

Anatomie des Verdauungstraktes der Rhagidiidae (Acari, Trombidiformes)

mit 29 Abb. und 1 Tabelle

Rainer Ehrnsberger*

Kurzfassung: Die Rhagidien ernähren sich von kleinen weichhäutigen Arthropoden. Der Verdauungstrakt besteht aus folgenden Abschnitten: Oesophagus, Pharynx, Ventrikel mit Caecum, Colon, Postcolon und Rectum. Der Ventrikel ist nicht blind geschlossen sondern mit dem Colon verbunden. Nach der Resorption im Ventrikel sammeln sich die mit Zellfaeces beladenen Exkretzellen sowie unverdauliche Nahrungsreste aus dem Beutetier und dessen Exkrete zu einem Pfropf, der in den »Exkretionsdarm« übertritt. Dieser ist durch einen Sphinkter in ein Colon und Postcolon unterteilt, wodurch am lebenden Tier 2 hintereinanderliegende »Kotballen« zu sehen sind. Nur im Postcolon findet die Bildung von Exkreten statt. An den Exkretionsdarm schließt das ektodermale Rectum an. Der als ursprünglich anzusehende Verdauungstrakt der Rhagidien läßt sich mit dem der Sarcoptiformes homologisieren. Es wird der Versuch unternommen, eine Entwicklungsreihe des Verdauungstraktes für die Prostigmata aufzustellen. Anhand unterschiedlicher Ausgestaltung des Exkretionsdarmes bei verschiedenen trombidiformen Milben wird eine Hypothese aufgestellt, wie es morphologisch zu der möglicherweise vorhandenen Abtrennung des »Exkretionsorgans« bei einigen Milben gekommen sein könnte. Der blind geschlossene Mitteldarm kann nicht mehr uneingeschränkt als kennzeichnendes Merkmal der Trombidiformes angesehen werden.

Abstract: The Rhagidiid mites prey upon soft skinned small-arthropods. The alimentary canal consists of oesophagus, pharynx, ventriculus with caecum, colon and postcolon. The ventriculus does not end blindly but is connected with the colon. After resorption in the ventriculus the cell-faeces and the food-rests clump together into a bolus which then enters the excretory gut. This part of the alimentary canal is divided into a colon and postcolon by a sphincter. This is why in living mites often 2 excrement-balls can be seen. The excretory gut leads into the ectodermal rectum. The alimentary canal of the Rhagidiid mites can be considered primeval and is to be homologized with that of the Sarcoptiformes. The aim of the study is to construate a developmental sequence of the alimentary canal by the Prostigmata. According to the different forms of the excretory gut of the Prostigmata a hypothesis can be formed about how the detached excretory organ may have developed. The blind-ending ventriculus can no longer be regarded as typical of the Trombidiformes.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	68
2.	Material und Methode	68
3.	Ergebnisse	69
3.1	Abschnitte der Verdauungstraktes	69
3.1.1	Pharynx und Mundvorraum	69
3.1.2	Oesophagus	72
3.1.3	Ventrikel und Caecum	72
3.1.4	Exkretionsdarm	74
3.1.5	Rectum	79
3.2	Veränderung während der Häutung	80
4.	Diskussion	82
	Schriftenverzeichnis	89

* Prof. Dr. Rainer Ehrnsberger, Universität Osnabrück, Abt. Vechta, 2848 Vechta, Driverstr. 22

1. Einleitung

Über die Milbenfamilie Rhagidiidae liegen fast nur taxonomische Arbeiten vor. Durch neuere Untersuchungen konnte die Prälarval- und Larvalentwicklung (EHRNSBERGER 1974), die Fortpflanzungsbiologie (EHRNSBERGER 1977) und das Spinnvermögen (EHRNSBERGER 1979) geklärt werden. Die Rhagidien ernähren sich räuberisch (EHRNSBERGER 1981) und sind als bodenbewohnende Milben in etlichen Biotopen oft in größerer Zahl anzutreffen. Sie fallen durch ihre rasche Fortbewegungsweise auf. Aufgrund ihrer Empfindlichkeit (auch gegen Berührung) ist es schwierig, diese Milben zu züchten und ihr Verhalten zu untersuchen. Zur Anatomie des Verdauungstraktes existieren nur einige Angaben von NORDENSKIÖLD (1900). In der vorliegenden Arbeit wird nach bereits erfolgter Klärung der Ernährungsbiologie die Histologie des Verdauungstraktes dargestellt. Die hauptsächlich an Adulten gewonnenen Ergebnisse wurden durch Untersuchungen an Nymphen, Larven und Prälarven ergänzt.

2. Material und Methode

Die untersuchten Rhagidien wurde hauptsächlich in Norddeutschland in den Jahren 1969–1972 gesammelt. Am besten lassen sie sich mit einem kleinen Exhaustor fangen. Aus einem Gesiebe oder beim Fang mit einem angefeuchteten Pinsel erhält man beschädigte Tiere, die sich für die Aufzucht oder anatomische Untersuchungen nicht mehr eignen. Die Milben wurden in Filmdöschen gehalten (SCHALLER 1962), deren Gipsböden mit Tierkohle eingefärbt waren.

Als Fixierungsmittel wurden Bouin, Duboscq-Brasil, Carnoy, 70proz. Alkohol und 2proz. OsO₄ verwendet. Mit Carnoy wurden die besten Ergebnisse erzielt. Um das Eindringen der verschiedenen Flüssigkeiten zu erleichtern, wurden die Extremitäten nahe am Körper abpräpariert. Die Einbettung erfolgte über Cellosolve (in 3 Abstufungen) und Amylacetat in Paraplast. Die Serienschritte von 5–10 µm wurden mit einem Minot-Mikrotom der Fa. Leitz angefertigt.

Als Übersichtsfärbungen wurden folgende Kombinationen verwendet: Hämatoxylin nach MAYER (ROMEIS 1968, § 648) und Chromotrop 2R, Azan (BURCK 1969) und die Modifikation nach SPECHT (ROMEIS 1968, § 1533), Tri-Pas-Reaktion nach HOTCHKISS und Mc.MANUS (BURCK 1969).

Einige histochemische Untersuchungen wurden mit der Feulgen-Reaktion (Burck 1969) und der Millon-Reaktion (ROMEIS § 1178) durchgeführt. Für die Vitalfärbung der Beutetiere wurde Rhodamin B (ROMEIS § 940) benutzt. Die Zeichnungen wurden an einem Zeissmikroskop mit Zeichengerät hergestellt. Die Mikroaufnahmen fertigte ich mit dem Zeiss-Photomikroskop an.

Bei der Nomenklatur der bearbeiteten Rhagidien habe ich mich im wesentlichen nach der von ZACHARDA (1980) durchgeführten Revision der Gattung *Rhagidia* gerichtet, die nunmehr in 20 Gattungen aufgespalten wurde. Folgende Rhagidien wurden untersucht: *Poecilophysis pratensis* (C. L. KOCH, 1835), *P. faeroensis* (TRÄGHARDH, 1931), *Foveacheles arenaria* (WILLMANN, 1952), *Shibaia longisensilla* (SHIBA, 1969), *Rhagidia gigas* (CANESTRINI, 1886), *Rhagidia halophila* (LABOULBENE, 1851).

Abkürzungen

C	Colon	Le	Levatoren der Pharynxpumpe
Ca	Caecum	IHd	laterale Hysterosomadrüse
Ch	Chelicere	M	Muscularis
dmE	dorso-medianes Exkretionsgefäß	Na	Nahrungsbrei
Dz	Drüsenzellen	Oe	Oesophagus
E	Exuvie	O	Ovipositor
Ed	Enddarm	Pa	Parasiten
Ei	Eischale	Ph	Pharynx
Eg	Exkretionsgefäß	Pp	Pedipalpus
Ex	Exkrete	S	Sphinkter
Gh	Gehirn	Up	Uroporus
iD	infracapituläre Drüse	V	Ventrikel
Inf	Infracapitulum	Vb	Verbindung Ventrikel-Exkretionsorgan
Kb	Kotballen	Vz	Verdauungszellen
Ko	Konstriktoren der Pharynxpumpe		
La	Labrum		

3. Ergebnisse

3.1 Abschnitte des Verdauungstraktes

Wie Lebendbeobachtungen (EHRNSBERGER 1981) zeigten, läßt sich bei Rhagidien der Nahrungstransport im Darmtrakt von der Nahrungsaufnahme bis zur Kotballenabgabe verfolgen. Obwohl von einigen Autoren schon ein durchgehender Darmtrakt nachgewiesen wurde, gilt der Mitteldarm der Trombidiformes nach verschiedenen Lehrbüchern immer noch als blind geschlossen. Über die Anatomie der Rhagidien liegt nur die Arbeit von NORDENSKIÖLD (1900) vor, in der er einen blindgeschlossenen Mitteldarm angibt.

Der Verdauungstrakt läßt sich in folgende Abschnitte aufgliedern: Mundvorraum mit Pharynx, Oesophagus, Ventrikel mit Caecen, Exkretionsdarm und Rectum (Abb. 1, 2).

3.1.1 Mundvorraum mit Pharynx

Der Mundvorraum wird gebildet von dem Infracapitulum und den Cheliceren, die an dessen dorsalen Leisten entlanggleiten. Zwischen den Cheliceren und dem Infracapitulum entsteht ein dreieckiger Spaltraum, in dem die Sekrete der Spinn- und Speicheldrüsen fließen. Dort hinein ragt das Labrum, das sich bei den einzelnen Arten in seiner Ausgestaltung unterscheidet. Es ist eine teilweise verstärkte, spitz zulaufende Zunge mit lateralen und dorsalen Fortsätzen.

