

STEFFEN WOAS

# Die phylogenetischen Entwicklungslinien der Höheren Oribatiden (Acari) I.

## Zur Monophylie der Poronota

### GRANDJEAN, 1953

#### Kurzfassung

Auf der Grundlage von 65 Arten wird versucht, die phylogenetischen Entwicklungslinien der Höheren Oribatiden nachzuzeichnen. Hierfür wird ein phylogenetisches Arbeitsverfahren verwendet, welches das in früheren Arbeiten (WOAS 1981, 1986) vorgestellte Spaltungsverfahren konsequent weiterentwickelt. Auf der Basis der 65 Arten wird eine Merkmalsliste von ca. 600 Merkmalen mit ca. 3200 Merkmalsausprägungen erstellt und deren Verteilung über die Arten in einer Merkmalsmatrize notiert.

Im Ausgangsmaterial sind nebeneinander mono-, dico- und polytome Merkmale enthalten. Die monotonen Merkmale kennzeichnen das Ausgangsmaterial als Ganzes. Mit Hilfe der dichotomen Merkmale werden Merkmalsbündel gebildet, mit deren Hilfe das Artenmaterial in einer Folge von Spaltungsschritten aufgetrennt wird. Dabei werden fortlaufend dico- in monotome und poly- in sekundär dichotome Merkmale umgewandelt. Diejenigen dichotomen Merkmale, die jeweils nicht in Form von Leitmerkmalen spaltungsrelevant werden, werden als indifferente Merkmale bezeichnet.

Mit Hilfe dieser indifferenter primär und sekundär dichotomen Merkmale sowie mit dem Anteil der spaltungsrelevanten Leitmerkmale an der Gesamtanzahl der dichotomen Merkmale in den einzelnen Spaltungsschritten lassen sich typogenetische, typolytische und typostatistische Bereiche der Spaltungsfolge feststellen. Die Anordnung dieser Bereiche in der Spaltungsfolge führt zur Errichtung von Phylogrammen, die für die phylogenetische Interpretation der Spaltungsfolgen notwendig sind.

Als Ergebnis lassen sich 2 Entwicklungslinien der Höheren Oribatiden nachzeichnen, die der Oppioidea und der "Nonoppioidea" welche sich beide aus dem basalen Umfeld um die "Gatungsgruppen" Eremaeus und Carabodes entwickeln. Dabei gehören die Poronota selbst der Entwicklungslinie der "Nonoppioidea" an.

#### Abstract

**The lines of phylogenetical development in Higher Oribatei (Acari) I. The Monophyly of Poronota GRANDJEAN, 1953**

Based on the number of 65 species an attempt is made to reconstruct the evolutionary lines of Higher Oribatei. For the reconstruction a phylogenetical method is applied, which is developed from the formerly used splitting method (WOAS, 1981, 1986). By the aid of the 65 species a list of approximately 600 characters with an estimated number of 3200 structural conditions is erected. The distribution of the different structural conditions in all the species of the initial material is fixed in a matrix of characters.

The initial material contains together mono-, dico- and polytomous characters. The whole of the species of this material is marked by the monotonous characters. By the help of the di-

chotomous characters, bunches of characters are erected which serve for splitting off the species from the initial material within a sequence of splitting steps. In this way dichotomous characters are continuously transformed into monotonous and polytomous characters into secondary dichotomous characters. Those dichotomous characters which in contrast to the leading characters take not part in the splittings of the splitting process are called indifferent characters.

By the aid of these primary and secondary dichotomous characters and the ratio between leading characters and the total amount of dichotomous characters within the different splitting steps, typogenetical, typolytical and typogstatistical areas within the splitting sequence can be localized. The arrangement of these areas within the splitting sequence leads to the erection of phylogramms, which are necessary for the phylogenetical interpretation of the splitting sequence.

As result two evolutionary lines of Higher Oribatei can be established, the Oppioidea s.l. and the "Nonoppioidea". Both lines are deriving from the basic area of the genus-groups "Eremaeus" and "Carabodes". The Poronota s.str. themselves are belonging to the evolutionary line of the "Nonoppioidea" (Extended summary see page 165)

#### Résumé

**Les lignes du développement phylogénétique des Oribates supérieurs (Acariens) I. Au sujet de la Monophylie des Poronota GRANDJEAN, 1953**

Le présent travail est un essai de constituer des lignes du développement phylogénétique des Oribates supérieurs, sur la base d'un nombre de 65 espèces. Pour cette constitution une méthode phylogénétique est appliquée, qui a été établie autrefois par l'auteur (WOAS 1981, 1986) et qui est perfectionnée dans le présent travail. À l'aide de ces 65 espèces, une liste de caractères est formée qui consiste approximativement en 600 caractères différents avec 3200 modalités. La distribution de ces modalités sur les espèces de l'ensemble étudié est fixée dans une matrice des caractères.

Parmi l'ensemble étudié, des caractères mono-, dico- et polytomes sont contenus simultanément. Les caractères monotonnes caractérisent l'ensemble d'espèces. À l'aide des caractères dichotomes, des faisceaux de caractères sont formés, qui servent à séparer les espèces de l'ensemble étudié dans une séquence de divisions. De cette façon, les caractères dichotomes sont transformés successivement en caractères monotonnes, et les caractères polytomes en caractères secondairement dichotomes. Ceux des caractères dichotomes, qui, contrairement aux caractères décisifs, ne sont pas engagés dans les divisions diverses pendant le procédé de séparation d'espèces, sont nommés caractères indifférents.

À l'aide de ces caractères principalement et secondairement dichotomes et du pourcentage de caractères décisifs parmi le to-

tal des caractères dichotomes dans les divisions diverses, il est possible de localiser des régions typogénétiques, typolytiques et tyostatiques dans la séquence de divisions. L'arrangement de ces régions dans la séquence de divisions aboutit à la construction des phylogrammes, nécessaire pour interpréter les séquences de divisions au sens phylogénétique.

Comme résultat, on reçoit 2 lignes de développement des Oribates supérieures, les Oppioidea s.l. et les "Nonoppioidea". Les deux lignes se dérivent d'une région basale aux environs des groupes génériques d' "Eremaeus" et de "Carabodes". Les Poronota s.str. eux-mêmes appartiennent à la ligne de développement des "Nonoppioidea".

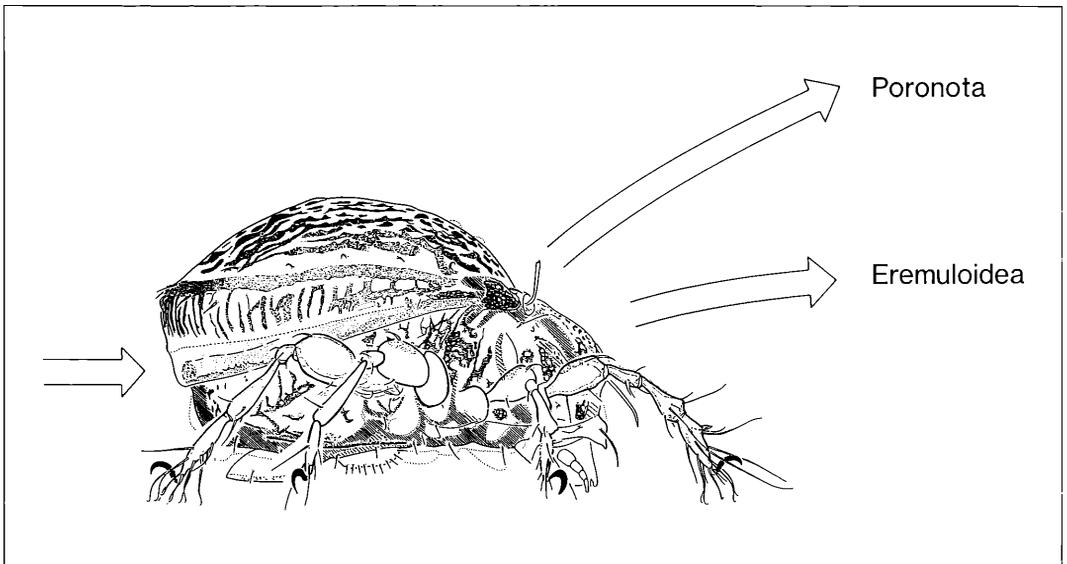
#### Autor

Dr. STEFFEN WOAS, Staatliches Museum für Naturkunde, Erbprinzenstr. 13, Postfach 6209, D-7500 Karlsruhe 1

#### Inhalt

1.	Einleitung	93
2.	Das Verfahren	95
2.1	Die Merkmale	95
2.2	Der Spaltungsgang	99
2.3	Die Merkmale im Spaltungsgang	102
3.	Die Durchführung des Verfahrens	109
3.1	Das Ausgangsmaterial	109
3.2	Die Merkmalskomplexe	110
3.3	Der Spaltungsgang im einzelnen	117
3.4	Die Spaltungsliste	128
4.	Die Entwicklung der Merkmalsverteilung in der Spaltungsfolge	130
4.1	Virente und tyostatische Phasen der Entwicklung	130
4.2	Die Typolyse in virenten Phasen	130
4.3	Die Typogenese in virenten Phasen	133
4.4	Die Akkumulierung stabiler Merkmalsstrukturen in tyostatischen Phasen	138
5.	Die Bildung von Verwandtschaftsgruppen mit Hilfe von Phylogrammen	139
5.1	Das typolytisch betonte Phylogramm	140
5.2	Das tyogenetisch betonte Phylogramm	143
5.3	Das tyostatisch betonte Phylogramm	148
6.	Begründung der Verwandtschaftsgruppen	153
6.1	Widersprüche bei der Bildung der Verwandtschaftsgruppen	153
6.2	Ontogenetische Aspekte der Verwandtschaftsgruppen	159
7.	Zusammenfassung	164
8.	Summary	165
9.	Literatur	167

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft



## 1. Einleitung

In seinem "Essai de classification des Oribates" von 1953 stellt GRANDJEAN als 5. Sektion der Oribates supérieurs die Poronota auf, denen er die Scutoverticidae, Passalozetidae, Achipteriidae, Tegoribatidae, Pelopidae, Oribatellidae, Ceratozetidae, Euzetidae, Mycobatidae, Chamobatidae, Galumidae, Parakalumidae, Haplozetidae, Scheloribatidae, Oribatulidae und die Zetomotrichidae zuordnet. Es handelt sich also um eine sehr umfangreiche Gruppe, deren Vertreter ausnahmslos durch ein octotaxisches System von areae porosae gekennzeichnet sind und sämtliche Pterogasterinen umfassen mit Ausnahme der Microzetidae. Diese werden von GRANDJEAN trotz ihres pterogasterinen Habitus wegen des Fehlens jeglicher areae porosae zur 2. Sektion der Oribates supérieurs, den Eupheredermata, gestellt.

ALBERTI, STORCH & RENNER (1981) haben den Drüsencharakter der areae porosae nachgewiesen. Es handelt sich folglich um eine potentiell adaptive Struktur, deren mehrfache Parallelentwicklung nicht auszuschließen ist. Damit ist der Synapomorphiecharakter dieses Merkmals grundsätzlich anzuzweifeln, der jedoch Voraussetzung wäre zur Begründung einer monophyletischen Gruppe.

Ein Beispiel für die Schwierigkeit, auf dem Merkmal der areae porosae eine monophyletische Einheit zu gründen, ist die Einordnung der Gattung *Unduloribates*, die durch BALOGH (1943) anlässlich der Beschreibung der Nominart *Unduloribates undulatus* BALOGH, 1943 zu den Oribatellidae gestellt wurde. Nach PIFFL 1972 fehlt der Gattung *Unduloribates* aber das octotaxische System, womit seiner Meinung nach eine Einordnung derselben in die Nachbarschaft der poronoten Oribatellidae nicht statthaft ist. NORTON & BEHAN-PELLETIER (1986) stellen *Unduloribates* zu den Phenopeloipoidea, die bei fehlendem Humeralorgan u. a. durch eine abgeplattete Nymphen plissée und einen Lenticulus beim Adultus gekennzeichnet sind und mit *Pelops* und seinen engeren Verwandten poronote Formen enthalten. Sie erachten offensichtlich das Merkmal "poronot" als zweitrangig und ziehen damit auch die Monophylie der Poronota in Zweifel.

GRANDJEAN (1953) vereinigt in der Gruppe der Poronota recht unterschiedliche Nymphentypen: Nymphen plissée, Nymphen à megasclérites und Nymphen à microsclérites. Darüber hinaus ist die Nymphen der Oribatellidae, wie GRANDJEAN selbst vermerkt, apopherederm, eine Eigenschaft, welche bis zu einem gewissen Grade der Eupheredermie ähnelt, die nach GRANDJEAN ausschließlich die Ontogenie der Eupheredermata kennzeichnet.

Das Durchbrechen der konsequenten Begrenzung der Gruppeneindeutung auf einen bestimmten Nymphentyp, wie es bei den übrigen 4 Sektionen der Höheren Oribatiden der Fall ist, erweist sich als problematisch. Nach NORTON & BEHAN-PELLETIER (1986) lassen sich auch bei

den Poronota durchaus monophyletische Gruppen mit Hilfe nymphaler Merkmale definieren. So sehen sie megaskleritische Nymphen mit Humeralorgan bzw. exozentrosklerose mikroskleritische Nymphen jeweils als Synapomorphien an, die die Ceratozetoidea bzw. Oripodoidea als monophyletische Gruppen kennzeichnen. Die Nymphen plissée betrachten sie dagegen als plesiomorph, so daß die Monophylie der Poronota insgesamt in Zweifel zu ziehen ist.

Es ist an der Zeit, den monophyletischen Charakter der Poronota zu überprüfen, zumal GRANDJEAN (1953) seinen "Essai de classification" als einen *essai de classification naturelle*, also phylogenetisch verstanden hat. Eine solche Untersuchung ist nicht nur eine Frage der phylogenetischen Systematik der Oribatiden, sondern sie betrifft auch die Taxonomie und damit die praktische Umsetzung der systematischen Grundlagen, die ihrerseits Voraussetzung für vergleichend-ökologische oder tiergeographische Arbeiten ist.

Ein besonderes Problem phylogenetischer Studien der Oribatiden bereitet das hohe erdgeschichtliche Alter dieser Tiergruppe (BERNINI 1986, KRIVOLUTSKY & DRUK 1986, NORTON et al. 1988). Viele Formen und Arten erweisen sich als "lebende Fossilien" und diese konfrontieren den Bearbeiter mit einem spezifischen Problem der Merkmalsverteilung, das typisch für alte Verwandtschaftsgruppen ist: Heterobathmie oder das mosaikartige Nebeneinander von plesio- und apomorphen Merkmalen.

Die rezenten Vertreter solcher alten Verwandtschaftsgruppen lassen erkennen, daß ein Teil der Formen oder Arten in ihren konstanteren Merkmalen auf dem Stadium der Typogenese stehengeblieben ist und den nachfolgenden Prozeß der Typostase in diesen Merkmalen unverändert durchlaufen hat. So zeigen beispielsweise die rezenten Monotremata neben den plesiomorphen Strukturen (Ectopterygoid, Coracoid, Epicoracoid und Interclavicula oder Interthorakale, eierlegend, monotrem, Neonate mit Eizahn) auch hochgradig apomorphe Merkmale (Rhamphoteke im Bereich der Maxillae, Stachelkleid und Reduktion des Gebisses, Giftdrüse mit ausmündendem Sporn im Bereich der Hinterbeine). Auch für *Archaeopteryx lithographica* ist ein solches mosaikartiges Nebeneinander plesio- und apomorpher Strukturen kennzeichnend.

Das mosaikartige Auftreten von apo- und plesiomorphen Merkmalen bei einer Tiergruppe oder bei einer Art ist ohne Zweifel die Folge der sogenannten Mosaikrevolution, die besagt, "daß die Entwicklung der einzelnen Merkmalskomplexe nicht unbedingt synchron verläuft" (THENIUS 1979: 18). THENIUS führt als Beispiel hierfür die von SIMPSON aufgedeckte stammesgeschichtliche Entwicklung der Equiden an.

Die Heterobathmie der Organisation des Morphotypus ist offensichtlich in solchen Gruppen sehr hoch, bei deren Entstehung es zu einem weitgehenden Zusammenbruch des genetischen Gleichgewichts infolge von Iso-

lationsvorgängen in den Ursprungspopulationen kam. MAYR (1967: 423) führt hierzu aus: "Eine echte genetische Revolution ist gekennzeichnet durch einen Zusammenbruch der genetischen Homöostasis durch Verlust oder Umbau eines vorher vorhandenen Gleichgewichtssystems. Die Population wird durch ein labiles Stadium gehen. Die Lage wird noch zugespitzt durch die Tatsache, daß die Population mit neuen Selektionsdrücken fertig zu werden hat, die auf der veränderten physikalischen und biotischen Umwelt in dem Isolat beruhen." Da eine solche genetische Revolution im wesentlichen auf den Verlust der genetischen Variationsfähigkeit infolge Ausdünnung des genetischen Materials innerhalb der Gründerpopulation zurückzuführen ist, kann sich erst allmählich durch erneute Anhäufung genetischen Materials ein neues Gleichgewicht einstellen.

Liegen diese genetischen Revolutionen, die nach MAYR (1967: 422) "günstig für den Anlauf nach neuen Richtungen" sind, in einer relativ dichten Zeitabfolge hintereinander, so kann es zu Phänomenen kommen, die man als Parallelismen bezeichnet. Diese werden häufig mit konvergenten Entstehungsabläufen gleichgesetzt, sind aber mit diesen durchaus nicht gleichwertig wie ROMER (1967: 3) ausführt: "Sometimes confused with convergence, but basically a very different phenomenon is that of parallelism - the tendency of two or more closely related types to undergo similar structural changes. Several types of extinct South African mammal-like reptiles had a secondary palate like that of mammals. We are sure that this feature was not present in their common ancestor but that, with a similar ancestry and similar build, there has been a tendency for related forms to acquire similar structures - to "drift" in the same evolutionary direction. It was once assumed that most of the structural features found in modern representatives of a given group, had been present in the common ancestor. But increasing knowledge of phylogenies show that this is frequently not the case; such features are often found to have developed in parallel fashion in various forms during evolutionary history. This situation makes precise definition of a group difficult; we cannot define it by possession of such-and-such characters by all its members; the best we can do for a definition is to cite a trend toward the acquisition of these characteristics."

In der Tat gibt es einen fundamentalen Unterschied zwischen konvergent und parallel entstandenen Merkmalsstrukturen, da letztere in engeren Verwandtschaftsgruppen genetisch mit Sicherheit auf homologe Anlagen zurückgehen, die bereits beim Vorfahren vorhanden waren, was für konvergent entstandene Merkmale definitionsgemäß nicht gilt. Eine nachträgliche Gleichstellung dieser beiden Begriffe durch Ax (1984) ist daher nicht gerechtfertigt. Es soll jedoch nicht verschwiegen werden, daß in der Tat Unklarheit in der Interpretation paralleler Evolution besteht. So stimmt SIMPSON mit ROMERS Definition überein: "Parallelism is the development of similar characters separately in two or more lineages

of common ancestry and on the basis of, or channeled by, characteristics of this ancestry." (nach SIMPSON 1961 in DOBZHANSKI et al. 1977: 265). DOBZHANSKI et al. (1977: 265) indessen kommen diesbezüglich zur nachstehenden Aussage: "Parallelism often involves similarities due to both homology and analogy." Sie dehnen daher im Gegensatz zu SIMPSON und ROMER den Begriff auch auf nicht miteinander verwandte Taxa aus.

Konvergenz oder Parallelismus, diese Frage nach der Entstehung apomorpher Merkmalsstrukturen, wie etwa das sekundäre Palatinum jener südafrikanischen Therapsida, stellt sich im vermehrtem Maße auch innerhalb der Oribatiden. Die offensichtlich viel engere Verwandtschaft dieser Gruppe, als sie etwa durch das derzeitige System wiedergegeben wird, läßt auf eine Vielzahl solcher Parallelismen in der Entstehung apomorpher Merkmalsstrukturen schließen.

An dieser Stelle sei insbesondere auf die Homologiekriterien von REMANE (1956: 58) hingewiesen, wonach in den Hilfskriterien darauf Bezug genommen wird, daß die Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse zur Beurteilung homologer oder nicht-homologer Strukturen eine gewisse Voraussetzung ist. Bei den weitgehend ungeklärten Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Oribatiden können daher weder homologe noch konvergente Merkmalsstrukturen ad hoc erkannt werden.

Für das HENNIGSche Verfahren ist dies jedoch Voraussetzung, um Synapomorphien definieren zu können, die durch ihre Übernahme von einer gemeinsamen Stammart einheitlich alle Arten einer monophyletischen Gruppe zugleich kennzeichnen müssen. Dabei ist die konvergente Entstehung komplexer, abgeleiteter Strukturen in unterschiedlichen monophyletischen Taxa eher unwahrscheinlich (Prinzip der sparsamsten Erklärung - principle of parsimony). Aber selbst die Gleichverteilung homologer und komplexer, apomorpher Merkmalsstrukturen in monophyletischen Gruppen ist keineswegs immer gegeben, da insbesondere ihre Reduktion zu verschiedenen Zeitpunkten bei unterschiedlichen Arten erfolgt sein kann. Solche "ehemaligen Synapomorphien" zeigen dann eine ausgesprochen mosaikartige Verteilung über die Taxa einer monophyletischen Gruppe; sie sind zwar, wegen ihrer Komplexität, als Apomorphien erkennbar, erfüllen jedoch nicht die Bedingung der Gleichverteilung, die für die Definition von Synapomorphien Grundvoraussetzung ist.

So sind zwar sicherlich z.B. die Gattungen *Tectocephus*, *Passalozetes* und *Pelops* näher miteinander verwandt. Jedoch nur *Pelops* und *Passalozetes* verfügen über einen Lenticulus. Da *Pelops* aber auch eine entferntere Verwandtschaft mit den Ceratozetidae s.l. aufweist, die alle keinen vollständigen Lenticulus besitzen, ist der Lenticulus für die großsystematische Einteilung der Höheren Oribatiden allenfalls von untergeordneter Bedeutung, was im Gegensatz zu den Vermutungen steht, die ALBERTI & FERNANDEZ (1988) zunächst ausgesprochen haben. Sicherlich ist der Lenticulus ein apo-

morphes, aber leider auch ein der Anlage nach sehr altes Organ, welches im Zuge der Typogenese entweder parallel über die unterschiedlichen Gruppen der älteren Höheren Oribatiden verteilt oder aber in unterschiedlichen neu entstehenden Artengruppen im Zuge der Typolyse der Merkmalseigenschaften älterer Morphotypen zu unterschiedlichen Zeitpunkten reduziert worden ist.

ALBERTI & FERNANDEZ (1990) zeigen, daß die Organstruktur "Lenticulus" bei *Oribatella quadricornuta* und *Chamobates voigtsi* gegenüber der entsprechenden Organstruktur bei *Scutovertex sculptus*, insbesondere durch das Fehlen von Dendriten zwischen dem Lamellarkörper und dem zentralen Nervensystem und durch das Fehlen der Pigmentzellen im Bereich des Lamellarkörpers unvollständig ist. Dies spricht eher für einen Reduktionsvorgang beim Lenticulus, zumal sowohl *Scutovertex sculptus* als auch *Hydrozetes lemnae* über einen vollständigen und gleichartig aufgebauten Lenticulus verfügen, der auch äußerlich durch eine abgegrenzte "Linsenstruktur" repräsentiert wird, wohingegen sowohl *Oribatella quadricornuta* als auch *Chamobates voigtsi*, wie alle Ceratozetoidea, an dieser Stelle nur die undeutlich eingegrenzten "tache éclairée" zeigen. ALBERTI & FERNANDEZ (1990: 71) selbst schließen übrigens die parallele Entstehung des Organsystems "Lenticulus" auf der Basis gleicher Anlagen nicht aus: "The figure by TARMAN (1961) depicting the clear spot of *Galumna nervosus* suggests a different conformation from that found in the species investigated in the present study. On the other hand it might be, that the receptor cells (representing central neurons!) have evolved from "old" components of the optic system, inherited from the ancestral forms, which have been "activated" probably several times independently."

Man kann die gleichartige Ausbildung einer Merkmalsstruktur in benachbarten Verwandtschaftsgruppen nicht einfach mit dem Vorgang der konvergenten Entstehung s.str. gleichsetzen, wenn diese Merkmalsstruktur auf eine gleiche Anlage zurückzuführen ist. MAYR (1979: 55) führt hierzu aus: "Konvergenzbildungen in verwandten Tiergruppen sind dem Systematiker wohlbekannt. Der Kegelschnabel der Finken hat sich bei den Singvögeln mindestens vier-, wenn nicht fünf- oder sechsmal unabhängig entwickelt. Bei den Landasseln hat sich die Fähigkeit, sich zu einer Kugel aufzurollen, unabhängig in zwölf verschiedenen Familien entwickelt. Parallelismus beweist also, daß ein entprechender Selektionsdruck in verwandten Linien ähnliche Phänotypen unabhängig hervorbringen kann, falls in dem zugrunde liegenden Gengefüge eine Anlage dazu vorhanden ist. Die Definition polyphyletisch ist in solchen Fällen sehr schwierig. Gerade in virenten Gruppen, die als Bildungsbereich neuer Morphotypen, bei gleichzeitig einsetzendem Verlust der Merkmalsstrukturen älterer Morphotypen angesehen werden müssen, kann es daher zu einem erheblichen Anteil parallel oder mosaikartig verteilter, aber

dennoch homologer oder zumindest auf homologe Anlage zurückzuführender Merkmalsstrukturen kommen, die das Auffinden eindeutiger Synapomorphien weitgehend unmöglich machen. Da innerhalb der Oribatiden mit ihren zahlreichen, auf einem weitgehend basalen Entwicklungszustand des Morphotypus verharrenden Gruppen diese Parallelverteilung der Merkmalsstrukturen offensichtlich vorherrscht, ist das HENNIGSche Verfahren mit seinem Entscheidungsantagonismus synapomorph versus konvergent für eine phylogenetische Analyse an dieser Stelle ungeeignet, wobei unbestritten sein soll, daß es für den Vergleich weitgehend tyostatischer Gruppen untereinander durchaus akzeptable phylogenetische Ergebnisse liefert.

## 2. Das Verfahren

### 2.1 Die Merkmale

#### 2.1.1 Grundlegendes zur Definition und Bewertung von Merkmalen

Erster Schritt des Arbeitsverfahrens ist die Definition von Merkmalen und ihre Festlegung in einer Merkmalsliste. Ein Merkmal ist, da wir es bei dieser Analyse mit Morphospezies zu tun haben, eine beliebige Struktur, der eine genotypische Matrix zugrundeliegt; sie liegt bei jeder Art in einer bestimmten phänotypischen Ausprägung vor. Ein Merkmal hat in einer bestimmten Menge an Arten oder Semaphoronten eines zu bearbeitenden Ausgangsmaterials ein, zwei oder mehrere unterschiedlichen Strukturzuständen oder Ausprägungen. Die Gesamtheit der unterschiedlichen Ausprägungen eines Merkmals, welche dasselbe im Laufe seiner Entstehungsgeschichte hervorgebracht hat, spiegelt seinen Differenzierungsgrad wider.

Grundsätzlich wird davon ausgegangen, daß sich "differenzierte Teile aus undifferenzierten Bezirken herausentwickeln" (REMANE, 1956: 212); komplexere Strukturen gelten also gegenüber einfacheren als abgeleitet. Nun ist aber gerade bei Oribatiden vielfach nicht möglich, einen sekundär vereinfachten von einem primär undifferenzierten Zustand zu unterscheiden und ihn so als plesio- oder apomorph zu erkennen, weil über die Entstehungsgeschichte der entsprechenden Einzelstruktur meist Unklarheit besteht. Dieses Problem der Lesrichtung ist eines der Hauptprobleme in der phylogenetischen Beurteilung einer Einzelstruktur und macht es häufig unmöglich, den Differenzierungsgrad einer Ausprägung der Bewertung zugrunde zulegen.

Diesem Problem kann man innerhalb der Oribatiden auch nicht über die Erstellung ontogenetischer Reihen beikommen, da beim Übergang von der Tritonymphie zum Adultus die ontogenetische Reihe häufig unterbrochen ist, was den metamorphotischen Charakter dieses Entwicklungsschrittes andeutet.

Außerdem muß ein apomorphes Merkmal nicht gleichzeitig einen apomorphen Morphotypus kennzeichnen.

Es ist vielmehr anzunehmen, daß die Morphotypen der basalen und virenten Gruppen im Zuge der genetischen Revolution eine Vielzahl apomorpher Merkmale anlegen, wohingegen während der Restitutionsphase, durch Wiedererlangung der genetischen Homöostasis viele der apomorphen Merkmale im Zuge der Selektion und des sich wieder einregulierenden Vorganges der Rekombination verlorengehen, wodurch die neueren Morphotypen in der Regel einen einfacheren morphologischen Status aufweisen als die älteren Morphotypen. Bezeichnet man die Gesamtheit der Ausprägungen als den Merkmalszustand eines Morphotypus, so verfügen die alten Morphotypen über einen apomorphen Merkmalszustand. Die neuen Morphotypen bilden sich sukzessive durch Akkumulation von dauerhaften Ausprägungen heraus, von denen die meisten bereits in den virenten Gruppen zu finden sind. Es kommt deshalb zu einer Anhäufung plesiomorpher Ausprägungen in den neuen Morphotypen, die aber in ihrer Gesamterscheinung bzw. ihrem Morphotypus als pseudoplesiomorph bezeichnet werden müssen. Hierbei werden die Begriffe plesio- und apomorph ganz bewußt auch auf die Morphotypen und nicht nur wie bei HENNIG (1984: 41) auf einzelne Merkmale angewandt.

Bei den Oribatiden lassen sich basal auftretende, komplexe Strukturen, wie beispielsweise ein Lenticulus, häufig nicht als apomorphe Grundplanmerkmale im Sinne HENNIGS erkennen, da sie vielfach lediglich eine sehr restriktive, mosaikartige Verbreitung über die entstandenen Taxa, insbesondere der Höheren Oribatiden aufweisen. Zudem scheinen sich diese basalen Strukturen, deren Bildung wohl zumeist im Vorfeld typogenetisch hochaktiver Phasen zu suchen ist, innerhalb der phylogenetisch älteren Oribatidengruppen in der Mehrzahl der Fälle nicht in Form von Synapomorphien auf die sich rasch hintereinander bildenden Adelphotaxa verteilt zu haben, wohingegen einfachere Merkmalsstrukturen eine weitere Verbreitung sowohl über einige Taxa der phylogenetisch älteren Gruppen als auch über alle Taxa phylogenetisch jüngerer, typostatischer Gruppen aufweisen.

Solche basalen, zuweilen hochkomplexen Merkmalszustände sind als "Archapomorphien" zu bezeichnen, die nur während einer kürzeren typogenetischen Phase die Bildung der Morphotypen bestimmen; ihnen stehen pseudoplesiomorphe Merkmalsstrukturen gegenüber, die in etwa zwar zum gleichen Zeitraum herausgebildet werden, die aber im Zuge einer Typostase in einer der sich bildenden Gruppen eine hohe morphologische Stabilität erlangen und hier während der weiteren Speziation keiner größeren Abwandlung mehr unterliegen. Während die "archapomorphen" Merkmalszustände im wesentlichen Merkmalszustände der typogenetischen Phase sind und sich daher lediglich punktuell über die Arten virenter Gruppen verteilen, treten die pseudoplesiomorphen Merkmale zwar auch lediglich punktuell verteilt über die Arten virenter Gruppen auf, kennzeichnen

gleichzeitig aber einheitlich alle Arten typostatischer Gruppen.

So wird die weitgehend typostatische Gruppe der Suctobelbinae s.str. durch die apomorph erscheinenden, tatsächlich jedoch pseudoplesiomorphen suctoriellen Mundwerkzeuge gekennzeichnet, die hier durchaus ihren differentialdiagnostischen Wert haben. Dies gilt indessen nicht in solch hochvirenten Gruppen wie z.B. innerhalb der weitgehend mit normalen Mundwerkzeugen versehenen Carabodidae, bei denen die Gattung *Dampfiella* partiell gestreckte Cheliceren aufweist und die Gattung *Beckiella*, die ansonsten mit der Gattung *Dampfiella* weitgehend übereinstimmt, über vollständig suctorielle Mundwerkzeuge verfügt. Ad hoc kennzeichnet der suctorielle Mundwerkzeugtyp, obwohl strukturell sicherlich apomorph, keineswegs monophyletische Gruppen, was auf dessen pseudoplesiomorphen Charakter zurückzuführen ist.

Typostatische Gruppen werden fast ausschließlich durch pseudoplesiomorphe Merkmale gekennzeichnet. Dies ergibt sich sozusagen zwangsläufig über den Außengruppenvergleich (outgroup comparison), da ja die Merkmalsstrukturen solcher Gruppen auch in den virenten Gruppen und damit gruppenübergreifend auftreten. Dagegen beschränkt sich das Auftreten der "archapomorphen" Merkmale auf Taxa innerhalb der virenten Gruppen. Da aber sowohl die "archapomorphen" als auch die pseudoplesiomorphen Merkmalsstrukturen relativ gleichzeitig in den virenten, typogenetisch aktiven Gruppen gebildet werden, sind sie eigentlich nur verteilungsgemäß als apo- oder plesiomorph zu bezeichnen, was sich in der überwiegenden Anzahl der Fälle keineswegs mit ihrem strukturellen Differenzierungsgrad deckt.

Die Begriffe apo- und plesiomorph in Bezug auf einzelne Merkmalsstrukturen sind daher innerhalb der Oribatiden in einem derartig hohem Maße problembelastet, daß auf ihre Verwendung für die Bewertung von Einzelmerkmalen innerhalb dieser Tiergruppe weitgehend verzichtet werden muß. Dies sollte vor allen Dingen auch deshalb geschehen, weil sich virente und damit typogenetisch aktive Gruppen gleichzeitig durch typolytische Vorgänge auszeichnen. Hierbei treten echte plesiomorphe Merkmale auf, die ebenfalls noch punktuell einzelne Taxa der virenten Ebenen kennzeichnen, die aber einem Morphotypus zuzuordnen sind, der einer vorangehenden Stammgruppe angehört, aus der sich die typogenetisch aktive Gruppe ableitet. Ist diese Stammgruppe unbekannt oder nicht in der Analyse enthalten, können derartige Merkmale leicht als Apomorphien angesehen und somit fälschlich als Synapomorphien zur Gruppenbildung herangezogen werden.

Solche echten plesiomorphen Merkmale sind z. B. das Auftreten von Tectoralborsten, protruden Bothridien, dornförmiger Beinborsten oder von Cerotegument, Merkmale, die gleichermaßen bei den Niederen wie Höheren Oribatiden auftreten. Da sie teilweise auch bei in-

termediären Morphotypen wie beispielsweise der Gattung *Hermannia* vorkommen, wäre es sicherlich verfehlt, sie als unabhängig erworbene, konvergente Strukturen innerhalb der Niederen und der Höheren Oribatiden zu deuten und sie damit als Synapomorphien bestimmter Gruppen innerhalb der Höheren Oribatiden zu verwenden.

### 2.1.2 Die Definition der Merkmale und ihrer Ausprägungen

Im vorliegenden Verfahren ist die transspezifische Variabilität die Bewertungsgrundlage der Merkmale. Diese Variabilität drückt sich in der Anzahl der Ausprägungen im gesamten Ausgangsmaterial, streng genommen bei der Gesamtheit aller Oribatiden, aus und ist ein Maß für den historischen Differenzierungsgrad des Merkmals. Sind beispielsweise bei einer beliebigen Anzahl von Arten nur zwei Ausprägungen im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung entstanden, dann kann man dieses Merkmal als ursprünglich ansehen gegenüber einem Merkmal, das bei jeder Art eine eigene Ausprägung erfahren hat. Dabei müssen bei einem dichotomen Merkmal beide Ausprägungen gleichermaßen als ursprünglich gelten, da es im Regelfall keine Möglichkeit gibt, die ältere Ausprägung als solche zu erkennen.

Der historische Differenzierungsgrad eines Merkmals, auf den die Bewertung ja abzielt, ist nicht in jedem Fall mit dem Grad seiner transspezifischen Variabilität gleichzusetzen, insbesondere dann nicht, wenn funktionsmorphologische Aspekte in den Vordergrund treten, d. h. wenn es sich um hochadaptive Strukturen handelt. Bei diesen kann es im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Entwicklungslinien im Sinne einer parallelen Entwicklung zur mehrfachen Aktivierung einer Merkmalsanlage kommen, die im Ergebnis ein hochwertiges, im Extremfall dichotomes Merkmal vortäuscht. Beispiel hierfür sind die suctoriellen Mundwerkzeuge, die in so unterschiedlichen Gruppen wie Plasmobatiden, Carabodiden, Pelopiden und Suctobelbiden in relativ gleichartigen Formen auftreten. Die Verteilung dieses dichotomen Merkmals - suctoriell versus "normal" ist unter den heute lebenden Oribatiden ähnlich mosaikartig wie das der *crispis*, die jedoch als geringer adaptive Struktur nur in einem zeitlich und gruppenmäßig enger umgrenzten, virenten Bereich auftreten und die als prinzipiell hochwertiges Merkmal lediglich ihrer mosaikartigen Verteilung wegen nicht zur Definition größerer Verwandtschaftsgruppen herangezogen werden können. Die Tatsache, daß zur Feststellung der Homologie von Einzelstrukturen das verwandtschaftliche Umfeld in etwa bekannt sein muß (REMANE 1956), läßt es bei den unklaren Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb der Oribatiden geraten erscheinen, die Zusammenfassung verschiedener Merkmalsstrukturen zu zwei alternativen Ausprägungen und damit die freizügige Definition dicho-

tomere Merkmale einzuschränken. Nur in solchen Fällen, wo die zu beobachtenden Diskontinuitäten eindeutig die Errichtung dichotomer Merkmale erlauben, wenn also tatsächlich nur 2 unterschiedliche, homologe Merkmalszustände beobachtet werden können, sollten dichotome Merkmale erstellt werden; ansonsten sind die Merkmale unbedingt als polytome Merkmale zu definieren. Hieraus erklärt sich, daß die Anzahl der polytomen Merkmale in der Merkmalsliste diejenige der dichotomen Merkmale weit übertrifft.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Merkmalsliste denjenigen stammesgeschichtlichen Entwicklungsabschnitt umfaßt, in welchem sich die in der Analyse enthaltenen Arten oder Semaphoronten entwickelt haben. Deshalb lassen sich in der Merkmalsliste Merkmale unterscheiden, die entweder den fraglichen Zeitraum weitgehend unverändert durchlaufen oder die im gleichen Zeitabschnitt eine Vielzahl von unterschiedlichen Merkmalsstrukturen hervorgebracht haben. Hierbei ist es unerheblich, ob die Ausprägungen komplexere Strukturen repräsentieren oder nicht. Grundsätzlich ist ein Merkmal umso hochwertiger, je weniger Ausprägungen es aufweist.

Die hochwertigen monotonen Merkmale bleiben bei der fortlaufenden Analyse aufgrund ihres fehlenden Alternativcharakters unberücksichtigt. Für die Analyse werden die primär dichotomen Merkmale der Merkmalsliste am hochwertigsten erachtet, wobei die Wertigkeit ihrer jeweiligen beiden Ausprägungen als gleich betrachtet werden muß, haben sie doch gleichermaßen den zeitlichen Entwicklungsprozeß der in der Analyse enthaltenen Arten oder Semaphoronten unverändert überstanden.

Die Merkmale, die in dem fraglichen Entwicklungszeitraum eine Reihe von unterschiedlichen Ausprägungen hervorgebracht haben, also die polytomen Merkmale, besitzen eine geringere strukturelle Stabilität als die primär dichotomen Merkmale und werden in allen ihren Ausprägungen als geringerwertig eingestuft. Solche polytomen Merkmale wandeln sich im fortlaufenden Spaltungsgang in sekundär dichotome Merkmale um.

Es ist unbestreitbar, daß mit Zunahme der zu beobachtenden unterschiedlichen Merkmalsstrukturen oder Ausprägungen eines Merkmals die Abgrenzung derselben gegeneinander immer ungenauer und damit auch immer subjektiver wird. Zudem sind Merkmale zeiträumlich sich verändernde, also dynamische Einheiten, die sich nicht ohne Zwang in ein Schema gegeneinander abgegrenzter Diskontinuitätsstufen pressen lassen. Die Mehrfachbewertung von Merkmalen durch unterschiedliche Diskontinuitätsvorgaben ist daher eine unabdingbare Voraussetzung zur Erstellung einer Merkmalsliste.

Als Beispiel wird in Tabelle 1 die Definition der Gestalt der interbothridialen Kämme aus der Merkmalsliste herausgegriffen. Aus dem Beispiel geht hervor, daß ein Merkmal, bei unterschiedlicher Diskontinuitätsvorgabe

Tabelle 1. Beispiel unterschiedlicher Diskontinuitätsvorgaben bei einem Merkmal

Struktur des Merkmals: Gestalt und Ausbildungsgrad der interbothridialen Kämme

Diskontinuitätsvorgabe a:

- Ausprägung 01 Interbothridiale Kämme vorhanden
- Ausprägung 02: Interbothridiale Kämme fehlend
- Ausprägung 03: Interbothridiale Kämme angedeutet
- Ausprägung 04: Interbothridialbrücke ausgebildet \*)

Diskontinuitätsvorgabe b:

- Ausprägung 01: Interbothridiale Kämme von dreieckig-rundlicher Gestalt
- Ausprägung 02: Interbothridiale Kämme als Interbothridialplatte ausgebildet, diese an die dorsosejugale Linie stoßend
- Ausprägung 03: Interbothridiale Kämme von undeutlicher, indifferenter Gestalt
- Ausprägung 04: Interbothridiale Kämme von ringförmiger Gestalt
- Ausprägung 05: Interbothridiale Kämme x-schenkelförmig von der dorsosejugalen Linie aus verlängert
- Ausprägung 06: Interbothridiale Kämme fehlend
- Ausprägung 07: Interbothridiale Kämme bogen- bis handtelförmig
- Ausprägung 08: Interbothridiale Kämme deutlich handtelförmig
- Ausprägung 09: Interbothridiale Kämme undeutlich bogenförmig
- Ausprägung 10: Interbothridiale Kämme länglich rundliche Kuppen, die rostrad konvergierend verlaufen
- Ausprägung 11: Interbothridiale Kämme deutlich kommaförmig geknickte Leistenkuppen
- Ausprägung 12: Interbothridiale Kämme deutlich gebogene Halbringleisten.
- Ausprägung 13: Interbothridiale Kämme vor den Interlamellarborsten als Knickleisten angedeutet
- Ausprägung 14: Interbothridiale Kämme im wesentlichen aus den Insertionsstellen der Interlamellarborsten bestehend und von dreieckiger Gestalt
- Ausprägung 15: Mit 4 knoten- bis leistenähnlichen, kleinen interbothridialen Kämmen vor der dorsosejugalen Linie
- Ausprägung 16: Mit 2 dreieckigen, kuppenförmigen interbothridialen Kämmen, die aus einer rückwärtigen Leistenplatte entspringen und ein wenig über die dorsosejugale Linie hinwegragen
- Ausprägung 17: Interbothridiale Kämme rundliche Kuppen darstellend
- Ausprägung 18: Interbothridiale Kämme angedeutet
- Ausprägung 19: Interbothridiale Kämme winzige länglich ovale Sklerite darstellend, die rostrad divergieren
- Ausprägung 20: Interbothridiale Kämme als große, dreieckige Zapfen nach hintenweisend. Die beiden Kämme von 2 dreieckig breiten Skleriten hinter den Bothridien flankiert. Der rückwärtige Bereich der interbothridialen Kämme mit einer länglichen Sklerotisierungsleiste vor der dorsosejugalen Linie. Die Leiste durch 2 dreieckige Sklerite flankiert
- Ausprägung 21 Interbothridiale Kämme als kuppenförmige, aber voneinander getrennte Leistenplatten ausgeführt

Ausprägung 22: Massive Interbothridialbrücke als deutliche Protuberanz ausgebildet \*)

\*) Es ist zweifelhaft, ob die Interbothridialbrücke einiger Carabodidae mit den interbothridialen Kämmen der anderen Höheren Oribatiden homolog ist. Im Falle tatsächlicher Homologie ist die Ausprägung hier richtig eingeordnet und das Merkmal hat im besten Fall mit einer Diskontinuitätsvorgabe von 4 eine mittlere Wertigkeit. Bei der gegenteiligen Annahme nicht homologer Strukturen erhalte das vorliegende Merkmal "Interbothridiale Kämme" als maximal tritomes Merkmal eine relativ hohe Wertigkeit und das dann eigenständige Merkmal "Interbothridialbrücke" würde gar zu einem primär dichotomen Merkmal mit den beiden Ausprägungen "vorhanden" oder "nicht vorhanden" In Zweifelsfällen sollte man sich immer für eine Heraufsetzung der Diskontinuitätsstufen und damit für eine Herabsetzung der Wertigkeit eines Merkmals entscheiden.

der Merkmalsdefinition mit einer sehr unterschiedlichen Anzahl an Ausprägungen definiert werden kann.

### 2.1.3 Die Begründung von Merkmalskomplexen

Der Differenzierungsgrad ist das erste Kriterium der Wertigkeit eines einzelnen Merkmals. Ein zweites Kriterium der Wertigkeit ergibt sich aus dem Zusammenhang der Merkmale untereinander, aus ihrer Korrelation. Zum Begriff "Korrelation" führt REMANE (1956: 25) folgendes aus: "Wir haben also zweierlei grundverschiedene Merkmals-Zusammenhänge, "Korrelationen", innerhalb der Organismen zu unterscheiden, einmal die biologisch-funktionellen, zum anderen die morphologischen. Die biologisch-funktionellen Zusammenhänge lassen sich an einzelnen Individuen feststellen, denn diese sind Einheiten des biologischen Funktionsgetriebes. Diesen biologisch-physiologischen Lebensformtypen stehen nun die morphologischen Typen scharf gegenüber, indem ihre Merkmalsgruppierungen nicht biologisch funktionell voneinander abhängen - daher der prinzipielle Gegensatz zwischen Bauplan und Funktions- oder Konstruktionsplan in der Biologie. Die morphologischen Typen zeichnen sich ferner dadurch aus, daß ihre Organisationszusammenhänge viel weitgehender und tiefgreifender den ganzen Organismus durchsetzen als es je bei Lebensformtypen der Fall ist. Wie gering sind die Übereinstimmungen zwischen Wal und Fisch (gleicher Lebensformtyp) gegenüber der Bauplanübereinstimmung zwischen Wal und Löwe (gleicher Bauplantyp)."

Auch bei den Oribatiden muß zwischen dem "Bauplantypus" und dem "zwangskorrelierten Organisationstypus" unterschieden werden. Als Beispiel hierfür können wieder die suctoriellen Mundwerkzeuge dienen. Die Streckung der Cheliceren ist verbunden mit dem Verlust der Artikulation des Infracapitulum, dem Verlust der Rutellen, der Reduzierung der Borstenzahl auf Cheliceren und Pedalpus und mit einer Streckung der Eupathidien und Solenidien auf dem Palpentarsus. Allerdings sind die beiden Korrelationstypen bei weitem nicht so eindeutig gegeneinander abgegrenzt, wie das

in den oben angeführten Säugetierbeispiel der Fall ist. Die suctoriellen Mundwerkzeuge bilden zwar eindeutig einen zwangskorrelierten Funktionskomplex innerhalb des biologisch-physiologischen Organisationstypus, aber schon der direkte Zusammenhang dieses Mundwerkzeugtypus mit einer bestimmten Ernährungsweise ist nicht in jedem Fall unmittelbar erkennbar. Das Auftreten gleichartiger Borsten auf dem Prodorsum, dem Notogaster und den Beinen scheint ebenfalls ein zwangskorrelierter Merkmalskomplex eines Organisationstypus zu sein, aber der funktionelle Zusammenhang ist kaum mehr erkennbar. Die Grenze zwischen zwangskorreliertem Organisationstypus und Bauplantypus ist fließend.

Daher werden alle Merkmale, die offensichtlich oder möglicherweise solchen Zwangskorrelationen unterliegen, zu übergeordneten Merkmalskomplexen zusammengefaßt, um bei den anschließenden Spaltungen Überbewertungen von Merkmalen zu vermeiden. Solche Überbewertungen können sehr leicht dadurch zustandekommen, daß bei einer Spaltung wenigen "selbständigen" Merkmalen eine größere Anzahl zwangskorrelierter Merkmale gegenübergestellt wird. Die Merkmalskomplexe entsprechen im wesentlichen den Strukturen im Bauplan. Die Merkmale innerhalb eines Merkmalskomplexes stehen dagegen eher in einem funktionsmorphologischen Zusammenhang. Bei der Erstellung der Merkmalsliste konnten in der vorliegenden Arbeit nur solche morphologische Strukturen zur Merkmalsdefinition herangezogen werden, welche die Entwicklung der Adulti der Arten des Ausgangsmaterials kennzeichnen, da die Entwicklung der Nymphen oder Larven, insbesondere der tropischen Arten weitgehend unbekannt ist. Bei der Diskussion der Ergebnisse der Analyse werden jedoch alle verfügbaren ontogenetischen Merkmale zur Bewertung der im Spaltungsverfahren gebildeten Verwandtschaftsgruppen herangezogen.

In der überwiegenden Anzahl der Fälle konnte nicht auf Darstellungen von Arten in der Literatur zurückgegriffen werden, sei es, daß die Darstellungen zu unvollständig sind oder daß infolge der unterschiedlichen Zeichentechnik der verschiedenen Autoren die Interpretation insbesondere von feineren Körperstrukturen erschwert ist.

Daher wurden überwiegend eigene lichtmikroskopisch angefertigte Zeichnungen verwendet, in denen die Darstellung insbesondere von Kutikularstrukturen wie etwa feine Kutikularränder, in die Kutikularoberfläche integrierte Knötchen, Erhebungen, Linien oder Leisten und cerotegumentäre Strukturen durch die Vorwahl von Strichdicken, Punktierungen oder Chagrinerungen genormt ist. Die Merkmalsbeschreibung bzw. -definition stützt sich primär auf Zeichnungen, weil diese den simultanen Vergleich mehrerer Arten erlauben, während das mikroskopische Bild nur ein Nacheinander ermöglicht. Wenn sich jedoch aus den angefertigten Zeichnungen Widersprüche hinsichtlich der Interpretation von Einzelstrukturen bei den verschiedenen Arten ergaben, wurden diese Strukturen an Milchsäurepräparaten nachuntersucht.

Von jeder Art liegen die nachstehenden Zeichnungen vor:

1. Lateralansicht total
2. Dorsalansicht total
3. Ventralansicht total
4. Darstellung von Bein I
5. Darstellung von Bein IV
6. Darstellung der vorderen Rostralregion
7. Darstellung der Bothridialregion, einschließlich Sensillus
8. Darstellung der Chelicere
9. Darstellung des Pedipalpus
10. Darstellung der Rutellen und des Infracapitulum

Auf die Darstellung der Beine II und III wurde aus Zeitersparnisgründen verzichtet, zumal in der Regel Bein II dem Bein I und Bein III dem Bein IV gleicht.

### 2.1.4 Die Merkmalsmatrize

Der Zweite Schritt des Arbeitsganges ist es, die Verteilung der Ausprägungen für sämtliche Merkmale im Untersuchungsmaterial festzustellen und in der Merkmalsmatrize festzuhalten. Aus der Merkmalsliste werden dabei folgende Angaben übernommen: Der Merkmalskomplex, die Definition oder Matrix des Merkmals, die Diskontinuitätsvorgabe, die Beschreibung der Ausprägung. Die Merkmalsliste wird nun ergänzt durch die vollständige Aufzählung aller Formen bzw. Arten, die die entsprechende Ausprägung aufweisen; durch ihre Hinzunahme wird aus der Merkmalsliste die Merkmalsmatrize. Diese ist die eigentliche Arbeitsgrundlage des nachfolgenden Spaltungsverfahrens. Um bei der Erstellung der Merkmalsbündel, dem dritten Schritt des Arbeitsverfahrens, aus den etwa 3200 Ausprägungen und deren vielfach unterschiedlichen Verteilung jeweils die gleichverteilten herauszusuchen, werden die Angaben computergerecht verschlüsselt. In der Merkmalsmatrize wird beispielsweise ein primär dichotomes Merkmal wie in Tabelle 2 verschlüsselt wiedergegeben.

## 2.2 Der Spaltungsgang

### 2.2.1 Die Merkmalsbündel

Der dritte Schritt des Arbeitsganges ist die sukzessive Erstellung und Bildung von Merkmalsbündeln in aufeinanderfolgenden Spaltungsschritten. Er ist damit eigentlich schon Teil des nachfolgenden Spaltungsverfahrens. Ein Merkmalsbündel faßt Merkmale zusammen, deren Ausprägungen über eine mehr oder weniger große Anzahl an Individuen oder Semaphoronten des Ausgangsmaterials hinweg gleichverteilt sind. Jede Gruppe von Arten, die im folgenden Spaltungsverfahren gebildet wird, wird deshalb durch ihr spezifisches Merkmalsbündel gekennzeichnet.

Der technische Vorgang besteht lediglich darin, in der Merkmalsmatrize jeweils alle Merkmalsausprägungen mit der gleichen Artensequenz herauszusuchen und daraus Merkmalsbündel bzw. durch diese gekennzeichnete Gruppen von Arten zu bilden. Die Codierung in der Merkmalsmatrize ermöglicht trotz der ca. 3200 Merkmalsausprägungen und 65 Arten einen rationalen Suchvorgang mit Hilfe des Computers.

