Ueber die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden.

Von

Prof. Dr. P. Kramer,

Inspektor des Realgymnasiums zu Halle.

Durch die „Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm.“ von Herm. Henking*) ist zum ersten Male volles Licht auf die Häutungsverhältnisse gefallen, welchen wir in der Familie der Acariden begegnen. Zwar sind die in dieser Abhandlung gemachten Beobachtungen durchaus nicht die ersten, welche die Häutungen der Acariden überhaupt betreffen; auch ist durchaus nicht gesagt, dass die von Henking an *Trombidium* gemachten Erfahrungen sich in der so ungemein formenreichen Familie der Milben überall wiederfinden müssten, aber die von ihm dargelegten Vorkommnisse können als der feste Punkt angesehen werden, nach welchem sich vielleicht die Betrachtungen über den äusserlichen Verlauf der Entwicklung der Milben vom Ei bis zum vollständig entwickelten Thier orientieren lassen. Ich entsinne mich nicht, dass seit jener Publikation wieder auf die Aufeinanderfolge der einzelnen Stadien, durch welche eine Acaride geht, in ausführlicherer Weise zurückgekommen ist. Die Beobachtungen über den Lebensgang einer Milbe sind nicht ganz einfach und werden häufig durch das Absterben der zarten Versuchsthiere unterbrochen, ausser in Fällen, wo, wie bei Mitgliedern der Familie der Tyroglyphiden, die Jahreszeit keinen Einfluss auf die individuelle Entwicklung ausübt, und daher zu jeder Zeit in den an Individuen überaus zahlreichen Kolonien sämtliche Entwicklungsstadien angetroffen werden können. Namentlich bei Milben, welche zu ihrer individuellen Entwicklung den Lauf eines ganzen Jahres oder wenigstens den grössten Theil desselben in Anspruch nehmen, verlässt häufig das Material den Beobachter an entscheidenden Punkten. Um so wichtiger scheint es, die Aufmerksamkeit auf die noch vorhandenen Incongruenzen der

*) Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. XXXVII. 1882. S. 553 ff.

Beobachtungen zu lenken, um eine Lösung der darin liegenden Fragen anzubahnen.

H. Henking fand, dass das Ei (I) des Trombidium einen Embryo entwickelte, welcher sich mit einer neuen Haut (Apoderma) umgab. Diese hob sich in der Eischale alsbald von dem Embryo ab und trat als Schutzhülle auf. Beim Wachsthum zersprang die Eischale (I) und das Apoderma umgab nun den weiterwachsenden Embryo. Dieses letztere Stadium (II) nannte er das Schadonophanstadium. Der Embryo wird reif und entschlüpft als Larve (III) dem Apoderma. Jetzt ist das Thier der Ortsbewegung fähig.

Diese Larve tritt nun in ein neues Ruhestadium, während welcher Zeit der Leibesinhalt sich nach dem Innern zurückzieht, zum Theil zerfällt und durch Neubildung in ein neues Geschöpf übergeht. Auch hier bildet sich bald ein zweites Apoderma, welches sich von dem Inhalt abhebt und als Schutzmembran das neugebildete Thier umgiebt. Die Haut der Larve kann nun abbröckeln und so bekommt man das von Henking Nymphophanstadium genannte neue Stadium (IV). Aus dem Apoderma schlüpft die mit Ortsbewegung begabte nunmehr achtfüssige Nymphe (V). Diese versinkt wiederum in ein Ruhestadium, während dessen sich von neuem der Körperinhalt zurückzieht und zerfällt, um einer dritten Neubildung sich zu unterziehen. Es hebt sich wiederum ein Apoderma, das dritte in der Reihenfolge, von dem neugebildeten Körper ab, welches auch wieder beim Abbröckeln der Nymphenhaut als Schutz des eingeschlossenen Thieres dienen kann. Dieses Stadium (VI) nennt Henking Teleiophanstadium. Aus ihm geht das wiederum mit freier Ortsbewegung begabte vollentwickelte Thier (VII), das Prosopon, hervor.

Aus der eben gegebenen kurzen Uebersicht geht hervor, dass die Stadien II, IV, VI gleichartig sind, ebenso III, V, VII, und dass das Stadium I dem Ruhestadium von III und V vollständig entspricht. Wir haben hiernach folgende Kreise: I, II, III; III, IV, V; V, VI, VII. Dadurch nämlich, dass die Larve III in das ruhende Stadium kommt, wird der Leibesinhalt, indem die bisher vorhandenen Organe zum Theil zurückgebildet werden, dotterähnlich, und die starre Larvenhaut übernimmt die Funktion der ersten Eischale, ebenso ist es bei dem Stadium V. Im Stadium III und V müssen wir also gewissermassen zwei Abschnitte denken. Der erste, IIIa und Va, umfasst die Periode der freien Bewegung, der darauf eintretenden Ruhe und den Zerfall des bestehenden Organismus; der zweite, IIIb und Vb den Aufbau des neuen, so dass sich das Schema so darstellen würde: I, II, IIIa; IIIb, IV, Va; Vb, VI, VII. An Uebersichtlichkeit und Folgerichtigkeit lässt dies nichts zu wünschen übrig, doch ist die wichtigere Frage, ob wir hiermit ein für die Acariden im Allgemeinen gültiges Verwandlungsbild bekommen haben.

