

# Duftstoffproduktion bei Hornmilben (Acari, Oribatida)

## Scent Production in Oribatid Mites (Acari, Oribatida)

G. Raspotnig, G. Krisper und R. Schuster

Institut für Zoologie, Karl-Franzens-Universität Graz,  
Universitätsplatz 2, 8010 Graz

### Abstract

Oil glands represent an important homologous character of astigmatid mites and the so-called "glandulate Oribatida" (sensu NORTON 1998), which include the cohorts Parhyposomata, Mixonomata, Desmonomata and Brachypylida, but not the basal oribatid groups such as Palaeosomata and Enarthronota. In glandulate oribatids, oil glands (syn. glandulae lateroabdominales) constitute the largest and most striking exocrine system. Oil gland secretions commonly contain volatile compounds which, e.g., are responsible for the remarkably lemon- or phenol-scented secretions of certain species such as *Collohmanna gigantea* or *Parhypochthonius aphidinus*, respectively. Not only the possession of oil glands but also their chemical profiles are (chemo)taxonomically important: hydrocarbons probably represented the ancestral chemical equipment of oil glands; they constitute widely-distributed plesiomorphic characters in oil gland secretions of oribatids and astigmatid mites. Apomorphic characters of special groups are: phenols and naphthols in the Parhyposomata, and a set of terpenes and aromatics, the so-called "astigmatid compounds" (sensu SAKATA & NORTON 2001), in an evolutive lineage of Mixonomata-Desmonomata and Astigmata. These data strongly support the hypothesis of astigmatid mites' evolutionary origin within an ancient, oil gland-bearing oribatid group. Another part of the Desmonomata shows chemical polymorphism of oil gland secretions between adult and juvenile individuals; this phenomenon may also represent an evolutive trend which finds its continuation in the secretion chemistry of the Brachypylida. Ancestrally, oil gland secretions probably served for defense only, but added pheromonal functions, particularly for alarm communication, in the course of evolution; the functional anatomy of oil glands – they are large, hollow glands internally covered by a fine intima and provided by a closing mechanism under neuro-muscular control – is also consistent with the construction of defense and alarm pheromone glands in other arthropods.

### Zusammenfassung

Öldrüsen stellen ein wichtiges homologes Merkmal der astigmaten Milben und der sogenannten „glandulaten Oribatiden“ (sensu NORTON 1998) dar, die die Kohorten Parhyposomata, Mixonomata, Desmonomata und Brachypylida, nicht aber die Primitivgruppen Palaeosomata und Enarthronota umfassen. Öldrüsen (syn. Glandulae lateroabdominales) bilden das bei weitem größte und auffälligste exokrine System der Oribatiden. Öldrüsensekrete bestehen aus z.T. stark flüchtigen Substanzen, die für zitronenartige Aromen wie bei *Collohmanna gigantea* oder auch phenolartige Düfte wie bei *Parhypochthonius aphidinus* verantwortlich sind. Nicht nur das Vorkommen von Öldrüsen sondern auch die Öldrüsensekretprofile besitzen (chemo)taxonomische Bedeutung: Kohlenwasserstoffe stellten wahrscheinlich die chemische Ur-Ausstattung von Öldrüsen dar; es handelt sich um weit verbreitete, plesiomorphe Öldrüsensekretmerkmale. Apomorphe Kennzeichen einzelner Gruppen sind: Phenole und Naphthole

bei den Parhyposomata und ein Set von Terpenen und Aromaten, die sogenannten „astigmatid compounds“ (sensu SAKATA & NORTON 2001), bei einer evolutiven Linie von bestimmten Mixonomata und Desmonomata hin zu den astigmaten Milben. Dieser Befund unterstützt die Hypothese des evolutiven Ursprungs der Astigmata aus einer urtümlichen, öldrüsentragenden Hornmilbengruppe. Ein anderer Teil der Desmonomata, charakterisiert durch Polymorphismus zwischen adulten und juvenilen Sekreten, leitet dagegen zur Sekretchemie der Brachypylina über.

Ursprünglich stellten Öldrüsensekrete wahrscheinlich reine Verteidigungssekrete dar, aus denen sich mit der Zeit pheromonale Funktionen wie Alarmkommunikation entwickelt haben; auch die Funktionsmorphologie dieser Drüsen – große, mit Intima ausgekleidete Hohldrüsen mit zentraler Pore sowie unter neuro-muskulärer Kontrolle stehendem Verschlussmechanismus – stimmt mit dem üblichen Aufbau von Verteidigungs- bzw. Alarmpheromondrüsen bei anderen Arthropoden überein.

### Exokrine Systeme bei Hornmilben: Öldrüsen als „Duftdrüsen“

Chemische Kommunikation gilt als die älteste und grundlegendste Art der Verständigung und ist bei allen Organismen, vom Einzeller bis hin zum Menschen, ausgeprägt (AGOSTA 1994). Am besten untersucht sind chemische Kommunikationssysteme jedoch bei den Arthropoden, und hier wiederum bei den Insekten, wo die Strukturaufklärung des Bombykols, des ersten bekannt gewordenen Pheromons überhaupt (BUTENANDT et al. 1959), einen wahren „Boom“ an nachfolgenden Forschungsarbeiten ausgelöst hat. Bei den Spinnentieren dagegen steckt die Pheromonforschung immer noch in den Kinderschuhen, obwohl es bei vielen Gruppen deutliche Hinweise auf das Vorhandensein chemischer Kommunikationssysteme gibt. Tatsächlich kommunizieren auch die kleinsten Spinnentiere, die Milben, mit Duftstoffen: Bei vielen Zeckenarten beispielsweise sind hierarchisch hintereinandergeschaltete Pheromonreize zur erfolgreichen Paarung nötig (SONENSHINE 1985, 1991); bei Spinnmilben und Scutacariden vollführen die Männchen das pheromoninduzierte „guarding“-Verhalten (CONE 1979; EBERMANN 1982), und bei astigmaten Milben sind Alarm-, Aggregations- und Sexualpheromone bekannt (KUWAHARA 1991).

