

Prälarval- und Larvalentwicklung bei Rhagidiiden
(Acarina: Prostigmata)
Mit 18 Abbildungen

von Rainer Ehrnsberger¹

Summary: 1. Prelarva The prelarvae of 6 species are described. They form a regression row, which possibly shows the phylogenetic steps. The prelarva of *Rhagidia longisensilla* with its 4 long hairs is the most primitive, whereas the prelarva of *Rhagidia halophila* with 3 small reduced hairs seems to be the most differentiated. According to the opening mechanism of the prelarva two groups can be set up. The prelarvae of the first group perform their moulting by bursting along a preformed seam. Those of the second group have an opening mechanism, which allows the larve to emerge without tearing the exuvie. A general scheme for the hairs of Prostigmata-prelarva is established, valid for all known prelarvae. This means that the hair p. re. cannot be homolog in certain prelarva. The prelarva-hairs are identical with those of the next stases. The prelarva of *Linopodes* sp. is described. With 5 long hairs it is the most primitive of the Prostigmata group.

2. Larva The larva of all examined rhagidiid mites is an Elattostase. It doesn't eat at all. After 1 or 2 days it spins a moulting web around itself. In contrary to GRANDJEAN (1945), who described the loss of the tips of the chelicera, I could only find a normal chelicera, but of a smaller size. As in other stases they contain Aktinochitin.

Zusammenfassung: 1. Prälarve Es werden die Prälarven von 6 Arten beschrieben. Sie bilden eine Regressionsreihe, die möglicherweise den Ablauf der phylogenetischen Entwicklung wiedergibt. Die Prälarve von *Rhagidia longisensilla* ist mit 4 langen Borsten die ursprünglichste, während diejenige von *Rhagidia halophila* mit 3 kleinen reduzierten Borsten am weitesten differenziert erscheint. Gemäß dem Öffnungsmechanismus der Prälarvenexuvie lassen sich 2 Gruppen aufstellen. Bei den Prälarven der ersten Gruppe platzt die Exuvie entlang einer präformierten Reißnaht auf. Die der zweiten Gruppe zugehörigen Arten besitzen einen ausstülpbaren Öffnungsmechanismus, so daß die Exuvie nicht zerrissen wird.

Für die Prostigmata wird ein allgemeines Schema zur Prälarvenbeborstung aufgestellt, in das die bisher bekannten Prälarven eingeordnet werden. Daraus ergibt sich, daß die Borste p. re. bei den einzelnen Prälarven nicht homolog sein kann. Die Borsten der Prälarve werden mit denen der folgenden Stasen homologisiert.

Die Prälarve von *Linopodes* sp. wird beschrieben. Sie ist mit 5 langen Borsten die ursprünglichste aus der Gruppe der Prostigmata.

2. Larve Die Larve ist bei allen untersuchten Rhagidien eine Elattostase.² Sie nimmt keine Nahrung auf und spinnt sich nach 1-2 Tagen ein. Im Gegensatz zu GRANDJEAN

¹ Dr. Rainer Ehrnsberger, Naturwissenschaftliches Museum, 45 Osnabrück, Heger-Tor-Wall 27

² Den Ausdruck Elattostase hat GRANDJEAN 1957 p. 487-488 eingeführt. Er bezeichnet damit ein Tier, das durch Reduktionserscheinungen an den Mundwerkzeugen keine Nahrung mehr aufnehmen kann.

(1945), der an der Chelicere den Verlust der beiden hypertrophierten Borsten beschrieb, habe ich bei der Larve nur eine Verkleinerung der Cheliceren festgestellt. Die Larvenstadien enthalten wie in anderen Stasen Aktinochitin.

Inhalt

A. Einleitung	86
B. Material und Methode	87
C. Ergebnisse	87
I. Prälarven	87
1. Beschreibung der <i>Rhagidia</i> -Prälarven der Gruppe I	88
a) <i>Rhagidia longisensilla</i>	88
b) <i>Rhagidia pratensis</i>	91
c) <i>Rhagidia</i> sp. A.	93
d) <i>Rhagidia mucronata</i>	94
2. Beschreibung der <i>Rhagidia</i> -Prälarven der Gruppe II	95
a) <i>Rhagidia arenaria</i>	95
b) <i>Rhagidia halophila</i>	99
3. Beschreibung einer <i>Linopodes</i> -Prälarve	102
4. Vergleich der Prälarven	104
5. Diskussion	109
II. Larven	110
1. Beschreibung der <i>Rhagidia</i> -Larven	110
2. Diskussion	114
Abkürzungen in den Abbildungen	116
Literatur	116

A. Einleitung

Die Rhagidiidae (Trombidiformes) sind z. T. weltweit verbreitet und kommen in bestimmten Biotopen durchaus nicht selten vor. Daß diese Milben bisher erst wenig untersucht sind, liegt an der Schwierigkeit bei der Aufzucht. Aus der Familie der Rhagidiiden sind bisher noch keine Prälarven beschrieben worden. Das ist nicht verwunderlich, da die unscheinbaren Eier nur in kleinen Portionen abgelegt werden (6–7 Stück). Bei den in der Laubstreu und im Litoral lebenden Rhagidien ist es unmöglich, Eier oder Prälarven im Biotop zu finden. Alle hier mitgeteilten Ergebnisse wurden durch Zuchtversuche eruiert. Die z. Z. gebräuchliche Systematik basiert im wesentlichen auf Untersuchungen von WILLMANN (1936 a), THOR und WILLMANN (1941) und in neuerer Zeit auf Unter-

suchungen von WOMERSLEY und STRANDTMANN (1963) sowie STRANDTMANN (1971).

Im Rahmen meiner Doktorarbeit – EHRNSBERGER (1973) – habe ich mich mit der Biologie und Funktionsanatomie der Rhagidiidae beschäftigt. Die Untersuchungen wurden in Kiel in den Jahren 1969–1973 durchgeführt. In der vorliegenden Arbeit soll über die Prälarval- und Larvalentwicklung berichtet werden. Die übrigen Ergebnisse meiner Untersuchungen werden an anderer Stelle veröffentlicht.

Herrn Professor Dr. R. Schuster (Graz, früher Kiel) möchte ich für die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas und die vielfältige Unterstützung meiner Untersuchungen an dieser Stelle herzlich danken. Aus den Sachmitteln der DFG, die Herrn Prof. Dr. R. Schuster zur Verfügung standen, wurden mir zahlreiche Sammelfahrten nach Helgoland finanziert. Das Land Schleswig-Holstein gewährte mir in der Zeit von September 1970 bis 1972 ein Doktorandenstipendium.

B. Material und Methode

Von folgenden *Rhagidien* wurden die Prälarven untersucht:

Rhagidia longisensilla – SHIBA 1969

Rhagidia pratensis – (KOCH) 1835

Rhagidia mucronata – WILLMANN 1936

Rhagidia arenaria – WILLMANN 1952

Rhagidia halophila – (LABOULBÈNE) 1851

Rhagidia sp. A.¹

Die Tiere wurden in den Jahren 1969–1972 hauptsächlich in Norddeutschland gesammelt. Da diese Milben gegen mechanische Beschädigungen sehr empfindlich sind, fängt man sie am besten mit einem kleinen Exhaustor oder mit einem Berlese-Tullgren-Apparat. Die Zucht erfolgte in Filmdöschen (SCHALLER 1962), deren Gipsböden mit Tierkohle eingefärbt wurden.

Die Bestimmung der Tiere erfolgte nach Arbeiten von WILLMANN (1936 a), THOR und WILLMANN (1941) und STRANDTMANN (1971). Herrn Dr. Hirschmann (Fürth) danke ich dafür, daß er mir Präparate aus dem Nachlaß von Dr. Willmann für Vergleichszwecke zur Verfügung stellte. Vom Naturhistorischen Museum Basel erhielt ich dankenswerterweise *Rhagidia*-Präparate aus der Sammlung von Dr. Schweizer.

Die Zeichnungen stellte ich mit Hilfe eines Zeiss-Mikroskops mit Zeichentubus her.

C. Ergebnisse

I. Prälarven

Die Prälarven der *Rhagidien* lassen sich nach ihrem Öffnungsmechanismus in zwei Gruppen einteilen. Zur Gruppe I gehören *Rhagidia lon-*

¹ Die Beschreibung soll zu einem späteren Zeitpunkt nachgeholt werden.

gisensilla, *Rhagidia pratensis*, *Rhagidia* sp. A., und *Rhagidia mucronata*. Die Prälarven von *Rhagidia arenaria* und *Rhagidia halophila* bilden die Gruppe II.

Bei der Beschreibung der Prälarven habe ich die Borsten von vorn nach hinten in der Reihenfolge B 1–B 5 durchnummeriert.

1. Beschreibung der *Rhagidia*-Prälarven der Gruppe I

Die Prälarven stellen nach GRANDJEAN (1940) eine reduzierte, ursprünglich freilebende Stase¹ dar. Bei den bisher bekanntgewordenen Prälarven handelt es sich um Calyptostasen; diese Tiere können weder fressen noch sich bewegen.

a) *Rhagidia longisensilla*

Länge 180–210 µm, Durchmesser 110–130 µm.

Die etwa 170 µm messenden Eier wurden bei einer Zuchttemperatur von 18° C gehalten. Nach 3–4 Tagen werden sie am oralen Pol etwas glasig. Das Ei platzt auf der leicht konkaven Seite von dieser Stelle her auf, und es bildet sich ein Längsspalt. Bei starker Vergrößerung sieht man am Vorderende 8 Borsten aus der Eischale herausragen. Die Extremitäten der Prälarve werden durch den Spalt nur wenig freigegeben.

Zur genaueren Betrachtung muß die Prälarve aus der Eischale herauspräpariert werden. Sie ist milchig weiß und zeigt keine Strukturierung. Die Prälarve entspricht in ihrer Form genau dem Ei. Die Extremitäten sind anad gerichtet und liegen dem Körper an. Nach dem Herauspräparieren spreizen sich aufgrund des Innendrucks die Beine etwas ab. Das Auffallendste an der Prälarve (Abb. 1) sind die außerordentlich langen Borsten, die bis zu 100 µm lang werden können. Das längste Paar (B 1) sitzt auf dem nur schwach angedeuteten Naso (N). Es biegt sich zur Ventralseite vornüber. Ein weiteres Paar (B 2) steht etwa 20 µm hinter dem Naso auf dem Aspidosoma. Es ist nach hinten gerichtet. Die Borsten B 3 und B 4 befinden sich dorsolateral auf dem Aspidosoma und zeigen nach vorn. Diese aktinochitinösen Borsten sind glatt und stehen jeweils auf einem stark kutikularisierten Sockel. Die Borste B 5 liegt weit nach hinten verschoben, oberhalb des dritten Beines.

¹ Der Ausdruck „Stase“ wurde von GRANDJEAN (1938, 1969) in die Acarologie eingeführt. Er bezeichnet damit ein bestimmtes Niveau in der Ontogenese. Die Rhagidien besitzen 7 Stasen, die jeweils durch Häutungen getrennt sind: Ei, Prälarve, Larve, Protonympe, Deutonympe, Tritonympe und Adultus.

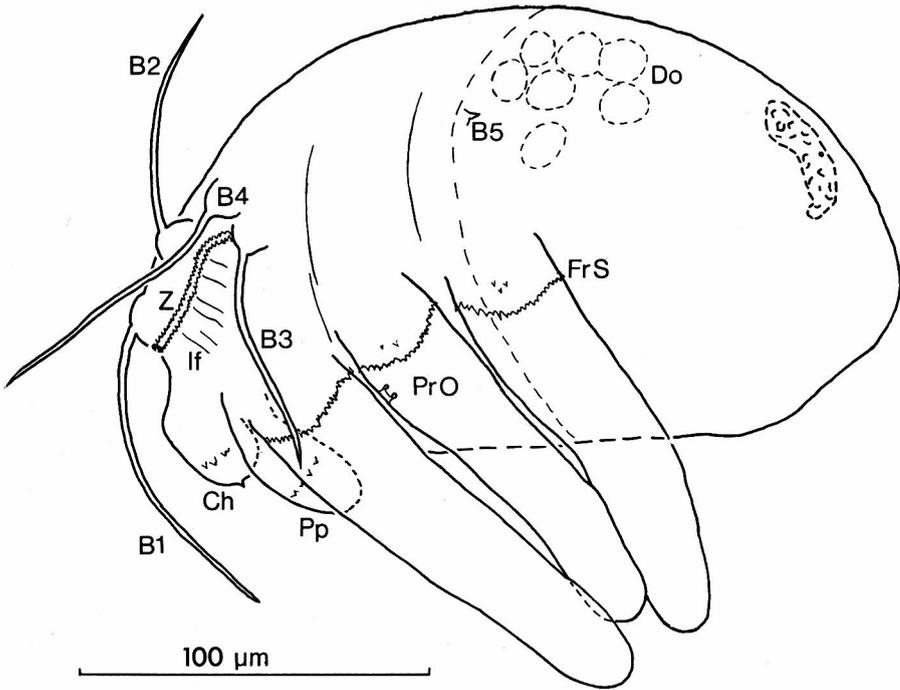


Abb. 1 *Rhagidia longisensilla*: Prälarve lateral.