H. Henking hat seiner Abhandlung eine sehr ausführliche Uebersicht der bis 1882 veröffentlichten Beobachtungen über die Entwicklung der Acariden vom Ei bis zum entwickelten Thier eingefügt,

nicht mehr gedacht werden kann. In den angegebenen Flaschenhals hinein zieht sich nun das äussere Ende des oben angegebenen, zwischen dem zweiten und ersten Fusspaare befindlichen weichen ungegliederten Fortsatzes, welcher bei wachsendem Embryo und sich dehndem Apoderma immer länger und grösser wird, dabei in der Mitte mächtig anschwillt und an beiden Enden spitz oder doch wenigstens stark verdünnt erscheint. Eine Höhlung habe ich in diesem verhältnissmässig kolossalen Organe niemals entdecken können, so dass ich mich nicht habe überzeugen können, dass hier von einem Athmungsorgane, einer Utrachee, in Wahrheit die Rede sein kann. Vielmehr möchte ich dem Gedanken Ausdruck geben, dass wir es dabei mit einem Suspensionsapparat zu thun haben. Jedem Beobachter eines solchen Deutovum — wie E. Claparède dieses Stadium nennen würde — wird es aufgefallen sein, dass der Rumpf des sich bildenden Embryo einen nur kleinen Theil des von dem Apoderma umhüllten Raumes einnimmt, und dass die sich vom Leibe gerade nach unten streckenden Füsse den Haupttheil desselben in Anspruch nehmen. So lange diese Füsse nun selbst noch in der Bildung begriffen sind, und namentlich so lange die letzten Glieder derselben noch jene stark keulenförmig aufgetriebene Gestalt zeigen, die wir noch ziemlich lange nach dem Abwerfen der harten Eischale beobachten, wo die Fussspitzen also noch nicht dazu dienen, durch Anstützen gegen die Apodermawandung dem Embryo einen Halt zu gewähren, so lange ist ihm vielleicht eine Stütze nothwendig, um nicht in der allzuweiten Apodermahülle hin und her geworfen zu werden. Solche Stütze wird wirksam geleistet durch die beiden mit den Apodermalblasen verbundenen Zapfen. Einem ähnlichen Zwecke dient vielleicht ein Band, welches man bei seitlicher Lage des Embryo von einem, etwa dem vorderen Ende der Tasterkralle entsprechenden, in der Symmetrielinie des Apoderma liegenden Punkt desselben nach Innen zu laufen sieht. Ich habe sein inneres Ende nicht bis zum Leibe des Embryo verfolgen können, jedoch verläuft es zwischen den Fusspaaren hindurch nach dem Körper zu und ist bei jungen und älteren Embryonen leicht zu beobachten. Bemerkt mag noch sein, dass die äussere Fläche der Apoderma mit feinen Chitinspitzchen besetzt ist, doch entgeht es einem Beobachter, namentlich während der letzten Embryonalzeit nicht, dass der den Rücken des Thieres bedeckende Pol, sowie die gegenüberliegende Partie völlig frei von solchen Spitzen ist. Die letzte Entwicklungsperiode des Embryo wird dadurch eingeleitet, dass sich die stark kugeligen Endglieder der Füsse mächtig strecken und in die besonders langen und schlanken Fussendglieder der späteren sechsfüssigen Larve übergehen. Während dieser Zeit löst sich der zur Stütze des Thieres dienende Zapfen jeder Seite von dem Flaschenhalse der Apodermalblase los und zieht sich immer mehr kugelförmig zusammen, bis zuletzt, nachdem er völlig in die Leibsubstanz zurückgetreten ist, jede Spur davon verschwunden ist. Dieser Vorgang läuft noch vor dem Auskriechen der Larve vollständig ab.

Das Apoderma umgiebt den Embryo wie eine einfache Eihaut. Ausstülpungen desselben für die Füße, wie Henking sie bei *Trombidium fuliginosum* bemerkt hat, sind bei *Diplodontus* nicht vorhanden, auch giebt es keine besonderen Taschen für Rüssel und Taster. Es trifft also hier genau dieselbe Erscheinung ein, welche E. Claparède bei *Atax* im Deutovumstadium gesehen hat.

Ich bin hier etwas ausführlicher gewesen, weil es von Interesse ist, eine Erscheinung zu beschreiben, welche so, wie sie bei *Diplodontus* beobachtet wird, im Wesentlichen bei anderen Süßwassermilben wiederkehrt, während mir bis jetzt eine Milbe, welche sich mit einem Apoderma nach Art von *Trombidium* umgiebt, noch nicht wieder begegnet ist.

Die ausgekrochenen sechsfüssigen Larven habe ich leider ohne Erfolg auf Nährthiere zu bringen versucht, sie starben sämmtlich ab, so dass hier eine empfindliche Lücke in der individuellen Entwicklung besteht. Bekannt ist mir erst die aus der Larve hervorgegangene Nymphe. Es fehlt also in der Gesammtreihe die ganze Nymphochrysalisperiode. Ich kann also auch nicht angeben, ob sich Vorgänge entsprechend den von H. Henking beschriebenen bei *Diplodontus filipes* finden.

Dass solche Vorgänge höchst wahrscheinlich beim Uebergang aus der Larve in die Nymphe zu verzeichnen sein werden, lässt sich aus dem weiteren Entwicklungsgange schliessen.