Tabelle 2. Beispiel der Verschlüsselung eines Merkmals in der Merkmalsmatrize

Ausprägung 01: 10-010301

Artensequenz: N6N7A5A6A7A8A9A10A11A12A13A14A15A16A17A18A19A20A21A22A23E13E14E15E16N1N2N3N4E17  
D1D2D3N5P3P4P5P6P7P8P9P10P11P12P13I1P1P2A1A2A3A4E1E2E4E5E6E9E10E11

Ausprägung 02: 10-010302

Artensequenz: I2E3E7E8E12

Dieses Merkmal ist bei *Hermannia subglabra* und einigen Eupheredermata gemeinsam in einer Ausprägung vertreten, die andere Ausprägung ist dem Gros der übrigen Arten gemeinsam.

Die Schlüsselzahlen bedeuten im einzelnen:

10-xxxxx = Merkmalskomplex 10: Gestalt der Genital- und der Analöffnung sowie Lage der beiden Öffnungen zueinander; Form der Genital- und der Analkappen; Art der Abgrenzung der Aagenitalregion gegenüber der restlichen lateralen Anogenitalregion; Abdeckungsgrad der Analöffnung durch die Analkappen; Ausbildungsgrad von Coluli.

xx-01xxxx = Merkmal 01 innerhalb des genannten Merkmalskomplexes: Lage der Anal- und Genitalöffnung zueinander

xx-xx03xx = Diskontinuitätsvorgabe 03: dichotom (die beiden anderen Diskontinuitätsvorgaben o1 und o2 enthalten 7 bzw. 4 Ausprägungen des Merkmals und machen dieses polytom)

xx-xxxx01 = Ausprägung 01 der beiden vorhandenen Ausprägungen dieses Merkmals: Anogenitalregion deutlich brachypylin

xx-xxxx02 = Anogenitalregion macropylin oder die Genitalöffnung direkt an die Analöffnung stoßend

Jede Art ist in der angegebenen Artensequenz mit einem Buchstaben und einer Zahl verschlüsselt, wobei der Buchstabe die mutmaßliche Gruppenzugehörigkeit der betreffenden Art wiedergibt, wie sie in der Artenliste in Kap. 3.1 aufgeführt ist. Die Angabe I2 z.B. besagt also, daß es sich hierbei um die zweite Art der Niederen Oribatiden innerhalb des Ausgangsmaterials, *Hermannia subglabra*, handelt.

Die Möglichkeit, solche Bündel zu bilden, beruht auf der Tatsache, daß die Merkmale bzw. ihre Ausprägungen - wie oben erwähnt - in einem nach Bau- oder Funktionsplan organisierten Zusammenhang stehen. Da die Bauplanzusammenhänge in erster Linie durch die Merkmalskomplexe wiedergegeben werden, ist das korrelierte Auftreten von Merkmalen unterschiedlicher Merkmalskomplexe die erste und wichtigste Leitlinie zum Auffinden natürlicher Verwandtschaftsgruppen im folgenden Spaltungsverfahren.

### 2.2.2 Die Durchführung der Spaltungen

Im Ausgangsmaterial liegen nebeneinander monotome, dichotome und polytome Merkmale vor, die in unterschiedlicher Weise zur Spaltung des Materials herangezogen werden müssen. Höchste strukturelle Stabilität weisen die monotomen Merkmale auf, die jedoch über keinerlei Alternativcharakter verfügen; sie beschreiben lediglich die Ausgangsgruppe. Alternativmerkmale mit höchster Stabilität sind die dichotomen Merkmale, aus welchen die spaltungsbestimmenden Leitmerkmale der Spaltungseinheit hervorgehen. Merkmale mit geringerer struktureller Stabilität sind die polytomen Merkmale, aus welchen sich in der Regel die spaltungsunterstützenden Zusatzmerkmale ableiten lassen.

Bei jeder Spaltung entstehen aus einer Basisgruppe bei der ersten Spaltung identisch mit der Ausgangsgruppe (= gesamtes Ausgangsmaterial) zwei periphere Gruppen, eine in aller Regel enger begrenzte Folgegruppe und eine umfangreichere Restgruppe. Basis-, Folge- und Restgruppe bilden zusammen eine Spaltungseinheit. Die Restgruppe wird jeweils zur Basisgruppe der nachfolgenden Spaltungseinheit.

Die Gruppen werden durch ihr jeweiliges Merkmalsbündel, das Basisbündel, das Folgebündel und das Restbündel gekennzeichnet. Das Basisbündel, enthält wie

oben erwähnt, lediglich Merkmale, die nur mit einer Ausprägung in der Spaltungseinheit vertreten sind, also monotome Merkmale. Folge- und Restbündel bestehen immer aus Leitmerkmalen, also dichotomen Merkmalen, deren zwei Ausprägungen sich jeweils einheitlich auf die beiden Bündel verteilen. Das Folgebündel enthält darüber hinaus Merkmale, die mit mehr als zwei Ausprägungen in der Spaltungseinheit auftreten. Diese, ihrem Charakter nach polytomen Merkmale, stellen die Zusatzmerkmale des Folgebündels, sofern jeweils eine ihrer Ausprägungen einheitlich alle Arten oder Semaphoronten der entsprechenden Folgegruppe kennzeichnet, wobei sich ihre übrigen Ausprägungen über die Arten oder Semaphoronten der Restgruppe verteilen. Das Restbündel verfügt nur in Ausnahmefällen über Zusatzmerkmale; in der Regel ist es lediglich durch Leitmerkmale gekennzeichnet.

Die Basisgruppe kennzeichnet die basale Verwandtschaftsgruppe einer Spaltungseinheit, während die Folge- und Restgruppe deren periphere Verwandtschaftsgruppen definieren. Die Zusatzmerkmale des Folgebündels weisen die Folgegruppe in der Regel als die homogenere und damit die eigentlich monophyletische periphere Verwandtschaftsgruppe der Spaltungseinheit aus, der die relativ inhomogene Restgruppe gegenübersteht. Folge- und Restgruppe einer Spaltungseinheit sind daher zumeist ungleichwertig und nicht als Adelphotaxa im Sinne HENNIGS aufzufassen.

Die Zusatzmerkmale der Folgebündel weisen immer auf eine zeitlich isolierte, periphere Entwicklung der Folgegruppen hin, in deren Verlauf diese eigentlich polytomen Merkmale, unabhängig von ihrer Entwicklung in den Restgruppen, morphologische Stabilität erlangt haben, was den Monophyliestatus dieser Folgegruppen unterstreicht. Diese Feststellung gilt auch für das Auftreten von Zusatzmerkmalen in einem Restbündel. Ein solches

Restbündel mit einer Reihe von Zusatzmerkmalen kennzeichnet ebenfalls eine homogene Gruppe, die als monophyletische Einheit in den Restgruppen der vorangehenden Spaltungsschritte bereits enthalten war. Die eigenständige Entwicklung einer solchen monophyletischen homogenen Restgruppe wird aufgrund der Tatsache, daß sie erheblich mehr Arten als etwa die ihr in der aktuellen Spaltungseinheit benachbarte Folgegruppe hervorgebracht hat, wesentlich länger angedauert haben, als etwa die eigenständige Entwicklung der Folgegruppe. Die zeitliche Isolation dieser homogenen Restgruppe muß deshalb bereits früher eingesetzt haben. Eine solche Spaltung wird als Aufspaltung den Abspaltungen homogener Folgegruppen von heterogenen Restgruppen gegenübergestellt.

Sind daher Abspaltungen folgegruppenbetont, so sind Aufspaltungen restgruppenbetont. Dies bedeutet, daß die Restgruppe, welche aus einer Aufspaltung hervorgeht, nur von einer gleichwertigen ebenfalls aus einer Aufspaltung hervorgegangenen Restgruppe abgeleitet werden kann, die im Spaltungsgang bereits zu einem früheren Zeitpunkt, also in einem der vorangehenden Spaltungsschritte gebildet wurde. Die Zusatzmerkmale dieser älteren, zu einem früheren Zeitpunkt etablierten Restgruppe, sind dabei aus Merkmalen geringerer Variabilität hervorgegangen als die Zusatzmerkmale der zeitlich später etablierten Restgruppe der aktuellen Spaltungseinheit. Kann die aus einer Aufspaltung hervorgehende Restgruppe der aktuellen Spaltungseinheit nicht an eine ebensolche Restgruppe vorangehender Spaltungsschritte angebunden werden, da keine vorangehenden Aufspaltungen im Spaltungsgang vorliegen, so muß die Anbindung der Restgruppe der aktuellen Spaltungseinheit an die zuerst im Spaltungsgang erstellte Restgruppe erfolgen. Die Ableitung der monophyletischen Restgruppe der aktuellen Spaltungseinheit bleibt damit jedoch ungewiß. Eine solche Rückführung einer homogenen Restgruppe auf eine vorausgehende homogene Restgruppe ist kein Widerspruch in sich, sie gibt vielmehr die unterschiedliche Wertigkeit der spaltungsbestimmenden Merkmale wieder. Die vorausgehende homogene Restgruppe war homogen in hochwertigen Merkmalen, aber heterogen in geringwertigen, bis diese durch eine Folge von Abspaltungen die nächste, geringwertige homogene Restgruppe "freigelegt" haben.

### 2.2.3 Die Spaltungsprioritäten

Bei der Suche nach korrelierten Merkmalsausprägungen in der jeweiligen Basisgruppe, d.h. solchen Merkmalen, deren Artensequenzen bei wenigstens einer Ausprägung miteinander übereinstimmen, ergeben sich meist zahlreiche Kombinationsmöglichkeiten, sieht man von dem Extremfall ab, daß sich Gruppen nur mit einem einzigen Merkmal bilden lassen. Unter den verschiedenen Möglichkeiten der Gruppenbildung müssen Prioritäten gesetzt werden, die letztlich eine klare und eindeu-

tige Entscheidung für eine bestimmte Spaltung der Basisgruppe erlauben. Folgende Spaltungsprioritäten lassen sich festlegen:

1. Vorrangig wird der Spaltungsschritt dergestalt vollzogen, daß Folge- und Restbündel der Spaltungseinheit über die größtmögliche Anzahl an Leitmerkmalskomplexen verfügen.
2. Ist die vorangehende Bedingung nicht zu erfüllen, wird der Spaltungsschritt so gewählt, daß Folge- und Restbündel der Spaltungseinheit über die größtmögliche Anzahl an Leitmerkmalen verfügen.
3. Sind mehrere Spaltungen möglich, bei denen Folge- und Restbündel über die gleiche Anzahl sowohl an Leitmerkmalskomplexen als auch an Leitmerkmalen verfügen, so wird vorrangig diejenige Spaltung vollzogen, bei der das Folgebündel über die größtmögliche Anzahl an Zusatzmerkmalskomplexen oder Zusatzmerkmalen verfügt.
4. Sind mehrere Spaltungen möglich, bei denen sowohl die Anzahl an Leitmerkmalskomplexen und Leitmerkmalen als auch an Zusatzmerkmalskomplexen und Zusatzmerkmalen gleich ist, so wird die Spaltung dergestalt vollzogen, daß die Folgegruppe die größtmögliche Anzahl an Arten enthält.

Grundsätzlich dürfen Spaltungsschritte nur dann vollzogen werden, wenn das Folgebündel wenigstens über ein Zusatzmerkmal verfügt. Unter der Vielzahl an unterschiedlich zusammensetzbaren Folge- und Restbündeln sind nur solche echte "Merkmalsbündel" im Sinne des Spaltungsverfahrens, die den oben aufgeführten Prioritätsregeln gemäß errichtet werden.

### 2.2.4 Die Spaltungsmöglichkeiten am Beispiel des ersten Spaltungsschrittes

Das nachfolgende Beispiel in Tabelle 4 zeigt den ersten Spaltungsschritt. Vorweg wird in Tabelle 3 die Ausstattung der ersten Basisgruppe bzw. des Ausgangsmaterials mit den nur diese kennzeichnenden, also monotonen Merkmalen dargestellt; es sind insgesamt 24.

Die Suche nach korrelierten Ausprägungen dichotomer Merkmale innerhalb der Basisgruppe - es stehen 42 primär dichotome Merkmale zur Verfügung - ergibt zahllose Möglichkeiten zur Bildung von Merkmalsbündeln. Die beiden in Tabelle 4 dargestellten Möglichkeiten sind diejenigen, deren Merkmalsbündel über die höchsten Anzahlen an Leitmerkmalskomplexen und Leitmerkmalen verfügen. Unter ihnen ist die Wahl zur Spaltung der Basisgruppe gemäß der Prioritätenliste zu treffen. Die Spaltungspriorität liegt eindeutig bei der ersten Möglichkeit, wobei zur Begründung allein schon die größere Zahl an Merkmalskomplexen bei den spaltungsrelevanten dichotomen Leitmerkmalen ausreicht (1. Spaltungspriorität nach obiger Prioritätenliste).

Die zahllosen weiteren Möglichkeiten zur Gruppenbildung ergeben alle Merkmalsbündel, deren Leitmerkmale lediglich aus einem Merkmalskomplex stammen oder die nur ein einziges Leitmerkmal enthalten. Solche Spal-

Tabelle 3. Die gruppeneigenen, monotomen Merkmale der Basisgruppe des ersten Spaltungsschrittes (Ausgangsmaterial)

## Basisgruppe Ausgangsmaterial

## Artensequenz:

N6N7A5A6A7A8A9A10A11A12A13A14A15A16A17A18A19  
A20A21A22A23E12E13E14E15E16N1N2N3N4E17D1D2D3  
N5P3P4P5P6P7P8P9P10P11P12P13I1I2P1P2A1A2A3A4  
E1E2E3E4E5E6E7E8E9E10E11

## Gruppeneigene Merkmalsausprägungen: Monotome Merkmale

04-010101	14-050101	28-010101
05-010101	14-060101	32-030101
05-020101	14-070101	36-030101
05-030101	14-080301	37-040101
05-040101	14-090301	37-050101
09-010101	24-030101	37-090101
10-050101	24-090101	38-010101
14-010101	24-100101	40-010101

Tabelle 4. Die beiden prioritären Spaltungsmöglichkeiten des ersten Spaltungsschrittes

1. Möglichkeit: Folge- und Restgruppe mit 5 Leitmerkmalen aus 4 Merkmalskomplexen, Folgegruppe mit 17 Zusatzmerkmalen aus 11 weiteren Merkmalskomplexen, Restgruppe mit 1 Zusatzmerkmal: Folgegruppe "Hermannia"

## Artensequenz: I1I2

## Gruppeneigene Merkmalsausprägungen mit dieser Artensequenz:

## Dichotome Leitmerkmale:

02-010202	10-060202
03-080102	14-160202
	14-170202

## Polytome Zusatzmerkmale:

01-040223	11-010123	22-010115
02-010107	14-140116	23-040108
03-010160	15-010104	24-010104
	15-070105	24-050104
	15-190220	24-060105
	15-230210	27-010204
	17-010111	
	17-070111	

## Restgruppe

## Artensequenz:

N6N7A5A6A7A8A9A10A11A12A13A14A15A16A17A18A19A20  
A21A22A23E12E13E14E15E16N1N2N3N4E17D1D2D3N5P3  
P4P5P6P7P8P9P10P11P12P13P1P2A1A2A3A4E1E2E3E4E5  
E6E7E8E9E10E11

## Gruppeneigene Merkmalsausprägungen mit dieser Artensequenz:

## Dichotome Leitmerkmale:

02-010201	10-060201
03-080101	14-160201
	14-170201

## Polytomes Zusatzmerkmal:

15-100101

2. Möglichkeit: Folge- und Restgruppe mit 3 Leitmerkmalen aus 2 Merkmalskomplexen, Folgegruppe außerdem mit 3 Zusatzmerkmalen aus 2 Merkmalskomplexen, Restgruppe ohne Zusatzmerkmale: Folgegruppe "Carabodes"

## Artensequenz: A1A2A3

## Gruppeneigene Merkmalsausprägungen mit dieser Artensequenz:

## Dichotome Leitmerkmale:

13-020202	24-040102
13-030202	

## Polytome Zusatzmerkmale:

17-010305	24-010103
	24-040203

## Restgruppe

## Artensequenz:

N6N7A5A6A7A8A9A10A11A12A13A14A15A16A17A18A19A20  
A21A22A23E12E13E14E15E16N1N2N3N4E17D1D2D3N5P3  
P4P5P6P7P8P9P10P11P12P13I1I2P1P2A4E1E2E3E4E5E6E7  
E8E9E10E11

## Gruppeneigene Merkmalsausprägungen mit dieser Artensequenz:

## Dichotome Leitmerkmale:

13-020201	24-040101
13-030201	

## Zusatzmerkmale keine

tlungsmöglichkeiten scheiden daher gegenüber den beiden, in Tabelle 4 dargestellten Möglichkeiten von vornherein aus.

**2.3 Die Merkmale im Spaltungsgang****2.3.1 Die verschiedenen Merkmalskategorien**

Wie zu Beginn des Kap. 2.2.2 erwähnt, sind in der Ausgangsgruppe nebeneinander Merkmale sehr unterschiedlichen Differenzierungsgrades vorhanden: Monotome, dichotome und polytome Merkmale mit 3 bis vielen Ausprägungen. Die bereits in der Ausgangsgruppe vorliegenden monotomen und dichotomen Merkmale werden primär monotom bzw. primär dichotom genannt. Die primär monotomen Merkmale bilden das die Ausgangsgruppe kennzeichnende Merkmalsbündel. Beim ersten Spaltungsschritt sind alle primär dichotomen Merkmale potentiell spaltungsfähig. Die Spaltungsprioritäten entscheiden darüber, welche von ihnen tatsächlich spaltungsrelevant werden. In allen Spaltungsschritten werden diese, die Spaltung bestimmenden dichotomen Merkmale Leitmerkmale genannt. Bei jedem Spaltungsschritt werden aus den dichotomen Leitmerkmalen monotome Merkmale der Folge- bzw. Restgruppen.

Für den weiteren Spaltungsgang müssen jeweils die abgespaltenen Arten der Folgegruppen aus den Artensequenzen sämtlicher verbleibender Merkmalsausprägungen entfernt werden. Dadurch können vereinzelt dichotome Merkmale verschwinden, ohne spaltungsrelevant, d. h. zu Leitmerkmalen geworden zu sein, dann nämlich, wenn die eine der beiden Ausprägungen zwar ausschließlich Arten der Folgegruppe, aber nicht alle Arten dieser Gruppe kennzeichnet. So kann beispielsweise im ersten Spaltungsschritt ein dichotomes Merkmal ausscheiden, dessen eine Ausprägung nur die Art I1 oder I2 kennzeichnet.

Da stets nur eine begrenzte Zahl der dichotomen Merkmale zu Leitmerkmalen werden können, bleiben bei der ersten und allen nachfolgenden Spaltungen zahlreiche dichotome Merkmale übrig, die als sogenannte indifferente dichotome Merkmale in den Restgruppen verbleiben. Es sind also die Merkmale, deren Ausprägungen in der Basisgruppe anders verteilt sind als die spaltungsbestimmenden Leitmerkmale. Sie sind mehr oder weniger mosaikartig über die Arten verteilt, d. h. gleiche Ausprägungen tauchen scheinbar zufällig bei einzelnen, auch nicht unmittelbar verwandten Arten auf. Etwas anders als im Sinne HENNIGS definiert, kann man diese Merkmale als "Archapomorphien" auffassen.

Als Beispiel ist in Tabelle 5 das Merkmal 10-01 "Lage der Anal- und der Genitalöffnung zueinander" vorgestellt.

Die beiden Ausprägungen zeigen eine erhebliche Mosaikverteilung, treten doch beide Ausprägungen sowohl innerhalb der Niederen als auch innerhalb der Höheren Oribatiden auf. Die Ausprägung 10-010302, also die Macropyllie, ist sowohl in einem relativ engen Verwandtschaftsumfeld der Art *Hermannia subglabra* als auch bei einigen Arten der Euphereidermata anzutreffen. Sie dürfte dabei als echte Plesiomorphie anzusehen sein, die gleichzeitig die Mehrzahl der Niederen Oribatiden kennzeichnet und im Zuge der Entfaltung der Höheren Oribatiden der Typolyse anheimfällt.

Bei nahezu jedem Spaltungsschritt "entstehen" aber erneut dichotome Merkmale, die einer gleichzeitig abnehmenden Anzahl an dichotomen Merkmalen gegenüberstehen. Sie entstehen aus polytomen Merkmalen mit 3 Ausprägungen (tritome Merkmale) und zwar dann, wenn eine ihrer Ausprägungen alle oder einzelne Arten der Folgegruppe gekennzeichnet hat, d.h. wenn eine ihrer 3 Ausprägungen durch die Herausnahme der abgespaltenen Arten aus den Artensequenzen der verbliebenen Merkmalsausprägungen verschwindet. Diese

neuentstehenden dichotomen Merkmale werden sekundär dichotome Merkmale genannt, im Gegensatz zu den primär dichotomen Merkmalen, die schon in der Ausgangsgruppe dichotom sind.

Nach dem ersten Spaltungsschritt, also ab der zweiten Spaltungseinheit, liegen in jedem Basisbündel primär und sekundär dichotome Merkmale nebeneinander vor. Aus beiden kann eine bestimmte Anzahl zu Leitmerkmalen der Spaltung werden, die übrigen verbleiben als indifferente primär dichotome bzw. indifferente sekundär dichotome Merkmale in den Restbündeln. Die Zahl der primär dichotomen Merkmale nimmt stetig ab, während die Zahl der sekundär dichotomen Merkmale von Spaltungseinheit zu Spaltungseinheit abnehmen, gleichbleiben oder zunehmen kann.

### 2.3.2 Die Bedeutung der sekundär dichotomen Merkmale

Die Ab- oder Zunahme der Zahl der sekundär dichotomen Merkmale ist nicht zufällig, sondern unterliegt bestimmten Regeln, die an folgenden Beispielen erläutert werden sollen.

Im ersten Beispiel (Tab. 6) ist eine Ausgangs- oder Basisgruppe gewählt, deren polytome Merkmale A-K - die mono- und dichotomen sind für das Beispiel überflüssig - zwischen 3 und 13 Ausprägungen in stetiger Folge aufweisen. Im Spaltungsgang "verliert" nun jedes polytome Merkmal bei jedem Spaltungsschritt eine seiner Ausprägungen, die als Zusatzmerkmale die abgespaltene Art bzw. Folgegruppe kennzeichnen und mit ihr abgespalten werden. Dadurch "entstehen" in stetiger Folge bei jedem Spaltungsschritt aus polytomen tritome Merkmale, aus tritomen sekundär dichotome Merkmale und aus sekundär dichotomen monotome Merkmale. Die Transformation vom polytomen in den sekundär dichotomen Zustand wird durch einen Bindestrich (3-2), die vom sekundär dichotomen in den monotomen Zustand ebenfalls durch einen Bindestrich (2-1) angezeigt.

Im Spaltungsgang werden über die Spaltungseinheiten 1-13 die Arten a-n vermittels ihrer Leitmerkmale aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten. Der Transformationsvorgang vom sekundär dichotomen in den monotomen Zustand erfolgt im vorliegenden Beispiel relativ rasch auf den Transformationsvorgang vom polytomen in den sekundär dichotomen Zustand, was eine geringe mosaikartige Verteilung der Ausprägungen der sekundär dichotomen Merkmale über die Arten der Spaltungsfolge hinweg anzeigt. Der sekundär dichotome Zustand der Merkmale bleibt lediglich über zwei aufeinanderfol-

Tabelle 5. Beispiel mosaikartiger Verteilung der Ausprägungen eines Merkmals im Ausgangsmaterial

Merkmalsausprägung: 10-010301 = Anogenitalregion deutlich brachypilin

Artensequenz: N6N7A5A6A7A8A9A10A11A12A13A14A15A16A17A18A19A20A21A22A23E13E14E15E16N1N2N3N4  
E17D1D2D3N5P3P4P5P6P7P8P9P10P11P12P13I1P1P2A1A2A3A4E1E2E4E5E6E9E10E11

Merkmalsausprägung: 10-010302 = Anogenitalregion macropylin oder die Genitalöffnung direkt an die Analöffnung stoßend

Artensequenz: I2E3E7E8E12

Tabelle 6. Beispiel der Umwandlung polytomer Merkmale in sekundär dichotome Merkmale im Laufe eines Spaltungsganges in einer idealisierten Gruppe

Arten	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l m+n
SES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12 13
Merkmal	Anzahl der Ausprägungen in den Spaltungseinheiten											
A	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
B	4	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
C	5	4	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1
D	6	5	4	3	2	2	1	1	1	1	1	1
E	7	6	5	4	3	2	2	1	1	1	1	1
F	8	7	6	5	4	3	2	2	1	1	1	1
G	9	8	7	6	5	4	3	2	2	1	1	1
H	10	9	8	7	6	4	5	3	2	2	1	1
I	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	2	1
J	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	2
K	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2 (2)
isDM	0	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0

SES = Spaltungseinheit des jeweiligen Spaltungsschrittes  
 isDM = Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in der jeweiligen Spaltungseinheit  
 (2) sekundär dichotome Merkmale, deren beide Ausprägungen schwerpunktmäßig und alternativ auf die beiden Arten m und n der terminalen Spaltungseinheit verteilt sind.

gende Spaltungseinheiten erhalten. Die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale A-K steigt dadurch in den ersten 3 Spaltungseinheiten von 0 auf 2 an und bleibt im weiteren Spaltungsgang bis zur 12. Spaltungseinheit erhalten, da die Transformation der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in montome Merkmale ständig durch die Transformation polytomer in sekundär dichotome Merkmale indifferenten Charakters in den entsprechenden Spaltungseinheiten kompensiert wird. In der 13. und somit terminalen Spaltungseinheit ist noch ein sekundär dichotomes Merkmal vorhanden. Seine beiden Ausprägungen kennzeichnen jedoch schwerpunktmäßig entweder die Arten m oder n, wodurch keinerlei indifferenten sekundär dichotome Merkmale in dieser Spaltungseinheit mehr vorliegen. Im konkreten Spaltungsgang unseres Artenmaterials nehmen die indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in den ersten aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten sehr rasch zu (siehe Spaltungsliste, Kap. 3.4). Dieser Zunahme folgt im weiteren Verlauf des Spaltungsganges eine vergleichsweise geringfügige Abnahme der entsprechenden Merkmale. Dies ist darauf zurückzuführen, daß keine regelmäßige und stetige Verteilung polytomer, dichotomer und monotomer Merkmalszustände über die Arten des Ausgangsmaterials vorliegt wie in dem idealisierten ersten Beispiel. Offensichtlich wird die Mehrzahl der polytomen Merkmale bereits in den ersten Spaltungsschritten des Spaltungsganges in rascher Folge in sekundär dichotome Merkmale überführt. Der Vorgang der Transformation der in-

differenten sekundär dichotomen Merkmale in monotome Merkmale rückt im laufenden Spaltungsgang immer dichter an die terminale Spaltungseinheit heran. Im Beispiel Tabelle 7 ist dies in schematischer Weise wieder gegeben:

Der rasche Anstieg der Anzahl indifferenten sekundär dichotomer Merkmale ist auf die Konzentration solcher polytomer Merkmale im Bereich Spaltungseinheiten 1-3 zurückzuführen, die nur über relativ wenig verschiedene Ausprägungen (maximal 5) verfügen. Hierdurch können alle polytomen Merkmale bereits nach 3 Spaltungsschritten in sekundär dichotome Merkmale indifferenten Art überführt werden. Die Transformation der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in monotome Merkmale wird in nachfolgenden Spaltungsschritten nicht durch die Transformation polytomer in sekundär dichotome Merkmale kompensiert. Damit nimmt die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale Spaltungseinheiten 5-13 stetig ab. In der terminalen Spaltungseinheit sind noch 2 der sekundär dichotomen Merkmale vorhanden, doch sind diese mit ihren Ausprägungen schwerpunktmäßig auf die Arten m und n dieser Spaltungseinheit verteilt. Auch hier verfügt die terminale Spaltungseinheit deshalb über keinerlei indifferenten sekundär dichotomen Merkmale mehr.

Die damit verbundene stetige Zunahme an monotomen Merkmalen in den Spaltungseinheiten zeigt eine sukzessive Abnahme des Mosaikmodus in der Merkmalsverteilung an und unterstreicht damit den zunehmenden typostatischen Charakter, bei gleichzeitiger Abnahme der typogenetischen Eigenschaft der Spaltungsfolge im Bereich der Spaltungseinheiten 5-13. Nach KÄMPFE & GÜNTHER (1980: 126ff.) ist "das durchgängige Vorhandensein kennzeichnender Merkmale in den jeweiligen größeren und kleineren systematischen Gruppen das Charakteristikum für Typusmerkmale, die daher auch

Tabelle 7 Beispiel der Umwandlung polytomer Merkmale in sekundär dichotome Merkmale im Laufe eines Spaltungsganges in einem Ausgangsmaterial mit einem virenten Bereich am Beginn der Spaltungsfolge

Arten	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l m+n
SES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12 13
Merkmal	Anzahl der Ausprägungen in den Spaltungseinheiten											
A	3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
B	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1
C	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1
D	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1
E	3	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1
F	4	3	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1
G	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1
H	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1
I	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
J	5	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
K	5	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
isDM	0	5	9	11	10	9	8	7	6	5	4	3

als Schlüsselcharaktere oder "allround-Anpassungen" bezeichnet werden. Der Typogenese als der Herausbildungsphase neuer Merkmale mit relativ schnellem Evolutionstempo (sog. Virenzphasen) folgt offenbar vielfach eine stabilisierende Phase, die von HUXLEY (1957) (zit. KÄMPFE & GÜNTHER 1980) als Stasigenese bezeichnet worden ist. In ihr wirkt die Selektion stabilisierend; sie bewirkt die Erhaltung und Festigung der eben genannten Schlüsselmerkmale mit ihrem generellen Anpassungscharakter." Statt des Begriffs Stasigenese wird in der vorliegenden Arbeit der an gleicher Stelle zitierte Begriff Typostase von SCHINDEWOLF verwendet.

Durch die hohe Anzahl von indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen im Bereich der Spaltungseinheiten 5-13, die über mehrere Spaltungsschritte hinweg ihren mosaikartigen Verteilungsmodus ihrer Ausprägungen über die Arten bewahren, ist die Abnahme der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale während dieses Teiles des Spaltungsganges geringer als die Zunahme derselben zu Beginn der Spaltung. In der terminalen Spaltungseinheit sind noch zwei sekundär dichotome Merkmale enthalten, welche als Leitmerkmale die Arten m und n im Zuge eines terminalen Spaltungsschrittes voneinander trennen.

Bezeichnet man daher den Bereich der polytomen Merkmale als das virente oder typogenetische und den Bereich der monotomen Merkmale als das typostatische Umfeld einer Spaltungsfolge, so zeigt der rasche Anstieg der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale den Transformationsvorgang von einem instabilen in einen stabilen Morphotypus an, wobei dieser Vorgang die eigentliche Typogenese umfaßt.

Während der Typogenese bleibt der Mosaiktypus der Merkmalsverteilung auf die unterschiedlichen sich bildenden Taxa erhalten. Erst während der Typostase fügen sich sukzessive die monotomen Merkmale zu einem weitgehend einheitlichen und stabilen Morphotypus zusammen, dessen einzelne Merkmale streng korreliert miteinander auftreten. Da hier die polytomen Merkmale auf den Bereich der ersten Spaltungseinheiten beschränkt sind, wodurch ein rascher Anstieg der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale während der ersten Spaltungsgangsschritte zu beobachten ist, ist dieser Spaltungsgang typogenetisch betont, zumal die Abnahme der entsprechenden Merkmale im typostatischen Bereich des Spaltungsganges während der einzelnen Spaltungsschritte vergleichsweise gering ist.

Sowohl der Typogenese- als auch der Typostasevorgang sind durch eine Variabilitätsabnahme der Merkmale gekennzeichnet. Übergeordnete Verwandtschaftsgruppen verfügen immer über einen typogenetischen und einen typostatisch betonten Bereich. Im vorliegenden Beispiel gehören die Arten a - d dem typogenetisch betonten Bereich und die Arten e - n dem typostatisch betonten Bereich einer gemeinsamen, übergeordneten Verwandtschaftsgruppe an.

Die Konzentrierung des polytomen Bereiches der Merkmale auf die ersten Spaltungseinheiten und der rasche Anstieg der Zahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale während der ersten Spaltungsschritte bestätigt die phylogenetische Aussagekraft der Spaltungsfolge. Die Begründung hierfür ist in der hohen Anzahl ancestraler Merkmalsstrukturen der polytomen Merkmale zu suchen, die im laufenden Spaltungsgang zusammen mit ihren entsprechenden Arten oder Semaphoronten bereits während der ersten Spaltungsschritte aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden, was im wesentlichen dem Vorgang der Typolyse entspricht.

Ist der Anstieg der Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in den ersten Spaltungseinheiten eines Spaltungsganges dagegen gering, und schwankt zudem die Anzahl dieser Merkmale über einen größeren Bereich der Spaltungsfolge hinweg um einen Mittelwert, so spiegelt die Spaltungsfolge keinen phylogenetischen Ablauf wider. Deswegen gibt auch der im ersten Beispiel (Tab. 6) dargestellte Spaltungsgang nicht den chronologischen Ablauf der Speziation wieder und die somit definierte Gruppierung ist künstlich.

Konzentrieren sich die polytomen Merkmale nicht auf die primären Spaltungseinheiten einer Spaltungsfolge und sind zudem die polytomen Merkmale von sehr unterschiedlicher Variabilität, so ergeben sich in der Regel die in Tabelle 8 wiedergegebenen Verhältnisse einer Spaltungsfolge.

Wird im vorangehenden Beispiel (Tab. 7) der Spaltungsgang durch Merkmale mit 3-5 Ausprägungen dominiert, die in den Spaltungseinheiten 1-3 konzentriert vorliegen, so sind in diesem Spaltungsgang die Merkmale mit mehr als 5 Ausprägungen dominierend. Die Ausprägungen dieser Merkmale bewahren ihren polytomen Charakter bei den Arten der Spaltungseinheiten über einen längeren Zeitraum hinweg. Ebenso bleiben die nach und nach entstehenden sekundär dichotomen Merkma-

Tabelle 8. Beispiel der Umwandlung polytomer Merkmale in sekundär dichotome Merkmale im Laufe eines Spaltungsganges in einer extrem engen Verwandtschaftsgruppe

Arten	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m+n
SES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Merkmal	Anzahl der Ausprägungen in den Spaltungseinheiten												
A	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
B	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
C	5	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
D	6	5	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
E	7	6	5	4	3	2	2	2	2	2	2	2	2 (2)
F	8	7	6	5	4	3	2	2	2	2	2	2	2 (2)
G	9	8	7	6	5	4	3	2	2	2	2	2	2 (2)
H	10	9	8	7	6	5	4	3	2	2	2	2	2 (2)
I	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	2	2	2 (2)
J	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	2	2 (2)
K	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	2 (2)
isDM	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	0

le über einen längeren Zeitraum hinweg indifferent und werden erst zum Ende des Spaltungsganges im terminalen Spaltungsschritt spaltungsrelevant. Dadurch baut sich das Maximum an indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten erst allmählich auf und ist auf den vorletzten Spaltungsschritt verschoben. Im terminalen Spaltungsschritt werden im vorliegenden Spaltungsschritt alle sekundär dichotomen Merkmale zu Leitmerkmalen, deren beide Ausprägungen sich alternativ auf die beiden Arten *m* und *n* verteilen. Da hierdurch die terminale Spaltungseinheit über keinerlei indifferente sekundär dichotome Merkmale mehr verfügt, nimmt die Anzahl dieser Merkmale von der 12. zur 13. Spaltungseinheit abrupt ab. Gruppen, die ein solches Spaltungsverhalten zeigen, verfügen in der Regel nicht über ancestrale Strukturen im Bereich ihrer polytomen Merkmale, die in den ersten Spaltungseinheiten konzentriert sind. Der vorliegende Spaltungsgang weist keinerlei typogenetische Elemente mehr auf. Die Gruppe befindet sich vielmehr im Gleichgewicht latenter Variabilität, gekennzeichnet durch den hohen Anteil indifferenter sekundär dichotomer Merkmale und überwiegend geringer Wertigkeit.

Dies ist nur in sehr engen Verwandtschaftsgruppen der Fall. In solchen Verwandtschaftsgruppen kann, genau wie im Beispiel Tabelle 6, nicht von einer chronologischen Abfolge des Spaltungsganges ausgegangen werden. Der Spaltungsgang der Opipiiden gibt diese Verhältnisse annähernd wieder ebenso wie der Spaltungsgang der Gattung *Pergamasus* (DIELMANN in Vorb.).

### 2.3.3 Spaltungsfolge und Bildungswahrscheinlichkeit der Merkmalsbündel.

Die Bildung von Merkmalsbündeln im Spaltungsgang wird im wesentlichen durch zwei Faktoren beeinflusst:

1. Durch den Differenzierungsgrad der an den Spaltungsschritten beteiligten Merkmale.
2. Durch den Synorganisationsgrad der herauszuspaltenden Morphotypen.

Der Differenzierungsgrad eines Merkmals wird durch die Anzahl der Ausprägungen bestimmt, welche das Merkmal in dem Entwicklungszeitraum derjenigen Arten hervorgebracht hat, welche dem Ausgangsmaterial angehören. Hochwertige Merkmale sind durch einen geringen Differenzierungsgrad gekennzeichnet, haben sie doch in dem fraglichen Zeitraum nur sehr wenige unterschiedliche Ausprägungen herausgebildet, während hochdifferenzierte und somit geringerwertige Merkmale in derselben Zeit ein Vielfaches an unterschiedlichen Einzelstrukturen ausgebildet haben.

Sieht man von den primär, also schon im Ausgangsmaterial monotonen Merkmalen ab, die die Ausgangsgruppe charakterisieren, dann bestimmen zunächst die primär dichotomen, nachfolgend die sekundär dichotomen Merkmale, die aus polytomen Merkmalen mit einer

anfangs geringen, dann zunehmend höheren Anzahl an Ausprägungen hervorgehen, die Abfolge der Merkmalsbündel im Spaltungsgang. Damit nimmt die Wertigkeit der an den Spaltungsschritten beteiligten Einzelmerkmale sukzessive ab und die Abfolge der nacheinander gebildeten Folgebündel stellt in etwa den chronologischen Gang der Entwicklung ihrer entsprechenden monophyletischen Verwandtschaftsgruppen dar.

Dies ist umso mehr wahrscheinlich, als der überwiegende Anteil an Merkmalsdifferenzierungen nach REMANE (1956) additiver Natur ist ("additive Typogenese" nach HEBERER, zit. KÄMPFE & GÜNTHER, 1980: 114f.) und zudem auch entsprechende Entdifferenzierungen eher über sukzessive Abwandlungsvorgänge zustande gekommen sind. Zusätzlich dürften die Differenzierungsvorgänge bei der Bildung unterschiedlicher, homologer Merkmalsstrukturen kaum makromutativer Art sein. Alle Merkmalsausprägungen von hochwertigen Merkmalen mit geringem Differenzierungsgrad sind daher innerhalb weitgehend monophyletischer Verwandtschaftsgruppen als phylogenetisch alt anzusehen, wobei insbesondere die beiden Merkmalsausprägungen dichotomer Merkmale faktisch als gleichaltrig angesehen werden müssen, da eine Entscheidung, welche der beiden Ausprägungen die ältere ist, nicht getroffen werden kann. Der Synorganisationsgrad der herauszuspaltenden Morphotypen bestimmt die Bildungswahrscheinlichkeit von Merkmalsbündeln. Der REMANESCHE Begriff "Synorganisation" geht von der eben erwähnten additiven Typogenese aus und meint das schrittweise "Zusammenschalten vorher zwar vorhandener, aber unabhängig wirkender Elemente" (KÄMPFE & GÜNTHER, 1980: 114f.). In Stammgruppen mit ihren hochgradig mosaikartig verteilten morphologischen Einzelstrukturen ist der Synorganisationsgrad der entsprechenden Morphotypen vergleichsweise gering und die Bildung von Merkmalsbündeln hier demgemäß erschwert.

Als Beispiel hierfür mag die Art *Podopterotegaeus altimonticola* PIFFL, 1972 gelten. Kann man hier Tutorien und Lamellen eher als Einzelstrukturen des pterogasterinen Morphotypus ansehen, so weist der "nasoartige" Rostralvorsprung und die Gestaltung der Bothridialregion eher amerobelbide Züge auf. Die umlaufende Circumpleuralrinne im Bereich des Notogaster mag man als Eigenschaft der Carabodiden oder auch der Autogetiden auffassen. Die Gestaltung der rückwärtigen Discidialregion erinnert dagegen an die Verhältnisse bei *Tectocephus*, *Eremaeozetes* oder *Unduloribates*. Die Beine mit ihren stark blattartig erweiterten Femora und Trochanteren weisen wiederum in Richtung der Pterogasterinen. Über einen vergleichsweise hohen Synorganisationsgrad ihres Morphotypus verfügen demgegenüber die Schelorbitatiden/Oribatuliden, die sich mittels ihrer pterogasterinen Merkmale deutlich von den Opipiiden abgrenzen lassen, wobei letztere allerdings fast ausschließlich durch Negativmerkmale definiert sind. Bei Spaltungen in solchen Gruppen ist die Errich-

tion von Merkmalsbündeln daher relativ einfach zu bewerkstelligen und die Spaltungswahrscheinlichkeit der entsprechenden Spaltungseinheiten sehr hoch. Generell gilt, daß der Synorganisationsgrad der nacheinander herausgespaltenen Morphotypen zunimmt.

Der Begriff "Synorganisation" bezieht sich hier im wesentlichen auf die Einzelstrukturen des Oribatidenpanzers und ist keineswegs so weit auf den funktionsmorphologischen Bereich eingeeignet wie bei REMANE (1956). Diese Erweiterung des Begriffs ist schon deshalb erforderlich, weil funktionsmorphologische Zusammenhänge bei den Oribatiden bei weitem nicht so klar zutage treten, wie etwa bei anderen Tiergruppen, die diesbezüglich besser untersucht sind. Ein weitgehend abgeschlossener Synorganisationsgrad des Morphotypus ist wohl erst dann erreicht, wenn die an seiner Bildung beteiligten Einzelmerkmale einen relativ stabilen Ausbildungsgrad erreicht haben und ihre Variabilitätsrate demgemäß gering ist.

Am besten tritt dieses Problem bei der Krallenanzahl der Tarsen bei den Oribatiden zutage. Sind nach VAN DER HAMMEN 1987 alle Stasen der Palaeosomata innerhalb der Oribatiden tridactyl, so sind es innerhalb der übrigen Oribatiden lediglich die Adulti, die vor allen Dingen innerhalb der Eupheredermata und der Poronota tri- oder monodactyl sind, bis schließlich innerhalb der "Opioidea" nur noch eine Kralle auf den Tarsen auch bei den Adulti anzutreffen ist. Die Reduktion der Krallenanzahl auf den Tarsen vollzog sich also offensichtlich sukzessive, bis schließlich ein stabiler Zustand erreicht wurde, der in der Ausbildung von einer Kralle auf den Tarsen aller Stasen besteht.

Bedingt durch die additiven Differenzierungsschritte (wobei auch der Entdifferenzierungsvorgang in dieser Hinsicht verstanden werden soll) bei der Merkmalsentwicklung und durch den Umstand, daß der Synorganisationsgrad der Morphotypen im Laufe der Evolution im allgemeinen ebenfalls entweder sukzessive zunimmt oder während einer Typolyse in gleichartiger Weise abnimmt, stellt die abgeschlossene Spaltungsfolge das chronologische Gerüst dar, mit dessen Hilfe nunmehr die Bewertung apo- bzw. plesiomorpher Einzelstrukturen oder Merkmalsausprägungen möglich wird. Es erübrigt sich dabei noch einmal eingehender zu erörtern, daß eine diesbezügliche Merkmalsbewertung bei den Oribatiden ohne Festlegung eines solchen Spaltungsganges generell unmöglich ist.

### 2.3.4 Die Spaltungsliste

Der Spaltungsgang einer als beliebiges Beispiel gewählten, ideal homogenen Ausgangsgruppe ist in einer Spaltungsliste in Tabelle 9 dargestellt.

Danach ist der Spaltungsgang einer ideal homogenen Gruppe durch folgende Eigenschaften gekennzeichnet: In den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten

1. bleibt die Gesamtanzahl der dichotomen Merkmale weitgehend gleich;

2. nimmt die Anzahl der primär dichotomen Merkmale linear ab;
3. nimmt die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale generell zu;
4. nimmt die Anzahl der spaltungsbestimmenden dichotomen Leitmerkmale mit ihren gruppenspezifisch verteilten Ausprägungen zu;
5. sind die homogenen Folgegruppen durch Zusatzmerkmale gegenüber den inhomogenen Restgruppen ausgezeichnet;
6. nimmt die Gesamtanzahl der indifferenten primär dichotomen Merkmale mit ihren mosaikartig über die Arten der Spaltungsfolge verteilten Ausprägungen in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten linear ab, was im vorliegenden Beispiel gleichbedeutend ist mit der fortlaufenden Abnahme aller indifferenten dichotomen Merkmale;
7. treten indifferente sekundär dichotome Merkmale mit gruppenübergreifenden, mosaikartig über die Arten der Spaltungsfolge verteilten Ausprägungen nicht auf;
8. ist die Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit der 1. Spaltungseinheit in einer ideal homogenen Gruppe gleich 0 und nimmt nachfolgenden Spaltungsgang stetig zu, bis schließlich in der terminalen Spaltungseinheit die Spaltungswahrscheinlichkeit den Wert 1 annimmt.

Generell zeigt sich, daß in einer solchen fiktiven, ideal homogenen Gruppe, aus der nur einzelne Arten sukzessive herausgespalten werden können, die Anzahl der dichotomen Merkmale (tDM) in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten in etwa gleichbleibt, denn nur die zweite Spaltungseinheit weicht mit ihren 6 dichotomen Merkmalen von der durchschnittlichen Zahl 5 vorhandener dichotomer Merkmale in den übrigen Spaltungseinheiten ab. Dieses Gleichgewicht an dichotomen Merkmalen in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten wird dadurch erreicht, daß die Abnahme der primär dichotomen Merkmale des ersten Spaltungsschrittes in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten durch eine stetige Zunahme an sekundär dichotomen Merkmalen während der Spaltungsfolge kompensiert wird.

Die Tatsache, daß alle sekundär dichotomen Merkmale in diesem Beispiel als Leitmerkmale in den Spaltungsprozeß mit einbezogen sind, zeigt, daß in ideal homogenen Gruppen mosaikartig verteilte Merkmalsausprägungen, angezeigt durch das Auftreten indifferenter sekundär dichotomer Merkmale (isDM) während der Spaltungsfolge, nicht auftreten.

In natürlichen Gruppen wird dagegen immer mit einer Mosaikverteilung gleichartiger Merkmalsstrukturen über die Individuen oder Arten zu rechnen sein. Geht man nämlich davon aus, daß sich die Arten größerer Verwandtschaftsgruppen aus polytypischen Stammarten und deren einzelnen phänotypischen unterschiedlichen Populationen herausentwickeln, so wird schon die ver-

Tabelle 9. Spaltungsgang einer ideal homogenen Ausgangsgruppe

Folgegruppe	AZA	SES	tDM	pDM	sDM	LM	ZFG	ZRG	itDM	ipDM	isDM	SPW
a	1	1	5	5	0	1	5	0	4	4	0	0,2
b	1	2	6	4	2	3	6	0	3	3	0	0,5
c	1	3	5	3	2	3	6	0	2	2	0	0,6
d	1	4	5	2	3	4	4	0	1	1	0	0,8
		T	5	1	4	5						1,0

AZA Anzahl der Arten innerhalb der Folgegruppe

SES Spaltungseinheit eines Spaltungsschrittes (SES 1 = Spaltungseinheit des 1. Spaltungsschrittes, SES T = Spaltungseinheit des terminalen Spaltungsschrittes, die lediglich 2 Arten enthält)

tDM Gesamtanzahl der dichotomen Merkmale einer Spaltungseinheit (= pDM + sDM)

pDM Gesamtanzahl der primär dichotomen Merkmale einer Spaltungseinheit

sDM Gesamtanzahl der sekundär dichotomen Merkmale einer Spaltungseinheit (= tDM - pDM)

LM Anzahl der Leitmerkmale einer Spaltungseinheit

ZFG Gesamtanzahl der Zusatzmerkmale der Folgegruppe einer Spaltungseinheit

ZRG Gesamtanzahl der Zusatzmerkmale der Restgruppe einer Spaltungseinheit

itDM Anzahl aller indifferenten, nicht an der Spaltung beteiligten dichotomen Merkmale einer Spaltungseinheit (= tDM - LM)

ipDM = Anzahl der indifferenten primär dichotomen Merkmale einer Spaltungseinheit.

isDM Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale einer Spaltungseinheit (= itDM - ipDM)

SPW Spaltungswahrscheinlichkeit einer Spaltungseinheit (= LM : tDM)

deckte Weitergabe phänotypischer Eigenschaften im rezessiven Erbgang das mosaikartige Auftreten gleichartiger Merkmalsstrukturen in solchen natürlichen Verwandtschaftsgruppen begünstigen.

### 2.3.5 Die Spaltungswahrscheinlichkeit

In homogenen Gruppen nähert sich die Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit dem Wert 0. Dies ist auf die mosaikartige Verteilung der Ausprägungen der dichotomen Merkmale über die Arten der Ausgangsgruppe zurückzuführen. Die Spaltungswahrscheinlichkeit steigt bei fortlaufender Spaltungsfolge, wobei die Erhöhung dieser Wahrscheinlichkeit eine Folge der zunehmend an den Spaltungsschritten beteiligten sekundär dichotomen Merkmale ist, die sukzessive während des Spaltungsganges aus polytomen Merkmalen hervorgehen. Da gleichzeitig die verbleibenden primär dichotomen Merkmale mit ihren zunächst mosaikartig über die Arten der Spaltungsfolge verteilten Ausprägungen ebenfalls sukzessive in den Spaltungsprozeß mit einbezogen werden, nimmt die Anzahl der an den Spaltungen beteiligten Leitmerkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten stetig zu. Der Anteil der sekundär dichotomen Merkmale an der Zahl der Leitmerkmale nimmt dabei zu, während gleichzeitig derjenige der primär dichotomen Merkmale abnimmt.

Beispiele solcher weitgehend homogenen Gruppen sind bei engverwandten Gruppen wie bei der Gattung *Pergamasus* (DIELMANN in Vorb.) oder bei der Verwandtschaftsgruppe *Oppia/Oppiella* (WOAS 1986) zu finden. In extrem heterogenen Gruppen ist jedoch bereits die Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit sehr hoch und nähert sich dem Wert 1, da fast alle dichotomen Merkmale der primären Spaltungseinheit eine schwerpunktartige Verteilung ihrer Merkmalsausprägungen aufweisen. Als Beispiel hierfür mag ein Vergleich zwischen Oribatei

und Mesostigmata dienen. Bezüglich der Anzahl der Beinglieder, der Ausbildung von Skleriten im Panzerbereich, der Beborstung auf den unterschiedliche Körperabschnitten u.s.w. müßte man wohl polytome Merkmale definieren, da hier variable Verhältnisse sowohl innerhalb der Mesostigmata als auch innerhalb der Oribatei auftreten. Dies gilt auch für für solche Merkmale wie die Ausgestaltung der Cheliceren, die insbesondere bei den Oribatei bis zu stäbchenartigen Bildungen umgewandelt sein können. Als von vornherein dichotome Merkmale lassen sich jedoch die nachstehenden Strukturen definieren und für den Vergleich zwischen Mesostigmata und Oribatei heranziehen:

Mesostigmata	Oribatei
1. Peritrema vorhanden	Peritrema nicht vorhanden
2. Tritosternum ausgebildet	Tritosternum nicht ausgebildet
3. Gnathosomabereich mit Corniculi	Gnathosomabereich ohne Corniculi
4. Pedipalpus mit Tarsalklaue	Pedipalpus ohne Tarsalklaue
5. Rutellen nicht ausgebildet	Rutellen oder Rutellen-äquivalent ausgebildet
6. Genitalöffnung transversal orientiert	Genitalöffnung longitudinal orientiert
7. Ausbildung eines Epistom	Gesondertes Epistom nicht ausgebildet

Alle diese Merkmale würden in einer Spaltungseinheit, in welcher Oribatei und Mesostigmata zusammengefaßt sind, als dichotome Leitmerkmale in den Spaltungsprozeß eingreifen und aus der Basisgruppe die beiden gleichwertigen peripheren Gruppen der Mesostigmata und der Oribatei herauspalten. Die Spaltungswahrscheinlichkeit in dieser Spaltungseinheit würde daher

den Wert 1 (LM : TDM = 7 : 7 = 1) aufweisen, wobei die übrigen Merkmale dieser Spaltungseinheit polytomer Natur und somit für den Spaltungsprozeß höchstens als Zusatzmerkmale von Bedeutung wären. Da diese Spaltungseinheit Ausgangspunkt für einen fortlaufenden Spaltungsgang sowohl innerhalb der Oribatei als auch innerhalb der Mesostigmata wäre, müßte man hier von einer basalen Spaltungseinheit sprechen, die die Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit 1 aufweise.

Gruppen, in denen die Merkmale mit ihren einzelnen Ausprägungen weitgehend mosaikartig über die Taxa verteilt sind, sind hochgradig monophyletisch, während eine schwerpunktmäßige Verteilung der einzelnen Merkmalsausprägungen über die Taxa einen hohen Polyphyliegrad anzeigt. In Verwandtschaftsgruppen hohen Monophyliegrades ist eine konvergente Bildung von Merkmalsausprägungen gering, d.h. unterschiedlichen Ausprägungen eines Merkmals muß von vornherein Homologie unterstellt werden. Umgekehrt muß in einer so heterogenen Ausgangsgruppe wie im Beispiel Oribatei + Mesostigmata mit der Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit 1 davon ausgegangen werden, daß sie weitgehend polyphyletischer Natur ist und daß daher alle ähnlichen Merkmalsstrukturen, die sowohl bei den Mesostigmata, als auch bei den Oribatei auftreten, zumindest potentiell konvergent entstanden sind.

