



universität  
wien

# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

## Die abdominale Muskulatur von *Acerentomon maius* (Protura, Hexapoda)

verfasst von

Barbara SchädI

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2013

Studienkennzahl lt. Studienblatt:

A 439

Studienrichtung lt. Studienblatt:

Diplomstudium Zoologie

Betreut von:

Ao. Univ. Prof. Mag. Dr. Manfred G. Walzl



## **Inhalt**

Inhalt.....	1
1 Zusammenfassung .....	3
2 Abstract.....	4
3 Einleitung .....	5
4 Material und Technik.....	12
5 Ergebnisse.....	14
5.1 Abdominale Muskulatur .....	14
5.1.1 Dorsale externe Longitudinalmuskulatur (del).....	15
5.1.2 Dorsale interne Longitudinalmuskulatur (dil) .....	17
5.1.3 Dorsoventralmuskulatur (dv).....	18
5.1.4 Ventrale externe Longitudinalmuskulatur (vel) .....	19
5.1.5 Ventrale interne Longitudinalmuskulatur (vil).....	20
5.2 Die Genitalapertur .....	21
5.2.1 Die männlichen äußeren Geschlechtsorgane .....	22
5.2.2 Die weiblichen äußeren Geschlechtsorgane .....	24
6 Diskussion .....	26

7 Conclusio.....	41
8 Abbildungen .....	42
9 Literatur.....	60
10 Danksagung.....	64
Anhang .....	65

# **1 Zusammenfassung**

Im Jahr 1907 beschrieb Silvestri zum ersten Mal eine neue Klasse der Hexapoda, die Protura. Diese Tiere leben in der Laubstreu und ihre Morphologie ist, aufgrund der geringen Körpergröße (0,5 - 2mm) und des langgestreckten, runden Körperbaus, sehr gut an ihre Lebensweise angepasst. Als Besonderheit weisen sie weder Augen noch Antennen auf, sie benutzen ihr erstes Beinpaar zur Orientierung. Von der Erstbeschreibung bis heute wurden nur wenige morphologische Arbeiten über diese Tiere verfasst und im Besonderen ist die abdominale Muskulatur nur unzureichend beschrieben. Beim Schlüpfen haben Proturen acht abdominale Segmente plus Telson, als Adulte elf plus Telson. Diese spezielle Ontogenie wird als Anamerie (Anamorphose) bezeichnet und ist einzigartig in der Klasse der Hexapoda. Während der Entwicklung der letzten Segmente wird auch die Genitalapertur (Squama genitalis) gebildet, ihre Funktionsweise ist unbekannt. In dieser Diplomarbeit wird die Muskulatur der abdominalen Segmente von *Acerentomon maius* beschrieben, sowie jene der Genitalanhänge. Die Muskulatur in den ersten sechs Segmenten ist Großteils gleich angeordnet. Man kann sie in dorsale, dorsoventrale, sowie ventrale Muskulatur einteilen, welche sowohl mono- als auch multisegmental verlaufen kann. Im 8. Segment kommen zwei weitere Muskeln für die Öffnung der Abdominaldrüse hinzu. Die Genitalapertur liegt in einer Einstülpung, der Genitalkammer, die ventral, am 11. Segment, ihre Öffnung hat. Die Genitalanhänge sind bei Männchen und Weibchen von unterschiedlicher Größe, außerdem ist die Muskulatur bei Männchen komplexer ausgebildet als beim Weibchen. Für ein besseres Verständnis der untersuchten Art und um systematisch relevante Erkenntnisse zu gewinnen ist ein Vergleich mit der Muskulatur anderer basaler Hexapoda unerlässlich.

## **2 Abstract**

In 1907 Silvestri was the first who described a new class of Hexapoda called Protura. These animals live in soil and have a typical body morphology that is very well adjusted to their environment. Only a few anatomical studies on this order are available until now, that is why the musculature of the abdominal region of these animals is still poorly investigated. After hatching Protura have only eight abdominal segments plus Telson, whereas adult specimen have eleven segments plus Telson. Interestingly no stage with ten segments plus Telson is known. This special ontogeny is known as anamerie (anamorphosis) and unique within the class Hexapoda. During the formation of the last stage the exterior genital appendages (Squama genitalis) are developed. Their function remains unknown due to the poor investigation status. In this diploma thesis the musculature of the abdominal segments of *Acerentomon maius* as well its genital appendage`s musculature will be described. The muscles in the first six segments are arranged almost identical. They can be subdivided into dorsal, dorso- ventral, and ventral muscles which are either mono- or multisegmental. In addition two muscles in the 8. segment are known which are responsible for opening the abdominal glands. The Squama genitalis lies inside the genital chamber, which has its opening on the ventral side of the 11. segment. The genital appendages are different in both sexes whereas the male appendages and the appending musculature is much more complex compared to the female one. A comparison with the musculature of other basal Hexapoda is an important aspect for a better understanding of the investigated specie`s anatomy and gives new systematic aspects.

### **3 Einleitung**

Die zum Stamm der Arthropoda zählenden Hexapoda sind die artenreichste Tiergruppe der Erde. Die derzeit beschriebenen ca. 1 000 000 Arten der Hexapoda, machen aller Wahrscheinlichkeit nach, nur ein Bruchteil aller weltweit vorkommenden Arten aus (Westheide&Rieger, 2007). Sie bevölkern nahezu die gesamte Erde, mit Ausnahme der Polarregionen. Der Begriff der Hexapoda wird häufig als Synonym für die Insecta verwendet, welche aber nur ein Subtaxon der Hexapoda bilden und den Ectognatha entsprechen (Burda et al., 2008; Westheide&Rieger, 2007). Den Ectognatha werden die Protura, Diplura und Collembola gegenübergestellt, die früher, zusammen mit den Archaeognatha und Zygentomata, zu den primär flügellosen Hexapoda (Apterygota) zusammengefasst wurden (Burda et al., 2008). Diese künstliche Einteilung der Apterygota gibt es heute nicht mehr, aber die Ordnungen (Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha und Zygentomata) werden in der Literatur oft als basale Hexapoda zusammengefasst. Der Körper der Hexapoda wird üblicherweise in drei Tagmata unterteilt. Ein Tagma entspricht einer bestimmten Anzahl an fortlaufenden Segmenten, die einem vorgegebenen Schema der Tagmose entsprechen und ein Segment wird einem bestimmten Tagma zugesprochen. Diese Art der Körpereinteilung basiert auf dem Konzept, dass Segmente fundamentale Körperbausteine sind. Dennoch gibt es wenige Übereinstimmungen wie die Tagmata definiert und ihre Grenzen charakterisiert werden (Fusco&Minelli, 2013). In der Literatur werden die drei Tagmata mit einer bestimmten Anzahl an Segmenten beschrieben: der Caput mit sechs, der Thorax mit drei und das Abdomen mit elf Segmenten (Seifert, 2003, Westheide&Rieger, 2007). Üblicherweise variiert die Anzahl der Segmente in Caput und Thorax nicht (Burda et al., 2008; Seifert, 2003; Westheide&Rieger, 2007). Bei adulten Hexapoda sind die Abdominalsegmente oft miteinander verschmolzen oder reduziert, so dass ihre ursprüngliche Anzahl verringert wird (Westheide&Rieger, 2007). So bilden die Collembola sechs und die Diplura zehn Abdominalsegmente aus (Denis, 1949; Dettner&Peters, 2003; Eisenbeis&Ulmer, 1978; Ikeda&Machida, 1998; Schaller, 1970; Weber, 1933; Westheide&Rieger, 2007). Bei diesen beiden Ordnungen wurde das Telson als echtes Segment bewertet und gezählt.

Die Protura wurden im Jahr 1907 von Silvestri beschrieben und seit damals wurden hauptsächlich taxonomische Studien über diese Ordnung erstellt (Pass&Szucsich, 2011). Ihre Stellung im System der Hexapoda ist bis heute umstritten. Sie wurden 2010 als Schwestergruppe der Diplura postuliert (Meusemann et al., 2010). Ein Jahr später galten die Collembola als ihr nächst verwandtes Taxon (von Reumont et al., 2011). Die Protura sind Bewohner der Laubstreu und, bis auf die Polarregionen und die nivale Zone der Berge, überall auf der Erde zu finden (Janetschek, 1970; Szepticky, 2007). Sie bevorzugen feuchte Waldgebiete und ernähren sich, durch das Saugen an den Hyphen von Mykorrhizapilzen (Sturm, 1959). Sie haben keine Antennen und diese Autapomorphie dieser Ordnung, wird durch das Tasten mit dem ersten Laufbeinpaar kompensiert. Die, als Adulte 0,5-2,5 mm großen Protura haben einen langgestreckten, dorsoventral abgeflachten Körper und weisen, als einzige Ordnung innerhalb der Hexapoda, elf Abdominalsegmente plus Telson auf. Nach dem Schlüpfen aus dem Ei haben Protura acht abdominale Segmente plus Telson und während der postembryonalen Entwicklung kommen drei weitere abdominale Segmente hinzu (Berlese, 1909; Börner, 1910; Janetschek, 1970; Nosek, 1973; Prell, 1912, 1913; Snodgrass, 1933; Tuxen, 1931, 1950; Weber, 1933; Westheide&Rieger, 2007). Die endgültige Anzahl von elf abdominalen Segmenten plus Telson wird erst im adulten Stadium erreicht (Anamerie oder Hemianamorphose), wobei diese Art der postembryonalen Entwicklung einzigartig unter den Hexapoda, aber bei den Anostraca und Cephalocardia durchaus bekannt ist (Westheide&Rieger, 2007). Die Hemianamorphose, eine spezielle Form der Anamorphose die bei den Protura vorkommt, wird in zwei Phasen unterteilt. Zu Beginn der postembryonalen Entwicklung kommen nach einigen Häutungen neue Segmente hinzu. Danach folgt eine epimorphose Phase, während dieser sich das Tier regelmäßig häutet, aber die Anzahl der Segmente gleich bleibt (Minelli&Fusco, 2013). Die Anamorphose wird als Verzögerung des, bei anderen Hexapoda bereits embryonal abgeschlossenen, Segmentbildungsprozesses gesehen (Weber, 1949). Bei den männlichen Protura sind fünf Jugendstadien beschrieben: Prälarve und Larve 1 mit je acht Segmenten plus Telson, Larve 2 mit neun Segmenten plus Telson, Maturus junior und Präimago mit elf Segmenten plus Telson. Es ist kein Stadium mit zehn Segmenten plus Telson bekannt. Die Genitalapertur der männlichen Protura wird im Präimagostadium ausgebildet, das bei den Weibchen fehlt. Auch die Weibchen entwickeln



sich über Jugendstadien, wobei nur vier bekannt sind und die Squama genitalis beim Übergang vom Maturus junior zum adulten Tier ausgebildet wird (Janetschek, 1970; Tuxen, 1950). Wie bereits erwähnt schlüpfen Protura mit acht Abdominalsegmenten plus Telson aus dem Ei. Es wird angenommen, dass nach dem achten Segment eine Proliferationszone ausgebildet ist, aus der die drei weiteren Segmente entstehen und eingeschoben werden. Das Telson bleibt immer der abschließende Teil des Abdomens (Denis, 1949). Ein segmentales Muster kann als das Auftreten serieller homologer Strukturen entlang einer spezifischen Körperachse oder Richtung bezeichnet werden. Eine Struktur mit periodischer Organisation wird als eine segmentale Struktur angegeben und jedes sich wiederholendes Element als ein segmentales Element (Fusco&Minelli, 2013). Betrachtet man nun ein Hexapoden Segment von außen, so kann man anhand der Cuticula eine äußere Segmentierung feststellen. Die Tergite bzw. Sternite sind als homonome Einheiten oder segmentale Muster entlang der anterior-posterior Achse erkennbar. Von außen ist nicht feststellbar, ob sich auch die interne Anatomie an diese äußere Segmentierung hält. Vielfach ist das bei Hexapoden, aufgrund der sekundären Segmentierung nicht der Fall. Aus diesem Grund ist es auch nicht geklärt, ob während der postembryonalen Entwicklung der Proturen drei neue Segmente gebildet werden, wobei auch die interne Anatomie von der Segmentierung betroffen ist oder ob sich die Segmentierung nur auf die Cuticula beschränkt. Die Muskulatur adulter Protura soll dabei helfen einen Eindruck der internen Segmentierung zu erhalten. Im Allgemeinen wird der Ausdruck „Segmentierung“ dazu verwendet, um sowohl eine morphologische Funktionseinheit (eine Form der Körpersymmetrie), als auch einen ontogenetischen Prozess, der die Segmente bildet, zu beschreiben (Fusco, 2008). Von diesen Betrachtungsweisen ausgehend wird das Segment in dieser Arbeit primär als eine morphologische Funktionseinheit bezeichnet, da über die Entwicklung der Segmente keine Aussage getroffen werden kann. Das Segment wird durch rein anatomische Beschreibungen definiert, d.h. über die Grenzen der Sklerite, über die Muskelansatzstellen bzw. über den Verlauf der einzelnen Muskeln innerhalb eines Segmentes.

Über die Muskulatur des Abdomens der Protura wurde bisher eine Arbeit verfasst, die in detaillierten Zeichnungen alle Muskelgruppen darstellt und zwischen dorsaler, ventraler und dorsoventraler Muskulatur unterscheidet (Berlese, 1909). Jedoch sind Details wie die

Muskelansatzstellen auf diesen Zeichnungen nicht abgebildet. Eben die Muskelansatzstellen sind aber wichtig, um die Muskulatur eines Segmentes genau darzustellen. Jeder Muskel ist aus einem Bündel mehrerer parallel verlaufender Muskelfasern, die wiederum aus Myofibrillen bestehen, aufgebaut. Diese Fibrillen sind zylindrisch oder leistenförmig angeordnete Streifen von parallel angeordneten Myofilamenten, die den eigentlichen kontraktile Apparat darstellen (Weber, 1933 1949). Jeder Muskel weist eine Origo und Insertio auf, also eine Ursprungsstelle und eine Insertionsstelle. Damit werden jene Stellen bezeichnet an denen ein Muskel am Integument ansetzt, wobei die Epidermiszellen im Plasma Tonofibrillen ausbilden, welche dann die Verbindung zwischen den Myofibrillen und der Cuticula herstellen. Außerdem können die Muskeln auch über Sehnen, die verschiedenste Formen annehmen können, an der Cuticula ansetzen. Auch in diesem Fall kann die Verbindung zwischen Epidermis und Sehnen unter Einbeziehung von Tonofibrillen entstehen. Die Sehnen können aber auch ohne Beteiligung von Tonofibrillen, als Einstülpung von Epidermiszellen und der Differenzierung der Endocuticula, gebildet werden (Weber 1933, 1949). Die Skelettmuskulatur der Hexapoda ist quergestreift, wobei um die Muskeln noch eine zusätzliche Hülle, das Perimysium, vorhanden sein kann. Diese zelluläre, bindegewebsartige Membran ist bei den Hexapoda aber nicht typisch entwickelt (Weber, 1933, 1949).

Die Deskription der abdominalen Muskulatur von adulten Protura ist der Hauptfokus dieser Diplomarbeit, um im Hinblick auf die, unter den Hexapoda einzigartige, postembryonale Entwicklung feststellen zu können, ob sich die Muskulatur der Segmente 9, 10 und 11 plus Telson von jener der davorliegenden abdominalen Segmente unterscheidet oder nicht.

Die Mehrzahl der Hexapoda hat eine sekundäre Segmentierung. Bei der primären Segmentierung sind die tatsächlichen Segmentgrenzen von außen gut erkennbar und die Längsmuskeln setzen an den Hautfalten der primären Segmentgrenzen an. Durch die Sklerotisierung der einzelnen Segmente bei den Hexapoda kommt es zur Ausbildung von Skleriten, wobei die Grenzen der Sklerite nicht den primären Segmentgrenzen entsprechen. In der Längsrichtung befinden sich zwischen den Segmenten Intersegmentalhäute, die für die Beweglichkeit der einzelnen Segmente gegeneinander, wichtig sind. Die Aussparung dieser Membranstreifen wird als sekundäre Segmentierung bezeichnet (Weber, 1933,

1949). Diese Falten sind ebenfalls nicht als die primären Segmentgrenzen zu deuten, aber die Cuticula der hinteren primären Segmentgrenzen bildet ebenfalls eine Falte die sklerotisiert und dann als Antecosta bezeichnet wird. Sie dient als Ansatzstelle für die Längsmuskulatur. Dementsprechend setzt die Längsmuskulatur der Hexapoda an der Antecosta, also der primären Segmentgrenze, an. Allerdings können die Muskelansatzstellen auch verschoben sein, weshalb die Ansatzstellen nicht immer als primäre Segmentgrenzen gedeutet werden dürfen. Eine Antecosta kann auch plattenartig erweitert werden und weit in die Körperhöhle hineinragen. Diese plattenartige Erweiterung wird Phragma genannt und dient ebenfalls als Muskelansatzstelle (Zombori&Steinmann, 1999). Generell werden Einstülpungen der Cuticula als Apodem oder auch Apophyse bezeichnet, wobei die Apophyse eine innen hohle Falte bildet. Diese Integumenteinstülpungen dienen zur Verstärkung von Muskelansatzstellen, da bei einer Kontraktion große Kräfte auf diese Stellen wirken. Bei den Protura sind ein Transversalapodem und ein Sagittalapodem bekannt, die beide als Ansatzstellen für die Längsmuskulatur dienen (Janetschek, 1970). Es ist möglich dass die Antecosta eines Segmentes mit dem Apodem gleichgesetzt werden kann und die dort ansetzende Longitudinalmuskulatur definiert die primären Segmentgrenzen (Seifert, 2003; Weber, 1933, 1949).

Bis dato wurde in vielen Arbeiten versucht ein allgemein gültiges Schema der abdominalen Muskulatur der Hexapoda (Longitudinal-, Dorsoventral-, Transversal-, und Stigmenmuskulatur) zu erstellen (Kéler, 1963; Seifert, 2003; Snodgrass, 1993; Weber, 1933, 1949). Es wurden dorsale und ventrale Longitudinalmuskeln beschrieben, die sowohl in externe und interne als auch mediane und laterale Muskelgruppen zusammengefasst werden (Snodgrass, 1993). Diese Muskeln können sowohl segmental d.i. innerhalb eines Segments verlaufen, wie z.B. die dorsoventrale Muskulatur, oder intersegmental d.i. über die Segmentgrenzen hinaus verlaufen, wie die Längsmuskulatur. Die Muskelansatzstellen liegen daher entweder innerhalb eines einzigen Segments oder es wird eine oder auch mehrere Segmentgrenzen übersprungen, sodass die Ansatzstelle erst in einem der darauffolgenden Segmente liegt (Fusco&Minelli, 2013; Janetschek, 1970; Weber 1933, 1949). Bei Kontraktion der Longitudinalmuskeln werden die Segmente des Abdomens teleskopartig ineinandergeschoben und das Abdomen dadurch verkürzt. Der

dorsoventralen Muskulatur wird die Funktion zugeschrieben, dass sie die Tergite und Sternite einander nähert (Seifert, 2003). Die transversal verlaufenden Muskeln sind für die Wölbung der Sternite verantwortlich und die Spiraculum-, oder Stigmenmuskulatur wird für die Atmung benötigt (Seifert, 2003; Snodgrass, 1993; Weber, 1933).