Die kleinen *Diplodontus*nympfen haben eine Länge von kaum 0,70 mm, während das vom Apoderma gebildete Deutovum 0,30 mm lang ist. — Nachdem sie längere Zeit in diesem Stadium verblieben und mächtig gewachsen sind, werden sie starr, der Leibesinhalt zieht sich zusammen, zerfällt und giebt das Material zu einer völligen Neubildung her. Jedoch löst sich vor dem Hervorsprossen der neuen Glieder ein neues Apoderma von dem fast kugeligen Pseudovum ab. Meistentheils sprengt dieses neue Apoderma die Nymphenhaut, so dass in der Regel ein kugelförmiges *Teleiophan*stadium beobachtet wird, dessen Apoderma noch Reste der Nymphenhaut hier und da anhängend zeigt. So pflegt sich namentlich die die Geschlechtsnäpfe tragende Hautpartie nicht von dem Apoderma abzulösen. Auch hier zeigt das letztere, welches ich als drittes Apoderma bezeichnen will, keine Ausstülpungen für die Glieder, im Gegensatze zu den Vorkommissen, wie sie Henking bei *Trombidium fuliginosum* beobachtet und beschrieben hat. Es scheint dies einen Schluss auf die Periode der Entwicklung zuzulassen, in welcher das Loslösen des Apoderma bei *Diplodontus* zu geschehen scheint. Dieses Loslösen von der Zellmasse des Inhalts geschieht offenbar, ehe die Gliedmassenanlagen eine erhebliche Ausdehnung erreicht haben, während bei *Trombidium* die Glieder bereits eine ansehnliche Länge erreicht haben müssen, ehe sich die Cuticula von der Epidermis zu einem Apoderma ablöst.

Die ausgeschlüpfte nunmehr völlig ausgebildete Milbe besitzt eine hell scharlachrothe Farbe und hat noch nicht die volle Grösse

des älteren Thieres. Die Füsse erscheinen daher verhältnissmässig lang. Mit zunehmendem Alter wird der Körper ansehnlicher und die Farbe dunkelt zu einem bräunlichen Roth nach, die Füsse werden im Verhältniss zur Rumpfgrosse klein.

Die im Vorangehenden beschriebene Entwicklung von *Diplodontus filipes* stimmt, soweit die Stadien haben beobachtet werden können, vollständig mit der von *Trombidium* überein. Es sind dieselben frei beweglichen Stadien und soweit es zur Beobachtung gekommen, dasselbe Auftreten des Apoderma wie bei jener Landmilbe.

Ganz vollständig ist von mir die nachembryonale Entwicklung von *Nesaea fuscata* C. L. Koch beobachtet worden.

Die Eier dieser Milbe, wie überhaupt der Mehrzahl der Süswassermilben sind kugelförmig und werden in grosser Zahl schnell hintereinander an festliegende Gegenstände gelegt. Sie bekommen eine dünne Schicht klebriger Substanz mit, welche die Eigenschaft besitzt, im Wasser wie ein Teig in der Wärme aufzugehen, dann aber zu erhärten. So geschieht es, dass man die Eier in einem flach ausgestreckten, einheitlich zusammenhängenden Häufchen zusammengedrängt findet. Dieses wird hauptsächlich durch jene Kittsubstanz gebildet, indem die Kitthüllen der benachbarten Eier bis zur gegenseitigen Berührung aufgequollen sind. Die runden Eierchen selbst liegen in den Höhlungen derselben und kommen so direkt nicht mit dem Wasser in Berührung. Die Kittsubstanz ist jedoch nachgiebig, was den Embryonen zu Statten kommt. Ist nämlich die Entwicklung derselben bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten, so wird das verhältnissmässig kleine Ei dem eingeschlossenen Thier, welches nun bereits von einem neugebildeten Apoderma eingehüllt ist, zu eng, die Eischale wird gesprengt und das Deutovum tritt aus derselben hervor.

Die Form dieses Stadiums ist birnförmig und von oben nach unten abgeflacht. Die Füsse des Embryo strecken sich nämlich nicht wie bei *Diplodontus filipes* von der Bauchfläche senkrecht abwärts, sie liegen derselben flach auf und gehen nach hinten. Hierdurch geschieht es auch, dass das Apoderma von dem Embryo fast ganz ausgefüllt wird.

Bei *Nesaea* ist mir zwar nicht die Urpore mit dem Suspensionsapparat zur Anschauung gekommen, wohl aber bei der Gattung *Piona*, welche mit *Nesaea* alle Entwicklungsstadien theilt und in jeder Hinsicht eine ausserordentlich nahe damit verwandte Milbe ist. Hier ist die Urpore, welche übrigens genau an entsprechender Stelle links und rechts, wie bei *Diplodontus* liegt, äusserst winzig, aber die Gesamtbildung ist durchaus dieselbe wie bei jener Milbe. Im Apoderma befindet sich eine kreisrunde Oeffnung, von oben her betrachtet, doppelt contouriert, und in diese Oeffnung ist, wie man bei seitlicher Lage leicht zu übersehen im Stande ist, von Aussen her eine kleine flaschenförmige Blase mit ihrem Halstheil eingelassen. Der Flaschenbauch ist aber hier sehr klein, so dass man mehr den Ein-

druck eines aus der Porenöffnung herausgetretenen Bläschens hat. Bemerkenswert mag noch werden, dass bei einer Ansicht von oben die Pore von einer kleinen rosettenartigen Figur, welche sich aus vier abgerundeten Blättchen zusammensetzt, umgeben ist. Da die Füße des Embryo dem Apoderma ziemlich dicht anliegen, ist es mir nicht gelungen, den Zapfen zu beobachten, welcher sich von der Hüftgegend des Leibes nach der Pore hinzieht. Möglich auch, dass derselbe bereits frühzeitig sich von derselben löst und schon in der übrigen Körpersubstanz verschwunden war, als die Aufmerksamkeit sich auf ihn richtete.

