha (Coelochaeta, Stemmiulida, Juliformia und Polydesmida) unterteilen lässt (**Abbildung 3**) (Benavides et al., 2023).

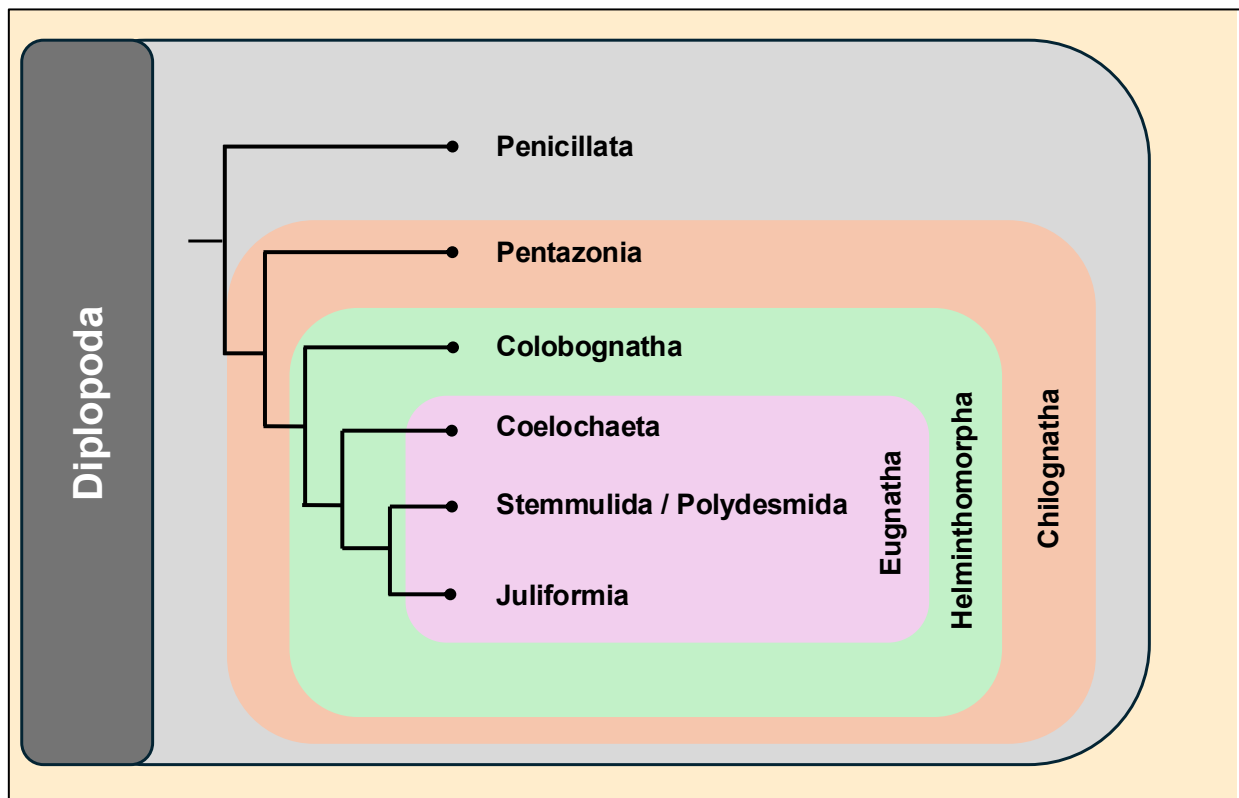


Abbildung 3: Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Diplopoda. Die Diplopoda gliedern sich in die Schwestergruppen Penicillata und Chilognatha. Letztere bestehen aus den Gruppen der Pentazonia und Helminthomorpha. Die Helminthomorpha lassen sich nach aktuellem Stand in Colobognatha sowie Eugnatha (u.a. mit den Ordnungen Coelochaeta und Juliformia) unterteilen (nach Benavides et al., 2023).

Grundsätzlich zeigen die Diplopoda mit ihrem segmentierten Körperbau, gegliederten Extremitäten, sowie Kopfstruktur mit Antennen und Mundwerkzeugen deutliche Gemeinsamkeiten mit den Chilopoda (Seifert, 1961; Koch, 2015). Jedoch gibt es wesentliche Unterscheidungsmerkmale, die ihre eigene Lebensweise unterstreichen. Ein bedeutendes Merkmal der Diplopoda ist das Vorhandensein von zwei Beinpaaren pro Körpersegment (Diplosegment) ab dem fünften Rumpfsegment. Diese Diplosegmente, auch als Ringe bezeichnet, entstehen durch die Verschmelzung von zwei benachbarten Segmenten. Somit trägt jeder dieser Ringe zwei Beinpaare und auch zwei Paar Stigmen (Seifert, 1961; Koch, 2015).

Diplopoden kommen zwar auf allen Kontinenten außer der Antarktis vor, doch viele Arten sind nur in sehr kleinen, klar abgegrenzten Gebieten verbreitet und weisen daher hohe Endemismusraten auf. Viele Ordnungen sind nicht weltweit verbreitet, sondern haben ihre Hauptvorkommen in bestimmten Regionen (Enghoff, 2015). Diplopoda besiedeln

überwiegend die Laub- und Humusschicht feuchter Wälder, kommen aber auch in trockeneren Habitaten wie Savannen oder Halbwüsten und in Hochlagen vor, solange ausreichend feuchte Mikrohabitate vorhanden sind (David, 2015). Einige Arten haben sich unter anderem an Höhlen und litorale Zonen mit überfluteten Phasen angepasst. Diese Arten ziehen sich unter die Rinde von untergetauchten Baumstämmen zurück und atmen dort mithilfe einer dünnen, entlang der Kutikula eingeschlossenen Luftschicht (Plastron-Atmung) (Adis et al., 1996).

Im Gegensatz zu den räuberischen Chilopoda sind alle Diplopoda herbi- und/oder detritivor. Die meisten Diplopoda ernähren sich von abgestorbenem pflanzlichem Material, aber auch von abgefallenen Früchten oder toten wirbellosen Tieren. Diese Ernährungsweise macht sie zu wichtigen terrestrischen Destruenten, die organische Substanzen abbauen, und tragen somit einen wesentlichen Teil zum Nährstoffkreislauf im Ökosystem bei (Seifert, 1961; David, 2015).

Die Körpergröße der verschiedenen Vertreter der Diplopoda variiert ebenfalls stark, von nur 1,4 Millimetern bei den kleinsten Arten (Penicillata) bis zu 30 Zentimetern bei den größten Vertretern (Seifert, 1961; Koch, 2015).

Der Körper der Diplopoda ist meist langgestreckt und hat häufig eine zylindrische oder wurmartige Form. Bei einer Bedrohung können sie sich zu einer Spirale zusammenrollen und auch Wehrsekrete ausstoßen (Seifert, 1961; Koch, 2015). Koch (2015) fasst auf Grundlage der Arbeiten von Manton (1977), Dunger (1993) sowie Kime & Golovatch (2000, 2009) verschiedene funktionelle Lebensformtypen der Diplopoden zusammen: grabende Bulldozer (z.B. Juliformia) mit zylindrischem, starrem Körper zum Durchstoßen des Substrats, Keiltypen (z.B. Polydesmida) mit verbreiterem Rücken, Bohrer (z.B. Colobognatha, Nematophora) mit flexiblen Körper, Roller (z.B. Oniscomorpha) mit Einrollfähigkeit, Rindenbewohner (z.B. Penicillata) mit kleinem, flachem Körper zum Eindringen in enge Spalten sowie aktive Oberflächen-Läufer (z.B. Callipodida), die durch schnelle Fortbewegung auffallen. Die unterschiedlichen ökomorphologischen Typen zeigen die funktionelle und ökologische Vielfalt innerhalb der Diplopoden (Koch, 2015).

Im Gegensatz zu Chilopoda erfolgt die Fortpflanzung der Diplopoda überwiegend durch direkte Übertragung der Spermatophoren mittels männlicher Gonopoden, während Brutpflege nur in wenigen Gruppen wie den Platydesmida vorkommt (Minelli & Michalik, 2015).

2.3 Anatomie und Morphologie der Tracheensysteme

Tracheensysteme sind röhrenartige Atmungsorgane der Arthropoden. Sie ermöglichen den direkten Gasaustausch zwischen der Umgebung und den inneren Organen (Hilken et al., 1998, 2021). Tracheensysteme kommen bei den Hexapoda (Insekten), den Myriapoda (Vielfüßer) sowie teilweise bei Chelicerata vor, aber fehlen bei den Crustacea, die überwiegend über Kiemen atmen (Lozano-Fernandez et al., 2016; Perry et al., 2019; Urquiza, 2024). Aktuelle Studien zeigen, dass Chilopoda und Diplopoda innerhalb der Myriapoda enger miteinander verwandt sind als lange angenommen und als gemeinsames Taxon Pectinopoda zusammengefasst werden können (Benavides et al., 2023). Trotz dieser Verwandtschaft deuten morphologische Untersuchungen darauf hin, dass ihre Tracheensysteme unabhängig voneinander entstanden sind, also konvergent entwickelt wurden (Hilken 1998; Hilken et al., 2021).

Generell besteht das Tracheensystem aus einer Vielzahl an Röhren, die als Tracheen bezeichnet werden. Die Tracheen durchziehen den Körper und sind über die Stigmen (Einstülpung des Integuments) mit der Außenwelt verbunden. Die Lage, Art, und Anzahl der Stigmen kann je nach Taxon variieren (Hilken et al., 2011, 2015a; Minelli, 2015).

Innerhalb der Chilopoda lassen sich anhand der Lage der Stigmen zwei Gruppen unterscheiden: die Notostigmophora, zu denen ausschließlich die Scutigeromorpha gehören, und die Pleurostigmophora, welche die übrigen vier Ordnungen Lithobiomorpha, Geophilomorpha, Scolopendromorpha und Craterostigmomorpha umfassen (Hilken, 1998; Rosenberg, 2009; Hilken et al., 2011, 2021).

Charakteristisch für die Notostigmophora sind die unpaaren, dorsal gelegenen Stigmen, die am hinteren Ende der langen Tergite (Notum oder Tergum) angeordnet sind (z.B. bei *Scutigera coleoptrata* auf den Segmenten 1, 3, 5, 8, 10, 12 und 14) (Hilken 1998; Rosen-

berg, 2009; Hilken et al., 2011, 2021). Diese Stigmen sind mit einem großen Atrium verbunden, aus dem zahlreiche kurze, nicht verzweigte Tracheen entspringen. Einzigartig bei den Notostigmophora ist, dass diese Tracheen nicht direkt zu den Organen führen, sondern den Sauerstoff an die Hämolymphe abgeben, von wo es über das Kreislaufsystem mithilfe des Respirationspigment Hämocyanin weiter verteilt wird. Dieses System unterscheidet sich somit deutlich von dem der Pleurostigmophora (Hilken 1998; Rosenberg 2009; Hilken et al., 2011, 2021).

Die Pleurostigmophora besitzen dagegen paarige Stigmen, die sich auf den Pleuren der Rumpfsegmente (lateral) befinden (**Abbildung 4**). Die Abfolge der Stigmenpaare ist bei den Gruppen der Pleurostigmophora nicht einheitlich. Bei den Scolopendromorpha sind die Stigmenpaare nur an den Pleuren der langen Tergite zu finden (z.B. bei *Scolopendra cingulata* auf den Segmenten 3, 5, 8, 10, 12, 14, 16, 18 und 20) (Hilken 1998; Rosenberg, 2009; Hilken et al., 2011, 2021). Auf das Stigma folgt ein mehr oder weniger tiefeingesenktes Atrium. Dadurch wird der eigentliche Eingang eines Tracheensystems tiefer in den Körper verlegt (Hilken et al., 1998, 2015a; Rosenberg, 2009). Das Atrium wird bei einigen Arten von einer Tracheentasche umgeben, die häufig als Ansatzstelle (Apodemata) für Muskeln dient (Hilken et al., 1998, 2015). Bei einigen Arten sind Stigmen und Atrien mit kurzen und langen Trichomen besetzt, die als Reusenapparat oder als Verdunstungsschutz fungieren (Hilken et al., 1998; Rosenberg 2009). Vom Atrium entspringen Tracheenstämme, die sich im Körper verzweigen und sich teilweise miteinander verbinden (Anastomosen), was eine weite Verteilung des Sauerstoffs ermöglicht. Der Durchmesser der Tracheen wird im Regelfall kleiner bis schließlich die Tracheen in Tracheolen auslaufen, die bis zu den Zielorganen reichen, um diese mit Sauerstoff zu versorgen (Hilken, 1998, Hilken et al., 2011, 2015a). Laut Dettner et al. (2003) spricht man von Tracheolen ab einem Durchmesser von $1\mu\text{m}$ bis weniger als $0,17\mu\text{m}$. Die Röhren sind kutikuläre Strukturen und werden von einem einschichtigen Epithel gebildet, das von Kutikulaschichten bedeckt ist. Die Tracheen werden durch Taenidien verstärkt, die schraubenförmig in der Trachealwand angeordnet sind und einen Kollaps der Tracheen verhindern (Rosenberg, 2009; Hilken et al., 2015).

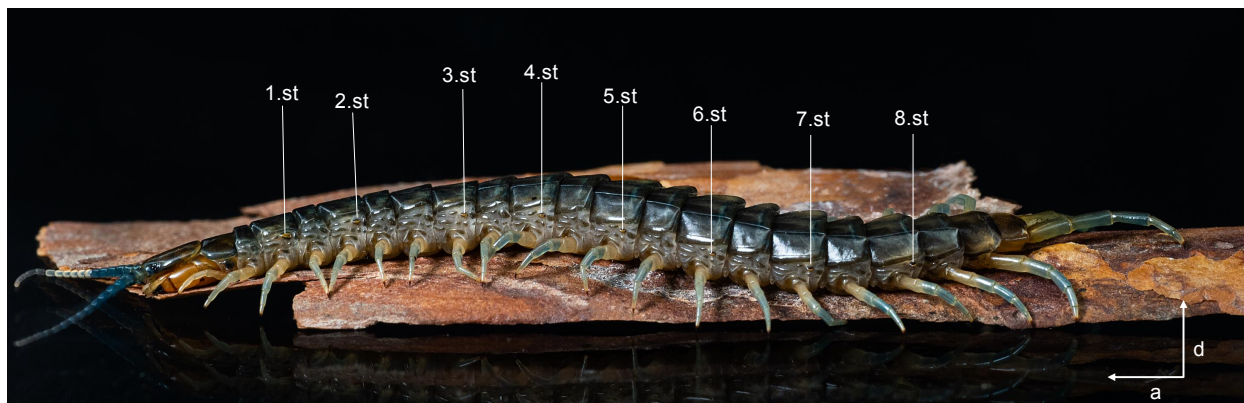


Abbildung 4: Pleurostigmophora, Riesenläufer (*Scolopendra cingulata*). Die Stigmenanordnung der Skolopender. Die Stigmen sind auf der lateralen Segmentwand oberhalb der Beinansätze lokalisiert. Die Öffnung hat eine orange Umrandung. **Abkürzungen:** st Stigma. Foto: Valentin Blüml.

Innerhalb der Chilopoda spricht vieles für einen gemeinsamen Ursprung des Tracheensystems. Die Stigmen treten bei mehreren Ordnungen (Scutigeromorpha, Lithobiomorpha, Craterostigmomorpha und Scolopendromorpha) regelmäßig auf denselben Rumpfsegmenten auf (1, 3, 5, 8, 10, 12 und 14). Dieses Muster fällt häufig mit der Heterotergie zusammen, also der abwechselnden Ausbildung langer und kurzer Tergite, wobei Stigmen grundsätzlich nur auf den langen Tergiten zu finden sind (Hilken et al., 2021). Hilken et al., (2021) betonen jedoch, dass die Stigmenposition nicht allein durch diese Tergitenstruktur bestimmt ist. So zeigt etwa die scolopendromorphe Gattung *Plutonium* nur eine schwache Heterotergie, weist aber dennoch Stigmen auf einer kontinuierlichen Segmentreihe auf, wie es auch bei Geophilomorpha der Fall ist. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass das Verteilungsmuster der Stigmen ein eigenständiges Merkmal ist. In Verbindung mit weiteren morphologischen Gemeinsamkeiten wird angenommen, dass das Tracheensystem der Chilopoda nur einmal entstanden ist. Die Besonderheiten der Scutigeromorpha, wie die dorsale und unpaare Lage der Stigmen, gelten daher als abgeleitete Merkmale (Hilken et al., 2021).

Die Tracheensysteme der Diplopoden sind mehr oder weniger gleichmäßig segmental aufgebaut und besitzen im Gegensatz zu denen der Chilopoden in der Regel keine Verbindungen zwischen den Tracheen (Anastomosen) (Hilken et al., 2015a). Die Stigmen der Diplopoda sind stets paarig und ventrolateral auf den Sterniten der Rumpfsegmente lokalisiert (Hilken et al., 2015a). Wesener et al. (2014) vermuten jedoch, dass diese

Stigma-tragenden Platten nicht zu den eigentlichen Sterniten gehören, sondern subcoxale Elemente sind, die mit der Basis der Extremitäten verbunden sind. Bisher wurde diese Erkenntnis aber nur bei Vertretern der Glomeridesmida bestätigt.

Die Besonderheit bei den Diplopoden sind die Diplosegmente, die durch eine Verschmelzung zweier ursprünglicher Segmente hervorgegangen ist. Somit treten pro Diplosegment in der Regel zwei Paar Stigmen, insgesamt vier Stigmen, auf. Sie münden in ein mehr oder weniger tief gelegenes Atrium, das von einer Tracheentasche umgeben ist, welche wiederum die Funktion als Muskelansatzstelle (Apodemata) dient (Hilken et al., 2015; Wernitzsch, 1910). Vom Atrium ausgehend treten bei Penicillata und Pentazonia verzweigte Tracheen auf, die klar abgegrenzte Körperbereiche mit Sauerstoff versorgen, während die Helminthomorpha durch unverzweigte Tracheen gekennzeichnet sind und als Tracheenbüschel auftreten (Hilken, 1998; Hilken et al., 2015a). Diese Unterschiede stehen vermutlich in funktionellem Zusammenhang mit der Körperform. Bei kurz und breit gebauten Arten ermöglichen verzweigte Tracheen einen gleichmäßigen Gasaustausch, während in langgestreckten, schmalen Formen wie den Helminthomorpha lange, unverzweigte Tracheen effektiver zur Sauerstoffversorgung beitragen (Verhoeff, 1928-1932; Hilken 1998; Hilken et al., 2015a).

Auf zellulärer Ebene weisen die Tracheen der Diplopoda denselben grundlegenden Aufbau wie bei anderen Arthropoden, wie zum Beispiel Chilopoda und Hexapoda, auf. Sie bestehen aus einem einschichtigen Epithel und sind von kutikulären Schichten umgeben. Spiralig verlaufende Taenidien verstärken die Tracheen (Hilken, 1998; Hilken et al., 2015a).

2.4 Stand der Forschung und Forschungsfrage

Aktuell geht man davon aus, dass Tracheensysteme innerhalb der Myriapoda konvergent, also mehrfach unabhängig voneinander, entstanden sind (Hilken et al., 1998, 2021). Studien zur Struktur der Tracheensysteme bei den Chilopoda und Diplopoda stammen bis auf wenigen Ausnahmen (Hilken et al., 2011, 2015a, 2015b, 2021) aus dem 19. und frühen 20. Jahrhundert und basieren hauptsächlich auf lichtmikroskopischen Analysen (Haase 1883, 1885, 1887; Ripper 1931; Wernitzsch 1910; Ziegler 1907). Die aktuelle Arbeit von Hilken et al. (2021) beschäftigt sich mit *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda, No-

tostigmophora). Mittels einer Rekonstruktion von röntgentomographischen Daten konnten bei der Analyse neue Informationen gewonnen werden, die darauf schließen lassen, dass das Tracheensystem innerhalb der Chilopoda einen einmaligen Ursprung hat (Hilken et al. 2021). Obwohl grundlegendes Wissen bereits vorhanden ist, fehlen detaillierte Analysen der Tracheensysteme von weiteren Taxa innerhalb der Myriapoda.

Das Ziel dieser Masterarbeit ist es, umfangreiche und vergleichende Daten über die Tracheensysteme von Vertretern der Helminthomorpha (Diplopoda) und Pleurostigmophora (Chilopoda) zu erhalten. Anhand der Erstellung von 3D Modellen der Tracheensysteme wird eine Analyse der Stigmen (Positionen), Verzweigungsmuster der Tracheen, der Dicke der Tracheen sowie ihrer Zielorgane durchgeführt. Zudem sollen die Tracheensysteme basierend auf den neu generierten Daten auf Gemeinsamkeiten und Unterschiede verglichen werden. Überdies soll die Arbeit an die Diskussion anknüpfen, ob sich das Tracheensystem einmal oder mehrmals unabhängig voneinander innerhalb der Myriapoda evolviert hat.

3 Material und Methodik

Von den beiden Arten *Scolopendra cingulata* (Chilopoda) und *Cylindroiulus* cf. *caeruleocinctus* (Diplopoda), wurden Micro-computertomographische Datensätze mittels Synchrotronstrahlung erstellt (DESY Projekt BAG-20211055 “The arthropod tracheal system in the context of evolution and functional morphology in biology and medicine”). Die Tiere wurden mittels Ethylacetat getötet und in Plastikröhrchen überführt. Die Scans wurden an der Beamline P05 des Helmholtz-Zentrum-Geesthacht am Speicherring PETRA III (Deutsches Elektronen Synchrotron – DESY, Hamburg) erstellt. Individuen wurden mit einer Photonenenergie von 33 keV mit einem Detektorabstand von 400 mm gescannt. Die Pixelgröße der prozessierten Scans beträgt 2,57 µm. Diese Methode hat den Vorteil, dass das Tracheensystem noch mit Luft gefüllt ist und somit ein guter Kontrastunterschied zum umgebenden Gewebe gewährleistet ist.

Die Synchrotron-Scans wurden anschließend in das Programm Amira (ThermoFischer) importiert, wo sie bearbeitet und analysiert wurden. In den vielen virtuellen Schnitten wurden nur die relevanten Gewebe mit Hilfe des Programms markiert, um schlussendlich ein 3D-Modell der Tracheensysteme zu erstellen. Durch diese Rekonstruktion konnten gezielt bestimmte Komponenten hervorgehoben und anschaulich erklärt werden. Zudem kann ein Vergleich der erhobenen Daten mit bereits veröffentlichten Ergebnissen ermöglicht werden.

Das Tracheensystem von *Scolopendra cingulata* wurde im vorderen Körperabschnitt untersucht, wobei der Bereich bis kurz vor dem dritten Stigmenpaar in einem 3D-Modell dargestellt wurde. Bei *Cylrindoiulus caeruleocinctus* lag der Fokus auf den letzten 15 Körpersegmenten. Auch dieser Abschnitt wurde modelliert, um Aufbau und Verzweigungsmuster des Tracheensystems im hinteren Körperbereich sichtbar zu machen.

3.1 Arbeitsprozess

Die Rohdaten der Synchrotron-Scans von *Scolopendra cingulata* wurden in zehn Abschnitten mit jeweils 10.000 Bildern unterteilt. Um maximale Information aus den Stacks zu gewinnen, wurden verschiedene Filterverfahren erprobt. Die Daten wurden zunächst durch einen Kantenfilter (Bilateralfilter und Canny Edge Detector) verbessert. Danach wurden die Graustufen so angepasst, dass die Lumina der Tracheen einen deutlichen Kontrastunterschied zum Umgebungsmedium hatten (**Abbildung 5**). Mit dem Tool „Threshold“ wurden dann relevante Gewebestrukturen markiert.