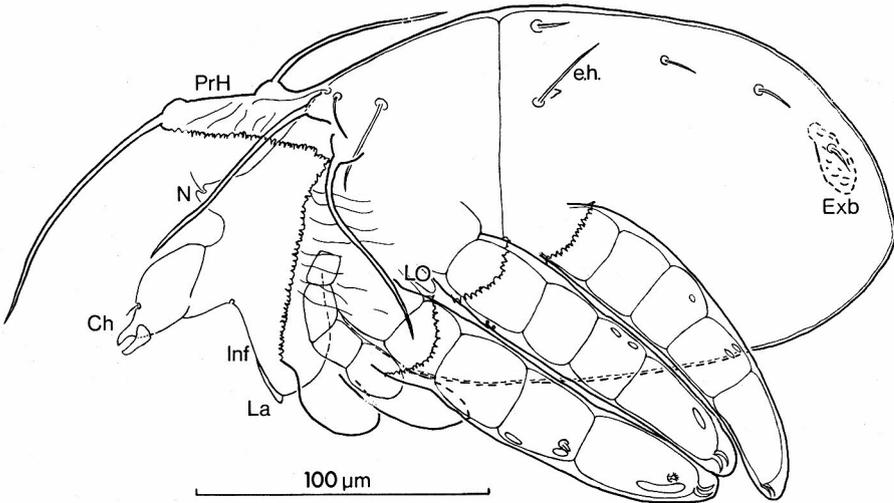


Abb. 2 *Rhagidia longisensilla*: Larve beim Schlüpfen aus der Prälarvenexuvie.

Bei 2–3 Tage alten Prälarven kann man die schon fertige Larve (Abb. 2) erkennen. Anhand ihrer Beborstung läßt sich die nach hinten gerichtete Borste B5 der Prälarve genauer lokalisieren. Sie liegt neben der Borste e. h. (STRANDTMANN 1971) auf dem Opisthosoma. Während die Borsten 1–4 normal entwickelt sind, ist Borste 5 zu einem kleinen Dorn reduziert.

Die Beine sind schlauchförmig und liegen auf der Ventralseite im spitzen Winkel zueinander. Bei lateraler Betrachtung fällt ein Fransensaum an der Basis der Beine, Pedipalpen und Cheliceren auf, der bei keiner anderen Rhagidien-Prälarve gefunden wurde. Das Prälarvalorgan (PrO) an der Basis des Bein II ist als kreisförmige Einsenkung mit einer ringförmigen Verdickung zu erkennen. Daraus erhebt sich eine bläschenartige Vorwölbung.

Die Cheliceren und Pedipalpen liegen ebenfalls ventrad gerichtet und verdecken das Infracapitulum, das auf die Ventralseite geklappt ist. Bei den beweglichen Stasen werden die Pedipalpen und das Gnathosoma nach vorn getragen. Die Cheliceren besitzen an ihrem Ende eine kleine Spitze, wie sie bei einigen anderen *Rhagidia*-Prälarven nur am Pedipalpus anzutreffen ist. Unter dem Naso verläuft zu beiden Seiten die leicht s-förmig geschwungene latero-frontale Rinne (If) (GRANDJEAN 1940 u. 1958). Diese Rinne zieht bis zum Sockel der Borste 3 und wird von kleinen Zacken begrenzt (Abb. 1).

Schon bei frisch aufgesprungenen Eiern sind in der Prälarve Exkretstränge vorhanden. Sie sind doppelbrechend und liegen in der Region des dorsomedianen Exkretionsorgans. In den schlauchartigen Extremitäten und im Naso schwimmen zwischen der sich entwickelnden Larve und der Prälarvenkutikula freibewegliche Zellen von 7 µm Durchmesser. Sie sind scheibenförmig und schwach granuliert.

Nach dem Aufplatzen der Eischale liegt die Prälarve von *Rhagidia longisensilla* 2–3 Tage völlig bewegungslos (18° C). Danach vollzieht sich am Vorderende eine alle 2–3 Minuten wiederkehrende Ausbeulung. Durch diese Druckänderungen zerreißt die latero-frontale Rinne unter dem Naso. Der Riß verläuft durch die gesamte Rinne bis zur Borste 3. Als nächstes werden die Cheliceren herausgezogen und aufgerichtet. Die Prälarvenexuvie klappt mit dem Naso entlang dem Riß auf und gibt den vorderen Teil des Aspidosomas frei (Abb. 2). Das Infracapitulum ist etwas aufgerichtet worden und steht von den Cheliceren in einem Winkel von 90° ab. Wenn man ältere Prälarven in Fauresches Gemisch einbettet, kann man gelegentlich diesen ersten Teil des Häutungsvorgangs unter dem Mikroskop beobachten.

In dieser Stellung verharrt die Larve über 10 Minuten. Durch weitere Bewegungen zwingt sich der Larvenkörper dann aus der Prälarvenexuvie, die in der Eischale verbleibt, heraus. Zum Schluß zieht die Larve

die Laufbeine heraus und bleibt nach der Häutung, die etwa 45 Minuten in Anspruch nimmt, neben der Eischale liegen.

b) *Rhagidia pratensis*

Länge 265–290 μm , Durchmesser 145–155 μm .

Die Eischale ist stark strukturiert und etwa 4–5 μm dick. Der orale Pol wird dadurch erst einen Tag vor dem Schlüpfen der Prälarve sichtbar. Von dieser Stelle aus erfolgt das Aufplatzen der Eischale dorsad bis zur Mitte des Aspidosomas und ventrad bis etwa zur späteren Genitalregion. Das Verhalten der *Rhagidia*-Prälarven ist bei allen untersuchten Arten gleich. Sie liegen völlig regungslos in der sie noch fast ganz umgebenden Eischale. Die Prälarve von *Rhagidia pratensis* ist milchig weiß.

Das Naso überragt das Vorderende als kleiner Sockel. Auf ihm steht die am kräftigsten ausgebildete Borste (B 1), welche ventrad gebogen ist (Abb. 3). In Abhängigkeit von den Ernährungsbedingungen fallen die Eier und somit auch die Prälarven unterschiedlich groß aus. Dadurch ergeben sich für die Borste 1 die unterschiedlich gefundenen Längen von 45 bis 60 μm . Die Borste 2 befindet sich lateral verschoben 25 μm hinter dem Naso und ist wie bei *Rhagidia longisensilla* nach hinten gerichtet. Die Borsten 3 und 4 stehen weiter hinten. Während Borste 3 normal ausgebildet ist, besitzt Borste 4 seitliche Auszackungen. Sie ist kleiner als

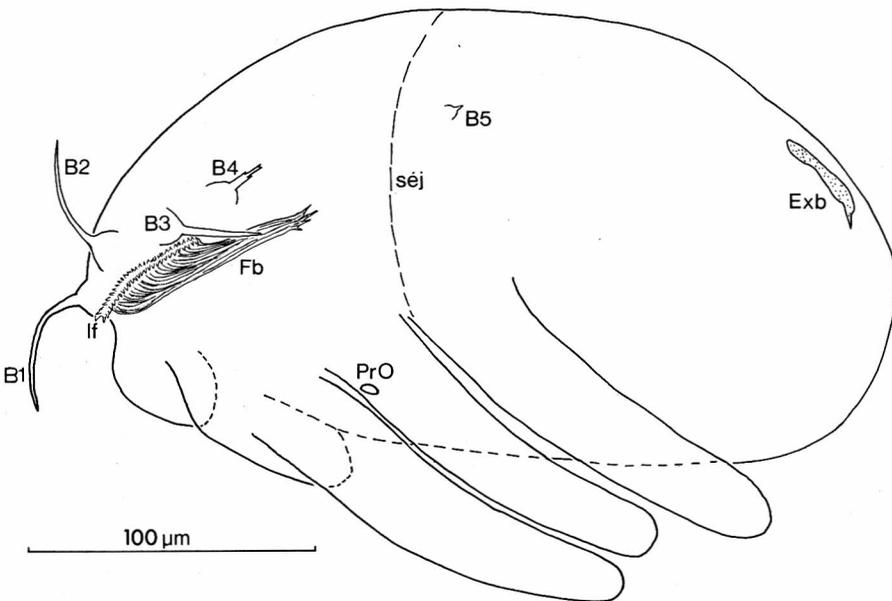


Abb. 3 *Rhagidia pratensis*: Prälarve lateral.

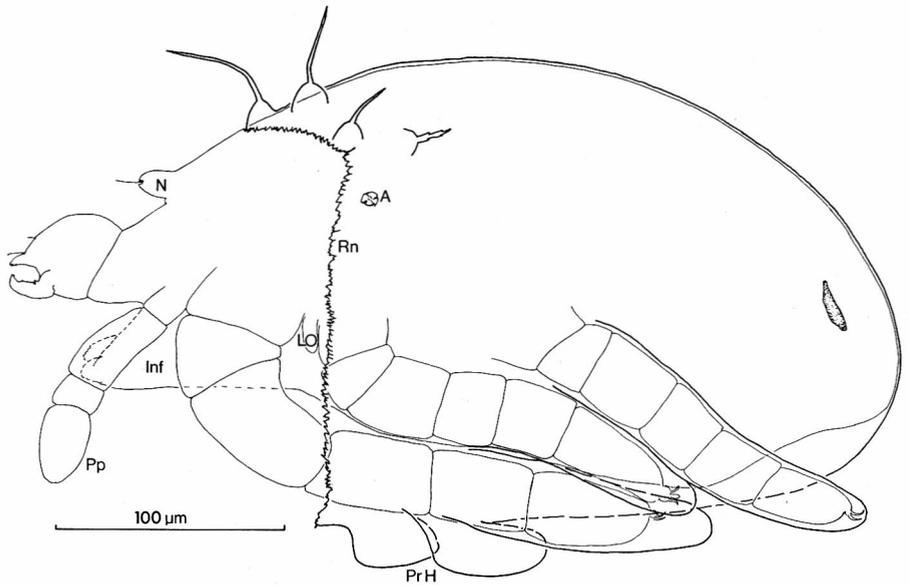


Abb. 4 *Rhagidia pratensis*: Larve beim Schlüpfen aus der Prälarvenexuvie.

bei *Rhagidia longisensilla* und erreicht mit $12\ \mu\text{m}$ nur ein Viertel der Länge von Borste 1. Die geringere Ausbildung von Borste 5 stellt eine weitere Reduktion dar. Man kann einen kleinen Sockel mit einem darauf sitzenden Dorn erkennen. Er liegt genau an derselben Stelle wie bei *Rhagidia longisensilla* und befindet sich auf dem Opisthosoma. Borste 5 ist so schwach ausgebildet, daß sie nach der Häutung an der Exuvie nicht mehr auffindbar ist.

Die Pedipalpen sind abgerundet und verbergen das Infracapitulum. In einer Einsenkung an der Basis des zweiten Beines befindet sich das linsenförmige Claparèdsche Organ. Vom Naso aus verläuft die laterofrontale Rinne in einem sanften Bogen bis kurz unter den Sockel der Borste 3. Die flankierenden Zähne sind etwas stärker ausgebildet als bei *Rhagidia longisensilla*. Der untere Zähnebaum scheint auf einem Wulst zu sitzen. Eine mit feinen Längsfalten versehene Vorwölbung zieht nach hinten und endet mit einigen Einzelfalten in Höhe des späteren Larvenauges. Man muß sich dieses längsgestreifte Gebilde wie einen Fächer vorstellen, der sich beim Schlüpfen der Larve entfaltet. Die laterofrontale Rinne mißt $45\ \mu\text{m}$. Beim Schlüpfen der Larve wird das längsgestreifte Gebilde entfaltet, und die untere Reißnaht dehnt sich auf das Dreifache der vorherigen Länge aus (Abb. 4). Das Schlüpfen der Larve dauert etwa 15 Minuten und verläuft demnach doppelt so schnell wie bei *Rhagidia longisensilla*.