Das Apoderma, welches übrigens bei *Nesaea* keine Chitinstacheln trägt, wird von der Larve durchbrochen, sobald sie reif geworden ist. Alsdann hat sie sich auch noch aus der Kittsubstanz hervorzuarbeiten. Hier geschieht es wohl, dass sie bereits von der nächsten Ruheperiode überrascht wird. Ich habe wenigstens eine *Nesaea*-Art im Aquarium gehalten, aus deren Eiern, wie es schien, lauter achtfüßige Larven hervorkrochen. Diese scheinbare Unregelmässigkeit klärte sich jedoch bei genauerem Nachsehen dahin auf, dass keine der sechsfüssigen Larven aus der Kittsubstanz hervorgekommen war, vielmehr innerhalb derselben die Larvenruhe durchgemacht hatte. Die sechsfüssige Larve führte unter diesen Umständen ihr kurzes Leben in dem engen Raume, welcher durch die äussere Oberfläche der Kittmasse begrenzt wurde.

Die *Nesacalarve*, das freie sechsfüssige Stadium, zeigt eine von den späteren Stadien bei weitem nicht so verschiedene Gestalt, wie es bei der *Diplodontuslarve* zu beobachten ist. Während diese letztere sehr auffallend an die *Trombidium*- oder *Rhyncholophuslarven* erinnern, trägt die *Nesacalarve* entschieden den Charakter einer Wassermilbe an sich. Sie lebt auch frei in ihrem Element und hat daher ausgeprägte Schwimfüsse, während die *Diplodontuslarve*, welche allerdings so lange, wie sie im Wasser zubringt, mit einer ans Lächerliche grenzenden Geschwindigkeit mit allen Füßen arbeitet, ausgeprägte Schreitfüsse besitzt.

Ins Einzelne der Beschreibung einer *Nesacalarve* zu gehen, vermeide ich hier, und behalte mir vor, an einem anderen Ort auf die besonderen Eigenthümlichkeiten derselben im Vergleich zu anderen *Hydrachnidienlarven* zurückzukommen.

Nach angemessener Zeit wird die Larve bewegungslos und tritt in die Verwandlungsperiode ein. Da ist es nun bemerkenswerth, dass es mir von diesem Stadium ab noch nicht geglückt ist, ein Apoderma zu beobachten. Die Larvenhaut reisst niemals vor dem Austritt der Nymphe und niemals ist es mir gelungen, in den zahlreichen abgeworfenen Larvenhäuten, aus denen Nymphen entstiegen sind, eine Spur eines darin zurückgelassenen Apoderma aufzufinden. Hier muss von Neuem die Beobachtung einsetzen. Es ist mir häufig eine sechsfüssige Larve mit eingeschlossener fertig ausgebildeten Nymphe begegnet; aber auch hier vermochte ich

niemals weder ein rundlich gestaltetes, noch, wie bei *Trombidium*, ein die Glieder wie Handschuhfinger einschliessendes Apoderma zu beobachten. Vielleicht sind spätere Beobachter glücklicher. Das Nymphochrysalisstadium habe ich also so wenig bemerkt, wie das Nymphophanstadium, wenn ersteres vielleicht auch vorhanden gewesen ist.

Die eben ausgeschlüpfte achtfüssige Nymphe besitzt im Vergleich zum Körper sehr grosse und lange Füsse, doch wird dieses Verhältniss bald durch erhebliches Wachsthum des Rumpfes fast umgekehrt, so dass die Füsse alsdann verhältnissmässig kurz und schwächlich erscheinen. Während die Dauer des sechsfüssigen Larvenstadiums oft sehr kurz ist, scheint die des achtfüssigen Nymphenstadiums eine recht ausgedehnte zu sein. Es kommt wohl nicht selten vor, dass die Milbe in diesem Stadium überwintert und erst im Frühjahr des nächsten Jahres die letzte Häutung durchmacht. Besonders ausgezeichnet ist die Nymphe der *Nesaea*-Arten und aller mit ihnen verwandten Hydrachniden, ja man möchte fast sagen, der überwiegenden Mehrzahl aller Süsswassermilben dadurch, dass sie jederseits von der nur erst eine minimale Anlage der äusseren Geschlechtsöffnung zeigenden Stelle zwei sogenannte Haftnäpfe trägt. Es hat dies F. Könike veranlasst, in einer Mittheilung im Zool. Anzeiger No. 323, 1889 „Zur Entwicklung der Hydrachniden“ den Satz aufzustellen: „Alle achtfüssigen *Nesaealarven* besitzen vier Geschlechtsnäpfe, die zu je zwei gruppiert sind.“ Als er dies schrieb, Oktober 1889, war mir schon eine Nebenform der Larve von *Nesaea fuscata* bekannt, welche jederseits drei Haftnäpfe trägt und also im Ganzen deren sechs aufzuweisen hat. So sicher das allgemeine Gesetz ist, und zwar nicht nur für *Nesaea*, sondern für eine grosse Anzahl anderer Süsswassermilben, dass die Zahl der Haftnäpfe in jeder der beiden vorhandenen Gruppen bei den Nymphen (achtfüssigen Larven) nur zwei ist, so besteht dennoch hier eine bemerkenswerthe Varietät der Nymphe, welche eine Ausnahme von der Regel darstellt.

