

Funktionelle Anatomie und phylogenetische Abwandlung des männlichen Genitalsystems der actinotrichen Milben (Acari)

**Vorgelegt dem Fachbereich 2 (Biologie / Chemie) der Universität Bremen
als Dissertation zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)**

Gutachter der Dissertation:

- 1. Gutachter: Prof. Dr. A. Wohltmann (Universität Bremen)**
- 2. Gutachter: Prof. Dr. D. Mossakowski (Universität Bremen)**

Tag des öffentlichen Kolloquiums: 03.09.2004

**Gunnar Müller
Bremen
2004**

Für Harald

Inhaltsverzeichnis

1. EINLEITUNG.....	1
1.1. FRAGESTELLUNG	1
1.2. PHYLOGENIE DER ACARI UND DER ACTINOTRICHIDA	3
1.3. ÜBERSICHT ÜBER DIE ANATOMIE DES MÄNNLICHEN GENITALTRAKTES UND DIE SPERMATOLOGIE ACTINOTRICHER MILBEN	7
2. MATERIAL UND METHODEN.....	10
2.1. EINBETTUNG	10
2.2. ERSTELLUNG DER SCHNITTPRÄPARATE UND DOKUMENTATION	12
3. ERGEBNISSE.....	13
3.1. <i>AMERONOTHRUS LINEATUS</i>	13
3.1.1. GLIEDERUNG UND LAGE DES MÄNNLICHEN GENITALTRAKTES	13
3.1.2. KEIMLAGER	14
3.1.3. DRÜSENHODEN	16
3.1.4. VASA DEFERENTIA	17
3.1.5. DUCTUS EJACULATORIUS UND GENITALATRIUM	18
3.1.6. AKZESSORISCHES ORGAN	19
3.1.7. SPERMATOGENESE	19
3.2. <i>LINOPODES SPEC.</i>	20
3.2.1. GLIEDERUNG UND LAGE DES MÄNNLICHEN GENITALTRAKTES	20
3.2.2. KEIMLAGER	22
3.2.3. DRÜSENHODEN	23
3.2.4. VASA DEFERENTIA	25
3.2.5. DUCTUS EJACULATORIUS UND GENITALATRIUM	27
3.2.6. AKZESSORISCHE DRÜSE	28
3.2.7. SPERMATOGENESE	28

3.3. TYDEUS CALIFORNICUS	30
3.3.1. GLIEDERUNG UND LAGE DES MÄNNLICHEN GENITALTRAKTES	30
3.3.2. KEIMLAGER	30
3.3.3. DRÜSENHODEN	31
3.3.4. VASA DEFERENTIA	31
3.3.5. AKZESSORISCHE DRÜSE	31
3.3.6. SPERMATOGENESE	32
3.4. ABBILDUNGEN	34
<u>4. DISKUSSION</u>	<u>72</u>
4.1. HODEN	72
4.1.1. KEIMLAGER	73
4.1.2. DRÜSENHODEN	80
4.2. VASA DEFERENTIA	84
4.3. DUCTUS EJACULATORIUS UND GENITALTRIUM	88
4.4. AKZESSORISCHE DRÜSEN	96
4.5. SPERMATOPHORENBILDUNG	101
4.6. SPERMATOLOGIE	111
4.6.1. VERGLEICHENDE ANATOMIE	111
4.6.2. FUNKTIONELLE ASPEKTE	119
4.7. REKONSTRUKTION DES GRUNDPLANS DES MÄNNLICHEN GENITALTRAKTES FÜR DIE ACTINOTRICHIDA	122
4.8. VERGLEICH MIT ANDEREN ARACHNIDEN MIT ANMERKUNGEN ZUM PHYLOGENETISCHEN SYSTEM DER ARACHNIDA	125
<u>5. ZUSAMMENFASSUNG</u>	<u>131</u>
<u>6. LITERATURLISTE</u>	<u>133</u>
<u>A. ANHANG</u>	<u>148</u>
A.1. MERKMALSTABELLE	148
A.2. ABKÜRZUNGS-VERZEICHNIS	152
<u>DANKSAGUNG</u>	<u>153</u>

1. Einleitung

1.1. Fragestellung

Die Acari stellen nicht nur die artenreichste Gruppe innerhalb der Arachnida dar, sondern weisen außerdem in ihrer Anatomie, den Verhaltensweisen und den besiedelten Lebensräumen die größte Variabilität aller Spinnentiere auf. Dies trifft auch auf den Modus der Spermaübertragung zu. Die indirekte Übertragung mittels einer gestielten Spermatophore, die von einer Vielzahl von Autoren für die Arachnida als ursprünglich angesehen wird (siehe Review in THOMAS & ZEH, 1984), tritt innerhalb der Acari ebenso auf wie die Übergabe von Spermatophoren mit Gonopoden oder eine Paarung mit direkter Übertragung. Hierzu liegt eine Reihe von Untersuchungen vor (siehe Review in ALBERTI & COONS, 1999), so dass für den überwiegenden Teil der Großgruppen die Art der Spermaübertragung bekannt ist, außerdem für zahlreiche Taxa die Struktur der Spermatophore. Dies steht im deutlichen Gegensatz zu dem für viele Taxa nur geringen Kenntnisstand über die zugrunde liegende funktionelle Anatomie des männlichen Genitalsystems. Während für wenige Taxa – wie zum Beispiel den ökonomisch als Pflanzenschädlinge bedeutsamen Tetranychiden (ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985, MATSUBARA ET AL., 1992) – detaillierte Untersuchungen vorliegen, fehlen diese für andere Gruppen fast völlig. Dabei beschränken sich die Ergebnisse häufig auf lichtmikroskopische Untersuchungen, was aufgrund der geringen Größe der Tiere oft nur Aussagen über die grobe Gliederung des Organsystems zulässt. Zum Verständnis der funktionellen Anatomie des männlichen Genitaltraktes sind deshalb elektronenmikroskopische Untersuchungen auf ultrastruktureller Basis unerlässlich.

Über den funktionell-anatomischen Aspekt hinaus haben zahlreiche Untersuchungen gezeigt, dass histologische Ergebnisse des männlichen Genitaltraktes für phylogenetische Untersuchungen von großer Bedeutung sein können. Sowohl für Arachnida als auch für anactinotriche Milben (vgl. Abb. 1.1.) finden Daten des männlichen Genitalsystems und der Spermatologie Verwendung bei der Begründung von Verwandtschaftsverhältnissen (WEYGOLDT & PAULUS, 1979a, b, ALBERTI, 1980a, 1984, 1991, 2000, SHULTZ, 1990). Für die Actinotrichida, der Schwestergruppe der Anactinotrichida, konnte dies mit Ausnahme der Parasitengona (BARR, 1972, WITTE,

1975a, 1991, 1995, WITTE & OLOMSKI, 1999; vgl. Abb. 1.4.) aufgrund des Fehlens von Untersuchungen an einer Reihe ihrer Subtaxa nicht erfolgen. Aus phylogenetischer Sicht existiert hier somit ebenfalls ein großer Forschungsbedarf.

Aufgrund dieser Überlegungen ist es das Ziel dieser Arbeit, den Kenntnisstand der funktionellen Anatomie des männlichen Genitalsystems innerhalb der Actinotrichida zu erweitern. Dies erfolgt anhand licht- und elektronenmikroskopischer Untersuchungen histologischer Schnittpräparate. Die ermittelten Daten sollen sowohl aus funktioneller Sicht als auch im Rahmen phylogenetischer Fragestellungen wie der Rekonstruktion des Grundplans der actinotrichen Milben interpretiert werden.

Die vorliegende Arbeit ist Teil eines Forschungsprojektes der Arbeitsgruppe „Spezielle Zoologie der wirbellosen Tiere“, das sich mit der phylogenetischen Abwandlung von Organsystemen innerhalb der Actinotrichida beschäftigt. Im Rahmen dieses Forschungsschwerpunktes wurden bereits Untersuchungen zur allgemeinen Anatomie der Parasitengona (u.a. WITTE, 1991, 1995, 1998, WITTE & OLOMSKI, 1999, BÜCKING 2000) und Halacariden (HAGENS, 2002), zum männlichen Genitalsystem einer endeostigmaten Art (MÜLLER, 2003) und des weiblichen Genitalsystems von Oribatiden und Prostigmaten (POSSIEL, 2002, MAUB-ERDMANN, in Vorbereitung) durchgeführt.

Für die Untersuchungen wurden Vertreter der Oribatida sowie der prostigmaten Tydeoidea und Eupodoidea ausgewählt. Über den männlichen Genitaltrakt der Oribatida liegen mit Ausnahme einer vergleichenden Arbeit von WOODRING (1970), die allerdings nur mit lichtmikroskopischen Methoden durchgeführt wurde, und einer kleinen Anzahl monotypischer Untersuchungen keine Befunde vor (WARREN, 1947, WOODRING & COOK, 1962). Ultrastrukturelle Daten beschränken sich fast ausschließlich auf die Spermatogenese (ALBERTI, 1980b, WITALINSKI, 1982a, b, 1988, WAITZBAUER, 1983, ALBERTI ET AL., 1991, FERNANDEZ ET AL., 1991). Tydeiden und Eupodiden gehören beide zu einem Subtaxon der Eupodina (NORTON ET AL., 1993, LINDQUIST, 1996, vgl. Abb. 1.4.). Über den männlichen Genitaltrakt dieses Taxons ist wenig bekannt; lediglich die Spermatogenese einer *Linopodes*-Art, einer Gattung der Eupodiden, ist von ALBERTI (1980b) beschrieben. Über die Schwestergruppe dieses Taxons, die unter anderem die Bdelloidea und die Halacaroidea enthält, existieren

hingegen eine Reihe von Untersuchungen (ALBERTI, 1974, PAHNKE, 1974, ALBERTI & STORCH, 1976a).

Um die vorliegende Arbeit in den bisherigen Kenntnisstand einordnen zu können, geben die folgenden Abschnitte einen Überblick über die Phylogenie der Acari mit besonderem Schwerpunkt auf den Actinotrichida sowie über den männlichen Genitaltrakt und die Spermatologie actinotricher Milben.

1.2. Phylogenie der Acari und der Actinotrichida

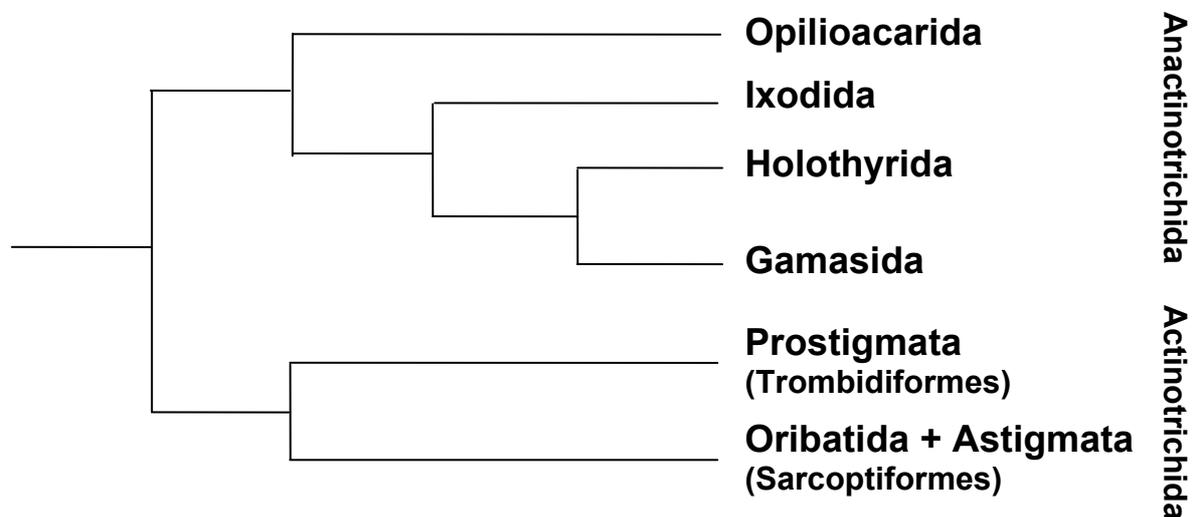


Abb. 1.1.: Cladogramm zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Acari nach NORTON ET AL. (1993). Nicht enthalten sind einige Gruppen innerhalb der Actinotrichida, die klassischerweise als Endeostigmata zusammengefasst werden.

Die Stellung der Acari innerhalb der Arachnida sowie die phylogenetischen Beziehungen ihrer Subtaxa untereinander sind bis zum heutigen Zeitpunkt unklar und werden kontrovers diskutiert (WEYGOLDT & PAULUS, 1979b, LINDQUIST, 1984, 1996, SHULTZ, 1990, NORTON ET AL., 1993, NORTON, 1998). Einigkeit herrscht hingegen weitestgehend über die Einteilung der Acari in Anactinotrichida und Actinotrichida (LINDQUIST, 1984, NORTON ET AL., 1993; Abb. 1.1.). Die Actinotrichida wurden klassischerweise in drei Taxa, die Oribatida, Astigmata und Prostigmata unterteilt (u.a. KRANTZ, 1978). Nach NORTON (1998) sind die Astigmata jedoch mit den Tryhypochothonioidea, einem Subtaxon der Oribatida, nächst

verwandt (Abb. 1.3.), weshalb die Oribatiden als paraphyletische Gruppe anzusehen sind. Aufgrund der traditionellen Angaben in der Literatur wird der Ausdruck Oribatida im Folgenden weiterhin verwendet. Somit steht der Ausdruck „Oribatiden“ im weiteren Verlauf für Oribatiden sensu NORTON (1998) bzw. „Higher Sarcoptiformes“ sensu OCONNOR (1984, Abb. 1.2.a), jeweils exklusive der Astigmata.

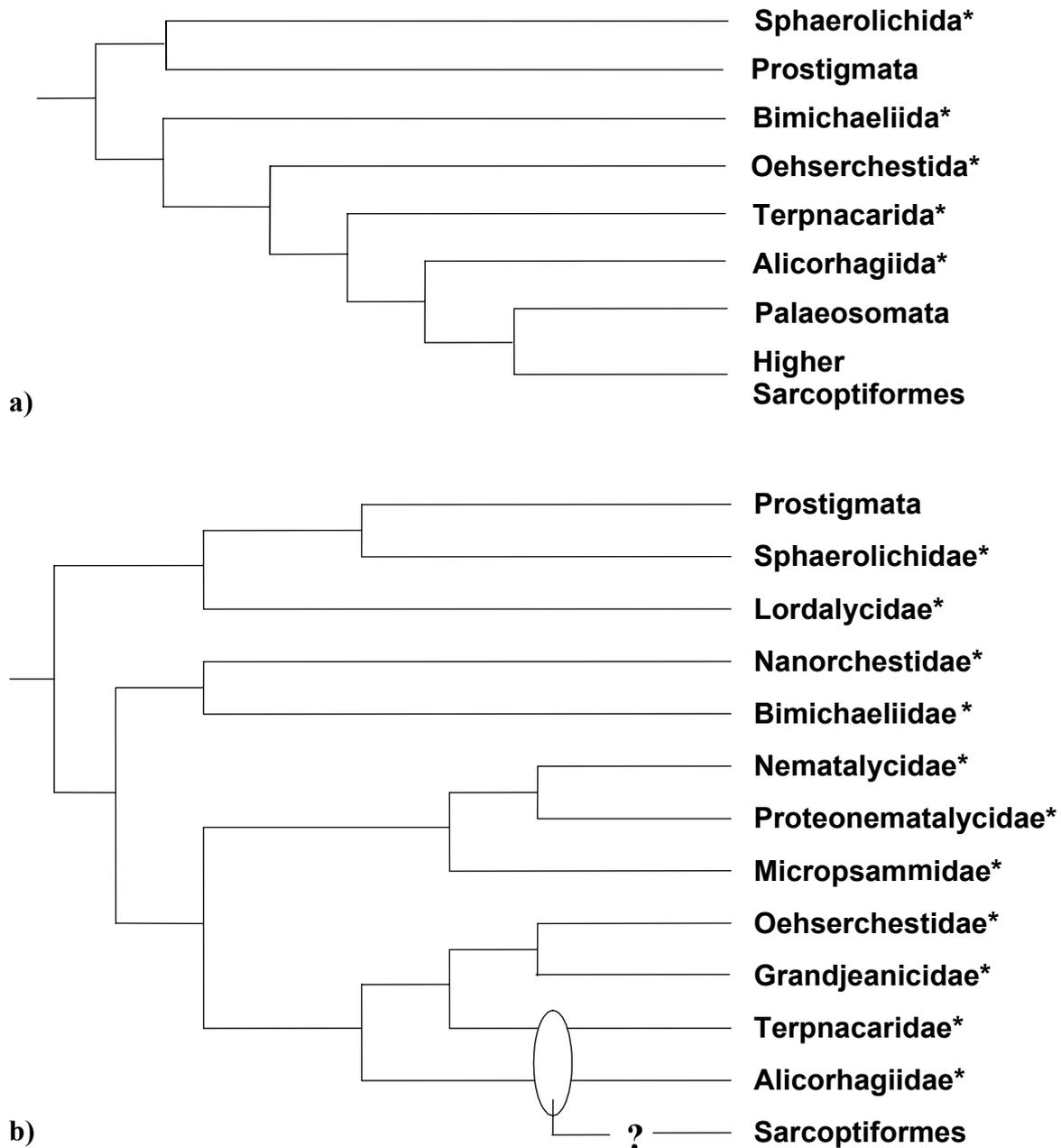


Abb. 1.2.: Cladogramme zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Actinotrichida a) nach OCONNOR (1984), b) nach NORTON ET AL. (1993). Die mit (*) markierten Taxa gelten klassischerweise als Endeostigmata. a) Die „Higher Sarcoptiformes“ beinhalten Oribatida (ohne Palaeosomata) und Astigmata. b) Die Sarcoptiformes beinhalten Oribatida (inkl. Palaeosomata) und Astigmata. Der ovale Bereich repräsentiert die unklare Abspaltung der Sarcoptiformes.

Nicht in Abb. 1.1. dargestellt, wohl aber in den Cladogrammen zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Actinotrichida von OCONNOR (1984; Abb. 1.2.a) und NORTON ET AL. (1993; Abb. 1.2.b), ist eine Reihe von Taxa, die klassischerweise als Endeostigmata in die Verwandtschaft der Prostigmata gestellt und als die ursprünglichsten Actinotrichida angesehen werden (KRANTZ, 1978). Nach den Hypothesen von OCONNOR (1984) und NORTON ET AL. (1993) sind die meisten endeostigmaten Taxa jedoch zu den Sarcoptiformes zu stellen, also in die Verwandtschaft der Oribatiden und Astigmaten. Auch bei den Endeostigmata handelt es sich somit nicht um eine monophyletische Gruppe. Das Cladogramm von OCONNOR, das überwiegend auf Merkmalen der Chaetotaxie und Segmentbildung begründet ist, stellt die einzige phylogenetische Untersuchung der Actinotrichida dar, für die eine Datenmatrix veröffentlicht ist. Die Gründe für die Unterschiede zu NORTON ET AL. (1993) sind somit unbekannt.

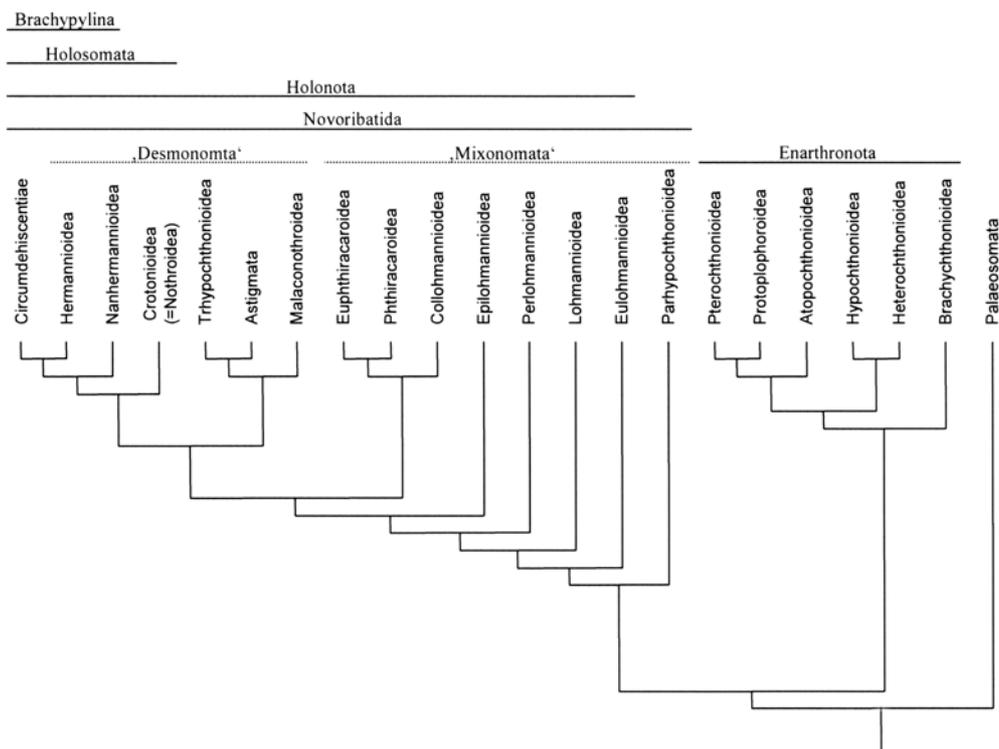


Abb. 1.3.: Cladogramm zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Oribatida inklusive der Astigmata (=Sarcoptiformes sensu NORTON ET AL., 1993) nach HEETHOFF (2004).

Das Cladogramm von HEETHOFF (2004; Abb. 1.3.), das überwiegend auf der phylogenetischen Untersuchung von HAUMANN (1991) basiert, zeigt, dass die klassische Aufteilung der Oribatiden in Enarthronota, Mixonomata und Desmonomata

mit den letzten beiden Taxa zwei paraphyletische Gruppen enthält. Den früh abgespaltenen Enarthronota werden hier die Novoribatida entgegengestellt, die auch die Astigmata beinhalten und zu denen auch die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Ameronothriden gehören.

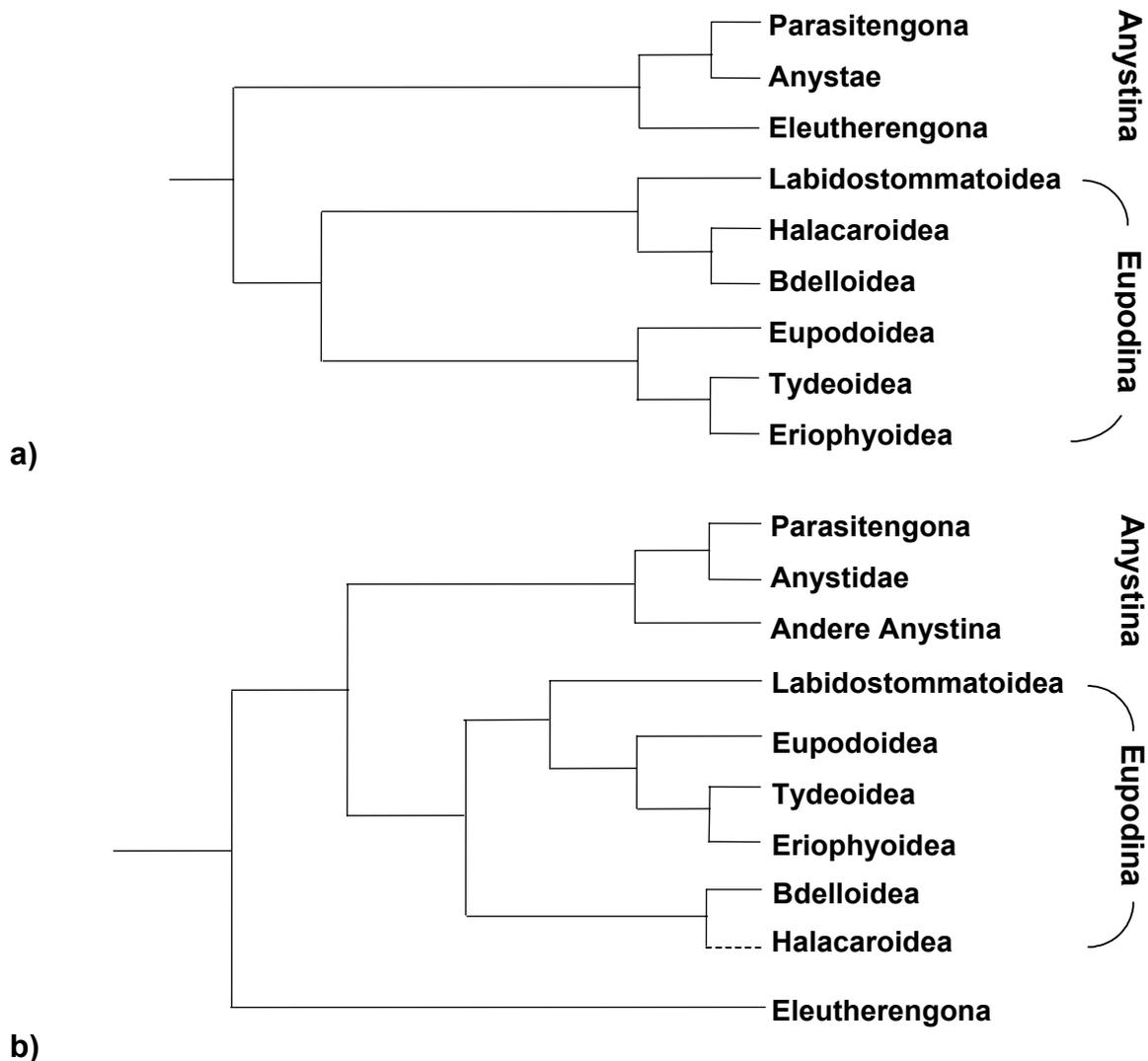


Abb. 1.4.: Cladogramme zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Prostigmata a) nach LINDQUIST (1996), b) nach NORTON ET AL. (1993). Die Stellung der Halacaroidea als Schwestergruppe der Bdelloidea ist nach NORTON ET AL. unklar.

Die Hypothesen der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Prostigmata von LINDQUIST (1996; Abb. 1.4.a) und NORTON ET AL. (1993; Abb. 1.4.b) basieren größtenteils auf nicht veröffentlichten Daten. LINDQUIST gibt lediglich Begründungen für die Stellung der Eriophyoidea an; außerdem sind die Eleutherengona durch eine ältere Arbeit begründet (LINDQUIST, 1976). In den Cladogrammen von LINDQUIST (1996) und NORTON ET AL. (1993) werden die Prostigmata in die drei Taxa Anystina,

Eleutherengona und Eupodina unterteilt, allerdings sehen NORTON ET AL. (1993) die Eleutherengona als separate Gruppe, während LINDQUIST (1996) sie in die Anystina eingliedert. Die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Eupodina weichen bei den beiden Hypothesen ebenfalls voneinander ab. Auch hier sind die Gründe für diese Unterschiede wegen der unbekanntenen Datenmatrix nicht klar. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Taxa Tydeoidea und Eupodoidea bilden jedoch bei beiden Hypothesen zusammen mit den Eriophyoidea eine monophyletische Gruppe.

1.3. Übersicht über die Anatomie des männlichen Genitaltraktes und die Spermatologie actinotricher Milben

Nach ALBERTI & COONS (1999) gliedert sich der männliche Genitaltrakt actinotricher Milben in einen proximalen Abschnitt aus Keimlager, Drüsenhoden und Vasa deferentia und einen distalen, ektodermalen Abschnitt aus Ductus ejaculatorius und Genitalatrium. Die Unterteilung des Hodens in ein meist paariges Keimlager, in dem die Spermatogenese stattfindet, und einen unpaaren drüsigen Abschnitt stellt eine Besonderheit der Actinotrichida dar. Als einzige Ausnahme innerhalb der Actinotrichida weisen die Astigmata keinen Drüsenhoden auf (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992).

Die Spermatogenese findet in den Keimlagern in so genannten Spermatocysten statt, die dadurch gebildet werden, dass Gameten, die von derselben Spermatogonie abstammen, jeweils gemeinsam von somatischen Zellen umschlossen werden (ALBERTI, 1980a, b). In diesen Cysten verläuft die Spermatogenese jeweils synchron, so dass sie stets Gameten im selben Stadium enthalten. Die Spermatozoen werden in das Lumen des Drüsenhodens abgegeben und dort zusammen mit den Sekreten des Drüsenepithels gespeichert. Diese Sekrete sind vermutlich an der Bildung der Samenflüssigkeit und, soweit vorhanden, der Spermatozophoren beteiligt (WOODRING, 1970, WITTE & STORCH, 1973, WITTE, 1975a, ALBERTI & COONS, 1999).

Vom Drüsenhoden gelangen die Spermatozoen und Sekrete über paarige Vasa deferentia in den Ductus ejaculatorius. Dieser mündet über die Eugenitalöffnung in das Genitalatrium, welches nach außen von den Progenitallippen begrenzt wird. Die

Aufgabe des Ductus ejaculatorius besteht in der Übertragung der Spermatozoen, entweder durch eine direkte Spermaübertragung oder in Form von Spermatophoren. Bei den Taxa, die eine direkte Spermaübertragung besitzen, zum Beispiel bei den Astigmata (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992) oder den Tetranychiden (ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985), ist der Ductus ejaculatorius einfach strukturiert und weist keine Gliederung auf. Er besitzt hier die Funktion eines Penis. Bei den actinotrichen Milben, die Spermatophoren bilden, ist oft eine komplexe, gekammerte Struktur des Ductus ejaculatorius sowie ein System aus Muskeln und Skleriten zu beobachten, die eine Beweglichkeit des Ductus ejaculatorius ermöglichen (WOODRING, 1970, ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a, BÜCKING, 2000, MÜLLER, 2003). Die Kammern gewährleisten die Trennung von Spermatozoen und Sekreten und dienen als Gussform für einzelne Teile der Spermatophore (ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a).

Bei einer Reihe untersuchter Arten finden sich akzessorische Drüsen. Sie werden von Oribatiden (WOODRING & COOK, 1962, WOODRING, 1970), Astigmaten (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992), Endeostigmaten (MÜLLER, 2003) und vielen Prostigmaten (u.a. ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a, EHRNSBERGER, 1988) beschrieben. In vielen Fällen ist ihre Funktion allerdings unklar; es wird die Bildung von Pheromonen (ALBERTI, 1974) oder Bestandteilen der Samenflüssigkeit (WITALINSKI ET AL., 1990) vermutet. WITTE (1975a) nimmt an, dass durch das Sekret der akzessorischen Drüsen bei Parasitengona (Prostigmata, vgl. Abb. 1.4.) der Genitaltrakt nach außen hin abgeschlossen und so eine vorzeitige Aushärtung der Spermatophorenssekrete verhindert wird.

Ergebnisse zur Spermatologie liegen für eine Reihe actinotricher Arten vor (ALBERTI, 1980b, 1984, WITALINSKI, 1982a, b, FERNANDEZ ET AL., 1991, MÜLLER, 2003). Einheitliche Merkmale actinotricher Spermatozoen sind das Fehlen einer Geißel, die geringe Größe von oft maximal 5 µm und die Auflösung der Kernmembran im Verlauf der Spermatogenese (ALBERTI, 1980b, ALBERTI & COONS, 1999). Bei vielen Arten fehlt außerdem ein Akrosomkomplex. Während die Spermatozoen der Oribatiden zumeist einfache ovale Formen besitzen, treten innerhalb der Prostigmata sowohl einfach strukturierte als auch komplex geformte Spermatozoen mit Einfaltungen oder Mikrovilli auf (ALBERTI, 1980b, 1984, ALBERTI & COONS 1999). Nach ALBERTI (1984)

lassen sich diese unterschiedlichen Formen jedoch auf eine gemeinsame Ursprungsform zurückführen, wie sie bei Bdelliden (Prostigmata; vgl. Abb. 1.4.) zu finden ist.

2. Material und Methoden

In der vorliegenden Arbeit wurden folgende Arten untersucht:

- *Ameronothrus lineatus* THORELL (Oribatida, Circumdehiscentiae, Ameronothridae): Diese Art ist wie die meisten anderen Vertreter der Gattung mit dem Litoral assoziiert (SCHULTE ET AL., 1975) und ist ein typischer Hartsubstratbewohner des oberen Eulitorals im oligo- bis mesohalinen Ästuarbereich (ERNST, 1995, BÜCKING ET AL., 1998).
- *Linopodes* spec. (Prostigmata, Eupodidae): Vertreter dieser Gattung finden sich häufig unter Steinen und Schutt. Aufgrund des Vorkommens in Pilzzuchten wurden eine fungivore Ernährungsweise und deshalb ein schädigender Einfluss für die Zuchten angenommen, vermutlich ernähren sich die Tiere jedoch räuberisch von Pilzschädlingen (KRANTZ, 1978).
- *Tydeus californicus* BANKS (Prostigmata, Tydeidae): Tydeiden treten in einer Vielzahl von Lebensräumen auf: im Humus, auf Blättern von Obstbäumen, aber auch in Vorräten (BAKER, 1970). Über die Biologie von *Tydeus californicus* ist wenig bekannt. Es wird, ähnlich wie bei *Linopodes*, sowohl eine phytophage, schädigende Lebensweise auf den Blättern von Zitronenbäumen angenommen, als auch eine räuberische, mit der parasitischen Milbe *Eriophyes sheldoni* („Citrus bud mite“) als Beute (JEPPSON ET AL., 1975).

Die Tiere der Gattung *Linopodes* wurden freundlicherweise von Dr. Igor Badanin vom Zoologischen Institut der Universität Kiew zur Verfügung gestellt. Die Determination von *Ameronothrus lineatus* erfolgte anhand des Schlüssels von SCHUBART (1975), bei *Tydeus californicus* nach BAKER (1970). Die Stadien- und Geschlechtsdetermination fand bei allen Arten anhand der histologischen Präparate statt.

2.1. Einbettung

Die Tiere wurden durch Einbringen in die jeweilige Fixierlösung getötet. Um ein Eindringen der Fixierlösung zu erleichtern, wurden bei *Ameronothrus lineatus* und *Linopodes* spec. nach ca. 15 Minuten die Beine abgeschnitten. Aufgrund der

geringen Körpergröße der Tiere war dies bei *Tydeus californicus* nicht erforderlich. Bei einigen Einbettungen sanken einzelne Tiere nicht in der Fixierlösung herab. Hierbei wurde entweder zur Verminderung der Oberflächenspannung eine schwach konzentrierte Triton-Lösung hinzu gegeben oder das Gefäß evakuiert, um Luftblasen aus den Tieren zu entfernen. Als Puffer für das Fixiermittel sowie zum anschließenden Auswaschen der Fixierung diente Natrium-Cacodylatpuffer. Nach mehrmaligem Auswaschen erfolgte mit Osmiumtetroxid eine Sekundärfixierung und erneutes Auswaschen. Zur Entwässerung wurden aufsteigende Aceton- bzw. Ethanolreihen verwendet, bei denen jeweils in den letzten Schritten über Molekularsieb getrocknetes Lösungsmittel benutzt wurde. Hieran schloss sich eine Präinfiltrationsphase mit Gemischen aus Aceton bzw. Ethanol und dem verwendeten Einbettungsmedium mit abnehmendem Lösungsmittelgehalt an. Die abschließende Einbettung in die Kunststoffe geschah nach Herstellerangaben im Wärmeschrank. Für einen Überblick über die einzelnen Schritte der Einbettung und die bei den verschiedenen Arten verwendeten Chemikalien siehe Tab. 2.1.

Tab. 2.1.: Übersicht über die Einbettungsverfahren und die hierbei verwendeten Chemikalien bei den untersuchten Arten.

	<i>Ameronothrus lineatus</i>	<i>Linopodes spec.</i>	<i>Tydeus californicus</i>
Fixierung	Paraformaldehyd-Glutaraldehyd-Fixierung nach KARNOVSKY (1965)	„kalte“ Glutaraldehyd-Fixierung (bei 4°C)	Paraformaldehyd-Glutaraldehyd-Fixierung nach KARNOVSKY (1965)
Puffer	0,1 M Natrium-Cacodylatpuffer	0,1 M Natrium-Cacodylatpuffer	0,1 M Natrium-Cacodylatpuffer
Postfixierung	Osmiumtetroxid	Osmiumtetroxid	Osmiumtetroxid
Entwässerung	Aceton	Aceton	Ethanol
Einbettung	LR-White	LR-White	LR-White / Spurr
Kontrastierung	Uranylacetat nach EPSTEIN & HOLT (1963), Bleicitrat nach REYNOLDS (1963)	Uranylacetat nach EPSTEIN & HOLT (1963), Bleicitrat nach REYNOLDS (1963)	Uranylacetat nach EPSTEIN & HOLT (1963), Bleicitrat nach REYNOLDS (1963)

2.2. Erstellung der Schnittpräparate und Dokumentation

Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden Semidünnschnitte mit Dicken von 0,5 bis 1 μm erstellt. Dies erfolgte an einem Ultramikrotom MT 5000 der Firma Sorvall mit Glasmessern. Die Semidünnschnitte wurden nach dem Auftrocknen auf den Objektträgern mit Toluidin-Methylenblau für 15-20 Sekunden bei ca. 60°C gefärbt. Anschließend wurden die Präparate dauerhaft mit Entellan eingebettet. Für die Auswertung der Präparate wurde ein Olympus BH-2-Mikroskop verwendet. Fotos wurden am selben Mikroskop mit einer Olympus OM-4 TI-Kamera auf Schwarzweiss-Filmen der Marke Kodak APX 100 aufgenommen.

Für die TEM-Untersuchungen wurden Präparate mit Hilfe eines Ultramikrotoms der Marke Leica Ultracut R mit Diamantmesser angefertigt. Die Schnittdicke betrug hierbei ca. 60-80 nm für die Ultradünnschnitte und 300 nm für die als Referenz dienenden Semidünnschnitte. Die Ultradünnschnitte wurden mit Kupfergrids aufgefangen, die mit Pyoloform beschichtet waren. Die Kontrastierung erfolgte mit Uranylacetat nach EPSTEIN & HOLT (1963) und Bleicitrat nach REYNOLDS (1963). Zu beachten war, dass die Kontrastierung mit Uranylacetat aufgrund dessen Lichtempfindlichkeit unter Lichtabschluss stattfand. Bei der Verwendung von Bleicitrat wurde außerdem in allen Schritten CO₂-freies Wasser verwendet, um eine Herabsetzung des pH-Wertes und ein daraus resultierendes Ausfallen des Bleis zu verhindern.

Die Semidünnschnitte, die als Referenz für die Ultradünnschnitte dienten, wurden auf dünnen Glasstreifen aufgefangen, ebenfalls mit Toluidin-Methylenblau für 15-20 Sekunden bei ca. 60°C gefärbt und anschließend mit Entellan auf Objektträgern eingebettet. Die Auswertung der TEM-Präparate und die Erstellung der Fotos erfolgten an einem Transmissionselektronenmikroskop EM-10 der Firma Zeiss.

Die Bildbearbeitung erfolgte mit den Programmen Adobe Photoshop 7.0 und MS PowerPoint 2002.

3. Ergebnisse

3.1. *Ameronothrus lineatus*

3.1.1. Gliederung und Lage des männlichen Genitaltraktes

Der männliche Genitaltrakt von *Ameronothrus lineatus* besteht aus folgenden Abschnitten: einem Hoden, der sich aus paarigen Keimlagern und einem unpaaren Drüsenhoden zusammensetzt, paarigen Vasa deferentia und dem distalen Genitaltrakt mit Ductus ejaculatorius, Genitalatrium und einem unpaaren akzessorischen Organ (Abb. 3.1., 3.2.).

Die paarigen Keimlager sind im posterioren Bereich des Hysterosomas bis ungefähr zum Genitalatrium lokalisiert. Sie liegen lateral zwischen Epidermis und Drüsenhoden. Im Querschnitt zeigt sich eine an die Körperrundung angepasste Form.

Der unpaare Drüsenhoden besteht aus zwei längs verlaufenden Schenkeln, die über eine mediane Brücke verbunden sind, so dass er ein h-förmiges Aussehen besitzt (Abb. 3.1.a). Die Keimlager liegen dem Drüsenhoden am anterioren Ende ungefähr bis zur Brücke lateral an, laufen nach posterior jedoch über sie hinaus.

Die langen, paarigen Vasa deferentia münden dorsal im Bereich der medianen Brücke aus dem Drüsenhoden aus. Sie ziehen, zunächst lateral vom Drüsenhoden liegend, in anteriorer Richtung, knicken dann in posteriore Richtung ab und verlaufen median des Drüsenhodens (Abb. 3.1.). Sie verbinden sich zu einem kurzen unpaaren Abschnitt, der in den Ductus ejaculatorius mündet.

An die Vasa deferentia schließt sich der Ductus ejaculatorius an. Der distale Genitaltrakt von *Ameronothrus lineatus* wird aus zwei ineinander liegenden Teilen gebildet (Abb. 3.2.). Im innen liegenden Abschnitt, dem „inner cup“ (sensu WOODRING, 1970, vgl. Abb. 4.1.) verläuft der Ductus ejaculatorius als ungegliedertes Rohr zur Genitalöffnung. Der äußere Abschnitt („outer cup“ sensu WOODRING, 1970) umgibt becherartig den „inner cup“. Zusätzlich umschließt er noch einen als „tongue“ (sensu WOODRING, 1970) bezeichneten Sklerit, der anterior vom „inner

cup“ liegt. Dieser Sklerit hat die Form einer lang gezogenen, dorsoventral orientierten Pfeilspitze, dessen ventrale Seite kurz gegabelt ist. Von diesem Sklerit ziehen mindestens drei Paar übereinander liegende Muskeln in lateroposteriorer Richtung an die innere Wand des „outer cups“. Außerdem finden sich zwischen „inner“ und „outer cup“ noch weitere Muskeln, deren Insertionsstellen jedoch nicht identifiziert werden konnten. In Relation zur senkrechten Körperachse ist der distale Genitaltrakt um ungefähr 45° Grad gekippt, so dass die Spitze des „outer cups“ im Ruhezustand im Genitalatrium liegend anteroventrad weist. Durch eine ringsherum verlaufende Duplikatur kann der Komplex aus dem Genitalatrium handschuhfingerartig herausgestreckt werden (Abb. 3.2.).

Dorsal des distalen Genitaltraktes und anterior zur Mündung des Endabschnittes der Vasa deferentia liegt das akzessorische Organ (Abb. 3.2.). Es weist im Medianschnitt eine ovale Form auf, im Querschnitt zeigt sich eine stark dorsoventral abgeflachte Form (Abb. 3.10.). Der Ausführungsgang zieht, am posterioren Ende ausmündend, zunächst in posteriorer Richtung und knickt kurz vor dem unpaaren Endabschnitt der Vasa deferentia ventrad ab, um über einen s-förmigen Verlauf in den Ductus ejaculatorius zu münden (Abb. 3.2.). Zwischen dem Ausführungsgang und der Mündung der Vasa deferentia liegt ein von dorsal in das Lumen des Ductus ejaculatorius ragender Sklerit („bridge“ sensu WOODRING, 1970).

Das Genitalatrium besitzt eine einfache Kuppelform und wird ventral von den beiden Genitalplatten abgeschlossen, zwischen denen die längs verlaufende sekundäre Genitalöffnung liegt. Von einem zwischen Genitalatrium und Analatrium liegenden Apodem ziehen starke Muskeln an das posteriore Ende dieser Platten.

3.1.2. Keimlager

Die paarigen Keimlager sind die Orte, in denen die Spermatogenese stattfindet und somit die Zellen der Keimbahn lokalisiert sind. Es treten bei den untersuchten adulten Tieren alle Stadien von Spermatogonien bis Spermatozoen auf. Während die Spermatogonien und die ersten Teilungsstadien stets an den Rändern zu finden sind, die dem Drüsenhoden abgewandt sind, liegen die späteren Stadien zentral und an

der dem Drüsenhoden zugewandten Seite. Neben den Spermatogenesestadien finden sich in den Keimlagern außerdem somatische Zellen.

Bei *Ameronothrus lineatus* fällt die für Actinotrichida typische Kompartimentierung des Keimlagers auf. Sie resultiert aus den zahlreichen Spermatocysten (sensu ALBERTI, 1980b), die jeweils Keimzellen im selben Entwicklungsstadium enthalten (Abb. 3.3.). Die dicht gepackten Spermatocysten sind durch Ausläufer der somatischen Zellen voneinander getrennt (Abb. 3.3., 3.4.). Die zwischen den Spermatocysten liegenden Ausläufer der somatischen Zellen sind nur an wenigen Stellen so breit, dass sie lichtmikroskopisch zu erkennen sind. Spermatogonien werden einzeln von den somatischen Zellen umschlossen. Im Laufe der Spermatogenese bilden sich dann aufgrund der Zellteilungen der Gameten die Cysten aus, die jeweils die Abkömmlinge einer Spermatogonie enthalten. Schwesterzellen werden somit nicht durch Ausläufer der somatischen Zellen getrennt (Abb. 3.3., 3.4.). Die abgabebereiten Spermatozoen liegen nicht mehr in solchen Cysten, sondern werden einzeln von den somatischen Zellen umschlossen (Abb. 3.5.), so dass bis zu diesem Zeitpunkt eine Auflösung der Cysten stattgefunden haben muss. Die Art dieser Umbildung der Cysten ist jedoch unklar.

Nach außen wird das Keimlager durch dünne Ausläufer der somatischen Zellen abgegrenzt. Die somatischen Zellen stellen somit das Epithel des Keimlagers dar. Das Cytoplasma der somatischen Zellen ist reich an rauem endoplasmatischem Reticulum und unterschiedlich großen Vesikeln mit verschiedenartigem Inhalt (Abb. 3.3., 3.4.). Besonders auffällig sind große, schon lichtmikroskopisch sichtbare, runde Vesikel mit elektronendichtem Inhalt. Es finden sich weiterhin Vakuolen, die aufgrund des typischen, hellen Randes vermutlich Lipide enthalten. In Abb. 3.5. ist außerdem ein Vesikel nahe einer Cyste mit späten Stadien zu erkennen, deren Inhalt den abgeschnürten Cytoplasmaresten der Gameten in der Cyste entspricht. Dieselbe Abbildung zeigt auch einen großen Nucleus einer somatischen Zelle. Er weist zahlreiche Einfaltungen bzw. Einschnürungen, gleichmäßig verteiltes Chromatin und einen kleinen Nucleolus auf. In der Nähe des Kerns treten im Cytoplasma verstärkt Mitochondrien mit unregelmäßigen Formen und unterschiedlicher Cristadichte auf.

Auffällig ist die Lage der Nuclei der somatischen Zellen. Sie liegen an der Wand des Keimlagers, die an den Drüsenhoden grenzt und sind immer in der Nähe der Bereiche lokalisiert, an dem die Spermatozoen vom Keimlager ins Lumen des Drüsenhodens gelangen (Abb. 3.5.). An diesen Abschnitten tritt das Lumen des Drüsenhodens zwischen zwei Epithelzellen hindurch und reicht so bis an das Keimlager heran. An der Oberfläche der somatischen Zellen sind hier lange, dünne Fortsätze zu erkennen, die weit in das Lumen hineinreichen. Zwischen Lumen und den noch in den somatischen Zellen liegenden Spermatozoen sind teilweise nur noch sehr dünne Zellausläufer zu beobachten (Abb. 3.3., 3.5.).

Pro Keimlager finden sich im anterioren Ende jeweils zwei Bereiche, in denen der Übertritt der Spermatozoen aus dem Keimlager in das Lumen des Drüsenhodens stattfindet. Der dorsal gelegene Bereich liegt etwas weiter anterior als der ventrale.

3.1.3. Drüsenhoden

Der Drüsenhoden wird von einem Epithel gebildet, das ein weites Lumen umschließt. Er dient als Reservoir für die Spermatozoen aus den Keimlagern und den Sekreten der Drüsenzellen. Ultrastrukturell zeigt das Epithel die charakteristischen Merkmale sekretorisch aktiver Zellen (Abb. 3.6., 3.7.b). Die großen, zentral gelegenen Nuclei sind unregelmäßig geformt und besitzen große Nucleoli sowie kleine Chromatinschollen. Das Cytoplasma ist ausgefüllt mit einer Vielzahl von Mitochondrien, Golgivesikeln und einem hohen Anteil an rauem endoplasmatischem Reticulum. In der basalen Hälfte finden sich außerdem große, vermutlich Lipide enthaltene, Vakuolen (Abb. 3.6.).

Im Lumen lassen sich histologisch drei verschiedene Sekrete unterscheiden (Abb. 3.7.a):

- Sekret A1 bildet fein granuliert die Grundmatrix im Lumen und eine Sekretschicht um die Spermatozoen.
- Sekret A2 liegt in Form von hyalinen, teilweise schwach faserigen Aggregaten vor.
- Sekret A3 tritt als Tröpfchen mit einem Durchmesser von ca. 0,2 bis 0,4 µm auf.

Die apikale Zelloberfläche der Drüsenzellen weist wenige, unregelmäßig auftretende, kleine Vertiefungen auf, über die zumindest ein Teil der Sekretabgabe erfolgt. In Abb. 3.7.b ist eine solche Vertiefung zu erkennen, in der vermutlich eine Abgabe der Sekrete A1 und A3 stattfindet.

In den Bereichen des Übertritts der Spermatozoen vom Keimlager ins Lumen liegen die Spermatozoen dichter gepackt als im restlichen Lumen, ansonsten ist keine Sortierung der Sekrete und Spermatozoen zu beobachten. Unterschiede zwischen den im Drüsenhoden gespeicherten Spermatozoen und denen im Keimlager sind mit Ausnahme der sie umgebenden Sekretschicht aus A1 nicht zu beobachten.

3.1.4. Vasa deferentia

Die Vasa deferentia lassen sich histologisch in einen kurzen Sphinkterabschnitt direkt an der Ausmündung aus dem Drüsenhoden und einen sich daran anschließenden Bereich unterteilen, der ultrastrukturell unverändert bis zur Mündung in den Ductus ejaculatorius verläuft. Sie werden über die gesamte Länge von einer Muskelschicht umgeben, die an der Ausmündung aus dem Drüsenhoden als kräftiger Sphinkter ausgebildet ist (Abb. 3.8.a).

Das Epithel des Sphinkterabschnittes besteht aus abgeflachten, stark verzahnten Zellen (Abb. 3.8.). Die großen, unregelmäßig geformten Nuclei weisen einen Nucleolus und zahlreiche Chromatinschollen auf. Das Cytoplasma enthält einen hohen Anteil an freien Ribosomen. Im weiten Lumen finden sich, an die apikale Oberfläche der Zellen angrenzend, helle Vesikel (Abb. 3.8.b.).

Nach dem Sphinkterabschnitt weisen die Zellen der Vasa deferentia eine lang gezogene, unregelmäßige Form auf (Abb. 3.9.). In den Zellen findet sich ein ausgeprägtes basales Labyrinth mit zahlreichen, oft lang gestreckten Mitochondrien und viele Vakuolen, die vermutlich Lipide enthalten. Weiterhin sind zahlreiche Mikrotubuli zu beobachten. Insgesamt ist das Cytoplasma weniger elektronendicht als im Ausmündungsbereich. Die ovalen Nuclei liegen zentral oberhalb des basalen Labyrinths. In ihnen finden sich nur wenige Chromatinschollen. Die Epithelzellen

weisen keine Modifikationen der Zelloberfläche auf und grenzen apikal so dicht aneinander, dass das Lumen weder lichtmikroskopisch noch in den Bereichen, von denen TEM-Präparate vorliegen, zu erkennen ist. In keinem Präparat sind Spermatozoen oder Sekrete in den Vasa deferentia gefunden worden.

3.1.5. Ductus ejaculatorius und Genitalatrium

Die Epithelien des „inner“ und des „outer cups“ weisen einen variablen Aufbau der Intima auf (Abb. 3.10., 3.11.). Es finden sich sowohl dünne, dehnungsfähige Anteile – so unter anderem in den lateralen Wänden des Ductus ejaculatorius – als auch verstärkte, steife Abschnitte, wie z.B. in den anterodorsalen Wänden. Besonders auffällig sind zwei verstärkte laterale Leisten in den lateroposterioren Wänden des „inner cups“ (Abb. 3.10., 3.11.). Der Ductus ejaculatorius weist im Schnitt eine faltige Struktur auf (Abb. 3.10.), welche in Kombination mit der teilweise dünnhäutigen Intima auf Dehnungsfalten schließen lässt. Neben den Epithelzellen finden sich im Bereich zwischen „inner cup“ und äußerer „outer cup“-Wand noch Muskelzellen der mit dem distalen Genitaltrakt assoziierten Muskulatur (Abb. 3.11.). Weiterhin sind in einigen Zellen große Vakuolen zu beobachten. Aufgrund des homogenen Inhaltes handelt es sich hierbei vermutlich um Lipidvakuolen; ob diese jedoch im Epithel, in den Muskelzellen oder in einem weiteren Zelltyp liegen, konnte anhand der vorliegenden Präparate nicht geklärt werden.

Das Epithel des Genitalatriums besitzt einige charakteristische Besonderheiten (Abb. 3.12.). Es fallen die hohe Elektronendichte des Cytoplasmas und die ausgeprägten Verzahnungen der Zellen untereinander auf. Weiterhin finden sich cristareiche Mitochondrien und schon lichtmikroskopisch erkennbare große Vakuolen. Sie erscheinen hell und leer, ihr dunkler, leicht zerrissen wirkender Rand lässt jedoch vermuten, dass es sich hierbei um ein Artefakt handelt. In den Nuclei finden sich nur wenige Chromatinschollen. Die Kutikula weist eine deutliche Schichtung auf. Die direkt an die Zellen anschließende Schicht ist sehr breit und besitzt eine fein granuläre Konsistenz. In diese Schicht ragt ein dichter Saum aus langen, dünnen Mikrovilli der Epithelzellen hinein. Nach außen schließen sich zwei dünne Schichten an, die eine höhere Elektronendichte als die innerste aufweisen.

Wie in den Vasa deferentia wurden auch im Ductus ejaculatorius und Genitalatrium weder Spermatozoen noch Sekrete des Drüsenhodens gefunden.

3.1.6. Akzessorisches Organ

Das Epithel des akzessorischen Organs weist eine Vielzahl von starken Einfaltungen auf, so dass in den Präparaten stets mehrere Lumenanschnitte zu finden sind (Abb. 3.10.). Die mit einer einheitlich dicken Intima ausgekleideten Epithelzellen besitzen einen sehr dünnen Cytoplasmasaum, der Zelleib ist zumeist nur im Bereich des Nucleus deutlich zu erkennen (Abb. 3.13.). Es finden sich vorwiegend freie Ribosomen und vereinzelt Mitochondrien im Cytoplasma. Das Lumen ist mit einem blasigen Inhalt gefüllt, nur in einem Präparat wurde eine einzelne Spermatozoe gefunden. Das gesamte akzessorische Organ wird von einer kräftigen Muskelschicht umgeben. An den Seiten des akzessorischen Organs setzt außerdem ein Paar Muskeln („anterior gland muscle (AGM)“ sensu WOODRING, 1970, vgl. Abb. 4.1.) an, das an der Körperwand nahe der Coxen vom vierten Laufbeinpaar inseriert.

3.1.7. Spermatogenese

Die peripher im Keimlager liegenden Spermatogonien und die ersten Teilungsstadien besitzen einen Durchmesser von 2,5 bis 3 μm und sind die größten Zellen der Keimbahn (Abb. 3.14.a). Ihre Nuclei nehmen den überwiegenden Teil der Zellen ein. Sie enthalten zahlreiche Chromatinschollen und einen ausgeprägten Nucleolus. Im Cytoplasma sind vor allem cristareiche Mitochondrien mit unregelmäßiger Form zu beobachten.