### 3. Die Durchführung des Verfahrens

#### 3.1 Das Ausgangsmaterial

Tabelle 10. Liste der Arten im Ausgangsmaterial

IndexArten	Zuordnung nach dem "Essai de classification"
I 1 <i>Phyllhermannia tenuis</i> n. sp. (WOAS, in Vorb.)	Oribates inférieurs
I 2 <i>Hermannia subglabra</i> BERLESE, 1910	
E 1 <i>Pheroliodes rusticus</i> n. sp. (WOAS, in Vorb.)	Eupheredermata
E 2 <i>Plateremaeus anteriosetosus</i> N. SP (WOAS, in Vorb.)	
E 3 <i>Gymnodamaeus (Aleurodamaeus) australis</i> n. sp. (WOAS, in Vorb.)	
E 4 <i>Pheroliodes pulchra</i> (HAMMER, 1961)	
E 5 <i>Arthrodamaeus femoratus</i> (C. L. KOCH, 1839)	
E 6 <i>Arthrodamaeus parvulus</i> KUNST, 1957	
E 7 <i>Gymnodamaeus (Plesiodamaeus) helveticus</i> n. sp. (WOAS, in Vorb.)	
E 8 <i>Gymnodamaeus bicostatus</i> (C. L. KOCH, 1936)	
E 9 <i>Hypodamaeus riparius</i> (NICOLET, 1855)	
E 10 <i>Porobelba spinosa</i> (SELLNICK, 1920)	
E 11 <i>Belba longitarsalis</i> HAMMER, 1952	
E 12 <i>Heterobelba oxampensis</i> BECK, 1962	
E 13 <i>Eremobelba nodulifera</i> n. sp. (WOAS, in Vorb.)	

E 14 <i>Eremobelba brevispathulata</i> cf. BALOGH & MAHUNKA, 1969	
E 15 <i>Amerus polonicus</i> KULCZYNSKI, 1902	
E 16 <i>Ctenobelba pectinifera</i> (BERLESE, 1908)	
E 17 <i>Cepheus dentatus</i> (MICHAEL, 1888)	
D 1 <i>Ceratoppia sexpilosa</i> WILLMANN, 1938	dorsodefiziente
D 2 <i>Liacarus subterraneus</i> (C. L. KOCH, 1841)	Apheredermata
D 3 <i>Liacarus coracinus</i> (C. L. KOCH, 1841)	
A 1 <i>Carabodes coriaceus</i> C. L. KOCH, 1841	pyncnonotische
A 2 <i>Beckiella longisetosa</i> n.sp. (WOAS, in Vorb.)	Apheredermata
A 3 <i>Dolichhermaeus malayensis</i> n. sp. (WOAS, in Vorb.)	
A 4 <i>Tectocephus velatus</i> (MICHAEL, 1880)	
A 5 <i>Quadroppia quadricarinata</i> (MICHAEL, 1887)	
A 6 <i>Quadroppia paolii</i> (PAOLI, 1908) WOAS, 1986	
A 7 <i>Suctobelba pseudornata</i> WOAS, 1986	
A 8 <i>Suctobelba compacta</i> WOAS, 1986	
A 9 <i>Suctobelba centroamericana</i> WOAS, 1986	
A 10 <i>Suctobelba trigona</i> (MICHAEL, 1888)	
A 11 <i>Suctobelba perforata</i> STRENZKE, 1950	
A 12 <i>Suctobelba acutidens</i> FORSSLUND, 1941	
A 13 <i>Arcoppia longiramosa</i> WOAS, 1986	
A 14 <i>Arcoppia dendropectinata</i> WOAS, 1986	
A 15 <i>Oppia clavipectinata</i> (MICHAEL, 1887)	
A 16 <i>Oppia incisirostra</i> WOAS, 1986	
A 17 <i>Oppia nitens</i> C. L. KOCH, 1836	
A 18 <i>Oppia badensis</i> WOAS, 1986	
A 19 <i>Oppiella sigma</i> (STRENZKE, 1951)	
A 20 <i>Oppiella falcata</i> (PAOLI, 1908)	
A 21 <i>Oppiella splendens</i> (C. L. KOCH, 1841)	
A 22 <i>Oppiella obsoleta</i> (PAOLI, 1908)	
A 23 <i>Oppiella nova</i> (OUDEMANS, 1902)	
P 1 <i>Scutovertex sculptus</i> MICHAEL, 1879	Poronota
P 2 <i>Passalozetes perforatus</i> (BERLESE, 1910)	
P 3 <i>Pelops hirtus</i> BERLESE, 1916	
P 4 <i>Achipteria coleoprata</i> (LINNÉ, 1758)	
P 5 <i>Oribatella calcarata</i> (C. L. KOCH, 1836)	
P 6 <i>Ophidiotrichus connexus</i> (BERLESE, 1904)	
P 7 <i>Melanozetes mollicomus</i> (C. L. KOCH, 1840)	
P 8 <i>Minunthozetes pseudofusiger</i> (SCHWEIZER, 1922)	
P 9 <i>Chamobates cuspidatus</i> (MICHAEL, 1884)	
P 10 <i>Pergalumna nervosa</i> (BERLESE, 1915)	
P 11 <i>Rostrozetes foveolatus</i> SELLNICK, 1925	
P 12 <i>Oribatula tibialis</i> (NICOLET, 1855)	
P 13 <i>Schelorbitates pallidulus</i> (C. L. KOCH, 1840)	
N 1 <i>Teratoppia centroamericana</i> WOAS, 1986	Oribates supérieurs ohne Zuordnung im GRANDJEANSchen System
N 2 <i>Suctobelbila peruensis</i> WOAS, 1986	
N 3 <i>Autogneta longilamellata</i> (MICHAEL, 1887)	
N 4 <i>Conchogneta dalecarlica</i> (FORSSLUND, 1947)	
N 5 <i>Cultroribula bicultrata</i> (BERLESE, 1904)	
N 6 <i>Rhynchoribates amazonicus</i> WOAS, 1986	
N 7 <i>Rhynchoribates brasiliensis</i> WOAS, 1986	

Voraussetzung für die Überprüfung der Monophylie der Poronota sensu GRANDJEAN ist die sinnvolle Auswahl des Ausgangsmaterials. Diese Auswahl orientiert sich am bisher einzigen, umfassend begründeten phylogenetischen System der Oribatiden, GRANDJEANS "Essai de classification" von 1953 und seiner Ergänzung von 1969. Er stellt den in 10 Gruppen aufgeteilten Oribates inférieurs, die er 1969 zu 4 Gruppen zusammenfaßt, die gesamten Oribates supérieurs, die mindestens 3/4 aller Oribatiden umfassen, als eine Gruppe gegenüber. Diese Höheren Oribatiden unterteilt er in 5 Sektionen:

1. Opsiophereidermata
2. Euphereidermata
3. Apheredermata mit dorsodefizienten Nymphen
4. pycnonotische Apheredermata
5. Poronota

Legt man dieses System zugrunde, dann muß das Ausgangsmaterial unserer Untersuchung zumindest Vertreter sowohl der Poronota als auch der Euphereidermata enthalten, da zumindest die pterogasterinähnlichen Microzetidae den Euphereidermata angehören. Ferner sollte eine Abgrenzung der Höheren gegenüber den Niederen Oribatiden erfolgen, die deshalb mit einigen Vertretern im Ausgangsmaterial enthalten sein sollten. Da die meisten Poronota sowohl über ein Tutorium als auch über Lamellen verfügt, sollte die Analyse auch Vertreter der Carabodidae miteinbeziehen, die partiell über gleichartige Strukturen verfügen. Da diese wiederum im "Essai de classification" der 4. Sektion der pycnonotischen Apheredermata angehören, empfiehlt es sich, den Kreis der Vertreter dieser Sektion um die große Gruppe der Oppiidae und der Suctobelbidae zu erweitern. Der Umstand, daß *Tectocephus* eine gewisse morphologische Affinität zu *Unduloribates* und *Eremaozetes* aufzuweist, macht auch die Aufnahme von *Tectocephus* in die Analyse notwendig.

Ebenfalls von Interesse für eine entsprechende Überprüfung sind Arten der dorsodefizienten Apheredermata, von denen mit den Gattungen *Ceratoppia* und *Liaccarus* Vertreter der beiden einzigen Familien der 3. Sektion des "Essai de classification" miteinbezogen sind.

Von den pycnonotischen Apheredermata wurde eine große Anzahl an Arten der Suctobelbidae und der Oppiidae mit in die Analyse übernommen, da ihre geringe transspezifische Variabilität eine genauere Abstufung der zu erstellenden Einzelmerkmale erfordert.

Von den Arten ohne Gruppenzuordnung war die Einordnung der Gattung *Teratoppia* bereits früher einmal versucht worden, wenn auch mit unbefriedigendem Ergebnis (WoAs, 1986). In der gleichen Arbeit wurde auch auf die merkmalsgemäße Affinität zwischen der Gattung *Autogneta* und der Gattung *Cepheus* hingewiesen. Damit wären die Gattungen *Autogneta* und *Conchogneta* eigentlich den Euphereidermata zuzuordnen, was hier ebenfalls überprüft werden soll. Eine nochmalige Überprüfung ihrer Stellung, wie sie von WoAs (1986) dargestellt wurde, verdient auch die Gattung *Rhynchoribates*,

da sie offensichtlich merkmalsgemäße Affinitäten zu den Gattungen *Amerus* und *Oxyamerus* zeigt.

### 3.2 Die Merkmalskomplexe

Die Merkmalsliste der vorliegenden Untersuchung umfaßt etwa 3200 Ausprägungen von rund 600 Merkmalen, die zu insgesamt 41 Merkmalskomplexen zusammengefaßt werden.

Die 41 Merkmalskomplexe umfassen sämtliche in der vorliegenden Analyse verwendeten Merkmale. Deren Zusammenfassung zu Merkmalskomplexen geschieht wie in Kap. 2.1 dargelegt - nicht willkürlich, sondern nach dem Kriterium erwiesener oder wahrscheinlicher Zwangskorrelation. Die Kriterien werden für jeden Merkmalskomplex dargelegt und im einzelnen begründet.

**Merkmalskomplex 01:** Oberflächenstruktur der Kutikula auf allen Körperabschnitten

**Strukturbereich:** Oberflächenstrukturen (Maschenleisten, Maschen, Knoten, Knötchen, Riefung) der Kutikula auf dem Prodorsum, dem Notogaster, der Ventralplatte, den Beinen und dem Infracapitulum (einschließlich entsprechender Strukturen des Cerotegumentes).

**Begründung:** Gleichartige Strukturen, wie etwa die Ausbildung von Maschen oder Knötchen können über die ganze Körperoberfläche verteilt auftreten ohne größere Unterschiede zu zeigen. Eine gemeinsame Anlage derartiger Strukturen muß daher angenommen werden. Zuweilen ist auch nicht zu unterscheiden, ob derartige Strukturen dem aufgelagerten Cerotegument oder der Kutikula selbst angehören. Deshalb werden unter dem Merkmalskomplex 01 Strukturen sowohl der Kutikula als auch des Cerotegumentes zusammengefaßt.

**Merkmalskomplex 02:** Feinstruktur der Kutikula auf allen Körperabschnitten, einschließlich derjenigen, die sich auf nicht deutlich sekretartigen Cerotegumentablagerungen befinden.

**Strukturbereich:** Stichpunktierung der Kutikula auf dem Prodorsum, dem Notogaster, der Ventralplatte, den Beinen (einschließlich area-porosa-ähnlicher Areale) und dem Infracapitulum (ausschließlich solcher Strukturen, die eindeutig dem Cerotegument angehören).

**Begründung:** Die Feinstruktur der Kutikula besteht vor allem in einer Stichpunktierung; sie tritt unabhängig von den in Merkmalskomplex 01 aufgeführten Strukturen wie Knötchen oder Maschen auf. Eine zwangskorrelierte Verteilung zwischen dieser Struktur und den übrigen Oberflächenstrukturen der Kutikula scheidet daher aus.

**Merkmalskomplex 03:** Verstärkungsstrukturen in der Kutikula, einschließlich der damit zusammenhängenden Bildung von Apophysen und Anhängen im ganzen Körperbereich.

**Strukturbereich:** Lamellen, Custodien, interbothridiale Kämme, spinae adnatae, Circumpleuralleisten auf dem Notogaster, Leisten, Pedotecten, Custodien und Disci-

dien auf der Acetabularregion, Circumventral- und Circumpleuralleisten sowie Minitecten auf der Epimeral- und der Anogenitalregion, Ausbildung von Leisten oder Skleriten auf der Epimeralregion, protrude Leisten auf den Beinabschnitten und auf dem Infracapitulum.

Begründung: Mindestens die Anlagen der Apodemata im Bereich der Ventralplatte haben einen fuktionsmorphologischen Hintergrund, sei es als Widerlager für die Muskulatur oder als Verwachsungsnähte ehemaliger Skleritgrenzen. Dabei ist es durchaus denkbar, daß es zu zwangskorrelierten Strukturbildungen kommen kann, die durch die räumliche Begrenztheit oder Enge der Epimeral- und Anogenitalregion bedingt sind. Aus mehr pragmatischen Gründen wurden hier die Apodemata und die Verstärkungsleisten auf allen Körperabschnitten zusammengefaßt, da auch die Leisten z.B. des Acetabularbereiches Verwachsungsnähte ehemaliger Skleritgrenzen sind. Der Prozeß der Bildung des Panzers der Höheren Oribatiden ist in seinen Einzelabläufen ungeklärt. Die Tatsache, daß Lamellen, Pedotecten und Custodien in der Regel ihren Ursprung von Verstärkungsleisten aus nehmen, erfordert ebenfalls die Aufnahme dieser Ausprägungen in den vorliegenden Merkmalskomplex. Dies gilt auch für verstärkte Bereiche der dorsosejugalen Linie, die vielfach besondere Strukturen, wie die Ausbildung von spinæ adnatae hervorbringen, ohne dabei die eigentliche Gestalt der dorsosejugalen Linie zu beeinflussen.

**Merkmalskomplex 04:** Auflagerungen im Kutikularbereich, die in einem lockeren Verband mit der Kutikula vorliegen wie Cerotegument und Pellicula

Strukturbereich: Pellicula oder lose auflagerndes Cerotegument.

Begründung: Nur lose auflagerndes Cerotegument ist als solches auch erkennbar. Das Vorhandensein oder Fehlen von lose auflagerndem Cerotegument steht dabei in keinerlei erkennbarem Zusammenhang zur Ornamentierung der Kutikula. Die Pellicula, die sich im Gegensatz zum Cerotegument in Eau de Javel auflöst, wird im gleichen Merkmalskomplex geführt, da sie nur in negativer Korrelation zum Cerotegument auftreten kann.

**Merkmalskomplex 05:** Sklerotisierungsgrad des Panzers auf allen Körperabschnitten

Strukturbereich: Panzerung einheitlich oder uneinheitlich, z.B. durch Ausbildung härter sklerotisierter Bezirke auf dem Prodorsum, dem Notogaster, der Epimeral- und der Anogenitalregion, wobei benachbarte, härter sklerotisierte Bezirke durch weichere Kutikularmembranen voneinander getrennt sind. Notogaster mit weichhäutigem Circumpleuralband oder mit caudalem Schlitz, in welchem ein einzelner Sklerit liegen kann. Epimeralregion mit einzelnen Coxalplatten oder durch eine asklerotische sejugale Furche in ein Pro- und ein Metapodoma untergliedert. Anogenitalregion durch askleroti-

schen Bereich von der Epimeralregion getrennt. Hinter der Analöffnung Anogenitalregion geschlossen oder nicht. Bereich der Genital- und der Analöffnung und Beine dunkler sklerotisiert als der übrige Kutikularbereich. Begründung: Die einheitliche oder uneinheitliche Panzerung steht höchstens in einem indirektem Zusammenhang zur Ausbildung von Kutikularleisten, als Verwachsungsnähte ehemaliger Skleritgrenzen und in vielen Fällen, beispielsweise auf dem Notogaster, sind Verwachsungsnähte ehemaliger Skleritgrenzen nicht erkennbar. In diesen Merkmalskomplex gehört auch der Aushärtungsgrad der Kutikula, der z.T. vom Anteil der Ommochrome abhängt, wodurch dunkler gefärbte Kutikularbereiche in der Regel härter sklerotisiert sind als hellere Bereiche.

**Merkmalskomplex 06:** Gestaltung des Rostralrandes  
Strukturbereich: Rostralrand bezahnt oder unbezahnt, mit oder ohne Genalzahn, Incisur, Naso oder sonstige Bildungen.

Begründung: Die Bezahnung des Rostralrandes hängt nicht von der generellen Gestalt des Rostrum oder des Prodorsum ab. Merkmalsstrukturen dieser Art gehören deshalb in einen eigenen Merkmalskomplex.

**Merkmalskomplex 07:** Generelle Gestalt des Prodorsum

Strukturbereich: Umrißlinie des Prodorsum aus lateraler und dorsaler Sicht, unter Berücksichtigung von Aufwerrungen oder Einsenkungen im rostralen, lamellaren, interlamellaren und bothridialen Bereich sowie Art der Überleitung des Prodorsum in den vorderen Notogasterbereich, aber unter Ausklammerung der Gestalt von Lamellen, interbothridialen Kämmen etc.

Begründung: Die Gestalt des zentralen Bereiches des Prodorsum ist weitgehend unabhängig von den häufig auf dem Prodorsum ausgebildeten Apophysen oder Vorsprüngen. Die Zuordnung zu einem eigenen Merkmalskomplex ist daher gerechtfertigt.

**Merkmalskomplex 08:** Gestalt der der dorsosejugalen Linie

Strukturbereich: Ausbildungsgrad und Verlaufsform der dorsosejugalen Linie, jedoch ohne Berücksichtigung ihrer Sklerotisierungsleisten, Apophysen oder Anhänge. Begründung: Ausbildungsgrad und Verlaufsform der dorsosejugalen Linie stehen weder in einem direkten Zusammenhang zu eventuell vorhandenen Apophysen, noch besteht hier eine Bezug zur generellen Notogastergestalt, deshalb ist die Zuordnung zu einem eigenen Merkmalskomplex angebracht.

**Merkmalskomplex 09:** Generelle Gestalt des Notogaster, einschließlich der Gestalt der Pteromorphen oder Schulterecken

Strukturbereich: Umrißgestalt des Notogaster aus dorsaler und lateraler Sicht, auch des caudalen Bereiches

(abgeplattet, eingesenkt, oval, mit oder ohne Krempe oder medianer Spindel, caudaler Bereich ausgezogen, glattrandig oder gewellt). Gestalt und Anlenkungsmodus der Pteromorphen sowie die Gestalt von Schulteranhängen.

Begründung: Die generelle Gestalt des Notogaster steht in keinerlei Zusammenhang mit der Gestalt des Prodorsum, der Epimeral- und der Anogenitalregion oder anderen Körperbereichen. Die gesonderte Aufführung in einem eigenen Merkmalskomplex ist daher gerechtfertigt. Die Pteromorphen werden an dieser Stelle, ebenso wie eventuell vorhandene Schulterblättchen oder vorspringende Apophysen, die nicht von Kutikularleisten ausgehen, als integrierter Bestandteil des Notogaster angesehen.

**Merkmalskomplex 10:** Gestalt der Anogenitalregion

Strukturbereich: Gestalt der Genital- und der Analöffnung sowie Lage der beiden Öffnungen zueinander; Form der Genital- und der Analklappen; Art der Abgrenzung der Aggenitalregion gegenüber der restlichen lateralen Anogenitalregion; Abdeckungsgrad der Analöffnung durch die Analklappen; Ausbildungsgrad des Colulus hinter der Analöffnung.

Begründung: Der Grad der Macropylie beeinflusst den ganzen Bereich der Anogenitalregion, so z. B. die Lage von Kutikularleisten im Bereich der Anal- und der Genitalöffnung und die Gestalt der Anal- und der Genitalklappen. Sowohl der Vorderrand der Anal- als auch der Hinterrand der Genitalöffnung kann durch Stauchungseffekte verändert werden, so daß eine macropylie Anogenitalregion gänzlich andere Raumverhältnisse zeigt als eine micropylie. Der Ausbildungsgrad des Colulus wird allerdings lediglich aus pragmatischen Gründen in diesen Merkmalskomplex aufgenommen; er könnte vielleicht auch dem Merkmalskomplex 03 angehören.

**Merkmalskomplex 11:** Gestalt der Epimeralregion (ohne Berücksichtigung des Ausbildungsgrades der Apodemata)

Strukturbereich: Anzahl der Epimeren, ihre Gestalt, Gestaltung der Medianebene der Epimeralregion im hinteren und vorderen Bereich sowie Breite der Epimeralregion, insbesondere im hinteren Bereich.

Begründung: Die Anzahl der unterscheidbaren Epimeren und damit auch ihre Umrißgestalt, ist nicht zwingend von der Anzahl der ausgebildeten Apodemata abhängig, da die einzelnen Epimeren auch lediglich durch Furchen voneinander getrennt sein können; wenn Apodemata auftreten, liegen sie aber immer in den Furchenbereichen. Überhaupt keine Abhängigkeit von Anzahl und Ausbildungsgrad der Apodemata besteht für die Ausbildung der Medianfurchen und der Breite der Epimeralregion im hinteren Bereich. Für die zuletzt erwähnte Struktur wäre eher eine Abhängigkeit von der Genitalöffnungsweite anzunehmen, da sich die Genitalöffnung

häufig in den hinteren Epimeralbereich einschiebt. Dies ist jedoch offensichtlich nicht der Fall, wie sich leicht an *Tectocephus velatus* zeigen läßt, dessen vordere Epimeralregion deutlich breiter als der hintere Epimeralbereich ist, obwohl der Bereich der Epimeren 3 und 4 mindestens partiell von der Genitalöffnung eingenommen wird.

**Merkmalskomplex 12:** Lagebeziehung der Acetabula I-IV zueinander

Strukturbereich: Lage der Acetabula I-IV zueinander sowie die Lage des Acetabulum I in Bezug auf den Rostrallrand und die Lage des Acetabulum II in Bezug auf den Ventralplattenaußenrand.

Begründung: Man könnte eine Beziehung zwischen der Lage der Acetabula zueinander, zu den Beinlängen und zur allgemeinen Körpergestalt vermuten, da hier ein Funktionskomplex im Zusammenhang mit der Fortbewegung und der günstigsten Lage des Körperschwerpunktes zu suchen ist. Die Carabodiden aber zeigen mit ihren sehr unterschiedlichen Körperformen, daß die Lage der Acetabula I-IV relativ konstant ist, obwohl z. B. *Carabodes coriaceus* eine sehr kompakte Körperform, *Beckiella longisetosa* jedoch eher eine gestreckte Körperform aufweist und bei dieser Art zudem die größere Masse des Körpers hinter dem Acetabulum IV gelegen ist. Dies würde entweder eine weiter caudal gelegene Anordnung des Acetabulum IV oder die übermäßige Verlängerung des Beines IV erforderlich machen, um eine günstige Abstützung des Körpers beim Laufen zu erreichen. Beides ist jedoch bei *Beckiella* nicht der Fall. Andererseits verfügen Arten mit sehr kompakter Körperform, wie *Suctobelba compacta* über hintere Acetabula, die oberhalb der Ebene der vorderen Acetabula angeordnet sind, wobei übrigens auch hier die Hinterbeine gegenüber den Vorderbeinen nicht über Gebühr verlängert sind, was indes bei den ebenfalls kompakten Arten der Gattungen *Belba* und *Damaeus* mit gleichartiger Anordnung der Acetabula der Fall ist.

**Merkmalskomplex 13:** Anlenkung der einzelnen Beinabschnitte untereinander.

Strukturbereich: Ausbildung oder Tendenz zur Ausbildung von "crispins" auf den Tarsen, Tibien und Genu der Beine.

Begründung: Wie leicht an einem Vergleich der Beintibien von *Eremobelba* (Tibien kompakt) und *Arthrodamaeus* (Tibien gestreckt) festzustellen ist, ähneln sich dieselben kaum in ihrer Gestalt, obwohl sie in beiden Fällen mit den Genu durch "crispins" verbunden sind. Dagegen sind die Femora der Beine von *Arthrodamaeus* mit den weit proximal gelegenen Bulbi den Femora der Beine von *Plesiodamaeus* bzw. *Gymnodamaeus* sehr ähnlich, aber nur bei *Arthrodamaeus* reichen die distalen Enden der Femora in die "crispins" der vorgehenden Genu hinein. Das Vorhandensein von "crispins" auf den Beinen steht auch in keinerlei Zusammen-

hang mit der Ausbildung von Apophysen, Schienen oder Blättchen auf den einzelnen Beingliedern. Damit ist die Voraussetzung zur Errichtung eines gesonderten Merkmalskomplexes erfüllt.

**Merkmalskomplex 14: Generelle Gestalt der Beine**

Strukturbereich: Gestalt der einzelnen Beinglieder (z.B. kolbenförmig, röhrenförmig, mit oder ohne Blattschienen, Femora mit distalem Halsansatz unterschiedlicher Länge, Tibia I mit Horn oder Nase).

Begründung: Wie bereits für den Merkmalskomplex 13 ausgeführt, besteht kein Zusammenhang zwischen Anlenkungsmodus und der generellen Gestalt der Beine.

**Merkmalskomplex 15: Gestalt der Mundwerkzeuge**

Strukturbereich: Anlenkungsmodus der Rutellen, Gestalt der Rutellen und Cheliceren, Gestalt des Pedipalpus, Beborstung der Manubrialregion der Chelicere und des Pedipalpus, Gestalt und Anzahl der Borsten auf allen Mundwerkzeugabschnitten (ausschließlich des Mentum).

Begründung: Der Ausbildungsgrad der Rutellen, die Gestalt des Pedipalpus und der Chelicere sowie die Borstengestalt und die Borstenanzahl auf den unterschiedlichen Mundwerkzeugabschnitten hängen voneinander ab. So ist z.B. beim pelotuliden bzw. suctoriellen Mundwerkzeugtyp die Borstenanzahl insbesondere auf dem Pedipalpus und vielfach auch auf den Cheliceren verringert. Verlängerte Eupathidien sind ebenfalls häufig auf den Pedipalpentarsen dieses Mundwerkzeugtyps anzutreffen; die Rutellen fehlen oder sind höchstens als Rutellenäquivalente ausgebildet.

Beim normalen Mundwerkzeugtypus ist dagegen die Anzahl der Borsten und ihre Anordnung auf den unterschiedlichen Mundwerkzeugabschnitten hochgradig konstant. Wahrscheinlich besteht eine funktionsmorphologische Zwangskorrelation zwischen dem Beborstungsmodus und der Gestalt der Mundwerkzeuge und die Strukturen müssen deshalb unter einem Merkmalskomplex vereinigt werden. Die Borsten des Mentum weisen dagegen die gleiche Gestalt wie die Epimeralborsten auf und müssen daher einem anderen Merkmalskomplex zugeordnet werden, welcher sich auf den Beborstungsmodus der Ventralplatte bezieht.

**Merkmalskomplex 16: Borsten des Prodorsum**

Strukturbereich: Rostral-, Lamellar- und Interlamellarborsten (ohne Berücksichtigung des Sensillus und der Exobothridialborsten).

Begründung: Die Anzahl der Prodorsalborsten ist hochgradig konstant und von der Anzahl der Notogasterborsten unabhängig, die wesentlich variabler ist. Die Prodorsalborsten bleiben von Neotrichien auf dem Notogaster und auf den übrigen Körperabschnitten unberührt. Auch eine weitgehende Defizienz von Borsten auf dem Notogaster bleibt ohne Einfluß auf die Anzahl der Borsten auf dem Prodorsum. Auch das Fehlen der Sensillen

und der Exobothridialborsten wirkt sich nicht auf das Vorhandensein der Rostral-, Lamellar- und Interlamellarborsten aus. Damit ist hier die Erstellung eines eigenen gesonderten Merkmalskomplexes angezeigt.

**Merkmalskomplex 17: Borsten des Notogaster**

Strukturbereich: Anzahl und Stellung aller Borsten (einschließlich der Opisthopleuralborsten) auf dem Notogaster sowie gesonderte Betrachtung der Stellung und der Anzahl der Opisthopleuralborsten.

Begründung: Neotrichien des Notogaster treten nicht zwangsläufig im Zusammenhang mit Neotrichien auf anderen Körperabschnitten (z.B. der Epimeral- und Anogenitalregion) auf, wie das Beispiel innerhalb der Opipiden zeigt. Auch eine nahezu vollständige Defizienz der Notogasterborsten, wie z.B. im Fall von *Heterobelba* bleibt ohne Wirkung auf die Borstenanzahlen auf den Epimeren und der Anogenitalregion. Desgleichen bleiben Neotrichien im Bereich der Analklappen ohne Einfluß auf die Notogasterborstenanzahl (z.B. *Pheroliodes*, *Plateremaeus*) und auch die sehr starke Neotrichie im Bereich der Anogenitalregion steht nicht im Zusammenhang mit einer übermäßig hohen Anzahl an Notogasterborsten (z.B. *Eremobelba*). Andererseits besteht naturgemäß eine Zwangskorrelation zwischen der Borstenanordnung und der Borstenanzahl auf dem Notogaster, wie sie in den unterschiedlichen Borstennomenklaturen zum Ausdruck kommt, da das Fehlen von Borsten, ebenso wie ihr zusätzliches Auftreten das Lagegefüge verändert. Deshalb müssen sowohl die Borstenanzahl als auch die Borstenanordnung auf dem Notogaster einem gleichen, eigenen Merkmalskomplex zugeordnet werden.

**Merkmalskomplex 18: Borsten der Anogenitalregion**

Strukturbereich: Anzahl und Anordnung der Borsten auf der Anogenitalregion, ohne Berücksichtigung der entsprechenden Verhältnisse auf den Anal- und den Genitalklappen.

Begründung: Wie das Beispiel von *Eremobelba* zeigt, steht der erhöhte Anzahl von Borsten der Anogenitalregion weder eine erhöhte Anzahl der Borsten auf den Genital- und Analklappen, noch auf der Epimeral- oder Notogasterregion gegenüber. Die hier zu beobachtende Neotrichie ist also eine gesonderte Eigenschaft der Anogenitalregion. Dies wird durch entsprechende Verhältnisse bei *Plateremaeus* unterstrichen, der zwar über eine ausgedehnte Neotrichie der Epimeralregion, nicht jedoch der Anogenitalregion verfügt. Auch bei *Hermannia jesti* führt die verstärkte Neotrichie der Epimeren nicht zu einer ausgedehnten Neotrichie der Anogenitalregion. Die 2 Aggenitalborstenpaare dieser Art muß man vielmehr im Zusammenhang mit der vermehrten Anzahl von 5 Aggenitalborsten bei *Hermannia subglabra* sehen, die über eine, für die Hermanniiidae weitgehend normale Epimeralborstenformel verfügt. *Cepheus dentatus* schließlich, der mit 11 Borsten über eine erhöhte

Genitalborstenanzahl verfügt, zeigt keine Vermehrung der Borsten auf der Anogenitalregion.

Die Eigenständigkeit der anogenitalen Beborstungsverhältnisse ist damit hinreichend begründet und sowohl die Beborstungsverhältnisse auf den Genital- und den Analklappen als auch auf den Epimeren muß man daher gesonderten Merkmalskomplexen zuordnen. Wegen der häufigen Schwierigkeit, die Aggenitalborsten in ihrer gesonderten Stellung zu erfassen, wird die Gesamtanzahl der Anogenitalborsten als eine einzige Merkmalsstruktur aufgefaßt.

**Merkmalskomplex 19:** Anzahl der Borsten auf den Analklappen

Strukturbereich: Anzahl der Borsten auf den Analklappen (ohne Berücksichtigung ihrer Stellung).

Begründung: Eine erhöhte Borstenanzahl auf den Analklappen tritt nicht zwangskorreliert mit einer erhöhten Borstenanzahl auf der Epimeralregion und auf den Genitalklappen auf (z.B. *Eremaeus*, *Cymbaeremaeus*, *Pheroliodes*) und ist auch nicht unbedingt an eine erhöhte Borstenanzahl auf der Anogenitalregion gebunden (z. B. *Cymbaeremaeus*, *Plateremaeus*, *Pheroliodes*). Die Stellung der Analborsten im Zentralbereich der Analklappe oder am Analklappeninnenrand bleibt dagegen von der Anzahl der Analborsten unberührt und wird deshalb einem eigenen Merkmalskomplex zugeordnet.

**Merkmalskomplex 20:** Anordnung der Borsten auf den Analklappen.

Strukturbereich: Anordnung der Borsten im Zentralbereich oder an der Innenkante der Analklappen.

Begründung: siehe Merkmalskomplex 19.

**Merkmalskomplex 21:** Anzahl der Borsten auf den Genitalklappen

Strukturbereich: Anzahl der Borsten auf den Genitalklappen (ohne Berücksichtigung ihrer Stellung).

Begründung: Eine erhöhte Borstenanzahl auf den Genitalklappen tritt nicht zwangskorreliert mit einer erhöhten Borstenanzahl auf der Epimeralregion und auf den Analklappen auf und ist auch nicht unbedingt an eine erhöhte Borstenanzahl auf der Anogenitalregion gebunden (z.B. *Niphocephus*, *Cepheus dentatus*, *Neonothrus*). Die Stellung der Genitalborsten im Zentralbereich der Genitalklappe oder am Genitalklappeninnenrand sowie die Sonderung der Genitalborsten in spezifischen Gruppen bleibt von der Anzahl der Borsten unberührt und wird deshalb einem eigenen Merkmalskomplex zugeordnet.

**Merkmalskomplex 22:** Anordnung der Borsten auf den Genitalklappen.

Strukturbereich: Stellung der Genitalborsten am Innenrand oder mehr im Zentralbereich der Klappen, Sonderung der Genitalborsten in eine hintere Zweiergruppe und in einer vordere Gruppe, Ausbildung von isolierten

lateralen und zentralen Borstenreihen etc.

Begründung: siehe Merkmalskomplex 21.

**Merkmalskomplex 23:** Borsten auf den Epimeren.

Strukturbereich: Anzahl der Borsten auf den Epimeren. Die Borstenanzahlen der Epimeren 1 und 2 werden einzeln aufgezählt während die Borstenanzahlen der Epimeren 3 und 4 zusammengefaßt werden, da vielfach eine eindeutige Unterscheidung der hinteren beiden Epimeren wegen ihrer Verwachsungstendenzen nicht möglich ist. Die Stellung der Borsten auf den Epimeren bezieht sich darauf, ob die Borsten streng nach vorne weisen oder nicht. Bei der Anordnung der Borsten auf den Epimeren wird darauf Bezug genommen, ob ihre Insertionsstellen in transversalen Reihen angeordnet sind oder nicht. Die Anordnung der Borsten auf dem Mentum bezieht sich darauf, ob die Borste h auf einer Sklerotisationsleiste inseriert oder nicht, wobei auch die Epimeralborsten mit einbezogen werden können, falls diese auf gesonderten Skleriten inserieren.

Begründung: Zumindest die Borstenanordnung auf den Epimeren ist, da die Borsten untereinander vielfach in einem spezifischen Lagegefüge angeordnet sind, von ihrer Anzahl direkt abhängig. Die Stellung der Borsten auf den Epimeren kann ebenfalls von der Anzahl der Borsten abhängig sein, nämlich dann, wenn entsprechende Borsten, die eine spezifische, etwa nach vorne weisende Stellung aufweisen, fehlen. Anzahl, Anordnung und Stellung der Epimeralborsten müssen daher einem gemeinsamen Merkmalskomplex zugeordnet werden.

Die Einbeziehung der Borsten des Mentum in diesen Merkmalskomplex ergibt sich aus der Tatsache, daß die Epimeren als Coxalbereiche der Extremitäten (Beine) angesehen werden müssen, wobei mindestens Teile des Mentum sich ebenfalls aus coxalen Anteilen der Extremitäten (Pedipalpen) zusammensetzen. Häufig weist die gleiche Borstengestalt der Borste h auf dem Mentum und der Borsten auf den Epimeren (z.B. bei *Eremobeba*) auf die bauplangemäße Zusammengehörigkeit vom Mentum und Epimeren hin; die Borste m der Manubrialregion des Infracapitulum weicht dabei als Borste des Funktionskomplexes "Mundwerkzeuge" in ihrer Gestalt oft von der Borste h des Mentum ab.

**Merkmalskomplex 24:** Anzahl der Borsten auf den Beinabschnitten (einschließlich der Solenidienanzahl).

Strukturbereich: Anzahl der Borsten und der Solenidien auf den einzelnen Tarsen, Tibien, Genu, Femora und Trochanteren der Beine (ohne Berücksichtigung der Tectoralborste auf Tibia I).

Begründung: Eine erhöhte Borstenanzahl auf den Beinen steht zuweilen innerhalb der Niederen Oribatiden im Zusammenhang mit einer gleichzeitig erhöhten Anzahl der Solenidien zumindest auf Tarsus I, so z.B. bei *Collohmanna*, die mit ihrer auf diesem Beinabschnitt außerordentlich erhöhten Borstenanzahl über 6 anstelle

von lediglich 2 Solenidien verfügt. Die Anzahl der Solenidien und der Borsten auf den unterschiedlichen Beinabschnitten werden deshalb unter einem gemeinsamen Merkmalskomplex vereinigt.

Die Anzahl der Solenidien wird aber innerhalb dieses Merkmalskomplexes als separates Einzelmerkmal behandelt, da die Variabilität der Solenidienanzahl auf den Beinen innerhalb der Höheren Oribatiden wesentlich geringer ist als diejenige der übrigen Beinborsten. Eine eventuell vorhandene Tectoralborste auf Bein I wird für die Angabe der Borstenanzahl auf Tibia I nicht berücksichtigt, da hier eine zusätzliche 7 Borste immer als Tectoralborste ausgeführt ist. Die hier somit bestehende Zwangskorrelation zwischen Borstenanzahl und Ausbildung von Tectoralborsten besteht allerdings nicht auf den übrigen Beinabschnitten, weshalb die Merkmalsstruktur der Tectoralborstenbildung einem eigenen, nachfolgenden Merkmalskomplex zugeordnet wird.

**Merkmalskomplex 25:** Ausbildung von Tectoralborsten auf den Beinen.

**Strukturbereich:** Beine insgesamt mit oder ohne Tectoralborsten, bzw. Tibia I mit oder ohne Tectoralborste (ohne Berücksichtigung der Borstenanzahlen auf den unterschiedlichen Beinabschnitten).

**Begründung:** Eine direkte Korrelation zwischen Borstenanzahl und der Ausbildung von Tectoralborsten besteht lediglich auf Tibia I, nicht jedoch auf den übrigen Beinabschnitten, da die Borstenanzahlen auf den übrigen Beinabschnitten auch dann schwanken, wenn keinerlei Tectoralborsten ausgebildet sind. Die Ausbildung einer Tectoralborste auf Tibia I wird dabei gesondert von der Grundanzahl von 6 Borsten auf der Tibia I der Höheren Oribatiden abgegrenzt.

**Merkmalskomplex 26:** Gestalt der Rostralborsten

**Strukturbereich:** Rostralborsten borstenförmig, klavart, bandförmig, stumpf oder spitz endend, dabei gefiedert oder glatt.

**Begründung:** Die Rostralborsten weisen vielfach eine von den übrigen Borsten des Prodorsum unabhängige Gestalt auf (z.B. *Hermannia*, *Zetorchestes*, *Suctobelba*), weshalb die Aufstellung eines eigenen Merkmalskomplexes gerechtfertigt erscheint.

**Merkmalskomplex 27:** Gestalt der Borsten auf Prodorsum, Notogaster und den Beinabschnitten.

**Strukturbereich:** Gestalt der Lamellar-, der Interlamellar- und der Notogasterborsten sowie der Borsten auf den unterschiedlichen Beinabschnitten.

**Begründung:** In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind Lamellar-, Interlamellar- und Notogasterborsten von gleicher Gestalt. Desgleichen besteht auch eine gestaltliche Übereinstimmung zwischen einer Reihe von Borsten auf den unterschiedlichen Beinabschnitten und den Borsten der oben angeführten, unterschiedlichen Körperregionen.

Von den Beinborsten sind hier zwar in der Regel nur die Laterodorsal- und die Lateroinferiorborsten auf den Tibien, Genu und Femora sowie auch auf den Trochantären betroffen. Dennoch werden alle Beinborsten mit in den Merkmalskomplex aufgenommen, da eine Abschätzung, ob und in welchem Umfang Unguinal-, Tectoral-, Fastigial- und Proralborsten sowie die Acanthoiden unterschiedlichen Merkmalskomplexen zugewiesen werden müssen, nicht mit hinreichender Sicherheit möglich ist. Dies betrifft insbesondere die weitgehend gleiche Gestalt fast aller Beinborsten auf den unterschiedlichen Beinabschnitten bei solchen Gattungen wie *Camisia* oder *Nanhermannia*. Um demzufolge die Bildung zwangskorrelierter Merkmalsbündel auszuschließen, empfiehlt es sich daher Lamellar-, Interlamellar- und Notogasterborsten sowie die Borsten aller Beinabschnitte gemeinsam einem einzigen Merkmalskomplex zuzuordnen.

**Merkmalskomplex 28:** Gestalt der Borsten auf der Anogenital- und der Epimeralregion, sowie auf dem Mentum.

**Strukturbereich:** Gestalt der Anogenitalborsten (Adanal- und Aggenitalborsten), der Borsten im Bereich der Epimeren 1 und 2 und im Bereich der Epimeren 3 und 4 sowie der Borsten auf dem Mentum.

**Begründung:** Die Borsten der Anogenital- und der Epimeralregion sowie auf dem Mentum weisen in der Regel eine einheitliche Gestalt auf und sind vielfach, insbesondere bei solchen Gattungen wie etwa *Hermannia*, *Eremobelba* oder *Staurobates*, von denjenigen auf dem Notogaster, Prodorsum oder den Beinen unterschieden. Dabei können allerdings auch die Borsten der Anogenitalregion der Epimeren und des Mentum die gleiche Gestalt haben wie die Borsten des Prodorsum, des Notogaster und der Beine wie bei der Untergattung *Phyllhermannia*. Dennoch zeigen die Borsten auf der Anogenitalregion, den Epimeren und dem Mentum über viele Gruppen der Niederen und Höheren Oribatiden hinweg ein relativ einheitliches, von demjenigen der Borsten auf den übrigen Körperregionen abweichendes Aussehen, wobei ihnen eine geringere morphologische Variabilität als den Borsten auf den übrigen Körperabschnitten zukommt. Aus diesem Grunde werden alle diese Borsten dem gleichen Merkmalskomplex zugeordnet.

**Merkmalskomplex 29:** Gestalt der Solenidien auf den Beinen.

**Strukturbereich:** Gestalt der Solenidien auf den Tarsen, Tibien und Genu der Beine.

**Begründung:** Die Gestalt der relativ einheitlichen Solenidien steht in keinerlei Zusammenhang zur relativ variablen Gestalt der übrigen Beinborsten, weshalb hier die Errichtung eines gesonderten Merkmalskomplexes gerechtfertigt ist.

**Merkmalskomplex 30:** Lage und Insertion der Solenidien auf Tibia I.

**Strukturbereich:** Lagebeziehung der beiden Solenidien zueinander und der Solenidien in Bezug auf die Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus.

**Begründung:** Es besteht keinerlei Abhängigkeit zwischen der Beingestalt und der Lagebeziehung der beiden Solenidien auf Tibia I zueinander. Faßt man dabei die Stellung der beiden Solenidien auf der Tibia I als ein Merkmal auf, so bleibt auch die Stellung der beiden Solenidien auf Tibia I zur Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus von der Tibialgestalt unberührt, da sowohl vorgezogene dorsale Ecken als auch das vielfach ausgebildete, nach vorne weisende distale Horn der Tibia I beide Solenidien oder lediglich das große Solenidium alleine tragen können. Zudem weist die Tibia I vieler Oribatulidae eine dorsale, das große Solenidium tragende Hornecke auf, wobei hier weder das große noch das kleine Solenidium deutlich vor der Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus entspringen. Hierdurch können, unabhängig davon, ob dorsale distale Apophysen auf Tibia I ausgebildet sind oder nicht, beide Solenidien, ein Solenidium oder keines der beiden Solenidien deutlich vor der Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus inserieren. Die Zuordnung der Lagebeziehung der Solenidien auf Tibia I zu der Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus zu einem eigenen Merkmalskomplex ist daher gerechtfertigt.

**Merkmalskomplex 31:** Tarsalkrallen

**Strukturbereich:** Anzahl der Tarsalkrallen, Stärke und Form der Zentralkrallen und gegebenenfalls der Lateralkrallen.

**Begründung:** Es besteht keinerlei erkennbare Abhängigkeit zwischen Borstenanzahlen auf den Beinen und den übrigen Körperregionen und der Anzahl der Tarsalkrallen. Die Gestalt der Tarsalkrallen muß dabei mit in diesen Merkmalskomplex aufgenommen werden, da die Tarsalkrallen, wie bei *Staurabates*, auch fehlen können. Das Fehlen der Tarsalkrallen würde sich in der Definition der Merkmale in gleicher Weise für die Tarsalkrallenanzahl als auch für die Tarsalkrallengestalt auswirken.

**Merkmalskomplex 32:** Sensillus

**Strukturbereich:** Sensillus vorhanden oder nicht vorhanden, Gestalt des Zentralkörpers des Sensillus (z.B. borstenförmig, klavat), Fiederung des Sensillus etc.

**Begründung:** Der Ausbildungsgrad des Sensillus hängt nicht vom Beborstungsgrad der übrigen Körperregionen ab. Auch in seiner Gestalt weicht er in der überwiegenden Zahl der Fälle von derjenigen der übrigen Körperborsten ab. Die Möglichkeit, daß der Sensillus auch fehlen kann, macht wie bei den Tarsalkrallen die Zusammenfassung von Sensillengestalt und Ausbildungsgrad in einem Merkmalskomplex erforderlich.

**Merkmalskomplex 33:** Exobothridialborsten

**Strukturbereich:** Exobothridialborsten mehrfach ausgebildet, normal ausgebildet, hemidefizient oder vollständig fehlend, glatt oder gefiedert.

**Begründung:** Der Ausbildungsgrad und die Gestalt der Exobothridialborsten ist weitgehend unabhängig von der Borstenanzahl und der Borstengestalt auf anderen Körperabschnitten.

**Merkmalskomplex 34:** Lenticulus

**Strukturbereich:** Ausbildungsgrad eines klar abgegrenzten Lenticulus (ohne Berücksichtigung der tache éclairée, da diese nach Milchsäurebehandlung der Individuen nicht mehr klar erkennbar ist) sowie Gestalt des Lenticulus (rund, oval, länglich usw.)

**Begründung:** Das Vorhandensein oder Fehlen des Lenticulus steht in keinem erkennbaren Zusammenhang zu anderen Körperstrukturen. Er ist daher als hochkomplexe völlig eigenständige Organstruktur aufzufassen.

**Merkmalskomplex 35:** Insertionsstellen der Notogasterborsten (mit oder ohne Hof)

**Strukturbereich:** Als Hof im Bereich der Insertionsstellen der Notogasterborsten werden klar umgrenzte, runde oder ovale Areale aufgefaßt, die sich in ihrer Struktur (nicht in ihrer Färbung) von den Bereichen der umgebenden Notogasterregion absetzen.

**Begründung:** Die Ausbildung eines Hofes im Bereich der Insertionsstellen der Notogasterborsten hängt nicht von der Anzahl oder der Stellung der Borsten auf dem Notogaster ab. Alle Arten des Ausgangsmaterials verfügen zudem über Notogasterborsten zumindest im Bereich der Opisthopleuralregion. Hierdurch kann es nicht zu einer Zwangskorrelation zwischen dem Ausbildungsgrad der Notogasterborsten und dem Ausbildungsgrad eines Hofes im Bereich ihrer Insertionsstellen kommen, was ja bei einem vollständigen Fehlen der Notogasterborsten, einschließlich ihrer Insertionsstellen, der Fall wäre.

**Merkmalskomplex 36:** Areae porosae bzw. Sacculi oder Pori auf dem Prodorsum, dem Notogaster und der Ventralplatte

**Strukturbereich:** Ausbildung klar umgrenzter Pori, Sacculi oder Areae porosae auf dem Notogaster und auf anderen Körperregionen, mit Ausnahme der Ausbildung entsprechender Strukturen auf den Beinen.

**Begründung:** Die Ausbildung dieser Strukturen ist nicht nur auf den Notogaster beschränkt, sondern kann z.B. auch die Prodorsalregion oder den Bereich der Epimeren erfassen. Deshalb müssen die entsprechenden Strukturen hier unter einem einzigen Merkmalskomplex zusammengefaßt werden. Die Ausbildung von Pori, Sacculi oder klar umgrenzter Areae porosae auf den Beinen ist hiervon allerdings relativ unabhängig, weshalb sie einem eigenen Merkmalskomplex zugeordnet werden.

**Merkmalsskomplex 37:** Pori, Sacculi, Areae porosae oder Brachytracheen auf den Beinen

**Strukturbereich:** Ausbildung von Pori, Sacculi, Brachytracheen oder klar umgrenzter Areae porosae auf den Tarsen, Tibien, Genu, Femora oder Trochanteren der Beine.

**Begründung:** Eine Zwangskorrelation zwischen dem Auftreten derartiger Strukturen auf den Beinen und auf anderen Körperabschnitten ist nicht zu beobachten. Die Zuordnung dieser Strukturen auf den Beinen zu einem eigenen Merkmalskomplex ist daher berechtigt.

**Merkmalsskomplex 38:** Plastronring auf dem Notogaster

**Strukturbereich:** Ausbildungsgrad eines Plastronringes als spezifisches Gaswechselsystem auf dem Notogaster

**Begründung:** Die Ausbildung eines Plastronringes auf dem Notogaster, was nur im lebenden Zustand der Individuen festgestellt werden kann, steht nicht im Zusammenhang mit der Ausbildung von Areae porosae auf dem Notogaster, die kein Gaswechsel-, sondern ein Drüsensystem darstellen. Auch ist kein Zusammenhang zwischen der Ausbildung von Pori, Sacculi oder Areae porosae auf den Beinen und der Ausbildung eines Plastronringes erkennbar.

**Merkmalsskomplex 39:** Interbothridiale Maculae

**Strukturbereich:** Mit oder ohne hellere Maculae zwischen den Bothridien sowie Gestalt, Form und Anzahl der Maculae.

**Begründung:** Die Funktion der zumeist in Reihe hintereinander angeordneten Maculae zwischen den Bothridien (z.B. bei den Oppiidae) ist unbekannt; sie weisen keinerlei erkennbaren Zusammenhang zwischen anderen Strukturen der Kutikula auf. Da sie zumindest für die Definition der Gattung *Oppia* s.str. von Interesse sind, werden sie deshalb hier aufgeführt und einem eigenen Merkmalskomplex zugeordnet.

**Merkmalsskomplex 40:** Präanalorgan

**Strukturbereich:** Ausbildung eines caecenförmigen oder normal geformten Präanalorgans

**Begründung:** Das Präanalorgan ist eine Struktur, die als Widerlager für die Muskulatur des Öffnungs- und Schließmechanismus der Genitalkappen dient. Damit gehört dieses Organ einem eigenen Funktionskomplex an, was die Zuordnung zu einem eigenen Merkmalskomplex bedingt.

**Merkmalsskomplex 41:** Bothridium

**Strukturbereich:** Rand des Bothridium mit oder ohne protrude Bothridialkrempe.

**Begründung:** Die Gestalt des Bothridium steht in keinem erkennbaren Zusammenhang mit der Sensillenform oder mit der Gestalt des Prodorsum. Die Zuordnung der Bothridialgestalt zu einem eigenen Merkmalskomplex ist daher berechtigt.

### 3.3 Der Spaltungsgang im einzelnen

Der erste Spaltungsschritt, die Abspaltung der Folgegruppe "Hermannia" aus der Basisgruppe, die dort gleich dem Ausgangsmaterial ist, wurde in Kap. 2.2.4, Tabelle 4 exemplarisch dargestellt. Das Ergebnis ist in Tabelle 11 dargestellt. Die Restgruppe 1 dieses Spaltungsschrittes bildet die Basisgruppe für den folgenden 2. Spaltungsschritt.

Die Spaltungsschritte 2-23 werden in Tabelle 12 zusammenhängend dargestellt. Generell gilt, daß die Leitmerkmale die jeweilige Folge- und Restgruppe eines Spaltungsschrittes definieren, während sich die Zusatzmerkmale vorwiegend auf die in der Folgegruppe enthaltenen, zumeist einzelnen Arten beziehen und daher häufig nicht ganze Gattungs- oder Verwandtschaftsgruppen kennzeichnen.

Nach der Dekodierung der Zahlenschlüssel (vgl. Kap. 2.1.4, Tab. 2) für die einzelnen Merkmalsausprägungen der Merkmalsbündel und der Artensequenzen in Kap. 2.2.4, Tabelle 3 & 4 ergeben sich die Diagnosen der Basis-, Folge- und Restgruppe der ersten Spaltungseinheit in Tabelle 11.

Die hierbei entstandene Folgegruppe mit den Arten *Hermannia* (*Phyllhermannia*) *tenuis* und *Hermannia subglabra* erscheint gut begründet. Die Vielzahl ihrer gruppenspezifischen Merkmalsausprägungen weist diese Verwandtschaftsgruppe *Hermannia* als wesentlich homogenere Gruppe als die Restgruppe aus, die ja noch so unterschiedliche Gattungen wie *Carabodes*, *Gymnodamaeus*, *Ceratozetes*, *Scheloriabates*, *Rhynchoribates*, *Suctobelba*, *Oppia* und *Oppiella* umfaßt. Folge- und Restgruppe sind daher ungleichwertig und diese erste Spaltung ist deshalb als Abspaltung der Folgegruppe aus der Basisgruppe aufzufassen. Die hier vorliegende Spaltungseinheit trägt den Namen ihrer Folgegruppe "Hermannia", da diese die einzige echte, definierbare Verwandtschaftsgruppe der Spaltungseinheit darstellt.

