

und die peripher auswachsenden Zellen. In diesem Bild sieht man auch eine Erscheinung, die öfters beobachtet wurde und unter Umständen eine große physiologische Bedeutung haben kann. Über Nacht war in einer Zelle eine bräunliche Masse erschienen (a), die genau wie ein Stück Chitin aussieht. Es ist sicher, dass vorher nichts davon im Präparat enthalten war.

Der Zweck dieser kurzen Mitteilung ist, wie gesagt, die Fachgenossen darauf hinzuweisen, dass hier eine sicherlich dankbare Möglichkeit gegeben ist, Fragen der Zellphysik, des Zellstoffwechsels und der Zellpathologie in Angriff zu nehmen.

Osborne Zoological Laboratory, Yale University, New Haven, Conn. Dezember 1915.

Ist die physiologische Bedeutung der Glomeriden-Telopoden geklärt?

(89. Diplopoden-Aufsatz.)

Von K. W. Verhoeff. Pasing bei München.

Die Männchen aller *Opisthandria* besitzen bekanntlich am Hinterende des Rumpfes 1—2 (3) der Fortpflanzung dienliche Gliedmaßenpaare, welche bei den Unterordnungen der *Chorizocera* und *Plesiocerata* verschiedenen Bau aufweisen. (Man vergl. auch S. 20 und 21 in meinen Diplopoden Deutschlands, Winter's Verlag.) Von den immer mehr oder weniger verwickelt gestalteten Gonopoden der *Proterandria* unterscheiden sich die männlichen Gliedmaßenpaare der *Opisthandria* nicht nur durch ihre Lage, sondern auch dadurch, dass sie immer eine mehr oder weniger beinartige Beschaffenheit bewahrt haben. Für das letzte Paar dieser männlichen Hilfswerkzeuge führte ich die Bezeichnung Telopoden und für das vorletzte Nebentelopoden ein. Im folgenden soll gezeigt werden, dass diese Organe der *Opisthandria* nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Hinsicht eine von den entsprechenden Gliedmaßenpaaren der *Proterandria* abweichende Bezeichnung durchaus verdienen.

Seit Gervais hat sich eine ganze Reihe von Autoren mit den Telopoden der *Glomeris* beschäftigt, aber noch immer ist deren physiologische Bedeutung nicht klargestellt worden.

Fabre glaubte, dass die männlichen Telopoden die Erdkapseln für die Eier bilden könnten, er schreibt auf S. 284 seiner *Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs*, *Annales des sciences naturelles*, 4. Série, T. III, 1855: „Les pattes supplémentaires du mâle, surtout celles de la dernière paire, servent apparemment de larges et vigoureuses palettes pour pétrir l'humus et le rouler en globule autour de chaque œuf, à mesure que la femelle opère sa ponte.“