Die folgenden Spermatogenesestadien (Abb. 3.14.b) zeichnen sich durch eine Verkleinerung der Zellgröße auf ungefähr 2 μm Durchmesser aus. Zunächst liegen die Zellen noch ohne Interzellullarräume dicht beieinander. Die Mitochondrien unterscheiden sich durch ihre vorwiegend runde Form und eine geringere Cristadichte von denen der Spermatogonien. Weiterhin sind im wenig elektronendichten Cytoplasma helle Vesikel zu finden. Der Nucleus, der noch eine deutliche Kernmembran aufweist, zeigt eine beginnende Kondensation, die peripher

beginnt und den zentralen Bereich des Kerns zunächst nicht betrifft. Das kondensierte Chromatin liegt in dünnen, langen, elektronendichten Fäden vor. Die Kern-Plasma-Relation entspricht der von Spermatogonien.

Die zunehmende Kondensation des Chromatins führt zu einem membranlosen Chromatinkörper mit einem stark elektronendichten Rand und einem helleren Zentrum (Abb. 3.14.c). Mit dieser Kondensation gehen noch weitere Veränderungen einher: Es treten zwischen den Zellen Interzellularräume auf, die häufig abgeschnürte Cytoplasmareste der Keimzellen enthalten. An der Innenseite der Zellmembran ist eine Verdichtung des Cytoplasmas zu sehen. Auffällig sind außerdem noch deutlich verkleinerte, kreisrunde Mitochondrien mit wenigen Cristae, die den Chromatinkörper einbuchten. Zwischen den Keimzellen sind zunächst noch Zellbrücken ausgebildet. Im folgenden Stadium (Abb. 3.14.d) besitzen die Gameten die Form ovaler Plättchen mit einem Durchmesser von 0,8 bis 1,2 μm . Durch Abschnürungen des Cytoplasmas, die auch in diesem Stadium noch stattfinden (Abb. 3.4.), ist die Zelloberfläche unregelmäßig geformt. Der Chromatinkörper besitzt eine exzentrische Lage. Er besteht aus zwei homogenen, unterschiedlich elektronendichten Abschnitten. Der hellere Bereich liegt zentral und wird vom dunkleren umschlossen. Um den Chromatinkörper herum zeigt sich ein dünner, heterogener Cytoplasmarrand.

Struktur und Größe der Spermatozoen (Abb. 3.14.e) entsprechen weitgehend dem voran gegangenen Stadium. Der wesentliche Unterschied besteht in der Struktur der Mitochondrien. Sie sind nur noch anhand des vorherigen Stadiums als solche zu identifizieren, weisen keine Cristastrukturen, aber eine höhere Elektronendichte auf und buchten den Chromatinkörper ein. Andere Zellorganellen sind nicht zu finden.

3.2. *Linopodes spec.*

3.2.1. Gliederung und Lage des männlichen Genitaltraktes

Der männliche Genitaltrakt von *Linopodes spec.* lässt sich in folgende Abschnitte unterteilen: Paarige Keimlager, ein unpaarer Drüsenhoden, Vasa deferentia und einen sich daran anschließenden ektodermalen Bereich bestehend aus Ductus

ejaculatorius und Genitalatrium (Abb. 3.15., 3.16.). Außerdem zum Genitaltrakt zu zählen ist eine unpaare akzessorische Drüse, die anterior des Ductus ejaculatorius liegt. Der männliche Genitaltrakt nimmt die ventrale Hälfte des Hysterosomas ein, während der Darmtrakt in der dorsalen Hälfte liegt. Die einzelnen Organe des Genitaltraktes und des Darms liegen dicht zusammen, größere Hämolymphräume sind nicht ausgebildet.

Die paarigen Keimlager liegen ventrolateral direkt unterhalb der Epidermis. Sie erstrecken sich von der Ventralseite dorsad teilweise bis über die Körpermitte der Tiere und ziehen sich in Längsrichtung fast durch das gesamte Hysterosoma (Abb. 3.15.). Im Querschnitt haben die beiden Hälften jeweils eine der Körperrundung angepasste Halbmondform. Auch in Längsrichtung zeigt sich eine Krümmung nach innen, so dass die Keimlagerhälften insgesamt in etwa kahn- bis schüsselförmig sind und die anterioren Spitzen median dicht beieinander liegen.

Der Drüsenhoden ist annähernd hufeisenförmig (Abb. 3.15.). Die beiden Schenkel sind posterior durch eine quer verlaufende Brücke verbunden (Abb. 3.17.a). Sie liegen den Innenseiten der Keimlagerhälften an und sind, ebenso wie diese, an den Enden leicht nach innen gebogen. Zusammen mit den Keimlagern stellt der Drüsenhoden den größten Abschnitt des Genitaltraktes dar.

An den Drüsenhoden schließen sich die kurzen paarigen Abschnitte der Vasa deferentia an (Abb. 3.15.). Ihre Ausmündungen liegen anterior der Brücke des Drüsenhodens. Von hier verlaufen die Gänge in anteromedialer Richtung, bis sie sich in einem unpaaren, zu einem Bulbus erweiterten Abschnitt vereinigen. Dieser liegt zwischen den beiden Schenkeln des Drüsenhodens und zieht in Richtung der Brücke des Drüsenhodens.

Der Ductus ejaculatorius besitzt eine komplex gegliederte Struktur (Abb. 3.16.). Er besteht aus einem zentralen Abschnitt und drei Kammern. Der zentrale Abschnitt verläuft vom Bulbus der Vasa deferentia in ventraler Richtung zur primären Genitalöffnung, wobei er sich im unteren Drittel zur zentralen Kammer erweitert. Kurz nach der Ausmündung aus dem Bulbus schließt sich posterior die proximale Kammer an. Die anteriore Kammer wird durch laterale, zungenartige Sklerite vom zentralen

Abschnitt abgegliedert. Diese stellen die anteriore und laterale Wandung des zentralen Bereiches dar (Abb. 3.28.) und sind dorsal, ungefähr auf Höhe der proximalen Kammer miteinander verschmolzen.

Über die spritzenartig ausgebildete primäre Genitalöffnung mündet der Ductus ejaculatorius in das Genitalatrium. Es hat die Form einer ovalen Kuppel und weist zahlreiche Einfaltungen in den lateralen Wänden auf.

Die unpaare akzessorische Drüse liegt anterior zum Ductus ejaculatorius direkt oberhalb der ventralen Körperwand und weist eine ovale Form auf (Abb. 3.16.). Ihr Ausführgang zieht vom posterioren Ende der Drüse aus zunächst gerade nach hinten, knickt dann fast rechtwinklig ventrad ab und mündet anteroventral der anterioren Kammer in den Ductus ejaculatorius.

3.2.2. Keimlager

Auch bei *Linopodes spec.* zeigt sich die durch die Spermatocysten verursachte Aufteilung der paarigen Keimlager (Abb. 3.17.). Die zwischen den Spermatocysten verlaufenden Ausläufer der somatischen Zellen (Abb. 3.18.) sind dünner als bei *Ameronothrus lineatus*, so dass sie in lichtmikroskopischen Präparaten nicht zu erkennen sind. Die Verteilung der Stadien – Spermatogonien und frühe Stadien peripher, abgabebereite Spermatozoen im an den Drüsenhoden grenzenden Bereich – entspricht den für *Ameronothrus lineatus* beschriebenen Verhältnissen. Späte Cysten werden aufgelöst, so dass die Spermatozoen vor der Abgabe in den Drüsenhoden einzeln in Vakuolen der somatischen Zellen liegen (Abb. 3.19., 3.20.).

Neben zahlreichen cristareichen Mitochondrien finden sich im Cytoplasma der somatischen Zellen vor allem Vesikel unterschiedlichen Inhaltes (Abb. 3.20.). Weiterhin lassen kleine, elektronendichte, rosettenartig angeordnete Granula auf das Vorkommen von Glykogen schließen.

Zahlreiche Anschnitte in den Präparaten weisen auf eine stark gelappte, unregelmäßige Form der Nuclei der somatischen Zellen hin (Abb. 3.20.a), was durch

Einfaltungen und Ausstülpungen der Kernmembran noch verstärkt wird. Kleine Chromatinschollen sind über den gesamten Kern verteilt, mit einer leichten Konzentration an den Innenseiten der Kernmembran (Abb. 3.19., 3.20.). Weiterhin finden sich zahlreiche Nucleolus-Anschnitte. Ob es sich hierbei allerdings um verschiedene Nucleoli oder um Anschnitte eines einzelnen, stark gelappten Nucleolus handelt, ließ sich nicht klären. In der Nähe des Nucleus treten häufig regelmäßige, palisadenartige Anordnungen von Spermatozoen auf (Abb. 3.17.a, 3.21.).

Die Nuclei der somatischen Zellen sind wie bei *Ameronothrus lineatus* in der Nähe des Übertritts der Spermatozoen in den Drüsenhoden lokalisiert (Abb. 3.21.). Die Übertrittsstellen unterscheiden sich jedoch von den für *Ameronothrus lineatus* beschriebenen Verhältnissen. In diesem Bereich ist das Cytoplasma der somatischen Zellen häufig großflächiger ausgebildet und liegt nicht nur in dünnen Säumen vor. Die somatischen Zellen treten durch eine Lücke des Drüsenhodenepithels hindurch und haben somit direkten Kontakt zum Lumen (Abb. 3.22.a). Histologisch ergibt sich für diesen Bereich der somatischen Zellen ein ähnliches Bild wie für die Ausläufer, die zwischen den Spermatozysten liegen. Zusätzlich finden sich in der dem Lumen des Drüsenhodens zugewandten Seite vermehrt kleine helle Vesikel. Diese liegen kurz unterhalb der Zelloberfläche (3.22.b) und verschmelzen mit der Zellmembran, was auf Stoffaufnahme bzw. -abgabe schließen lässt. In das Lumen des Drüsenhodens sezernierte Stoffe sind jedoch nicht feststellbar.

Pro Keimlagerhälfte sind mit Ausnahme eines Tieres jeweils zwei Zellkerne und zwei Bereiche zu beobachten, an denen der Übertritt der Spermatozoen stattfindet. In einem untersuchten Tier fand sich in einer Keimlagerhälfte nur ein Zellkern; hier fehlte auch eine zweite Übertrittsstelle.

3.2.3. Drüsenhoden

Die Epithelzellen des Drüsenhodens umschließen auch bei *Linopodes spec.* ein weites, mit Sekreten und Spermatozoen gefülltes Lumen (Abb. 3.17.a). An den lateralen Seiten wird das Drüsenepithel jeweils einmal im anterioren und posterioren

Bereich durch die hier hindurch tretenden somatischen Zellen des Keimlagers unterbrochen (Abb. 3.22.a). Zwischen den somatischen Zellen und dem Epithel des Drüsenhodens befindet sich keine Basalmembran, sie grenzen direkt aneinander.

Das Cytoplasma der Epithelzellen (Abb. 3.23.) enthält zahlreiche freie Ribosomen, raues endoplasmatisches Reticulum, cristareiche Mitochondrien und helle, fein granulierte Vesikel. Hierbei ist keine polare Differenzierung festzustellen. Die Zellorganellen sind allerdings nicht gleichmäßig über die Zelle verteilt, sondern treten konzentriert auf, so dass das Cytoplasma ein fleckiges Erscheinungsbild erhält. Die zentral gelegenen, unregelmäßig geformten Kerne besitzen große Nucleoli und einen hohen Anteil an Heterochromatin, welches vermehrt der Kernmembran anliegt. Apikal weisen die Zellen kleine Vertiefungen auf, die im Schnitt oft annähernd birnenförmig erscheinen, mit einem schmalen Hals und einer tiefer liegenden bauchigen Erweiterung; schräg angeschnitten ergibt sich jedoch eine rinnenförmige Struktur (Abb. 3.24.a, b). Diese Rinnen sind mit einem elektronendichten, schwach granulären Material gefüllt.

Das Lumen enthält neben den Spermatozoen die vom Drüsenepithel produzierten Sekrete. Das Verhältnis von Spermatozoen zu Sekreten ist bei allen untersuchten Tieren gleich. Die Spermatozoen und Sekrete liegen größtenteils frei verteilt und unsortiert im Lumen (Abb. 3.17.a). Nur dort, wo die Spermatozoen aus dem Keimlager abgegeben werden, ist stets eine charakteristische Konzentration von Spermatozoen zu beobachten (Abb. 3.21., 3.22.a). Die Spermatozoen bilden hier eine halbkugelförmige, dicht gepackte Wolke um die ins Lumen ragenden Ausläufer der somatischen Zellen. Innerhalb dieser Spermatozoenwolke sind mit Ausnahme einer Sekrethülle um die Spermatozoen (siehe unten) keine Sekrete zu finden.

Histologisch können im Lumen drei Sekrete unterschieden werden (Abb. 3.24.):

- Sekret L1 kommt als fein granulierte Matrix vor, welche die Spermatozoen und die anderen Sekrete umschließt. Um die Spermatozoen herum ist es verdichtet und bildet so eine dünne Sekrethülle. Diese Sekrethülle tritt schon bei Spermatozoen auf, die noch in der charakteristischen Spermatozoenwolke liegen und somit vermutlich erst kurze Zeit im Lumen sind.

- Sekret L2 liegt in Form kleiner (0,15 bis 0,25 μm), elektronendichter, schwach granulierter, runder Tröpfchen vor. Teilweise sind Tröpfchen dieses Sekretes in der Nähe der rinnenartigen Oberflächenstrukturen der Drüsenzellen zu beobachten. Dieses und die ähnliche Struktur der Tröpfchen und des Rinneninhaltes lassen darauf schließen, dass das Sekret über diese Vertiefungen abgegeben wird (Abb. 3.24.c).
- Sekret L3 bildet die größten Tröpfchen mit einer Größe von 1,3 bis 2 μm . Sie besitzen einen heterogenen Inhalt, umgeben von einem aus hellen Bläschen bestehenden Rand. Die Bläschen entsprechen in Struktur und Größe den in den Drüsenzellen beobachteten hellen Vesikeln. Abb. 3.24.c zeigt die mögliche Bildung eines Sekrettropfens von L3 an einer Drüsenzelle.

3.2.4. Vasa deferentia

Die Vasa deferentia von *Linopodes spec.* bestehen aus zwei Abschnitten. An den Drüsenhoden schließen sich kurze, paarige Abschnitte an, die von einer kräftigen Muskelschicht umgeben sind und so einen Sphinkter bilden. Sie münden in einen unpaaren Bulbus, dessen Durchmesser sich im Vergleich zu den paarigen Abschnitten von ca. 12,5 μm auf ca. 45 μm erweitert (Abb. 3.25., 3.26.).

Die Epithelzellen der paarigen Abschnitte (Abb. 3.25.) erscheinen sowohl licht- als auch elektronenmikroskopisch hell und organellarm. Es sind zahlreiche Mikrofilamente zu beobachten, weiterhin vereinzelt Mitochondrien und Vesikel unterschiedlicher Größe und Struktur. Die runden bis ovalen Nuclei weisen nur wenig Heterochromatin auf. Auffällig sind die starken Verzahnungen der Zellmembranen sowohl zwischen den Epithelzellen als auch zu den Muskelzellen. Apikal nähern sich die Zellen aneinander an, so dass das Lumen sehr eng ist.

Die Zellen der Muskelschicht des Sphinkterabschnittes (Abb. 3.25.b) besitzen starke Einfaltungen der Zellmembranen. Die unregelmäßig geformten Nuclei der Muskelzellen enthalten randständige Chromatinschollen; Nucleoli sind nicht zu beobachten. Im Cytoplasma finden sich neben den Muskelfilamenten Glykogen-

Aggregate, cristareiche Mitochondrien und große Vesikel mit heterogenem elektronendichtem Inhalt. Diese Vesikel sind meistens mit Mitochondrien assoziiert.

Das zylindrische Epithel des Bulbus, dem unpaaren Abschnitt der Vasa deferentia, weist eine deutliche polare Differenzierung auf (Abb. 3.26.). Die basale Hälfte der Zellen zeigt ein basales Labyrinth mit Einfaltungen der Zellmembran und dicht gepackten, großen Mitochondrien mit wenigen Cristae. Zwischen den Mitochondrien liegen die unregelmäßig geformten, seitlich gestauchten Zellkerne. Sie enthalten einen Nucleolus und nur wenig Heterochromatin. In der apikalen Hälfte finden sich nur vereinzelt Mitochondrien, jedoch zahlreiche freie Ribosomen und Mikrofilamente (Abb. 3.27.). Die Zellmembranen sind stark miteinander verzahnt. Das Lumen besitzt je nach Füllungsgrad eine unterschiedliche Weite, ist aber kurz vor der Mündung in den Ductus ejaculatorius bei allen untersuchten Tieren erweitert.

Auch der unpaare Bulbus wird von einer Muskelschicht umschlossen, die mit der Muskulatur des paarigen Abschnittes eine durchgängige Schicht um die gesamten Vasa deferentia bildet (Abb. 3.25.b, 3.26.). Das Cytoplasma der dünnen, lang gezogenen Zellen ist fast vollständig von Muskelfibrillen ausgefüllt. An der dem Bulbus abgewandten Seite finden sich cristareiche Mitochondrien sowie Glykogen-Aggregate. Die Nuclei sind in Längsrichtung abgeflacht und wölben den Zelleib etwas vor. Bulbus und Muskelschicht sind aufgrund fehlender Verzahnung klar voneinander abzugrenzen, so dass der Verlauf der Basalmembran in den Präparaten deutlich erkennbar ist.

Während bei den im Lumen liegenden Spermatozoen und den Tröpfchen von Sekret L2 keine Veränderungen zu denen im Drüsenhoden zu beobachten sind, weisen die anderen Sekrete strukturelle Modifikationen auf (Abb. 3.27.). Das Matrixsekret L1 hat ein heterogenes, labyrinthartiges Aussehen angenommen. Um die Tröpfchen von Sekret L2 herum bildet es einen einheitlichen Rand. Die Tropfen von Sekret L3 haben ihren blasigen Rand verloren, stattdessen treten unregelmäßige, helle, runde Bereiche auf. Die Größen der Sekrettropfen entsprechen denen im Drüsenhoden. Zunächst liegen die Sekrete und Spermatozoen noch in denselben Anteilen und unsortiert wie im Drüsenhoden vor. Kurz vor der Einmündung in den Ductus ejaculatorius bilden die Sekrete jedoch größere, einheitliche Kompartimente.

3.2.5. Ductus ejaculatorius und Genitalatrium

Der Ductus ejaculatorius wird von einer kräftigen Muskulatur umgeben (Abb. 3.28.). Sie ist aus einheitlich strukturierten Muskelzellen gebildet. Während die Muskelfilamente an der dem Epithel zugewandten Seite der Zellen liegen, sind die Nuclei sowie zahlreiche Mitochondrien und Glykogen-Aggregate in der abgewandten Seite lokalisiert.

Die Epithelien des Ductus ejaculatorius und des Genitalatriums stellen in den meisten Abschnitten einen dünnen, mit einer Intima ausgekleideten, elektronendichten Saum dar (Abb. 3.29.a). Die meist abgeflachten Kerne weisen große Chromatinschollen auf. An Zellorganellen sind vor allem Mitochondrien mit unterschiedlichen Cristaanteilen zu beobachten. Die Zellgrenzen sind undeutlich. Im Übergangsbereich zwischen zentralem Abschnitt und anteriorer Kammer (Abb. 3.29.b) sind die Zellen senkrecht zur Intima ausgerichtet. Außerdem nehmen die Nuclei den größten Teil der Zellen ein, so dass der Cytoplasmaanteil geringer ist als bei den Epithelzellen der anderen Bereiche. Die Zellen setzen sich in fransenartigen Ausläufern in die Intima fort.

Dicke und Form der Intima variieren innerhalb der verschiedenen Abschnitte. Im Bereich des Sklerites zwischen zentralem Bereich und anteriorer Kammer besitzt die Intima mehr als die doppelte Dicke der anderen Abschnitte und weist eine gezackte Oberfläche auf (Abb. 3.29.b). In den Wänden des zentralen Bereiches finden sich zahlreiche Einfaltungen bzw. Ausstülpungen der Intima (Abb. 3.29.a). Auffällige zahn- bzw. reusenartige Strukturen sind im Anfangsabschnitt des Ductus ejaculatorius ausgebildet. In der Intima des anterioren Lumens und des Genitalatriums sind überwiegend regelmäßige Noppen zu beobachten.

Das Lumen des zentralen Abschnittes ist bei allen untersuchten Tieren mit Sekret gefüllt, bei dem es sich hauptsächlich um große, einheitliche Ansammlungen von Sekret L3 handelt (Abb. 3.29.a); aber auch Bereiche mit Matrixsekret, wie in den Vasa deferentia mit einer labyrinthartigen Struktur, und darin eingebettete Tropfen von Sekret L2 sind zu beobachten. Spermatozoen lassen sich überwiegend ebenfalls im Anfangsbereich des Ductus ejaculatorius und im Bereich der proximalen Kammer

finden. Sie sind von einem, in lichtmikroskopischen Präparaten dunkel gefärbten, Sekret umhüllt. TEM-Präparate aus diesem Bereich liegen nicht vor, so dass es sich nicht feststellen lässt, ob es sich hierbei um das Matrixsekret oder Sekret L2 handelt. Die anteriore Kammer ist bei den meisten Präparaten weder mit Sekreten noch Spermatozoen gefüllt.

3.2.6. Akzessorische Drüse

Das Epithel der akzessorischen Drüse (Abb. 3.30.) ist in Relation zum großen, weiträumigen Lumen nur als flacher Saum ausgebildet. In einigen Präparaten sind im Ausführungsgang und direkt an der Intima der Drüse Reste eines Sekretes zu beobachten, ansonsten ist das Lumen leer. Die Nuclei weisen eine unregelmäßige Form auf und liegen basal (Abb. 3.30.a). Die Intima, die mit noppen- bis wellenförmigen Fortsätzen weit in das Lumen hineinragt, ist dünner als in den anderen Abschnitten des distalen Genitaltraktes. Sie besitzt eine einheitliche Dicke und wird von Poren durchzogen. Eine das Epithel umgebende Muskelschicht wie bei den vorher beschriebenen Bereichen des distalen Genitaltraktes ist nicht festzustellen. Das elektronendichte Cytoplasma enthält einen hohen Anteil an glattem endoplasmatischem Reticulum (Abb. 3.30.b). Daneben treten Mitochondrien und zahlreiche Sekretvesikel auf, bei denen es sich aufgrund ihres charakteristischen helleren Randes und des elektronendichten Zentrums vermutlich um Lipide handelt.

3.2.7. Spermatogenese

Die Spermatogonien und frühen Teilungsstadien mit einem Durchmesser von ca. 2,5 bis 3 μm besitzen ein dunkles, granuläres Cytoplasma mit wenigen Zellorganellen (Abb. 3.18., 3.31.). Wie erwähnt liegen die Spermatogonien jeweils in separaten Cysten der somatischen Zellen, während die weiteren Stadien mit Ausnahme der Spermatozoen in Gruppen liegen. Zwischen den Zellen der frühen Teilungsstadien sind Zellbrücken zu beobachten (Abb. 3.31.). Diese treten auch noch zwischen Zellen auf, die sich bereits im nächsten Teilungsstadium befinden. Interzellularräume sind nur schwach ausgeprägt. Mit einem Durchmesser von 2 bis 2,5 μm nehmen die Nuclei einen großen Teil der Zellen ein (Abb. 3.17.b, 3.18.). Sie enthalten einen

hohen Anteil an Heterochromatin und exzentrisch gelegene Nucleoli. Außerdem sind blasenartige Abschnürungen an den Zellen zu beobachten.

Die folgenden Stadien sind durch eine peripher beginnende, ringförmige Kondensation des Chromatins gekennzeichnet (Abb. 3.17.b, 3.31.). Die Elektronendichte des dadurch entstehenden Chromatinkörpers nimmt hierbei immer weiter zu. Zunächst ist noch eine homogene, dicht granulierte Struktur zu beobachten. Darauf folgt ein Stadium, das einen Chromatinring besitzt, der, je nach Schnittebene, eine Marmorierung oder Streifung, also eine heterogene Struktur aufweist (Abb. 3.18., 3.32.a). Der Ring umschließt einen fein granulären Bereich, in dem oft eine kleine, kreisrunde Struktur hoher Elektronendichte zu finden ist. Weiterhin fällt eine Zunahme der hellen Vesikel im Cytoplasma und außerhalb der Zellen auf (Abb. 3.18.). Der Durchmesser der Zellen verringert sich auf maximal 2,5 µm, die Kern-Plasma-Relation entspricht jedoch der bei den früheren Stadien. Sowohl der Chromatinkörper als auch die Zellen insgesamt flachen sich ab. Die Zellen weisen jetzt eine unregelmäßige Oberfläche auf (Abb. 3.32.a).

Im weiteren Verlauf verschwindet die heterogene Struktur des Chromatinkörpers und wird durch einen homogen dichten Ring ersetzt. Auch das Cytoplasma weist eine höhere Elektronendichte auf als bisher. Weder intra- noch extrazellulär sind helle Vesikel zu beobachten, jedoch werden große Teile des Cytoplasmas abgeschnürt (Abb. 3.19.). Dies führt zu einer deutlichen Verschiebung der Kern-Plasma-Relation.

Die Spermatozoen (Abb. 3.32.b) besitzen eine abgeflachte, ovale Form und sind die kleinsten Zellen der Keimbahn (Länge ca. 1,8 µm, Breite ca. 0,8 µm, Höhe ca. 0,3 µm). Der homogene, elektronendichte Chromatinkörper hat die Form zweier längsverlaufender Schenkel, die an den beiden schmalen Seiten durch dünne Brücken verbunden sind. Er wird von einem dünnen Cytoplasmasaum umgeben, der sich als etwas breiteres Band zwischen die Schenkel fortsetzt. In der Mitte dieses Bandes liegen mehrere kleine, ovale Strukturen, die den Chromatinkörper von innen leicht eindrücken. An den schmalen Seiten des Chromatinkörpers, unterhalb der dünnen Brücken, treten außerdem hellere, membranös erscheinende Bereiche auf. Diese Form liegt bei allen Spermatozoen vor, die im männlichen Genitaltrakt zu

finden sind. Außerhalb des Keimlagers finden somit keine weiteren Schritte der Spermatogenese statt.

3.3. *Tydeus californicus*

3.3.1. Gliederung und Lage des männlichen Genitaltraktes

Von *Tydeus californicus* liegen keine vollständigen Schnittserien vor, so dass eine Rekonstruktion der Lage und der Histologie des männlichen Genitaltraktes nur ausschnittsweise erfolgen konnte. Die allgemeine Gliederung entspricht der der anderen beiden Arten: ein Hoden bestehend aus paarigen Keimlagern und einem unpaaren Drüsenhoden, paarige Vasa deferentia und ein unpaarer, ektodermaler Ductus ejaculatorius. Ob auf die paarigen Vasa deferentia vor dem Übergang in den Ductus ejaculatorius zunächst noch ein unpaarer Abschnitt folgt, ist unklar. Anterior der Genitalöffnung liegt außerdem eine akzessorische Drüse mit weitem Lumen.

3.3.2. Keimlager

Auch bei *Tydeus californicus* findet die Spermatogenese in den Keimlagern in Spermatocysten statt (Abb. 3.33.), die von somatischen Zellen umschlossen werden. Nur Spermatozoen, die keine strukturellen Veränderungen mehr durchlaufen, liegen einzeln in Vakuolen der somatischen Zellen. Die Verteilung der Spermatogenesestadien in den Keimlagern ähnelt den Verhältnissen bei *Ameronothrus lineatus* und *Linopodes* spec.: frühe Stadien peripher an der dem Drüsenhoden abgewandten Seite (Abb. 3.33.), spätere Stadien zentral und nahe des Drüsenhodens (Abb. 3.34., 3.35.a). Es finden sich bei den untersuchten adulten Tieren Gameten in allen Stadien der Spermatogenese.

Die Kerne der somatischen Zellen liegen an der Wand, die an den Drüsenhoden angrenzt (Abb. 3.35.a). Sie weisen heterogen verteiltes Chromatin auf. Während in den peripheren Abschnitten der Keimlager das Cytoplasma der somatischen Zellen nur in Form dünner Ausläufer ausgebildet ist, treten zum Drüsenhoden hin größere Cytoplasmaanteile auf (3.34.). Auffällig sind große membranbegrenzte Bereiche mit

heterogenem, granulärem Inhalt. Weiterhin sind neben den hier häufig vorhandenen Spermatozoen noch elektronendichte Mitochondrien zu beobachten. Die Übertrittsstellen der Spermatozoen in den Drüsenhoden sind anhand der vorliegenden Präparate nicht ersichtlich.

3.3.3. Drüsenhoden

Der Drüsenhoden besteht aus einem flachen Epithel mit nur einem Zelltyp und einem weiten Lumen. Der überwiegende Teil des Cytoplasmas der Drüsenzellen wird von rauem endoplasmatischem Reticulum und Mitochondrien eingenommen (Abb. 3.35.b). Apikal treten kleine, helle Vesikel auf, die häufig auch im Lumen, direkt an die Zellen angrenzend, zu beobachten sind. Die gelappten Zellkerne besitzen große Nucleoli und Chromatinschollen, die verstärkt an der Innenseite der Kernmembran liegen. Im Lumen finden sich neben den Spermatozoen und den hellen, an den Zellen anliegenden Vesikeln noch unterschiedlich geformte Sekretvesikel. Die Spermatozoen liegen oft in kleinen Gruppen von ca. 20 Stück im Lumen verteilt.

3.3.4. Vasa deferentia

Über die Vasa deferentia liegen Präparate aus dem Anfangsbereich in der Nähe der Ausmündung aus dem Drüsenhoden vor (Abb. 3.36a). Die unregelmäßig geformten Zellen dieses Abschnittes weisen stark verzahnte Zellgrenzen auf. Im Cytoplasma finden sich elektronendichte Mitochondrien, die häufig eine lang gezogene oder gebogene Form besitzen. Umgeben werden die Ausmündungen der Vasa deferentia von einer kräftigen Muskelschicht. Die Muskelfilamente sind in dem Teil der Zellen zu finden, der an das Epithel der Vasa deferentia grenzt, während Nuclei und Mitochondrien im davon abgewandten Bereich lokalisiert sind.

3.3.5. Akzessorische Drüse

Das Epithel der akzessorischen Drüse (Abb. 3.36.b) enthält Mitochondrien, deren Struktur denen in den Vasa deferentia ähnelt. Weiterhin finden sich zahlreiche Sekretvesikel unterschiedlicher Größe. Die unregelmäßigen Formen und der weitgehend homogene Inhalt lassen vermuten, dass es sich um ein lipidhaltiges Sekret handelt. Häufig finden sich außerdem lang gezogene Membranstapel, die glattes endoplasmatisches Reticulum oder Golgi-Cisternen darstellen. Lumenwärts weisen die Epithelzellen eine einheitliche Intima mit geringer Dicke auf, die einen gezackten Verlauf besitzt. Im Lumen findet sich ein homogenes Sekret, das in Elektronendichte und homogener Struktur dem Sekret in den Zellen entspricht.

3.3.6. Spermatogenese

Die Spermatogonien von *Tydeus californicus* haben eine Größe von ca. 2,5 bis 3 μm (Abb. 3.37.a). An Zellorganellen finden sich überwiegend Ribosomen und unregelmäßig geformte Mitochondrien. Der Nucleus nimmt ungefähr zwei Drittel der gesamten Zelle ein und besitzt einen großen Nucleolus und wenige, vorwiegend am Rand liegende Chromatinschollen.

Zu Beginn der Spermatogenese ist eine Abnahme des Zelldurchmessers auf ca. 1,6 bis 2 μm zu beobachten, wobei der Nucleus ebenfalls an Größe abnimmt und somit die Kern-Plasma-Relation gleich bleibt (Abb. 3.33.). Im Kern ist kein Nucleolus mehr zu finden, stattdessen ist eine deutliche Zunahme an Heterochromatin zu erkennen. Hiermit einher geht das Auftreten kleiner, heller Vesikel im Cytoplasma und von Zellbrücken zwischen den Gameten (Abb. 3.37.b). Die weitere Kondensation des Chromatins verläuft von der Peripherie des Kerns ausgehend, wodurch es zur Ausbildung eines deutlich abgegrenzten, elektronendichten Bereiches kommt (Abb. 3.37.). Dieser Bereich nimmt an den gegenüberliegenden Seiten des Kerns jeweils die Form von Pfeilspitzen an, die im weiteren Verlauf aufeinander zuwandern. Sowohl das Zentrum des Kerns als auch das Cytoplasma erscheinen granulär. In diesem Zustand erfolgt auch die Auflösung der Kernmembran. Außerdem ist eine

Veränderung der Zellform zu beobachten; die Gameten werden schmaler und länger (Abb. 3.33.).

Mit Abschluss der Kondensation des Chromatinkörpers besitzt dieser die Form zweier langer, parallel zueinander verlaufender Schenkel, die an den Enden über zwei schmale Brücken verbunden sind. Er ist an den Rand der Zelle verlagert worden. Die Bildung der endgültigen Form der Spermatozoen erfolgt offenbar über Abschnürung des restlichen Cytoplasmas (Abb. 3.38.a), so dass die Spermatozoen fast ausschließlich aus dem Chromatinkörper bestehen (Abb. 3.38.b). Sie besitzen eine Länge von ca. 2,5 bis 3 μm und eine Breite von ca. 0,3 bis 0,5 μm . Um den Chromatinkörper ist ein dünner Cytoplasmasaum ausgebildet, in dem keine Zellorganellen differenziert werden können.

3.4. Abbildungen

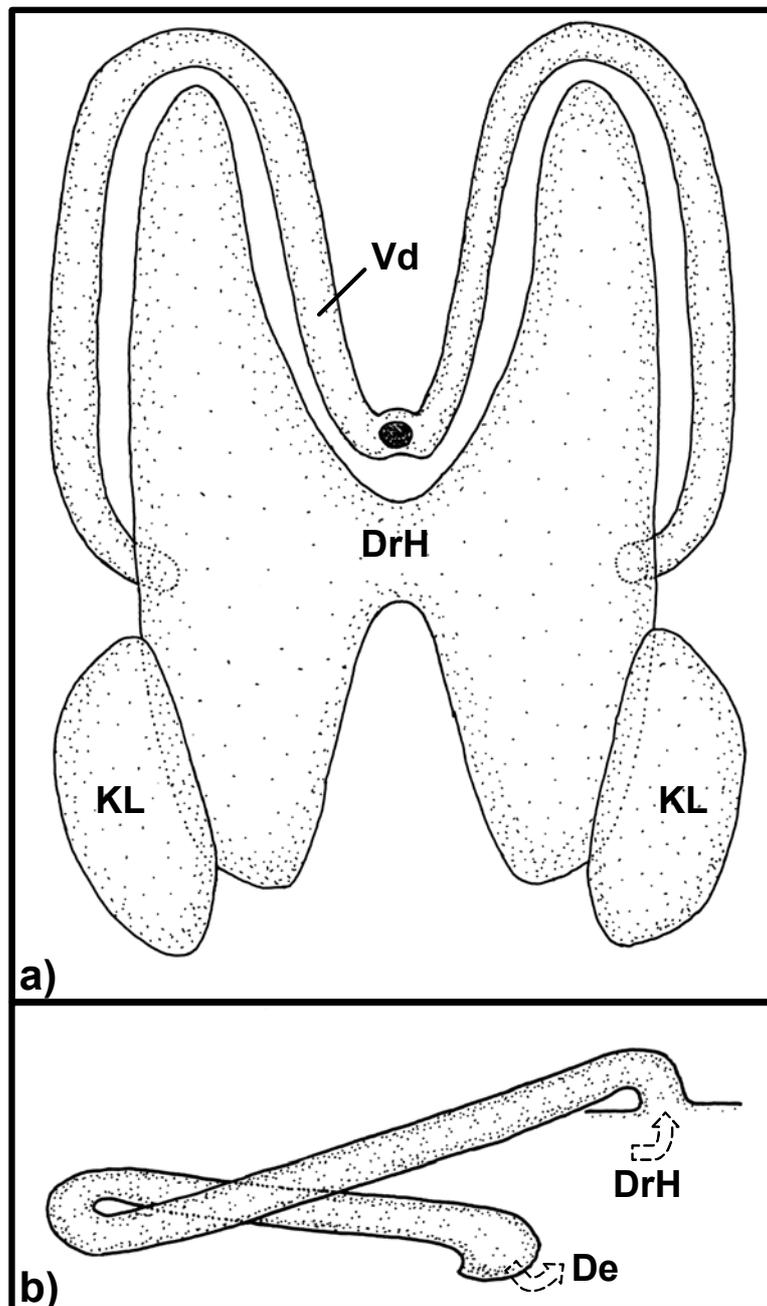


Abb. 3.1.: Proximaler Genitaltrakt von *Ameronothrus lineatus*. a) Schematische Ventralansicht, auf Höhe der Mündung des unpaaren Vas deferens-Abschnittes in den Ductus ejaculatorius abgeschnitten. b) Lateralansicht des linken Vas deferens.

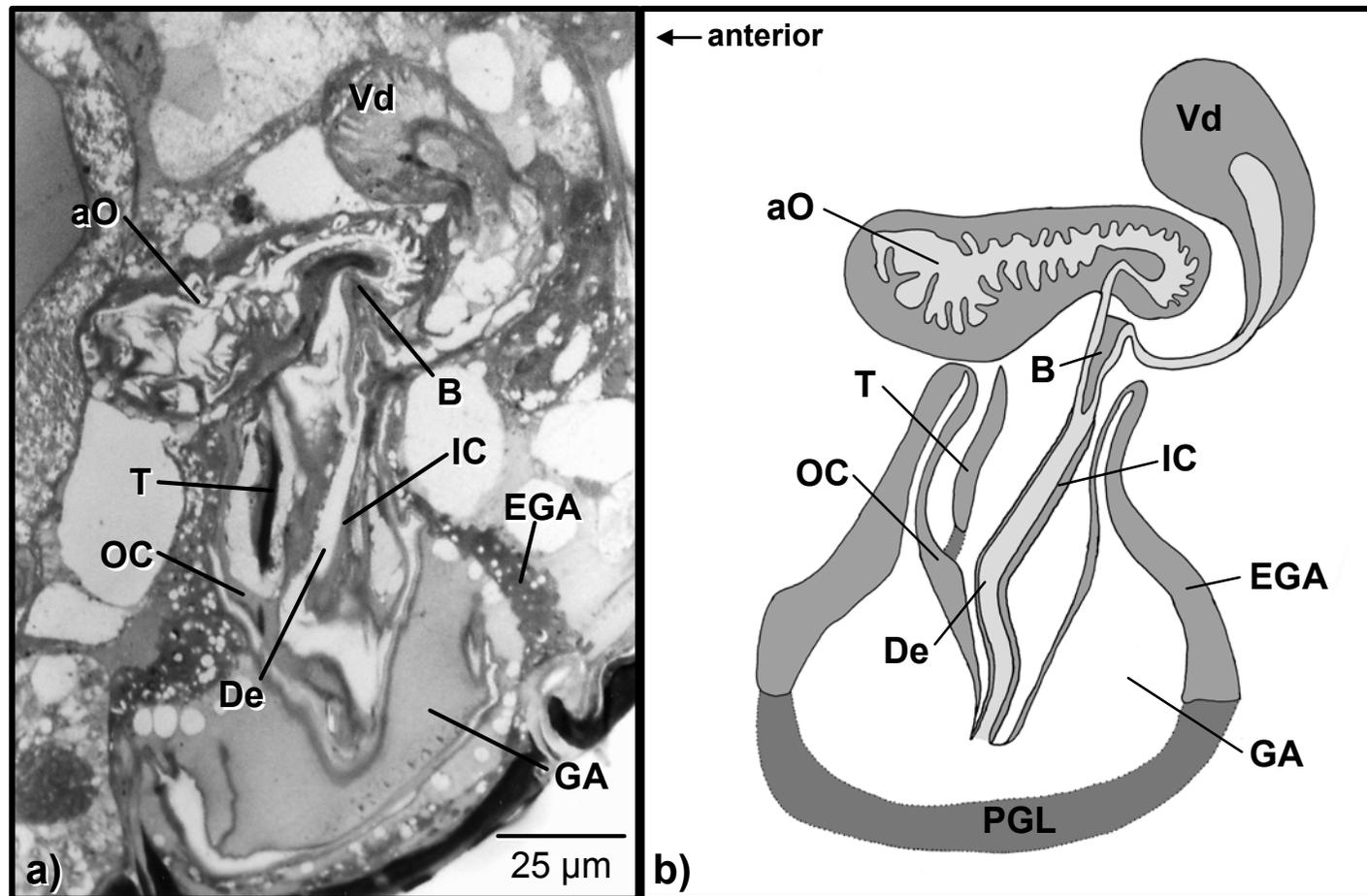


Abb. 3.2.: Medianschnitte durch den distalen Genitaltrakt von *Ameronothrus lineatus*. a) Lichtmikroskopisches Bild. b) Schematische Darstellung. Die gestrichelt dargestellten Progenitallippen liegen etwas außerhalb der Schnittebene. Beachte die Duplikatur zwischen Genitalatrium und „outer cup“, die ein handschuhfingertartiges Ausstülpfen des distalen Genitaltraktes ermöglicht.

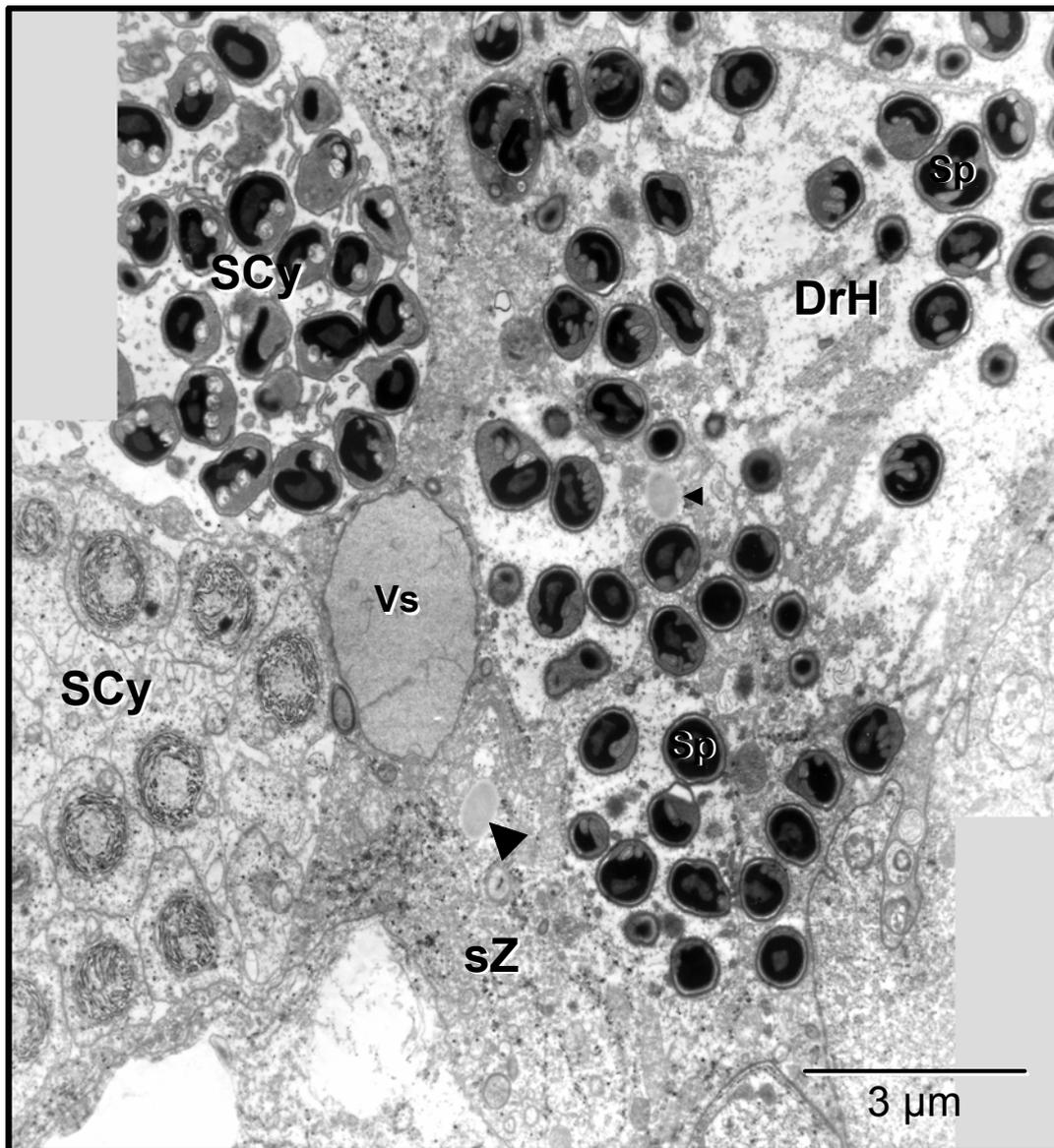


Abb. 3.3.: Keimlager von *Ameronothrus lineatus* im Bereich des Übertritts der Spermatozoen in den Drüsenhoden mit Spermatocysten und abgabebereiten Spermatozoen. Die einzelnen Spermatocysten werden durch Ausläufer der somatischen Zelle getrennt. Im Cytoplasma der somatischen Zelle sind verschiedene Sekretvesikel zu erkennen, die u.a. Lipide enthalten (Pfeilspitzen).

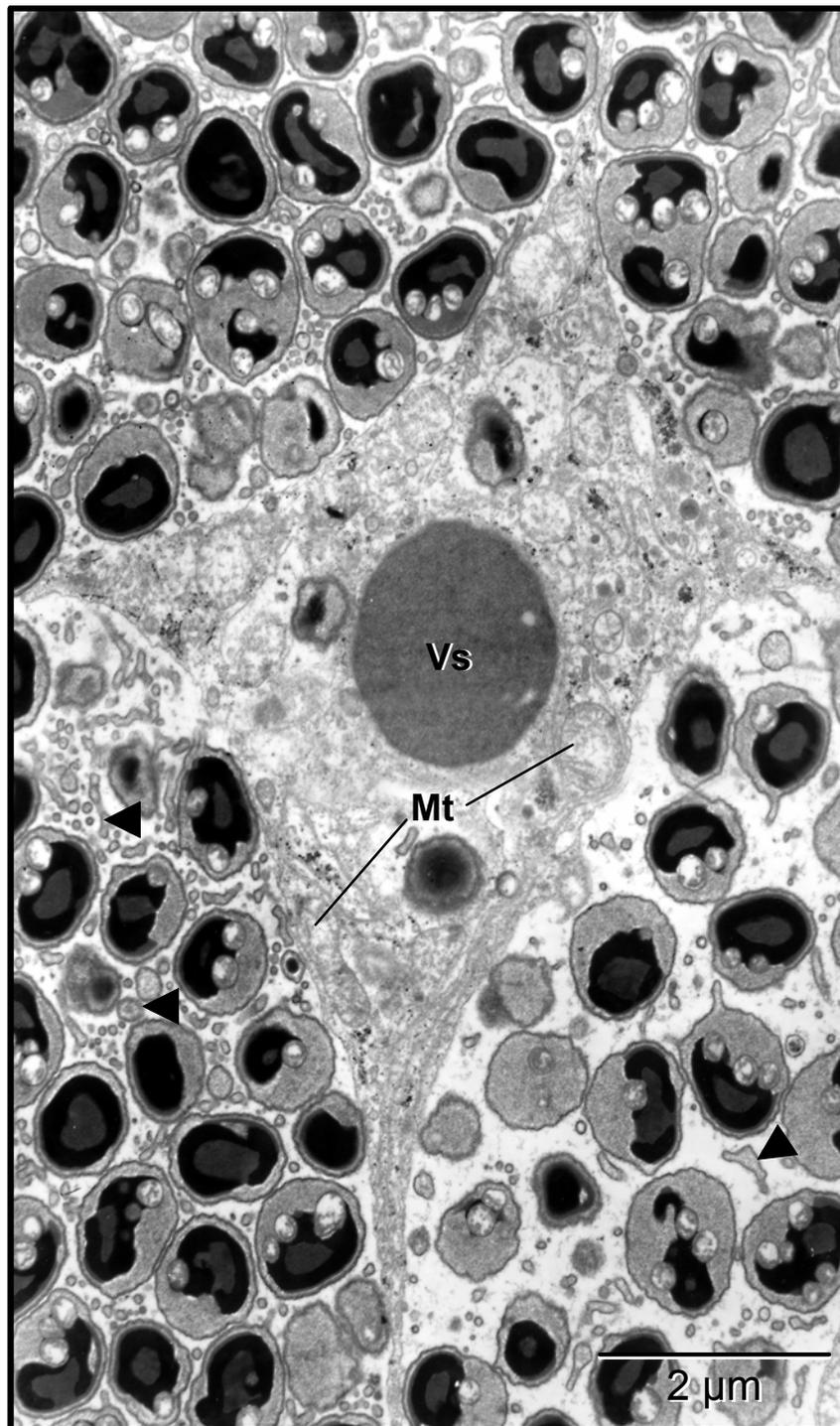


Abb. 3.4.: Detail einer somatischen Zelle aus dem Keimlager von *Ameronothrus lineatus* mit homogenem Vesikel und Mitochondrien. In den umliegenden Spermatocysten sind späte Spermatogenesestadien zu erkennen, zwischen denen abgeschnürte Cytoplasmareste (Pfeilspitze) liegen.

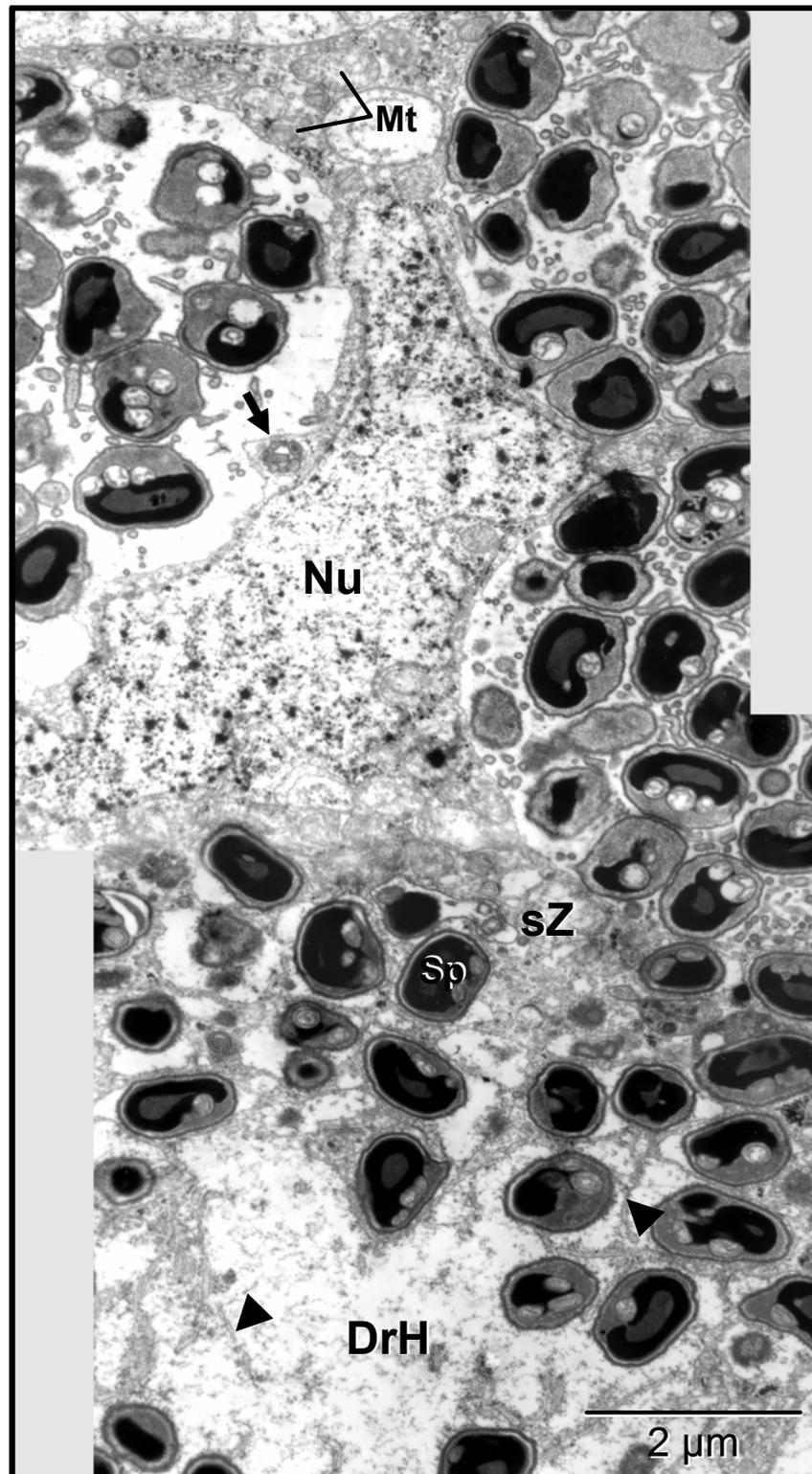


Abb. 3.5.: Detail des Keimlagers von *Ameronothrus lineatus* mit Nucleus einer somatischen Zelle und dem Bereich des Übertritts der Spermatozoen in den Drüsenhoden. Die Spermatozoen werden einzeln von der somatischen Zelle umschlossen. Beachte die dünnen mikrovilliartigen Ausläufer der somatischen Zelle, die ins Lumen des Drüsenhodens ziehen (Pfeilspitzen) und ein Vesikel mit Cytoplasmaresten der Gameten am Rand einer Spermatocyste (Pfeil).

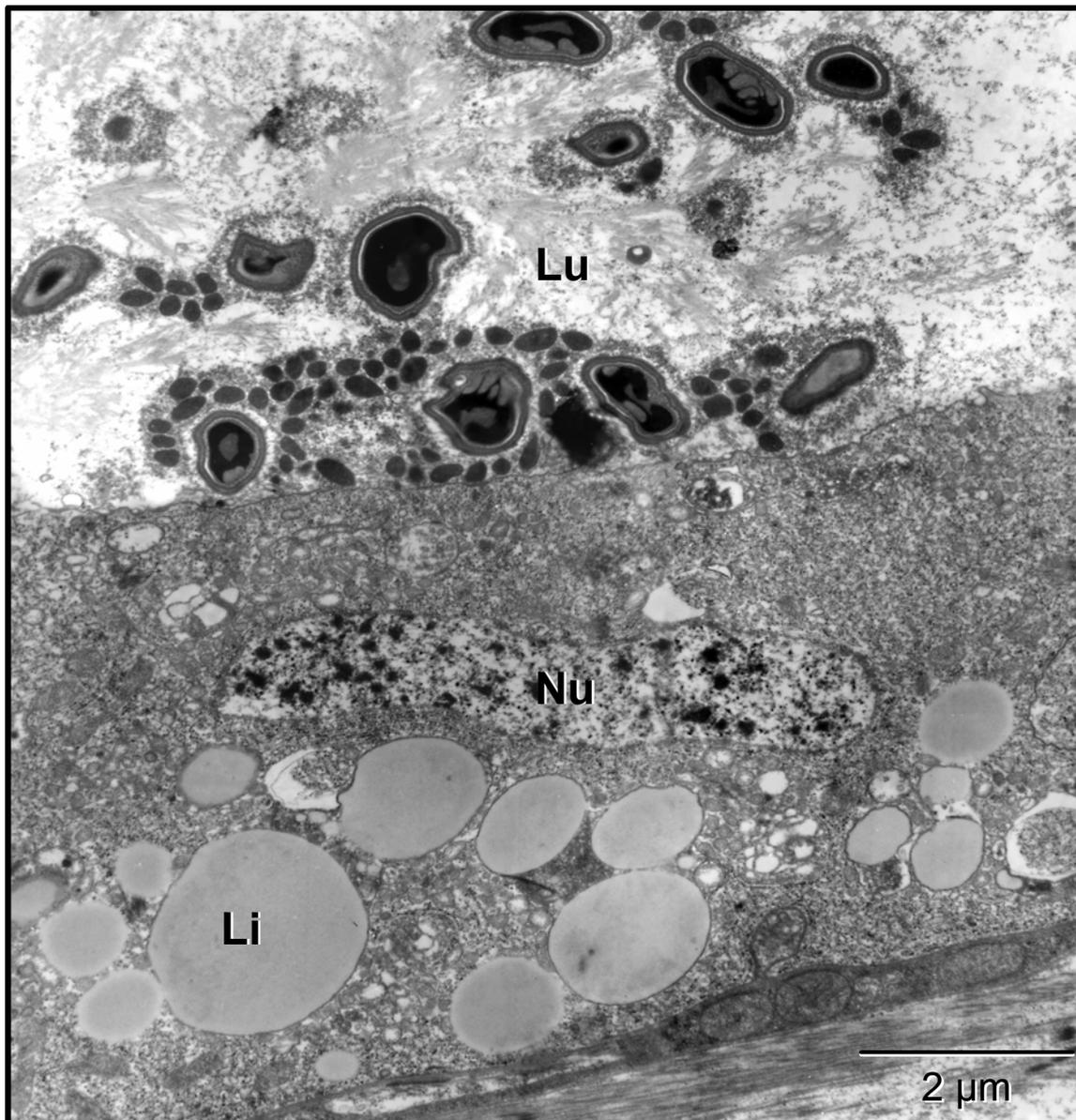


Abb. 3.6.: Drüsenhoden von *Ameronothrus lineatus* mit Sekreten und Spermatozoen im Lumen. Im basalen Teil der Drüsenzelle finden sich große Vakuolen, die vermutlich Lipide enthalten.