Als vorläufiges Ergebnis der Festlegung der aufeinanderfolgenden Spaltungsschritte und ihrer Spaltungsmodi ergibt sich die Untergliederung des Ausgangsmaterials in eine Verwandtschaftsgruppe, die aus den Folgegruppen der Spaltungsschritte 1-23 besteht, und in eine Verwandtschaftsgruppe, die sich aus den Folgegruppen der Spaltungsschritte 24-35 und den beiden Arten des terminalen, also des 36. Spaltungsschrittes zusammensetzt. Damit wird das Ausgangsmaterial in die "Nonopioidea" (Bereich der Spaltungsschritte 1 - 23) und in die "Oppioidea" (Bereich der Spaltungsschritte 24 - 36) unterteilt.

Die Oppioidea müssen eine längere, von den übrigen Gruppen isolierte Entwicklung durchlaufen haben, was durch die hohe Anzahl unterschiedlicher Zusatzmerkmalskomplexe in der Restgruppe der 23. Spaltungseinheit angezeigt wird.

Tabelle 11. Die Merkmalsbündel der Basisgruppe (Ausgangsmaterial), der Folgegruppe und der Restgruppe der ersten Spaltungseinheit

## Basisbündel der Basisgruppe (Ausgangsgruppe):

Allen Arten gemeinsame Ausprägungen monotomer Merkmale:

Keine Pellicula ausgebildet. Notogaster ohne jegliche besondere abgegrenzte Sklerite. Dorsale Umrißlinie des Notogaster rund oder oval, nach vorne zu nicht stark verjüngend zulaufend. Notogaster ohne Plastronring. Der Sensillus ausgebildet. Anogenitalregion hinter der Analöffnung vollständig geschlossen und sowohl mit der Aggenitalregion als auch mit der Epimeralregion vollständig verwachsen. Genitalregion vollständig mit der Epimeralregion verschmolzen. Genitalklappen ungeteilt. Bereich der Adanalregion ohne deutlich hervorgehobenes Präanalogan. Die Analborsten borstenförmig. Epimeralregion nicht mit einzelnen Coxalskleriten, die Epimeren des Propodosoma lückenlos mit den Epimeren des Metapodosoma verbunden. Epimeralregion ohne Ventralküvetten. Ambulacren der Beine ohne Pulvilli. Tibia IV, die Genu und Femora ohne Apophysen im Dorsalbereich. Tibia I mit 6 Borsten (Bei Nichtberücksichtigung der Schutzborsten). Tarsus I mit 2 Solenidien und Tibia I mit 2 Solenidien. Tarsen der Beine und Genu IV ohne Sacculi oder Brachytracheen.

## Merkmalsbündel der Folgegruppe "Hermannia":

Leitmerkmalskomplexe: 02, 03, 10, 14

Leitmerkmalsausprägungen:

Prodorsum, Notogaster und Ventralplatte mit deutlicher, direkter Kutikula angehörender Stichpunktierung.

Mit waagerechter Leiste oberhalb und unmittelbar hinter Acetabulum IV.

Analklappen die Analöffnung nicht vollständig abdeckend.

Die Genu ähnlich wie die Tibien der Beine gestaltet.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 02, 03, 11, 14, 15, 17, 22, 24, 27

Zusatzmerkmalsausprägungen (Auswahl):

Feinstruktur der Kutikula mit Stichpunktierung im ganzen Bereich. Kutikula der Beine mit Maschen auf allen Beingliedern.

Prodorsum ohne Lamellen, interbothridiale Kämme und Lamellarsklerite und ohne Tutorien. Notogaster mit mindestens 16 Paar Borsten, die vorderen 3 Paar in c1c2c3-Stellung.

Acetabularregion ohne jegliche Leistensysteme im ventralen Bereich. Apodemata 1, 2, sj, 3 und 4 sowie Pedotectum I und Discidium ausgebildet.

Epimeren vollständig gegeneinander abgegrenzt, dabei 4 deutliche Epimeralregionen ausgebildet. Die Region der Epimere 4 weitgehend normal gestaltet und vermittels Apodema 4 gegenüber der Anogenitalregion abgegrenzt.

Die Genitalborsten am Klappeninnenrand in Reihe hintereinander angeordnet. 2-3 Borsten auf dem Zentralteil der Klappe inserierend.

Tarsus I mit über 22, Genu I mit 6-7 und Genu IV mit 4-5 Borsten.

Infracapitulum stenarthrisch.

Im Spaltungsgang abgespaltene und zur Beschreibung der Folgegruppe herangezogene Arten: *Hermannia* (*Phyllhermannia*) *tenuis*, *Hermannia subglabra*.

## Merkmalsbündel der Restgruppe 1:

Leitmerkmalsausprägungen:

Prodorsum, (Notogaster) und Ventralplatte höchstens mit cerotegumentärer Stichpunktierung.

Ohne waagerechte Leiste oberhalb und unmittelbar hinter Acetabulum IV.

Analklappen die Analöffnung vollständig abdeckend.

Die Genu andersartig als Tibien der Beine gestaltet.

Zusatzmerkmalskomplexe: 15

Zusatzmerkmalsausprägungen:

Rutellen mit 2 Borsten (a und m)

Arten der Restgruppe: Alle Arten des Ausgangsmaterials (vgl. Tab. 10) mit Ausnahme der beiden Hermanniiiden der Folgegruppe "Hermannia"

Tabelle 12. Abfolge der Spaltungsschritte 2-23

## 2. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe 2, "Carabodes"

Leitmerkmalskomplexe: 13, 24

Folgegruppe "Carabodes"

Leitmerkmalsausprägungen:

Die Tarsen starr mit den Tibien der Beine verbunden.

Tibia IV mit 3 Borsten (einschließlich Solenidium).

Zusatzmerkmalskomplexe: 17, 24

Zusatzmerkmalsausprägungen:

Notogaster mit 4 Paar Opisthopleuralborsten, diese Borsten in einer Reihe liegend.

Tarsus I mit maximal 18 Borsten.

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Carabodes coriaceus*, *Dolicheremaeus malayensis*, *Bekkiella longisetosa*.

Restgruppe

Die Tarsen gelenkig mit den Tibien der Beine verbunden.

Tibia IV mit 4 (-5) Borsten (einschließlich Solenidium, falls vorhanden).

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

## 3. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Scutovertex"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 27, 37

Folgegruppe "Scutovertex"

Leitmerkmalsausprägungen:

Mit dorsalen Apophysen auf den Femora, diese z. T. in Leisten übergehend, die Apophysen Borsten tragend.

Die Borsten im Bereich des Ambulacrum dornförmig.

Beine wenigstens partiell mit Brachytracheen

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 08, 09, 10, 14, 15, 16, 22, 27, 29, 32, 34, 36, 37

Zusatzmerkmale:

Die, wie an der Zahl der Zusatzmerkmalskomplexe erkennbar, in den meisten Fällen zahlreichen Zusatzmerkmale der Folgegruppe und - in Fällen einer Aufspaltung - auch der Restgruppe werden diesem und in den folgenden Spaltungsschritten aus Platzgründen mit wenigen Ausnahmen nicht mehr aufgeführt. Die Information über diese Merkmale erfolgt jedoch im Zusammenhang mit der Definition und Beschreibung der Gruppen, Gattungen und Arten (WOAS in Vorb.).

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Scutovertex sculptus*

Restgruppe

Ohne Leistensystem auf den Beinen auf denen Borsten inserieren

Gestalt der Borsten im Bereich des Ambulacrum von Bein IV borstenförmig.

Beine ohne Brachytracheen.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

## 4. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Tectocephus"

Leitmerkmalskomplexe: 10, 27

Folgegruppe "Tectocephus"

Leitmerkmalsausprägungen:

Aggenitalregion mit Abgrenzung gegenüber dem lateralen Acetabularbereich der Anogenitalregion, Abgrenzungsleiste mit dreieckigem Vorsprung im Bereich von Acetabulum III und mit Discidialhaken bzw. Discidialvorsprung

Restgruppe

Aggenitalregion ohne Abgrenzung gegenüber dem lateralen Acetabularbereich der Anogenitalregion.

Die Dorsalborste auf Femur IV dornförmig oder abstehend inserierend

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 08, 09, 11, 14, 15, 26, 27, 30, 32

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Tectocephus velatus*

Die Dorsalborsten auf Femur IV borstenförmig oder zumindest relativ lang.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

#### 5. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Passalozetes"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 27

Folgegruppe "Passalozetes"

Leitmerkmalsausprägungen:

Anogenitalregion mit deutlicher Carina circumventralis.

Lamellarborsten borstenförmig, jedoch mit verdicktem Sockel, die Beinborsten ebenfalls z.T. mit verdicktem Sockel.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 07, 09, 10, 11, 14, 15, 23, 24, 27, 31, 34

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Passalozetes bidactylus*.

Bemerkung: *Passalozetes bidactylus* verfügt über eine unvollständige "corne double" auf dem Pedipalpentarsus mit einem etwas kräftigerem Solenidium als bei *Tectocephus velatus*

Restgruppe

Anogenitalregion ohne deutliche Carina circumventralis.

Lamellarborsten borstenförmig, ohne verdickten Sockel; auch die Borsten auf den Beinen an den Basen nicht andeutungsweise verdickt.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

#### 6. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Pelops"

Leitmerkmalskomplexe: 24, 34

Folgegruppe Pelops

Leitmerkmalsausprägungen:

Tibia IV ohne Solenidium.

Notogasterregion mit einem deutlichen, länglichen Lenticulus.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 08, 09, 14, 15, 26, 27, 29, 30, 32, 36

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Pelops hirtus*.

Bemerkung: Sowohl *Pelops acromios* als auch *P. uraceus* verfügen über Lamellen. Für *P. acromios* ist dies durch GRANDJEAN (1936) dargestellt. Eine Unterteilung in die Gattungen *Pelops* und *Eupelops* sensu EWING (1917) ist daher nicht möglich. Zudem bezieht sich nach WOOLLEY (1958) der Gattungsname *Eupelops* lediglich auf die von EWING (1917) beschriebene Art *Eupelops minnesotensis*, die derzeit von NORTON & BEHAN-PELLETIER (1986) unter der Gattung *Propelops* geführt wird.

Restgruppe

Tibia IV mit einem Solenidium.

Notogasterregion ohne Lenticulus.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

#### 7 Spaltungsschritt: Aufspaltung in die Folgegruppe "Gymnodamaeus" und eine Restgruppe.

Leitmerkmalskomplexe: 14, 30

Folgegruppe "Gymnodamaeus"

Leitmerkmalsausprägungen:

Ambulacrum auf Tarsus I auf einem Pistillum gelegen.

Beide Solenidien auf der Tibia I vor der Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus gelegen.

Zusatzmerkmalskomplex: 20

Restgruppe

Ambulacrum von Tarsus I nicht auf einer abgesetzten Region oder auf einem Pistillum gelegen.

Höchstens eines der beiden Solenidien auf Tibia I vor der Gelenkfläche zwischen Tarsus und Tibia I gelegen.

Zusatzmerkmalskomplexe: 14, 20

## Zusatzmerkmale:

Das kleine Solenidium auf einem freistehendem, deutlich nach vorne weisenden Horn inserierend.

Zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Platermaeus anteriosetosus*, *Gymnodamaeus (Aleurodamaeus) australis*, *Gymnodamaeus (Plesiodamaeus) helveticus*, *Gymnodamaeus bicostatus*, *Pheroliodes rusticus*, *Pheroliodes pulchra*, *Arthrodamaeus parvulus*, *Arthrodamaeus femoratus*.

Bemerkung: Da hier die umfangreichere Restgruppe über mehr Zusatzmerkmalskomplexe verfügt wie die enger umgrenzte Folgegruppe "Gymnodamaeus", gilt dieser Spaltungsschritt als Aufspaltungsschritt. Ein bzw. zwei Zusatzmerkmale sind jedoch insgesamt betrachtet sehr wenig und weisen auf die Heterogenität sowohl der Folge- als auch der Restgruppe hin. Die Aufspaltung vollzieht sich zwischen den Folgegruppen der Spaltungsschritte 1-7 und den Folgegruppen der nachfolgenden Spaltungsschritte, deren gemeinsamer Verwandtschaftsbereich durch die Restgruppe des 7. Spaltungsschrittes repräsentiert wird.

## 8. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Eremobelba"

Leitmerkmalskomplexe: 13, 18, 28, 37

Folgegruppe "Eremobelba"

Leitmerkmalsausprägungen:

Die Abschnitte der Beine wenigstens partiell mit "crispins", dabei insbesondere die Tarsen I und IV sowie die Tibia IV proximal mit "crispins"

Laterale Adanalborstenregion mit Neotrichi

Die Borsten der Epimere 1 wenigstens teilweise sternförmig.

Femur I mit Sacculi.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 08, 13, 14, 15, 17, 18, 23, 27, 28

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Eremobelba nodulifera*, *Eremobelba brevispathulata* cf.

## 9. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Damaeus/Belba"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 24, 25

Folgegruppe "Damaeus/Belba"

Leitmerkmalsausprägungen:

Acetabularregion mit 2 freien, opponierenden Skleriten zwischen den Acetabula II und III.

Femur IV mit 4-5 Borsten.

Die Abschnitte der Beine wenigstens teilweise mit Schutzborsten, diese jedoch nicht auf Tibia I.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 07, 15, 24, 26

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Hypodamaeus riparius*, *Porobelba spinosa*, *Belba longitarsalis*.

## Zusatzmerkmale:

Distale Gelenkfläche von Femur IV nicht auf einem abgesetztem Hals gelegen.

Analborsten mitten auf den Analklappen inserierend.

Restgruppe

Die Abschnitte der Beine insgesamt mit normaler Anlenkung, die Tarsen I und IV sowie die Tibia IV auch nicht ansatzweise mit "crispins"

Laterale Adanalregion mit 3 Adanalborstenpaaren.

Die Borsten der Epimere 1 borstenförmig.

Beine ohne Poren oder Sacculi, diese auch auf Femur I fehlend.

Zusatzmerkmalskomplex: 28

Zusatzmerkmale:

Die Borsten der Anogenitalregion, der Adanalregion und der Aggenitalregion normal borstenförmig.

Restgruppe

Acetabularregion ohne freie opponierende Sklerite zwischen den Acetabula II und III.

Femur IV mit 2-3 Borsten.

Die Abschnitte der Beine ohne jegliche Schutzborsten.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

## 10. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Heterobelba"

Leitmerkmalskomplexe: 10, 12, 17, 24, 28

Folgegruppe "Heterobelba"

Leitmerkmalsausprägungen:

Anogenitalöffnung macropylin.

Acetabulum I mindestens partiell vom hinteren Rostralrand überlappt.

Notogaster lediglich mit Insertionsstellen im Bereich der Opisthopleuralborsten.

Femur IV mit 3 Borsten

Borsten auf den Epimeren 3/4 wenigstens partiell und auf dem Mentum vollständig borstig gefiedert.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 10, 11, 14, 15, 17, 18, 21, 22, 26, 27, 30, 31, 32

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Heterobelba oxapampensis*.

Restgruppe

Anogenitalregion brachypylin.

Acetabulum I nicht von hinterem Rostralrand überlappt.

Notogaster mit mehr Insertionsstellen als lediglich im Bereich der Opisthopleuralborsten.

Femur IV mit 2 Borsten.

Borsten auf den Epimeren 3/4 und auf dem Mentum borstenförmig.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

## 11. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Amerus"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 24, 41

Folgegruppe "Amerus"

Leitmerkmalsausprägungen:

Pedotectum IV ausgebildet.

Tibia IV mit 5 Borsten, Femur I mit mehr als 5 Borsten (6-7).

Bothridium mit schornstein- oder krepfenartiger Bothridialmanschette.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 08, 09, 12, 14, 15, 17, 18, 22, 23, 24, 26, 27, 31, 32, 33

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Amerus polonicus*.

Restgruppe

Pedotectum IV fehlend.

Tibia IV mit 4 Borsten, Femur I mit weniger als 6 Borsten (4-5).

Bothridium ohne schornstein- oder krepfenartige Bothridialmanschette.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

## 12. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Ctenobelba"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 18

Folgegruppe "Ctenobelba"

Leitmerkmalsausprägungen:

Der mediane Bereich des sejugalen Apodema mit 2 größeren rückwärtigen lateralen und 4 kleineren rückwärtigen medianen Skleriten.

Acetabularregion mit weiltumiger Bucht zwischen Pedotectum II und Falte im Bereich des Acetabulum III.

Anogenitalregion mit partieller Neotrichie, dabei die Aggenitalborsten nicht deutlich solitär stehend und weder von den Epimeral- noch von den Adanalborsten deutlich unterschieden, die Analklappen mit 3 lateralen Adanalborstenpaaren und einem, der Analöffnung unmittelbar vorgelagerten Borstenpaar.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 12, 15, 18, 23, 26, 32

Restgruppe

Der mediane Bereich der Epimeralregion ohne jegliche Sklerite direkt auf den Epimeren.

Acetabularregion ohne ein Zwickel zwischen den Acetabula II und III.

Anogenitalregion ohne Neotrichie, die Aggenitalborsten deutlich solitär stehend, die Analöffnung mit 3 Adanalborstenpaaren.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Ctenobelba pectinigera*.

13. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Autogneta"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 30

Folgegruppe "Autogneta"

Leitmerkmalsausprägungen:

Prodorsum mit Enantiophysen.

Acetabularregion mit einer gesonderten kurzen Sklerotisi rungsleiste zwischen den Acetabula II und III.

Das große Solenidium auf Tibia I deutlich vor der Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus gelegen.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 09, 11, 12, 13, 14, 15, 30, 39

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Autogneta longilamellata*, *Conchogneta dalecarlica*.

14. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Suctobelbila"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 07, 24

Folgegruppe "Suctobelbila"

Leitmerkmalsausprägungen:

Mit angedeuteter Discidialbucht im Bereich von Acetabulum IV.

Oberer Zentralteil des Rostrum mit großer warzenartiger Aufwerfung.

Genu I ohne Solenidium.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 09, 11, 13, 14, 15, 22, 24, 29, 32

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Suctobelbila peruensis*.

15. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Teratoppia"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 13, 31

Folgegruppe "Teratoppia"

Leitmerkmalsausprägungen:

Epimeralregion mit einem lateralen Doppelrandsystem im hinteren Bereich.

Tibia I proximal mit normaler Anlenkung, dabei jedoch mit ange-deutetem "crispin" (Ventralsporn).

Die Krallen der Vorderbeine normal sichelförmig gestaltet, die der Hinterbeine "fleischerhakenförmig"

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 14, 15, 23, 29, 32, 35

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Teratoppia centroamericana*.

Restgruppe

Prodorsum ohne Enantiophysen.

Acetabularregion ohne ein Skleritensystem zwischen den Acetabula II und III.

Das große Solenidium auf Tibia I höchstens über der Gelenkfläche zwischen Tarsus und Tibia gelegen.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

Restgruppe

Ohne Discidialbucht im Bereich von Acetabulum IV.

Oberer Zentralteil des Rostrum ohne große Aufwerfung.

Genu I mit einem Solenidium.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

Restgruppe

Epimeralregion ohne ein laterales Doppelrandsystem im hinteren Bereich.

Tibia I proximal mit normaler Anlenkung und ohne ange-deuteten "crispin"

Die Krallen der Beine normal sichelförmig gestaltet.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

16. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Cepheus"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 06, 09

Folgegruppe "Cepheus"

Leitmerkmalsausprägungen:

Anogenitalregion mit einem unregelmäßig angeordneten Kutikularleistensystem.

Notogaster mit circumgastraler Sklerotisierungsrinne im Bereich der Muskelansatzstellen.

Genitalregion und Analöffnung in einer gemeinsamen dunkleren Zone als die Umgebung gelegen.

Rostrum mit "Naso"

Notogaster konvex gewölbt mit rundumführender Krempe und mit Krepenecke im hinteren Bereich, dabei dorsal ein wenig abgeplattet.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 09, 11, 14, 15, 17, 18, 21, 22, 23, 26, 27, 32

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Cepheus dentatus*.

Restgruppe

Anogenitalregion ohne Leistensystem.

Notogaster ohne circumgastrale Sklerotisierungsrinne im Bereich der Muskelansatzstellen.

Genitalregion und Analöffnung nicht in einer dunkleren Zone als die Umgebung gelegen.

Rostrum ohne "Naso"

Notogaster einheitlich konvex gewölbt, ohne sichtbare rundumführende Krempe, und ohne Ecke im oberen hinteren Bereich.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

17 Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Liacarus"

Leitmerkmalskomplexe: 12, 14, 10

Folgegruppe "Liacarus"

Leitmerkmalsausprägungen:

Acetabulum II gegenüber der Außenkante der Ventralplatte nach innen verschoben und somit in einer Einbuchtung gelegen.

Tarsus IV (einschließlich Krallen) maximal so lang wie Tibia IV.

Das kleine Solenidium von Tibia I hinter dem großen Solenidium inserierend.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 08, 09, 12, 14, 15, 23, 27, 29, 32

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Liacarus subterraneus*, *Liacarus coracinus*.

Restgruppe

Acetabulum II im Bereich der Außenkante der Ventralplatte gelegen

Tarsus IV (einschließlich Krallen) länger als Tibia IV

Das kleine Solenidium von Tibia I deutlich neben bzw. vor dem großen Solenidium inserierend.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

18. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Ceratoppia"

Leitmerkmalskomplexe: 23, 24

Folgegruppe "Ceratoppia"

Leitmerkmalsausprägungen:

Mindestens ein Teil der Epimeralborsten deutlich nach vorne weisend.

Genu IV mit mehr als 2 Borsten.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 08, 09, 10, 11, 13, 15, 17, 23, 24, 27, 32, 33

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Ceratoppia sexpilosa*.

Restgruppe

Alle Epimeralborsten in Normalstellung inserierend.

Genu IV mit weniger als 3 Borsten.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine

## 19. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Cultroribula"

Leitmerkmalskomplexe: 03, 10, 14

Folgegruppe "Cultroribula"

Leitmerkmalsausprägungen:

Der vordere laterale Bereich mit deutlicher *carina alaris* oberhalb der schulterstückartigen Pteromorphen.

Bereich des Acetabulum IV mit Custodium.

Genitalklappen vorne mit spitzwinkliger Außenkante, dabei von der Genitalöffnung ein Minitectum in Richtung Acetabularregion ausstreichend.

Trochanter IV mit Hornecke im distalen Dorsalbereich.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 08, 09, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 26, 27, 32

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Cultroribula bicultrata*.

Restgruppe

Der vordere laterale Bereich des Notogaster ohne gesondert ausgebildete *carina alaris* bzw. höchstens mit einem von lateral sichtbaren Rand von Schulterblättchen.

Bereich des Acetabulum IV ohne Custodium

Genitalklappen vorne mit rundlicher Außenkante.

Trochanter IV ohne Apophysen im Dorsalbereich.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine

## 20. Spaltungsschritt: Aufspaltung in Folgegruppe "Ceratozetes" und in eine Restgruppe

Leitmerkmalskomplexe: 03

Folgegruppe "Ceratozetes"

Leitmerkmalsausprägungen:

Hinter dem Acetabulum I eine Leiste entspringend, die bis in die Bothridialregion verläuft.

Pedotectum I dachartig vergrößert und bis in den Bothridialbereich hochgezogen, glattrandig.

Zusatzmerkmalskomplexe: 03

Zusatzmerkmale:

Unterhalb der Acetabula II und III mit einem Custodium, dieses aus einer rückwärtigen *carina circumpedalis* entspringend, Custodien vorwärts gerichtet und von spitzer dreieckiger Form, die *Carina circumpedalis* dabei in die Epimeralregion hineinreichend.

Pedotectum I das Acetabulum I vollständig abdeckend.

Zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Achipteria coleoptrata*, *Oribatella calcarata*, *Ophidiotrichus connexus*, *Melanozetes mollicomus*, *Minunthozetes pseudofusiger*, *Chamobates cuspidatus*.

Restgruppe

Leiste unterhalb des Acetabulum I verlaufend und hinten um das Acetabulum herumlaufend, die Leiste jedoch im Bereich der eigentlichen Acetabularregion verbleibend oder Leistensystem fehlend.

Pedotectum I klein bzw. höchstens angedeutet und glattrandig.

Zusatzmerkmalskomplexe: 03

Zusatzmerkmale:

Hinterer Bereich des Rostrum ohne *dens genalis*.

Bemerkung: Da hier die umfangreichere Restgruppe über die gleiche Anzahl an Zusatzmerkmalskomplexen wie die enger umgrenzte Folgegruppe "Ceratozetes" verfügt, gilt dieser Spaltungsschritt als Aufspaltungsschritt, wobei sich die Aufspaltung zwischen den Folgegruppen der Spaltungsschritte 8-20 und dem Verwandtschaftsbereich der nachfolgenden den Spaltungsschritte vollzieht, da die Restgruppe des 7. Spaltungsschrittes über mehr Zusatzmerkmalskomplexe als diejenige des 20. Spaltungsschrittes verfügt.

21. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Galumna"

Leitmerkmalskomplexe: 15, 17, 22, 23

Folgegruppe "Galumna"

Leitmerkmalsausprägungen:

Mentum das Camerostom völlig abschließend.

Notogaster mit im wesentlichen auf ihre Insertionsstellen reduzierte Borsten im ganzen Bereich, diese alternierend zueinander stehend.

Genitalklappenvorderrand mit nebeneinanderstehenden Borsten.

Epimere 1 mit 1 Borstenpaar und Epimere 2 mit 1 Paar hemidefizienter Borsten.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 06, 07, 08, 09, 12, 13, 14, 15, 17, 22, 26, 27, 32, 36

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Pergalumna nervosa*.

Restgruppe

Mentum das Camerostom nicht völlig abschließend.

Notogaster mit deutlich ausgebildeten Borsten im ganzen Bereich, diese alternierend zueinander angeordnet.

Genitalklappenvorderrand nicht mit nebeneinanderstehenden Borsten.

Epimere 1 mit 3 Borstenpaaren und Epimere 2 mit 1 voll ausgebildeten Borstenpaar.

Zusatzmerkmalskomplexe: Keine.

22. Spaltungsschritt: Abspaltung der Folgegruppe "Haplozetes/Rostrozetes"

Leitmerkmalskomplexe: 01, 03, 14

Folgegruppe "Haplozetes/Rostrozetes"

Leitmerkmalsausprägungen:

Kutikula der Analklappe mit rundlich-ovalen Maschen

Pedotectum I fehlend bzw. nicht aus der podosomalen Umrißlinie hervortretend.

Prodorsum mit dens tutorius bzw. einem Leisten- oder Lamellensystem im Tutorialbereich.

Trochanter IV mit distal rundlich endender Blattschiene im Ventralbereich.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 07, 08, 09, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 21, 22, 26, 27, 32, 33, 36

Abgespaltene, zur Definition der Folgegruppe herangezogene Art: *Rostrozetes foveolatus*

Bemerkung: Die Ausprägung "Kutikula der Analklappe mit rundlich-ovalen Maschen" bezieht sich mit Sicherheit nicht auf alle Arten der Verwandtschaftsgruppe "Haplozetes/Rostrozetes"

Restgruppe

Kutikula der Analklappe glatt.

Pedotectum I vorhanden.

Prodorsum ohne Tutorium.

Trochanter IV ohne Apophysen im Ventralbereich.

Zusatzmerkmale: Keine

23. Spaltungsschritt: Aufspaltung in die Folgegruppe "Scheloribates/Oribatula" und in eine Restgruppe

Leitmerkmalskomplexe: 03, 07, 13, 14, 15, 24, 31, 36

Folgegruppe "Scheloribates/Oribatula"

Leitmerkmalsausprägungen:

Carina circumpedalis ausgebildet, die relativ undeutliche carina circumpedalis in die Epimeralregion hineinreichend, jedoch nicht in Custodien endend. Carina circumpedalis weit hinter dem Acetabulum IV entspringend und einen Teil der Epimeralregion als Randbereich abgrenzend.

Pedotectum II vorhanden, dabei deutlich aus der Umrißlinie der Ventralplatte hervortretend.

Restgruppe ("Oppioidea")

3

Carina circumpedalis nicht ausgebildet.

Pedotectum II fehlend.

Discidialregion von ventral gesehen die Umgrenzungslinie der Ventralplatte nicht überragend.

Der rückwärtige Bereich des Prodorsum nicht durch einen stufigen Übergang zum Notogaster ausgezeichnet.

Anlenkung der Beine: Femur IV proximal mit nach ventral versetzter Gelenkfläche, der Femurunterrand im Bereich des Gelenkhalses die Gelenkfläche nicht oder höchstens andeutungsweise überragend.

Trochanter IV distal mit nach ventral verlagelter Gelenkfläche; der Trochanter nicht hoch über den Femur IV hochgewölbt oder mit diesem eine verschmelzende starre Einheit bildend.

Apophysen der Beine: Tibia I mit über der distalen Gelenkfläche aufragender "Hornecke"

Femur IV mit nicht distal protruder Blattschiene im Ventralbereich, Blattschiene an der Vorderkante rundlich.

Gestalt der Beine: Femur I mit partiell abgesetztem proximalen Halsstück, von Mittelbereich her sich allmählich zur distalen Gelenkfläche verjüngend.

Zentralkörper des Femur I gedrungen und die Dorsalseite ohne Dorsalzahn

Trochanter IV aufgewölbt, jedoch die Dorsalseite des Femur IV nicht überragend.

Kutikula der Chelicere mit area porosa im Basalbereich.

Pedipalpus mit einer nicht auf einer großen Apophyse stehenden "corne double"

Genu I mit 4- 5 Borsten.

Sowohl die Vorder- als auch die Hinterbeine mit jeweils 3 Krallen.

Notogaster mit Sacculi bzw. areae porosae, der vordere laterale Prodorsalregion mit area porosa im Lamellarbereich.

Zusatzmerkmalskomplexe: 01, 03, 07, 11, 15, 27

Zusatzmerkmale:

Kutikula des Prodorsum weitgehend glatt, jedoch mit Knötchen und sehr undeutlichen Maschen im lateralen Bereich sowie mit ausgeprägter Querriefung auf Femur IV und mit angedeuteter Längsriefung auf Trochanter IV, auf dem Mentum die Kutikula weitgehend glatt, jedoch mit vereinzelt, sehr feinen Knötchen und mit angedeuteten Längsriefen.

Prodorsum mit einer, das Bothridium oberhalb passierenden Lamelle und mit einer unterhalb verlaufenden Sublamelle; das Lamellarsystem Y-förmig geteilt.

Die konvex geschwungene dorsosejugale Linie ohne jegliche Vorsprünge oder Leistensysteme und nur schwach hervortretend.

Oberhalb der Acetabula mit einem Doppelleistensystem, welches vom Zwischenraum zwischen den Acetabula II und III sowie vom Acetabulum III kommend zum Notogasterrand hin ausstreicht.

Eigentliches Discidium vollständig fehlend oder höchstens angedeutet

Discidialregion von ventral gesehen mindestens die Umgrenzungslinie der Ventralplatte partiell überragend.

Rückwärtiger Bereich des Prodorsum durch einen stufigen Übergang zum Notogaster ausgezeichnet, jedoch ohne Nackenfalte.

Anlenkung der Beine: Femur IV proximal mit normal gestalteter und Trochanter IV distal mit zentral gelegener Gelenkfläche.

Trochanter IV mit zentral gelegener Gelenkfläche

Apophysen der Beine: Tibia I ohne freistehendem Horn.

Femur IV ohne Apophysen im Ventralbereich.

Gestalt der Beine: Femora I und IV keulenförmig gestaltet.

Gestalt des Femur I keulenförmig, ohne Dorsalzahn

Trochanter IV nicht aufgewölbt und die Dorsalseite des Femur IV nicht überragend.

Kutikula der Chelicere ohne area porosa im Basalbereich.

Pedipalpus ohne eine "corne double", die auf der benachbarten Stellung der Insertionsstellen des Solenidium und des Eupathidium acm beruht.

Genu I mit 3 Borsten.

Sowohl die Vorder- als auch die Hinterbeine mit jeweils einer Kralle.

Rückwärtiger, lateraler Prodorsalbereich ohne area porosa, ebenso wie der vordere Prodorsalbereich und der Notogaster.

Zusatzmerkmalskomplexe: 02, 03, 09, 14, 30

Zusatzmerkmale:

Kutikula ohne Stichpunktierung und ohne areae porosae auf den Beinen.

Notogaster ohne carina alaris, ohne Schulterecken und ohne Pteromorphen.

Gestalt der Tibien I und IV kolbenförmig.

Kleines Solenidium von Tibia I nicht auf einem freien Horn oder größeren Fortsatz inserierend.

Rückwärtiger Bereich des Prodorsum nicht durch einen stufigen Übergang zum Notogaster ausgezeichnet, in Lateralansicht als konvex gebogene Fortsetzung der vorderen Notogasterlinie zum Rostrum hin abfallend; Prodorsum ohne Vorsprünge außerhalb des Lamellarbereiches.

Epimeren undeutlich gegeneinander abgegrenzt, mit 4 separaten Epimeralplattenregionen, Epimere 4 nicht gegenüber der Anogenitalregion abgegrenzt, Medianebene der hinteren Epimeralregion durch Genitalöffnung belegt.

Pedipalpentarsus mit "corne double", dabei die Eupathidien kräftig, konisch, stumpf, teilweise spitz endend.

Zur Definition der Folgegruppe herangezogene Arten: *Schelorbates pallidulus*, *Oribatula tibialis*.

Zur Definition der Restgruppe herangezogene Arten: *Rhynchoribates amazonicus*, *Rhynchoribates brasiliensis*, *Quadroppia quadricarinata*, *Quadroppia paolii*, *Suctobelba pseudornata*, *Suctobelba compacta*, *Suctobelba trigona*, *Suctobelba perforata*, *Suctobelba acutidens*, *Suctobelba centroamericana*, *Arcoppia longiramosa*, *Arcoppia dendropectinata*, *Oppia clavipectinata*, *Oppia incisirostra*, *Oppia nitens*, *Oppia badensis*, *Oppiella sigma*, *Oppiella falcata*, *Oppiella splendens*, *Oppiella obsoleta* und *Oppiella nova*.

Bemerkung: Da hier die umfangreichere Restgruppe über eine ähnliche Anzahl an Zusatzmerkmalskomplexen wie die enger umgrenzte Folgegruppe "Schelorbates/Oribatula" verfügt, gilt dieser Spaltungsschritt als Aufspaltungsschritt, wobei sich die Aufspaltung zwischen den Folgegruppen der Spaltungsschritte 1-23 und den Folgegruppen der nachfolgenden, hier nicht mehr wiedergegebenen Spaltungsschritte 24-36 vollzieht, da die Restgruppe des 23. Spaltungsschrittes über mehr Zusatzmerkmalskomplexe als die Restgruppen des 7. und des 20. Spaltungsschrittes verfügt. Die Bedeutung des Spaltungsschrittes wird zudem durch die größte Anzahl an Leitmerkmalskomplexen, nämlich 8, im ganzen Spaltungsgang unterstrichen.

### 3.4 Die Spaltungsliste

Im Spaltungsgang des Ausgangsmaterials der vorliegenden Untersuchung ist die Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit des ersten Spaltungsschrittes mit 0,12 ausgesprochen niedrig und offenbart eine deutliche Tendenz zu homogen-mosaikartiger Verteilung der Merkmalsausprägungen. Damit ist bereits das Ausgangsmaterial als relativ eng verwandt einzustufen und mit dem Absinken der Spaltungswahrscheinlichkeit auf den äußerst geringen Wert von 0,04 wird schon nach 4 Spaltungsschritten eine Spaltungseinheit so homogener Verteilung der Ausprägungen der dichotomen Merkmale erreicht, daß an deren Monophylie kaum Zweifel bestehen kann. Infolge dessen sind auch die Merkmalsausprägungen über die ganze Spaltungsfolge hinweg als homolog oder allenfalls parallel evoluiert anzusehen; denn ein polyphyletischer Ursprung der in diesem Spaltungsgang enthaltenen Arten - Voraussetzung zur Konvergenz -, ist höchst unwahrscheinlich.

Dies bedeutet nicht, daß nicht etwa tatsächlich konvergente Merkmalsstrukturen auftreten können. Immerhin zeigt die relativ hohe Spaltungswahrscheinlichkeit der 23. Spaltungseinheit (SPW = 0,40), daß in dieser Spaltungseinheit die Merkmalsstrukturen zweier distinkter übergeordneter Verwandtschaftsgruppen, nämlich diejenigen der Nonoppioidea und diejenigen der Oppioidea enthalten sind. Die hohe Anzahl von 6 Zusatzmerkmalen in der Restgruppe dieser Spaltungseinheit unterstreicht zudem die Untergliederung des Ausgangs-

materials in die Nonoppioidea und die Oppioidea an dieser Stelle. Die suctoriellen Mundwerkzeuge - ein hochgradig funktioneller Merkmalskomplex wie sie etwa *Pelops* oder *Suctobelba* zeigen, könnten daher in der Tat auf konvergente Bildungen zurückzuführen sein. Indessen zeigt die Uniformität der Bildung der suctoriellen Mundwerkzeuge - Umwandlung der Rutellen in Rutellenäquivalente, Verringerung der Borstenanzahlen in allen Bereich der Mundwerkzeugextremitäten u.s.w., Streckung der Cheliceren bei häufiger Minimalisierung der Digniti, Verlängerung der Eupathidien auf dem Pedipalpentarsus -, eher den Vorgang einer Parallelentwicklung an, der nicht mit einer echten konvergenten Entstehung gleichartiger Strukturen gleichsetzen sollte.

Tabelle 13. Spaltungsliste, die die 36 Spaltungsschritte zusammenfaßt. Die Spaltungseinheiten sind nach ihren Folgegruppen benannt. Abkürzungen der Merkmalsparameter siehe Tab. 9 (Kap. 2.3.4)

Folgegruppe	AZA	SES	tDM	pDM	sDM	LM	ZFG	ZRG	itDM	ipDM	isDM	SPW
"Hermannia"	2	1	42	42	0	5	16	1	37	37	0	0.12
"Carabodes"	3	2	39	37	2	3	3	0	36	34	2	0.08
"Scutovertex"	1	3	47	31	16	6	37	0	41	27	14	0.13
"Tectocephus"	1	4	49	27	22	2	30	0	47	27	20	0.04
"Passalozetes"	1	5	49	27	22	4	34	0	45	27	18	0.08
"Pelops"	1	6	47	27	20	2	32	0	45	25	20	0.04
"Gymnodamaeus"	8	7	45	26	19	2	2	2	43	24	19	0.04
"Eremobelba"	2	8	47	18	29	9	17	1	38	14	24	0.19
"Damaeus/Belba"	3	9	45	14	31	3	9	0	42	13	29	0.07
"Heterobelba"	1	10	43	12	31	6	41	0	37	11	26	0.14
"Amerus"	1	11	41	11	30	4	39	0	37	9	28	0.10
"Ctenobelba"	1	12	41	8	33	4	19	0	37	8	29	0.10
"Autogneta"	2	13	36	8	28	3	17	0	33	8	25	0.08
"Suctobelbila"	1	14	36	8	28	3	23	0	33	7	26	0.08
"Teratoppia"	1	15	36	7	29	3	15	0	33	7	26	0.08
"Cepheus"	1	16	36	7	29	6	32	0	30	7	23	0.17
"Liacarus"	2	17	33	7	26	3	18	0	30	6	24	0.09
"Ceratoppia"	1	18	30	6	24	2	35	0	28	6	22	0.07
"Cultroribula"	1	19	35	6	29	4	31	0	31	6	25	0.11
"Ceratozetes"	6	20	31	6	25	2	4	1	29	6	23	0.06
"Galumna"	1	21	35	6	29	6	38	0	29	6	23	0.17
"Haplozetes/Rostrozetes"	1	22	32	6	26	4	46	0	28	6	22	0.13
"Scheloribates/Oribatula"	2	23	43	6	37	17	15	6	26	5	21	0.40
"Rhynchoribates"	2	24	29	5	24	4	16	0	25	5	20	0.14
"Quadroppia"	2	25	34	5	29	5	17	0	29	5	24	0.15
"Suctobelba pseudornata"	1	26	36	4	32	6	19	0	30	4	26	0.17
"Suctobelba trigona"	4	27	33	4	29	3	4	0	30	3	27	0.09
"Suctobelba centroamer."	1	28	33	2	31	9	30	0	24	2	22	0.27
"Oppia nitens"	2	29	33	2	31	2	7	0	31	2	29	0.06
"Oppia clavipectinata"	1	30	35	2	33	3	20	0	32	1	31	0.09
"Oppia dendropectinata"	2	31	35	1	34	4	15	2	31	1	30	0.11
"Oppia incisirostra"	1	32	44	0	44	16	21	0	28	0	28	0.36
"Oppiella sigma"	1	33	38	0	38	10	16	0	28	0	28	0.26
"Oppiella falcata"	1	34	35	0	35	12		0	23	0	23	0.34
"Oppiella nova"	1	35	26	0	26	10		0	16	0	16	0.38
	2	T	22	0	22	22			0	0	0	1.00

Die terminale Spaltungseinheit SES T enthält die beiden Arten *Oppiella obsoleta* und *Oppiella subpectinata*.

#### 4. Die Ermittlung der Merkmalsverteilung in der Spaltungsfolge

##### 4.1 Virente und typostatische Phasen der Entwicklung

Eine virente Gruppe, in der sich die Herausbildung "neuer Merkmale mit relativ schnellem Evolutionstempo" vollzieht (KÄMPFE & GÜNTHER 1980: 126), ist theoretisch durch zwei Extreme gekennzeichnet, die zum einen den typolytischen und zum anderen den typogenetischen Bereich der Merkmalsentwicklung betreffen. Dies zeigt sich besonders deutlich an solchen "missing links" wie etwa *Archaeopteryx lithographica*, der zum einem vermutlich die Eigenschaften der Coelurosauria und zum anderen die Eigenschaften der Vögel s.str. zeigt. Wahrscheinlich ist es im Umfeld der Coelurosauria zu einer Typolyse des thecodonten Morphotypus gekommen, der im Zuge der weiteren Speziationsschritte innerhalb dieser Gruppe in Form typogenetischer Differenzierungsschritte vermehrt durch vogelspezifische Merkmalsstrukturen ersetzt wurde.

Insbesondere die "Neuerwerbung" jener Merkmalsstrukturen im Zuge der typogenetischen Differenzierungsschritte dürften sich dabei im Rahmen einer erheblichen Merkmalsvariabilität abgespielt haben, da sich die Herausbildung neuer Merkmale sicherlich nicht im Zuge makromutativer Vorgänge vollzieht, wodurch die abrupte Festlegung eines neuen Morphotypus strikt abzulehnen ist. Der Morphotypus von *Archaeopteryx lithographica* zeigt lediglich einen statischen Teilausschnitt aus dem außerordentlich dynamischen Vorgang der umfassenden Transformation eines Morphotypus, was offensichtlich zum "foreshadowing" (ROMER 1967) des später in einer typostatischen Phase festgelegten Morphotypus der Vögel in dieser Entwicklungsphase führte. In einem solchen Umfeld, in welchem der ältere Morphotypus der Typolyse unterliegt und der neuere Morphotypus allmählich zur Ausbildung gelangt, kann von einem stabilen Morphotypus der miteinander verwandten Arten sicherlich nicht ausgegangen werden. Miteinander verwandte Arten dieses Entwicklungsabschnittes dürften über sehr unterschiedliche Merkmalskombinationen verfügen, was nicht zuletzt auf die Vorgänge der sukzessive und mosaikartig einsetzenden Typolyse und der ebenfalls allmählich in Gang kommenden Typogenese zurückzuführen wäre.

Eine virente Gruppe ist demnach durch eine hohe morphologische Variabilität ausgezeichnet, deren Mosaikcharakter durch das Nebeneinander von typolytischen und typogenetischen Abwandlungsvorgängen ihres destabilisierten Morphotypus hervorgerufen wird. Soll die Spaltungsfolge daher in etwa den chronologischen Ablauf eines Speziationsvorganges widerspiegeln, so müssen im Spaltungsgang ältere Verwandtschaftsgruppen mit hochgradig typolytischen und gleichzeitig entsprechenden typogenetischen Eigenschaften solchen Gruppen vorangehen, denen eher ein typostatischer

Charakter zukommt.

Die typolytischen Merkmalsmuster der vorangehenden alten Morphotypen kennzeichnen den Bereich der beginnenden Speziation. Eine Reihe von Merkmalsmustern aus in diesem Bereich variablen und polytomen Merkmalen nimmt im Zuge der Typogenese typostatische, stabile Eigenschaften an. Jene typostatischen Eigenschaften kennzeichnen dabei schwerpunktmäßig den Bereich der ausklingenden Typogenese und damit den Bereich der sich herausbildenden nachfolgenden Morphotypen. In virenten Gruppen laufen dabei sowohl typolytische als auch typogenetische Vorgänge weitgehend parallel nebeneinander ab.

Von der Warte der Merkmalsentwicklung aus betrachtet wird man daher, bei der Herausbildung eines neuen Morphotypus die nebeneinander ablaufenden Vorgänge der Typolyse und der Typogenese einer jeweils gesonderten Betrachtung unterziehen müssen.

##### 4.2 Die Typolyse in virenten Phasen (Abb. 1)

Die Typolyse spiegelt sich im sukzessiven Ersatz basaler ancestraler Merkmalsausprägungen durch entsprechende alternative homologe Merkmalsstrukturen wider, wobei letztere überwiegend rasch eine hohe morphologische Stabilität erlangen und daher häufig gruppenübergreifend auftreten. Während dabei die basalen ancestralen Merkmalsausprägungen aufgrund ihres zwar sukzessiven "Verlustes", aber dennoch sporadisch persistierenden Auftretens in virenten Gruppen, häufig eine Synapomorphie vortäuschen und damit vielfach pseudosynapomorph sind, sind die entsprechenden alternativen Merkmalsausprägungen häufig pseudopleisiomorph, treten sie doch, bedingt durch ihre basale Entstehung, häufig gruppenübergreifend in den sich herausbildenden, distalen übergeordneten Verwandtschaftsgruppen in konstanter Konfiguration auf.

Im Spaltungsgang wird die Typolyse durch die Transformation primär dichotomer Merkmale in monotome, stabile Merkmale angezeigt, deren ancestrale basalen Merkmalsausprägungen mit den Folgegruppen der primären Spaltungseinheiten rasch hintereinander herausgespalten werden. Die entsprechenden Restgruppen zeichnen sich vermehrt durch die typostatischen Merkmalsausprägungen der primär dichotomen Merkmale aus, die den entsprechenden ancestralen basalen Ausprägungen gegenüberstehen. Die basalen typolytischen Merkmalsausprägungen sind relativ punktuell über die Arten bzw. Semaphoronten virenter Gruppen verteilt, während die typostatischen Merkmalsausprägungen in der überwiegenden Anzahl der Fälle sehr ausgedehnt über die Taxa mehr distaler Gruppen verteilt sind und diese einheitlich kennzeichnen. Verhalten sich also die basalen Merkmalsausprägungen der primär dichotomen Merkmale vielfach pseudosynapomorph, so zeigen deren typostatischen Merkmalsausprägungen zumeist pseudopleisiomorphe Eigenschaften.

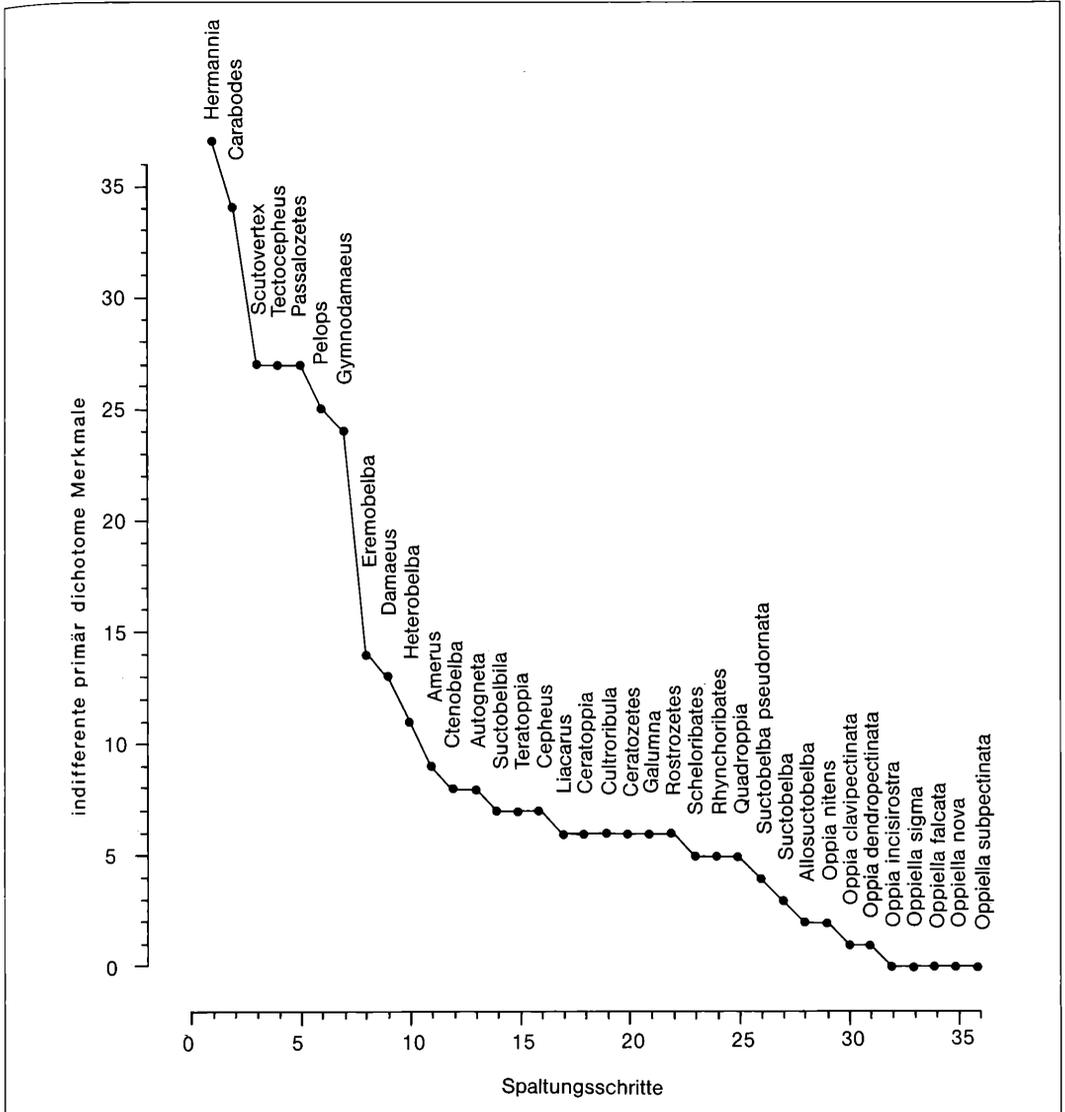


Abbildung 1. Die indifferenten primär dichotomen Merkmale im Spaltungsgang.

Durch fortlaufende Herausspaltung der ancestralen Merkmalsausprägungen mit ihren Semaphoronten aus dem Ausgangsmaterial werden primär dichotome zunehmend in monotome Merkmale umgewandelt. Die Anzahl der primär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten der aufeinanderfolgenden Spaltungsschritte nimmt daher ab. Typolytische Bereiche im Spaltungsgang werden dabei durch eine besonders hohe Abnahmerate der primär dichotomen Merkmale in den Spaltungsschritten angezeigt. Die Darstellung der Typolyse erfolgt daher anhand der Abnahme der indifferenten primär dichotomen Merkmale im Spaltungsgang.

Soll der Spaltungsgang in etwa die chronologischen Verhältnisse der Gruppenbildung innerhalb der Höheren Oribatiden widerspiegeln, so müssen sich jene basalen ancestralen und punktuell verteilten Merkmalsausprägungen der primär dichotomen Merkmale im Bereich der primären Spaltungseinheiten konzentrieren. Sie dürfen aber in diesen Spaltungseinheiten nicht den

primär dichotomen Leitmerkmalen zugeordnet sein, da sie in diesem typolytischen Bereich ja nicht alle Arten der Folge- und Restgruppen der Spaltungseinheiten kennzeichnen.