Auch innerhalb einer der größten Milbengruppen, nämlich bei den Hornmilben (Oribatida) – eine etwa 10000 beschriebene Arten umfassende Unterordnung der Acari (SCHATZ 2002) – existieren Hinweise auf chemische Kommunikationssysteme, größtenteils jedoch ohne durch harte Fakten untermauert zu sein: So gibt es Spekulationen über Duftstoffe, die von abgesetzten Spermatophoren ausgehen sollen und

auf Weibchen attraktiv wirken (WOODRING 1970), oder über Pheromone, die in kompakten, dermalen Drüsen gebildet werden, die unterhalb von Porenfeldern, den sogenannten *areae porosae*, liegen (JONES 1954; ALBERTI et al. 1997; NORTON & ALBERTI 1997).

Die bei weitem größten exokrinen Drüsen der Hornmilben – und damit vielversprechende Kandidaten zur Erforschung chemischer Kommunikation bei Oribatiden – bilden allerdings die sogenannten Öldrüsen, die – zumindest bei einigen Arten – auch für die menschliche Nase auffällige und stark duftende Sekrete produzieren können (RASPOTNIG et al. 2001; SAKATA & NORTON 2001): *Collohmanna gigantea* beispielsweise, eine etwa 2 mm große bodenbewohnende Art der Kohorte Mixonomata, kann intensive, deutlich nach Zitronen riechende Duftstöße abgeben, und *Parhyppochthonius aphidinus* sondert ein stark aromatisch-phenolartig duftendes Sekret ab. Ein ähnliches Phänomen existiert auch bei manchen astigmaten Milben: So berichtet schon BULL (1970) von einem „minty smell“, der von Kolonien von astigmaten Milben ausgehen kann, ebenso beschreiben KUWAHARA et al. (1987, 1988, 1991a, b) und LEAL et al. (1988) auffällige Duftstoffabgaben bei verschiedenen Arten der Astigmata. Während die Öldrüsen der Astigmata jedoch schon seit Jahren in chemischer und biologischer Sicht als gut bearbeitet gelten dürfen, war über das Öldrüsen-system der Oribatiden bis vor wenigen Jahren nahezu nichts bekannt. Dies erscheint umso erstaunlicher, als Hornmilbenöldrüsen schon von MICHAEL (1884) beschrieben wurden und außerdem zum Grundbauplan des Großteils der Hornmilben gehören. Erst mit der starken Einbeziehung des Merkmalkomplexes „Öldrüsen“ in die Taxonomie der Oribatiden (NORTON 1998) und mit der beginnenden chemischen Aufklärung von Öldrüsen-sekretprofilen (SAKATA et al. 1995) sind die Öldrüsen zu einem zentralen Merkmal in der Hornmilbenkunde avanciert.

In diesem Artikel soll der derzeitige Stand der Erforschung von Öldrüsen bei Hornmilben, insbesondere ihre Chemie, zusammengefasst und auf die Konsequenzen und Möglichkeiten hingewiesen werden, die aus der chemotaxonomischen Auswertung von Sekretprofilen entstehen.

### Vorkommen von Öldrüsen

Öldrüsen (synonym: Glandulae lateroabdominales, opisthonotal oder latero-opisthosomatic glands) sind große hysterosomale, paarige Hohl-drüsen, die topographisch dem Segment F zugeordnet werden (GRANDJEAN 1939). Öldrüsen sind in homologer Form beim Großteil der Hornmilben und auch bei astigmaten Milben, bei adulten Tieren und allen juvenilen Stadien (GRANDJEAN 1950; VAN DER HAMMEN

1980), vorhanden: Nach der derzeit gängigen Meinung (z.B. NORTON 1998) sind von den sechs Kohorten der Hornmilben (nach GRANDJEAN 1969) nur die primitiven Palaeosomata und Enarthronota generell öldrüsenlos; erst nach deren Abspaltung von der Oribatidenstammlinie sollen erstmals Öldrüsen entstanden sein, und alle evolutiv höher stehenden Hornmilbengruppen, inklusive der astigmaten Milben, würden demnach von dieser ersten öldrüsen-tragenden Hornmilbenart abstammen. Als Konsequenz daraus ergibt sich eine natürliche Hornmilbengruppe: die glandulaten, also öldrüsen-tragenden Hornmilben, zu denen die Hornmilben-Kohorten Parhyposomata, Mixonomata, Desmonomata und Brachypylida, aber auch die astigmaten Milben gehören. Die astigmaten Milben wären demnach streng genommen nichts anderes als eine weitere Hornmilbengruppe (Abb. 1).

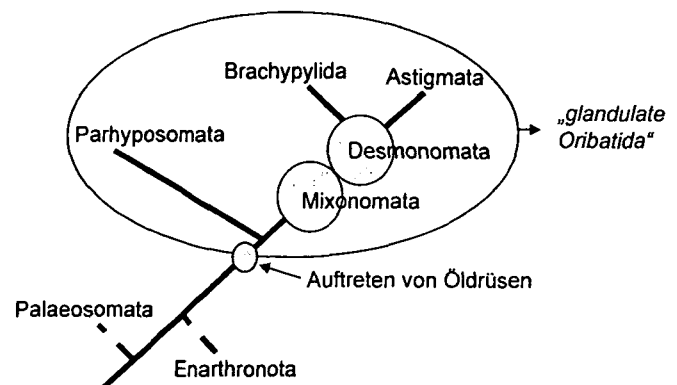


Abb. 1: Öldrüsen und das System der Oribatida (nach NORTON 1998, verändert). Die Darstellung der Mixonomata und Desmonomata [Kreise] bezieht sich auf deren paraphyletischen Charakter.

Auch innerhalb der glandulaten Hornmilben existieren öldrüsenlose Taxa, die jedoch im Gegensatz zur primären Öldrüsenlosigkeit der Palaeosomata und Enarthronota ihre Öldrüsen erst sekundär reduziert haben; dies betrifft vor allem die Phthiracaroida innerhalb der Mixonomaten; aber auch die Malaconothridae innerhalb der Desmonomata folgen diesem Trend zur Öldrüsenreduktion. Andererseits sind die Öldrüsen einiger Gruppen besonders groß entwickelt: davon scheinen insbesondere bestimmte mixonomate Hornmilben betroffen zu sein, beispielsweise *Collohmanna gigantea*, aber auch die Gattung *Perlohmanna* und viele Euphthiracaroida wie *Oribotritia*, *Mesotritia* oder *Euphthiracarus*. Andere Gruppen, vor allem innerhalb der höheren Hornmilben (Brachypylida), scheinen dagegen über eher klein ausgebildete Öldrüsen zu verfügen: ein Beispiel dafür wäre die von WOODRING & COOK (1962) histologisch untersuchte Spezies *Ceratozetes cisalpinus*. Systematische bzw. umfassende Daten zur Größe der