Da jedoch dabei auch andere Gewebestrukturen, wie die Kutikula, erfasst wurden, mussten diese manuell entfernt werden. Mit dem Tool „Remove Islands“ wurden kleinere unwesentliche Strukturen entfernt. Am Ende dieser Prozedur waren somit nur die relevanten Tracheen markiert (**Abbildung 5**).

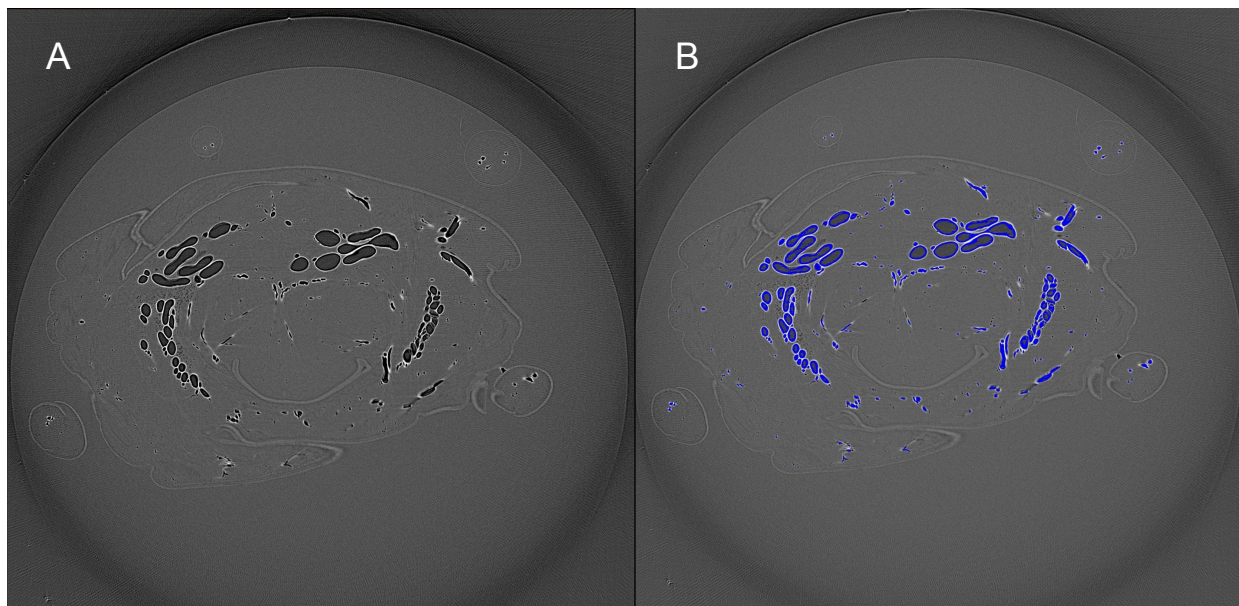


Abbildung 5: Scan-Querschnitt von *Scolopendra cingulata* im Programm Amira. **A** Gefiltert und unmarkierte Flächen von Tracheen. **B** Markierte Tracheenstrukturen.

Dieses Vorgehen führte zu den Ergebnissen des ersten Scanabschnittes (**Abbildung 6**). Die markierten Strukturen wurden anschließend mit dem Tool „Smooth Labels“ bearbeitet. Danach wurde eine Oberfläche erstellt und die Strukturen mittels „Smooth Surface“ erneut geglättet.

Dieser Vorgang wurde bei jedem einzelnen Abschnitt wiederholt. Zum Schluss wurden die rekonstruierten Abschnitte zu einem vollständigen Modell zusammengesetzt.

Derselbe Prozess wurde beim zweiten Tier auch durchgeführt.

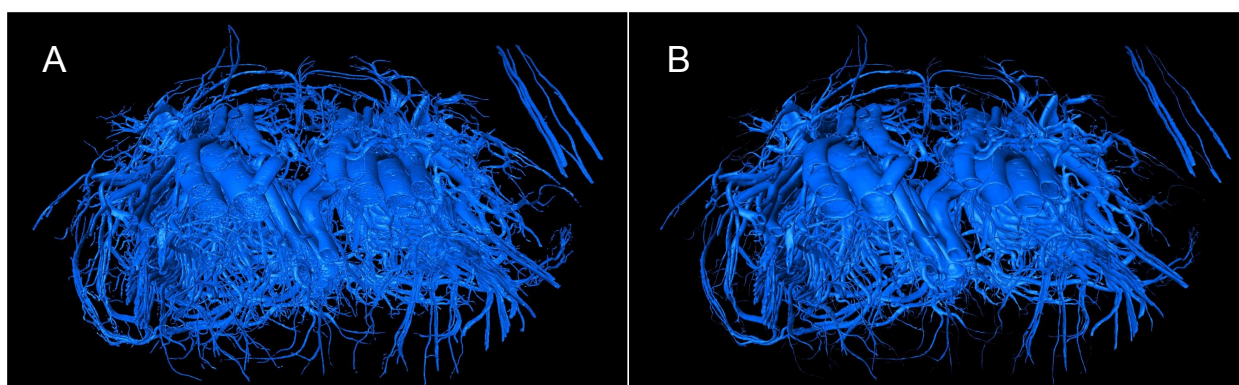


Abbildung 6: Fertig erstellter Abschnitt des Tracheensystems von *Scolopendra cingulata*. **A** Unprozessierte Oberfläche. **B** Prozessierte Oberfläche.

4 Ergebnisse

4.1 Chilopoda: Europäischer Riesenläufer (*Scolopendra cingulata*)

Scolopendra cingulata (Latreille, 1829) wird auch europäischer Riesenläufer oder auch Mittelmeerskolopender genannt und ist in Südeuropa und Südwestasien verbreitet (Bonato, Edgecombe, Zapparoli 2011). Diese Art wird bis zu 15 cm lang und zeichnet sich durch eine variable, aber eher gelbliche Farbe aus. Gewöhnlich sind die hinteren Ränder der Tergite dunkler, was zu einem quergestreiften Muster des Körpers führt. Wie die meisten Arten der Gattung *Scolopendra*, ist *S. cingulata* nachtaktiv und jagt aktiv Arthropoden und kleinere Wirbeltiere. Tagsüber verbergen sich die Tiere meist unter Steinen und in Bodenspalten, wo sie vor Hitze und Trockenheit geschützt sind. Arten der Gattung *Scolopendra* greifen auch aktiv Menschen an, wenn sie sich bedroht fühlen. Das Gift ist allerdings nicht tödlich, aber es kann zu schmerzhaften Hautreaktionen kommen. Die Lebensdauer der *S.cingulata* beträgt ca. acht Jahre (Rosenberg, 2009). Das verwendete Tier war ausgewachsen und ungefähr 8cm lang.

4.1.1 Stigmen

Die Stigmen bei *Scolopendra cingulata* befinden sich lateral an den Pleuren der langen Tergite. Bei dieser Art mit 21 beintragenden Segmenten treten die Stigmenpaare typischerweise an den Segmenten 3, 5, 8, 10, 12, 14, 16, 18 und 20 auf (**Abbildung 7**) (Hilken et al., 2011).

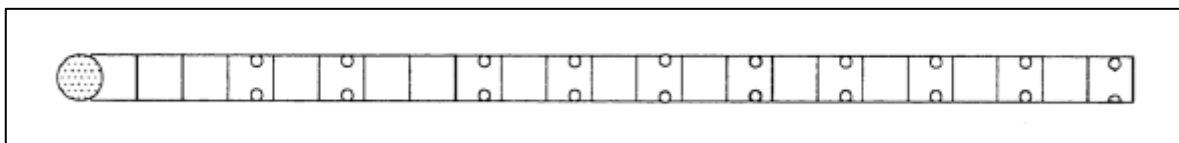


Abbildung 7: Stigmenverteilung der Scolopendromorpha (Hilken et al. 2011)

Beim untersuchten Exemplar ist die Anordnung der ersten beiden Stigmenpaare deutlich erkennbar (**Abbildung 8**, **Abbildung 9**, **Abbildung 10** und **Abbildung 11**). Die Stigmenöffnungen sind am 3. und am 5. Laufbeinsegment zu finden (das Segment der Giftklaue wird in

diesem Fall nicht mitgezählt). Die Stigmenöffnung hat eine längsovale Form und ist ca. $450\text{ }\mu\text{m}$ breit (**Abbildung 12**).

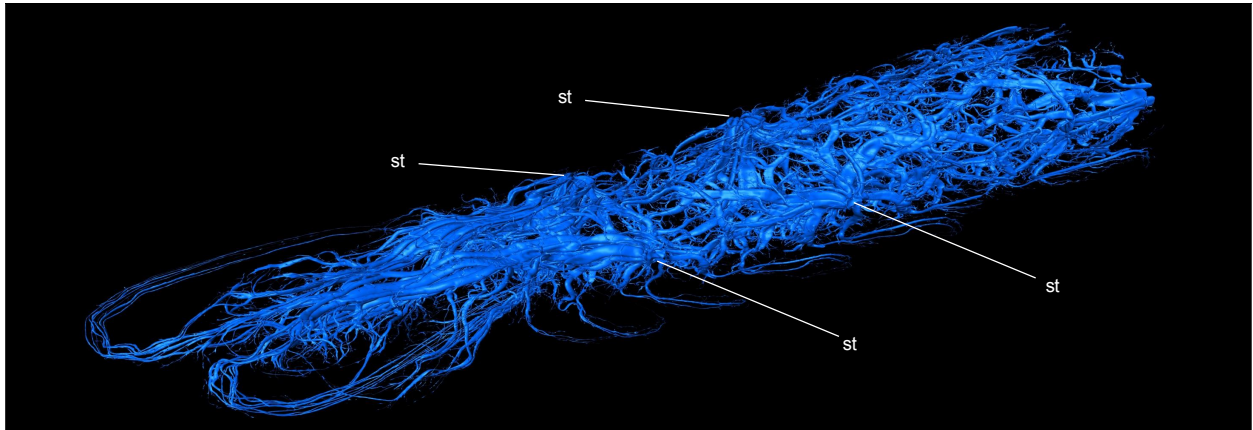


Abbildung 8: Visualisierung des Tracheensystems und Stigmenanordnung bei *Scolopendra cingulata*. Dorsolaterale Ansicht. Über dem dritten und fünften Laufbeinpaar sind die Stigmen angeordnet. **Abkürzungen:** st Stigma

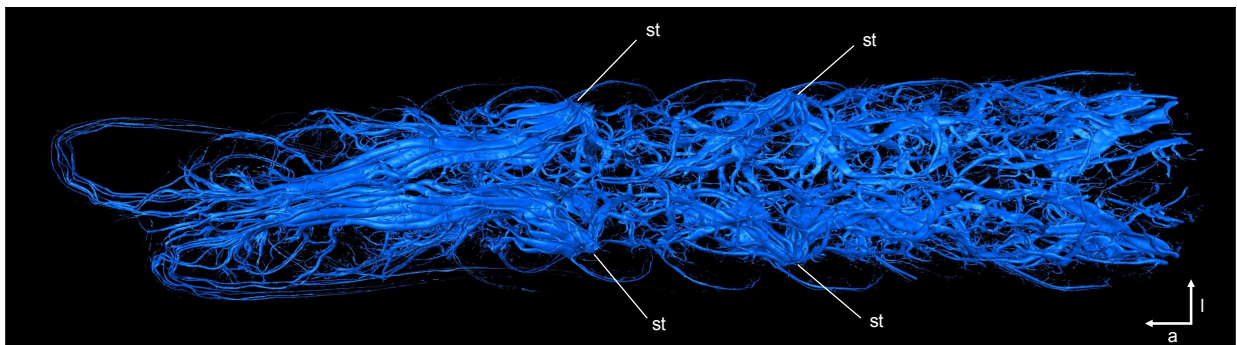


Abbildung 9: Visualisierung des Tracheensystems und Stigmenanordnung bei *Scolopendra cingulata*. Dorsale Ansicht. Über dem dritten und fünften Laufbeinpaar sind die Stigmen angeordnet. **Abkürzungen:** st Stigma

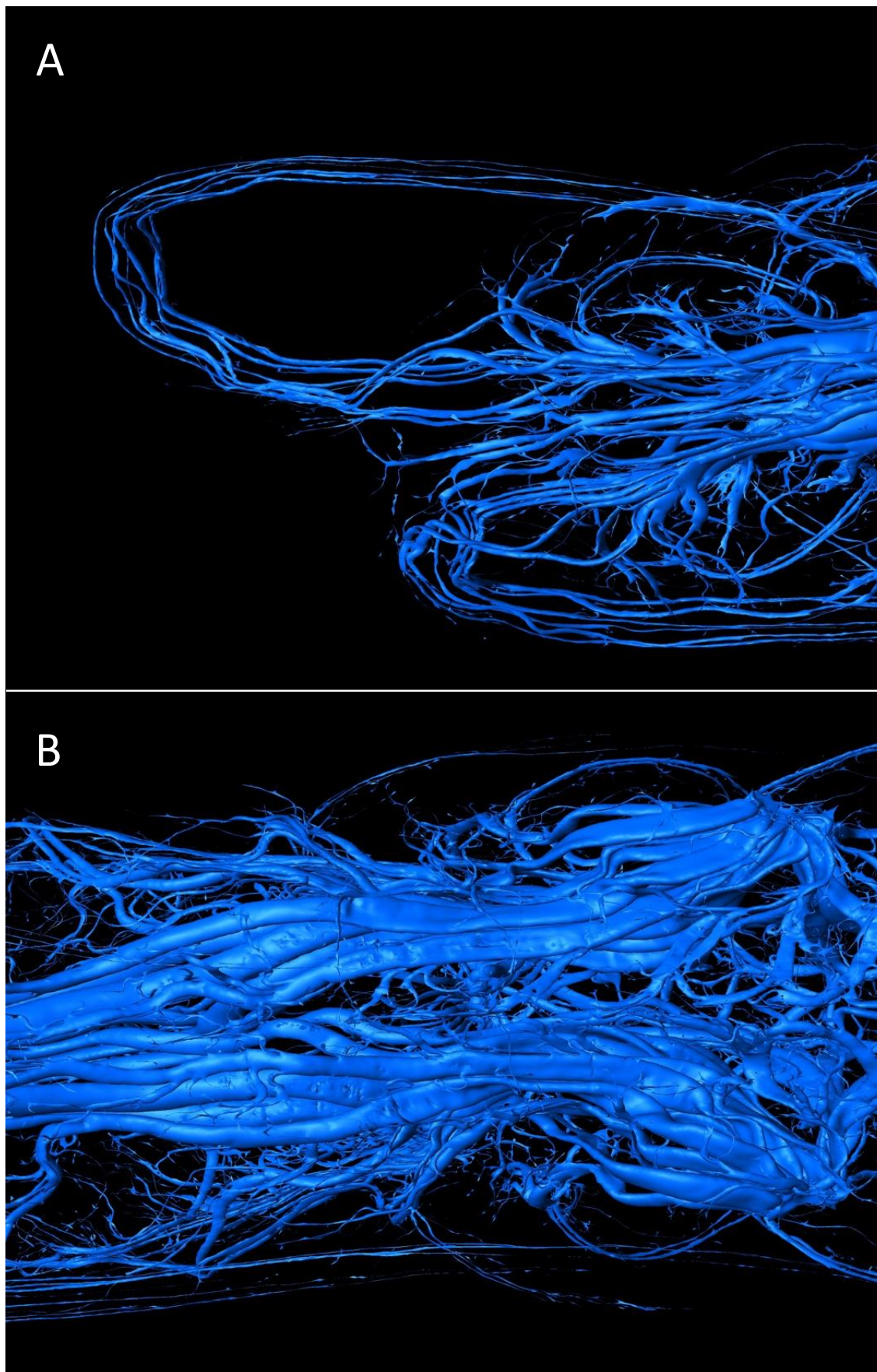


Abbildung 10: Visualisierung des Tracheensystems. Dorsale Ansicht. Erster (A) und zweiter (B) Teilabschnitte des kompletten Modells. Im ersten Abschnitt (A) befindet sich der Kopfbereich und die Antennen. Im zweiten Abschnitt (B) ist das erste Stigmenpaar und die nach posterior verlaufenden Tracheen vorhanden.

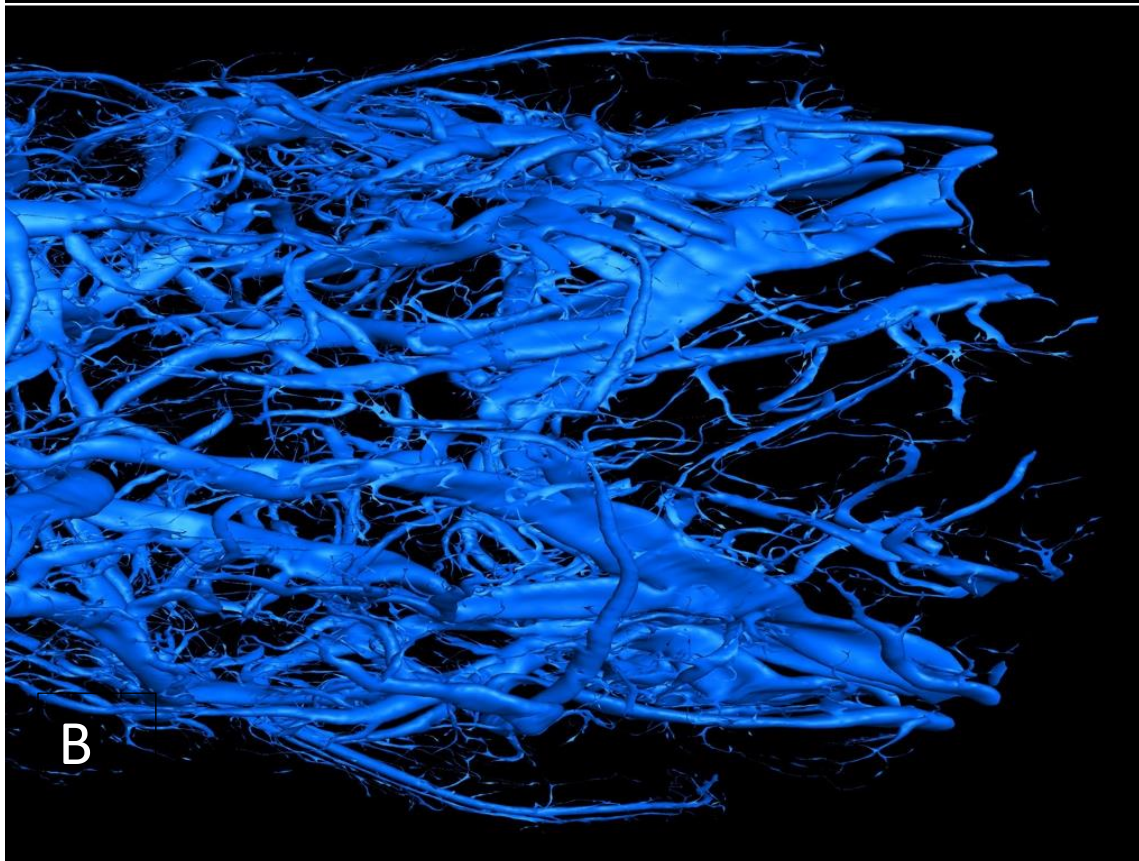
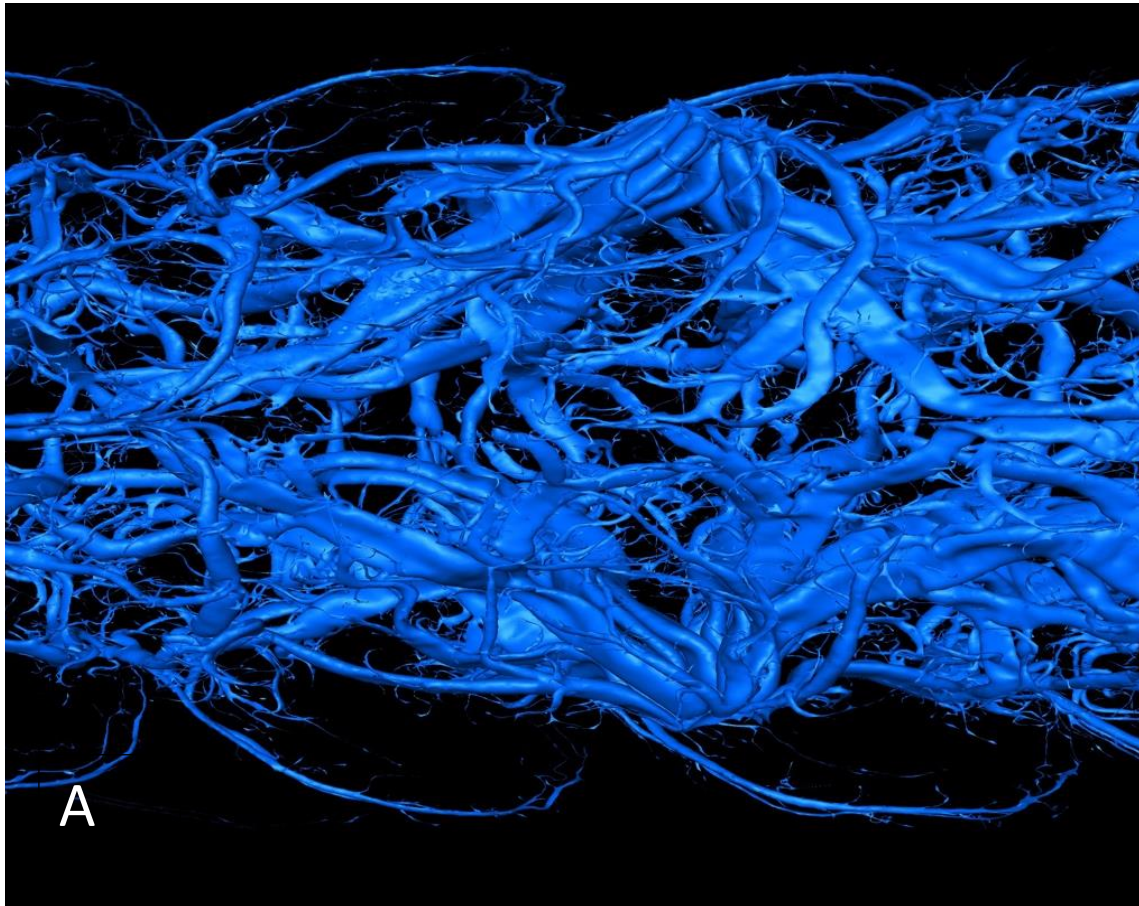


Abbildung 11: Visualisierung des Tracheensystems. Dorsale Ansicht. Dritter (A) und vierter (B) Teilabschnitt des kompletten Modells. Im dritten (A) Teil befindet sich das zweite Stigmenpaar. Im vierten (B) Abschnitt sind die Tracheen vom zweiten und dritten Stigmenpaar vorhanden. Das dritte Stigmenpaar ist im Modell nicht mehr sichtbar.