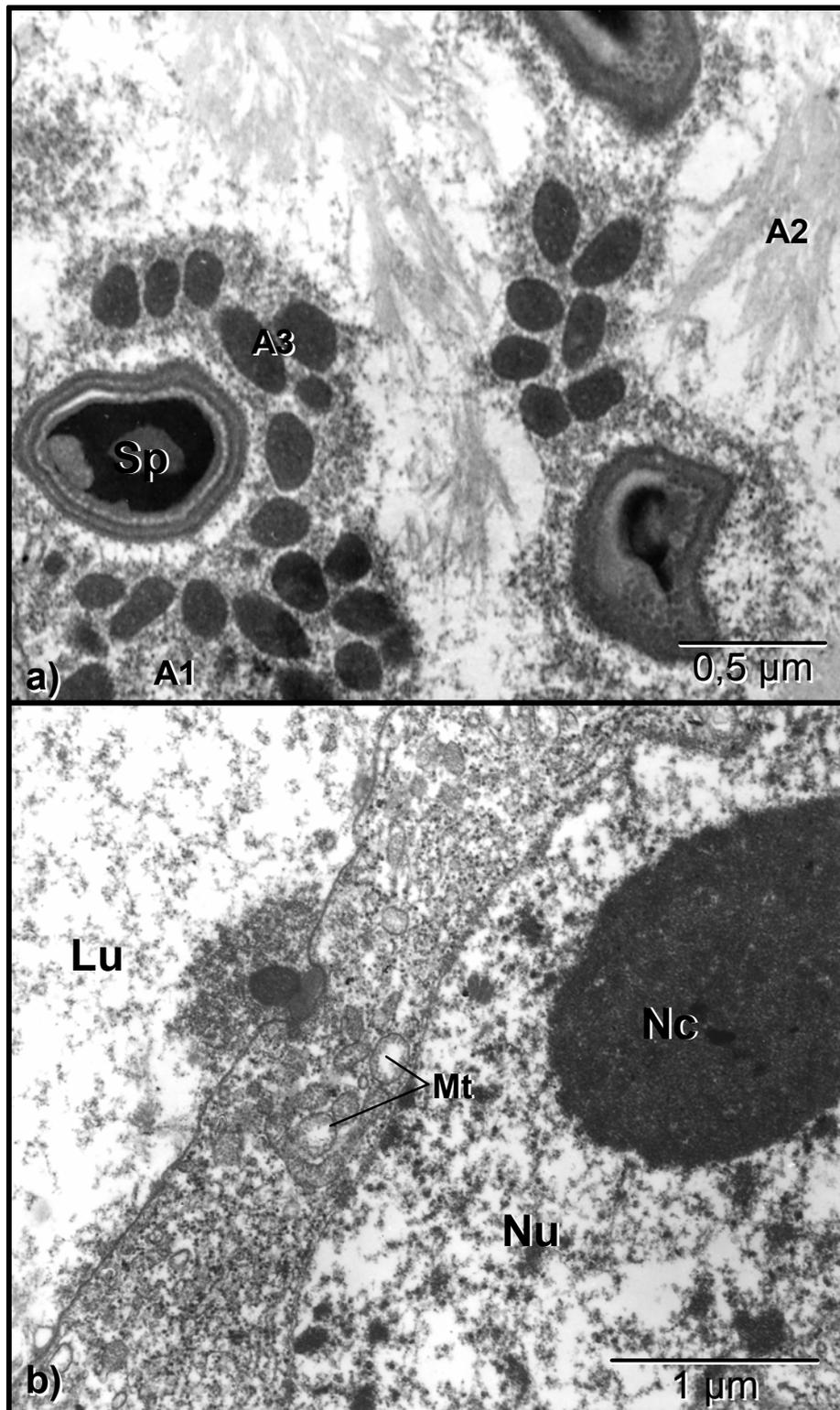


Abb. 3.7.: Drüsenhoden von *Ameronothrus lineatus*. a) Ausschnitt aus dem Lumen mit Spermatozoen und Sekreten des Drüsenhodens. b) Detail einer Epithelzelle mit Sekretabgabe.

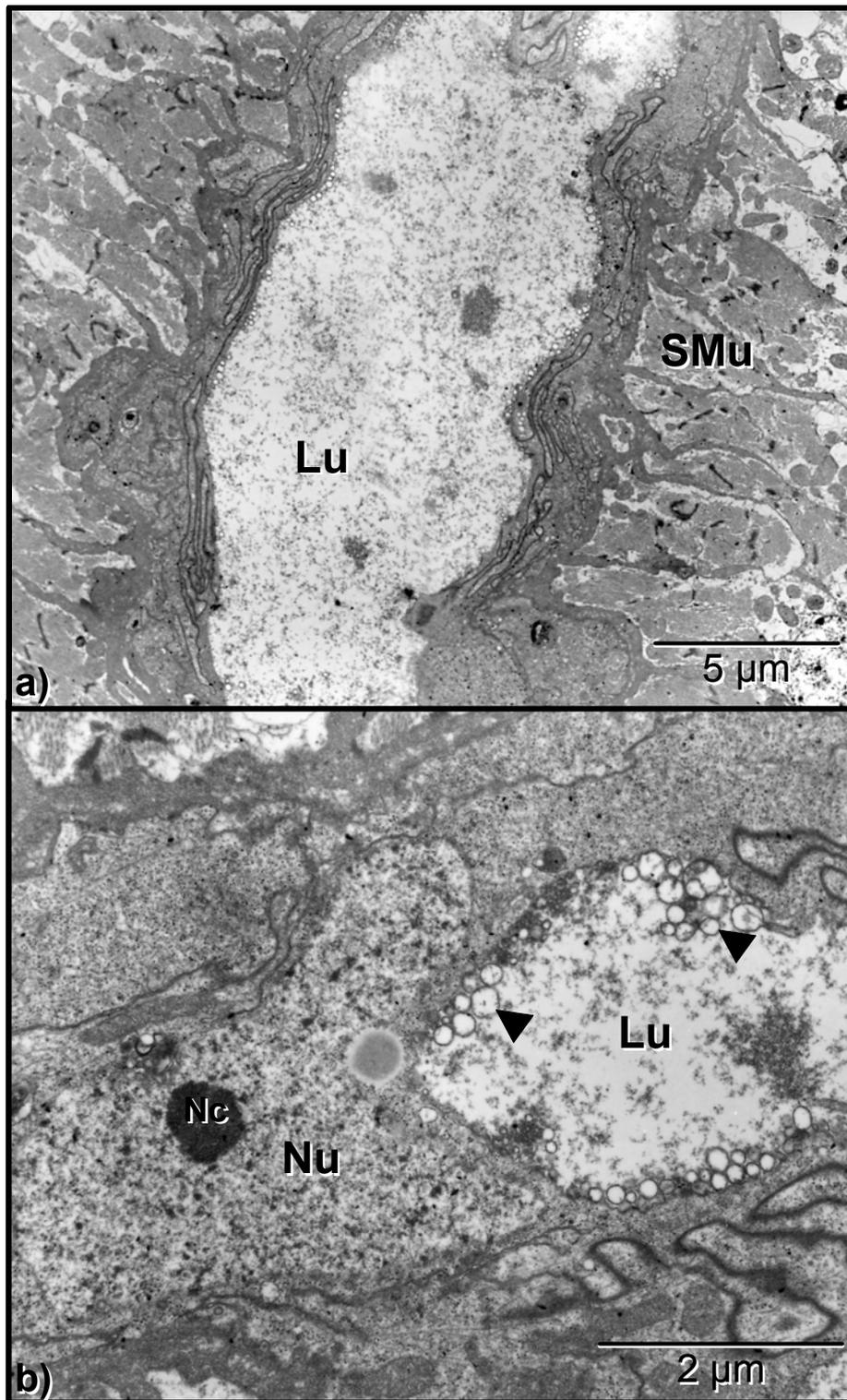


Abb. 3.8.: Sphinkterabschnitt der Vasa deferentia von *Ameronothrus lineatus*. a) Übersicht mit umgebender Muskulatur. b) Detail mit Zellkern einer Epithelzelle und bläschenartigen Vesikeln im Lumen (Pfeilspitzen). Beachte die starke Verzahnung der Epithelzellen untereinander.

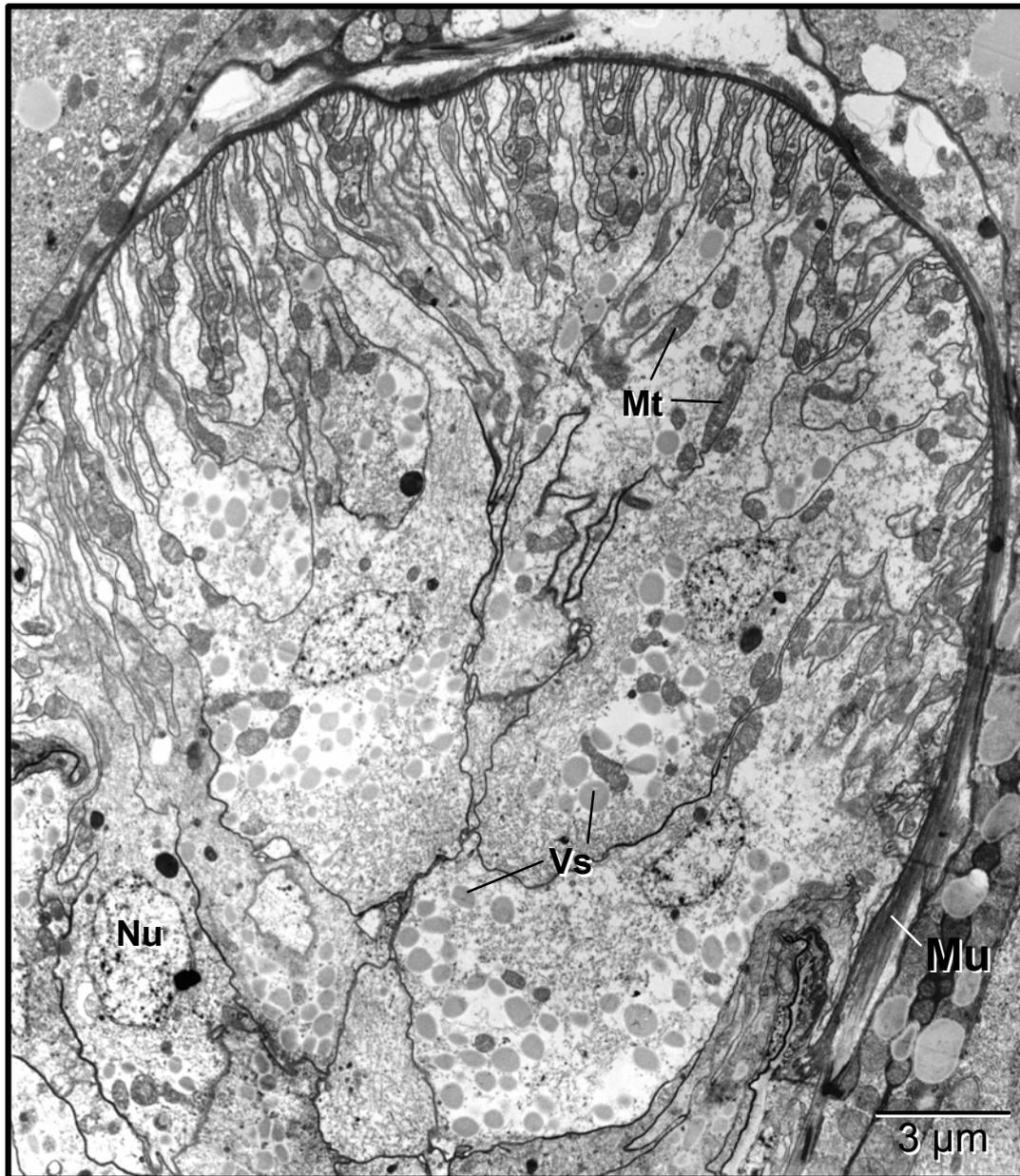


Abb. 3.9.: Epithel der Vasa deferentia von *Ameronothrus lineatus* mit ausgeprägtem basalem Labyrinth und zahlreichen Vesikeln. Ein Lumen ist zwischen den Zellen nicht zu erkennen.

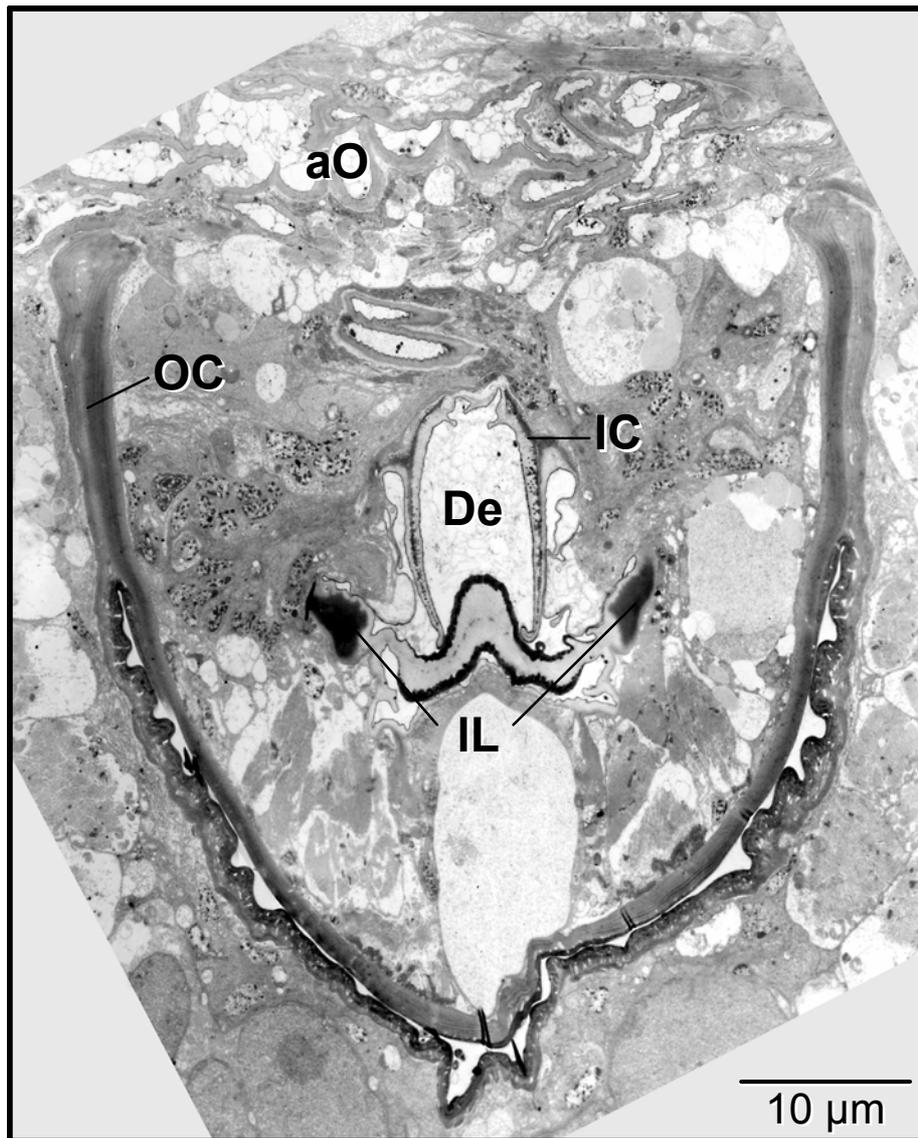


Abb. 3.10.: Querschnitt durch den Anfangsbereich des distalen Genitaltraktes von *Ameronothrus lineatus*. Zu erkennen sind die starke Faltung des akzessorischen Organs und des Ductus ejaculatorius sowie die unterschiedlich stark ausgeprägte Kutikula des „inner cups“.

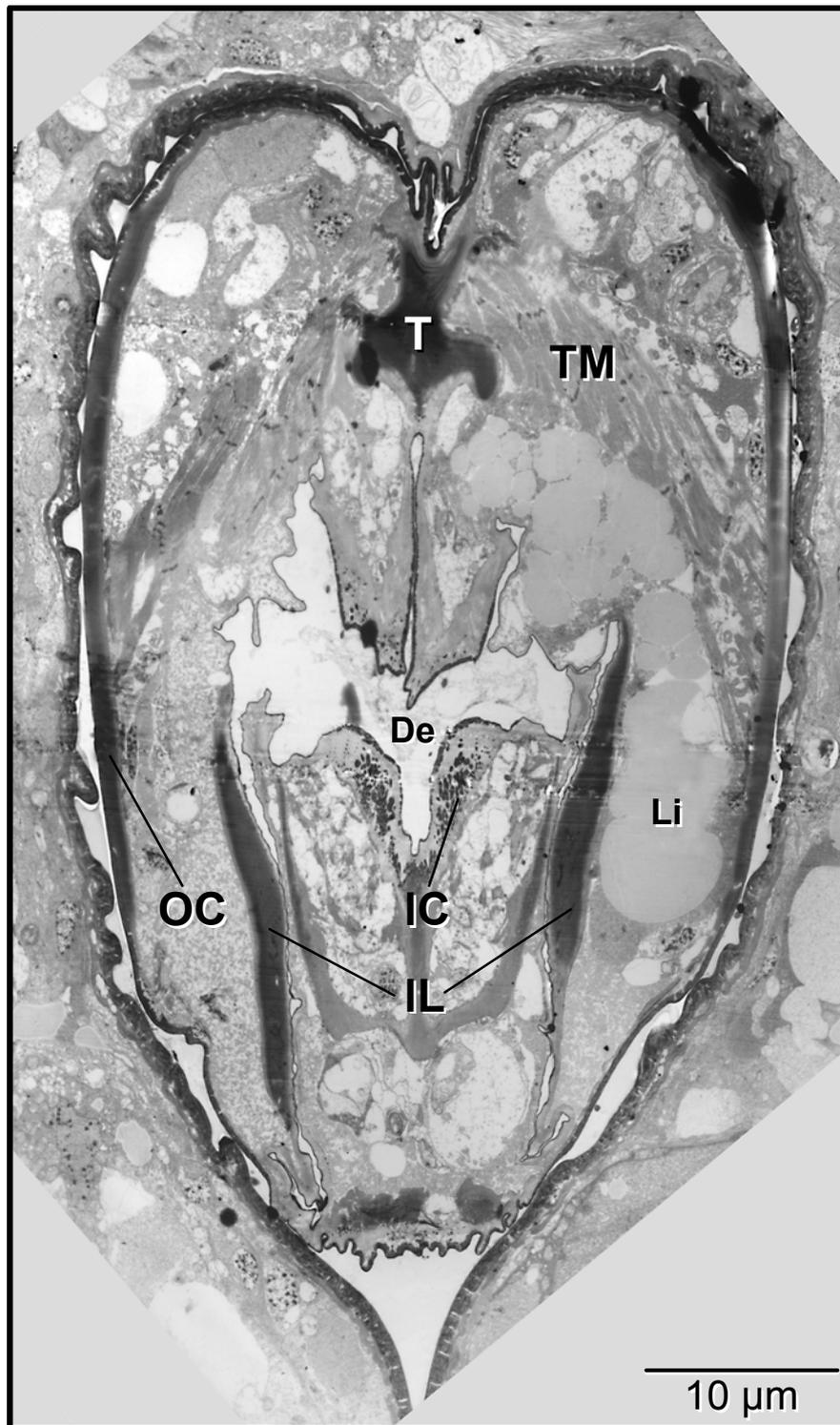


Abb. 3.11.: Querschnitt durch den distalen Genitaltrakt von *Ameronothrus lineatus*, distal von Abb. 3.10., auf Höhe des „tongue“-Skleriten. Zwischen „inner“ und „outer cup“ sind große Vakuolen zu erkennen, die vermutlich Lipide enthalten.

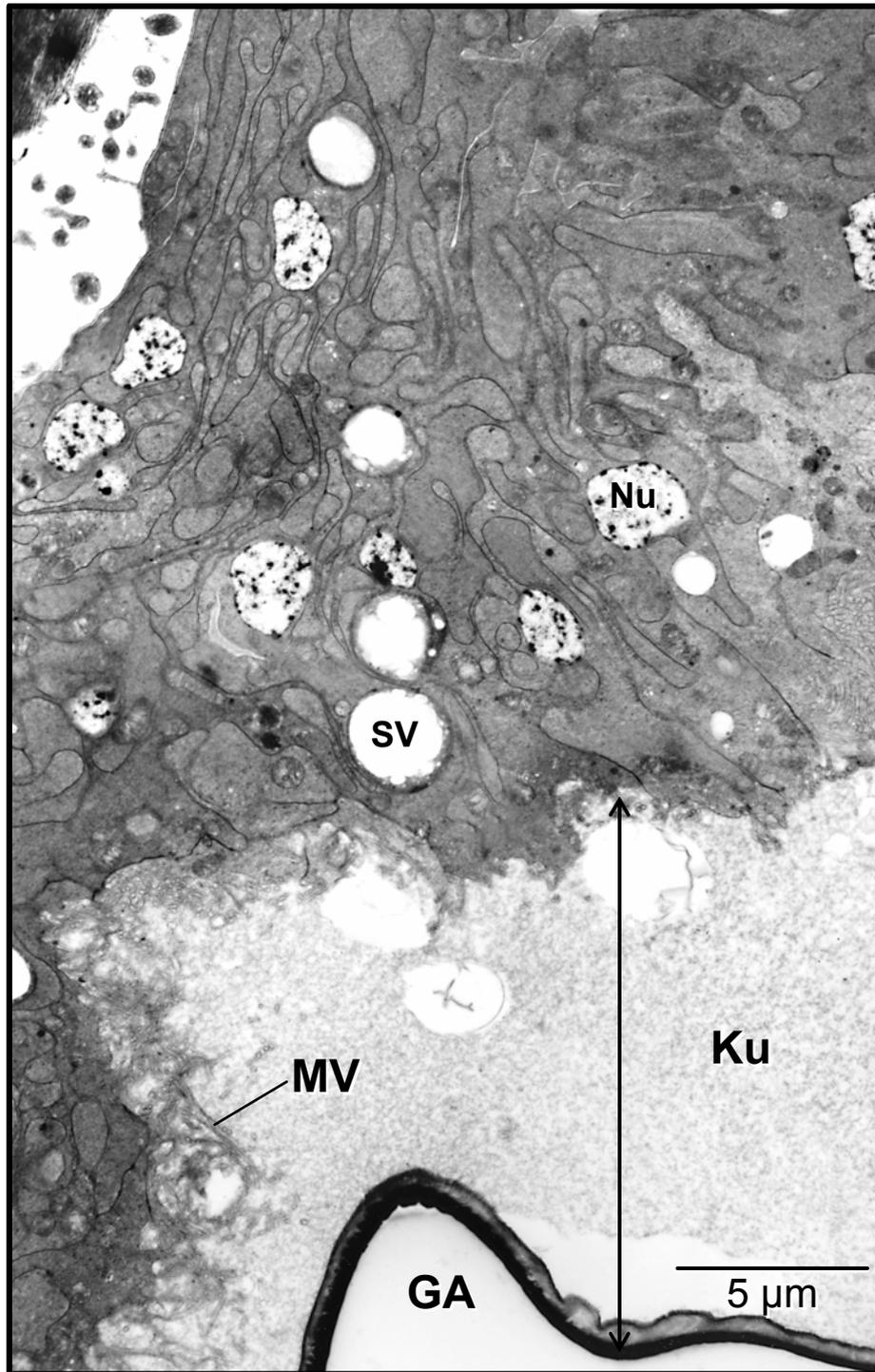


Abb. 3.12.: Epithel des Genitalatriums von *Ameronothrus lineatus*. Die Epithelzellen sind durch starke Verzahnungen, leer erscheinende Vesikel, eine dicke Kutikula und in diese hineinreichende Mikrovilli gekennzeichnet.

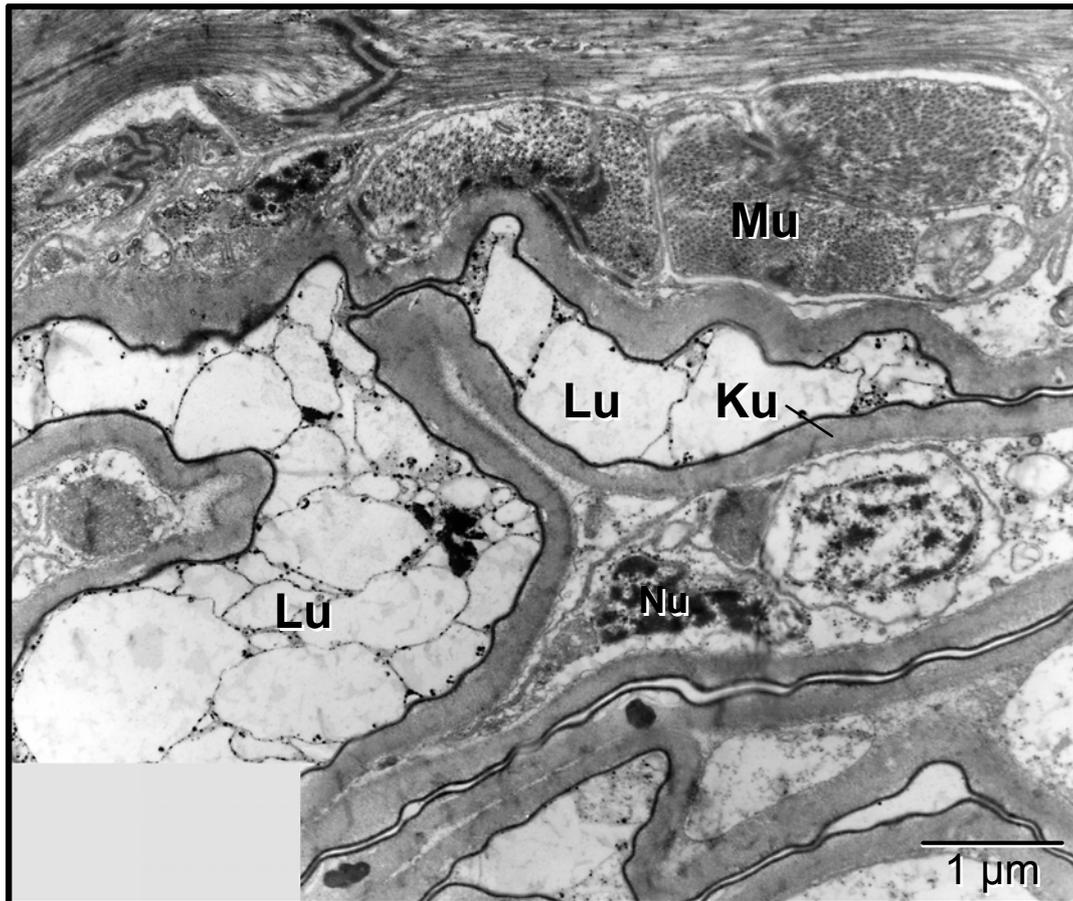


Abb. 3.13.: Detail des akzessorischen Organs von *Ameronothrus lineatus*. Das Epithel ist nur im Bereich der Nuclei erweitert und bildet ansonsten einen dünnen Saum unterhalb der Kutikula. Ebenfalls zu erkennen ist die Muskulatur, die das Organ umgibt.

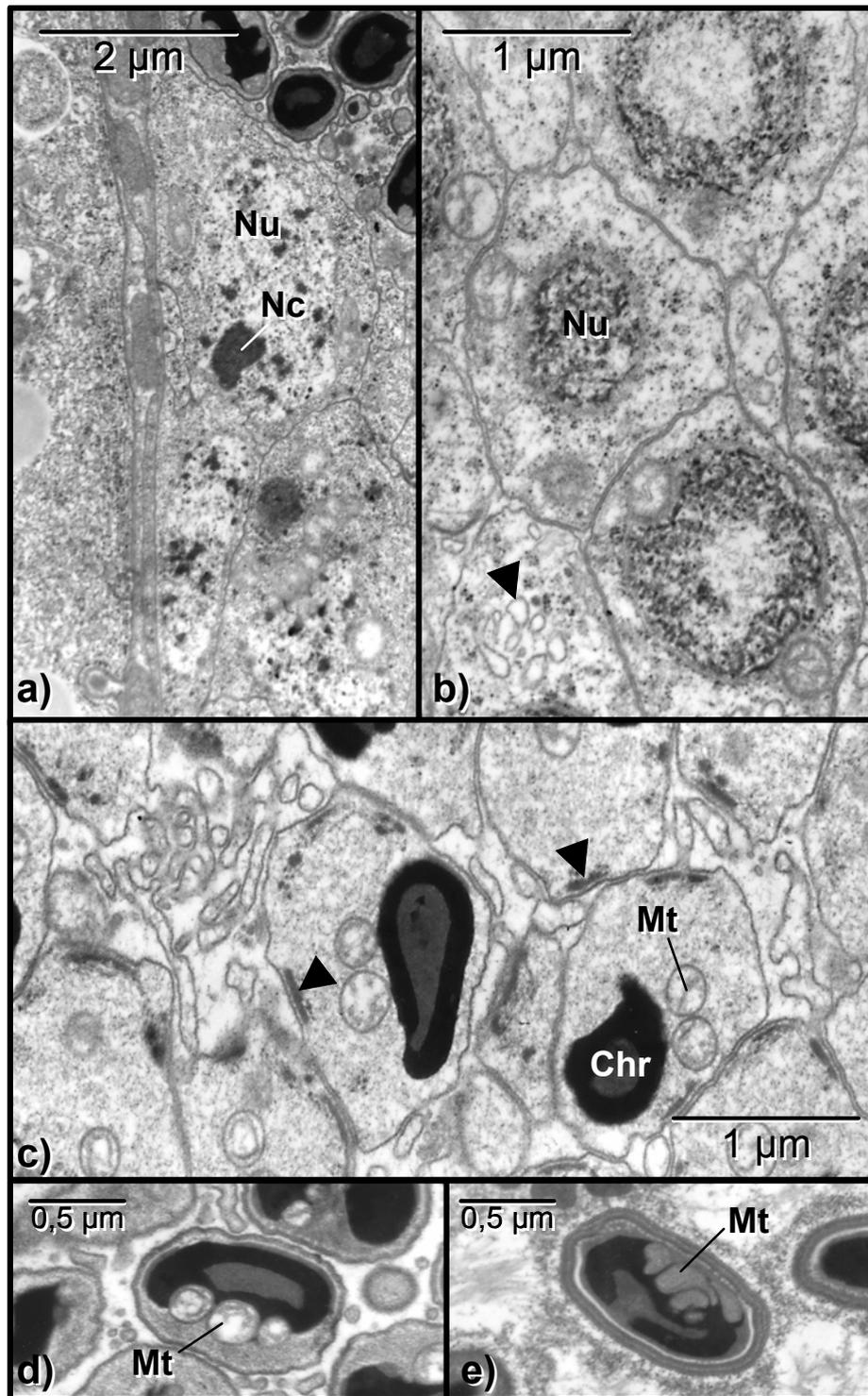


Abb. 3.14.: Spermatogenese von *Ameronothrus lineatus*. a) Sehr frühes Stadium ohne erkennbare Kondensation des Chromatins. b) Stadium mit beginnender Kondensation im Nucleus sowie hellen Vesikeln im Cytoplasma (Pfeilspitze). c) Stadium mit fast abgeschlossener Bildung des Chromatinkörpers. Teile des Cytoplasmas werden abgeschnürt, und an der Zellperipherie treten verdichtete Bereiche (Pfeilspitzen) auf. d) Spätes Stadium mit noch nicht abgeschlossener Modifikation der Mitochondrien. e) Spermatozoe im Lumen des Drüsenhodens mit modifizierten, in den Chromatinkörper hineinragenden Mitochondrien.

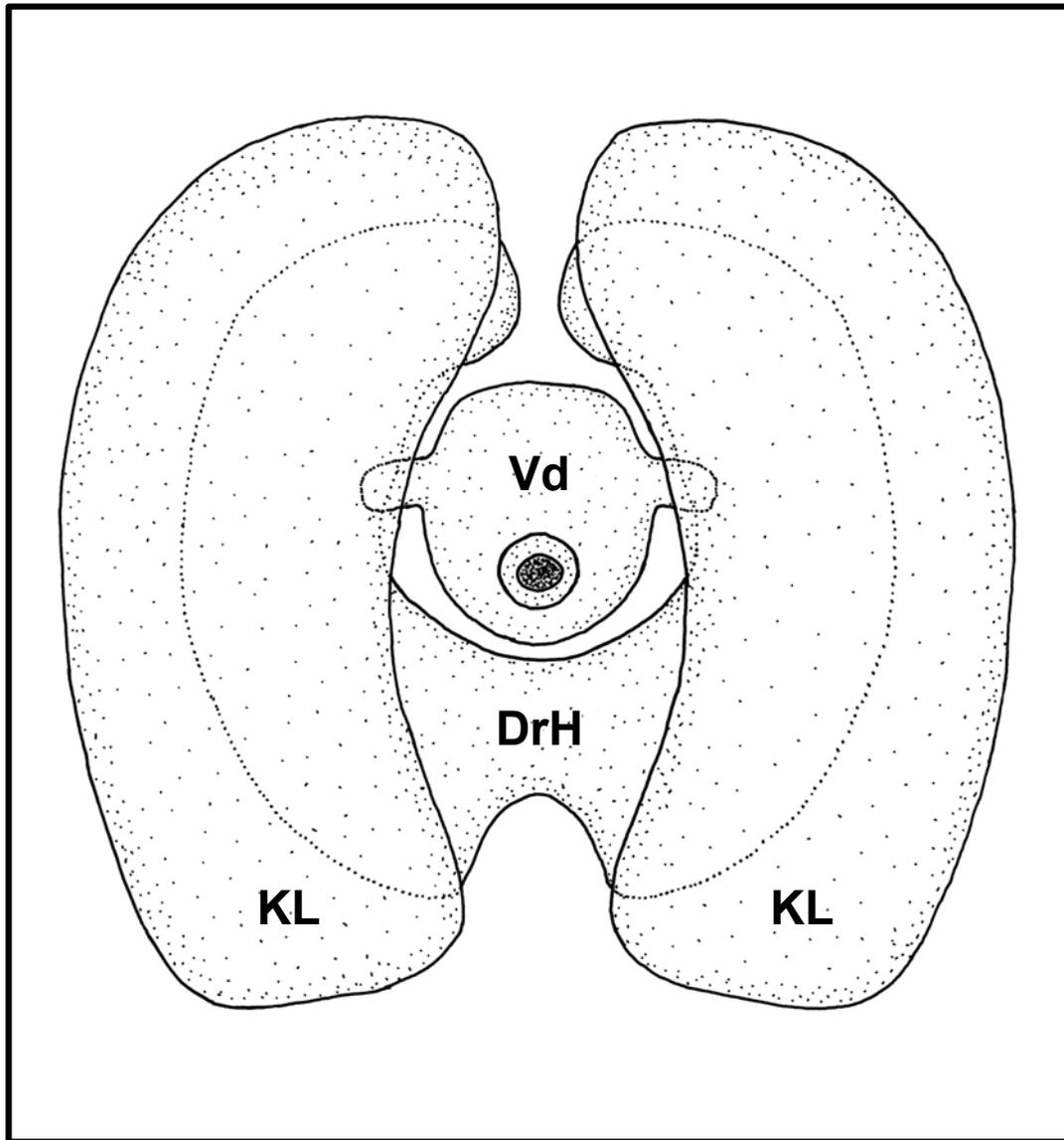


Abb. 3.15.: Schematische Ventralansicht des proximalen Genitaltraktes von *Linopodes spec.*, auf Höhe der Mündung des unpaaren Vas deferens-Abschnitts in den Ductus ejaculatorius abgeschnitten.

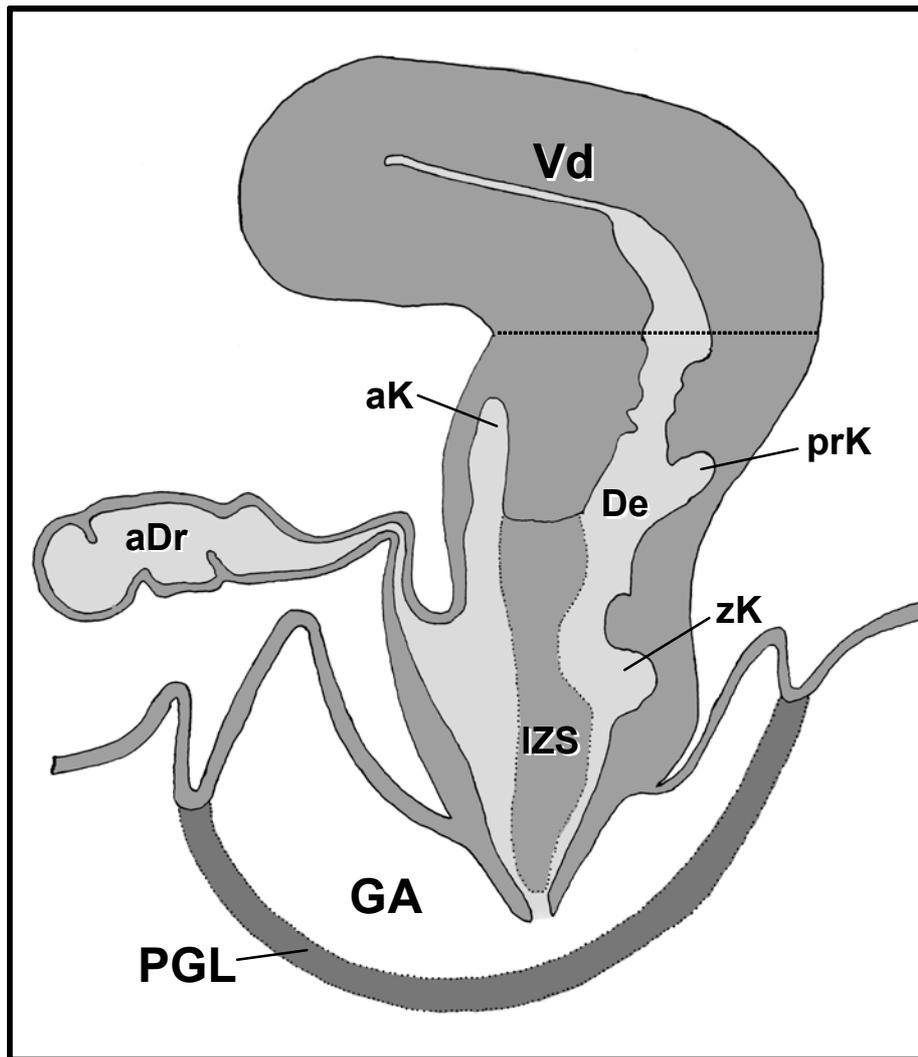


Abb. 3.16.: Schematischer Medianschnitt durch den distalen Genitaltrakt von *Linopodes spec.* Die gestrichelt dargestellten Progenitallippen und lateralen Zungensklerite liegen etwas außerhalb der Schnittebene. Die gepunktete Linie gibt die Grenze zwischen unpaarem Vas deferens-Abschnitt und Ductus ejaculatorius wieder.

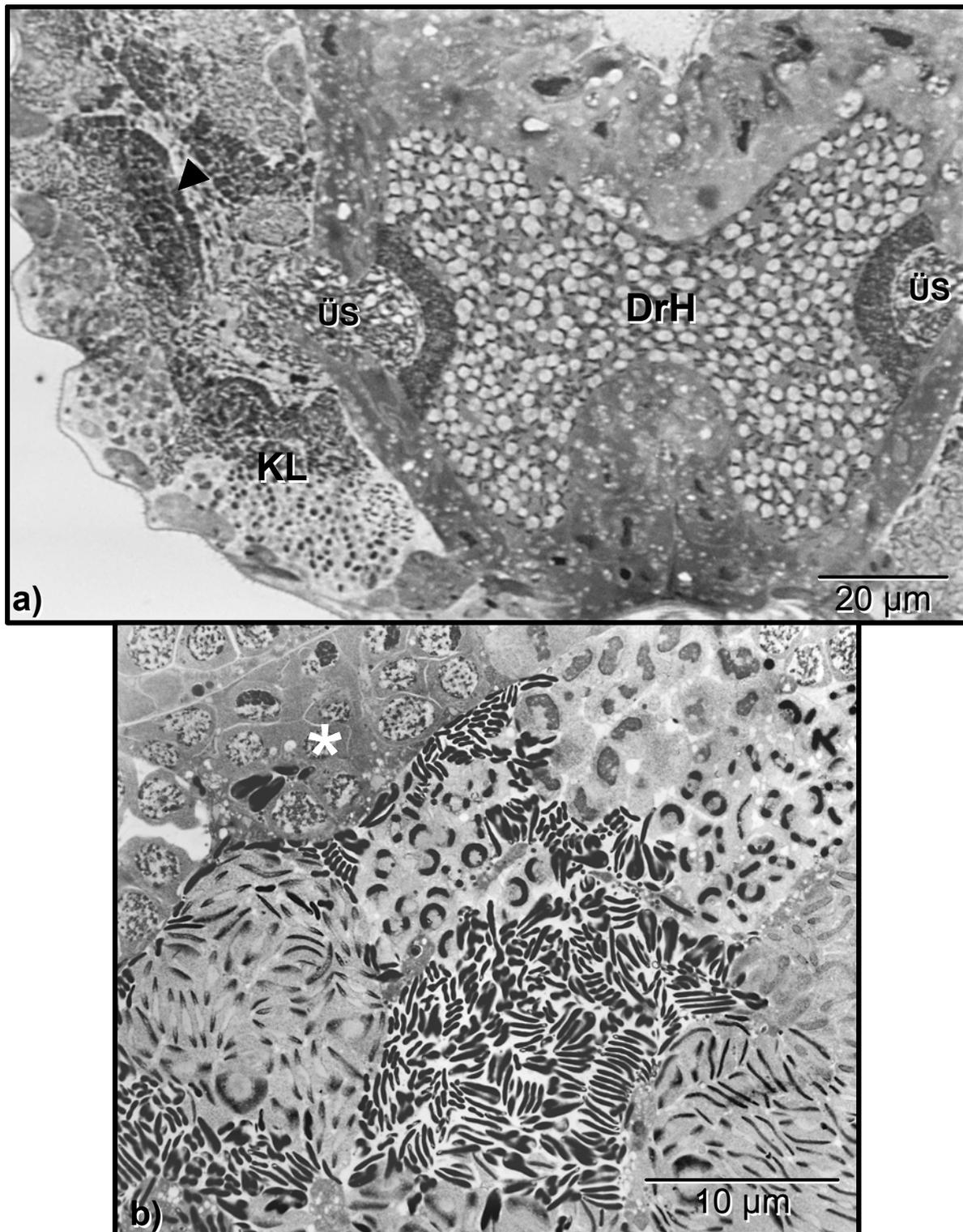


Abb. 3.17.: a) Querschnitt durch Keimlager und Drüsenhoden von *Linopodes spec.* im Bereich einer Übertrittsstelle der Spermatozoen. Im Keimlager ist die durch die Spermatozysten verursachte Kompartimentierung zu erkennen. Beachte die palisadenartige Anordnung der Spermatozoen (Pfeilspitze). b) Ausschnitt aus dem Keimlager von *Linopodes spec.* mit zahlreichen Spermatozysten. Die mit (*) gekennzeichnete Spermatozyste enthält sehr frühe Spermatogenesestadien, bei denen noch keine Kondensation des Chromatins stattgefunden hat.

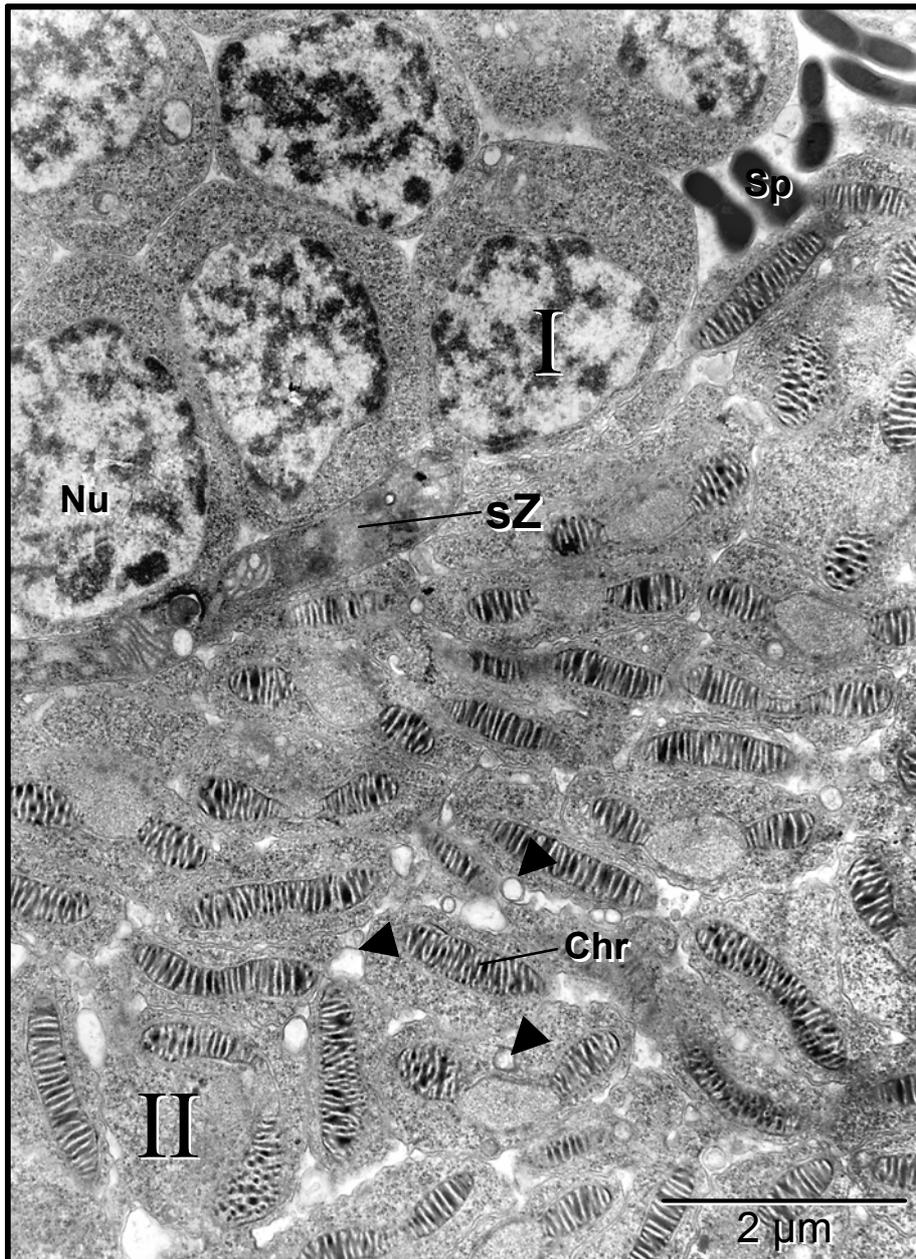


Abb. 3.18.: Ausschnitt aus dem Keimlager von *Linopodes spec.* Zwei Spermatocysten mit Gameten vor der Kernkondensation (I) bzw. mit zunehmender Kondensation (II) werden durch einen dünnen Ausläufer der somatischen Zelle getrennt. Sowohl in als auch zwischen den Zellen des fortgeschrittenen Stadiums sind helle Vesikel (Pfeilspitzen) zu erkennen.

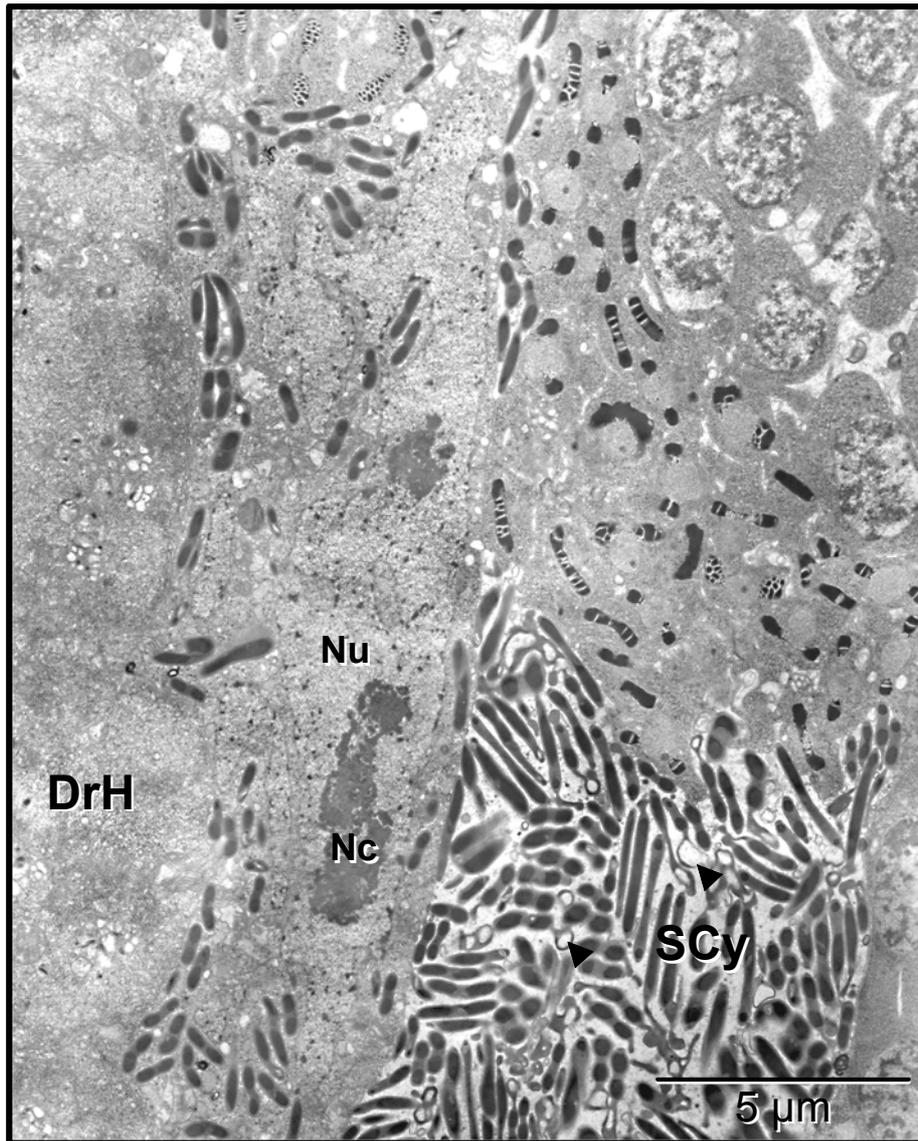


Abb. 3.19.: Ausschnitt aus dem Keimlager von *Linopodes spec.*, nahe der Übertrittsstelle der Spermatozoen in den Drüsenhoden. Zwischen dem Drüsenhoden und dem großen Nucleus einer somatischen Zelle liegen abgabebereite Spermatozoen, die einzeln von der somatischen Zelle umschlossen werden. In einer Spermatocyste sind an den Gameten zahlreiche Abschnürungen des Cytoplasmas zu beobachten (Pfeilspitzen).

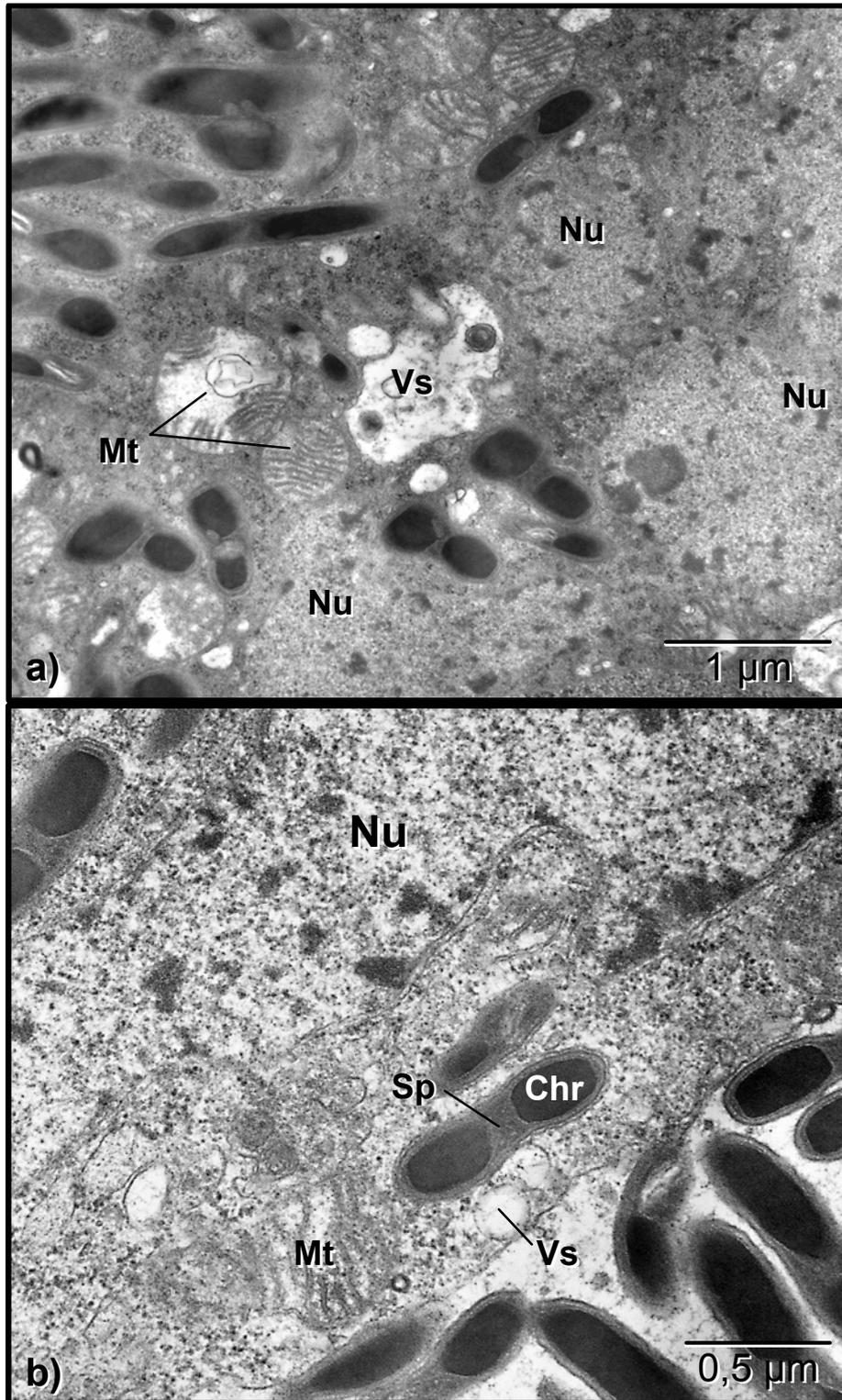


Abb. 3.20.: Details der somatischen Zellen im Keimlager von *Linopodes spec.* a) Ausschnitt mit mehreren Nucleusanschnitten, Spermatozoen und einem Vesikel unbestimmter Art. b) Ausschnitt mit weiteren Vesikeln und einer quer geschnittenen Spermatozoe, die vakuolenartig im Cytoplasma der somatischen Zelle liegt.