In Hinblick auf die postembryonale Entwicklung der Protura kann die Longitudinalmuskulatur einen Hinweis darüber geben, ob es sich um neu gebildete abdominale Segmente, und somit Anamerie handelt, oder nicht. Sollte sich lediglich die Cuticula des 8. Segments unterteilt haben, würde man Muskeln erwarten, deren Origo an der Antecosta des 9. Segmentes und ihre Insertio an der Antecosta des Telsons liegen. Die Muskulatur der neu gebildeten Segmente kann allerdings nur als ein Indiz und nicht als Beweis für die Anamerie gewertet werden, da die Ansatzstellen der Längsmuskulatur nicht immer an den primären Segmentgrenzen liegen müssen. Außerdem wird die Muskulatur nicht als Kriterium eines Hexapoda Segments angeführt. Dazu zählen im Allgemeinen ein dorsales Tergit, ein ventrales Sternit, zwei laterale Pleurite, jeweils ein Paar Stigmen, Ganglien und Extremitäten (Westheide&Rieger, 2007).

Die Genitalapertur (*Squama genitales*) der Protura wird, wie die Furca der Collembola, ebenfalls als Extremität bewertet. Der Aufbau und die dazugehörigen Muskeln der Genitalapertur wurden in einer detaillierten Arbeit beschrieben (François&Dallai, 1989a und b). Über die Funktion der äußeren Geschlechtsorgane ist bis heute jedoch nichts bekannt. Daher wird auch in dieser Arbeit die Muskulatur der Genitalapertur genauer untersucht. Andere Gruppen der Hexapoda tragen auf einzelnen Abdominalsegmenten Extremitätenderivate, wie die Styli, Coxalbläschen, Cerci, die Gonopoden der Männchen und Ovopositoren der Weibchen (Westheide&Rieger 2007). Demzufolge ist die Annahme, dass es sich bei der Genitalapertur der Protura ebenfalls um ein Extremitätenderivat handelt, nachvollziehbar. Da die Collembola als Schwestergruppe der Protura angeführt wurden, könnte ein Vergleich der Muskulatur und der Genitalapertur bzw. der Sprunggabel vielleicht eine weitere Unterstützung bezüglich der Homologie dieser Strukturen geben.

Bei Collembola setzt die Muskulatur nicht an apodemartigen Einstülpungen der Cuticula an, sondern an Verdickungen der Antecosta, die ebenfalls Phragmata genannt werden. Sie können flächen- oder plattenartig ausgebildet sein, ragen weit in die Leibeshöhle hinein und fungieren als Ansatzstellen der Longitudinalmuskulatur (Eisenbeis,

1978). Es ist jedoch nicht bekannt, ob bei Protura ebenfalls Phragmata ausgebildet sind. Die Muskulatur der Collembola wird in dorsale und ventrale Longitudinalmuskulatur sowie dorsoventrale Muskulatur unterteilt. Sprungfähige Arten der Collembola besitzen eine Sprunggabel (Furca) die ventral am Abdomen anliegt und als echte Extremität bewertet wird (Eisenbeis&Ulmer, 1978). An den Abdominalsegmenten 3 und 4 befinden sich die drei Basalstücke des Sprungapparates und am dritten Basalstück setzt die Sprunggabel an. Sie besteht aus dem unpaaren Manubrium, gefolgt von den paarigen Dentes und den abschließenden paarigen Mucrones (Eisenbeis&Ulmer, 1978; Schaller 1970; Snodgrass 1931, 1993). Einzelne Muskeln die in den Abdominalsegmenten 3, 4 und 5 ihren Ursprung haben, ziehen zu den Basalstücken 1 bis 3 und zur Basis des Manubriums (Eisenbeis, 1978). Der am stärksten ausgebildete Muskel reicht von der anterioren Segmentgrenze des 3. Abdominalsegments zum Manubrium (Eisenbeis&Ulmer, 1978). Die genaue Lage der Ansatzstellen dieses Muskels ist wichtig für das Verständnis der Flexion: die Insertio liegt in der Mitte der Frontalleiste des Manubriums und hat Kontakt zur Ringleiste, sodass ein Zug auf die Vorderseite des Manubriums wirkt (Eisenbeis&Ulmer, 1978). Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig es ist die exakten Ansatzstellen der einzelnen Muskeln zu kennen, um funktionsmorphologische Aussagen treffen zu können. Die Funktionsweise der Genitalapertur der Protura soll mit Hilfe der Muskulatur verstanden werden.

## **4 Material und Technik**

Die bis zu 2mm großen Vertreter der Art *A. maius* eignen sich, da sie zu den größten Protura zählen, besonders gut für anatomische und morphologische Untersuchungen. Individuen dieser Art kommen zahlreich in der Laubstreu des Twimberger Grabens in Kärnten vor, wo die Bodenproben, die aus Wurzeln mit Mykorrhizapilzen bestehen, entnommen wurden. Die Proben wurden danach im Kühlschrank aufbewahrt. Mittels mehrerer Glas - Berlesetrichter wurden die Bodenorganismen bei Raumtemperatur und ohne zusätzliche Lichtquelle ausgetrieben. Die Tiere wurden in Plastikbehältern (9,5cm\*8cm\*5cm) aufgefangen, die bis zur Hälfte mit einer Mischung aus Aktivkohle und Gips angefüllt waren. Der Gips bleibt lange feucht und die Aktivkohle verhindert Schimmelbildung, dadurch wird ein geeignetes Klima für eine längere Aufbewahrung der Bodenorganismen geschaffen. Die Protura wurden vor dem Fixieren mit Dubovsq-Brazil mit Hilfe eines Pinsels aussortiert (nach Romeis 1968). Damit das Fixativ, und später das Harz, besser in die Proben eindringen konnte, wurden die Tiere mit einer spitzen Nadel eröffnet oder das Abdomen vom übrigen Körper abgetrennt. Anschließend wurden die Proben in 70% Aceton überführt und mittels aufsteigender Acetonreihe dehydriert (80% für 15 min, 90% für 15 min, 3\* 100% für je 15 min). Die Infiltration erfolgte in drei Schritten einer 3:1, 1:1 und 1:3 Mischung aus Aceton: Harz (Agar low viscosity resin: LV resin 48g, VH1 Hardener 8g, VH2 Hardener 44g, Accelerator 2,5g; Agar Scientific, Essex, England). Die Intervalle betrugen pro Mischung 120 Minuten. Über Nacht wurden die Tiere in Blockschälchen mit reinem Harz gegeben und mit einem Glasdeckel bis zur Hälfte verschlossen, sodass das Aceton abdampfen konnte. Am nächsten Tag wurden die Objekte in frischem Harz für 60 min in den Vakuumschrank bei 200mbar gegeben und anschließen in Silikonformen eingebettet. Das Harz wurde bei 60° im Wärmeschrank für 10-12h auspolymerisiert. Die Objekte wurden auf einem Leica Reichert Ultracut S (Leica Microsystems, Wetzlar, Deutschland) mit einem Diatome Histojumbo Diamantmesser semidünn (0.5 oder 1µm) in Serie geschnitten. Die Färbung erfolgte mit Toluidinblau (nach Romeis, 1986). Nach dem Eindeckeln wurden die einzelnen Schnitte mit einem Nikon Eclipse E800 (Nikon Instruments Europa, Amsterdam, Niederlande) in

Kombination mit einer Canon D5-SM Kamera (Canon Inc., Tokyo, Japan) und der Software Nikon, NIS Elements, D 4.00.05 (64 Bit) abfotografiert. Für die Rekonstruktionen wurde das Programm Amira 5. 4. 1. (Visage Imaging, Inc., San Diego, CA, USA) verwendet.

## **5 Ergebnisse**

### **5.1 Abdominale Muskulatur**

Bei Protura ist die Skelettmuskulatur quergestreift und die einzelnen Muskeln weisen eine unterschiedliche Anzahl an Sarkomeren auf. Die Zellkerne liegen bei allen Muskeln, deren Fibrillen in der Sagittalebene parallel verlaufen, an der Peripherie der Faserstränge. Eine Ausnahme bildet der Muskel der Abdominaldrüsen, bei welchem die Zellkerne zentral im Muskel liegen. In den Abdominalsegmenten 1 bis 6 sind die Muskeln in einem sich wiederholenden Schema angeordnet. Der Verlauf der einzelnen Muskeln ist in diesen Segmenten gleich, aber es gibt Ausnahmen in der Anordnung der Dorsoventralmuskulatur. Die Muskulatur der Abdominalbeine wird in dieser Arbeit nicht beschrieben. Jeder Muskel hat eine Origo und Insertio und verläuft entweder von einem Segment zum nächsten (bisegmental) oder von einem Segment zum übernächsten (trisegmental) (Abb. 1a und b). Daher gibt es keine Längsmuskeln die sowohl Origo als auch Insertio in demselben Segment haben, also segmental verlaufen. In den Segmenten 1 bis 8 kommen keine Muskeln vor, die mehr als zwei Segmentgrenzen überspringen. Die einzelnen Muskeln werden, ihrer Lage und dem Verlauf entsprechend, zu Gruppen zusammengefasst und dies ergibt eine erste Einteilung in dorsale, ventrale und dorsoventrale Muskulatur (Abb. 2a, b und c). Die Ansatzstellen der Longitudinalmuskulatur liegen dorsal und ventral an den, durch ein Transversalapodem gut erkenntlichen Segmentgrenzen. Die Origo der einzelnen Muskeln liegt stets auf der posterioren Seite eines Apodems, also innerhalb der primären Segmentgrenzen. Außerdem liegt die Origo direkt und ausschließlich am Transversalapodem. Die Insertio hingegen liegt stets auf der anterioren Seite des darauffolgenden Apodems (Abb. 1a und b). Außerdem kann die Insertio der Längsmuskeln auch an den vor dem Transversalapodem gelegenen Intersegmentalfalten liegen oder der Muskel zieht über das darauffolgende Transversalapodem hinweg und inseriert am Tergit (Abb. 1a und b). Die, im rechten Winkel zur Körperoberfläche, 10-14µm in die Leibeshöhle hineinragenden Transversalapodeme entsprechen der Antecosta. Diese Transversalapodeme sind dorsal in den Segmenten 1 bis 8 und ventral in den



Segmenten 2 bis 8 ausgebildet. Durch diese Transversalapodeme werden die primären Segmentgrenzen definiert (Abb. 3a und b). Die Tergite der Abdominalsegmente 1 bis 6 haben außerdem ein median am Transversalapodem ansetzendes ca. 30µm langes Sagittalapodem (Abb. 3b). Es dient als dorsomediane Ansatzstelle für lateral verlaufende Muskeln (=dorsale interne Longitudinalmuskulatur, dil). Ab dem 9. Segment wird kein Sagittalapodem mehr ausgebildet (Abb. 4a und b). Die Transversalapodeme entsprechen in diesen Segmenten lang ausgezogenen Phragmata. Diese plattenartigen, cuticularen Flächen gehen dann in Sehnen über, die weit in die Leibeshöhle hineinragen. Der Übergang von Phragma zu Sehne ist nicht exakt zu bestimmen. Diese Sehnen dienen als Ansatzstellen der Muskeln, obwohl eine genau Origo und Insertio der einzelnen Muskeln in den letzten Segmenten nicht mehr festgestellt werden kann. Je nach Lage und Verlauf erfolgt die Deskription der abdominalen Muskulatur der Segmente 1 bis 11 plus Telson.

Die Benennung der Muskeln erfolgt nach Snodgrass (1993):

- Dorsale externe Longitudinalmuskulatur (del)
- Dorsale interne Longitudinalmuskulatur (dil)
- Dorsoventrale Muskulatur (dv)
- Ventrale externe Longitudinalmuskulatur (vel)
- Ventrale interne Longitudinalmuskulatur (vil)

### **5.1.1 Dorsale externe Longitudinalmuskulatur (del)**

Die dorsale externe Longitudinalmuskulatur liegt unter dem Integument der Segmente 1 bis 8 (Abb. 2a und b). In jeder Hälfte eines Segmentes gibt es acht Muskeln, wobei der 1. am nächsten der Medianen liegt und der 8. der äußerste laterale Muskel ist. Jeder Muskel besteht aus unzähligen Fibrillen, die kompakt parallel angeordnet sind und sich nicht aufspalten. In den einzelnen Segmenten sind die jeweils gleichen Muskeln homonom d.h. sie haben in jedem Segment die gleiche Ausprägung. Ihre Origo liegt jeweils am Transversalapodem eines Segmentes und sie ziehen, mit einem Winkel von ca. 80°, in Bezug auf die Mediane, zur Antecosta des darauffolgenden Segmentes. Im Querschnitt sieht man, dass die einzelnen Muskeln so zueinander liegen, dass sie dorsal unter dem

Integument, ein ovales Muskelpaket bilden, d.h. die einzelnen Muskeln sind so angeordnet, dass sie miteinander eine Einheit bilden, die man als Muskelpaket bezeichnet (Abb. 2b). Dabei liegt jener Muskel, der direkt neben der Medianen seinen Ursprung hat, am weitesten dorsal. Die weiteren Muskeln liegen nebeneinander, wobei sich die einzelnen Muskeln aufgrund der Wölbung des Tergits dachziegelartig überlappen. Dabei liegt jener Muskel, der näher an der Medianen verläuft, dorsal des darauffolgenden, weiter lateral gelegenen, Muskels. Die ersten beiden Muskeln, mit einem Durchmesser von 2,5 -3,5  $\mu\text{m}$ , haben ihre Origo direkt neben der Medianen und durch den leicht schrägen Verlauf liegt ihre Insertio ca. 10 $\mu\text{m}$  von der Medianen entfernt. Neben diesen beiden Muskeln setzt pro Segmenthälfte der, im Querschnitt quadratisch bis trapezförmige, 3. Muskel an. Die Origo dieses Muskels ist in den Segmenten 1 bis 6 breiter als seine Insertio, sodass er, von dorsal gesehen, annähernd dreieckig ist. Die Ansatzstellen sind in den vorderen, größeren Segmenten dementsprechend breiter. Die Origo beträgt z.B. im 2. Segment ca. 35 $\mu\text{m}$ , im 7. Segment 25 $\mu\text{m}$ . Die Insertio ist in jedem Segment um ca. 10 $\mu\text{m}$  schmaler als die Origo des Muskels. Im 7. Segment sind die Ansatzstellen dieses Muskels gleich groß und er hat in diesem Segment einen Durchmesser von nur noch 2,5-3,5 $\mu\text{m}$  und ist in der Ausprägung den ersten beiden Muskeln gleich. Auch bei den darauffolgenden zwei Muskeln, 4 und 5, wobei der 4. einen Durchmesser von 3,5  $\mu\text{m}$  und der 5. von 4,5  $\mu\text{m}$  hat, haben jeweils beide Ansatzstellen (Origo und Insertio) dieselbe Flächengröße in den Segmenten 1 bis 8. Äußerst lateral, vor dem Übergang vom Tergit zum Sternit, verlaufen noch der 6., 7. und 8. Muskel. Jeder dieser Muskeln hat einen Durchmesser von 2,5- 3,5  $\mu\text{m}$ . Im 7. Segment gibt es einen 9. longitudinal verlaufenden Muskel, der in seinem Durchmesser und Verlauf den drei weiter median liegenden Muskeln, 6, 7 und 8 gleicht. Zwischen diesem Muskel und den übrigen longitudinalen externen Muskeln setzt die dorsoventrale Muskulatur am Tergit an, sodass der 9. Muskel nicht an das dorsale externe Muskelpaket anschließt.

Die acht Muskeln der dorsalen externen Longitudinalmuskulatur des 8. Segmentes setzten an der Antecosta dieses Segmentes an. Ihre Insertio liegt aber an einem, weit in die Körperhöhle hineinreichenden, Phragma des 9. Segmentes. Dadurch sind diese Muskeln, in Relation zur Tergitlänge, kürzer als in den vorhergehenden Segmenten und sie enden bereits in der Mitte des 8. Segmentes (Abb. 4a und b).

Im 9., 10. und 11. Segment kann nicht mehr eindeutig festgestellt werden, ob es sich bei der dorsalen Longitudinalmuskulatur um bisegmentale oder trisegmentale Muskeln handelt. Die einzelnen Muskeln, die sich nicht mehr in Externe und Interne unterscheiden lassen, setzen in diesen Segmenten an Phragmata an, oder laufen über diese hinweg, weshalb Origo und Insertio eines Muskels nicht erkennbar sind. Außerdem spalten sich manche Muskeln auf, d.h. die einzelnen Fibrillen liegen nicht mehr kompakt parallel nebeneinander, sondern es sind Spalten zwischen den Fibrillen erkennbar (Abb. 4a). Im weiteren Verlauf kommt es vor, dass einzelne Fibrillenbündel mit Bündeln anderer Muskeln zusammenfallen und somit der exakte Verlauf eines Muskels nicht mehr nachvollziehbar ist bzw. einzelne Muskeln nicht exakt voneinander abgegrenzt werden können. Im 9. Segment erkennt man acht Longitudinalmuskeln, die lateral von anterior nach posterior ziehen (Abb. 4b). Diese Längsmuskeln liegen, von dorsal gesehen, äußerst lateral gebündelt unter dem Tergit, sodass links und rechts der Medianen keine Muskeln entlangziehen. Am Phragma des 10. Segmentes ziehen sechs Muskeln weiter nach posterior. Allerdings ist die exakte Anzahl der Muskeln nicht feststellbar. Zwei oder drei Muskeln, die von einer zusätzlichen Membran umgeben sind, ziehen ab der posterioren Hälfte des Segmentes ventrad in Richtung der Basis der Genitalkammer. Im 11. Segment gibt es dorsal fünf Longitudinalmuskeln, die posteriad ziehen. Auf der ventralen Segmentgrenze, zwischen dem 11. Segment und dem Telson, befindet sich eine kleine Ausstülpung des Integuments. Zwei Muskeln des 11. Segments inserieren anterior und zwei Muskeln inserieren posterior dieser Ausstülpung. Der letzte dieser Muskeln spaltet sich auf und inseriert am Übergang vom 11. Segment zum Telson. Neben diesen Muskeln, ziehen zwei weitere in Richtung anterior, um ebenfalls an der Basis der Genitalkammer zu inserieren. Im Telson gibt es noch zwei oder drei dorsale Longitudinalmuskeln, wobei die genaue Anzahl, aufgrund der geringen Größe nicht feststellbar ist. Außerdem spalten sich auch diese Muskeln auf und verbinden sich mit Fibrillenbündel anderer Muskeln.

### **5.1.2 Dorsale interne Longitudinalmuskulatur (dil)**

Proximal der dorsalen externen Longitudinalmuskulatur sind, in den Segmenten 1 bis 7, vier Muskeln ausgebildet, die mit einem Winkel von etwa 40° von der Medianen laterad verlaufen, wobei die einzelnen Muskeln, von anterior nach posterior gesehen, immer

kürzer werden (Abb. 1a, Abb. 2a und b, Abb. 3a und b). Alle Muskeln haben einen Durchmesser von ca. 13µm. Da ihr Querschnitt nicht kreisrund ist, kann man den exakten Durchmesser nicht feststellen. Der 1. Muskel hat seine Origo im Winkel von Transversal- und Sagittalapodem und zieht von dort laterad. Seine Insertio erfolgt in den Segmenten 1 bis 6 nicht an der Antecosta des folgenden Segmentes, sondern an der Cuticula des Tergits, wobei er über das Apodem hinwegzieht. Im 7 und 8 Segment inseriert dieser Muskel an der Antecosta des darauffolgenden Segmentes (Abb. 4b). Die drei übrigen Muskeln setzten in den Segmenten 1 bis 7 nacheinander, von anterior nach posterior gehend, am Sagittalapodem des jeweiligen Segmentes an und inserieren lateral an der Antecosta des Folgesegments. Alle vier Muskeln der internen Longitudinalmuskulatur verlaufen im 8. Segment mit ca. 80° von der Mediane ausgehend und proximal der dorsalen externen Longitudinalmuskulatur, laterad. In den Segmenten 9 bis 11 und im Telson wird nicht mehr zwischen dorsaler externer und interner Longitudinalmuskulatur unterschieden (Abb. 4a und b).