Nach Fabre's Ansicht sind die Eikapseln von *Glomeris* nicht nur Schutzdecken, sondern auch Nahrungskörper: „En grande partie formé de matières végétales décomposées, il constitue aussi un magasin de vivres, analogue aux boules que la merveilleuse industrie des *Ateuchus*, des *Copris* et autres *Scarabées*, sait façonner avec d'immenses matériaux.“ Der Gedanke an die Tätigkeit coprophager *Lamellicornier*, insbesondere die Beteiligung beider Geschlechter an der Brutpflege, führte Fabre zu der allerdings durch keinerlei Beobachtungen gestützten Vermutung, dass die *Glomeris*-Telopoden mit ihren Fortsätzen und Lappen zur Knetung von Eikapseln geeignet wären. Schon A. Humbert hat diesen Irrtum zurückgewiesen und zwar in einem hübschen kleinen Aufsatz, erschienen in den Mitteilungen der Schweiz. entomol. Ges. 1870, Bd. 3, H. 10 unter dem Titel „Note sur l'accouplement et la ponte des *Glomeris*“. Er schreibt auf S. 539, dass die brünstigen Männchen ihre letzten Segmente ein wenig erheben und die Telopoden nach hinten herausstrecken „comme une pince dentée menaçante“. Indem sie sich dem Weibchen nähern, gehen sie häufig rückwärts. Das Männchen schiebt seinen Hinterkörper unter den Vorderkörper des Weibchens, worauf die Telopoden die weiblichen Vulven erfassen. Entweder sitzen beide Geschlechter in derselben Richtung und mit den Beinen auf der Unterlage, oder sie liegen auf der Seite und mit gegeneinander gerichteten Bauchflächen, wobei sich der Kopf des Männchens gegenüber den letzten Ringen des Weibchens befindet, also in entgegengesetzter Lage. Humbert fährt dann also fort: „Les deux sexes restent ainsi longtemps réunis, le mâle serrant fortement les vulves de la femelle sans que l'on puisse constater aucun mouvement tendant à rapprocher les orifices génitaux des deux sexes.“ Nur einmal gelang es Humbert zu beobachten¹⁾, wie das Männchen den Kopf einkrümmte, um die Mundteile mit den am Grunde des 2. Beinpaars gelegenen Genitalöffnungen in Berührung zu bringen. „Recourbant ensuite son corps, il frota son chaperon et sa lèvre inférieure contre les vulves.“ Zu einem sicheren Entscheid konnte Humbert nicht gelangen, vielmehr wirft er folgende Fragen auf: „Est-ce que la fécondation aurait lieu par l'intermédiaire des parties buccales (?)²⁾, ou se ferait-elle au moyen de la première paire d'organes copulateurs, ou bien serait-elle due à un simple rapprochement des orifices génitaux du mâle et des vulves?“ —

F. Karsch hat 1880 (auf den eben genannten Beobachtungen Humbert's fußend) in seinem Aufsatz „Zur Formenlehre der pentazonen Myriapoden“ Arch. f. Nat., zwar mit Recht geltend gemacht.

1) Es ist dies die einzige mit meinen im folgenden auseinandergesetzten Beobachtungen in Einklang stehende Angabe über eine wirkliche Copula.

2) Das Fragezeichen wurde von Humbert selbst gesetzt!

dass „von einem Eindringen in die weiblichen Organe wohl bei *Polyxenus*, nicht jedoch bei den Glomeriden die Rede sein kann“. eine eigene Beobachtung hat er aber offenbar nicht gemacht. Er schließt lediglich theoretisch, dass im Gegensatze zu den übrigen Diplopoden bei den Glomeriden die Kopula „durch ein bloßes Zusammenpressen der Geschlechtsteile ersetzt zu werden scheint, zu dessen Zustandekommen die „forcipules copulatrices“ der Männchen eine bedeutsame Rolle spielen möchten“.

Latzel hält in seinem Diplopoden-Handbuch 1884 die *Glomeris*-Begattung für unbekannt, da er Humbert's Beobachtungen nicht berücksichtigte.

1890 berichtet O. vom Rath in seiner Schrift „Über die Fortpflanzung der Diplopoden“ (Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. Br., Bd. V, H. 1) S. 22, nachdem er Fabre's irrümliche Anschauung zitiert hat, folgendes: „Ich kann nachweisen, dass auch bei *Glomeris* die Kopulationsfüße, nachdem sie aus der Geschlechtsöffnung am 2. Beinpaare Sperma erhalten haben, in die Vulven des Weibchens eingeführt werden.“

Durch seine Abb. 9, welche das *Glomeris*-Pärchen mit abgewandten, also entgegengesetzten Köpfen und zugekehrten Bauchflächen darstellt, erläutert vom Rath die im Vergleich mit *Polydesmiden* und *Juliden* abweichende Kopulationslage und fährt dann also fort:

„Die mächtig vorgestülpten Kopulationsfüße werden unter lebhafter Bewegung sämtlicher Beinpaare allmählich in (!) die Vulven des Weibchens eingeführt, da aber die Beine des Männchens viel zu kurz sind, um das Weibchen damit zu umfassen, wie es bei *Polydesmus* geschieht, so ist die Umarmung keine so feste wie bei jenem und trennen sich die Tiere bei der geringsten Störung augenblicklich und kugeln sich zusammen. Jede Bewegung, sogar ein heller Lichtstrahl, schreckt die Tiere auseinander. Die Begattung dauert nicht so lange wie bei den *Polydesmiden*, vielmehr trennen sich die Tiere nach einigen Stunden wieder, auch wenn sie nicht gestört werden.“