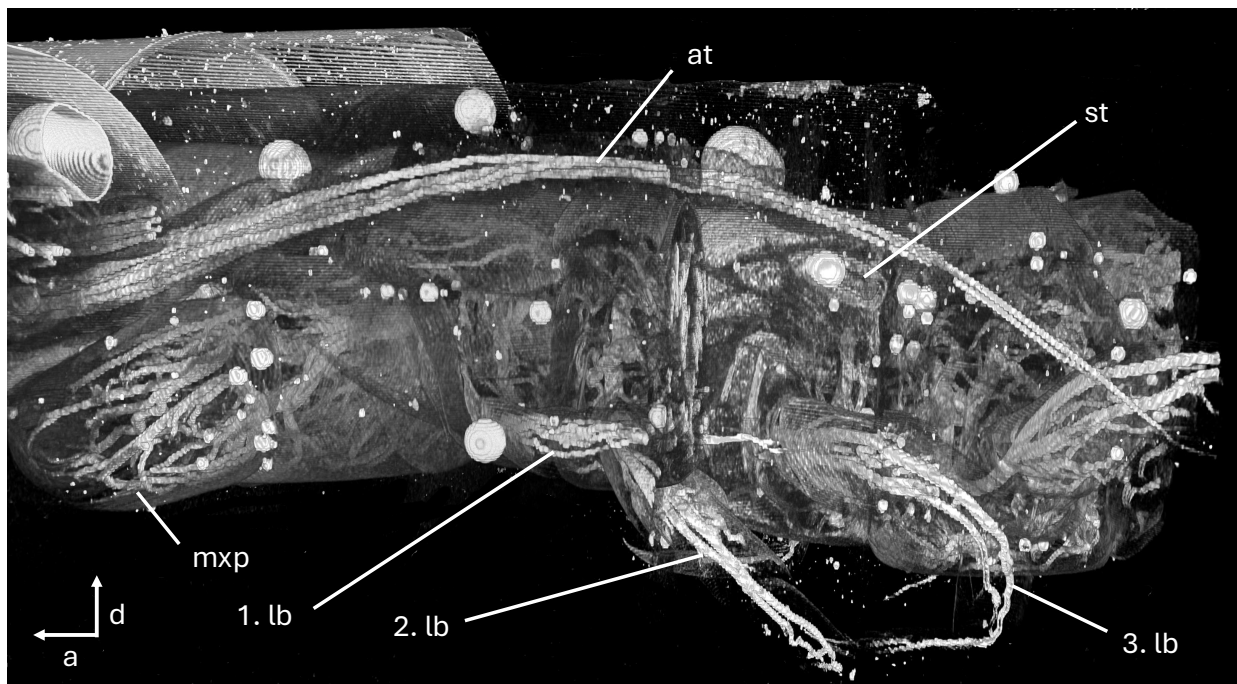


Abbildung 12: Volumenvisualisierung des Datensatzes mit der Stigmaöffnung 1 (Rumpfsegment 3). Das Stigma hat eine längsovale Form. Lateralansicht, anterior links. **Abkürzungen:** at Antenne. lb Laufbein. mxp Maxilliped (Giftklaue) st Stigma.

4.1.2 Tracheensystem

Bei *Scolopendra cingulata* zeigt das Tracheensystem eine feine Verzweigung, die sich über den gesamten Körper erstreckt und eine direkte Versorgung der Gewebe ermöglicht. Am Ursprung (Stigma) erreicht einer der dicksten Tracheenstämme (T2) einen Durchmesser von etwa $350\ \mu\text{m}$. Die Tracheenstämme sind sehr breit und häufig abgeflacht (**Abbildung 13**). Aufgrund ihres großen Lumens nehmen die Tracheen im Körperinneren des Tieres viel Platz ein. Aus den langen Tracheenstämmen, die sich über mehrere Segmente ohne eigene Stigmen erstrecken, zweigen regelmäßig kleinere Tracheen ab, die im Durchschnitt einen Durchmesser von $100\ \mu\text{m}$ bis $350\ \mu\text{m}$ haben. Diese verzweigen sich weiter beziehungsweise werden die Tracheen deutlich feiner mit einem Durchmesser von etwa $9\ \mu\text{m}$, wie sie beispielsweise in der Antenne vorkommen. Ein Übergang in noch feinere Tracheolen wird in der Literatur beschrieben, konnte jedoch aufgrund der begrenzten Auflösung in der vorliegenden Untersuchung nicht direkt nachgewiesen werden.

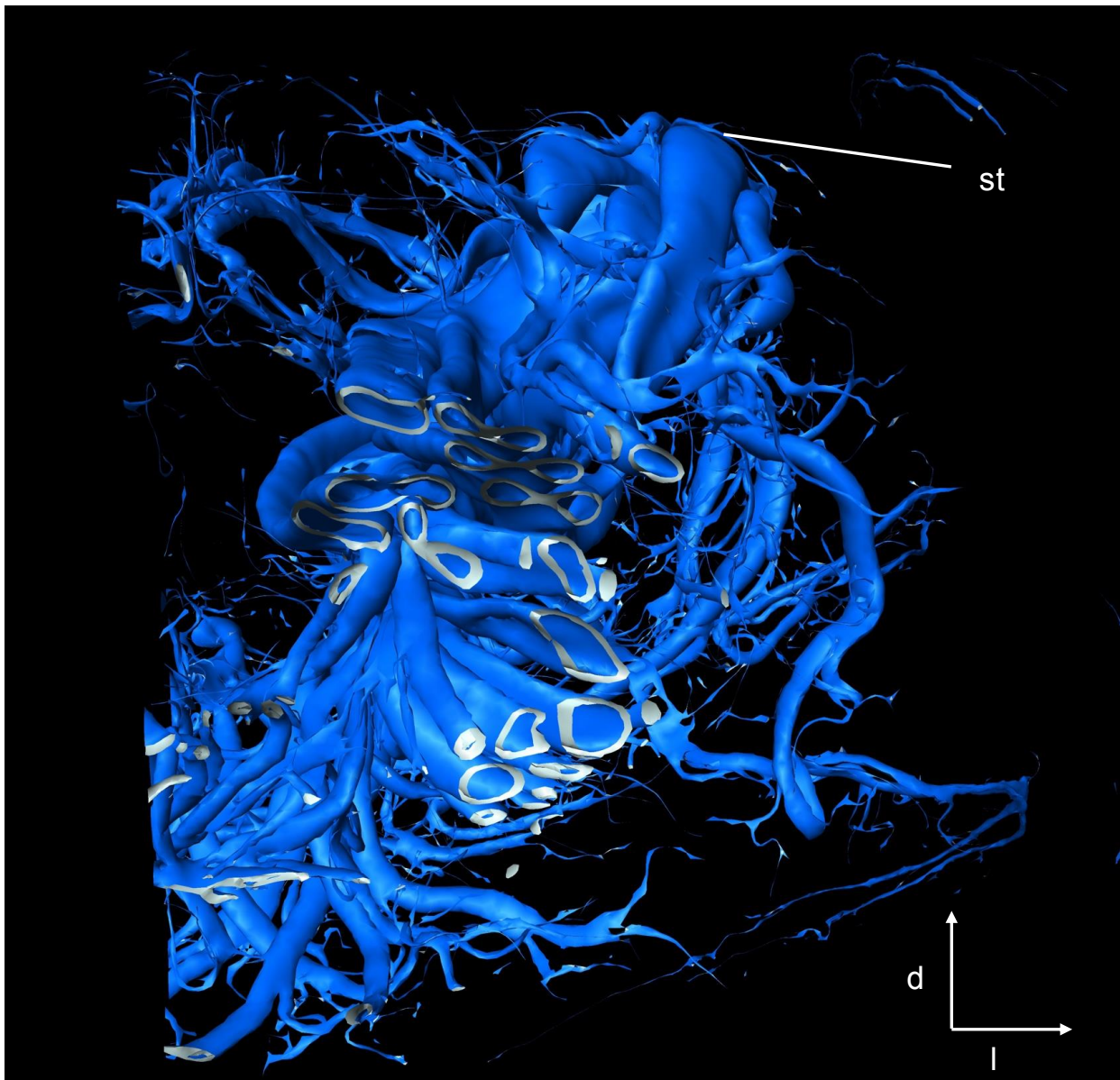


Abbildung 13: Tracheenstämme sind abgeflacht. Die abgeflachten Tracheenstämme, die vom ersten Stigma auf der linken Seite entspringen, ziehen nach anterior. Anteriore Ansicht. **Abkürzungen:** st Stigma

Tracheenstämme sind häufig durch Anastomosen miteinander verbunden. Hierbei kann man unterscheiden, ob sich längsverlaufende Tracheen (Längsanastomose) oder quer-verlaufende Tracheen von den gegenüberliegenden Stigmen desselben Segments (Queranastomose) miteinander verbinden. Oft fusionieren Abzweigungen der Tracheenstämme miteinander. Bei der Queranastomose, die das Stigmenpaar des 3. Laufbein-segments miteinander verbindet, zieht ein Ast der Tracheenröhre SL1 T21 nach ventral in die Mitte und verbindet sich mit einer Trachee, die von der rechten Seite entspringt (**Abbildung 14**).

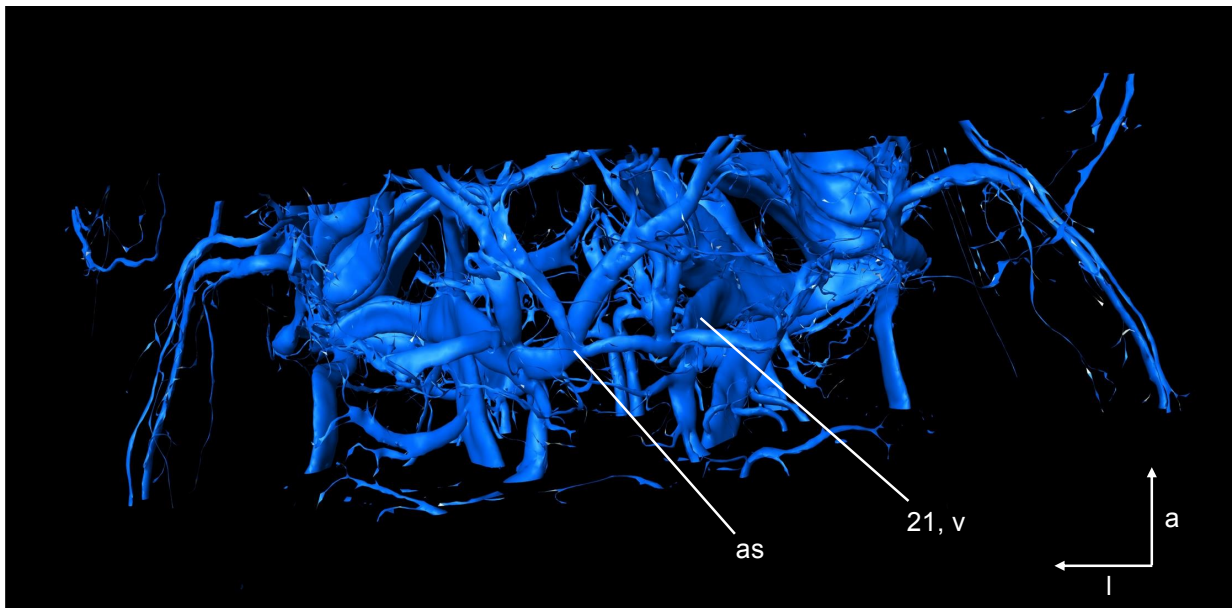


Abbildung 14: Queranastomose des ersten Stigmenpaares. Ventrale Ansicht. Eine Abzweigung der Trachee 21, die vom ersten Stigma auf der linken Seite entspringt, verläuft ventral und endet in einer Trachee der rechten Seite. Sie bildet somit eine Queranastomose und verbindet die zwei Stigmenpaare. **Abkürzungen:** as Anastomose. v Verzweigung

4.1.3 Erstes Stigma der linken Seite (Laufbeinsegment 3)

Das erste Stigma der linken Seite des Riesenläufers befindet sich im Segment des dritten Laufbeines (**Abbildung 15** und **Abbildung 16**). Insgesamt entspringen 25 Tracheenstämme von diesem Stigma (**Abbildung 17**). Von diesen ziehen 15 Tracheen nach anterior in die vor dem Stigma gelegenen Körperabschnitte (**Abbildung 15** und **Abbildung 16**). Dazu zählen der Kopf mit den Antennen und Mundwerkzeugen, die Giftklauen sowie die Segmente des ersten und zweiten Laufbeinpaars. Die Tracheenstämme, die diese vorderen Abschnitte versorgen, verlaufen medial und dabei in ähnlicher Position wie die Tracheen, die vom rechten Stigma ausgehen, was auf eine symmetrische Anordnung hindeutet (**Abbildung 18**). Der Tracheenstamm T1 erstreckt sich nur über eine kurze Distanz und verzweigt sich anschließend in zwei bis drei feine Tracheen, die vermutlich die umliegende Muskulatur rund um das Stigma mit Sauerstoff versorgen. Im untersuchten Abschnitt zeigt sich, dass einzelne Tracheen zahlreiche Verzweigungen aufweisen und mehrere unterschiedliche Körperbereiche versorgen. T2 projiziert und verzweigt sich in die linke Giftklaue, in die erste linke Maxille sowie in die rechte und linke Antenne (**Abbildung 19**). Die Trachee T2 ist einer der längsten Tracheen, die vom ersten linken Stigma ausgeht.

Bis zur Aufspaltung vor den Antennen hat T2 eine Länge von ca. 6,2 mm. Die linke Antenne wird zudem von T8 versorgt. T10 endet mit vielen Verzweigungen im Kopf vor der Antenne.

Auffällig ist, dass einige Tracheen, die vom linken Stigma ausgehen auch zur rechten Körperseite projizieren (z.B.: Tracheen 2, 14, 17, 21 und 22) (Abbildung 20). Ein Beispiel hierfür ist T14, die sich mit Tracheenröhren der rechten Seite überkreuzt und mit einem Ast bis in die rechte Antenne zieht und mit einer weiteren Abzweigung bis in die zweite rechte Maxille zieht (Abbildung 20).

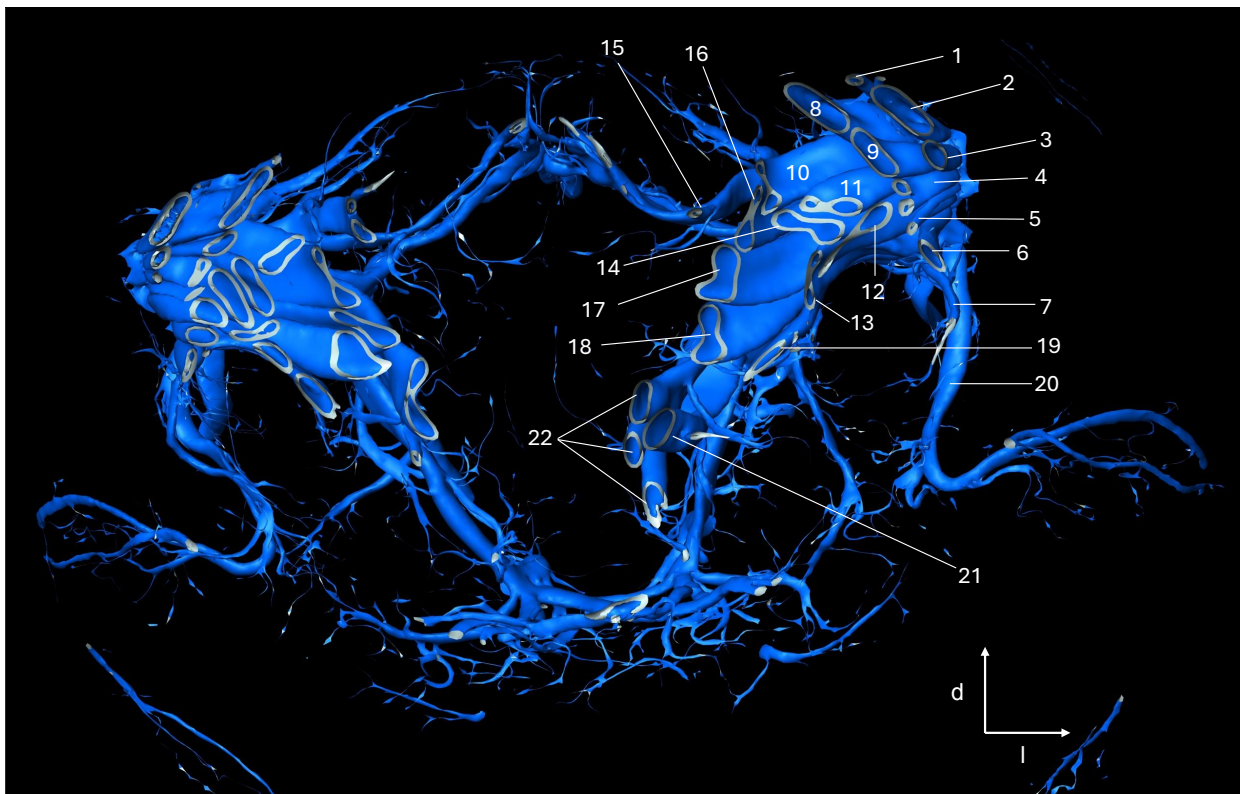


Abbildung 15: Tracheenstämme, die vom ersten Stigma auf der linken Seite entspringen und nach vorne projizieren. Insgesamt 22 Tracheen sind nach anterior gerichtet. Bei T22 ist eine Aufspaltung in drei Äste erkennbar. Ebenso ist bei T4 ist eine Aufspaltung erkennbar.

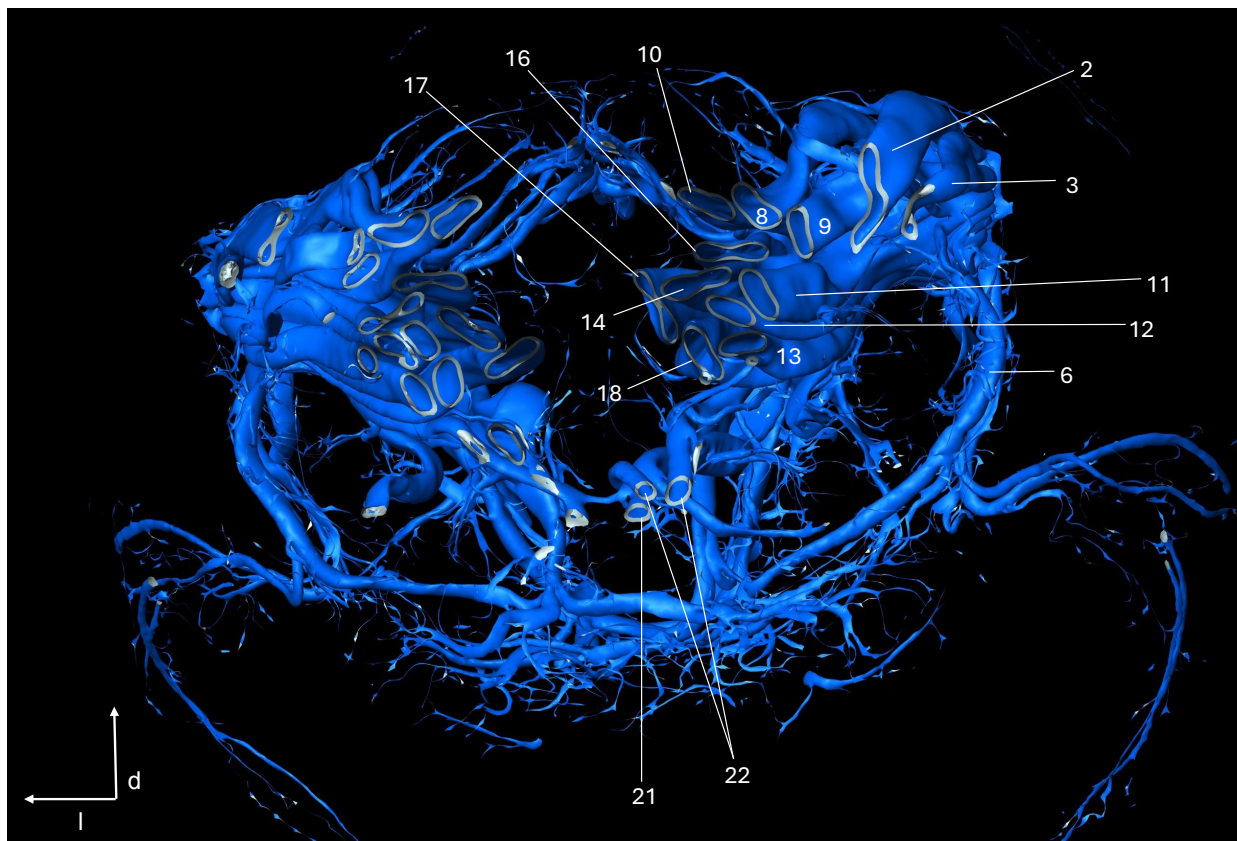


Abbildung 16: Tracheenverlauf vom ersten Stigma auf der linken Seite. Die Tracheen, die vom ersten linken Stigma entspringen, und anterior Richtung Kopf verlaufen. Insgesamt verlaufen 15 Tracheen anterior in den Kopf und Antennen.