### **5.1.3 Dorsoventralmuskulatur (dv)**

Die dorsoventrale Muskulatur besteht in den Segmenten 1 bis 6 aus fünf Muskeln, wobei ihr Verlauf nicht in allen Segmenten gleich ist. In den ersten drei Abdominalsegmenten inserieren zwei Muskeln mit einem Durchmesser von 1,5- 2µm direkt neben dem, am weitesten lateral gelegenen, dorsalen, internen Longitudinalmuskel an der Antecosta und ziehen ventrad, so dass sie lateral, am Apodem des folgenden Segmentes ansetzen. Lateral dieses Muskels liegt die Origo von zwei Muskeln, wobei jener, der weiter anterior liegt, gerade ventrad zieht, um an der Antecosta des Sternits zu inserieren. Jener Muskel, dessen Origo posterior liegt, inseriert anterior der ersten beiden Muskeln in der Mitte des Sternits. Lateral, am Übergang zwischen Tergit und Sternit, ist ein kurzer dorsoventraler Muskel ausgebildet. Im 4. Segment gibt es ebenfalls die beiden zarten Muskeln, die von dorsolateral ventrad in die Mitte des Segmentes ziehen. Es gibt auch jenen dorsoventralen Muskel, der direkt von der Antecosta des Tergits zur Antecosta des Sternits verläuft. Außerdem gibt es zwei kurze dorsoventrale Muskeln, die jeweils an Tergit und Sternit ansetzen, wobei der proximal gelegene anteriad, der distal gelegene posteriad, zieht. Im 5. und 6. Segment ist die Anordnung der Muskeln gleich wie in den Segmenten 1 bis 3, außer

dass jener Muskel, der von der Antecosta in die Mitte des Sternits zieht, kürzer ist und lateral an der anterioren Antecosta des Sternits inseriert. Im 6. Segment sind auch der 1. und 2. Muskel kürzer und sie inserieren ebenfalls seitlich am Sternit.

Die dorsoventrale Muskulatur des 7. Segments besteht aus vier, in einem Bündel zusammenliegenden, homonomen Muskeln, die von einer Membran umgeben sind. Sie verlaufen lateral, in der Mitte des Segments, gerade von dorsal nach ventral, um in jeder Segmenthälfte ventromedian zu inserieren. Außerdem gibt es zwei weitere, sehr dünne Muskeln, die von der dorsalen Antecosta des 7. Segments ventrad ziehen und auf der ventralen Antecosta des 8. Segmentes inserieren. Im 8. Segment verlaufen zwei oder drei Muskeln (die genaue Anzahl konnte nicht eindeutig bestimmt werden), die ebenfalls von einer Membran umgeben sind, von dorsal nach ventral. Ihre Ansatzstellen liegen posterior der dorsalen und ventralen Longitudinalmuskulatur am Integument (Abb. 2c, Abb. 4a und b). Ein weiterer, sehr prominenter Muskel, dessen Zellkerne zentral gelegen sind, zieht von der ventralen Antecosta des 8. Segmentes dorsad, um am posterioren Rand des Tergits zu inserieren (Abb. 2c, Abb. 5b). Dort liegen beiderseits die Öffnungen der paarig angelegten Abdominaldrüsen der Protura. Die Dorsoventralmuskulatur der Segmente 9, 10 und 11, bestehen ebenfalls aus je zwei, von einer zusätzlichen Membran umgebenen, Muskeln. In diesen Segmenten verlaufen die Muskeln im anterioren Bereich des Segmentes von dorsal nach ventral. Hinzu kommt ein sehr kurzer Muskel im 11. Segment, der ventral zwischen Integument und Genitalkammer liegt. Im Telson gibt es nur noch einen dorsoventralen Muskel, dessen Origo median im Segment liegt (Abb. 2c; Abb. 4a und b).

#### **5.1.4 Ventrale externe Longitudinalmuskulatur (vel)**

In den Segmenten 1 bis 3 kommen jeweils sechs ventrale, externe Longitudinalmuskeln vor. Ihre Origi liegen nebeneinander an der Antecosta des jeweiligen Segments. Sie verlaufen bisegmental (intersegmental), also von anterior nach posterior, um an der Antecosta des darauffolgenden Segments zu inserieren (Abb. 1b; Abb. 2a). Jene beiden Muskeln, die direkt neben der Medianen ihren Ursprung haben, liegen unmittelbar vor ihrer Insertio über Kreuz, wobei jener Muskel, der weiter median verläuft, bei der Insertio proximal des 2. liegt. Ebenso verhält es sich mit den beiden am weitesten lateral

verlaufenden Muskeln, wobei die Insertio des medianen Muskels, proximal des am weitesten lateral gelegenen Muskels liegt. Die zwei mittleren Muskeln verlaufen parallel. In den folgenden Abdominalsegmenten, 4 und 5, gibt es je fünf externe Longitudinalmuskeln, wobei wieder die beiden medianen und lateralen vor der Insertio übereinander liegen. Im 6. Segment verlaufen fünf der sechs Muskeln parallel. Der 6. Muskel liegt proximal aller anderen, er zählt zu den internen Longitudinalmuskeln. An der Antecosta des 7. Segmentes setzen auch sieben ventrale Longitudinalmuskeln an, wobei wieder ein Muskel proximal der übrigen verläuft, welche sich dachziegelartig überlappen. Ein Muskel verläuft weiter distal der Übrigen und die Origo liegt median, die Insertio lateral. Dieser Muskel zieht in einem  $45^\circ$  Winkel zur Medianen, von einer Antecosta zur nächsten. In den Segmenten 8 und 9 gibt es je sechs ventrale externe Longitudinalmuskeln, deren Origo und Insertio auf den Phragmata nicht nachgewiesen werden kann, sodass man nicht eindeutig zwischen externer und interner Muskulatur unterscheiden kann. Außerdem kann man nicht feststellen ob sie bi- oder multisegmental verlaufen. Zwei dieser Muskeln ziehen, in beiden Geschlechtern, im 9. Segment von ventral nach dorsal, um lateral der Basis der Genitalkammer zu inserieren (Abb. 6a, 7a, 8a und b, Abb. 9a und b). Die ventrale Longitudinalmuskulatur des 10. Segmentes besteht aus vier Muskelsträngen, die am Phragma des 11. Segmentes endet. Es gibt keine ventrale Longitudinalmuskulatur im 11. Segment oder im Telson (Abb. 4a und b).

#### **5.1.5 Ventrale interne Longitudinalmuskulatur (vil)**

An der Antecosta der Abdominalsegmente 1 bis 4 setzt, direkt neben der Medianlinie, je ein langer Muskel an, welcher proximal der externen Longitudinalmuskulatur verläuft und jeweils an der Antecosta des übernächsten Segmentes endet (Abb. 1b). Die Insertio dieser, über zwei Segmentgrenzen hinwegverlaufenden, internen Longitudinalmuskeln liegt jeweils proximal des am weitesten lateral gelegenen externen Longitudinalmuskels an der Antecosta des übernächsten Sternits. Somit verlaufen die Muskeln zwischen den Segmenten 2–4, 3–5, 4–6 und 5–7. Im 6. Segment verläuft ein Muskel proximal der externen Longitudinalmuskulatur, dessen Origo direkt neben der Medianlinie liegt und mit ca.  $45^\circ$  nach lateral verläuft, um dort an der Antecosta des 7. Segments zu inserieren. Im Gegensatz zu den anderen internen Longitudinalmuskeln verläuft dieser Muskel

bisegmental, ebenso wie ein Muskel im 7. Segment. Die Origo dieses Muskels liegt median, die Insertio lateral, so dass er parallel zu den anderen ventralen internen Longitudinalmuskeln verläuft. In den darauffolgenden Abdominalsegmenten kann, wie bereits erwähnt, nicht mehr zwischen externer und interner Longitudinalmuskulatur unterschieden werden.

## 5.2 Die Genitalapertur

Die äußeren Geschlechtsorgane der Protura kann man in eine Genitalkammer, die darin liegenden Genitalanhänge und die Basalapodeme unterteilen, wobei ein Geschlechtsdimorphismus besteht. Dieser ist besonders in der Ausprägung der Genitalanhänge (Genitalapertur) zu sehen (Abb. 5a, Abb.6a und b, Abb.7a und b, Abb. 8a und b, Abb. 9a und b). An der Basis der Genitalkammer, die bei beiden Geschlechtern in der Mitte des 8. Segmentes liegt, ragen je zwei Basalapodeme nach anterior. Bei den Weibchen erstrecken sich diese bis an den Beginn des 8., bei den Männchen hingegen bis an den Beginn des 7. Segments. Für die Beschreibung der Geschlechtsorgane wird die Nomenklatur nach François&Dallai verwendet (1989 a und b). Die einzelnen Elemente der äußeren Geschlechtsorgane sind:

- Basalapodem (ba, Apodeme basal bei François, 1989 a und b)
- Genitalkammer (gk, Chambre genital bei François, 1989 a und b)
- Stipes (st) ♂
- Basistyli (bst) ♂
- Acrostyli (ast) ♂
- Ovipositor (op) ♀

### 5.2.1 Die männlichen äußeren Geschlechtsorgane

Die Muskulatur der männlichen äußeren Geschlechtsorgane setzt sich aus folgenden Muskeln zusammen:

- Dorsale und ventrale Retraktormuskeln der Genitalkammer (d und v rgk)  
(Muscle rétracteur chambre génitale bei François, 1989 b)
- Dorsale, mediane und ventrale Retraktormuskeln der Stipes (d und m und v rst)  
(Muscle retracteur dorsal, median, ventral du stipes bei François, 1989 b)
- Protraktormuskeln der Genitalkammer (pgk)  
(Muscle dilatateur chambre genital, Muscle protracteur proximal apodème basal bei François, 1989 b)
- Protraktormuskeln der Basalapodeme (pba)  
(Muscle protracteur distal apodème basal bei François, 1989 b)
- Retraktormuskeln der Genitalapertur (rga)
- Dorsale, mediane und ventrale Muskeln der Basistyli (d und m und v bst)  
(Muscle abducteur basistylus, Muscle flechisseur basistylus, Muscle releveur basistylus bei François, 1989 b)

Bei den Männchen erstreckt sich die Genitalkammer von der Mitte des 8. bis zum Ende des 11. Segmentes (Abb. 6a, Abb. 7b, Abb. 8a und b). Dort mündet sie ventral zwischen dem 11. Segment und dem Telson aus. In dieser, im Querschnitt ovalen, Kammer, die den Großteil der ventralen Körperhöhle einnimmt, befindet sich die Squama genitalis, die äußere Genitalapertur von *A. maius*. Die Genitalkammer, deren Cuticula bei den Männchen zwischen 2- 10µm dick ist, bildet auf der Höhe des Übergangs von Stipes zu Basistyli eine Falte, die wie ein Ring um die Genitalapertur liegt und terminal eine Borste aufweist (Abb. 5a, Abb. 6a, Abb. 7a). Der Stipes ist ca. 30µm breit und 15µm lang und beinhaltet dorsal und ventral je zwei Paar Muskeln. Lateral liegen auf jeder Seite drei Muskeln übereinander und jeder Muskel hat einen Durchmesser von 1-2µm (Abb. 5a, Abb. 6a und c, Abb. 8b). Ihre Origo liegt an der Basis des Stipes und sie inserieren am Übergang zu den Basistyli.



Diese paarig angelegten, zylinderförmigen Fortsätze enthalten keine Muskulatur und sind ca. 10µm im Durchmesser und werden posterior dünner (Abb. 5a, Abb. 5a und b, Abb. 7a, Abb. 8a und b). Auf die Basistyli folgen die Acrostyli, zwei borstenförmige Anhänge mit einem Durchmesser von ca. 3µm. Die Acrostyli weisen die Mündung der paarigen ductus ejaculatorii aus (Abb. 5a, Abb. 6a, Abb. 7a und b, Abb. 8a und b). Zwischen der Basis der Genitalkammer und dem Stipes, setzt, auf beiden Seiten, ventrolateral ein Basalapodem an. Diese langen, chitinösen, stabförmigen Elemente, mit einem Durchmesser von 3-4µm, ragen bei den Männchen von *A. maius* bis in die vordere Hälfte des 7. Segmentes zurück und verschmelzen dort zu einem Endosternit, wobei es aber keine Verbindung zum Sternit gibt (Abb. 6a, Abb. 7b, Abb. 8a und b). Die Länge der Basalapodeme entspricht der Länge der Genitalkammer (Abb. 6a). Das Endosternit dient als Ansatzstelle für die Retraktormuskulatur von Genitalkammer und Stipes (Abb. 6a, Abb. 8a und b). Pro Segmenthälfte zieht dorsal und ventral je ein Muskel an die Basis der Genitalkammer (Abb. 8a und b). Proximal dieser Retraktormuskeln der Kammer, zieht je ein dorsaler und ventraler Muskel an die Basis des Stipes (Abb. 6a, Abb. 7b, Abb. 8a und b). Median gibt es ein weiteres Paar Muskeln, die beide an der Basis des Stipes ihre Insertio haben, wobei ein Muskel proximal der andere distal ansetzt. Ein weiterer Muskel, dessen Origo ebenfalls am Endosternit liegt, zieht dorsal der Genitalapertur posteriär, um am Sternit des Telsons zu inserieren. Dieser Protraktormuskel der Basalapodeme besteht entweder aus einem Muskel, der sich während seines Verlaufes aufspaltet und vor der Insertio wieder vereinigt, oder es handelt sich um zwei Muskeln, deren Ansatzstellen sehr eng zusammenliegen (Abb. 7b, Abb. 8a und b). Die Protraktormuskeln der Genitalapertur, deren Ursprünge im 10. und 11. Segment liegen, setzen lateral an der Basis der Kammer an, wobei dort ebenfalls die Retraktormuskeln inserieren. Anhand der Schnittserien kann die genaue Insertio der einzelnen Muskeln nicht festgestellt werden (Abb. 5a, Abb. 6a, Abb. 7a und b).

### 5.2.2 Die weiblichen äußeren Geschlechtsorgane

Die Muskulatur der weiblichen äußeren Geschlechtsorgane setzt sich aus folgenden Muskeln zusammen:

- Transversalmuskeln des Ovipositors (top)  
(Muscle abducteur valve bei François, 1989 a)
- Muskeln des Ovipositors (mop)
- Protraktormuskeln der Genitalkammer (pgk)
- Protraktormuskeln der Basalapodeme (pba)
- Retraktormuskeln der Genitalkammer (rgk)

Die äußeren Geschlechtsorgane des Weibchens von *A. maius* erstrecken sich vom Beginn des 8. Segmentes bis an das Ende des 11. Segmentes (Abb. 2a, Abb. 9a und b). Die Basalapodeme, deren Durchmesser ca. 2,20µm beträgt, setzen beiderseits, ventrolateral an der Basis der Genitalkammer an und ragen von dort gerade nach anterior in die Leibeshöhle hinein und enden dort (Abb. 9a und b). An dieser Stelle kann kein Endosternit gefunden werden, in dem die Basalapodeme einmünden. Sie enden blind in der Leibeshöhle und haben keine Verbindung zum Integument (Abb. 9a und b). Zwischen dem 11. Segment und dem Telson liegt ventral die Öffnung der ovalen Genitalkammer, deren Cuticula nur sehr dünn ausgebildet ist (Abb. 2a, Abb. 9a und b). Ventral, an der Basis der Genitalkammer bildet diese eine Falte, die auch an die Basis des Ovipositors grenzt. Diese Falte der Genitalkammer reicht ca. ein Drittel der Länge des Ovipositors (10µm) nach posterior. Der Ovipositor setzt breit an der Basis der Genitalkammer an und kann in zwei Abschnitte „unterteilt“ werden, die aber keine eigenständigen Elemente der Genitalapertur darstellen (Abb. 2a, Abb. 9a und b). An der Basis ist der Ovipositor gleich breit wie die Basis der Genitalkammer und leicht ventrad geknickt. In der Mitte biegt sich der posteriore Teil des Ovipositors dorsad und läuft spitz zu. Auf der abgerundeten Spitze liegt median der einzige Gonoporus. Die Muskulatur der Ovipositor setzt sich aus drei transversal verlaufenden, sowie zwei kurzen Muskeln zusammen die auf der dorsalen Seite von median nach lateral ziehen (Abb. 9b). Die Transversalen Muskeln befinden sich anterior,

an der Basis des Ovipositors. Posterior davon haben die beiden kurzen Muskeln an der Medianen ihre Origo und verlaufen, von dorsal gesehen, schräg laterad (Abb. 9b). Die genaue Origo und Insertio dieser Muskeln kann, aufgrund der geringen Größe der Ansatzstellen, nicht bestimmt werden. Dorsal der Genitalapertur verläuft je ein Protraktormuskel vom anterioren Ende der Basalapodeme posteriad und inseriert ventral am Telson (Abb. 9a und b). An der Basis der Genitalkammer inserieren pro Hemisegment je zwei Paar Muskeln. Ein Paar hat die Origo am Sternit des 9., das zweite Paar am Tergit des 10. Segmentes. Jene Muskeln die ventrad ziehen, also zum 9. Segment, werden vom Autor als Retraktormuskeln bezeichnet, währenddessen jene Muskeln, die dorsad zum 10. Segment ziehen, als Protraktormuskeln benannt sind (Abb. 9a und b).

## **6 Diskussion**

Die Skelettmuskulatur von *A. maius* ist, wie die anderer Hexapoda, quergestreift. Um ein Muskelpaket, wie um die dorsoventrale Muskulatur des 7. Segmentes, liegt eine dünne Membran. Da diese aber nicht direkt um die einzelnen Muskeln liegt, sondern um, im Fall der Dorsoventralmuskulatur, vier Muskeln ist es fraglich, ob es dabei um ein Perimysium handelt. Diese Membran ist bei Hexapoda selten ausgebildet oder fehlt ganz (Weber, 1933, 1949). Dementsprechend ist unwahrscheinlich, dass es sich bei den Protura um das Perimysium handelt, doch ein Beweis ist noch ausstehend.

Allgemein setzen die Muskeln am Integument unter Beteiligung von Epidermiszellen an, deren Plasma Tonofibrillen ausbildet, die als Verbindung mit den Myofibrillen gelten. Es können aber auch Sehnen als Muskelansatzstellen dienen, wobei die Sehnen unterschiedlich gebildet werden können z.B. lang und faden,- oder auch plattenförmig (Weber, 1933). Jeder Muskel von *A. maius* hat eine Origo und Insertio, die dorsal und ventral am Integument oder an der Antecosta, die entweder als Transversalapodemen oder als Phragma ausgebildet sein kann, liegen. Mit der Genitalapertur assoziierte Muskeln setzen ebenfalls direkt an Tergit, Sternit oder an cuticularen Einheiten der Genitalapertur an, wobei keine Antecostae miteinbezogen sind. Die genaue Verbindung der einzelnen Muskeln mit dem Integument oder der Apertur lässt sich ohne elektronenmikroskopische Untersuchungen nicht beantworten.