Aus Abbildung 1 geht hervor, daß sich die überwiegende Anzahl jener basalen punktuell verteilten ancestralen Merkmalsausprägungen in den Spaltungseinheiten 1-7

konzentriert, wo ihre entsprechenden primär dichotomen Merkmale den eindeutig höchsten Anteil an der Gesamtanzahl der nicht spaltungsfähigen dichotomen Merkmale in diesen Spaltungseinheiten stellen. In den Spaltungseinheiten 1-12 nimmt die Anzahl dieser basalen, punktuell auftretenden ancestralen Merkmalsausprägungen rasch ab und in den nachfolgenden Spaltungseinheiten 13-22 stellt sich dann ein Gleichgewicht bei der Zahl von 8-6 dieser Merkmale ein. Bei diesen basalen ancestralen, punktuell auftretenden Merkmalsausprägungen der primär dichotomen Merkmale, die im Spaltungsgang nicht oder doch zunächst nicht Leitmerkmalen zugeordnet sind und bis zum 12. Spaltungsschritt mit den Folgegruppen der entsprechenden Spaltungseinheiten aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden, handelt es sich um folgende Strukturen:

- Kutikula mit Cerotegumenthöfen, wie bei *Plesiodamaeus craterifer*.
- Mentum mit einem deutlichen Leistensystem.
- Pedotectum IV ausgebildet.
- Genitalklappen dunkler sklerotisiert als die Umgebung.
- Anogenitalöffnung macropylin oder Genital- direkt an die Analöffnung stoßend.
- Medianebene der Epimeralregion zwar nicht unter einer dachartigen Platte liegend, jedoch beiderseitig der Medianen eine durch minitectenähnliche Leisten abgegrenzte Medianrinne ausgebildet.
- Acetabulum I mindestens partiell vom hinteren Rostralrand überlappt.
- Abschnitte der Beine wenigstens partiell mit "crispins", diese zumindest im proximalen Bereich der Tarsen I und IV, der Genu I und IV und von Tibia IV ausgebildet.
- Tarsen der Beine starr mit den Tibien verbunden.
- Tarsen der Beine mit dorsalen Dornzacken.
- Tarsus I mit deutlichem Fortsatz im Bereich des Famulus und der Solenidien, der Fortsatz mit Höhlung, in welcher der Famulus inseriert.
- Borsten der Anogenitalregion nicht deutlich von den Borsten der Epimeralregion getrennt.
- Tibia IV, einschließlich Solenidium, mit 3 Borsten.
- Femur IV mit 4-5 Borsten.
- Tibia IV ohne Solenidium.
- Genu I ohne Solenidium.
- Tibia I mit Schutzborste.
- Beide Solenidien auf der Tibia I, insbesondere das kleinere vor der Gelenkfläche zwischen Tibia und Tarsus gelegen.
- Notogaster mit einem Lenticulus.
- Beine mit Brachytracheen, insbesondere die Tibien I und IV, das Genu I und der Trochanter IV.
- Bothridium mit schornstein- oder krepfenartiger Bothridialmanschette.

Keine dieser Merkmalsausprägungen kennzeichnet ganze Verwandtschaftsgruppen. Sie treten höchstens bei einzelnen Arten oder bei doch sehr engen Gattungs-

gruppen im Bereich phylogenetisch älterer, übergeordneter Verwandtschaftsgruppen auf oder zeichnen sich durch eine sehr sporadische Verteilung über die Arten eines basalen verwandtschaftlichen Umfeldes aus. So treten die dunkler sklerotisierten Genitalklappen innerhalb der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Carabodes" nur im unmittelbaren Umfeld der Gattung *Otocephalus* auf, kennzeichnen also keineswegs alle Arten dieser Verwandtschaftsgruppe. Crispins auf den Beinabschnitten finden sich im Umfeld der Gattungen *Passalozetes*, *Gymnodamaeus* und *Eremobelba*. Im verwandtschaftlichen Umfeld von *Gymnodamaeus* sind es jedoch durchaus nicht alle Arten, die über diese Crispins verfügen, fehlen doch entsprechende Strukturen z.B. bei den derzeitigen Gattungen *Aleurodamaeus*, *Plesiodamaeus* und *Gymnodamaeus*. Das fehlende Solenidium auf Tibia IV, welches hier durch die Borste ersetzt ist, kann als Eigenschaft der Gattung *Pelops* s.str. angesehen werden, tritt jedoch zugleich auch bei einzelnen Arten der Gattung *Passalozetes* auf. Auch der Lenticulus bleibt zumindest in den ersten 4 Spaltungseinheiten ohne Einfluß auf die hier vollzogenen Spaltungsschritte, da er nicht korreliert mit anderen, entsprechend verteilten Merkmalsstrukturen die basal abspaltenden Folgegruppen innerhalb dieser Spaltungseinheiten kennzeichnet. Ohne Zweifel wird man etwa *Aquanothrus montanus* ENGELBRECHT, 1975 nicht in die unmittelbare verwandtschaftliche Nachbarschaft von *Pelops hirtus* stellen können, obwohl beide Arten über einen deutlich ausgebildeten Lenticulus verfügen. Andererseits ist wohl, schon von der Sensillengestalt und von der Solenidienanordnung auf dem Pedipalpentarsus her gesehen, *Unduloribates medusae* PIFFL, 1972 in die unmittelbare Nachbarschaft von *Tectocephalus velatus* zu stellen. Anders als *Unduloribates medusae*, verfügt jedoch *Tectocephalus velatus* über keinerlei Lenticulus, was wiederum das punktuelle Auftreten dieser Merkmalsstruktur im Bereich der basalen Verwandtschaftsgruppen belegt.

Die Konzentration der basalen ancestralen, nicht spaltungsrelevanten Merkmalsausprägungen in den Spaltungseinheiten 1-7 zeigt, daß die Spaltungsfolge weitgehend dem chronologischen Gang der Speziation der Höheren Oribatiden entspricht. Von der 25. Spaltungseinheit an ist erneut eine Zunahme der Typolyserate zu beobachten, wobei die Anzahl der indifferenten primär dichotomen, also nicht spaltungsfähigen Merkmale in der 32. Spaltungseinheit schließlich den Wert 0 erreicht. Hierdurch kommt der Typolysevorgang zum Abschluß. Die Konzentration der ancestralen Merkmalsausprägungen der primär dichotomen, über weite Bereiche nicht spaltungsfähigen Merkmale in den ersten 7 Spaltungseinheiten und die rasche Abnahme dieser Ausprägungen in den aufeinanderfolgenden Spaltungsschritten 5-12 zeigt an, daß auch die Konzentration des Typolysevorganges in den basalen primären Spaltungseinheiten den chronologischen Ablauf des Spaltungs-

ganges widerspiegelt.

Dabei muß nachhaltig darauf hingewiesen werden, daß auch die primär dichotomen Merkmale auf variable Merkmalskonfigurationen in weiter basal liegenden Stammpopulationen zurückzuführen sind, wobei eine Reihe der hier aufgeführten Merkmale ihren Entstehungsbereich innerhalb der Niederen Oribatiden und der basalen Höheren Oribatiden haben dürfte. Diese Entstehungsbereiche sind allerdings durch die Zusammensetzung des Ausgangsmaterials der vorliegenden Analyse nicht erfaßt.

Das Auftreten primär dichotomer Merkmale in einer Gruppe ist eher auf die lückenhafte Repräsentanz der Ausprägungen in der Auswahl an Arten oder Semaphoronten oder die lückenhafte Kenntnis des vielfältigen Werdeganges dieser Merkmale zurückzuführen als auf tatsächliche Dichotomie. Unterschiedliche Merkmalsausprägungen entstehen in aller Regel dichotom; aber in der historischen Rückschau phylogenetischer Systemanalysen, dürften sie sich nur in Ausnahmefällen dichotom darstellen; weit häufiger ist Polytomie mit mehr oder weniger hohem Diskontinuitätsgrad zu erwarten. Die Dominanz der indifferenten primär dichotomen, also nicht spaltungsrelevanten Merkmale über die entsprechenden sekundär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten 1-7 (siehe Spaltungsliste, Kap. 3.4) zeigt auf jeden Fall an, daß die Folgegruppen jener Spaltungseinheiten Taxa der basalen Höheren Oribatiden repräsentieren.

#### 4.3 Die Typogenese in virenten Phasen (Abb. 2)

Die Typogenese gründet sich auf das Vorhandensein variabler, polytomer Merkmale mit mosaikartig auftretenden Merkmalsstrukturen in den polytypischen Stammpopulationen. Durch die Selektion werden variable in stabile Merkmalskonfigurationen überführt und führen so zur Herausbildung neuer Morphotypen. Die allmähliche, akkumulative Konzentration stabiler Merkmalsstrukturen in den sich herausbildenden Morphotypen führt zu einer allgemeinen Verringerung der Merkmalsvariabilität und endet damit in der Typostase.

Dichotome Merkmale repräsentieren dabei den intermediären Zustand zwischen variablen, polytomen und stabilen monotomen Merkmalen. Wenn sie im Spaltungsgang als sekundär dichotome Merkmale aus anfänglich polytomen Merkmalen hervorgehen und nicht in Form von Leitmerkmalen an den Spaltungsschritten beteiligt sind, eignen sich solche indifferenten sekundär dichotomen Merkmale dann zur Darstellung der Typogeneserate.

Bezogen auf das Ausgangsmaterial mit seinen Arten, die letztlich alle in einem definierten, gemeinsamen Zeitraum entstanden sind oder diesen doch zumindest überdauert haben müssen, repräsentieren dabei Merkmale mit geringerer Variabilität in der Gesamtheit ihrer Ausprägungen in der Regel basale Merkmalskonfigurationen als Merkmale mit hoher Variabilität, enthalten

doch Merkmale geringerer Variabilität zumindest z.T. Ausprägungen, die über den fraglichen Zeitraum hinweg hochgradig stabil geblieben sind, während Merkmale mit höherer Varianz im gleichen Entwicklungszeitraum ein Vielfaches an unterschiedlichen und insgesamt weit weniger stabilen Merkmalsausprägungen hervorgebracht haben.

Von den 42 polytomen Merkmalen, die durch Herausspaltung der entsprechenden Folgegruppen in den ersten 9 der insgesamt 36 Spaltungseinheiten in sekundär dichotome, nicht spaltungsrelevante Merkmale überführt werden, weisen 35 Merkmale 3 oder 4 unterschiedliche Merkmalsausprägungen im Ausgangsmaterial auf, verfügen also über eine relativ stabile Merkmalskonfiguration. Wie aus der Untersuchung hervorgeht, nehmen die sich sukzessive bildenden, indifferenten sekundär dichotomen Merkmale der ersten 9 Spaltungseinheiten bis zur 18. Spaltungseinheit im Spaltungsgang generell ab, was bedeutet, daß bis zum 18. Spaltungsschritt die meisten dieser 42 ursprünglich polytomen Merkmale in monotome Merkmale, also in Merkmale mit typostatischer Bedeutung überführt worden sind. Mindestens eine der 3 oder 4 Merkmalsausprägungen dieser ursprünglich polytomen Merkmale verfügt also jeweils über eine ausgedehnte, gruppenübergreifende Verteilung über die Arten des Ausgangsmaterials, wobei diese somit pseudoplesiomorphen Merkmalsausprägungen in der überwiegenden Anzahl der Fälle gleichzeitig Arten derjenigen Folgegruppen kennzeichnen, die in den Spaltungseinheiten 1-9 aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden.

Die Überführung polytomer, in das Übergangsstadium sekundär dichotomer Merkmale ist die Folge der typolytischen Herausspaltung derjenigen ancestralen Merkmalsausprägungen im Spaltungsgang, deren Auftreten auf das Umfeld basaler Folgegruppen in den primären Spaltungseinheiten beschränkt ist. Die indifferenten sekundär dichotomen Merkmale enthalten die potentiell typostatischen Merkmalsausprägungen, die zu gruppenübergreifenden Merkmalsausprägungen der nachfolgenden Spaltungsschritte werden.

Es sind vor allen Dingen jene offensichtlich hochstabilen, potentiell typostatischen und damit pseudoplesiomorphen Merkmalsausprägungen der polytomen Merkmale geringerer Variabilität des Ausgangsmaterials, die das hohe phylogenetische Alter ihrer variablen Konfiguration begründen, wobei alle Merkmalsausprägungen eines solchen polytomen Merkmals als potentiell gleichaltrig angesehen werden müssen, will man spontane Makromutationen bei der Entstehung unterschiedlicher homologer Merkmalsstrukturen ausschließen.

In einer typogenetisch betonten Spaltungsfolge ist die Anzahl der in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten gebildeten sekundär dichotomen, nicht spaltungsrelevanten und damit indifferenten Merkmale höher als die Transformation derselben in monotome Merkmale und die Anzahl der entsprechenden sekundär

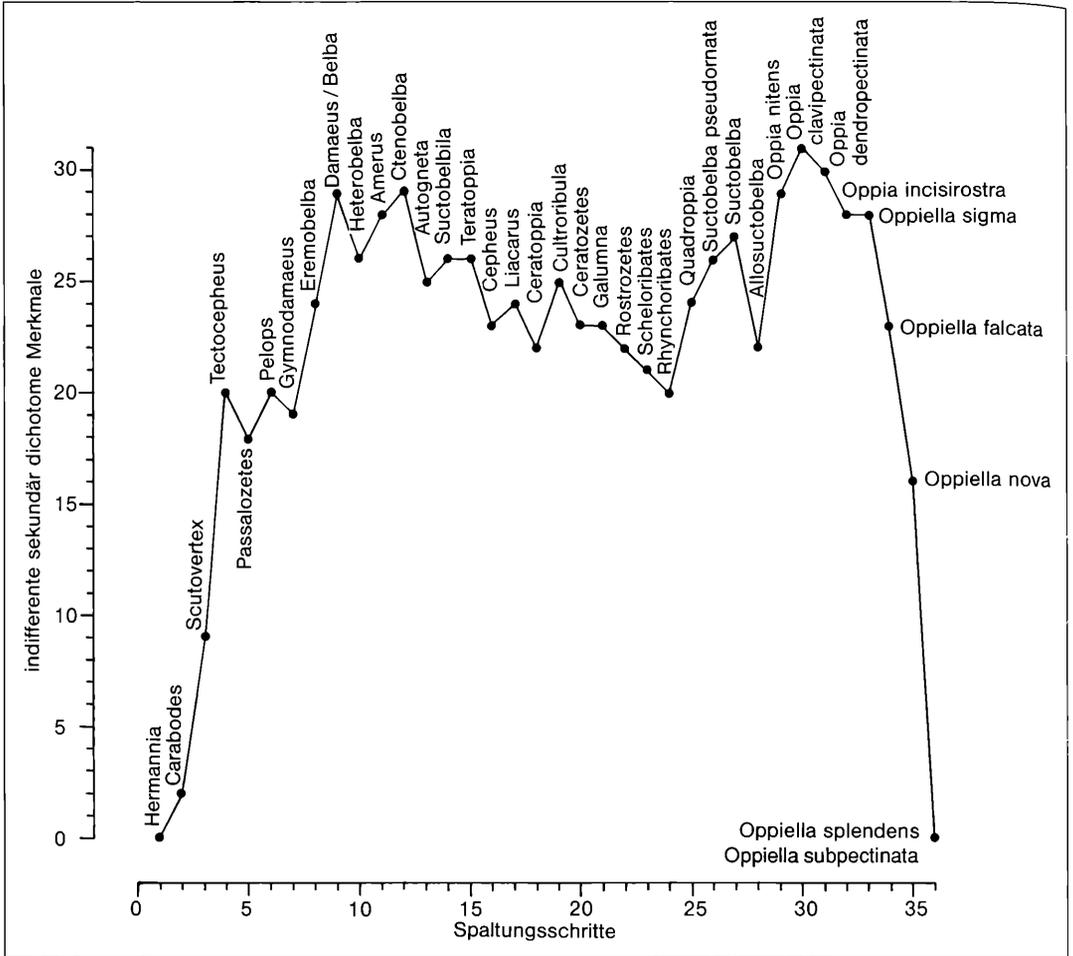


Abbildung 2. Die indifferenten sekundär dichotomen Merkmale im Spaltungsgang.

Typogenetische Bereiche werden durch die Konzentration hochwertig polytomer Merkmale (Merkmale mit 3 oder wenig mehr Ausprägungen) in den primären Spaltungseinheiten des Spaltungsganges angezeigt. Diese werden durch fortlaufende Herausspaltung der ancestralen Merkmalsstrukturen mit ihren Semaphoronten aus dem Ausgangsmaterial in indifferente sekundär dichotome Merkmale überführt, deren alternative Ausprägungen zunächst mosaikartig über die Arten eines typogenetisch aktiven Vorfeldes sich herausbildender stabiler Morphotypen verteilt sind. Typogenetische Bereiche werden durch eine besonders hohe Zunahmerate indifferenter sekundär dichotomer Merkmale in der Spaltungsfolge angezeigt.

dichotomen Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten nimmt daher zu. In einer typostatisch betonten Spaltungsfolge nimmt dagegen die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten ab oder sie bleibt zumindest gleich, da ein überwiegender Anteil der sekundär dichotomen, nicht spaltungsrelevanten Merkmale im Zuge des Spaltungsganges in monotome Merkmale und damit in Merkmale typostatischer Art überführt wird.

Nimmt die Anzahl der in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten nacheinander gebildeten sekundär

dichotomen, zunächst nicht spaltungsrelevanten Merkmale stark zu, so ist die Typogenerate hoch. Nimmt die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten dagegen stark ab, so ist die Typostase hoch, da hier der Anteil der in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten gebildeten monotomen Merkmale sehr hoch ist.

Aus Abbildung 2 geht hervor, daß in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten 2, 3 und 4 die Typogenerate sehr hoch ist, wohingegen die nachfolgenden Spaltungseinheiten 5, 6 und 7 eher eine typostatische Spaltungsfolge zeigen. In den aufeinanderfolgenden

Spaltungseinheiten 7, 8 und 9 steigt die Typogeneserate wieder an. Die insgesamt hohen Typogeneseraten in diesen ersten 9 Spaltungsschritten sind im wesentlichen auf die Umwandlung polytomer Merkmale mit 3-4 Merkmalsausprägungen in sekundär dichotome Merkmale zurückzuführen. Unter anderem werden folgende polytome Merkmale mit vorwiegend 3-4 Ausprägungen während der ersten 9 Spaltungsschritte in sekundär dichotome Merkmale überführt:

- Ausbildungsgrad des Pedotectum I.
- Anzahl der Borsten auf Genu IV.
- Ausbildungsgrad einer Sklerotisierungsleiste hinter Acetabulum I.
- Ausbildungsgrad eines Doppelrandsystems in der hinteren Epimeralregion.
- Lage des Acetabulum IV in Bezug auf das Acetabulum I und III.
- Lage des Acetabulum II in Bezug auf den Außenrand der Ventralplatte.
- Gestalt von Tarsus IV im Bereich des Ambulacrums.
- Anzahl der Borsten auf Tarsus I.
- Anzahl der Borsten auf Tibia IV.
- Gestalt der Lamellarborsten.
- Gestalt der Dorsalborste auf Femur IV.
- Gestalt der Borsten auf den Beinen.
- Lagebeziehung des großen Solenidium auf Tibia I.
- Stellung der Krallen auf den Beinen.
- Gestaltung der Tutorialregion.
- Sklerotisierungsgrad der Genitalregion.
- Gestalt der rückwärtigen dorsalen Umrißlinie des Notogaster.
- Länge der Tarsus I in Bezug auf die Tibia I.
- Anordnung der Borsten am Genitalklappenvorderrand.
- Gestalt der Borsten im Bereich des Ambulacrum I.
- Ausgestaltung von Sacculi oder Brachytracheen auf Femur IV.
- Notogaster mit deutlichem, undeutlichem oder ohne Lenticulus.
- Anordnung und Gestaltung der Colulusregion hinter der Analöffnung.
- Gestaltung von Genu IV im Ventralbereich (Apophysen).
- Gestalt von Tarsus I im Ambulacralbereich.
- Ausbildungsgrad von Leistenstrukturen im Bereich der Anogenitalregion
- Skleritenanordnung zwischen den Acetabula II und III.
- Ausbildungsgrad einer circumgastralen Sklerotisierungsleiste im Bereich der Muskelansatzstellen des Notogaster.
- Lagebeziehung der Anal- zur Genitalöffnung.
- Ausbildungsgrad von dorsalen Apophysen auf Trochanter IV.
- Länge von Tarsus IV in Bezug auf Tibia IV
- Lage der Borsteninsertionsstellen auf dem Notogaster.

- Anzahl der Borsten auf Femur I.
- Gestalt der Borsten auf Epimere 2.
- Ausbildungsgrad der interbothridialen Kämme.
- Ausbildungsgrad der Enantiophysen.
- Gestaltung des rostralen Zentralteiles.
- Anlenkungsart des proximalen Bereiches von Tibia I.
- Stellung der Aggenital- in Bezug auf die Epimeralborsten.
- Gestalt der Borsten auf den hinteren Epimeren.
- Gestalt der Borsten auf dem Mentum.

Wie aus Abbildung 2 hervorgeht, nimmt von der 12. Spaltungseinheit ausgehend im Spaltungsgang die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale in den nachfolgenden Spaltungseinheiten bis zur Spaltungseinheit 18 generell ab, was hauptsächlich auf die sukzessive Transformation dieser Merkmale in monotome Merkmale zurückzuführen ist; deshalb sind diese Spaltungsschritte tylostatisch bestimmt. Wie ein Vergleich zwischen den Darstellungen in den Abbildungen 2 und 3 zeigt, decken sich die generell hohen Typogeneseraten in den Spaltungseinheiten 1-12 mit den gleichzeitig zu beobachtenden hohen Typolyseraten in den entsprechenden Spaltungseinheiten. Die Stammgruppenbereiche der in dieser Analyse enthaltenen 65 Arten sind daher im Bereich derjenigen Folgegruppen zu suchen, die durch die Spaltungseinheiten 1-12 aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden.

Von der 18. zur 19. Spaltungseinheit ist die Zunahme der sekundär dichotomen indifferenten Merkmale erneut höher als die Transformation derselben in monotome Merkmale. Der 19. Spaltungsschritt ist daher wieder tylogenetisch betont, wenn auch hier die Typogeneserate vergleichsweise gering ist. Bis zur 24. Spaltungseinheit sind die Spaltungsschritte wiederum tylostatische Natur. An der Zunahme der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in der 19. Spaltungseinheit sind die nachstehenden 4 Merkmale beteiligt, von denen 3 mit jeweils 7-8 unterschiedlichen Ausprägungen im Ausgangsmaterial vorliegen:

- Gestalt von Pedotectum I.
- Ausbildungsgrad der Borsten auf dem Notogaster.
- Stellungsmuster der Borsten auf den Epimeren.
- Anzahl der ausgebildeten Exobothridialborsten.

Im Gegensatz zu den tylogenetisch betonten Spaltungsschritten 1-9 handelt es sich hier vorwiegend um Merkmale, die ohne nachhaltigen Einfluß auf die Gestalt der Morphotypen bleiben.

In Abbildung 2 ist beim 19. Spaltungsschritt lediglich die Zahl von 3 statt der 4 hier aufgeführten indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen zu erkennen; ein ähnlicher Unterschied ist nachfolgend bei der Zunahme dieser Merkmale vom 24. zum 27. Spaltungsschritt (7 im Diagramm gegenüber 20 im Text geschilderten) festzustellen. Der Unterschied beruht jeweils darauf, daß die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale immer aus der Differenz aus den beiden Vorgängen der Überführung polytomer in sekundär dichotome und

dichotomer in monotome Merkmale resultiert.

Vom 19. bis zum 24. Spaltungsschritt nimmt die Gesamtanzahl der sekundär dichotomen Merkmale in den entsprechenden Spaltungseinheiten generell laufend ab, da die hohe Abnahmerrate der höherwertigen sekundär dichotomen Merkmale hier nicht durch eine entsprechende Zunahme geringerwertiger sekundär dichotomer Merkmale kompensiert wird. Die entsprechenden Spaltungsschritte weisen daher durchweg typostatischen Charakter auf.

Vom 24. bis zum 27. Spaltungsschritt steigt die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale erneut kontinuierlich an. Dies offenbart eine hohe Mosaikverteilung der einzelnen Merkmalsausprägungen im Bereich der hier abspaltenden Gattungsgruppen, wobei diese Merkmale durchweg eine hohe Variabilität im Ausgangsmaterial aufweisen. Der weitgehend kontinuierliche Anstieg der sekundär dichotomen Merkmale deutet auf eine weitgehend homogene übergeordnete Verwandtschaftsgruppe hin, die den wesentlichen Bereich ihrer Typogenese bereits durchlaufen hat.

Die hochgradige Mosaikverteilung der sekundär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten 24-27 deutet jedoch eine typogenetische Potenz derjenigen Gattungsgruppen an, die in den Spaltungseinheiten 24-28 aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden. Diese typogenetische Potenz betrifft sicherlich nicht mehr den übergreifenden Morphotypus, denn sie beruht auf den variableren Merkmalen in einer typostatisch bereits weitgehend gefestigten engeren Verwandtschaftsgruppe. Die Mosaikverteilung, die Ursache der Zunahme der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten 24-27 ist, wird im 28. Spaltungsschritt deutlich reduziert, wie durch die Abnahme dieser Merkmale angezeigt wird.

An der Zunahme der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten sind die nachstehenden 20 Merkmale beteiligt, wobei 9 von ihnen über mindestens 15 unterschiedliche Merkmalsausprägungen im Ausgangsmaterial verfügen und lediglich 6 dieser Merkmale maximal 5 Ausprägungsdefinitionen aufweisen:

- Kutikularstruktur im Bereich des Mentum.
- Detailgestalt von Tibia I.
- Anordnung des Solenidium auf dem Pedipalpentarsus.
- Anzahl und Anordnung der Opisthopleuralborsten auf dem Notogaster.
- Kutikularstruktur des Notogaster.
- Kutikularstruktur der Anogenitalregion.
- Kutikularstruktur der Beine I und IV.
- Gestalt des Kutikularleistensystems unterhalb der Acetabula II und III.
- Ausbildungsgrad der Interlamellarsklerite.
- Gestalt der Analöffnung.
- Lagebeziehung der Acetabula III und IV zueinander und in Bezug auf das Acetabulum II.

- Gestalt der Borsten auf Trochanter IV.
- Kutikularleistensystem oberhalb des Acetabulum IV.
- Gestalt der dorsosejugalen Linie.
- Breite der Genital- in Bezug auf die Analöffnung.
- Grundgestalt des Infracapitulum.
- Gestalt der Borste chb.
- Anzahl und Anordnung der Borsten auf der Anogenitalregion.
- Kutikularstruktur der Epimeralregion.
- Gestalt der Borsten auf Tibia I.

Die teilweise bereits hohe Anzahl an Ausprägungen der polytomen Merkmale, aus denen die sekundär dichotomen Merkmale der Spaltungseinheiten 24-27 hervorgegangen sind und die Tatsache, daß diese Spaltungseinheiten nicht mehr durch primär dichotome Merkmale dominiert werden (Abb. 1), zeigt, daß die nur potentiell typogenetisch betonten Spaltungsschritte in der Tat nicht als Spaltungsschritte basaler Art angesehen werden können. Ihre eigentliche Typogenese muß also weiter basal im System gesucht werden.

Dennoch soll nicht unerwähnt bleiben, daß die 24. Spaltungseinheit noch über ein gewisses Maß an ancestralen Merkmalsausprägungen der polytomen Merkmale verfügt, die sich auf die Gattungsgruppe *Rhynchoribates* konzentrieren. Mit Herausspaltung dieser Gattungsgruppe im 24. Spaltungsschritt nämlich, steigt die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in der nachfolgenden 25. Spaltungseinheit relativ rasch an, wohingegen die Zunahme dieser Merkmale von der 25. zur 26. und von der 26. zur 27. Spaltungseinheit demgegenüber geringer ist.

Ist der 28. Spaltungsschritt typostatischer Natur, so nimmt vom 28. Spaltungsschritt ausgehend, die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in den nachfolgenden Spaltungseinheiten 29 und 30 zunächst stark und dann nur noch geringfügig zu, was wiederum zumindest auf den Übergang in eine Gruppe mit eigenständigen, potentiell typogenetischen Eigenschaften hinweist. Die entsprechenden polytomen Merkmale, aus denen sich diese sekundär dichotomen Merkmale ableiten, lauten wie folgt, wobei die Mehrzahl dieser polytomen Merkmale über 8-12 Ausprägungen verfügt:

- Lage der Acetabula I-IV zueinander.
- Lage des Acetabulum IV in Bezug auf das Acetabulum III.
- Lage des Acetabulum II in Bezug auf das Acetabulum III und IV.
- Gestalt der Pedipalpentibia.
- Borstenanzahl der Borsten auf der Pedipalpentibia.
- Gestalt der Borsten auf dem Pedipalpentarsus.
- Anlage der Kutikularleisten zwischen den Acetabula III und IV.
- Anlage von Pedotectum III.
- Gestalt der Rutellen.
- Gestalt des Pedipalpengenu.
- Fiederungscharakter der Borste cha.
- Gestalt der Borsten auf Tarsus IV unter besonderer

- Berücksichtigung der Pleuroventralborsten.
- Gestalt des Solenidium auf Tibia IV
- Gestalt des Kutikularleistensystems zwischen den Acetabula II und III.
- Gestalt der dorsalen Umrißlinie des Prodorsum.
- Gestalt der lateralen Umrißlinie des Prodorsum.
- Lage des Acetabulum IV in Bezug auf die Acetabula I und III.
- Gesamtanzahl der Borsten auf dem Prodorsum.
- Gestalt der Solenidien auf Tarsus I.

Wie die Spaltungsliste anzeigt, nimmt in den terminalen Spaltungseinheiten 33-36 sowohl die Gesamtzahl dichotomer Merkmale (tDM) als auch die Zahl der sekundär dichotomen Merkmale (sDM) ab. Die Überführung der dichotomen in monotome Merkmale kann in diesen Spaltungseinheiten nicht mehr durch die Transformation polytomer in dichotome Merkmale kompensiert werden, wie das in den Spaltungseinheiten 1-32 der Fall ist. Von der 33. Spaltungseinheit ab wirkt sich nämlich die geringe Anzahl der für den restlichen Spaltungsgang noch zur Verfügung stehenden 5 Arten in einer überproportionalen Abnahme der polytomen Merkmale aus, wobei in der 36. und somit terminalen Spaltungseinheit mit ihren beiden Arten nur noch dichotome als auch monotome Merkmale enthalten sind.

Der terminale Spaltungsgang kann daher von der Spaltungseinheit 33 an nicht in der gleichen Weise interpretiert werden wie der Spaltungsgang, der die Spaltungsschritte 1-32 umfaßt. Dieser Spaltungsgang bleibt nämlich hinsichtlich der Zu- oder Abnahme der sekundär dichotomen Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten von der Anzahl der im Spaltungsgang befindlichen Arten weitgehend unbeeinflußt. Dies zeigt sich in der Gesamtanzahl der zur Verfügung stehenden dichotomen Merkmale (tDM) in der 1., 4., 23. und 32. Spaltungseinheit, die über 41, 49, 43 und 44. entsprechender Merkmale verfügen, obwohl die in ihnen enthaltene Artenzahl von 65 über 59 und 23 auf 6 abnimmt.

Geht man davon aus, daß der Speziationsvorgang einer Verwandtschaftsgruppe durch die Einheit aus vorangehender Typogenese und nachfolgender Typostase gekennzeichnet ist, so muß der Anstieg der Typogeneserate in der Spaltungsfolge immer die Herausbildung einer übergeordneten Verwandtschaftsgruppe widerspiegeln. Generell steigt die Typogeneserate in den Spaltungsschritten 2-12 an, was sich dadurch äußert, daß bei jedem Spaltungsschritt mehr polytome Merkmale in sekundär dichotome Merkmale ohne Spaltungsrelevanz überführt werden als dichotome Merkmale monotom werden und dadurch aus dem Spaltungsgang ausscheiden.

In den darauffolgenden Spaltungsschritten 13-24 nimmt die Typogeneserate generell ab, was sich darin äußert, daß mehr dichotome Merkmale in monotome Merkmale überführt werden als sekundär dichotome Merkmale ohne Spaltungsrelevanz im jeweiligen Spaltungsschritt

aus polytomen Merkmale nachgeliefert werden. Dies kennzeichnet den typostatischen Charakter dieser Spaltungsfolge.

Eine erneut zunehmende Tendenz der Typogenerate ist in den nachfolgenden Spaltungsschritten 24-30 zu beobachten, an die sich wiederum die allerdings nur geringfügig typostatisch betonten Spaltungsschritte 31, 32 und 33 anschließen. Die Spaltungsschritte 34, 35 und 36 sollte man wegen des hier sich ankündigenden Ausklagens des Spaltungsfolgeganges aus dieser Interpretation ausklammern.

Durch den Wechsel zwischen Typogenese und Typostase wird das Ausgangsmaterial in die "Nonoppioidea" und die "Oppioidea" untergliedert. Die "Nonoppioidea" umfassen die herausspaltenden Folgegruppen der Spaltungseinheiten 2-23, die "Oppioidea" die herausspaltenden Folgegruppen der nachfolgenden Spaltungseinheiten, einschließlich der in der 33. Spaltungseinheit enthaltenen Arten. Die Untergliederung des Ausgangsmaterials in diese beiden Gruppen wird auch durch die hohe Anzahl der Zusatzmerkmale in der Restgruppe der 23. Spaltungseinheit angezeigt.

Diese Zusatzmerkmale, die einheitlich die Restgruppe der 23. Spaltungseinheit und damit die "Oppioidea" kennzeichnen, charakterisieren diese als eine typostatische Einheit. Die typostatische Eigenschaft der "Oppioidea" gegenüber den "Nonoppioidea" wird auch dadurch angezeigt, daß der relativ hohen Typogeneserate eine vergleichsweise nur geringe Typolyserate innerhalb dieser Gruppe gegenübersteht, wie aus den Abbildungen 1 & 2 zu entnehmen ist.

Die typostatische Eigenschaft der "Oppioidea" zeigt sich zudem im abweichenden Verhalten der Typogeneserate im Vergleich zu den "Nonoppioidea". Die maximale Anzahl an indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen wird hier erst in der 30. Spaltungseinheit erreicht und liegt damit in unmittelbarer Nachbarschaft zur 33. Spaltungseinheit, von welcher aus der terminale Spaltungsgang einsetzt, der, wie bereits gezeigt, weniger durch die Verteilung der Merkmalsausprägungen als vielmehr durch die Artenzahl in den Spaltungseinheiten 34, 35 und 36 bestimmt wird.

Den "Oppioidea" kann nur noch eine geringe typogenetische Potenz zugesprochen werden, da hochwertige ancestrale Merkmalsausprägungen, die primär dichotomen Merkmalen angehören und die vermehrt in den primären Spaltungseinheiten einer Verwandtschaftsgruppe herausgespalten werden müßten, kaum mehr vorhanden sind. Der Ursprung der "Oppioidea" ist daher in einer basalen Gruppe mit tatsächlicher hoher Typogeneserate zu suchen.

#### 4.4 Die Akkumulierung stabiler Merkmalsstrukturen in typostatischen Phasen (Abb. 3.)

Nahe verwandten Arten typogenetisch aktiver Gruppen zeigen zwar eine weitgehend homogene Verteilung ihrer Merkmalsausprägungen in ihrem verwandtschaftli-

chen Umfeld, verfügen aber wegen deren zugleich mosaikartigen Verteilung über keine eigenständigen, sie als Gruppe insgesamt kennzeichnenden Merkmale. Ihr Merkmalsmuster enthält sowohl punktuell auftretende ancestrale Ausprägungen vorangehender Verwandtschaftsgruppen, die im Zuge der Typolyse nach und nach verschwinden, als auch ebenfalls mosaikartig auftretende typogenetische Merkmalsstrukturen nachfolgender Verwandtschaftsgruppen.

Dadurch lassen sich nur wenige Leitmerkmale finden, und die Spaltungswahrscheinlichkeit steigt, ausgehend von einem niedrigen Wert, auch in den nachfolgenden Spaltungsschritten nur unwesentlich oder doch zumindest nicht kontinuierlich an. Dies führt zu einer allmählichen Akkumulierung von Ausprägungen sekundär dichotomer Merkmale, die wegen ihrer mosaikartigen Verteilung über mehrere Spaltungsschritte hinweg nicht spaltungsfähig sind. Am Ende des Spaltungsganges einer solchen Gruppe steigt dann die Spaltungswahrscheinlichkeit sprunghaft an, da nun die akkumulierten, bisher nicht spaltungsfähigen Merkmalsausprägungen zu Leitmerkmalen der entsprechenden Folge- und Restgruppe werden. Beispiele dafür sind, jeweils auf verschiedenen systematischen Ebenen, (1) die Folgegruppen 2-23, (2) die Folgegruppen 2-8 und 9-23, (3) die Folgegruppen 2-3, 4-5 und 6-8.

Diesem Vorgang, den man mit der eigentlichen Typogenese, d.h. der Herausbildung von eigenständigen Morphotypen gleichsetzen muß, steht alternierend eine Abnahme der Spaltungswahrscheinlichkeit gegenüber. Dies ist im Zusammenhang mit typolytischen Vorgängen zu sehen, in deren Verlauf ehemals stabile, eigenständige Morphotypen, durch den Verlust entsprechender basaler Merkmalsstrukturen destabilisiert und in neue Morphotypen überführt werden. Da diese typolytischen Vorgänge durch die Auswahl des Ausgangsmaterials nicht vollständig dokumentiert sind, kann die Abnahme der Spaltungswahrscheinlichkeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten durchaus abrupt sein.

Beispiel hierfür sind, wiederum jeweils auf verschiedenen systematischen Ebenen, (1) der besonders abrupte Übergang von Folgegruppe 8 zu 9 und 23 zu 24, (2) der weniger abrupte Übergang von Folgegruppe 3 zu 4, 5 zu 6 und 16 zu 17

Das in diesem Abschnitt bisher gesagte bezieht sich auf typogenetisch aktive Gruppen, also relativ basale Gruppen mit hochwertigen, aber weitgehend mosaikartig verteilten dichotomen Merkmalen. In peripheren Gruppen stammen die meisten dichotomen Merkmale aus polytomen Merkmalen mit ursprünglich zahlreichen Ausprägungen, also geringerwertigen Merkmalen. Ihre Ausprägungen sind wesentlich weniger mosaikartig über die Arten der entsprechenden Gruppen verteilt und werden in rascher Folge spaltungsrelevant, was zu einer kontinuierlichen Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit führt. Der Verwandtschaftsgrad der in ihnen enthaltenen

Arten ist umso enger, je größer die Differenz zwischen Anfangs- und Endspaltungswahrscheinlichkeit in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten ausfällt. Als Beispiel hierfür können die Gruppen 22-23, 27-28, 29-32 und 33-36 dienen.

Es ist darauf hinzuweisen, daß rein numerisch auch innerhalb der insgesamt als peripher einzustufenden Gruppe 24-36, also den "Opioidea" ebenso steile Anstiege und abrupte Abnahmen der Spaltungswahrscheinlichkeit zu verzeichnen sind. Diese sind aber auf Grund der genannten Unterschiede in der Wertigkeit der beteiligten Merkmale anders zu beurteilen.

Geht man davon aus, daß eine übergeordnete Gruppe über eine geringe Anfangs- und eine hohe Endspaltungswahrscheinlichkeit verfügt und daß der Übergang von einer vorangehenden in eine nachfolgende Verwandtschaftsgruppe durch die Abnahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten angezeigt wird, lassen sich gemäß der Darstellung in Abbildung 3 die nachstehenden übergeordneten Gruppen definieren:

Übergeordnete Gruppe	Spaltungsschritte
1. "Carabodes/Scutovertex"	2-3
2. "Tectocephus/Passalozetes"	4-5
3. "Pelops/Eremobelba"	6-8
4. "Damaeus/Heterobelba"	9-10
5. "Autogneta/Cepheus"	13-16
6. "Ceratoppia/Cultroribula"	18-19
7. "Ceratozetes/Galumna"	20-21
8. "Rostrozetes/Scheloribates"	22-23
9. "Rhynchoribates/Suctobelba pseudornata"	24-26
10. "Suctobelba/Allosuctobelba"	27-28
11. "Oppia nitens/Oppia incisirostra"	29-32
12. "Oppliella"	33-36

Nicht zuordnungsfähig erweist sich die Folgegruppe "Hermannia" der ersten Spaltungseinheit. Intermediär zwischen den übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Damaeus/Heterobelba" und "Autogneta/Cepheus" befinden sich die Folgegruppen "Amerus" und "Ctenobelba" der 11. und der 12. Spaltungseinheit. Ebenfalls intermediär zwischen den übergeordneten Verwandtschaftsgruppen "Autogneta/Cepheus" und "Ceratoppia/Cultroribula" ist die Folgegruppe "Liaccarus" der 17. Spaltungseinheit positioniert. Innerhalb der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Rhynchoribates/Suctobelba pseudornata" besteht offensichtlich lediglich eine Verwandtschaft basalen Charakters zwischen den Gattungen *Rhynchoribates* und *Quadroppia* sowie zwischen diesen beiden Gattungen und der Art *Suctobelba pseudornata*. Dies äußert sich in der vergleichsweise geringfügigen Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit im terminalen Spaltungsschritt dieser übergeordneten Verwandtschaftsgruppe, also in der 26. Spaltungseinheit.

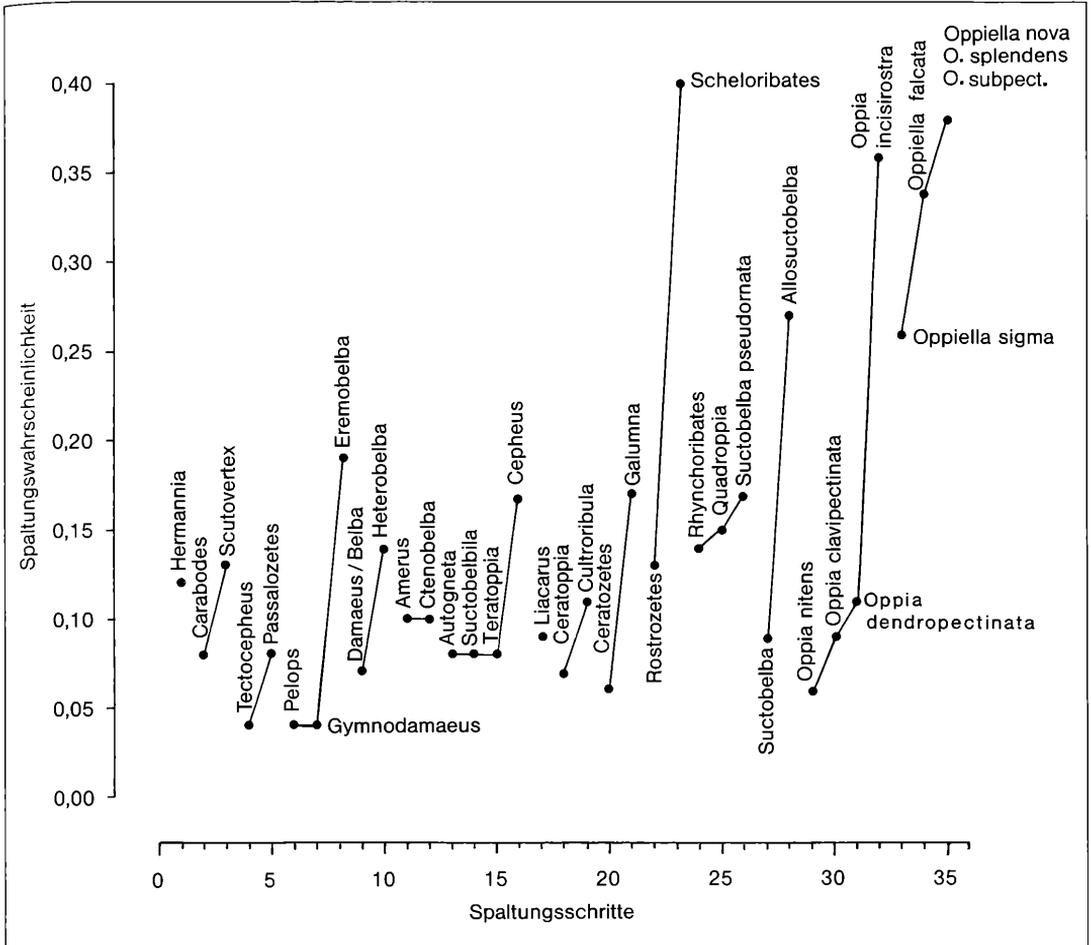


Abbildung 3. Die Spaltungswahrscheinlichkeit im Spaltungsgang.

Die Spaltungswahrscheinlichkeit ist das Verhältnis der Leitmerkmale zur Gesamtzahl der dichotomen Merkmale im jeweiligen Spaltungsschritt. Periphere, enge Verwandtschaftsgruppen befinden sich im Zustand weitgehender Typostase. In ihnen sind daher die Merkmalsausprägungen weniger mosaikartig über die Arten verteilt als in basalen, typogenetisch betonten Verwandtschaftsgruppen. Diese peripheren Verwandtschaftsgruppen zeichnen sich daher durch eine geringe Anfangs- und eine hohe Endspaltungswahrscheinlichkeit im Spaltungsgang aus. Der Übergang von einer vorangehenden in eine nachfolgende periphere Verwandtschaftsgruppe wird durch eine Abnahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungsfolge angezeigt.

### 5. Die Bildung von Verwandtschaftsgruppen mit Hilfe von Phylogrammen.

Zur Erstellung phylogenetischer Bezugsschemata führt WURMBACH (1989: 21) folgendes aus: "Das scheinbar ideale Mittel eine phylogenetische Klassifikation zu begründen, wäre eine kladistische Klassifikation. Bei dieser wären die von den Stämmen und Ästen sich abzweigenden Gruppen (clades) vom Augenblick ihrer Abzweigung an als eigene Taxa zu führen und die Zeitdauer seit ihrer Abspaltung wäre das Maß für die Ranghöhe des Taxon (HENNIG, 1966). Zwei praktische Schwierigkeiten machen das Verfahren meist unmöglich, nämlich

erstens, daß der Zeitpunkt der Abspaltung in der Regel nicht fossil belegbar ist und zweitens, daß es oft nicht möglich ist, während der Abspaltung zu unterscheiden, ob eine Form noch zu der alten oder schon zu der neuen Gruppe gehört. Auch kann die Zeitdauer seit der Abspaltung der Stammformen nicht alleine maßgebend sein. Viele Tierarten, sogenannte "lebende Fossilien" haben seit dem Zeitraum ihrer Entstehung, der Typogenese, kaum wesentliche Veränderung erfahren. Sie sind auf dem der Typogenese folgende Stadium der Typostase durch Jahrmillionen praktisch unverändert erhalten geblieben."

Die Unbestimmbarkeit der exakten Abspaltungspunkte,

das Problem der Zugehörigkeit basaler Arten zu vorangehenden oder nachfolgenden Gruppen und das oftmals sprunghafte Ansteigen der Entwicklungsgeschwindigkeit der Morphotypen ("quantum evolution" im Sinne von SIMPSON), was im Sinne von MAYR auf genetische Revolutionen in den peripheren Teilpopulationen zurückzuführen wäre, lassen es geraten erscheinen, bei der Darstellung der Speziationsvorgänge innerhalb der Höheren Oribatiden auf streng kladistische Schemata zu verzichten. Abgesehen davon nämlich, ob die Merkmalsdichotomie aus der historischen Rückschau bei phylogenetischen Analysen heraus aufrechterhalten werden kann, setzen derartig streng dichotome Schemata eine exakte Kenntnis der Lage der Abspaltungspunkte voraus, wobei gleichzeitig entschieden werden muß, in welche der gebildeten Gruppen die einzelnen basalen Arten eingeordnet werden, da sonst die Festlegung von Stammarten unmöglich wird. Zudem dürften die Abspaltungspunkte bei Speziationen radiativen Charakters sehr dicht aufeinanderfolgen, was eine so genaue Festlegung der Abspaltungspunkte erforderte, wie sie - aus der rezenten Zeitebene in die phylogenetische Vergangenheit projiziert -, sicherlich nicht darzustellen ist.

Um daher insbesondere die dynamischen Vorgänge bei der Speziation der Höheren Oribatiden hervorzuheben, wird bei der entsprechenden graphischen Darstellung auf Phylogramme zurückgegriffen, die nicht dem Postulat der dichotomen Aufspaltung unterliegen, die dafür aber 3 Aspekte jeweils gesondert hervorheben:

1. den Aspekt der Typolyse der Morphotypen
2. den Aspekt der Typogenese der Morphotypen
3. den Aspekt der Typostase der Morphotypen durch Akkumulierung von Merkmalsausprägungen

### 5.1 Das typolytisch betonte Phylogramm (Abb. 4)

Typogenetisch aktive Bereiche sind gleichzeitig Zonen typolytischer Aktivität, denn die Entwicklung eines neuen Morphotypus aus einem älteren bedingt die Neuentwicklung von Strukturen ebenso wie die Auflösung alter Ausprägungen. Dadurch werden Morphotypen basaler typostatischer Bereiche in Morphotypen distaler typostatischer Bereiche überführt. In den virenten Phasen dazwischen vollziehen sich Typolyse und Typogenese mit erhöhtem Evolutionstempo. Während der Typostase behält ein Merkmal dagegen über längere Zeit seine Ausprägungskonfiguration bei. Nimmt man nun als Maß für die Verwandtschaft die fiktive Anzahl der Generationen, so ergibt sich, daß in virenten Gruppen Formen oder Arten gleichen Verwandtschaftsgrads größere Merkmalsunterschiede aufweisen als in typostatischen Gruppen.

Umgekehrt ausgedrückt können daher Artengruppen im Umfeld typolytisch-typogenetischer Aktivität auch dann relativ eng miteinander verwandt sein, wenn sie größere morphologische Unterschiede untereinander aufweisen, während Artengruppen innerhalb typostatischer

Bereiche auch bei größerer morphologischer Ähnlichkeit untereinander einen geringeren Verwandtschaftsgrad aufweisen können, da sie ja einen zeitlich längeren, voneinander isolierten Entwicklungsgang bei geringerer Abwandlungsintensität durchlaufen haben.

Dieses Phänomen wird noch dadurch verstärkt, daß bei Oribatiden phylogenetisch junge Arten wie Oppiiden und Schelorbitatiden/Oribatuliden häufig rasche, phylogenetisch alte Arten wie Carabodiden oder Cymbaeremaiden dagegen langsame Generationenfolgen aufweisen (WUNDERLE 1991).

Typolytische Bereiche stellen daher immer Phasen der Aufspaltung basaler Verwandtschaftsgruppen in distale Verwandtschaftsgruppen dar, wobei die Aufspaltung immer das Ergebnis einer vermutlich relativ kurzen typogenetisch aktiven Phase ist, der sich relativ lang anhaltende Phasen zunehmend typostatischer Art anschließen.

### Das Phylogramm

Im laufenden Spaltungsgang wird die Typolyse durch eine Abnahme der primär dichotomen, nicht spaltungsfähigen und damit indifferenten Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten angezeigt. Die Typostase stellt sich dagegen dadurch dar, daß die Anzahl dieser primär dichotomen Merkmale in mehreren aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten gleichbleibt. Trägt man die aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten auf der Ordinate und die Anzahl der primär dichotomen Merkmale in denselben auf der Abszisse an, so läßt sich anhand der im Ausgangsmaterial vorhandenen Arten folgendes Schaubild des Speziationsvorganges innerhalb der Höheren Oribatiden auf der Basis der Typolyse entwickeln:

Eine zunächst geringe Typolyserate von der 1. zur 2. Spaltungseinheit geht in eine maximale Typolyserate von der 2. zur 3. Spaltungseinheit über. Der Typolysevorgang wird durch eine Typostase, die von der 3. bis zur 5. Spaltungseinheit anhält, unterbrochen. Damit kann eine basale Gruppe gebildet werden, der die Gattungsgruppen *Scutovertex*, *Tectocephus* und *Passalozetes* angehören und die aus dem maximal typolytischen Umfeld der Gattungsgruppe *Carabodes* abgeleitet werden kann. Der Ausgangspunkt dieser Gruppe S1 liegt daher an der Basis des maximal typolytischen Spaltungsschrittes, also im Umfeld der Gattungsgruppe *Carabodes*. *Scutovertex*, *Tectocephus* und *Passalozetes* stellen danach bereits länger voneinander isolierte Gattungsgruppen in einem basalen typostatischen Bereich dar.

Von der 5. zur 6. Spaltungseinheit läßt sich ein weiterer typolytischer Vorgang beobachten, der dabei eine morphologisch recht unterschiedliche, aber dennoch eine typolytisch aktive Verwandtschaftsgruppe "Passalozetes/Pelops" mit dem Ausgangspunkt S2 definiert.

Die typolytische Aktivität bleibt zwar von der 6. zur 7. Spaltungseinheit erhalten, wird aber von einer maxima-

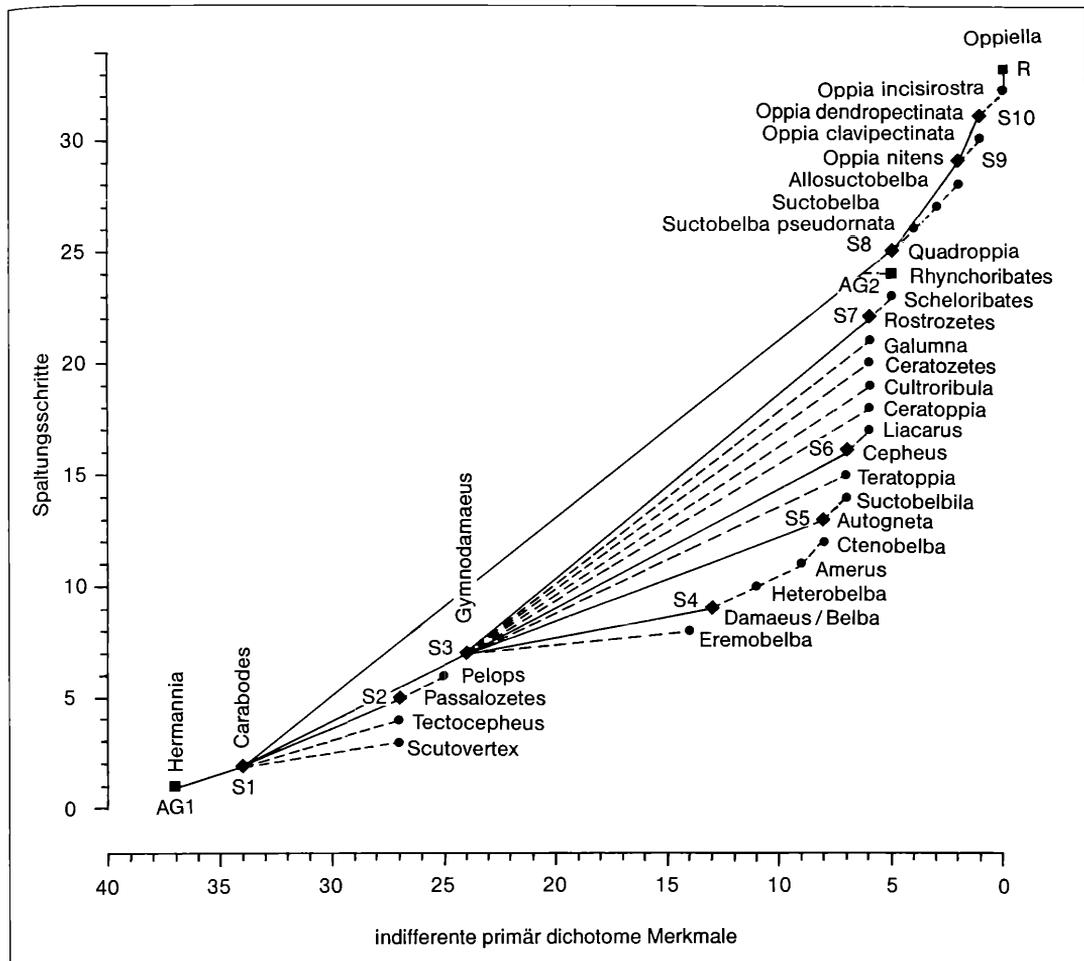


Abbildung 4. Phylogramm des typolytisch betonten Spaltungsganges.