Der Pharynx beginnt am Labrum und setzt sich geradlinig bis zum Oesophagus fort. Er verläuft ventral im Infracapitulum und läßt sich am besten mit zwei ineinander liegenden Dachrinnen vergleichen, die peripher miteinander verbunden sind. Je nach der Kontraktion der Pharynxmuskulatur entsteht auf Querschnitten ein sichelförmiges Lumen. Der ventrale Teil des Pharynx ist stärker cuticularisiert und liegt unmittelbar an der Wandung des Infracapitulums. Dadurch ergibt sich seine Stabilität, durch die er

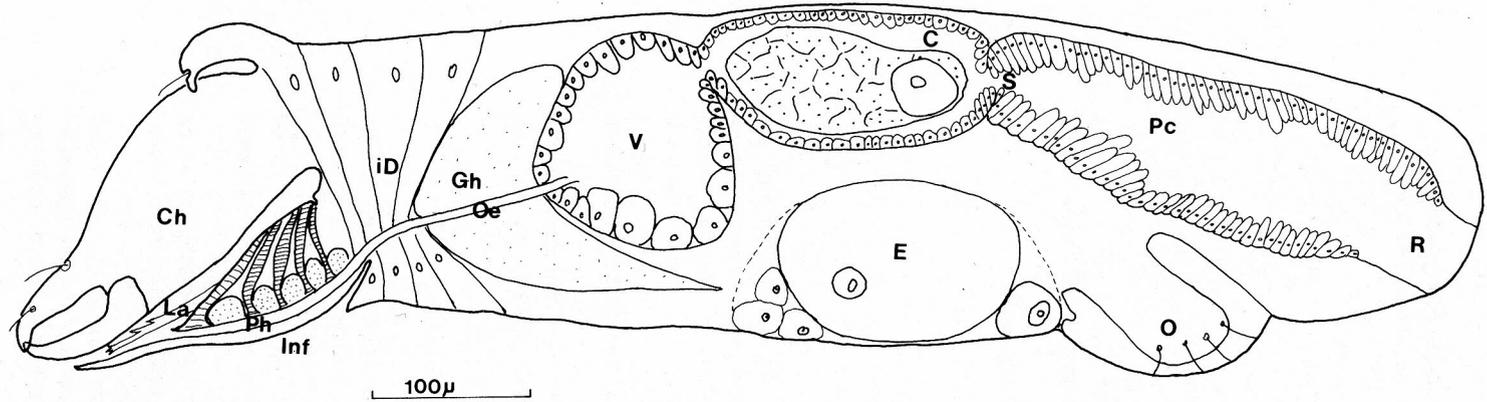


Abb. 1 *Rhagidia halophila*: Schema des Verdauungstraktes (Längsschnitt)

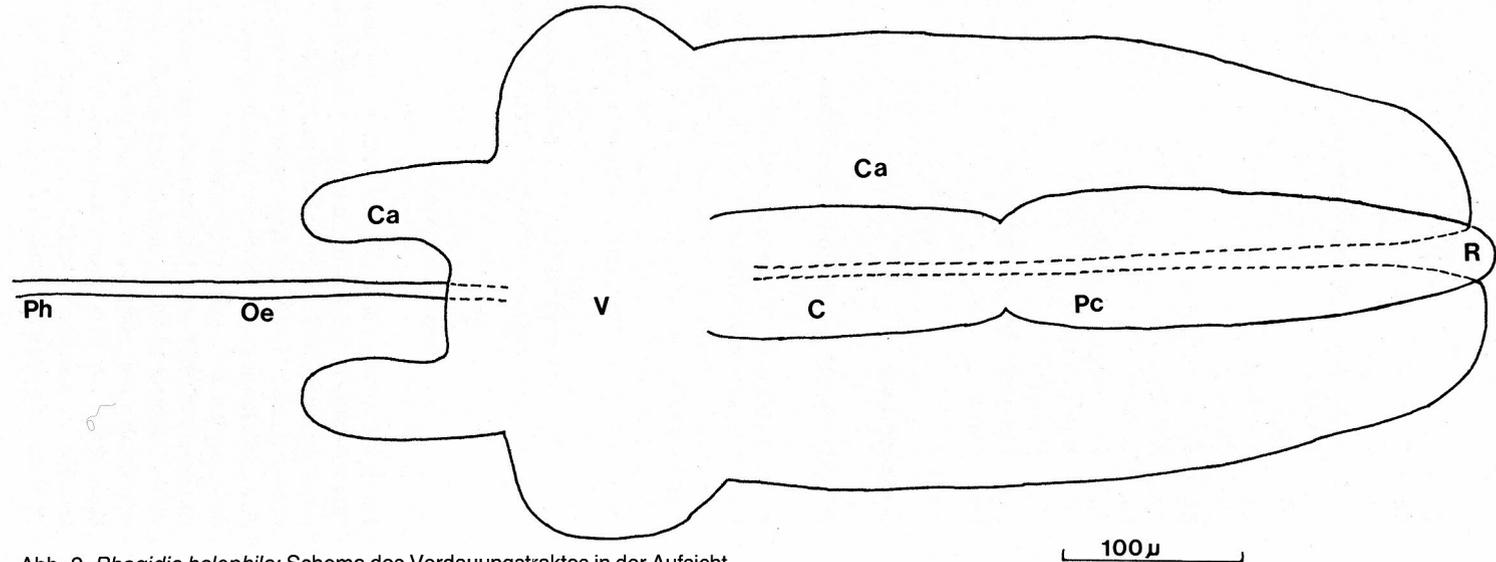


Abb. 2 *Rhagidia halophila*: Schema des Verdauungstraktes in der Aufsicht

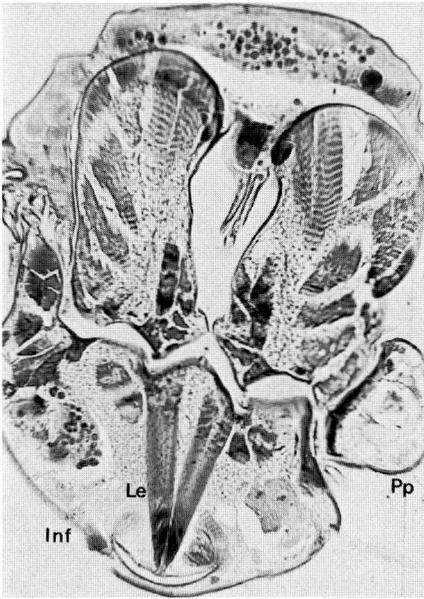


Abb. 3 *Rhagidia gigas*: Gnathosoma mit Levatormuskulatur (Querschnitt)

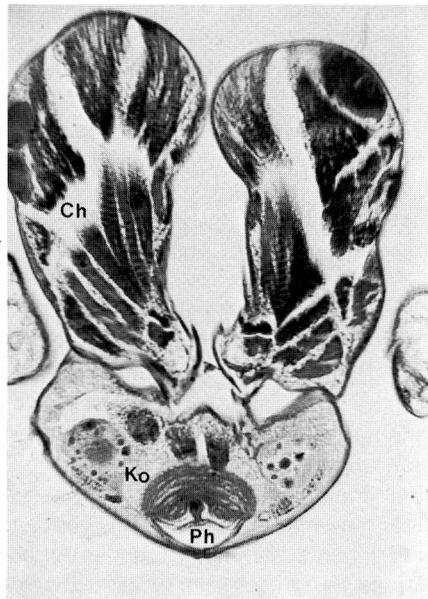


Abb. 4 *Rhagidia gigas*: Gnathosoma mit Konstriktormuskulatur am Pharynx (Querschnitt)

beim Saugakt als Widerlager dienen kann. Der dorsale Teil des Pharynx färbt sich im Gegensatz zum unteren mit Azan hellblau. Er ist flexibel und wird durch die Pharynxmuskulatur gegen den unteren Teil bewegt. Sagittal auf ihm sitzt ein Kamm (Abb. 3). Hier inserieren die 6 Paar Levatoren, von denen der proximale bedeutend kleiner ist als die übrigen. Die jeweils doppelten Levatoren ziehen dorsocaudad zur Infracapitulumoberseite und inserieren an den verstärkten dorsolateralen Rillen. Zwischen den Levatoren befinden sich 5 Konstriktoren, die quer zum Pharynx verlaufen und auf Querschnitten wie Halbkreise erscheinen (Abb. 4). Sie inserieren an der Nahtstelle zwischen dem dorsalen und ventralen Pharynxteil. Die antagonistische Wirkung der Konstriktoren wird durch den Kamm auf dem dorsalen Pharynxteil verstärkt. Die Flexibilität des dorsalen Pharynxteils wird beim Vergleich von Abb. 3 und 4 deutlich.

NORDENSKIÖLD (1900) hat den Pharynx annähernd richtig beschrieben. Doch bezeichnet er ihn in einem Teil der Arbeit (p. 6) und auch in den Zeichnungen als Oesophagus. Während NORDENSKIÖLD in seinen Zeichnungen nur 5 Paar Levatoren darstellt, habe ich bei allen untersuchten *Rhagidien* 6 Paar gefunden. Nicht haltbar ist seine Aussage, daß »die Mandibeln ganz frei auf der Unterlippe ruhen...« Die Cheliceren sind fest mit dem Infracapitulum verbunden. Sie sind mit ihren ventrolateralen Längsrinnen in den verstärkten dorsolateralen Rinnen am Infracapitulum verhakt. Daher sind die Cheliceren nicht frei beweglich, sondern können nur vor und zurück bewegt werden. Auch bei häutungsstarrten Nymphen bleibt die Verbindung bestehen.

3.1.2 Oesophagus

Der Oesophagus schließt sich in Höhe der Grenze zwischen Gnatho- und Propodosoma an den Pharynx an und verläuft median durch das Gehirn bis zum Ventrikel. Die Valven ragen als Verlängerung in den Ventrikel hinein. Sie sind bei mehreren Prostigmata beschrieben und werden als Rücklaufventil angesehen (THOR 1904, SCHMIDT 1936, VITZHUM 1943).

Am Oesophagus lassen sich drei Schichten unterscheiden. Außen liegt eine netzartige Muscularis; die Epithelzellen sind während der aktiven Phase der Stasen abgeflacht und besitzen nur einen kleinen Kern. Während der Häutungsstarre tritt das Oesophagusepithel mit kubischen Zellen deutlich hervor, da zur Häutung die innen liegende Intima neu gebildet wird. Normalerweise erscheint die Oesophaguswandung auf histologischen Schnitten gefaltet. Bei Rhagidien, die während der Nahrungsaufnahme fixiert wurden, befinden sich oft größere Mengen von Nahrungsbrei im Oesophagus, wodurch dieser an der betreffenden Stelle erheblich gedehnt wird.

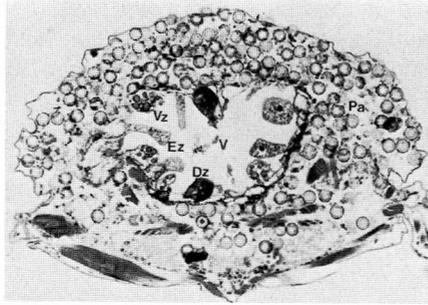
NORDENSKIÖLD beschreibt eine blasenförmige Erweiterung im Oesophagus vor der Einmündung in den Ventrikel, ohne sie allerdings in seiner Zeichnung anzudeuten. Seitdem wird diese Erweiterung von Autoren wie THOR (1904:61), VITZHUM (1943:285) und in den zusammenfassenden Arbeiten als typisch für die Rhagidien erwähnt. Ich konnte sie bei keiner der histologisch untersuchten Arten nachweisen. Wahrscheinlich hat es sich nur um eine zufällige Erweiterung gehandelt.