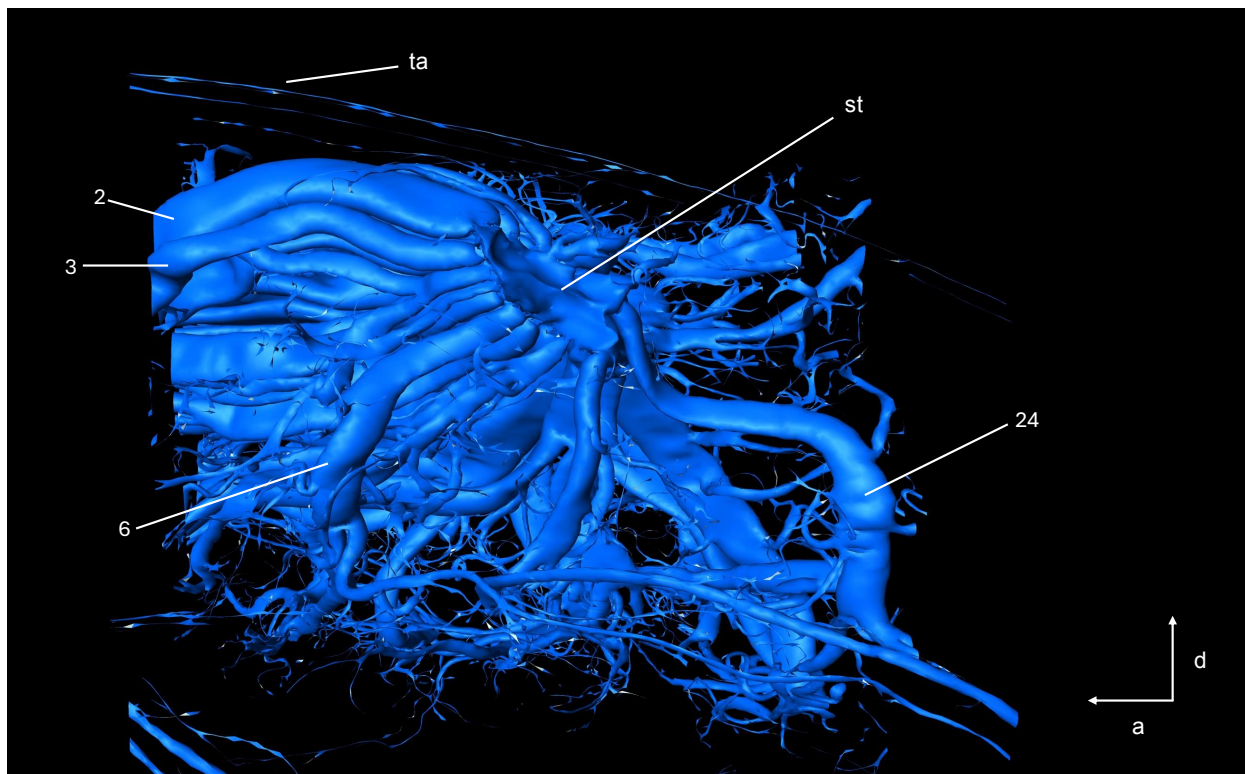


Abbildung 17: Das erste Stigma auf der linken Seite in lateraler Ansicht. Insgesamt 25 Tracheenstämme entspringen von diesem Stigma. Der Großteil davon verläuft nach anterior. Oberhalb sind die Tracheen der Antenne zu erkennen.
Abkürzungen: st Stigma. ta Tracheen der linken Antenne

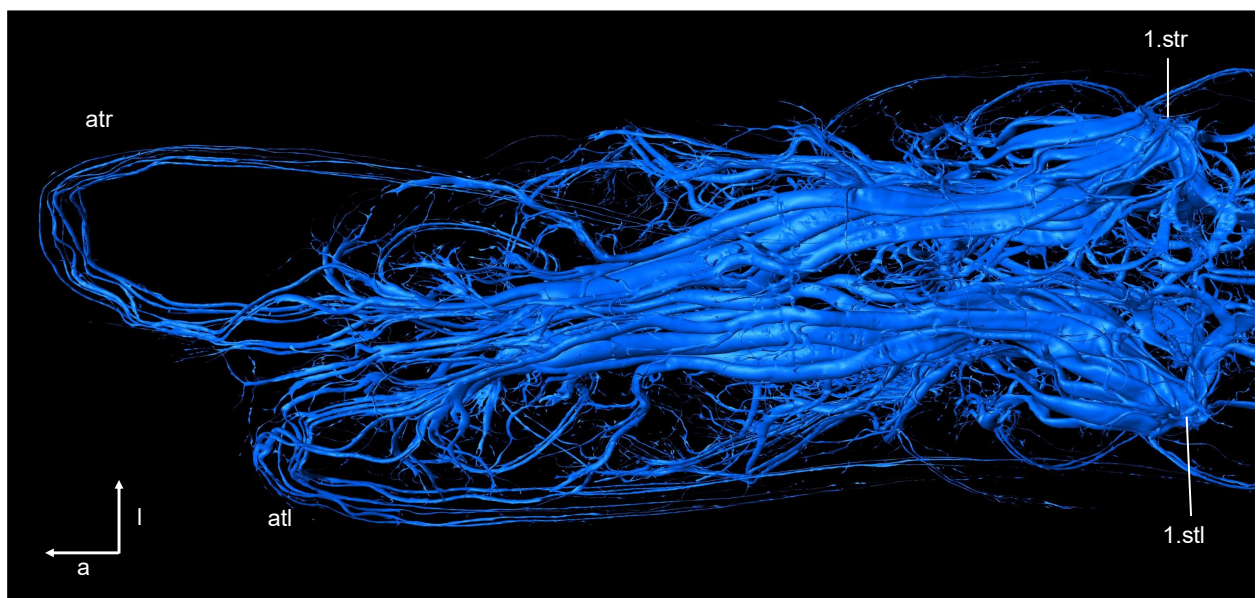


Abbildung 18: Vorderer Abschnitt ab dem ersten Stigmenpaar. Dorsale Ansicht. Die Tracheen, die vom ersten Stigma von der linken Seite entspringen und anterior projizieren, verlaufen parallel zu den Tracheen, die von der rechten Seite entspringen. **Abkürzungen:** 1.str. Erstes Stigma der rechten Seite. 1.stl. Erstes Stigma der linken Seite. atl. Antenne der linken Seite. atr. Antenne der rechten Seite

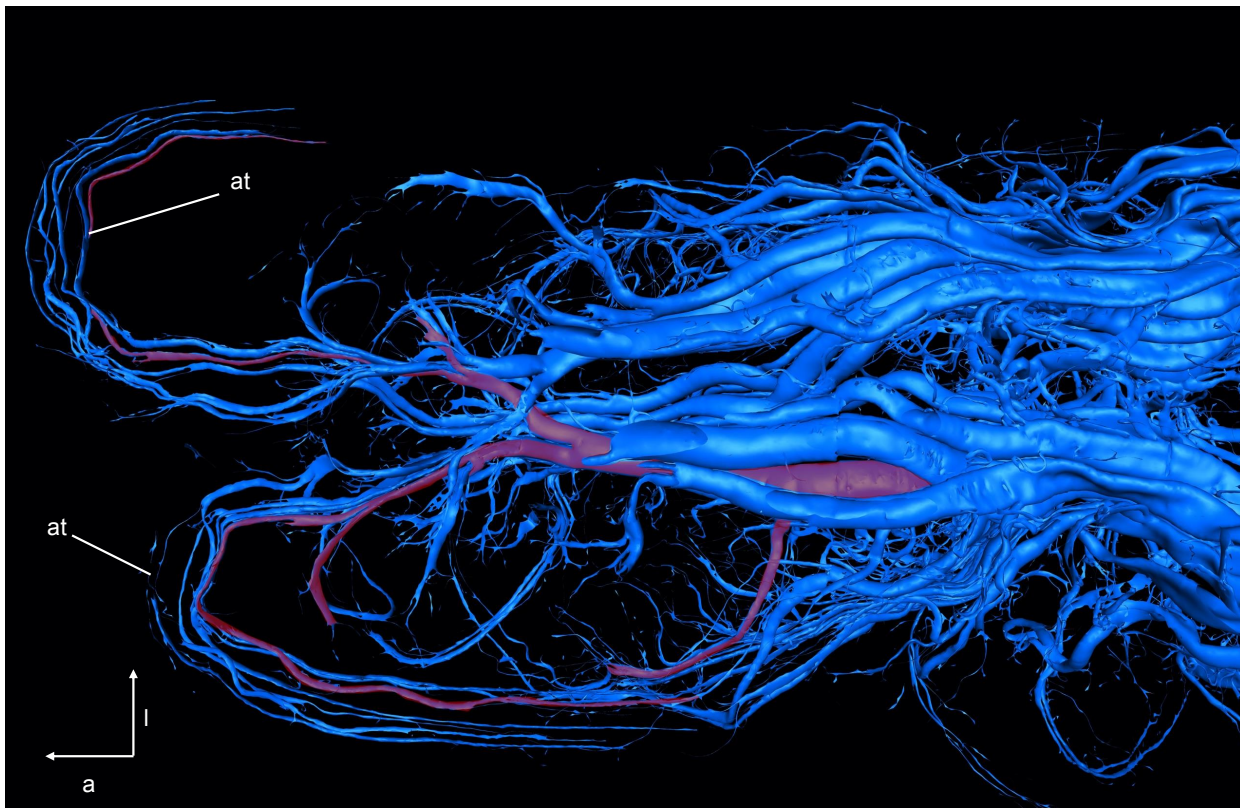


Abbildung 19: Vorderer Abschnitt des Tracheensystems. Dorsale Ansicht. In rot eingefärbt ist die längste Trachee (T2) ausgehend vom ersten Stigma der linken Seite. T2 hat bis zur Aufspaltung vor den Antennen eine Länge von 6,2mm. Durch ihre Aufspaltungen versorgt sie die linke und rechte Antenne, die linke 1. Maxille und die linke Giftklaue.
Abkürzungen: at Antenne

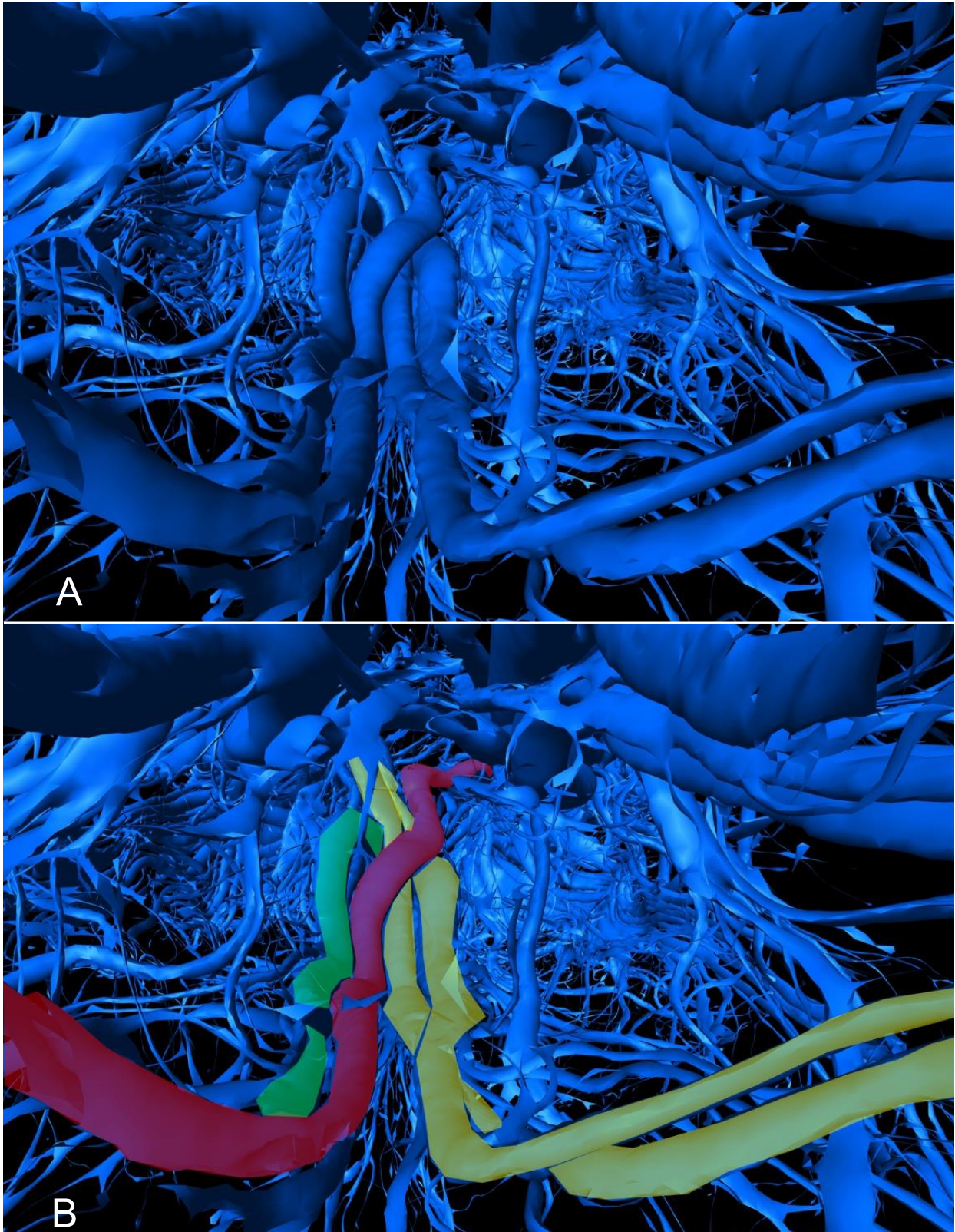


Abbildung 20: A. Anteriore Ansicht. Überkreuzung der Tracheen, die von der rechten und linken Seite entspringen. T14 und T17 entspringen vom ersten Stigma der linken Seite und ziehen anterior, wobei sie sich mit Tracheen der rechten Seite überkreuzen. Im weiteren Verlauf versorgen T14 und T17 die Antenne, sowie 1. und 2. Maxille der rechten Seite (contralaterale Versorgung).
B. Überkreuzung von T14 und T17 mit Farbe markiert. Anteriore Ansicht. T14 ist mit rot und T17 mit grün markiert. Die beiden Tracheen, die vom Stigma der rechten Seite entspringen sind mit gelb markiert. Die vier markierten Tracheen versorgen das Tier contralateral

Das Tracheensystem verzweigt sich besonders stark im Mundbereich des Tieres (**Abbildung 21**). Vom linken Stigma ausgehend verlaufen vier Tracheenröhren (11, 12, 13 und 16) in die linke Giftklaue (Maxilliped). Ein Ast von T16 projiziert zudem in die zweite Maxille. Die Tracheenröhre 17 spaltet sich auf, wobei ein Ast in die rechte Antenne und ein Ast in die rechte zweiten Maxille projiziert (**Abbildung 20** und **Abbildung 22**).

Von T9 und T18 geht jeweils eine Abzweigung ab, die in das erste Laufbein der linken Körperseite verläuft (**Abbildung 22**). T3 und T19 versorgen das zweite Laufbein mit Sauerstoff (**Abbildung 22**). Das dritte Laufbein wird von T6 und T20 versorgt (**Abbildung 22**). Die restlichen Tracheen bleiben eher zentral und enden im Segment des ersten Laufbeinpaars wie zum Beispiel T21, T22.1, T22.2 und T4. Das Segment des dritten Laufbeinpaars wird ipsilateral von T4, T5 und T7 versorgt. Diese Tracheen verlaufen nur über kurze Distanzen und enden vermutlich in Tracheolen, die der lokalen Sauerstoffversorgung der entsprechenden Muskulatur dienen.

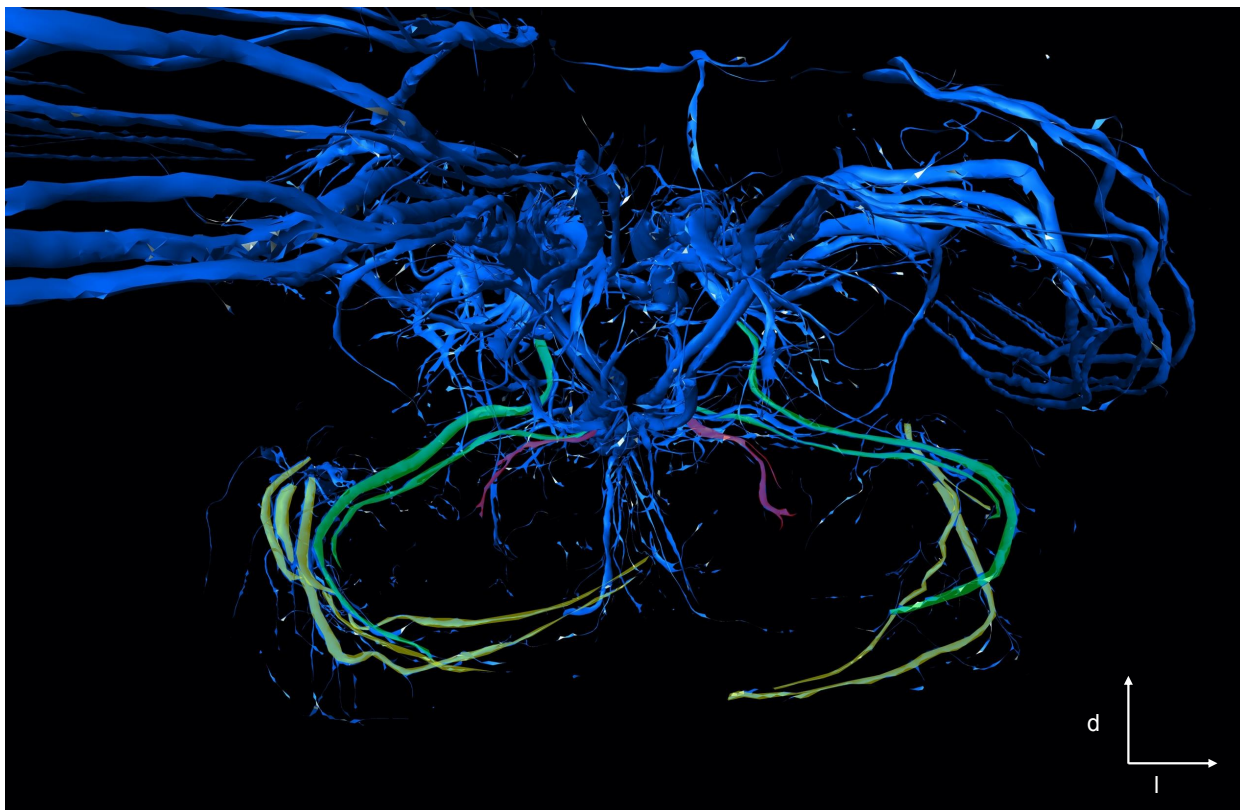


Abbildung 21: Die Versorgung der Tracheen im Mundbereich. Anteriore Ansicht. Posterior und dorsal wurden Tracheen weggeschnitten. Rotmarkierte Tracheen versorgen die ersten Maxillen. Grünmarkierte Tracheen versorgen die zweiten Maxillen. Gelbmarkierte Tracheen versorgen die Giftklauen.

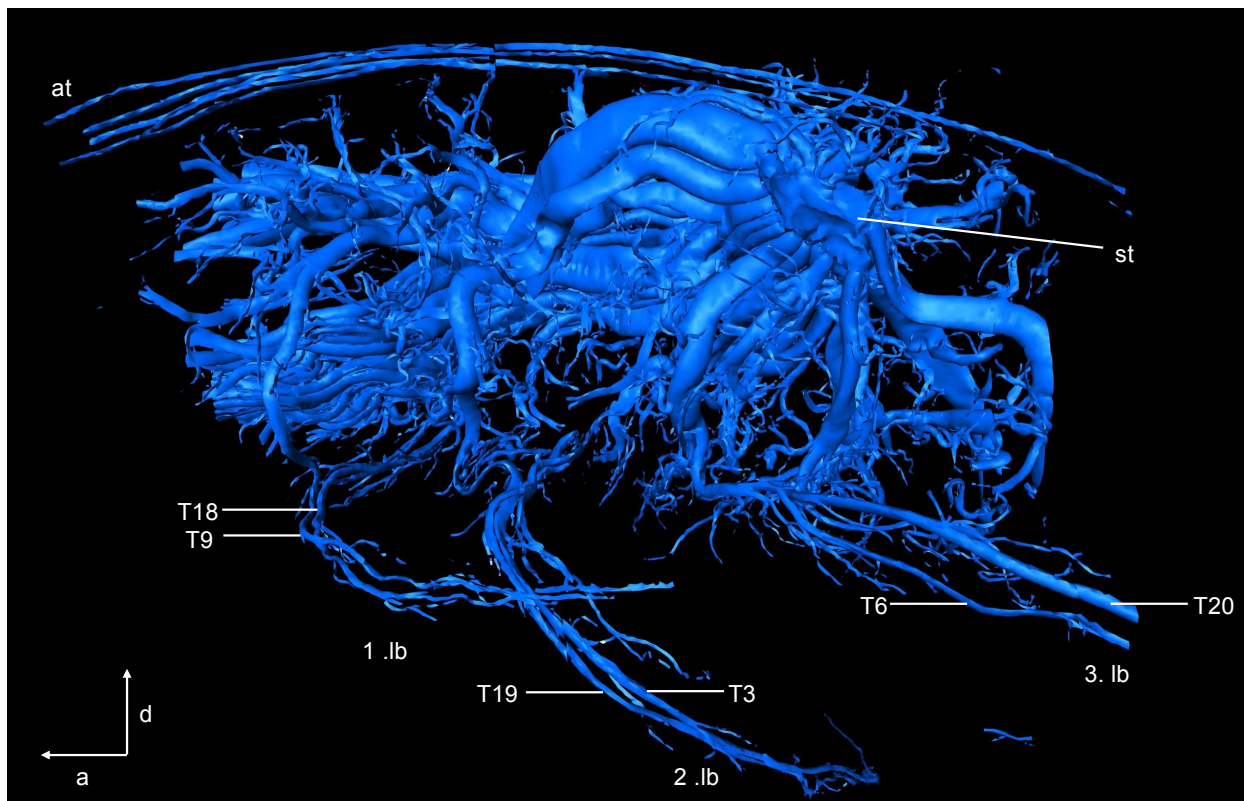


Abbildung 22: Trachensystem und Innervation der Laufbeine auf der linken Seite. Laterale Ansicht. Die ersten drei Laufbeine werden von den Tracheen ausgehend vom ersten Stigma der linken Seite versorgt. Das erste Laufbein wird von T9 und T18; das zweite Laufbein von T3 und T19; das dritte Laufbein wird von T6 und T20 versorgt. Oberhalb des Trachensystems und des Stigmas verlaufen die Tracheen der linken Antenne. **Abkürzungen:** at Tracheen der Antenne. lb Laufbein st Stigma.

Die Tracheen des ersten linken Stigmas bilden im posterioren Verlauf mehrere Anastomosen mit Tracheen des folgenden Stigmas, was auf eine starke segmentübergreifende Vernetzung hinweist (**Abbildung 23**). T15 spaltet sich früh nach dem Stigma auf. Der nach anterior verlaufende Ast spaltet sich weiter auf und terminiert im ersten Laufbeinsegment. Der zweite Ast verläuft dorsal in die Körpermitte und bildet eine Anastomose mit T23 desselben Stigmas. T21 teilt sich in einen anterior und einen posterior gerichteten Ast; der Verlauf des anterioren Astes wurde zuvor bereits beschrieben. Der posteroventral verlaufende Ast von T21 teilt sich in zwei Äste. Einer zieht weiter nach posterior und bildet eine Längsanastomose mit Tracheen des zweiten Stigmas auf der linken Seite. Der andere verläuft quer zur Körpermitte und verbindet sich mit einem Tracheenast des ersten rechten Stigmas (Queranastomose). Ähnlich verhält es sich mit T22, von der sowohl anterior als auch posterior verlaufende Abzweigungen ausgehen. Ein posterior ziehender Ast reicht zum Segment des zweiten linken Stigmas (Laufbeinsegment 5) und bildet dort eine Queranastomose mit einer Trachee der rechten Körperseite. Der zweite Ast der

Trachee T23 verbindet sich ebenfalls mit einem Tracheenstamm des zweiten linken Stigmas (Längsanastomose). T24 teilt sich in drei Äste auf, wobei der größte Ast in das vierte Laufbein des Tieres projiziert. Die beiden anderen Äste bilden jeweils Anastomosen mit T21 desselben Stigmas und T11 des zweiten Stigmas. T25 ist nach posterior ausgerichtet, zeigt jedoch eine frühe, dichte Verzweigung in zahlreiche feine Tracheenäste in unmittelbarer Nähe des Stigmas. Diese kurzen Abzweigungen enden vermutlich in Tracheolen (Abbildung 23).

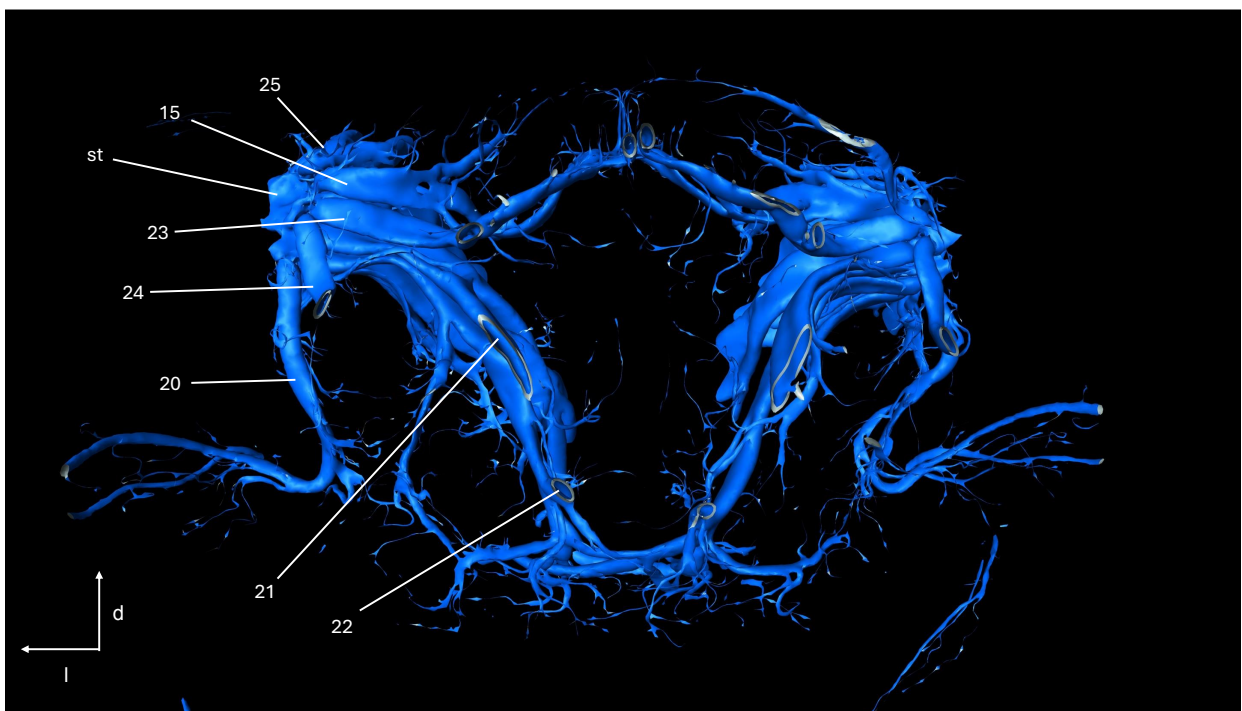


Abbildung 23: Posteriore Ansicht des ersten Stigmenpaares. Beschriftet sind die Tracheen, die vom ersten Stigma auf der linken Seite nach posterior verlaufen. **Abkürzungen:** st Stigma.