In jungen Prälarven befinden sich $5\ \mu\text{m}$ unter der Epidermis $1\text{--}2\ \mu\text{m}$ große Kristalle. Sie erstrecken sich über das ganze Opisthosoma, also etwa in dem für den Dotter verbleibenden Bereich. Zu diesem Zeitpunkt ist noch kein Exkretstrang gebildet worden. Dieser entsteht erst nach einem Tag, und gleichzeitig nimmt auch die Menge der fein verteilten Kristalle ab. Ich vermute, daß es sich hierbei um freie Exkrete unter der Epidermis handelt. Sie zeigen genau wie der Exkretstrang im polarisierten Licht eine Doppelbrechung. In der Prälarvenexuvie und auch in der schlüpfenden Larve sind diese freien Exkrete nur noch in sehr geringer Menge nachweisbar.

c) *Rhagidia* sp. A.

Länge $285\text{--}310\ \mu\text{m}$, Durchmesser $200\text{--}250\ \mu\text{m}$.

Die Prälarve von *Rhagidia* sp. A. ist nur geringfügig größer als die von *Rhagidia pratensis*. Das Vorderende scheint schon zwei Tage vor dem Schlüpfen der Prälarve durch, da die Eischale dünner und weniger strukturiert ist als bei *Rhagidia pratensis*.

Das Naso stellt einen Höcker dar, der die beiden am stärksten ausgebildeten Borsten trägt. Sie messen $50\text{--}70\ \mu\text{m}$ und beugen sich vornüber.

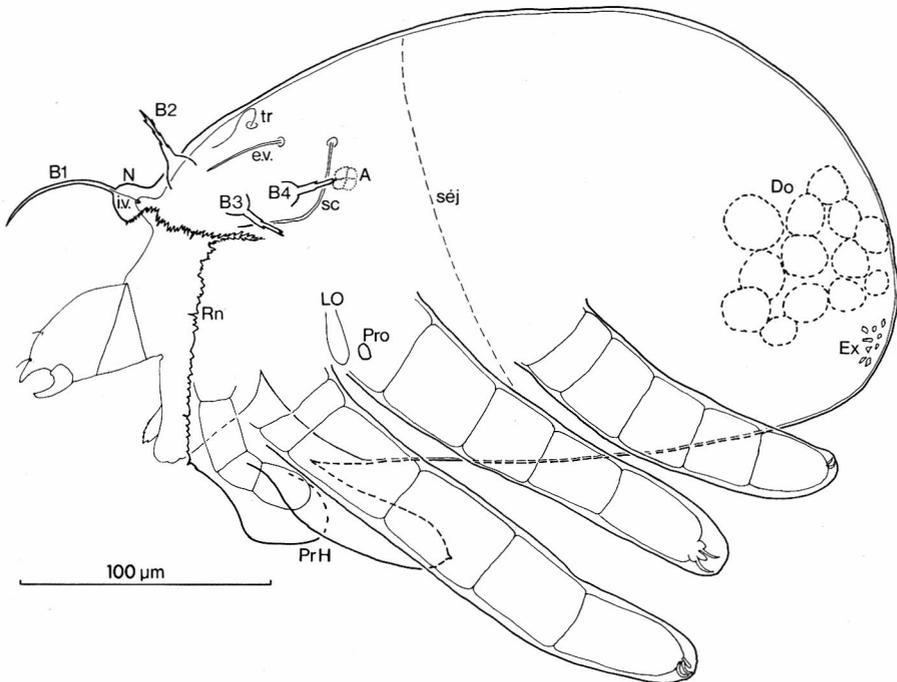


Abb. 5 *Rhagidia* sp. A.: Larve beim Schlüpfen aus der Prälarvenexuvie.

Während Borste 1 noch glatt ist, weisen die Borsten 2, 3 und 4 Auszackungen auf. Diese Tendenz war bei *Rhagidia pratensis* nur an Borste 4 zu beobachten. Dagegen läßt sich der kleine Dorn B 5, der bei *Rhagidia longisensilla* und *Rhagidia pratensis* auf dem Opisthosoma oberhalb des 3. Beines liegt, nicht mehr feststellen. Die latero-frontale Rinne verläuft in der schon bekannten Weise vom Naso zur Borste 3.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal ist der mit einer Spitze endende Pedipalpus. Ferner befindet sich unter der Epidermis eine größere Menge freier Exkrete. Die einzelnen Exkretgranulate erreichen Größen bis zu 4 µm. Sie werden ebenfalls zu einem Exkretstrang verdichtet.

Die milchig-weiße Prälarve liegt in der sie umgebenden Eischale bei 18° C zwei Tage völlig ruhig. Danach sind am Vorderende Bewegungen feststellbar, welche die latero-frontale Rinne zum Aufplatzen bringen. Die Cheliceren werden aus der Exuvie herausgezogen und der Riß bis zur Borste 3 ausgedehnt (Abb. 5). In diesem Stadium des Schlüpfens ist der dorsale Teil der Prälarvenexuvie noch nicht hochgeklappt.

Nach Einbettung und Aufhellung im Faureschen Gemisch wird die schlüpfende Larve deutlich sichtbar. Besonderes Interesse verdient das Naso der Larve. Sogar die beiden dort befindlichen Borsten i. v. ragen in die hohlen Borsten der Prälarve hinein. Dieselben Verhältnisse bestehen auch bei den oben beschriebenen Prälarven von *Rhagidia longisensilla* und *Rhagidia pratensis*. Deshalb halte ich auch bei den Prälarven die Bezeichnung Naso für angebracht.

Die Prälarvenexuvie ist sehr dünnhäutig. Nur die Borsten, die Cheliceren und Pedipalpen sind stärker kutikularisiert. Ferner ist vom Prälarvalorgan ein deutlich verdickter Ring wiederzufinden.

d) *Rhagidia mucronata*

Länge 180–210 µm, Durchmesser 135–145 µm.

Die Prälarve stellt innerhalb der ersten Gruppe den am weitesten reduzierten Typus dar. Das wird besonders bei der Betrachtung der Borsten deutlich (Abb. 6a).

Borste 1 ist gut ausgebildet und weicht nicht von denen der bisher beschriebenen *Rhagidia*-Prälarven ab. Borste 2 ist verkürzt und ausgezackt wie bei *Rhagidia sp. A*. In seiner Lage etwas nach vorn verschoben, befindet sich Borste 3 an der latero-frontalen Rinne. Sie ist ebenfalls verkürzt. Die Reduktion geht soweit, daß Borste 4 nur noch als kleiner Dorn erhalten ist und Borste 5 völlig fehlt.

Das Naso überragt als 15 µm hoher Sockel der Prälarve. Der Sockel besitzt eine verstärkte Wandung (Abb. 6b) und bietet dem Larven naso im Inneren reichlich Platz. Nach der Aufhellung treten die freien linsenförmigen

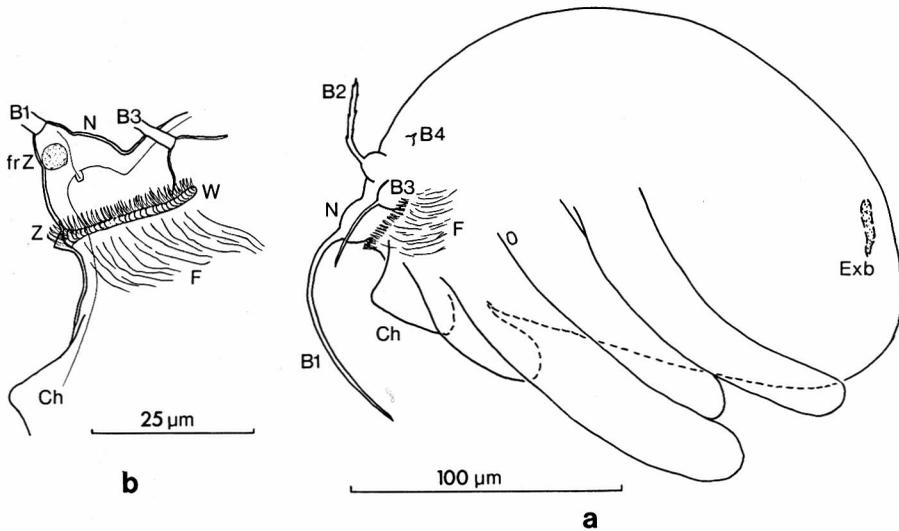


Abb. 6 *Rhagidia mucronata*: a. Prälarve lateral, b. schematische Darstellung im Bereich des Naso.

gen Zellen in Erscheinung. Unterhalb des Naso fällt eine dickwandige, kantige Vorwölbung auf, die sich seitlich bis zur Borste 3 und unterhalb der latero-frontalen Rinne hinzieht. Darauf steht ein Saum von 3 µm langen Fransen. Diese Aufreißvorrichtung ist besonders kurz (20–25 µm) und macht damit nur ein Achtel bis ein Zehntel der Gesamtprälarvenlänge aus. Darunter liegen locker angeordnete Längsfalten.

Die Prälarvencheliceren sind auffällig ausgebuchtet, aber nicht ganz von den Larvencheliceren ausgefüllt. Auch hier kann man die freien linsenförmigen Zellen finden.

2. Beschreibung der *Rhagidia*-Prälarven der Gruppe II

a) *Rhagidia arenaria*

Länge 300 µm, Breite 150 µm, Höhe 175 µm

Die Eier sind mit einer deutlichen Spitze versehen und kräftig orange gefärbt. Diese Spitze ist das Vorderende der sich entwickelnden Prälarve.

Die Prälarvenkutikula besitzt auf dem Aspidosoma eine deutliche Querrihlung und eine körnige Struktur. Der Pedipalpus besitzt am Ende eine dornförmige Spitze.

Die Behorung entspricht dem Schema der anderen Prälarven (Abb. 7), ist jedoch noch mehr reduziert.

Die Borsten 1 und 2 sind stärker ausgebildet und haben eine Länge von

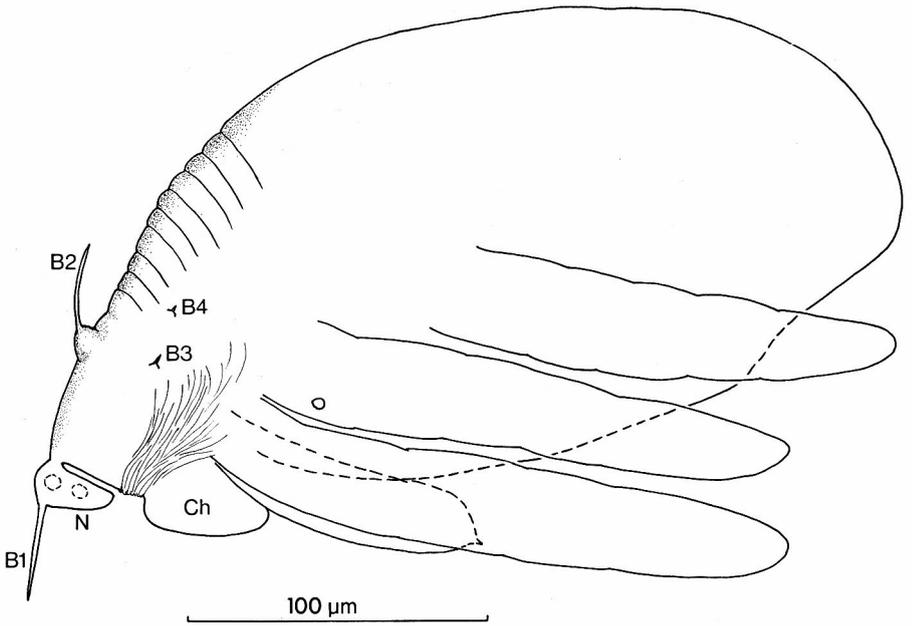


Abb. 7 *Rhagidia arenaria*: Prälarve lateral.

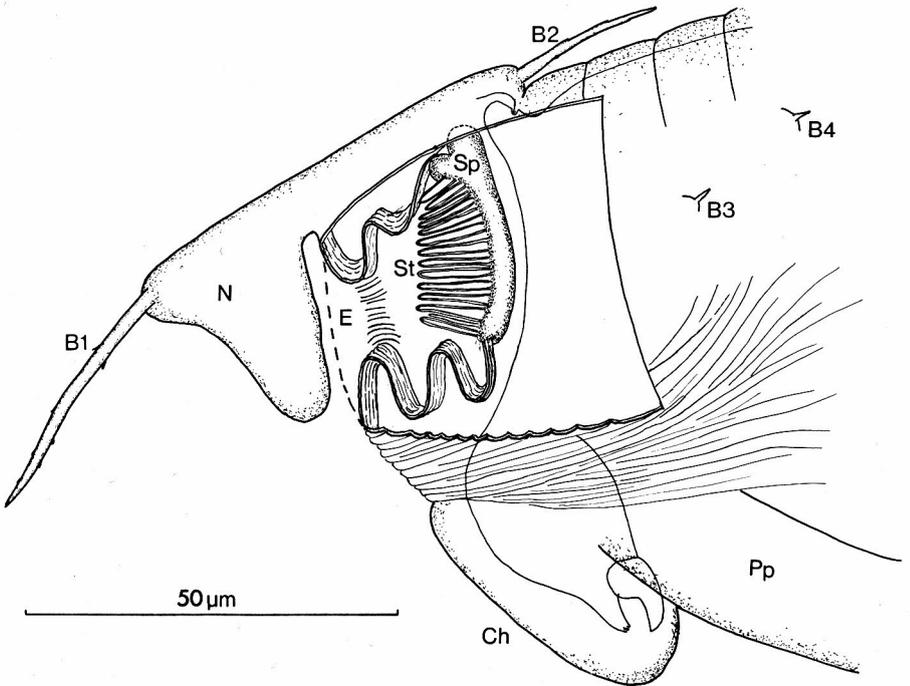


Abb. 8 *Rhagidia arenaria*: Schematische Darstellung des Öffnungsmechanismus.