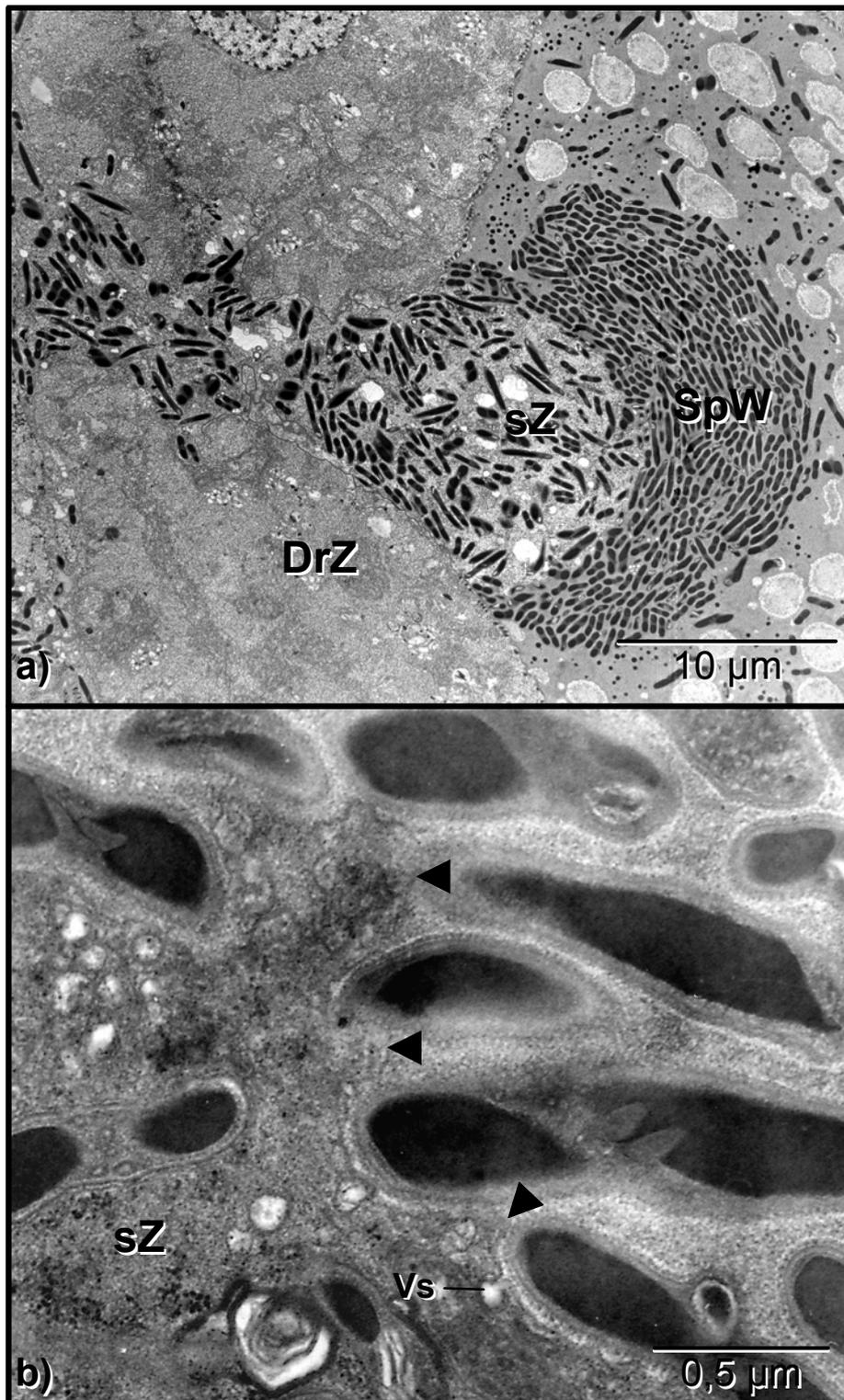


Abb. 3.22.: Übertrittsstelle der Spermatozoen zwischen Keimlager und Drüsenhoden von *Linopodes spec.* a) Übersicht. Zwischen zwei Epithelzellen des Drüsenhodens zieht ein Ausläufer einer somatischen Zelle des Keimlagers ans Lumen des Drüsenhodens. Die abgegebenen Spermatozoen bilden im Lumen eine charakteristische Wolke. b) Detail der Grenze (Pfeilspitzen) zwischen somatischer Zelle und Lumen des Drüsenhodens mit hellen Vesikeln unterhalb der Zelloberfläche.

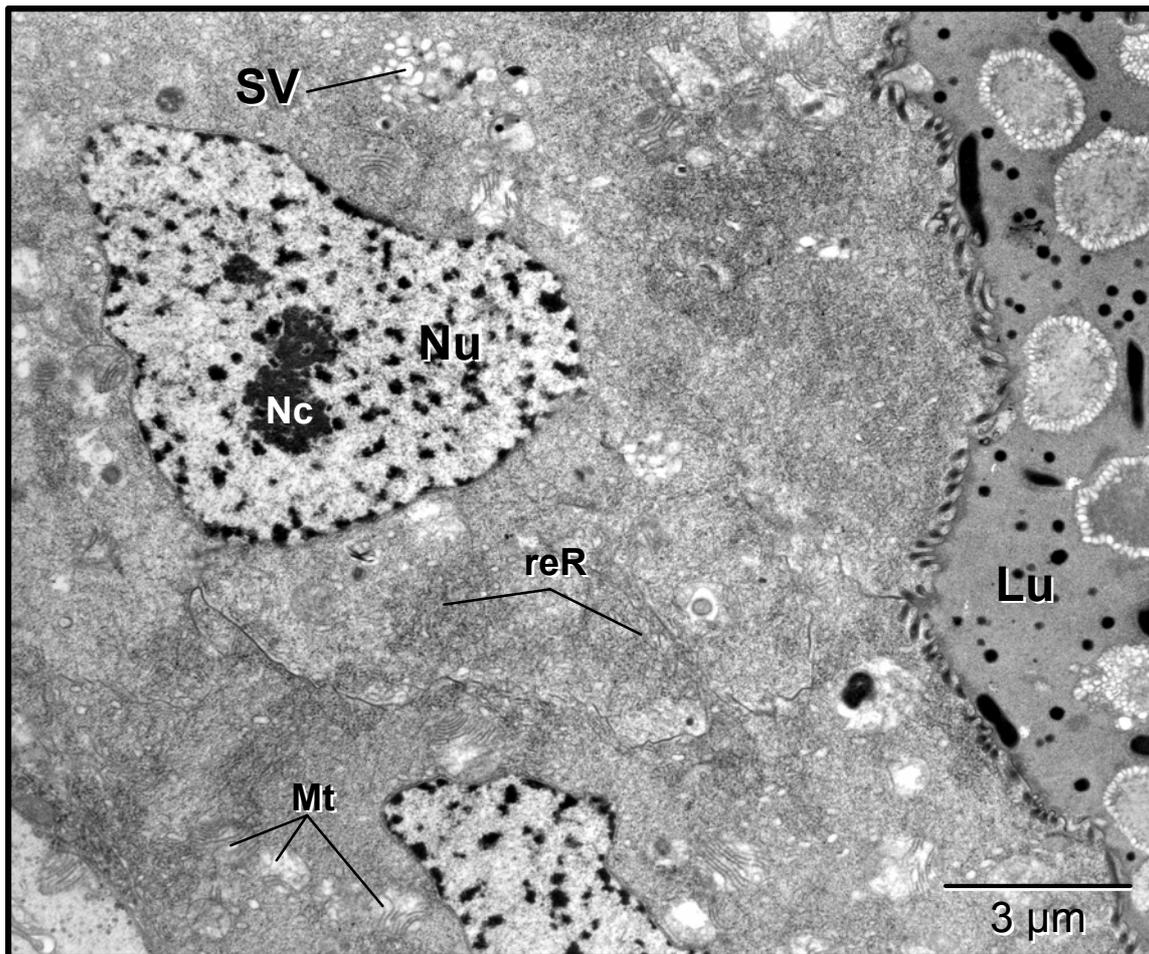


Abb. 3.23.: Epithel des Drüsenhodens von *Linopodes spec.* Durch eine ungleichmäßige Verteilung der Zellorganellen erhält das Cytoplasma ein fleckiges Erscheinungsbild.

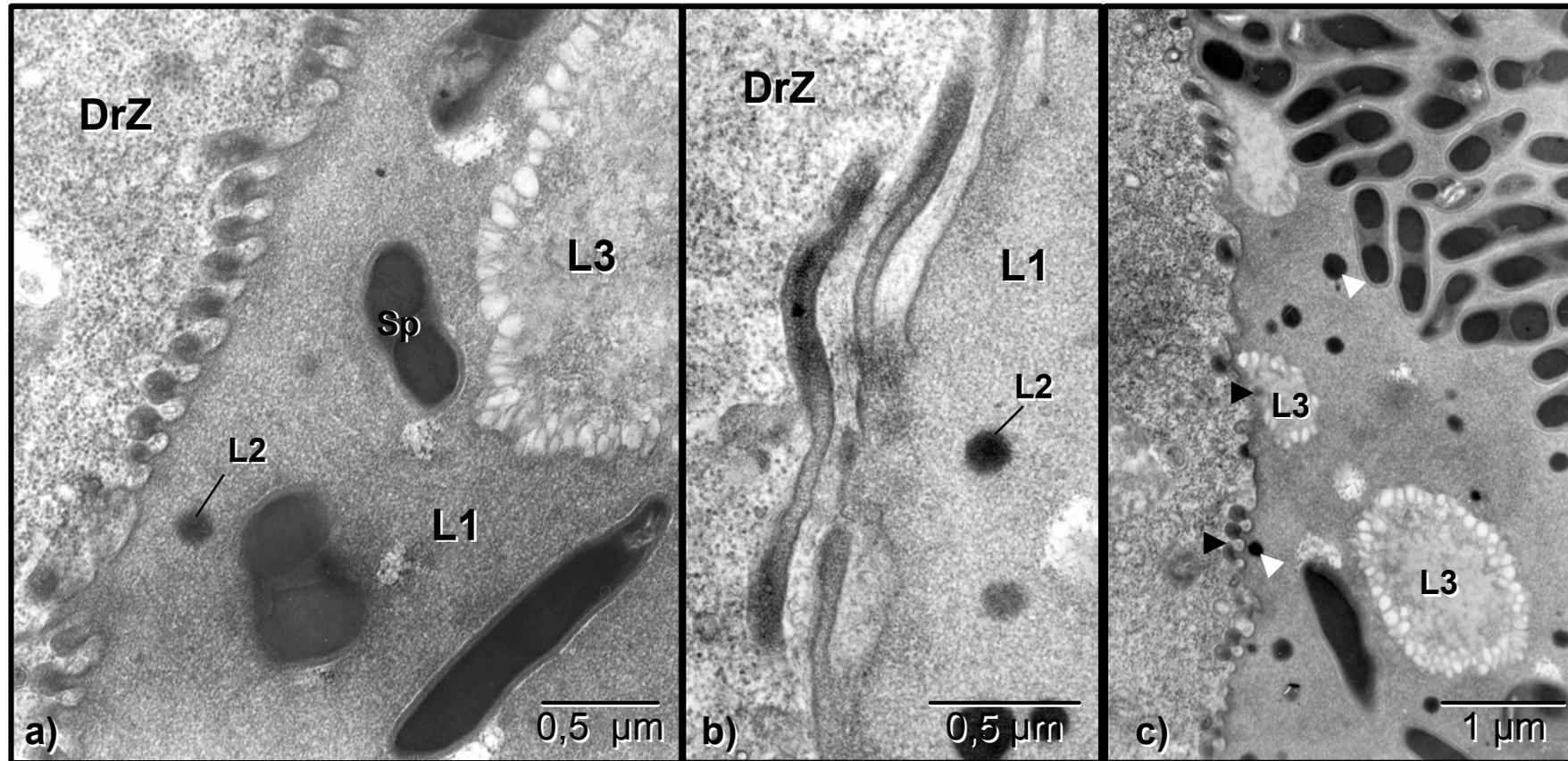


Abb. 3.24.: Detail des Drüsenhodens von *Linopodes spec.* mit den Sekreten L1, L2 und L3. L1 liegt als fein granuläre Matrix im Lumen, L2 und L3 in Form größerer Vesikel. a), b) Drüsenzellen mit regelmäßigen rinnenförmigen Vertiefungen der apikalen Zelloberfläche im Querschnitt (a) und Schrägschnitt (b). c) Abgabe von Vesikeln der Sekrete L2 und L3 (schwarze Pfeilspitzen). Weiße Pfeilspitzen markieren Vesikel von L2.

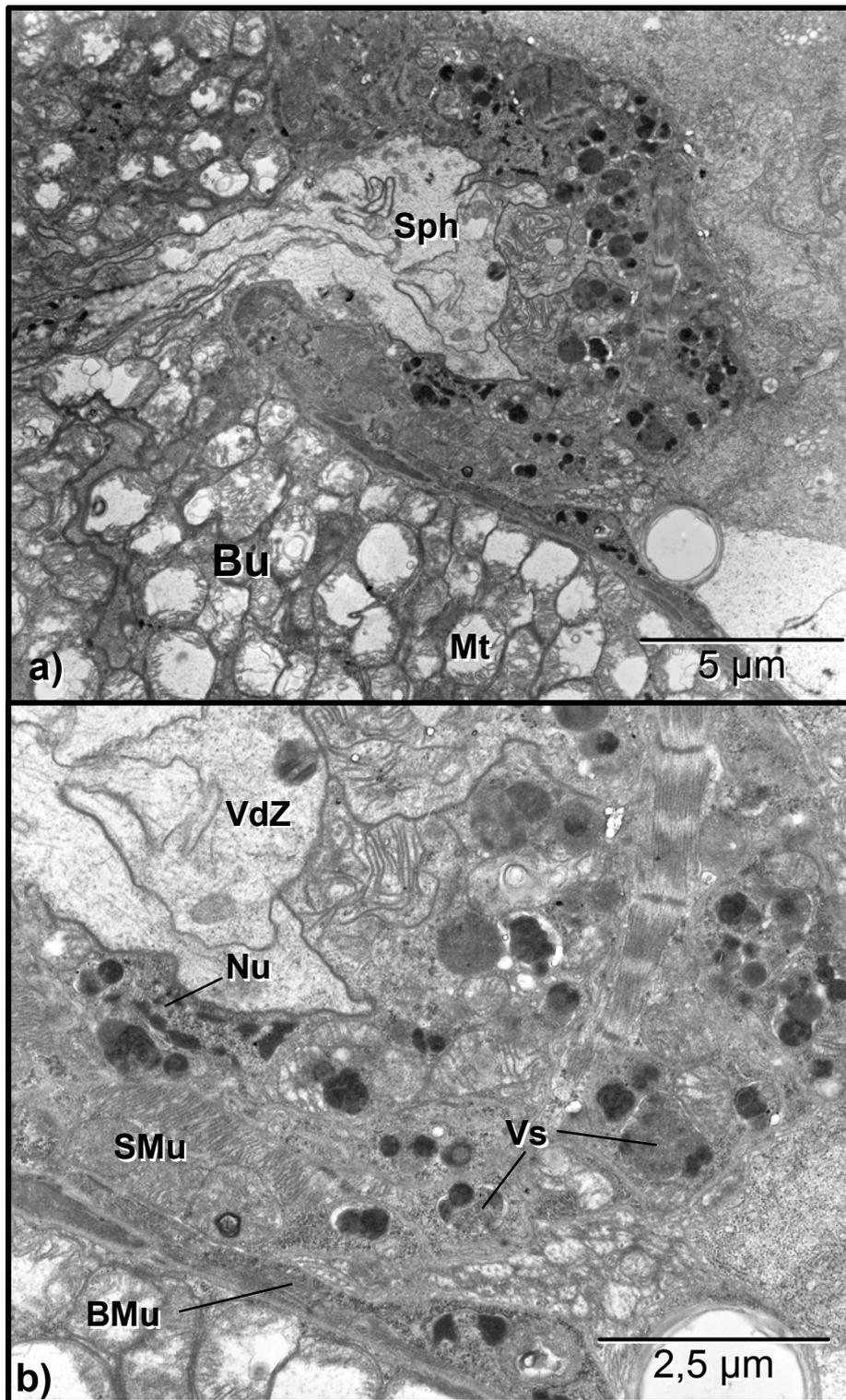


Abb. 3.25.: Sphinkterabschnitt der Vasa deferentia von *Linopodes spec.* a) Übersicht der Ausmündung des Sphinkterabschnittes in den unpaaren Bulbus. b) Detail aus a) mit dem Epithel des Sphinkterabschnittes und der umgebenden Muskelschicht.

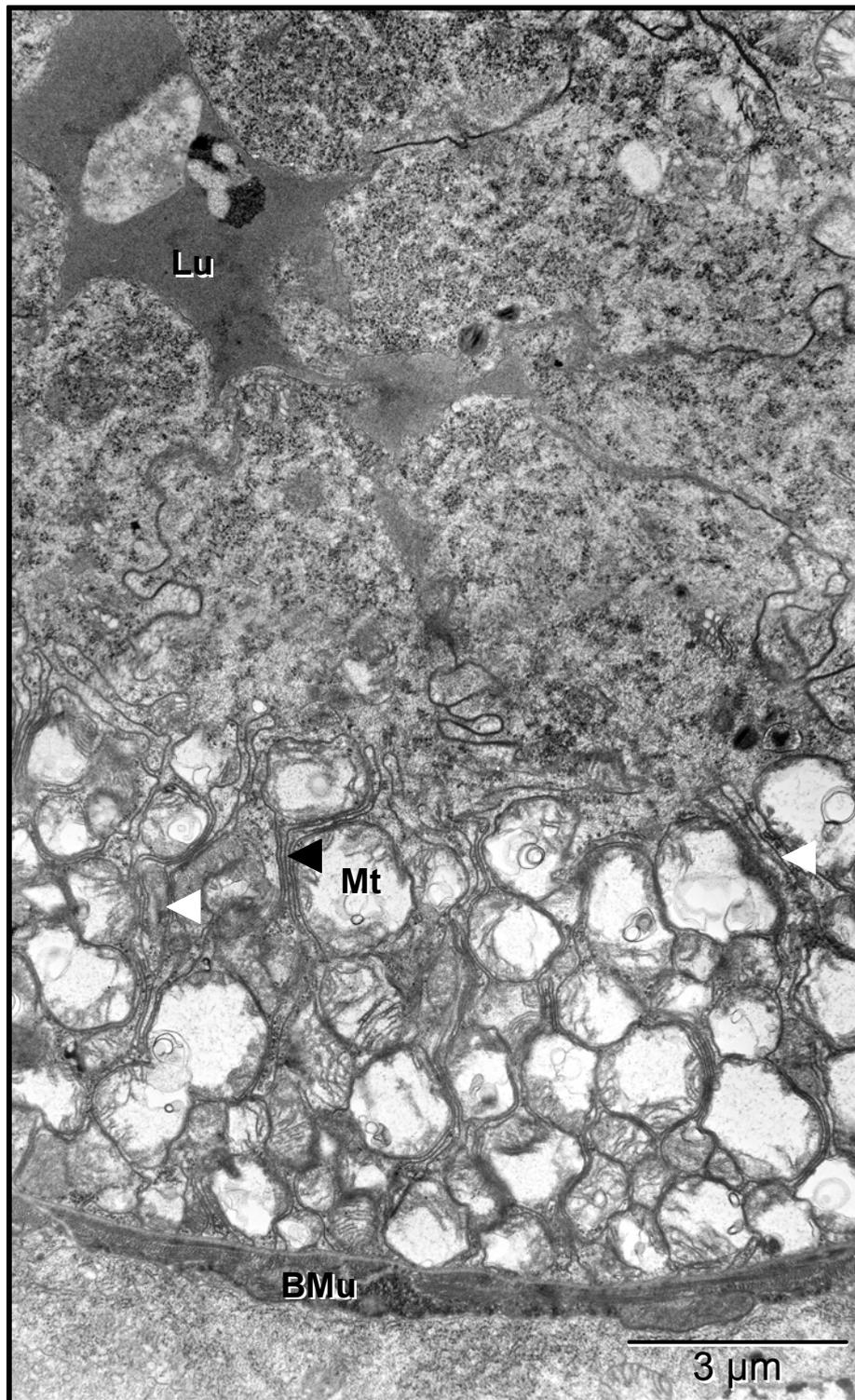


Abb. 3.26.: Unpaarer Bulbus der Vasa deferentia von *Linopodes spec.* In der basalen Hälfte der Zellen liegen Mitochondrien dicht gepackt zwischen Auffaltungen der Zellmembran (Pfeilspitzen) und bilden so ein basales Labyrinth.

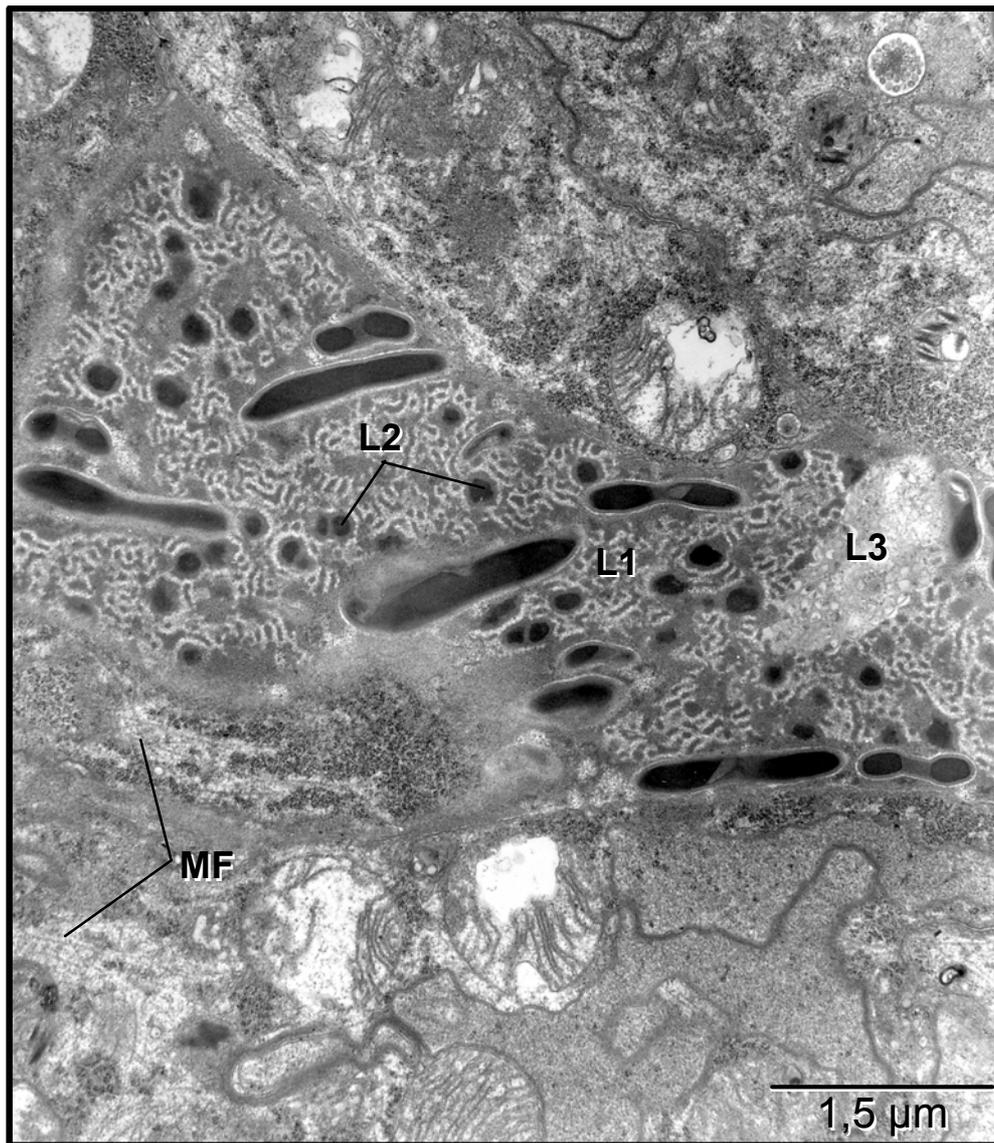


Abb. 3.27.: Lumen des Bulbus der Vasa deferentia von *Linopodes* spec. mit Spermatozoen und Sekreten. Das Matrixsekret L1 hat eine heterogene, labyrinthartige Struktur angenommen, die sowohl Spermatozoen als auch Vesikel der Sekrete L2 und L3 umhüllt.

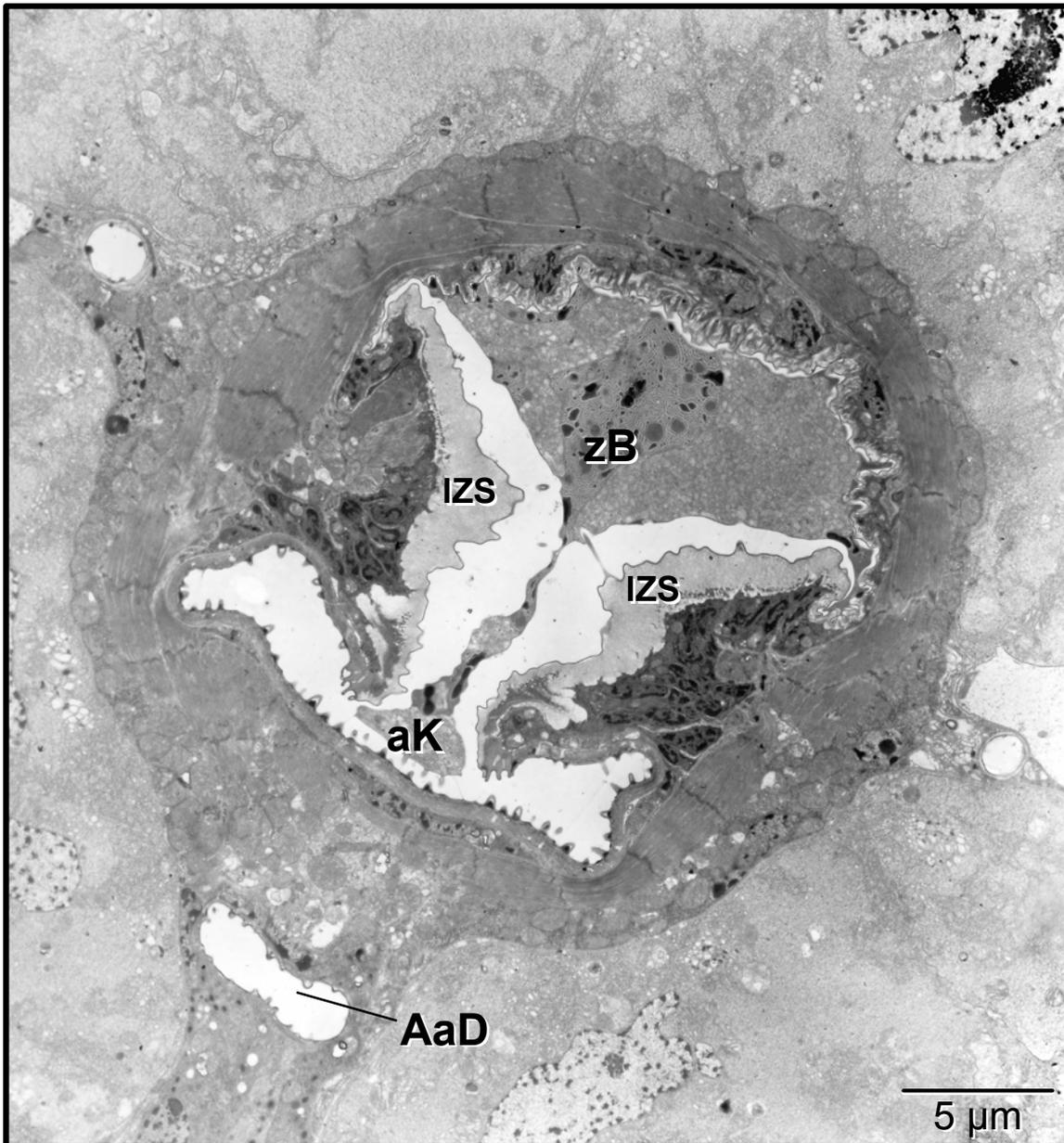


Abb. 3.28.: Horizontalschnitt durch den distalen Genitaltrakt von *Linopodes spec.* auf Höhe des Überganges vom zentralen Bereich des Ductus ejaculatorius zur anterioren Kammer. Die Unterteilung dieser Abschnitte erfolgt durch laterale, zungenartige Sklerite. Um den distalen Genitaltrakt herum ist eine kräftige Muskulatur ausgebildet.

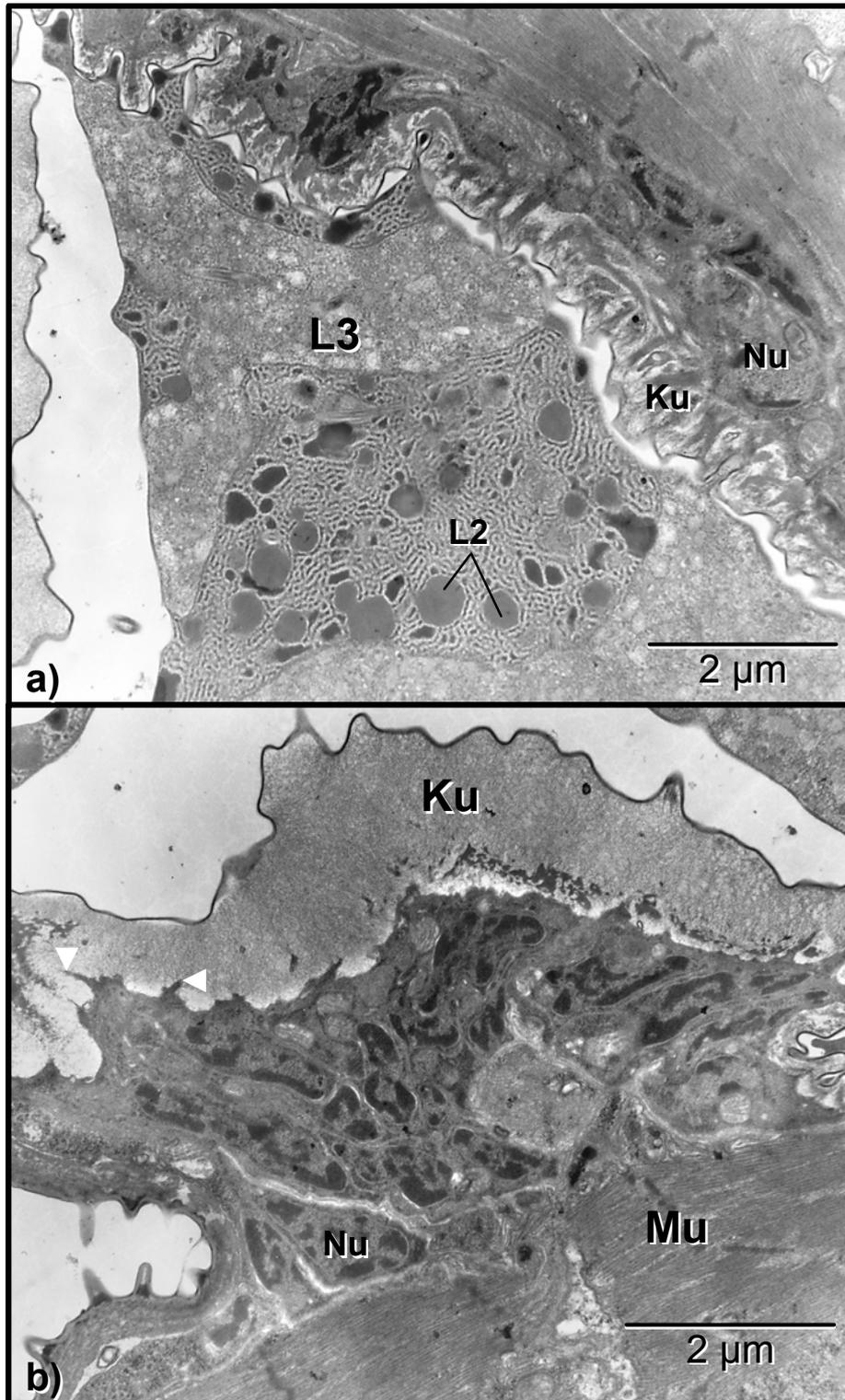


Abb. 3.29.: Epithel des distalen Genitaltraktes von *Linopodes spec.* (Details aus Abb. 3.28.). a) Zentraler Bereich des Ductus ejaculatorius mit Sekretaggregaten im Lumen. b) Epithel der lateralen Zungensklerite, das mit fransenartigen Fortsätzen (Pfeilspitzen) in die kräftige Kutikula zieht.

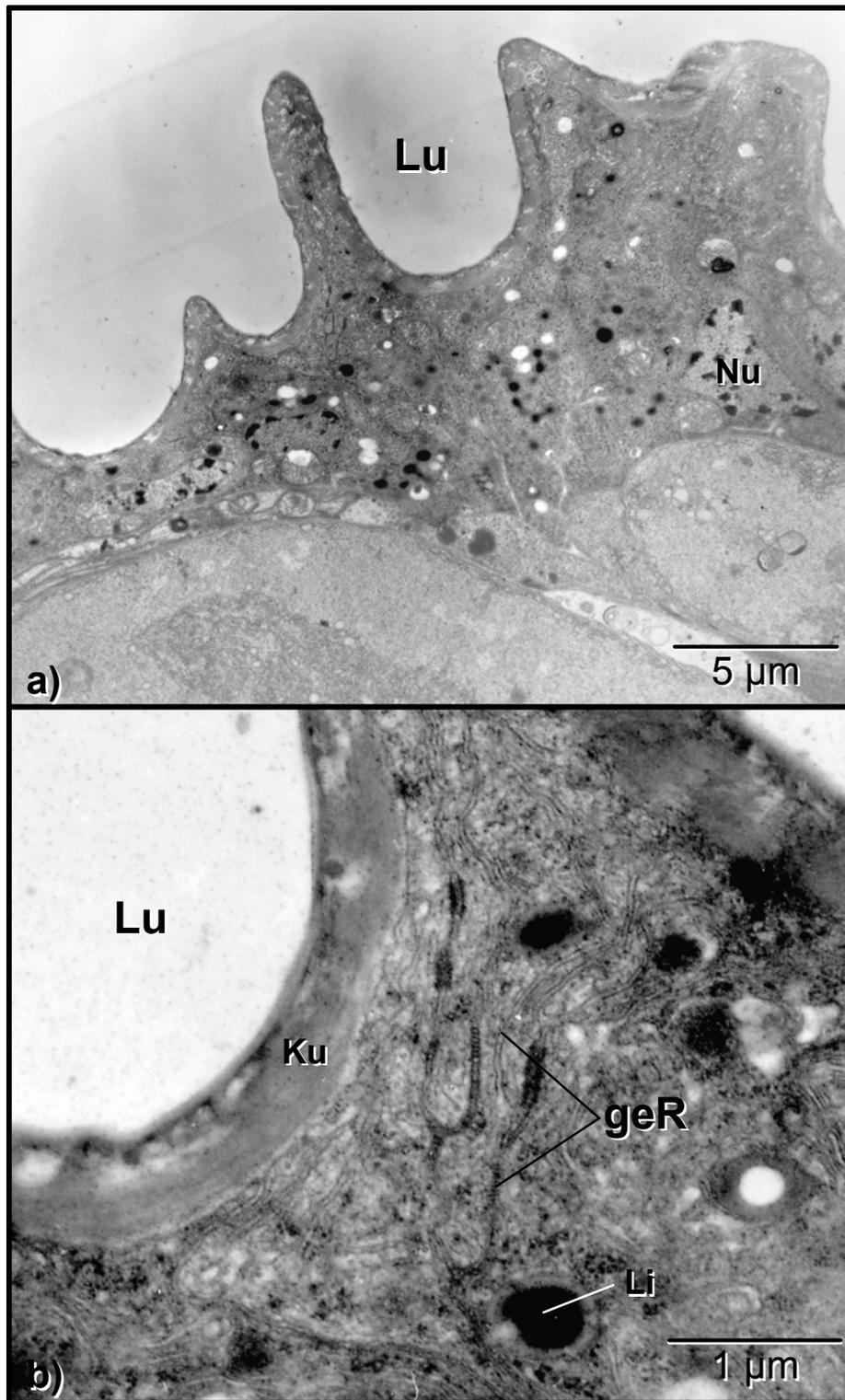


Abb. 3.30.: Akzessorische Drüse von *Linopodes spec.* a) Ausschnitt aus dem Epithel mit der charakteristischen Wellenform. b) Detail aus a) mit Lipidvesikeln und glattem endoplasmatischem Reticulum.

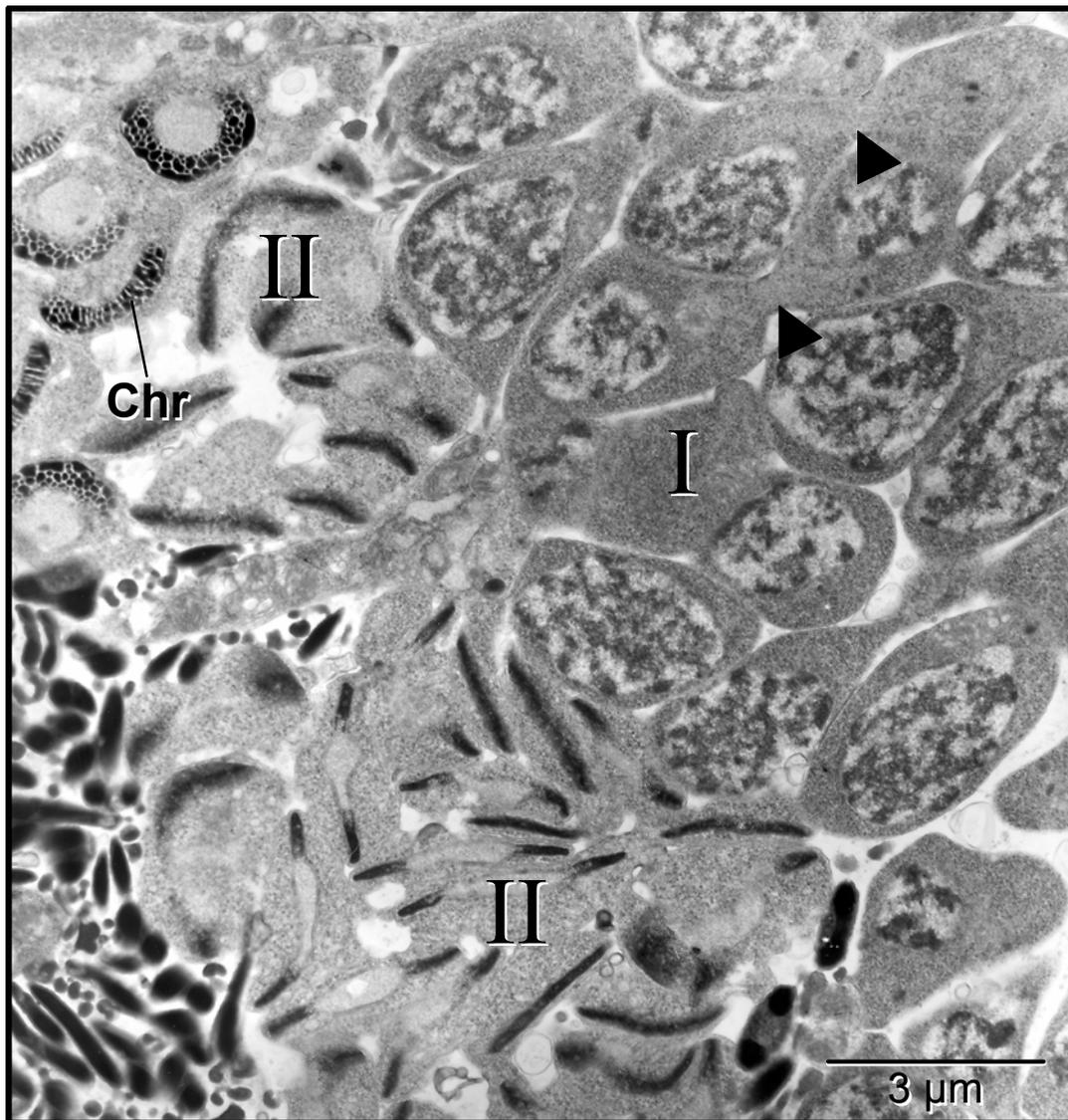


Abb. 3.31.: Spermatogenese von *Linopodes spec.* Ausschnitt aus dem Keimlager mit verschiedenen Stadien. (I): Frühes Stadium mit geringer Kernkondensation. Zwischen den Zellen sind Zellbrücken ausgebildet (Pfeilspitzen). (II): Stadium mit fortschreitender Kondensation des Chromatins.

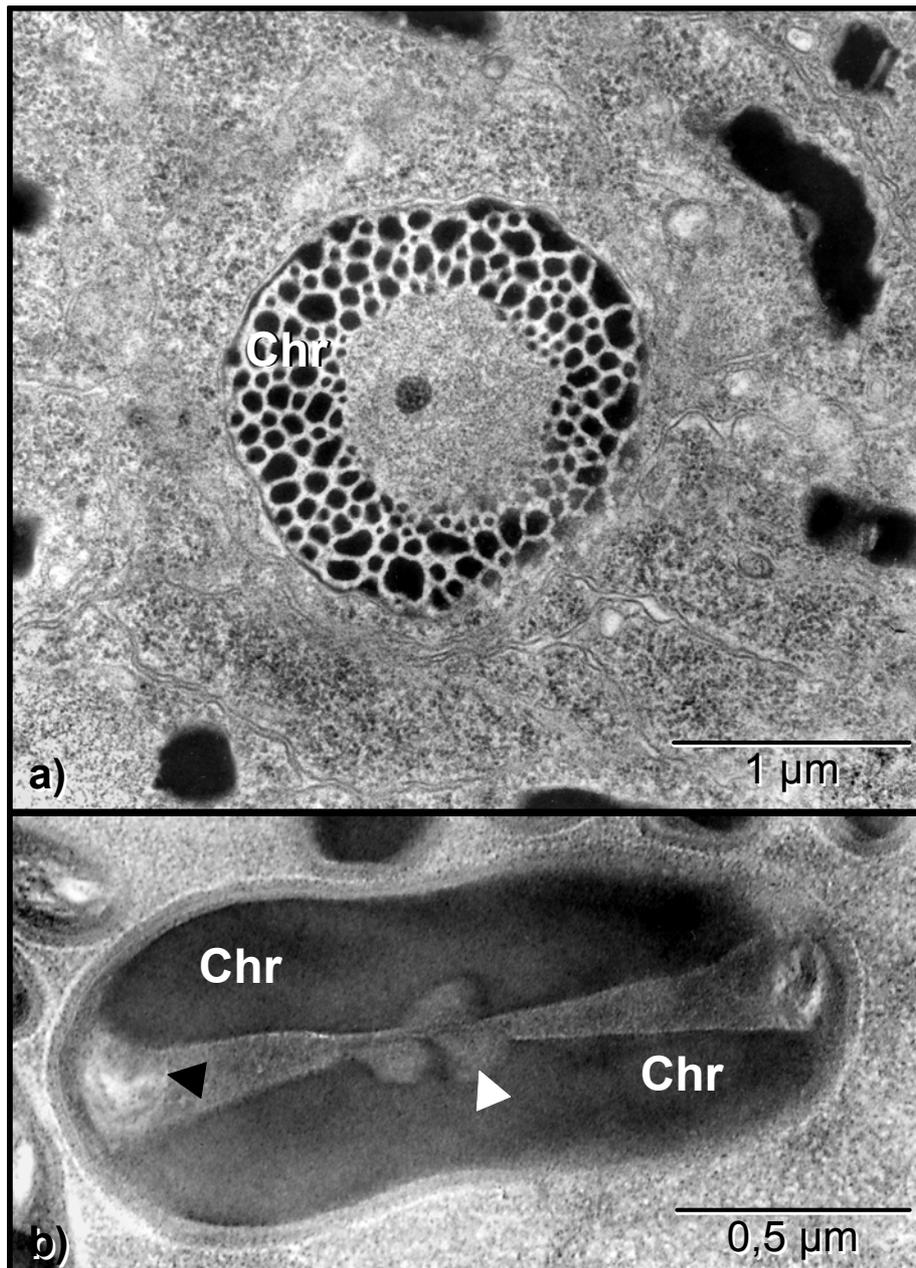


Abb. 3.32.: Spermatogenese von *Linopodes spec.* a) Stadium mit charakteristischer Kondensation des Chromatins. Diese erfolgt zunächst nur peripher; dadurch entstehen ein heterogener, marmorierter Ring und ein unkondensiertes Zentrum. b) Spermatozoe im Lumen des Drüsenhodens mit zweischenkeligem Chromatinkörper und dazwischen liegendem Cytoplasma. Darin zu erkennen sind helle Vesikel an den schmalen Enden (schwarze Pfeilspitze) und zentrale, ovale Strukturen (weiße Pfeilspitze), die den Chromatinkörper einbuchten.

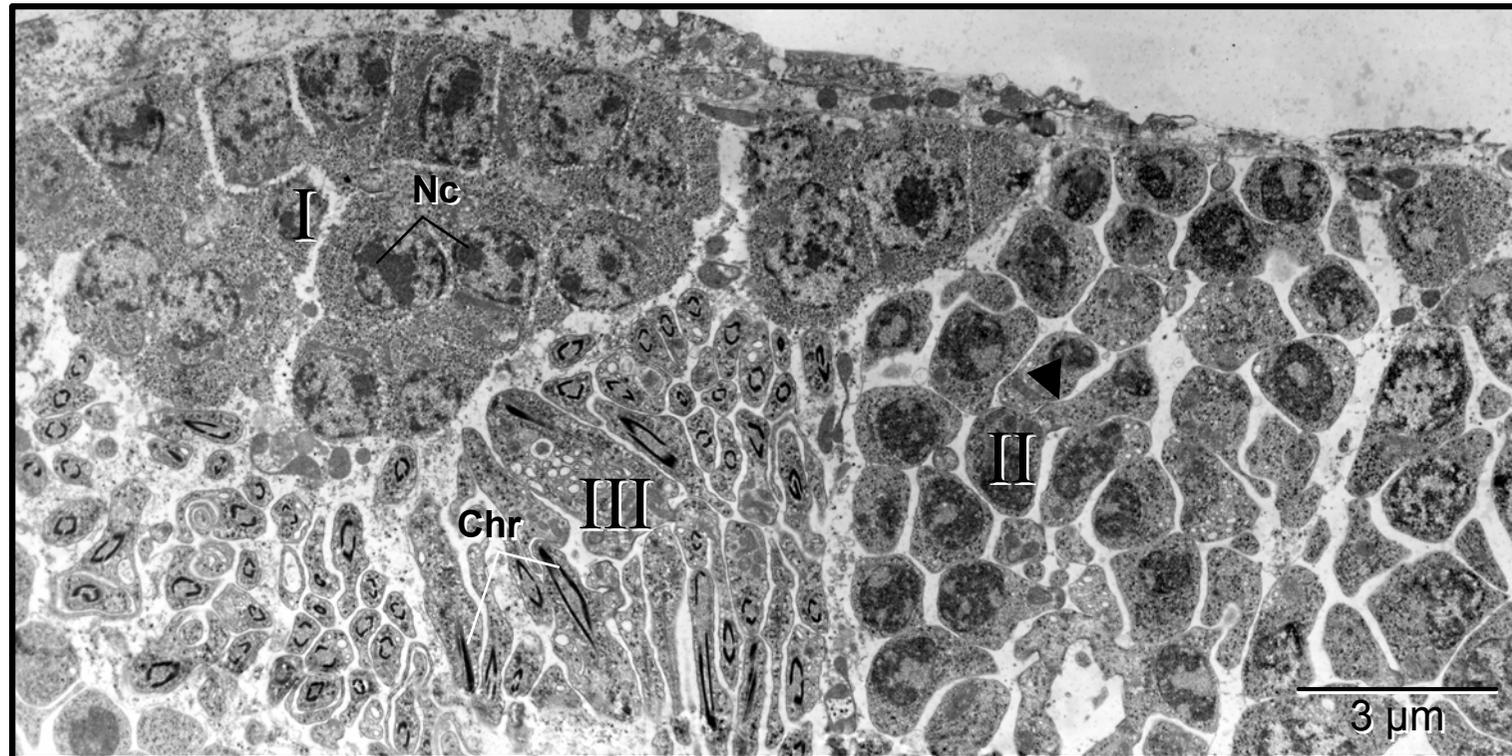


Abb. 3.33.: Keimlager von *Tydeus californicus* mit Spermatocysten, die Gameten in unterschiedlichen Stadien enthalten. I: Sehr frühes Stadium vor der Kernkondensation. In einigen Zellen sind Nucleoli zu erkennen. II: Stadium mit beginnender Kondensation des Chromatins. Zwischen einigen Zellen bestehen Zellbrücken (Pfeilspitze). III: Stadium mit fortgeschrittener Kondensation. Die Zellen weisen eine schmale, lang gezogene Form auf.

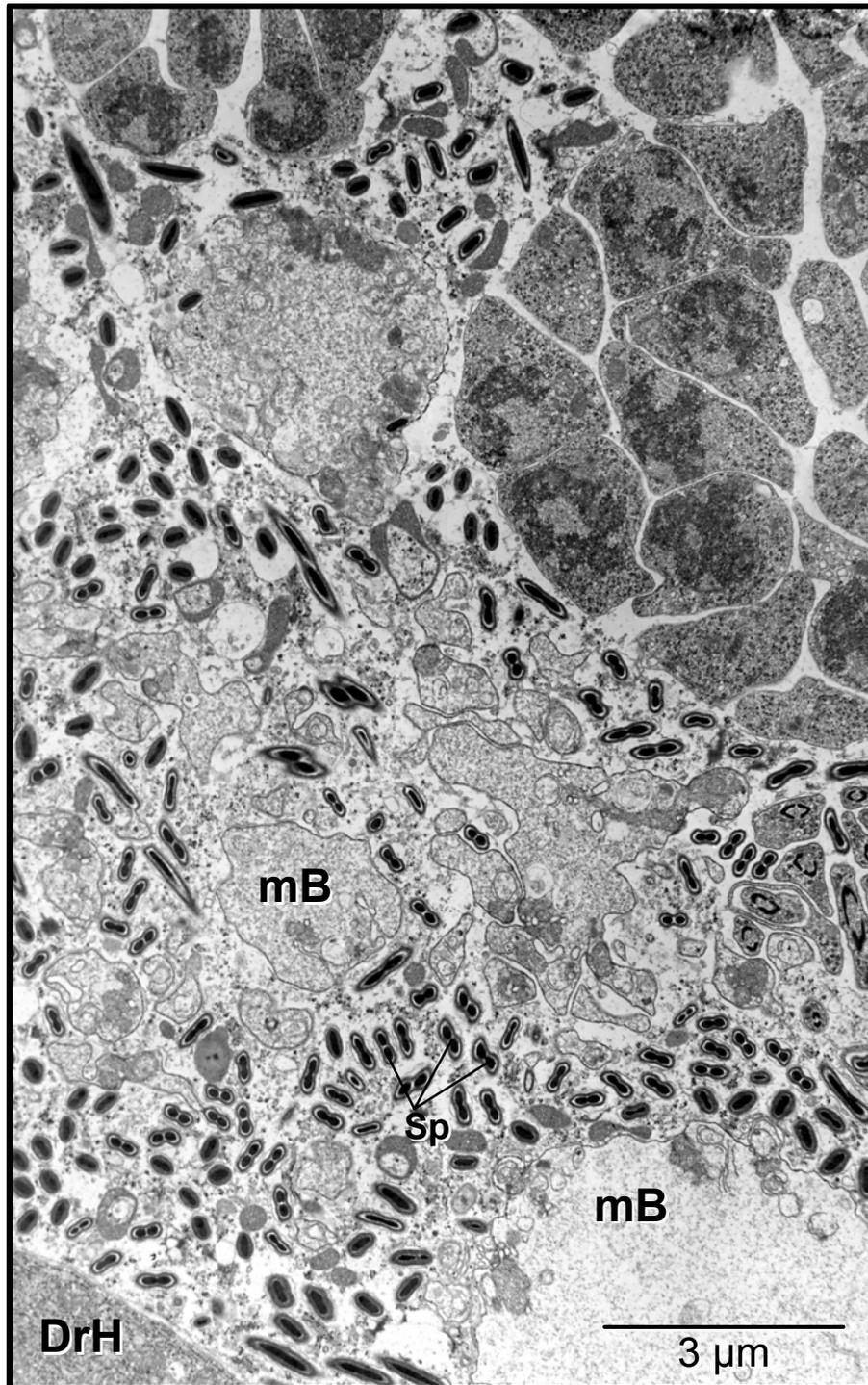


Abb. 3.34.: Somatische Zelle im Keimlager von *Tydeus californicus*, nahe des Drüsenhodens. Zahlreiche Spermatozoen liegen einzeln umschlossen in der somatischen Zelle. Weiterhin treten große membranbegrenzte Bereiche auf.