Basale Gruppen sind Gruppen hohen Typolysecharakters. Sie dienen zur Festlegung der Ausgangspunkte S1-S10 für die Ableitung peripherer, mehr typostatischer Verwandtschaftsgruppen. Die als Rauten gekennzeichneten aufeinanderfolgenden Ausgangspunkte sind untereinander durch durchgezogene Linien verbunden. Einzelne Arten oder Artengruppen werden dagegen über unterbrochene Linien aus den ihnen zugeordneten Ausgangspunkten abgeleitet. Ausgangs- oder Restgruppen des Spaltungsganges sind durch Quadrate angezeigt.

len Zunahme der Typolyse in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten 7 und 8 gefolgt, was die Zugehörigkeit der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* zu einer eigenen, typolytisch aktiven Verwandtschaftsgruppe andeutet. Die Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* muß daher aus dem weiter basal gelegenen maximal typolytischen Umfeld des Ausgangspunktes S1 im Bereich der Gattungsgruppe *Carabodes* abgeleitet werden und weist hier, entstellungsgemäß, eine unmittelbare nachbarliche Stellung zu den Gattungsgruppen *Pelops* und *Passalozetes* auf.

Der maximal typolytische Spaltungsschritt von der 7 Spaltungseinheit zur 8. Spaltungseinheit ermöglicht es,

einen weiteren Ausgangspunkt S3 an der Basis dieses typolytischen Spaltungsschrittes für die Ableitung nachfolgender Gruppen im Umfeld der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* zu errichten.

Von der 8. zur 9. Spaltungseinheit zeigt sich eine verringerte typolytische Aktivität die von der 9. zur 10. Spaltungseinheit erneut ein wenig ansteigt. An der Basis dieses typolytischen Spaltungsschrittes läßt sich daher der Ausgangspunkt S4 zur Ableitung nachfolgender Gruppen im Umfeld der Gattungsgruppe *Damaeus* erstellen. Von diesem Ausgangspunkt lassen sich, neben den Gattungen *Damaeus* und *Belba* der Gattungsgruppe *Damaeus* die weiteren Gattungsgruppen *Heterobelba*,

*Amerus* und *Ctenobelba*, bei abnehmender Tendenz der Typolyseintensität in den Spaltungseinheiten 10 - 12 ableiten. Sie bilden eine Verwandtschaftsgruppe, die der Gattungsgruppe *Eremobelba* nächstbenachbart ist und mit dieser aus dem maximalen typolytischen Umfeld der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* abgeleitet werden kann. Von den hier erwähnten Gattungsgruppen sind zumindest *Eremobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* als Gattungen von GRANDJEAN (1965) zu der von ihm definierten Gruppe der Eremuloidea gestellt worden.

Von der 12. zur 13. Spaltungseinheit ist der Typolysevorgang unterbrochen und der entsprechende Spaltungsschritt ist tyostatisch. Da von der 13. zur 14. Spaltungseinheit eine, wenn auch geringe typolytische Aktivität beobachtet werden kann, läßt sich im Bereich des 13. Spaltungsschrittes der Ausgangspunkt S5 einer übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Autogmeta/Suctobelbila" erstellen. Diese Verwandtschaftsgruppe hat offensichtlich gegenüber der vorangehenden Verwandtschaftsgruppe der Eremuloidea eine isolierte Entwicklung durchlaufen, weshalb ihre Anbindung an die vorangehenden Gruppen nur über den Ausgangspunkt S3 im Umfeld des nächstgelegenen basalen Bereiches maximaler typolytischer Aktivität erfolgen kann, was durch den tyostatischen Spaltungsschritt von der 12. zur 13. Spaltungseinheit untermauert wird.

Bei gleichbleibender Anzahl der primär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten 14, 15 und 16 zeigen die entsprechenden Spaltungsschritte tyostatischen Charakter, wodurch eine isolierte Verwandtschaftsgruppe "Teratoppia" gebildet wird, die zwischen der vorangehenden Verwandtschaftsgruppe "Autogmeta/Suctobelbila" und einer nachfolgenden eigenständigen Verwandtschaftsgruppe "Cepheus/Liacarus" steht und die aufgrund ihrer isolierten Stellung ebenfalls nur aus dem maximal typolytischen Umfeld der Gattungsgruppen *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* vom Ausgangspunkt S3 ableitbar ist.

Die geringfügige typolytische Abnahme der primär dichotomen Merkmale in den beiden aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten 16 und 17 begründet die Definition einer Verwandtschaftsgruppe "Cepheus/Liacarus", die von einem eigenständigen Ausgangspunkt S6 abgeleitet wird, wobei letztlich diese Verwandtschaftsgruppe ebenfalls aus dem maximal typolytischen Umfeld der Gattungsgruppen *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* im Ausgangspunkt S3 ableitbar ist.

Von der 17 bis zur 22. Spaltungseinheit bleibt die Anzahl der in ihnen auftretenden primär dichotomen Merkmale gleich. Die entsprechenden Spaltungsschritte sind also tyostatisch, wodurch die Verwandtschafts- bzw. Gattungsgruppen "Cepheus/Liacarus", *Ceratoppia*, *Cultroribula*, *Ceratozetes*, *Galumna* und "Rostrozetes/Scheloribates" jeweils eigenständige, voneinander zeitlich länger isolierte Entwicklungen durchlaufen haben dürften, was ihre gemeinsame basale Ableitung aus dem Ausgangspunkt S3 erforderlich macht. Der Über-

gang von der Spaltungseinheit 22 zur Spaltungseinheit 23 ist dabei wieder geringfügig typolytisch, weshalb hier die Gattungen *Rostrozetes*, *Scheloribates* und *Oribatula* zur übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Rostrozetes/Scheloribates" mit dem gemeinsamen Ausgangspunkt S7 zusammengefaßt werden können.

Die Folgegruppen der Spaltungseinheiten 1-23 sind der gemeinsamen Ausgangsgruppe AG1 zugeordnet, da durch die 23. Spaltungseinheit, deren Restgruppe über eine Maximum an Zusatzmerkmalen verfügt, das Ausgangsmaterial in die "Nonoppioidea" und in die "Oppioidea" untergliedert wird. Steht die Ausgangsgruppe AG1 dabei stellvertretend für die "Nonoppioidea", so müssen die Folgegruppen der Spaltungseinheiten 24-36 der Ausgangsgruppe AG2 zugeordnet werden, die die "Oppioidea" repräsentiert. Die Zusatzmerkmale der Restgruppe der 23. Spaltungseinheit, die gleichzeitig die Ausgangsgruppe AG2 darstellt, kann daher, aufgrund der offensichtlich sehr langen eigenständigen Entwicklung der "Oppioidea", nur von demjenigen basalen Spaltungsschritt im Phylogramm abgeleitet werden, der zum erstenmal eine maximal typolytische Aktivität anzeigt. Dies ist im Umfeld der Gattungsgruppen *Carabodes* und *Scutovertex* der Fall, wodurch die Ausgangsgruppe AG2 aus dem Ausgangspunkt S1 abgeleitet werden muß.

Die Gattung *Rhynchoribates* befindet sich innerhalb dieser Ausgangsgruppe in einer isolierten Stellung, da sie einer Spaltungseinheit angehört, die über die gleiche Anzahl ancestraler Merkmalsausprägungen verfügt, wie die nachfolgende Spaltungseinheit, der die Gattung *Quadroppia* angehört. Die Ableitung der Gattung *Rhynchoribates* ist daher ungewiß.

Innerhalb der "Oppioidea" läßt sich, aufgrund des typolytischen Verhaltens der primär dichotomen Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten 25, 26, 27 und 28 eine Verwandtschaftsgruppe "Quadroppia/Suctobelba" mit dem Ausgangspunkt S8 erstellen. Der tyostatische Charakter des Überganges von der 28. zur 29. und von der 30. zur 31. Spaltungseinheit läßt die Definition der beiden übergeordneten und voneinander isolierten Verwandtschaftsgruppen *Oppia nitens* und *Oppia dendropectinata* mit den beiden Ausgangspunkten S9 und S10 zu, wobei die Verwandtschaftsgruppe *Oppia dendropectinata* auch noch die Arten der Gattung *Oppiella* enthält. Dies hat seinen Grund darin, daß ab Spaltungsschritt 31 keinerlei primär dichotome Merkmale in den nachfolgenden Spaltungseinheiten mehr enthalten sind, wodurch die Arten der Gattung *Oppiella* nicht mehr einer eigenständigen Verwandtschaftsgruppe zugeordnet werden können. Diese beiden terminalen Verwandtschaftsgruppen können nur aus der weiter basal gelegenen Verwandtschaftsgruppe "Quadroppia/Suctobelba" und damit aus dem Ausgangspunkt S8 abgeleitet werden.

### Zusammenfassung

Aus einer basalen Verwandtschaftsgruppe mit ihren radiativ sich bildenden Gattungsgruppen *Carabodes*, *Scutovertex*, *Tectocephus*, *Passalozetes* und *Pelops* leitet sich eine übergeordnete, distale Verwandtschaftsgruppe ab, die sich ebenfalls radiativ in engere Gattungsgruppen untergliedert. An ihrer Basis befindet sich die Gattungsgruppe *Gymnodamaeus*, die ihrerseits eine unmittelbare nachbarliche Stellung zu den Gattungsgruppen *Pelops* und *Passalozetes* aufweist.

Von der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* leitet sich unter anderem die stark typolytische Gruppe der Eremuloidea mit den Gattungsgruppen *Damaeus*, *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* ab, in deren unmittelbare verwandtschaftliche Nachbarschaft die Gattungsgruppe *Eremobelba* zu stellen ist. Ebenfalls basal aus dem verwandtschaftlichen Umfeld um *Gymnodamaeus* sind die Gattungsgruppen "Autogmeta/Suctobelbila", *Teratoppia*, "Cepheus/Liacarus", *Ceratoppia*, *Cultroribula*, *Ceratozetes*, *Galumna* und "Rostrozetes/Schelorbates" ableitbar, wobei in der zuletzt erwähnten Verwandtschaftsgruppe auch noch die Gattung *Oribatula* enthalten ist.

Mit dem zunehmend typostatischen Charakter der Spaltungsfolge geht der anfänglich amerobelbide Morphotypus immer mehr in einen pterogasterinen Morphotypus über. Die Tatsache, daß der pterogasterine Morphotypus in seinen wesentlichen Grundzügen bereits innerhalb der basalen Verwandtschaftsgruppe in Form der Gattung *Pelops* auftritt, kann nur so gedeutet werden, daß im Bereich des pterogasterinen Morphotypus bereits sehr früh typostatische Verhältnisse eingetreten sind, wodurch die Pterogasterinen als konservative Höhere Oribatiden den während der Typogenese erworbenen morphologischen Charakter ihres Körperbaues während der andauernden Speziation beibehalten haben.

Aufgrund der zahlreichen Zusatzmerkmale in der Restgruppe der 23. Spaltungseinheit, die gleichzeitig die Ausgangsgruppe der 24. Spaltungseinheit bildet, leiten sich die "Oppioidea" vermutlich weit basal im stark typolytischen Umfeld der Gattungsgruppe *Carabodes* ab. Innerhalb der "Oppioidea", die weitgehend typostatischen Charakter aufweisen und bei denen der amerobelbide Morphotypus vorherrscht, können neben einer basalen Verwandtschaftsgruppe "Quadroppia/Suctobelba" zwei weitere, aus dieser ableitbare distale Verwandtschaftsgruppen aus dem Umfeld der Gattungsgruppe *Oppia* unterschieden werden.

### 5.2 Das typogenetisch betonte Phylogramm (Abb. 5)

Typogenetisch aktive Bereiche sind Zonen erhöhter morphologischer Variabilität innerhalb basaler Stammgruppen, in denen durch sukzessive Stabilisierung der variablen Merkmalsstrukturen neue Morphotypen herausgebildet werden. Die eigentliche morphologische

Manifestierung der neu entstandenen Morphotypen erfolgt im Zuge der Typostase, bei gleichzeitiger Isolation der sich typostatisch herausbildenden distalen Gruppen voneinander.

Hierbei wird die Stabilisierung der variablen Merkmalsstrukturen durch die Transformation polytomer Merkmale in sekundär dichotome Merkmale angezeigt. Diese sekundär dichotomen Merkmale sind im Vorfeld der sich herausbildenden Morphotypen zunächst mosaikartig verteilt, weshalb sie in Spaltungseinheiten virenter Gruppen nicht als Leitmerkmale auftreten, also keinen Einfluß auf die Spaltungsvorgänge haben. Die Typogeneserate ist daher hoch, wenn die Anzahl dieser sich bildenden indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in einer Spaltungsfolge stark zunimmt. Nimmt die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale in einer Spaltungsfolge ab oder bleibt sie im Grenzfall gleich, dann handelt es sich um eine typostatisch betonten Spaltungsfolge, in der diese Merkmale in monotome Merkmale überführt werden.

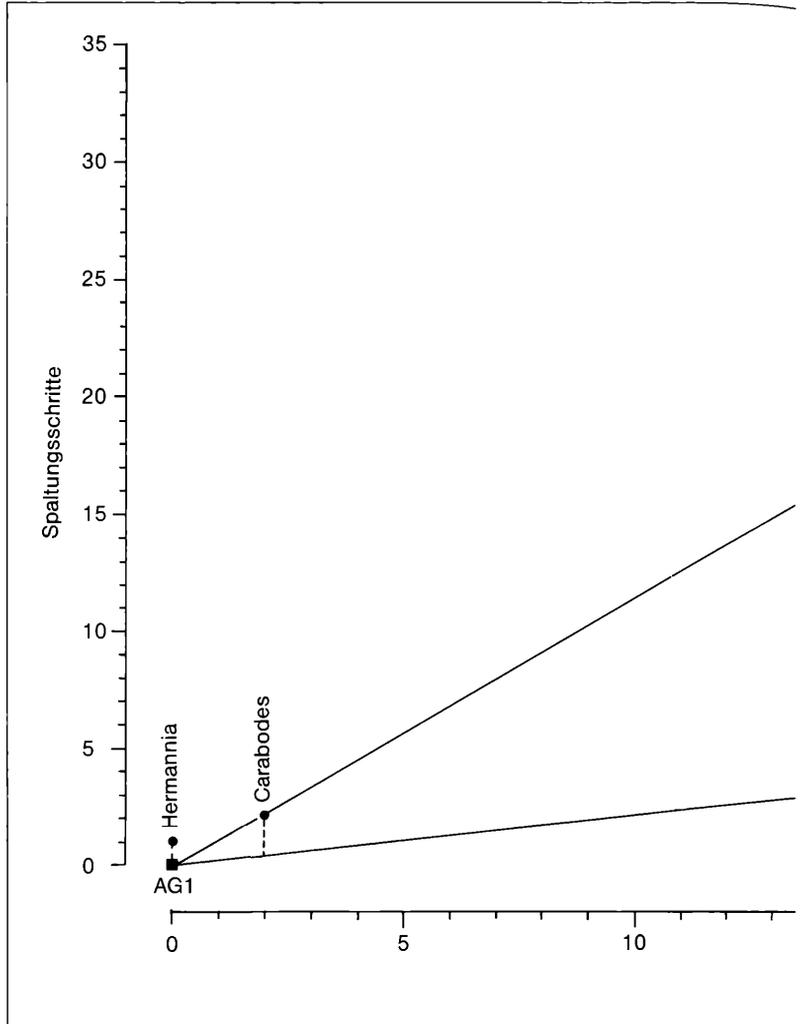
Innerhalb typogenetisch aktiver basaler Stammgruppen sind die Arten auch dann enger miteinander verwandt, wenn ihre Morphotypen sehr unterschiedlich sind. Dagegen können Arten gleichartiger morphologischer Organisation durchaus unterschiedlichen typostatischen Gruppen angehören. Die Begründung für die unterschiedliche Beurteilung der Aussagefähigkeit morphologischer Strukturen in Bezug auf den Verwandtschaftsgrad in typogenetisch aktiven Stammgruppen einerseits und distalen Gruppen typostatischer Art andererseits, ergibt sich aus der unterschiedlichen Wertigkeit der Merkmale in diesen beiden Gruppentypen.

Stammgruppen sind typogenetisch aktive Gruppen; sie durchlaufen eine virente Phase, in der ja Merkmalsausprägungen im Zuge der Typolyse verschwinden und gleichzeitig Ausprägungen im Zuge der Typogenese neu entstehen. Die typogenetische Entwicklung einer Stammgruppe endet mit der Herausbildung einer distalen typostatischen Gruppe. Beide Gruppen bilden jeweils eine gemeinsame übergeordnete Verwandtschaftsgruppe.

Der typogenetische Entwicklungsprozeß ist umso weiter fortgeschritten, je höher die Anzahl der erreichten indifferenten sekundär dichotomen und damit potentiell spaltungsfähigen Merkmale in einer Spaltungseinheit ist. Folge- bzw. Verwandtschaftsgruppen, die Spaltungseinheiten mit einer geringen Anzahl an indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen angehören, befinden sich auf einer basaleren Typogenesestufe als Folge- bzw. Verwandtschaftsgruppen, die Spaltungseinheiten mit einer hohen Anzahl solcher Merkmale angehören. Deshalb kann die Ableitung der Folge- bzw. Verwandtschaftsgruppen voneinander nur von Spaltungseinheiten mit geringerer zu solchen mit einer höheren Anzahl an indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen erfolgen. In hochvariablen Gruppen, in denen der Typogeneseprozeß relativ lange andauert, kön-

Abbildung 5. Phylogramm des tylogenetisch betonten Spaltungsganges.

Basale Gruppen sind Gruppen nicht nur hohen Typolyese-, sondern auch hohen Typogenesecharakters. Sie dienen ebenso wie in Abb. 4 - zur Festlegung der Ausgangspunkte S1-S10 für die Ableitung peripherer, mehr typostatischer Verwandtschaftsgruppen. Die als Rauten gekennzeichneten, aufeinanderfolgenden Ausgangspunkte sind untereinander durch durchgezogene "Stammlinien" verbunden. Einzelne Arten oder Artengruppen werden dagegen über unterbrochene Linien aus den ihnen zugeordneten Ausgangspunkten oder Stammlinien abgeleitet. Ausgangsgruppen einer Spaltungsfolge sind durch Quadrate dargestellt.



nen dabei distalere Typogenesestufen erreicht werden, als in weniger variablen Gruppen, in denen der Typogeneseprozess relativ rasch zu einem weitgehenden Stillstand gelangt und damit auf einer basaleren Typogenesestufe verharrt.

#### Das Phylogramm

Im laufenden Spaltungsgang wird die Typogenese durch eine Zunahme der sekundär dichotomen, nicht spaltungsfähigen und damit indifferenten Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten angezeigt. Die Typostase stellt sich dagegen dadurch dar, daß die Anzahl dieser sekundär dichotomen Merkmale in mehreren aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten abnimmt. Den Grenzfall zwischen Typogenese und Typostase zeigen schließlich diejenigen Spaltungsschritte

an, bei denen die Anzahl der sekundär dichotomen, indifferenten Merkmale in den aufeinanderfolgenden Spaltungsschritten gleichbleibt.

Trägt man die aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten auf der Ordinate und die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale in denselben auf der Abszisse an, so läßt sich anhand der im Ausgangsmaterial vorhandenen Arten folgendes Schaubild des Speziationsvorganges innerhalb der Höheren Oribatiden auf der Basis der Typogenese entwickeln (Abb. 5):

Eine zunächst geringe Typogeneserate von der 1. zur 2. Spaltungseinheit geht in eine hohe Typogeneserate von der 2. über die 3. bis zur 4. Spaltungseinheit über. Der Typogenesevorgang wird durch einen typostatischen Spaltungsschritt von der 4. zur 5. Spaltungseinheit abgeschlossen. Damit kann eine basale Gruppe ge-



der Verwandtschaftsgruppe "Pelops/Gymnodamaeus" gebildet, aus welcher die Gattungsgruppen *Passalozetes*, *Pelops* und *Gymnodamaeus* abgeleitet werden können, wobei die Gattungsgruppe *Passalozetes* eine intermediäre Stellung zwischen dieser Verwandtschaftsgruppe und der vorangehenden basalen Stammgruppe einnimmt.

Von der 7 zur 9. Spaltungseinheit steigt die Anzahl der sekundär dichotomen indifferenten Merkmale erneut stark an, was eine hohe Typogeneserate in den Spaltungsschritten 7-9 anzeigt. Diese stark typogenetische Spaltungsfolge wird mit dem typostatischen 10. Spaltungsschritt abgeschlossen. Der Spaltungspunkt S3 wird daher in der schon geschilderten Weise zwischen dem 9. und im 10. Spaltungsschritt aus dem Ausgangsmaterial herauspaltenden Gattungsgruppen *Damaeus/Belba* und *Heterobelba* errichtet. Die Verbindungslinie zwischen den Spaltungspunkten S2 und S3 definiert die Grundlinie der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Gymnodamaeus/Heterobelba", von der, außer den Gattungsgruppen *Damaeus/Belba* und *Heterobelba* im 9. und 10. Spaltungsschritt, die Gattungsgruppe *Eremobelba* im 8. Spaltungsschritt abspaltet, wobei die Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* intermediär zwischen dieser und der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe steht.

Von der 10. bis zur 12. Spaltungseinheit ist die Typogeneserate wiederum positiv. Dieser typogenetisch betonte Spaltungsgang endet mit einem typostatischen Spaltungsschritt, in dem von der 12. zur 13. Spaltungseinheit der Anteil der in diesen beiden Spaltungseinheiten auftretenden indifferenten sekundär dichotomen Merkmale stark zurückgeht. Da die 13. Spaltungseinheit über eine geringere Anzahl an sekundär dichotomen indifferenten Merkmalen und damit über eine geringere Typogeneserate verfügt als die 10. Spaltungseinheit, werden die Gattungsgruppen *Amerus* und *Ctenobelba* der 11. und der 12. Spaltungseinheit aus der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Gymnodamaeus/Heterobelba" über den Spaltungspunkt S3 und die Gattungsgruppe *Autogneta* der 13. Spaltungseinheit aus dem Spaltungspunkt S4 abgeleitet, der im Bereich des 13. typostatischen Spaltungsschrittes errichtet werden kann. Aus dem Spaltungspunkt S4 lassen sich, neben der Gattungsgruppe *Autogneta*, die Gattungsgruppen *Suctobelbilla* und *Teratoppia* der 14. und 15. Spaltungseinheit ableiten, wobei nur der Übergang von der 13. zur 14. Spaltungseinheit typogenetischer Natur ist. Diese lediglich durch den Spaltungspunkt S4 repräsentierte übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Autogneta/Teratoppia" läßt sich nur über den Spaltungspunkt S2 aus der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Passalozetes/Gymnodamaeus" ableiten, da in den vorangehenden Spaltungsschritten von den nächstbenachbarten Gattungsgruppen lediglich die Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* einer Spaltungseinheit mit einer geringeren Typogenesestufe angehört als sie die Spaltungseinheit

der Gattungsgruppe *Autogneta* aufweist.

Von erheblich typostatischer Natur ist auch der 16. Spaltungsschritt, wodurch im Bereich dieses Spaltungsschrittes der Spaltungspunkt S5 errichtet werden kann. Aus diesem Spaltungspunkt läßt sich, neben der Gattungsgruppe *Cepheus* über den 17. typogenetischen Spaltungsschritt die Gattungsgruppe *Liacarus* ableiten. Die somit gebildete übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Cepheus/Liacarus" ist, aus den gleichen Gründen wie bei der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Autogneta/Teratoppia", lediglich über den Spaltungspunkt S2 aus der basaler gelegenen Verwandtschaftsgruppe "Passalozetes/Gymnodamaeus" ableitbar.

Der 18. Spaltungsschritt ist typostatischer Natur. Der nachfolgende 19. Spaltungsschritt weist demgegenüber einen, wenn auch nur geringfügigen typogenetischen Charakter auf. Bezogen auf diesen Spaltungsschritt verhält sich der nachfolgende Spaltungsschritt 20 wiederum typostatisch. Danach lassen sich im Bereich des 18. und des 20. Spaltungsschrittes die Spaltungspunkte S6 und S7 errichten. Die Verbindungslinie zwischen diesen beiden Spaltungspunkten stellt die Grundlinie einer übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Ceratozetes" dar. Aus dieser Verwandtschaftsgruppe spaltet neben den Gattungsgruppen *Ceratoppia* und *Ceratozetes* zusätzlich die Gattungsgruppe *Cultroribula* ab. Von der Spaltungsfolge her gesehen bilden die beiden Gattungsgruppen *Ceratoppia* und *Cultroribula* dabei den basalen und die Gattungsgruppe *Ceratozetes* den distalen Bereich dieser übergeordneten Verwandtschaftsgruppe. Auch diese übergeordnete Verwandtschaftsgruppe läßt sich lediglich, aus den schon weiter oben genannten Gründen, über den Spaltungspunkt S2 aus der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Passalozetes/Gymnodamaeus" ableiten. Von der 19. bis zur 23. Spaltungseinheit nimmt die Typogeneserate ab, wobei der Abnahmevergung von der 20. zur 21. Spaltungseinheit unterbrochen ist, da diese beiden Spaltungseinheiten über die gleiche Anzahl an sekundär dichotomen, indifferenten Merkmalen verfügen. Bezogen auf den 20. Spaltungsschritt ist daher der 21. Spaltungsschritt eher typogenetischer als typostatischer Natur, was die Eigenständigkeit der Gattungsgruppe *Galumna* unterstreicht. Diese Gattungsgruppe muß daher gesondert von der Gattungsgruppe *Ceratozetes* aus dem Spaltungspunkt S6 abgeleitet werden.

Läßt sich also die Gattungsgruppe *Galumna* direkt aus dem vorangehenden Spaltungspunkt S6 ableiten, so ist dies für die Gattungsgruppen *Rostrozetes* und *Scheloberibates* nicht der Fall, da ihre jeweiligen Spaltungseinheiten nicht über eine höhere Typogenesestufe als diejenige Spaltungseinheit verfügen, der die Gattungsgruppe *Ceratoppia* angehört. Kann somit die Gattungsgruppe *Galumna* direkt an die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Ceratozetes" angeschlossen werden, so muß für die Ableitung der Gat-

tungsgruppen *Rostrozetes* und *Scheloribates* ein eigener Spaltungspunkt S8 festgelegt werden. Seine Lage auf der Ordinate richtet sich nach dem 20. Spaltungsschritt, durch welchen die Gattungsgruppe *Galumna* aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten wird; seine Position auf der Abzisse ist durch die Anzahl der sekundär dichotomen Merkmale innerhalb der 23. Spaltungseinheit, welche die Gattungsgruppe *Scheloribates* enthält, vorgegeben. Die auf diese Weise aus dem Spaltungspunkt S8 abgeleiteten Beiden Gattungsgruppen *Rostrozetes* und *Scheloribates* bilden eine gemeinsame übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Rostrozetes/Scheloribates", die, bei nachbarlicher Stellung zur übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Ceratozetes", ebenfalls lediglich über den Spaltungspunkt S2 aus der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Passalozetes/Gymnodamaeus" abgeleitet werden kann.

Durch den Spaltungsschritt in der Spaltungseinheit 23, in welcher die Restgruppe über eine größere Anzahl an eigenständigen Zusatzmerkmalen verfügt, wird das Ausgangsmaterial in die beiden Ausgangsgruppen AG1 und AG2 unterteilt. Die Ausgangsgruppe AG1 stellt die "Nonoppioidea" dar mit den aus dem Ausgangsmaterial herausspaltenden Gattungsgruppen der Spaltungsschritte 1-23, die Ausgangsgruppe AG2 repräsentiert die "Oppioidea", die die aus dem Ausgangsmaterial herausspaltenden Gattungsgruppen und Arten der Spaltungsschritte 24-36 umfaßt. Die Restgruppe der 23. Spaltungseinheit entspricht dabei der Ausgangsgruppe des 24. Spaltungsschrittes.

In den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten der Spaltungsschritte 24-27 läßt sich ein erneuter erheblicher Anstieg der Zahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale beobachten. Dieser Wechsel von typostatischen in typogenetisch betonte Spaltungsschritte von der 23. zur 25. Spaltungseinheit im Spaltungsgang zeigt dabei den Übergang von einer vorangehenden in eine nachfolgende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe, also den Übergang von den "Nonoppioidea" in die "Oppioidea" an. Die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe der "Oppioidea", die auf diese Weise eine von den "Nonoppioidea" isolierte Entwicklung anzeigt, kann dabei nur aus einem basalen Bereich maximaler typogenetischer Aktivität abgeleitet werden, was im vorliegenden Phylogramm die Anbindung der "Oppioidea" an den Bereich zwischen den Gattungsgruppen *Hermannia* und *Carabodes* erforderlich macht. Die erhebliche Abnahme der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale von der 27 zur 28. Spaltungseinheit zeigt den typostatischen Charakter des 28. Spaltungsschrittes an, in dessen Zuge sich der Spaltungspunkt S9 errichten läßt. Die Verbindung der Ausgangsgruppe AG 2 mit dem Spaltungspunkt S9 definiert dabei die Grundlinie der basalen Stammgruppe der "Oppioidea", aus welcher frühzeitig neben der Gattungsgruppe *Rhynchoribates* auch die Gattungsgruppen

*Quadroppia*, *Suctobelba*, *Allosuctobelba* und die Art *Suctobelba pseudornata* abspalten.

Die Spaltungsschritte 29 und 30 weisen wiederum eine erhebliche Typogeneserate auf, was den Bildungsvorgang der Gattung *Oppia* wiedergibt. Der Bildungsvorgang der Gattung *Oppia* wird mit den typostatischen Spaltungsschritten 31 und 32 abgeschlossen, wodurch im Bereich dieser Spaltungsschritte der Spaltungspunkt S10 errichtet werden kann. Die Verbindung der Spaltungspunkte S9 und S10 stellt die Grundlinie der Gattung *Oppia* s.str. dar, wobei dieser Gattung hier die Arten *Oppia nitens*, *O. clavipectinata*, *O. dendropectinata* und *O. incisirostra* zugeordnet sind.

Bezogen auf den 32. Spaltungsschritt ist der 33. Spaltungsschritt eher typogenetischer als typostatischer Natur, da die 33. Spaltungseinheit über die gleiche Anzahl an indifferenten sekundär dichotomen Merkmalen verfügt wie die 32. Spaltungseinheit. Die Gattung *Oppiella*, der alle Arten der 33. Spaltungseinheit angehören, muß daher aus dem Spaltungspunkt S9 abgeleitet werden. Die Verbindungslinie zwischen dem Spaltungspunkt und der Gattung *Oppiella* stellt dabei die Grundlinie der Gattung *Oppiella* dar. Wegen der weitgehenden Homogenität dieser Gattung unterbleibt ihre weitere Aufspaltung im Phylogramm. Der typostatische Charakter der terminalen Spaltungsschritte ist, bedingt durch die geringe Anzahl von 5 der im Spaltungsgang verbliebenen Arten lediglich vorgetäuscht, weil hierdurch die Abnahme der polytomen Merkmale in den verbliebenen Spaltungseinheiten begünstigt wird.

#### Zusammenfassung

Eine typogenetisch hochaktive Stammgruppe mit den Gattungsgruppen *Carabodes*, *Scutovertex*, *Passalozetes* und *Tectocephus*, spaltet sich über eine intermediäre Gruppe mit den Gattungsgruppen *Passalozetes*, *Pelops* und *Gymnodamaeus* in die Eremuloidea und in die Verwandtschaftsgruppen "Autogneta/Teratoppia", "Cepheus/Liacarus", "Ceratoppia/Ceratozetes" sowie in die beiden engeren Gruppen "Rostrozetes" und "Scheloribates/Oribatula" auf. Zusammen mit der Stammgruppe bilden diese Verwandtschaftsgruppen die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe der "Nonoppioidea". Innerhalb der "Nonoppioidea" ist dabei das Umfeld der Stammgruppe und das Umfeld der Eremuloidea als typogenetisch aktiver Bereich anzusehen, wobei die übrigen Verwandtschaftsgruppen dem typostatischen Bereich der "Nonoppioidea" angehören. Die höchste Typogeneserate wird dabei im 9. und im 12. Spaltungsschritt im Umfeld der Gattungsgruppen *Damaeus/Belba* und *Ctenobelba* erreicht, wobei sich die Typogeneseraten bis zum 23. Spaltungsschritt den Typogeneseraten des 6. Spaltungsschrittes im Umfeld der Gattungsgruppe *Pelops* angleichen.

Aus dem typogenetisch hochaktiven Umfeld der Gattungsgruppe *Carabodes* leiten sich ebenfalls die "Oppioidea" mit einer eigenständigen Entwicklungslinie ab,

wobei die basale Gruppe der "Oppioidea" über eine wesentlich geringere typogenetische Aktivität verfügt als die basale Gruppe der "Nonoppioidea"

Kann man von einem allmählichen Ausklingen der typogenetischen Aktivität, bis zum weitgehenden Stillstand derselben im Zuge der zunehmenden Typostase ausgehen, so ist der Vorgang der negativen Typogenese undenkbar. Die allgemeine Annäherung der Typogeneraten der Spaltungsschritte 13-23 an diejenige des 6. Spaltungsschrittes kann daher nur im Zuge der sukzessive einsetzenden Typostase innerhalb der sich in diesen Spaltungsschritten herausbildenden Gattungsgruppen gedeutet werden. Diese hat zuerst das verwandtschaftliche Umfeld der Gattungen *Scheloribates*, *Oribatula* und *Rostrozetes* erfaßt und ist erst zuletzt im Bereich der Eremuloidea, also im Bereich der Gattungen *Eremobelba*, *Damaeus*, *Belba*, *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* eingetreten.

Es dürfte daher nicht verwunderlich sein, daß sowohl innerhalb solcher Gattungen wie *Scheloribates*, *Oribatula* und *Rostrozetes* als auch innerhalb solcher Gattungen wie *Achipteria*, *Ceratozetes*, *Oribatella* und *Galumna* Merkmalsstrukturen des pterogasterinen Morphotypus auftreten, wie sie schon im Umfeld der Gattungen *Pelops*, *Passalozetes* und *Scutovertex* im Bereich der Stammgruppe der "Nonoppioidea" angetroffen werden können. Damit ist der pterogasterine Morphotypus innerhalb der "Nonoppioidea" zwar als hochkomplex, insgesamt aber jedoch als äußerst konservativ anzusehen und eignet sich ad hoc nicht zur Definition einer übergeordneten Verwandtschaftsgruppe. Die Manifestierung des pterogasterinen Morphotypus innerhalb der "Nonoppioidea" ist das Ergebnis einer frühzeitig einsetzenden Typostase. Im Bereich der anhaltenden Typogenese hat sich dagegen der amerobelbide Morphotypus durchgesetzt; hierbei ist der pterogasterine Morphotypus im Zuge der Typolyse allmählich aufgegeben worden, wie sich im Umfeld der Verwandtschaftsgruppe "Liacarus/Cepheus" zeigt, bei der *Cepheus* stark amerobelbide und *Liacarus* mehr pterogasterine Züge trägt. Sowohl die amerobelbiden als auch die pterogasterinen Eigenschaften treten dabei schon im Umfeld der basalen Gruppe der "Nonoppioidea" auf, wie solche Gattungen wie *Pelops* oder *Dolichereamaeus* zeigen. Dabei stehen die Eremuloidea, schon wegen ihrer hochtypolytischen Eigenschaften, verwandtschaftlich der Stammgruppe näher als etwa die Gattungen *Scheloribates*, *Oribatula*, *Rostrozetes* oder *Ceratozetes*, die wiederum eine höhere morphologische Affinität zur Stammgruppe aufweisen.

Bei den "Oppioidea", bei welchen der amerobelbide Morphotypus vorherrscht, sind es die Arten der Gattung *Oppiella*, die aufgrund einer frühzeitig einsetzenden Typostase morphologischen Eigenschaften der Stammgruppe konserviert haben, wohingegen die Arten der Gattung *Oppia* eine ähnliche Position wie die Eremuloidea innerhalb der "Nonoppioidea" einnehmen.

### 5.3 Das typostatisch betonte Phylogramm (Abb. 6)

Virente Phasen zeichnen sich durch eine hohe Merkmalsvariabilität - und damit auch genetische Variabilität - aus, durch die neue Morphotypen im Zuge der Typogenese angelegt werden, während ältere Morphotypen gleichzeitig dem Vorgang der Typolyse unterliegen. In solchen Phasen sind ältere und neue Merkmale weitgehend mosaikartig-homogen über die unterschiedlichen, jedoch direkt miteinander verwandten Arten verteilt. Diese Entwicklung wird durch polytome Aufspaltung bzw. durch die ihr zugrundeliegende genetische Vielfalt in den Stammpopulationen angelegt. Arten, deren Entstehung sich unmittelbar auf derartig aufspaltende Stammpopulationen zurückführen läßt, kennzeichnen die basalen Stammgruppen, aus denen sich neue Morphotypen entwickeln. Die Stammpopulationen selbst haben eher typostatischen Charakter, verändert doch hier die polytome Entwicklung von Ausprägungen nicht nachhaltig den ihnen zugrundeliegenden Morphotypus; die Entwicklung spielt sich daher zunächst sozusagen im geringwertigen Bereich graduell variierender Merkmale ab.

Beim Übergang dieser basalen Entwicklung in den peripheren Bereich entwickeln sich bei den, sich von den Stammpopulationen isolierenden Teilpopulationen rasch neue Morphotypen durch Akkumulierung eigener Merkmalsausprägungen. Die peripheren Entwicklungsabläufe sind also vor allem als Folge von Isolationsvorgängen und damit im Zusammenhang stehender genetischer Revolutionen im Sinne MAYRS anzusehen und die ursprünglich geringwertigen Merkmale erlangen durch die Konzentration jeweils einzelner Ausprägungen rasch hohe, typusprägende Wertigkeit.

Stammgruppenbereich und peripherer Bereich bilden eine Verwandtschaftsgruppe, wobei der letztere wohl für die Entstehung des jeweils gruppenspezifischen Morphotypus verantwortlich zu machen ist, da ja erst in diesem Bereich die eigentliche Akkumulierung gruppenspezifischer Merkmalsstrukturen stattfindet.

Die Spaltungswahrscheinlichkeiten, d. h. der Anteil der dichotomen Merkmale, die spaltungsrelevant und damit zu Leitmerkmalen werden, entwickeln sich demgemäß im Spaltungsgang folgendermaßen:

Der basale Bereich der Entwicklung von Morphotypen wird durch ein eher langsames Ansteigen der Spaltungswahrscheinlichkeit in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten angezeigt, da hier die Konzentration der folgegruppenspezifischen Leitmerkmalsausprägungen nur langsam zunimmt. Der periphere Bereich ist dagegen durch ein rasches Ansteigen der Spaltungswahrscheinlichkeiten gekennzeichnet, da die Konzentration der folgegruppenspezifischen Leitmerkmalsausprägungen in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten rasch zunimmt. Bleibt die Spaltungswahrscheinlichkeit in aufeinanderfolgenden Spaltungsschritten gleich, so umfassen diese Spaltungsschritte in der Regel unterschiedliche Morphotypen, die

nicht unmittelbar miteinander verwandt sind, deren gemeinsamer Ursprung also weiter zurückliegt.

Stammgruppen sind also durch eine geringe Spaltungswahrscheinlichkeit gekennzeichnet, da die mosaikartige Verteilung der Merkmalsausprägungen die Bildung nur weniger Leitmerkmale in den Spaltungseinheiten zuläßt. Die Stellung solcher Stammgruppen im System ist dabei umso basaler, je geringer die Spaltungswahrscheinlichkeit ihrer Spaltungseinheiten ausfällt. Dies gilt auch für typostatische Gruppen mit weitgehend einheitlichem Morphotypus, in denen die Merkmalsausprägungen homogen, aber nicht mosaikartig über die Arten der Gruppe verteilt sind. Solche Gruppen, in denen die Anzahl der Leitmerkmale, zumindest in den basalen Spaltungseinheiten, ebenfalls gering ist, sind als Gruppen aufzufassen, die relativ frühzeitig ihre typostatische Eigenschaft erworben haben, sich aber aus variableren basalen Gruppen ableiten.

#### Das Phylogramm

Trägt man auf der Ordinate die Spaltungsschritte und auf der Abszisse die Spaltungswahrscheinlichkeit der Spaltungseinheiten an, so ergibt sich das nachstehende Bild für die Ableitung der einzelnen Gattungs- bzw. Verwandtschaftsgruppen voneinander (Abb. 6):

Der erste Spaltungsschritt zeigt die Abspaltung der Gattungsgruppe *Hermannia* aus dem Ausgangsmaterial an. Da in der Spaltungseinheit des 2. Spaltungsschrittes die Spaltungswahrscheinlichkeit gegenüber derjenigen der ersten Spaltungseinheit absinkt, zeigt der erste Spaltungsschritt eine periphere und damit isolierte Entwicklung dieser Gattungsgruppe an. Diese Gattungsgruppe wird daher für die Ableitung der nachstehenden Verwandtschafts- bzw. Gattungsgruppen nicht weiter berücksichtigt.

Durch die Spaltungsschritte 2 und 3 wird die Entwicklung einer übergeordneten gesonderten Verwandtschaftsgruppe "Carabodes/Scutovertex" angezeigt. Die Spaltungsfolge in dieser übergeordneten Verwandtschaftsgruppe zeichnet sich durch eine geringe Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 2. Spaltungsschrittes aus, durch welchen die Gattungsgruppe *Carabodes* aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten wird. Die hohe Endspaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 3. Spaltungsschrittes, der die Gattungsgruppe *Scutovertex* aus dem Ausgangsmaterial herauspaltet, zeigt dabei die periphere Stellung der Gattungsgruppe *Scutovertex* innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe an.

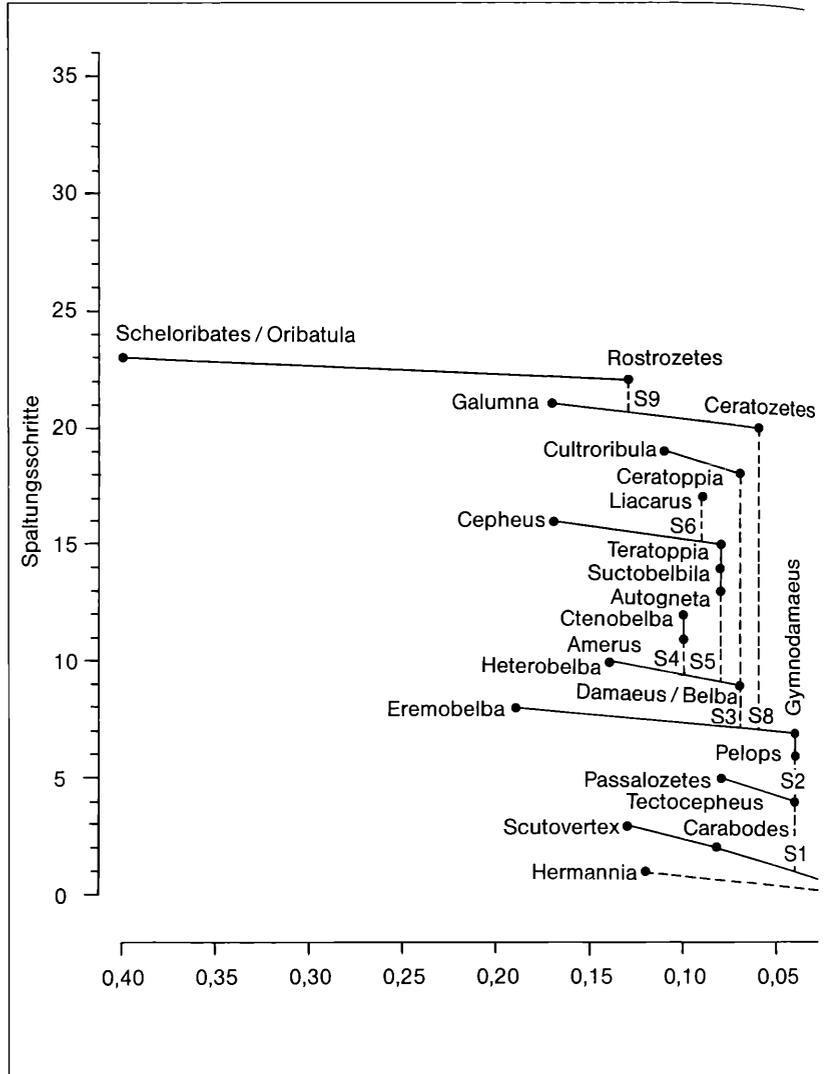
Der nachfolgende 4. Spaltungsschritt ist durch ein erneutes Absinken der Spaltungswahrscheinlichkeit ausgezeichnet, die im nachfolgenden 5. Spaltungsschritt wiederum ansteigt. Die in diesen beiden Spaltungsschritten herausgespaltenen Gattungsgruppen *Tectocephus* und *Passalozetes* bilden daher eine übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Tectocephus/Passalozetes". Da diese Verwandtschaftsgruppe über eine

geringere Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit im 4. Spaltungsschritt verfügt als die vorangehende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Carabodes/Scutovertex", ist die Position der Verwandtschaftsgruppe "Tectocephus/Passalozetes" basaler als diejenige der Verwandtschaftsgruppe "Carabodes/Scutovertex". Die Ableitung der Verwandtschaftsgruppe "Tectocephus/Passalozetes" kann daher nur von einer rekonstruierten Stammlinie der Verwandtschaftsgruppe "Carabodes/Scutovertex" im Spaltungspunkt S1 abgeleitet werden, die den Ausgangspunkt mit demjenigen Punkt des Phylogramms verbindet, der die Herausspaltung der Gattungsgruppe *Carabodes* aus dem Ausgangsmaterial anzeigt.

Vom 5. zum 6. Spaltungsschritt sinkt die Spaltungswahrscheinlichkeit wiederum ab, wobei die Spaltungseinheiten des 6. und des nachfolgenden 7. Spaltungsschrittes jeweils über eine Spaltungswahrscheinlichkeit verfügen, die derjenigen des 4. Spaltungsschrittes entspricht. Die Gattungsgruppen *Tectocephus*, *Pelops* und *Gymnodamaeus* gehören daher einem gemeinsamen basalen Entwicklungsbereich an, in welchem die Gestalt des Morphotypus nur vergleichsweise wenig festgelegt ist. Die Gattungsgruppen *Pelops*, *Gymnodamaeus* und *Eremobelba*, die über die Spaltungsschritte 6, 7 und 8 aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden, deren entsprechende Spaltungseinheiten über eine zunächst gleichbleibende und dann ansteigende Spaltungswahrscheinlichkeit verfügen, bilden danach eine gemeinsame übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Pelops/Eremobelba" aus, in welcher die Gattungsgruppen *Gymnodamaeus* und *Pelops* den basalen Bereich repräsentieren, aus welchem sich die peripher entwickelte Gattungsgruppe *Eremobelba* ableitet. Die Anbindung dieser Verwandtschaftsgruppe erfolgt dabei an die Gattungsgruppe *Tectocephus* der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe im Spaltungspunkt S2.

Das Verhalten der Spaltungswahrscheinlichkeit im Bereich der Spaltungsschritte 9 und 10 erlaubt die Errichtung der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Damaeus/Heterobelba", die aufgrund der Spaltungswahrscheinlichkeit innerhalb der Spaltungseinheit des 9. Spaltungsschrittes über den Spaltungspunkt S3 aus dem Umfeld der basalen Gattungsgruppen *Gymnodamaeus* und *Pelops* der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe abgeleitet werden kann.

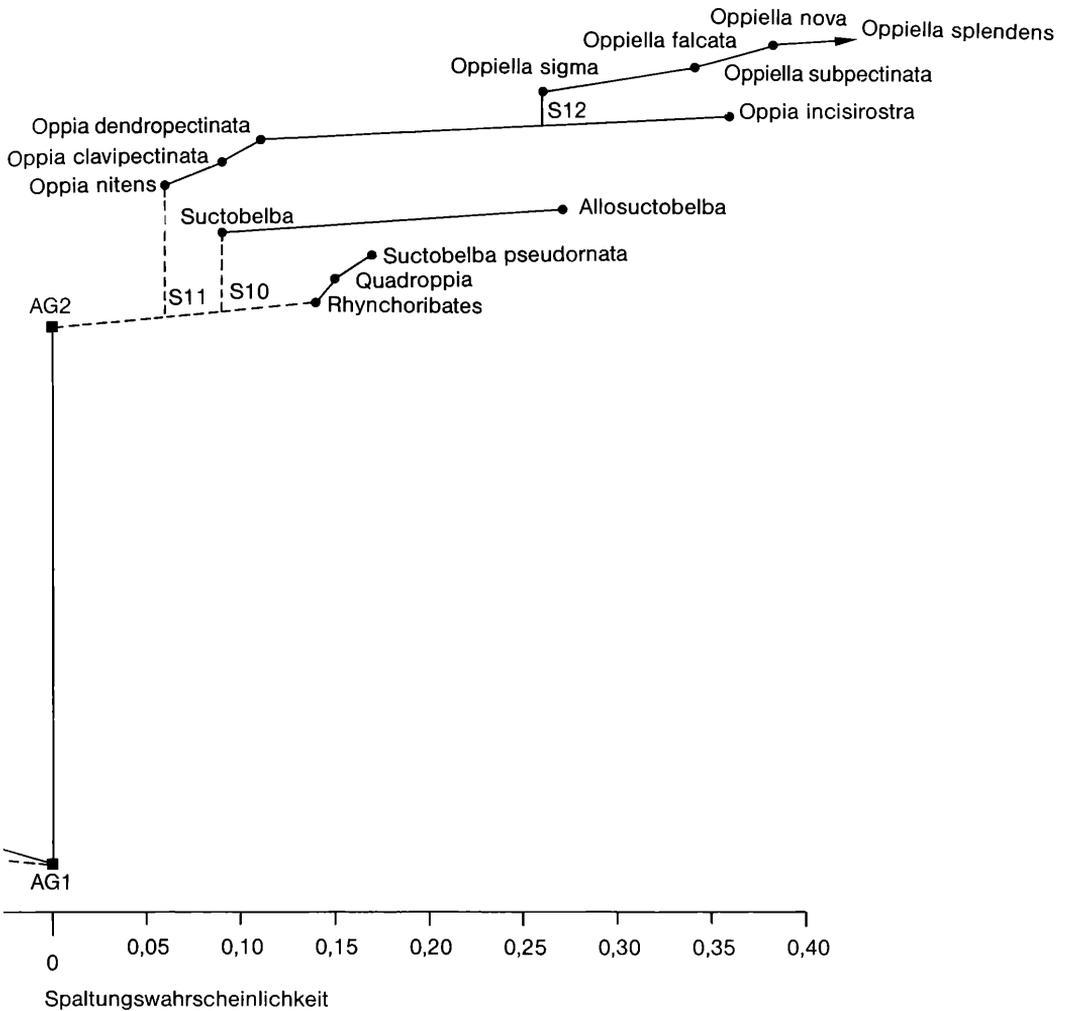
Im 11. Spaltungsschritt sinkt die Spaltungswahrscheinlichkeit gegenüber dem 10. Spaltungsschritt erneut ab, bleibt jedoch im nachfolgenden 12. Spaltungsschritt gleich. Hierdurch läßt sich eine übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Amerus/Ctenobelba" aus der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Damaeus/Heterobelba" im Spaltungspunkt S4 ableiten. Hierbei wird zwischen den Gattungsgruppen *Amerus* und *Ctenobelba* lediglich Ursprungsverwandtschaft, aber keine unmittelbare Verwandtschaft angedeutet.



Leitet sich die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Amerus/Ctenobelba" mehr peripher aus der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Damaeus/Heterobelba" über den Spaltungspunkt S4 ab, so hat die nachfolgende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Autogneta/Cepheus" aufgrund der geringen Spaltungswahrscheinlichkeit des 13. Spaltungsschrittes einen mehr basalen Ursprung im Bereich des Spaltungspunktes S5. Dabei erstreckt sich der Bereich der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Autogneta/Cepheus" über die Spaltungsschritte 13, 14, 15 und 16, wobei der Anstieg der Spaltungswahrscheinlichkeit in der 16. Spaltungseinheit den peripheren Entwicklungsabschluß dieser Verwandtschaftsgruppe im Um-

feld der Gattungsgruppe *Cepheus* anzeigt. Den Gattungsgruppen *Autogneta*, *Suctobelbila*, *Teratoppia* und *Cepheus* kann dabei lediglich Ursprungsverwandtschaft zuerkannt werden, da die Spaltungswahrscheinlichkeit in den Spaltungseinheiten der Spaltungsschritte 13, 14 und 15 gleichbleibt und lediglich in der Spaltungseinheit des 16. Spaltungsschrittes ansteigt.