Die Antecostae, die bei *A. maius* in den Segmenten 1 bis 8 zu einem Transversalapodem ausgebildet sind, dienen als Ansatzstellen der dorsalen externen und teilweise der internen sowie der ventralen externen und internen Longitudinalmuskulatur. Durch diese Ansatzstellen werden die primären Segmentgrenzen bestimmt und es ist dadurch leicht möglich die Grenzen der Abdominalsegmente zu definieren, da es sich bei den Transversalapodemen um gut erkennbare, cuticulare Einstülpungen handelt. Ab dem 9. Segment sind keine Apodeme mehr ausgebildet, sondern Phragmata, die weit in die Leibeshöhle hineinragen. Die Segmente lassen sich nun zwar über die Tergite und Sternite definieren, aber die interne Anatomie weicht von jener der Segmente 1 bis 8 ab, da keine Apodeme mehr ausgebildet sind. Der Verlauf der einzelnen Muskeln, ob bi- oder

multisegmental, sowie die Ansatzstellen der Longitudinalmuskulatur sind in den letzten Segmenten nicht exakt zu bestimmen, da diese Phragmata sehr dünn sind. Außerdem spalten sich die Fibrillenbündel der Muskeln auf, vereinen sich wieder oder überlagern sich während ihres Verlaufes. All diese Umstände erschweren die Auswertung von Anzahl und Verlauf der Muskeln der letzten Abdominalsegmente und lassen keine eindeutigen Aussagen bezüglich der Muskulatur zu.

Die Anamerie (oder Hemianamorphose bei den Protura), das Erlangen der endgültigen Anzahl der Abdominalsegmente nach dem Schlüpfen, ist bei den Protura einzigartig unter den Hexapoda (Westheide&Rieger, 2007). Bis heute ist es, aufgrund mangelnder Informationen bezüglich der Ontogenese der Protura, nicht eindeutig geklärt, ob sich tatsächlich weitere Abdominalsegmente nach dem Schlupf bilden. Daher ist die präzise Definition des Begriffes „Segment“ wichtig, um feststellen zu können, ob es sich in der postembryonalen Entwicklung bei *A. maius* um neue Segmente handelt oder ob sich die Cuticula des 8. Segmentes unterteilt und es sich um eine serielle Wiederholung äußerer Strukturen handelt. Im Allgemeinen wird ein Segment als ein, sich wiederholender, Körperabschnitt entlang der anterior- posterior Achse definiert (Minelli&Fusco, 2004). Die Protura entwickeln sich, gleich wie Diplura, über einen Langkeim und schlüpfen mit neun ausgebildeten Abdominalsegmenten (Machida, 2006). In diesem Fall wird das Telson als eigenes Segment gewertet, eigentlich sind nur acht Segmente plus Telson ausgebildet. Eine Hypothese besagt, dass sich im Lauf der postembryonalen Entwicklung bei Protura, zwischen dem 8. Segment und dem Telson, drei weitere Segmente einschieben, die über eine teloblastische Sprossungszone entstehen (Denis, 1949). Eine Hypothese des Autors besagt, dass es möglich ist, dass sich die Cuticula des 8. Segments sekundär unterteilt und die interne Anatomie von der Segmentierung ausgeschlossen bleibt. Aber es könnte sich auch ein weiteres Segment bilden, und das Integument dieses Segmentes sich während der weiteren Entwicklung sekundär unterteilen. Die interne Anatomie bleibt dabei ebenfalls unsegmentiert. Welche Segmentierungsprozesse während der Entwicklung stattfinden, kann jedoch nur durch eine genaue Studie der einzelnen Entwicklungsstadien der Protura geklärt werden. Die Segmentbildung aller anderen Hexapoden ist bereits vor dem Schlüpfen abgeschlossen (Snodgrass, 1993). Es wurde angenommen, dass die Diplura primär elf Abdominalsegmente ausbilden. Das 11. abdominale Segment wird noch

während der Embryonalentwicklung zu den Cerci reduziert wird (Ikeda&Machida, 1998, Machida, 2006). Jedoch konnten während des gesamten Entwicklungsprozesses der Diplura nie mehr als zehn Abdominalsegmente gefunden werden und die Cerci sind paarige Anhänge des 10. Segments (Ikeda&Machida, 1998; Machida, 2006). Die Collembola weisen stets sechs Abdominalsegmente auf (Dettner&Peters, 2003; Eisenbeis & Ulmer, 1978; Denis, 1949a; Schaller, 1970; Weber, 1933; Westheide&Rieger, 2007). Bei diesen beiden Klassen gibt es postembryonal also weder eine Reduktion noch eine Vermehrung der Abdominalsegmente. In diesen beiden Fällen wurde das Telson als eigenständiges Segment gewertet. Um ein Segment zu definieren wird u.a. die Longitudinalmuskulatur bzw. deren Ansatzstellen am Integument herangezogen. Bei den Collembola sind die Segmentgrenzen und die Ansatzstellen der Longitudinalmuskulatur an den Antecostae gut erkennbar (Eisenbeis&Ulmer, 1978). Bei den Diplura hingegen wurde noch keine anatomische Studie über die Muskulatur vorgenommen, weshalb keine Aussagen bezüglich der Segmente im Zusammenhang mit den Muskelansatzstellen möglich sind. Wenn man die letzten drei Segmente der Protura als rein morphologische Einheiten definiert, so kann man feststellen, dass sie sich von den davorliegenden unterscheiden. Während die Muskelansatzstellen und die einzelnen Muskeln in den Segmenten 1 bis 8 gut erkennbar sind, ist dies in den letzten Segmenten nicht mehr möglich. Betrachtet man die Segmente 9 bis 11 plus Telson, so sieht man, dass die Tergite und Sternite um ein vielfaches kleiner sind, als die des 8. Segments. Diese Sklerite können ganz in das 8. Segment zurückgezogen werden. Dies würde die Größenverringerung erklären und auch eine Reduktion der Muskulatur ist in diesem Zusammenhang wahrscheinlich. Eine weitere Hypothese des Autors ist, dass sich nur ein weiteres Segment bildet und dieses sich dann sekundär unterteilt. In diesem Fall würde die Muskulatur ebenfalls unsegmentiert bleiben. Die drei neu gebildeten Abschnitte des Abdomens beinhalten, im Vergleich mit den Segmenten 1 bis 8 nur noch wenige Muskeln (in den Segmenten 1 bis 6 kommen pro Segmenthälfte 24 Muskeln vor, im 9. Segment nur noch 16, im 10. sind nur ungefähr zehn Muskeln unterscheidbar), die von anterior nach posterior verlaufen, doch es können keine definitiven Segmentgrenzen anhand der Muskelansatzstellen festgelegt werden. All diese Punkte (Verringerung der Sklerite, keine definierten Muskelansatzstellen, Reduktion der Muskulatur) unterscheiden die Segmente 9

bis 11 von den davorliegenden, weshalb es nahe liegt zu behaupten, dass sich lediglich das Integument des 8. Segmentes aus funktionstechnischen Gründen unterteilt hat. Es ist ebenfalls möglich, dass sich ein weiteres Segment gebildet hat und dessen Sklerite wiederum segmentiert werden. Durch die Unterteilung der Cuticula könnte ein Einziehen des terminalen Körperabschnittes möglich sein, da die cuticularen Elemente nun dachziegelartig ineinander geschoben werden können. An dieses Zurückziehen könnte ein Ausstülpfen der Genitalaperturen gekoppelt sein, welches bei der Fortpflanzung notwendig sein könnte (Anm. des Autors). Dies kann auch als Erklärungsansatz dienen, weshalb die Genitalaperturen der Protura erst während des letzten postembryonalen Entwicklungsstadiums gebildet werden.

Die abdominale Muskulatur der Hexapoda wurde mehrfach beschrieben und es gibt verschiedene Einteilungen der Muskeln in Hauptgruppen, wobei sich diese Gruppierungen in der Literatur nur geringfügig unterscheiden. Anhand dieser Arbeiten erfolgte die Einteilung der abdominalen Muskulatur von *A. maius* in die Hauptgruppen: dorsal extern und intern, dorsoventral, ventral extern und intern (Janetschek, 1970; Snodgrass, 1993). Eine weitere Unterteilung der dorsalen und ventralen Longitudinalmuskulatur in median und lateral ist bei *A. maius* nicht notwendig, da die einzelnen Muskeln dicht nebeneinander verlaufen. Die Anordnung der Muskeln in den Segmenten 3 bis 8 gleicht sich in den einzelnen Segmenten fast vollständig und es gibt nur geringe Abweichungen von einem einheitlichen Grundbauplan.

Die dorsalen und ventralen Longitudinalmuskeln sind bei den meisten Hexapoda am stärksten ausgebildet. Sie verlaufen von einer Antecosta zur nächsten und ermöglichen das Zusammenziehen des Abdomens in der Sagittalebene (Kèler, 1963). Die dorsalen externen Longitudinalmuskeln sind oft kürzer als das jeweilige Segment. Sie liegen im posterioren Bereich des Segments und verlaufen schräg, beinahe transversal (Snodgrass, 1993). Dies trifft nicht auf die dorsale externe Longitudinalmuskulatur von *A. maius* in den Segmenten 1 bis 8 zu, die gerade und bisegmental, von einer Antecosta zur nächsten zieht. Bei anderen Hexapoda, die ihr Abdomen in einem Winkel von 90° zum Boden abheben können, wie Thysanoptera, Dermaptera oder Staphylenida, ist die dorsale Longitudinalmuskulatur besonders stark entwickelt (Kèler, 1963). Bei Protura wurde dieses Verhalten, das mit der Feindabwehr in Zusammenhang steht, ebenfalls beobachtet

und dementsprechend ist die dorsale Longitudinalmuskultur stark ausgebildet. Während dieses Verhaltens wird auch das klebrige Sekret der Abdominaldrüsen abgegeben, das ebenfalls zur Abwehr gegen Feinde dienen soll (Hansen et al., 2010; Janetschek, 1970; Prell, 1913). Es ist nicht bekannt, wie dieses Sekret aus den großen, paarig angelegten Abdominaldrüsen ausgepresst wird. Es verläuft bei *Eosentomon transitorium* in jeder Körperhälfte ein zarter Muskel, der an einem Sklerit ansetzt das die Ausführgänge der Abdominaldrüsen pfropfenartig verschließt (Berlese, 1909; Janetschek, 1970). Bei *A. maius* wurde kein solches Sklerit gefunden, allerdings ein sehr stark entwickelter Muskel, der anterior der Drüsenöffnungen am Tergit inseriert und dessen Origo am Sternit des 8. Segmentes liegt. Dieser Muskel wurde auch bei *A. affine* beschrieben (François&Dallai, 1986b). In jedem Fall sind in der Mitte dieses Muskels die Zellkerne zu sehen, weshalb dieser Muskel leicht zu identifiziert ist. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass eine Kontraktion dieses Muskels das Tergit nach anterior ziehen könnte, sodass die Ausführgänge geöffnet werden und das Sekret hinausgepresst werden könnte. Es gibt zwei weitere dünne Muskeln, die von der dorsalen Antecosta des 7. Segmentes zur Antecosta am Sternit des 8. Segments ziehen. Sie sind vermutlich ebenfalls für das Auspressen des Sekretes verantwortlich, da sie lateral um die voluminösen Drüsensäcke liegen und diese bei Kontraktion zusammenpressen könnten. Ihr gesamter Verlauf konnte allerdings nicht nachvollzogen werden, da diese Muskeln einen sehr kleinen Durchmesser aufweisen und anhand der Schnittserien nicht von anderen Strukturen unterschieden werden konnten.

Während bei *A. maius* die dorsalen Longitudinalmuskeln parallel nebeneinanderliegen, kommt es bei anderen basalen Hexapoda vor, dass diese Muskeln seilartig miteinander verwunden sind. Bei den Archaeognatha ermöglichen diese Muskeln, sowie flexible Sehnen und elastische Endoskelettanteile die ungewöhnlichen und zufälligen Sprünge, die sie zur Flucht ausüben. Die Beteiligung der Muskulatur ist hierbei noch nicht vollständig aufgeklärt. Man nimmt an, dass sich diese miteinander verwundenen Muskeln stärker kontrahieren und eine größere Kraft erzeugen können als gerade Muskeln, die nicht miteinander verwunden sind. Diese spezielle Muskulatur konnte auch in Eumalacostraca, Nymphen von Megaloptera und Ephemeroptera, sowie Collembola gefunden werden, wobei alle zuvor genannten Ordnungen über einen ähnlichen Fluchtmechanismus wie die Archaeognatha verfügen (Sturm&Machida, 2001



nach einem Brief von E.L. Smith, 1.IX.98). Dementsprechend ist es nachvollziehbar, dass *A. maius* nicht über derartige Muskeln verfügt, da Protura kein solches Fluchtverhalten zeigen.

Im Gegensatz zur dorsalen externen Longitudinalmuskulatur verläuft die dorsale interne Longitudinalmuskulatur bei *A. maius* nicht gerade, sondern in einem 40 -45° Winkel nach lateral (Abb. 3b). In anderen Schemata wird die dorsale externe Muskulatur als die schräg, fast transversal verlaufende Muskelgruppe bezeichnet. Sie soll als Antagonist zur dorsalen internen Longitudinalmuskulatur fungieren und das Abdomen ausdehnen, wenn, wie in manchen Fällen, der Ursprung hinter der Insertio liegt (Kèler, 1963; Snodgrass, 1993). Solch schräg verlaufende Muskeln kommen bei *A. maius* nicht vor. Die Funktion der dorsalen Longitudinalmuskulatur wird dem Zusammenziehen des Abdomens in der Sagittalebene zugeschrieben, wobei die schrägen internen Muskeln zusätzlich zur Wölbung der Tergite beitragen.

Bei *Acerentulus confinis* verläuft die dorsale externe Longitudinalmuskulatur (muscoli obliqui dosopleurali und muscoli obliqui intertergali, nach Berlese, 1909) in den Segmenten 1 bis 8 schräg laterad und nicht die interne Longitudinalmuskulatur (fascie muscolari, longitudinali dorsali). Die Origo der externen Muskeln liegt zwar ebenfalls an einem Sagittalapodem, wobei aber nur zwei, anstatt vier Muskeln wie bei *A. maius*, gefunden wurden (Berlese, 1909; Janetschek, 1970). Es ist anzuzweifeln, dass sich der Verlauf dieser Muskeln in zwei nahverwandten Arten derart unterscheidet. Durch vergleichende Untersuchungen der Myoanatomie weiterer Acerentomidae könnten präzisere Aussagen über die externe Longitudinalmuskulatur getroffen werden.

Die bei *A. maius* in den Segmenten 1 bis 6 ausgebildete Dorsoventralmuskulatur unterscheidet sich wesentlich von dorsoventral verlaufenden Muskeln bei *A. confinis*. Die Origo des einen Dorsoventralmuskels liegt bei *A. confinis* lateral, posterior des Transversalapodems am Tergit. Bei *A. maius* sind fünf dorsoventral verlaufende Muskeln ausgebildet. Deren Ansatzstellen liegen lateral im Segment, direkt posterior eines Apodems am Tergit und verlaufen von dorsal nach ventral, um dort entweder am Apodem des folgenden, oder am Sternit des gleichen Segments zu inserieren. Die Insertio des einen Dorsoventralmuskels kann bei *A. confinis* nicht aus den Zeichnungen abgelesen werden. Im 7. Segment gibt es bei *A. maius* vier dorsoventrale Muskeln, die median ihren Ursprung

haben und gerade ventrad verlaufen. Bei *A. confinis* ist im 7. und 8. Segment nur ein einzelner Muskel vorhanden, in den Segmenten 9 bis 11 plus Telson gibt es keine Dorsoventralmuskulatur mehr (Berlese, 1909). Die Ergebnisse von *A. confinis* entsprechen nicht den Ergebnissen dieser Arbeit, da bis ins 11. Segment von *A. maius* einschließlich dem Telson, dorsoventrale Muskeln vorkommen. Sie verbinden mittig, in beiden Körperhälften, die Sternite mit den Tergiten. Eine gleiche Situation der Muskelanordnung ist bei *A. confinis* im 7. und 8. Segment zu finden. Außerdem gibt es bei *A. confinis* noch weitere schräg verlaufende Dorsoventralmuskeln, die von den Seiten der Tergite schräg nach vorn zu den vorhergehenden Sterniten oder von der Antecosta der Tergite nach rückwärts zur sternalen Antecosta verlaufen (Janetschek, 1970). Diese Muskeln konnten bei *A. maius* nicht gefunden werden. Bei den Collembola, kommen auch dorsoventrale Muskeln vor, die innerhalb eines Segmentes zwischen Tergit und Sternit verlaufen, oder auch von der ventralen Antecosta zur dorsalen Antecosta des darauffolgenden Segmentes ziehen. Bei *A. maius* konnten keine dieser Muskeln nachgewiesen werden.

Ventral gibt es bei *A. maius* pro Segmenthälfte immer mindestens fünf interne Muskeln, die in den ersten sieben Segmenten stets bisegmental verlaufen. Im Gegensatz dazu sind bei *A. confinis* nur zwei bis vier Muskeln erkennbar (Berlese, 1909). Die externe Longitudinalmuskulatur besteht bei *A. confinis* in den Segmenten 1 bis 7 aus einem einzelnen Muskel, der trisegmental, also von einer Antecosta zur übernächsten, verläuft. Außerdem gibt es Muskeln, die sich in der Mitte eines Segmentes treffen, ein umgekehrtes V bilden und von einer Antecosta zur darauffolgenden ziehen (muscolo trasverso secondo, muscolo trasverso terzo segmentale, nach Berlese, 1909, Janetschek, 1970). Die Ansatzstelle dieser ventral verlaufenden Muskeln von *A. confinis*, mitten im Segment, stimmt nicht mit den Ansatzstellen bei *A. maius*, am Beginn des Segments, überein. Außerdem handelt es sich bei *A. maius* um interne ventrale Muskeln, nicht um externe, wie bei *A. confinis*.

In den letzten Segmenten kann der genaue Ursprung und die Insertio der dorsalen und ventralen Longitudinalmuskulatur bei *A. maius* nicht mehr genau festgestellt werden, vorallem da in diesen Segmenten die dünnen Phragmata ausgebildet sind, die einzelnen Muskeln sehr nahe aneinander liegen und von geringer Größe sind. Die einzelnen Muskeln scheinen nicht an den Phragmata zu inserieren. Diese Sehnen dienen wahrscheinlich zur

Stabilisierung der Muskeln während ihres weiteren Verlaufes. Außerdem befindet sich in diesen Segmenten die Genitalapertur, die vorallem beim Männchen einen Großteil der ventralen Leibeshöhle einnimmt. Dies ist ein Grund, der für die Reduktion oder die Umfunktionierung der ventralen Longitudinalmuskulatur zur Bewegung der Genitalapertur sprechen könnte. Zwei der sechs Muskeln, die von der Antecosta des 9. Segmentes aus zur Basis der Genitalkammer ziehen, scheinen umfunktionierte ventrale Longitudinalmuskeln zu sein, sodass im 10. Segment nur noch vier Muskeln vorhanden sind. Ebenso ziehen von der dorsalen Longitudinalmuskulatur im 11. Segment sowie im Telson je zwei Muskeln zur Basis der Genitalkammer. In den darauffolgenden Segmenten fehlen diese Muskeln. Man erkennt, dass die Anzahl der dorsalen und ventralen Longitudinalmuskeln in den Segmenten 9 bis 11 und im Telson, kontinuierlich abnimmt. Demzufolge kann man annehmen, dass sich während der postembryonalen Entwicklung keine neuen Segmente gebildet haben, sondern dass sich nur die Cuticula des 8. Segmentes sekundär unterteilt hat. Es könnte sich auch nur ein weiteres Segment gebildet haben, dessen Cuticula sekundär unterteilt wurde. Alle Longitudinalmuskeln der Segmente 8 bis 11 könnten an der Antecosta des 8. Segments, oder des neu gebildeten 9. Segments, ihren Ursprung haben. Gegen diese Annahme spricht allerdings die, in jedem Segment von 9 bis 11 plus im Telson, vorkommende, dorsoventrale Muskulatur. Ihre Ansatzstellen liegen innerhalb der jeweiligen Grenzen der „Segmente“, welche von außen anhand der Sklerite erkennbar sind. Es ist unwahrscheinlich, dass diese Muskeln ursprünglich nur einem Segment zuzuschreiben sind. Dem entgegen zu stellen ist die Muskulatur des, vielleicht neu gebildeten, 9. Segments bereits reduziert. Der Autor vertritt die Meinung, dass es sich bei der Muskulatur der Segmente 9 bis 11 um jene des 8. Segments handelt. Die bei *A. confinis* eingezeichnete Longitudinalmuskulatur der Segmente 8 bis 11 entspricht ventral der gleichen Anzahl an Muskeln wie in den vorhergehenden Segmenten. Dorsal gibt es bei *A. confinis*, in den Segmenten 9 bis 11, nur zwei Muskeln, wobei es keine Muskulatur im Telson gibt (Berlese, 1909; Janetschek, 1970). Dies entspricht nicht den Ergebnissen bei *A. maius*, da Muskeln im Telson vorkommen und die ventrale Longitudinalmuskulatur nur bis ins 10. Segment nachverfolgt werden kann.