Die aus solchen Larvenvarietäten schlüpfenden erwachsenen Thiere sind entweder Weibchen oder Männchen, so dass also ein Geschlechtsunterschied durch die verschiedene Ausbildung der Näpfe, wie ich Anfangs glaubte, bei den Nymphen nicht angedeutet ist. Zeitweise fand ich die Nymphen mit sechs Näpfen in bedeutend grösserer Anzahl, zu anderen Zeiten wieder war von ihnen nichts zu sehen und die gewöhnlichen waren allein zu finden.

Ueberblicken wir die soeben beschriebene individuelle Entwicklung von *Nesaea fuscata*, so haben wir, ebenso wie bei *Diplo-dontus filipes*, zunächst bis zur Larve drei Stadien, das Ei, das Deutovum und die Larve, nachher aber ist, soweit die Beobachtungen bis jetzt reichen, ein Apodermastadium zwischen Larve und Nymphe und zwischen Nymphe und reifem Thier nicht wahrgenommen. In sofern wiederholt sich aber der Entwicklungsgang des *Trombidium*

hier, als man nur zwei bewegliche Stadien, nämlich die sechsfüssige Larve und die achtfüssige Nymphe zwischen Ei und erwachsenem Thier findet.

Diesen neuen Beobachtungen reihe ich nun bereits früher bekannt gewordene, besonders charakteristische an.

So, wie sich *Diplodontus filipes* und *Nesaea fuscata* entwickeln, geht auch die Entwicklung von *Hydrachna globosa* vor sich, indem ebenfalls nicht mehr als zwei freie Stadien nach dem Ei und vor dem reifen Thier beobachtet werden. Der Anfang der Entwicklung zeigt ein Deutovum ganz ebenso wie bei *Diplodontus*, nur muss ich bekennen, dass es mir bei den wenigen zur Beobachtung gelangten und bereits in der Entwicklung stark vorgeschrittenen Eiern nicht gelungen ist, die Urpore aufzufinden, welche ich trotzdem als gegenwärtig vermüthe. Die Larve von *Hydrachna* bietet allerdings in ihrer Gestalt so auffallende Verschiedenheiten von den anderen Larventypen, dass auch in Bezug auf die Entwicklung und Ausstattung des Apoderma beim Deutovum eine Abweichung von dem gewöhnlichen Befunde denkbar ist. Ich werde auf die Besonderheiten der Hydrachnalarve an anderem Orte noch mit wenigen Worten zurückkommen. Ein Nymphophan- und Teleiophanstadium ist mir bei *Hydrachna* bisher nicht zur Anschauung gekommen, möglich, dass fernere Beobachtungen hierüber endgültig entscheiden.

Es ist hier nicht der Ort, auf Entwicklungen hinzuweisen, welche nur einen Bruchtheil der gesammten individuellen Ausbildung der Milbe vom Ei bis zum erwachsenen Thier darbieten, aber ich möchte doch die Beobachtungen an *Cheyletus eruditus* Schr. hier kurz erwähnen. Vor Jahren wurde von mir bei dieser Milbe das Auftreten eines Deutovum festgestellt, so dass wir also die Entwicklung ebenso beginnen sehen wie bei *Trombidium* und *Diplodontus*. Von den weiteren Stadien ist mir besonders der Uebergang von der Nymphe zum erwachsenen Thier bekannt geworden.

Man findet hier, dass in der Hülle der Nymphe das neugebildete erwachsene Thier derart ruht, dass die Füße in den Fusscheiden der Nymphe stecken, also nicht einwärts gekrümmt liegen, wie es bei der Mehrzahl der bisher beobachteten Fälle stattfindet. Und auch bei der sorgfältigsten Durchmusterung des Beobachtungsobjekts ist um das neugebildete, im Innern der Nymphenhaut ausgebreitete Thier ein Apoderma nicht zu finden. Es müsste dasselbe namentlich an den Krallengliedern der Füße und der Taster ausserordentlich deutlich in die Augen fallen. Es scheint hier die Frage, ob es bei denjenigen Milben, bei welchen die ursprüngliche Eihaut durch ein anschwellendes Apoderma gesprengt wird, auch noch ein zweites und drittes Apoderma zwischen Larve und Nymphe, und zwischen Nymphe und reifem Thier giebt, in negativem Sinne entschieden.

Um so mehr möchte ich zur besseren Vergleichung mit den Entwicklungsarten, wie sie gleich erwähnt werden sollen, immer wieder betonen, dass es zahlreiche Milben giebt, und ihre Vertreter haben

wir bei den Trombidien und den Hydrachniden zu suchen, vielleicht gehört auch *Cheyletus* dazu, bei denen nur eine sechsfüssige Larve und eine achtfüssige Nymphe beobachtet wird.

Von diesem, im Obigen dargestellten, Entwicklungsmodus weichen nun andere nach zwei Richtungen hin ab, indem es nämlich entweder zu einer Verminderung der Anzahl frei beweglicher Stadien, oder zu einer Vermehrung derselben gekommen ist.

Eine Verminderung finden wir bei den Tarsonemiden.