Tabelle 1: Übersicht der Tracheen und welche Organe sie versorgen.

Zielorgan	Tracheen vom 1. Stigma links	Tracheen vom 2. Stigma links
Linke Antenne	T2, T8, T16	
Rechte Antenne	T2, T14, T17	
Kopfbereich	T10	
Linke 1. Maxille	T2	
Linke 2. Maxille	T16	
Rechte 1. Maxille	T17	
Rechte 2. Maxille	T14, T17	
Linke Giftklaue	T2, T11, T12, T13, T16	
Stigma Bereich	T1, T25	
1. Laufbein links	T9, T18	
Laufbeinsegment 1	T15	
2. Laufbein links	T3, T19	
3. Laufbein links	T6, T20	
Laufbeinsegment 3	T4, T5, T7, T21	
4. Laufbein links	T24	T9
5. Laufbein links		T5, T10
Laufbeinsegment 5	T22, T23	
6. Laufbein links		T12, T13
7. Laufbein links		T12

4.1.4 Zweites Stigma der linken Seite (Laufbeinsegment 5)

Beim zweiten Stigma auf der linken Seite entspringen insgesamt 21 Tracheen (**Abbildung 24**). Auch im Bereich des zweiten Stigmas zeigen sich sehr breite, teils abgeflachte Tracheenstämme (**Abbildung 24**). Ihr großes Lumen führt dazu, dass sie einen erheblichen Teil des Körpervolumens einnehmen. Zwischen den Tracheen des ersten und zweiten Stigmenpaares lassen sich zahlreiche Längs- und Queranastomosen beobachten. T1 verzweigt sich unmittelbar nach dem Stigma in zwei kurze Äste, die nur eine geringe Strecke ins Körperinnere verlaufen. Auch T2 bis T4 zeigen einen kurzen Verlauf in Richtung Körpermitte, wobei sie sich am distalen Ende jeweils nochmals aufspalten. T5 ist stark abgeflacht und verläuft zunächst in posteriorer Richtung. Anschließend spaltet sich die Trachee auf: Ein Ast beschreibt eine Biegung nach anterior und bildet eine Anastomose mit T6 des gleichen Stigmas. Der zweite Ast zieht weiter posterior und bildet eine Anastomose mit einer Trachee des dritten Stigmas (**Abbildung 25** und). T6 verläuft zunächst in Richtung Körpermitte und spaltet sich dort in zwei Äste auf: Ein Ast zieht anterior und bildet eine Anastomose mit T7 desselben Stigmas. Während der zweite Ast medial

nach posterior zieht und bis zum dritten Stigma reicht (**Abbildung 26**). T7 weist einen kräftigen Hauptstamm auf und verläuft in anteriorer Richtung. Eine seiner Abzweigungen bildet eine Längsanastomose mit T23 des ersten Stigmas, eine weitere mit T8 desselben Stigmas. Der anterior verlaufende Tracheenstamm T8 verzweigt sich in drei Äste: zwei enden im Bereich des vierten Laufbeinsegment, der dritte bildet eine Anastomose mit T7. T9 verläuft nach anterior und zweigt sich auf, wobei ein Ast eine Längsanastomose mit T22 vom ersten Stigma bildet. Der zweite Ast zieht in das vierte Laufbeinpaar. T10 besitzt drei große Abzweigungen, wovon eine in der Körpermitte terminiert, die zweite mit T24 des ersten Stigmas fusioniert und die dritte sich nochmals in zwei Äste spaltet. Von diesen zieht ein Ast auf die rechte Körperseite und bildet eine Queranastomose mit einer Trachee, die vom zweiten Stigma der rechten Seite entspringt. Der zweite Ast verläuft in das fünfte Laufbein der linken Seite. T11 verläuft parallel mit einer Trachee des rechten Stigmas nach anterior. Der dicke Stamm von T11 bildet sowohl Längs- als auch Queranastomosen und verbindet sich mit T18 desselben Stigmas. T12 zweigt sich auf und versorgt die Laufbeine sechs und sieben. Eine Abzweigung von T12 projiziert bis zum dritten Stigma nach posterior (Längsanastomose). Der Hauptast von T13 projiziert in das sechste Laufbein. Die Abspaltung von T13 bildet mit T5 vom zweiten Stigma der linken Seite eine Anastomose.

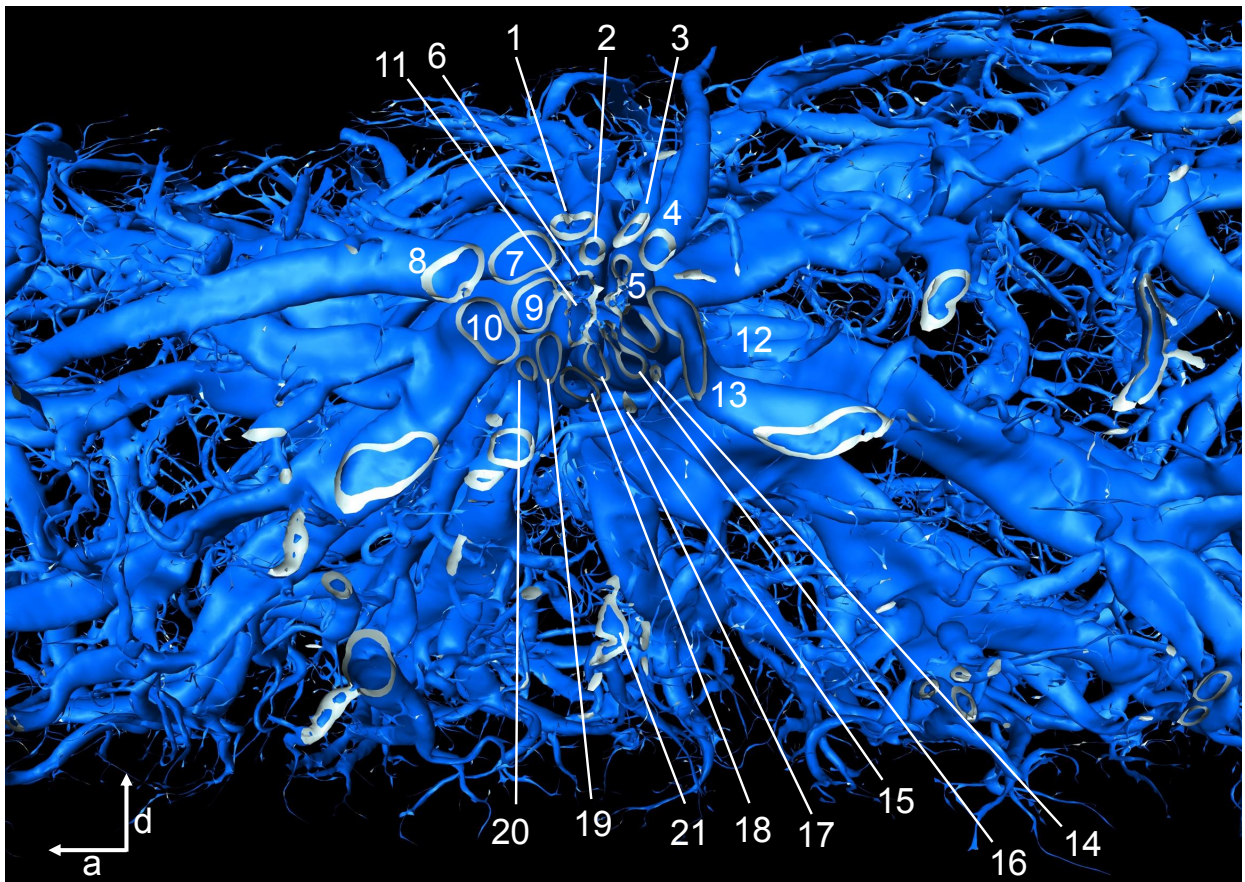


Abbildung 24: Tracheenanordnung am zweiten Stigma der linken Körperseite. Vom zweiten Stigma gehen insgesamt 21 Tracheenstämme aus, die in das Körperinnere ziehen. Besonders auffällig sind mehrere breite, teils abgeflachte Tracheenstämme mit großem Lumen. Diese nehmen einen erheblichen Anteil des Körpervolumens in diesem Abschnitt ein.

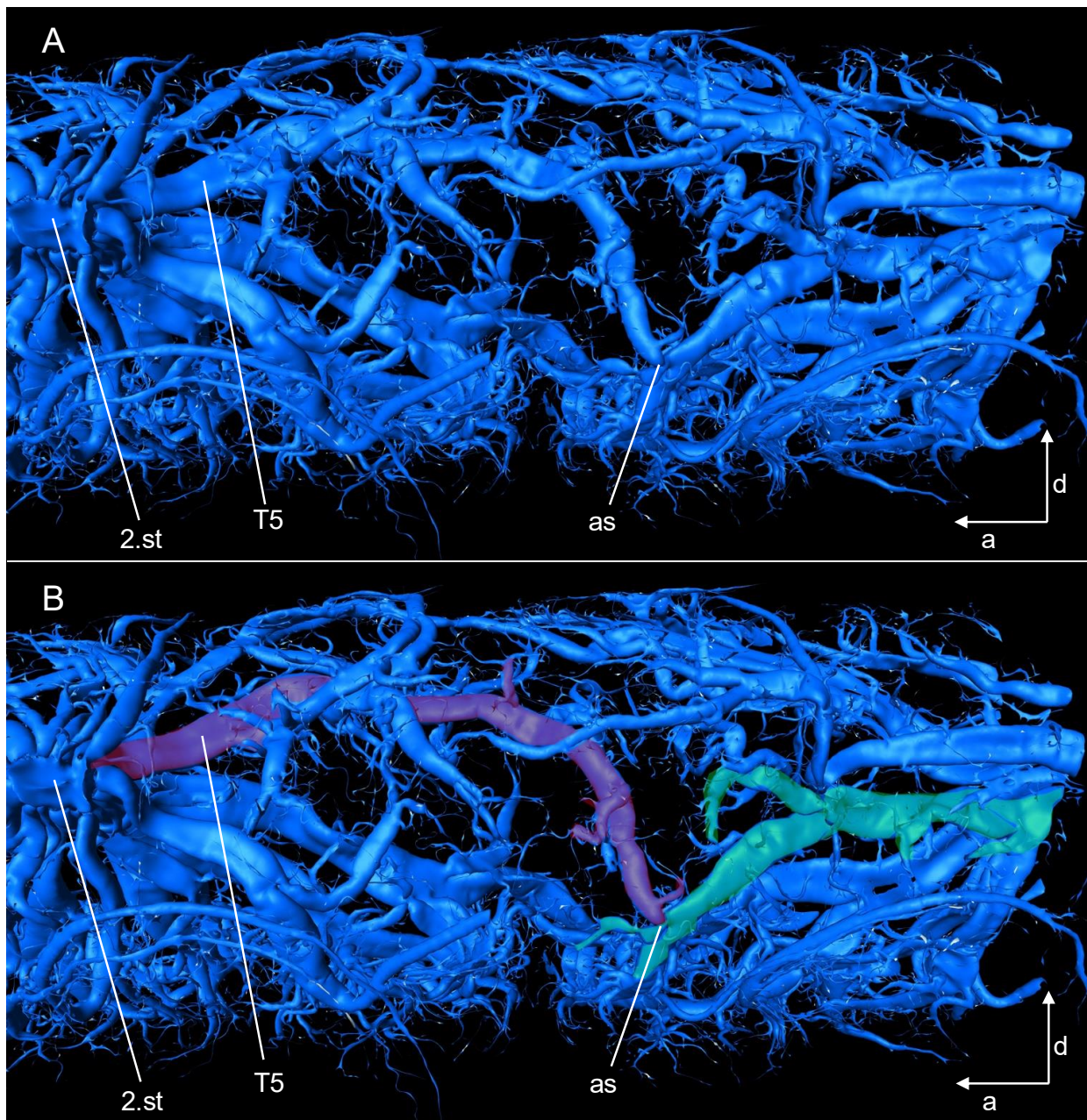


Abbildung 25: (A) Verlauf und Verzweigung von T5 am zweiten Stigma der linken Körperseite. T5 zeigt eine stark abgeflachte Morphologie und verläuft zunächst in posteriorer Richtung. Im weiteren Verlauf spaltet sich die Trachee in zwei Äste auf. Der nach anterior verlaufende Ast bildet eine Anastomose mit T6 desselben Stigmas. Der nach posterior verlaufende Ast anastomisiert mit einer Trachee des dritten Stigmas (markiert mit **as**). (B) Verlauf und Verzweigung von T5 am zweiten Stigma der linken Körperseite mit Einfärbung. Der posterior verlaufende Ast von T5 ist rot markiert. Die Trachee des dritten Stigmas der linken Seite ist mit grün markiert. Die Anastomose der beiden Tracheen ist mit **as** gekennzeichnet. Abkürzungen: 2. st Zweites Stigma der linken Körperseite. **as** Anastomose. **Abkürzungen:** **as** Anastomose **2.st** Zweites Stigma der linken Körperseite.

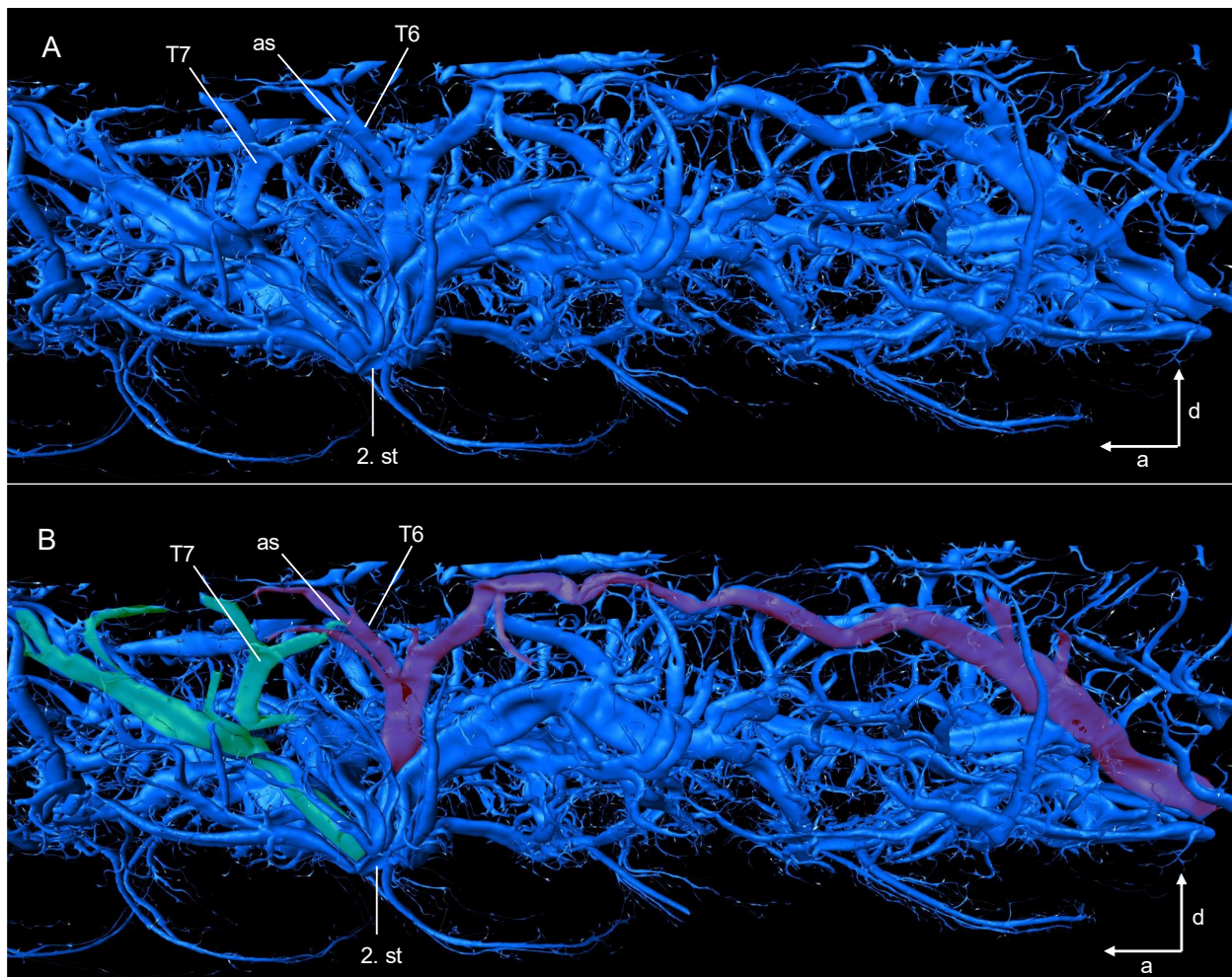


Abbildung 26: T6 Anastomosen mit T7 und Trachee vom dritten Stigma (**A**). T6 Anastomosen mit T7 und Trachee vom dritten Stigma mit Einfärbung (**B**). T6 ist rot und T7 ist grün. Linke Seite, Ansicht von oben. Rechte Seite ist weggeschnitten. **Abkürzungen:** as. Anastomose. 2.st. Zweites Stigma der linken Seite

T14 und ein Ast von T15 enden beide in der Nähe des Stigmas. Der zweite Ast von T15 zieht ins 5. Laufbein links. T16 besitzt einen dicken Stamm mit vielen Abzweigungen und fusioniert mit Tracheen des dritten Stigmas (**Abbildung 26**). T17 projiziert nach posterior und bildet mit einer Trachee des dritten Stigmas eine Längsanastomose. T18 verläuft in ventraler Richtung, zeigt mehrere laterale Abzweigungen und endet in einer Queranastomose. T19 bildet Längs- und eine Queranastomosen und eine Abzweigung endet nahe dem Stigma L2. T20 endet nach kurzer Distanz unterhalb des Stigmas. T21 wiederum verläuft in das fünfte Laufbein.

Zwischen dem dritten und fünften Laufbeinsegment lässt sich eine deutlich höhere Anzahl an Längs- und Queranastomosen als in den anterior gelegenen Abschnitten beobachten. Zahlreiche Tracheenäste aus diesem Bereich sind sowohl mit den Tracheen

des ersten und zweiten Stigmas, als auch mit Strukturen der gegenüberliegenden Körperseite verbunden (**Abbildung 27**). Im Bereich des ersten und zweiten Stigmenpaares zeigt sich eine ausgeprägte Links-Rechts-Symmetrie. Die Anzahl der Tracheenstämme ist auf beiden Seiten nahezu identisch und auch ihre Verläufe stimmen weitgehend überein. Diese symmetrische Organisation wird durch die regelmäßig angeordneten, parallel verlaufenden Tracheen zusätzlich bekräftigt (**Abbildung 27**).

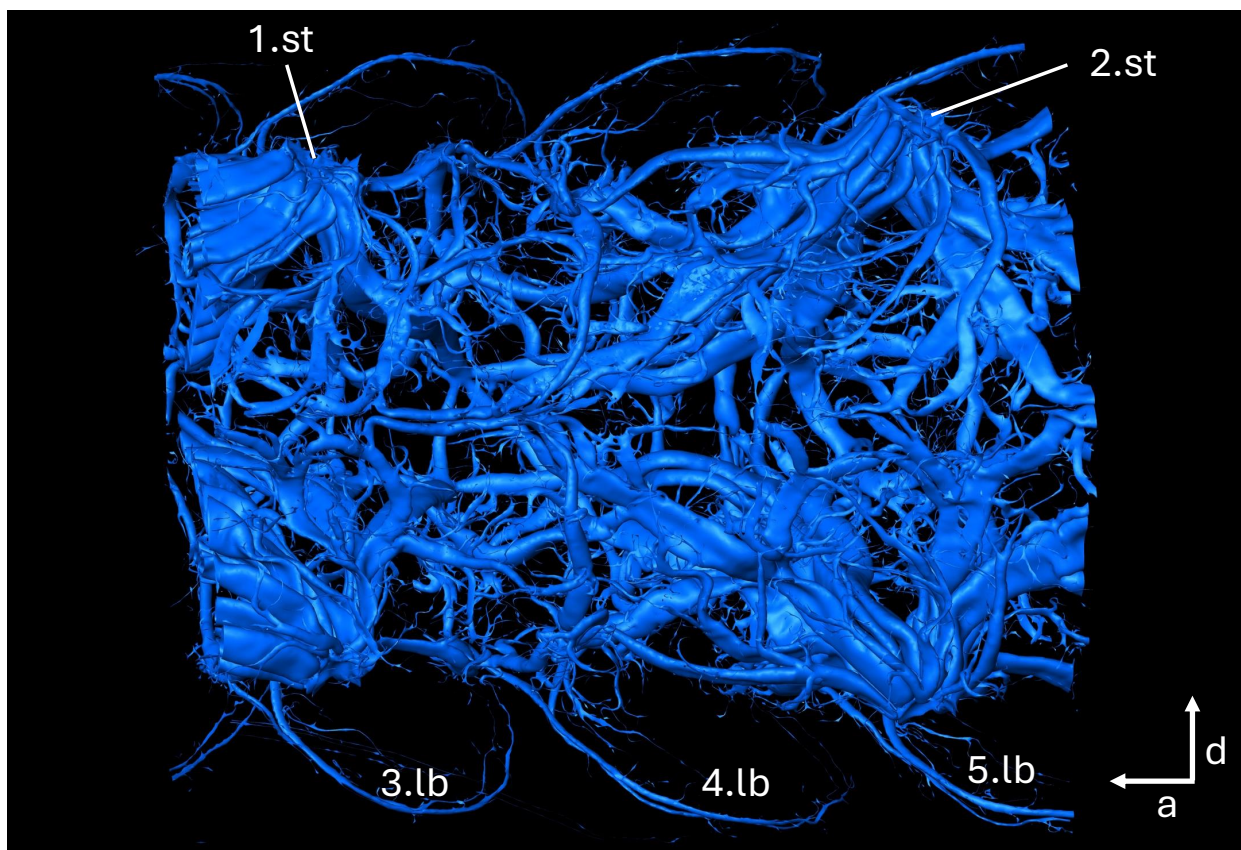


Abbildung 27: Bereich zwischen dem ersten und dem zweiten Stigmenpaar. Ansicht von oben. In diesem Bereich sind zahlreiche Längs- und Queranastomosen erkennbar. Zudem zeigt sich eine hohe Symmetrie in der Anzahl und Anordnung der Tracheenstämme auf der linken und rechten Körperseite. **Abkürzungen:** lb Laufbein st Stigma.