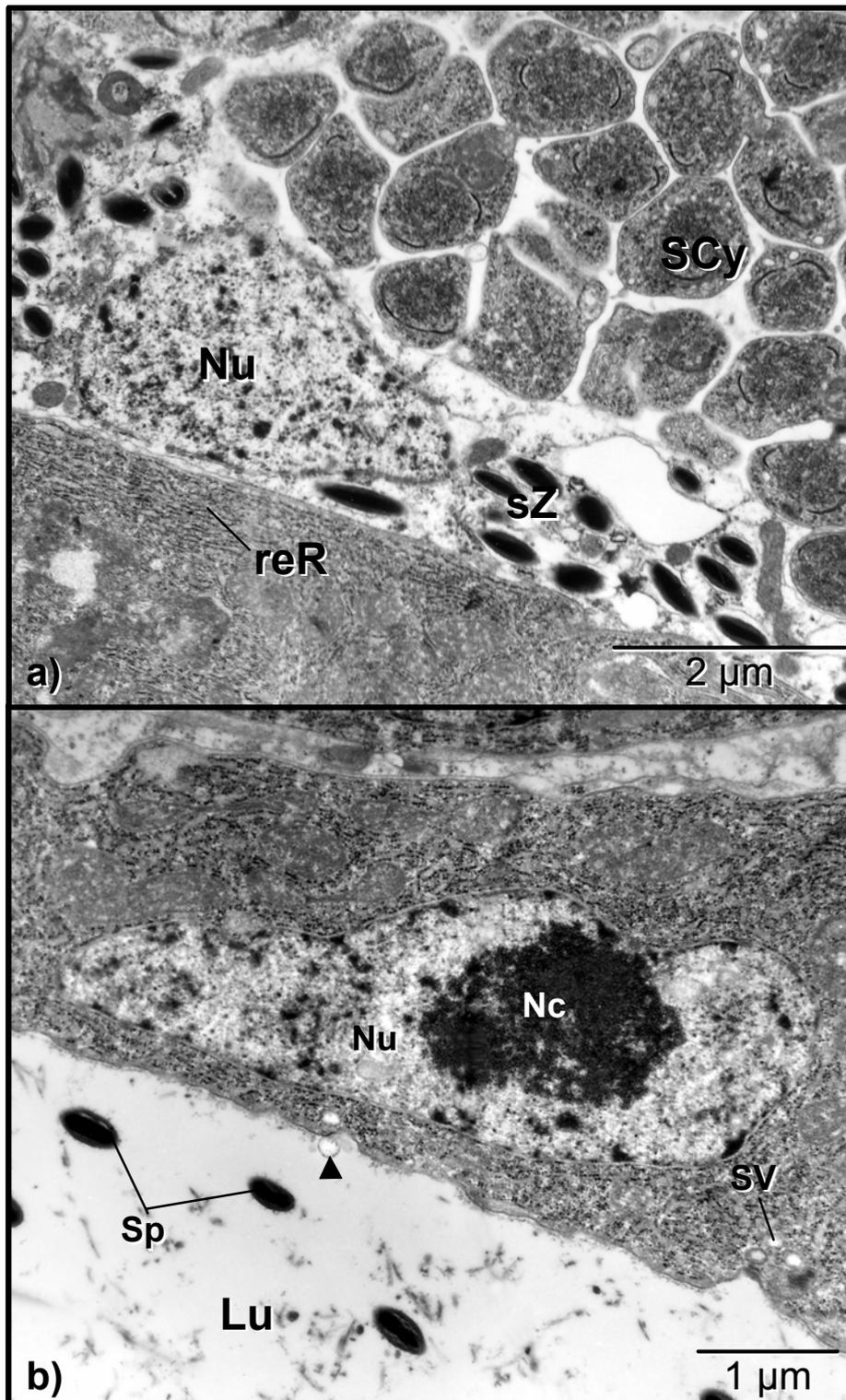


Abb. 3.35.: Keimlager und Drüsenhoden von *Tydeus californicus*. a) Nucleus einer somatischen Zelle des Keimlagers an der Wand zum Drüsenhoden. b) Epithelzelle des Drüsenhodens mit Sekretabgabe (Pfeilspitze).

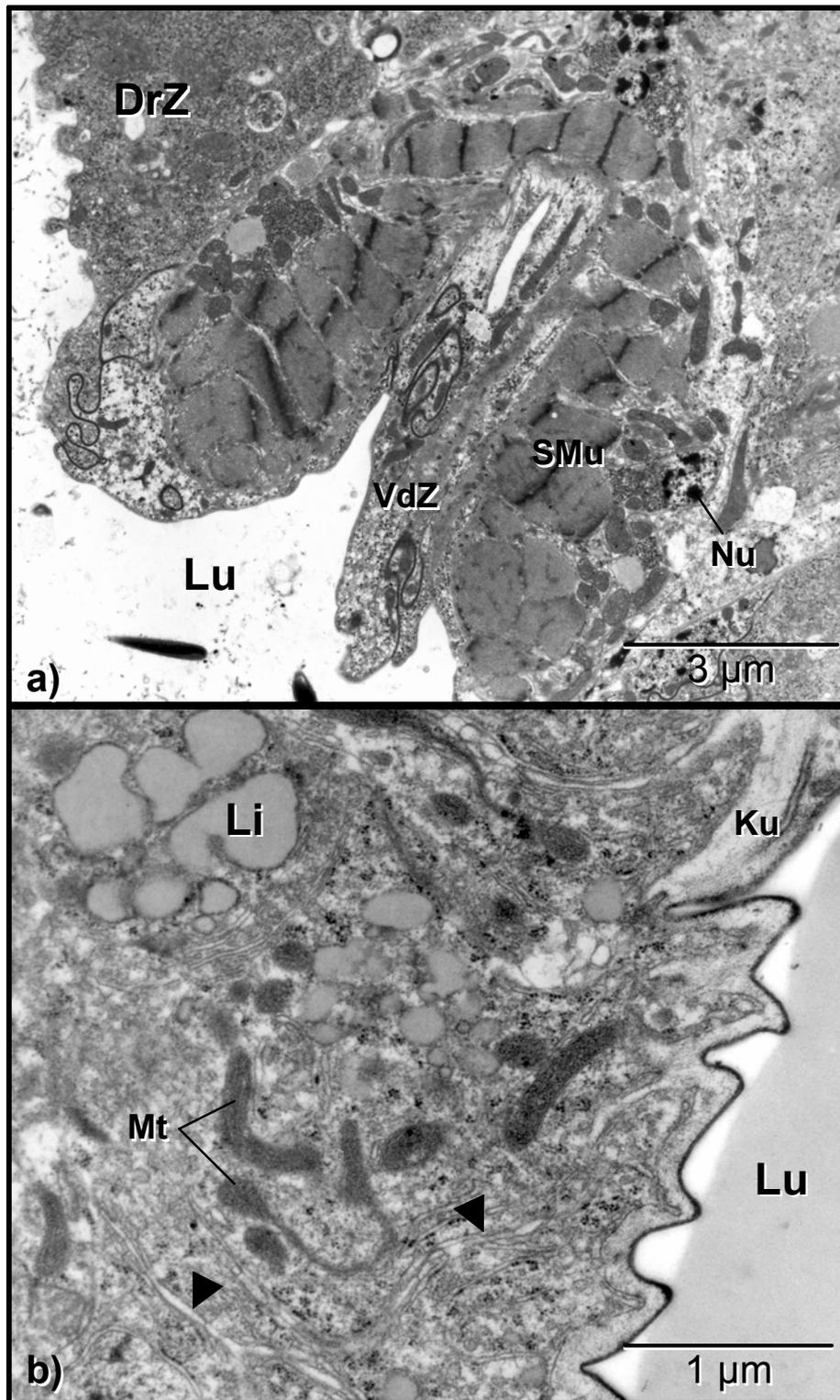


Abb. 3.36.: a) Sphinkterabschnitt der Vasa deferentia von *Tydeus californicus*. Das schmale, stark verzahnte Epithel wird von einer kräftigen Muskelschicht umgeben. b) Epithel der akzessorischen Drüse von *Tydeus californicus*. Die Pfeilspitzen markieren lang gezogene Membranstapel, bei denen es sich um glattes endoplasmatisches Retikulum oder Golgi-Cisternen handelt.

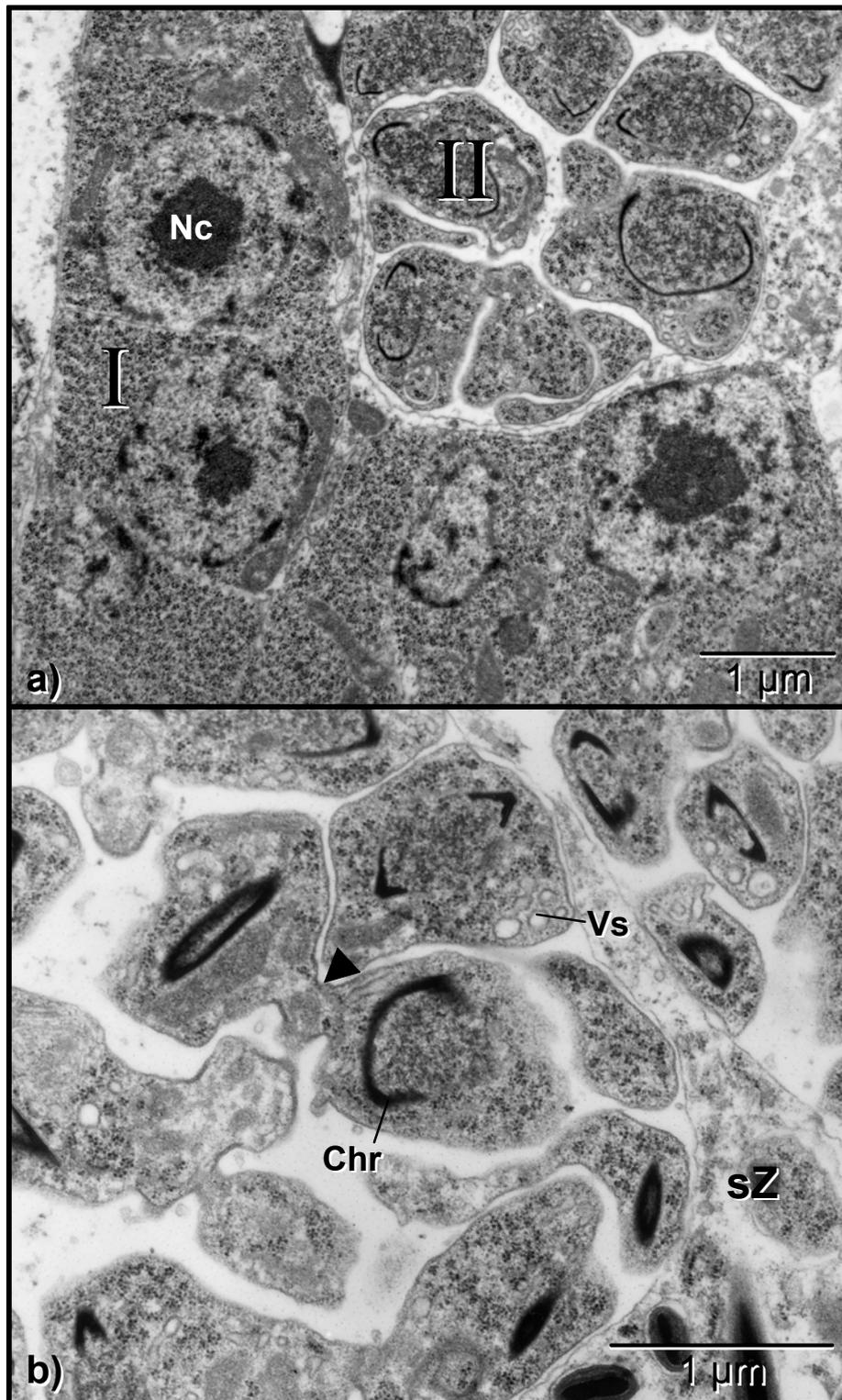


Abb. 3.37.: Spermatogenese von *Tydeus californicus*. a) Sehr frühes Stadium vor Beginn der Kernkondensation (I) und Stadium mit beginnender, peripherer Kondensation (II). b) Stadium mit charakteristischer pfeilförmiger Chromatinstruktur. Zwischen den Zellen sind Zellbrücken (Pfeilspitze) zu beobachten.

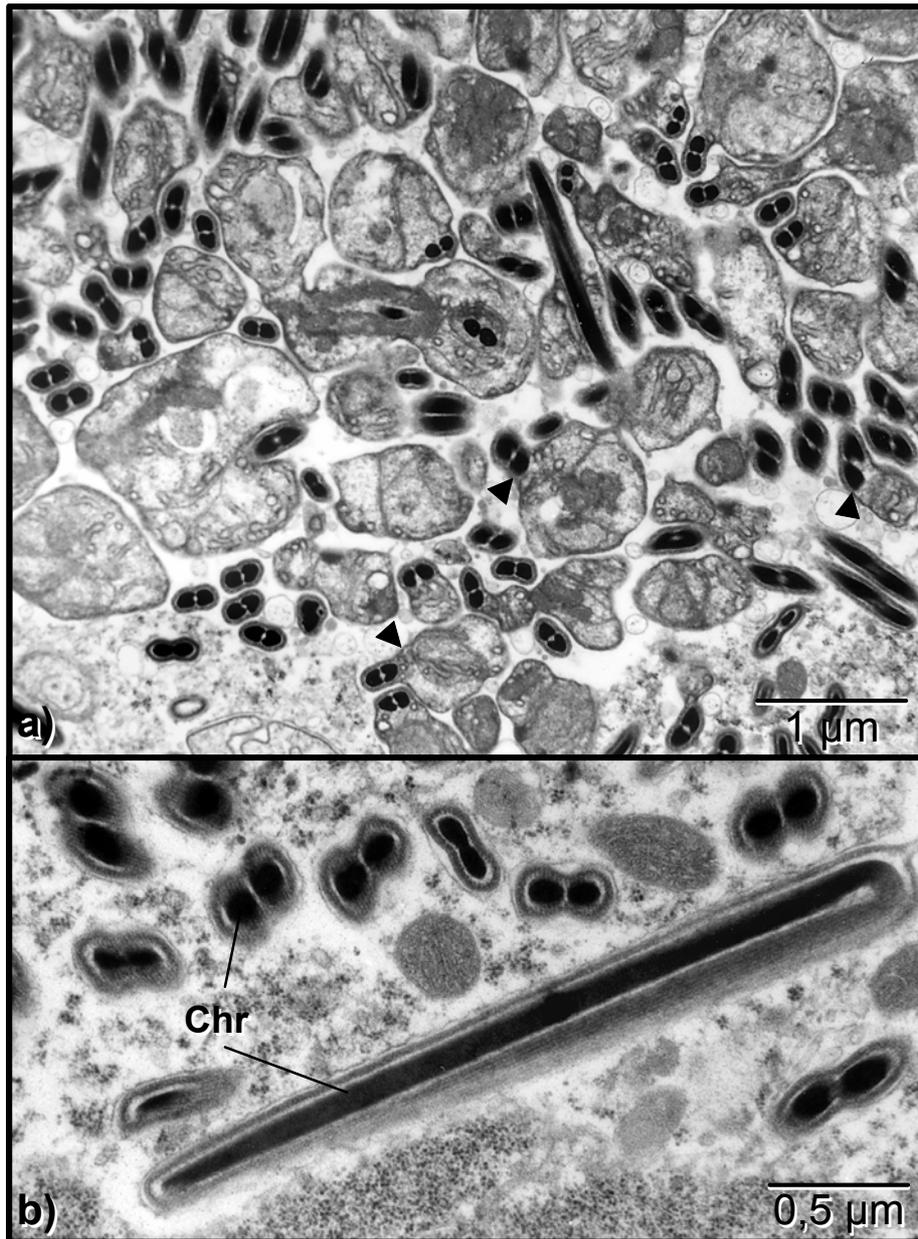


Abb. 3.38.: Spermatogenese von *Tydeus californicus*. a) Stadium, in dem die Verlagerung des zweischenkeligen Chromatinkörpers an den Rand der Zelle stattfindet (Pfeilspitzen). b) Quer und längs geschnittene Spermatozoen, umschlossen von einer somatischen Zelle des Keimlagers. Der Chromatinkörper nimmt den größten Teil der Spermatozoen ein.

4. Diskussion

In der vergleichenden Betrachtung der ermittelten Ergebnisse mit den Daten anderer Untersuchungen werden sowohl funktionelle Aspekte als auch phylogenetische Fragestellungen berücksichtigt. Bei letzteren liegt ein Schwerpunkt auf der Rekonstruktion des männlichen Genitalsystems für die Stammart der Actinotrichida, die in Abschnitt 4.7. zusammenfassend dargestellt wird. Die Tabelle A.1. im Anhang gibt einen Überblick über die Verteilung der wichtigsten Strukturen und Merkmale für die actinotrichen Taxa, von denen Daten vorliegen. Abschließend werden Aspekte der funktionellen Anatomie des männlichen Genitalsystems im Hinblick auf die Phylogenie der Arachnida besprochen.

In der allgemeinen Gliederung entsprechen die männlichen Genitalsysteme von *Linopodes spec.*, *Ameronothrus lineatus* und *Tydeus californicus* dem von ALBERTI & COONS (1999) beschriebenen Grundplan actinotricher Milben. Es liegt ein in Keimlager und Drüsenhoden unterteilter Hoden vor. Auf den Drüsenhoden folgen paarige Vasa deferentia, die über einen unpaaren Abschnitt in einen mit Intima ausgekleideten Ductus ejaculatorius übergehen, der schließlich über die Eugenitalöffnung in das Genitalatrium mündet.

4.1. Hoden

Für die Actinotrichida ist eine Zweiteilung des Hodens in Keimlager und Drüsenhoden charakteristisch, sie fehlt nur bei den Astigmata, die keinen Drüsenhoden besitzen (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992). Beim überwiegenden Teil der bisher untersuchten actinotrichen Arten (vgl. Tab. A.1. im Anhang) bildet der Hoden zwei längs verlaufende Schenkel, die median durch eine unterschiedlich stark ausgeprägte Querbrücke miteinander verbunden sind. Die Querbrücke des Hodens wird dabei ausschließlich aus dem Drüsenhoden gebildet, so dass das Keimlager immer in zwei Hälften vorliegt. Dies gilt für Oribatiden (WARREN, 1947, WOODRING, 1970, WAITZBAUER, 1983), für die einzige diesbezüglich untersuchte endeostigmate Art *Nanorchestes amphibius* (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003) sowie für einige Prostigmata (Bdellidae: ALBERTI, 1974; Parasitengona,

Calyptostomatidae: VISTORIN-THEIS, 1977; Parasitengona, Erythraeidae: WITTE, 1975a). Abwandlungen dieses Bauplans finden sich in Form paariger Hoden ohne Brücke innerhalb der Prostigmata bei Tetranychiden (Eleutherengona; BLAUVELT, 1945, ALBERTI & CROOKER, 1985, MATSUBARA ET AL., 1992), Halacariden (PAHNKE, 1974, ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002) und einigen Trombidioidea und Hydrachniden (SCHAUB, 1888, SCHMIDT, 1936, MITCHELL, 1964, MATHUR & LEROUX, 1970). Zumindest für Tetranychiden wird jedoch angenommen, dass die Hoden zunächst unpaar angelegt werden und sich erst im Laufe der Ontogenese trennen (PIJNACKER & DRENTH-DIEPHUIS, 1973). Als einzige Gruppe der Actinotrichida weisen die Eriophyiden ein unpaares Keimlager auf (NUZZACI & ALBERTI, 1996). Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten entsprechen in der Form des Hodens mit zwei Schenkeln und einer Querbrücke dem beschriebenen Grundtypus. Aufgrund dieser Merkmalsverteilung (vgl. Tab. A.1. im Anhang) ist es wahrscheinlich, dass ein geteilter Hoden mit paarigen Keimlagern und einem unpaaren Drüsenhoden, der aus zwei Schenkeln und einer unpaaren Brücke besteht, zum Grundplan der Actinotrichida gehört.

4.1.1. Keimlager

Das Keimlager der Acari enthält – von den Astigmata abgesehen – somatische Zellen, in denen die Gameten cystenartig eingebettet sind (ALBERTI 1980a, b). In diesen Cysten findet die Spermatogenese statt. Der wesentliche Unterschied zwischen den Hoden der Anactinotrichida und der Hoden der Actinotrichida besteht in der Trennung in zwei funktionelle Abschnitte bei den Actinotrichida. Das Keimlager weist kein eigenes Lumen auf, die Spermatozoen werden aus den Cysten in das Lumen des Drüsenhodens abgegeben und dort gespeichert. Bei den Anactinotrichida hingegen besitzt der spermatogene Hoden ein eigenes Lumen, das jedoch nicht als Reservoir dient, sondern nur einen Übergang zu den Vasa deferentia darstellt (NEUMANN, 1941, WOODRING & GALBRAITH, 1976, ALBERTI, 1980a). Ein weiterer Unterschied besteht in der Zahl der somatischen Zellen. Während bei den Anactinotrichida zahlreiche somatische Zellen zu finden sind, beschränkt sich die Zahl bei den Actinotrichida vermutlich ursprünglich auf eine bis wenige Zellen (ALBERTI, 1980a, b, ALBERTI & STORCH, 1976a, b, ALBERTI & COONS, 1999, MÜLLER,

2003). Eine Ausnahme innerhalb der Actinotrichida stellen die Astigmata dar, in deren paarigen Hoden ein Syncytium oder zentrale Zellen auftreten und die keine Cysten aufweisen (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992). Zentralzelle beziehungsweise Syncytium stehen nur in einem lockeren Kontakt mit den einzeln liegenden Keimzellen. Mit diesem Aufbau erinnern die Hoden der Astigmaten mehr an die Ovarien der Weibchen als an die Hoden anderer actinotricher Milben (WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992).

Während bei den Anactinotrichida eine deutliche Abfolge der Spermatogenese vom anterioren zum posterioren Abschnitt des Hodens zu beobachten ist (ALBERTI, 1980a), ist eine Sortierung der Stadien bei den Actinotrichida weniger deutlich. Generell kann gesagt werden, dass die Spermatogonien wie bei den hier untersuchten Arten häufig an der dem Drüsenhoden abgewandten Peripherie des Keimlagers liegen, während spätere Stadien nach innen verlagert sind. Abgabebereite Spermatozoen sind funktionell bedingt stets an der Wand zum Drüsenhoden lokalisiert. Diese Verhältnisse finden sich sowohl bei den hier untersuchten Arten als auch bei einigen anderen Oribatiden (WARREN, 1947, WAITZBAUER, 1983) und Prostigmaten (THOMAE, 1926, MATHUR & LEROUX, 1970) sowie bei den zu den Endeostigmaten gezählten Bimichaeliiden (MÜLLER, 2003). Dies bedeutet, dass die Cysten mit den Keimzellen im Verlauf der Spermatogenese ihre Position innerhalb des Zelleibs der somatischen Zellen ändern müssen. Wie diese Bewegungen synchronisiert und kontrolliert werden, ist bisher ungeklärt; anzunehmen ist jedoch, dass dies durch die somatischen Zellen erfolgt.

Im späten Verlauf der Spermatogenese kommt es zu einer Auflösung der Cysten, so dass die Gameten einzeln vakuolenartig in den somatischen Zellen liegen (ALBERTI, 2000). Bei den untersuchten Arten ließ sich feststellen, dass die Auflösung der Cysten in einem sehr späten Stadium stattfindet. Es bestehen nur geringe histologische Unterschiede zwischen diesen Zellen und den im Drüsenhoden liegenden Spermatozoen. Auch bei *Nanorchestes amphibius* (Endeostigmata, Bimichaeliida) erfolgt die Cystenauflösung erst kurz vor Ende der Spermatogenese (MÜLLER, 2003). Bei Halacariden hingegen findet die Trennung der Gameten bereits in einem Stadium statt, dem noch deutliche Strukturänderungen der Keimzellen bis zur endgültigen Spermatozoenform folgen (ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002).

Die Anzahl an somatischen Zellen entspricht bei *Linopodes spec.* und *Ameronothrus lineatus* der Zahl der Übertrittsstellen von Spermatozoen aus dem Keimlager in den Drüsenhoden. Bei beiden Arten finden sich jeweils zwei somatische Zellen und Übertrittsstellen pro Keimlagerhälfte. Bei *Tydeus californicus* konnte die Anzahl nicht bestimmt werden. Eine ähnliche Korrelation ist bei Bimichaeliiden (Endeostigmata; MÜLLER, 2003) und innerhalb der Prostigmata vermutlich auch bei Tetranychiden (Eleutherengona; ALBERTI & STORCH, 1976b) vorhanden, bei denen jeweils eine somatische Zelle und eine Übertrittsstelle in jeder Keimlagerhälfte vorliegen. Von Bdelliden, die ebenfalls nur über eine somatische Zelle verfügen (ALBERTI, 1974, ALBERTI & STORCH, 1976a), ist über die Anzahl der Übertrittsstellen nichts bekannt. Bei der Oribatide *Cepheus tegeocranus* (Circumdehiscentiae) sind zwei Übertrittsstellen pro Keimlager beschrieben (WARREN, 1947), hier fehlen jedoch Angaben zur Zahl der somatischen Zellen.

Neben der Anzahl besteht ein weiterer Zusammenhang zwischen den Orten des Übertritts der Spermatozoen und der Lage der Zellkerne der somatischen Zellen. Bei allen untersuchten Arten sind die Nuclei stets in der Nähe dieser Übertrittsstellen lokalisiert. Diese Korrelation ist erstmals für die endeostigmaten Bimichaeliiden beschrieben worden (MÜLLER, 2003) und tritt neben *Ameronothrus lineatus* auch bei mindestens einer weiteren Oribatide, *Hypochthonius rufulus*, auf (Hypochthonioidea; POSSIEL, unveröffentlicht). Für andere Taxa ist die Lage der Kerne nicht weiter spezifiziert. Für Bdelliden geben ALBERTI & STORCH (1976a) als Lage des Nucleus lediglich das Zentrum des Keimlagers an. Sie erwähnen jedoch, dass der Anteil des Zellkörpers der somatischen Zellen zum Drüsenhoden hin zunimmt, was an die Verhältnisse bei *Linopodes spec.* und *Tydeus californicus* erinnert. Ein Grund für diese Lokalisation des Nucleus und eines großen Teils des Zelleibs in der Nähe des Übergangs zum Drüsenhoden könnte in der Ontogenie des Hodens zu suchen sein, wenn – wie von WITTE (1975a, unveröffentlicht) angenommen – die somatischen Zellen aus dem Drüsenhoden ausgewanderte Epithelzellen darstellen. Der Großteil der Zelle inklusive Nucleus würde somit in der Nähe des Drüsenhodens verbleiben und von hier aus durch die Ausbildung dünner Ausläufer, die die einwandernden Keimzellen aufnehmen, das Keimlager bilden. Die Annahme von WITTE (1975a) wird von ALBERTI & STORCH (1976a, b) unterstützt, die aufgrund von Übereinstimmungen in ultrastrukturellen Details einen gemeinsamen Ursprung der Drüsenzellen und der

somatischen Zellen bei Bdelliden und Tetranychiden (Eleutherengona) vermuten. Bei Bdelliden treten zusätzlich noch Desmosomen zwischen Drüsenzellen und somatischen Zellen auf (ALBERTI & STORCH, 1976a). In den hier untersuchten Arten konnten solche histologischen Gemeinsamkeiten zwischen somatischen Zellen und Drüsenepithel jedoch nicht gefunden werden. Ein weiterer Hinweis für denselben ontogenetischen Ursprung ist die gemeinsame Basalmembran von Keimlager und Drüsenhoden, die sowohl bei den hier untersuchten Arten als auch bei Bimichaeliiden (Endeostigmata; MÜLLER, 2003) zu finden ist.

PIJNACKER & DRENTH-DIEPHUIS (1973) und PIJNACKER (1985) vermuten im Gegensatz zu WITTE (1975a) und ALBERTI & STORCH (1976b) eine getrennte Entstehung von Keimlager und Drüsenhoden bei Tetranychiden. Ihren Untersuchungen zufolge werden Keimlager und Drüsenhoden („seminal vesicle“) von zwei verschiedenen Anlagen gebildet, die erst in der Deutonymphe miteinander in Kontakt treten. Während das Keimlager aus einer schon in der Larve vorhandenen, zunächst noch unpaaren Anlage entsteht, bildet sich der Drüsenhoden im Protonymphenstadium als Abschnürung einer epidermalen Invagination, der auch die Vasa deferentia und die ektodermalen Anteile entstammen. Dieses würde sowohl für Drüsenhoden als auch Vasa deferentia bedeuten, dass sie ektodermalen Ursprungs wären, was allerdings im deutlichen Widerspruch zur Ontogenie des männlichen Genitaltraktes bei anderen Arachnidentaxa steht (WEYGOLDT ET AL., 1972, WEYGOLDT, 1975a). Auch WARREN (1947) kommt nach Untersuchungen an der Oribatide *Cepheus tegeocranus* (Circumdehiscentiae) zu dem Schluss, dass Keimlager, Drüsenhoden und Vasa deferentia nicht ektodermaler Herkunft sind. Aufgrund dieser Widersprüche muss die von PIJNACKER & DRENTH-DIEPHUIS (1973) und PIJNACKER (1985) postulierte getrennte Entwicklung von Keimlager und Drüsenhoden angezweifelt werden, zumal andere Angaben der Autoren zu histologischen Details von ALBERTI & STORCH (1976b) und ALBERTI & CROOKER (1985) anhand elektronenmikroskopischer Daten widerlegt werden konnten.

Ultrastrukturelle Untersuchungen der somatischen Zellen im Keimlager von actinotrichen Milben liegen, abgesehen von den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten, noch für eine Reihe weiterer Taxa vor (Bdelliden: ALBERTI & STORCH, 1976a; Eleutherengona, Tetranychiden: ALBERTI & STORCH, 1976b,

MATSUBARA ET AL., 1992; Eriophyiden: ALBERTI & NUCCAZI, 1996; Halacariden: ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002; Endeostigmata, Bimichaelliiden: MÜLLER, 2003). Charakteristisch ist ein sehr großer, stark gelappter Nucleus mit einem oder mehreren Nucleoli; lediglich bei Tetranychiden sind die somatischen Zellen vielkernig (ALBERTI & STORCH, 1976a). Auch zahlreiche freie Ribosomen sind immer vorhanden. Lipidvakuolen wie bei *Ameronothrus lineatus* sind bei Bdelliden und Tetranychiden zu finden (ALBERTI & STORCH, 1976a, b). Diese dienen vermutlich als Energiespeicher sowohl für die somatischen Zellen, als auch möglicherweise für die Keimzellen. Als weitere Energiequelle sind die bei *Linopodes spec.* sowie bei Bdelliden und Eriophyiden gefundenen Glykogen-Aggregate anzusehen (ALBERTI & STORCH, 1976a, ALBERTI & NUZZACI, 1996). Schließlich treten häufig lysosomenähnliche Körper mit membranösem oder granulärem Inhalt auf. Nach ALBERTI (1980b) phagozytieren die somatischen Zellen die von den Gameten abgegebenen Cytoplasmabestandteile, wie es auch bei *Ameronothrus lineatus* zu beobachten war. Mikrovilliartige Fortsätze, wie sie bei Bdelliden und Halacariden auftreten (ALBERTI & STORCH, 1976a, ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002), sind bei *Ameronothrus lineatus* im Bereich des Übertritts der Spermatozoen zu finden.

Neben den erwähnten möglichen Aufgaben der somatischen Zellen – Ernährung der Keimzellen und Aufnahme von abgeschnürten Resten der Gameten – lässt die Ultrastruktur noch weitere Aufgaben wahrscheinlich erscheinen. Der große Zellkern, das Vorhandensein der Energiespeicherstoffe Glykogen und Fett und die zahlreichen freien Ribosomen lassen auf eine hohe Syntheserate der somatischen Zellen schließen. ALBERTI & CROOKER (1985) nehmen für die somatischen Zellen der Tetranychiden neben einer ernährenden außerdem eine stützende Funktion an. Die zentrale Zelle bei astigmaten Milben dient nach WITALINSKI ET AL. (1990) der Synchronisation und Steuerung der Spermatogenese. Trotz der bestehenden Unterschiede zwischen dem Hoden der Astigmata und dem Keimlager der anderen Actinotrichida ist auch für deren somatischen Zellen eine solche Funktion sehr wahrscheinlich. Auf die vermutliche Rolle der somatischen Zellen bei der Kontrolle der Bewegungen der Cysten im Laufe der Spermatogenese wurde bereits hingewiesen. Hierzu sind auch die Auflösung der Cysten am Ende der Spermatogenese und die Abgabe der Spermatozoen in das Lumen des Drüsenhodens zu zählen. Ob die somatischen Zellen außerdem eine sekretorische

Funktion besitzen, ist unklar. Zwar treten bei *Linopodes spec.* kurz unterhalb der Zelloberfläche an der Grenze zum Lumen des Drüsenhodens helle Vesikel auf, die eine Sekretion vermuten lassen, allerdings ist im Lumen kein entsprechendes Sekret zu finden. Bei Halacariden fanden ALBERTI & MEYER-ROCHOW (2002) große Mengen an rauem endoplasmatischem Reticulum sowie Golgi-Vesikel in den somatischen Zellen. Außerdem erwähnen die Autoren, dass im Lumen des Drüsenhodens auch Komponenten zu finden sind, die aus dem Keimlager stammen und die durch die Auflösung somatischen Gewebes abgegeben werden. Ein tatsächlicher Nachweis für ein entsprechendes Sekret fehlt jedoch.

Das Auftreten vielkerniger somatischer Zellen bei den Tetranychiden (Eleutherengona; ALBERTI & STORCH, 1976a) erinnert an die Verhältnisse bei Astigmaten, bei denen ein Syncytium im Hoden zu finden ist (WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992). Ob es sich bei der bei Astigmata vorliegenden Struktur wirklich um ein Syncytium handelt, das durch Verschmelzen mehrerer Zellen entstanden ist, ist allerdings unklar. Eine andere Alternative wäre, dass aus den ursprünglich einkernigen somatischen Zellen durch unvollständige Zellteilung polyploide Zellen entstanden sind. Leider liegen weder für Astigmata noch für Tetranychiden hierzu Untersuchungen vor. Auffällig ist, dass im Gegensatz zu den meisten anderen actinotrichen Milben beide Taxa eine direkte Spermaübertragung besitzen. Ein funktioneller Zusammenhang zwischen dem Auftreten vielkerniger Zellen im spermatogenen Hodenabschnitt und einer direkten Spermaübertragung ist aber nicht zu erkennen.

Die Ergebnisse von *Linopodes spec.* und *Ameronothrus lineatus* belegen, dass der Übertritt der Spermatozoen vom Keimlager in den Drüsenhoden bei den beiden Arten stets in denselben Bereichen stattfindet und diese Übertrittsstellen dauerhaft ausgebildet sind. Es ist deshalb mit einer weitgehend kontinuierlichen Abgabe von Spermatozoen in den Drüsenhoden zu rechnen. Auch für die endeostigmate Art *Nanorchestes amphibius* (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003) und die Oribatide *Cepheus tegeocranus* (Circumdehiscentiae; WARREN, 1947) sind permanente und fest lokalisierte Übertrittsstellen beschrieben; für andere Taxa gibt es diesbezüglich keine Angaben. Die Beobachtung, dass wie beschrieben zumindest bei einigen weiteren Arten ebenfalls eine Korrelation zwischen der Lage der Nuclei der somatischen

Zellen und den Übertrittsstellen besteht, spricht jedoch dafür, dass auch bei diesen Gruppen dieser Bereich auf einen bestimmten Abschnitt begrenzt ist.

Nach ALBERTI & NUZZACI (1996) und ALBERTI & COONS (1999) ist die Abgabe der Keimzellen aus den Cysten mit Exocytose beziehungsweise merokriner Sekretion zu vergleichen. Das bedeutet, dass die Membran, die die Spermatozoen einschließt, mit der Zellmembran verschmilzt und so die Spermatozoen nach außen abgegeben werden, ohne dass die somatischen Zellen Cytoplasmaanteile verlieren. Da bei *Linopodes spec.* und *Ameronothrus lineatus* keine Cytoplasmareste im Lumen des Drüsenhodens zu finden sind, ist anzunehmen, dass auch hier die Abgabe in entsprechender Weise stattfindet. Außerdem sind bei *Ameronothrus lineatus* sehr dünne Ausläufer der somatischen Zellen zwischen Lumen und Spermatozoen zu beobachten, was als Stadium kurz vor dem Verschmelzen der Membranen gedeutet werden kann. Ähnliche Beobachtungen machten ALBERTI & NUZZACI (1996) auch bei Eriophyiden.

ALBERTI & COONS (1999) nehmen für die Stammart der Actinotrichida den Besitz einer oder weniger somatischer Zellen im Keimlager an. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit unterstützen diese Hypothese und grenzen die Anzahl auf eine beziehungsweise zwei somatische Zellen ein, da bei den Taxa, für die es beschrieben ist, nie mehr als zwei somatische Zellen pro Keimlagerhälfte zu beobachten sind (vgl. Tab. A.1. im Anhang). Mindestens zweimal, für Astigmata und Tetranychidae, ist eine Abwandlung dieses ursprünglichen Bauplans innerhalb der Actinotrichida anzunehmen, da hier wie erwähnt vielkernige Zellen im spermatogenen Hodenabschnitt vorliegen. Über die Lage der Kerne der somatischen Zellen im Keimlager ist bei vielen Taxa bisher nichts bekannt. Der Nachweis, dass sowohl innerhalb der Oribatiden als auch jeweils zumindest bei einer Familie der Prostigmaten und Endeostigmaten die Kerne in der Nähe des Übertritts der Spermatozoen liegen, lässt allerdings vermuten, dass dieses Merkmal bereits an der Basis der Actinotrichida ausgebildet war.

4.1.2. Drüsenhoden

Innerhalb der Actinotrichida weist der Drüsenhoden einen überwiegend einheitlichen Bau auf in Form typischer Drüsenzellen und eines großen Lumens, das als Reservoir für Spermatozoen und Sekrete dient. Eine Ausnahme stellen die Astigmata dar, die keinen Drüsenhoden besitzen (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992). Bei dieser Gruppe werden die Funktionen des Drüsenhodens weitgehend von den Vasa deferentia übernommen (vgl. Abschnitt 4.2.).

Bei den vorliegenden Arten zeigt das Epithel des Drüsenhodens einen gleichförmigen drüsigen Charakter. Es besteht nur aus einem Zelltyp. Der große, gelappte Nucleus mit großem Nucleolus, die vielen Mitochondrien, Sekretvakuolen, freie Ribosomen, Golgi-Vesikel und die große Menge an rER lassen auf eine hohe Syntheserate schließen und sind charakteristisch für Drüsenzellen, die Proteine sezernieren. Ähnliche Verhältnisse sind auch von Oribatiden (Hermannioidea: WAITZBAUER, 1983; Circumdehiscentiae, Chamobatiden: FERNANDEZ ET AL., 1991), Endeostigmaten (Bimichaeliiden; MÜLLER, 2003) und einigen Prostigmaten bekannt (Bdelliden: ALBERTI & STORCH, 1976a; Halacariden: ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002; Eleutherengona, Tetranychiden: ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985; Erythraeiden: WITTE & STORCH, 1973). Lipidvakuolen, wie sie bei *Ameronothrus lineatus* vorkommen, sind ansonsten nur bei einer weiteren Oribatidenfamilie, den Chamobatiden, und innerhalb der Prostigmata bei den Tetranychiden zu finden (ALBERTI & STORCH, 1976b, FERNANDEZ ET AL., 1991). Die ausschließlich basale Lage innerhalb der Zellen bei *Ameronothrus lineatus*, das Fehlen von Hinweisen auf eine Abgabe des Lipids in das Lumen und die bei Chamobatiden mit den Lipidvakuolen assoziierten Mitochondrien sprechen dafür, dass es sich hierbei nicht um ein Sekret der Zellen handelt; vielmehr dient es wahrscheinlich als Energiespeicher.

Die Drüsenzellen besitzen oft besondere Strukturen auf der apikalen Zelloberfläche, die vermutlich im Dienste der Sekretabgabe stehen. Bei *Linopodes spec.* treten annähernd regelmäßige Rinnen auf, die ein elektronendichtes, schwach granuläres Material enthalten, bei dem es sich scheinbar um das Sekret L2 (vgl. Abschnitt 3.2.3.)

handelt. Auch bei *Ameronothrus lineatus* sind ähnliche Vertiefungen zu finden, sie sind jedoch in ihrer Struktur und Anordnung weniger regelmäßig. Besonders stark ausgeprägte Einfaltungen der Zelloberfläche treten bei *Nanorchestes amphibius* auf (Endeostigmata, Bimichaeliida; MÜLLER, 2000). Bei dieser Art findet die Sekretion vermutlich zunächst in Bereichen des Lumens statt, die becherartig von den Drüsenzellen umschlossen werden und nur durch einen schmalen Saum mit dem restlichen Lumen in Verbindung stehen. Die Gründe für eine solche, auf bestimmte Bereiche konzentrierte Abgabe der Sekrete ist unklar. Vorstellbar wäre, dass dadurch die von den Zellen abgegebene Menge an Sekreten besser kontrolliert werden kann als wenn die Sekrete sofort frei im Lumen verteilt sind. Häufig treten auch Mikrovilli zur Vergrößerung der Zelloberfläche auf (ALBERTI & STORCH, 1976a, b, ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002, MÜLLER, 2003); diese waren allerdings bei keiner der hier untersuchten Arten zu finden.

Histologisch lassen sich bei *Linopodes spec.* und *Ameronothrus lineatus* drei Sekrete im Drüsenhoden unterscheiden. Diese Größenordnung entspricht den Angaben aus der Literatur (WITTE & STORCH, 1973, ALBERTI & NUZZACI, 1996, BÜCKING, 2000, MÜLLER, 2003). Ohne weitere Daten zur Histochemie und Funktion der einzelnen Sekrete ist eine vergleichende Diskussion mit den Verhältnissen bei anderen Arten jedoch nicht möglich.

Die Sekrete des Drüsenhodens bilden die Samenflüssigkeit beziehungsweise sind am Bau der Spermatophore beteiligt. Dies konnte mit Hilfe histochemischer Methoden für Oribatiden und Parasitengona nachgewiesen werden (WOODRING, 1970, WITTE & STORCH, 1973, WITTE, 1975a, BÜCKING, 2000). Die Sekrete zeigten zumeist deutliche Reaktionen auf Proteinnachweise, was die histologischen Befunde an den Drüsenzellen unterstützt. Lipide konnten nicht nachgewiesen werden. WITTE & STORCH (1973) und WITTE (1975a) fanden bei Erythraeiden (Prostigmata, Parasitengona) drei proteinartige Sekrete, HI, HII und HIII, im Lumen des Drüsenhodens. HI stellt nach WITTE (1995) eine Autapomorphie eines Subtaxons der Parasitengona dar, bildet eine zusätzliche Sekretschicht um die Spermatozoen und ist somit nicht an der Spermatophorenbildung beteiligt. HII und HIII weisen einen hohen Anteil an SH- und SS-Gruppen auf; der Kontakt der Sulfhydrylgruppen mit Luftsauerstoff führt zu einer Polymerisation der Sekrete unter Bildung von

Disulfidbindungen (WITTE, 1975a). So kommt es nach Absetzen der Spermatophore zur Aushärtung der Sekrete. Für weitere Angaben sei auf Abschnitt 4.5. verwiesen, in dem auf die Rolle der Sekrete bei der Spermatophorenbildung ausführlicher eingegangen wird.

Eine Sekrethülle um die Spermatozoen tritt bei allen actinotrichen Milben auf, die Spermatophoren bilden (ALBERTI, 1991, 2000; zur möglichen Funktion siehe Abschnitt 4.6.2.). WITTE (1995) nimmt an, dass diese Hülle nicht vom Drüsenhoden sezerniert, sondern von den Spermatozoen selbst gebildet wird. ALBERTI (1980b) beschreibt für *Dolichothrombium borceai* (Prostigmata, Parasitengona), dass die Sekrethülle um die Spermatozoen bereits ausgebildet ist, wenn die Spermatozoen noch von den somatischen Zellen umschlossen im Keimlager liegen, was die Hypothese von WITTE (1995) unterstützt. Bei Bdelliden (ALBERTI & STORCH, 1976a) werden die Spermatozoen von einer komplizierten, mehrschichtigen Hülle umgeben, von der nicht bekannt ist, ob sie nur aus einem einzelnen Sekret gebildet wird. Sie ist erst im Drüsenhodenlumen nachweisbar. Auch bei *Linopodes spec.*, *Ameronothrus lineatus* und der endeostigmaten Milbe *Nanorchestes amphibius* (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003) ist eine Sekrethülle erst im Lumen des Drüsenhodens feststellbar. Histologisch ist dieses Sekret nicht vom Matrixsekret, das auch die anderen Sekrete umschließt, zu unterscheiden. Es ist nicht geklärt, ob somit auch das Matrixsekret von den Spermatozoen sezerniert wird oder ob es sich hierbei um unterschiedliche, histologisch nicht zu trennende Sekrete handelt. Von *Abrolophus*-Arten (Prostigmata, Parasitengona) ist bekannt, dass sie neben der selbst gebildeten Hüllschicht noch eine weitere aus Drüsenhodensekret besitzen (WITTE & STORCH, 1973, WITTE, 1995). Auch wenn es sich, wie von WITTE (1995) angenommen, um ein abgeleitetes Merkmal der Erythraeoidea handelt, so ist es trotzdem denkbar, dass Ähnliches auch bei anderen Actinotrichida zu finden ist. Es ist weiterhin nicht auszuschließen, dass die Sekrethülle bei den verschiedenen Taxa nicht auf dieselbe Weise gebildet wird und somit keine Homologie vorliegt.

Mit Ausnahme der Spermatozoen, die in der Nähe der Übertrittsstelle aus dem Keimlager konzentriert sind, liegen Sekrete und Spermatozoen bei allen hier untersuchten Arten unsortiert und frei verteilt im Lumen des Drüsenhodens vor. Abweichende Verhältnisse sind in der Literatur lediglich von Bdelliden und

Halacariden beschrieben, bei denen die Spermatozoen in Aggregaten liegen, die von einer gemeinsamen Sekrethülle umgeben werden (PAHNKE, 1974, ALBERTI & STORCH, 1976a, ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002). Ob diese Aggregate allerdings in dieser Form in die Spermatophoren gelangen, ist nicht bekannt. Beim Nachweis der Homologie würde dies für das Schwestergruppenverhältnis der beiden Taxa sprechen, wie es von einigen Autoren angenommen wird (KRANTZ, 1978, NORTON ET AL., 1993, LINDQUIST, 1996; vgl. Abb. 1.4.).

Die vorliegenden Untersuchungen ergaben, dass bei Tieren derselben Art keine Unterschiede in der Zusammensetzung des Lumeninhaltes zu finden sind. Dies lässt darauf schließen, dass Sekrete und Spermatozoen kontinuierlich ins Lumen abgegeben werden. Auch die für *Linopodes* spec. typischen, kugelförmigen Ansammlungen von Spermatozoen um die Übertrittsstelle herum sind bei allen untersuchten Tieren dieser Art zu beobachten. Der Grund für diese gleichmäßige Anordnung der Spermatozoen ist ebenso unklar wie die Dauer, in der sich die Spermatozoen in diesem Bereich befinden, bis sie über das restliche Lumen verteilt werden. Bei keiner anderen untersuchten Art ist eine solche, gleichmäßig geformte Struktur beschrieben worden. Es ist deshalb anzunehmen, dass der Übertritt der Spermatozoen bei anderen Taxa wie bei *Ameronothrus lineatus* oder *Nanorchestes amphibius* (Endeostigmata, Bimichaeliida; MÜLLER, 2003) stattfindet, bei denen die Spermatozoen nach Verlassen der somatischen Zellen ungeordnet im Lumen liegen.

Bei keiner der hier untersuchten Arten findet sich eine Muskelschicht um den Drüsenhoden. Dies steht im Gegensatz zu Angaben aus der Literatur zu Parasitengona (WITTE, 1975a, VISTORIN-THEIS, 1977), Tetranychiden (Eleutherengona; ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985) und Eriophyiden (ALBERTI & NUZZACI, 1996), gilt aber auch für Bimichaeliiden (Endeostigmata; MÜLLER, 2003), Bdelliden (ALBERTI, 1974, ALBERTI & STORCH, 1976) und Halacariden (PAHNKE, 1974, ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002). Die Aufgabe dieser Muskelschicht besteht sicherlich darin, die Abgabe von Spermatozoen und Sekreten aus dem Drüsenhoden in die Vasa deferentia zu gewährleisten. Wie dies bei den Taxa erfolgt, die keine Muskulatur besitzen, ist unbekannt. Es wäre möglich, dass über die Muskulatur der Vasa deferentia oder des distalen Genitaltraktes ein Sog erzeugt wird, durch den Spermatozoen und Sekrete in die Vasa deferentia

gelangen.

Hinweise auf eine Homologie der Muskelschicht gibt es bei Tetranychiden und Eriophyiden, bei denen die Muskelzellen in charakteristischer Weise mit dünnen Ausläufern zwischen die Epithelzellen dringen und fast bis an das Lumen ziehen (ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985, ALBERTI & NUZZACI, 1996). Die Ausbildung einer solchen Muskelschicht bei den beiden Taxa würde die Hypothese von KRANTZ (1978) unterstützen, der eine nahe Verwandtschaft zwischen Tetranychidea und Eriophyoidea postuliert, hauptsächlich auf der gleichen Ernährungsweise und der damit verbundenen Anpassung der Cheliceren basierend. Nach LINDQUIST (1996; vgl. Abb. 1.4.a) bilden die Eriophyoidea jedoch die Schwestergruppe der Tydeoidea. Er führt hierfür eine Reihe von möglichen Synapomorphien an, bei denen es sich bei vielen jedoch eher um Tendenzen als um deutlich ausgeprägte Merkmalszustände handelt. Aufgrund der geringen Komplexität des Merkmals der Muskelschicht und der Tatsache, dass Muskelzellen mit ähnlichem Bau auch im Darm von anderen Milben zu finden sind (BÜCKING, unveröffentlicht), ist allerdings weiterhin das Schwestergruppenverhältnis Eriophyoidea und Tydeoidea als besser begründet anzusehen.

Für den Grundplan der Actinotrichida lässt sich ein Drüsenhoden mit einheitlichem Drüsenepithel und einem Lumen, das als Reservoir für Sekrete und Spermatozoen dient, annehmen (vgl. Tab. A.1. im Anhang). Der Übertritt der Spermatozoen vom Keimlager in den Drüsenhoden erfolgt vermutlich in festen Bereichen. Um die Spermatozoen, die im Lumen des Drüsenhodens liegen, ist eine Sekrethülle unbekannter Herkunft ausgebildet. Die Merkmalsverteilung innerhalb der Actinotrichida spricht gegen das Auftreten einer Muskelschicht um den Drüsenhoden an der Basis dieses Taxons.

4.2. Vasa deferentia

Die Vasa deferentia stellen die Verbindung zwischen den Hoden – dem Ort der Spermatogenese – und dem distalen Genitaltakt dar, der der Abgabe der Spermatozoen dient. Beim überwiegenden Teil der Acari treten paarige Vasa

deferentia auf (vgl. Tab. A.1.). *Linopodes spec.* und *Ameronothrus lineatus* entsprechen diesem Bauplan. Bei *Tydeus californicus* sind an der Ausmündung aus dem Drüsenhoden ebenfalls paarige Vasa deferentia zu beobachten, der weitere Verlauf konnte jedoch nicht geklärt werden. Ein vollständig unpaarer Vas deferens findet sich innerhalb der Actinotrichida nur bei Eriophyiden (NUZZACI & ALBERTI, 1996) und Tarsonomiden (Prostigmata, Eleutherengona; ALBERTI & COONS, 1999). Die Angaben von THOMAE (1926), der auch für Halacariden einen unpaaren Vas deferens beschrieb, wurden von PAHNKE (1974) und HAGENS (2002) widerlegt.

Die paarigen Vasa deferentia münden nie getrennt voneinander in den Ductus ejaculatorius, sondern besitzen immer einen gemeinsamen, unpaaren Endabschnitt. Dieser ist jedoch innerhalb der Actinotrichida unterschiedlich stark ausgeprägt. Ein kurzes Übergangsstück tritt auf bei Oribatiden (WOODRING, 1970), Astigmaten (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992), Bimichaeliiden (Endeostigmata; MÜLLER, 2003) und Bdelliden (ALBERTI, 1974), während bei Parasitengona die Anteile ungefähr gleich sind (MATHUR & LEROUX, 1970, WITTE, 1975a, 1998, BÜCKING, 2000). Bei *Linopodes spec.* wie auch bei den Halacariden (PAHNKE, 1974, HAGENS, 2002) besitzt der unpaare Abschnitt den größeren Anteil an der Gesamtlänge der Vasa deferentia; der paarige Abschnitt beschränkt sich auf die Ausmündung aus dem Drüsenhoden. Bei einigen parasitengonen Arten ist der distale Abschnitt des unpaaren Vas deferens bereits mit einer Intima ausgekleidet (u.a. WITTE, 1975a, 1998, BÜCKING, 2000). Dieser kutikuläre Abschnitt ist somit dem distalen Trakt zuzurechnen. Es ist zu vermuten, dass er mit dem proximalen Ductus ejaculatorius homolog ist, der – wie von anderen Taxa beschrieben (MATHUR & LEROUX, 1970, MÜLLER, 2003) – als einfaches gerades Rohr ausgebildet ist.

Für die meisten untersuchten Taxa wird, wie auch bei *Linopodes spec.* und *Ameronothrus lineatus*, eine Muskelschicht beschrieben, die die Vasa deferentia umhüllt (Oribatida: WOODRING, 1970; Astigmata: WALZL, 1992; Bimichaeliida: MÜLLER, 2003; Eleutherengona, Tetranychidae: ALBERTI & STORCH, 1976b; Eriophyidae: NUZZACI & ALBERTI, 1996; Parasitengona: WITTE, 1975a, BÜCKING, 2000). Ihre Aufgabe besteht sicherlich darin, den Transport der Spermatozoen und Sekrete von den Hoden in den distalen Genitaltrakt zu gewährleisten. Der Transport durch die Vasa deferentia erfolgt nach WOODRING (1970) und BÜCKING (2000) infolge von

peristaltischen Bewegungen. Bei den hier untersuchten Arten ist die Muskelschicht zusätzlich an der Ausmündung aus dem Drüsenhoden zu einem kräftigen Sphinkter erweitert. Dieser kontrolliert vermutlich die Abgabe der Spermatozoen und Sekrete aus dem Lumen des Drüsenhodens in die Vasa deferentia. Ein solcher Sphinkter findet sich auch bei anderen Oribatiden (WOODRING & COOK, 1962), Bimichaeliiden (Endeostigmata; MÜLLER, 2003), Bdelliden (ALBERTI, 1974), Tetranychiden (ALBERTI & STORCH, 1976b) und Parasitengona (WITTE, 1975a, BÜCKING, 2000).

Bei einigen Taxa erfüllen die Vasa deferentia neben der reinen Transportfunktion vermutlich noch weitere Aufgaben. NUZZACI & ALBERTI (1996) wiesen bei Eriophyiden bereits im Vas deferens Spermatozophoren nach, gebildet aus den Sekreten des Drüsenhodens. Bei den Astigmata übernehmen die Vasa deferentia die Aufgaben des fehlenden Drüsenhodens. Der proximale Abschnitt dient hierbei als Reservoir für die Spermatozoen, der distale Bereich weist einen glandulären Charakter auf und produziert vermutlich Teile der Samenflüssigkeit (WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992). Der unpaare Abschnitt der Vasa deferentia bei Tetranychiden (Eleutherengona; „sperm pump“ sensu ALBERTI & CROOKER, 1985, PIJNACKER, 1985) dient ebenfalls als Reservoir für Spermatozoen und Sekrete. Ein glandulär erscheinendes Epithel findet sich auch bei Bdelliden (ALBERTI, 1974), Halacariden (PAHNKE, 1974, HAGENS, 2002), einigen Parasitengona (Smarididae: WITTE, 1998; Hydrachnidae: BÜCKING, 2000) und einem kleinen Teil der bisher untersuchten Oribatiden (WOODRING, 1970). Für keines dieser Taxa ist jedoch in den Vasa deferentia ein Sekret nachgewiesen worden. ALBERTI (1974) nimmt für Bdelliden an, dass in den drüsigen Abschnitten der Vasa deferentia Sekrete gebildet werden, die an der Spermatozophorenbildung beteiligt sind. WOODRING (1970) fand bei seinen Untersuchungen zum männlichen Genitaltrakt von Oribatiden nur bei zwei Arten eine Unterteilung der Vasa deferentia in einen proximalen, drüsigen und einen distalen, nichtglandulären Abschnitt. Die von WOODRING noch unter dem Synonym *Hygroribates schneideri* untersuchte Art *Ameronothrus schneideri* (SCHUBART, 1975) besitzt wie *Ameronothrus lineatus* einheitliche Vasa deferentia ohne Drüsenabschnitt. Die hellen Vesikel, die bei *Ameronothrus lineatus* im Sphinkterabschnitt an der Oberfläche der Zellen zu beobachten sind, stellen vermutlich keine Sekrete dar, da die Epithelzellen keinen Drüsencharakter besitzen. Ihre Herkunft und Funktion sind jedoch unklar.