Die Entwicklung dieser Milben ist von mir an *Tarsonemus Kirchneri*, den man jedes Jahr in grosser Anzahl in den Gallen von *Phytoptus Tiliae* finden kann, vollständig dargelegt. Sie zeigt uns, dass eine sechsfüssige Larve das Ei verlässt, ohne dass ein sichtbares Apoderma in demselben uns entgegentritt. Aus der sechsfüssigen Larve tritt sogleich das erwachsene Thier, und zwar entweder das in seiner Weise ebenso eigenthümlich gestaltete Weibchen oder das Männchen. Da gewöhnlich in einer Galle eine ausserordentlich grosse Anzahl von *Tarsonemus*-Individuen und zwar auf allen Entwicklungsstadien vorhanden ist, so wäre es kaum anzunehmen, dass die von uns als Männchen oder Weibchen angesprochenen Formen, namentlich die Männchen nur Hypopusartige Zwischenformen wären, denn es sind gar keine anderen in den Entwicklungsgang der Milbe hineingehörige Thiere zur Beobachtung gekommen.

Hier fällt also die achtfüssige Nymphenform ganz aus. Zudem aber ist auch bei den in Ruhe versunkenen Larven, deren Inhalt sich bereits in das nächste Stadium umgestaltet hat, ebenfalls nicht eine Spur eines Apoderma zu bemerken, obwohl die Beobachtungsobjekte wegen ihrer vollständigen Durchsichtigkeit und der auffallenden Gestalt der eingeschlossenen künftigen reifen Form ganz besonders günstig sind.

Hiernach folgen sich die Stufen derart, dass dem Ei die sechsfüssige Larve, dieser aber die erwachsene Milbe unmittelbar folgt.

Die Beobachtungen bei *Tarsonemus Kirchneri* Kr. wurden später an *Tarsonemus graminis* Kr. von mir bestätigt.

Der Verminderung der Anzahl von Entwicklungsstadien bei Tarsonemiden steht bei zwei grossen Milbenfamilien eine Vermehrung derselben gegenüber. So finden wir bei den Uropodiden, einer Unterabtheilung der Gamasiden, im Ganzen zwischen Ei und das erwachsene Thier drei Larvenstadien eingeschoben, nämlich eine sechsfüssige Larvenform und zwei achtfüssige Nymphenformen. Diese Entwicklungsweise ist von mir namentlich bei *Uropoda clavus* Haller und *Uropoda tecta* Kr. ausführlich beschrieben worden. Jedoch nicht allein von den Uropodiden, sondern auch von der denselben in gewisser Hinsicht nahe stehenden, aber schon den wahren Gamasiden nahe gerückten Gattung *Celaeno* Koch, welche ich früher als *Trachynotus* beschrieb, gilt genau dasselbe. Die Entwicklung der echten Gamasiden, namentlich der Milben aus der Gattung *Gamasus* selber

geht, wenn man die bisher noch nicht völlig aufgeklärte normale und abnorme Entwicklung nicht für ein Hinderniss ansehen will, über diese Dinge ein Urtheil abzugeben, ebenfalls nach demselben Typus vor, wie man z. B. an dem kleinen, Baumblätter bewohnenden *Laelaps minimus* Kr. leicht sehen kann. Bei keinem Gamasiden oder Uropodiden ist bisher aber von einem Apoderma etwas bemerkt worden. Freilich sind ja die Eier dieser Milben verhältnissmässig selten einer genaueren Beobachtung unterzogen worden und es wird ein besonderes Augenmerk für die nächste Zukunft gerade auf die Vorgänge, welche die etwaige Entwicklung eines Apoderma auch bei anderen Milben als den zu den Trombididen und Hydrachniden gehörigen betreffen, gerichtet werden müssen.

Ganz ähnlich wie bei den im Vorhergehenden erwähnten Gamasiden stellt sich die Sache bei den Tyroglyphiden. Vollständige Beobachtungsreihen der postembryonalen Entwicklung habe ich selbst bei den jetzt unter dem Namen *Histiogaster carpio* und *Trichodactylus anonymus* zumeist angeführten, von mir zuerst beschriebenen Milben gegeben und dabei constatirt, dass dem Ei ohne vorhergehendes Deutovumstadium die sechsfüssige Larve entschlüpft. Dieser entsteigt ebenfalls, ohne dass die Bildung eines besonderen Apoderma zu bemerken wäre, die erste achtfüssige Nymphe und dieser wiederum, ohne dass die Bildung eines Apoderma vorausginge, bezüglich ohne dass ein solches bisher beobachtet wäre, die zweite, achtfüssige Nymphe. Dieses letzte Nymphenstadium geht ohne Teleiochrysalis- oder Teleiophanstadium in die reife Form über.

Es ist bekannt, dass die Tyroglyphiden neben der normalen Entwicklungsreihe noch eine abweichende besitzen, welche um das Hypopusstadium reicher ist, als die regelmässige. Bei dieser Reihe wird nach Mégnin's Ausführung folgender Gang eingehalten: 1. Ei; 2. sechsfüssige Larve; 3. erste achtfüssige Nymphe; 4. Hypopus; 5. erste achtfüssige Nymphe; 6. zweite achtfüssige Nymphe; 7. reifes Thier. Es sind die Stadien 4 und 5, welche hierbei neu eintreten, und vor Allem ist es das Stadium 5, welches als Wiederholung des 3. Stadiums anzusehen ist. Diese Komplizirung des Entwicklungsganges, wie es auch ähnlich bei den *Sarcoptidae plumicolae* beobachtet wird, schliesse ich bei vorliegender Betrachtung aus.