30–35 μm . Das erste Paar ragt nach vorn, das zweite nach hinten. Die Borsten 3 und 4 sind nur noch 3–4 μm lange Dornen, die auf einem kleinen Höcker stehen. Ihr Ursprung aus normalen Borsten wird deutlich durch ihre Form und den Aufbau aus Aktinochitin.

Von der Basis der Beine I und II zieht ein Band von gerafften Falten nach vorn, das sich über den Cheliceren ins Innere der Prälarve einschlägt. Das Naso ist besonders groß entwickelt und überragt die Prälarve. Auf ihm steht die Borste 1.

Eine latero-frontale Rinne läßt sich an der Prälarve von außen nicht erkennen. Der hier neu zu beschreibende Öffnungsmechanismus wird erst nach dem Aufhellen deutlich (Abb. 8). Bei den Prälarven der ersten Gruppe befindet sich das Naso der Larve in einer entsprechenden Vorwölbung der Prälarve, auf dem die Borste 1 steht. Bei *Rhagidia arenaria* ist das Larvennaso durch einen komplizierten Apparat zurückgedrängt und liegt unter der Borste 2. Die oben beschriebenen Falten stülpen sich unter dem Naso ein und reichen unter Wellenbildung bis zur Larve zurück. Diese Einstülpung erfolgt von allen Seiten und geht am Ende in zwei gebogene Spangen (Sp) über. Auf diesen stehen die zahlreichen, nach vorn gerichteten Stränge (St) dicht beieinander. Sie sind mit einer außen verlaufenden Hohlkehle versehen und gehen in hohle Endfäden (Ef) über, die ihrerseits wieder nach innen eingestülpt sind. Durch ein dreilappiges häutiges Gebilde werden die Endfäden zusammengehalten. Auf der schematisierten Zeichnung (Abb. 8) ist die sackförmige Einstülpung nur durch je ein oben und unten verlaufendes Band dargestellt.

Da die Larvalentwicklung in den 4–5 Eiern eines Geleges simultan abläuft, kann man nach Abschluß der prälarvalen Stase, die 2–3 Tage dauert, den Schlüpfvorgang der Larven sukzessiv beobachten. Die Cheliceren werden angehoben und aus den Taschen der Prälarvenexuvie herausgezogen. Dadurch entsteht ein Druck auf den Öffnungsmechanismus, der noch durch Körperkontraktionen erhöht wird. Diesem Druck weichen die beiden Spangen nach vorn aus und leiten die Ausstülpung ein. Durch weiteres Nachdrängen der Larve klappt das Naso hoch und gibt dem Schlüpfapparat den Weg nach vorn frei. Ein solches Zwischenstadium ist auf Abb. 9 dargestellt.

Die Cheliceren haben sich schon weit nach vorn gestreckt, wodurch sie das breit ansitzende Prälarvennaso überragen. Das Larvennaso ist zwischen die Borsten 1 und 2 gerückt. In dieser Stellung kurz vor dem Aufplatzen ist die trichterförmige Einstülpung aus den noch verbundenen Endfäden vorgewölbt. Bis zum Schlüpfen wird durch weiteres Vorstülpen der Spangen das dreieckige Naso aufgebogen. Das ist nötig, weil die dorsale Einstülpung kürzer ist als die ventrale (Abb. 8). Der häutige Bereich zwischen den beiden Verdickungen ist dehnbar und ermöglicht das Durchschlüpfen der Larve. Danach zieht sich die Öffnung wieder zusam-

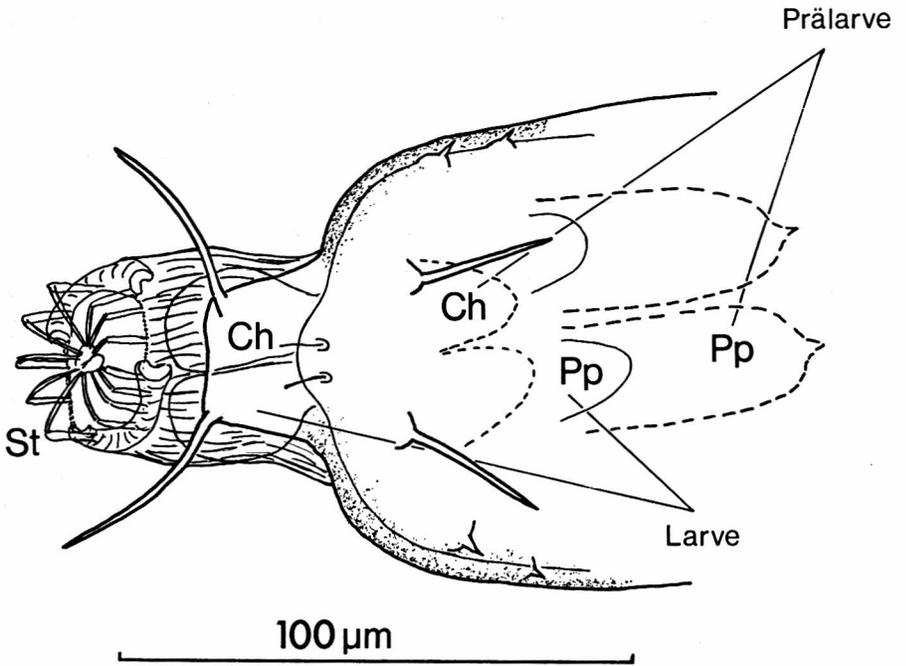


Abb. 9 *Rhagidia arenaria*: Ausgestülpter Öffnungsmechanismus.

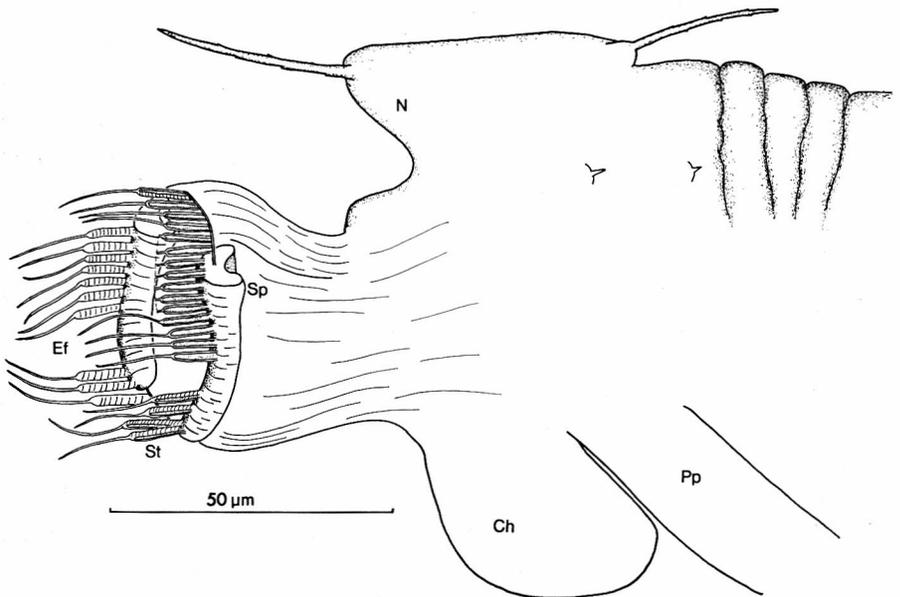


Abb. 10 *Rhagidia arenaria*: Prälarvenexuvie nach dem Schlüpfen der Larve.

men, und die hohlen Endfäden ragen als Verlängerung der Stränge bis zu einer Länge von 18 μm frei nach vorn.

Der gesamte Schlüpfvorgang zieht sich über 50 bis 60 Minuten hin. Da kein Riß an der Exuvie auftritt, kann man sie gut aus den Eischalen herauspräparieren und unbeschädigt einbetten. Insgesamt habe ich an dieser Prälarvenexuvie 60 Fortsätze gezählt, die ich aber einer besseren Übersicht wegen nicht alle abgebildet habe (Abb. 10).

In allen Extremitätenenden der Prälarve befinden sich die linsenförmigen, frei beweglichen Zellen. Selbst im hohlen Naso und im Schlüpfapparat sind sie anzutreffen. Anhand ihrer Bewegung konnte ich feststellen, daß die Prälarven noch 26 Stunden nach dem Einbetten im Faureschen Gemisch lebten. Ich hatte sie vorher kurz in Carnoy-Gemisch entfettet. Die Kutikula ist offensichtlich gegen chemische Einflüsse sehr widerstandsfähig.

b) *Rhagidia halophila*

Länge 350 μm , Höhe 180 μm , Breite 150 μm .

In Form und Farbe ähneln diese Prälarven denjenigen von *Rhagidia arenaria*. Auch ihre Kutikula ist im dorsalen Aspidosomabereich gekörnt und mit 10–12 deutlichen Querrillen versehen.

Die Pedipalpen sind proximal median verwachsen.

Die Beborstung ist bei dieser Art am stärksten reduziert. Die drei aktinochitinösen Borsten sind nach dem allgemeinen Schema angeordnet. Man findet das Paar 1 auf dem breit ansitzenden Naso; es mißt nur 8 μm und ist nach vorn gerichtet. Das Paar 2 ist kleiner und befindet sich lateral verschoben 30 μm hinter Borste 1. Es sitzt, wie zu erwarten, auf einem Sockel und ist nach hinten gerichtet. Borste 3 steht noch an der ursprünglichen Stelle, ist aber nur noch 2,5 μm groß und hat keinen Sockel mehr. Sie ist wie die beiden anderen Borsten hohl.

Besondere Beachtung verdient das Naso. Es überragt die Prälarve als hohle Vorstülpung in einer Breite von 25 μm . Seitlich am Naso sitzen Verlängerungen, deren häutige Ausläufer bis zur Höhe der Pedipalpen reichen (Abb. 11). Insgesamt entsteht dadurch eine Haube, die den Vorderabschnitt der Prälarve überdeckt.

Auch an dieser Prälarve ist ein komplizierter Öffnungsmechanismus festzustellen. Die lateral verlaufenden Falten sind stark gerafft und in einem kompakten, etwas vorstehenden Bündel angeordnet. Dieses schiebt sich in Chelicerenhöhe unter die häutigen Fortsätze des Naso und setzt sich in Wellen bis zum Öffnungsmechanismus fort (Abb. 12 a). Dorsal befindet sich bis zum oberen Ende der Spange nur eine einfache Einstülpung der Kutikula. In Abb. 12 a habe ich nur die linke Hälfte des Öffnungsmecha-

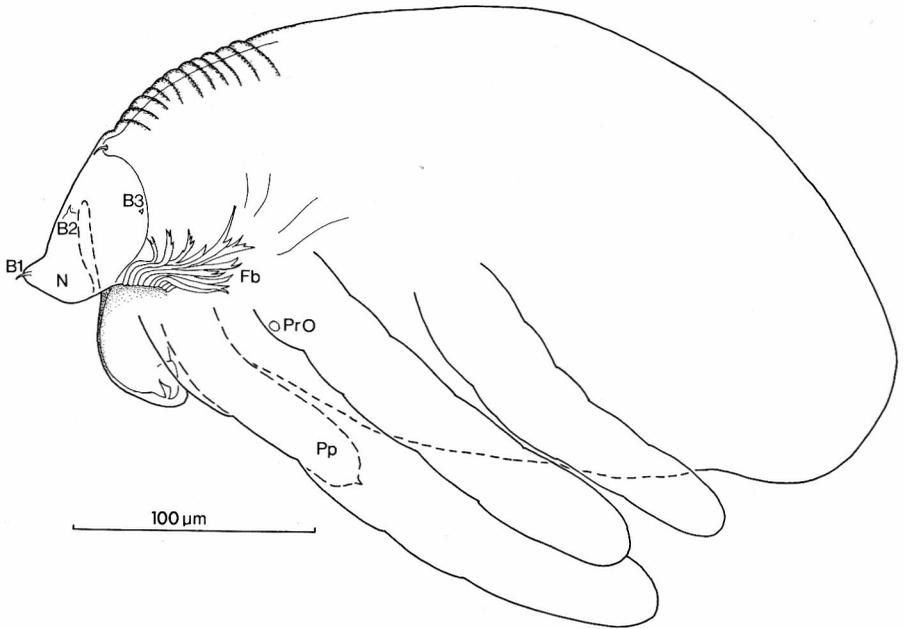


Abb. 11 *Rhagidia halophila*: Prälarve lateral.