Bei Erythraeiden fand WITTE (1975a) Hinweise darauf, dass in den Vasa deferentia das Gemisch aus Spermatozoen und Sekreten modifiziert wird, indem Wasser aus der Grundmatrix resorbiert wird. Ein Grund für diese Annahme ist, dass die Spermatozoen in der Spermatophore dichter gepackt sind als im proximalen Genitaltrakt. Außerdem lassen der Besitz von Mikrovilli und eines basalen Labyrinths eine resorptive Funktion des Epithels und einen aktiven Flüssigkeitstransport durch die Zellen hindurch vermuten. WITTE (1975a, 1998) vermutet, dass durch die Wasserrückresorption eine Entmischung der Spermatozoen und Sekrete initiiert wird, wie sie am Ende der Vasa deferentia in Form größerer Kompartimente zu beobachten ist. Ein basales Labyrinth mit stark verzahnten Zellgrenzen und zahlreichen Mitochondrien tritt auch bei *Ameronothrus lineatus* und *Linopodes spec.* auf. Zusätzlich sind bei *Ameronothrus lineatus* in den Epithelzellen noch Lipidvakuolen als Energiespeicher vorhanden. Ultrastrukturelle Daten von anderen Oribatiden zur Histologie der Vasa deferentia liegen ansonsten nur von *Poroliodes farinosus* (Holosomata, Liodoidea) von ALBERTI & COONS (1999, Abb. 434, S. 1063) vor. Auch hier sind ein basales Labyrinth und zusätzlich noch ein hoher Mikrovillisaum zu beobachten. Bei *Linopodes spec.* weist das Matrixsekret L1 (vgl. Abschnitt 3.2.3.) im Vergleich mit dem Lumen des Drüsenhodens ab dem Bulbus eine veränderte, heterogene Struktur auf. Dies lässt auf eine Modifikation des Sekretes im Bulbus schließen. Außerdem treten bei *Linopodes spec.* wie bei Erythraeiden die Sekrete an der Mündung des Bulbus in den Ductus ejaculatorius zu größeren Komplexen zusammen. Aus diesen Gründen kann für die untersuchten Arten eine resorptive Funktion der Vasa deferentia wie bei den Erythraeiden angenommen werden. Auch BÜCKING (2000) nimmt nach Untersuchungen an *Piona carnea* (Prostigmata, Parasitengona) an, dass der Mikrovillisaum der Vasa deferentia bei dieser Art zur Resorption von Wasser dient. Entsprechendes gilt vermutlich auch für Nanorchestiden (Endeostigmata, Bimichaeliida), die ein basales Labyrinth und einen Mikrovillisaum besitzen (MÜLLER, 2003) und Halacariden, bei denen ebenfalls ein basales Labyrinth und darüber hinaus modifizierte Sekrete zu beobachten sind (HAGENS, 2002). Ein Mikrovillisaum in den Vasa deferentia konnte allerdings bei keiner der hier untersuchten Arten nachgewiesen werden.

Während bei *Ameronothrus lineatus* in keinem Präparat Spermatozoen und Sekrete in den Vasa deferentia gefunden wurden, sind sie bei *Linopodes spec.* bei allen

untersuchten Tieren vorhanden. Die Ergebnisse an *Ameronothrus lineatus* entsprechen denen an anderen Oribatiden (WOODRING, 1970). ALBERTI (1974) vermutet für Bdelliden einen schnellen Durchgang der Spermatozoen und Sekrete, da diese selten in den Vasa deferentia zu beobachten sind. Bei *Nanorchestes amphibius* (Endeostigmata, Bimichaeliida) traten nur bei einem untersuchten Tier Spermatozoen und Sekrete im Sphinkterabschnitt der Vasa deferentia auf (MÜLLER, 2000). Vermutlich wurden diese kurz vor der Fixierung des Tieres aus dem Drüsenhoden in die Vasa deferentia abgegeben. Im Gegensatz dazu fanden sich bei Halacariden (PAHNKE, 1974) und bei *Allothrombium lerouxii* (Prostigmata, Parasitengona; MATHUR & LEROUX, 1970) häufig Spermatozoen in den Vasa deferentia. BÜCKING (2000) fand bei *Piona carnea* zwar Sekrete, aber keine Spermatozoen in den Vasa deferentia. Es ergibt sich somit kein einheitliches Bild innerhalb der Actinotrichida.

Aufgrund der vorliegenden Daten ergibt sich bezüglich der Vasa deferentia für den Grundplan der Actinotrichida folgendes Bild (vgl. Tab. A.1. im Anhang): An der Basis der Actinotrichida sind paarige, aus dem Drüsenhoden ausmündende Vasa deferentia anzunehmen, die über einen gemeinsamen unpaaren Abschnitt in den Ductus ejaculatorius münden. Eine dünne Muskelschicht tritt bei vielen Actinotrichida auf und findet sich auch bei den Anactinotrichida (NEUMANN, 1941, KAISER, 1989). Sie war somit sicherlich ebenfalls bereits an der Basis der Actinotrichida vorhanden. Außerdem ist es aufgrund der Merkmalsverteilung wahrscheinlich, dass auch die Ausbildung eines Sphinkters am Beginn der Vasa deferentia zum Grundplan gehörte. Nicht zu entscheiden ist zum jetzigen Zeitpunkt, ob dies auch für das Auftreten eines basalen Labyrinths in den Epithelzellen gilt. Drüsige Abschnitte sind innerhalb der Actinotrichida vermutlich mehrmals unabhängig voneinander entstanden.

4.3. Ductus ejaculatorius und Genitalatrium

Die Aufgabe des distalen Genitaltraktes, der aus dem unpaaren Ductus ejaculatorius und dem sich anschließenden Genitalatrium besteht, ist die kontrollierte Abgabe der im Hoden gebildeten Spermatozoen. Dies erfolgt bei den meisten Actinotrichida durch Bildung und Absetzen von Spermatophoren. Nur bei wenigen Gruppen tritt

eine direkte Spermaübertragung auf, so bei den Astigmata und innerhalb der Prostigmata bei der Wassermilbengattung *Eylais* (Prostigmata, Parasitengona; BÖTTGER, 1962) sowie den Tetranychosida, Cheyletoidea, Raphignathosida und Tarsonemoidea (LINDQUIST, 1996, ALBERTI & COONS, 1999). Nach LINDQUIST (1976, 1996) bilden diese vier Taxa die Eleutherengona. Die Umbildung des Ductus ejaculatorius zu einem Penis zur direkten Spermaübertragung gilt als Apomorphie dieser Gruppe. Nur bei diesen Taxa kann der Ductus ejaculatorius deshalb auch als Penis bezeichnet werden, für die Gruppen mit Spermatophorenbildung sollte der Ausdruck Spermatopositor verwendet werden (VAN DER HAMMEN, 1980). ALBERTI (2000) nimmt an, dass sich die Penisse der Taxa mit direkter Übertragung aus Spermatopositorien entwickelt haben. Dieses muss innerhalb der Actinotrichida mindestens zweimal konvergent stattgefunden haben, und zwar bei den Astigmata und innerhalb der Prostigmata bei den Eleutherengona.

Während der Ductus ejaculatorius bei den Anactinotrichida zumeist ein einfaches, ungegliedertes Rohr darstellt (NEUMANN, 1941, KAISER, 1989, ALBERTI & COONS, 1999), ist er vor allem innerhalb der Prostigmata oft untergliedert und besitzt eine komplexe Struktur. Die Aufteilung in einzelne Kammern ermöglicht eine Sortierung der Sekrete und Spermatozoen (WITTE, 1975a). Hinzu kommen noch zahlreiche Sklerite und die daran ansetzenden Muskeln, durch die kontrollierte Bewegungen einzelner Abschnitte des distalen Genitaltraktes möglich werden. Der gesamte Komplex aus Ductus ejaculatorius, Genitalatrium und den dazu gehörenden Skleriten, Muskeln und akzessorischen Organen wird nach MITCHELL (1964) auch als „ejaculatory complex“ bezeichnet.

Die Untersuchungen von WOODRING (1970) an Oribatiden haben gezeigt, dass diese Gruppe in Bezug auf den Bau des distalen Genitaltraktes eine große Homogenität aufweist. Die Befunde an *Ameronothrus lineatus* stimmen hiermit und insbesondere mit den Ergebnissen von WOODRING (1970) an *Ameronothrus schneideri* überein. Hauptbestandteil sind zwei ineinander liegende becherartige Kutikulastrukturen, der „inner“ und der „outer cup“ (Abb. 4.1.). Der ungegliederte Ductus ejaculatorius entspricht dem Lumen des „inner cups“. Der Sklerit, der zwischen den Mündungen des unpaaren Vas deferens und des akzessorischen Organs liegt, wird von WOODRING (1970) als „bridge“ bezeichnet und stellt eine dorsale Verlängerung der

Wände des „inner cups“ dar. Der „outer cup“ enthält neben dem „inner cup“ einen anterior zu diesem liegenden, als „tongue“ bezeichneten Skleriten und die damit assoziierten Muskeln. Bei *Ameronothrus lineatus* finden sich mindestens drei Paar Muskeln, die von diesem Skleriten an die laterale Wand des „outer cups“ ziehen („tongue muscles“). Zwischen Anal- und Genitalatrium findet sich auch bei *Ameronothrus lineatus* das von WOODRING beschriebene präanale Apodem, von dem kräftige Muskeln an das posteriore Ende der Progenitallippen ziehen, die nach WOODRING zum Verschließen der Progenitalöffnung dienen. Ansonsten konnten jedoch keine weiteren von WOODRING aufgeführten Muskeln eindeutig bei *Ameronothrus lineatus* identifiziert werden, da der genaue Verlauf der auftretenden Muskeln nicht geklärt wurde.

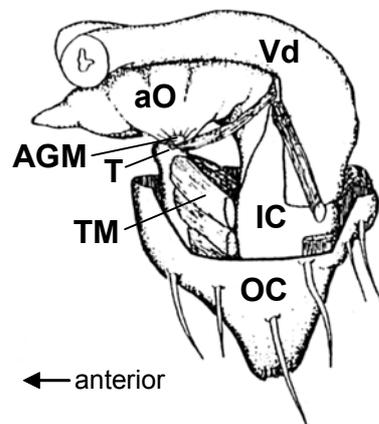


Abb. 4.1.: Schema eines „strong type“-Spermatopositors einer Oribatide in Lateralansicht. Teile des „outer cups“ sind entfernt (nach WOODRING, 1970, verändert).

WOODRING (1970) unterscheidet anhand der Sklerotisierung der einzelnen Bestandteile des distalen Genitaltraktes bei Oribatiden zwei Typen, „strong type“ und „weak type“. Bei letzterem Typ ist die „tongue“ schwächer ausgeprägt, und die „bridge“ fehlt. Der distale Genitaltrakt von *Ameronothrus lineatus* stellt wie der von *Ameronothrus schneideri* (WOODRING, 1970) einen „strong type“-Spermatopositor dar. Ein „weak type“-Spermatopositor ist lediglich bei den Arten *Collohmanna gigantea* (Collohmanniidea) und *Hydrozetes tenimania* (Circumdehiscentiae) zu finden. Interessanterweise sind es dieselben Arten, die als einzige einen glandulären Abschnitt in den Vasa deferentia besitzen (vgl. Abschnitt 4.2.). Die Phylogenie der Oribatiden wird zwar kontrovers diskutiert (KRANTZ, 1978, HAUMANN, 1991, NORTON ET AL., 1993, NORTON, 1998, HEETHOFF, 2004; vgl. Abb. 1.3.), in keiner Stammbaumhypothese gelten allerdings Collohmanniiden und Hydrozetiden als

näher verwandte Taxa. Danach müsste bei beiden Taxa sowohl der „weak type“-Spermatopositor als auch der drüsige Abschnitt in den Vasa deferentia unabhängig voneinander entstanden sein. Um die Gründe für diese auffällige Korrelation zu klären, sind weitere Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Merkmale nötig. Die Übereinstimmungen in den meisten Bestandteilen, die selbst bei „strong“ und „weak type“-Spermatopositoren zu finden sind, spricht in jedem Fall für eine Homologie des distalen Genitaltraktes bei allen Oribatiden.

Nach WOODRING (1970) erfolgt das Herausstrecken des Spermatopositors bei Oribatiden durch eine Erhöhung des Hämolympdruckes, da keine Protraktormuskeln vorhanden sind. Das Einziehen wird durch posterior am „outer cup“ ansetzende Retraktormuskeln („penal retractor muscles“) gewährleistet, die ihren Ursprung an der lateralen Körperwand haben. Die Funktion der Muskeln der „tongue“ und der „bridge“ sind unklar; WOODRING (1970) vermutet, dass sie zum Schließen und Öffnen der Genitalöffnung dienen.

In seiner Arbeit über die Morphologie der Ameronothriden stellt SCHUBART (1975) auch Ergebnisse zum Spermatopositor von *Ameronothrus lineatus* dar (Abb. 4.2.). Er besitzt verglichen mit anderen Arten eine außergewöhnliche Länge, entspricht ansonsten aber denen anderer Arten (SCHUBART, 1975). Es zeigt sich, dass der Spermatopositor weit aus dem Körper herausgestreckt werden kann, auf eine Länge, die ungefähr der gesamten Körperhöhe des Tieres entspricht (Abb. 4.2.a). Im Vergleich mit den vorliegenden Ergebnissen im eingezogenen Zustand und den Daten von WOODRING (1970) lassen sich einige der von SCHUBART (1975) dargestellten Bestandteile identifizieren. Durch die Duplikatur zwischen Genitalatrium und äußerer Wand des „outer cups“, die im eingezogenen Zustand zu beobachten ist (vgl. Abb. 3.2.), wird das weite Herausstrecken des Spermatopositors aus dem Körper ermöglicht. SCHUBART identifizierte in der Spitze des Spermatopositors drei Sklerite P, M und S (sensu GRANDJEAN, 1956). Die anteriore Lage und die typische Pfeilspitzenartige Form weisen darauf hin, dass der Sklerit P der „tongue“ sensu WOODRING (1970) entspricht. Der an beiden Seiten zu beobachtende Sklerit M, der jeweils als dünne Leiste von der Spitze nach oben verläuft, könnte den in der vorliegenden Arbeit gefundenen lateroposterioren Leisten entsprechen (vgl. Abschnitt 3.1.5. und Abb. 3.10., 3.11.). Der posterior liegende Sklerit S stellt

vermutlich ebenfalls einen Bereich des „inner cups“ mit verstärkter Kutikula dar. Unkommentiert bleibt von SCHUBART (1975) ein von ihm dargestellter Bereich im „outer cup“ (gestrichelter Abschnitt in Abb. 4.2.b). Von der Lage handelt es sich vermutlich um den Ductus ejaculatorius.

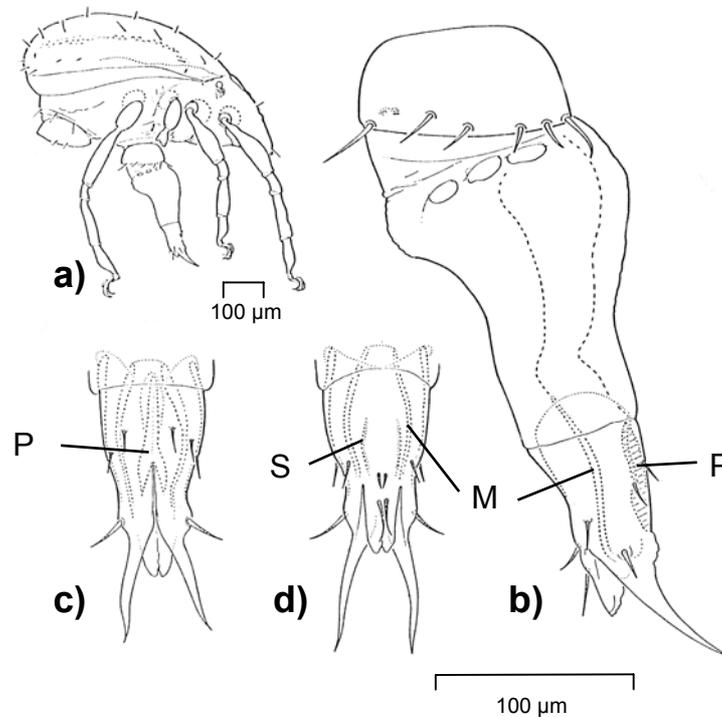


Abb. 4.2.: Spermatopositor von *Ameronothrus lineatus*. a) Männchen mit ausgestülptem Spermatopositor von lateral; b) Genitalklappe und Spermatopositor von lateral; c) und d) Spitze des Spermatopositors von anterior (c) und posterior (d) (nach SCHUBART, 1975, verändert).

Im Bereich zwischen „inner“ und „outer cup“ sind bei *Ameronothrus lineatus* Zellen mit auffällig großen, vermutlich lipidhaltigen, Vakuolen zu beobachten. Es konnte nicht geklärt werden, um was für einen Zelltyp es sich hierbei handelt. Da die Zellen jedoch keine weiteren, für Drüsengewebe charakteristischen Merkmale aufweisen, ist anzunehmen, dass es sich bei den Lipiden nicht um ein Sekret handelt, sondern dass es als Energiespeicher dient. Es ist möglich, dass die Vakuolen zu den Muskelzellen gehören, die die Muskulatur des „tongue“-Skleriten bilden.

Die Astigmata weichen auch im Bau des distalen Genitaltraktes von den Verhältnissen bei anderen actinotrichen Milben und insbesondere den Oribatiden ab, die nach OCONNOR (1984), NORTON ET AL., (1993) und NORTON (1998) zusammen mit den Astigmaten eine monophyletische Gruppe bilden (vgl. Abb. 1.2., 1.3.). Der

Ductus ejaculatorius der Astigmata ist ein einfacher, ungegliederter Gang, der in einem Penis endet, der der direkten Spermaübertragung dient (WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992). Homologien zur Gliederung in „inner“ und „outer cup“, wie sie bei Oribatiden zu finden ist, sind nicht zu erkennen.

Der Ductus ejaculatorius von *Linopodes spec.* gliedert sich in eine zentrale Kammer, von der sich eine anteriore und posterior eine kleine proximale Kammer abgrenzen lassen. Diese Gliederung erinnert an die Verhältnisse bei parasitengonen Milben, von denen der Feinbau des distalen Genitaltraktes durch eine Reihe von Arbeiten bekannt ist (BARR, 1972, WITTE, 1975a, 1991, 1995, 1998, VISTORIN-THEIS, 1977, WITTE & OLOMSKI, 1999, BÜCKING, 2000), und bei der endeostigmatischen Art *Nanorchestes amphibius* (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003). Auch bei diesen Taxa ist der Ductus ejaculatorius durch Kutikulaeinfaltungen und Sklerite in eine zentrale, proximale und eine anteriore Kammer unterteilt, wobei letztere zumindest bei den Parasitengona wie bei *Linopodes spec.* durch zungenartige Sklerite abgegrenzt wird („anteriore Projektion“ sensu WITTE, 1995, 1998). Bei Bdelliden tritt ebenfalls eine ähnliche Gliederung auf (ALBERTI, 1974). Hauptunterschied ist, dass Bdelliden anstelle der anterioren Kammer eine Lamellendrüse besitzen, die von ihrer Lage und Funktion jedoch der anterioren Kammer entspricht (vgl. Abschnitt 4.5.). Außerdem weist das Epithel nach ALBERTI (1974) keine Merkmale eines Drüsengewebes auf; ein Sekret konnte bisher ebenfalls nicht nachgewiesen werden. ALBERTI & COONS (1999) halten eine Homologie von anteriorer Kammer und Lamellendrüse aus diesen Gründen für wahrscheinlich. Ob dies auch für die anderen Bestandteile des distalen Genitaltraktes sowie die anderen Taxa gilt, kann mit dem bisherigen Kenntnisstand nicht eindeutig entschieden werden. Dafür fehlen außerhalb der Parasitengona die Daten zum Feinbau, vor allem hinsichtlich des Sklerit- und Muskelsystems, dessen Komplexität für eine Homologisierung geeignet wäre. Auf Basis der vorliegenden Daten lassen sich, abgesehen von der Lage der einzelnen Kammern zueinander, jedoch noch weitere Hinweise auf mögliche Homologien finden. Bei Bdelliden, Parasitengona und Bimichaeliiden sowie bei *Linopodes spec.* ist die anteriore Kammer beziehungsweise die Lamellendrüse mit einer kräftigen Muskulatur assoziiert, die eine Konstriktion des Kammerlumens ermöglicht (ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a, 1998, MÜLLER, 2003). Außerdem weist das Lumen der Kammer bei Parasitengona, Bimichaeliiden und *Linopodes spec.* einen annähernd schüssel- bis

halbmondförmigen Querschnitt auf (WITTE, 1975a, MÜLLER, 2003). Erste Untersuchungen am Sklerit- und Muskelsystem von *Nanorchestes amphibius* (Bimichaelliida) ergaben weiterhin bereits mögliche Homologien zu den Parasitengona (MÜLLER, 2000, 2003). Ein Unterschied zwischen den Verhältnissen bei *Linopodes spec.* und denen der anderen Gruppen besteht hingegen darin, dass bei *Linopodes spec.* der zentrale Abschnitt und die anteriore Kammer eine größere, offenere Verbindung aufweisen als bei Bimichaelliiden, Bdelliden und Parasitengona. Bei diesen Taxa mündet die anteriore Kammer über eine schmale Öffnung kurz vor der primären Genitalöffnung in den zentralen Abschnitt (ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a, 1998, MÜLLER, 2003).

Untersuchungen zum distalen Genitaltrakt innerhalb der Prostigmata liegen, abgesehen von den erwähnten Taxa, noch für Halacariden (PAHNKE, 1974, HAGENS, 2002), Tetranychiden (Eleutherengona; ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985, MATSUBARA ET AL., 1992) und Eriophyiden (NUZZACI & ALBERTI, 1996) vor. Halacariden besitzen einen ebenfalls gekammerten Ductus ejaculatorius mit einer proximalen und einer zentralen Kammer und einem anterioren Fortsatz (HAGENS, 2002). Am Beginn des Ductus ejaculatorius findet sich außerdem eine Mündungskammer. Trotz der Namensgleichheit der Kammern bestehen vermutlich jedoch Unterschiede in deren Lage zwischen Halacariden und den oben aufgeführten Verhältnissen. So stellt die proximale Kammer der Halacariden nach HAGENS (2002) eine direkte Verbindung zwischen Mündungs- und zentraler Kammer dar und nicht, wie bei den anderen Taxa, eine posteriore Ausstülpung der zentralen Kammer. Außerdem ist die genaue Verbindung zwischen anteriorem Fortsatz und restlichem Ductus ejaculatorius ebenso unklar wie die Frage, ob dieser Fortsatz mit einer der Konstriktion dienenden Muskulatur assoziiert ist. Deshalb sind hierzu weitere Untersuchungen nötig, bevor Aussagen über mögliche Homologien gemacht werden können.

Nach NUZZACI & ALBERTI (1996) ist der Ductus ejaculatorius bei Eriophyiden nur ein kurzer ungegliederter Gang. Das Genitalatrium stellt ihren Beschreibungen zufolge jedoch eine komplexe Struktur mit unterschiedlichen Abschnitten dar. Da Eugenitallippen bei Eriophyiden fehlen, ist die eindeutige Abgrenzung von Ductus ejaculatorius und Genitalatrium allerdings problematisch. Es könnte somit eine

Fehlinterpretation der Ergebnisse vorliegen. Auch hier sind weitere Untersuchungen zur Klärung der Struktur des distalen Genitaltraktes notwendig.

Bei Tetranychiden ist der Ductus ejaculatorius zu einem Organ zur direkten Spermaübertragung umgebildet worden (ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985, MATSUBARA ET AL., 1992). Er besteht aus einem langen, engen Gang, der keine Gliederung aufweist und der über die Penisspitze ausmündet. Homologisierbare Übereinstimmungen zu den oben beschriebenen Verhältnissen bestehen nicht.

Im proximalen Bereich des Ductus ejaculatorius finden sich bei *Linopodes spec.* zahlreiche zahn- oder reusenartige Kutikula-Strukturen, die in das Lumen hineinreichen. Dies entspricht den Ergebnissen bei Nanorchestiden (Endeostigmata, Bimichaeliida; MÜLLER, 2003), Bdelliden (ALBERTI, 1974), Halacariden (PAHNKE, 1974, HAGENS, 2002), Eriophyiden (NUZZACI & ALBERTI, 1996) und Parasitengona (MATHUR & LEROUX, 1970, WITTE, 1975a, VISTORIN-THEIS, 1977).

Beim jetzigen Kenntnisstand gibt es keine Hinweise auf eine Homologie einzelner Bestandteile des distalen Genitaltraktes von Oribatiden und Prostigmaten. Auch die Rekonstruktion des ursprünglichen Baus des distalen Genitaltraktes für die Actinotrichida ist nicht möglich. Für die als Außengruppe fungierenden Anactinotrichida kann ein einfacher ungegliederter Ductus ejaculatorius als ursprünglich angenommen werden (NEUMANN, 1941, KAISER, 1989, ALBERTI & COONS, 1999). Hiermit stimmen weder Oribatiden noch Prostigmaten überein. Die rezenten Verhältnisse bei Oribatiden und Prostigmaten stellen offenbar voneinander getrennte Entwicklungen dar, die keinerlei Hinweise auf den ursprünglichen gemeinsamen Zustand geben. Während der Aufbau aus „outer“ und „inner cup“ mitsamt den dazugehörigen Muskeln und Skleriten aufgrund des einheitlichen Auftretens für die Oribatiden sehr wahrscheinlich den ursprünglichen Zustand darstellt, ist das Bild für die Prostigmaten weniger eindeutig. Die oben aufgeführten Punkte sprechen dafür, dass zumindest bei einigen Taxa bestimmte Bestandteile des distalen Genitaltraktes – Gliederung in drei Kammern, Lage dieser zueinander, spezifische Struktur der anterioren Kammer und der assoziierten Muskeln – als homolog angesehen werden können (vgl. Tab. A.1. im Anhang). Weiterhin auffällig ist, dass

der „prostigmate“ Bau auch bei *Nanorchestes amphibius*, einer endeostigmaten Milbe auftritt (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003), die nach OCONNOR (1984, vgl. Abb. 1.2.a) und NORTON ET AL., (1993; vgl. Abb. 1.2.b) zu den Sarcoptiformes, also in die nähere Verwandtschaft der Oribatiden und Astigmaten, zu zählen ist. Nimmt man die Homologie des distalen Genitaltraktes bei *Nanorchestes amphibius* und Prostigmata an, so ergeben sich zwei Möglichkeiten der Merkmalsabwandlung innerhalb der Actinotrichida. Da die Bimichaeliiden zu den Sarcoptiformes gestellt werden, müsste hiernach bei einer Homologie des „prostigmaten“ Baus des distalen Genitaltraktes dieser an der Basis der Actinotrichida entstanden und nach Abspaltung der Bimichaeliiden auf dem Ast der Sarcoptiformes wieder reduziert worden sein, da weder Oribatiden noch Astigmata sie besitzen. Die Alternative hierzu wäre, dass die Struktur des distalen Genitaltraktes bei Prostigmata und Bimichaeliiden innerhalb der Actinotrichida den apomorphen Zustand darstellt, was den Hypothesen von OCONNOR (1984) und NORTON ET AL. (1993) widersprechen würde. Dies würde eine nähere Verwandtschaft der Bimichaeliiden zu den Prostigmaten unterstützen, wie sie in der älteren Literatur (GRANDJEAN, 1939, KRANTZ, 1978) für alle Endeostigmata diskutiert wird.

4.4. Akzessorische Drüsen

Innerhalb der Anactinotrichida treten bei allen bisher untersuchten Arten akzessorische Drüsen auf (u.a. WITH, 1904, NEUMANN, 1941, WOODRING & GALBRAITH, 1976, KAISER, 1989, SONENSHINE, 1991, GARCIA-FERNANDEZ ET AL., 1998, ALBERTI & COONS, 1999). Bei Opilioacariden (WITH, 1904, KAISER, 1989) findet sich eine Vielzahl großer, gelappter Drüsen, die in den distalen Genitaltrakt münden. Eine Besonderheit dieser Drüsen ist, dass im Lumen auch Cytoplasmabestandteile gefunden wurden, was auf eine apokrine oder holokrine Sekretion schließen lässt. Dies ist von keinem anderen Milbentaxon bekannt. Gamasiden (NEUMANN, 1941, ALBERTI & COONS, 1999) und Zecken (SONENSHINE, 1991, GARCIA-FERNANDEZ ET AL., 1998, COONS & ALBERTI, 1999) besitzen einzelne, zumeist sackartige oder ebenfalls vielfach gelappte akzessorische Drüsen, für die die Produktion von unterschiedlichen Sekreten in einer Drüse nachgewiesen ist. Die Sekrete sind an der Bildung der Spermatophoren und der Samenflüssigkeit beteiligt (SONENSHINE, 1991, COONS &

ALBERTI, 1999). SHEPHERD ET AL. (1982) identifizierten ein Polypeptid in der akzessorischen Drüse von Zecken, das eine wichtige Rolle bei der Kapazitation der Spermatozoen spielen soll. Zum selben Ergebnis kommen auch BORUT & FELDMANN-MUHSAM (1976), die bei aus dem männlichen Genitaltrakt herauspräparierten Spermatozoen feststellten, dass eine Kapazitation nur bei Anwesenheit von Sekreten der akzessorischen Drüsen stattfindet. Außerdem konnte bei Zecken die Stimulation des weiblichen Genitalsystems – unter anderem eine Anregung der Oogenese und Vitellogenese – durch Sekrete der männlichen akzessorischen Drüsen nachgewiesen werden (LEAHY & GALUN, 1972, PAPPAS & OLIVER, 1972, OLIVER ET AL., 1984).

Nach WOODRING & COOK (1962), SCHLIWA (1965) und WOODRING (1970) gilt der Besitz einer unpaaren, ektodermalen, akzessorischen Drüse für Oribatiden als charakteristischer Bestandteil des männlichen Genitalsystems. Sie liegt dorsal des distalen Genitaltraktes und mündet anterior vom Endabschnitt der Vasa deferentia in den Ductus ejaculatorius (vgl. Abb. 4.1.). WOODRING & COOK (1962) vermuten, dass diese „stalk gland“ die Sekrete für den Spermatophorenstiel bildet, was SCHLIWA (1965) und WOODRING (1970) jedoch aufgrund des zu geringen Volumens der Drüse in Relation zum Stiel in Frage stellen. Ein Sekret konnte nicht nachgewiesen werden. Mit den Untersuchungen an *Ameronothrus lineatus* liegen erstmals ultrastrukturelle Ergebnisse zur Histologie dieses Organs vor. In den zumeist sehr flachen Zellen finden sich keine für Drüsen typische Organellen wie raues endoplasmatisches Reticulum, Golgi-Vesikel oder Sekretvakuolen. Die einheitlich dicke Kutikula weist keine Poren auf, die auf eine verstärkte Sekretabgabe hinweisen. Die Ergebnisse unterstützen die lichtmikroskopischen Untersuchungen von WOODRING (1970), nach denen das Epithel nicht glandulär ist. Deshalb müssen sowohl die Annahme, dieses Organ würde sekretorisch tätig sein, als auch die Bezeichnung als Drüse abgelehnt werden. Die Funktion des akzessorischen Organs ist jedoch unbekannt. Die starke Einfaltung der Oberfläche und die kräftige umgebende Muskulatur, die sowohl bei *Ameronothrus lineatus* als auch bei anderen Oribatiden auftreten (WOODRING, 1970), lassen auf die Möglichkeit großer, zumindest teilweise aktiv kontrollierbarer Volumenänderungen schließen. Vorstellbar wäre, dass das akzessorische Organ bei der Spermatophorenbildung als Reservoir für die Spermatozoen oder ein Drüsenhodensekret dient und so eine Trennung der Sekrete erfolgt. Sie hätte somit eine ähnliche Funktion wie die anteriore Kammer der Parasitengona

beziehungsweise die Lamellendrüse der Bdelliden (ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a, 1995, 1998, ALBERTI & COONS, 1999, WITTE & OLOMSKI; 1999; vgl. Abschnitt 4.5.). Allerdings konnte in keinem Präparat Sekret im Lumen festgestellt werden. Der Fund einer einzelnen Spermatozoe in einem Präparat ist aufgrund des einmaligen Auftretens als Ausnahme anzusehen. Dies deckt sich mit den Beobachtungen von FERNANDEZ ET AL. (1991) und ALBERTI ET AL. (1991), die bei ihren Untersuchungen oft Spermatozoen fanden, in denen einzelne Komponenten am falschen Platz waren.

WOODRING & COOK (1962) fanden bei der Oribatide *Ceratozetes cisalpinus* (Circumdehiscentiae) in einem Abschnitt des Genitalatriums ein Epithel, das ihrer Meinung nach aufgrund der zahlreichen Vakuolen einen drüsigen Charakter aufweist. SCHLIWA (1965) und WOODRING (1970) erwähnen ein solches Epithel jedoch bei ihren Untersuchungen nicht. Bei *Ameronothrus lineatus* ist am Genitalatrium hingegen ein ähnlich strukturiertes Epithel zu beobachten. Es weist ebenfalls große, leer erscheinende Vakuolen auf; endoplasmatisches Reticulum oder Golgi-Vesikel, wie sie für Drüsenzellen typisch sind, fehlen allerdings. Ob es sich hierbei um das von WOODRING & COOK (1962) beschriebene Epithel handelt, ist ebenso unklar wie die Funktion dieses Epithels.

Bei den Prostigmata finden sich mit den Halacariden (PAHNKE, 1974, HAGENS, 2002), Tetranychiden (Eleutherengona; ALBERTI & STORCH, 1976b, MATSUBARA ET AL., 1992) und Eriophyiden (ALBERTI & NUZZACI, 1996, NUZZACI & ALBERTI, 1996) Taxa, die keinerlei akzessorische Organe besitzen. Bei den Bdelliden (ALBERTI, 1974) und einigen Parasitengona (WITTE, 1975a, 1995, 1998) hingegen ist ein komplexes System an akzessorischen Drüsen zu beobachten. Häufig ist eine unpaare anteriore, mit einer Intima ausgekleidete Drüse zu finden, die in den Übergang zwischen Ductus ejaculatorius und Genitalatrium mündet. Innerhalb der Parasitengona tritt sie auf bei Erythraeiden (WITTE, 1975a, 1995, 1998) und Trombidiiden (MATHUR & LEROUX, 1970), nicht aber bei Calyptostomatiden (VISTORIN-THEIS, 1977) und Euhydrachniden (BÜCKING, 2000). Nach BÜCKING (2000) besitzen Hydrachniden jedoch am Genitalatrium ein glanduläres Epithel, das eventuell homolog ist. Entsprechende Drüsen sind auch von Nanorchestiden (Endeostigmata, Bimichaelliida, MÜLLER, 2003), Bdelliden (ALBERTI, 1974), Rhagidiiden (Eupodoidea; EHRNSBERGER, 1973, 1977) und Anystiden (THOR, 1903) beschrieben. Bei *Linopodes*

spec. und *Tydeus californicus* konnten ebenfalls solche anterioren akzessorischen Drüsen nachgewiesen werden. Während die Ergebnisse von *Linopodes spec.* die Befunde von EHRNSBERGER (1973, 1977) für die Eupodoidea bestätigen, liegen diesbezüglich für Tydeoidea bisher keine Daten vor. Die histologischen Befunde bei *Linopodes spec.* und *Tydeus californicus* lassen vermuten, dass die Drüse ein lipidhaltiges Sekret produziert. Dies entspricht den Ergebnissen bei Nanorchestiden (MÜLLER, 2003), Bdelliden (ALBERTI, 1974) und Parasitengona (MATHUR & LEROUX, 1970, WITTE, 1975a, 1995). Bei *Linopodes spec.* ist das Drüsenepithel verglichen mit dem großen Lumen relativ schmal ausgebildet, es stellt sich somit ein auffälliges Ungleichverhältnis zwischen Epithel und Lumen dar. Der Grund hierfür ist unklar. Vorstellbar wäre, dass das Epithel unterschiedliche Aktivitätsstadien durchläuft und die Tiere in einer inaktiven Phase fixiert worden sind. Dies müsste jedoch für alle untersuchten Tiere gelten, da bei keinem Präparat größere Epithelzellen zu beobachten waren. Dagegen spricht, dass bei den meisten Tieren Sekrete und Spermatozoen im distalen Genitaltrakt zu finden waren, was nicht für eine inaktive Phase der Tiere spricht. Dass im Lumen nur geringe Sekretmengen zu finden sind, ist vermutlich auf die Präparation zurückzuführen. Auch bei Weibchen derselben Einbettung war zu beobachten, dass Lipide aus den Geweben herausgelöst wurden (MAUß-ERDMANN, unveröffentlicht).

Bei Parasitengona steht die Funktion des Sekretes der anterioren Drüse im direkten Zusammenhang mit dem Bildungsmodus der Spermatophore (WITTE, 1995, WITTE & OLOMSKI, 1999). Durch das lipidhaltige Sekret, das in das Genitalatrium gelangt, wird der Genitaltrakt vom Luftsauerstoff abgeschlossen, und es wird verhindert, dass die aus dem Drüsenhoden stammenden Sekrete bereits im Genitaltrakt nach Kontakt mit Sauerstoff polymerisieren (vgl. Abschnitt 4.5.). WITTE (1975a, 1998) vermutet, dass zusätzlich durch das lipidhaltige Sekret ein Austrocknungsschutz besteht. Für andere Taxa liegen keine Angaben über die Funktion des Sekretes vor, und auch für *Linopodes spec.* und *Tydeus californicus* konnte dies nicht ermittelt werden.

Bei einigen parasitengonen Milben tritt mit den so genannten Organa membranoidea noch ein weiteres Drüsengewebe auf, für das ein lipidhaltiges Sekret nachgewiesen ist (WITTE, 1975a, 1995). Sie stellen Einfaltungen der Epidermis des Genitalatriums dar und weisen eine charakteristische Ablösung der Intima von der Zelloberfläche auf.

Der dadurch entstehende Spaltraum dient als Reservoir für das Sekret, für das eine Pheromonfunktion angenommen wird (WITTE, 1975a). WITTE (1975a) vermutet, dass das Sekret beim Absetzen der Spermatophore als Duft- und Markierungsstoff im Umfeld der Spermatophore abgegeben wird. Die Organa membranoidea sind vermutlich homolog zu den hinteren akzessorischen Drüsen der Bdelliden (ALBERTI, 1974, WITTE, 1975a, laterale akzessorische Drüsen sensu ALBERTI & COONS, 1999). EHRNSBERGER (1988) fand auf den Trägerfäden der Spermatophoren einer *Linopodes*-Art Sekretkügelchen, die er als Pheromone deutet (vgl. Abschnitt 4.5.). Die Herkunft dieses Sekretes ist unbekannt. Alternativ zur Vermutung, das Sekret der anterioren akzessorischen Drüse schließe den Genitaltrakt luftdicht nach außen ab, könnte es auch diese Sekretvesikel bilden.

Nur für Erythraeiden (Prostigmata, Parasitengona) beschrieben sind laterale akzessorische Drüsen, die in den Ductus ejaculatorius münden (WITTE, 1975a). Sie produzieren ein Sekret, das bei der Bildung der Spermatophore den Kopf auf den Stiel der Spermatophore klebt. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten weisen keine akzessorischen Organe auf, die den Organa membranoidea oder den lateralen akzessorische Drüsen entsprechen. Zwar ist auch bei *Ameronothrus lineatus* am Genitalatrium ein Epithel zu beobachten, das eventuell eine Drüsenfunktion besitzt (siehe oben); diesem fehlen jedoch mit der Ablösung der Intima und der Einfaltung des Epithels die charakteristischen Merkmale der Organa membranoidea.

Die Rekonstruktion des Grundplans der Actinotrichida und ihrer Subtaxa bezüglich der anterioren akzessorischen Drüse erweist sich als problematisch. Abgesehen hiervon spricht die Merkmalsverteilung gegen den Besitz anderer akzessorischer Drüsen bei der Stammart der Actinotrichida (vgl. Tab. A.1. im Anhang). WITTE (1995) und WITTE & OLOMSKI (1999) nehmen für die Parasitengona den Besitz einer unpaaren, ektodermalen anterioren Drüse, die in den Übergangsbereich von Ductus ejaculatorius und Genitalatrium mündet, als ursprünglich an. Hinweise auf eine mögliche Homologie zwischen dieser Drüse, den anterioren Drüsen von Bimichaeliiden (MÜLLER, 2003), Bdelliden (ALBERTI, 1974) und Rhagidiiden (Eupodoidea; EHRNSBERGER, 1973, 1977) sowie denen der hier untersuchten Arten *Linopodes spec.* und *Tydeus californicus* ergeben sich aus dem Vorhandensein einer

Intima, der Lage, der Mündung in den Übergangsbereich und aus der Produktion eines lipidhaltigen Sekretes. Unterstützt wird dies von den Untersuchungen von MICHAEL (1896), der für die anterioren Drüsen der Bdelliden und Trombidiiden (Prostigmata, Parasitengona) einen ähnlichen Ursprung vermutet. Dies würde dafür sprechen, dass die anteriore akzessorische Drüse bereits an der Basis der Prostigmata vorhanden war. Außerhalb der Prostigmata ist sie bisher nur von der endeostigmaten Milbe *Nanorchestes amphibius* beschrieben worden (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003). Eine Homologie zur unpaaren akzessorischen Drüse der Astigmata (ROHDE & OEMICK, 1967, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992) ist abzulehnen, da diese keine Intima aufweist und weiter proximal in den Ductus ejaculatorius mündet. Hiermit erinnern die Astigmata an die Verhältnisse bei den Anactinotrichida, deren Drüsen auch keine Intima besitzen und ebenfalls in den Ductus ejaculatorius münden (KAISER, 1989, GARCIA-FERNANDEZ ET AL., 1998). Bei den Oribatiden findet sich keine Drüse, für die eine Homologie zur anterioren akzessorischen Drüse angenommen werden kann. Beim Nachweis der Homologie bei Prostigmata und Bimichaeliiden ergäben sich für die Interpretation der Merkmalsverteilung der anterioren Drüse innerhalb der Actinotrichida dieselben Möglichkeiten wie für die Struktur des distalen Genitaltraktes (vgl. Abschnitt 4.3.). In Einklang mit den Stammbaumhypothesen von OCONNOR (1984; vgl. Abb. 1.2.a) und NORTON ET AL. (1993; vgl. Abb. 1.2.b) würde die anteriore Drüse ein Merkmal des Grundplans der Actinotrichida darstellen und nach Abspaltung der Bimichaeliiden bei Oribatiden und Astigmaten wieder reduziert worden sein. Alternativ hierzu wäre der Besitz der anterioren Drüse innerhalb der Actinotrichida der apomorphe Zustand und somit das Auftreten bei Bimichaeliiden und Prostigmata ein Hinweis auf ein Verwandtschaftsverhältnis, wie es unter anderem von GRANDJEAN (1939) und KRANTZ (1978) angenommen wird.

4.5. Spermatophorenbildung

Bei den Actinotrichida findet die Übertragung der Spermatozoen mit Ausnahme weniger Taxa mit Hilfe von Spermatophoren statt (vgl. Tab. A.1. im Anhang). Nach ALBERTI (1991, 1995) ist die indirekte Spermatophorenübertragung ein Merkmal des Grundplans der Actinotrichida. Nur die Astigmata und innerhalb der Prostigmata die Tetranychioidea, Cheyletoidea, Raphignathoidea und Tarsonemoidea (alle

Eleutherengona sensu LINDQUIST, 1976) sowie die Wassermilbengattung *Eylais* (Prostigmata, Parasitengona; BÖTTGER, 1962) übertragen ihre Spermatozoen direkt ohne die Bildung von Spermatophoren (LINDQUIST, 1976, ALBERTI & COONS, 1999).

Zur Spermatophorenbildung von Ameronothriden existieren nur zwei kurze Erwähnungen von LUXTON (1966) und SCHUSTER (1979). LUXTON (1966) stellte bei *Ameronothrus schneideri* (unter dem Synonym *Hygroribates schneideri*) fest, dass diese Art unter Laborbedingungen nur maximal drei Spermatophoren hintereinander absetzt. Ergebnisse aus dem Freiland gibt es hierzu nicht. SCHUSTER (1979), der sich mit der Anpassung von Milben an das Litoral beschäftigte, beobachtete, dass *Ameronothrus*-Arten weder in der Form noch beim Absetzen der Spermatophoren Unterschiede zu terrestrischen Arten aufweisen. Genauere Daten liegen hierzu nicht vor.

Für Oribatiden fehlen Untersuchungen zur Spermatophorenbildung im männlichen Genitaltrakt, histochemische Untersuchungen lassen jedoch eine Beteiligung der Sekrete des Drüsenhodens vermuten (WOODRING, 1970, vgl. Abschnitt 4.2.). SCHLIWA (1965) und WOODRING (1970) vermuten, dass die Spermatophore erst direkt beim Absetzen geformt wird. Traditionell galten die Spermatophoren von Oribatiden als sehr einfach strukturierte Tröpfchenspermatophoren. Ultrastrukturelle Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass diese einen sehr komplexen Feinbau aufweisen (Abb. 4.3.; FERNANDEZ ET AL., 1991, ALBERTI ET AL., 1991). Die Zahl der hieran vermutlich beteiligten Sekrete übersteigt deutlich die Zahl der bisher ultrastrukturell unterscheidbaren Sekrete des Drüsenhodens (WOODRING, 1970). Dies lässt darauf schließen, dass die Sekrete entweder histologisch nicht ausreichend differenziert werden können oder dass zusätzlich zu den Sekreten des Drüsenhodens noch weitere Sekrete an der Bildung der Spermatophore beteiligt sind. Ein möglicher Ort für die Bildung solcher Sekrete könnte das von WOODRING & COOK (1962) und auch in der vorliegenden Arbeit gefundene, drüsig erscheinende Epithel des Genitalatriums sein (vgl. Abschnitt 4.3.). Unklar ist auch, wie die Spermatozoen und die verschiedenen Sekrete voneinander getrennt werden. Die Annahme von SCHLIWA (1965), dass das akzessorische Organ ein Sekret produziert, das die Trennung der einzelnen Bestandteile ermöglicht, muss aufgrund der jetzt vorliegenden Daten abgelehnt werden. WOODRING & COOK (1962) vermuteten, dass

der später von WOODRING (1970) als „bridge“ bezeichnete Sklerit (vgl. Abb. 4.1.) den Einfluss von Sekreten und Spermatozoen in den Ductus ejaculatorius kontrolliert. In diesem Zusammenhang sei auf die in Abschnitt 4.4. angesprochene mögliche Funktion des akzessorischen Organs als Reservoir für Spermatozoen oder ein Sekret des Drüsenhodens hingewiesen. Aufgrund der Lage der „bridge“ am Beginn des Ductus ejaculatorius zwischen den Mündungen des akzessorischen Organs und der Vasa deferentia wäre eine solche Funktion vorstellbar.

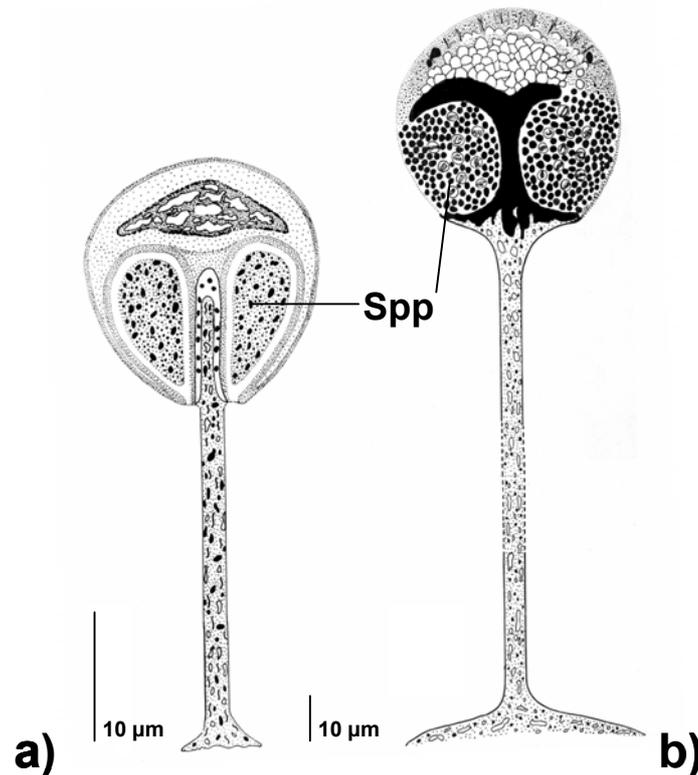


Abb. 4.3.: Schematischer Medianschnitt durch Oribatiden-Spermatophoren: a) *Hermaniella punctata*, b) *Hermannia gibba* (beide Hermannioidea). Beachte den komplexen Bau des Köpfchenabschnittes mit zahlreichen Sekreten und dem ringförmig angeordnetem Spermatozoenpaket (nach FERNANDEZ ET AL., 1991, verändert).

Untersuchungen zur Struktur der Spermatophoren und dem Verhalten beim Absetzen der Gattung *Linopodes* liegen von EHRNSBERGER (1988) an einer nicht determinierten Art vor. Im Gegensatz zu den meisten anderen actinotrichen Milben treten bei der untersuchten *Linopodes*-Art Fadenspermatophoren auf, bei denen das Köpfchen mit den Spermatozoen ungefähr in der Mitte eines horizontal verlaufenden Trägerfadens abgesetzt wird (Abb. 4.4.). Der Trägerfaden, der eine Länge von 2-3 mm und eine Dicke von ca. 0,3-0,4 µm hat, ist in der Mitte etwas verdickt. Das Köpfchen besitzt einen Durchmesser von ca. 12 µm und liegt nicht auf dem

Trägerfaden auf, sondern umschließt diesen. Im Köpfchen fand EHRNSBERGER (1988) ca. 180 Spermatozoen. Sowohl auf dem Faden als auch dort, wo dieser am Substrat befestigt ist, finden sich zahlreiche kleine Kügelchen. EHRNSBERGER vermutet, dass es sich hierbei um Pheromone handelt. Zu Beginn berührt das Männchen mit dem Spermatopositor kurz den Untergrund und bewegt sich dann vorwärts, wobei der Trägerfaden erscheint. Nach ungefähr 1-2 mm wird das Köpfchen abgesetzt und anschließend der Rest des Fadens produziert und am Boden befestigt. Der gesamte Vorgang dauert ca. 1,5 Sekunden. Normalerweise werden von einem Männchen 20-30 Spermatophoren gebildet, die ein verzweigtes Netz bilden. Darauf folgt eine mehrstündige Pause, bis weitere Spermatophoren gebildet werden.

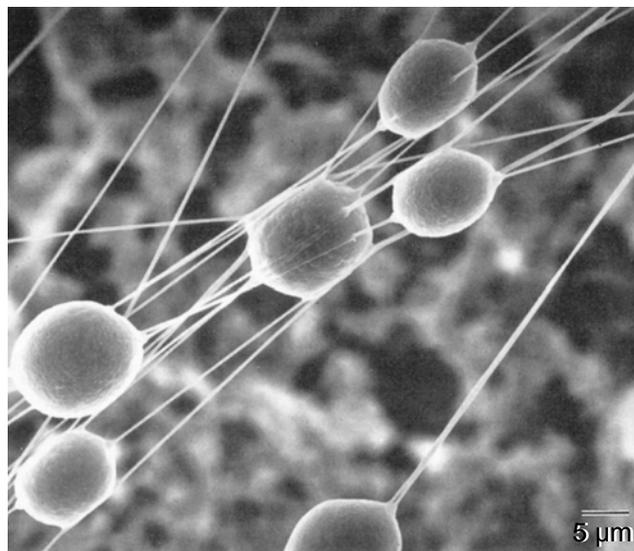


Abb. 4.4.: Fadenspermatophoren von *Linopodes spec.* (nach EHRNSBERGER, 1988)

Bei Tydeiden ist die Bildung von Spermatophoren ebenfalls nachgewiesen (SCHUSTER & SCHUSTER, 1970). Die Männchen setzen innerhalb von 5-10 Sekunden eine gestielte Tröpfchenspermatophore ab. Zunächst wird die Basis der Spermatophore gebildet, dann der Stiel durch Abheben des Körpers ausgeformt und schließlich der Köpfchenabschnitt darauf gesetzt. Es werden meistens mehrere Spermatophoren hintereinander abgesetzt, wobei der Zeitraum zwischen zwei Abgaben maximal 10 Sekunden beträgt.

Detaillierte Ergebnisse zur Bildung der Spermatophoren im männlichen Genitaltrakt gibt es innerhalb der Prostigmata nur von Parasitengona (WITTE, 1975a, 1991, LEIMANN, 1991, WITTE & OLOMSKI, 1999, BÜCKING, 2000) und Bdelliden (ALBERTI,

1974). Bei diesen Taxa ist die Beteiligung von Sekreten des Drüsenhodens an der Spermatophorenbildung nachgewiesen. WITTE & STORCH (1973), WITTE (1975a) und BÜCKING (2000) stellten bei *Parasitengona* fest, dass Stiel und Kopf jeweils von unterschiedlichen Sekreten des Drüsenhodens gebildet werden. Wie bei den Oribatiden weisen die Spermatophoren von Prostigmaten im Feinbau häufig eine komplexere Struktur auf, als ihre geringe Größe und der Bau aus Stiel und Köpfchenabschnitt erwarten lassen (Abb. 4.5.). Innerhalb einiger Gruppen treten am Köpfchen zusätzlich noch flügelartige Strukturen auf (Bdelliden: ALBERTI, 1974, ALBERTI & STORCH, 1976a; Halacariden: PAHNKE, 1974; *Parasitengona*: WITTE, 1991).

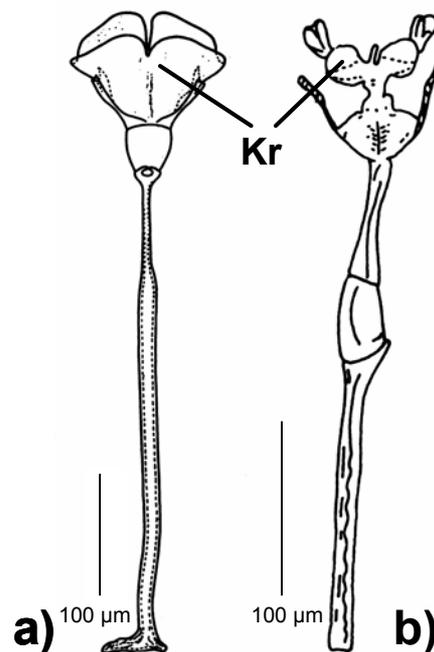


Abb. 4.5.: Spermatophoren von Prostigmaten: a) *Abrolophus passerinii* (*Parasitengona*); b) *Biscirus silvaticus* (*Bdelloidea*). Beachte die kompliziert gebauten Kronenstrukturen der Köpfchenabschnitte bei beiden Spermatophoren (nach: a) WITTE, 1975a; b) ALBERTI, 1974).