Zu den zuletzt erwähnten Familien gehört mit Rücksicht auf die individuelle Entwicklungsweise ferner noch die Familie der *Sarcoptidae plumicolae*. Auch hier begegnet man zwischen dem Ei und dem entwickelten Thiere noch drei Stadien, wenigstens soweit es die Beobachtungen an den Weibchen mit Sicherheit ergeben. Die nicht bei allen Beobachtern gleichmässige Bezeichnungweise dieser Stadien macht die Sache etwas verwickelt. Dem Ei folgt hier auch zunächst — und zwar ohne dass ein Apoderma bemerkt worden wäre — die sechsfüssige Larve, dieser die achtfüssige Nymphe und dieser nach Mégnin das zur Begattung reife junge Weibchen, welches durch eine nochmalige Häutung in das völlig reife Weibchen über-

geht. Nirgends wird zwischen den erwähnten Stadien etwas einem Apoderma ähnliches bisher von irgend einem Beobachter beschrieben, so dass sich zunächst die Ueberzeugung Geltung verschafft, man könne ein solches als nicht vorhanden betrachten.

So wie die federbewohnenden Sarcoptiden entwickeln sich auch die echten Sarcoptiden und bieten also, wie die Krätzmilbe, zwischen Ei und erwachsenem Thiere, wenigstens dem erwachsenen Weibchen, drei freibewegliche Stadien. Auch hier ist ein Apoderma bisher dem Auge der Beobachter entgangen.

Sonach ist es eine sehr weit verbreitete Entwicklungsweise, wie sie soeben beschrieben ist. Sie wird aber durch Reichhaltigkeit der Stufen noch überboten durch die bei den Oribatiden stattfindende.

Die Entwicklung der Oribatiden ist ausserordentlich leicht zu beobachten und ist daher auch frühzeitig und oft, am vollständigsten in dem grossen Oribatidenwerke A. D. Michael's beschrieben worden.

Bei diesen Milben finden sich zwischen dem Ei und der reifen Form ausser der sechsfüssigen Larve nicht nur zwei, sondern sogar drei achtfüssige Nymphenformen, so dass also vier freibewegliche Stadien da auftreten, wo sonst nur drei, zwei oder eines beobachtet wird. Auch ist es bemerkenswerth, dass Michael bei der Gattung *Damaeus* und zwar bei *D. geniculatus* ein Deutovumstadium beobachtete, so dass also hier uns wieder ein Apoderma entgegentreit. Bei dem Uebergange von Larve zur Nymphe und von dieser weiter zum reifen Thiere ist die Ausbildung eines weiteren Apoderma bisher nicht zur Beobachtung gekommen.

Den bisher beobachteten Entwicklungsweisen steht nun noch die von Claparède bei *Myobia musculi* beschriebene in eigenthümlicher Weise gegenüber. Bei dieser Milbe schiebt sich nämlich nicht nur ein Deutovumstadium, sondern ein Tritovumstadium zwischen Ei und Larve ein, indem sich ein zweites Apoderma von dem Embryo abhebt, welches durch wenigstens theilweises Zerreißen des ersten die Funktion der Eihaut zu übernehmen hat, welche vorher auch schon das erste Apoderma übernommen hatte.

Indem Claparède beobachtete, dass der Embryo die Anlagen von Gliedmassen entwickelte, bevor sich das erste, sowie das zweite Apoderma abhob, und dass diese Gliedmassen erst zurückgebildet wurden, um ein eiförmiges Apoderma möglich zu machen, stehen wir hier vor der Frage, ob wir bei *Myobia* nicht mehrere sechsfüssige Larvenstadien anzunehmen haben, welche zwar nur bis zu einem sehr rudimentären Entwicklungszustand fortschreiten, welche aber doch jedenfalls angedeutet sind. Im Uebrigen gleicht die Entwicklungsweise von *Myobia* der von *Trombidium*.

Wird die Gesamtheit der in Obigem erwähnten Entwicklungsreihen betrachtet, so fällt die grosse Mannigfaltigkeit, die darin herrscht, sogleich ins Auge, und mit ihr die Schwierigkeit, sie auf eine gemeinsame Regel zurückzuführen, an welche bei der offenbaren Zusammengehörigkeit aller Milben wenigstens gedacht werden könne.