Tab. 1: Öldrüsensekretprofile von Hornmilben

Kohorte	Überfamilie	Familie	Art	Sekretprofile*	Literatur
Parhyposomata		Parhyppochthoniidae	<i>Parhyppochthonius aphidinus</i>	5, 12, 13, 18	Sakata & Norton 2001
		Gehyppochthoniidae	<i>Gehyppochthonius urticinus</i>	4, 13, 15, 16, 18	Sakata & Norton 2001
Mixonomata		Nehyppochthoniidae	<i>Nehyppochthonius porosus</i>	13, 14, M=150, M=204	Sakata & Norton 2001
		Perlohmanniidae	<i>Perlohmannia sp.</i>	2, 7, 9, 17	Sakata & Norton 2001
		Collohmanniidae	<i>Collohmannia gigantea</i>	1, (2), 6, 7, 9, 13, 14	Raspotnig et al. 2001
Desmonomata	Crotonioidea	Trhyppochthoniidae	<i>Trhyppochthonius japonicus</i>	(1), 2, 9, 10, 11, 15, 16 + zwei "unknowns"	Sakata et al. 2003
			<i>Trhyppochthoniellus crassus</i> syn. <i>Hydronthrus crispus</i>	1, 2, 6, 7, 9, 13, 14, 15, 16, 17	Sakata et al. 1995, 2003
			<i>Trhyppochthoniellus sp.</i>	2, 6, 7, 8, 9, 15, 16	Sakata et al. 2003
			<i>Archegezetes longisetosus</i>	1, 2, 6, 7, 9, 14, 15, 16, 17	Sakata & Norton 2003
	Camisiidae	<i>Platynothrus peltifer</i>	(2), 3, 6, 7, 9, 15, 16	Raspotnig et al. 2004b	
	Nothridae	<i>Nothrus palustris</i>	7, 9, 19, 20	Shimano et al. 2002	
	Hermannioidea	Hermannidae	<i>Hermannia convexa</i>	2, 7, 9, 15, 16, 21**	Raspotnig et al. 2004c

\*Die Nummern in der Spalte "Sekretprofile" beziehen sich auf die Komponenten in Abbildung 2. In Klammern stehende Nummern bedeuten unregelmäßig im Profil auftretende Komponenten.

\*\*Bei Komponente 21 (1,8-Cineol) ist die Zugehörigkeit zum Öldrüsensekret ungeklärt.

Öldrüsen der einzelnen Hornmilbengruppen sind jedoch (noch) nicht vorhanden.

### Sekretchemie und Sekretprofile

Erste Versuche, die Chemie der Sekrete der Öldrüsen von Hornmilben zu deuten, stammen schon aus dem späten 19. Jahrhundert: immerhin beschreibt bereits MICHAEL (1884) die Sekrete dieser Drüsen als gelbe, stark lichtbrechende, nicht mit Wasser mischbare Flüssigkeiten. Auch VITZTHUM (1940-43) bei Oribatiden und ZACHVATKIN (1941) bei astigmaten Milben bezeichnen die Konsistenz dieser Sekrete als „ölig“; die Sekrete seien zumindest leichter als Wasser und würden darauf schwimmen. Eine möglicherweise zwischen den einzelnen Gruppen divergierende Sekretchemie ließ sich bis zu diesem Zeitpunkt schon aus unterschiedlichen Angaben zur Farbe von Öldrüsensekreten herleiten, die bei verschiedenen Arten zwischen farblos oder gelblich, braun und sogar rot schwanken kann (VITZTHUM 1940-43; GRANDJEAN 1950; EVANS 1992).

Die Chemie der Öldrüsensekrete astigmater Milben wurde schließlich ab 1975 von KUWAHARA und Mitarbeitern sukzessive bearbeitet, so dass bis heute 67 unterschiedliche Komponenten von 52 bisher untersuchten Arten aus neun Familien bekannt sind (SAKATA et al. 2003). Dabei handelt es sich hauptsächlich um Monoterpene, Aromaten und Kohlenwasserstoffe, aber auch um diverse andere Komponenten wie Sesquiterpene, aliphatische Aldehyde und Ester.

Bei Oribatiden dagegen werden Öldrüsensekrete erst seit wenigen Jahren chemisch untersucht (z.B. RASPOTNIG et al. 2001; SAKATA et al. 1995, 2003). Bis dato sind bei Hornmilben 21 Öldrüsensekretkomponenten von zwölf Arten aus drei Hornmilben-

kohorten (Parhyposomata, Mixonomata und Desmonomata) identifiziert worden (Tab. 1 und Abb. 2). Daneben sind noch mindestens vier, bisher chemisch undeterminierte Verbindungen beschrieben: eine Safranal-ähnliche Komponente und eine unbekannte Verbindung mit Molekulargewicht 204 bei *Nehyppochthonius porosus* (SAKATA & NORTON 2001), weiters zwei noch nicht identifizierte Stoffe im Sekret von *Trhyppochthonius japonicus* (SAKATA et al. 2003). Ähnlich wie bei astigmaten Milben handelt es sich auch hier um artspezifisch zusammengesetzte Multikomponentensysteme, die – zumindest bei bestimmten mixonomaten und desmonomaten Hornmilben – stark an die Öldrüsensekretchemie der Astigmata erinnern und auch auf chemischer Ebene die evolutive Herkunft der Öldrüsen der Astigmata aus Hornmilbenöldrüsen bestätigen. Tatsächlich bestehen die Sekrete von z.B. *Hydronthrus crispus* syn. *Trhyppochthoniellus crassus* (Desmonomata) oder *Collohmannia gigantea* (Mixonomata) ausschließlich aus den bei astigmaten Milben am weitesten verbreiteten Komponenten (SAKATA et al. 1995; RASPOTNIG et al. 2001). Im Sinne der Methoden der phylogenetischen Systematik würden solche Merkmale in der Innengruppe (Astigmata) als plesiomorph gelten, würden jedoch eine mögliche Synapomorphie zur Außengruppe (Mixonomata-Desmonomata) darstellen.