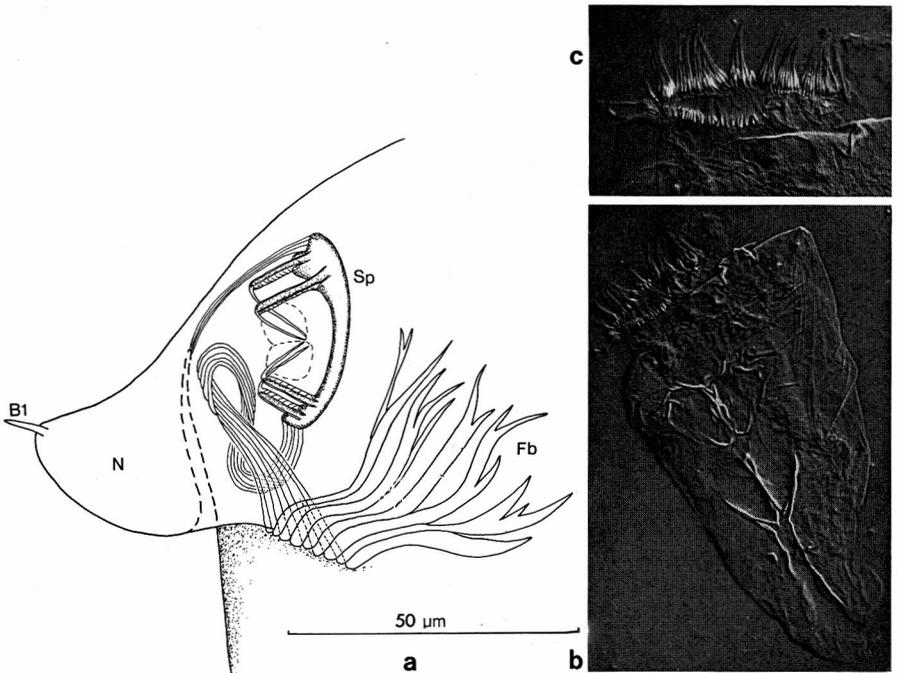


Abb. 12 *Rhagidia halophila*: a. schematische Darstellung des Öffnungsmechanismus, b. Prälarvenexuvie nach dem Schlüpfen der Larve 500 x, c. 1250 x, Interferenzkontrast.

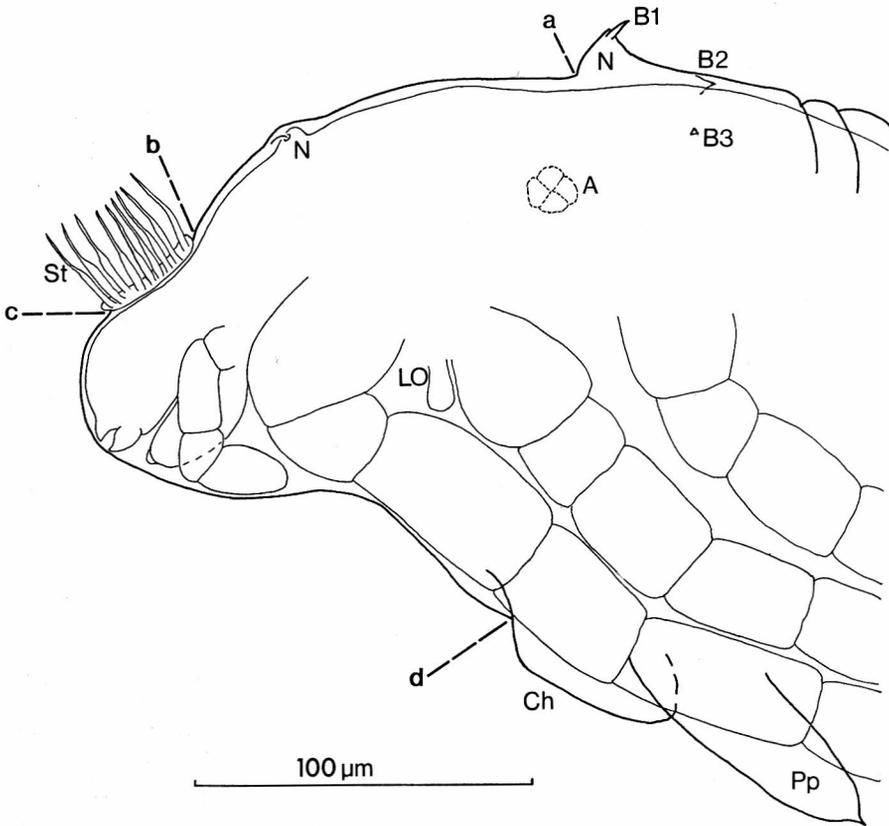


Abb. 13 *Rhagidia halophila*: Öffnungsmechanismus ausgestülpt, schematisch.

nismus dargestellt. Die im Interferenzkontrast-Mikroskop deutlich erscheinende Spange stellt das Verschmelzungsprodukt der Basen der nach vorn gerichteten Stäbe dar. Dorsal und ventral zwischen den Spangen liegen weitere Stäbe, allerdings ohne die verstärkte Basis und deren Verschmelzung. So kann hier eine erhebliche Dehnung beim Schlüpfen der Larve stattfinden. Die reusenartig angeordneten Stäbe gleichen in Form, Größe und Anzahl denen von *Rhagidia arenaria*. Sie werden durch ein zweilappiges, häutiges Gebilde zusammengehalten.

Der Schlüpfvorgang der Larve wird durch das Herausziehen und Vorstrecken der Cheliceren eingeleitet. Diesem Druck gibt der untere Teil des Naso nach. Es wird durch den vorgedrückten Öffnungsmechanismus umgeklappt. Danach kann dieser weit vorgeschoben werden, wobei sich die auf Abb. 12 a dargestellten Einstülpungen entfalten.

Kurz vor dem Schlüpfen kommt es zu dem auf Abb. 13 dargestellten Zustand. Die Larve hat sich jetzt so weit vorgearbeitet, daß der verdickte und deshalb nicht umgekrempelte Abschnitt des Prälarvennasos in

Augenhöhe liegt. Die Abbildungen 12 a und 13 habe ich nach aufgehellten Totalpräparaten gezeichnet. Die Strecken a–b und c–d betragen bei stärkster Dehnung der Exuvie 140–150 μm . Beim Schlüpfen der Larve entsteht kein Riß in der Prälarvenexuvie, an der der ausgestülpte Öffnungsmechanismus gut zu erkennen bleibt (Abb. 12 b).

In frisch geschlüpften Prälarven sind noch keine freien Exkrete vorhanden. Diese bilden sich erst nach ca. einem Tag. Sie sind dann über den ganzen Körper verteilt und liegen dicht unter der Kutikula. Zu diesem Zeitpunkt ist vom Augenfleck der sich entwickelnden Larve noch nichts zu sehen. Mit zunehmender Zahl an freien Exkreten wird allmählich auch der aus vier Feldern zusammengesetzte Augenfleck deutlicher. Zuerst erscheint unter der Epidermis lateral der Borste sc. ein gekörntes Feld, in dem später 2,5 μm große doppeltbrechende Kristalle erscheinen, die den freien Exkreten ähneln. Im weiteren Verlauf wird der gesamte Augenfleck damit ausgefüllt. Ob die Kristalle im Augenfleck mit den Exkreten homolog sind, kann z. Z. noch nicht entschieden werden.

3. Beschreibung einer Linopodiden-Prälarve

Länge 180 μm , Durchmesser 120 μm .

Die Linopodiden gehören wie die Rhagidien zur Überfamilie der Eupodoidea. Die untersuchte Prälarve ist eiförmig und milchig weiß. Aus der aufgeplatzten Eischale ragen nur die Borsten heraus, während die Extremitäten der Ventralseite anliegen und anad gerichtet sind. An der Dorsal-seite sind fünf lange Borsten zu erkennen (Abb. 14). Sie lassen sich in das für *Rhagidia* aufgestellte Schema einordnen. Die längste Borste (B 1) mit 60 μm sitzt auf dem aus 2 Höckern bestehenden Naso. Auch die Borsten B 2, B 3 und B 4 befinden sich auf dem Aspidosoma. Besondere Beachtung verdient die Borste B 5; sie ist voll ausgebildet (28 μm) und befindet sich auf dem Opisthosoma (Abb. 15).

Von einem Vorsprung unterhalb des Naso verläuft die laterofrontale Rinne leicht gekrümmt in der Nähe der Borste B 3, wo sie in Richtung des zweiten Beines umbiegt. Am gesamten Verlauf befinden sich kleine Fransen. Die distal zugespitzte Chelicere trägt proximal einen Höcker, der bei dorsaler Betrachtung die Prälarve überragt (Abb. 15). Am ersten der ungliederten Beine befindet sich ein Fransensaum, der dem von *Rhagidia longisensilla* ähnelt. Die Kutikula ist unstrukturiert. In der Prälarve ist das dorsomediane Exkretionsorgan mit Exkreten angefüllt. Die Borste p. re. findet bei diesem Typ der Beborstung keinen Platz (s. u.).

Da Prälarven sich im Laufe einer regressiven Evolution aus freilebenden Formen entwickelt haben, sind die Prälarven mit einer relativ vollständigen Beborstung und auch sonst wenig Reduktionserscheinungen als ur-

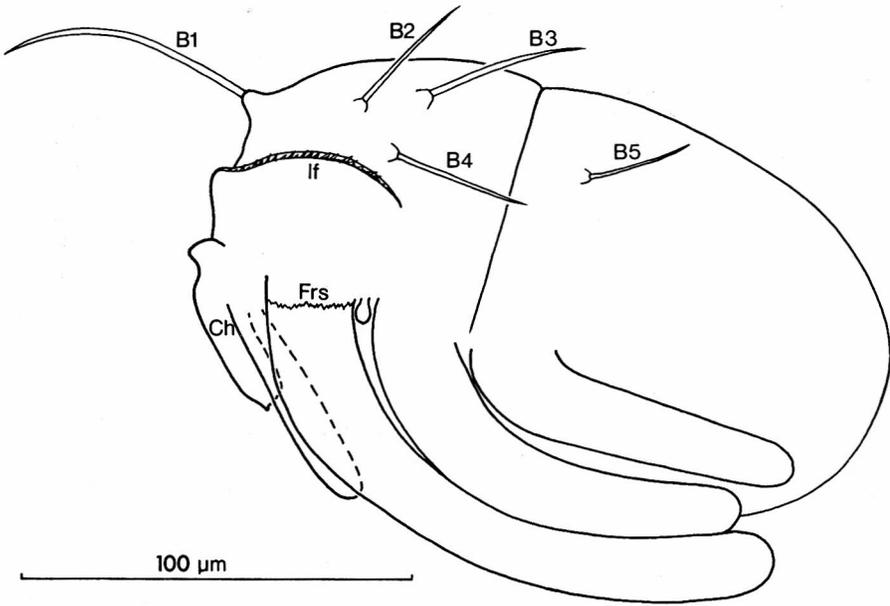


Abb. 14 *Linopodes* sp.: Prälarve lateral.

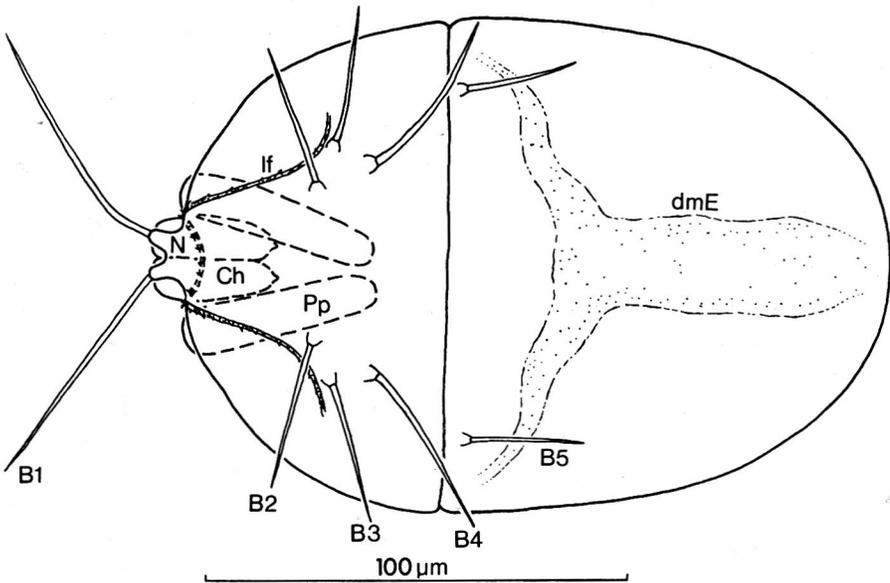


Abb. 15 *Linopodes* sp.: Prälarve dorsal.

sprünglicher anzusehen als die Prälarven, bei denen die Beborstung bis auf einen kleinen Dorn reduziert ist. Die Linopodiden-Prälarve ist somit innerhalb der Prostigmata die bisher ursprünglichste. Sie hat mit fünf langen Borsten einen vergleichbar geringen Reduktionsgrad wie *Lordalycus peraltus* innerhalb der Endeostigmata, die GRANDJEAN (1938 a) für die primitivste hält.