Es ist wohl möglich, in einem Falle, wie wir ihn bei *Pteroptus vespertilionis* vor uns haben, wo die sechsfüssige Larve nicht beobachtet wird, zu sagen, man habe hier eine abgekürzte Entwicklungsart vor sich und es bleibt weiterer Forschung vorbehalten, in der embryonalen Entwicklungsperiode dieser Milbe die Spuren des sechsfüssigen Larvenstadiums zu entdecken. Es ist allgemeines Gesetz, dass die Milbenlarven sechsfüssig sind und die Ausnahme bestätigt nur die Regel. Es ist wohl ebenfalls möglich, die Phytoptiden mit ihrer sogar im erwachsenen Zustande verminderten Fusszahl als besondere Ausnahme zu behandeln. Aber zu entscheiden, ob das Vorhandensein von drei Nymphenstadien zwischen Larve und reifem Thier, oder von zwei solchen, oder von einem einzigen solchen oder gar von gar keinem als die Norm anzusehen sei, ist vorläufig für den vergleichenden Beobachter ein Ding der Unmöglichkeit. Ferner zu entscheiden, ob die nur von einem Apoderma umgebenen sogenannten Schadonophan-, Nymphophan- etc. Stadien als gleichwerthige Stadien mit den frei lebenden zu betrachten sind, wodurch die Zahl der Stufen, welche die individuelle Entwicklung durchmacht, erheblich vermehrt werden würde, ist ebenfalls noch erneuter Erwägung zu unterziehen. Die nächstliegenden Analogieen hierfür kann uns die Insektenwelt geben. Ich erinnere — um nicht von der Schmetterlingspuppe zu reden — die von A. Weismann in seiner Entwicklung der Musciden erwähnte Bildung der Puppenscheide. „Es folgen sich hier“, so schreibt er, „zwei Häutungen auf dem Fusse nach; denn sobald die Puppenscheide sich vom Körper abgehoben hat, scheidet die Zellenrinde von Neuem eine Cuticula aus, die dann eine definitive Bildung ist: Das Chitinskelet der Fliege. Drei Chitinhäute liegen dann übereinander: die zur Schale verhornte Larvenhaut, die Puppenscheide und zu innerst die lange Zeit noch äusserst zarte Haut des Imago.*) Dies hier beschriebene passt Wort für Wort auf die Entwicklung von *Trombidium* und *Diplodontus*.

Was das Apoderma anlangt, so möchte die Ansicht erlaubt sein, dieser Haut, zumal wenn sie zum ersten Male unter der Eischale auftritt, den Charakter der Dotterhaut zuzusprechen. Damit würde das Schadonophanstadium als ein selbständiges ausscheiden. A. Weismann hat bei seinen Musciden-Beobachtungen das Ei künstlich von seinem Chorion befreit und sah die Entwicklung dennoch innerhalb der allein übrigbleibenden Dotterhaut meist regelrecht vor sich gehen. Bei den Acariden sprengt die natürlich vor sich gehende Entwicklung des wachsenden Embryos das Chorion oft ganz von selbst, so ist namentlich der Vorgang wohl bei *Damaeus geniculatus* zu deuten, und die Festigkeit der Dotterhaut gestattet die ungestörte Weiterentwicklung des eingeschlossenen Thieres.

*) Die Entwicklung der Dipteren. Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. XVI, p. 176. Separatausgabe.

Wird aber das erste Apoderma als Dotterhaut aufgefasst, so liegt im Grunde keine Hinderung vor, auch bei den späteren Stufen der Metamorphose den Grundsatz gelten zu lassen, dass die Umhüllung der in die Verwandlung eintretenden Milbe aus einer dreifachen Stufe besteht, nämlich dem Chorion, dem der Dotterhaut entsprechenden Apoderma und der dem Leibesinhalt unmittelbar aufsitzenden Hautschicht, die nach Aussen hin die Cuticula absondert. Allerdings würde in vielen Fällen darüber noch keine ausreichende Klarheit bestehen, ob man das Apoderma, da wo es nicht zur Beobachtung gekommen ist, als der absterbenden Haut des sich metamorphosirenden Thieres von innen fest aufsitzend zu betrachten habe, so dass sich unmittelbar nur die neue Cuticula beobachten lässt, nicht dagegen die Schicht, welche sich als Apoderma zweiter und dritter Art bei *Trombidium* und *Diplodontus* einstellt.

Ich möchte mich bis jetzt noch nicht davon für überzeugt halten, dass die Abhebung des Apoderma, sei es von dem Leibe des Embryo oder der Larve, oder der Nymphe bei *Trombidium* einer vollen Häutung gleichwerthig ist und deshalb wollen mir die Entwicklungstypen der Acariden als wesentlich von einander verschieden vorkommen. Ich spreche daher in Zukunft von einem Tarsonemustypus der Entwicklung und meine dabei eine solche Entwicklung, bei welcher das Ei die sechsfüssige Larve entlässt, und diese sogleich die reife Form.

Ich rede ferner von einem *Trombidium*typus, bei welchem eine achtfüssige Nymphe zwischen Larve und reife Form eingeschoben ist; von einem Tyroglyphustypus, bei welchem deren zwei, und von einem Oribatidentypus, bei welchem gar drei Nymphen eingeschaltet sind. So ist z. B. bei *Pteroptus* ein abgekürzter Tyroglyphustypus zu beobachten.

Es mögen diese Bezeichnungen als Abkürzungen zu leichterem Verständnis so lange dienen, bis sie durch vollkommene Erkenntniss des Thatsachenbefundes überflüssig geworden sind oder bis es sich herausgestellt hat, dass sie nicht mehr hinreichend den Entwicklungstypen grosser Milbenkreise entsprechen.

Zum Tarsonemustypus gehört zunächst nur die kleine Gattung *Tarsonemus*.

Zum *Trombidium*typus gehören Vertreter der grossen Subfamilien der Trombidien und Hydrachniden.

Zum Tyroglyphustypus gehören Vertreter der Sarcoptiden, Tyroglyphiden, Gamasiden, Demodiciden.

Zum Oribatidentypus gehören die Oribatiden.

Es wird die Aufgabe eingehender Beobachtungen des Lebens unserer Acariden sein, diese Tafel zu vervollständigen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [57-1](#)

Autor(en)/Author(s): Kramer Paul

Artikel/Article: [Ueber die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. 1-14](#)