In einem 2. Aufsatz „Zur Biologie der Diplopoden“ a. a. O. Bd. V, H. 2, 1891, ergänzt vom Rath seine Mitteilungen durch Beschreibung einer zweiten, „abweichenden Art der Kopulation“, bei welcher „das Männchen mit seinem Vorderkörper und obendrein mit dem größten Teile des Hinterleibes über dem Kopfe und Rücken des Weibchens ruht, während die Kopulationsfüße in (!) die Vulven eingeführt sind“.

K. Hennings hat 1904 in seinem Aufsatz „Zur Biologie der Myriapoden II, Bemerkungen über *Glomeris marginata*“ (Biolog. Centralbl. Bd. XXIV, S. 252) behauptet, die Kopulation sei durch „vom Rath so genau beschrieben worden“, dass er derselben

nichts hinzufügen könne, „zumal dieselbe stets, auch in den Terrarien, unter der Blätterschicht vor sich geht und die Tiere so scheu sind, dass sie bei der geringsten Störung sich trennen und zusammenkugeln“.

1906 im Arch. f. Nat., 72. J., I. Bd., 2. H. habe ich in meinem 24. Dipl.-Aufsatz „Zur Kenntnis der Glomeriden“ im Abschnitt D, Kapitel II, mich mit der *Glomeris*-Kopulation beschäftigt und die Frage erörtert, „welcher Teil der Gonopoden das Sperma aufnimmt und überträgt“. Da ich inzwischen durch die nachfolgend besprochenen Beobachtungen hinsichtlich der Telopoden zu einer wesentlich abweichenden Anschauung geführt worden bin, verweise ich auf meine Angaben S. 215 und beschränke mich auf die Feststellung, dass ich 1906 zwar „eine Mulde“, welche durch die „Femoral- und Tibiallappen schützend umgeben“ wird, „als zeitweisen Aufenthaltsort des Spermas“ für geeignet erachtete, dagegen ausgesprochene Einrichtungen zur Spermaaufnahme, wie wir sie innerhalb der *Proterandria* in Taschen, Rinnen und Säcken so zahlreich und mannigfaltig antreffen, nicht nachweisen konnte. Auch jetzt muss ich betonen, dass unter allen *Opisthandria* Gebilde zur Spermaaufnahme niemals nachgewiesen werden konnten, weder an den Telopoden noch an den Nebentelopoden.

S. 216 wies ich darauf hin, dass vom Rath's Ansicht eines Einführens der Telopoden „in die Vulven“ durchaus zu verwerfen ist, weil hiermit „eine physische Unmöglichkeit“ behauptet worden ist. Der Frage, welche Teile der Telopoden zu einer Spermaübertragung geeignet sein sollen, ist vom Rath überhaupt nicht gefolgt, m. W. ist dieselbe bisher von mir allein aufgestellt worden. Sie musste aber aufgestellt werden, nachdem vom Rath den obigen Irrtum so kategorisch erklärt hatte. Dass sie jetzt wieder überflüssig wird, ist erst eine Folge meiner neuesten Beobachtungen.

S. 217 habe ich auf eine dritte Kopulationsstellung aufmerksam gemacht, welche ich bei *Glomeris connexa* in der freien Natur und zwar in der Tatra beobachtete. Zugleich scheint diese „die einfachste zu sein“.