4.2 Diplopoda: Gemeiner Feldschnurfüßer (*Cylindroiulus* cf. *caeruleocinctus*)

Cylindroiulus caeruleocinctus (Wood, 1864), auch als „Gemeiner Feldschnurfüßer“ bekannt, ist, bis auf den Südosten, in ganz Europa verbreitet. Darüber hinaus wurde die Art in die USA und nach Kanada eingeschleppt. Individuen erreichen eine Körperlänge von 18 bis 37mm und weisen eine glänzende, schwarze bis schwarzbraune Färbung auf. Es handelt sich um eine stenöke Art, die vom Frühjahr bis Herbst aktiv ist, wobei im Sommer

ein deutlicher Rückzug in tiefere Erdschichten erfolgt. Typische Lebensräume sind Acker-
ränder, Schuttplätze oder Gärten, wo sie sich tagsüber häufig unter Steinen aufhalten.
Wie viele andere Diplopoden besitzt auch diese Art Wehrdrüsen. Der nächtliche Aktions-
radius der eher schwerfälligen Tiere beträgt 1 bis 2 m und beschränkt sich überwiegend
auf die Bodenoberfläche (Schubart, 1934; Dunger, 1962; Blower, 1985; Enghoff, 2015).

4.2.1 Stigmen

Vertreter der Helminthomorpha besitzen keine Stigmen am 1. und 2. Diplosegment. Ab
dem 5. Diplosegment befindet sich auf jedem beintragenden Körperring zwei Beinpaare
und zwei Paar Stigmen (**Abbildung 28**) (Hilken et al., 2015a). Die Stigmen sind seitlich der
Beinansätze positioniert und liegen auf einem lateralen Sklerit, das in der Literatur als
Pleurotergit bezeichnet wird (Wesner et al., 2014).

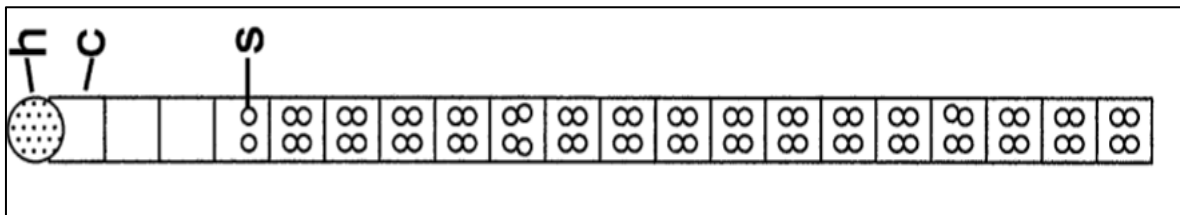


Abbildung 28: Schematische Stigmenanordnung der Helminthomorpha (Diplopoda). **Abkürzungen:** c Collum. h Kopf. s Stigmen. (Hilken et al., 2015a)

Die Öffnungen sind in einem Viereck angeordnet (**Abbildung 29** und **Abbildung 30**). Die letz-
ten drei beinlosen Segmente besitzen keine Stigmen (**Abbildung 29** und **Abbildung 30**).

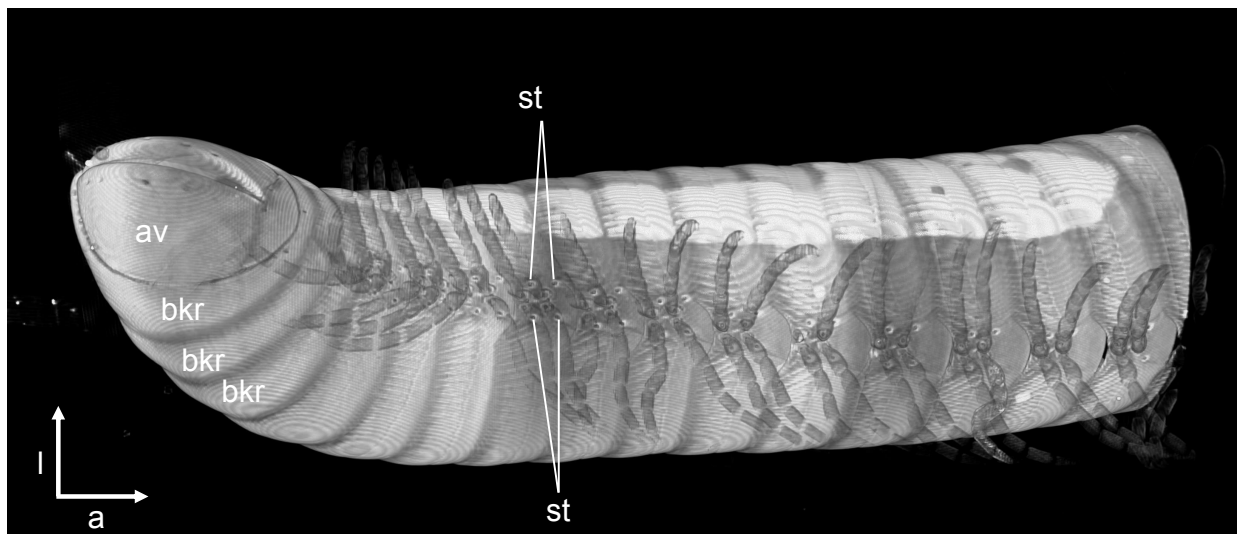


Abbildung 29: Der hintere Abschnitt von *Cylindroiulus caeruleocinctus*. Die Stigmen sind in einem Viereck angeordnet. Sie befinden sich lateral der Beinansätze. Die letzten drei beinlosen Segmente sind stigmenlos. **Abkürzungen** av Anal-ventile. **bkr** Beinlosesr Körperring. **st** Stigma.

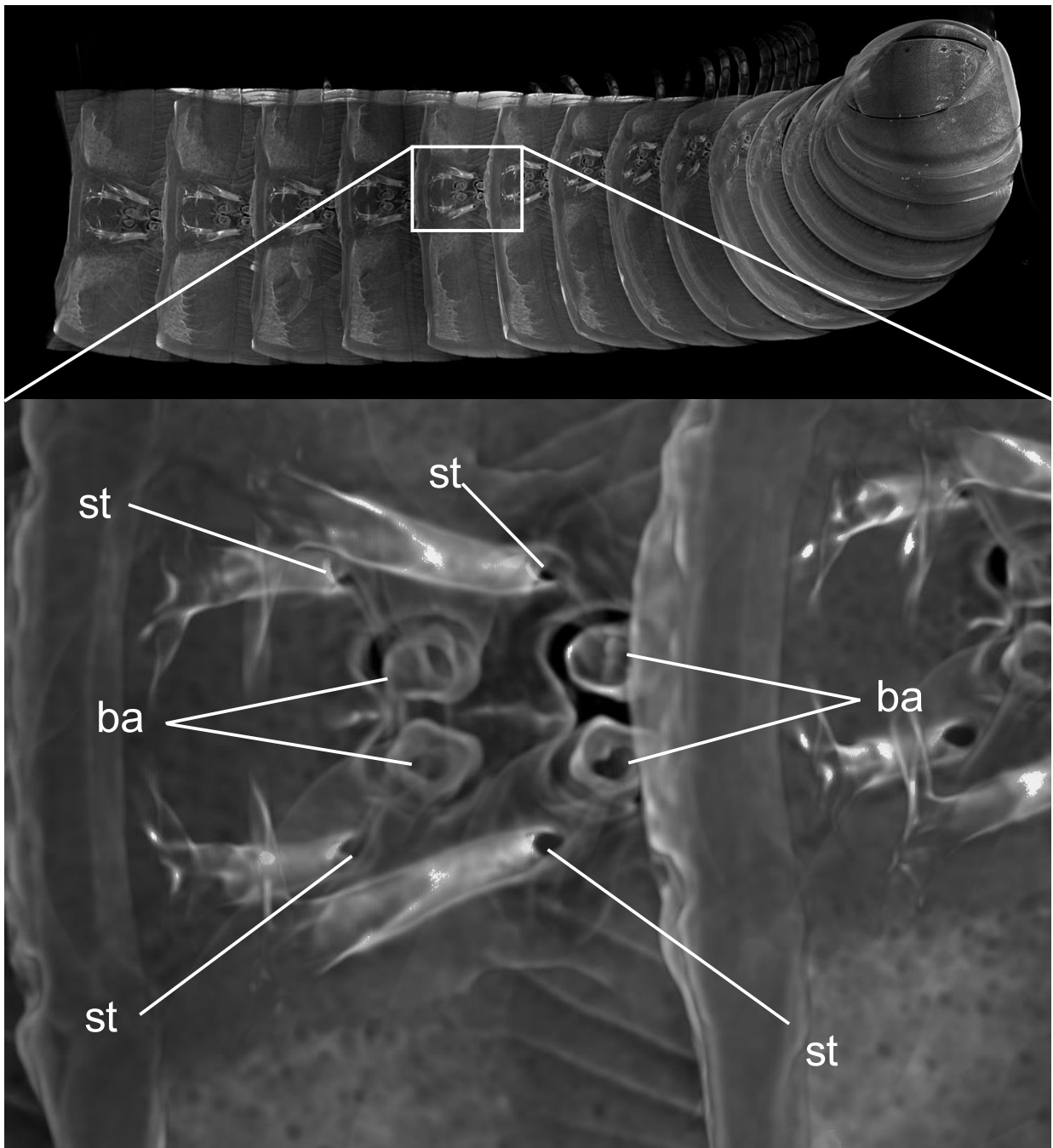


Abbildung 30: Ein beintragender Körperring besitzt vier Stigmen. Diese Stigmen sind in einem Viereck angeordnet und lateral der Beinansätze positioniert. Sie liegen auf dem Pleurotergit. **Abkürzungen:** ba Beinansatz. st Stigma.

Die Stigmenöffnungen sind kreisförmig. Die Stigmentaschen ragen länglich in den Körper hinein und verlaufen schräg nach anterior. Weiter nach anterior nehmen die Stigmentaschen eine elliptische Form an und werden im Durchmesser größer (**Abbildung 31**). Die posterioren Stigmentaschen eines Diplosegments sind mit etwa 340 µm deutlich länger als die anterioren (ca. 230 µm). Am Ende jeder Stigmentasche gibt es einen medianen und einen lateralen Zweig (**Abbildung 31**). Von diesen Abzweigungen entspringen Tracheenbündeln. Von den anterioren Stigmentaschen entspringen sowohl median als

lateral Tracheen in nicht exakt bestimmbarer Anzahl. Von den posterioren Stigmentaschen ziehen lateral acht bis neun Tracheenäste ab. Zusätzlich entspringt aus dem medialen Bereich meist eine, seltener zwei Tracheen. Diese medial entspringenden Tracheen kreuzen sich mit den Tracheen der kontralateralen Seite und terminieren zwischen den vier Tracheentaschen (**Abbildung 32**). Am Ende der posterioren Stigmentaschen befindet sich zwischen den beiden Tracheenabzweigungen ein dorsaler Fortsatz (**Abbildung 31**).

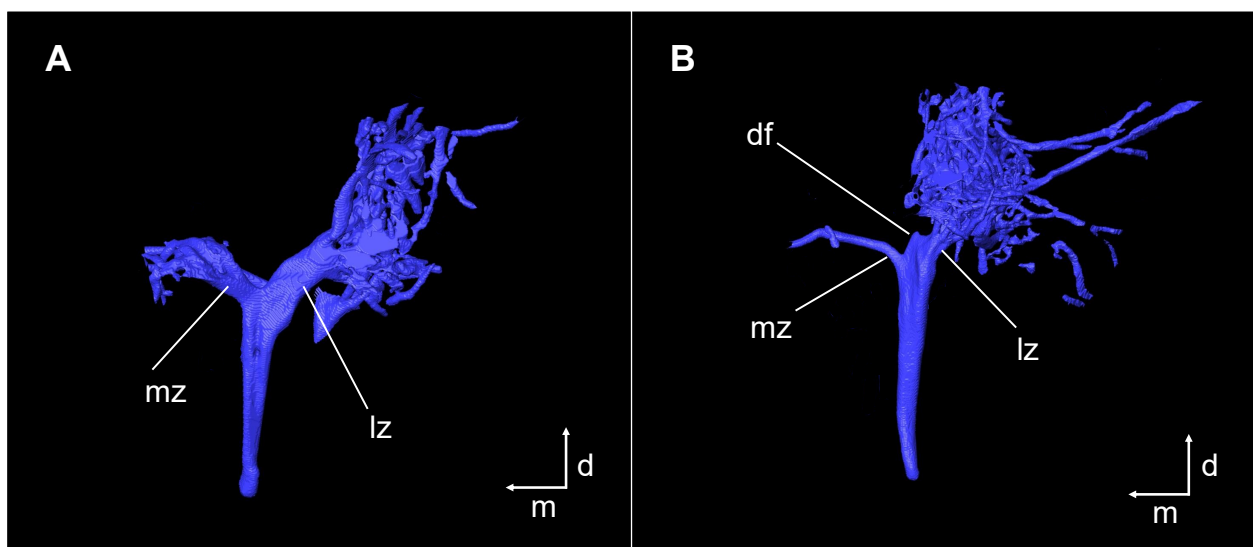


Abbildung 31: Ansicht einzelner Stigmentaschen mit medianen und lateralen Zweigen. Die Stigmentaschen weisen einen länglichen Verlauf auf, wobei zum Ende hin (von unten nach oben) der Durchmesser zunimmt. Am Ende spalten sich die Taschen in einen medianen und lateralen Zweig auf. Anteriore Stigmentasche: Median und lateral entspringen Tracheen, wobei die Anzahl nicht genau bestimmbar ist. Posteriore Stigmentasche: Median entspringt meistens eine, selten zwei Tracheen. Die laterale Abzweigung besitzt acht bis neun Tracheen. **A** anteriore Stigmentasche. **B** posteriore Stigmentasche. **Abkürzungen:** df Dorsaler Fortsatz. lz Lateraler Zweig. mz Medianer Zweig

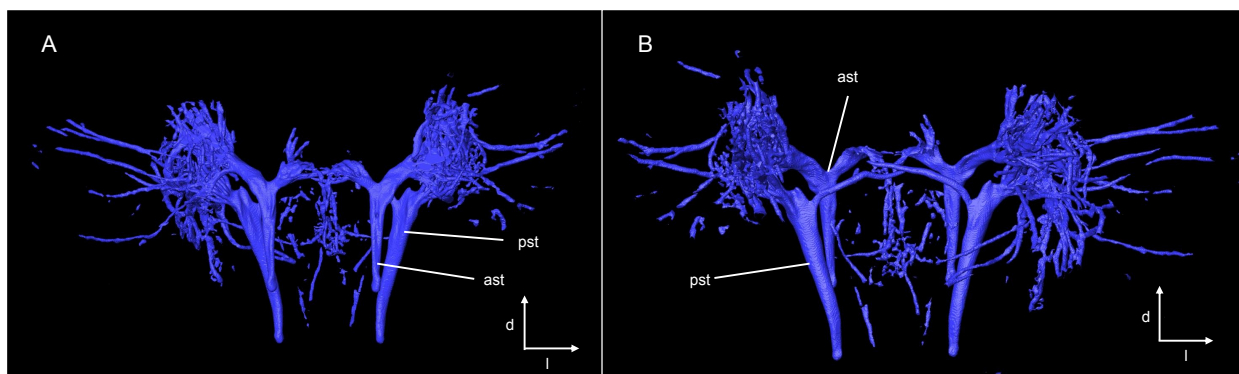


Abbildung 32: Ansicht von zwei Paar Stigmentaschen von einem Körperring. Es gibt zwei anteriore Stigmentaschen und zwei posteriore Stigmentaschen. Aus den anterioren Taschen gehen mehr, jedoch dünnere Tracheen hervor. Aus den posterioren Taschen entspringen weniger Tracheen, dafür deutlich kräftigere. Die medianen Zweige (sowohl bei anterioren als auch posterioren Stigmentaschen) tragen kurze und wenige Tracheen, die lateralen hingegen zahlreiche

und längere. **A** Ansicht von vorne. **B** Ansicht von hinten. **Abkürzungen:** **ast** anteriore Stigmatasche. **pst** posteriore Stigmatasche.

Generell entspringen aus den anterioren Stigmataschen mehr, jedoch dünnere Tracheen, während die posterioren Taschen weniger, dafür deutlich kräftigeren Tracheen aufweisen. Die medianen Zweige haben meist kurze und wenige Tracheen, die lateralen hingegen zahlreiche und längere (**Abbildung 32**).

4.2.2 Tracheensystem

Die lateral entspringenden Tracheen verlaufen ungeordnet unterhalb der Kutikula (**Abbildung 33** und **Abbildung 34**). Die Tracheen bleiben nicht nur in dem Segment, in dem sie entspringen, sondern erstrecken sich sowohl nach anterior als auch posterior über zwei bis drei Körperringe (**Abbildung 35**). Die Tracheen spalten sich sehr selten und unregelmäßig auf (**Abbildung 35**). Vom Abzweigpunkt an verlaufen die Tracheen gekreuzt mit denen der benachbarten Stigmataschen. Es wirkt wie ein Geflecht aus vielen Tracheen, die sich kreuz und quer in alle möglichen Richtungen ausbreiten (**Abbildung 36**). Sowohl kräftige (posteriore) als auch feine (anteriore) Tracheen verlaufen weit nach dorsal an der Innenseite der Kutikula entlang. Von den anterioren Stigmataschen zieht häufig ein Tracheenbündel sowohl nach anterior als auch nach posterior und reicht dabei bis zum nächsten oder sogar bis zum übernächsten Stigmenpaar (**Abbildung 35** und **Abbildung 36**). Diese Bündel verlaufen auf Höhe der lateralen Zweige der Stigmataschen. Dadurch wirkt es, als ob sich ein Bündel von vorne nach hinten durch den Körper ziehen würde (**Abbildung 35** und **Abbildung 36**).

Auch median erkennt man ein kleineres Bündel von Tracheen. Die Tracheen entspringen von der linken und rechten Seite und bündeln sich in der Mitte (**Abbildung 34** und **Abbildung 37**). Die Tracheen, die von den medianen Zweigen der vorderen Stigmataschen entspringen, verlaufen nach posterior zu den nächsten Stigmataschen, wo sie auch enden (**Abbildung 37**).

Die räumliche Anordnung der Tracheen erweckt zunächst den Eindruck, dass die Stigmataschen durch die Tracheen miteinander verbunden sind. Jedoch wurde keine direkte Verbindung erkannt und somit können Anastomosen ausgeschlossen werden.

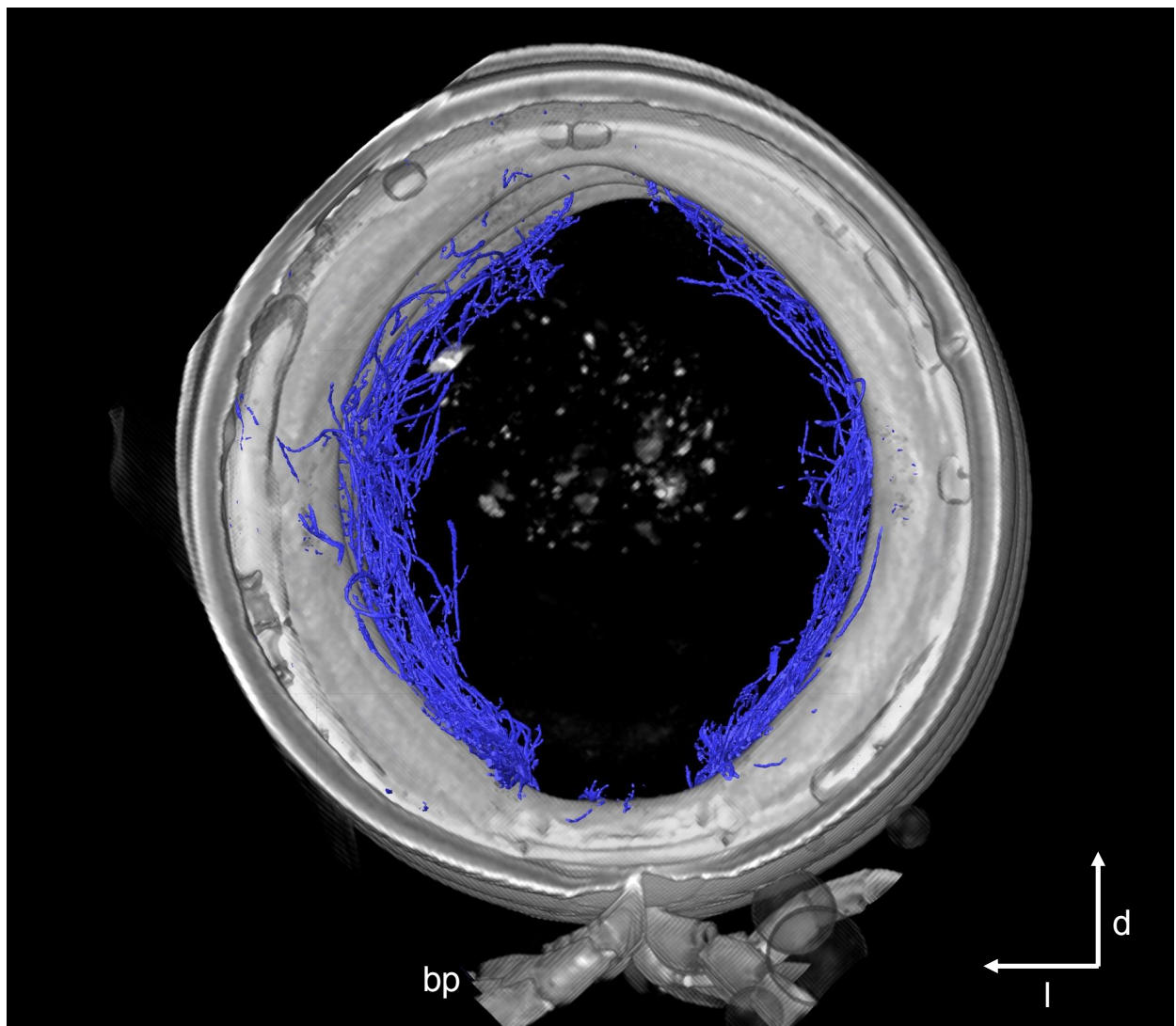


Abbildung 33: Ansicht von vorne mit Kutikula und den Ansätzen der Beinpaare. Die blau markierten Tracheen verlaufen unterhalb der Kutikula. Im mittleren Bereich des Körpers befinden sich keine Tracheen. **Abkürzungen:** bp Beinpaare.