Vergleicht man die ventrale Longitudinalmuskulatur von *A. maius* mit anderen Hexapoda, kann man Unterschiede feststellen. Die ventralen Longitudinalmuskeln der

Archaeognatha sind entweder miteinander verwunden oder sie verlaufen einzeln und gerade. Ihre Ansatzstellen befinden sich auf Sehnen, die weit in die Leibeshöhle hineinragen (Sturm&Machida, 2001). Bis auf die Anzahl und die Struktur, ähnelt sich die ventrale Muskulatur der Archaeognatha mit der von *A. maius*, zumindest in der Anordnung nicht. Eine Homologisierung der einzelnen Muskeln ist nicht möglich. Weder dorsal noch ventral konnten bei *A. maius* transversale Muskeln gefunden werden.

Die Genitalanhänge der Hexapoda befinden sich im Abdomen und sind bei Männchen und Weibchen unterschiedlich ausgebildet. Bei den Weibchen bildet sich der Ovipositor aus den Extremitätenanlagen des 8. und 9. Segments. Der Gonoporus liegt auf oder hinter dem 8. Segment (Seifert, 2003). Der männliche Kopulationsapparat ist häufig sehr einfach gebildet, so wie jener der Thysanura. Der unpaare, röhrenförmige Penis mündet median des 9. Abdominalsegments aus. Seine Entwicklung ist nicht auf Extremitätenknospen zurückzuführen, sondern auf eine getrennte paarige Anlage des Tergits des 9. Segments (Seifert, 2003). Wie man aus diesem Beispiel entnehmen kann, sind die Genitalanhänge nicht durchwegs von Extremitäten abzuleiten. Eine Homologisierung der einzelnen Elemente der Genitalaperturen mit einem Arthropodenbein ist in den seltensten Fällen möglich ist, dennoch ist man der Meinung, dass sich auch die Genitalapertur der Protura von einer Extremität ableiten lässt (François&Dallai, 1989a und b). Die Funktion der Genitalaperturen ist allerdings ohne Kenntnisse über das Fortpflanzungsverhalten nicht zu verstehen. Bei den Collembola wurde die Funktion der Geschlechtsorgane erst bekannt, als man entdeckte, dass sie keine Kopulation durchführen, sondern, dass die Männchen eine Spermatophore abgeben, die in Folge vom Weibchen aufgenommen wird (Schaller, 1970). Neben der indirekten Befruchtung gibt es noch weitaus kompliziertere Begattungsorgane, bei denen die Geschlechtsteile der beiden Geschlechter wie ein Schlüssel-Schloss Prinzip genau ineinander passen müssen, um eine erfolgreiche Begattung zu gewährleisten. Da das Fortpflanzungsverhalten der Protura noch unbekannt ist und eine Kopulation nur einmal beobachtet wurde, bedarf es an weiteren Beobachtungen des Verhaltens der Protura, um weitere Schlüsse über die Fortpflanzungsmechanismen der Protura und die komplex gebildete Genitalapertur zu ziehen (Ewing, 1940).

Die Geschlechtsorgane adulter männlicher Protura setzten sich, laut bisheriger Erkenntnisse, bei Acerentomoidea aus einem Basalteil, dem Periphallus und den, in letzteren zurückziehbaren Distalteil, dem Phallus, zusammen. Der Basalteil (Periphallus) kann in zwei Teile, Basiperiphallus und Acroperiphallus unterteilt werden, wobei der Acroperiphallus in den Basiperiphallus zurückgezogen werden kann. Der Distalteil setzt sich aus dem unpaaren Stipes sowie den paarigen Basi- und Acrostyli zusammen (Janetschek, 1970). Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass bei *A. maius* kein Basalteil (Periphallus), also kein Basi- und Acroperiphallus gefunden werden können. Es dürfte sich dabei um eine Falte der Genitalkammer handeln, die als eigene Strukturen wahrgenommen wurden. Diese Falte liegt um den Stipes, wobei es durchaus möglich ist, dass sie sich beim Ausstülpfen der Genitalkammer dehnt und als Verbindung zwischen der Apertur und der Kammer bestehen bleibt. Bei *A. affine* gibt es ebenfalls keinen solchen Basalteil (Periphallus) (François&Dallai, 1989b). Die Abweichung im Aufbau der Genitalapertur dieser beiden Arten kann ohne weitere Untersuchungen nicht näher erörtert werden. Lateral, an der Basis von Genitalkammer beim Übergang zum Stipes, liegen bei *A. affine* die Plaques (Seitenplatten), die eine terminale Borste aufweisen (François&Dallai, 1989b). Diese Seitenplatten sollen aber bei Acerentomoidea reduziert sein und nur die Borste zeigt lateral die Inkorporierung dieser in den Acroperiphallus (Janetschek, 1970). Bei *A. maius* konnten keine Seitenplatten gefunden werden, jedoch eine Borste. Wie bereits erwähnt handelt es sich bei Basi- und Acroperiphallus höchstwahrscheinlich um eine Falte der Genitalkammer, die um den Stipes liegt.

Um die gesamte Apertur liegt, bei beiden Geschlechtern, die Genitalkammer, deren Cuticula bei den Männchen 2-10µm, bei den Weibchen unter 1µm dick ist. Es ist allerdings nicht geklärt, welcher Anteil der Cuticula diese besondere Ausprägung hervorbringt. Die Funktion dieser starken, höchstwahrscheinlich elastischen, Cuticula und ob diese mit den Genitalanhängen ausgestülpt werden kann, ist ebenfalls nicht bekannt. Eine Theorie des Autors ist, dass sich diese Kammer während einer Kopulation mit ausstülpen und so zum Festhalten der weiblichen oder männlichen Genitalanhänge dienen könnte, aber, wie bereits erwähnt ist die Fortpflanzungstechnik der Protura bis heute unbekannt. Zudem ist keine Muskulatur bekannt, die derart mit der Genitalkammer assoziiert ist, um zum Festhalten der Genitalapertur des Geschlechtspartners verwendet zu

werden. Da Protura, wie auch Collembola, Spermatophoren abgeben könnten, ist es möglich, dass die Genitalkammer dabei wie ein „Schlauch“ fungieren könnte. Im Gegensatz zur dicken Cuticula der männlichen Genitalkammer, ist jene der Weibchen nur sehr dünn ausgeprägt. Daher ist es fraglich, ob die Cuticula nur zum Schutz der Genitalanhänge dient, da sie dann höchstwahrscheinlich bei beiden Geschlechtern gleich dick wäre. Es konnte auch kein Schlüssel-Schloss Prinzip der beiden Genitalkammern ausfindig gemacht werden, das wiederum auf eine Kopulation hinweisen würde. Bis zur endgültigen Abklärung des Fortpflanzungsmechanismus der Protura wird die Frage nach der Funktion der Genitalkammer ungeklärt bleiben. Wie bereits erwähnt liegen innerhalb der Genitalkammer die Genitalanhänge, die beim Männchen die paarigen ductus ejaculatorii beinhalten, die median der paarigen Acrostyli ausmünden. Die Acro- oder Basistyli beinhalten keine Muskulatur, weshalb die Acrostyli auch nicht bewegt werden können, um z.B. als Greif- oder Klammerorgan eingesetzt zu werden. Lediglich der unpaare Stipes beinhaltet dorsal, median und ventral Muskeln, die am Übergang von Stipes zu Basistyli ansetzen und entweder die Basistyli in den Stipes ziehen, oder den Stipes kontrahieren. Anhand der Muskelansatzstellen kann man feststellen, dass die Basistyli nicht als Greiforgan eingesetzt werden können, da es keine Muskulatur gibt, die sie in der Horizontalebene bewegen können. Der einfache Oviduct der Weibchen mündet terminal am Ovipositor aus. Eine Kopulation würde durch paarige Gonoporen der Weibchen vereinfacht werden. Die Ergebnisse deuten eher auf die Abgabe einer Spermatophore der Männchen hin, die das Weibchen dann aufnimmt, oder aber dass das Männchen seine Spermien in die Genitalkammer des Weibchens abgibt und es dort zur Befruchtung des Eies kommt. An der Basis von Ovipositor und Stipes, am Übergang zur Genitalkammer, liegen bei beiden Geschlechtern ein paar chitinige Stäbe, die nach anterior in die Leibeshöhle hineinreichen. Diese Basalapodeme münden nur bei den Männchen im 7. Segment in einem Endosternit, das bei den Weibchen nicht vorkommt. Da das Endosternit bei den Männchen nicht mit dem Sternit verbunden ist, kann man nicht sagen, ob es sich tatsächlich um ein Endosternit handelt. Per Definition ist ein Endosternit die innere Oberfläche einer sternalen Platte (Zombori&Steinmann, 1999). Es könnte aber sein, dass diese Verbindung sekundär unterbrochen wurde, da die Basalapodeme sonst nicht ausgestülpt werden können. Die Funktion der Basalapodeme ist nicht bekannt. Es ist

wahrscheinlich, dass sie beim Ausstülpen der Genitalaperturen als „Führungsschienen“ dienen (Anm. Autor). Von diesem Endosternit aus ziehen beim Männchen, pro Segmenthälfte der Squama genitalis sechs Muskeln nach posterior, um dort entweder am Stipes (vier Muskeln) oder an der Basis der Genitalkammer (zwei Muskeln) zu inserieren. Ihre Kontraktion dürfe die Retraktion der ausgestülpten Genitalapertur bewirken. Die Ergebnisse dieser Arbeit stimmen nicht mit den Ergebnissen bereits bekannter Arbeiten überein. Bei *Acerentomon affine* sind, im Gegensatz zu *A.maius*, nur drei Muskeln bekannt, die zum Stipes ziehen und einer, der zur Basis der Genitalkammer zieht (François&Dallai, 1989b). Weshalb die Muskulatur dieser beiden Arten unterschiedlich ausgeprägt ist, kann nicht beantwortet werden. Dieser Muskelgruppe wirkt, pro Körperhälfte ein langer, dorsaler Protraktormuskel entgegen, der die Genitalapertur nach posterior zieht und ausstülpt. Die an der Basis der Genitalkammer ansetzenden Pro- und Retraktormuskeln der Genitalapertur und der Basalapodeme, inserieren bei *A.affine* alle am Tergit des 9. Segmentes (François&Dallai, 1989b). Allerdings liegt das Endosternit stets im 7. Segment, weshalb der Ursprung dieser Muskeln im 9. Segment fragwürdig erscheint. Nach den Ergebnissen dieser Arbeit zufolge, setzen auch die nach ventral verlaufenden Retraktormuskeln am Übergang vom 8. ins 9. Segment an den Phragmata an. Dabei kann nicht festgestellt werden, ob es sich dabei um Muskeln des 8. Segmentes handelt, die am Phragma lediglich ihren Verlauf ändern, oder ob es sich um Muskeln des 9. Segmentes handelt, die am Phragma ihren Ursprung haben. Die Protraktormuskulatur, die an der Basis der Kammer ansetzt und nach dorsal zieht, setzt dort entweder am Phragma des 10. oder 11. Segmentes an. Ebenso wie die Origo der Retraktormuskulatur sind die Muskelansatzstellen der Protraktormuskulatur nicht festlegbar. Keinesfalls inserieren sie am Tergit des 9. Segmentes.

Die, im Verhältnis zur Körpergröße, deutlich kleinere Genitalapertur des Weibchens, reicht vom 8. Segment bis zum Telson. Die Basalapodeme enden nicht in einem Endosternit. Bei *A. confinis* liegt das Perigynium, ein basaler, dorsal offener Halbring, welcher dem Periphallus des Männchens entspricht, an der Basis der weiblichen Squama genitalis (Janetschek, 1970). Ebenso wie beim Männchen, kann man beim Weibchen von *A.maius* eine Falte der Genitalkammer erkennen. Es handelt sich dabei um keine eigene Struktur der Genitalapertur. Aufgrund der geringeren Ausprägung der

Cuticula der weiblichen Genitalkammer ist keine genaue Abgrenzung der Kammer zu einem vielleicht vorhandenen Perigynium erkennbar. Die geringere Größe der Segmente 9 bis 11 erschwert es ebenfalls die Muskelansatzstellen zu definieren. Die Muskulatur der weiblichen Genitalapertur setzt sich, wie auch beim Männchen, größtenteils aus Pro- und Retraktormuskeln zusammen. Sie kontrolliert den Ein- und Ausstülpmechanismus der Genitalapertur. Es fallen zusätzlich transversal verlaufende Muskeln im Ovipositor auf, die wahrscheinlich für die Eiablage wichtig sind. Zwei dieser, ebenfalls transversal verlaufende Muskeln sind bei *A. affine* bekannt, allerdings liegen diese bei *A. affine* über Kreuz, bei *A. maius* nicht. Außerdem gibt es einen Retraktormuskel bei *A. affine*, der an der anterioren Spitze der Basalapodeme ansetzt und von dort in Richtung 9. Sternit zieht (François&Dallai, 1989a). Dieser Retraktormuskel konnte bei *A. maius* nicht belegt werden. Der Muskel der weiblichen Genitalapertur „dilatateur chambre genital“, der namentlich zum „Erweitern“ der Genitalkammer dient, an deren Basis ansetzt und bei *A. affine* am Tergit des 9. Segmentes inseriert, setzt bei *A. maius* am dorsalen Phragma des 10. Segmentes an. Die Funktion dieses Muskels wird vom Autor ebenfalls dem Ausstülpen der Genitalapertur zugeschrieben und nicht, wie bei François&Dallai, 1989a postuliert. Gleich wie beim Männchen, sind auch beim Weibchen von *A. maius* die Muskelansatzstellen der letzten Segmente nicht klar erkenntlich. Deshalb kann aufgrund der Myoanatomie die ontogenetische Herkunft der Segmente 9 bis 11 nicht geklärt werden.

Ein weiteres, vieldiskutiertes Thema sind die Abdominalanhänge vieler Hexapoda. Neben den Genitalaperturen sind oft weitere Strukturen ausgebildet. Ob es sich dabei um umgewandelte Extremitäten handelt oder um völlige Neubildungen ist bis heute nicht immer eindeutig geklärt. Bei den Cerci der Diplura, die am 10. abdominalen Segment liegen, handelt es sich um ein Extremitätenderivat, das entweder vielgliedrig und fadenförmig, eingliedrig und zangenförmig oder kurz und tasterförmig ausgebildet ist (Westheide&Rieger, 2007). Die Cerci der Archaeognatha, ebenfalls eine umgewandelte Extremität, liegen hingegen am 11. abdominalen Segment, das aber beinahe vollständig unter dem 10. Tergit verborgen liegt (Sturm&Machida, 2001). Ein weiteres Extremitätenderivat ist die Furca der Collembola, die am 4. abdominalen Segment liegt (Eisenbeis&Ulmer, 1978; Westheide&Rieger, 2001). All diesen Abdominalanhängen ist gemeinsam, dass sie am jeweiligen Sternit des entsprechenden Segments als ein



Extremitätenderivat gebildet werden. Die Herkunft der Genitalaperturen der Protura ist bis heute noch umstritten. Es wird vermutet, dass sie entweder den Abdominalstyli des 11. abdominalen Segmentes, also den Cerci homolog sind oder, dass die ausleitenden Geschlechtswege spezifisch sklerotisiert und nicht mit einer entsprechenden Struktur homologisierbar sind (Janetschek, 1970). Die Extremitätenknospen der Genitalsegmente sind bei beiden Geschlechtern oft Teil der Bildung der externen Genitalanhänge. Dem gegenüber steht die Hypothese, dass die unterschiedlichen Abdominalanhänge sogenannte Neubildungen sind und nicht von einer Extremität abzuleiten sind (Bitsch, 2012). Vergleicht man die Genitalaperturen der Protura mit den unterschiedlichen Extremitätenderivaten ist erkennbar, dass diese, im Gegensatz zu anderen Abdominalanhängen, nicht direkt aus dem Sternit des 11. Segmentes hervorgehen. Es ist möglich, dass die Genitalkammer eine Einstülpung des 11. Segmentes ist, oder aber dass sich die Anlagen der Extremitäten zur Genitalkammer umgewandelt haben. Die Genitalkammer wäre somit bereits Teil der Extremität und dementsprechend als ineinander verschmolzene Coxen zu werten, oder aber die Cuticula des Sternits wurde eingestülpt und der unpaare Stipes entspricht den Coxen. Hierzu ist aber eine weitere Untersuchung der Genitalkammer notwendig, um Genaueres über die Beschaffenheit der Cuticula zu erfahren. Vergleicht man die männliche Genitalapertur der Protura mit den Abdominalanhängen anderer Hexapoda, so kann man eine große Ähnlichkeit zur Furca der Collembola oder eben der Cerci feststellen. Der unpaare Stipes entspricht dem unpaaren Manubrium, die paarigen Basi- und Acrostyli entsprechen den Dens und Mucro. Demzufolge würde auch die Genitalapertur einer Extremität entsprechen, da die Furca ebenfalls als solche gewertet wird. Bei den Weibchen kann man annehmen, dass sich die Genitalapertur noch stärker vereinfacht hat und die einzelnen Elemente ineinander verschmolzen sind. Es ist nicht nachvollziehbar, welche Elemente einer Extremität den jeweiligen Abschnitten der Squama genitalis homolog sind.

Die Cerci der Archaeognatha hingegen sind einfache, paarige Anhänge, wobei deren Muskulatur aus dem 10. Segment hervorgeht und an der Basis der Cerci ansetzt. Es ist keine Muskulatur innerhalb der Cerci bekannt (Sturm&Machida, 2001). Im Gegensatz dazu enthalten Stipes und Ovipositor der Squama genitalis Muskeln. In diesem Fall würde eine Homologisierung nur aufgrund der Ähnlichkeit zwischen Cerci und Acrostyli

erfolgen und ist anatomisch nicht belegbar. Aufgrund der fehlenden Kenntnis der Embryogenese und der postembryonalen Entwicklung, während derer die Genitalaperturen der Protura entstehen, lässt sich keine fundierte Aussage über die Herkunft der Genitalapertur beider Geschlechter treffen.

