

Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) und Insekten: Ein Überblick über eine selten betrachtete Beziehung

Water Mites (Hydrachnidia, Acari) and Insects: a Survey of a Seldom Considered Relationship

PETER MARTIN

Zusammenfassung: Die Wassermilben sind mit weltweit etwa 6000 bekannten Arten eine der artenreichsten Gruppen des Süßwassers. Aufgrund ihrer geringen Größe – die erwachsenen Tiere werden selten länger als 2 mm – werden sie nur von verhältnismäßig wenigen Experten bearbeitet. Auch in Standarduntersuchungen zur Gewässerfauna werden sie als Vertreter zwischen Meio- und Makrofauna meist ignoriert und spielen daher auch im angewandten Bereich kaum eine Rolle. Dies ist bedauerlich, da sie im Hinblick auf ihre Lebensweise und Ökologie höchst interessant sind; ihre Vertreter eignen sich zudem aufgrund ihrer besonderen Ansprüche an ihre abiotische und biotische Umwelt sehr gut zur Bioindikation. Wassermilben haben in ihrem komplexen Lebenszyklus neben drei aktiven Stadien (Larve, Nymphe, Adultus) mehrere inaktive, puppenähnliche Ruhestadien, von denen angenommen wird, dass auch sie besondere Ansprüche an ihren Lebensraum stellen. Während die Larve als temporärer Ektoparasit an unterschiedlichen Insektengruppen parasitiert, sind die Nymphe und das erwachsene Tier Räuber. Unter den Wirten der larvalen Wassermilben sind Vertreter von fast allen das Süßwasser besiedelnden Insektenordnungen zu finden (z. B. Collembola, Odonata, Plecoptera, Heteroptera, Coleoptera, Diptera, Trichoptera) mit Ausnahme der Ephemeroptera, Megaloptera und Neuroptera, die keine Wirte stellen. Bei den erwachsenen Ephemeroptera verhindert vermutlich das Subimagoalstadium eine Parasitierung. Bei den Schlammfliegen und Netzflüglern ist es vielleicht die an Land erfolgende Verpuppung. Unter den Dipteren gibt es zahlreiche Wirtsfamilien, vor allem unter den Nematocera (z. B. Simuliidae, Limoniidae, Dixidae, Culicidae, Chaoboridae und Ceratopogonidae). Die als Wirte bedeutendste Gruppe sind jedoch die Chironomidae (Zuckmücken), die sich in den allermeisten Emergenzstudien als diejenige Tiergruppe mit dem größten Anteil parasitierter Tiere erweist (meist mehr als 90 %). Überwiegend werden erwachsene merolimnische Insekten parasitiert, nur selten deren Larven. Die Wirtsfindung erfolgt auf zwei Wegen: „Terrestrische“ Larven verlassen das Wasser und ihre Wirtssuche erfolgt vom Ufer oder der Wasseroberfläche aus. Demgegenüber suchen die meisten der „aquatischen“ Larven bereits die Altlarven und/oder die Puppen ihrer zukünftigen Wirte auf und wechseln von dieser präparasitischen Phase erst dann zum Parasitismus, wenn sie sich bei der Imaginalhäutung des Wirtes auf das erwachsene Tier begeben und dort mit der Nahrungsaufnahme beginnen. Evolutive Trends während der parasitischen Phase der Wassermilben werden kurz dargestellt, unter anderem die unterschiedliche Dauer des Parasitismus am Wirt, die Auswirkungen auf den einzelnen Wirt und die Wirtspopulation, die Intensität der Parasitierung sowie die Veränderungen der Anheftungsstellen am Wirt. Diese wechseln von einer unspezifischen Anheftung an sehr unterschiedlichen Körperregionen bei ursprünglichen Wassermilben über eine Präferenz des Thorax bis hin zu bestimmten Abdominalsegmenten bei abgeleiteten Arten. Am Beispiel der quellbewohnenden Wassermilben Luxemburgs wird zudem erläutert, wie eine konkrete Bearbeitung der Parasit-Wirt-Assoziationen erfolgen kann. Insekten stellen aber nicht nur die Wirte, sondern auch die bevorzugte Nahrung der Nymphen und erwachsenen Wassermilben dar. Diese fressen oft Eier oder Larven der Insekten, deren Imagines sie als Larve parasitieren. Entsprechend stellen die Larven der Chironomiden die bevorzugte Nahrung der meisten Wassermilben dar. Zahlreiche Arten fressen neben weiteren Insekten (z. B. junge Larven der Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera) und deren Eiern auch Crustacea (v. a. Cladocera und Ostracoda).