Eine chemotaxonomische Auswertung bisher bekannter Öldrüsensekretprofile ergibt schließlich folgendes Bild: Kohlenwasserstoffe sind in allen Öldrüsensekreten von Oribatiden und astigmaten Milben zu finden; damit könnte diese Stoffgruppe als die symplesiomorphe chemische Grundausstattung von Öldrüsen angesehen werden. Die ursprünglichste öldrüsenträgende Kohorte, die Parhyposomata,

haben zu den Kohlenwasserstoffen autapomorphe Komponenten wie alkylierte Phenole (3-Ethylphenol bei *Parhypochthonius aphidinus*) und Naphthole (1-Methyl-2-Naphthol bei *Gehypochthonius urticinus*) entwickelt (SAKATA & NORTON 2001). Innerhalb der mixonomaten Hornmilben, einer paraphyletischen Gruppe, sind dann offenbar schrittweise die sogenannten „astigmatid compounds“ (sensu SAKATA & NORTON 2001) entstanden, die damit in allen weiter abgeleiteten Gruppen als symplesiomorph gelten müssen: bei sehr basalen Formen der Mixonomaten wie bei *Nehypochthonius porosus* noch nicht ausgebildet, treten Monoterpene wie Neral und Geranial und Aromaten wie  $\gamma$ -Acaridial bei weiter abgeleiteten Formen, etwa bei *Perlohmannia*, auf und sind bei *Collohmanna gigantea* noch um Nerylformiat und 2-Hydroxy-6-Methyl-Benzaldehyd ergänzt (RASPOТNIG et al. 2001). Diese Terpene und Aromaten sind in verschiedenen Kombinationen auch bei den desmonomaten Hornmilben vorhanden und bilden also jene „astigmatid compounds“, die insbesondere in den Öldrüsen astigmater Milben weite Verbreitung finden. Nach SAKATA & NORTON (2001) wird damit eine einheitliche evolutive Linie einer Mixonomata-Desmonomata-Verwandtschaft zu den astigmaten Milben charakterisiert. Dies untermauert gleichzeitig die (auf morphologischen Daten beruhende) Hypothese des evolutiven Ursprungs der Astigmata aus einer ursprünglichen Hornmilbengruppe, möglicherweise aus der Verwandtschaft der basalen desmonomaten Thrypochthonioidea (NORTON 1998).

Die Öldrüsenchemie der Mixonomata ist jedoch keineswegs einheitlich: insbesondere die Euphthiracaroida (zusammen mit den Phthiracaroida die mögliche Schwestergruppe von *Collohmanna gigantea*) haben die „astigmatid compounds“ in verschiedenem Ausmaß wieder reduziert und durch neue, apomorphe Komponenten ersetzt. Ein gutes Beispiel hierfür liefert die Öldrüsenchemie innerhalb der Gattung *Oribotritia*, die eine basale Gattung der Euphthiracaroida darstellen soll (HAUMANN 1991). Sind bei bestimmten (primitiveren?) Arten dieser Gattung noch „astigmatid compounds“ vorhanden, können diese Verbindungen bei anderen (weiter abgeleiteten?) Arten nicht mehr nachgewiesen werden. Andere Komponenten wie iridoide Monoterpene scheinen dagegen an der Basis der Euphthiracaroida entstanden zu sein und könnten als Apomorphie dieser Gruppe betrachtet werden; sie charakterisieren beispielsweise die Gattungen *Oribotritia* und *Mesotritia*. Bis hin zu den am weitesten abgeleiteten Formen der Euphthiracaroida, beispielsweise in der Gattung *Euphthiracarus*, sind jedoch auch diese Komponenten wieder reduziert und nochmals durch neue ersetzt worden (RASPOТNIG, unveröffentlicht).

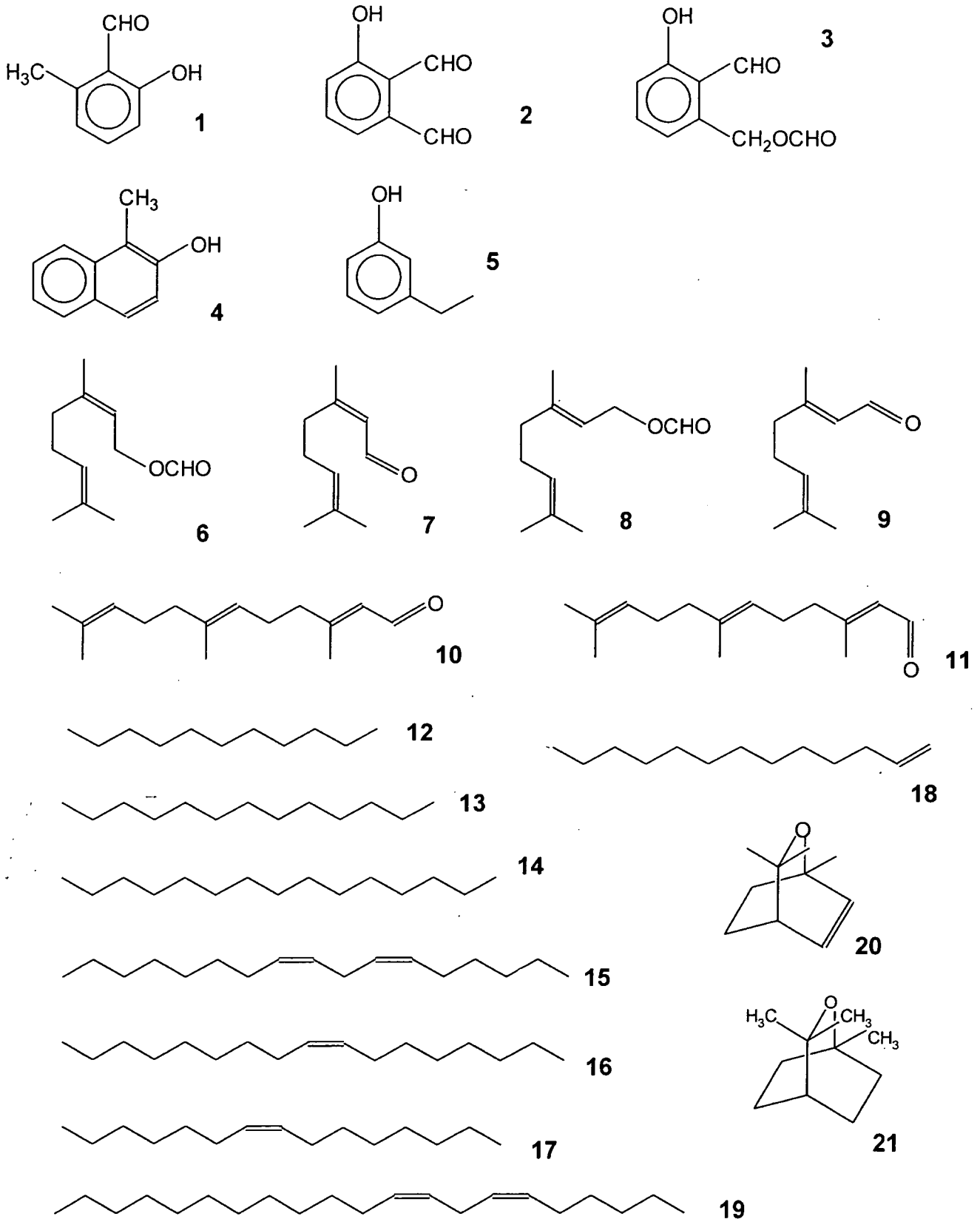
Auch die Desmonomata, ebenfalls eine als paraphyletisch erkannte Gruppe, sind in Bezug auf den Öldrüsensekretchemismus polymorph: Die bisher untersuchten Vertreter der Überfamilie Crotonioidea sind durch die schon bekannten „astigmatid compounds“ in allen möglichen Kombinationen gekennzeichnet. Daneben existieren hier auch mögliche Neuerwerbungen wie z.B. Rhizoglyphinylformiat (=2-Formyl-3-Hydroxybenzyl-Formiat) bei der Camisiidae *Platynothrus peltifer*, eine Verbindung, die sonst nur noch bei den astigmaten Milbenarten *Dermatophagoides pteronyssinus* und *Rhizoglyphus* sp. nachgewiesen worden ist (SATO et al. 1990; TARUI et al. 2002).