Die geringe Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 17. Spaltungsschrittes erlaubt lediglich die basale Ableitung der Gattungsgruppe *Liacarus* im Spaltungspunkt S6 aus der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Autogneta/Cepheus". Da die Spaltungswahrscheinlichkeit in den Spal-



tungsschritten 11-17 oberhalb derjenigen in der Spaltungseinheit des 9. Spaltungsschrittes liegt, können alle in den Spaltungsschritten 11-17 aus dem Ausgangsmaterial abspaltenden Gattungsgruppen aus dem Bildungsbereich der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Damaeus/Heterobelba" abgeleitet werden. Die Gattungsgruppen *Damaeus* (einschließlich der Gattung *Belba*), *Heterobelba*, *Amerus*, *Autogneta*, *Cepheus* und *Liacarus* und unter Vorbehalt die beiden Gattungsgruppen *Suctobelbilla* und *Teratoppia*, bilden daher eine gemeinsame übergeordnete Verwandtschaftsgruppe aus, wobei immerhin die Arten der Gattungsgruppen *Damaeus*, *Amerus*, *Ctenobelba* und *Cepheus* auch von GRANDJEAN (1953) zusammen zu den Euphereidermata gestellt

werden. Die Arten der Gattungsgruppen *Amerus* und *Ctenobelba* hat GRANDJEAN (1965) allerdings einer eigenen Gruppe, nämlich den Eremuloidea zugeordnet. Im 18. Spaltungsschritt hält die Verringerung der Spaltungswahrscheinlichkeit weiter an und nimmt erst im 19. Spaltungsschritt wieder zu. Hierdurch läßt sich eine übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula" errichten, deren basaler Bereich durch die Gattungsgruppe *Ceratoppia* und deren peripherer Bereich durch die Gattungsgruppe *Cultroribula* gebildet wird. Die geringe Spaltungswahrscheinlichkeit der Spaltungseinheit des 18. Spaltungsschrittes erlaubt lediglich die Anbindung dieser übergeordneten Verwandtschaftsgruppe an den basalen Bereich der übergeord-

neten Verwandtschaftsgruppe "Damaeus/Heterobelba" im Spaltungspunkt S7, wobei diese Anbindung über den Spaltungspunkt S7 hinaus bis zum Spaltungspunkt S3 im Bereich der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Pelops/Eremobelba" verlängert werden kann. Hierdurch wird zum einen der verwandtschaftliche Bezug der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula" zu den "Eupheredermata" und zum anderen zu den Gattungsgruppen *Tectocephus*, *Pelops* und *Gymnodamaeus* hervorgehoben.

Nach einer erneuten Verringerung der Spaltungswahrscheinlichkeit im 20. Spaltungsschritt steigt diese im 21. Spaltungsschritt wieder an. Die hierdurch zu definierende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Ceratozetes/Galumna" untergliedert sich in den basalen Bereich der Gattungsgruppe *Ceratozetes* und in den peripheren Bereich der Gattungsgruppe *Galumna*, wobei die Anbindung dieser übergeordneten Verwandtschaftsgruppe ebenfalls an die vorangehende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Pelops/Eremobelba" im Spaltungspunkt S8 erfolgt, welcher dem Spaltungspunkt S3 unmittelbar benachbart ist. Genau wie die Gattungsgruppen *Ceratoppia* und *Cultroribula* weisen daher die Gattungsgruppen *Ceratozetes* und *Galumna* einen verwandtschaftlichen Bezug zu den Gattungsgruppen *Tectocephus*, *Pelops* und *Gymnodamaeus*, nicht jedoch zu den "Eupheredermata" auf.

Der Spaltungswahrscheinlichkeit in den Spaltungsschritten 22 und 23 zufolge läßt sich aus dem Bildungsbereich der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Galumna/Ceratozetes" die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Rostrozetes/Scheloribates" im Spaltungspunkt S9 ableiten, der hier allerdings mehr eine intermediäre als eine basale Position aufweist. Vom 18. Spaltungsschritt an zeigt sich dabei eine generelle Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten, bis schließlich die maximale Spaltungswahrscheinlichkeit im 23. Spaltungsschritt erreicht ist. Die auf diese Weise angezeigte stark ansteigende Akkumulierung gruppenspezifischer Leitmerkmalsausprägungen in den entsprechenden Spaltungseinheiten zeigt den Abschluß der Entwicklung des pterogasterinen Morphotypus im Bereich der "Non-oppioidea" an und setzt gleichzeitig diese übergeordnete Verwandtschaftsgruppe, die sich über die Spaltungseinheiten 2-23 erstreckt von derjenigen der "Oppioidea" ab, die den Bereich der Spaltungseinheiten 24-36 umfaßt.

Die Zusatzmerkmale in der die "Oppioidea" repräsentierenden Restgruppe der 23. Spaltungseinheit, zeigen dabei gleichzeitig den länger andauernden isolierten Entwicklungsprozeß dieser übergeordneten Verwandtschaftsgruppe an, weshalb im Phylogramm die Restgruppe der 23. Spaltungseinheit direkt mit der Basis des Phylogramms verbunden wird. Diese Verbindungslinie stellt gleichzeitig die Symmetrieachse des Phylogramms dar. Für die Anfangsspaltungswahrscheinlich-

keit der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe der "Oppioidea" wird willkürlich der Wert 0 festgelegt.

Die Spaltungsschritte 24, 25 und 26. sind durch einen allmählichen Anstieg der Spaltungswahrscheinlichkeit ausgezeichnet. Sie bilden daher eine gemeinsame, übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Rhynchoribates/Suctobelba pseudornata" aus. Die in ihr enthaltenen Gattungsgruppen *Rhynchoribates* und *Quadroppia* sowie die Art *Suctobelba pseudornata* weisen nur eine relative geringe Verwandtschaft untereinander auf, was durch die vergleichsweise geringe Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in der 26. gegenüber der 25. Spaltungseinheit angezeigt wird. Die Verbindung des Punktes des 24. Spaltungsschrittes, der die Abspaltung der Gattungsgruppe *Rhynchoribates* aus dem Ausgangsmaterial anzeigt, mit demjenigen Punkt, der die Restgruppe der 23. Spaltungseinheit mit der angenommenen Spaltungswahrscheinlichkeit  $SPW = 0$  repräsentiert, bildet dabei die rekonstruierte Stammlinie der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe der "Oppioidea"

Bedingt durch das Absinken der Spaltungswahrscheinlichkeit im 27. Spaltungsschritt mit anschließender starker Zunahme im 28. Spaltungsschritt, kann die hierdurch definierte übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Suctobelba" mit den Gattungsgruppen *Suctobelba* und "*Allosuctobelba*" aus der Stammlinie der "Oppioidea" im Spaltungspunkt S10 abgeleitet werden. Deutlich ersichtlich wird dabei, daß diese Verwandtschaftsgruppe eine basale Position als die vorangehende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe einnimmt, und daß, aufgrund der starken Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit im 28. Spaltungsschritt, die Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungsgruppen *Suctobelba* und "*Allosuctobelba*" außerordentlich eng ausfällt.

Nach einem erneuten, starken Absinken der Spaltungswahrscheinlichkeit im 29. Spaltungsschritt ist eine kontinuierliche Zunahme derselben in den Spaltungsschritten 30, 31 und 32 zu beobachten. Dies zeigt den engen Verwandtschaftsgrad der Arten *Oppia nitens*, *O. claviplectinata*, *O. dendropectinata* und *O. incisirostra* an, die in den Spaltungsschritten 29-32 aus dem Ausgangsmaterial herausgespalten werden. Wegen der sehr geringen Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 29. Spaltungsschrittes ist die somit gebildete übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Oppia" daher noch basaler aus der Stammlinie der "Oppioidea" abzuleiten als die vorangehende übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Suctobelba/Allosuctobelba". Die Ableitung der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Oppia" erfolgt dabei aus dieser Stammlinie im Spaltungspunkt S11

Die Spaltungswahrscheinlichkeit sinkt letztmalig im 33. Spaltungsschritt ab; danach steigt sie kontinuierlich bis zum terminalen 36. Spaltungsschritt an und erreicht hier den Wert  $SPW = 1$ . Die Spaltungsfolge 33-36 umfaßt die Gattung *Oppiella* mit den Arten *O. sigma*, *O. falcata*

und *O. nova*. Der 36. Spaltungsschritt schließlich trennt die beiden Arten *O. subpectinata* und *O. splendens* voneinander. Die Ableitung der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Oppiella" aus der vorangehenden übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Oppia" erfolgt dabei im Spaltungspunkt S12.

#### Zusammenfassung

Klammert man die isoliert aus dem Ausgangsmaterial herausspaltende Gattungsgruppe *Hermannia* aus, dann ergibt sich nachfolgendes Bild der Ableitung der einzelnen Verwandtschafts- bzw. Gattungsgruppen auf der Basis der Merkmalsakkumulierung in typostatischen Phasen, der eigentlichen Herausbildung der Morphotypen:

Aus einer basalen Stammgruppe mit dem peripheren Entwicklungsast "Carabodes/Scutovertex" leitet sich eine ebenfalls basale Gruppe mit den Gattungsgruppen *Tectocephus*, *Pelops* und *Gymnodamaeus* ab; aus dieser basalen Gruppe führen periphere Entwicklungslinien zu den Gattungsgruppen *Passalozetes* und *Eremobelba*.

Diese basale Gruppe ist der Ausgangspunkt für die Entwicklung der "Eupheredermata" einerseits und der übergeordneten Verwandtschaftsgruppen "Ceratoppia/Cultroribula" sowie der "Pterogasterina" andererseits; Hierbei befindet sich die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula" in intermediärer Position zwischen den "Eupheredermata" und den "Pterogasterina"

Den "Eupheredermata" sind die Gattungsgruppen *Damaeus*, *Heterobelba*, *Amerus*, *Ctenobelba*, *Autogneta*, *Cepheus* und *Liaccarus* zugeordnet. Die Stellung der Gattungsgruppen *Suctobelbilla* und *Teratoppia* innerhalb der "Eupheredermata" wird dabei zwar durch das Phylogramm angezeigt, kann aber hier nur im Sinne einer Ursprungsverwandtschaft aufgefaßt werden. Die Gattung *Liaccarus* zeigt dabei, ihrer basalen Stellung in den "Eupheredermata" gemäß, eine starke morphologische Affinität zur übergeordneten Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula"

Den "Pterogasterina" sind im vorliegenden Phylogramm die Gattungsgruppen *Ceratozetes*, *Galumna*, *Rostrozetes* und *Scheloribates/Oribatula* zugeordnet. Von diesen Verwandtschafts- bzw. Gattungsgruppen, die gemeinsam die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe der "Nonoppioidea" bilden, hat die zweite übergeordnete Verwandtschaftsgruppe der "Oppioidea" eine gesonderte isolierte Entwicklung genommen. Bei den "Oppioidea" leiten sich aus einer basalen Gruppe mit dem peripheren Entwicklungsast der Gattungsgruppen *Rhynchoribates* und *Quadroppia* sowie der Art *Suctobelba pseudornata* die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Suctobelba/Allosuctobelba" und die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Oppia" ab. Aus dem Bildungsbereich der Gattung *Oppia* leitet sich schließlich die Gattung *Oppiella* ab.

Die sehr periphere Position der Gattungsgruppen *Rhynchoribates* und *Quadroppia* sowie der Art *Suctobelba pseudornata* in den ersten 3 Spaltungsschritten innerhalb der übergeordneten Verwandtschaftsgruppe der "Oppioidea" zeigt dabei an, daß, von den Morphotypen ausgehend, diese Verwandtschaftsgruppe bisher wohl noch relativ unvollständig erfaßt ist, wobei die basale stehenden Gattungsgruppen *Rhynchoribates*, *Quadroppia* und die Art *Suctobelba pseudornata* eine weitgehend eigenständige, isoliert abgelaufene Entwicklung von den nachfolgenden Gattungsgruppen *Oppia* und *Oppiella* genommen haben.

## 6. Begründung der Verwandtschaftsgruppen

### 6.1 Widersprüche bei der Bildung der Verwandtschaftsgruppen

Das Spaltungsverfahren dient zunächst dazu, aus einem mehr oder weniger heterogenen Ausgangsmaterial von Semaphoronten - im Regelfall Arten -, über die die Ausprägungen der Merkmale mosaikartig verteilt sind, mehr oder weniger homogene Gruppen herauszuspalten, die durch einheitliche Merkmalskombinationen gekennzeichnet sind. Heterogene homogene Zusammensetzung der Gruppen oder des "Materials" und mosaikartige (=punktuell verstreute) - schwerpunktmäßige (und innerhalb der Schwerpunkte einheitliche) Verteilung der Merkmale bzw. ihrer Ausprägungen sind dabei immer als Extreme einer kontinuierlichen Skala von Möglichkeiten der Zusammensetzung bzw. Verteilung aufzufassen. In diesem Sinne bilden die Folgegruppen eine Abfolge homogener Gruppen von Arten, die einheitliche Muster von Merkmalsausprägungen aufweisen, herausgespalten aus jeweils heterogeneren Basisgruppen mit insoweit schwerpunktmäßig verteilten Merkmalen, als diese die Bildung von Leit- und Zusatzmerkmalen erlauben; dabei kann dennoch die mosaikartige Verteilung der Merkmale in den Basisgruppen überwiegen und überwiegt sogar in der Regel in den Restgruppen.

Die Spaltungsfolge zeichnet insoweit bereits bis zu einem gewissen Grade die Phylogenie des Ausgangsmaterials nach, als die Leitmerkmale im Spaltungsgang sukzessive an Wertigkeit verlieren; denn primär dichotome Merkmale, die wie in unserem Beispiel über 65 Arten hinweg nur 2 konstante Ausprägungen zeigen, von denen jede oder zumindest eine jeweils eine große Gruppe von Arten kennzeichnet, haben eine höhere Wertigkeit und weisen mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine phylogenetisch frühere Entwicklung hin als polytome Merkmale, deren einzelne Ausprägungen jeweils nur kleine Gruppen charakterisieren. Doch auch die phylogenetische Verwandtschaft, die aus der Merkmalsverwandtschaft erschlossen wird, ist selbstverständlich ein Kontinuum zwischen den Extremen poly-

phyletisch - monophyletisch, so daß es durchaus kein Widerspruch ist, von monophyletischen Gruppen hohen Verwandtschaftsgrades zu sprechen, wie sie in jedem Falle die Folgegruppen darstellen, und monophyletischen Gruppen abnehmenden Verwandtschaftsgrades, wie sie die Restgruppe einer Aufspaltung darstellt, bis hin zu solchen, denen lediglich noch Ursprungsverwandtschaft, also eine gemeinsame Wurzel zugestanden werden kann.

Das Ausgangsmaterial dieser Arbeit erweist sich durch die große Zahl monotomer Merkmale bereits als so homogen, daß die Möglichkeit einer Polyphyly ausscheidet; diese ist aber durchaus zu diskutieren bei dem Beispiel einer Ausgangsgruppe, in der neben Oribatiden auch Mesostigmata enthalten sind (siehe Kap. 2.3.5). Die Spaltungsfolge liefert zwar monophyletische Gruppen hohen Verwandtschaftsgrades, kann aber für sich allein keinen Aufschluß über die weitere Abstufung der Verwandtschaftsgrade dieser Gruppen untereinander geben. Hierzu dient die Analyse des Verhaltens der Merkmale, und zwar der primär dichotomen, der indifferenten sekundär dichotomen, die aus polytomen zuletzt tritomen Merkmalen bei den Spaltungen entstehen, aber wegen der mosaikartigen Verteilung ihrer Ausprägungen zunächst nicht spaltungsfähig sind, und dem Verhältnis spaltungsrelevanter dichotomer Merkmale, also der Leitmerkmale zur Gesamtzahl der dichotomen Merkmale in jeder Spaltungseinheit. Diese Analyse des Verhaltens der Merkmale ist in den Phylogrammen zusammengefaßt.

Die Spaltungsfolge selbst gibt bereits die grobe Lesrichtung von basal zu peripher, von stammesgeschichtlich früh differenzierten zu später differenzierten Gruppen an. *Hermannia* ist eine stammesgeschichtlich ältere Form als *Oppiella*. Aber *Scheloribates* *Oribatula*, die im 23. Spaltungsschritt abgespalten werden, sind keineswegs stammesgeschichtliche Vorläufer in direkter Abstammungslinie der Oppien, die ab dem 29. Spaltungsschritt herauspalten. Es gilt, monophyletische Einheiten soweit zurückzuverfolgen, wie sich deren Ursprungsverwandtschaft noch sinnvoll rekonstruieren läßt, d.h. soweit sich ihre Merkmale zu einem Morphotypus zusammenfügen.

Bei der Herausbildung der Morphotypen sind immer wieder basale und periphere Gruppen zu unterscheiden, oder, evolutiv gesehen, virente Phasen hoher typogenetischer und damit gekoppelter typolytischer Aktivität und typostatische Phasen, in denen der Morphotyp sich kaum mehr verändert. In den virenten Phasen wird eine Vielfalt an Ausprägungen verändert, aufgelöst und neu geschaffen, aber zunächst noch mosaikartig verteilt. Erst nach und nach fügen sich die Merkmale durch akkumulative Konzentration zu schwerpunktmäßigen, in sich einheitlicheren Mustern zusammen und gehen damit in die Typostase über. So markieren auch Typogenese und Typolyse einerseits und Typostase andererseits wiederum Anfangs- und Endpunkte eines

Kontinuums des Verhaltens von Merkmalen.

Basale Gruppen werden wegen ihrer hohen typolytischen typogenetischen Aktivität anhand des Verhaltens der primär dichotomen und der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale definiert, die den typolytischen bzw. typogenetisch betonten Phylogrammen zugrundeliegen. Periphere Gruppen lassen sich dagegen besser durch das Verhalten der Leitmerkmale oder der Spaltungswahrscheinlichkeit als Quotient von Leitmerkmalen : Gesamtzahl der dichotomen Merkmale im typostatisch betonten Phylogramm der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen analysieren.

Das typostatisch betonte Phylogramm, das auf die akkumulative Herausbildung der Morphotypen abhebt, eignet sich weniger zur Definition von Verwandtschaftsgruppen im basalen Stammgruppenbereich, da es hier häufig zur Herausbildung spezifischer Morphotypen kommt, die ausschließlich auf diesen Bereich beschränkt bleiben, wobei diese Morphotypen naturgemäß keine Auskunft über die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse bei der hier hohen Variabilität der morphologischen Strukturen geben können. Dem typostatisch betonten Phylogramm ist jedoch der Vorzug zu geben bei der Gruppenbildung in den mehr peripheren, morphotypisch bereits weitgehend gefestigten Bereichen. In diesen Bereichen, in denen typolytische Vorgänge kaum noch auftreten und in denen die typogenetischen Vorgänge schon weitgehend abgeklungen sind, müssen Phylogramme, die den typolytischen oder den typogenetischen Aspekt der Speziation betonen, weitgehend versagen. Diese beiden Phylogramme eignen sich dagegen besser zur Definition übergeordneter Verwandtschaftsgruppen in basalen Bereichen. Für den typolytischen Aspekt wirkt sich dabei der sukzessive Abbau der ancestralen Merkmalsausprägungen in typogenetisch aktiven Bereichen basaler Gruppen zur Definition engerer Verwandtschaftsgruppen positiv aus. Ähnliches gilt für ein Phylogramm, das direkt die typogenetische Aktivität in basalen Bereichen zur Gruppendefinition ausnutzt. Als positiv wirkt sich hier der sukzessive Abbau der anfänglich hohen Merkmalsvariabilität aus, was auf die Stabilisierung der einzelnen Merkmalsstrukturen zurückzuführen ist, die später zur Bildung der allmählich sich herauskristallisierenden Morphotypen im Zuge der Typostase beitragen.

Abseits aller Unterschiede in den Beurteilungsgrundlagen, die im Verfahren selbst begründet sind, beeinflusst der Grad der Vollständigkeit der im Ausgangsmaterial erfaßten Morphotypen die Gruppendefinitionen. Fehlende Morphotypen, d.h. fehlende Verteilungsmuster von Ausprägungen, nicht etwa fehlende Ausprägungen, im Ausgangsmaterial müssen vor allem die Spaltungswahrscheinlichkeit nachhaltig beeinflussen; denn je größer die Zahl der Ausprägungskombinationen, desto geringer die Chance zur Bildung von Merkmalsbündeln mit Hilfe schwerpunktmäßig verteilter dichotomer Merkmale. Die Spaltungswahrscheinlichkeit sinkt umso mehr, je

vollständiger und umfangreicher die Merkmalskonfigurationen einer Basisgruppe sind.

Damit ist die Vollständigkeit des Ausgangsmaterials oder späterer Basisgruppen im Spaltungsgang besonders deutlich am Phylogramm, das die akkumulative Herausbildung der Morphotypen betont, abzulesen. Es eignet sich daher zur Überprüfung der Vollständigkeit des Ausgangsmaterials, ein Faktum welches in der vorliegenden Analyse weder für die Morphotypen der "Non-oppioidea" noch für diejenigen der "Oppoidea" gegeben ist.

Weitgehend unabhängig von der Vollständigkeit des Ausgangsmaterials reagieren die beiden Phylogramme, die den typolytischen oder den typogenetischen Aspekt des Spezialisierungsvorganges in den Vordergrund rücken. Die Begründung hierfür ist darin zu suchen, daß beide auf die Umwandlung von Merkmalsstrukturen abheben und dabei den ganzen Morphotypus, d.h. das Verteilungsmuster der Ausprägungen, weitgehend unberücksichtigt lassen.

Die Vollständigkeit in der Erfassung der einzelnen Merkmalsstrukturen der Höheren Oribatiden im Ausgangsmaterial der Analyse ist weit eher zu erreichen als etwa die Vollständigkeit ihrer unterschiedlichen Morphotypen. Die Zahl der Ausprägungen ist begrenzt und liegt nach den in dieser Arbeit verwendeten Definitionen bei etwa 3200, und in der Tat dürfte der größte Teil der möglichen Merkmalsstrukturen im Ausgangsmaterial der Analyse bereits enthalten sein. Die Zahl der Ausprägungskombinationen ist rein rechnerisch astronomisch hoch, praktisch allerdings ebenso unbekannt wie die Zahl der Arten und mit Sicherheit im Ausgangsmaterial höchst unvollständig vertreten.

Je nachdem, ob man die Vorgänge der Typolyse, der Typogenese oder der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen in den Vordergrund rückt, ergeben sich unterschiedliche Möglichkeiten der Ableitung bzw. Bildung von Verwandtschaftsgruppen.

#### Übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Carabodes/Scutovertex/Tectocephus/Passalozetes"

Unter Betonung des Vorganges der Typolyse stellt sich die Bildung der Gattungsgruppen *Carabodes*, *Scutovertex*, *Tectocephus* und *Passalozetes* durch die Spaltungsschritte 2, 3, 4 und 5 als radiativer Prozeß dar (Abb. 4). Betont man dagegen den typogenetischen Aspekt, so gehören diese Gattungsgruppen einer gemeinsamen, hochvariablen übergeordneten Verwandtschaftsgruppe an (Abb. 5). Unter Betonung der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen erhält man in diesem Umfeld die zwar benachbarten, aber dennoch voneinander isolierten beiden Verwandtschaftsgruppen "Carabodes/Scutovertex" und "Tectocephus/Passalozetes" (Abb. 6). Da sich aber im Umfeld der Gattungsgruppen *Carabodes*, *Scutovertex*, *Passalozetes* und *Tectocephus* eine außerordentlich hohe Typogeneserate zeigt, wird hier die Betonung des Typogeneseaspektes

zur Definition dieser Gruppe herangezogen.

Der typogenetische Aspekt läßt eine beträchtliche Zunahme der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale erkennen und zwar als Folge der Tatsache, daß bei der Abspaltung der Gattungsgruppe *Carabodes* viele tritome Merkmale in dichotome Merkmale überführt werden, deren beide Ausprägungen nachwievor mosaikartig über die Arten der Restgruppe verteilt sind. Insbesondere zwischen den Gattungsgruppen *Carabodes* und *Scutovertex* bestehen deutliche morphologische Differenzen.

Dies wird auch durch Unterschiede in der Ontogenie der Gattungsgruppen *Carabodes* und *Scutovertex* bestätigt. Verfügen z.B. nach GRANDJEAN (1953, 1961) und TRAVÉ (1978) zumindest die Arten aus dem Umfeld der Gattungen *Carabodes* und *Otocephus* über die Genitalborstenformel 1-2-4-4 und zeigen diese zugleich eine Trichobothrienregression im Bereich ihrer Nymphen und Larven, so lautet die Genitalborstenformel von *Scutovertex* 1-3-5-6 und eine nymphale Trichobothrienregression fehlt. Eine enge Verwandtschaft im Sinne einer Gattungsgruppe besteht danach zwischen solchen Gattungen wie *Carabodes* und *Scutovertex* nicht.

In einem typogenetisch hochaktiven Umfeld tritt der morphologische Unterschied zwischen den sich herausbildenden Taxa zur Beurteilung des Verwandtschaftsgrades in den Hintergrund, weil in solchen virenten Gruppen durch die hohe typogenetische Aktivität sehr ähnliche, aber auch sehr unterschiedliche Morphotypen nebeneinander auftreten können.

Innerhalb der basalen Gruppe, der die Gattungsgruppen *Carabodes*, *Scutovertex*, *Tectocephus* und *Passalozetes* angehören, dürfte die Entwicklung der einzelnen Gattungsgruppen eher radiativer Natur sein, d. h. jede der hier aufgeführten Gattungsgruppen hat eine eigenständige, von ihrer jeweils benachbarten Gruppe isoliert Entwicklung durchlaufen. Ihre zeitlich gemeinsame basale Stellung im System bleibt jedoch davon unberührt.

#### Die Stellung der Gattungsgruppe *Pelops*

Nach dem typolytisch betonten Phylogramm (Abb. 4) ist die Gattungsgruppe *Pelops* über *Passalozetes* an die genannte übergeordnete Verwandtschaftsgruppe angeschlossen. Ein Widerspruch ergibt sich hier zum typogenetisch betonten Phylogramm (Abb. 5) und insbesondere unter Hinzuziehung des Phylogramms der Betonung der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen (Abb. 6), wonach die Gattungsgruppe *Eremobelba* zusammen mit den Gattungsgruppen *Pelops* und *Gymnodamaeus* eine eigene übergeordnete Verwandtschaftsgruppe bildet, in welcher es zur akkumulativen Herausbildung des *eremobelbiden* Morphotypus kommt. Vom Morphotyp des Adultus her gesehen scheint die Bildung einer engeren Verwandtschaftsgruppe zwischen *Eremobelba* und *Gymnodamaeus* berechtigt, nicht jedoch die Einbeziehung der Gattungs-

gruppe *Pelops* mit ihrem pterogasterinen Morphotypus. Die in einigen Eigenschaften solenidientragende, distale Apophyse auf Tibia I, protrudierende Bothridien und konkav eingesenkte Notogasterregion erhebliche Übereinstimmung der Nymphen von *Pelops* mit dem Adultus von *Gymnodamaeus*, zeigen indessen, daß die Definition einer solchen Verwandtschaftsgruppe begründet ist. Auf der nymphalen Ebene zeigen sich noch mehr Verknüpfungen zwischen dem amerobeliden und dem pterogasterinen Morphotyp. So erwähnt z. B. GRANDJEAN (1954) eremobelid gestaltete *crispins* bei der Nymphen von *Parachipteria willmanni*.

*Pelops* scheint aber mehr in das verwandtschaftliche Umfeld der Gattungsgruppe *Passalozetes* zu gehören, von der einige Arten genau wie die Arten der Gattung *Pelops* durch das Fehlen des Solenidium auf Tibia IV ausgezeichnet sind. Einige *Passalozetes*-Arten wie *P. perforatus* (BERLESE, 1910) zeigen andererseits *crispins*, die auch im verwandtschaftlichen Umfeld von *Gymnodamaeus* zu finden sind. Die wohl mehr als Ursprungsverwandtschaft zu interpretierende Beziehung zwischen den Gattungsgruppen *Pelops* und *Gymnodamaeus* wird zudem dadurch hervorgehoben, daß die Spaltungswahrscheinlichkeiten im 6. und 7. Spaltungsschritt gleich sind.

Die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Eremuloidea sensu GRANDJEAN"

Der Typolysevorgang erreicht seinen Höhepunkt im Bereich der Gattungsgruppen *Gymnodamaeus*, *Eremobelba*, *Damaeus/Belba*, *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* (Abb. 4), in dem die typogenetische Aktivität ebenfalls sehr hoch ist (Abb. 5). Damit ergeben sich in der Zusammenfassung dieser Gattungsgruppen zur übergeordneten Verwandtschaftsgruppe der Eremuloidea sensu GRANDJEAN zwischen den beiden dargestellten Phylogrammen der typolytisch und der typogenetisch betonten Spaltungsschritte keine wesentlichen Widersprüche.

Auch die Stellung der Gattungsgruppen *Damaeus/Belba*, *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* zueinander stellt sich unter dem Aspekt der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen anders dar als unter Betonung der Vorgänge der Typolyse und der Typogenese. Danach bilden *Damaeus* und *Heterobelba* eine enge Verwandtschaftsgruppe, wohingegen *Amerus* und *Ctenobelba* allenfalls mehr eine Ursprungsverwandtschaft zueinander aufweisen. Mindestens die Gattungsgruppen *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* sind jedoch enger untereinander verwandt, wenn man sowohl den typolytisch als auch den typogenetisch betonten Bildungsvorgang von Verwandtschaftsgruppen zugrundelegt. Die im typogenetischen Spaltungsgang betonte Sonderstellung von *Damaeus/Belba* im Umfeld der Gattung *Eremobelba*, die im Gegensatz zur angezeigten Stellung dieser Gattungsgruppe im Bereich der Gattungsgruppen *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* durch

den typolytischen Spaltungsgang steht, fällt hierbei nicht sonderlich ins Gewicht, da alle hier erwähnten Gattungsgruppen sowohl im typogenetisch als auch im typolytisch betonten Spaltungsgang aus dem Bereich der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* abgeleitet werden können.

In der Tat scheinen die Gattungsgruppen *Gymnodamaeus*, *Eremobelba*, *Damaeus/Belba*, *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* in einem sehr engen verwandtschaftlichen Bezug zu stehen. Dies wird unter anderem auch durch solche Gattungen wie *Basilobelba* untermauert, die nach den Darstellungen von GRANDJEAN (1959) durch die angedeuteten "crispins" auf den Beinen, durch das abgesetzte Rostrum, durch die Neotrichie auf der Anogenitalregion und die weil lateral verlaufende *carina circumventralis* sowie durch die Gestaltung der Nymphenhäute zumindest Eigenschaften der Gattungsgruppen *Gymnodamaeus*, *Eremobelba*, *Heterobelba*, *Amerus* und *Ctenobelba* in sich vereinigt.

Die geringelte Sensillenbasis von *Basilobelba*, die GRANDJEAN (1959) anlässlich der Beschreibung der Art *Hammation sollertius* darstellt und die nach BALOGH (1972) der Art *Basilobelba retarius* (WARBURTON, 1912) entspricht, tritt in dieser Form übrigens wieder bei *Spinozetes inexpectatus* PIFFL, 1966 auf, was bei der amerobeliden Gesamterscheinung dieser Art nicht weiter verwundert. Interessanter ist das Auftreten einer gleichartig geformten Sensillenbasis bei der Microzetide *Magohezetes pentasetarum* ENGELBRECHT, 1972, was die nachbarliche Verwandtschaft von Arten mit pterogasterinem und amerobelidem Morphotypus erhärtet. Damit wird eine weitere Begründung für die Bildung einer Verwandtschaftsgruppe, welche die Gattungsgruppen *Pelops*, *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* umfaßt, geliefert.

Die übergeordneten Verwandtschaftsgruppen "Autogneta/Suctobelbida/Teratoppia" und "Cepheus/Liacarus"

Ab dem 12. Spaltungsschritt nimmt die Intensität der typolytischen Vorgänge so stark ab, daß die Typolyse zur sicheren Bildung von Verwandtschaftsgruppen nicht mehr herangezogen werden kann; erst ab dem 25. Spaltungsschritt ist wieder eine erhöhte Typolyseaktivität zu beobachten. Die im typolytisch begründeten Phylogramm (Abb. 4) dargestellten Verwandtschaftsgruppen "Autogneta/Suctobelbida", "Cepheus/Liacarus" und "Rostozetes/Schelorbates" sind daher nur mangelhaft abgesichert, weshalb zur Definition übergeordneter Verwandtschaftsgruppen im Bereich der Spaltungsschritte 13-24 vermehrt der typogenetisch betonte Spaltungsgang und der Prozeß der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen herangezogen werden muß.

Im typogenetisch begründeten Phylogramm (Abb. 5) läßt sich eine stetige Abnahme der Typogeneserate in den Spaltungsschritten 13-24 beobachten. Da sich das Bildungsumfeld von Verwandtschaftsgruppen immer

durch eine hohe typogenetische Aktivität auszeichnet, lassen sich im Bereich derjenigen Spaltungsschritte, die einen gewissen Anstieg der Typogeneserate anzeigen, jeweils durch typostatische Spaltungsschritte voneinander isolierte Verwandtschaftsgruppen erstellen, die alle auf das basale verwandtschaftliche Umfeld der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* zurückgeführt werden können.

So läßt sich in den Spaltungsschritten 13, 14 und 15 die übergeordnete Verwandtschaftsgruppe "Autogneta/Teratoppia" mit den Gattungsgruppen *Autogneta*, *Suctobelbilla* und *Teratoppia* erstellen. Bei dem Auftreten von Enantiophysen und dem großen Horn auf Tibia I von *Autogneta*, der passalozetiden dorsosejugalen Linie mit der transversal verlaufenden unmittelbar davorliegenden Sklerotisationsleiste und den crispinsähnlich abgesetzten proximalen Bereich von Femur I bei *Suctobelbilla* sowie dem andeutungsweise abgesetzten Rostralbereich und den crispinsähnlich angelegten ventralen Spornen auf den Tibien der Vorderbeine von *Teratoppia* und dem damit angezeigten Ursprung im Umfeld der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* und der Eremuloidea, hat eine derartige Verwandtschaftsgruppe durchaus ihre Berechtigung. Auch die mehr passalozetiden Eigenschaften von *Suctobelbilla* passen in das Argumentationsgebäude zur Errichtung dieser Verwandtschaftsgruppe, ist doch in der Nachbarschaft ihres Ursprungsbereiches auch die Gattungsgruppe *Passalozetes* zu finden.

Von der vorausgehenden Verwandtschaftsgruppe durch einen typostatischen Spaltungsschritt getrennt, steht die Verwandtschaftsgruppe "Cepheus/Liacarus" der Spaltungsschritte 16 und 17, den nachfolgenden Gattungsgruppen *Ceratoppia*, *Cultroribula*, *Ceratozetes*, *Galumna*, *Rostrozetes* und *Scheloribates/Oribatula* verwandtschaftlich näher als den den Gattungen *Autogneta*, *Suctobelbilla* und *Teratoppia* der vorangehenden Verwandtschaftsgruppe. Unter Bezugnahme auf die akkumulative Herausbildung der Morphotypen (Abb. 6) bilden aber die Gattungsgruppen *Autogneta*, *Suctobelbilla*, *Teratoppia* und *Cepheus* im Bereich der Spaltungsschritte 13-16 eine gemeinsame übergeordnete Verwandtschaftsgruppe, aus deren sich peripher entwickelndem Ast der Gattungsgruppe *Cepheus* basal die dem 17. Spaltungsschritt zugeordnete Gattungsgruppe *Liacarus* abspaltet. Hierbei leitet sich diese Verwandtschaftsgruppe, deren Gattungsgruppen sich lediglich als ursprungsverwandt zueinander erweisen, aus der Verwandtschaftsgruppe *Damaeus/Heterobelba* ab, was auch durch den eupheredermaten Charakter von *Cepheus* zusätzlich untermauert würde.

Indessen zeigt *Suctobelbilla*, insbesondere durch die Gestaltung ihrer dorsosejugalen Linie und die Art der lateralen Abgrenzungsleiste der Epimeral- zur Acetabularregion mehr morphologische Übereinstimmungen mit solchen Gattungen wie *Passalozetes* und *Licnere-maeus*. Die Übereinstimmung, die sich in der Stellung

der Solendien auf Tibia I zwischen den Arten der Gattungen *Autogneta*, *Cepheus* und *Liacarus* sowie in der Borstenanzahl auf Genu IV zwischen den Arten der Gattungen *Autogneta* und *Cepheus* zeigen, treten nicht bei den beiden hier aufgeführten Arten der Gattungen *Suctobelbilla* und *Teratoppia* auf. Ob die Affinitäten die sich in ontogenetischer Hinsicht zwischen dem eupheredermaten *Cepheus* und den laut GRANDJEAN (1960) gelegentlich mit Scalps anzutreffenden Arten der Gattung *Autogneta* ergeben, auch für die Arten der Gattungen *Suctobelbilla* und *Teratoppia* zutreffen, kann nicht ermittelt werden, da die Ontogenie der Arten dieser beiden Gattungen unbekannt ist. Nach GRANDJEAN (1953, 1960) ist das verwandtschaftliche Umfeld um *Autogneta* durch unideficiente Nymphen und dasjenige um *Cepheus* und *Liacarus* durch quadredeficiente Nymphen ausgezeichnet. Insgesamt ist unter ontogenetischen Gesichtspunkten eine übergeordnete Verwandtschaftsgruppe mit den Gattungsgruppen *Autogneta*, *Suctobelbilla*, *Teratoppia*, *Cepheus* und, davon abzweigend, *Liacarus* nur unzureichend zu begründen.

Vor dem Hintergrund der ungeklärten Stellung der beiden Gattungsgruppen *Suctobelbilla* und *Teratoppia*, deren Ableitung in der Nachbarschaft von *Gymnodamaeus* und *Passalozetes* jedoch sehr wahrscheinlich ist, und angesichts der unterschiedlichen Ontogenie der Gattungsgruppen *Autogneta*, *Cepheus* und *Liacarus*, ist der Darstellung der Stellung dieser Gattungsgruppen im System durch das Phylogramm, welches den typogenetischen Aspekt der Spaltungsfolge betont (Abb. 5), der Vorzug zu geben gegenüber derjenigen, welche die Herausbildung der Morphotypen durch Merkmalsakkumulierung (Abb. 6) in den Vordergrund rückt.

Die Verwandtschaftsgruppen "Ceratoppia/Cultroribula" und Pterogasterina s. str.

Die anhaltende typostatische Tendenz in den Spaltungsschritten 18-24 führt zu morphologisch immer konstanteren Verwandtschaftsgruppen, die bereits frühzeitig ihre den Morphotypus betreffende Variabilität verloren haben; die morphologischen Unterschiede deuten hier daher eher auf eine bereits frühzeitig einsetzende Isolation untereinander hin, wodurch in hochtypostatischen Spaltungsschritten die akkumulative Herausbildung der Morphotypen eher die tatsächlichen verwandtschaftlichen Gegebenheiten wiedergibt.

Danach steht einer basalen Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula" die ebenfalls basale Verwandtschaftsgruppe "Ceratozetes/Galumna" gegenüber, aus deren Umfeld sich die mehr periphere Verwandtschaftsgruppe "Rostrozetes/Scheloribates" ableitet, wobei die akkumulative Herausbildung des pterogasterin-pononoten Morphotypus durch die tendenzgemäße Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in den Spaltungseinheiten vom 20. bis zum 23. Spaltungsschritt angezeigt wird. Die Abgrenzung dieser als Pterogasterina s. str. zu bezeichnende und durch die

beiden größeren Gruppen "Ceratozetes/Galumna" und "Rostrozetes/Scheloribates" repräsentierte Verwandtschaftsgruppe gegenüber der nachfolgenden Verwandtschaftsgruppe der "Oppioidea" ergibt sich durch die maximale Spaltungswahrscheinlichkeit, die in der Spaltungseinheit des 23. Spaltungsschrittes erreicht wird.

Sowohl die Ableitung der Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula" als auch diejenige der beiden Verwandtschaftsgruppen "Ceratozetes/Galumna" und "Rostrozetes/Scheloribates" erfolgt aus dem Umfeld der basalen Gruppen *Tectocephus*, *Pelops* und *Gymnodamaeus*. Ontogenetische Argumente untermauern jedoch die eigenständige Stellung der Verwandtschaftsgruppe "Ceratoppia/Cultroribula". So besitzen *Ceratoppia* und *Hafenrefferia* nach GRANDJEAN (1953, 1965) eine quinque- bzw. quadrifidiente Nymphe, während die Nymphen der Verwandtschaftsgruppen "Ceratozetes/Galumna" und "Rostrozetes/Scheloribates" durchweg uni- bzw. bifidient sind, wozu schließlich noch die minitectalen Strukturen im Bereich der Genitalöffnung der Adulti von *Ceratoppia*, *Cultroribula* und *Hafenrefferia* kommen (GRANDJEAN 1968, NORTON 1983, eigene Beobachtungen).

Die Verwandtschaftsgruppen "Ceratozetes/Galumna" und "Rostrozetes/Scheloribates" wiederum unterscheiden sich durch die megaskleritischen Nymphen der ersten und die mikroskleritischen Nymphen - von GRANDJEAN 1959 durch den Begriff "exocentrosclerosae" ersetzt - der letzten Gruppe voneinander, wobei die Gattungsgruppe *Achipteria* durch ihre Nymphe plissée innerhalb der Verwandtschaftsgruppe "Ceratozetes/Galumna" eine Ausnahme bildet.

Nicht unerwähnt bleiben sollte die nach FUJIKAWA (1978) megaskleritische Nymphe der thyrisomiden Art *Pantelozetes paolii luxeni* FUJIKAWA, 1978, welche in der Skleritenaufteilung starke Affinitäten zu den Nymphen der ceratozetiden Gattungen *Sphaerozetes* und *Melanozetes* zeigt, wie sie durch BEHAN-PELLETIER (1985, 1986) dargestellt worden sind. Bei der morphologischen Affinität des Adultus von *Pantelozetes* zu *Liacarus*, *Ceratoppia* und *Cultroribula* wäre daher die nachbarliche Stellung von *Ceratoppia* und *Cultroribula* im Umfeld der Gattungsgruppe *Ceratozetes* trotz abweichender Nympfenformen durchaus zu vertreten.

Die nachbarliche Stellung der Verwandtschaftsgruppen "Ceratozetes/Galumna" und "Rostrozetes/Scheloribates" wird deutlich durch die Tritonymphe von *Humeroabates rostromellatus* GRANDJEAN, 1936 angezeigt, die nach GRANDJEAN (1970) neben den für den Verwandtschaftsbereich von *Ceratozetes* üblichen Makroskleriten auch die exozentrosklerosen Mikrosklerite der Verwandtschaftsgruppe "Rostrozetes/Scheloribates" aufweist. Die nachbarliche Stellung dieser beiden Verwandtschaftsgruppen wird zusätzlich durch die Parakalummid *Neoribates gracilis* TRAVÉ, 1970 unterstrichen, deren Adultus sowohl scheloribatid/oribatulide

Merkmale, wie etwa die area porosa sublamellaris, als auch galumnide Merkmale, wie z.B. entsprechend geformte Pteromorphen zeigt und deren Tritonymphe nach TRAVÉ (1970) exozentroskleros ist.

Nicht zuletzt aber sind es die Mochlozetiden, deren Adulti mit ihrer Tendenz zur Ausbildung von Custodien, mit ihren Tutorien und ihrer durch die laterale Rostrallamelle andeutungsweise abgeteilten Genalzahlregion morphologische Eigenschaften aus dem Umfeld von *Ceratozetes* mit Eigenschaften aus dem Umfeld von *Scheloribates* und *Oribatula*, wie die Gestalt der Tibia I und das Vorhandensein einer sublamellaren area porosa, vereinigen. Zu diesen durch GRANDJEAN (1959, 1960) für die Gattungen *Mochlozetes*, *Dynatozetes* und *Terrazetes* dargestellten Strukturen kommen noch galumnide Eigenschaften hinzu, wenn man die weitgehend reduzierten, lediglich durch ihre Insertionsstellen vertretenen Notogasterborsten mitberücksichtigt. Ihre exozentrosklerose Nymphe verweist wiederum auf das verwandtschaftliche Umfeld von *Scheloribates* und *Oribatula*.

Nach Darstellungen von BECK (1965) und WUNDERLE (in Vorb.) zeigen übrigens die Adulti der Arten der Gattungen *Rostrozetes*, *Haplozetes*, *Peloribates* und *Protoribates* ähnliche Merkmalskombinationen wie diejenigen der Gattungen *Mochlozetes*, *Dynatozetes* und *Terrazetes*. Ihre Nymphen sind ebenfalls exozentroskleros. Damit sind die Haplozetidae, denen die genannten Gattungen nach GRANDJEAN (1953) angehören, wie wahrscheinlich auch die Mochlozetidae, basale Verwandte der Scheloribatiden/Oribatuliden, die noch über Strukturen der Ceratozetiden verfügen.

Obwohl das Phylogramm der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen die distinkte Stellung der hier zuletzt besprochenen drei Verwandtschaftsgruppen "Ceratoppia/Cultroribula", "Ceratozetes/Galumna" und "Rostrozetes/Scheloribates" am besten wiedergibt, wird dennoch ein Aspekt durch das Phylogramm der typogenetisch betonten Spaltungsschritte (Abb. 5) besser dargestellt, nämlich derjenige der nachbarlichen Stellung der Verwandtschaftsgruppe "Cepheus/Liacarus" zu den Gattungsgruppen *Ceratoppia* und *Cultroribula*. Auch diese nachbarliche Stellung wird wiederum durch das Faktum der quinque- bzw. quadrifidienten Nymphe der Gattungsgruppen *Cepheus*, *Liacarus*, *Ceratoppia* und vermutlich auch von *Cultroribula* untermauert. Auch NORTON (1983) erwähnt eine Reihe morphologischer Affinitäten zwischen den Gattungen *Ceratoppia*, *Liacarus*, *Astegistes*, *Furcoribula*, *Cultroribula* und *Gustavia*, gemäß entsprechender Untersuchungen durch GRANDJEAN (1968). Hierbei wird insbesondere auf die Minitectenbildung im Bereich der Aggenitalregion dieser Gattungen hingewiesen, wobei *Cepheus* selbst derartige Strukturen jedoch nicht aufweist. NORTON kommt dennoch zu der Vermutung, daß die umfangreiche Familie der Cepheidae sehr nahe mit den Liacaroidea verwandt ist, wobei er betont, daß der Nachweis eines derartigen

Verwandtschaftsbezuges allerdings sehr schwierig sein dürfte.

Damit ist der Spaltungsgang im Verwandtschaftsbereich der "Nonoppioidea" abgeschlossen. Die Tatsache, daß dabei die Spaltungswahrscheinlichkeit in der 2. Spaltungseinheit über derjenigen in der 4. Spaltungseinheit liegt, zeigt an, daß von den Morphotypen her gesehen, die "Nonoppioidea" keinesfalls vollständig erfaßt sind, müssen doch in einer ideal homogenen Gruppe die ersten Spaltungsschritte die geringste Spaltungswahrscheinlichkeit überhaupt zeigen, im Idealfall den Wert 0.

Die "Oppioidea"

Durch das Ansteigen der Typogeneserate vom 24. zum 27. Spaltungsschritt zeigt das Phylogramm der typogenetisch betonten Spaltungsschritte (Abb. 5) den Übergang von der vorangehenden Großgruppe der "Nonoppioidea" in die nachfolgende Gruppe der "Oppioidea" an. Der typostatische 28. Spaltungsschritt schließt dabei eine Stammgruppe ab, die die Gattungsgruppen *Rhynchoribates*, *Quadroppia*, *Suctobelba* und *Allosuctobelba* enthält. Dies wird in gewisser Weise durch die ab dem 25. Spaltungsschritt erneut einsetzende Typolyse untermauert, die, wie das entsprechende Phylogramm (Abb. 4) zeigt, bis zum 28. Spaltungsschritt andauert und somit die Gattungsgruppen *Quadroppia*, *Suctobelba* und *Allosuctobelba* sowie die Art *Suctobelba pseudornata* umfaßt. Hierbei verbleibt allerdings die Gattungsgruppe *Rhynchoribates* in isolierter Position. In Widerspruch hierzu steht die entsprechende Darstellung durch das Phylogramm der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen (Abb. 6). Hiernach bilden die Gattungsgruppen *Rhynchoribates* und *Quadroppia* und die Art *Suctobelba pseudornata* eine eigene, morphologisch mehr peripher gelegene Verwandtschaftsgruppe aus, der eine eigene Verwandtschaftsgruppe mit den Gattungsgruppen *Suctobelba* und *Allosuctobelba* gegenübersteht. Da die Zunahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in den Spaltungsschritten 24-26 jedoch ausgesprochen gering ist, ist der Verwandtschaftsgrad zwischen den Gattungsgruppen *Rhynchoribates* und *Quadroppia* sowie der Art *Suctobelba pseudornata* eher als eine Ursprungsverwandtschaft anzusehen. Dagegen stellt sich die Gattungsgruppe *Suctobelba/Allosuctobelba* als eine ausgesprochen enge Verwandtschaftsgruppe dar, was der sehr starke Anstieg der Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 28. Spaltungsschrittes gegenüber derjenigen des 27. Spaltungsschrittes anzeigt. Für die Definition der Basisgruppe der "Oppioidea" sind deshalb die Phylogramme der typolytisch und der typogenetisch betonten Spaltungsschritte vorzuziehen, da die Bedeutung virenter Phasen hoher typogenetischer wie typolytischer Aktivität - und um eine solche, wenngleich geringerer Wertigkeit, handelt es sich hier ebenso wie an der Basis der Spaltungsfolge etwa im Bereich *Carabodes*, *Scutover-*

*tex*, *Passalozetes*, *Gymnodamaeus* - dadurch besser zur Geltung kommt.

Vom 28. Spaltungsschritt an sind typolytische Vorgänge unbedeutend und auch die Typogeneserate geht wegen der rapiden Abnahme der sekundär dichotomen Merkmale in den Spaltungseinheiten der terminalen Spaltungsschritte 33, 34 und 35 zurück, so daß die Herausbildung der Gattungen *Oppia* und *Oppiella* - zu verstehen auch als typostatische Ausgestaltung des oppiiden Morphotyps - nur mit Hilfe des Phylogramms der akkumulativen Herausbildung der Morphotypen (Abb. 6) sinnvoll dargestellt werden kann.

Deutlich zeigt sich, daß die Spaltungswahrscheinlichkeit in den Spaltungsschritten 29, 30, 31 und 32 stark zunimmt. Die Arten *Oppia nitens*, *O. clavipectinata*, *O. (Arcoppia) dendropectinata* und *O. incisirostra* gehören damit in der Tat einer sehr engen Verwandtschaftsgruppe an. Hiervon ist, durch die Abnahme der Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 33. Spaltungsschrittes die Gattung *Oppiella* getrennt, wobei vom 33. Spaltungsschritt an die Spaltungswahrscheinlichkeit in den aufeinanderfolgenden Spaltungseinheiten kontinuierlich ansteigt, bis sie in der terminalen Spaltungseinheit des 36. Spaltungsschrittes schließlich den Wert 1 erreicht. Die Arten *Oppiella sigma*, *O. falcata*, *O. nova*, *O. splendens* und *O. obsoleta* gehören damit einer eigenen, ebenfalls engen Verwandtschaftsgruppe an.

Die Unterscheidung der beiden Gattungen *Oppia* und *Oppiella* wird dabei durch Angaben von SENICZAK (1975) untermauert, nach denen sich die Adulti von *Oppia* und *Oppiella* in der Art der Bewegungsweise des 1. Beinpaares vor dem Aufsetzen desselben auf dem Boden unterscheiden und wonach die Nymphen der Gattung *Oppiella* über Schutzborsten im Bereich der Solenidien auf den Tibien und Genu der Beine verfügen, wohingegen dieselben den Nymphen der Gattung *Oppia* fehlen. Die hohe Anfangsspaltungswahrscheinlichkeit innerhalb der "Oppioidea" in der Spaltungseinheit des 24. Spaltungsschrittes zeigt dabei an, daß die Gruppe der "Oppioidea" morphotypisch nicht vollständig erfaßt ist.

## 6.2 Ontogenetische Aspekte der Verwandtschaftsgruppen

Die Anbindung der "Oppioidea" an den Bereich der "Nonoppioidea" bleibt zunächst problematisch. Immerhin jedoch verfügen nach GRANDJEAN (1953) und nach SENICZAK (1975, 1977) die Arten der Gattungen *Oppia*, *Oppiella* und *Suctobelba* über 5 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe, wobei allerdings die entsprechenden Beborstungsverhältnisse bei *Rhynchoribates* und *Quadroppia* unbekannt sind. Die hier angeführten Arten der "Nonoppioidea" verfügen dagegen nach GRANDJEAN (1953, 1960, 1965) über 7 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe, wobei aber auch in diesem Fall die Daten für die entsprechenden Beborstungsverhältnisse bei den Arten der Gattungen *Heterobelba*, *Suctobelbilla* und *Teratoppia* fehlen. Auch von diesem ontogenetischen

Merkmal aus betrachtet, scheint die Annahme für die getrennte Entwicklung der "Oppioidea" innerhalb der Höheren Oribatiden daher gerechtfertigt zu sein.