3.1.3 Ventrikel und Caecen

Zum Mitteldarm im engeren Sinne sind der Ventrikel und die 4 Caecen zu zählen. Die beiden anterior liegenden Caecen sind recht klein und erstrecken sich bis zu den Windungen der tubulären Drüse. Dagegen nehmen die beiden posterioren bei juvenilen Stasen und jungen Adulten fast $\frac{2}{3}$ des Hysterosomas ein. Das Epithel des Ventrikels und der Caecen läßt sich histologisch nicht differenzieren. Es kommen in beiden zwei Zelltypen vor. Man findet Drüsenzellen und Verdauungszellen. Die Drüsenzellen sind jeweils charakteristisch verteilt und liegen im Ventrikel nahe der Einmündungsstelle des Oesophagus. Zum anderen sind sie in den Caecen auf der dem Exkretionsdarm zugewendeten Seite zu finden. Sie sind relativ groß und besitzen ein stark anfärbbares (Hämatoxylin) basophiles Plasma. Die sich schwach tingierenden Sekretropfen liegen zwischen dem netzförmig verteilten Plasma. Die Zellkerne der Drüsenzellen sind bei *Rhagidia halophila* mit 8 μm eindeutig größer als die der Verdauungszellen mit 5 μm . Zwischen diesen Zellen befinden sich Reservezellen. Bei lange nicht gefütterten Tieren sind die Verdauungszellen nur schwach anfärbbar. Nach der Nahrungsaufnahme schwellen sie keulenförmig an und ragen in das Darmlumen. In den Nahrungsvakuolen sind Proteine (Millon-Reaktion), Lipide (OsO_4) und Polysaccharide (Tri-Pas) nachweisbar.

Weder an den Drüsenzellen noch an den Verdauungszellen konnten Mikrovilli lichtmikroskopisch festgestellt werden. Die Entwicklung der Verdauungszellen nach der Nahrungsaufnahme entspricht dem für verschiedene Trombidiformes beschriebenen Muster, wie z. B. für die Hydrachnellen (BADER 1938); Tetranychiden (ANWARULLAH 1963, WIESMANN 1968), *Anystis spec.* (WRIGHT & NEWELL 1964) und verschiedene andere Prostigmata (THOR 1904). Auch bei den Acariden liegt nach HUGHES (1950) und PRASSE (1967) dieselbe Entwicklung vor. Nach dem Anwachsen der Verdauungszel-

Abb. 5 *Poecilophysis faeroensis*: Ventrikel eines parasitierten Weibchens (Querschnitt)

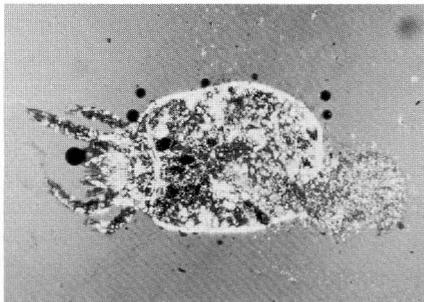


len nimmt die Anzahl der Nahrungsvakuolen während der intrazellulären Verdauung ab. Gleichzeitig entstehen als Zellekzrete feine Kristalle, deren Anteil am Zellvolumen ständig größer wird. Während dieser Veränderung streckt sich die Zelle weiter. Am Ende der intrazellulären Verdauung ist die Zelle ganz mit Exkreten gefüllt. Sie löst sich aus dem Epithelverband und wird mit »Zellfaeces« (PHILLIPSON 1961) angefüllt in das Darmlumen abgestoßen.

Abb. 5 zeigt einen Querschnitt durch den Ventrikel einer parasitierten *Poecilophysis reflexa*. Es sind Drüsenzellen, Verdauungszellen, mit Zellfaeces gefüllte Zellen, bereits abgestoßene Zellfaeces sowie Reservezellen zu sehen. Die abgestoßenen Zellen haben noch einen feulgenpositiven Kern, der auch beim weiteren Transport durch den Darmtrakt noch im Postcolon nachweisbar ist. Ein Zerreißen der Zellwand kommt zwar gelegentlich vor, ist aber nicht obligatorisch, da die Verbindungsstelle zu den nächstfolgenden Darmabschnitten weit genug sind. Die abgestoßenen Zellen und deren Zellfaeces flottieren mit dem Nahrungsbrei einige Zeit im Darmlumen. Sie werden bald danach mit den unverdaulichen Nahrungsresten aus dem Beutetier, wie z. B. Exkreten, Sporen und Hyphen, abgesondert. Diese Stoffe sammeln sich im posterodorsalen Bereich des Ventrikels und bilden einen lockeren Ballen.

Wie aus Freilandbeobachtungen hervorgeht, ernährt sich z. B. *Rhagidia halophila* weitgehend von der endostigmaten Milbe *Nanorchestia*. Diese besitzt neben der orangen Färbung einen schwachen Glanz, der nach WOMERSLEY & STRANDTMANN (1963) von Harnsäurekristallen hervorgerufen wird. Auf Quetschpräparaten und in Faure'schen Gemisch aufgehellten Totalpräparaten (Abb. 6) ist diese große Menge von Kristallen zu erkennen. Bei der Nahrungsaufnahme saugen die Rhagidien ihre Beutetiere bis auf

Abb. 6 *Nanorchestia* sp.: Totalpräparat mit Harnsäurekristallen im halb-polarisierten Licht



die Cuticula leer. Dabei nimmt *Rhagidia halophila* die Kristalle der Nanorchestiden mit auf. Bei allen Frischfängen ist der Nahrungsbrei im Ventrikel homogen mit Kristallen durchsetzt. Diese stammen aus dem Beutetier und haben nichts mit der Exkretion der Rhagidien zu tun. Diese Kristalle konzentrieren sich auch zu Ballen für den Abtransport durch die nachfolgenden Darmabschnitte.

Die Verbindung zwischen Ventrikel und Exkretionsdarm läßt sich auch an Rhagidien nachweisen, die mit markierter Nahrung gefüttert wurden. Dazu wurden Collembolen auf eine 1:3000 verdünnte Rhodamin-B-Lösung gesetzt. Das ist nach MOMMÉ (1938) ein ungiftiger, amphoterer Farbstoff, der Eiweiß nicht koagulieren läßt. Die Collembolen färbten sich nach ½ Stunde rot-violett. Diese Collembolen wurden an hungrige Rhagidien verfüttert. Im Ventrikel und den Caecen war bald darauf anfärbter Nahrungsbrei zu erkennen. Als der erste Pfropf in den Exkretionsdarm eingewandert war, wurde die Rhagidie abgetötet und im Fluoreszenzmikroskop untersucht. Es zeigte sich im Ventrikel, den Caecen und im vorderen Abschnitt des Exkretionsdarmes eine orangerote Fluoreszenz. Bei Vitalfärbungen mit Rhodamin B muß beachtet werden, daß es sich hierbei um einen Diffusionsfarbstoff handelt. Deshalb lassen sich in dem von mir durchgeführten Experiment nur kurze Zeit nach Versuchsbeginn eindeutige Ergebnisse gewinnen. Der mit der Nahrung aufgenommene Farbstoff diffundiert nach einigen Stunden auch in das Gewebe der Milbe und färbt diese bis auf die Beine violett. Die Ungiftigkeit von Rhodamin B erwies sich bei der Fortführung des Versuchs. Eine der gefärbten Rhagidien legte 4 Tage nach Versuchsbeginn 4 violett gefärbte Eier ab. Normalerweise ist die Farbe der Eier weiß bis schwach gelb. Die Prälarven, Larven und Nymphen I zeigten deutlich eine violette Färbung. In der weiteren Entwicklung verlor sich die Farbe allmählich.

Der Ventrikel ist im Gegensatz zur Auffassung von NORDENSKIÖLD (1900) nicht blind geschlossen, sondern geht im posterodorsalen Bereich – dort, wo sich die unverdaulichen Nahrungsreste zu einem Ballen konzentrieren – mit einer weiten Öffnung in den Exkretionsdarm über. Die feste Verbindung dieser beiden Darmabschnitte steht bei allen untersuchten Rhagidien außer Zweifel und ist so offensichtlich, daß sie bei jedem untersuchten Individuum nachweisbar ist. Auch die Basalmembran mit dem außen aufliegenden Netz von Ring- und Längsmuskeln geht kontinuierlich vom Ventrikel in den Exkretionsdarm über.

3.1.4 Exkretionsdarm

WITTE (1972) hat den Darmabschnitt, der bisher bei den Trombidiformes als dorsomedianes Exkretionsgefäß bezeichnet wurde, bei den Erythraeiden in Exkretionsdarm umbenannt. Er liegt caudal vom Ventrikel. Diesen Ausdruck möchte ich beibehalten, da diesem Darmabschnitt auch bei den Rhagidien beide Funktionen, nämlich Defäkation und Exkretion, eigen sind.

Der Exkretionsdarm besteht aus 2 Abschnitten, die durch einen Sphinkter getrennt sind. Dieser Aufbau erinnert stark an die Verhältnisse bei den Sarcoptiformes, speziell bei den Oribatei. Ich schlage deshalb vor, den anterioren Abschnitt des Exkretionsdarmes als Colon zu bezeichnen und den posterioren als Postcolon.

Der Exkretionsdarm liegt bei etlichen Arten dorsomedian. Nur bei *Rhagidia gigas*, der größten der untersuchten Arten, verläuft das Postcolon vom Sphinkter ab ventrocaudad zum Anus.

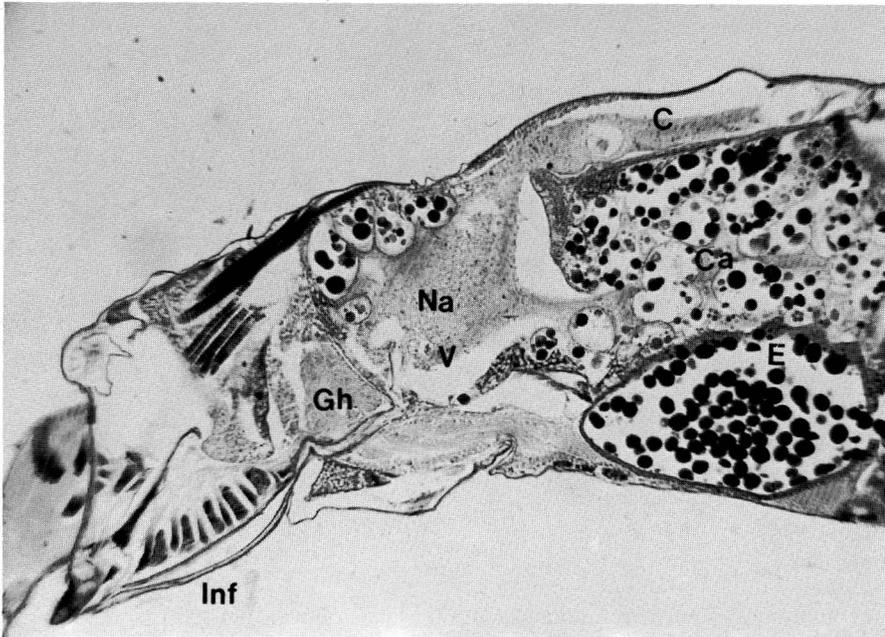


Abb. 7 *Foveacheles arenaria*: Verbindung zwischen Ventrikel und Colon (Längsschnitt)

Colon

Der Übergang vom Ventrikel zum Colon erfolgt ohne Sphinkter und hat deshalb oft denselben Durchmesser wie das Lumen des Colons. Durch ein Aufwölben der posterioren Ventrikelwand kann im Zusammenwirken mit der Muscularis bei *Rhagidia halophila* (Abb. 7) und *Foveacheles arenaria* ein Verschluss des Ventrikels gegen das Colon bewirkt werden. Bei *Rhagidia gigas* (Abb. 8) wird der anteriore Teil des Colons vom Muskelnetz zusammengeschnürt und mit den rostrad gerichteten Colonepithelzellen die Verbindung Ventrikel / Colon reusenartig unterbunden.