4. Vergleich der Prälarven

Für die oben beschriebenen *Rhagidia*-Prälarven lassen sich einige gemeinsame Merkmale feststellen. Alle Prälarven sprengen die sie umgebende Eihülle durch einen Längsriß, der vom Naso dorso-caudad bis zur d.a.s.-Linie läuft (GRANDJEAN 1969) und ventro-caudad bis zur Genitalregion reicht. Alle Extremitäten und das Infracapitulum sind der Ventralseite angelegt, so daß die Eiform bewahrt bleibt. Die Prälarven liegen völlig regungslos in den beiden Schalenhälften.

Für die Beborstung der *Rhagidia*-Prälarven läßt sich ein Schema erstellen, das für alle Arten anzuwenden ist. Ich habe die Borsten von vorn nach hinten mit B 1–B 5 durchnummeriert. Dabei ergeben sich für die einzelnen Paare ganz bestimmte Lagebeziehungen:

Borste 1 steht auf dem Prälarvennaso und ist nach vorn gerichtet.

Borste 2 steht durchschnittlich 30 µm hinter Borste 1 und zeigt nach hinten.

Borste 3 liegt bei der latero-frontalen Rinne, ist lateral verschoben und steht je nach Art nach vorn oder hinten.

Borste 4 liegt weiter hinten, etwa im selben Abstand zur Medianen wie Borste 3; die Ausrichtung ist nicht festgelegt.

Die Borsten 1–4 befinden sich alle auf dem Aspidosoma.

Borste 5 liegt auf dem Opisthosoma dicht bei der Borste e. h. der sich entwickelnden Larve.

Aufgrund meiner Untersuchungen (morphologische Analyse, Zuchtversuche) ist es möglich, an verschiedenen Arten der Gattung *Rhagidia* die Regression der Beborstung schrittweise nachzuweisen. Es läßt sich eine fortlaufende morphologische Reihe aufstellen, nach der möglicherweise die Reduktion der Beborstung stattgefunden hat.

Die ursprünglichste Prälarve hat *Rhagidia longisensilla* (Abb. 1 u. 2) mit 4 langen Borsten und einem kleinen Dorn auf dem Opisthosoma. Dieser kleine Dorn wird bei *Rhagidia pratensis* so weit reduziert (Abb. 3 u. 4), daß er nur noch ganz schwach angedeutet und an der Exuvie nicht wiederzufinden ist. Die Regression schreitet bei der Beborstung von hinten nach vorn fort. Bei *Rhagidia pratensis* ist außerdem Borste 4 zu einem ausgezackten Dorn verkleinert.

Die nächste Stufe nimmt *Rhagidia* sp. A. ein (Abb. 5). Auf dem Opisthosoma ist Borste 5 völlig verschwunden. Ferner zeigen die Borsten 2, 3 und 4 eine Verkürzung und Zackenbildung. Die Prälarve von *Rhagidia mucronata* hat nur noch 3 ausgebildete Borsten und einen kleinen, schwach kutikularisierten Dorn auf dem Platz von Borste 4 (Abb. 6a). Durch zusätzliche Verkleinerung der Borste 3 gelangt man zu dem bei *Rhagidia arenaria* verwirklichten Regressionsgrad (Abb. 7).

Den Schluß in der Prälarvenreihe bildet *Rhagidia halophila* mit nur noch einer stark reduzierten Borste. Das Paar 2 ist zu einem Dorn umgewandelt, und von Borste 3 findet man nur noch einen winzigen Zacken.

Bezieht man die oben beschriebene Prälarve von *Linopodes* sp. mit in den Vergleich ein, so findet man bei den Prälarven innerhalb der Eupodoidea eine Abstufung von 5 langen Borsten bis zu 3 stark reduzierten Borsten.

In Abb. 5 habe ich die Beborstung der schlüpfenden Larve eingezeichnet. Es ergibt sich dabei folgende Gegenüberstellung:

Prälarve	Larve
B 1	i. v.
B 2	tr.
B 3	e. v.
B 4	sc.

Auf dieser Zeichnung ist sogar die Reihenfolge der Larvenborsten bewahrt geblieben. Bei einigen Arten (STRANDTMANN 1971) ist die Borste e. v. weiter vorgerückt und liegt dann vor den Trichobothrien. Diese Anordnung ist auch schon bei der Prälarve von *Rhagidia mucronata* anzutreffen.

Aufgrund dieser Tatsachen halte ich die Borsten der Prälarven mit denen der Larve für homolog.

Bei den Prälarven von *Rhagidia longisensilla* und *Rhagidia pratensis* befindet sich auf dem Opisthosoma die zu einem kleinen Dorn reduzierte Borste 5. Bei den folgenden Stasen steht hier die Borste e. h. Sie ist bei allen Arten die kräftigste, und man kann sich leicht vorstellen, daß sie bei diesen beiden Arten im Laufe der von hinten nach vorn fortschreitenden Regression als letzte auf dem Opisthosoma der Prälarven erhalten bleibt.

In der Gattung *Rhagidia* konnte bei der Beborstung eine Abstufung von recht ursprünglichen Prälarven bis zu weit reduzierten gefunden werden. Es sollen nun die bisher bekannten Trombidiformes-Prälarven mit in den Vergleich einbezogen werden. Da gibt es einerseits die ursprüngliche Prälarve von *Lordalycus peraltus* und *Linopodes* sp. mit 5 Paar Borsten und andererseits die Prälarven mit der Borste p. re. (*Allothrombium fuliginosum*, HIRST 1926; *Campylothrombium barbarum*, ROBAUX 1970).

Zur Definition der Borste p. re. diente bisher nur das Aussehen, nicht

Tabelle 1

Die Lage der Borste p. re. verschiedener Prälarven und die Beborstung bei *Rhagidia* im Verhalten zu den Prälarvenbeinen.

	in Höhe von				
	Borste 1	Borste 2	Bein I Borste 3	Bein II Borste 4	Bein III Borste 5
<i>Lordalycus peraltus</i> (GRANDJEAN 1938 a)					
<i>Linopodes sp.</i> (EHRNSBERGER 1974)					
<i>Rhagidia longisensilla</i> (EHRNSBERGER 1973)					
<i>Rhagidia pratensis</i> (EHRNSBERGER 1973)					
<i>Rhagidia sp. A.</i> (EHRNSBERGER 1973)					
<i>Rhagidia mucronata</i> (EHRNSBERGER 1973)					
<i>Rhagidia arenaria</i> (EHRNSBERGER 1973)					
<i>Rhagidia halophila</i> (EHRNSBERGER 1973)					
<i>Anystis sp.</i> GRANDJEAN 1938 b)					
<i>Allothrombium fuliginosum</i> (HIRST 1926)					
<i>Campylothrombium barbarum</i> (ROBAUX 1970)					
Bdelliden (ALBERTI 1974)					
<i>Microcaeculus delamarei</i> (COINEAU 1971)					
<i>Balaustium florale</i> (GRANDJEAN 1956)					

aber seine Lage. Es handelt sich um eine reduzierte, aktinopilinöse Borste, die bei einigen Arten auf einem Sockel steht.

In Tabelle 1 wird die Beborstung bei *Rhagidia* dargestellt und mit der Borste p. re. anderer Prälarven, deren Lage ich den jeweiligen Zeichnungen der Autoren entnehmen konnte, verglichen.

Aus der Tabelle geht hervor, daß die Borste p. re. bei den bisher beschriebenen Trombidiformes-Prälarven an unterschiedlichen Stellen liegt oder ganz fehlt. Für die Familie der Rhagidiiden gilt, daß die Regression der Borsten von hinten nach vorn verläuft. Weil die einzelnen Borsten nicht homolog sind, erscheint es mir nicht gerechtfertigt, die Bezeichnung p. re. zu benutzen.

GRANDJEAN (1938 a) erwähnt bei der Prälarve von *Lordalycus peraltus* nur 5 Paare dorsaler Borsten, deren Lage er nicht determiniert. Es fällt aber sofort an seiner Zeichnung auf, daß die hintere Borste auf dem Opisthosoma steht. Man erkennt es am Verlauf der séjugalen Linie (GRANDJEAN 1969) zwischen dem zweiten und dritten Bein.

Die Prälarven der Gattung *Rhagidia* lassen sich in 2 Gruppen einteilen. Zur ersten Gruppe gehören die Arten *Rhagidia longisensilla*, *Rhagidia pratensis*, *Rhagidia sp. A.* und *Rhagidia mucronata*. Bei ihnen befindet sich das Larven naso im Prälarven naso. Von dort läuft die Rinne lf zur 3. Borste und stellt eine präformierte Reißnaht der Prälarvenexuvie dar. Die Gruppe II mit *Rhagidia arenaria* und *Rhagidia halophila* besitzt keine latero-frontale Rinne mehr, sondern einen komplizierten Öffnungsmechanismus. Dieser füllt das Vorderende der Prälarven aus, so daß das Larven naso innerhalb der Exuvie nach hinten rückt.

In der Gruppe I unterliegt die latero-frontale Rinne einer Regression. Den Anfang dieser Reihe bildet wieder *Rhagidia longisensilla*. In Tabelle 2 ist die Länge der Rinne lf im Verhältnis zur Gesamtkörperlänge dargestellt.



normal entwickelte Borste



verkleinerte Borste



kleine, reduzierte Borste



kleine, reduzierte Borste ohne Sockel

Tabelle 2

	Länge der Rinne lf (μm)	Länge der Prälarve (μm)	Länge der Rinne i. %	Faltenbildung	obere Reißnaht (μm)	untere Reißnaht (μm)	Verhältnis ob. : unt. Reißnaht
<i>R. longisensilla</i>	45	210	21,6	wenig	50	75	1 : 1,5
<i>R. sp. A.</i>	55	300	18,3	mehr	60	110	1 : 2
<i>R. pratensis</i>	45	270	16,6	F-Bündel	55	155	1 : 3
<i>R. mucronata</i>	25	200	12,5	Wulst			

Ausbildung der laterofrontalen Rinne

Unterhalb der latero-frontalen Rinne liegen bei *Rhagidia longisensilla* (Abb. 1) einige und bei *Rhagidia sp. A.* mehrere Falten. Bei *Rhagidia pratensis* ist ein stark gerafftes Bündel von Falten vorhanden (Abb. 3), das sich sogar gegen die Umgebung abhebt. Diese fortschreitende Differenzierung läuft parallel zur Verkürzung der latero-frontalen Rinne. Beim Aufreißen der Exuvie dehnen sich die Falten und erleichtern der Larve das Schlüpfen. Auf den Abbildungen 2, 4 und 5 ist dieser Vorgang dargestellt. Aus Tabelle 2 ersieht man, daß bei fortschreitender Faltenbildung die untere Reißnaht das 1,5- bis 3fache der oberen Reißnaht erreichen kann.

Die Prälarven der Gruppe II (*Rhagidia arenaria*, *Rhagidia halophila*) sind aufgrund ihres komplizierten Öffnungsmechanismus als stärker abgeleitet anzusehen, zumal auch die Regression der Beborstung bei ihnen fortschreitet.

Es ist m. E. möglich, den Öffnungsmechanismus der Gruppe II rein funktionell aus demjenigen der Gruppe I abzuleiten, wobei von der *Rhagidia mucronata*-Prälarve auszugehen ist. Für die zu postulierende Umwandlung sind folgende Schritte notwendig:

1. Die zahnchentragende Verdickung unter der latero-frontalen Rinne senkt sich ein;
2. sie wird nach innen gestülpt;
3. die Zähnchen vergrößern sich;
4. ihre Enden werden nach innen umgeschlagen und zusammengehalten.

Die Einsenkung der Verdickung bedingt die Umwandlung eines höckerförmigen in ein überhängendes, dreieckiges Naso.