WITTE (1975a, 1998) und WITTE & OLOMSKI (1999) haben die wichtigsten Schritte der Spermatophorenbildung bei parasitengonen Milben rekonstruiert. Zunächst gelangt das Gemisch aus Spermatozoen und Sekreten aus dem Lumen des Drüsenhodens in die *Vasa deferentia*. Hier wird ein Teil der Matrixflüssigkeit über das Epithel der *Vasa deferentia* resorbiert (vgl. Abschnitt 4.2.). Dies bewirkt, dass sich die Spermatozoen und Sekrete kurz vor Beginn des *Ductus ejaculatorius* zu größeren Komplexen zusammenlagern. Über reusenartige Strukturen im Bereich der proximalen Kammer des *Ductus ejaculatorius* erfolgt dann die vollständige Trennung

der Spermatozoen und der Sekrete. Das Stielsekret wird zunächst durch eine Weitung der anterioren Kammer, die durch die assoziierte Muskulatur erfolgt, in diese Kammer transportiert, während die Spermatozoen und das Köpfchensekret in der proximalen Kammer verbleiben. Bei der Stielbildung wird die anteriore Kammer durch die Muskulatur kontrahiert, und das Sekret wird über die Genitalöffnung spritzenartig ausgepresst. Durch ein Anheben des Körpers wird der Stiel geformt. Das Köpfchen der Spermatophore mitsamt dem Spermapaket wird in der zentralen Kammer gebildet. Die Kammer dient hierbei als Gussform für den Kopf der Spermatophore, dieser wird somit im distalen Genitaltrakt vorgebildet und erst in seiner endgültigen Form auf den Stiel gesetzt. Durch den Kontakt mit Luftsauerstoff werden die Sulfhydrylgruppen der Sekrete zu Disulfidbindungen umgewandelt, was zu einer Aushärtung der Spermatophore führt. Die vorzeitige Polymerisation wird vermutlich durch das lipidhaltige Sekret der anterioren akzessorischen Drüse verhindert, das den Genitaltrakt luftdicht abschließt (vgl. Abschnitt 4.4.).

Die Spermatophorenbildung bei Bdelliden entspricht in den wesentlichen Schritten der für Parasitengona beschriebenen (ALBERTI, 1974). Das Stielsekret wird vor Bildung des Stiels in die Lamellendrüse transportiert, die vermutlich der anterioren Kammer homolog ist (ALBERTI & COONS, 1999). Der Trennmechanismus, der hierfür verantwortlich ist und der dafür sorgt, dass Spermatozoen und weitere Sekrete im proximalen Ductus ejaculatorius verbleiben, ist jedoch unbekannt. Die Bildung des Stiels erfolgt wie bei den Parasitengona über Kontraktion der Lamellendrüse und Auspressen des Sekretes über die Genitalöffnung. Der Kopf wird in lateralen Falten des Ductus ejaculatorius in zwei Hälften vorgeformt, in die dann die Spermatozoen eingebettet werden. Zum Schluss wird das fertig gebildete Köpfchen auf den Stiel gesetzt.

Auch wenn Untersuchungen zur Spermatophorenbildung bei anderen Prostigmata fehlen, so finden sich bei einigen Taxa eine Reihe struktureller Ähnlichkeiten zu den Verhältnissen bei Parasitengona beziehungsweise Bdelliden, die darauf schließen lassen, dass die Spermatophorenbildung in ähnlicher Weise abläuft. Tab. 4.1. gibt einen Überblick über diese Strukturen. Aufgrund fehlender Daten muss *Tydeus californicus* aus dieser Betrachtung ausgeschlossen werden. Es zeigt sich, dass sowohl *Linopodes* spec. als auch *Nanorchestes amphibius* (Endeostigmata,

Bimichaeliida; MÜLLER, 2000, 2003) sehr große Übereinstimmungen mit den Parasitengona und Bdelliden aufweisen. Bei *Linopodes spec.* ist zusätzlich, wie für Parasitengona beschrieben (WITTE, 1975a), zu beobachten, dass die Sekrete im Übergangsbereich zwischen Vasa deferentia und Ductus ejaculatorius größere, einheitlichere Kompartimente bilden. Dies spricht dafür, dass die Bildung der Spermatophore zumindest bei diesen beiden Taxa in ähnlicher Weise stattfindet. Die Bildung von Fadenspermatophoren bei der Gattung *Linopodes* bedingt allerdings eine Abwandlung dieses Ablaufes. Auf der Grundlage der vorliegenden anatomischen Daten, den Beobachtungen von EHRNSBERGER (1988) und im Vergleich mit den Angaben von WITTE (1975a, 1998) und WITTE & OLOMSKI (1999) ist folgender Bildungsmodus vorstellbar: Das Gemisch aus Sekreten und Spermatozoen gelangt vom Lumen des Drüsenhodens über die paarigen Vasa deferentia in den unpaaren Bulbus. Über das Bulbusepithel, das eine große Menge an Mitochondrien und ein basales Labyrinth besitzt, wird ein Teil der Flüssigkeit aus dem Gemisch resorbiert, erkennbar an den zu beobachtenden Strukturänderungen der Sekretvesikel. Eventuell bereits durch diese Veränderungen kommt es am Übergang zum Ductus ejaculatorius zur Bildung größerer Sekretkompartimente. Durch reusenartige Strukturen der Kutikula im Ductus ejaculatorius findet eine Sortierung der Sekrete und der Spermatozoen statt, so dass nur das Fadensekret in die anteriore Kammer gelangt. Von hier aus gelangt beim Absetzen der Spermatophore durch Kontraktion der umliegenden Muskulatur ein Teil des Sekretes über die Genitalöffnung nach außen. Dadurch wird die erste Hälfte des Trägerfadens gebildet. Dann erfolgt das Absetzen des Köpfchenabschnittes auf den Faden. Als mögliche Gussformen kommen die proximale oder die zentrale Kammer in Frage. Abschließend wird die zweite Hälfte des Trägerfadens gebildet. Die Regulierung der Abgabe aus dem zentralen Abschnitt beziehungsweise der anterioren Kammer könnte über die lateralen zungenartigen Sklerite erfolgen, die zwischen diesen Bereichen liegen. Das Sekret der anterioren akzessorischen Drüse dient dabei, wie in Abschnitt 4.4. beschrieben, dem luftdichten Abschluss des Genitaltraktes oder bildet die von EHRNSBERGER (1988) beobachteten Sekretkügelchen auf den Trägerfäden.

Tab. 4.1.: Auftreten von Strukturen im männlichen Genitaltrakt bei endeostigmaten und prostigmaten Milben, die auf einen Bildungsmodus der Spermatophoren hindeuten, wie er für Parasitengona von WITTE (1975a, 1998) und WITTE & OLOMSKI (1999) beschrieben wird.

Taxon Strukturen	Endeostigmata <i>Bimichieliida</i>	Prostig. <i>Bdelloidea</i>	Prostig. <i>Halacaroidea</i>	Prostig. <i>Eupodoidea</i>	Prostig. <i>Eriophyoidea</i>	Prostig. <i>Parasitengona</i>
Sekrete und Spermatozoen als Gemisch in die Vasa deferentia	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Hinweise auf Resorption in den Vasa deferentia (Mikrovilli, basales Labyrinth, Modifikation der Sekrete)	Ja	Nein	Ja	Ja	Nein	Ja
Reusenartige Strukturen im Ductus ejaculatorius	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Aufteilung des distalen Ductus ejaculatorius in zentrale, proximale und anteriore Kammer	Ja	Ja	Nein	Ja	Nein	Ja
Zentraler Abschnitt des Ductus ejaculatorius als Gussform für Kopf der Spermatophore	?	Ja	Ja	?	Nein	Ja
Mündung der anterioren Kammer nahe der primären Geschlechtsöffnung	Ja	Ja	-	Ja	-	Ja
Anteriore Kammer von Muskulatur umgeben, die bei einer Kontraktion zum Zusammenpressen der Kammer führt	Ja	Ja	-	Ja	-	Ja
Anteriore akzessorische Drüse mit lipidhaltigem Sekret	Ja	Ja	Nein	Ja	Nein	Ja
Quellen	MÜLLER, 2000, 2003	ALBERTI, 1974	PAHNKE, 1974; HAGENS, 2002	Vorliegende Arbeit	ALBERTI & NUZZACI, 1996	WITTE, 1975a; WITTE & OLOMSKI, 1999

Bei Eriophyiden (NUZZACI & ALBERTI, 1996) und Halacariden (PAHNKE, 1974, HAGENS, 2002) finden sich sowohl bei der Gliederung des Ductus ejaculatorius als auch beim Fehlen einer anterioren akzessorischen Drüse Verhältnisse, die von denen der Parasitengona (WITTE, 1975a, 1998, WITTE & OLOMSKI, 1999) abweichen (vgl. Tab. 4.1.). Der kurze, ungegliederte Ductus ejaculatorius sowie der Beginn der Spermatophorenbildung im Vas deferens bei Eriophyiden (NUZZACI &

ALBERTI, 1996) zeigen, dass der Bildungsmodus dieses Taxons nicht dem von Parasitengona und Bdelliden entsprechen kann. Gelten die Hypothesen von WITTE (1975a, 1995) und WITTE & OLOMSKI (1999) zur Aushärtung der Sekrete bei Kontakt mit Luftsauerstoff auch für Eriophyiden, so würde aufgrund des Fehlens der akzessorischen Drüse die dauernde Gefahr einer frühzeitigen Polymerisation der Sekrete im Ductus ejaculatorius bestehen. Der Genitaltrakt muss somit entweder anders vor Luftsauerstoff geschützt werden, oder die Polymerisation der Sekrete erfolgt auf andere Weise. Entsprechendes gilt auch für Halacariden, denen nach PAHNKE (1974) und HAGENS (2002) ebenfalls die anteriore Drüse fehlt. Die Lagebeziehung der einzelnen Kammern untereinander weicht bei Halacariden außerdem von den Verhältnissen bei Parasitengona ab (vgl. Abschnitt 4.3.). Die Funktion der einzelnen Kammern bei der Spermatophorenbildung ist nicht geklärt. HAGENS (2002) vermutet, dass in der Mündungskammer die Trennung der Sekrete und Spermatozoen stattfindet, da in diesem Abschnitt reusenartige Strukturen zu beobachten sind. PAHNKE (1974) und HAGENS (2002) erwähnen außerdem, dass der zentrale Abschnitt des Ductus ejaculatorius wie bei den Parasitengona und den Bdelliden eine Gussform für den Köpfchenabschnitt der Spermatophore darstellt. Es ist somit zu vermuten, dass bei Halacariden die Trennung der Sekrete und Spermatozoen sowie die Bildung des Köpfchenabschnittes in der als Gussform dienenden zentralen Kammer in ähnlicher Weise wie bei Parasitengona erfolgen.

ALBERTI ET AL. (1991, 2000) und ALBERTI & COONS (1999) zählen eine Reihe möglicher Funktionen auf, die von einzelnen Bestandteilen der Spermatophoren erfüllt werden:

- Schutz der Spermatozoen vor Verletzung, Austrocknung, Mikroorganismen usw.
- Schutz vor Auflösung des Spermatröpfchens (bei aquatischen Milben)
- Attraktion von Weibchen durch Pheromone
- Verhinderung von weiterer Befruchtung durch „Verstopfen“ des weiblichen Genitaltraktes
- Erleichterung der Aufnahme der Spermatophore durch „Klebesubstanzen“
- Immobilisierung der Spermatozoen (vgl. Abschnitt 4.6.2.).

WITALINSKI ET AL. (1990) beobachteten bei astigmaten Milben, dass die mit den Spermatozoen übertragenen Sekrete erst im Receptaculum seminis des Weibchens eine Hülle um die Spermatozoen bilden. Sie schlossen daraus, dass die Sekrete einen Schutz gegen Substanzen des weiblichen Genitaltraktes darstellen oder bei der Kapazitation der Spermatozoen von Bedeutung sind. Von Anactinotrichida ist bekannt, dass die Spermatophoren im Weibchen noch über mehrere Stunden intakt bleiben, was beide Vermutungen unterstützen würde (ALBERTI ET AL., 2000).

Nach ALBERTI (1991, 1995) ist die indirekte Spermatophorenübertragung ein Grundplanmerkmal der Actinotrichida. Ob diese Hypothese zutrifft und die Spermatophorenbildung bei Oribatiden und Prostigmaten homolog ist, kann mit dem jetzigen Kenntnisstand nicht geklärt werden. Von zu vielen Gruppen sind hierfür der genaue Bildungsmodus und die Funktion des distalen Genitaltraktes noch nicht bekannt. Dies gilt insbesondere für die Oribatiden, von denen keine Daten zur Bildung vorliegen. WITTE & DÖRING (1999) stellten fest, dass bei einer Reihe von Arthropodentaxa die abgegebenen Tröpfchenspermatophoren aufgrund kanalisierter Evolution und organischer Zwänge große Ähnlichkeiten aufweisen. Folgende Merkmale sind bei fast allen Gruppen, die miniaturisierte Spermatophoren absetzen, zu finden:

- Eine Trägerstruktur in Form eines Stiels oder Fadens
- Ein stark verkleinerter, visköser Kopfabschnitt
- Die Aufrechterhaltung einer stabilen Wasserbilanz und ein osmotischer Schutz der Spermatozoen
- Unkapazitierte beziehungsweise immobilisierte Spermatozoen (vgl. Abschnitt 4.6.2.)
- Langlebige Spermatophoren.

Die Arbeit von WITTE & DÖRING (1999) zeigt, dass die Bildung von Tröpfchenspermatophoren eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit besitzt. Ähnlichkeiten in der Struktur der Spermatophoren lassen somit keinen Schluss auf eine homologe Bildung zu. Einziger Hinweis auf eine mögliche Homologie der Spermatophorenbildung bei Oribatiden und Prostigmaten ist die Tatsache, dass bei allen bisher untersuchten actinotrichen Milben die Sekrete des Drüsenhodens an der Spermatophorenbildung beteiligt sind. Ansonsten ergeben sich aus der Struktur des

distalen Genitaltraktes keine Indizien, die für eine homologe Spermatophorenbildung bei Oribatiden und Prostigmaten sprechen. Die großen strukturellen Ähnlichkeiten im Bau des distalen Genitaltraktes bei einer Reihe von Vertretern der Prostigmata lassen hingegen für dieses Taxon einen homologen Bildungsmodus wahrscheinlich erscheinen. Dies unterstützt die Vermutung von WITTE (1991), der für die Stammart der Prostigmata eine gestielte Tröpfchenspermatophore annimmt. Die Bildung von Fadenspermatophoren, wie sie von EHRNSBERGER (1988) bei einer *Linopodes*-Art beschrieben wurde, ist ansonsten nur noch von Rhagidiiden bekannt (EHRNSBERGER, 1977), die wie die Gattung *Linopodes* zu den Eupodoidea gehören (KRANTZ, 1978). Auch die Bildung, die Dauer des Absetzens und die Zahl nacheinander abgesetzter Spermatophoren entsprechen den Ergebnissen bei der von EHRNSBERGER (1988) untersuchten *Linopodes*-Art, was insgesamt für eine hohe Homologie-Wahrscheinlichkeit spricht. Über die zwei weiteren, nach KRANTZ (1978) zu den Eupodoidea zu zählenden Familien Penthalodidae und Penthaleidae ist diesbezüglich nichts bekannt. Da die Bildung von gestielten Tröpfchenspermatophoren für die Prostigmata als ursprünglich gilt (WITTE, 1991), stellen die Fadenspermatophoren den apomorphen Merkmalszustand dar. Somit kann dieses Merkmal, abhängig von den noch zu klärenden Verhältnissen bei Penthalodiden und Penthaleiden, entweder als Autapomorphie für die Eupodoidea oder eines Subtaxons inklusive Rhagidiiden und Eupodiden gewertet werden.

4.6. Spermatologie

4.6.1. Vergleichende Anatomie

Vor allem durch eine Reihe an Arbeiten von ALBERTI (1980a, b, 1984, 1991, 1995, 2000) liegt eine große Datenmenge über die Spermatogenese von Arachniden und insbesondere Acari vor. Befunde aus diesem Bereich haben zur Klärung phylogenetischer Fragen innerhalb der Arachnida und Anactinotrichida beigetragen (WEYGOLDT & PAULUS, 1979a, b, ALBERTI, 1984, 1991, 1995). Der vakuolierte Spermatozoentyp, der mit Ausnahme einiger als abgeleitet geltender Gamasida bei allen untersuchten Anactinotrichida vorkommt, ist die überzeugendste Apomorphie für dieses Taxon (ALBERTI, 1980a, 2000, 2002, LINDQUIST, 1984, ALBERTI & KLOMPEN, 2002). Für die Actinotrichida ergibt sich jedoch ein deutlich heterogeneres Bild.

Außer der geringen Größe und einem in den meisten Fällen einfachen Bau weisen die Spermatozoen der Actinotrichida wenige Gemeinsamkeiten auf. Die große Variabilität in der Form der Spermatozoen und das Auftreten einer Reihe von Reduktionsmerkmalen verhindern darüber hinaus bislang die Verwendung der vorliegenden Daten für phylogenetische Fragestellungen (ALBERTI, 1980b, 1984, 1991, 2000).

Im Keimlager der untersuchten Arten konnten alle Stadien von Spermatogonien bis hin zu abgabebereiten Spermatozoen beobachtet werden. Dies bedeutet, dass im adulten Tier alle Stadien der Spermatogenese sukzessiv durchlaufen werden. Dies deckt sich mit den Ergebnissen anderer Autoren (ALBERTI & STORCH, 1976a, b, ALBERTI, 1980b, WAITZBAUER, 1983, MÜLLER, 2003). WITTE (1975a) erwähnt für Erythraeiden, dass im adulten Männchen keine Vermehrungsteilungen der Spermatogonien mehr stattfinden. Da bei den vorliegenden Arten, wie auch bei der endeostigmaten Milbe *Nanorchestes amphibius* (Bimichaeliida; MÜLLER, 2003), häufig Spermatogonien gefunden wurden, die einzeln von den somatischen Zellen umschlossen werden, ist bei diesen Arten davon auszugehen, dass auch noch in den Adulti die ersten Vermehrungsteilungen stattfinden.

Die Tatsache, dass in keinem Präparat Gameten zu finden sind, die während eines Teilungsstadiums fixiert wurden, lässt darauf schließen, dass die Teilungen sehr schnell ablaufen. Auffällig ist weiterhin das häufige Auftreten von Zellbrücken zwischen den Keimzellen, was auch von anderen Arten beschrieben ist (ALBERTI, 1980b, MÜLLER, 2003). Nach ALBERTI & COONS (1999) haben diese Zellverbindungen, die auf unvollständige Zellteilungen zurückzuführen sind, vermutlich die Aufgabe, die Entwicklung der Gameten zu synchronisieren.

Während die Spermatozoen der Anactinotrichida im kapazitierten Zustand Größen von bis zu 1000 μm erreichen können (FELDMAN-MUHSAM & FILSHIE, 1979), weisen die Spermatozoen actinotricher Milben Größen auf, die meist deutlich unter 10 μm liegen (u.a. ALBERTI, 1980b, 1984, KÜMMEL, 1982, FERNANDEZ ET AL., 1991). Eine mögliche Autapomorphie in der Spermatogenese der Actinotrichida ist die Auflösung der Kernhülle (LINDQUIST, 1984). Das Chromatin liegt in Form eines membranlosen Chromatinkörpers vor (ALBERTI, 1980b). Die Spermatozoen der Gattung *Cyta* aus der

Familie der Bdelliden stellen nach ALBERTI (1984) für alle Actinotrichida oder zumindest für die Prostigmata den ursprünglichsten Typ dar. Die ovalen Spermatozoen besitzen einen Akrosomkomplex mit einer großen, linsenförmigen Vakuole und einem Akrosomfilament. Das Filament steht dabei in besonderem Kontakt mit dem Chromatinkörper. Es durchstößt ihn und ist spiralg um ihn herum gewunden. Mitochondrien sind ringförmig um den Chromatinkörper herum angeordnet. Außerdem lassen sich Einfaltungen der Zellmembran beobachten. Von diesem Grundtyp sind nach ALBERTI (1984) die Spermatozoen der meisten anderen untersuchten Prostigmata trotz ihrer unterschiedlichen Struktur ableitbar. Lediglich die Spermatozoen der Ereyetidae, Labidostommatidae (beide Prostigmata, Eupodina), Nanorchestidae (Endeostigmata, Bimichaeliida) und der Eupodidae, zu denen *Linopodes* gehört, seien aufgrund zu starker struktureller Unterschiede nicht einzuordnen.

Durch *Ameronothrus lineatus* liegen erstmals Ergebnisse zur Spermatologie einer Milbe aus der Familie der Ameronothriden vor. Im Vergleich dieser Ergebnisse mit Untersuchungen anderer Oribatidentaxa zeigt sich, dass große Übereinstimmungen im Bau der Spermatozoen bestehen. Die Spermatozoen der Oribatiden besitzen weder Kernhülle noch Akrosomalkomplex und sind wie bei *Ameronothrus lineatus* zumeist kugelförmig bis oval (ALBERTI, 1980b, ALBERTI & COONS, 1999). Ausnahmen stellen die Liacaridae (Circumdehiscentiae), die lang gestreckte Spermatozoen besitzen (WITALINSKI, 1982b, ALBERTI ET AL., 1991), und die Cepheidae (Circumdehiscentiae) dar. Bei letzteren treten nach WARREN (1947) drei verschiedene Spermatozoentypen auf, von denen vermutlich jedoch nur die kleinsten, kugeligen Formen auf das Weibchen übertragen werden. Über die Funktion der anderen beiden Typen ist nichts bekannt.

Auffällig ist das Auftreten von zwei unterschiedlichen Kernderivaten in den Spermatozoen von *Ameronothrus lineatus*, die in dieser Form für keine andere Oribatide beschrieben ist. Für „höhere“ Oribatiden sind allerdings sog. „dense“ oder „bowl bodies“ charakteristisch (FERNANDEZ ET AL., 1991). ALBERTI (1980b) beschrieb für zwei Arten der Brachypylyna (vgl. Abb. 1.3.) das Vorhandensein so genannter „Dunkler Körper“ in den Spermatozoen. Hierbei handelt es sich um elektronendichte Strukturen, die im Laufe der Spermatogenese auftreten. Sie erreichen oft die Größe

des Chromatinkörpers und liegen meist in Einzahl vor, bei einigen Gruppen sind sie jedoch unterteilt. Die Funktion und genaue Entstehung sind unklar; bei *Damaeus onustus* (Circumdehiscentiae) sind nach ALBERTI (1980b) sowohl Bestandteile des Cytoplasmas als auch des Kerns enthalten. Das Chromatin teilt sich im Laufe der Spermatogenese in einen amorphen und einen fibrillären Anteil. Während die fibrilläre Komponente in den Chromatinkörper übergeht, ist der amorphe Anteil ein Bestandteil des „Dunklen Körpers“. FERNANDEZ ET AL. (1991) und ALBERTI ET AL. (1991) wiesen die inzwischen als „bowl bodies“ bezeichneten Strukturen bei weiteren Vertretern der Hermannioidea und Circumdehiscentiae, beides „höher“ abgeleitete Oribatidentaxa (Vgl. Abb. 1.3.), nach. Für die Art *Ameronothrus lineatus*, die zu den Circumdehiscentiae zählt (u.a. BALOGH, 1972, EVANS 1992), konnten „bowl bodies“ nicht einwandfrei nachgewiesen werden. Die Tatsache, dass eine Zweiteilung des Chromatinkörpers, wie sie bei *Ameronothrus lineatus* vorkommt, bei keiner anderen Oribatide auftritt sowie die Beobachtung von ALBERTI (1980b), dass bei *Damaeus onustus* Karyoplasmaanteile in den „bowl body“ inkorporiert werden, können jedoch als Hinweise dafür gesehen werden, dass es sich bei einem der beiden beschriebenen Abschnitte des Chromatinkörpers bei *Ameronothrus lineatus* um einen „bowl body“ handelt. Allen bisher untersuchten Phthiracariden, die als eine früh abgespaltene Gruppe der Oribatida gelten (KRANTZ, 1978, HAUMANN, 1991, EVANS, 1992; vgl. Abb. 1.3.), fehlen entsprechende Strukturen in den Spermatozoen. Aufgrund dieser Merkmalsverteilung diskutieren ALBERTI (1991) und ALBERTI ET AL. (1991) den Besitz von „bowl bodies“ als Synapomorphie für die Taxa Hermannioidea und Circumdehiscentiae. Das Auftreten dieses Merkmals bei *Ameronothrus lineatus* würde diese Hypothese unterstützen. Hierfür sind allerdings weitere Untersuchungen zur Entstehung der „bowl bodies“ erforderlich, da das alleinige Auftreten elektronendichter Strukturen in den Spermatozoen keine Aussagen über deren Homologie zulässt. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, dass auch außerhalb der Oribatiden bei *Labidostomma denticulata* (Prostigmata, Eupodina) eine solche Trennung des Chromatins in einen amorphen und einen fibrillären Anteil und eine Beteiligung des Chromatinkörpers an der Bildung des „Dunklen Körpers“ auftritt (ALBERTI, 1980b).

Auch die bei *Ameronothrus lineatus* zu beobachtende Struktur der Mitochondrien, im Besonderen die deutliche Größenabnahme und der Verlust von Cristastrukturen, und

ihr enger Kontakt mit dem Chromatinkörper entsprechen den Verhältnissen bei Spermatozoen anderer Oribatiden. Mitochondrien sind bei allen untersuchten Oribatidenspermatozoen zu finden (ALBERTI, 1980b, WAITZBAUER, 1983, KÜMMEL & DOBNER, 1986, ALBERTI ET AL., 1991, FERNANDEZ ET AL., 1991). Mit Ausnahme weniger Arten sind sie wie bei *Ameronothrus lineatus* in den Chromatinkörper eingebettet oder stehen in engem Kontakt mit ihm. Außerdem sind sie häufig ebenfalls strukturell stark verändert, so dass sie nur aufgrund der Spermatogenese als Mitochondrien nachweisbar sind. Sie sind deutlich kleiner als in den frühen Spermatogenesestadien und besitzen keinerlei Cristastrukturen. Modifizierte Mitochondrien, die in den Chromatinkörper inkorporiert werden, treten allerdings auch außerhalb der Oribatiden bei der Gattung *Linopodes* auf (ALBERTI, 1980b).

Weniger einheitlich innerhalb der Oribatida ist das auf einen Zellpol begrenzte Auftreten von mikrovilliartigen Fortsätzen in den Spermatozoen. Während sie beim überwiegenden Teil der untersuchten Arten zu finden sind (ALBERTI ET AL., 1991), fehlen sie bei *Hermannia gibba* (Hermannioidea; WAITZBAUER, 1983), innerhalb der Belboidea bei *Damaeus onustus* (Circumdehiscentiae; ALBERTI, 1980b), bei den Liacaroidea (Circumdehiscentiae; WITALINSKI, 1982b, ALBERTI ET AL., 1991) und bei Vertretern der Oribatelloidea (Circumdehiscentiae; KÜMMEL & DOBNER, 1986, ALBERTI ET AL., 1991). Auch die Spermatozoen von *Ameronothrus lineatus* weisen keine mikrovilliartigen Strukturen auf. Außerhalb der Oribatida finden sich Spermatozoen mit einem auf einen Teil der Zelle begrenzten Mikrovillibesatz nur bei *Speleorchestes poduroides* (ALBERTI, 1980b), einem Vertreter der Nanorchestidae (Endeostigmata, Bimichaeliida). Die Nanorchestidae sind nach OCONNOR (1984; vgl. 1.2.a) und NORTON ET AL. (1993; vgl. 1.2.b) eine der endeostigmaten Familien, die zu den Sarcoptiformes zu rechnen sind und somit den Oribatiden und Astigmaten nahe stehen. Von Spermatozoen prostigmater oder astigmater Milben sind keine mikrovilliartigen Fortsätze bekannt (ALBERTI, 1980b, ALBERTI & COONS, 1999). Das Vorhandensein von Mikrovilli an nur einem Zellpol bei Spermatozoen von Oribatiden und *Speleorchestes poduroides* könnte als Apomorphie gedeutet werden, die die Sarcoptiformes sensu OCONNOR (1984) untermauern. Hierfür wären jedoch neben der noch ungeklärten Homologie zwei Punkte anzunehmen. Zum einen müsste das Merkmal eine evolutive Neuerung sein, die nicht bereits zum Grundplan der Actinotrichida gehört. Anderenfalls könnte das Fehlen dieses Merkmals bei den

Prostigmata als Autapomorphie dieses Taxons gedeutet werden. Die innerhalb der Anactinotrichida als ursprünglich anzusehenden Vakuolen-Spermatozoen weisen keine Mikrovilli auf (ALBERTI, 1980a). Sie unterscheiden sich jedoch wie erwähnt deutlich von denen der actinotrichen Milben, was die Nutzung als Außengruppe zur Rekonstruktion des ursprünglichen Merkmalszustandes der Actinotrichida erschwert. Zum anderen besitzt ein anderer Vertreter der Nanorchestidae, *Nanorchestes amphibius*, keine Mikrovilli (MÜLLER, 2003). Zur Phylogenie der Nanorchestidae liegen keine Daten vor, so dass die Einordnung von *Nanorchestes* und *Speleorchestes* in die Nanorchestidae nach GRANDJEAN (1937) nicht überprüft werden kann. Die Ergebnisse zur Spermatozoenmorphologie von *Nanorchestes amphibius* und *Speleorchestes poduroides* geben aufgrund der großen Unterschiede keine Hinweise auf eine nahe Verwandtschaft der beiden Taxa. Untersuchungen von ALBERTI & STORCH (1976a) an verschiedenen Bdelliden zeigen jedoch, dass auch hier auf Gattungsebene deutliche Variationen in der Struktur der Spermatozoen zu finden sind. Nur aufgrund der unterschiedlichen Spermatozoen sind somit eine nahe Verwandtschaft von *Nanorchestes* und *Speleorchestes* und die Einordnung in die Nanorchestidae nicht auszuschließen. Bei der Annahme, das Auftreten von Mikrovilli an einem Zellpol der Spermatozoen wäre ein gemeinsam abgeleitetes Merkmal für Oribatiden und Nanorchestiden beziehungsweise Bimichaelliiden, müsste dieses Merkmal mindestens bei *Nanorchestes amphibius*, den oben erwähnten Oribatidentaxa und den Astigmata wieder reduziert worden sein. Über die Spermatozoen von Vertretern der anderen endeostigmaten Taxa, die nach OCONNOR (1984) zu den Sarcoptiformes zählen, ist nichts bekannt. Beim jetzigen Kenntnisstand ist deshalb davon abzusehen, dieses Merkmal als Apomorphie für Oribatiden und Bimichaelliiden zur Unterstützung der Stammbaumhypothesen von OCONNOR (1984) und NORTON ET AL. (1993) heranzuziehen.

Ein Merkmal, das beide bisher untersuchten Vertreter der Bimichaelliiden und Oribatiden gemeinsam haben, ist der fehlende Akrosomkomplex (MÜLLER, 2003). Die Einstufung dieses Merkmals als Apomorphie, die die Stammbaumhypothesen von OCONNOR (1984) und NORTON ET AL. (1993) unterstützt, ist allerdings fraglich, da auch in diesem Punkt über andere Endeostigmata-Taxa nichts bekannt ist. Außerdem besitzen innerhalb der Prostigmata die Labidostommatidae (Eupodina), Tetranychidae (Eleutherengona), Tydeiden und Eupodidae, zu denen *Linopodes*

gehört, ebenfalls kein Akrosom (ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI, 1980b), was auf eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit für dieses Merkmal schließen lässt. Für die Unterstützung der Verwandtschaftsbeziehungen nach OCONNOR (1984) und NORTON ET AL. (1993) ist auch dieses Reduktionsmerkmal somit nicht ausreichend.

Die Spermatologie gibt keinerlei Hinweise auf die Einordnung der Astigmata in das phylogenetische System der Actinotrichida. Die Astigmata, die nach OCONNOR (1984), NORTON ET AL., (1993) und NORTON (1998) mit den paraphyletischen Oribatida das Taxon der „Higher Sarcoptiformes“ darstellen (vgl. Abb. 1.2., 1.3.), weisen eine große Homogenität in der Struktur ihrer Spermatozoen auf (ALBERTI, 1980b, WITALINSKI, 1988). Durch das Fehlen einer Kernhülle und eines Akrosomkomplexes und der Modifikation der Mitochondrien treten Gemeinsamkeiten mit allen anderen Actinotrichida beziehungsweise den Oribatida auf, ansonsten unterscheiden sie sich aber auch in der Spermatogenese und ihren Spermatozoen deutlich von anderen actinotrichen Milben. Charakteristisch sind eine unregelmäßige Zellform, fadenförmig vorliegendes Chromatin und das Auftreten elektronendichter Lamellen (WITALINSKI, 1988). ALBERTI (1980b) weist auf einige Gemeinsamkeiten in der Spermatogenese von *Acarus siro* (Astigmata) und *Speleorchestes poduroides* (Endeostigmata, Bimichaeliida) hin, die nach seiner Meinung abgeleitete Merkmale darstellen. Bei beiden Arten treten zum Zeitpunkt der Auflösung der Kernhülle dunkle Bänder an der Kernperipherie auf. Außerdem verringert sich im Laufe der Spermatogenese nur bei diesen Taxa der Anteil an Heterochromatin. Schließlich ähneln sie sich noch in der Beteiligung von Vesikeln bei der Bildung der Zelloberfläche. Bei *Nanorchestes amphibius*, der einzigen weiteren, bezüglich ihrer Spermatogenese untersuchten endeostigmaten Milbe, treten die genannten Merkmale jedoch nicht auf (MÜLLER, 2003). Es ist somit fraglich, ob die Befunde bei *Speleorchestes poduroides* für andere Nanorchestidae oder gar für andere Endeostigmata als exemplarisch gelten und sie als Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft zwischen den genannten Taxa dienen können. Dies gilt insbesondere, da die Endeostigmata nach OCONNOR (1984) und NORTON ET AL. (1993) keine monophyletische Gruppe darstellen.

Die Ergebnisse zur Spermatogenese bei *Linopodes spec.* entsprechen überwiegend den Befunden von ALBERTI (1980b) für *Linopodes motatorius*. Unterschiede bestehen

lediglich im Auftreten heller Vesikel an den schmalen Seiten der Spermatozoen bei der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Art, die ALBERTI für *Linopodes motatorius* nicht erwähnt. Die von ALBERTI (1980b) beschriebenen Merkmale – peripher beginnende Kernkondensation mit streifenförmigem Chromatin, Form des Chromatinkörpers, Fehlen eines Akrosomkomplexes, Spermatozoenform – konnten auch in der vorliegenden Arbeit beobachtet werden. Durch den Vergleich mit den Befunden von ALBERTI (1980b) lassen sich die zentral liegenden ovalen Körper, die den Chromatinkörper einbuchten, als modifizierte Mitochondrien identifizieren.

Ergebnisse zur Spermatogenese von Tydeoidea sind bisher nur durch die Arbeit von ALBERTI (1984) bekannt. ALBERTI erwähnt Gemeinsamkeiten in der Spermatogenese und den Spermatozoen zwischen *Linopodes* und Ereyneiden, einem Subtaxon der Tydeoidea (KRANTZ, 1978, ANDRÉ, 2000), die einen abgeleiteten Zustand innerhalb der Actinotrichida darstellen sollen. Diese Befunde werden von den Untersuchungen an *Tydeus californicus* unterstützt. Die Spermatozoen dieses Taxons weisen in ihrer Form, der Bildung, der Lage und der Form des Chromatinkörpers und im Fehlen des Akrosomkomplexes große Ähnlichkeiten mit denen der Gattung *Linopodes* auf. Von den meisten Autoren wird eine nahe Verwandtschaft von Eupodoidea und Tydeoidea angenommen (KRANTZ, 1978, NORTON ET AL., 1993, LINDQUIST 1996, vgl. Abb. 1.4.). Die Ergebnisse von ALBERTI (1984) und der vorliegenden Arbeit unterstützen diese Hypothese. Nicht unterstützt wird hingegen eine nahe Verwandtschaft der Tydeoidea mit den Eriophyoidea, wie sie LINDQUIST (1996) postuliert. Historisch wird eine nahe Verwandtschaft der Eriophyiden zu den Tetranychiden (Eleutherengona) vermutet (KRANTZ, 1978). Die Spermatologie gibt für die Klärung dieses Problems jedoch keine Hinweise, da die Spermatozoen von Eriophyiden weder denen der Gattungen *Tydeus* und *Linopodes* noch denen von Tetranychiden ähneln (ALBERTI & NUZZACI, 1996). So besitzen sie im Gegensatz zu den anderen Taxa vermutlich einen Akrosomkomplex (NUZZACI & SOLINAS, 1984). Hinzu kommt, dass bisher nur wenige Arten untersucht sind, diese jedoch deutliche Variationen aufweisen und so die Rekonstruktion eines Grundtypus für die Eriophyiden bisher nicht möglich ist (ALBERTI & NUZZACI, 1996).

Die vorliegenden Daten (vgl. Tab. A.1. im Anhang) lassen vermuten, dass die Stammart der Actinotrichida kleine, geißellose Spermatozoen besessen hat. Das

Chromatin lag in Form eines membranlosen Körpers vor. Ein Akrosomkomplex mit Filament und Vakuole sowie Mitochondrien waren vermutlich vorhanden, wurden aber jeweils mehrfach innerhalb der Actinotrichida reduziert. Zum Grundplan gehörte vermutlich außerdem eine besondere Lagebeziehung von Akrosomfilament und Chromatinkörper, bei der das Filament den Körper durchstößt und spiralg um ihn herum gewickelt ist. Bei den Oribatiden prägte sich ein überwiegend einheitlicher Bau der Spermatozoen aus, der sich erst an der Basis der Astigmata deutlich abwandelte. Innerhalb der Prostigmata bildeten sich eine Vielzahl unterschiedlich strukturierter Spermatozoen aus.

4.6.2. Funktionelle Aspekte

Trotz der zu beobachtenden Diversität ist die Spermatozoenmorphologie aufgrund der wichtigen funktionellen Bedeutung durch einige Faktoren begrenzt (ALBERTI, 1991). Offensichtlich müssen sie als Träger der genetischen Erbinformation des Männchens zumindest DNA enthalten. Weiterhin müssen sie an die Art der Übertragung und an die anatomischen und physiologischen Verhältnisse des weiblichen Genitaltraktes angepasst und in der Lage sein, die enthaltene Erbinformation in die weiblichen Keimzellen einzubringen. Aus Gesagtem wird deutlich, dass ohne Kenntnisse über den weiblichen Genitaltrakt und die Vorgänge bei der Befruchtung Aussagen über funktionelle Gesichtspunkte der Spermatozoenmorphologie schwer sind. Hierüber ist das Wissen jedoch vor allem für Actinotrichida noch sehr lückenhaft.

Ab dem Zeitpunkt des Übertritts aus den Cysten der somatischen Zellen in das Lumen des Drüsenhodens ist – mit Ausnahme der Sekrethülle – bei den untersuchten Arten keine weitere Modifikation der Spermatozoen zu beobachten. Diese Ergebnisse decken sich mit den Beobachtungen bei anderen Arten, die keine direkte Spermaübertragung besitzen (WITTE & STORCH, 1973, ALBERTI & STORCH, 1976a, FERNANDEZ ET AL., 1991). Dies bedeutet, dass die im Drüsenhoden aufbewahrten Spermatozoen in einer Transportform vorliegen, in der sie vermutlich auch in die Spermatophore gelangen. Spermatophoren wurden in der vorliegenden Arbeit zwar nicht untersucht, es liegen jedoch aus der Literatur keinerlei Befunde vor,

die eine Veränderung der Spermatozoen in der Spermatophore vermuten lassen (ALBERTI & STORCH, 1976a, BORUT & FELDMAN-MUHSAM, 1976, KÜMMEL, 1982, ALBERTI ET AL., 1991, FERNANDEZ ET AL., 1991, ALBERTI ET AL., 2000). Nach ALBERTI (1991) sind es im Wesentlichen zwei Faktoren, von der die Ausbildung einer solchen Transportform abhängt. Zum einen sind die Spermatozoen in dieser Form wesentlich kleiner als nach der Kapazitation, wodurch eine höhere Spermatozoenzahl in den Spermatophoren ermöglicht wird. Zum anderen sind die Spermatozoen inaktiv, was eine Verringerung der Stoffwechselrate und somit eine längere Überlebenszeit bedingt. Einen Hinweis auf eine Reduzierung der Stoffwechselprozesse in den Spermatozoen gibt die beschriebene, häufig auftretende Modifikation der Mitochondrien in den Spermatozoen. Eine Kontrolle der Inaktivierung erfolgt eventuell über die Sekrethülle, die bei allen actinotrichen Taxa, die eine Spermatophore bilden, um die Spermatozoen zu finden ist. Für diese Hypothese sprechen Beobachtungen, die bei Tetranychiden (*Eleutherengona*) gemacht wurden; sie besitzen eine direkte Spermaübertragung, und ihnen fehlt eine Sekrethülle (ALBERTI & STORCH, 1976b, MATSUBARA ET AL., 1992). Innerhalb der Actinotrichida sind nur von diesem Taxon Veränderungen der Spermatozoenstruktur im männlichen Genitaltrakt nach der Abgabe in den Drüsenhoden bekannt. Dies könnte auf bereits einsetzende Kapazitationsprozesse hindeuten. Durch die direkte Übertragung der Spermatozoen ist eine Inaktivierung möglicherweise nicht nötig. Unterstützt wird dies von den Untersuchungen von ALBERTI & STORCH (1976a), die im Receptaculum seminis von Bdelliden Spermatozoen mit beginnender Kapazitation fanden, denen die Sekrethülle fehlte. Untersuchungen an Spermatozoen astigmater Milben, die wie die Tetranychiden eine direkte Spermaübertragung und keine Sekrethülle besitzen, zeigen jedoch keine Veränderungen in der Spermatozoenstruktur im Männchen (WITALINSKI ET AL., 1986, WITALINSKI, 1988).

Nach der Aufnahme der Spermatozoen durch das Weibchen müssen die inaktiven Spermatozoen in eine aktive, befruchtungsfähige Form umgewandelt werden, ein Prozess, der bei vielen Organismen auftritt (BACCETTI & AFZELIUS, 1976). Innerhalb der Acari sind solche Kapazitationsprozesse am detailliertesten bei Zecken und Gamasida untersucht (siehe Review in COONS & ALBERTI, 1999). Für Actinotrichida sind sie für Bdelliden, Tetranychiden (*Eleutherengona*), Eriophyiden, Smarididen (*Parasitengona*) und Astigmaten bekannt (ALBERTI & STORCH, 1976a, b, ALBERTI &

CROOKER, 1985, WITALINSKI, 1988, ALBERTI, 1991, ALBERTI & NUZZACI, 1996, WITTE, 1998). Untersuchungen von WITALINSKI (1988) an Spermatozoen im Weibchen von *Notoedres cati* (Astigmata) untermauern, dass die Spermatozoen im weiblichen Genitaltrakt aktiviert werden. Er stellte eine verminderte Elektronendichte des Cytoplasmas und eine Wiederherstellung der ursprünglichen Mitochondrienstrukturen fest. Hierbei sei jedoch darauf hingewiesen, dass wie erwähnt bei einer Reihe von actinotrichen Milben keine Mitochondrien in den Spermatozoen zu finden sind. Energiereiche Substanzen wie ATP, die sowohl für die Kapazitation als auch für Eigenbewegungen nötig sind, müssen bei diesen Taxa somit schon während der Spermatogenese produziert und anschließend gespeichert worden sein.

Histochemisch wurde die Spermatogenese actinotricher Milben bisher nur von BÜCKING (2000) an der Wassermilbe *Piona carnea* (Prostigmata, Parasitengona) untersucht. Neben einer Zunahme an Polysacchariden konnten bei den Spermatozoen im Drüsenhoden noch Lipide und ein hoher Proteinanteil nachgewiesen werden. Polysaccharide und Lipide können als Speicherstoffe angesehen werden, die vermutlich mit Einsetzen der Kapazitation die hierfür benötigte Energie liefern.

Da eine Geißel fehlt, vermutet WITALINSKI (1988) für Milbenspermatozoen eine amöboide Fortbewegungsweise. Die bei vielen Taxa unterhalb der Zelloberfläche auftretenden Filamente und die Ausbildung von fingerartigen Fortsätzen bei Tetranychiden (Eleutherengona; ALBERTI & STORCH, 1976b, ALBERTI & CROOKER, 1985) unterstützen diese Annahme. Einfaltungen der Zelloberfläche der Spermatozoen, wie sie bei prostigmaten Milben häufig sind, deutet ALBERTI (1991) in diesem Zusammenhang als „Plasmalemma-Reservoir“ für Form- und Größenveränderungen während der Kapazitation. Ob sich die Spermatozoen actinotricher Milben mit Hilfe solcher Fortsätze aktiv im weiblichen Genitaltrakt fortbewegen, ist jedoch unklar. Gut untersucht ist die Ausbildung solcher Fortsätze bei Spermatozoen der Gamasidengattung *Pergamasus* (ALBERTI ET AL., 2000). Bei diesem Taxon treten diese Zellausläufer erst im Ovar des Weibchens auf. Hierdurch erfolgt eine aktive Penetration des somatischen Gewebes des Ovars in der Nähe prävitellogenetischer Oocyten.

Die innerhalb der Actinotrichida häufig zu beobachtende Reduktion des Akrosomkomplexes könnte funktionell darin begründet sein, dass die Befruchtung der weiblichen Gameten in einem sehr frühen Stadium der Vitellogenese stattfindet, die Spermatozoen somit keine dicke Eihülle durchdringen müssen und dadurch die Aufgabe des Akrosoms entfällt. Bei Astigmata, deren Receptaculum seminis direkt mit dem Ovar verbunden ist, wurden bei mehreren Arten Spermatozoen im Ovar nachgewiesen (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1986, WITALINSKI, 1988). Nach Meinung dieser Autoren penetrieren die Spermatozoen die Oocyten, bevor eine Eihülle gebildet wird. ALBERTI (1991) vermutet, dass bei allen Acari die Befruchtung im Ovar stattfindet. Für Oribatiden wird allerdings auch der Ovidukt als Befruchtungsort diskutiert (WOODRING & COOK, 1962). Innerhalb der Prostigmata ist eine Befruchtung der Oocyten im Ovar für Tetranychiden (Eleutherengona) beschrieben (SMITH & BOUDREAU, 1972, PIJNACKER & DRENTH-DIEPHUIS, 1973), die wie die Astigmata eine direkte Spermaübertragung besitzen, jedoch keine direkte Verbindung zwischen Receptaculum seminis und Ovar. Stattdessen wandern die Spermatozoen durch die Körperhöhle zum Ovar. Nach WITTE (1975b) erfolgt die Befruchtung bei Erythraeiden (Parasitengona) im Ovar oder im Ovidukt. WOHLTMANN (2001) beschreibt die Entwicklung von Eiern, die aus dem Ovar von Trombidiiden (Parasitengona) herauspräpariert wurden, zu Larven. Dies lässt auf eine bereits stattgefundene Befruchtung schließen.

4.7. Rekonstruktion des Grundplans des männlichen Genitaltraktes für die Actinotrichida

Basierend auf den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit und den Literaturdaten (vgl. Tab. A.1. im Anhang) wird zusammenfassend der Grundplan des männlichen Genitaltraktes actinotricher Milben rekonstruiert. Nach ALBERTI & COONS (1999) können folgende Punkte für diesen Grundplan angenommen werden:

- Der Hoden teilt sich in Keimlager und Drüsenhoden. Neben den Keimzellen treten in den Keimlagern noch somatische Zellen auf. Vermutlich sind ursprünglich jeweils nur eine oder sehr wenige somatische Zellen pro Keimlagerhälfte vorhanden.

- Die Spermatogenese findet im Keimlager in Cysten der somatischen Zellen statt. In den Cysten läuft eine synchrone Entwicklung ab, so dass sie stets Gameten im selben Stadium enthalten. In einem späten Stadium der Spermatogenese lösen sich die Cysten auf, und die Gameten werden einzeln von den somatischen Zellen umschlossen.
- Die Spermatozoen gelangen über einen Abgabeprozess, der der merokrinen Sekretion von Drüsenzellen ähnelt, in das Lumen des Drüsenhodens.
- Das Lumen des Drüsenhodens dient als Reservoir für die Spermatozoen und die vom Drüsenepithel produzierten Sekrete.
- Aus dem Drüsenhoden münden paarige Vasa deferentia aus, die sich zu einem unpaaren Abschnitt verbinden.
- Der unpaare Abschnitt der Vasa deferentia mündet in den ebenfalls unpaaren Ductus ejaculatorius, der über die Eugenitalöffnung in das Genitalatrium übergeht. Ductus ejaculatorius und Genitalatrium sind mit einer Kutikula ausgekleidet.
- Die kleinen, geißellosen Spermatozoen weisen einen Chromatinkörper auf, der keine Kernhülle mehr besitzt. Diese wird im Verlauf der Spermatogenese reduziert. An Zellorganellen finden sich in den Spermatozoen Mitochondrien und ein Akrosomkomplex mit Filament und Vakuole. Die Spermatozoen werden von einer Sekrethülle unklarer Herkunft umhüllt.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigen die aufgeführten Punkte. Darüber hinaus können weitere Merkmale ergänzt werden:

- Die Keimlager sind paarig angelegt, der Drüsenhoden hingegen besteht aus zwei Schenkeln und einer unpaaren medianen Brücke.
- Die großen Zellkerne der somatischen Zellen im Keimlager liegen in der Nähe der Bereiche, an denen der Übertritt der Spermatozoen in den Drüsenhoden stattfindet. Dieser Übertritt findet vermutlich an festen, nicht wechselnden Bereichen statt.
- Spermatozoen und Sekrete liegen unsortiert und frei verteilt im Lumen des Drüsenhodens. Eine Muskelschicht um den Drüsenhoden, wie sie bei einigen actinotrichen Milben auftritt, ist nicht ausgebildet.

- Die Vasa deferentia werden von einer Muskelschicht umgeben, die an der Ausmündung aus dem Drüsenhoden zu einem Sphinkter verstärkt ist.

Wie in den Abschnitten 4.3 und 4.4. erwähnt kann nicht geklärt werden, wie die ursprüngliche Struktur des distalen Genitaltraktes aussah und ob die anteriore akzessorische Drüse zum Grundplan der Actinotrichida gehört. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die anteriore Drüse an der Basis der Prostigmata vorhanden war. Andere akzessorische Drüsen traten bei der Stammart der Actinotrichida sicherlich nicht auf. Für die Basis der Oribatiden kann der Aufbau des distalen Genitaltraktes aus „inner“ und „outer cup“, „tongue“- und „bridge“-Skleriten, akzessorischem Organ und dazugehöriger Muskulatur angenommen werden. Ob die bei vielen Prostigmata, aber auch bei den endeostigmaten Bimichaeliiden, zu beobachtende Gliederung des Ductus ejaculatorius in anteriore, proximale und zentrale Kammer auf einem gemeinsamen Ursprung beruht, ist unklar, aber aufgrund der Merkmalsverteilung wahrscheinlich (vgl. Tab. A.1. im Anhang). Sowohl für die Stammart der Oribatiden als auch die der Prostigmata kann jeweils die indirekte Spermaübertragung mittels gestielter Tröpfchenspermatophoren angenommen werden. Auf die Problematik der Feststellung der Homologie der Bildung bei diesen beiden Taxa wurde bereits in Abschnitt 4.5. hingewiesen.

Eine Sonderstellung innerhalb der Actinotrichida stellen bezüglich des männlichen Genitaltraktes die Astigmata dar. Sie weisen neben der direkten Spermaübertragung auch einige funktionell-anatomische Merkmale auf, die von den Verhältnissen bei anderen Actinotrichida abweichen (PRASSE, 1968, WITALINSKI ET AL., 1990, WALZL, 1992):

- Paarige Hoden mit einem Syncytium und ohne Cystenbildung
- Fehlen eines Drüsenhodens
- Vasa deferentia dienen als Reservoir für die Spermatozoen
- Besitz einer akzessorischen Drüse ohne Intima, die in den Ductus ejaculatorius mündet
- Besitz eines einfachen, ungegliederten Ductus ejaculatorius

Mit Ausnahme des Syncytiums und der fehlenden Cystenbildung in den Hoden erinnern sie mit diesen Merkmalen an die Anactinotrichida (NEUMANN, 1941, KAISER, 1989, ALBERTI & COONS, 1999, COONS & ALBERTI, 1999). Als Schluss könnte hieraus gezogen werden, dass die Verhältnisse bei den Astigmata den für Actinotrichida ursprünglichen Zustand repräsentieren. Dies steht im Widerspruch zu den Hypothesen von OCONNOR (1984), NORTON ET AL., (1993) und NORTON (1998), nach denen die Astigmata ein „hoch“ abgeleitetes Taxon innerhalb der Sarcoptiformes darstellen (vgl. Abb. 1.2., 1.3.). Außerdem spricht dagegen, dass zumindest die Reduktion des Drüsenhodens und der Besitz eines ungegliederten Ductus ejaculatorius als Anpassungen an die direkte Spermaübertragung interpretiert werden können. Der Übergang von der Spermatophorenbildung zur direkten Spermaübertragung an der Basis der Astigmata ging somit mit grundlegenden Veränderungen im Bauplan des männlichen Genitalsystems einher.

4.8. Vergleich mit anderen Arachniden mit Anmerkungen zum phylogenetischen System der Arachnida

Für die Chelicerata ist ursprünglich ein Hoden anzunehmen, in dem wie bei den Acari die Spermatogenese in Cysten somatischer Zellen stattfindet (ALBERTI, 2000, persönliche Mitteilung). Ein solcher Bauplan ist abgesehen von den Acari auch bei Xiphosuren (FAHRENBACH, 1999), Skorpionen (FARLEY, 1999), Uropygi (WARREN 1939, ALBERTI, persönliche Mitteilung), Araneae (FELGENHAUER, 1999), Ricinulei (ALBERTI & PALACIO-VARGAS, 1984), Solifugen (ALBERTI, 1980c) und Opiliones (ALBERTI, persönliche Mitteilung) vorhanden. Die einzige bekannte Ausnahme stellen die Palpigradi dar, bei denen keine deutliche Cystenbildung zu beobachten ist (ALBERTI, 1979). Die Teilung des Hodens in einen spermatogenen und einen drüsigen Abschnitt ist neben den Actinotrichida auch bei Solifugen und Ricinulei vorhanden (ALBERTI, 1980c, ALBERTI & PALACIO-VARGAS, 1984, ALBERTI & PERETTI, 2002). Solifugen besitzen paarige, in Längsrichtung verlaufende Keimlager, die als schmales Band in das Epithel des Drüsenhodens eingefügt sind (ALBERTI, 1980c). Im Gegensatz zu den Actinotrichida werden die Spermatozoen nicht einzeln von den somatischen Zellen umschlossen, sondern liegen in charakteristischen Stapeln. Es wurden bei den bisherigen Untersuchungen (ALBERTI, 1980c, ALBERTI & PERETTI,

2002) stets nur reife Spermatozoen gefunden und keine früheren Stadien. Die somatischen Zellen sind ohne Übergang in das Drüsenepithel eingefügt, dessen Histologie auf Proteinsekretion schließen lässt. Über die Art und die Funktion der Sekrete ist nichts bekannt. Es ist allerdings denkbar, dass wie bei den Actinotrichida Sekrete des Drüsenhodens an der Bildung der Spermatophore beteiligt sind, die vom Männchen bei der Paarung mit Hilfe der Cheliceren übertragen wird (WEYGOLDT, 1990). Die Hoden der Ricinulei bestehen aus einem großen, ventralen Keimlager und einem dorsalen Drüsenhoden (ALBERTI & PALACIO-VARGAS, 1984). Wie bei den Solifugen erfolgt keine Trennung der Gameten am Ende der Spermatogenese. Die somatischen Zellen des Keimlagers weisen große Mengen an rauem endoplasmatischem Reticulum auf und sezernieren ein Sekret in die Cysten, das anschließend zusammen mit den Spermatozoen in den Drüsenhoden gelangt. Auch bei den Ricinulei spricht die Histologie des Epithels des Drüsenhodens für ein proteinartiges Sekret. Die Funktion der Sekrete sowohl der somatischen Zellen als auch des Drüsenepithels ist unbekannt, wie bei den Actinotrichida besitzen die Spermatozoen jedoch eine Sekrethülle. Bei der Begattung wird das Sperma mit dem dritten Laufbeinpaar übertragen, ob dies allerdings mit Hilfe einer Spermatophore geschieht, ist unklar (LEGG, 1977, WEYGOLDT, 1990).