Die Epithelzellen im Colon sind wesentlich kleiner als im Ventrikel und Postcolon. Allerdings variieren sie stark in der Größe, und es ist wahrscheinlich, daß hier die Resorption noch fortgesetzt wird. Die Zellen sind annähernd kubisch, können bei *Rhagidia gigas* aber auch etwas höher als breit werden. Bei *Rhagidia halophila* erreichen die Epithelzellen nur eine Höhe von 7 µm und besitzen einen Kern von 3–4

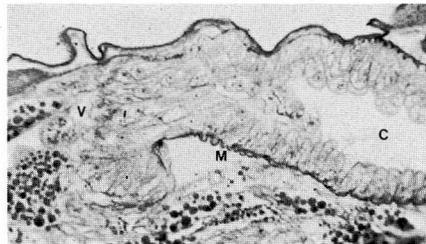


Abb. 8 *Rhagidia gigas*: Colon mit Muskularis (Längsschnitt)



Abb. 9 *Rhagidia halophila*: Stark gedehntes Colon mit Kotballen, in dem noch die Grenzen der Zellfaeces zu erkennen sind (Längsschnitt)

μm . Im Kern befindet sich ein Nucleolus von $1 \mu\text{m}$ Größe und ein ebenso großes, stark lichtbrechendes Tröpfchen, das sich mit Hämatoxylin blau anfärbt und schwach feulgenpositiv reagiert. Ich vermute, daß es sich hierbei um kondensiertes Euchromatin-Material handelt. Eine Muscularis aus netzförmig angeordneten Muskeln umgibt die Basalmenbran des Colons. Bei den anderen Arten ist bis auf graduelle Unterschiede derselbe Aufbau anzutreffen. Nur bei *Rhagidia gigas* schien mir im Gegensatz zu anderen Arten ein niedriger, schwach wahrnehmbarer Mikrovillisaum vorhanden zu sein.

Das Colon kann durch einen Kotballen gedehnt werden. Auf Abb. 9 ist ein Kotballen im Colon abgebildet. Er besteht fast ausschließlich aus abgestoßenen, mit Zellfaeces gefüllten Verdauungszellen des Mitteldarmes i. e. S., deren Zellwände und Kerne noch voll erkennbar sind. Bei den Rhagidien unterbleibt häufig das Zerreißen der Zellwand, da die Verbindung Ventrikel/Colon weit genug ist.

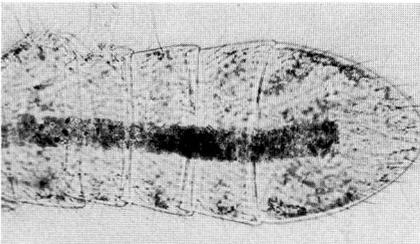


Abb. 10 Springschwanz mit durchscheinenden Nahrungsresten (Hyphen und Sporen) und Pigmenten (Totalpräparat)

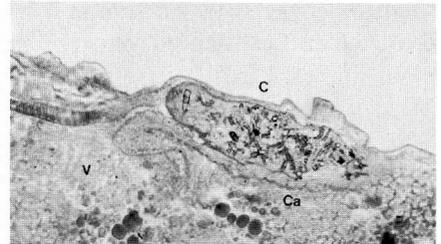


Abb. 11 *Poecilophysys faeroensis*: Kotballen im Colon mit Nahrungsresten aus dem Beutetier (Längsschnitt)

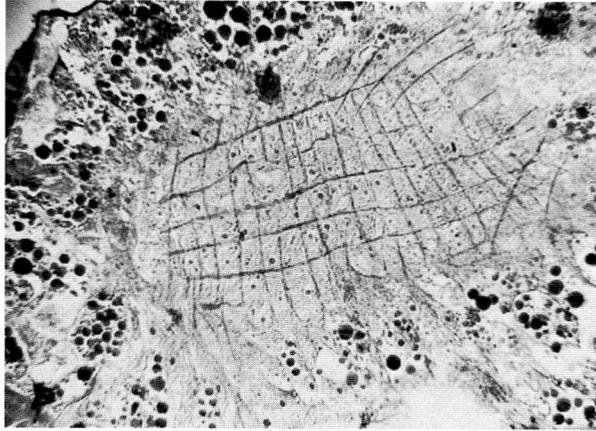


Abb. 12 *Rhagidia gigas*:
Muskularis am Postcolon
(Längsschnitt)

Zwischen den Zellen des Kotballens liegen oft schwarze Körnchen, die aber nur bei Rhagidien, die sich hauptsächlich von Collembolen ernähren, anzutreffen sind. Das Photo stammt von einer *Rhagidia halophila*, die nicht mit ihrer natürlichen Beute, den Nanorchestiden, sondern mit Collembolen gefüttert wurde. Bei den schwarzen Körnchen handelt es sich nicht um Kristalle. Ich halte sie für Pigmente der Collembolen (Abb. 10), da diese in aufgehellten Totalpräparaten und auf histologischen Schnitten durch Collembolen den Körnchen gleichen.

Da die Rhagidie auch den Darminhalt ihres Beutetieres mit aufsaugt, kann man dessen Bestandteile im Nahrungsbrei des Mitteldarmes und besonders gut in den Kotballen des Exkretionsdarmes von *Rhagidia* wiederfinden (Abb. 11).

Postcolon

Colon und Postcolon sind durch einen gut ausgeprägten Sphinkter getrennt. Die der Basalmembran aufliegende Muscularis ist im Bereich des Postcolons am stärksten ausgebildet (Abb. 12). Der Sphinkter wird von beiden Seiten gebildet. Der posteriore Teil des Colons verengt sich, und von dem anterioren Teil des Postcolons ragen lange, keulenförmige Zellen ins Lumen. Dadurch kommt es zu einer doppelten Verengung. Am besten wird das bei einer Rhagidie deutlich, die lange gehungert hat (Abb. 13). Die Postcolonzellen sind bedeutend größer als die Colonzellen und bei den meisten Arten

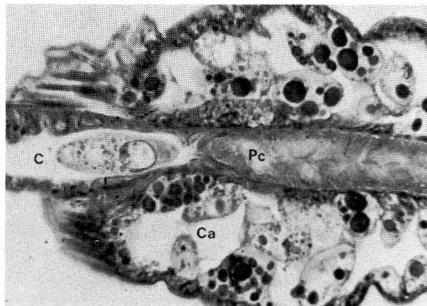


Abb. 13 *Poecilophysis pratensis*: Verbindung
Colon (mit Kotballen) mit Postcolon
(Horizontalschnitt)

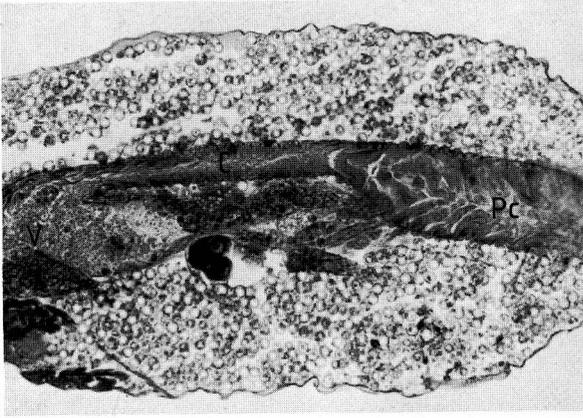


Abb. 14 *Poecilophysis faeroensis*: Exkretionsdarm eines stark parasitierten Weibchens ohne Darminhalt; Colon und Postcolon unterscheiden sich stark im Durchmesser (Längsschnitt)

stark kolbenförmig. Sie stehen dicht gedrängt und erreichen bei den meisten Arten eine Höhe von 25 bis 28 μm und einen Durchmesser von 10 μm (*Poecilophysis faeroensis*, *P. pratensis*, *Foveacheles arenaria*, *Rhagidia halophila*). Der etwas ovale Kern ist 7 μm lang und besitzt neben dem 2–3 μm großen Nucleolus ebenfalls einen stark lichtbrechenden Tropfen von über 1 μm Größe. Der Mikrovillisaum ist gut ausgebildet und hat etwa eine Länge von 2–3 μm . Das Postcolon ist im Gegensatz zum Colon nur wenig dehnungsfähig. Statt dessen kann der Kotballen die langen, keulenförmigen Zellen zur Seite drücken. Dadurch ergibt sich der unterschiedliche Durchmesser von Colon und Postcolon bei leerem Exkretionsdarm (Abb. 14).

Bei *Rhagidia gigas* weichen die Postcolonzellen etwas von denen der übrigen Arten ab. Eine parasitierte Milbe dieser Art (Abb. 15) zeigt deutlich den Aufbau des Postcolons aus parallelliegenden, etwa 35 μm hohen Zellen mit einem basal liegenden Kern und einem stark lichtbrechenden Tropfen im apikalen Bereich. Ein Mikrovillisaum, der sich bei der Azanfärbung blau färbt, umgibt die Zellen. Im apikalen Bereich ist er kürzer. Bei einer normal entwickelten *Rhagidia gigas* ergibt sich auf Sagittalschnitten ein kompliziertes Bild (Abb. 16). Es lagern sich mehrere nebeneinander liegende Zel-

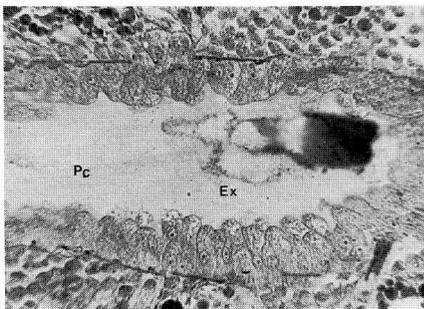


Abb. 15 *Rhagidia gigas*: Postcolon mit langen keulenförmigen Epithelzellen und einem Exkretballen; stark parasitiertes Weibchen (Längsschnitt)

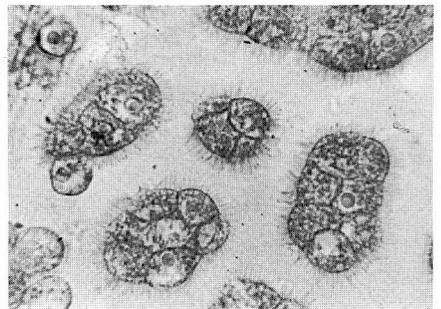


Abb. 16 *Rhagidia gigas*: Untereinander verwachsene Epithelzellen des Postcolons, die „zottenförmig“ ins Darmlumen hineinragen

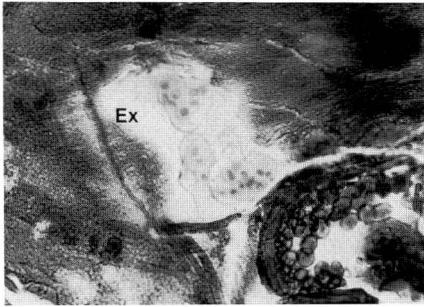


Abb. 17 *Rhagidia gigas*: Exkretionskristalle im Postcolon



Abb. 18 *Rhagidia gigas*: Übergang Postcolon und Rectum (Horizontalschnitt)

len zu einer gemeinsamen Zotte zusammen. Offensichtlich ist die seitliche Verwachsung relativ fest, denn die zu einem Komplex gehörenden Zellen divergieren an keiner Stelle und besitzen auch keine Mikrovilli mehr an den Verbindungsflächen. Die „Zotten“ sind peripher von 6 µm hohen Mikrovilli umgeben.