Bei den ursprünglichen Prälarven wurde ein Fransensaum an allen Extremitäten (*Rhagidia longisensilla*) oder nur am ersten Bein (*Linopodes sp.*) festgestellt, der bei den übrigen Prälarven nicht vorhanden ist.

5. Diskussion

Bei den untersuchten *Rhagidia*-Prälarven konnte an der Beborstung eine von hinten nach vorn fortschreitende Regression nachgewiesen werden. Während bei den bisher bekanntgewordenen Trombidiformes-Prälarven keine bestimmte Lagebeziehung der Beborstung angegeben wurde, konnte für die Gattung *Rhagidia* ein Schema aufgestellt werden, in das sich alle beschriebenen Arten einfügen lassen. Dadurch wurde es möglich, die Beborstung der Prälarve mit der der folgenden Stasen zu homologisieren.

GRANDJEAN (1938 a) sagt, daß die 10 hohlen Borsten der Prälarve von *Lordalycus peraltus* bei der Larve verschwunden sind. Er findet keine Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Stasen. Da die Prälarve sich durch Reduktion aus einer ursprünglich frei lebenden Stase entwickelt hat, muß sie im Laufe ihrer Phylogenie eine Regressionsreihe durchlaufen haben. Dabei ist es unwahrscheinlich, daß die ursprüngliche Beborstung des Aspidosomas sich zurückentwickelt hat, eine andere Beborstung an ihre Stelle getreten ist und schrittweise reduziert wird. Dieser Vorgang wäre aber nötig gewesen, wenn die Prälarvenborsten und die Borsten der anderen Stasen nicht homolog sein sollen.

Die latero-frontale Rinne ist für einige Prostigmaten-Prälarven als präformierte Reißnaht beschrieben worden. Sie kann wie bei *Spinibdella* (ALBERTI 1974) nur noch sehr fein ausgebildet oder wie bei *Campylothrombium barbarum* (ROBAUX 1970) und *Neomolgus* (ALBERTI 1974) zurückgebildet sein. In der Gattung *Rhagidia* findet bei den Prälarven der Gruppe I eine Komprimierung der latero-frontalen Rinne statt. Gleichzeitig entsteht ein Faltenbündel und eine Vergrößerung der flankierenden Fransen, die auf einer Kutikularverdickung stehen.

Die Prälarven der Gruppe II besitzen statt der latero-frontalen Rinne einen komplizierten Öffnungsmechanismus. Wenn auch dieser Öffnungsmechanismus sich gedanklich durch 4 Umwandlungsschritte von der latero-frontalen Rinne ableiten läßt, so darf nicht übersehen werden, daß dennoch ein erheblicher Unterschied besteht. Es entsteht daher die Frage, inwieweit die Gattung *Rhagidia* eine einheitliche Gruppe ist.

Die Vertreter der Gruppe II unterscheiden sich von denen der ersten Gruppe durch folgende Merkmale:

1. Sie sind orange bis rötlich gefärbt.
2. Sie leben nicht in der Laubstreu. (*R. arenaria* kommt auf Dünensand vor, *R. halophila* lebt im Eulitoral.)
3. An den Krallen befinden sich kleine Nebenkralen.
4. Die Eier sind am oralen Pol zugespitzt.

Für das Aufplatzen der Eischale macht GRANDJEAN (1938 a) bei *Lordalycus peraltus* die fünf langen Borsten und ROBAUX bei *Campylothrom-*

bium barbarum den „Zahn p. re.“ verantwortlich. Nach meinen Untersuchungen sind die Prälarven bei *Rhagidia* zu keiner Bewegung fähig, und es ist anzunehmen, daß das Aufplatzen durch zunehmenden Innendruck ausgelöst wird.

Die Borste p. re. ist bei den einzelnen Prälarven nicht homolog. Sie fehlt sogar bei den Prälarven von *Lordalycus peraltus* und *Linopodes sp.* Andererseits ist sie auch nicht bei der stark reduzierten Prälarve von *Balaustium florale* (GRANDJEAN 1956) vorhanden, so daß die Borste p. re. wohl kaum als Zahn zum Sprengen der Eischale angesehen werden kann.

II. Larven

1. Beschreibung der *Rhagidia*-Larven

Von den Rhagidiiden sind erst zwei Larvenbeschreibungen bekannt. WILLMANN (1936b) gibt eine kurze Beschreibung einer nicht bestimm- baren *Rhagidia*-Larve. GRANDJEAN (1945) diskutiert die Regression der Cheliceren, ohne auf weitere morphologische und bionomische Einzelheiten einzugehen.

Die *Rhagidia*-Larven lassen sich nicht im Freiland fangen (wegen der kurzen Lebensdauer und der trägen Fortbewegungsweise), sondern müssen im Labor gezüchtet werden. Sie gleichen in Form und Aussehen den höheren Stasen (Abb. 16) und weisen die typischen Larvalmerkmale auf:

Larvalorgan,

Fehlen der Genitalklappen,

geringere Anzahl von Borsten und *Rhagidia*-Organen,

3 Beinpaare.

Die Lebensweise ist bei den 6 näher untersuchten Arten gleich. Das Schlüpfen der Larve aus der Prälarvenexuvie dauert je nach Art unterschiedlich lang. Die Lokomotion der Larven ist im Vergleich zu den anderen mobilen Stasen ausgesprochen träge.

Die *Rhagidia*-Larven suchen Nischen oder Gruben am Boden des Zuchtgefäßes auf und beginnen dort, sich nach 1–2 Tagen einzuspinnen. Die Gespinste sind sehr dicht und werden den örtlichen Gegebenheiten angepaßt. Der Spinnvorgang verläuft wie bei den anderen Stasen, indem die Larve die Spitze des Infracapitulums gegen das Substrat drückt. Beim Ausziehen des Spinnfadens geht die Larve rückwärts und stemmt sich stark gegen den Untergrund. Der Spinnvorgang entspricht dem von SCHUSTER (1972) bei Tydeiden beobachteten Verhalten. Der Netzbau erfolgt von außen nach innen. Wird die Larve gestört, so läuft sie weiter und fertigt ein neues Gespinst an.

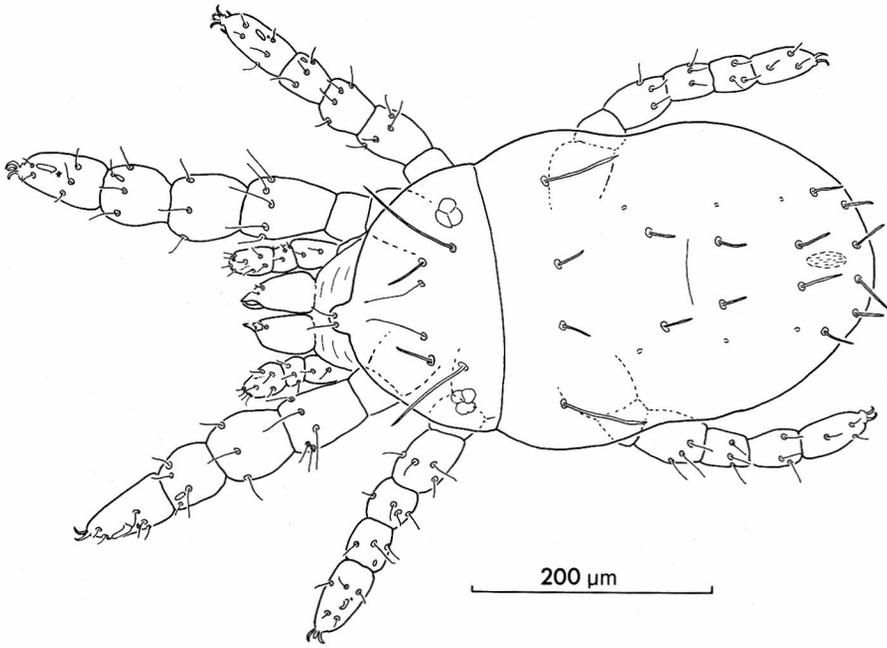


Abb. 16 *Rhagidia* sp. A.: a Larve dorsal.



16b Doppelbrechung an der Larvenchelicere 500 x.

Alle untersuchten *Rhagidia*-Larven sind Elattostasen: Sie nehmen *keine* Nahrung auf.

Ich habe alle Larven ohne Futter im Zuchtgefäß aufgezogen; trotzdem war eine völlig normale Entwicklung festzustellen. Es sollen deshalb die Mundwerkzeuge besonders betrachtet werden. Abb. 17 gibt die Cheliceren des Weibchens und der Larve von *Rhagidia pratensis* und Abb. 18 von *Rhagidia sp. A.* wieder. Es fällt besonders die plumpe Gestalt der Larvenchelicere auf. Ich habe für *Rhagidia pratensis* bei allen mobilen Stasen die Chelicere und den Digitus mobilis gemessen und ins Verhältnis zur Idiosomalänge gesetzt.

Tabelle 3

	Länge der Cheliceren (μm)	Länge des Dig. mobilis (μm)	Länge des Idiosomas (μm)	Chelicere zu Idiosoma in %	Dig. mobilis zu Idiosoma in %
Larve	53	19	380	13	5
	47	19	304	15	6
Nymphe I	92	47	360	25	13
	92	48	360	25	13
Nymphe II	130	65	520	25	12
	123	61	520	24	12
Nymphe III	173	86	680	25	14
	165	76	625	26	12
Adultus a	240	125	810	29	15
b	240	122	955	25	13
c	240	122	990	24	12

Ausbildung der Chelicere bei verschiedenen Stasen

Adultus a = ohne Eier

 b = mit einem Ei

 c = mit vielen Eiern

Aus Tabelle 3 geht hervor, daß von der Nymphe I bis zum adulten Weibchen in den einzelnen Stasen die Chelicerenlänge mit etwa 25% der Idiosomalänge konstant ist. Da der Digitus mobilis etwa halb so lang ist wie die Chelicere, ergibt sich für ihn ein Anteil von etwa 12%.

Bei der Larve liegen die Verhältnisse anders. Die Chelicere ist mit etwa 14% wesentlich kleiner. Der Digitus mobilis ist auch im Verhältnis zur Chelicere kürzer als bei den anderen Stasen und erreicht nur 5-6% der Idiosomalänge. Die Larven mit den reduzierten Cheliceren können keine Beute mehr überwältigen. Somit ergibt sich zwischen dem Bau der Cheliceren und dem Verhalten der Larve eine deutliche Korrelation.

Obwohl die Cheliceren stark reduziert sind, lassen sich die artspezifischen Merkmale z. B. bei *Rhagidia pratensis* am Digitus mobilis er-

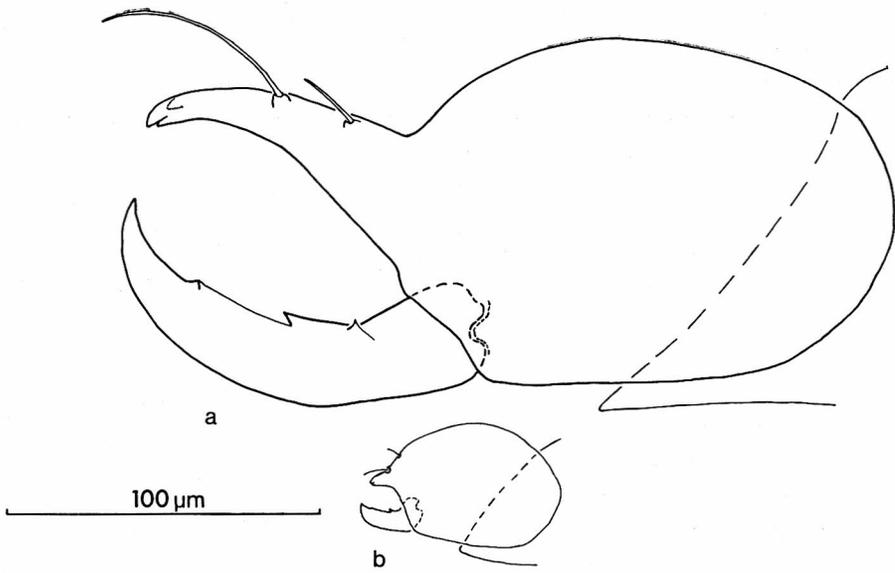


Abb. 17 *Rhagidia pratensis*: a Chelicere des Adultus, b Chelicere der Larve.