Die Öldrüsenchemie der Hermannioidea, einer zweiten großen Überfamilie der Desmonomata, kann dagegen durchaus vom Typus der „astigmatid compounds“-tragenden Desmonomata abweichen. *Hermannia gibba* beispielsweise hat die „astigmatid compounds“ komplett reduziert und durch einige (noch) unbekannte Verbindungen ersetzt; *H. convexa* besitzt „astigmatid compounds“ nur noch als Jungtier, beim Adultus dagegen sind die Öldrüsen verkümmert und Extrakte enthalten nur 1,8-Cineol, dessen Herkunft ungeklärt ist (RASPOТNIG et al. 2004c). Ein derartiger Trend zum Polymorphismus in der Ausbildung von Öldrüsen zwischen juvenilen und adulten Individuen scheint sich über die Hermannioidea zu den brachypyliden Hornmilben fortzusetzen; beispielsweise sind auch bei der brachypyliden Hornmilbenspezies *Trichoribates trimaculatus* die Öldrüsen juveniler Tiere größer entwickelt (SMRZ 1992), und bei diversen weiteren Brachypyliden-Arten lassen sich bei adulten Tieren keine Öldrüsen Substanzen mehr nachweisen (RASPOТNIG, unveröffentlicht). Möglicherweise hat dieser Trend schon innerhalb der Nothridae mit chemischem Polymorphismus zwischen den Sekreten juveniler und adulter Tiere begonnen (siehe SHIMANO et al. 2002) und könnte als Synapomorphie einer Nothriden-Hermanniiiden-Verwandtschaft mit bestimmten brachypyliden Oribatiden bewertet werden.

### Morphologie der Öldrüsen

Öldrüsen der Hornmilben und der astigmaten Milben sind paarige Hohldrüsen, die (auf jeder Körperseite) im wesentlichen aus einem ungeteilten Reservoir mit zentraler Ausführpore und um das Reservoir verteiltem sekretorischen Gewebe bestehen (RASPOТNIG et al. 2003). Während die Öldrüsen von Hornmilben generell mehr- bis vielzellig zu sein scheinen (VITZTHUM 1931, 1940-43), besitzen astigmaten Milben, zumindest die dahingehend untersuchten Arten der Gattung *Dermatophagoides*,

Abb. 2: Öldrüsenkomponenten bei Oribatiden



(1) 2-Hydroxy-6-Methyl-Benzaldehyd = 2,6-HMBD, (2) 2-Formyl-3-Hydroxy-Benzaldehyd = 2,3-FHBD =  $\gamma$ -Acaridial, (3) Rhizoglyphinyl-Formiat, (4) 1-Methyl-2-Naphthol, (5) 3-Ethyl-Phenol, (6) Nerylformiat, (7) Neral, (8) Geranylformiat, (9) Geranial, (10) (E,E)-Farnesal, (11) (Z,E)-Farnesal, (12) Undecan, (13) Tridecan, (14) Pentadecan, (15) 6,9-Heptadecadien, (16) 8-Heptadecen, (17) 8-Pentadecen, (18) Tridecen, (19) Heineicosadien, (20) Dehydrocineol, (21) 1,8-Cineol (Zugehörigkeit zum Öldrüsensekret ungeklärt)

einzellige Öldrüsen, deren Multikomponentensekret in ein intrazelluläres, mit Intima ausgekleidetes Lumen bzw. Reservoir abgeschieden wird (BRODY & WHARTON 1970; TONGU et al. 1986). Das Reservoir von Oribatiden-Öldrüsen ist dagegen vielzellig; bei *Collohmanna gigantea* beispielsweise ist es von einem einschichtigen, aus kubischen bis flachen Zellen bestehenden Epithel ausgekleidet, dessen Hauptaufgabe offenbar in der Abscheidung einer dünnen, aber zähen Intima besteht (GRANDJEAN 1950; RASPOTNIG et al. 2003). Die sekretorischen Anteile der Öldrüsen befinden sich im Fall von *C. gigantea* um das Reservoir verteilt (RASPOTNIG et al. 2003), während bei anderen Arten eine über die reine Intimaabscheidung hinausgehende, sekretorische Funktion des Reservoirs vermutet worden ist (SMRZ 1992).