Bei Lebendbeobachtungen konnte ich feststellen, daß die Exkretbildung nur im posterioren Bereich des Exkretionsdarmes stattfindet. Dieser Abschnitt entspricht dem Postcolon. Die Exkretbildung in diesem Darmabschnitt kann man bei folgenden Rhagidien beobachten:

- längere Zeit nicht gefütterte aktive Stasen;
- Larven, die nur wenige Tage alt werden und keine Nahrung aufnehmen (EHRNSBERGER 1974)
- inaktive Prälarven;
- häutungsstarre Stadien.

Im Postcolon befinden sich sphäroide Exkretionskristalle mit schalenartigem Aufbau, die sich bei der Azanfärbung leicht blau färben. Der Durchmesser eines Kristalls liegt bei 20 µm, doch lagern sich auch mehrere davon zusammen. Mc.ENROE (1961) wies für *Tetranychus telarius* Guanin als Exkretionsprodukt nach. WIESMANN (1968) stellte bei *Tetranychus urticae* ein dem Guanin verwandtes Purin, das Guanosin, fest. Die bei *Rhagidia* gefundenen Kristalle (Abb. 17) wurden chemisch nicht untersucht, gleichen aber in ihrer Morphologie weitgehend denen von *Tetranychus urticae*. Im polarisierten Licht leuchten nicht alle Kristalle auf, sondern nur die im Zentrum einer größeren Anhäufung liegenden, obwohl bei normaler Durchlichtbetrachtung kein Unterschied auffällt. Die großen, stark lichtbrechenden Tropfen in den Postcolonzellen zeigen ebenfalls keine Doppelbrechung.

3.1.5 Rectum

Das Rectum ist der kürzeste Darmabschnitt bei den Rhagidien und führt vom Postcolon zur terminal liegenden Analspalte. Der Übergang vom Exkretionsdarm zum Rectum erfolgt in voller Breite ohne Sphinkter. Die Wandung besteht aus flachen Zellen mit einer cuticularen Intima, die direkt in die Cuticula der Epidermis übergeht (Abb. 18). Eine Muscularis konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Es fehlen Levator-

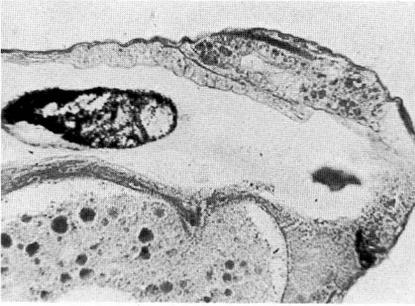


Abb. 19 *Rhagidia halophila*: Postcolon mit Kotballen und Übergang zum Rectum

muskeln, die WITTE (1972) bei Erythraeiden nachwies, und ebenso Depressormuskeln, so daß die Kot- und Exkretballen wohl durch die kräftige Muscularis des Postcolons ausgepreßt werden. Bei gut ernährten Rhagidien können die hohen Postcolonzellen in das Rectum hineinragen. Es kann je nach Ernährungszustand aber auch nur ein einfacher Übergang vorhanden sein (Abb. 19).

Die Intima des Rectums wird gehäutet. Bei einer *Poecilophysis pratensis* habe ich den Häutungsvorgang in Etappen photographiert. Der Verlauf sei kurz skizziert: die Exuvie platzt median am Aspidosoma auf, Cheliceren und Pedipalpen werden herausgezogen, der Riß wird über das Hysterosoma bis zur Analspalte verlängert, der Milbenkörper wird frei, die Beine werden caudad fortschreitend herausgezogen (Abb. 20), zuletzt wird das Rectum gehäutet (Abb. 21).

3.2 Veränderung während der Häutung

Bei häutungsstarrten Nymphen ist das Postcolon weit aufgetrieben und scheint nach Lebendbeobachtungen außer einer Flüssigkeit nur wenig feste Partikel zu enthalten.

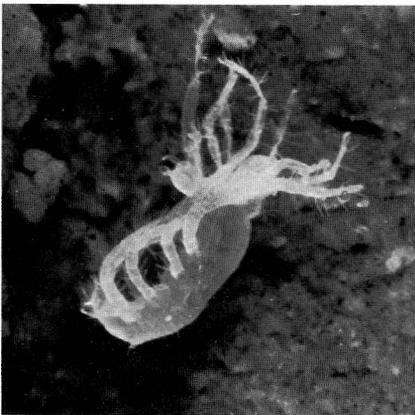


Abb. 20 *Poecilophysis pratensis*: Häutung zum Adultus. Die Beine werden aus der Exuvie herausgezogen.

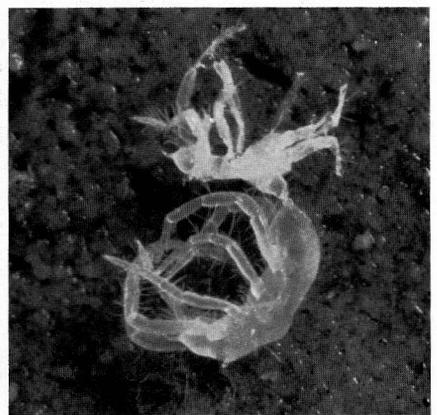


Abb. 21 *Poecilophysis pratensis*: Das mit einer Intima versehene Rectum wird zuletzt gehäutet.

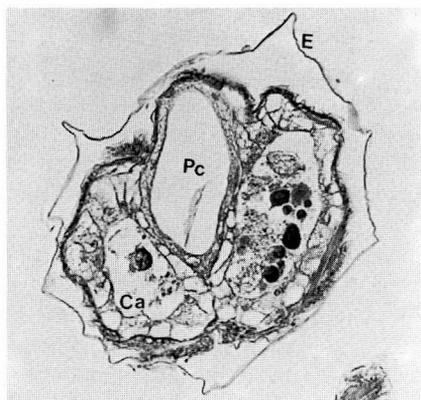


Abb. 22 *Poecilophysys pratensis*: Nymphe III während der Häutungsstarre. Postcolon und Caecum (Querschnitt)

Nach verschiedenen Fixierungen enthält das Lumen des Postcolons außer wenigen Kristallen nur noch eine zusammengedrückte Membran (Abb. 22). Die Postcolonzellen sind flach, besitzen einen Mikrovilli-Saum und enthalten einen sich nur schwach tingierenden Inhalt. Die Zellen des Ventrikels, der Caecen und des Colons scheinen auf Schnitten nur wenig Inhalt zu haben, denn es ließ sich mit Haematoxylin-Chromotrop 2R und der Azanfärbung kaum etwas anfärben (Abb. 23). Die Kerne liegen häufig apikal und sind mit einem Rest von Plasma umgeben. In allen Bereichen des Darmes sind Kernteilungen zu beobachten. Die Lumina der Caecen und des Ventrikels sind bei vielen Tieren prall gefüllt (Abb. 24). Man findet Verdauungszellenfaeces und große azidophile Tröpfchen, wie sie sonst bei den aktiven Stasen in den Darmzellen liegen. BADER (1938) und WITTE (1972) weisen bei Hydrachnellen und Erythraeiden in den Darmzellen genau solche Tröpfchen nach, die sie für Reserveeiweiß halten. Bisher konnte ich allerdings noch nicht den genauen Ablauf der Veränderungen am Darmtrakt der Rhagidien während der Häutung feststellen.

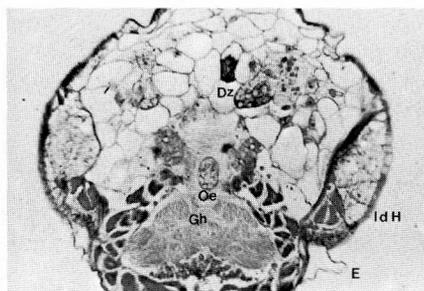


Abb. 23 *Poecilophysys pratensis*: Nymphe III während der Häutungsstarre, anteriore Ventrikelwand (Querschnitt)

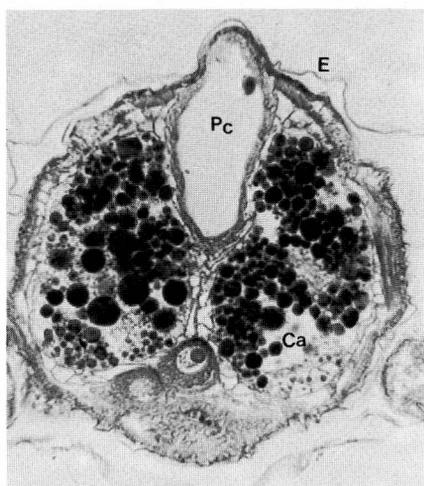


Abb. 24 *Poecilophysys pratensis*: Nymphe III während der Häutungsstarre, Querschnitt durch das Hysterosoma. Die Lumina der Caecen sind mit „Reserveeiweiß“ gefüllt

4. Diskussion

Wie aus Lebendbeobachtungen und anatomischen Untersuchungen hervorgeht, besitzen die Rhagidien einen durchgehenden Darmtrakt. Der Ventrikel ist nicht blind geschlossen, wie NORDENSKIÖLD (1900) bei *Rhagidia gigas* feststellte. Das bei vielen Milben beschriebene dorsomediane Exkretionsgefäß ist ein Abschnitt des Darmes und steht mit einem nur schwach ausgebildeten Sphinkter mit dem Ventrikel in Verbindung.

Innerhalb der Trombidiformes sind folgende Milben mit einem durchgehenden Darm beschrieben worden: Tetranychiden (BLAUVELT 1945, SNIEDER-BERKENBOSCH 1955, ANWARULLAH 1963, WIESMANN 1968), Tetrapodili (NALEPA 1887), Bdelliden (ALBERTI 1973), Anystiden (ALBERTI 1973), Erythraeiden (WITTE 1972) und Nicolettiellidae (VISTORIN 1979). Auch in einigen älteren Arbeiten über *Allothrombium* (MAC LEOD 1884), *Atax unionocola* (CLAPARÈDE 1869) und *Trombidium* (HENKING 1882) wird eine Verbindung zwischen Ventrikel und „Exkretionsorgan“ vermutet.