Schlüsselwörter: Parasitismus, Parasit-Wirt-Beziehungen, Räuber-Beute-Beziehungen, Quellmilben

Summary: Water mites (Hydrachnidia, Acari) are one of the most speciose groups of freshwater animals (about 6000 described species worldwide). Probably due to their smallness – even the adults are small (length only seldom >2 mm) – there are only few specialists of water mites around the world. Also standardized faunal investigations of freshwaters ignore mites ranked between meio- and macrofauna, which, therefore, do not play a significant role in applied studies, if any. This is regrettable since water mites are very interesting in terms of their biology and ecology. Further, they are very well suited for bio-indication due to their special demands on abiotic and biotic environmental factors. Water mites have complex life cycles that include several inactive, pupa-like quiescent stages and three active stages (larva, (deuto)nymph and adult), which again may require special environmental conditions. Larvae are temporary ectoparasites of various groups of insects, whereas nymphs and adults are predators. Among the hosts of larval water mites representatives of nearly all freshwater dwelling insect orders can be found (e.g. Collembola, Odonata, Plecoptera, Heteroptera, Coleoptera, Diptera, Trichoptera), whereas Ephemeroptera, Megaloptera and Neuroptera do not provide hosts. In adult Ephemeroptera the parasitic infestation probably is prevented by the subimago, in Megaloptera and Neuroptera most likely by the pupation on shore. Among the Diptera there are numerous families providing hosts, especially the Nematocera (e.g. Simuliidae, Limoniidae, Dixidae, Culicidae, Chaoboridae and Ceratopogonidae). The most important hosts are chironomids (Nematocera) and most emergence studies have proved that chironomids had the largest portion of individuals infested by mite larvae (usually more than 90%). Mostly adult merolimnic insects, but rarely their aquatic larvae become parasitized. Water mite larvae search for the host in two ways depending on whether they leave or remain in the water. “Terrestrial” larvae leave the water searching for the host at the bank or the water surface; the most “aquatic” larvae already seek the old larvae and/or the pupae of their future hosts (pre-parasitic phase) switching to parasitism after the imago has left the pupa. Evolutionary trends within the parasitizing water mites are outlined, i.e. the variable duration of the parasitic period, the impact on the individual host and the host population, the intensity of parasitism and changes of preferred attachment sites from non-specific attachment to various parts of hosts’ body in ancestral taxa to preference for selected sites at hosts’ thorax or abdomen in more advanced taxa. The spring-dwelling water mites of Luxembourg are taken as an example to illustrate, how a real study regarding parasite-host associations in water mites may be conducted. Insects are not only the hosts of larval water mites, but are also the preferential diet of nymphs and adults. Both often feed on eggs and larvae of those insects they parasitize as larvae. Accordingly, larvae of the chironomids are the most preferred food of the majority of water mites. In addition to further insects (e.g. young larvae of the Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera) and their eggs, many species also feed on Crustacea, especially Cladocera and Ostracoda).

Keywords: parasitism, parasite-host associations, predator-prey relationships, spring-living mites

1. Wassermilben – eine der artenreichsten Tiergruppen des Süßwassers

Unter den heimischen Chelicerata sind die Spinnen nur mit einer Art, der Wasserspinne, *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1758), ins Süßwasser vorgedrungen, ansonsten leben lediglich unterschiedliche Gruppen der Milben (Acari) limnisch (GERECKE 2007). Mit recht wenigen Arten, deren Bindung ans aquatische Milieu man teilweise noch überhaupt

nicht richtig kennt, sind einzelne Astigmata (z. B. die Gattung *Schwiebia*) zu nennen, die Hornmilben (z. B. aus der Gattung *Hydrozetes*) und die als Prostigmata mit den Wassermilben im engeren Sinne nah verwandten Trombidioidea, von denen die auffallend rote Samtmilbe *Trombidium holosericeum* (Linnaeus, 1758) die vielleicht bekannteste ist.