Sowohl bei astigmaten Milben als auch bei Oribatiden scheint die Öldrüsensekretabgabe generell neuro-muskulärer Kontrolle zu unterliegen: HOWARD et al. (1988) haben bei verschiedenen Arten von astigmaten Milben externe, falltürartige Verschlussklappen in den Poren beobachtet. Bei der mixonomaten Hornmilbe *Collohmanna gigantea* ist eine ähnliche Klappe in die Tiefe des Porenhalses verlagert und kann mittels direkt an der Intima des Reservoirs ansetzenden Muskelzügen zurückgezogen und damit geöffnet werden (RASPOTNIG et al. 2003). Klappenartige Verschlussmechanismen sind auch bei anderen Hornmilbenarten ausgebildet: in der Gattung *Oribotritia* beispielsweise ist eine externe, zungenförmig in die Pore hinein reichende Klappe zu erkennen; andere Arten wiederum, beispielsweise *Platynothrus peltifer*, besitzen sehr enge, schlitzen- bis sichelförmige Porenöffnungen ohne äußerlich erkennbare bzw. auffällige Klappenstrukturen. Öldrüsenausführoporen können unauffällig, als moderat vorspringende, ringförmige, glatte Wülste ausgebildet sein, aber auch nahezu regelrecht schornsteinförmig vorspringen und Tuberkel bilden wie bei *Parhypochthonius aphidinus* (Parhyposomata) oder den Hermannielloidea (Brachypylida). Auf alle Fälle scheinen diese Strukturen unabhängig voneinander, also mehrmals in der Evolution, entstanden zu sein.

### Biologische Bedeutung von Öldrüsen

Über die biologische Rolle von Öldrüsen bzw. Öldrüsensekreten ist lange Zeit nur spekuliert worden: ZACHVATKIN (1941) hielt die Drüsen von astigmaten Milben für Schmierdrüsen, deren öliges Sekret die Körperoberfläche, inklusive der Borsten, überziehen, einfetten und damit wasserabstoßend machen sollte. RIHA (1951) glaubte an eine thermoregulatorische Funktion bei *Hermanniella granulata* und SMRZ (1992), bei bestimmten brachypyliden Hornmilben, an eine

Funktion in der Osmoregulation. Andererseits wurde von OUDEMANS (1917), BRODY & WHARTON (1970) und RASPOTNIG et al. (2003), aufgrund der morphologischen Struktur der Drüsen, eine Verteidigungs- bzw. Alarmpheromonfunktion bevorzugt. Für die Öldrüsen von astigmaten Milben konnten KUWAHARA und Mitarbeiter ab dem Jahr 1975 Funktionen wie pheromonale Kommunikation, Abwehr und Schutz vor Pilzen nachweisen (KUWAHARA 1991); für die Öldrüsen von Hornmilben gelang schließlich SHIMANO et al. (2002) am Beispiel von Nymphen der Art *Nothrus palustris* der erste definitive Nachweis eines Alarmpheromons und damit auch der erste Nachweis eines Pheromons bei Hornmilben überhaupt. In weiterer Folge konnten RASPOTNIG et al. (2004a) ein komplexes, auf den Öldrüsen basierendes Alarm-Verteidigungssystem bei der Hornmilbe *Collohmanna gigantea* beschreiben: das Öldrüsensekret dieser Milbenart gliedert sich in einen alarmpheromonaktiven Teil aus mehreren Stoffen (Terpene und Aromaten) und einen nicht-alarmauslösenden Teil (Kohlenwasserstoffe), der offenbar nur Lösungsmittel bzw. Trägerstoff für die pheromonwirksamen Komponenten darstellt. Dagegen wirken alle Komponenten abschreckend bzw. sogar toxisch auf bestimmte Milbenräuber aus der Käferfamilie Scydmaenidae. Bei einem Angriff solcher Käfer werden durch die Abgabe des Sekretes nicht nur Verteidigungsmaßnahmen eingeleitet, sondern gleichzeitig auch Artgenossen gewarnt: damit handelt es sich um ein Alarm-Verteidigungssystem, ähnlich den „alarm-defense“-Systemen von Ameisen, bei denen jedoch chemische Verteidigung und chemische Alarmierung vielfach auf verschiedene Drüsen aufgeteilt sind (WILSON & REGNIER 1971). Nach BLUM (1971a, b, 1985) und BLUM & BRAND (1972) sind chemische Alarmsysteme erst sekundär aus chemischen Verteidigungssystemen entstanden; damit lässt sich auch das Phänomen der Multifunktionalität von Alarmpheromonen erklären (BLUM 1985). MASCHWITZ (1964) z.B. spricht in diesem Zusammenhang von „Funktionserweiterung“. Damit übereinstimmend beinhaltet das Öldrüsensekret von *C. gigantea* auch fungitoxische und antibakteriell wirksame Komponenten wie Citral (z.B. COLE et al. 1975), die gerade im feuchten Bodenmilieu eine große Rolle spielen können. Die Öldrüsen von *C. gigantea* dürfen also als Schutzdrüsen im weiteren Sinne bezeichnet werden.

Pheromonale Funktionen von Öldrüsensekreten haben sich offensichtlich schon sehr früh - auf alle Fälle aber vor der Entstehung der Astigmata - entwickelt (RASPOTNIG et al. 2004a) und sind wahrscheinlich auch weit innerhalb der Hornmilben verbreitet: Schon *Parhypochthonius aphidinus*, ein Vertreter der ursprünglichsten öldrüsentragenden

Gruppe Parhyposomata, reagiert ebenfalls mit panikartiger Flucht, wenn das nach Phenol riechende Sekret eines Artgenossen perzipiert wird (RASPOTNIG, unveröffentlicht). Andererseits muß auch an eine mehrmalige Entstehung von Alarmpheromonen in Öldrüsensekreten bei Oribatiden gedacht werden; dies um so mehr, als Öldrüsensekrete bei vielen Hornmilbenarten offensichtlich keine Pheromonfunktion besitzen (z. B. SAKATA et al. 1995) und gewisse Komponenten (wie z.B. Citral) bei den verschiedensten Gruppen von Arthropoden aufgrund ihrer physiko-chemischen Eignung bevorzugt als Alarmpheromonkomponenten genutzt werden (siehe BOSSERT & WILSON 1963). Dieses Phänomen der polyphyletischen Entstehung von Alarmpheromonen aus chemisch ähnlich strukturierten Sekreten bei unterschiedlichen Tiergruppen hat BLUM (1996) unter „pheromonal parsimony“ zusammengefasst. Während bei Hornmilben wie *C. gigantea* das Öldrüsensekret noch mehrere, nahezu gleich wirksame pheromonaktive Komponenten beinhaltet, ist in den Öldrüsen der astigmaten Milben zumeist nur eine einzige Komponente des Öldrüsensekretes, möglicherweise als eine Folge zunehmender Spezialisierung von Rezeptoren, als aktive Pheromonkomponente entwickelt.

### Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des vom FWF (Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung) geförderten Forschungsprojektes (P14863) durchgeführt.

### Literatur

- AGOSTA, W.C., 1994: Dialog der Düfte. Chemische Kommunikation. – Spektrum Verlag, Heidelberg, 181 pp.
- ALBERTI, G., R.A. NORTON, J. ADIS, N.A. FERNANDEZ, M. KRATZMANN, A. MORENO, E. RIBIERO, G. WEIGMANN & S. WOAS, 1997: Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida). 2. Fine structure. – *Zoologica* (Stuttgart), 146:33-114.
- BLUM, M.S., 1971a: Dimensions of chemical sociality. – In: TAHORI, A.S. (ed), *Chemical Releasers in Insects*, Gordon & Breach, New York:147-162.
- BLUM, M.S., 1971b: Arthropod defensive secretions. – In: TAHORI, A.S. (ed), *Chemical Releasers in Insects*, Gordon & Breach, New York:163-176.
- BLUM, M.S., 1985: Alarm pheromones. – In: KERKUT, G.A. & L.J. GILBERT (eds), *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Vol. 9, Pergamon Press, Oxford:193-224.
- BLUM, M.S., 1996: Semiochemical parsimony in the Arthropoda. – *Annual Review of Entomology*, 41:353-374.
- BLUM, M.S. & J.M. BRAND, 1972: Social insect pheromones: their chemistry and function. – *American Zoologist*, 12:553-576.
- BOSSERT, W.H. & E.O. WILSON, 1963: An analysis of olfactory communication among animals. – *Journal of Theoretical Biology*, 5:443-469.
- BRODY, A.R. & G.W. WHARTON, 1970: *Dermatophagoides farinae*: Ultrastructure of lateral opisthosomal dermal glands. – *Transactions of the American Microscopic Society*, 89:499-513.
- BULL, J.O., 1970: Deal with insect pests this way. – *Food Manufacture*, 45:46-53.
- BUTENANDT, A., R. BECKMANN, D. STAMM & E. HECKER, 1959: Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. – *Zeitschrift für Naturforschung*, 14B:283-284
- COLE, L.K., M.S. BLUM & R.W. RONCADORI, 1975: Antifungal properties of the insect alarm pheromones citral, 2-heptanone and 4-methyl-3-heptanone. – *Mycologia*, 67:701-708.
- CONE, W.W., 1979: Pheromones of Tetranychidae. – In: RODRIGUEZ, J.G. (ed), *Recent Advances in Acarology*, Vol. II, Academic Press, New York: 309-317.
- EBERMANN, E., 1982: Fortpflanzungsbiologische Studien an Scutacariden (Acari, Trombidiformes). – *Zoologische Jahrbücher Systematische Abteilung*, 109:98-116.
- EVANS, G.O., 1992: *Principles of Acarology*. – CAB International, Wallingford.
- GRANDJEAN, F., 1939: Les segments post-larvaires de l'hysterosoma chez les oribates (acarins). – *Bulletin de la Societe Zoologique de France*, 64 :273-284.
- GRANDJEAN, F., 1950: Observations sur les oribates (21e serie). – *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle Paris*, 22 :344-351.
- GRANDJEAN, F., 1969 : Considerations sur le classement des oribates. Leur division en six groupes majeurs. I. Les affinites de *Collohmanna gigantea* SELLNICK 1922. – *Acarologia*, 11 :127-153.
- HAUMANN, G., 1991: Zur Phylogenie primitiver Oribatiden (Acari: Oribatida). – DBV-Verlag, Graz.
- HOWARD, R.W., Y. KUWAHARA, H. SUZUKI & T. SUZUKI, 1988: Pheromone study on acarid mites. XII. Characterization of the hydrocarbons and external morphology of the opisthotal glands of six species of mites (Acari: Astigmata). – *Applied Entomology and Zoology*, 23:58-66.
- JONES, B.M., 1954: On the role of the integument in acarine development and its bearing on pupa-formation. – *Quarterly Journal of the Microscopic Society*, 95:169-181.
- KUWAHARA, Y., 1991: Pheromone study on acarid mites – alarm, aggregation and sex. – In: DUSBABEK, F. & V. BUKVA (eds): *Proceedings of the VIII. International Congress in Acarology*, Vol. I, Ceske Budejovice, Czechoslovakia: 43-52.
- KUWAHARA, Y., K. MATSUMOTO & Y. WADA, 1980: Pheromone study on acarid mites. IV. Citral: Composition and function as an alarm pheromone and its secretory gland in four species of acarid mites. – *Japanese Journal of Sanitary Zoology*, 31:73-80.
- KUWAHARA, Y., T. SATOU & T. SUZUKI, 1991a: Chemical ecology on astigmatid mites. XXXI. Geranial as the alarm pheromone of *Histiostoma laboratorium* HUGHES (Astigmata, Histiostomidae). – *Applied Entomology and Zoology*, 26:501-504.
- KUWAHARA, Y., T. KOSHII, M. OKAMOTO, K. MATSUMOTO & T. SUZUKI, 1991b: Chemical ecology on astigmatid mites. XXX. Neral as the alarm pheromone of *Glycyphagus domesticus* (DE GEER) (Acarina: Glycyphagidae). – *Japanese Journal of Sanitary Zoology*, 42:29-32.
- KUWAHARA, Y., C. SHIBATA, K. AKIMOTO, M. KUWAHARA & T. SUZUKI, 1988: Pheromone study on acarid mites. XIII. Identification of neryl formate as an alarm pheromone from the bulb mite, *Rhizoglyphus robini* (Acarina: Acaridae). – *Applied Entomology and Zoology*, 23:76-80.
- LEAL, W.S., Y. NAKANO, Y. KUWAHARA, H. NAKAO & T. SUZUKI, 1988: Pheromone study on astigmatid mites. XVII. Identification