Außerdem stellt sich erneut die Frage, ob es sich bei den letzten abdominalen Segmenten um „echte“ Segmente handelt, oder ob die Cuticula des 8. Segments sekundär unterteilt wurde, oder sich ein weiteres Segment gebildet hat, welches segmentiert wurde. In den beiden letzten Fällen, kann man die Genitalkammer als eine Einstülpung des eigentlich 8. oder 9. Segmentes betrachten. Dies würde die Annahme unterstützen, dass die Anlagen der Genitalapertur während der postembryonalen Entwicklung, durch die Entstehung der drei Segmente, nach hinten verschoben werden, die Squama genitales ursprünglich aber im 8. Segment angelegt worden sind (François&Dallai, 1989b). Bei der Unterteilung der Cuticula wäre die Öffnung der Genitalkammer nur optisch drei Segmente nach posterior verschoben worden, jedoch handelt es sich, der internen Anatomie folgend, nach wie vor um das 8. Segment. Bei der Bildung eines weiteren Segmentes würde die Genitalapertur im 9. Segment entstehen. Da die Gonoporen der meisten Hexapodaweibchen zwischen dem 8. und 9., bei den Männchen median im 9. Segment liegen, ist diese Annahme nachvollziehbar. Den Ergebnissen dieser Arbeit zufolge ist es eher wahrscheinlich, dass sich bei *A.maius* das 8. Segment sekundär unterteilt hat oder sich ein 9. Segment gebildet und sekundär unterteilt hat. Die Gonoporen würden demnach, wie auch bei anderen Hexapoden, terminal des 8. bzw. des 9. Segmentes ausmünden. Damit wäre die Hypothese, dass Protura keine neuen Segmente oder nur ein weiteres Segment ausbilden, unterstützt. Die Gonoporen der Collembola liegen bei beiden Geschlechtern am 5., dem vorletzten, Segment. Da bei den Collembola aber nur fünf Segmente plus Telson entwickelt werden, kann man keine Homologien zwischen den Gonoporen der Protura und der Collembola feststellen. Man sollte aber festhalten, dass zwei Körperregionen, von zwei unterschiedlichen Tieren auch dann homolog sein können, wenn die Anzahl der Segmente nicht übereinstimmt (Minelli&Fusco, 2013). Die Ergebnisse dieser Arbeit geben keinen Hinweis darauf, ob die Collembola oder Diplura als Schwesterngruppe der Protura zu werten sind.

## **7 Conclusio**

Die abdominale Muskulatur adulter Protura, im Besonderen von *A. maius*, entspricht in ihrem Grundbauplan dem anderer Hexapoden. Einige Muskelgruppen, wie Transversal- oder Stigmenmuskulatur kommen nicht vor, da Acerentomidae über kein Tracheensystem verfügen. Die Muskelansatzstellen geben Auskunft über die Segmentgrenzen im Abdomen, sodass Rückschlüsse auf die spezielle, unter Hexapoden einzigartige, postembryonale Entwicklung gezogen werden können. Da sich die Muskelansatzstellen in den letzten drei Segmenten (9 bis 11 plus Telson) von jenen der Segmente 1 bis 8 unterscheidet, kann man annehmen, dass sich bei *A. maius* keine „echten“ neuen Segmente bilden. Lediglich eine sekundäre Unterteilung der Cuticula des 8. Segments während der postembryonalen Entwicklung ist hier wahrscheinlich. Die Lage der Squama genitalis und der Gonotrema, lässt ebenfalls vermuten, dass keine Segmente gebildet werden. Die vorliegenden Daten zeigen, dass sich die Cuticula des 8. Segmentes unterteilt, dieser Prozess sich aber nicht auf die interne Anatomie auswirkt und eine Anamerie bei Protura eher unwahrscheinlich ist. Weitere Untersuchungen innerhalb der Protura könnten Erkenntnisse über die postembryonale Entwicklung des Segments 8 liefern. Ein Vergleich der Muskulatur mit jener anderer, basaler Hexapoda, wie Diplura, Collembola oder Archaeognatha ergibt keine neuen Erkenntnisse auf dem Gebiet der Systematik. Schlussendlich würden Untersuchungen, auf dem Gebiet der Genexpression, Elektronenmikroskopische Aufnahmen der Muskelansatzstellen sowie genaue Kenntnisse der Embryonal- und Postembryonalentwicklung helfen, die Frage der Segmentierung bei Protura zu beantworten und eventuell neue Daten für Verwandtschaftsverhältnisse zu anderen basalen Hexapoda liefern.

## 8 Abbildungen

Abb.1:

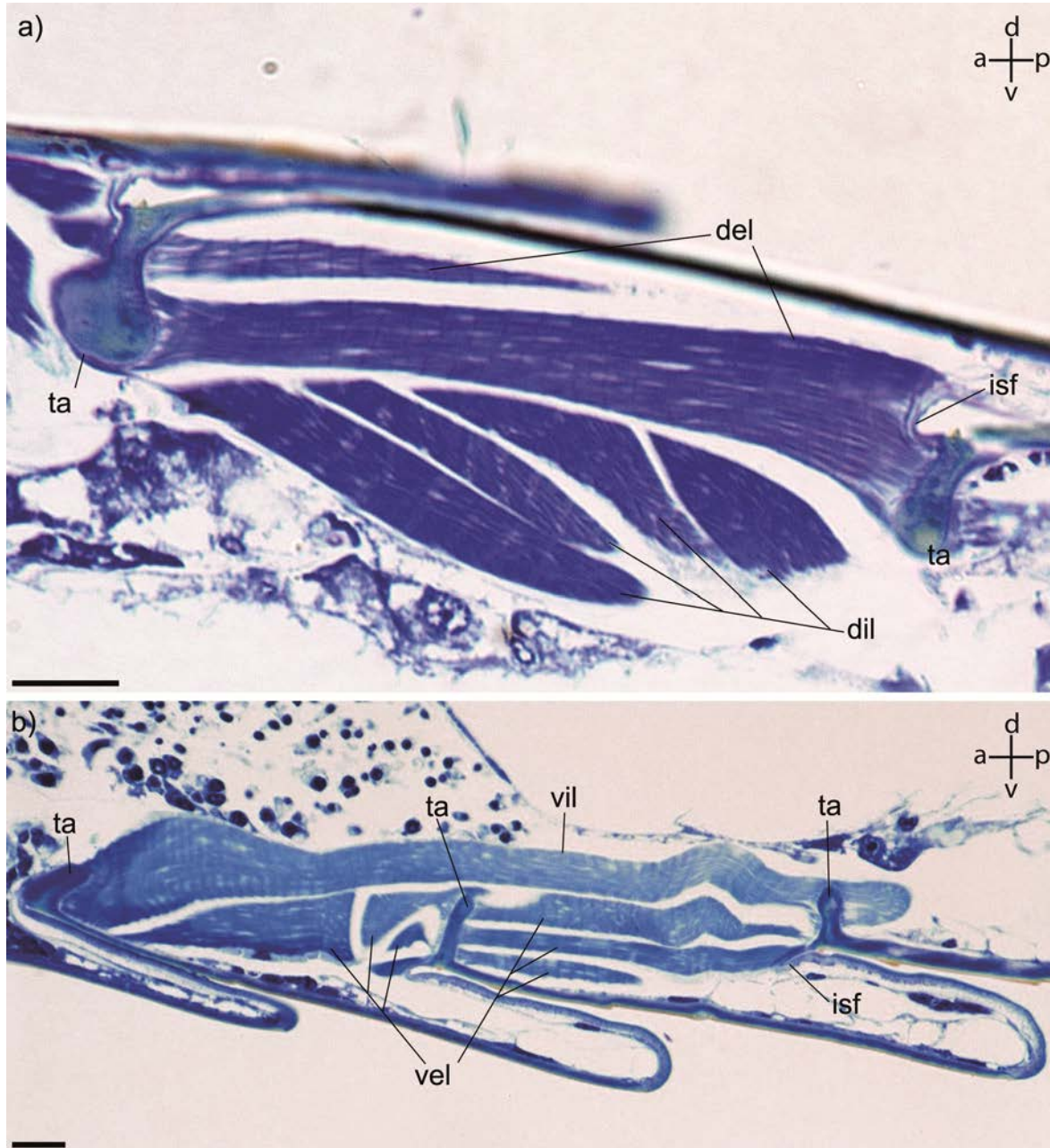


Abb.1: Parasagittalschnitte des Abdomens von *A. maius* a) Detail der dorsalen, bisegmental verlaufenden externen und internen Longitudinalmuskulatur (del, dil) sowie der Ansatzstellen an den Transversalapodemen (ta) und der Intersegmentalfalte (isf). b) Detail der ventralen internen, trisegmental verlaufenden und externen, bisegmental verlaufenden Longitudinalmuskulatur (vil, vel) mit den Ansatzstellen an den Transversalapodemen (ta) und Intersegmentalfalten (isf). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p), Maßstab 10µm.

Abb.2:

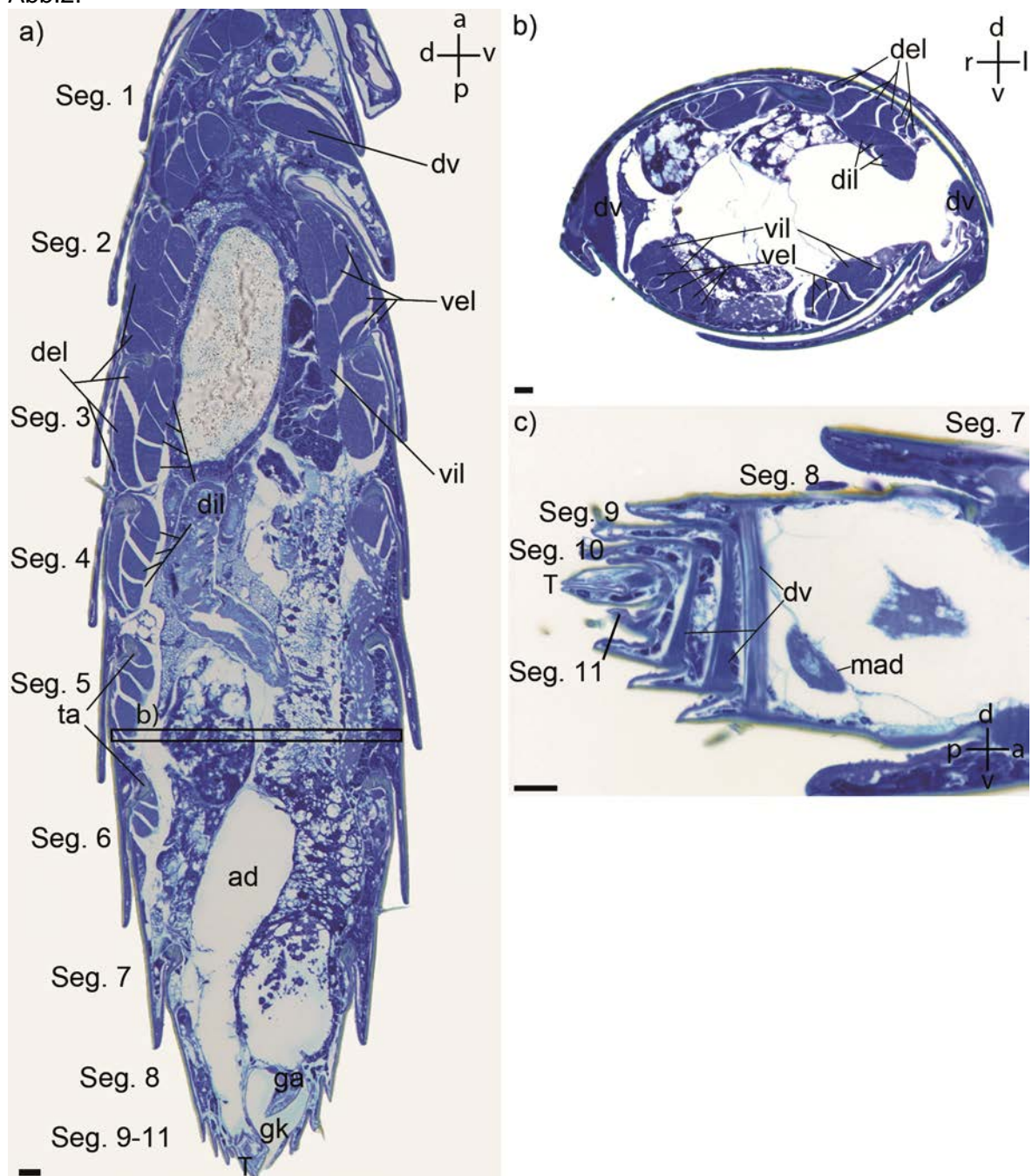
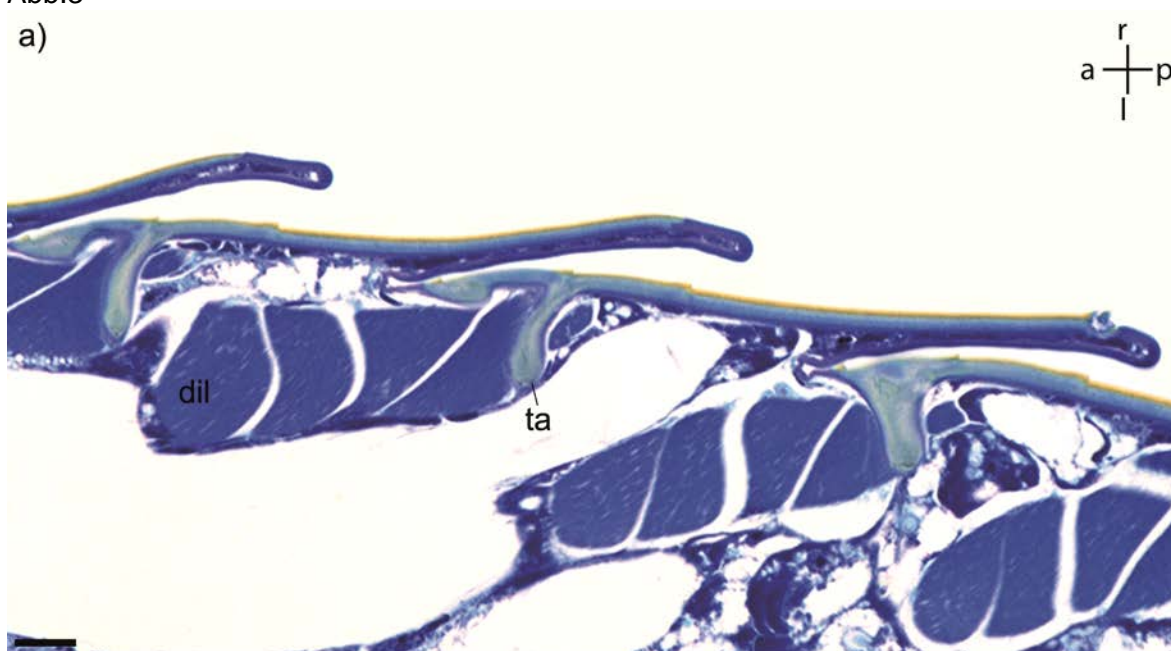


Abb. 2: Abdomen eines adulten Weibchens von *A. maius* a) Parasagittalschnitt des Abdomens. Die primären Segmentgrenzen der Segmente 1 bis 11 (Seg. 1-11) plus Telson (T) werden durch die Transversalapodeme (ta) definiert. Es ist die dorsale externe und interne Longitudinalmuskulatur (del, dil), sowie die ventrale externe und interne Longitudinalmuskulatur (vel, vil) und die dorsoventrale Muskulatur (dv) eingezeichnet. In den terminalen Segmenten befinden sich die Säcke der Abdominaldrüse (ad), die Genitalapertur (ga) und Genitalkammer (gk). b) Querschnitt der Muskulatur des Abdomens von *A. maius*. Zu sehen sind die dorsale externe und interne Longitudinalmuskulatur (del, dil), die ventrale externe und interne Longitudinalmuskulatur (vel, vil) und die dorsoventrale Muskulatur (dv). c) Parasagittalschnitt der Segmente 7 bis 11 plus Telson von *A. maius*. Zu sehen ist der Muskel der Abdominaldrüse (mad) und die dorsoventrale Muskulatur (dv). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p), rechts (r), links (l), Maßstab 10µm.



Abb.3

a)



b)

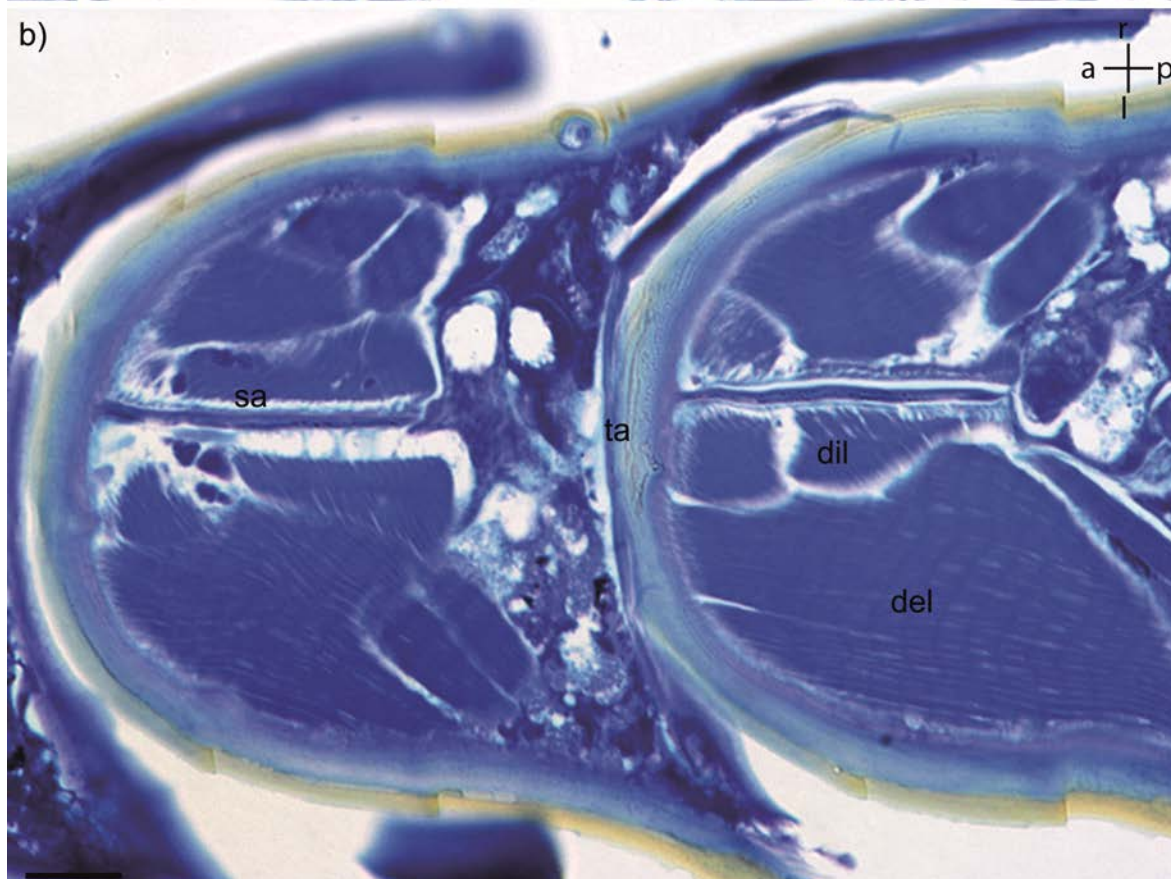




Abb. 3: Detailansichten der abdominalen Segmente von *A. maius* a) Frontalschnitt der Abdominalsegmente 4 und 5 von *A. maius*. Zu sehen sind Transversalapodeme (ta) und die dorsale interne Longitudinalmuskulatur (dil). b) Frontalschnitt der Abdominalsegmente mit Sagittalapodemen (sa), an welchen die dorsale interne Longitudinalmuskulatur (dil) ansetzt. Die dorsale externe Longitudinalmuskulatur (del) setzt an den Transversalapodemen (ta) an. anterior (a), posterior (p), rechts (r), links (l) Maßstab 10µm.