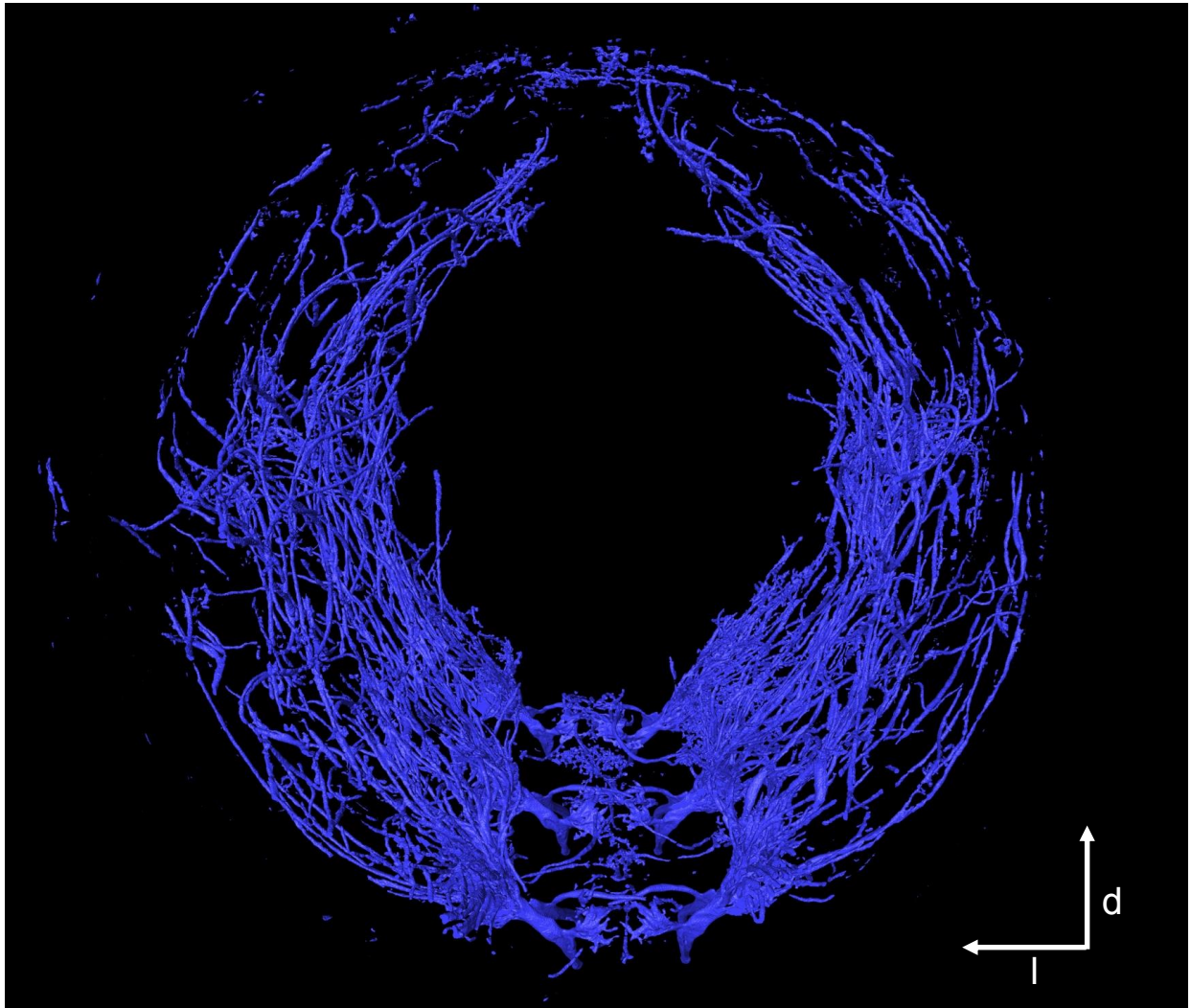


Abbildung 34: Ansicht des Tracheensystem von vorne ohne Kutikula. Die Stigmentaschen befinden sich medioventral. Die Tracheen verlaufen der Kutikula entlang. Median zwischen den Stigmentaschen des nächsten Körperrings sind Tracheen erkennbar.

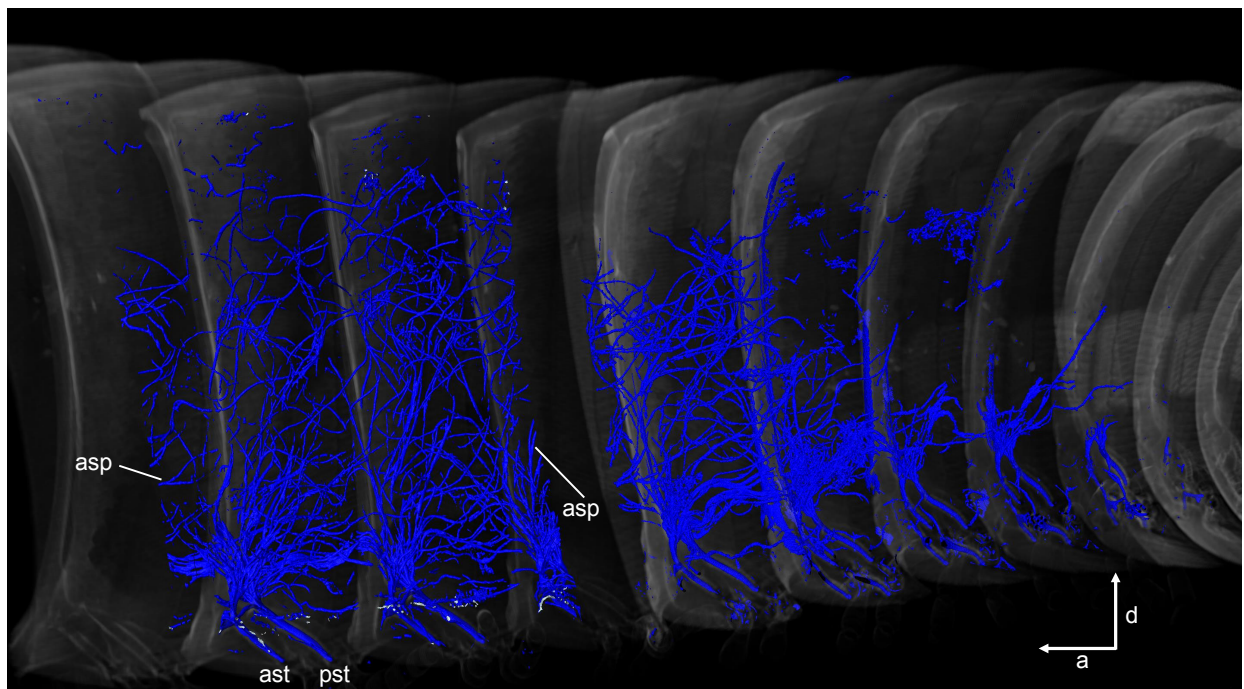


Abbildung 35: Tracheenverlauf bei den Stigmataschen der rechten Seite. Ansicht von innen. Tracheen verlaufen unterhalb der Kutikula nach oben und erstrecken sich über mehrere Segmente. Unregelmäßig kommen auch Aufspaltungen vor. **Abkürzungen:** **asp** Aufspaltung. **ast** anteriore Stigmatasche. **pst** posteriore Stigmatasche.

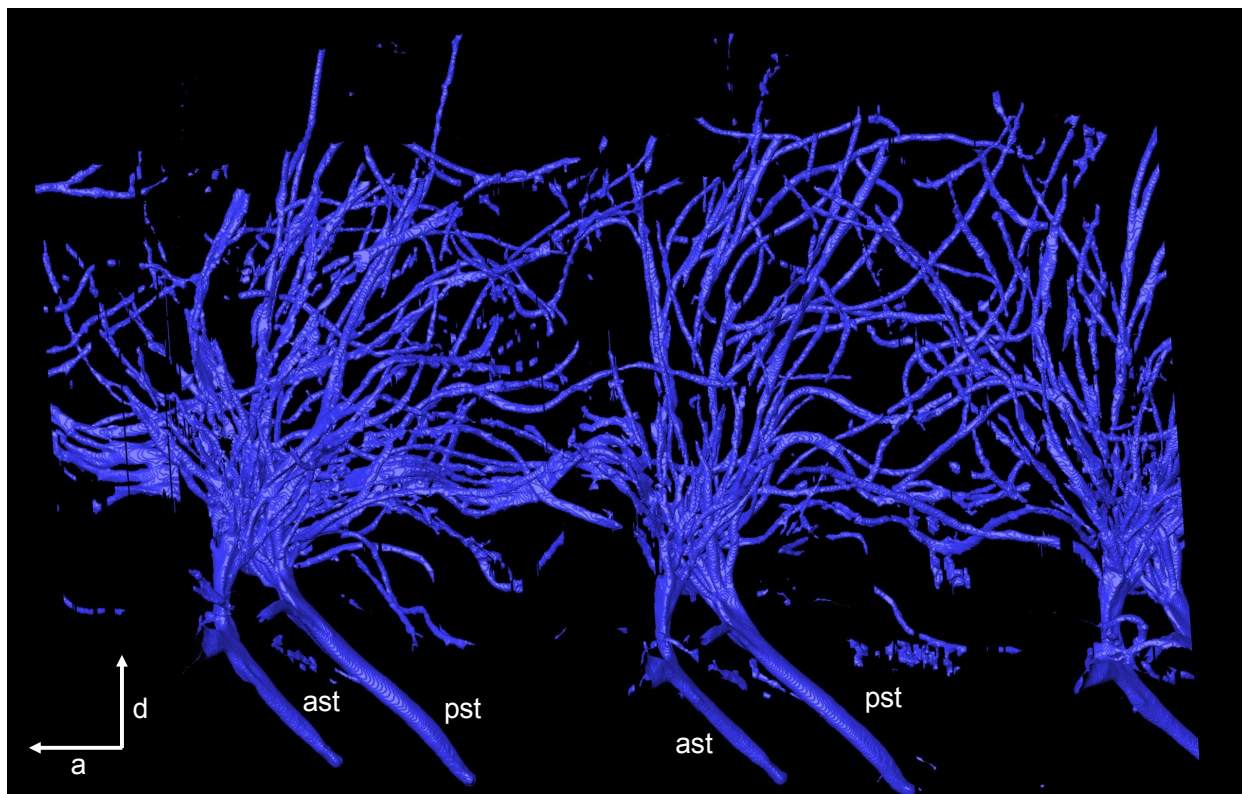


Abbildung 36: Tracheenverlauf bei den Stigmataschen. Ansicht der rechten Seite von innen. Die Tracheen bilden ein Geflecht und erstrecken sich in alle Richtungen. **Abkürzungen:** **ast** anteriore Stigmatasche. **pst** posteriore Stigmatasche.

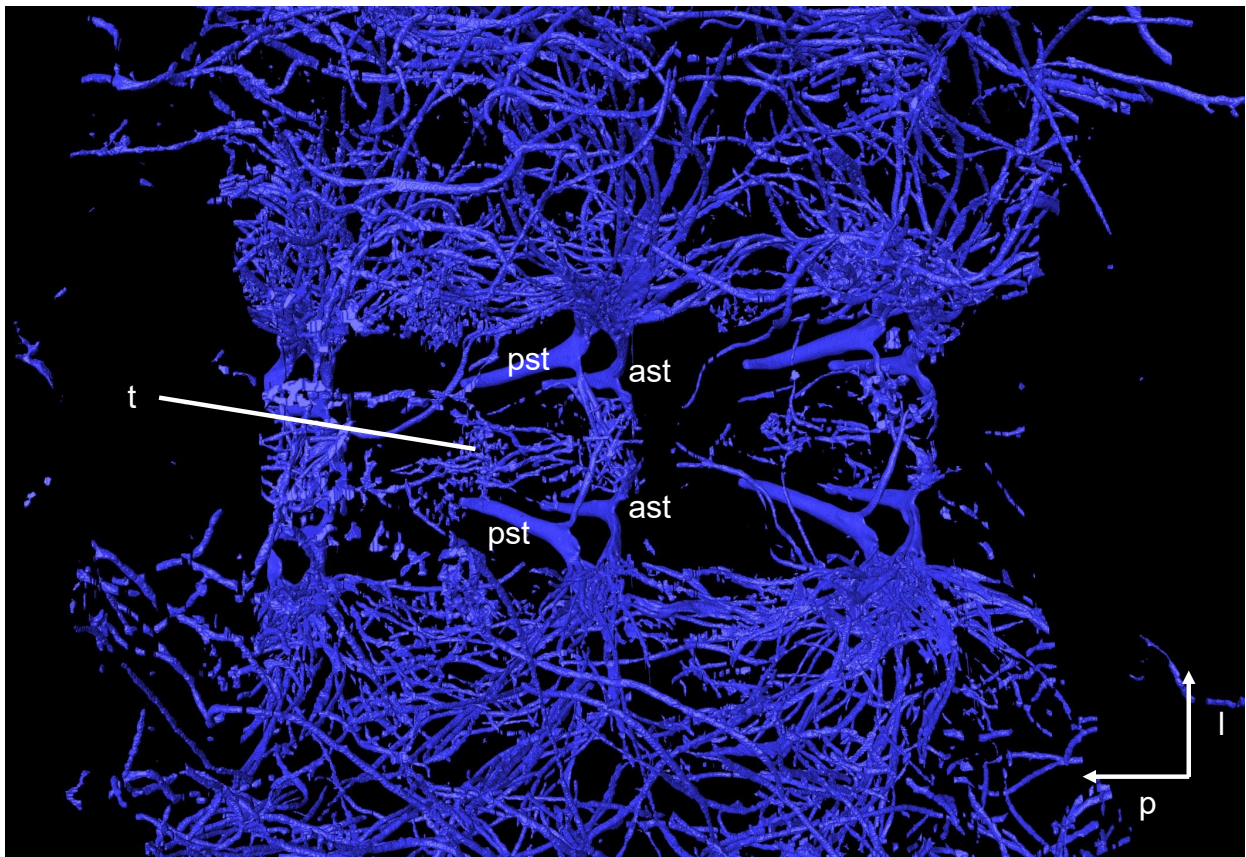


Abbildung 37: Ansicht von oben auf den Tracheenverlauf median zwischen Tracheentaschen benachbarter Segmente. Von den posterioren Taschen entspringen median ein kräftiger Ast, wobei sich die beiden Tracheen überkreuzen. Von den anterioren Tracheentaschen entspringt median ein Tracheenbündel, welches nach posterior und bis zu den Stigmentaschen des nächsten Körpersegments verläuft. **Abkürzungen:** **ast.** anteriore Stigmentasche. **pst.** posteriore Stigmentasche. **t.** Bündel an Tracheen

5 Diskussion

5.1 Das Tracheensystem der Chilopoda

Das Tracheensystem von *S. cingulata* ist durch spezifische Merkmale gekennzeichnet. Die Stigmen aller Scolopendromorpha Arten (mit einer Ausnahme: *Plutonium zwierleinii*) sind paarig an den Pleuren der Beinsegmente mit langen Tergiten vorhanden (Hilken et al., 2011). Entsprechend befinden sich die Stigmen von *S. cingulata* an den Segmenten 3, 5, 8, 10, 12, 14, 16, 18 und 20, wobei das giftklauentragende (erste) Segment nicht gezählt wird (Hilken et al., 2011; Manton 1965). Beim untersuchten Individuum sind die Stigmen des 3. und 5. Beinsegments im Scan sichtbar. Das 3D-Modell endet kurz vor dem 8. Beinsegment bzw. vor dem dritten Stigmenpaar (**Abbildung 8** und **Abbildung 9**).

Hilken (1998) beschreibt die Form der Stigma-Öffnung als längsoval und mit einer Länge von ca. 250 μm . Die Analyse in dieser Arbeit ergab beim ersten Stigma der linken Seite bei einer längsovalen Form einen Durchmesser von 450 μm . Hilken (1998) lieferte jedoch keine Information, um welches Stigma es sich bei seiner Untersuchung handelt. Generell sind die Stigmen bei Chilopoda anterior etwas größer als posterior (Curry, 1974). Hilken (1998) brachte dies mit einer erhöhten Gasaustausch-Rate bei vorderen Segmenten und dem stigmenlosen Kopfbereich in Zusammenhang.

Zudem sind die kräftigen Tracheenstämme auffällig, die am Ursprung einen Durchmesser von bis zu 350 μm erreichen und damit deutlich breiter sind, als die von Hilken (1998) angegebenen Werte (160 μm). Da Hilken (1998) keine Angaben zur Größe des Tieres machte, könnte der Grund für die Unterschiede innerhalb derselben Art möglicherweise im Alter oder Geschlecht des Tieres liegen, was wiederum die Größe und damit die Ausprägung des Tracheensystems beeinflussen könnte.

Von den kräftigen Tracheenstämmen zweigen zahlreiche feinere Tracheen ab und weiter in feine Tracheolen (aufgrund der Auflösung nicht erkennbar im 3D Modell). Die Tracheen bzw. Tracheolen versorgen die verschiedenen Gewebe und Organe. Die weitulmigen und langen Tracheen beanspruchen viel Platz im Körper (**Abbildung 12**), woran man den Stellenwert des Tracheensystems für das Tier vermuten kann. Zahlreiche Verzweigungen und Aufspaltungen ermöglichen es einer einzelnen Trachee viele verschiedene Körperregionen und Gewebe zu versorgen (**Abbildung 19**).

Hilken et al. (2011) nahm an, dass bis zu 15 Tracheen dem ersten Stigma entspringen, wobei zehn davon nach anterior in die Segmente und bis in den Kopf verlaufen. Die aktuelle Untersuchung ergab, dass 25 Tracheenstämme von einem einzigen Stigma entspringen (erstes Stigma der linken Seite), von denen 15 Tracheen nach anterior verlaufen, einige im Kopf, z.B. in die Mundwerkzeuge, und andere bis in die Antennenspitze (**Abbildung 15** und **Abbildung 16**).

Ein weiteres Merkmal ist die hohe Anzahl von Anastomosen, die zwischen den Tracheenästen bei *S. cingulata* auftreten und diese zu einem vernetzten System verbinden (Hilken et al. 2011). Das untersuchte Individuum weist eine hohe Anzahl von Längs- und Querverbindungen auf, insbesondere zwischen den zwei Stigmenpaaren (**Abbildung 14**, **Abbildung 25**, **Abbildung 26** und **Abbildung 27**). Auch wenn es für Chilopoden bislang keine Stu-

dien zur Funktion von Anastomosen gibt, deuten Vergleiche aus anderen Arthropodengruppen darauf hin, dass diese Verbindungen eine wichtige Rolle im Tracheensystem spielen. Anastomosen verknüpfen bei Solifugen (Chelicerata, Walzenspinnen) verschiedene Bereiche des Tracheensystems miteinander und verbinden so auch beide Körperhälften. Diese Verbindungen sollen die Effektivität der Luftströmung erhöhen und eine gleichmäßige Verteilung der Atemgase ermöglichen (Franz-Guess et al., 2016). Bei einigen Insekten sind Anastomosen noch häufiger verbreitet als bei Spinnentieren vorhanden, da jedes laterale Tracheenpaar mit den Tracheen der benachbarten Segmente verbunden ist (Franz-Guess et al., 2016). Die Daten aus diesen Gruppen lassen darauf schließen, dass segmentübergreifenden Verbindungen auch bei Chilopoden zur Regulierung der Luftströme beitragen, lokale Blockaden ausgleichen und somit eine zuverlässige Sauerstoffversorgung ermöglichen. Die große Anzahl an Anastomosen bei *S. cingulata* kann daher wahrscheinlich als funktionelle Anpassung an den hohen Energie- und Sauerstoffbedarf eines aktiven und räuberischen Lebensstils verstanden werden.

Neben Aktivität und Lebensstil können auch Körpergröße und Umgebungstemperatur den Energie- und Sauerstoffbedarf der Tiere beeinflussen. Zwar fehlen Daten und Messungen in Bezug auf Chilopoden, doch aus der Lebensweise verschiedener Arten lassen sich Zusammenhänge ableiten. Arten, die an der Oberfläche aktiv sind wie zum Beispiel *Scutigera coleoptrata*, zeigen eine hohe Beweglichkeit und schnelle Jagdaktivität, was einen hohen Sauerstoffbedarf impliziert. Grabende Arten sind dagegen deutlich träger (Rosenberg, 2009). Zudem erbeuten größere Arten in der Regel auch größere Beutetiere, was auf einen höheren Energieumsatz hinweist (Rosenberg, 2009). Die Umgebungstemperatur beeinflusst zusätzlich die Aktivität der Tiere und somit auch indirekt den Sauerstoffbedarf. In warmen Regionen steigt die Aktivität vieler Arten deutlich an, während in der kalten Jahreszeit sich die Tiere meistens in tiefere Bodenschichten zurückziehen und weniger aktiv sind (Rosenberg, 2009). Das Tracheensystem muss also nicht nur anatomisch, sondern auch funktionell den speziellen Anforderungen einer flexiblen Sauerstoffversorgung gerecht werden.

Interessant ist daher der Vergleich mit *Scutigera coleoptrata* (Notostigmophora). Bei dieser Art besitzt das Tracheensystem keine Anastomosen, sondern eine völlig andere Organisation mit zahlreichen kurzen, unverzweigten Tracheen, die den Sauerstoff direkt an die Hämolymphe leiten. Von dort wird der Sauerstoff über das Kreislaufsystem mittels

Hämocyanin verteilt (Hilken et al., 2011; Hilken et al., 2021). Allein aus diesem Merkmal wird eine konvergente Evolution der Tracheensysteme innerhalb der Chilopoda diskutiert (Hilken 1998; Hilken et al., 2011; Hilken et al., 2021).

5.2 Das Tracheensystem der Diplopoda

Über das Tracheensystem der Juliformia ist bislang wenig bekannt. Einige Vertreter der Ordnung Julida, wie z.B. *Ommatoiulus rutilans* und *O. sabulosus*, wurden von Rossi (1901), Krug (1906), Ziegler (1907), Verhoeff (1928-1932) und Hilken (1998) untersucht.

Die Ergebnisse zu *C. caeruleocinctus* bestätigen die für Helminthomorpha typische Anordnung der Stigmen: Die beintragenden Diplosegmente besitzen zwei Stigmenpaare, wobei die letzten drei beinlosen Ringe stigmenfrei sind (**Abbildung 29** und **Abbildung 30**). Hilken et al. (2015a) beschrieben zudem auch den vorderen Abschnitt (nicht im 3D Modell vorhanden). Das beinlose Collum trägt keine Stigmen. Die zwei darauffolgenden Segmente besitzen ebenfalls keine Stigmen. Ab dem 5. Diplosegment sind pro Segment zwei Stigmenpaare vorhanden (**Abbildung 28**).

Die Stigmen sind seitlich der Beinansätze (Coxen) positioniert. Sie befinden sich ventral auf den Sterniten (Hilken et al., 2015a). Wesener et al. (2014) wiesen allerdings darauf hin, dass bei der Ordnung Glomeridesmida die Stigmen sich nicht direkt auf den Sterniten, sondern auf einer separaten Platte (Subcoxa) befinden.

Die bereits untersuchten Arten der Diplopoda zeigten eine sehr variable Form und Größe der Stigmenöffnungen, sodass sich daraus keine einheitlichen Merkmale ableiten lassen (Hilken, 1998; Hilken et al., 2015a). Bei *C. caeruleocinctus* sind die Öffnungen kreisförmig und je Diplosegment viereckig angeordnet (**Abbildung 29** und **Abbildung 30**).

Die Stigmentaschen sind wie bei *O. sabulosus* schmal und länglich und verbreitern sich. (**Abbildung 32**). Am Ende teilt sich jede Stigmentasche in einen medianen und lateralen Zweig, welche von Hilken (1998) als „Hörner“ bezeichnet wurden. Bei den posterioren Stigmentaschen lässt sich zusätzlich ein dorsaler Fortsatz zwischen den beiden Zweigen erkennen (**Abbildung 31**). Die Daten von *C. caeruleocinctus* zeigen zudem, dass die posterioren Stigmentaschen mit ca. 340 μm deutlich länger als die anterioren (ca. 230 μm) sind.

C. caeruleocinctus besitzt dünne und feine Tracheen. Diese verlaufen knapp unterhalb der Kutikula. Im Vergleich zu *S. cingulata* nehmen die Tracheen im Inneren des Tieres weniger Raum ein, wodurch in der Körpermitte mehr Platz für andere Organsysteme vorhanden ist. (**Abbildung 33** und **Abbildung 34**).