„Beide Geschlechter befinden sich in natürlichster Lage, d. h. stehend auf der Mehrzahl ihrer Laufbeine, das Männchen gerade vor dem Weibchen. Letzteres mit erhobenem Vorderkörper, ersteres umgekehrt mit gesenktem und gegen die Unterlage gedrücktem Kopf. Das Hinterende und der Präanalschild des Männchens sind etwas nach oben gebogen und schieben sich unter den Kopf und das Brustschild des Weibchens in der Weise, dass die Telopoden die Vulven zu umklammern vermögen.“

Diese Kopulationsweise habe ich mit dem bei den Männchen mancher *Glomeris*-Arten mehr oder weniger ausgebuchteten Prä-

analschild in Zusammenhang gebracht und verweise auf meine Aufgaben S. 217.

Soweit die bisherige Sachlage, welche mich um so weniger befriedigte, als mir bis dahin genauere Beobachtungen über die Kopulationsweise nicht gelungen waren.

Während meiner Studien in Württemberg sammelte ich Ende Mai 1911 zahlreiche Individuen der *Glomeris conspersa* auf dem Burgholzberg bei Cannstadt, wo diese Art so häufig ist, dass ich einmal 110 Stück an drei Stämmen der *Robinia pseudacacia* absuchen konnte. An den zahlreichen, lebend in Beobachtungsgläsern gehaltenen Individuen konnte ich die Kopulationen im ersten Drittel des Juni so oft verfolgen, dass ich nicht nur endlich die gewünschte Klarheit über diese Vorgänge gewann, sondern auch zugleich infolge neuer Feststellungen zu einer von meiner eigenen bisherigen abweichenden Anschauung gelangte.

Die Kopulationen fanden abends und nachts statt und zwar in einer Weise, welche der oben genannten 3. Kopulationsstellung entspricht. Sie beginnen damit, dass das brünstige Männchen mit weit nach hinten vorgestreckten Zangen (Telopoden) und nach außen gerichteten Tarsen suchend in der Luft umherfährt, einem umgekehrten Bücherskorpion vergleichbar. Sobald ein Weibchen erreicht ist, macht das Männchen mit den Telopoden suchende und bisweilen ruckartige Bewegungen, klopft auch wohl vereinzelt gegen den Rücken des Weibchens, wobei die 3—4 letzten Tergite auffallend gelenkige, umherdrehende Bewegungen ausführen. Sobald nun das angreifende, rückwärts schreitende Männchen die richtige Lage erreicht hat, kneift es plötzlich zu und zwar umfasst es die Vulven und die Hüften des 2. Beinpaares des Weibchens frei von außen her. Zur Anreizung des Weibchens vollführen die Telopoden bisweilen rhythmische Bewegungen. Beide Geschlechter stehen also bei dieser Kopulationsweise auf den Laufbeinpaaren, auch sei noch erwähnt, dass das Weibchen den Vorderkörper schräg zur Seite hält, während das rückwärts schreitende Männchen mit den 3—4 letzten Beinpaaren tastende Bewegungen ausführt. Das Weibchen nimmt überhaupt eine ruhige, abwartende Stellung ein, während die Beinpaare des Männchens unruhig auf- und niederfahren.

Wie stark die Telopodenmuskulatur des Männchens ist, sah ich daraus, dass ein solches, obwohl es nur etwa halb so groß war wie das Weibchen, dieses energisch auf die Seite zog. Es kommt aber auch vor, dass ein Männchen mit seiner Zange nicht richtig gefasst hat, so sah ich eines, welches die Antenne eines Weibchens gepackt hatte, aber bald wieder losließ. In zwei Punkten weichen meine Beobachtungen auffallend ab von denen meiner Vorgänger, indem

1. die Kopulation durch Licht, soweit dasselbe nicht allzu grell ist, keineswegs gestört wird und

2. auch die Verbindung der Kopulierenden durchaus nicht so locker ist, wie das aus früheren Angaben hervorzugehen schien, denn ich konnte die Copula sowohl dreimal unter dem Binokular beobachten, als auch zweimal mit einer feinen Bleistiftspitze das Weibchen vorsichtig zur Seite drücken, ohne dass die Copula gelöst worden wäre.

Nicht kopulierende aber brünstige Männchen sind um diese Zeit überhaupt recht lebhaft und zeigen eine für *Glomeris* ungewöhnliche Beweglichkeit. Beim Umherrennen machen sie bisweilen ruckweise Stöße mit oder ohne Berührung eines anderen Individuums.