Die indirekte Übertragung der Spermatozoen mit Hilfe von gestielten Spermatophoren ist innerhalb der Arachniden weit verbreitet und wird von einer Reihe von Autoren als ursprünglich für dieses Taxon angenommen (THOMAS & ZEH, 1984). Sie tritt neben den Actinotrichida bei Skorpionen, Uropygi, Amblypygi und Pseudoskorpionen auf (WEYGOLDT, 1975b, 1990). Nach SHULTZ (1990; Abb. 4.6.b) ist der Besitz von gestielten Spermatophoren ein Grundplanmerkmal aller Acari, was allerdings die Abwandlung dieses Merkmals bei allen Anactinotrichida bedeuten würde. Weiterhin stützt er das Taxon Novogenuata, gebildet aus Skorpionen, Pseudoskorpionen und Solifugen, unter anderem auf den Besitz gestielter Spermatophoren. SHULTZ (1990) selbst erwähnt hierbei, dass dies die Reduktion dieses Merkmals bei Solifugen und die konvergente Entstehung bei Milben und den Pedipalpi (Uropygi und Amblypygi) erfordert. Die von ihm angeführten Ähnlichkeiten bei den Spermatophoren von Skorpionen und Pseudoskorpionen und ihrer Bildung sind nach Meinung von WEYGOLDT (1998) jedoch oberflächlicher beziehungsweise ursprünglicher Natur. Unterschiede in der Bildung bestehen unter anderem darin,

dass Skorpione die Spermatophoren bereits Tage vor dem Absetzen in zwei Hälften (Hemispermatoophoren) im distalen Genitaltrakt vorformen, während Pseudoskorpione die Spermatophoren vollständig erst kurz vor dem Absetzen bilden (WEYGOLDT, 1975b, 1990, LEGG, 1977). Auch bei den Uropygi und Amblypygi werden die Spermatophoren nicht in zwei Hälften vorgeformt (WEYGOLDT ET AL., 1972, WEYGOLDT, 1990). Die große Ähnlichkeit sowohl in der Struktur als auch in der Bildung der Spermatophoren bei Uropygi und Amblypygi lässt auf eine Homologie bei diesen beiden Taxa schließen. Dies kann jedoch aufgrund erwähnter Unterschiede nicht auf Skorpione und Pseudoskorpione ausgedehnt werden. Bei den erwähnten Taxa stammt das Material für die Spermatophoren aus dem distalen Genitaltrakt inklusive der akzessorischen Drüsen (WEYGOLDT ET AL., 1972, LEGG, 1977, WEYGOLDT, 1990) und nicht, wie bei den Actinotrichida, aus dem Drüsenhoden. Insgesamt muss somit die Frage, ob die indirekte Spermatophorenübertragung für Arachniden ein Grundplanmerkmal darstellt, offen bleiben.

Nach WEYGOLDT & PAULUS (1979b; Abb. 4.6.a) bilden die Acari zusammen mit den Opiliones und den Ricinulei das Taxon Cryptoperkulata. Als Apomorphie nennen sie für dieses Taxon unter anderem das Auftreten aflagellater Spermatozoen. Während dies für Opiliones zutrifft (JUBERTHIE ET AL., 1976), stellte sich in späteren Untersuchungen heraus, dass die Ricinulei den auch bei Araneae, Amblypygi, Uropygi und Pseudoskorpionen auftretenden Spermatozoentyp mit einer aufgerollten Geißel besitzen (ALBERTI & PALACIO-VARGAS, 1984, ALBERTI, 2000). Es ist unklar, ob die aflagellaten Spermatozoen der Acari zu denen der Opiliones oder der ebenfalls aflagellaten Spermatozoen der Palpigradi (ALBERTI, 1979) und Solifugen (ALBERTI, 1980c) homolog sind. WEYGOLDT & PAULUS (1979a) diskutieren als Synapomorphie der Opiliones und Anactinotrichida das Auftreten einer großen Vakuole in den Spermatozoen. Da die Bildung dieser Vakuole jedoch unterschiedlich ist, handelt es sich hierbei nach ALBERTI (2000) um eine konvergente Entwicklung. Entsprechendes gilt für die Spermatozoen der Palpigradi, die ebenfalls eine große Vakuole besitzen (ALBERTI, 1979). Auch hier liegt ein anderer Bildungsmodus vor (ALBERTI, 1980a).

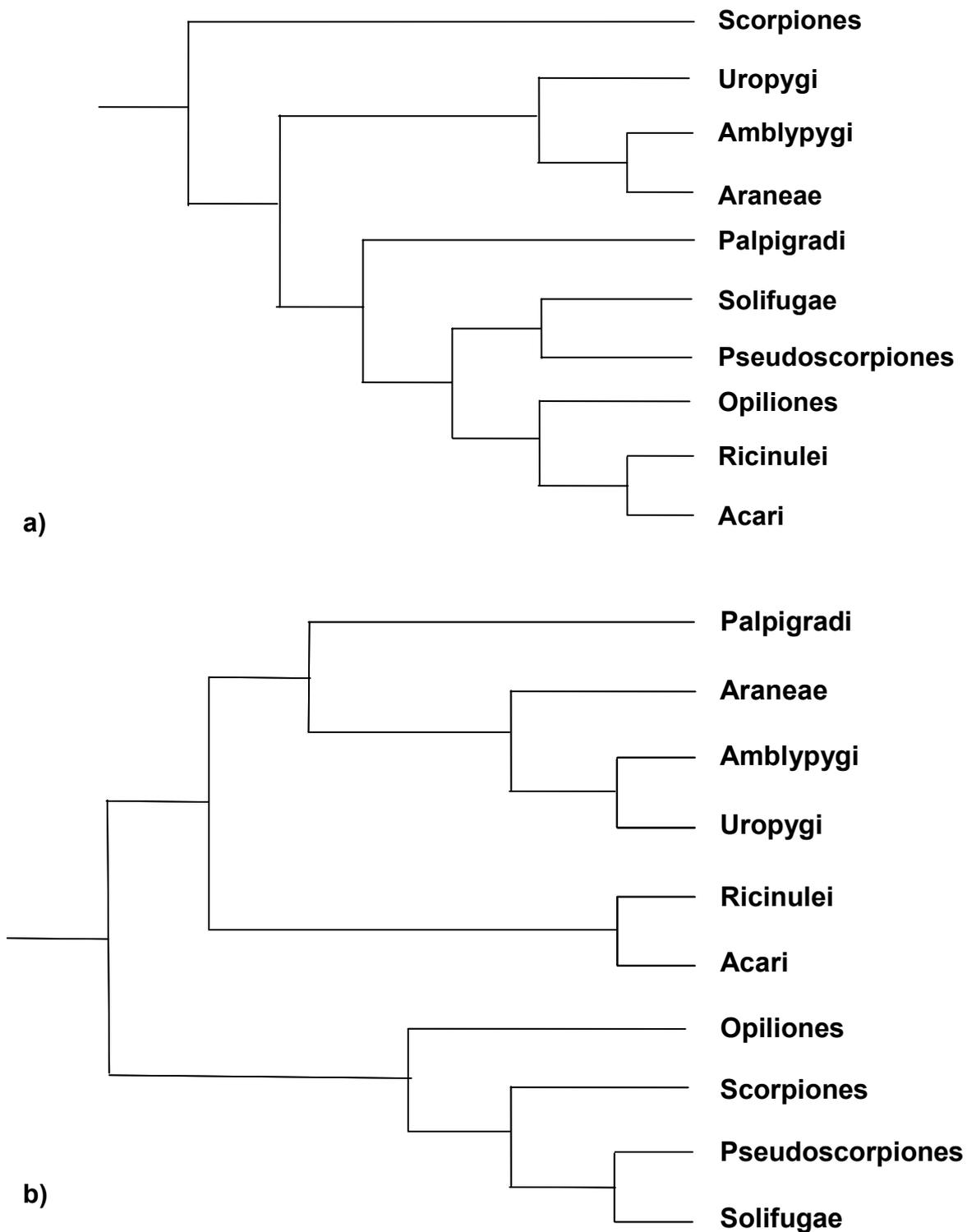


Abb. 4.6.: Cladogramme zu den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Arachnida: a) nach WEYGOLDT & PAULUS (1979b), b) nach SHULTZ (1990).

ALBERTI (1984, 1991, 1995, 2000) weist darauf hin, dass die Spermatologie keine Hinweise zur Klärung der Monophylie der Acari bietet, da sich die Spermatozoen anactinotricher und actinotricher Milben grundlegend unterscheiden. Vielmehr deuten

die Befunde nach der Meinung von ALBERTI auf eine lange getrennte Evolution der beiden Acaritaxa hin. Obwohl nach WEYGOLDT & PAULUS (1979b, Abb. 4.6.a), LINDQUIST (1984) und SHULTZ (1990, Abb. 4.6.b) eine Vielzahl von Merkmalen für eine Monophylie der Acari und für die Ricinulei als Schwestergruppe sprechen, werden auch eine Diphylie der Acari beziehungsweise andere Schwestergruppen diskutiert (LINDQUIST, 1984, VAN DER HAMMEN, 1989, DUNLOP, 2000, GIRIBET ET AL., 2002). In diesem Zusammenhang sei auf die Arbeit von DUNLOP (2000) hingewiesen, in der für die Acari ein Schwestergruppenverhältnis mit Solifugen und Pseudoskorpionen vorgeschlagen wird. Nach ALBERTI (1980c, 2000) und ALBERTI & PERETTI (2002) treten einige Ähnlichkeiten in der Spermatogenese und im männlichen Genitaltrakt von Solifugen und Actinotrichida auf. So finden sich bei der Spermatogenese der Solifugen und der als ursprünglich innerhalb der Actinotrichida geltenden Bdelliden folgende Gemeinsamkeiten: Fehlen von Geißel und Mitochondrien, Auflösung der Nuclearmembran, Bildung von peripheren Protuberanzen und Hindurchtreten des Akrosomfilamentes durch den Chromatinkörper und eine damit verbundene Windung um letzteren. Dieser besondere Zusammenhang zwischen Akrosomfilament und Chromatinkörper tritt jedoch auch bei den Xiphosuren auf (FAHRENBACH, 1973), was auf ein plesiomorphes Merkmal oder eine hohe Konvergenzwahrscheinlichkeit schließen lässt. Eine weitere Gemeinsamkeit könnte nach ALBERTI (2000) und ALBERTI & PERETTI (2002) die Bildung von Spermatozoen-Aggregaten sein. (vgl. Abschnitt 4.1.2.) Hierzu muss allerdings zum einen erwähnt werden, dass bei den Bdelliden die Aggregate erst im Lumen des Drüsenhodens gebildet werden, bei den Solifugen jedoch schon in den Cysten der somatischen Zellen (ALBERTI, 1991). Zum anderen treten ähnliche Aggregate auch bei anderen Arachniden auf (ALBERTI, 2000). Eine weitere Gemeinsamkeit zwischen Solifugen und Actinotrichida, die vom ursprünglichen Bauplan der Arachnida abweicht, ist die Trennung des Hodens in Keimlager und Drüsenhoden (ALBERTI, 1980c, ALBERTI & PERETTI, 2002); ein Merkmal, das ansonsten nur noch bei den Ricinulei zu beobachten ist (ALBERTI & PALACIO-VARGAS, 1984). Die genannten Merkmale treten, mit Ausnahme der Aufteilung des Hodens bei den Ricinulei, weder bei den Pseudoskorpionen, die zumeist als Schwestergruppe der Solifugen gelten (WEYGOLDT & PAULUS, 1979b, SHULTZ, 1990, GIRIBET ET AL., 2002; vgl. Abb. 4.6.), noch bei den Anactinotrichida beziehungsweise den Ricinulei auf. ALBERTI & PERETTI (2002) kommen zu dem Schluss, dass ihre Untersuchungen des

männlichen Genitalsystems ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Solifugen und Pseudoskorpionen nicht unterstützen und dass eine nähere Verwandtschaft zwischen Solifugen und Acari insgesamt oder den Actinotrichida im Besonderen nicht auszuschließen sei. Gegen ein Schwestergruppenverhältnis Solifugae-Actinotrichida sprechen die von LINDQUIST (1984) aufgezählten Synapomorphien von Actinotrichida und Anactinotrichida und die Synapomorphien von Acari-Ricinulei und Solifugae-Pseudoscorpiones (WEYGOLDT & PAULUS, 1979b, SHULTZ, 1990). Nimmt man die gesamten Acari als Schwestergruppe der Solifugen aufgrund oben genannter Merkmale an, so müsste weiterhin der Verlust dieser Merkmale bei den Anactinotrichida postuliert werden. Ähnliches gilt für den Besitz eines in Keimlager und Drüsenhoden unterteilten Hodens bei Solifugen, Ricinulei und Actinotrichida. Dass es sich hierbei um ein gemeinsam abgeleitetes Merkmal aller drei Taxa handelt, ist deshalb unwahrscheinlich. Die jetzige Datenlage lässt somit die bisherigen Hypothesen – Acari als Monophylum und die Ricinulei als ihr Schwestertaxon – als die wahrscheinlicheren Varianten erscheinen.

5. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit hatte das Ziel, den Kenntnisstand über die funktionelle Anatomie des männlichen Genitaltraktes der Actinotrichida (Arachnida: Acari) zu erweitern. Über den funktionell-anatomischen Aspekt hinausgehend sollten die Ergebnisse das bisherige Wissen zur Phylogenie und zum Grundplan actinotricher Milben ergänzen. Hierzu wurden exemplarisch histologische Präparate von drei actinotrichen Milbenarten – *Ameronothrus lineatus* (Oribatida, Circumdehiscenciae), *Linopodes* spec. (Prostigmata, Eupodoidea) und *Tydeus californicus* (Prostigmata, Tydeoidea) – untersucht; sie repräsentieren Taxa, über die bisher nur sehr wenige oder keine Untersuchungen vorliegen.

Bei den untersuchten Arten lässt sich ein weitgehend einheitlicher Bau des proximalen Genitaltraktes feststellen, was den bisherigen Daten bei anderen Actinotrichida entspricht. Der Hoden teilt sich in Keimlager und Drüsenhoden auf. Die Spermatogenese findet in Cysten statt, die von somatischen Zellen gebildet werden. Weitere Aufgaben der somatischen Zellen sind vermutlich die Ernährung der Gameten, die Synchronisation der Cysten und die Phagozytose von Cytoplasmaresten der Gameten. Es ist eine auffällige Korrelation zwischen der Lage der Nuclei der somatischen Zellen und den Orten des Übertritts der Spermatozoen in den Drüsenhoden zu beobachten, die ontogenetisch begründet sein könnte.

Das Epithel des Drüsenhodens weist die charakteristischen Merkmale einer Protein sezernierenden Drüse auf. Es werden mehrere, schon histologisch unterscheidbare, Sekrete produziert, die vermutlich Bestandteile der Spermaflüssigkeit und der Spermatophoren bilden.

Wesentliche Funktion der Vasa deferentia ist die Weiterleitung der Spermatozoen und Sekrete vom Drüsenhoden in den distalen Genitaltrakt. Aus diesem Grund sind sie von einer Muskelschicht umgeben, die an der Ausmündung aus dem Drüsenhoden zu einem kräftigen Sphinkter erweitert ist. Ein ausgeprägtes basales Labyrinth im Epithel der Vasa deferentia von *Ameronothrus lineatus* und *Linopodes* spec. weist außerdem auf hier stattfindende resorptive Transportprozesse hin, durch die es vermutlich zu einer Modifikation der Sekrete aus dem Drüsenhoden kommt.

Bei *Linopodes spec.* tritt eine Kammerung des Ductus ejaculatorius auf, wie sie auch von anderen Prostigmaten beschrieben ist. Dies und weitere anatomische Übereinstimmungen lassen auf einen homologen Modus der Spermatophorenbildung für diese Taxa schließen. Oribatida und Prostigmata weisen in der Struktur des distalen Genitaltraktes jedoch deutliche Unterschiede auf. Hinweise auf eine Homologie der dort stattfindenden Spermatophorenbildung sind nicht gegeben.

Die ultrastrukturellen Untersuchungen zeigen, dass bei dem bisher als Drüse bezeichneten akzessorischen Organ der Oribatiden keine glandulären Eigenschaften zu finden sind. Der Nachweis von anterioren, akzessorischen Drüsen bei *Linopodes spec.* und *Tydeus californicus* lässt im Vergleich mit Literaturdaten den Besitz einer solchen Drüse an der Basis der Prostigmata vermuten.

Die Spermatozoen von *Ameronothrus lineatus* weisen die für Oribatiden typischen Merkmale auf: das Fehlen eines Akrosomkomplexes, die Modifikation der Mitochondrien und ihr enger Kontakt mit dem Chromatinkörper sowie das Auftreten elektronendichter Körper. In der Spermatogenese von *Linopodes spec.* und *Tydeus californicus* treten bei der Spermatozoenform und der Bildung, Lage und Form des Chromatinkörpers einige Besonderheiten auf, die ein Schwestergruppenverhältnis von Eupodoidea und Tydeoidea unterstützen.

Die in der neueren Literatur angenommene nahe Verwandtschaft von Oribatiden und Astigmaten wird durch Daten des männlichen Genitaltraktes nicht unterstützt. Vielmehr weisen die Astigmata eine Vielzahl anatomischer Besonderheiten – Hoden ohne Spermatozysten, Fehlen eines Drüsenhodens, einfach strukturierter Ductus ejaculatorius – auf, die offenbar mit dem Auftreten der direkten Spermaübertragung einhergingen.

6. Literaturliste

Alberti, G. (1974): Fortpflanzungsverhalten und Fortpflanzungsorgane der Schnabelmilben (Acarina: Bdellidae, Trombidiformes). *Z. Morphol. Tiere* **78**: 111-157

Alberti, G. (1979): Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytenogenese von *Prokoenia wheeleri* (Rucker, 1901) (Palpigradi, Arachnida). *Zoomorphologie* **94**: 111-120

Alberti, G. (1980a): Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytenogenese der Milben (Acari). I. Anactinotrichida. *Zool. Jb. Anat.* **103**: 77-138

Alberti, G. (1980b): Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytenogenese der Milben (Acari). II. Actinotrichida. *Zool. Jb. Anat.* **104**: 144-203

Alberti, G. (1980c): Zur Feinstruktur des Hodenepithels und der Spermien von *Eusimonia mirabilis* Roewer 1934 (Solifugae, Arachnida). *Zool. Anz. Jena* **204**: 345-352

Alberti, G. (1984): The contribution of comparative spermatology to problems of acarine systematics. In: Griffiths, D.A.; Bowman, C.E. (eds.): *Acarology VI* —Vol.1. Ellis Horwood Limited, Chichester, 479-490

Alberti, G. (1991): Spermatology in the Acari: systematic and functional implications. In: Schuster, R.; Murphy, G.W. (eds.): *The Acari – Reproduction, development and life-history strategies*. Chapman & Hall, London, 77-105

Alberti, G. (1995): Comparative spermatology of Chelicerata: review and perspective. In: Jamieson, B.G.M.; Ausio, J.; Justine, J.-L. (eds.): *Advances in spermatozoal phylogeny and taxonomy*. *Mem. Mus. Natn. Hist. Nat.* **166**: 203-230

Alberti, G. (2000): Chelicerata. In: Adiyodi, K.G.; Adiyodi, R.G. (eds.): *Reproductive biology of the invertebrates*, Vol. 9. Oxford & IBH Publishing, New Delhi, 311-388

Alberti, G. (2002): Ultrastructural investigations of sperm and genital systems in Gamasida (Acari: Anactinotrichida). Current state and perspectives for future research. *Acarologia* **42** (2): 107-126

Alberti, G.; Coons, L.B. (1999): Acari: Mites. In: Harrison, F. W.; Foelix, R. F. (eds.): *Microscopic anatomy of invertebrates*. Vol. 8C – Chelicerate Arthropoda. Wiley-Liss, Inc., New York, 515-1215

Alberti, G.; Crooker, A.R. (1985): Internal anatomy. In: Helle, W.; Sabelis, M.W. (eds.): *Spider mites, their biology, natural enemies and control*. World crop pests. Vol. 1a. Elsevier, Amsterdam, 29-62

Alberti, G.; Fernandez, N.A.; Kümmel, G. (1991): Spermatophores and spermatozoa of oribatid mites (Acari, Oribatida). Part II: Functional and systematical considerations. *Acarologia* **32**: 435-449

Alberti, G.; Gegner, A.; Witalinski, W. (2000): Fine structure of the spermatophore and spermatozoa in inseminated females of *Pergamasus* mites (Acari: Gamasida: Pergamasidae). *J. Morphol.* **245**: 1-18

Alberti, G.; Klompen, H. (2002): Fine structure of unusual spermatozoa and spermiogenesis of the mite *Megisthanus floridanus* Banks, 1904 (Acari: Gamasida: Antennophorina). *Acta Zool. (Stockh.)* **83**: 277-295

Alberti, G.; Meyer-Rochow, V.B. (2002): Ultrastructural investigations of testes and spermiogenesis in two halacarid mites (Halacaridae, Actinedida, Actinotrichida): *Thalassarachna basteri* from the Baltic Sea and *Halacarellus thomasi* from McMurdo Sound (Antarctica). *Arthrop. Struct. Dev.* **30**: 315-328

Alberti, G.; Nuzzaci, G. (1996): Oogenesis and spermatogenesis. In: Lindquist, E.E.; Sabelis, M.W.; Bruin, J. (eds.): *Eriophyoid mites, their biology, natural enemies and control*. World crop pests. Vol. 6. Elsevier, Amsterdam, 151-167

Alberti, G.; Palacio-Vargas, J.G. (1984): Fine structure of spermatogenesis and

mature spermatozoa in *Cryptocellus boneti* Bolivar y Pieltain, 1941 (Arachnida, Ricinulei). J. Ultrastruct. Res. **87**: 1-12

Alberti, G.; Peretti, A.V. (2002): Fine structure of male genital system and sperm in solifugae does not support a sister-group relationship with Pseudoscorpiones (Arachnida). J. Arachnol. **30** (2): 168-274

Alberti, G.; Storch, V. (1976a): Spermiocyto-genese, Spermien und Spermatophore von Schnabelmilben (Bdellidae, Acari). Acta Zool. (Stockh.) **57**: 177-188

Alberti, G.; Storch, V. (1976b): Ultrastruktur-Untersuchungen am männlichen Genitaltrakt und an Spermien von *Tetranychus urticae* (Tetranychidae, Acari). Zoomorphologie **83**: 283-296

André, H.M. (2000): Phylogeny, ontogeny and adaptive radiation in the superfamily Tydeoidea (Acari: Actinedida), with a reappraisal of morphological characters. Zool. J. Linn. Soc. **130** (3): 405-448

Baccetti, B.; Afzelius, B.A. (1976): The biology of the sperm cell. Monographs in Developmental Biology, Vol. 10. S. Karger, München, 1-254

Baker, E.W. (1970): The genus *Tydeus*: Subgenera and species groups with descriptions of new species (Acarina: Tydeidae). Ann. Entomol. Soc. Amer., **63**: 163-177

Balogh, J. (1972): The Oribatid Genera of the World.: Akadémiai Kaidó, Budapest

Barr, D. (1972): The ejaculatory complex in water mites (Acari: Parasitengona): morphology, and potential value for systematics. Life Sci. Contr. R. Ont. Mus. **81**: 1-87

Blauvelt, W.E. (1945): The internal anatomy of the common red spider mite (*Tetranychus telarius*. Linn.). Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stn. **270**: 1-35

Böttger, K. (1962): Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus (Megaluracarus) globator* (Müll.), 1776, *Piona nodata nodata* (Müll.), 1776 und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (Hydrachnellae, Acari). Zool. Jahrb. Abt. Syst. **89**: 501-584

Borut, S.; Feldman-Muhsam, B. (1976): A new observation on spermateleosis in ticks. J. Parasit. **62** (2): 318-320

Bücking, J. (2000): Mating behaviour, spermatophore and functional anatomy of the male reproductive organs of *Piona carnea* (Koch, 1836) (Prostigmata, Hydrachnidia). Acarologia **41**: 327-352

Bücking, J.; Ernst, H.; Siemer, F. (1998): Population dynamics of phytophagous mites inhabiting rocky shores – K-Strategies in an extreme environment?. In: Ebermann, E. (ed.): Arthropod biology: contributions to morphology, ecology and systematics. – Biosystematics and ecology series **14**: 93-143

Coons, L.B.; Alberti, G. (1999): Acari: Ticks. In: Harrison, F. W.; Foelix, R. F. (eds.): Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 8B – Chelicerate Arthropoda. Wiley-Liss, Inc., New York, 267-514

Dunlop, J.A. (2000): The epistomo-labral plate and lateral lips in solifuges, pseudoscorpions and mites. Ekologia (Bratislava) **19** (3): 67-78

Ehrnsberger, R. (1973): Morphologie, Ökologie und Ethologie bodenbewohnender Milben (Fam. Rhagidiidae). Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel

Ehrnsberger, R. (1977): Fortpflanzungsverhalten der Rhagidiidae (Acarina: Trombidiformes). Acarologia **19**(1): 67-73

Ehrnsberger, R. (1988): Mating behaviour of *Linopodes* sp. (Acariformes: Eupodoidea). In: Channabasavanna, G.P.; Viraktannah, C.A. (eds.): Progress in Acarology, Vol. 1, Oxford & IBH Publishing, New Delhi, 211-218

Epstein, M.A.; Holt, S.J. (1963): The localization by electron microscopy of HeLa cell surface enzymes splitting adenosine triphosphate. *J. Cell Biol.* **19**: 325-326

Ernst, H. (1995): Raum-Zeit-Nutzung litoraler Milben terrestrischer Herkunft auf artifiziellen Hartsubstraten norddeutscher Ästuare. Dissertation, Universität Bremen

Evans, G.O. (1992): Principles of acarology. C.A.B. International, Wallingford

Fahrenbach, W.H. (1973): Spermiogenesis in the horseshoe crab *Limulus polyphemus*. *J. Morph.* **140**: 31-52

Fahrenbach, W.H. (1999): Merostomata. In: Harrison, F. W.; Foelix, R. F. (eds.): Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 8A – Chelicerate Arthropoda. Wiley-Liss, Inc., New York, 21-116

Farley, R.D. (1999): Scorpiones. In: Harrison, F. W.; Foelix, R. F. (eds.): Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 8A – Chelicerate Arthropoda. Wiley-Liss, Inc., New York, 117-222

Feldman-Muhsam, B.; Filshie, B.K. (1979): The ultrastructure of the prospermium of *Ornithodoros* ticks and its relation to sperm maturation and capacitation. In: Fawcett, D.W.; Bedford, J.M. (eds.): The Spermatozoon. Urban & Schwarzenberg, Baltimore, 355-369

Felgenhauer, B.E. (1999): Araneae. In: Harrison, F. W.; Foelix, R. F. (eds.): Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 8A – Chelicerate Arthropoda. Wiley-Liss, Inc., New York, 223-266

Fernandez, N.A.; Alberti, G.; Kümmel, G. (1991): Spermatophores and spermatozoa of oribatid mites (Acari: Oribatida). Part I: fine structure and histochemistry. *Acarologia* **32**: 261-286

Garcia-Fernandez, C.; Garcia, S.M.L.D.; Garcia, R.N. (1998): The male genital accessory gland complex of the Cattle Tick *Boophilus microplus* (Canestrini, 1887) (Acari: Ixodidae). *Rev. Brasil. Biol.* **58**(3): 453-462

Giribet, G.; Edgecombe, G.D.; Wheeler, W.C.; Babbitt, C. (2002): Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* **18** (1): 5-70

Grandjean, F. (1937): Le genre *Pachygnathus* Dugès (*Alycus* Koch) (Acariens). Cinquième et dernière partie. *Bull. Mus. Nat. hist. Natur.* **9**(2): 262-269

Grandjean, F. (1939): Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata. *Ann. Des Sc. Nat. Zool.* **11**: 3-122

Grandjean, F. (1956): Observations sur les Oribates (34^e série). *Bull. Mus. hist. Nat.* **28**(2): 205-212

Hagens, A. (2002): Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Halacariden (Halacaroidea, Acari). Diplom-Arbeit, Universität Bremen

Haumann, G. (1991): Zur Phylogenie primitiver Oribatiden (Acari: Oribatida). dbv-Verlag, Graz

Heethoff, M. (2004): Genetic diversity and evolutionary age of parthenogenetic oribatid mites (Acari: Oribatida). Dissertation, Technische Universität Darmstadt

Jeppson, L.R.; Keifer, H.H.; Baker, E.W. (1975): Chapter 11: Tydeidae, Tuckerellidae, Pyemotidae, Penthaleidae, Astigmata, and Cryptostigmata. In: *Mites injurious to economic plants*. University California Press, Berkeley, 307-326

Juberthie, C.; Manier, J.F.; Boissin, L. (1976): Etude ultrastructurale de la double-spermiogenèse chez l'opilion cyphophthalme *Siro rubens* Latreille. *J. Microscop. Biol. Cell.* **25**: 137-148

Kaiser, T. (1989): Die innere Anatomie von *Neoacarus texanus* (Anactinotrichida, Acari, Arachnida) unter Berücksichtigung ultrastruktureller Aspekte. Diplomarbeit, Ruprecht-Karls-Universität, Heidelberg

Karnovsky, M.J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **27**: 137A

Krantz, G.W. (1978): A manual of acarology, 2nd ed. Oregon State Univ. Book Stores, Corvallis

Kümmel, G. (1982): Zur Ultrastruktur von Spermatophoren der Hornmilbe *Oppia nitens* (Acari: Sarcoptiformes: Oribatei) *Entomol. General.* **7**: 301-311

Kümmel, G.; Dobner, Ch. (1986): Fine structure of spermatophores of some oribatid mites (Acari, Arachnida). *J. Morphol.* **189**: 295-31

Leahy, M.G.; Galun, R. (1972): Effect of mating on oogenesis and oviposition in the tick, *Argas persicus* (Oken). *Parasitology* **65**: 167-178

Legg, G. (1977): Sperm transfer and mating in *Ricinoides hanseni* (Ricinulei: Arachnida). *J. Zool., Lond.* **182**: 51-61

Leimann, J. (1991): Structure and formation of the sperm package of *Piona carnea* (Koch 1836) (Prostigmata, Hydrachnidia), a copulating water mite. In: Dusbábek, F.; Bukva, V. (eds.): *Modern Acarology*. Vol. 2. SPB Academic Publ. bv, The Hague, 449-454

Lindquist, E.E. (1976): Transfer of the Tarsocheylidae to the Heterostigmata, and reassignment of Tarsonemina and Heterostigmata to lower hierarchic status in the Prostigmata (Acari). *Can. Entomol.* **108**: 23-48

Lindquist, E.E. (1984): Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnida, with consequent implications for their classification. In: Griffiths, D.A.; Bowman, C.E. (eds.): *Acarology VI* —Vol.1. Ellis

Horwood Limited, Chichester, 28-62

Lindquist, E.E. (1996): External anatomy and notation of structures. In: Lindquist, E.E.; Sabelis, M.W.; Bruin, J. (eds.): Eriophyoid mites, their biology, natural enemies and control. World crop pests. Vol. 6. Elsevier, Amsterdam, 3-32

Luxton, M. (1966): Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh Acarina, with notes on their behaviour. *Acarologia* **8**(1): 163-174

Mathur, S.N.; LeRoux, E.J. (1970): The reproductive organs of the velvet mite, *Allothrombium lerouxi* (Trombidiformes, Trombidiidae). *Can. Entomol.* **102**: 144-157

Matsubara, T.; Ohta, Y.; Ehara, S. (1992): Fine structure of female and male internal reproductive organs in a spider mite *Tetranychus harti* (Ewing) (Acari: Tetranychidae). *Appl. Entomol. Zool.* **27** (1): 65-78

Michael, B.D. (1896): The internal anatomy of *Bdella*. *Trans. Linn. Soc. Lond.* **6**: 477-52

Mitchell, R. (1964): The anatomy of an adult chigger mite *Blankaartia ascoscuteellaris* (Walch). *J. Morphol.* **110**: 41-59

Müller, G. (2000): Funktionelle Anatomie des männlichen Genitaltraktes von *Nanorchestes amphibius* Topsent & Trouessart (Acari, Endeostigmata). Diplom-Arbeit, Universität Bremen

Müller, G. (2003): Male genital system and spermiogenesis of *Nanorchestes amphibius* (Acari: Endeostigmata: Nanorchestidae): Anatomy, histology, and evolutionary implications. *J. Morphol.* **257** (2): 171-180

Neumann, K.W. (1941): Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Parasitus kempersi* Oudms. (Parasitidae). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **37**: 613-682

Norton, R.A. (1998): Morphological evidence for the evolutionary origin of Astigmata

(Acari: Astigmata). Exp. Appl. Acarol. **22**: 559-594

Norton, R.A.; Kethley, J.B.; Johnston, D.E.; OConnor, B.M. (1993): Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: Wrensch, D.L.; Ebbert, M.A. (eds.): Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites. Chapman & Hall, New York, 8-99

Nuzzaci, G.; Alberti, G. (1996): Internal anatomy and physiology. In: Lindquist, E.E.; Sabelis, M.W.; Bruin, J. (eds.): Eriophyoid mites, their biology, natural enemies and control. World crop pests. Vol. 6. Elsevier, Amsterdam, 101-150

Nuzzaci, G.; Solinas, M. (1984): An investigation into sperm formation, transfer, storage, and utilization in eriophyid mites. In: Griffiths, D.A.; Bowman, C.E. (eds.): Acarology VI —Vol.1. Ellis Horwood Limited, Chichester, 491-503

OConnor, B.M. (1984): Phylogenetic relationships among higher taxa in the Acariformes, with particular reference to the Astigmata. In: Griffiths, D.A.; Bowman, C.E. (eds.): Acarology VI —Vol.1. Ellis Horwood Limited, Chichester, 19-27

Oliver Jr., J.H.; Pound, J.M.; Ross, H.A. (1984): Induction of egg maturation in the tick *Ornithodoros parkeri* (Acari: Argasidae) J. Parasit. **70**(3): 337-342

Pahnke, A. (1974): Zur Biologie, Ökologie und Anatomie einheimischer Halacaridae (Acari). Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel

Pappas, P.J.; Oliver Jr.; J.H. (1972): Reproduction in ticks (Acari: Ixodoidea). 2. Analysis of the stimulus for rapid and complete feeding of female *Dermacentor variabilis* (Say.). J. Med. Entomol. **9**: 47-50

Pijnacker, L.P. (1985): Spermatogenesis. In: Helle, W.; Sabelis, M.W. (eds.): Spider mites, their biology, natural enemies and control. World crop pests. Vol. 1a. Elsevier, Amsterdam, 29-62

Pijnacker, L.P.; Drenth-Diephuis, L.J. (1973): Cytological investigations on the male

reproductive system and the sperm track in the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae, Acarina). Netherl. J. Zool. **23**: 446-464

Possiel, A. (2002): Untersuchungen zur Struktur und Funktion des weiblichen Genitaltraktes von *Hypochothonius rufulus* C.L.Koch (Acari, Oribatida). Diplom-Arbeit, Universität Bremen

Prasse, J. (1968): Untersuchungen über Oogenese, Befruchtung, Eireifung und Spermatogenese bei *Caloglyphus berlesei* Michael 1903 und *C. michaeli* Oudemans, 1924 (Acari, Acaridae). Biol. Zentralbl. **87**: 757-775

Reynolds, E.S. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. **17**: 208-212

Rohde, C.J.; Oemick, D.A. (1967): Anatomy of the digestive and reproductive systems in an acarid mite (Sarcoptiformes). Acarologia **9**(3): 608-617

Schaub, R. (1888): Über die Anatomie von *Hydrodroma*. S.B. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien **97**: 98-151

Schliwa, W. (1965): Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen über die Spermatophorenbildung bei Collembolen (mit Berücksichtigung der Dipluren und Oribatiden). Zool. Jb. Anat. **82**: 445-520

Schmidt, U. (1936): Beiträge zur Anatomie und Histologie der Hydracarinen, besonders von *Diplodontus despiciens* O.F. Müller. Z. Morph. Ökol. Tiere **30**: 99-176

Schubart, H. (1975): Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). Zoologica **123**: 23-91

Schulte, G.; Schuster, R.; Schubart, H. (1975): Zur Verbreitung und Ökologie der Ameronothriden (Acari, Oribatei) in terrestrischen, limnischen und marinen Lebensräumen. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **15**: 359-385

Schuster, R. (1979): Soil mites in the marine environment. In: Rodriguez, J.G. (ed.): Recent advances in acarology. Academic Press, New York, 593-602

Schuster, R.; Schuster, I.J. (1970): Indirekte Spermaübertragung bei Tydeidae (Acari, Trombidiformes). Naturwiss. **57**: 256

Schuster, R.; Schuster, I.J. (1977): Ernährungs- und fortpflanzungsbiologische Studien an der Milbenfamilie Nanorchestidae (Acari, Trombidiformes). Zool. Anz., Jena **199 1/2**: 89-94

Shepherd, J.G.; Oliver, J.H.; Hall, J.D. (1982): A polypeptide from male accessory glands which triggers maturation of tick spermatozoa. Int. J. Invertebrate Reprod. and develop. **5**: 129-137

Shultz, J.W. (1990): Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. Cladistics **6**: 1-38

Smith, J.W.; Boudreaux, H.B. (1972): An autoradiographic search for the site of fertilization in spider mites. Ann. Entomol. Soc. Am. **65**: 69-74

Sonenshine, D.E. (1991): Biology of Ticks. Vol. 1. Oxford University Press, New York

Thomae, H. (1926): Beiträge zur Anatomie der Halacariden. Zool. Jb. Anat. **47**: 155-190

Thomas, R.H.; Zeh, D.W. (1984): Sperm transfer and utilization strategies in Arachnids: ecological and morphological constraints. In: Smith, R.L. (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic Press, Orlando, 179-221

Thor, S. (1903): Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ann. Sci. Nat. Zool. (sér. 8) **19**: 1-90

Van der Hammen, L. (1980): Glossary of acarological terminology, Vol. 1, General

terminology. Dr. W. Junk Publ., The Hague

Van der Hammen, L. (1989): An introduction to comparative arachnology. SPB Academic, The Hague

Vistorin-Theis, G. (1977): Anatomische Untersuchungen an Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes). *Acarologia* **19**: 242-257

Waitzbauer, J. (1983): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Spermio-genese und Spermatophore von *Hermannia gibba* (Oribatidae, Acari). *Acarologia* **24**: 544-580

Walzl, M. G. (1992): Ultrastructure of the reproductive system of the house dust mites *Dermanyssus farinae* and *D. pteronyssinus* (Acari, Pyroglyphidae) with remarks on spermatogenesis and oogenesis. *Exp. Appl. Acarol.* **16**: 85-116

Warren, E. (1939): The genital system of *Hypoctonus formosus* (Bultler), (Thelyphonidae). *Ann. Natal Mus.* **9**: 307-344

Warren, E. (1947): On the genital system and gut of the oribatid mite, *Cepheus tegeocranus* (Herm.) and the reaction of these organs to a ray-fungus parasite. *Ann. Nat. Mus.* **11**: 1-36

Weygoldt, P. (1975a): Untersuchungen zur Embryologie und Morphologie der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C.L. Koch (Arachnida, Amblypygi, Tarantulidae). *Zoomorphologie* **82**: 137-199

Weygoldt, P. (1975b): Die indirekte Spermatophorenübertragung bei Arachniden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **1974**: 308-313

Weygoldt, P. (1990): Arthropoda – Chelicerata: Sperm Transfer. In: Adiyodi, K.G.; Adiyodi, R.G. (eds.): Reproductive biology of invertebrates. Fertilization, development and parental care. Vol. IV, Part B., John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 77-119

Weygoldt, P. (1998): Evolution and systematics of the Chelicerata. Exp. Appl. Acarol. **22**: 63-79

Weygoldt, P.; Paulus, H.F. (1979a): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch. **17**: 85-116

Weygoldt, P.; Paulus, H.F. (1979b): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch. **17**: 177-200

Weygoldt, P.; Weisemann, A.; Weisemann, K. (1972): Morphologisch-histologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der Amblypygi unter besonderer Berücksichtigung von *Tarantula marginemaculata* C.L. Koch (Arachnida). Z. Morph. Tiere, **73**: 209-247

Witalinski, W. (1982a): Unusual structural changes in mitochondria during spermiogenesis in the oribatid mite, *Hafenrefferia gilvipes* (Acari). Cell Tissue Res. **226**: 465-468

Witalinski, W. (1982b): Spermiogenesis and structure of spermatozoa in the oribatid mite, *Hafenrefferia gilvipes* (C.L. Koch) (Acari, Oribatida). Intern. J. Invert. Reproduct. **5**: 43-56

Witalinski, W. (1988): Spermatogenesis and postinseminational alterations of sperm structure in a sarcoptid mite, *Notoedres cati* (Hering) (Acari, Acaridida, Sarcoptidae). Acarologia **29**: 411-421

Witalinski, W.; Jonczy, J.; Godula, J. (1986): Spermatogenesis and sperm structure before and after insemination in two acarid mites, *Acarus siro* L. and *Tyrophagus putrescentiae* (Schrank) (Acari: Astigmata). Acarologia **27**: 41-51

Witalinski, W.; Szlendak, E.; Boczek, J. (1990): Anatomy and ultrastructure of the reproductive system of *Acarus siro* (Acari, Acaridae). Exp. Appl. Acarol. **10**: 1-31

With, C. (1904): The Notostigmata, a new suborder of Acari. Videnskab. Medd. Dansk Naturhist. Foren. Kjøbenhavn **1904**: 137-192

Witte, H. (1975a): Funktionsanatomie der Genitalorgane und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes). Z. Morph. Tiere **80**: 137-180

Witte, H. (1975b): Funktionsanatomie des weiblichen Genitaltraktes und Oogenese bei Erythraeiden (Acari, Trombidiformes). Zool. Beitr. **21**: 247-277

Witte, H. (1991): Indirect sperm transfer in prostigmatic mites from a phylogenetic viewpoint. In: Schuster, R.; Murphy, G.W. (eds.): The Acari – Reproduction, development and life-history strategies. Chapman & Hall, London, 137-176

Witte, H. (1995): Evolution and phylogenetic system of the Erythraeoidea. In: Kropczynska, D.; Boczek, J.; Tomczyk, A. (eds.): The Acari, Oficyna DABOR, Warszawa, 117-148

Witte, H. (1998): On the internal organization of smaridid mites (Acari, Erythraeoidea), and on the role of organismal properties for determining the course of evolutionary change. In: Ebermann, E. (ed.): Arthropod biology: contributions to morphology, ecology and systematics. – Biosystematics and ecology series **14**: 245-289

Witte, H.; Döring, D. (1999): Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. Exp. Appl. Acarol. **23**: 181-216

Witte, H.; Olomski, R. (1999): The evolutionary transformation of functional systems in the Parasitengonae. In: Mitchell, R.D.; Horn, D.J.; Needham, G.R.; Welbourn, W.C. (eds.): Acarology IX. Vol. 2. Ohio Biology Survey, Columbus, 125-137

Witte, H.; Storch, V. (1973): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Hodensekreten und Spermien der trombidiformen Milbe *Abrolophus rubipes* (Trouessart, 1888). Acarologia **15**: 441-450

Wohltmann, A. (2001): The evolution of life histories in Parasitengona (Acari: Prostigmata). *Acarologia* **41**: 145-204

Woodring, J.P. (1970): Comparative morphology, homologies and functions of the male system in oribatid mites. *J. Morph.* **132**: 425-452

Woodring, J.P.; Cook, E.F. (1962): The internal anatomy, reproductive physiology, and molting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina: Oribatei). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **55**: 164-181

Woodring, J.P.; Galbraith, C.A. (1976): The anatomy of the adult Uropodid *Fuscuropoda agitans* (Arachnida, Acari), with comparative observations on other Acari. *J. Morphol.* **150**: 19-58

A. Anhang

A.1. Merkmalstabelle

Taxon \ Merkmal	Anactinotrichida	Endeostigmata <i>Bimichieliida</i>	Oribatida <i>inkl. Ameronothrus lineatus</i>	Astigmata	Prostig. <i>Bdelloidea</i>	Prostig. <i>Halacaroidea</i>	Prostig. <i>Eupodoidea</i> <i>inkl. Linopodes spec.</i>	Prostig. <i>Tydeoidea</i> <i>inkl. Tydeus californicus</i>	Prostig. <i>Eleutherengona, Tetranychoida</i>	Prostig. <i>Eriophyoidea</i>	Prostig. <i>Parasitengona</i>
Hodenform	Paarig	2 Schenkel mit Brücke	2 Schenkel mit Brücke	Paarig	2 Schenkel mit Brücke	Paarig	2 Schenkel mit Brücke	2 Schenkel mit Brücke	Paarig	Unpaar	2 Schenkel mit Brücke
Spermatozysten	Ja	Ja	Ja	Nein	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Drüsenhoden	Nein	Ja	Ja	Nein	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja	Ja
Muskulatur um Drüsenhoden	-	Nein	Nein	-	Ja	Nein	Nein	Nein	Ja	Ja	Nein
Zahl der somatischen Zellen	Viele	1 pro Hälfte	2 pro Hälfte	1 zentrale Zelle bzw. Syncytium pro Hoden	1 pro Hälfte	?	2 pro Hälfte	?	1 pro Hälfte	?	?
Lage der Nuclei der somatischen Zellen	Verteilt	In der Nähe der Übergabe	In der Nähe der Übergabe	Verteilt bzw. zentral	Zentrum	?	In der Nähe der Übergabe	An der Wand zum Drüsenhoden	?	?	?
Sekrethülle um Spermien	Nein	Ja	Ja	Nein	Ja	Ja	Ja	Ja	Nein	Ja	Ja

Taxon	Anacti- notri- chida	Endeo- stigmata <i>Bimicha- eliida</i>	Oribatida <i>inkl. Amerono- thrus lineatus</i>	Astig- mata	Prostig. <i>Bdello- idea</i>	Prostig. <i>Halacaro- idea</i>	Prostig. <i>Eupodo- idea</i> <i>inkl. Linopo- des spec.</i>	Prostig. <i>Tydeo- idea</i> <i>inkl. Tydeus califor- nicus</i>	Prostig. <i>Eleuthe- rengona, Tetrany- choidea</i>	Prostig. <i>Eriophy- oidea</i>	Prostig. <i>Parasi- tengona</i>
Merkmal											
Form der Vasa deferentia	Langer paariger und kurzer unpaarer Abschnitt (Vesicula seminalis)	Langer paariger und kurzer unpaarer Abschnitt	Langer paariger und kurzer unpaarer Abschnitt	Langer paariger und kurzer unpaarer Abschnitt	Langer paariger und kurzer unpaarer Abschnitt	Kurzer paariger und langer unpaarer Abschnitt	Kurzer paariger und langer unpaarer Abschnitt	Anfang paarig, weiterer Verlauf unklar	Kurzer paariger und langer unpaarer Abschnitt (Sper- mien- pumpe)	Unpaar	Paarige und unpaare Abschnit- te ungefähr gleich lang
Muskulatur um Vasa deferentia	Ja	Ja	Ja	Ja	?	?	Ja	?	Ja	Ja	Ja
Sphinkter am Beginn der Vasa deferentia	Nein	Ja	Ja	Nein	Ja	Nein	Ja	Ja	Ja	Nein	Ja
Hinweise auf Resorption in den Vasa deferentia	Nein	Ja: Basales Labyrinth, Mikrovilli- saum	Ja: Basales Labyrinth	Nein	Nein	Ja: Basales Labyrinth, modifi- ziertes Sekret	Ja: Basales Labyrinth, modifi- ziertes Sekret	?	Nein	Nein	Ja: Basales Labyrinth, dichtere Sekret- / Sper- mien- pakete

Taxon	Anacti- notri- chida	Endeostigmata <i>Bimicha- eliida</i>	Oribatida <i>inkl. Ameronothrus lineatus</i>	Astigma- mata	Prostig. <i>Bdello- idea</i>	Prostig. <i>Halacaro- idea</i>	Prostig. <i>Eupodo- idea</i> <i>inkl. Linopodes spec.</i>	Prostig. <i>Tydeo- idea</i> <i>inkl. Tydeus californicus</i>	Prostig. <i>Eleuthe- rengona, Tetranych- choidea</i>	Prostig. <i>Eriophy- oidea</i>	Prostig. <i>Parasi- tengona</i>
Merkmal											
Drüsige Vasa deferentia- Abschnitte	Nein	Nein	Nein	Ja ¹	Ja ¹	Ja ¹	Nein	?	Nein	Nein	Nein
Struktur des Ductus ejaculatorius	Unge- kammert	Gekam- mert (proximal, anterior, zentral)	Unge- kammert („Inner“ + „Outer Cup“)	Unge- kammert	Gekam- mert (proximal, anterior, zentral)	Gekam- mert ²	Gekam- mert (proximal, anterior, zentral)	?	Unge- kammert	Unge- kammert	Gekam- mert (proximal, anterior, zentral)
Anteriore akzessorische Drüse	Nein	Ja	Nein	Nein	Ja	Nein	Ja	Ja	Nein	Nein	Ja
Spermatozoen mit Kernmembran	Ja	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein
Spermatozoen mit Akrosom- komplex	Ja	Nein	Nein	Nein	Ja	Ja	Nein	Nein	Nein	Ja	Ja
Spermatozoen mit Mitochondrien	Ja	Nein	Ja	Ja	Ja	Nein	Ja	?	Nein	Nein	Ja

¹: Homologie ist nicht anzunehmen, da die drüsigen Anteile in verschiedenen Abschnitten der Vasa deferentia liegen.

²: Die Kammerung des Ductus ejaculatorius bei Halacariden weicht von der bei anderen Prostigmata ab und ist somit vermutlich nicht homolog zu dieser.

Taxon	Anactinotrichida	Endeostigmata <i>Bimichieliida</i>	Oribatida <i>inkl.</i> <i>Ameronothrus lineatus</i>	Astigmata	Prostig. <i>Bdelloidea</i>	Prostig. <i>Halacaroidea</i>	Prostig. <i>Eupodoidea</i> <i>inkl.</i> <i>Linopodes spec.</i>	Prostig. <i>Tydeoidea</i> <i>inkl.</i> <i>Tydeus californicus</i>	Prostig. <i>Eleutherengona,</i> <i>Tetranychoida</i>	Prostig. <i>Eriophyoidea</i>	Prostig. <i>Parasitengona</i>
Merkmal											
Spermienaggregate	Nein	Nein	Nein	Nein	Ja	Ja	Nein	Nein	Nein	Nein	Nein
Spermaübertragung	Semidirekt	Indirekt	Indirekt	Direkt	Indirekt	Indirekt	Indirekt	Indirekt	Direkt	Indirekt	Indirekt
Spermatophore	Sack-Sp.ph.	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.	Nein	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.	Faden-sp.ph.	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.	Nein	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.	Gestielte Tröpfchen-sp.ph.
QUELLEN	3, 5, 12, 16	4, 18, 19, 23	1, 4, 5, 11, 14, 24, 31, 32	4, 5, 25, 26	2, 4, 5, 9	7, 15, 21	1, 4, 13	1, 22	6, 10, 17	8, 20	4, 27, 28, 29, 30

Quellen:

- | | |
|----------------------------------|--------------------------------|
| (1) Vorliegende Arbeit | (18) MÜLLER, 2000 |
| (2) ALBERTI, 1974 | (19) MÜLLER, 2003 |
| (3) ALBERTI, 1980a | (20) NUZZACI & ALBERTI, 1996 |
| (4) ALBERTI, 1980b | (21) PAHNKE, 1974 |
| (5) ALBERTI & COONS, 1999 | (22) SCHUSTER & SCHUSTER, 1970 |
| (6) ALBERTI & CROOKER, 1984 | (23) SCHUSTER & SCHUSTER, 1977 |
| (7) ALBERTI & MEYER-ROCHOW, 2002 | (24) WAITZBAUER, 1983 |
| (8) ALBERTI & NUZZACI, 1996 | (25) WALZL, 1992 |
| (9) ALBERTI & STORCH, 1976a | (26) WITALINSKI ET AL., 1990 |
| (10) ALBERTI & STORCH, 1976b | (27) WITTE, 1975a |
| (11) ALBERTI ET AL., 1991 | (28) WITTE, 1991 |
| (12) COONS & ALBERTI, 1999 | (29) WITTE, 1998 |
| (13) EHRNSBERGER, 1977 | (30) WITTE & OLOMSKI, 1999 |
| (14) FERNANDEZ ET AL., 1991 | (31) WOODRING, 1970 |
| (15) HAGENS, 2002 | (32) WOODRING & COOK, 1962 |
| (16) KAISER, 1989 | |
| (17) MATSUBARA ET AL., 1992 | |

A.2. Abkürzungs-Verzeichnis

A1-3: Vesikel der Sekrete A1, A2, A3	MV: Mikrovilli
AaD: Ausführungsgang der akzessorischen Drüse	Nc: Nucleolus
aDr: akzessorische Drüse	Nu: Nucleus
AGM: „anterior gland muscle“	OC: „outer cup“
aK: anteriore Kammer	P: P-Sklerit
aO: akzessorisches Organ	PGL: Progenitallippen
B: „bridge“-Sklerit	prK: proximale Kammer
BMu: Muskelzelle des Bulbus	reR: raues endoplasmatisches Reticulum
Bu: Bulbus der Vasa deferentia	S: S-Sklerit
Chr: Chromatin	SCy: Spermatozysten
De: Ductus ejaculatorius	SMu: Muskelzelle des Sphinkterabschnittes
DrH: Drüsenhoden	Sp: Spermatozoen
DrZ: Epithelzelle des Drüsenhodens	Sph: Sphinkterabschnitt der Vasa deferentia
EGA : Epithel des Genitalatriums	Spp: Spermatozoenpaket
GA: Genitalatrium	SpW: Spermatozoenwolke
geR: glattes endoplasmatisches Reticulum	SV: Sekretvesikel
IC: „inner cup“	sZ: somatische Zelle
KL: Keimlager	T: „tongue“-Sklerit
Kr: Krone	TM: „tongue“-Muskel
Ku: Kutikula	ÜS: Übertrittsstelle der Spermatozoen
L1-3: Vesikel der Sekrete L1, L2, L3	Vd: Vasa deferentia
Li: Lipide	VdZ: Epithelzelle des Vas deferens
IL: laterale Leisten	Vs: Vesikel
Lu: Lumen	zB: zentraler Bereich des Ductus ejaculatorius
IZS: laterale Zungensklerite	zK: zentrale Kammer
M: M-Sklerit	
mB: membranbegrenzte Bereiche	
MF: Mikrofilamente	
Mt: Mitochondrium	
Mu: Muskelzelle	

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt meinen beiden „Doktorvätern“ Prof. Dr. Harald Witte, der die Begeisterung für die Tiergruppe und das Thema in mir weckte und Prof. Dr. Andreas Wohltmann, der sie neu entfachte. Prof. Dr. Dietrich Mossakowski möchte ich für die Begutachtung meiner Arbeit und die Hilfsbereitschaft in einer schwierigen Zeit danken.

Ich möchte mich außerdem bei allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe „Spezielle Zoologie der wirbellosen Tiere“ bedanken, die mir zu jeder Zeit mit Anregungen, Diskussionsbereitschaft und Hilfe bei praktischen Problemen zur Seite standen. Hierbei möchte ich vor allem Frau Anic Possiel und Frau Gundula Sieber-Warwas erwähnen, die mich durch alle Höhen und Tiefen dieser Arbeit begleitet haben.

Ich danke Frau Gisela Krüger für die Fotoarbeiten, Frau Anke Toltz für die Arbeiten am Elektronenmikroskop und Herrn Igor Badanin für die Bereitstellung von *Linopodes spec.*

Besonders danken möchte ich schließlich meiner Frau Simone Neddermann für ihre Unterstützung, Geduld und Liebe während der gesamten Zeit.

„Nothing shocks me. I’m a scientist.“

Prof. Dr. Henry Jones, Jr.

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich

- die Arbeit ohne unerlaubte fremde Hilfe angefertigt habe
- keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe
- die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.