Mit einer größeren Artenzahl (ca. 60 in Mitteleuropa; vgl. GERECKE 2007) sind in Süßgewässern die Halacaridae vertreten, die den

Schwerpunkt ihrer Verbreitung jedoch im Meer haben. Diese Gruppe hat allerdings keine besondere Beziehung zu den Insekten, weswegen auf sie im Folgenden nicht mehr weiter eingegangen wird. Taxonomisch wird sie traditionell mit den Wassermilben im engeren Sinne zusammen bearbeitet (z. B. VIETS 1936).

Die Süßwassermilben im engeren Sinne, die Hydrachnidia (früher auch Hydrachnellae oder Hydracarina genannt), sind in ihrer Morphologie recht divers (GERECKE 1994; DAVIDS et al. 2007; MARTIN et al. 2007) und zum Teil sehr farbenprächtig (vgl. z. B. Abbildungen in SOAR & WILLIAMSON 1925, 1927, 1929). In den meisten Fällen werden die erwachsenen Tiere nur etwa 2-3 mm groß. Vermutlich in erster Linie aufgrund dieser geringen Größe werden sie nur von verhältnismäßig wenigen Experten bearbeitet. Auch in Standarduntersuchungen zur Gewässerfauna (z. B. im Rahmen der Europäischen Wasserrahmenrichtlinie) werden sie fast immer ignoriert und spielen daher auch im angewandten Bereich kaum eine Rolle. Dies ist umso bedauerlicher, als die Wassermilben sich in den wenigen Unter-

suchungen zum Thema als Tiergruppe herausgestellt haben, deren Arteninventar sich bei Beeinträchtigungen der Wasserqualität und der Gewässerstrukturen deutlich ändert (z. B. BOLLE et al. 1977; KOWALIK & BIESIADKA 1981; MEYER 1986; CICOLANI & DI SABATINO 1991; GERECKE & SCHWOERBEL 1991; MARTIN & SPETH 1996; VAN DER HAMMEN & SMIT 1996; MARTIN & BRINKMANN 2003).

Wassermilben besiedeln so gut wie alle Typen von Süßgewässern; die Arten sind aber meist in hohem Maße an bestimmte Habitate gebunden (DI SABATINO et al. 2000, 2002). In vielen Gewässertypen erreichen sie außerdem hohe Abundanzen; in eutrophen Seenlitoral wurden bis zu 2000 Ind./m², auf Grobsubstraten in Fließgewässern sogar > 5000 Ind./m² nachgewiesen (SMITH et al. 2001).

Die Wassermilben sind mit etwa weltweit 6000 bekannten Arten eine der artenreichsten Gruppen des Süßwassers überhaupt (DAVIDS et al. 2007). Ein Vergleich der Artenzahlen der Wassermilben mit anderen, limnologisch intensiv untersuchten Insektengruppen ist nicht ganz einfach, da durch die schlechte Be-