REUTER (1909) stellte für die Milben vier Darmtypen auf:

- sarcoptiformer Typ,
- parasitiformer Typ,
- trombidiformer Typ,
- eriophyiformer Typ.

VITZHUM (1943) zählt die Eriophyiformes (Tetrapodili), Verwandte der Tetranychiden, mit einem ursprünglich durchgehenden Darm zu den Trombidiformes und führt drei Darmtypen für die Milben auf. Aufgrund des Vorkommens von Actinochitin bei Trombidiformes, Oribatiden und Acaridien faßte VAN DER HAMMEN (1961) diese drei Gruppen zu den Actinotrichida zusammen. Innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe ist nach VITZHUM (1943) und HUGHES (1959) zwischen einem sarcoptiformen Darmtyp bei Oribatiden und Acaridien einerseits und einem trombidiformen Darmtyp andererseits zu unterscheiden. Letzterer zeichnet sich durch einen kleinen, blindgeschlossenen Mitteldarm mit großen Caecen und einem dorsomedianen Exkretionsgefäß aus. Der Verschuß des Mitteldarmes wird von MICHAEL (1895, 1896), NORDENSKIÖLD (1900), THOR (1904) und BADER (1938) dadurch erklärt, daß die Trombidiformes „nur flüssige, völlig resorbierbare Nahrung“ (NORDENSKIÖLD) aufnehmen.

Es gibt zwei Hypothesen zur Entstehung des trombidiformen Darmtyps:

1. Das dorsomediane Exkretionsgefäß entspricht dem abgetrennten Enddarm (MICHAEL 1895, 1896; POLLOCK 1898; HUGHES 1959 u. a.).
2. Der Enddarm ist reduziert worden, und die entodermalen malpigischen Gefäße sind zum Exkretionsgefäß verschmolzen (THOR 1904), oder es ist nur die entodermale Sammelblase übriggeblieben (REUTER 1909; KLUMPP 1954).

Während beide Hypothesen von einem entodermalen Exkretionsgefäß ausgehen, berichtet HAFIZ (1935) bei *Cheyletus eruditus* von einer ektodermalen Entstehung durch Einsenkung einer Rinne aus dem dorsalen Blastoderm. BADER (1938) findet bei Hydrachnellen im Mitteldarm von Adulten mit zunehmendem Alter eine sich vergrößernde Anzahl von Exkretzellen und nimmt an, daß schließlich keine Nahrungsaufnahme mehr möglich ist, so daß die Milben nach der Eiablage absterben. WITTE (1972) wies dagegen bei *Abrolophos passerinii* nach, daß nach zweimaliger Eiablage trotz ständiger Fütterung fast keine Exkrete im Mitteldarm vorhanden waren. BADER schließt ein vorzeitiges Überfüllen mit Exkreten im Mitteldarm bei Hydrachnellen durch die Annahme aus, daß während der Häutungsstarre zwischen Nymphe und Adultus „wichtige histologische Veränderungen vor sich gehen“. Dadurch erklärt er, daß die

Exkretzellen manchmal in Nymphen ebenso zahlreich sind wie in älteren Adulten, während junge Adulte nur sehr wenig Exkretzellen besitzen. Diese Verjüngung wäre einmalig bei den Arachnoiden, die sonst Exkretzellen oder deren apikale Bereiche abgeben.

NORDENSKIÖLD (1900) führt den Verlust des Enddarmes bei *Rhagidia* auf die Nahrungsbiologie zurück und meint wie THOR (1904), daß die Trombidiformes auf eine Defäkation verzichten könnten. Die Rhagidien saugen ihre Beutetiere bis auf die Cuticula leer. Auf histologischen Schnitten und aufgehellten Totalpräparaten konnte ich folgende feste Partikel finden:

bei *Rhagidia halophila* Exkrete aus *Nanorchestes*

bei *Poecilophysis faeroensis* Pigmente von Collembolen, Hyphen und Sporen aus dem Darm der Collembolen.

Diese Stoffe werden nicht gespeichert, wie es bei einem geschlossenen Mitteldarm nötig wäre, sondern durch den Exkretionsdarm abgegeben. Bei *Rhagidia halophila* konnte ich nach unterschiedlicher Ernährung die jeweiligen unverdaulichen Bestandteile eines Beutetieres im Darmtrakt und in den Kotballen nachweisen.

Auch bei den Tetranychiden (BLAUVELT 1945), Bdelliden (ALBERTI 1973) und Erythraeiden (WITTE 1972) werden unverdauliche Stoffe abgegeben. NALEPA (1887) wies bei Tetrapodili einen durchgehenden Darm nach, doch VITZHUM (1943: 289) hält den postventrikulären Darmteil nicht für homolog mit dem dorsomedianen Exkretionsgefäß der übrigen Trombidiformes. Erst BLAUVELT (1945) erkennt bei *Tetranychus telarius* die Homologie und nennt diesen Abschnitt „hindgut and excretory organ“. Über die genaue Herkunft ist er sich allerdings nicht schlüssig. Er meint, daß der posteriore Teil möglicherweise dem Enddarm (true hindgut) entspricht und der anteriore Teil durch in die Länge gestreckte Malpighische Gefäße gebildet wird. WITTE (1972) hat an Erythraeiden, ALBERTI (1973) an Bdelliden und VISTORIN (1979) an Nicoletielliden einen durchgehenden Darm nachgewiesen, dessen postventrikulärer Abschnitt der Exkretproduktion und Defäkation dient. Sie homologisieren den zwischen Ventrikel und Rectum liegenden Abschnitt mit dem entsprechenden Abschnitt bei den „Sarcoptiformes“.

Bei den Oribatei und Acariden, deren Verwandtschaft VAN DER HAMMEN (1971) anzweifelt, folgen dem Ventrikel caudal das Colon, Postcolon und Rectum. Die Keimblattzugehörigkeit dieser Abschnitte ist noch nicht endgültig geklärt. Während VITZHUM (1943), PRASSE (1967) und HOEBEL-MÄVERS (1967) bei den Oribatiden und HUGHES (1950) bei den Acariden das Colon und Postcolon zum Mitteldarm rechnen, zählen WOODRING & COOK (1962) diese Abschnitte zum Ektoderm. Letztere Autoren geben für den „hindgut“, den sie in Colon und Rectum unterteilen, eine chitinöse Auskleidung an. Selbst wenn diese Beobachtung stimmen würde, bliebe zu bedenken, daß Chitin nicht nur von ektoblastischem Epithel abgeschieden werden kann. PETERS (1969) fand Chitin fibrillen in der peritrophischen Membran des Mitteldarmes von Insekten.

Nach ALBERTI (1973) ist das Exkretionsorgan aus einem Teil des Verdauungstraktes hervorgegangen und zwar aus dem entodermalen Mitteldarm (Colon) und dem ektodermalen Enddarm (Rectum).

Bei den Rhagidien habe ich eine Gliederung des Darmes gefunden, wie sie REUTER (1909) und VITZHUM (1943) für den sarcoptiformen Darmtyp angeben. Deshalb wähle ich für die Untergliederung des postventrikulären Exkretionsdarmes die Bezeichnungen Colon und Postcolon. Der hinter dem Exkretionsdarm liegende, mit einer Intima versehene Darmabschnitt ist sicherlich dem Rectum der Sarcoptiformes homolog.

In Tabelle 1 sind die Merkmale des Colons und Postcolons der Sarcoptiformes aufgeführt und mit denen der Rhagidien verglichen. Es ergibt sich in allen Merkmalen eine

	C O L O N					P O S T C O L O N				
	Durchmesser	Zellgröße	Muscularis	Mikrovilli	Exkretion	Durchmesser	Zellgröße	Muscularis	Mikrovilli	Exkretion
Acaridien Vitzhum 1943	klein	klein	-	durchsichtiger Saum		groß	groß	vorhanden	lange "Cilien"	
Prasse 1967	ohne Inhalt: walzenförmig	flach	deutlich	10-12 µm	Malpighische Gefäße	birnenförmig	zylindrisch		10-15 µm	
Oribatei Woodring, Cook 1962	klein	klein	dünn	kurz		groß	groß	dicht	lang	
Höbel-Mävers 1967	klein	klein	zart			groß	groß	dicht	lang	
Rhagidien	klein, dehnbar	klein	deutlich vorhanden	äußerst kurz	keine	groß	groß, zylinderförmig	besonders stark	gut ausgebildet bis 6 µm	nur hier

Tabelle 1 Vergleich des Colons und des Postcolons bei den Sarcoptiformes und den Rhagidiidae

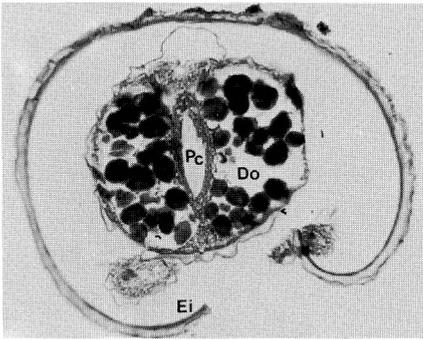


Abb. 25 *Rhagidia gigas*: Praelarve in der Eischale. Das Postcolon ist gut entwickelt, sein Lumen gibt Lage und Größe des Exkretstranges an (Querschnitt)

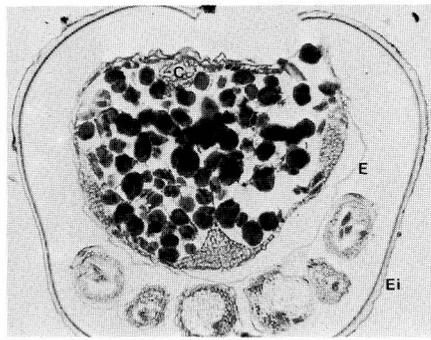


Abb. 26 *Rhagidia gigas*: Praelarve in der Eischale. Das Colon ist erst wenig entwickelt

Übereinstimmung, so daß eine Homologisierung der einzelnen Darmabschnitte als gerechtfertigt angesehen werden darf. Es besteht außerdem eine funktionelle Übereinstimmung, denn im Colon wird bei beiden Gruppen der Kotballen gebildet und im Postcolon durch weitere Resorption eingedickt. Das Colon der Rhagidien unterscheidet sich vom Ventrikel durch das kondensierte Euchromatintröpfchen im Kern, das auch im Postcolon vorhanden ist. Während bei einigen Acaridien noch Malpighische Gefäße vorhanden sind, fehlen sie bei den Oribatiden. HUGHES (1959) meint, daß durch den Verlust der Malpighischen Gefäße bei den Trombidiformes und Oribatiden der postventrikuläre Mitteldarm deren Funktion übernommen hat. Bei einigen Sarcoptiformes kommt es im Parenchym zur Speicherung von Guanin. Andere bilden im Colon einen „faecalum-excretory bolus“, dem dann im Postcolon Wasser entzogen wird. Soweit festzustellen war, beschränkt sich die Exkretbildung bei den Rhagidien auf das Postcolon. Bei normal gefütterten Rhagidien bildet sich im Postcolon ein Mischballen, der aus unverdaulichen Nahrungsresten, Zellfaeces aus dem Ventrikel und Exkreten besteht. Nur bei ausgehungerten Tieren entsteht im Postcolon ein Exkretstrang. In älteren Prälarven tritt im dorsomedianen, posterioren Bereich des Hysterosomas ein Exkretstrang auf. Zu diesem Zeitpunkt ist das Postcolon (Abb. 25) bereits gut entwickelt, während das Colon (Abb. 26) erst schwach angedeutet ist.