Hat nun ein Männchen in der angegebenen Weise mit seinen Telopoden die Hüften des 2. weiblichen Beinpaares gepackt, dann erfolgt meistens eine rollende Einkrümmung des Männchens, die sich 3—4mal wiederholen kann. Diese Einrollung bewirkt, dass der Kopf des Männchens seinen Telopoden und damit zugleich den Vulven so genähert wird, dass letztere den Mandibeln und dem Gnathochilarium erreichbar werden.

Diese männliche Einrollung als Folge des Griffes der Zangen habe ich so häufig beobachtet, dass über die wesentliche Bedeutung dieses Vorganges kein Zweifel mehr bestehen kann.

Die Copula selbst dauert nur kurze Zeit, so dass ich auch hierin mit vom Rath, welcher von „einigen Stunden“ spricht, nicht übereinstimme. Die Angaben vom Rath's muss ich aber um so mehr für irrig halten, als nach der Copula das Männchen durch eine Putztätigkeit in Anspruch genommen wird, die ebenfalls zu den regelmäßigen Erscheinungen gerechnet werden muss. Sobald das Männchen nämlich die Zangen gelöst hat, streckt es sich, um sich dann aber erneut einzurollen, diesmal zwecks Reinigung und Bespeichelung der Telopoden und ihrer Nachbarschaft durch die Mandibeln.

Die große Bedeutung, welche den meistens verwickelt gebauten Diplopoden-Mandibeln als Putzorganen zukommt, habe ich zuerst in den Diplopoden Deutschlands besprochen und zwar in der 3. Lieferung S. 177—179 (die physiologische Bedeutung der Mandibeln.) Zugleich erinnere ich an die in der 6. Lieferung im Kapitel über die Kopfdrüsen S. 417 besprochenen Putzdrüsen.

Die *Glomeris*-Männchen führen uns also wieder einen besonderen Fall der mandibularen Tätigkeit vor, den ich unter der Lupe genau habe verfolgen können. Es werden nicht nur alle Teile der Telopoden durch die Mandibeln sorgfältig gesäubert und befeuchtet,

sondern auch deren Nachbarschaft und der Rand des Präanal-schildes.

Da bei *Glomeris* schon durch die meistens gesellige Lebensweise zu wiederholten Kopulationen Veranlassung gegeben ist, liegt die Bedeutung der sorgfältigen Telopoden-Bearbeitung in einer Vorbereitung für die nächste Kopulation und zwar wird

1. durch die Säuberung eine Verunreinigung der Vulven verhindert,

2. durch die Befeuchtung mit dem Saft der Putzdrüsen die Geschmeidigkeit der zarten, dünnen Telopodenlappen und der verschiedenen Fortsätze der Zangen erhalten. —

Meine Beobachtungen an den Pärchen der *Glomeris conspersa* haben mich zu folgenden Ergebnissen geführt:

Die bisherigen Autoren, soweit sie überhaupt Einschlägiges beobachtet haben, sahen lediglich eine Phase der *Glomeris*-Begattung, niemals aber den ganzen Vorgang im Zusammenhange, bei welchem folgendes zu unterscheiden ist:

1. die vorbereitende Angriffsstellung des Männchens mit vorgestreckten Zangen,

2. die Verankerung der Geschlechter durch den Zangengriff,

3. die Einkrümmung des Männchens, durch welche die Beinpaare zusammengedrängt werden, das 2. Beinpaar damit den Mundwerkzeugen genähert, so dass diese Spermamasse aufnehmen können.