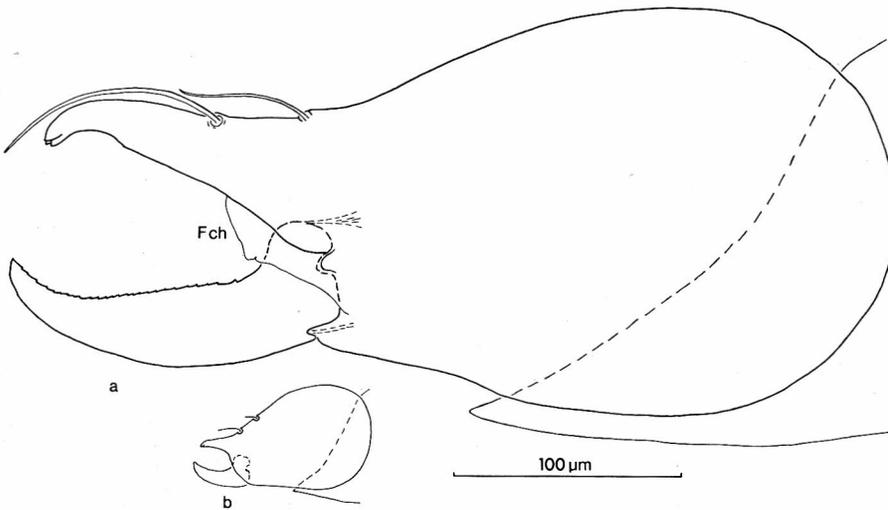


Abb. 18 *Rhagidia* sp. A.: a Chelicere des Adultus, b Chelicere der Larve.

kennen. Man findet dort den proximalen Zahn und die davor liegende dünne Schneide.

WILLMANN (1936b) beschreibt an den Cheliceren der Larve nur eine Borste. Bei den bisher beschriebenen Rhagidien haben nur zwei Arten, nämlich *Rhagidia longisensilla* und *Rhagidia uniseta* jeweils eine Borste auf dem Digitus fixus. WILLMANN hält die Larve für *Rhagidia mordax*. Ich nehme an, daß er eine Borste übersehen hat, da die Larven sich in diesem Merkmal nicht von den nächsten Stasen unterscheiden.

Die Cheliceren enthalten Aktinochitin (Abb. 16b). Dies wird im polarisierten Licht besonders an den distalen Enden des Digitus mobilis und fixus deutlich.

WILLMANN (1936b) meint, in der Larve Fettkügelchen gesehen zu haben. Es handelt sich dabei aber um Dottertröpfchen, die im Opisthosoma liegen und als Nahrungsreservoir noch aus dem Ei stammen. Dadurch wird verständlich, daß die Larve keine Nahrung aufzunehmen braucht. Auf Schnittserien durch die Prälarven und Larven findet man den Mitteldarm und die vier Caecen mit Dottertröpfchen gefüllt.

Die von der Prälarve gebildeten Exkrete werden auch von der Larve nicht abgegeben, so daß man bei allen Larven einen Exkretstrang findet. Während des Ruhestadiums vergrößert er sich weiter und wird erst von der geschlüpften Nymphe I abgegeben.

Die Larve verharrt 3–4 Tage im Gespinst. Nach der Hälfte der Zeit bildet sich lateral am Opisthosoma das 4. Beinpaar heraus. Als Anlage ist es schon in der Prälarve und Larve vorhanden, tritt aber erst während des Ruhestadiums als deutliche Vorwölbung hervor. Die geschlüpfte Nymphe I bleibt erst einige Stunden in ihrem Gespinst und zerreißt dann mit den Cheliceren einzelne Fäden, um sich zu befreien.

2. Diskussion

Die *Rhagidia*-Larven zeigen starke Reduktionserscheinungen. Sie nehmen keine Nahrung auf, geben keine Exkrete ab und treten schon nach 1–2 Tagen in das Ruhestadium ein. Von ihrem ursprünglichen Verhaltensinventar ist nur noch das Einspinnen übriggeblieben. GRANDJEAN (1945) meint, daß die Rhagidiiden im Begriff sind, die mobile larvale Stase zu unterdrücken und diese in eine Calyptostase zu überführen. Bei seinen Untersuchungen findet GRANDJEAN kein Aktinochitin in den Cheliceren. In seiner Arbeit von 1935 stellt er generell die Hypothese auf, daß die distalen Enden der Cheliceren, nämlich der Digitus fixus und der Digitus mobilis, aus hypertrophierten und spezialisierten Borsten entstanden sind. Bei den Aktinotrichida sind die Borsten aufgrund des Aktinochitins doppeltbrechend. Die Cheliceren zeigen an den distalen Enden dasselbe Phänomen. Da nach GRANDJEAN die Cheliceren der

Rhagidia-Larven aber kein Aktinochitin enthalten, können die „Schneiden“ der Larvencheliceren nach dem Verlust der beiden hypertrophierten Borsten nur noch den proximalen Abschnitten der normalen Cheliceren entsprechen.

GRANDJEAN sagt in seinen Überlegungen zur Herausbildung einer Calyptostase, daß zuerst die wichtigsten Organe reduziert werden, wie z. B. die Sensillen. Mit dieser Theorie gelingt es ihm, das Vorhandensein der beiden Borsten auf dem *Digitus fixus* zu erklären. Sie sind zur Ernährung nicht so wichtig wie die beiden hypertrophierten Borsten, die als Werkzeuge fundamentale Bedeutung für den Beutefang haben und deshalb eher als die gewöhnlichen Borsten reduziert werden.

Im Gegensatz zu GRANDJEAN konnte ich bei *Rhagidia* im polarisierten Licht an den Larvencheliceren eine deutliche Doppelbrechung feststellen und somit dort Aktinochitin nachweisen. Die Regression beschränkt sich also nur auf die Verkleinerung der Cheliceren.

Die Stärke der Doppelbrechung eines Mediums ist direkt proportional seiner Konzentration und Schichtdicke. Deshalb kann man erwarten, daß bei einer reduzierten Chelicere die Doppelbrechung von Art zu Art je nach dem Reduktionsgrad unterschiedlich stark in Erscheinung tritt. Ich konnte die Doppelbrechung bei den sechs durchgezüchteten Arten nachweisen (*Rhagidia longisensilla*, *Rhagidia* sp. A., *Rhagidia pratensis*, *Rhagidia mucronata*, *Rhagidia arenaria*, *Rhagidia halophila*). Besonders deutlich tritt sie bei *Rhagidia* sp. A. hervor.

Eine Regression der Larve zur Elattostase ist auch noch von anderen Milben bekannt. GRANDJEAN (1942) beschreibt bei den Labidostomiden eine Larve mit reduzierten Cheliceren, die keine Nahrung mehr aufnimmt. COSTA (1966) berichtet von einer *Hypoapsis*-Larve (*Mesostigmata*), die nur einen Tag alt wird und nicht mehr frißt.

In seinen Überlegungen zur Klassifikation der „Prostigmata“ stellt VAN DER HAMMEN (1968) vier Gruppen auf. Als wichtigste Kriterien dienen ihm dafür:

Die Ausgestaltung des Podocephalischen Kanals,
die Anzahl der aktiven Stasen und Calyptostasen oder Elattostasen,
die Anzahl der postlarvalen Segmente.

Bei der Aufstellung der vier Gruppen konnte VAN DER HAMMEN nur die bis dahin bekannten Ergebnisse über die „Prostigmata“ verwenden. *Rhagidia* läßt sich nicht in eine der Gruppen einordnen, da sie Merkmale aus mehreren Gruppen auf sich vereinigt. Der Podocephalische Kanal liegt an der Oberfläche und besteht aus einer überdachten Rinne. In diesem Merkmal stimmt *Rhagidia* mit den Vertretern der zweiten Gruppe, den Bdelliden, Thyeiden, Caeculiden, Anystiden und den Vertretern der dritten Gruppe, den Raphignathiden, Tetranychiden und Cheyletiden überein.

Die *Rhagidia*-Larve ist eine Elattostase. Eine solche Stase ist nur in der vierten Gruppe vertreten, die von den Labidostomiden gebildet wird. Der Podocephalische Kanal von *Rhagidia* ist aber völlig anders ausgebildet als der der Labidostomiden, bei denen er im Inneren verläuft. Da die Rhagidien Merkmale unterschiedlicher Gruppen besitzen, kann die von VAN DER HAMMEN aufgestellte Klassifikation der „Prostigmata“ in vier Gruppen nur als vorläufiger Versuch angesehen werden und bedarf unter Einbeziehung der Eupodoidea einer Erweiterung.

Abkürzungen in den Abbildungen

A	Augenfleck	i. v.	internal vertical seta
B	Borste	Inf	Infracapitulum
Ch	Chelicere	If	latero-frontale Rinne
dmE	dorso-medianes Exkretionsgefäß	La	Labrum
Do	Dotter	LO	Larvalorgan
e. h.	external humeral seta	N	Naso
E	Exuvie	Pp	Pedipalpus
Ef	Endfaden	PrH	Prälarvenkutikula
e. v.	external vertical seta	PrO	Prälarvalorgan
Ex	Exkrete	Rn	Reißnaht
Exb	Exkretballen	sc.	scapular seta
F	Falten	séj.	séjugale Linie
Fb	Faltenbündel	Sp	Spange
Fch	Falte an der Chelicere	St	Strang
Frs	Fransensaum	tr.	Trichobothrium
fr. Z.	freie Zelle	W	Wulst
		Z	Zähnenchen

Literatur

- ALBERTI, G. (1974): Prälarven und Phylogenie der Schnabelmilben (Bdellidae, Trombidiformes). – Z. f. zool. Syst. Evol.-forschung. (im Druck)
- COINEAU, Y. (1971): Éléments pour une Monographie Morphologique, Ecologique et Biologique des Caeculidae (Acariens). – Thèse de Doctorat d'état Es-Sciences Naturelles, Paris, 519 S., 138 Abb.
- COSTA, M. (1966): The biology and development of *Hypoaspis (Pneumolaelaps) hyatti* (Acari Mesostigmata). – J. Zool. Lond. **148**, 191–200.
- EHRNSBERGER, R. (1973): Morphologie, Ökologie und Ethologie bodenbewohnender Milben (Fam. Rhagidiidae) – Dissertation, 142 S., 111 Abb., Kiel, unveröffentlicht.

- GRANDJEAN, F. (1938 a): Description d'une nouvelle prélarve et remarques sur la bouche des Acariens. – Bull. Soc. Zool. de France Paris. **63**, 1, 58–68.
- (1938 b): Observations sur les Acariens (4. sér.). – Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris. 2 sér., **10**, 1, 64–71.
- (1940): Obs. sur les Oribatides. Au sujet des Prélarves. – Bulletin du Muséum 2^e s., t. XII no **6**, 332–339.
- (1942): Observations sur les Labidostommidae (3^e série). – Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (2), **14**, 319–326 u. 414–418.
- (1945): Observations sur les Acariens. – Bulletin du Muséum 2^e série, **17** (5), 399–406.
- (1956): Les stases du développement ontogénique chez *Balaustium florale* (Acarien, Erythroïde) I^{re} partie. – Ann. Soc. Ent. France, **125**, 135–152.
- (1957): L'évolution selon l'âge. – Arch. Sci. Phys. nat. Genève, **10** (4), 477–526.
- (1958): Au sujet du naso et de son oeil infère chez les Oribates et les Endeostigmata (Acariens). – Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris. 2. sér., **30**, 5, 427–435.
- (1969): Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en soma. – Acarologia **11**, 796–827.
- HAMMEN, L., VAN DER (1968): Introduction Générale à la Classification, la Terminologie, Morphologie, l'Ontogénèse et l'Evolution des Acariens. – Acarologia t. **X**, 401–412.
- HIRST, S. (1926): Note on the development of *Allothrombium fuliginosum* Herm.-J. R. Micr. Soc. **46**, 274–276.
- ROBAUX, P. (1970): La prélarve de *Campylothrombium barbarum* LUCAS (Acari-Thrombidiidae). – Acarologia **12**, 131–135.
- SCHALLER, F. (1962): Die Unterwelt des Tierreichs. – Springer Verlag, Berlin. 126 S.
- SCHUSTER, R. (1972): Spinnvermögen bei Tydeiden (Milben). – Die Naturwissenschaften **59**, H. 6, 275.
- STRANDTMANN, R. W. (1971): The Eupodid Mites of Alaska (Acarina, Prostigmata). – Pacific Insects **13** (1), 75–118.
- THOR, S., und WILLMANN, C. (1941): Rhagidiidae. – Das Tierreich **71** a, 91–126.
- WILLMANN, C. (1936 a): Die Gattung *Rhagidia* (Rhagidiidae, Acari). – Zool. Anz. **116**, 289–303.
- (1936 b): Neue Acari aus Schlesiens Wiesenboden. – Zool. Anz. **113** (H 11/12), 288–290.
- WOMERSLEY, H., und STRANDTMANN, R. W. (1963): On some free living Prostigmatic Mites of Antarctica. – Pacific Insects. **5** (2), 451–472.