Nach GRANDJEAN (1953,1962) treten variable Beborstungsverhältnisse auf dem Tarsus IV der Protonymphe bei den Höheren Oribatiden eher im basalen Umfeld der Hermanniellidae und der Liodidae auf. So tragen die Hermanniellidae sowohl 5 als auch 7 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe, wobei sich die 7 Borsten auf bei *Sacculobates horologiorum* GRANDJEAN, 1962 finden. Die Liodidae können nach GRANDJEAN (1945) 7-11 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe aufweisen. Sowohl die 5 als auch die 7 Borsten des protonymphalen Tarsus IV sind dabei innerhalb der Oribatiden als alte Merkmale aufzufassen, da sich diese Borstenanzahlen auch schon im Bereich der Niederen Oribatiden zeigen, wobei hier allerdings auch noch zusätzlich Arten mit 6 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe auftreten können. Vermutlich eher in dieses basale Umfeld der Höheren Oribatiden gehören daher wohl auch die Arten aus Verwandtschaftsbereich der Gattung *Pirnodus*, verfügt doch die Art *Pirnodus detectidens* GRANDJEAN, 1956 nach TRAVÉ (1958) über 5 Borsten und die Art *Pirnodus cryophilus* FERNANDEZ, 1989 über 6 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe.

Geht man davon aus, daß sich im Zuge einer beginnenden Typostase zum einen die 7 und zum anderen die 5 Borsten auf dem Tarsus IV der Protonymphe als Merkmal durchgesetzt haben, so wird man die "Oppioidea" mit einheitlich 5 Borsten auf dem protonymphalen Tarsus IV keinesfalls direkt an die Eremuloidea oder an die Autognetidae anbinden können, obwohl diese, vom Habitus her gesehen, noch am ehesten dem Morphotyp der "Oppioidea" entsprechen, denn im Umfeld dieser beiden Gruppen scheinen die 7 Borsten auf dem protonymphalen Tarsus IV als konstanter Bestandteil des Morphotypus bereits fixiert zu sein. Danach müßte die Ableitung der "Oppioidea" innerhalb der Höheren Oribatiden eher basaler erfolgen.

Unter diesen Umständen erscheint es erwähnenswert, daß der amerobelbide Morphotypus, aus dem der oppiide Morphotyp abzuleiten ist, bereits recht frühzeitig in Erscheinung tritt und z.B. bei der Gattungsgruppe *Carabodes* in Form der Gattung *Dolichereamaeus* in vielen Einzelmerkmalen bereits verwirklicht ist. Eine basale Ableitung der "Oppioidea" ist daher wahrscheinlich und würde sowohl durch dieses ontogenetische Merkmal als auch durch die zahlreichen Zusatzmerkmale in der Restgruppe der 23. Spaltungseinheit unterstützt. Der amerobelbide Morphotyp war offenbar innerhalb der "Nonoppiidea" einer fortlaufenden Typolyse ausgesetzt und wurde nach und nach durch den pterogasterinen Morphotyp verdrängt, wohingegen er sich in der Entwicklungslinie der "Oppioidea" durchgesetzt hat.

Aus den beiden Phylogrammen, die den typolytischen und den typogenetischen Aspekt betonen, läßt sich ein basale virente Phase erkennen, die die Bildung der Gat-

tungsgruppen *Carabodes*, *Scutovertex*, *Tectocephus*, *Passalozetes*, *Pelops* und *Gymnodamaeus* umfaßt, aus welcher sich die mehr peripheren Gattungsgruppen aus dem Umfeld der Eremuloidea bzw. im erweiterten Sinne der Eupheredermata und auch der Poronota s.str. ableiten lassen. Hier muß deshalb die Argumentation ansetzen, um eine Begründung für die relativ dichte Ursprungsverwandtschaft dieser Gattungsgruppen zueinander zu finden und ihre Bedeutung für die Ableitung sowohl der Poronota als auch der Eupheredermata aus dieser basalen Gruppe aufzuzeigen.

Zunächst erscheint die nachbarliche Stellung der Gattungsgruppen *Pelops* und *Gymnodamaeus* sehr unwahrscheinlich, zumal der pterogasterine Morphotypus der Gattungsgruppe *Pelops* stark von demjenigen der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* abweicht. Dies gilt aber nur unter der Voraussetzung, daß man lediglich den Adultus der Gattungsgruppe *Pelops* mit dem Adultus der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* vergleicht. Nach SENICZAK & SLOJEWSKA (1987) nämlich verfügt die Tritonymphe von *Pelops acromios* über ein stark ausgeprägtes Horn auf der Tibia I, welches das große Solenidium trägt; das kleinere Solenidium inseriert auf einem kleineren, dem Horn assoziierten Absatz. Eine derartige Gestalt der nymphalen Tibia I, fehlt zwar dem adulten *Pelops*, findet sich aber bei einer Reihe von Adulti der Gymnodamaeiden.

Bezieht man die rasterelektronenmikroskopische Darstellung eines juvenilen Stadiums von *Pelops spec.* durch NORTON & BEHAN-PELLETIER (1986) mit in die Diskussion ein, so zeigt die entsprechende Nymphe neben dem ausgeprägten Horn auf Tibia I auch stark becherartige Bothridien, wie sie auch die Adulti der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* besitzen. Besonders auffällig ist ferner der starke Sulcus im Bereich der dorsosejugalen Linie der Nymphe, wie ihn der Adultus von *Plateramaeus* innerhalb der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* trägt. Die konkav eingesenkte gastrontische Region der Nymphe von *Pelops* unterstreicht zusätzlich ihre morphologische Ähnlichkeit zu den Aulti aus dem verwandtschaftlichen Umfeld von *Gymnodamaeus*.

Obwohl, wie bei allen Vertretern der Gattungsgruppe *Gymnodamaeus*, die Nymphe von *Pheroliodes wehncke* eupheredermat ist, muß diese nach den Darstellungen von GRANDJEAN (1964) gleichzeitig auch als Nymphe plissée bezeichnet werden. Der Nymphantypus von *Pelops* und von *Pheroliodes* würde sich demnach in der Beschaffenheit der jeweiligen kutikularen Oberflächenstruktur gleichen, wobei bei der Nymphe von *Pheroliodes* der dorsale Bereich der gastrontischen Region von dieser Betrachtung allerdings ausgenommen werden muß.

Die Bedeutung der Ähnlichkeit zwischen den Nymphen aus dem verwandtschaftlichen Umfeld von *Pelops* und *Gymnodamaeus* wird ferner noch durch die Tatsache verstärkt, daß innerhalb der 65 Arten des Ausgangsmaterials Nymphen mit deutlicher Kutikularplissierung

offensichtlich nur noch im Umfeld der Gattungen *Scutovertex*, *Passalozetes*, *Tectocephus* und *Achipteria* vorkommen. Die Gattung *Achipteria* ist in der hier vorliegenden Analyse der Gattungsgruppe *Ceratozetes* zugeordnet, hat allerdings innerhalb dieser Gattungsgruppe wohl eher eine isolierte Entwicklung von einer basaleren Position aus genommen. Setzt man nämlich die hier definierte Gattungsgruppe *Ceratozetes* mit den Gattungen *Achipteria*, *Melanozetes*, *Minunthozetes*, *Chamobates*, *Oribatella* und *Ophidiotrichus* in Bezug zu der ebenfalls durch einen pterogasterinen Morphotypus ausgezeichneten Gattung *Pelops*, so ergibt sich in einem Phylogramm, in welchem auf der Abszisse die Spaltungswahrscheinlichkeit und auf der Ordinate die Anzahl der Spaltungsschritte angetragen ist, das in Abbildung 7 wiedergegebene Bild:

Aus einer Ausgangsgruppe mit Arten der Gattungen *Pelops*, *Achipteria*, *Melanozetes*, *Minunthozetes*, *Chamobates*, *Oribatella* und *Ophidiotrichus* spalten basal die beiden Gattungen *Pelops* und *Achipteria* ab. Die hohe Spaltungswahrscheinlichkeit der ersten beiden Spaltungsschritte zeigt dabei die zwar basale, aber auch isolierte Stellung der beiden Gattungen *Pelops* und *Achipteria* an. Erst durch ein starkes Absinken der Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 3. Spaltungsschrittes, dem ein kontinuierliches Ansteigen derselben in den Spaltungsschritten 4-6 folgt wird der Übergang in eine engere Verwandtschaftsgruppe, nämlich in diejenige der Gattungsgruppe *Ceratozetes* s.str. mit den hier aufgeführten Gattungen *Melanozetes*, *Minunthozetes*, *Chamobates*, *Oribatella* und *Ophidiotrichus* angezeigt. Die beiden Gattungen *Oribatella* und *Ophidiotrichus* werden dabei in einem terminalen Spaltungsschritt voneinander getrennt, der notwendigerweise die Spaltungswahrscheinlichkeit  $SPW = 1$  aufweist. Die Gattung *Achipteria* steht danach der Gattung *Pelops* wesentlich näher als etwa den Gattungen *Oribatella*, *Ophidiotrichus* oder *Melanozetes*.

Die Merkmale dieses gesonderten Spaltungsganges stammen alle aus der eingangs definierten Merkmalsliste, die lediglich Merkmale der Adulti, aber keinerlei Merkmale ontogenetischer Art enthält. Dieser Spaltungsgang gibt im übrigen auch die Meinung von NORTON & BEHAN-PELLETIER 1986 wieder, wonach die deutlich plissierte Kutikularoberfläche der Nymphen als eine ancestrale Struktur angesehen werden muß, da diese nicht nur bei den Poronota auftritt, sondern z.B. auch bei den Malaconothridae und bei den Hermaniidae. Als echte Ceratozetiden gelten danach nur diejenigen Gattungen, deren Nymphen über ein Humeralorgan verfügen und kein ausgesprochen stark plissiertes Integument zeigen, was für die Nymphen der Gattungen *Melanozetes*, *Minunthozetes*, *Chamobates*, *Oribatella* und *Ophidiotrichus* zutrifft.

Die basale Stellung von *Achipteria* innerhalb der Gattungsgruppe *Ceratozetes* zeigt sich im übrigen auch in der Ausbildung von crispins auf den Tarsen der Proto-

nymphe von *Parachipteria willmanni*, wobei GRANDJEAN (1954) allerdings darauf hinweist, daß sich diese crispins - im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Gymnodamaeus* - nur bei den juvenilen Stadien finden und daß sie anders gestaltet sind. Bei der fortlaufenden Transformation der Morphotypen im Laufe der Phylogenese muß allerdings damit gerechnet werden, daß einzelne morphologische Strukturen in ihrer Erscheinung eine gewisse Plastizität zeigen. Ferner ähnelt insbesondere der crispin des Tarsus I der Protonymphe von *Parachipteria willmanni* der entsprechenden Struktur des Adultus von *Eremobelba*, wohingegen die Tibia I der Protonymphe gestaltlich weitgehend mit derjenigen der adulten *Teratoppia* übereinstimmt, welche ja hier auch ansatzweise die Bildung eines crispin zeigt.

Man wird im übrigen auch die stark ausgeführten carinae auf den Tarsen der Protonymphe von *Parachipteria punctata* zumindest als ansatzweise ausgebildete crispins auffassen müssen. Aufgrund der großen Homogenität des Ausgangsmaterials, welches sich ja in der äußerst geringen Spaltungswahrscheinlichkeit in der Spaltungseinheit des 4. Spaltungsschrittes ausdrückt, wird man wohl von einer konvergenten Bildung solcher komplexen Strukturen, wie den crispins im tarsalen Gelenkbereich nicht sprechen können. Vielmehr scheint es sich hierbei um ein altes Merkmal aus dem Bereich der Stammgruppe zu handeln, welches dort insbesondere bei solchen Gattungsgruppen wie *Passalozetes*, *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* zur Ausbildung gelangt und im Bereich der mehr peripheren Gruppen im Zuge der Typolyse verschwindet oder in den ontogenetischen Entwicklungsablauf zurückgedrängt wird.

Die Nachbarschaft von pterogasterinem und amerobelidem Morphotypus im Bereich der Stammgruppe wird auch dadurch ersichtlich, daß der hier in der Analyse aufgeführte Adultus von *Passalozetes perforatus*, der mit seinen crispins im Gelenkbereich der Beine Eigenschaften der Adulti einer Reihe von Arten der Gattungsgruppen *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* aufweist, sowohl den vollständig ausgebildeten Lenticulus als auch das Merkmal des fehlenden Solenidium auf Tibia IV mit dem vom Morphotypus her pterogasterinen Adultus der Gattungsgruppe *Pelops* gemein hat. Damit wird im übrigen die in den Phylogrammen dargestellte Ableitung der pterogasterinen Gattungsgruppen *Ceratozetes* und *Rostrozetes/Schelorbates* aus dem Umfeld der Gattungsgruppen *Pelops*, *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* untermauert. Somit ist die nymphe plissée von *Achipteria* eine ontogenetische Eigenschaft der zu definierenden Stammgruppe, wobei dieser Nymphenotyp zugleich die basal aus dem Ausgangsmaterial abspaltenden Arten der Gattungsgruppen *Scutovertex*, *Passalozetes* und *Tectocephus* auszeichnet.

Ebenfalls eine relativ alte Merkmalstruktur ist wohl diejenige der Eupheredermie, eine ontogenetische Eigenschaft, welche bereits solche wahrscheinlich basalen Gattungen wie *Liodes*, *Eremaeus*, *Trichere-maeus* oder

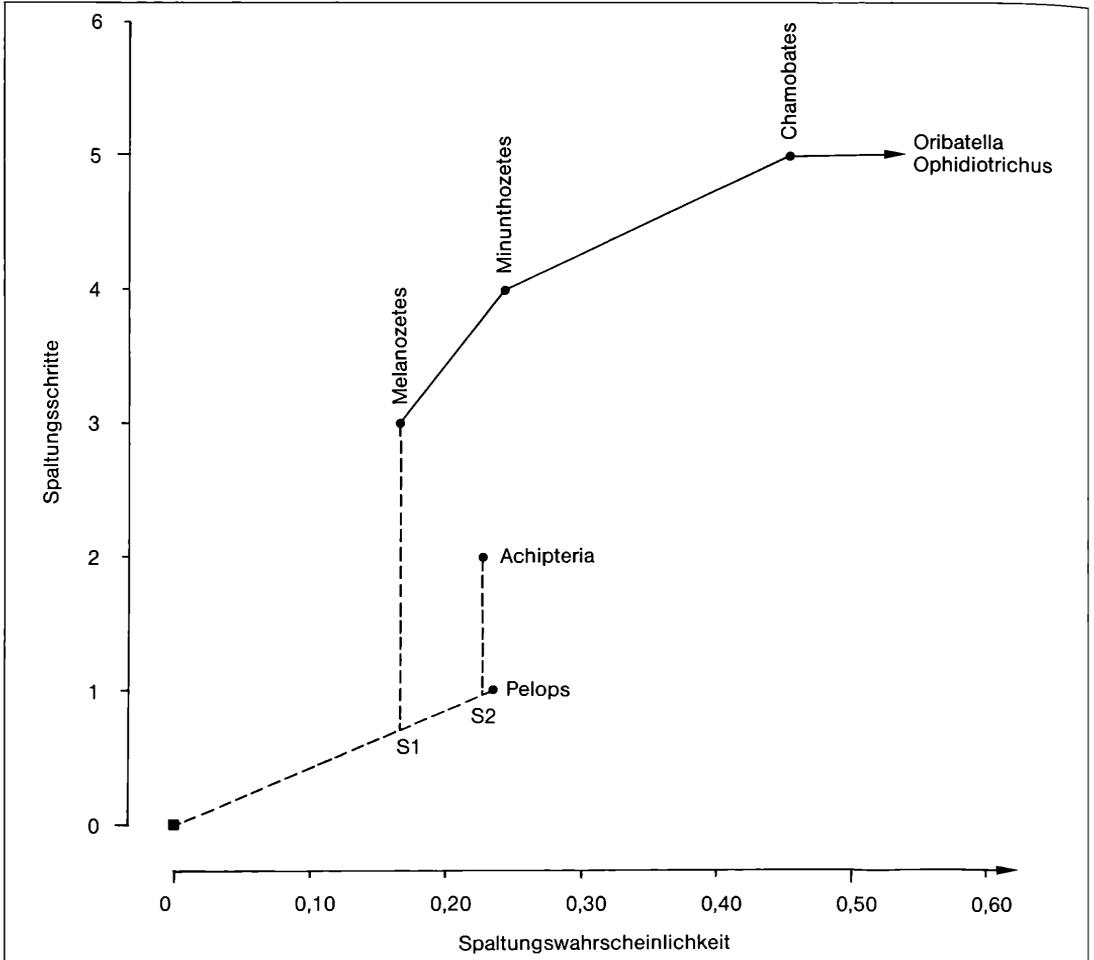


Abbildung 7 Phylogramm des typostatisch betonten Spaltungsganges zur Ableitung der peripheren, typostatischen Verwandtschaftsgruppe "Ceratozetes"

Das Phylogramm entspricht in seinem Grundaufbau dem Phylogramm in Abb. 6. Deutlich wird gezeigt, daß sich die Verwandtschaftsgruppe "Ceratozetes" mit den Gattungen *Melanozetes*, *Minunthozetes*, *Chamobates*, *Oribatella* und *Ophidiotrichus* von den Gattungen *Pelops* und *Achipteria* absetzt. *Achipteria* gehört damit eher in das verwandtschaftliche Umfeld von *Pelops* als in das verwandtschaftliche Umfeld von *Ceratozetes*.

*Caleremaeus* auszeichnet. Sowohl die Nymphe plissée als auch die Eupherederme verschwanden offensichtlich im Zuge der Typolyse, so daß die mehr peripheren Gruppen weder eine Nymphe plissée noch Eupherederme aufweisen. Es ist dabei anzunehmen, daß die Typolyse bei beiden Strukturen in unterschiedlicher Intensität und nicht in allen Entwicklungsabschnitten zugleich wirksam geworden ist. Deswegen ist nicht zu erwarten, daß alle Arten der basalen Stammgruppe zugleich eine Nymphe plissée haben und eupheredermat sind.

Für die Eupherederme zeichnet sich dabei eine erhebliche Plastizität hinsichtlich ihrer Erscheinungsform ab, weshalb die von GRANDJEAN (1953) gegebenen, offen-

sichtlich zu eng gefaßten Definitionen der Eupherederme, der Opsiophederme und der Apophederme sicherlich unter dem Begriff der Eupherederme zusammengefaßt werden müssen; auch das gelegentliche Auftreten eines Scalps im Laufe der Ontogenie wäre noch als eupheredermate Eigenschaft aufzufassen. Hinsichtlich der Gestaltung der Dehiszenzlinie, die ja im Zusammenhang mit dem Häutungsmodus gesehen werden muß, führt GRANDJEAN (1947: 399) in Bezug auf den Häutungsmodus von *Tectocephus* aus: "*Tectocephus* est nu mais il n'est pas rare d'en trouver des exemplaires (nympaux ou adulte) qui ont sur les dos une exuvie. S'agirait-il d'un passage évolutif à l'état cou-

vert?" Sieht man die Eupheredermie s. str. als Eigenschaft der basalen Gruppe um *Liodes* an, dann dürfte dieses Phänomen bei *Tectocephus* in den Bereich der Typolyse gehören. Immerhin zeigt diese Eigenschaft von *Tectocephus* die mögliche nachbarliche Stellung zu *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* an und begründet zusätzlich dessen Stellung in einer basalen Gruppe, wie sie auch in den vorliegenden Phylogrammen wiedergegeben wird.

Im Zusammenhang mit der Eupheredermie steht sicherlich auch die zu beobachtenden Defizienz der Zentrodorsalborsten, wobei der Grad dieser Dorsodefizienz naturgemäß dort am höchsten ist, wo die Eupheredermie im Sinne von GRANDJEAN (1953) verwirklicht ist. So zeigen die eindeutig eupheredermaten Arten der basalen Gattungsgruppe *Gymnodamaeus* eine sehr hohe Dorsodefizienz ihrer Nymphen und auch die Nymphen der relativ basal stehenden Gattungsgruppe *Eremobelba* sind nach GRANDJEAN (1965) quadrifidient. Quadrifidiente Nymphen treten auch bei weiteren Eupheredermata wie bei den Arten der Gattungsgruppen *Damaeus/Belba*, *Amerus*, *Ctenobelba* und *Cepheus* auf, was den Zusammenhang zwischen hochgradiger Eupheredermie und Dorsodefizienz belegt.

Der Vorgang der Typolyse hat offensichtlich den Bereich der Eupheredermie nicht in der gleichen Weise betroffen wie denjenigen der Dorsodefizienz. Die in der Spaltungsfolge benachbart stehenden und offensichtlich miteinander verwandten Gattungsgruppen *Cepheus* und *Liaccarus* verfügen zwar gemeinsam über quadrifidiente Nymphen, aber lediglich *Cepheus* ist eupheredermat. Die Arten der Gattungsgruppe *Ceratoppia* haben sogar quinquefidiente Nymphen, ohne zugleich eupheredermat zu sein. Da die beiden basaleren Gattungsgruppen *Gymnodamaeus* und *Eremobelba* jedoch sowohl die Eigenschaften der Eupheredermie als auch der Dorsodefizienz aufweisen, *Liaccarus* und *Ceratoppia* aber lediglich über die Eigenschaften der Dorsodefizienz verfügen, wird man für das alleinige Auftreten der Dorsodefizienz in diesen beiden Gattungsgruppen wohl eher typolytische Vorgänge verantwortlich zu machen haben, die zwar den Bereich der Eupheredermie, nicht aber den Bereich der Reduktion der Zentrodorsalborsten während ihrer Speziation betroffen hat.

Daß zuweilen auch eupheredermate Eigenschaften den Speziationsprozeß in abgewandelter Form überdauern haben, zeigt die apopheredermate Nymphe von *Oribatella*, die, wie die meisten Nymphen der Höheren Oribatiden, unidifidient ist. Es mag sein, daß die Apopheredermie hier eher als Atavismus aufzufassen ist, was sich in der vorliegenden Analyse nicht klären läßt. Insgesamt kann jedoch wohl davon ausgegangen werden, daß die Dorsodefizienz höheren Grades, auch bei gleichzeitig fehlender Eupheredermie, auf eine ursprünglich vorhandene Eupheredermie hindeutet, die im Zuge der Speziation durch typolytische Vorgänge aufgegeben worden ist. In ähnlicher Weise äußert sich auch NORTON

(1983), der deshalb die Ableitung der Liaccaroidea bei eupheredermaten Taxa vermutet. Damit dürften auch quinque- oder quadrifidiente Nymphen als Eigenschaft der Basisgruppe angesehen werden, die in den Bereich der peripheren Gruppen ausstrahlt.

In der vorliegenden Analyse bilden die Gattungen *Carabodes*, *Otocephus* und *Dampfiella/Beckiella* gemeinsam die Gattungsgruppe *Carabodes*, was weitgehend den Vorstellungen von TRAVÉ (1978) entspricht, der den Carabodoidea die Carabodidae und die Otocephidae zuordnet und auch die Zugehörigkeit der Dampfiellidae, Nippobodidae und der Tukonocephidae zu den Carabodoidea annimmt. Zu diskutieren wäre daher allenfalls die basale Stellung dieser Gattungsgruppe in der vorliegenden Spaltungsfolge, da ihr Nymphentyp in erheblicher Weise von demjenigen der Gattungsgruppen *Scutovertex*, *Passalozetes*, *Tectocephus* und *Gymnodamaeus* abweicht.

Die Nymphe der Gattungsgruppe *Carabodes* entspricht nämlich weitgehend derjenigen der Oppiidae und der Suctobelbidae, und ist somit dem Nymphentyp der pycnonotischen Apheredermata GRANDJEANS (1953) zugeordnet. Abweichend von den Juvenilstadien der Oppiidae und Suctobelbidae zeichnen sich jedoch die entsprechenden Stadien der Gattungsgruppe *Carabodes* durch eine Trichobothrienregression aus (GRANDJEAN 1953), die hier auf die Larve und die Nymphen beschränkt bleibt und die auch, zumindest für die Nymphe von *Dolichereamaeus dorni* (BALOGH, 1937) aus dem verwandtschaftlichen Umfeld der Gattung *Otocephus* nachgewiesen ist (TRAVÉ, 1978).

Trichobothrienregressionen lassen sich auch im Umfeld der Gattung *Ameronothrus* nachweisen, wobei nach SCHUBART (1975) insbesondere die Art *Ameronothrus schneideri* (OUDEMANS, 1903) anzuführen ist, bei der diese Regression bei den Nymphen fast vollständig und bei den Adulti variabel, aber zuweilen weit fortgeschritten ist. Man könnte diese Eigenschaft bei dieser Art auf die temporäre Überflutung der Individuen in den Salzweiden des marin beeinflussten Supralitoral zurückführen. Andererseits tragen die Adulti des ebenfalls zeitweilig überfluteten *A. nigrofemoratus* (L. KOCH, 1879) nach SCHUBART immer einen voll ausgebildeten, wenn auch kleinen Sensillus. Die Adulti von *A. bilineatus* (MICHAEL, 1888) und *A. marinus* (BANKS, 1896) weisen keinerlei Trichobothrien mehr auf, so daß sich im Umfeld der Gattung *Ameronothrus*, auch bei vorsichtiger Interpretation, wenigstens die Anlage einer Trichobothrienregression ausmachen läßt, die im nymphalen Bereich beginnend, sich teilweise bis in den Bereich des Adultus erstreckt. Diese Anlage wird möglicherweise durch die Lebensweise begünstigt, steht aber offensichtlich nicht in einem zwangskorrelierten Zusammenhang mit dieser, wie das Beispiel von *A. nigrofemoratus* zeigt.

Ähnlich, wie bei *A. schneideri* läßt sich auch innerhalb der Art *Hydrozetes parisiensis* GRANDJEAN, 1948 bei den Adulti ein normal ausgebildeter Sensillus neben einem,

allerdings nicht so weitgehend wie bei *A. schneideri*, reduzierten Sensillus beobachten (GRANDJEAN 1948). Ferner ist hier, wie auch bei *Limnozetes* (BEHAN-PELLETIER 1989) der Sensillus bei den Nymphen voll ausgebildet, wenn er auch bei den Nymphen von *H. parisiensis* dünn und filiform gestaltet ist und damit vom kolbigen Sensillus des Adultus abweicht. Der Adultus der Art *Limnozetes guyi* BEHAN-PELLETIER, 1989 zeigt einen dünnen Sensillus mit ausgesprochen reduktiver Tendenz.

Nun verfügen zumindest einige der Arten der Gattung *Limnozetes* ebenso wie die Ameronothriden über eine nymphen plissée. Ordnet man auch die Nymphen von *Hydrozetes* nach den Darstellungen von MICHAEL (1887) und von FERNANDEZ (1984) in den als ursprünglich anzusehenden Typus der nymphen plissée ein, so wird man die damit korrelierte Tendenz zur Trichobothrienregression ebenfalls als Eigenschaft basaler Gruppen ansehen, unbeschadet der Möglichkeit, daß die Lebensweisen der Gattungen *Hydrozetes*, *Limnozetes* und *Ameronothrus* diese Tendenz höchstwahrscheinlich verstärken. Die auf die Juvenilstadien der Gattungsgruppe *Carabodes* beschränkte Trichobothrienregression würde dann die basale Stellung dieser Gattungsgruppe im System bestätigen.

Nymphen plissée, Eupheredermie und die Anlage zur Trichobothrienregression wird kann man als Eigenschaften einer basalen Gruppe bezeichnen, die im Zuge der Phylogenese dem Vorgang der Typolyse unterliegen, wobei die Eigenschaft der Trichobothrienregression zuerst und die Eupheredermie zuletzt verschwinden. Kann man dabei die nymphen plissée und die Eupheredermie als echte ontogenetische Eigenschaften ansehen, so ist dies bei der Trichobothrienregression nur unter Vorbehalt möglich, da hier ein unmittelbarer Zusammenhang mit der Ontogenie nicht erkennbar wird.

Wie gering die Fixierung des Morphotypus der Adulten innerhalb basaler Gruppen bei den Höheren Oribatiden zumeist ist, zeigt das Beispiel der Gattungsgruppe *Carabodes*, in welcher der scapheremaeide Morphotyp in Form von *Carabodes coriaceus* neben sehr aberranten Formen wie etwa *Nippobodes insolitus* AOKI, 1959, *Aptomoccephus gressiti* AOKI, 1965 oder *Leobodes mirabilis* AOKI, 1965 auftritt, während gleichzeitig der amero-belide Morphotypus bei der Gattung *Dolicheremaeus* bereits weitgehend verwirklicht ist. In solchen Gruppen ist die Kenntnis der Juvenilstadien von erheblicher Bedeutung, um die Zuordnung der Adulten abzusichern. Umgekehrt können bei der Herausbildung eines Morphotypus zur Peripherie hin die Unterschiede der Nymphenformen größer sein als diejenigen zwischen den Adulten. So ist bei der Entwicklung des pterogasterinen Morphotypus, ausgehend von der basalen Gattung *Pelops* und gemeinsam mit den Gattungen *Achipteria* oder *Tegoribates* noch eine apheredermate nymphen plissée vorhanden, während andere Gattungen wie *Microzetes* oder *Nellacarus* bereits über Nymphen mit echter Eupheredermie verfügen.

## 7. Zusammenfassung

Die Oribatiden sind eine erdgeschichtlich sehr alte Tiergruppe, welche eine beträchtliche Anzahl an Arten enthält, deren Morphotyp sich seit dem Zeitpunkt ihrer Entstehung nur wenig verändert hat. Das Erscheinungsbild dieser, oft eng verwandten basalen Arten ist jedoch sehr verschieden, da der Morphotyp während der sowohl typogenetisch als auch typolytisch bestimmten Entstehungsphasen hochgradig destabilisiert ist. Diesen basalen Arten stehen die mehr peripheren Arten gegenüber, deren Morphotyp im Zuge der Typostase ein immer einheitlicheres Aussehen erhielt. Der Übergang zwischen vorwiegend typogenetisch und vorwiegend typostatisch beeinflussten Arten ist dabei fließend, wobei die basalen Arten häufig einzelne Merkmalsstrukturen oder zuweilen sogar den größten Teil des Morphotyps der peripheren Arten vorwegnehmen.

Bei den phylogenetisch älteren, dem Zeitraum der Typogenese entstammenden Verwandtschaftsgruppen ist der Anteil mosaikartig verteilter "Archapomorphien" besonders hoch, so daß sich kaum Synapomorphien finden lassen. Im Zuge der Typostase fügen sich dagegen immer stabilere und zunehmend einfachere Merkmalsstrukturen als Pseudoplesimorphien zu einheitlicheren und einfacher gestalteten Morphotypen zusammen. Dies macht die Unterscheidung zwischen plesio- und apomorphen Merkmalszuständen meist unmöglich. Diese Tatsache und die durch die dynamischen Vorgänge der Typolyse, Typogenese und Typostase bedingte Plastizität der Merkmalsstrukturen erfordern bei der Definition übergeordneter monophyletischer Taxa die Abkehr von den mehr statischen kladistischen Schemata. Deshalb wird ein phylogenetisches Verfahren verwendet, das das in früheren Arbeiten (WOAS 1981, 1986) vorgestellte Spaltungsverfahren konsequent weiterentwickelt. Es macht ausschließlich die Variabilität von Merkmalsstrukturen, d. h. die Anzahl der Merkmalsausprägungen zum Maßstab der Wertigkeit der Merkmale. Die Verteilung der Merkmalsausprägungen in einem gegebenen Artenmaterial bestimmt die Bildung von Verwandtschaftsgruppen in der Abfolge der Spaltungen. Aus der Stellung in der Spaltungsfolge und der Wertigkeit der gruppendefinierenden Merkmale wird die phylogenetische Stellung einer Verwandtschaftsgruppe abgeleitet.

Das Ausgangsmaterial der vorliegenden Arbeit umfaßt 65 Arten. Von diesen gehören nach dem "Essai de classification" von GRANDJEAN (1953) 2 Arten den Niederen und die restlichen 63 den Höheren Oribatiden an, und zwar 17 Eupheredermata, 3 dorsodefiziente Apheredermata, 23 pycnonotische Apheredermata und 13 Poronota; bei den restlichen 7 Arten ist die Zuordnung unklar, da ihre Ontogenie unbekannt ist. Auf der Basis dieser 65 Arten wird eine Merkmalsliste von ca. 600 zumeist polytomen Merkmalen mit ca. 3200 Merkmalsausprägungen erstellt. Im Ausgangsmaterial liegen nebenein-

ander monotome, dichotome und polytome Merkmale vor. Die monotomen Merkmale kennzeichnen einheitlich alle Arten des Ausgangsmaterials und haben deshalb für den folgenden Spaltungsgang keine Bedeutung.

Durch das stetige Herausspalten von Arten aus dem Ausgangsmaterial werden im Spaltungsgang die polytomen Merkmale nach und nach zu sekundär dichotomen Merkmalen, die von den primär dichotomen Merkmalen des Ausgangsmaterials unterschieden werden müssen. Sowohl die primär als auch die sekundär dichotomen Merkmale werden im Spaltungsgang nach und nach zu monotomen Merkmalen. In den einzelnen Spaltungsschritten ist jeweils der überwiegende Teil sowohl der primär als auch der sekundär dichotomen Merkmale nicht oder zumindest nicht Form von Leitmerkmalen an der Bildung von Merkmalsbündeln beteiligt, da ihre jeweiligen beiden Merkmalsausprägungen mosaikartig über die Arten der entsprechenden Spaltungseinheiten verteilt sind. Mit Hilfe dieser indifferenten primär und indifferenten sekundär dichotomen Merkmale lassen sich typolytisch/typogenetisch oder typostatisch betonter Spaltungsfolgen aufspüren, sind doch virente und damit basale und variable Gruppen durch ein höheren Anteil mosaikartig über ihre Arten verteilter Merkmalsstrukturen ausgezeichnet.

In typolytisch/typogenetisch betonten Spaltungsfolgen nimmt die Anzahl der indifferenten primär dichotomen Merkmale rasch ab, während gleichzeitig die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale ansteigt. Das Verhalten der primär dichotomen Merkmale gibt in etwa die Intensität der Typolyse und das Verhalten der sekundär dichotomen Merkmale die Intensität der Typogenese wieder. In typostatisch betonten Spaltungsfolgen nimmt dann die Anzahl der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale durch ihre Überführung in monotome Merkmale ab, während die Anzahl der primär dichotomen Merkmale nahezu konstant bleibt. Die Begründung hierfür ist in der Abnahme der Variabilität im Verlaufe der Typostase zu suchen, wobei auch die typolytischen Vorgänge in typostatischen Bereichen ausklingen.

Als weiteres Hilfsmittel zum Aufspüren sowohl typolytisch/typogenetischer, als auch typostatisch betonter Spaltungsfolgen dient der Anteil derjenigen dichotomen Merkmale, welche in Form von Leitmerkmalen die Bildung der Merkmalsbündel bestimmen, an der Gesamtzahl der jeweils zur Verfügung stehenden dichotomen Merkmale. Dieser Anteil wird als Spaltungswahrscheinlichkeit bezeichnet. In typolytisch/typogenetisch betonten Spaltungsfolgen ist die Spaltungswahrscheinlichkeit aufgrund des hohen Anteeiles mosaikartig über die Arten verteilter, Merkmalsstrukturen außerordentlich gering. In typostatisch betonten Spaltungsfolgen innerhalb sehr enger Verwandtschaftsgruppen nimmt dieser Anteil jedoch rasch zu, da sich vermehrt Ausprägungen dichotomer Merkmale auf die sukzessive Herausspaltenden

Arten konzentrieren und diese dichotomen Merkmale somit zu Leitmerkmalen der Spaltungsfolge werden. Damit nimmt auch der Mosaikcharakter in typostatischen Spaltungsfolgen ab.

Das Verhalten der indifferenten primär und der indifferenten sekundär dichotomen Merkmale sowie der Spaltungswahrscheinlichkeit während der Spaltungsfolge läßt sich zum Aufbau von Phylogrammen heranziehen, die im Vergleich miteinander zur Abgrenzung monophyletischer Verwandtschaftsgruppen und zu einer Synthese ihrer Phylogenie führen. Die Anwendung dieses Verfahrens ergibt zwei Entwicklungslinien innerhalb der Höheren Oribatiden. Der Entwicklungslinie der "Nonopioidea" steht dabei die Entwicklungslinie der Opioidea gegenüber, die sich beide aus einem basalen Umfeld um die Gattungsgruppen *Eremaeus* und *Carabodes* herausgebildet haben. Abschließend wird die phylogenetische Stellung der Verwandtschaftsgruppen diskutiert und mit den ontogenetischen Befunden und dem darauf gegründeten System GRANDJEANS verglichen.

## 8. Summary

Oribatid Mites are a phylogenetically very old group of animals, including a considerable number of species which, during their evolution, have not changed very much in the appearance of their morphotype. The appearance of these basic and mostly near related species however is very different as the morphotype is severely destabilized during the phase of early development, influenced by typogenesis and typolysis. These basic species are opposed by more peripheral species, which in their morphotype became more and more uniform during their evolution. As the more basic species very often foreshadow some characters or even the greater part of the morphotype of the more peripheral species, there is no sharp discontinuity between species which took their off-spring from time areas dominated by typogenesis or by typostasis.

Within phylogenetically older groups, deriving from the period of typogenesis, the amount of mosaic distributed "archapomorphies" is extremely high and nearly no synapomorphies are to be found. During the process of typostasis however, increasingly stabilized, pseudoplesiomorphic characters with simpler structures are accumulated to form new more simple and uniform morphotypes. Therefore the discrimination of plesio- and apomorphic character conditions is mostly impossible. These facts and the plasticity of characters, caused by the processes of typolysis, typogenesis and typostasis require to withdraw from the more static cladistical schemes in the definition of higher monophyletic taxa.

Therefore, based on the further developed splitting method, introduced by WOAS (1981, 1986), a

phylogenetical method is used in which the value of the characters is defined only by the number of their different structural conditions. Furthermore the definition of groups within a splitting sequence is controlled by the distribution of character conditions within a given species material. The phylogenetical rank of a group is determined based on its position within the splitting sequence and by the value of its group-defining characters.

The initial material of the present work consists of 65 species (Chapter 3.1, Tab. 10). According to the "Essai de classification" of GRANDJEAN (1953) 2 of these species belong to the Lower and the remaining 63 species to the Higher Oribatei. From the species of the Higher Oribatei 17 have to be incorporated into the Euphereidermata, 3 into the dorsodeficient Aphereidermata, 23 into the pycnonotic Aphereidermata and 13 into the Poronota. As the type of their ontogeny is unknown, the position of the remaining 7 species is uncertain. Using the morphological structures of these 65 species a character list of approximately 600 mostly polytomous characters with an estimated number of 3200 different structural conditions is erected. The initial material is characterized simultaneously by monotomous, dichotomous and polytomous characters. As all species of the initial material share in the same monotomous characters these characters are without any importance for the following splitting process (Chapter 3.3). The splitting process is a succession of splitting steps, controlled by their specific dichotomous characters. Within every splitting step bunches of correlated and combined characters are erected, to define the groups to be found. To avoid that these bunches of characters are dominated by redundant characters (MAYR 1969) the 600 characters of the initial material have been assigned to 41 different character complexes in which every character seems necessarily correlate with other characters. So the systematical value of the bunches of characters is expressed by the number of their different complexes and not by the simple number of their characters (chapter 2.1, 3.2).

By the species continuously splitted off from the initial material during the splitting-process, polytomous characters are successively transformed into secondary dichotomous characters, which have to be distinguished from the primary dichotomous characters of the initial material. Both, the primary as well as the secondary dichotomous characters are transformed finally into monotomous characters, if the splitting process is continued. Within the single splitting steps the far greater amount of these dichotomous characters will not become leading characters (WOAS 1981) as both of their specific alternative structural conditions are mosaically distributed over the species of their specific splitting steps. As these characters do not participate in the formation of bunches of characters (WOAS 1986) they are called indifferent primary dichotomous and

indifferent secondary dichotomous characters. As (virental) basic and variable groups are mostly characterized by a high amount of mosaic distributed character structures, typolytic/typogenetic as well as typostatic dominated splitting sequences can be found by help of the indifferent primary dichotomous and the indifferent secondary dichotomous characters.

Within a typolytic/typogenetic splitting sequence, the number of indifferent primary dichotomous characters decreases very quickly (Fig. 1), whereas simultaneously the number of indifferent secondary dichotomous characters increases (Fig 2). While this behaviour of the primary dichotomous characters is an estimate of the intensity of typolysis, the intensity of typogenesis is approximately shown by the behaviour of the secondary dichotomous characters (Chapter 4.3). Within typostatic splitting sequences the number of indifferent secondary dichotomous characters is decreasing by transformation into monotomous characters, whereas the number of indifferent primary dichotomous characters remain nearly constant. The reason therefore is given by the decreasing variability during the typostasis, while simultaneously the typolysis comes to an end.

A further mean to find typolytic/typogenetic as well as typostatic splitting sequences is given by the ratio of those dichotomous characters within the splitting steps, which from a total amount of dichotomous characters, will become leading characters of the bunches of combined characters to be erected. This ratio is designated as splitting possibility. In typolytic/typogenetic splitting sequences the splitting possibility remains very low, for the amount of mosaic distributed character conditions over the species of this splitting sequences is very high (Fig. 3). In typostatic splitting sequences within groups of very near related species however, the splitting possibility is increasing relatively quickly for the different character conditions of the dichotomous characters become more and more concentrated over the species, derived successively from the initial material (Chapter 4.4). As therefore the amount of leading characters within the splitting sequence increases steadily, the number of mosaic distributed character conditions over the species of the splitting steps decreases.

The behaviour of indifferent primary dichotomous and indifferent secondary dichotomous characters as well as the behaviour of the splitting possibility during a splitting sequence enables the construction of different phylograms (Fig. 4, 5, 6). The comparison of these different phylograms leads to the definition of monophyletic groups and to a synthesis of their phylogeny. The application of this method leads to the definition of two evolutionary lines, the "Oppioidea" and the "Nonoppioidea" Both lines derive from the basic area of the genus-groups "Eremaeus" and "Carabodes". Finally the phylogenetic position of the various

reconstructed groups is discussed and compared to the system of GRANDJEAN, mainly based on ontogenetical data.

## 9. Literatur

- ALBERTI, G. & FERNANDEZ, N. A. (1988): Fine Structure of a Secondarily Developed Eye in the Freshwater Moss-Mite, *Hydrozetes lemnae* (COGGI, 1899) (Acari: Oribatida). - *Protoplasma*, **146**: 106-117; Leipzig.
- ALBERTI, G. & FERNANDEZ, N. A. (1990): Aspects concerning the Structure and Function of the Lenticulus and Clear Spot of certain Oribatids (Acari, Oribatida). - *Acarologia*, **31**: 65-72; Paris.
- ALBERTI, G., STORCH, V. & RENNERT, H. (1981): Über den feinstrukturellen Aufbau der Milben-cuticula (Acari, Arachnida). - *Zool. Jb. Anat.*, **105**: 183-236; Jena.
- AOKI, J. (1959): Die Moosmilben (Oribatei) aus SüdJapan. *Bull. biogeogr. Soc. Japan*, **21**: 1-22; Tokyo.
- AOKI, J. (1965): Studies on Oribatei (Acarina) from the South Pacific. I. *Apotomocephalus gressitti* n. gen., n. sp. (Family Carabodidae) from Biak Island. - *Pacific Insects*, **7**: 295-300; Honolulu.
- AOKI, J. (1965): Oribatiden (Acarina) Thailands. I. *Nat. Life Southeast Asia*, **4**: 129-193; Kyoto.
- AX, P. (1984): Das Oribatid Genera System. 349 S.; Stuttgart, New York (G. Fischer).
- BALOGH, J. (1937): *Oppia dorni* spec. nov., eine neue Moosmilben-Art aus den Südkarpaten. *Zool. Anz.*, **119**: 221-223; Jena.
- BALOGH, J. (1943): Magyarországi Páncélosatkái (Conspicuous Oribateorum Hungariae). - 202 S.; Budapest.
- BALOGH, J. (1972): The Oribatid Genera of the World. 188 S., 71 Taf.; Budapest (Akadémiai Kiadó).
- BECK, L. (1965): Über Variabilität und Wertigkeit morphologischer Merkmale bei adulten Oribatiden (Arachnida, Acari) am Beispiel der Gattung *Rostrozetes* SELLNICK, 1925. *Abh. senckenb. naturf. Ges.*, **508**: 1-64; Frankfurt am Main.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1985): Ceratozetidae of the Western North American Arctic. - *Can. Ent.*, **117**: 1287-1366; Guelph, Ontario.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1986): Ceratozetidae (Acari: Oribatei) of the Western North American Subarctic. - *Can. Ent.*, **118**: 991-1057; Guelph, Ontario.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1989): *Limnozetes* (Acari: Oribatida: Limnozetestidae) of Northeastern North America. *Can. Ent.*, **121**: 453-506; Guelph, Ontario.
- BERNINI, F. (1986): Current Ideas on the Phylogeny and the Adaptive Radiations of Acarida. *Boll. Zool.*, **53**: 279-313; Napoli.
- DIELMANN, M. (in Vorb.): Zur Taxonomie der Raubmilben (Acari, Gamasina) unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Pergamasus* BERLESE, 1904.
- DOBZHANSKY, T., AYALA, F. J., STEBBINS, G. L. & VALENTINE, J. W. (1977): Evolution - 572 S. San Francisco (W. H. Freeman and Company).
- ENGELBRECHT, C. M. (1972): *Magoebazetes*, a new Microzetid Genus (Microzetidae: Oribatei) from South Africa. - *Acarologia*, **14**: 681-695; Paris.
- ENGELBRECHT, C. M. (1975): New Ameronothroid (Oribatei, Acari) Taxa from the Republic of South Africa and the Islands Gough and Marion. - *Navors. nas. Mus. Bloemfontein*, **3**: 53-88; Bloemfontein.
- EWING, H. E. (1917): A Synopsis of the Genera of Beetle Mites with Special Reference to the North American Fauna. - *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **10**: 117-132; Columbus, Ohio.
- FERNANDEZ, N. A. (1984): Contribution à la connaissance de la famille Hydrozetidae I. *Hydrozetes (Argentinobates) ringueleti* nov. sub-gen., nov. sp. *Acarologia*, **25**: 307-317; Paris.
- FERNANDEZ, N. A. (1989): Oribates (Acariens) des lichens crustacés d'Argentine I. *Pirnodus cryophilus* n. sp. - *Acarologia*, **30**: 275-284; Paris.
- FUJIKAWA, T. (1978): Revision of the Family Banksinomidae (Acari, Oribatei). - *Acarologia*, **20**: 433-467; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1936): Les Oribates de JEAN FRÉDÉRIC HERMANN et son Père (Arachn. Acar.). - *Ann. Soc. ent. France*, **105**: 27-110; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1946): La signification évolutive de quelques caractères des Acariens (1re série). - *Bull. biol. Fr. Belg.*, **79**: 297-325; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1947): Observations sur les Oribates (18e série). - *Bull. Mus. Nat. Hist. natur.* (2), **19**: 395-402; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1948): Sur les *Hydrozetes* (Acariens) de l'Europe occidentale. *Bull. Mus. Nat. Hist. natur.* (2), **20**: 328-335; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1953): Essai de classification des Oribates (Acariens). - *Bull. Soc. Zool. France*, **78**: 421-446; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1954): Observations sur les Oribates (28e série). - *Bull. Mus. Nat. Hist. natur.* (2) **26**: 204-211; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1959): *Hammation sollertius* n. g., n. sp. (Acariens, Oribatei). *Mém. Mus. Hist. natur.*, (A) *Zool.*, **16**: 173-198; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1959): Sur le genre *Mochlozetes* GRANDJ. 1930 (Oribatei). - *Acarologia*, **1**: 452-474; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1960): *Autogmeta penicillum* n. sp. (Oribatei). - *Acarologia*, **2**: 345-367; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1960): Les Mochlozetidae n. fam. (Oribates). - *Acarologia*, **2**: 101-148; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1960): Les Autogmetidae n. fam. (Oribates). - *Acarologia*, **2**: 575-609; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1961): Considérations numériques sur les poils génitaux des Oribates. - *Acarologia*, **3**: 620-636; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1962): Au sujet des Hermanniellidae (Oribates). Première partie. - *Acarologia*, **4**: 237-273; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1964): Nouvelles observations sur les Oribates (3e série). - *Acarologia*, **6**: 170-198; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1965): Complément à mon travail de 1953 sur la classification des Oribates. - *Acarologia*, **7**: 713-734; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1968): Nouvelles observations sur les Oribates (6e série). - *Acarologia*, **10**: 357-391; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1969): Considérations sur le classement des Oribates. Leur division en 6 groupes majeurs. - *Acarologia*, **11**: 127-153; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1971): Nouvelles observations sur les Oribates (8e série). *Acarologia*, **12**: 209-237; Paris.
- HAMMEN, L. VAN DER (1987): *Unfoldment and Manifestation*. 181 S.; Den Haag (SPB Academic Publishing).
- HENNIG, W. (1982): *Phylogenetische Systematik*. 246 S.; Hamburg (P. Parey).
- HENNIG, W. (1984): *Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung*. 65 S.; Hamburg (P. Parey).
- KÄMPFE, L. & GÜNTHER, E. (1980): *Wirkprinzipien der Evolution*. - In: KÄMPFE, L.. *Evolution und Stammesgeschichte der Organismen*: 52-144; Stuttgart (G. Fischer).

- KRIVOLUTSKY, D. A. & DRUK, A. Y. (1986): Fossil Oribatid Mites. - Ann. Rev. Entomol., **31**: 533-545; Stanford, Palo Alto.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. - 617 S.; Hamburg (P. Parey).
- MAYR, E. (1979): Evolution und die Vielfalt des Lebens. - 275 S.; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- MICHAEL, A. D. (1887): British Oribatidae. Vol. 2: 337-657, Taf. 25-54; London (Ray Society).
- NORTON, R. A. (1983): Tenuialidae (Acari: Oribatei): New Diagnoses for Supraspecific Taxa. *Acarologia*, **24**: 203-217; Paris.
- NORTON, R. A. & BEHAN-PELLETIER, V. M. (1986): Systematic relationships of *Propelops*, with a modification of family-group taxa in Phenopeloidea (Acari: Oribatei). *Can. J. Zool.*, **64**: 2370-2383; Ottawa.
- NORTON, R. A., BONAMO, P. M., GRIERSON, J. D. & SHEAR, W. A. (1988): Oribatid Mite Fossils from a Terrestrial Devonian Deposit near Gilboa, New York - *J. Palaeont.*, **62**: 259-269; Tulsa, Oklahoma.
- PIFFL, E. (1966): *Spinozetes inexpectatus* n. g., n. sp. Eine neue Gattung der Oribatiden (Acari) aus Griechenland. *Acarologia*, **8**: 499-510; Paris.
- PIFFL, E. (1972): Zur Systematik der Oribatiden (Acari). *Khumbu Himal*, **4**(2): 269-314; Berlin (Springer).
- REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. 364 S. (2. Aufl.); Leipzig (Geest & Portig).
- ROMER, A. S. (1967): *Vertebrate Paleontology*. - 468 S. (3. Aufl.); Chicago, London (The University of Chicago Press).
- SCHUBART, H. (1975): Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). *Zoologica*, **123**: 24-91; Stuttgart.
- SENICZAK, S. (1975): Morphology of Juvenile Stages of some Oppiidae (Acarina, Oribatei). I. - *Pedobiologia*, **15**: 249-261; Jena.
- SENICZAK, S. (1975): Morphology of Juvenile Stages of some Oppiidae (Acarina, Oribatei). II. - *Pedobiologia*, **15**: 262-275; Jena.
- SENICZAK, S. (1975): Revision of the Family Oppiidae GRANDJEAN, 1953 (Acarina, Oribatei). *Acarologia*, **17**: 331-345; Paris.
- SENICZAK, S. (1977): The Systematic position of Moss Mites of the Genus *Anachipteria* GRANDJEAN, 1935 (Acarina, Oribatei) in the Light of Ontogenetic Studies. *Acarologia*, **18**: 740-747; Paris.
- SENICZAK, S. & SLOJEWSKA, A. (1987): The morphology of Juvenile Stages of Moss Mites of the family Pelopidae (Acarina: Oribatida), I. - *Ann. Zool.*, **40**: 521-533; Warszawa.
- THENIUS, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere. 294 S.; Stuttgart, New York (G. Fischer).
- TRAVÉ, J. (1958): Dimorphisme sexuel chez *Pirnodus detectidens* GRANDJEAN (Acariens-Oribates). Notes écologiques et éthologiques. - *Vie Milieu*, **9**: 454-468; Paris.
- TRAVÉ, J. (1970): Les stases immatures du genre *Neoribates* (Parakalumnidae, Oribates), Parakalumnidae et Galumnidae. - *Acarologia*, **12**: 208-215; Paris.
- TRAVÉ, J. (1978): Les stases immatures de *Dolicheremaeus dorni* (BALOGH), (Oribate). *Acarologia*, **20**: 294-302; Paris.
- WOAS, S. (1981): Zur Taxonomie und Phylogenie der Hermaniidae SELLNICK, 1928 (Acari, Oribatei). *Andrias*, **1**: 7-88; Karlsruhe.
- WOAS, S. (1986): Beitrag zur Revision der Oppioidea sensu BALOGH, 1972 (Acari, Oribatei). - *Andrias*, **5**: 21-224, Karlsruhe.
- WOOLLEY, T. A. (1958): Redescription of EWING's Oribatid Mites, VIII-IX. - *Transact. Amer. Microscop. Soc.*, **77**: 258-279; Lancaster, PA.
- WOOLLEY, T. A. & BAKER, E. W. (1958): Key to the Superfamilies and Principal Families of the Oribatei (Sarcoptiformes: Acarina). - *Entomol. News*, **69**: 85-92; Philadelphia.
- WUNDERLE, I. (1991): Life Histories and Notes on the Behaviour of Tree-living Oribatid Mites. - *Proc. VIII Int. Congr. Acarology, České Budejovice* (im Druck)
- WURMBACH, H. (1989): Grundzüge einer Speziellen Zoologie. - 119 S.; Stuttgart, New York (G. Fischer).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Andrias](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Woas Steffen

Artikel/Article: [Die phylogenetischen Entwicklungslinien der Höheren Oribatiden \(Acari\) I. Zur Monophylie der Poronota GRANDJEAN, 1953 91-168](#)