4. die Mundwerkzeuge und zwar hauptsächlich die Mandibeln übertragen das Sperma auf die Vulven. —

Es ist allerdings infolge der eingekrümmten Haltung des Männchens bei der Kopulation unmöglich, die Sperma übertragende Tätigkeit der Mundwerkzeuge unmittelbar wahrzunehmen, aber sie muss aus allen übrigen Umständen als Notwendigkeit gefolgert werden. denn

1. sind die Telopoden durch ihre Aufgabe als Haltezangen so vollständig in Anspruch genommen, dass sie für die Spermaübertragung überhaupt gar nicht in Betracht kommen können. Die ganzen weiteren Manipulationen des Männchens haben zur notwendigen Voraussetzung, dass es in seiner bestimmten Lage durch die Telopoden gehalten wird. Sobald es dieselben öffnet, rollt es notwendig zur Seite, falls es sich wenigstens in eingekrümmter Haltung befindet,

2. werden bei der Einrollung des Männchens die Mundwerkzeuge desselben den Vulven des Weibchens mehr genähert als das 2. Beinpaar, so dass sie ihrer Lage nach zu einer Samenübertragung geeigneter sind als die Hüften jenes,

3. sind die innen an den Hüften des 2. Beinpaares sitzenden Penes so außerordentlich kurz und noch dazu mit ziemlich langen

Tastborsten besetzt, dass sie zu einer Einführung in die Vulven durchaus ungeeignet erscheinen. Die kurzen Penes haben lediglich die Aufgabe, die hervorquellende Spermamasse am Verkleben mit den Hüften des 2. Beinpaars zu hindern und sie so nach außen gelangen zu lassen, dass sie den Mandibeln bequem erreichbar wird. —

Latzel behauptete 1884 auf S. 82 seines Handbuches der Myriapoden der österreich.-ungar. Monarchie: „Ruthen finden sich keine“ und zwar sagt er das allgemein für die *Opisthandria*. Hierüber war jedoch schon Fabre besser orientiert, denn er schrieb auf S. 267 seiner Recherches 1855 a. a. O. von „deux mamelons placés à l'aisselle des pattes de la seconde paire“. Auch Karsch äußerte sich a. a. O. S. 24 dahin, dass „die äußeren männlichen Teile sehr unscheinbar sind und an der der Vulvaöffnung beim Weibchen entsprechenden Stelle gelegen“. Der Ausdruck „mamelons“ ist ziemlich treffend, es handelt sich hier um durchbohrte Warzen oder Höcker, indem sie vom Ende der Vasa deferentia durchsetzt werden. Hier möchte ich zugleich darauf aufmerksam machen, dass diese Penishöcker der Glomeriden wegen ihres einfachen Baues zwar keine große systematische Bedeutung beanspruchen können, aber immerhin bei entfernter stehenden Formen beachtenswerte Unterschiede aufweisen.

Schon 1906 in meinem 24. Diplop.-Aufsatz, Archiv f. Naturg., 72. J., I. Bd., 2 H. und zwar im Abschnitt C S. 200, habe ich für die männlichen Zangen der Glomeriden die Bezeichnung Telopoden eingeführt, welche übrigens für alle *Opisthandria* Gültigkeit besitzt. Das umgewandelte 18. männliche Beinpaar habe ich als Nebentelopoden unterschieden oder vordere und hintere, wenn auch das 17. eine Metamorphose erfahren hat. Obwohl schon aus morphologischen Gründen die Zangen nicht als Gonopoden bezeichnet werden können, muss jetzt, nachdem ich gezeigt habe, dass sie überhaupt keine diesen Organen der *Proterandria* vergleichbare Rolle spielen, um so dringender die unterschiedliche Bezeichnung gefordert werden. Auch als „pattes copulatrices“ können die Zangen nicht mehr namhaft gemacht werden.

Schließlich sei noch erwähnt, dass die Telopoden auch bei *Gervaisia* dieselbe Rolle spielen wie bei *Glomeris*. Zwar konnte ich die Copula nicht so vollständig verfolgen wie bei der letzteren Gattung, dennoch zeigt das Verhalten der Männchen, welche auch bei *Gervaisia* mit weit vorgestreckter Zange die Weibchen aufsuchen, dass sich die Copula im wesentlichen ebenso abspielt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Verhoeff Karl Wilhelm [Carl]

Artikel/Article: [Ist die physiologische Bedeutung der Glomeriden-Telopoden geklrt? 167-174](#)