Abb.4:

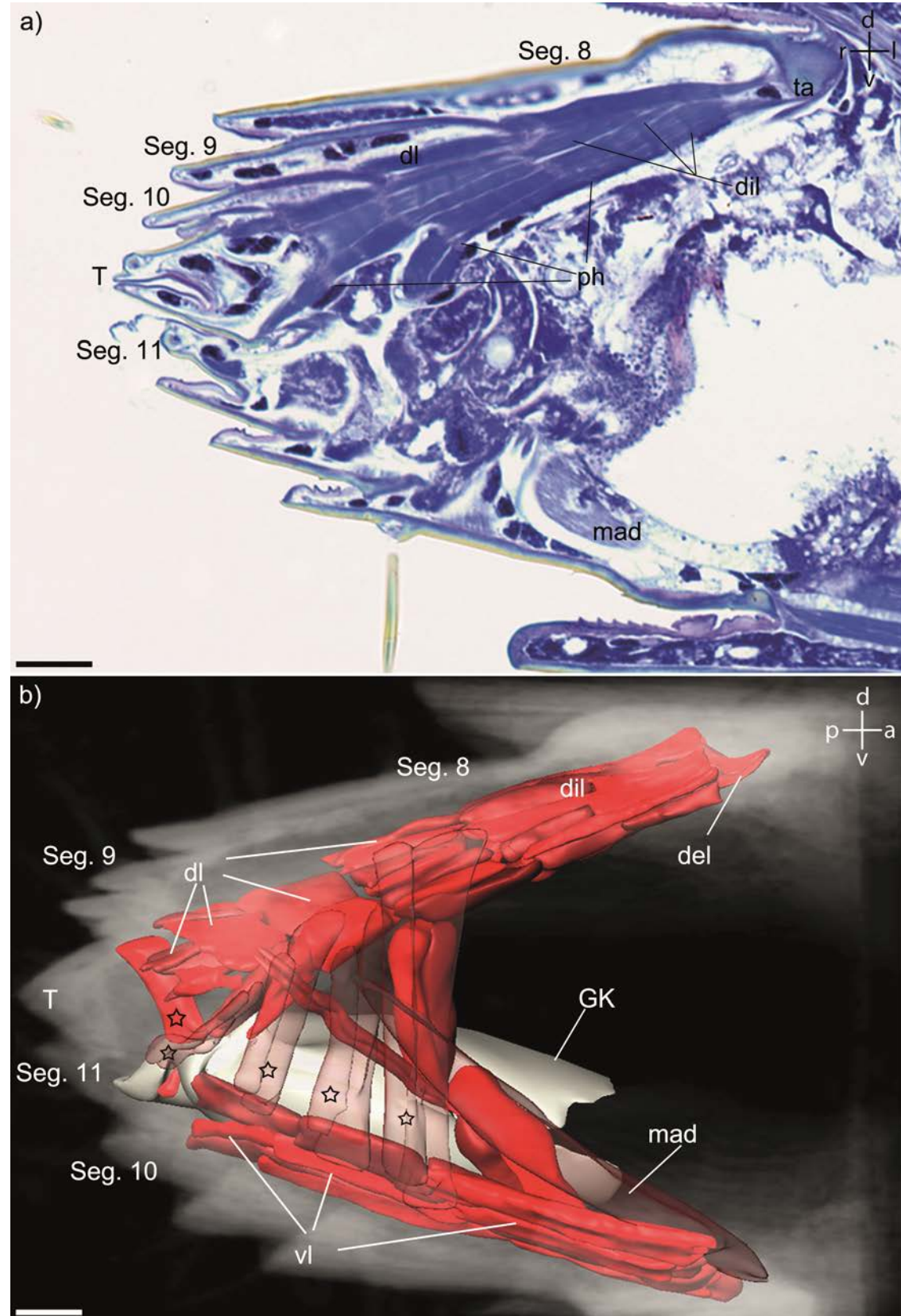


Abb. 4: Lateralansicht der Segmente 8 bis 11 plus Telson von *A. maius*. a) Die dorsale Longitudinalmuskulatur (dl) setzt in den letzten Segmenten an Phragmata (ph) an. Auch der Muskel der Abdominaldrüse (mad) ist zu sehen. b) Lateralansicht der 3D Rekonstruktion der Segmente 8 bis 11 plus Telson. Für eine erleichterte Orientierung wird auch die Genitalkammer (gk) gezeigt. Die dorsale interne und externe Longitudinalmuskulatur (dil, del) ist nur noch im 8. Segment eindeutig zu unterscheiden. In den darauffolgenden Segmenten ist die dorsale Longitudinalmuskulatur weder in Anzahl noch Anordnung der Muskeln unterscheidbar. Die mit ★ gekennzeichneten Muskeln sind die dorsoventralen Muskeln der Segmente 8 bis 11 plus Telson. Auch der Muskel der Abdominaldrüse (mad) ist rekonstruiert, sowie die ventrale Longitudinalmuskulatur (vl). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p) Maßstab 10µm.

Abb.5

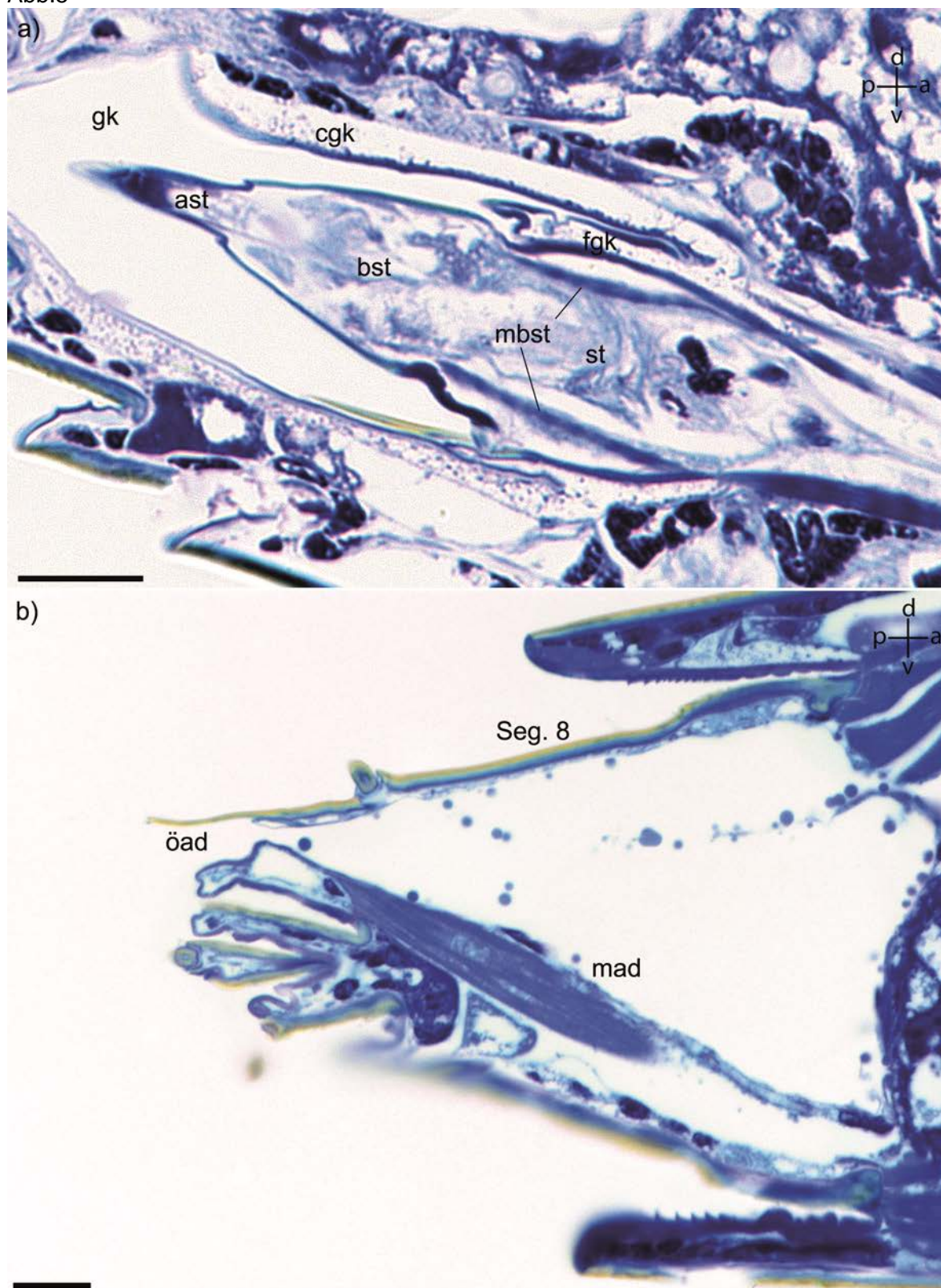


Abb. 5: Detail der Segmente 8-11 plus Telson von *A.maius*. a) Die männliche Genitalapertur befindet sich innerhalb der Genitalkammer (gk). Die Cuticula der Genitalkammer (cgk) faltet sich an deren Basis ein (fgk) und umgibt dann ringförmig den unpaaren Stipes, der die Muskulatur der Basistyli (mbst) beinhaltet. Die paarigen Basistyli (bst) gehen in die paarigen Acrostyli (ast) über. b) Der Muskel der Abdominaldrüse (mad) zieht im 8. Segment von ventral nach dorsal zur Öffnung der Abdominaldrüse (öad). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p), Maßstab 10µm.



Abb.6

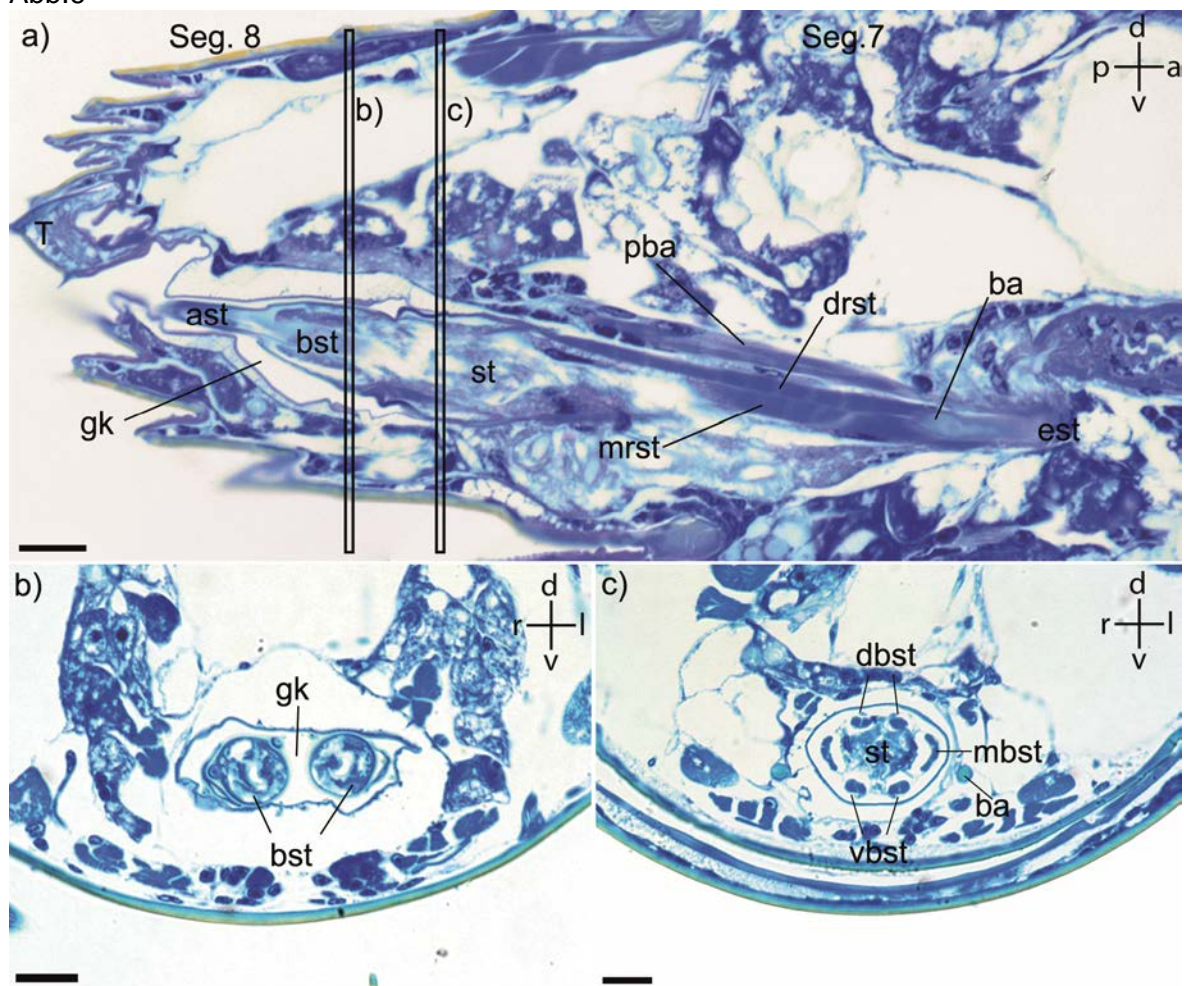


Abb. 6: Die männliche Genitalapertur von *A. maius*. a) Sagittalschnitt der gesamten Squama genialis. Im 7. Segment liegt ein Endosternit (est), davon gehen die Basalapodeme (ba) die Protraktormuskulatur der Basalapodeme (pba) sowie die dorsale und mediane Retraktormuskulatur der Stipes (d/m rst), aus. In der Genitalkammer (gk) befinden sich Stipes (st), Basistyli (bst) und Acrostyli (ast). b) Detail der Basistyli im Querschnitt. In der Genitalkammer (gk) liegen die Basistyli (bst). c) Detail des Stipes im Querschnitt. Im Stipes gibt es die dorsale, mediane und ventrale Muskulatur der Basistyli (d/m/v bst) und ventrolateral der Stipes liegen die Basalapodeme (ba). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p), rechts (r), links (l), Maßstab 10µm.

Abb.7

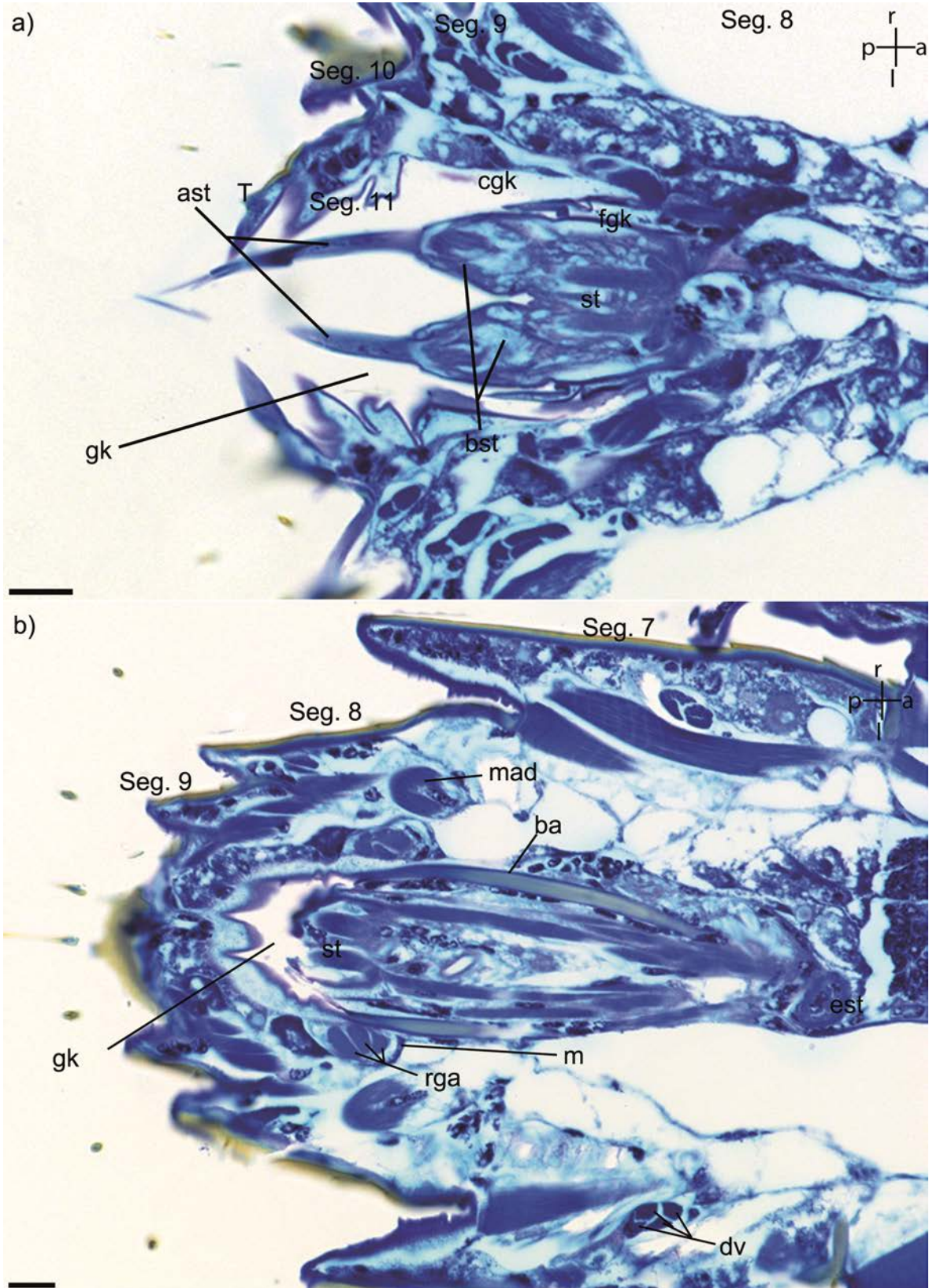




Abb. 7: Frontalschnitte der letzten Abdominalsegmente eines Männchens von *A. maius*. a) Detail der Genitalapertur. An den Stipes (st) folgen die Basistyli (bst) und darauf die Acrostyli (ast). Um die Genitalapertur liegt eine Falte der Genitalkammer (fgk). Außerdem ist die gut ausgebildete Cuticula zu erkennen (cgk). b) Detail der männlichen Squama genitales. Aus dem Endosternit (est) gehen die Basalapodeme hervor (ba). Der Stipes (st) liegt an der Basis der Genitalkammer (gk). Die gesamte Apertur kann von den Retraktormuskeln (rga) zurückgezogen werden. Um die Retraktormuskeln liegt eine Membran (m). Gut erkennbar ist die Dorsoventralmuskulatur (dv) des 7. Segmentes, sowie die Muskeln der Abdominaldrüse (mad). anterior (a), posterior (p), rechts (r), links (l), Maßstab 10µm.