Aufgrund der Ähnlichkeit des Verdauungstraktes der Rhagidien mit dem der Sarcoptiformes in bezug auf die Funktionsmorphologie und die histologische Ausgestaltung (Tab. 1) kann m. E. nicht länger zwischen einem sarcoptiformen und trombidiformen Darmtyp unterschieden werden. Vielmehr ist für die Actinotrichida von einem ursprünglich einheitlichen Verdauungstrakt auszugehen, der jedoch bei den Trombidiformes verschiedene Reduktionserscheinungen aufweist.

Die Unterteilung des Exkretionsdarmes bei den Rhagidien ist von großer Bedeutung für das Verständnis des Darmtraktes der Trombidiformes. Wenn auch bei Tetranychiden, Bdelliden, Nicoletiellen und Erythraeiden schon auf einen durchgehenden Darm hingewiesen wurde, so handelt es sich hierbei im Gegensatz zu Rhagidien nur um einen annähernd einheitlichen Abschnitt. Deshalb ist bei Lebendbeobachtungen vieler Trombidiformes nur ein langer Exkretstrang vom Ventrikel bis zum Anus festzustellen. Wenn man die Unterteilung bei den Actinotrichida in einen sarcoptiformen und trombidiformen Darmtyp nicht mehr aufrechterhalten kann, ergibt sich die Frage, ob

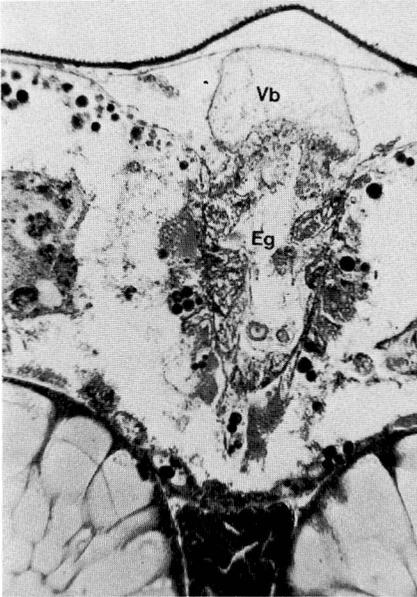


Abb. 27 *Neomolgus littoralis*: Exkretionsdarm mit „verbindendem Abschnitt“ zwischen Ventrikel und Exkretionsdarm (Querschnitt)

der bei einigen Trombidiformes einheitliche Exkretionsdarm dem Colon oder Postcolon entspricht. ALBERTI (1973) konnte diese Frage bei den Bdelliden noch nicht entscheiden und bezeichnete den entodermalen Abschnitt zwischen Ventrikel und Rectum indifferent als „Colon“. Da bei den Rhagidien nur der posteriore Abschnitt des Exkretionsdarmes Exkrete enthält, nehme ich an, daß bei weiterer Differenzierung der anteriore Abschnitt zugunsten des Postcolons zunehmend atrophiert und so der einheitliche Exkretionsdarm vieler Trombidiformes entstanden ist.

Zwei Beispiele aus der Literatur deuten ebenfalls auf eine Unterteilung des Exkretionsdarmes hin:

ALBERTI (1973: 304) schreibt: „Der Ventrikel ragt mit einer kleinen Ausbuchtung anad über das Exkretionsorgan hinweg . . .“ Auf dem bei ihm abgebildeten Längsschnitt wird diese Anordnung nur angedeutet, da ein Exkrementballen das Exkretionsgefäß weit offen hält. Dr. ALBERTI stellte mir freundlicherweise eine Querschnittserie durch einen *Neomolgus littoralis* zur Verfügung. Hierauf wurde der durchgehende Darm im Bereich

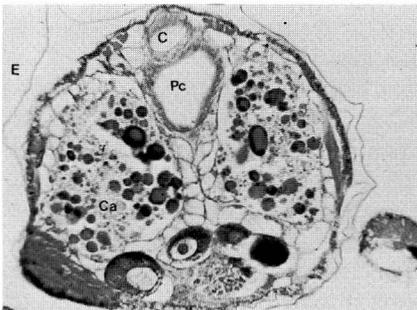


Abb. 28 *Poecilophysis pratensis*: Nymphe III in Häutungsstarre. Im Übergangsbereich wird das Postcolon vom Colon überlagert. (Querschnitt)

des Überganges Ventrikel/Exkretionsdarm zweimal geschnitten (Abb. 27). Ein vergleichbares Bild erhält man bei häutungsstarrten Nymphen der Rhagidien, deren stark erweitertes Postcolon sich unter das Colon schiebt (Abb. 28). Ich vermute daher, daß bei den Bdelliden der Abschnitt des Exkretionsdarmes zwischen Ventrikel und Anus im wesentlichen dem Postcolon der Rhagidien entspricht.

ALBERTI gibt in derselben Arbeit einen Hinweis darauf, daß auch bei den Anystiden eine Unterteilung des postventrikulären Darmes vorhanden ist.

Nachdem der durchgehende Darmtrakt bei mehreren Prostigmata nachgewiesen wurde und er bei einigen Eleutherengona sogar dieselbe Unterteilung wie bei den Sarcoptiformes aufweist, ist es interessant, den Darmtrakt einer primitiven Actinotrichida zum Vergleich heranzuziehen. VAN DER HAMMEN (1969) bezeichnet *Alycus roseus* (Alycidae) als primitiven Vertreter der Actinotrichida, u. a. wegen der hohen Zahl an Opisthosomasegmenten. Ich habe deshalb eine Milbe aus der weiteren Pachygnathiden-Verwandtschaft für diesen Vergleich gewählt und ebenfalls einen durchgehenden Darm mit der deutlichen Unterteilung des postventrikulären Darmes in ein Colon und Postcolon gefunden. Weil auch bei dieser primitiven endeostigmatischen Milbe ein unterteilter durchgehender Darm vorliegt, halte ich es für wahrscheinlich, daß dieses Merkmal innerhalb der Trombidiformes ursprünglich ist.

Da bei einigen Vertretern aus sehr verschiedenen Gruppen (sowohl bei Räubern als auch bei Pflanzensaugern) ein durchgehender Darm mit einer unterschiedlichen Differenzierung vorhanden ist, möchte ich folgende Hypothese über eine mögliche Entwicklung des Trombidiformendarmes aufstellen:

Ich betrachte den durchgehenden, unterteilten Darm bei den Trombidiformes als ursprünglich. Dieser Darmtyp (Abb. 29a) ist nach bisheriger Kenntnis bei den Rhagidien verwirklicht.

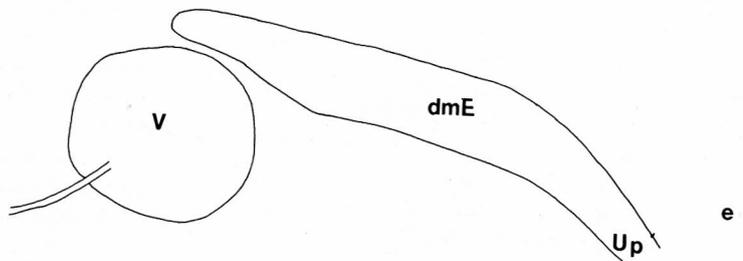
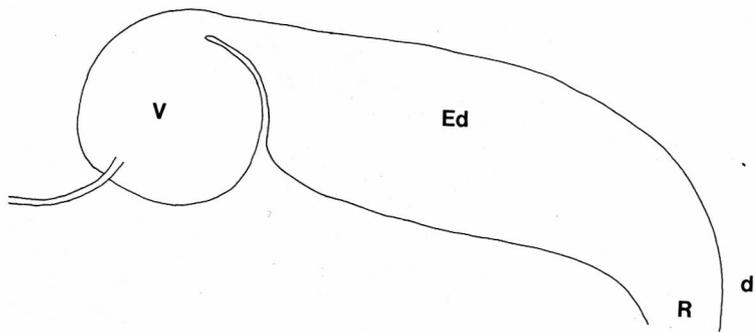
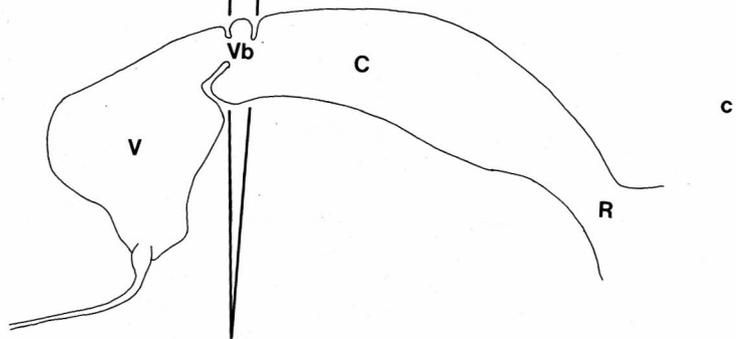
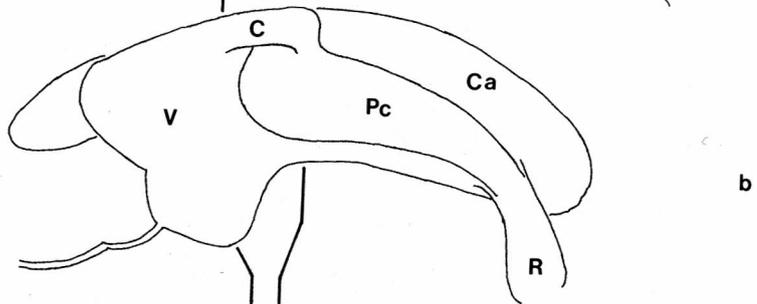
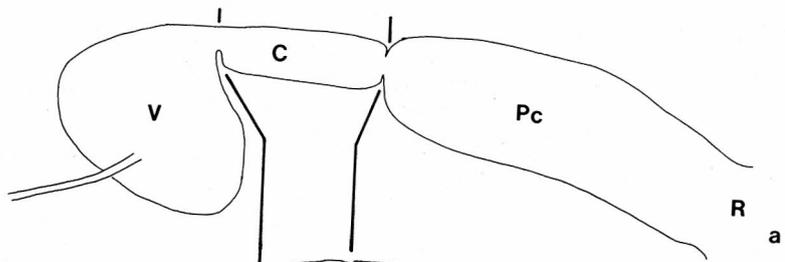
In der Weiterentwicklung atrophiert das Colon zugunsten des exkretproduzierenden Postcolons, das bei *Nicoletiella* (VISTORIN 1979) den weitaus größeren Anteil des Darmes zwischen Ventrikel und Rectum ausmacht (Abb. 29b).