- of 2-hydroxy-6-methyl-benzaldehyde as the alarm pheromone of the acarid mite *Tyroglyphus perniciosus* (Acarina: Acaridae), and its distribution among related species. – *Applied Entomology and Zoology*, 23:422-427.
- MASCHWITZ, U.W., 1964: Gefahrenalarmstoff und Gefahrenalarmierung bei sozialen Hymenopteren. – *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 47:596-655.
- MICHAEL, A.D., 1884: *British Oribatidae*. Vol. I. – The Ray Society, London.
- NORTON, R.A., 1998: Morphological evidence for the evolutionary origin of Astigmata (Acari: Acariformes). – *Experimental and Applied Acarology*, 22:559-594.
- NORTON, R.A. & G. ALBERTI, 1997: Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida). 3. Evolutionary and ecological aspects. – *Zoologica (Stuttgart)*, 146:115-143.
- OUDEMANS, A.C., 1917: Notizen über Acari, 25. Reihe. (Trombididae, Oribatidae, Phthiracaridae). – *Archiv für Naturgeschichte*, 82:1-84.
- RASPOTNIG, G., R. SCHUSTER & G. KRISPER, 2003: Functional anatomy of oil glands in *Collohmanna gigantea* (Acari, Oribatida). – *Zoomorphology*, 122:105-112.
- RASPOTNIG, G., R. SCHUSTER & G. KRISPER, 2004a: A complex system for chemical communication in an oribatid mite (Oribatida, Collohmanniidae). – *Proceedings of the XI. International Congress of Acarology, Mexico (im Druck)*.
- RASPOTNIG, G., G. KRISPER, R. SCHUSTER, G. FAULER & H.J. LEIS, 2004b: Oil gland exudates of the oribatid mite *Platynocheilus peltifer*. – *Journal of Chemical Ecology (im Druck)*.
- RASPOTNIG, G., G. KRISPER, R. SCHUSTER, G. FAULER & H.J. LEIS, 2004c: Ontogenetic changes in the development of oil glands in *Hermannia convexa* (Acari: Oribatida). – *Experimental and Applied Acarology (im Druck)*.
- RASPOTNIG, G., R. SCHUSTER, G. KRISPER, G. FAULER & H.J. LEIS, 2001: Chemistry of the oil gland secretion of *Collohmanna gigantea* (Acari: Oribatida). – *Experimental and Applied Acarology*, 25:933-946.
- RIHA, G., 1951: Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. – *Zoologische Jahrbücher Systematische Abteilung*, 80:407-450.
- SAKATA, T. & R.A. NORTON, 2001: Opisthonotal gland chemistry of early-derivative oribatid mites (Acari) and its relevance to systematic relationships of Astigmata. – *International Journal of Acarology*, 27:281-292.
- SAKATA, T. & R.A. NORTON, 2003: Opisthonotal gland chemistry of a middle-derivative oribatid mite, *Archezogetes longisetosus* (Acari: Trhypochthoniidae). – *International Journal of Acarology*, 29:345-350.
- SAKATA, T., S. SHIMANO & Y. KUWAHARA, 2003: Chemical ecology of oribatid mites. III. Chemical composition of oil gland exudates from two oribatid mites, *Trhypochthoniellus sp.* and *Trhypochthonius japonicus* (Acari: Trhypochthoniidae). – *Experimental and Applied Acarology*, 29:279-291.
- SAKATA, T., K. TAGAMI & Y. KUWAHARA, 1995: Chemical ecology of oribatid mites. I. Oil gland components of *Hydronothrus crispus* Aoki. – *Journal of the Acarological Society of Japan*, 4:69-75.
- SATO, M., Y. KUWAHARA, S. MATSUYAMA & T. SUZUKI, 1993: 2-Formyl-3-hydroxybenzyl formate (rhizoglyphinyl formate), a novel salicylaldehyde analog from the house dust mite *Dermatophagoides pteronyssinus* (Astigmata, Pyroglyphidae). – *Bioscience Biotechnology Biochemistry*, 57:1299-1301.
- SCHATZ, H., 2002: Die Oribatidenliteratur und die beschriebenen Oribatidenarten (1758-2001) – Eine Analyse. – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 74: 37-45.
- SHIMANO, S., T. SAKATA, Y. MIZUTANI, Y. KUWAHARA & J.-I. AOKI, 2002: Geranial: The alarm pheromone in the nymphal stage of the oribatid mite, *Nothrus palustris*. – *Journal of Chemical Ecology*, 28:1831-1837.
- SMRZ, J., 1992: Some adaptive features in the microanatomy of moss-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida) with respect to their ontogenetic development. – *Pedobiologia*, 36:306-320.
- SONENSHINE, D.E., 1985: Pheromones and other semiochemicals of the Acari. – *Annual Review of Entomology*, 30:1-28.
- SONENSHINE, D.E., 1991: *Biology of Ticks*, Vol. I. – Oxford University Press, New York.
- TARUI, H., N. MORI, R. NISHIDA, K. OKABE & Y. KUWAHARA, 2002: 3-(4-Methyl-3-pentenyl)-2(5H)-furanone,  $\alpha,\alpha$ -acariolide and 4-(4-methyl-3-pentenyl)-2(5H)-furanone,  $\alpha,\beta$ -acariolide: new monoterpene lactones from the astigmatid mites, *Schwiebia araujoae* and *Rhizoglyphus sp.* (Astigmata: Acaridae). – *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 66:135-140.
- TONGU, Y., A. ISHII & H. OH, 1986: Ultrastructure of the house-dust mites, *Dermatophagoides farinae* and *D. pteronyssinus*. – *Japanese Journal of Sanitary Zoology*, 37:237-244.
- VAN DER HAMMEN, L., 1980: *Glossary of Acarological Terminology. General Terminology*. Vol. I. Junk BV publishers, The Hague.
- VITZTHUM, H., 1931: Acari. – In: KÜKENTHAL, W. & T. KRUMBACH (eds), *Handbuch der Zoologie 3/2/1*, DeGruyter, Berlin:1-160.
- VITZTHUM, H., 1940-1943: Acarina. – In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches 5/4/5*, Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig:1-1011.
- WILSON, E.O. & F.E. JR. REGNIER, 1971: The evolution of the alarm-defense system in formicine ants. – *American Naturalist*, 105:279-289.
- WOODRING, J.P., 1970: Comparative morphology, homologies and functions of the male system in oribatid mites (Arachnida: Acari). – *Journal of Morphology*, 132:425-452.
- WOODRING, J.P. & E.F. COOK, 1962: The internal anatomy, reproductive physiology and moulting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina: Oribatei). – *Annals of the Entomological Society of America*, 55:164-181.
- ZACHVATKIN, A.A., 1941: *Fauna of U.S.S.R*, Vol. VI, No. 1. Tyroglyphoidea (Acari). – *Zoological Institute of the Academy of Science of the U.S.S.R, Moscow*.