Abb.8

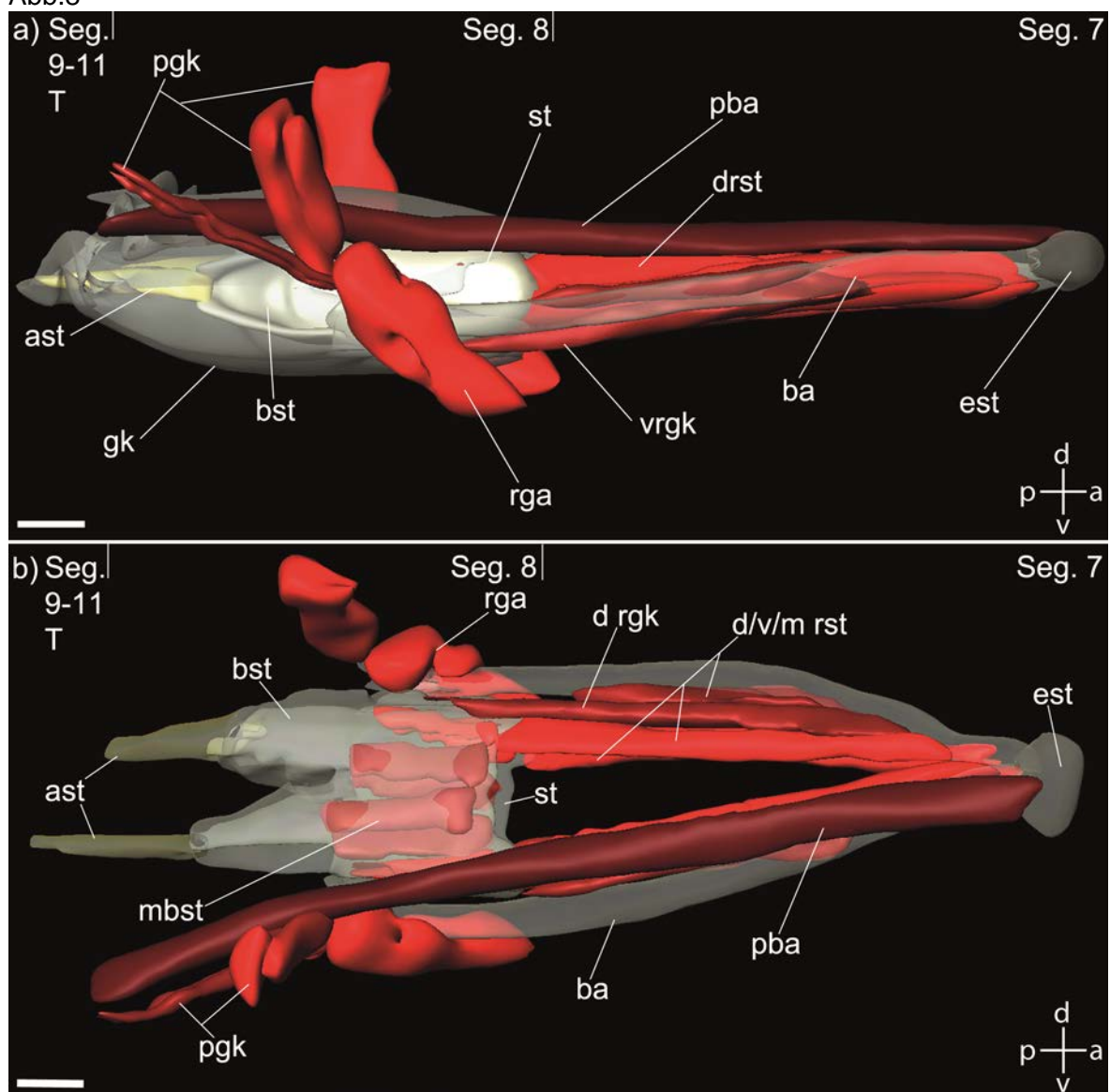


Abb.8: Rekonstruktion der Squama genitalis von *A. maius*. a) Lateralansicht der männlichen Genitalanhänge von *A. maius*. b) Dorsalansicht. Aus dem Endosternit (est) gehen die Basalapodeme (ba) hervor, die ventrolateral des Stipes (st) und der Genitalkammer (gk) einmünden. An den Stipes schließen die Basistyli (bst) und Acrostyli (ast) an. Es gibt dorsale und ventrale Retraktormuskulatur der Genitalkammer (d/v rgk), Retraktormuskeln der Genitalapertur (rga) und die Protraktormuskulatur der Genitalkammer (pgk). Die Retraktormuskulatur der Stipes ist ebenfalls dorsal median und ventral ausgebildet (d/v/m rst). Der Protraktormuskel der Basalapodeme (pba) erstreckt sich vom Endosternit bis zur Öffnung der Genitalkammer. Im Stipes liegen die Muskeln der Basistyli (mbst). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p), rechts (r), links (l), Maßstab 10µm.

Abb.9

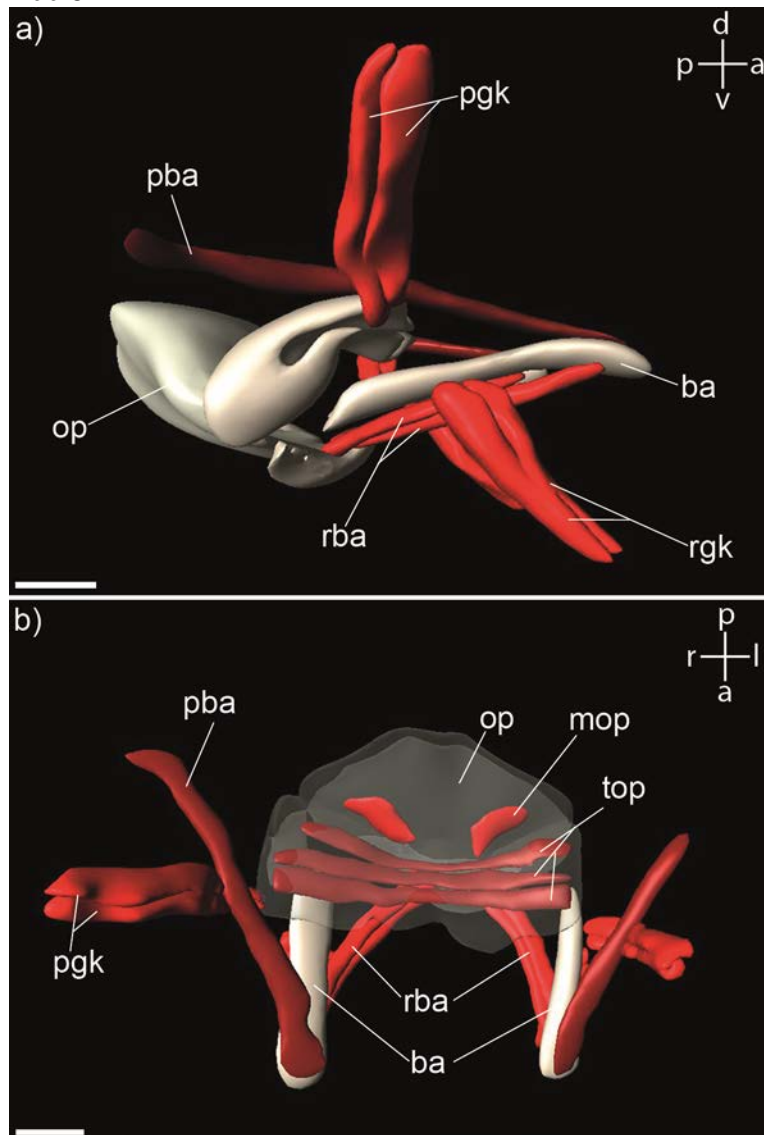


Abb. 9: Rekonstruktion der weiblichen Genitalapertur von *A. maius*. a) Lateralansicht. Die Genitalkammer wurde nicht rekonstruiert. Die Basalapodeme (ba) grenzen ventrolateral an den Ovipositor (op). Es gibt sowohl Pro- als auch Retraktormuskulatur der Basalapodeme (pba, rba), sowie Pro- und Retraktormuskeln der Genitalkammer (pgk, rgk). Im Ovipositor befinden sich drei transversale Muskeln (top) und zwei weitere Muskeln (mop). dorsal (d), ventral (v), anterior (a), posterior (p), rechts (r), links (l), Maßstab 10µm.

## **9 Literatur**

- Berlese, A., 1909. Monografia dei Myrientomata. Redia 6, 1-182. Tafeln I-XVII.
- Bitsch, J., 2012. The Controversial Origin of the Abdominal Appendage- Like Processes in Immature Insects: Are They True Segmental Appendages or Secondary Outgrowths? (Arthropoda Hexapoda). J Morphol 273, 919-931.
- Börner, C., 1910. Die phylogenetische Bedeutung der Protura. Biol. Centralbl 30, 633-641.
- Burda, H., Hilken, G. und Zrzavý, J., 2008. Systematische Zoologie. UTB basics Ulmer, Stuttgart.
- Denis, R., 1949. Sous-Classe des Aptérygotes. Anatomie- Biologie- Systématique. In: Grassé, P.P. (Hrsg): Traite de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, Insects, Band 9, 111- 207.
- Dettner, K. und Peters, W., 2003. Übersicht über die Vielfalt der Insekten. In: Dettner, K., Peters, W. (Hrsg.) Lehrbuch der Entomologie, 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 753- 884.
- Eisenbeis, G., 1978. Die Thorakal- und Abdominal- Muskulatur von Arten der Springschwanz-Gattung Tomocerus (Collembola: Tomoceridae). Ent. Germ 4, 55- 83.
- Eisenbeis, G. und Ulmer, S., 1978. Zur Funktionsmorphologie des Sprung-Apparates der Springschwänze am Beispiel von Arten der Gattung Tomocerus (Collembola: Tomoceridae). Entomologia Generalis 5, 35- 55.
- Ewing, H.E., 1940. The Protura of North America – Annals of the Entomological Society of America, Columbus 33, 495–541.
- François, J. und Dallai, R., 1986b. Les glandes abdominales des Protoures. In: Dallai, R. (Hrsg): Proceedings of the 2nd International Seminar on Apterygota, Siena, 273–280.
- François, J. und Dallai, R., 1989a. Les genitalia femelles des Protures. In: Dallai, R. (Hrsg): Proceedings of the 3rd International seminar on Apterygota, Siena, 265-269.
- François, J. Dallai, R., 1989b. Anatomie et morphologie de l'appareil genital male des protoures(Apterygota). Annales de la Société entomologique de France (N. S.) 25, 121–133.

Fusco, G., 2008. Morphological nomenclature, between patterns and processes: segments and segmentation as a paradigmatic case. In: Minelli, A., Bonato, L., Fusco, G. (Hrsg) Updating the Linnaean Heritage: Names as Tools for thinking about animals and plants. Zootaxa, 1950, 1 -163.

Fusco, G. und Minelli, A., 2013. Arthropod Segmentation and Tagmosis. In: Minelli, A., Boxshell, G., Fusco G. (Hrsg.) Arthropod biology and evolution – Molecules, Development, Morphology. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 197- 221.

Hansen, J.A., Bernard, E.C. und Moulton, J.K., 2010. A defensive behavior of *Acerentulus confinis* (Berlese) (Protura: Acerentomidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington 112, 43-46.

Ikeda, Y. und Machida, R., 1998. Embryogenesis of the Dipluran *Lepidocampa weberi* Oudemans (Hexapoda, Diplura, Campodeidae): External Morphology. J Morphol 237, 101-115.

Janetschek, H., 1970. Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Zweite Auflage, Band IV, 2. Hälfte, Teil 2 und 3: Spezielles, Protura. Walter de Gruyter, Berlin.

Kéler, S., 1963. Anhang: Versuch einer einheitlichen morphologischen Terminologie der wichtigsten Muskeln des Insektenkörpers. – Entomologisches Wörterbuch, 753-761.

Machida, R., 2006. Evidence from Embryology for Reconstruction the Relationships of Hexapod Basal Clades. Arthropod Systematics & Phylogeny 64 (1), 95-104.

Meusemann, K., Reumont, B.M., Simon, S., Roeding, F., Strauss, S., Kück, P., Ebersberger, I., Walz, M., Pass, G., Breuers, S., Achter, V., Haeseler, A., Burmester, T., Hadrys, H., Wägele, J.W. und Misof, B., 2010. A Phylogenomic Approach to Resolve the Arthropod Tree of Life. Mol. Biol. Evol. 27(11), 2451- 2464.

Minelli, A. und Fusco, G., 2004. Evo-devo perspectives on segmentation: model organisms, and beyond. Trends Ecol Evol 19, 423- 429.

Minelli, A. und Fusco, G., 2013. Arthropod post-embryonic development. In: Minelli, A., Boxshell, G., Fusco G. (Hrsg.) Arthropod biology and evolution – Molecules, Development, Morphology. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 91-122.

Nosek, J., 1973. The European Protura: Their Taxonomy, Ecology and distribution with keys for determination. Muséum d'Histoire Naturelle, Genf.

Pass, G. und Szucsich, N.U., 2011. 100 years of research on the Protura: many secrets still retained. Soil organism 83, 309-334.

Peters, W., 2003. Integument. In: Dettner, K. und Peters, W. (Hrsg.) Lehrbuch der Entomologie, 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. 1- 43.

Prell, H., 1912. 4. Beiträge zur Kenntnis der Protura. II. Anamerentoma und Holomerentoma, eine neue Einteilung der Hexapoden. 357- 365.

Prell H., 1913. Verhandlung der deutschen zoologischen Gesellschaft, 23. Jahresversammlung, Bremen. 253- 257.

Romeis, B., 1968. Romeis Mikroskopische Technik. 16. Auflage. R. Oldenbourg Verlag, München, Wien.

Schaller, F., 1970. Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Zweite Auflage, Band IV, 2.Hälfte, Teil 2 und 1: Spezielles, Collembola. Walter de Gruyter, Berlin.

Seifert, G., 2003. Körpergliederung. In: Dettner, K. und Peters, W. (Hrsg.) Lehrbuch der Entomologie, 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. 47- 73.

Silvestri, F., 1907. Descrizioni di un nuovo genere d'insetti apterigoti, rappresentante di un novo ordine. Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria della R. Scuola superiore d'Agricoltura. Portici 1, 296-311.

Snodgrass, R.E., 1931. Morphology of the insect abdomen. Part I, General structure of the abdomen and its appendages. Smithsonian miscellaneous collections 85, Nr. 6.

Snodgrass, R.E., 1933. Morphology of the insect abdomen. Part II, The genital ducts and the ovipositor. Smithsonian miscellaneous collections 89, Nr. 8.

Snodgrass, R.E., 1993. Principles of Insect Morphology. 2 Auflage. Cornell University Press, New York.

Sturm, H., 1959. Die Nahrung der Protura. Naturwissenschaften 46, 90- 91.

Sturm, H. und Machida, R., 2001. In: Kristensen, N.P., Beutel R.G. (Hrsg.) Archaeognatha. Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. Band IV, Arthropoda: Insecta, Teilband 37. Walter de Gruyter, Berlin, New York.

Szeptycki, A., 2007. Catalogue of the world protura. Acta Zoologica Cracoviensia 50B, 1-10.

Tuxen, S.L., 1931. Monographie der Protura. 1 Morphologie, nebst Bemerkungen über Systematik und Ökologie. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. Band 22, 4. Heft. Verlagsbuchhandlung Julius Springer, Berlin.



Tuxen, S.L., 1950. Über ein neues, sehr abweichendes Stadium in der postembryonalen Entwicklung von Protura. Trans. 8. int. Congr. Entomo 1, 577-583.

von Reumont, B.M., Jenner, R.A., Wills, M.A., Dell'Ampio, E., Pass, G., Ebersberger, I., Meyer, B., Koenemann, S., Iliffe, T.M., Stamatakis, A., Niehuis, O., Meusemann, K. und Misof, B., 2011. Pancrustacean Phylogeny in the Light of New Phylogenomic Data: Support for Remipedia as the Possible Sister Group of Hexapoda. Mol. Biol. Evol. 29, 1031- 1045.

Weber, H., 1933. Lehrbuch der Entomologie. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Weber, H., 1949. Grundriss der Insektenkunde. 2. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena.

Wendler, G., 2003. Fortbewegung und sensomotorische Integration. In: Dettner, K. und Peters, W (Hrsg.) Lehrbuch der Entomologie, 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. 229- 272.

Westheide, W. und Rieger, R. (Hrsg), 2007. Spezielle Zoologie, Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Elsevier, Spektrum akademischer Verlag. 2. Auflage.

Zombori, L. und Steinmann, H., 1999. In: Fischer, M (Hrsg.) Dictionary of insect morphology. Handbuch der Zoologie. Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreichs. Band IV, Arthropoda: Insecta, Teilband 34. Walter de Gruyter, Berlin, New York.

## **10 Danksagung**

Mein Dank für die jahrelange Unterstützung während meines Studiums gilt im Besonderen meiner Familie, die immer großes Verständnis und ein offenes Ohr für meinen Traum hatten und noch heute haben. Danke meinen Eltern Reinhold und Renate Schädli, die mir schon in jungen Jahren die Natur ans Herz gelegt haben. Danke meinen Brüdern Christoph und Michael Schädli, mit denen ich die Natur erkunden und wirklich hautnah erleben konnte. Danke all meinen Freunden, die mich auf meinem Weg begleitet haben. Ohne euch hätte ich das nie geschafft.

Besonderer Dank gilt meinem Betreuer Manfred Walzl, der selbständiges Arbeiten gefordert und auch gefördert hat. Außerdem möchte ich auch sehr gerne allen Mitgliedern des Departments für Integrative Zoologie danken, die mir während meiner Zeit auf der Universität die Wissenschaft näher gebracht haben.

## **Anhang**

### **Curriculum vitae**

#### **Kontaktinformation**

Barbara Schädler  
Baumgasse 13/2/12  
1030 Wien  
Tel.: +43 6505244035  
Email: [barbara.schaedl@gmail.com](mailto:barbara.schaedl@gmail.com)

#### **Persönliche Information**

Geburtstag: 15. August 1983 (Villach)  
Nationalität: Österreich

#### **Ausbildung**

WS 2008 – ?	Diplomstudium Zoologie an der Universität Wien, Österreich
SS 2005 - SS 2008	Diplomstudium der Biologie an der Universität Wien, Österreich
WS 2003 - WS 2005	Diplomstudium an der Veterinärmedizinischen Universität Wien, Österreich
1999 - 2003	BORG Spittal/Drau, Österreich
1994 – 1999	BG Spittal/Drau, Österreich
1990 – 1994	Volksschule West Spittal/Drau, Österreich
1989 – 1990	Vorschule West Spittal/Drau, Österreich

#### **Projektpraktika**

SS 2012	Experimentelle Entwicklungsbiologie (Walzl, Genikhovich)
WS 2012	Fluoreszenzfärbung, Konfokalmikroskopie und computergestützte 3D Rekonstruktion (Wanninger, Schwaha, Wollesen)
SS 2011	3D- Imaging and modeling using Micro CT (Metscher, Handschuh)
WS 2010	Funktionelle Anatomie der Vertebrata (Lemell)
WS 2010	Histologisches Projektpraktikum (Walzl, Schwaha, Rudoll)
SS 2010	Meeresschildkröten (Stachowitsch)
SS 2010	Alpenexkursion – Zoologisches Projektpraktikum (Gereben- Krenn)
WS 2009	Submikroskopische Anatomie und Präparationstechnik (Klepal)

## **Wissenschaftliche Vorträge**

13.10.2012                    „Die abdominale Muskulatur von *Acerentomon maius*“,  
Graduiertentreffen der DZG, Fachgruppe Morphologie

## **Publikationen**

Schädl, B., und Walzl, G. M., 2012. Die abdominale Muskulatur von *Acerentomon maius*.  
Abstract Vol. des 5. DZG Graduiertenforum Morphologie, Tübingen, 2012 (Abstract).

## **Arbeitserfahrungen**

Seit 2013                    Anfertigung von Semidünnschnittserien und computergestützter 3D  
Rekonstruktion für die Universität Wien  
Seit 2012                    Anfertigung von Semidünnschnittserien für die 2. Zoologische  
Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien  
SS 2011                    Tutor bei Baupläne 2, Universität Wien  
2009                        Telefonistin bei IFES, Wien  
2002, 2004-2006        Sommerpraktika im Tierpark Schönbrunn, Wien  
Praktikum im Gartenbauamt, Spittal/Drau  
Praktikum bei Dipl. TA Dr. Gertraud Linder, Klagenfurt

## **Besondere Fähigkeiten**

Fremdsprachen:        Englisch in Wort und Schrift  
Führerschein:          A und B  
Computerkenntnisse: Microsoft Office  
                              Amira  
                              Adobe Photoshop  
                              Adobe Illustrator