Hilken et al. (2015a) beschrieben für die Ordnung Julida ein charakteristisches Muster: Tracheen aus den anterioren Stigmentaschen sind zahlreicher und dünner, während Tracheen aus den posterioren Stigmentaschen weniger zahlreich und kräftiger sind. Zudem beschrieben Hilken et al. (2015a), dass die Tracheen des medianen Zweiges kürzer und kräftiger als jene des lateralen Zweiges sind. Diese Merkmale lassen sich auch für *C. caeruleocinctus* bestätigen (**Abbildung 31** und **Abbildung 37**).

Die Tracheen der lateralen Zweige bei *C. caeruleocinctus* erstrecken sich in alle Richtungen und versorgen hauptsächlich das eigene Diplosegment. Jedoch reichen einige Tracheen bis in benachbarte Segmente (**Abbildung 35** und **Abbildung 36**). Ähnliches wurde auch für *O. sabulosus* berichtet (Hilken et al., 2015a). Sowohl lateral als auch median kommt es zu vielen Überkreuzungen, aber Anastomosen fehlen bei *C. caeruleocinctus* gänzlich. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Hilken (1998) für *O. sabulosus* überein. Hilken et al. (2015a) beschreibt bei *O. rutilans* laterale und mediane längsverlaufende Tracheenbündel, die im vierten und fünften Diplosegment entspringen und die ersten Segmente und den Kopf versorgen. Im Gegensatz zu den meisten Helminthomorpha, bei denen diese Bündel nur in den vorderen Rumpfsegmenten vorkommen (Ziegler, 1907), stellte Wernitzsch (1910) fest, dass sie bei *Julus* sp. auch in den hinteren Segmenten zu finden sind. Zwei laterale und ein medianes kleineres Bündel an Tracheen lassen sich auch im hinteren Abschnitt bei *C. caeruleocinctus* finden (**Abbildung 36** und **Abbildung 37**).

5.3 Vergleich der Tracheensysteme und evolutionäre Aspekte

Die in dieser Arbeit untersuchten Arten verdeutlichen die Unterschiede in der Organisation und Ausprägung ihrer Tracheensysteme. Beide Arten besitzen komplexe Atmungssysteme, die an ihre jeweilige Lebensweise angepasst sind. Bei *S. cingulata* besteht das Tracheensystem aus kräftigen und verzweigten Tracheen mit zahlreichen Anastomosen, die eine segmentübergreifende Zirkulation der Luft ermöglichen. Diese Organisation kann als Anpassung an den aktiven, räuberischen Lebensstil interpretiert werden.

Das Tracheensystem von *C. caeruleocinctus* ist hingegen durch feine, dicht unter der Kutikula verlaufende Tracheen charakterisiert, die keine Anastomosen aufweisen und vorwiegend das jeweilige Diplosegment versorgen. Diese kompakte Organisation dürfte den geringeren Sauerstoffbedarf und die energieökonomische Lebensweise dieser Diplopodenart widerspiegeln.

Zwischen den zwei Arten besteht ein signifikanter Unterschied bei der Stigmenverteilung. Während *S. cingulata* nur auf bestimmten Segmenten Stigmen trägt (anisostigmophor), treten bei *C. caeruleocinctus* auf jedem beintragenden Diplosegment zwei Stigmenpaare auf (Ausnahme bei den ersten Diplosegmenten). Dieser Unterschied in der Stigmenanordnung stellt ein mögliches Gegenargument zur Homologie der Tracheensysteme von Chilopoda und Diplopoda dar.

Zusätzlich wurde die Lage der Stigmen lange Zeit als weiteres Kriterium gegen eine Homologie herangezogen. Hilken (1998) nahm an, dass die Stigmen bei Diplopoda auf den Sterniten lokalisiert sind, während sie bei Chilopoda pleural positioniert sind.

Neure Studien, wie von Wesener et al. (2014), zeigten jedoch, dass die Stigmen der Diplopodenordnung Glomeridesmida nicht auf den Sterniten, sondern auf einer separaten Subcoxa liegen. Bei den Helminthomorpha sind diese Stigma-tragenden Platten dagegen offenbar sekundär mit dem Sternit verschmolzen, was erklärt wieso eine Subcoxa bei diesem Taxon nicht deutlich abgrenzbar ist. Diese Befunde korrigieren die frühere Annahme einer sternalen Stigmenposition bei Diplopoden.

Wesner et al. (2014) legen somit nahe, dass die Stigmen bei Chilopoda und Diplopoda pleural bzw. subcoxal positioniert sind und damit in ihrer Lage homolog zueinander sein könnten.

Eine funktionelle Gemeinsamkeit der beiden Gruppen (Diplopoda und Chilopoda) sind die Tracheentaschen, die als Muskelansatzstellen dienen (Hilken, 1998; Hilken et al., 2011; Hilken et al., 2015a). Dieser Aspekt war in den erstellten 3D-Modellen aufgrund des begrenzten Kontrastes leider nicht nachvollziehbar, gilt aber aufgrund früherer Arbeiten (Hilken, 1998; Hilken et al., 2011; Hilken et al., 2015a) als gesichert.

Ältere Untersuchungen (Hilken, 1998; Dohle, 1985; Minelli, 1993) gehen aufgrund der vielfältigen Ausprägungen (Bauweise, Verzweigung, Lage und Verteilung der Stigmen) von einer mehrfach unabhängigen Entstehung des Tracheensystems innerhalb der Myriapoda aus. Demgegenüber stehen neuere Publikationen von z.B. Hilken et al. (2021),

worin ein gemeinsamer Ursprung der Systeme bei Chilopoda und Diplopoda diskutiert wird. Die phylogenetischen Analysen von Benavides et al. (2023) weisen neuerdings auf ein Schwestergruppenverhältnis von Chilopoda und Diplopoda innerhalb des Taxons Pectinopoda hin. Dies würde zusätzlich die These eines gemeinsamen Vorfahrens mit terrestrischem Tracheensystem unterstützen. Nach dieser Interpretation könnten die Unterschiede der Tracheensysteme der Chilopoda und Diplopoda das Ergebnis einer frühen Spezialisierung sein, die sich aus einer gemeinsamen Ursprungsart entwickelt hat.

Ähnliche Betrachtungen gibt es auch innerhalb der Chilopoda. Früher wurde von einer konvergenten Entwicklung des Tracheensystems innerhalb der Chilopoda ausgegangen (Hilken, 1998), doch heute ist die Ansicht eher wahrscheinlich, dass das Tracheensystem einen gemeinsamen Ursprung haben könnte (Hilken et al., 2021). Trotz der deutlichen Unterschiede zwischen den Notostigmophora (Scutigeromorpha) und Pleurostigmophora (alle übrigen Taxa) sprechen mehrere Merkmale, wie die übereinstimmende Stigmenverteilung (anisostigmophor) auf bestimmten Segmenten (1, 3, 5, 8, 10, 12 usw.) sowie funktionelle und morphologische Gemeinsamkeiten, für einen gemeinsamen evolutionären Ausgangspunkt. Die spezifischen Anpassungen der Scutigeromorpha (unpaare, dorsale Stigmen, keine Taenidien und verstärktes Vorkommen von Hämocyanin) werden demnach als abgeleitete Merkmale eines ursprünglich einheitlichen Systems interpretiert (Hilken et al., 2021).

Paläontologische Funde ergänzen die morphologischen molekularen Erkenntnisse und liefern zusätzliche Hinweise auf die mögliche Entstehung und Entwicklung der Tracheensysteme innerhalb der Myriapoda. Fossile Funde von Euthycarcinoiden, einer ausgestorbenen Gruppe kambrischer Arthropoden, werden als mögliche aquatische Stammgruppe der Myriapoda diskutiert (Edgecombe et al., 2020). Daten deuten auf einen schrittweisen Übergang vom Wasser- zum Landleben hin, der vermutlich über Süßwasserformen zu vollständigen terrestrischen Arten führte. Erste Anpassungen an die Luftatmung könnten demnach bereits in solchen Übergangsformen entstanden sein. Damit könnten sie eine Verbindung zwischen den molekular datierten Ursprüngen im Kambrium und den ersten terrestrischen Fossilnachweisen aus dem Silur darstellen (Edgecombe et al., 2020).

Die vorliegenden und diskutierten Daten deuten darauf hin, dass eine gemeinsame Ursprungshypothese der Tracheensysteme innerhalb der Myriapoda plausibel, jedoch noch

nicht abschließen belegt ist. Die dargestellten Unterschiede in den 3D-Modellen könnten somit das Ergebnis früher Spezialisierungen und getrennter evolutionärer Anpassungsprozesse sein, die auf einer gemeinsamen, einfachen Ausgangsform basierten.

5.4 3D-Modelle

Für die Visualisierung und das Verständnis der komplexen Tracheensysteme der Myriapoda sind die dreidimensionalen Modelle in dieser Arbeit entscheidend. Die Tracheensysteme wurden in früheren Studien (Haase 1883, 1885, 1887; Ripper 1931; Wernitzsch 1910; Ziegler 1907) anhand von zweidimensionalen Zeichnungen und schematischen Darstellungen untersucht. Eine Ausnahme bildet die Untersuchung von Hilken et al. (2021). Obwohl diese Arbeiten wertvolle Erkenntnisse lieferten, waren sie jedoch oft nicht ausreichend, um die räumliche Anordnung und Verzweigung der Tracheen vollständig zu erfassen. 3D-Modelle stellen daher einen Fortschritt dar, da sie eine realitätsnahe Darstellung der Tracheenstruktur ermöglichen. Mit diesen Modellen ist eine Untersuchung der räumlichen Anordnung der Tracheenverläufe, der Art ihrer Verzweigung sowie die Lage und Form der Stigmen möglich, die in zweidimensionalen Abbildungen nicht durchführbar ist. Diese realitätsnahe Darstellung fördert nicht nur das Verständnis der Morphologie, sondern unterstützt auch die vergleichende Analyse zwischen verschiedenen Arten.

In der Schule, insbesondere im Biologieunterricht, sind Visualisierungen allgemein wichtig. Sie unterstützen Lernprozesse und helfen dabei, biologische Konzepte zu erklären, zu erarbeiten und zu verstehen, da sie Informationen reduzieren und hervorheben. Lernende können dadurch komplizierte Inhalte leichter erfassen (Barga et al., 2012; Killermann et al., 2016; Phillips et al., 2010; Vavra et al., 2011). Digitale 3D-Modelle bieten im Unterricht zusätzliche Vorteile im Vergleich zu klassischen analogen Modellen. Sie können hinsichtlich der Darstellungsform, des Komplexitätsgrades oder der Informationsmenge individuell angepasst werden und ermöglichen damit einen differenzierten Zugang für alle Lernenden (Phillips et al., 2010; Barga et al., 2012). Dadurch wird es möglich, dass Schüler/innen biologische Strukturen (z.B. Tracheensysteme) eigenständig, im eigenen Tempo und entsprechend ihren persönlichen Voraussetzungen erkunden (Vavra

et al., 2011). Darüber hinaus fördern digitale Modelle die Modellkompetenz, welches einen wichtigen Bestandteil des Kompetenzbereichs „Erkenntnisgewinnung“ bildet (KMK, 2020; Upmeyer zu Belzen & Krüger, 2010). Fleischmann et al. (2021) weisen darauf hin, wie wichtig es ist, Medien- und Modellkompetenz bereits in der universitären Lehrer-/innenbildung zu fördern. Nur wenn angehende Lehrkräfte sicher im Umgang mit digitalen Visualisierungen sind, können sie deren Potenziale im Unterricht ausschöpfen. Einerseits muss ein technisches Know-How, andererseits auch ein didaktisches Wissen vorhanden sein, um digitale Modelle sinnvoll im Unterricht einsetzen zu können und somit einen effektiven und modernen naturwissenschaftlichen Unterricht schaffen zu können. 3D-Modelle stellen somit nicht nur ein innovatives Tool der morphologischen Forschung dar, sondern auch ein vielversprechendes Mittel für naturwissenschaftliche Bildung. Wenn ausreichend Tracheensysteme der verschiedensten Vertreter innerhalb der Myriapoda mittels 3D Rekonstruktion erstellt und analysiert wurden, können diese in Zukunft einen wertvollen Beitrag sowohl zur morphologischen und systematischen Forschung als auch zur digitalen und kompetenzorientierten Lehre leisten.

6 Literaturverzeichnis

- Adis J., Golovatch S.I. & Hamann S. (1996). Survival strategy of the terricolous millipede *Cutervodesmus adisi* Golovatch (Fuhrmannodesmidae, Polydesmida) in a blackwater inundation forest of Central Amazonia (Brazil) in response to the flood pulse. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 169, 523-532.
- Benavides L.R., Edgecombe G.D. & Giribet G. (2023) Re-evaluating and dating myriapod diversification with phylotranscriptomics under a regime of dense taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 178, 107621.
- Blower J. G. (1985): Millipedes: Keys and notes for the identification of the species. *Synopses of the British Fauna* 35, 1-242.
- Borner J., Rehm P., Schill R.O., Ebersberger I. & Burmester T. (2014). A transcriptome approach to ecdysozoan phylogeny. *Mol. Phylogen. Evol.* 80, 79–87.
- Curry A. (1974). The spiracle structure and resistance to desiccation of centipedes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 32, 365-382.
- David J.F. (2015). Diplopoda — Ecology. In A. Minelli (Ed.), *The Myriapoda* (Vol. 2, 303-328. Brill.
- Dickson B., Clack, J.A., Smithson, T.R. *et al.* (2020) Functional adaptive landscapes predict terrestrial capacity at the origin of limbs. *Nature*, 589, 242–245.
- Dunger W. (1962): Methoden zur vergleichenden Auswertung von Fütterungsversuchen in der Bodenbiologie. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 37 (2), 143-162.
- Edgecombe G.D. (2011). Phylogenetic relationships of Myriapoda. In Minelli A. (Ed.), *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda* (Vol. 1, 1-20). Brill.
- Enghoff, H. (2015). Diplopoda — Geographical Distribution. In A. Minelli (Ed.), *The Myriapoda* (Vol. 2, 329-336). Brill.
- Fernandez R, Edgecombe G.D. & Giribet G. (2016). Exploring Phylogenetic Relationships within Myriapoda and the Effects of Matrix Composition and Occupancy on Phylogenomic Reconstruction, *Syst. Biol.* 65, 871-889.
- Fleischmann, J., Watt, E., & Hoffmann, C. (2021). *Zum Einsatz von digitalen 3D-Modellen im Biologieunterricht*. Friedrich-Schiller-Universität Jena.

- Füller H. (1960). Untersuchungen über den Bau der Stigmen der Chilopoden. *Zool. Jahrb.- Abt. Anat. Ontog. Tiere*, 78, 129-144
- Franz-Guess S., Klußmann-Fricke B.J., Wirkner C.S., Prendini L. & Starck J.M. (2016) Morphology of the tracheal system of camel spiders (Chelicerata: Solifugae) based on micro-CT and 3D-reconstruction in exemplar species from three families, *Arthropod Structure & Development*, 45 (5), 440-451.
- Haase E. (1883) Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. *Zoologischer Anzeiger* 6, 15-17.
- Haase E. (1885) Zur Morphologie der Chilopoden. *Zoologischer Anzeiger* 8, 693-696.
- Haase E. (1887) Die Stigmen der Scolopendriden. *Zoologischer Anzeiger* 10, 140-142.
- Hilken G. (1998) Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischem Aspekt. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg*, 37, 5-94.
- Hilken G., Müller C.H.G., Sombke A., Wirkner C.S., Rosenberg J. (2011) Chilopoda -Tracheal system. In: Minelli (Ed.) *Treatise in Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda* (Vol. 2, 137-155). Brill.
- Hilken G., Sombke A., Müller C.H.G. & Rosenberg J. (2015a). Diplopoda – Tracheal system. In: Minelli (Ed.) *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda* (Vol. 2, 129-152). Brill.
- Hilken G., Edgecombe G.D., Müller C.H.G., Sombke A., Wirkner C.S. & Rosenberg J. (2015b) Interaction of the tracheal tubules of *Scutigera coleoptrata* (Chilopoda, Notostigmomorpha) with glandular structures of the pericardial septum. *ZooKeys*, 510, 233-242.
- Hilken G., Rosenberg J., Edgecombe G.D., Blüml V., Hammel J.U., Hasenberg A. & Sombke A. (2021) The tracheal system of scutigeromorph centipedes and the evolution of respiratory systems of myriapods. *Arthropod Structure & Development* 60.
- Killermann, W., Hiering, P., Starosta, B. (2016). *Biologieunterricht heute. Eine moderne Fachdidaktik* (16. Auflage). Augsburg: Auer.
- Koch M. (2015). Diplopoda — General Morphology. In A. Minelli (Ed.), *The Myriapoda* (Vol. 2, 7-68). Brill.
- Kraus O., (1998). Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey, R.A., Thomas, R.H. (Eds.), *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, London, 295-303.
- Krug H., 1906. Beiträge zur Anatomie der Gattung *Iulus*. — *Jenaische Zeitschrift*

Naturwissenschaft 42, 487-522.

- Kultusministerkonferenz (KMK) (Hrgs.) (2020). *Bildungsstandards im Fach Biologie für die Allgemeine Hochschulreife*. Beschluss vom 18.06.2020. Wolters Kluwer.
- Lozano-Fernandez J., Carton R., Tanner A.R., Puttick M.N., Blaxter M., Vinther J., Olesen J., Giribet G., Edgecombe G.D. & Pisani D. (2016) A molecular palaeobiological exploration of arthropod terrestrialization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371: 20150133.
- Manton S.M. (1965). The evolution of arthropodan locomotory mechanisms—Part 8: Functional requirements and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their tracheal systems, and the evolution of their visual systems. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*, 45, 251-484.
- Manton, S.M., (1977). *The Arthropoda. Habits, functional morphology, and evolution*. Clarendon Press, Oxford.
- Minelli A. & Koch M. (2011). Chilopoda – General morphology. In A. Minelli (Ed.), *Treatise on Zoology - Anatomy, Taxonomy, Biology: The Myriapoda* (Vol. 1, 43-66). Brill.
- Minelli A. & Michalik P. (2015). Diplopoda — Ecology. In A. Minelli (Ed.), *The Myriapoda* (Volume 2, 237-266). Brill.
- Phillips, L. M., Norris, S. P., & Macnab, J. S. (2010). *Visualization in Mathematics, Reading and Science Education*. Models and Modeling in Science Education (Vol. 5). Springer.
- Perry, S. F., Lambertz, M., & Schmitz, A. (2019). *Respiratory biology of animals: Evolutionary and functional morphology*. Oxford University Press.
- Plateau, F. (1890). Les myriopodes marins et la resistance des arthropodes a respiration aerienne a la submersion. *J. anat. physiol.* 26, 236-269.
- Powers L.W. & Bliss D.E. (1983) Terrestrial adaptations. 271–333 in *The Biology of Crustacea, Volume 8: Environmental Adaptations*, F.J. Vernberg and W.B. Vernberg, eds., Volume 8. New York: Academic Press
- Regier, J., Shultz, J., Zwick, A. et al. (2010). Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463, 1079–1083.
- Rehm P., Meusemann K., Borner J., Misof B., Burmester T. (2014). Phylogenetic position of Myriapoda revealed by 454 transcriptome sequencing. *Mol. Phylogen. Evol.* 77C: 25–33.

- Rilling G. (1968). *Lithobius forficatus*. Grosses Zoologisches Praktikum 13b. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
- Ripper W. (1931). Versuch einer Kritik der Homologiefrage der Arthropodentracheen. *Zeitschrift Für Wissenschaftliche Zoologie* (Leipzig) 138, 303-369.
- Rosenberg J. (2009). *Die Hundertfüßer*. Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben.
- Rossi G., (1901). Sul sistema nervosa sottointestinale dei Myriapodi. *Atti dell'Accademia Nazionale dei Lincei, Rendiconti, Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali* 10, 319-324.
- Rota-Stabelli O., Campbell L., Brinkmann H., Edgecombe G.D., Longhorn S.J., Peterson K.J., Pisani D., Philippe H., Telford M.J. (2011). A congruent solution to arthropod phylogeny: phylogenomics, microRNAs and morphology support monophyletic Mandibulata. *Proc. Roy. Soci. B: Biol. Sci.* 278, 298–306.
- Seifert G. (1961). *Die Tausendfüßler*. Die neue Brehm-Bücherei 273. A. Ziemsen Verlag.
- Schubart O. (1934): Tausendfüßler oder Myriapoda. I: Diplopoda. In F. Dahl (Ed.), *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile* 28: 1-318.
- Shear W.A., Edgecombe G.D. (2010). The geological record and phylogeny of Myriapoda. *Arth. Struc. Devel.* 39:174–190.
- Suomalainen, P. (1939): Zur Verbreitungsökologie von *Paehymerillm ferrugineum* C Koch (Myriopoda) im finnischen Schärenhof. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 7: 10-14.
- Tiegs O.W. (1940). The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Q. J. Microsc. Sci.*, 82.
- Undheim, E. A., & King, G. F. (2011). On the venom system of centipedes (Chilopoda), a neglected group of venomous animals. *Toxicon: official journal of the International Society on Toxinology*, 57, 512–524.
- Undheim, E. A., Hamilton, B. R., Kurniawan, N. D., Bowlay, G., Cribb, B. W., Merritt, D. J., Fry, B. G., King, G. F., & Venter, D. J. (2015a). Production and packaging of a biological arsenal: evolution of centipede venoms under morphological constraint. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 4026–4031.
- Undheim, E. A., Fry, B. G., & King, G. F. (2015b). Centipede venom: recent discoveries and current state of knowledge. *Toxins*, 7(3), 679–704

- Upmeyer zu Belzen, A. & Krüger, D. (2010). Modellkompetenz im Biologieunterricht. *Zeitschrift für Didaktik der Naturwissenschaften*, 16 (S. 41–57).
- Urquiza S.P. (2024). Evolution and control mechanisms of air respiration organs in invertebrates. *Actu Biol.* Vol. 46(121).
- Vavra, K. L., Janjic-Watrich, V., Loerke, K., Phillips, L. M., Norris, S. P., & Macnab, J. (2011). Visualization in Science Education. *ASEJ*, 41 (1), 22-30.
- Verhoeff K.W. (1902). Abteilung Gliederfüßler: Arthropoda Klasse Chilopoda. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs*, Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Verhoeff K. W., 1928-1932. Diplopoda. In *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs* (Bd. 5, Abt. 4, Buch 5, Lief. 7-13). Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Wägele, J.W. & Kück, P., (2014). Arthropod phylogeny and the origin of Tracheata (=Atelocerata) from Remipedia-like ancestors. In: Wägele, J.W., Bartolomaeus, T., Misof, B., Vogt, L. (Eds.), *Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life*. 285-341. De Gruyter.
- Wesener T., Sierwald P., Wägele J.W. (2014). Sternites and spiracles – The unclear homology of ventral sclerites in the basal millipede order Glomeridesmida (Myriapoda, Diplopoda). *Arthropod Structure & Development* 43: 87-95.
- Wernitzsch W. (1910). Beiträge zur Kenntnis von *Craspedosoma simile* und das Tracheensystem der Diplopoden. *Jenaische Z.Naturwiss.*, (NF) 39: 1-60.
- Wilson H.M., Anderson L.I. (2004). Morphology and taxonomy of Paleozoic millipedes (Diplopoda: Chilognatha: Archipolypoda) from Scotland. *J. Paleontol.* 78:169–184.
- Ziegler H.E. (1907) Die Tracheen bei *Julus*. *Zoologischer Anzeiger* 31: 776-782.
- Zwick A., Regier J.C., Zwickl D.J. (2012). Resolving discrepancy between nucleotides and amino acids in deep-level arthropod phylogenomics: Differentiating serine codons in 21-amino-acid models. *Systematic Bio.*