Bei den Bdelliden und Anystiden ist das Colon soweit zurückgebildet, daß es nur noch schwer als eigener Darmabschnitt abgegrenzt werden kann (Abb. 29c).

Die nächste Stufe sehe ich bei den Erythraeiden (WITTE 1972) verwirklicht (Abb. 29d). Diese Milben gehören der höher entwickelten Gruppe der Parasitengona an und besitzen einen Exkretionsdarm, der in voller Länge der Exkretproduktion dient und keine Differenzierung mehr aufweist.

Diese fortschreitende Entwicklung steht im Einklang mit der systematischen Stellung der betreffenden Milben. Ob die letzte Stufe dieser Entwicklungsreihe die Abtrennung des Exkretionsdarmes vom Ventrikel (Abb. 29e) darstellt, kann zu diesem Zeitpunkt noch nicht endgültig entschieden werden. Bei den Hydrachnellen ist jedenfalls noch keine Milbe mit einem durchgehenden Darm bekannt. VISTORIN-THEIS (1977) konnte bei Calyptostimiden ebenfalls keine Verbindung zwischen Ventrikel und Exkretionsorgan finden, das stark verzweigt ist und in einem engen Kontakt mit dem Darm steht. Dieser Befund steht auch im Einklang mit der Beobachtung, daß bei Calyptostomiden nie ein Absetzen von Kotballen beobachtet wurde.

NORDENSKIÖLD (1900) berichtet über *Rhagidia*, daß ihr Exkretionsorgan „sich von der Analöffnung aus schräg nach vorne und oben bis zum Zentralteil des Magens erstreckt, wo es in zwei unbedeutenden Lappen endigt“. Diese Feststellung konnte bei keiner der untersuchten Rhagidien bestätigt werden. Doch bei den nahe verwandten Linopodiden ist ein „dorsomedianes Exkretionsorgan“ vorhanden, das sich entsprechend der Literatur (NORDENSKIÖLD 1900, THOR & WILLMANN 1941, MORIKAWA 1963) vorn



gabelt. Auch BADER (1954) beschreibt bei den Hydrachnellten ein ebenso gebautes Exkretionsgefäß.

Es müssen in Zukunft noch weitere Untersuchungen und Lebendbeobachtungen am Darmtrakt der Trombidiformes durchgeführt werden, bevor man sich ein umfassendes Bild von diesem unterschiedlich ausgebildeten Organ wird machen können. Allerdings kann man den blindgeschlossenen Darmtrakt nicht mehr als kennzeichnendes Merkmal der Trombidiformes ansehen.

Schriftenverzeichnis

- ALBERTI, G. (1973): Ernährungsbiologie und Spinnvermögen der Schnabelmilben (Bdellidae, Trombidiformes). – Z. Morph. Tiere, **76**: 285–338.
- ANWARULLA, M. (1963): Beiträge zur Morphologie und Anatomie einiger Tetranychiden (Acari, Tetranychidae). – Z. angew. Zool., **50**: 385–426.
- BADER, C. (1938): Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen. – Rev. suisse Zool., **45**: 721–806.
- (1954): Das Darmsystem der Hydracarinen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. – Rev. suisse de Zoologie, **61**: 505–549.
- BLAUVELT, W. E. (1945): The internal anatomy of the common red spider mite (*Tetranychus telarius* L.). – Cornell Univ. Agric. Expt. Sta. Nem., **270**: 3–46.
- BURCK, H.-C. (1969): Histologische Technik. – 2. Aufl. 183 S.; Stuttgart. (G. Thieme Verlag).
- CLAPARÈDE, E. (1868): Studien an Acariden. – Z. wiss. Zool., **18**: 445–546.
- EHRNSBERGER, R. (1974): Prälarval- und Larvalentwicklung bei Rhagidien (Acarina: Prostigmata). – Osnabrücker naturwiss. Mitt., **3**: 85–117; Osnabrück.
- (1977): Fortpflanzungsverhalten der Rhagidiidae (Acarina, Trombidiformes). – Acarologia, **19**: 67–73.
- (1979): Spinnvermögen bei Rhagidiidae (Acarina, Prostigmata). – Osnabrücker naturwiss. Mitt., **6**: 45–72.
- (1981): Ernährungsbiologie der bodenbewohnenden Milbe *Rhagidia* (Trombidiformes). – Osnabrücker naturwiss. Mitt., **8**: 127–132; Osnabrück.
- HAFIZ, H. A. (1935): The embryological development of *Cheyletus eruditus*. – Proc. roy. R. Soc. London, **117**: 174–201.
- HAMMEN, L. VAN DER (1961): Description of *Holothyrys grandjeani* nov. spec. and notes on the classification of the mites. – Nova Guinea Zool., **9**: 173–194.

- ◁ Abb. 29 Unterschiedliche Ausbildung des Verdauungstraktes einiger Trombidiformes
- a Rhagidiidae
 - b Nicoletiellidae, nach VISTORIN (1979)
 - c Bdellidae, Anystis, nach ALBERTI (1973)
 - d Erythraeidae, nach WITTE (1972)
 - e Hydracarinen, nach verschiedenen Autoren kombiniert

- (1969): Notes on the morphology of *Alycus roseus* C. L. KOCH. – Zool. Mededel. Rijksmus. Leiden, D **43** (15): 177–202.
- (1971): La phylogénèse des Opilioacarides et leurs affinités avec les autres Acariens. – Acarologia, **12**: 465–473.
- HENKING, H. (1882): Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* HERM. – Z. wiss.Zool., **37**: 553–663.
- HOEBEL-MÄYERS M. (1967): Untersuchungen über die Funktionsanatomie des Oribatidendarmes. – Diss. Braunschweig, 45 S.
- HUGHES, M. A. (1950): The Physiology of the Alimentary Canal of *Tyroglyphus farinae*. – Quart. Journ. Micr. Sci., **91**, 45–61.
- HUGHES, T. E. (1959): Mites or the Acari. – Athlone Press, 7 + 225 S., London.
- KLUMP, W. (1954): Embryologie und Histologie der Bienenmilbe *Acarapis woodi* RENNIE. – Z. Parasitenk., **19**: 407–442.
- MCENROE, W. D. (1961): Guanin excretion by the two spotted spider mite (*Tetranychus telarius* L.). – Ann. Ent. Soc. Amer., **54**: 925–926.
- MAC LEOD, J. (1884): Communication préliminaire relative à l'anatomie des Acariens. – Acad. Roy. Sci., Lettres, Beaux-arts Belg. Bul, **7**: 253–259.
- MICHAEL, A. D. (1895): A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. – Proc. Zool.Soc., **12–13**: 174–209.
- (1896): The internal anatomy of *Bdella*.-Trans. Linn. Soc., 2 ser., **6**: 477–528.
- MONNÉ L. (1938): Vitalfärbungen von tierischen Zellen mit Rhodaminen. – Z. f. wiss. Mikroskopie, **55**: 143.
- MORIKAWA, K. (1963): Terrestrial Prostigmatic Mites from Japan (I). – Acta arachnol., **18**: 13–20.
- NALEPA, A. (1887): Die Anatomie der Phytopten. – Sitzgsber. k. Akad. Wiss., math. nat., Wien, **96**, 115–165.
- NORDENSKIÖLD, E. (1900): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie von *Norneria gigas* R. Can.-Acta Soc. Sc. Fenn. Helsingfors., **26**, (6): 1–23.
- PHILLIPSON, J. (1961): Histological changes in the gut of *Mitopus morio* (Phalangiidae) during protein digestion. – Quart. J. Micr. Sci., **102**: 217–226.
- POLLOCK H. M. (1898): The anatomy of *Hydrachna inermis*, PIERSIG. – Diss. Leipzig, 52 S.
- PRASSE, J. (1967): Zur Anatomie und Histologie der Acaridae mit besonderer Berücksichtigung von *Caloglyphus berlessei* (MICHAEL 1903) und *Caloglyphus michaeli* (OUDEMANS 1924). I. Das Darmsystem. – Wiss. Z. M.-Luth.-Univ. Halle, math. nat. R., **16**, (5): 789–812.
- REUTER, E. (1909): Zur Morphologie und Ontogenie der Acaridae mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (E. REUTER). – Acta Soc. Sci. Fenn. Helsinki, **36**: 1–288.
- ROMEIS, B. (1968): Mikroskopische Technik. – 16. Aufl. 757 S.; München (R. Oldenbourg Verlag).
- SCHALLER, F. (1962): Die Unterwelt des Tierreichs. – 126 S.; Berlin (Springer Verlag).
- SCHMIDT, U. (1936): Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydracarinae, besonders von *Diplodontus despiciens* O. F. Müller. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **30**: 99–176.
- SNIEDER-BERKENBOSCH, L. (1955): Some remarks about the digestive tract and the female reproductive system of the fruit tree red spider mite, *Metatetranychus ulmi* (KOCH). – Proc. Akad. Wet. Amsterdam, **58**, (C): 489–494.
- STRANDTMANN, R. W. (1971): The Eupodoid Mites of Alaska (Acarina: Prostigmata): – Pacific Insects, **13**: 75–118.
- THOR, S. (1904): Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. – Ann. Sci. nat. Zool., sér. 8, **19**: 1–190.
- THOR, S., & WILLMANN, C. (1941): Rhagidiidae. – Das Tierreich, **71a**; 91–126.
- VITZTHUM, H. GRAF VON (1943): Acarina. – In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. **5**, Abt. 4, Buch 5, 1011 S.; Leipzig.
- WIESMANN, R. (1968): Untersuchungen über die Verdauungsvorgänge bei der gemeinen Spinnmilbe, *Tetranychus urticae* KOCH. – Z. angew. Ent., **61**: 457–465.
- WITTE, H. (1972): Funktionsanatomische und ethologische Untersuchungen an der Milbenfamilie Erythraeidae. – Diss. Kiel.
- WOMERSLY, H., & STRANDTMANN, R. W. (1963): On some free living Prostigmatic Mites of Antarctica. – Pacific Insects, **5** (2): 451–472.
- WOODRING, J. P., & COOK, E. F. (1962): The internal anatomy, reproductive physiology, and molting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina: Oribatei). – Ann. Ent. Soc. Amer., **55** (2): 164–181.
- WRIGHT, K. A. & NEWELL, I. M. (1964): Some Observations on the fine Structure of the Mite *Anystis*. – Annals of the Entomological Soc. of Am., **57**; 684–693.