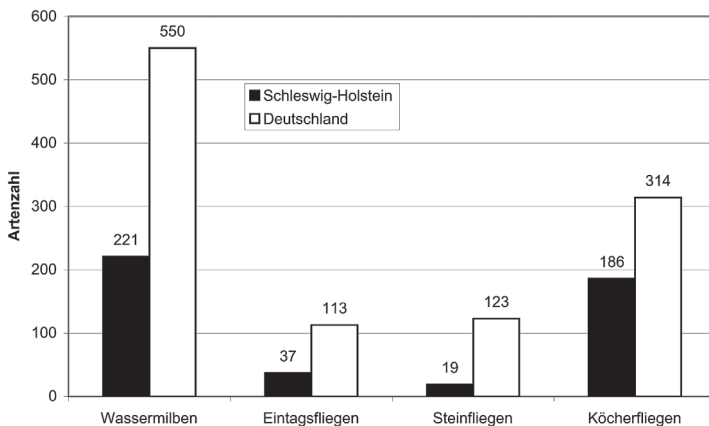


Abb. 1: Artenzahlen der Wassermilben für Deutschland und Schleswig-Holstein im Vergleich zu ausgewählten Insektenordnungen des Süßwassers (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) (nach SPETH et al. 2006; MARTIN in Vorb.).

Fig. 1: Number of water mite species compared with selected freshwater insect orders (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) for Germany and the Federal State Schleswig-Holstein (after SPETH et al. 2006; MARTIN in prep.).

arbeitung für die Wassermilben nur ungefähre Zahlen existieren. Für die Bundesrepublik wird eine Artenzahl von 500 bis 600 angegeben (GERECKE & LEHMANN 2005). Aber bereits diese grob geschätzte Zahl übersteigt die Artenanzahl selbst der Trichoptera (314 Arten), die neben den Dipteren zu den artenreichsten Gruppen des Makrozoobenthos zählen (Abb. 1). Dieses Bild spiegelt sich selbstverständlich nicht nur bei den Artenzahlen für die Bundesrepublik wider, sondern auch in den Zahlen für die einzelnen Bundesländer. So sind beispielsweise für Schleswig-Holstein, ein Bundesland, für das es verhältnismäßig viele historische Daten zur Fauna gibt, zzt. etwa 220 Wassermilbenarten bekannt (MARTIN, in Vorb.). Diese Zahl übertrifft ebenfalls die Artenzahlen der dort bekannten Eintags-, Stein- und Köcherfliegen deutlich (Abb. 1). Wobei darauf hingewiesen werden muss, dass auch für dieses Bundesland bei intensiver Untersuchung bisher selten betrachteter Lebensräume (z. B. Kleingewässer, größere Fließgewässer) eine ganze Zahl von neuen, bisher dort noch nicht bekannten Arten zu erwarten ist.

Im folgenden Übersichtsartikel wird die Biologie der Gruppe kurz dargestellt, vor allem ihre enge Beziehung zu den Insekten. Der Schwerpunkt der Beispiele liegt auf den Besiedlern der Quellen und Fließgewässer.

2. Der Lebenszyklus der Wassermilben

Im Vergleich zu den Verhältnissen bei holometabolen Insekten ist der Lebenszyklus der Wassermilben etwas komplexer, da die drei aktiven Stadien alle von puppenähnlichen Ruhestadien unterbrochen sind (z. B. BÖTTGER 1976, 1977). Diese aktiven Stadien sind die sechsbeinige Larve, die in aller Regel ektoparasitisch an unterschiedlichen Wirten parasitiert (s. u.), die achtbeinige (Deuto-)Nymphe, die neben der Larve oft das Hauptwachstumsstadium darstellt, und der ebenfalls achtbeinige Adultus, der in zwei Geschlechtern (Männchen und Weibchen) auftritt.

Der Sexualdimorphismus der Wassermilben ist ganz unterschiedlich ausgeprägt. Von außen meist nicht sichtbar ist ein bei den Männchen im Bereich der Genitalöffnung vorkommendes, so genanntes Genitalskelett, das der Produktion und Ausformung der Spermatophoren dient. Es besteht aus einem sklerotisierten Gerüst und vielgestaltigen Kammern und ist von artspezifischer Gestalt (BARR 1972). Teilweise unterscheiden sich die Geschlechter in ihrem Aussehen ganz drastisch (z. B. bei den Aturidae, manchen Vertretern der Gattung *Arrenurus*), oft ist der Geschlechtsdimorphismus aber auch kaum sichtbar und beschränkt sich äußerlich auf geringfügige Unterschiede im Genitalbereich (z. B. bei vielen Vertretern der Gattung *Lebertia*, Limnesiidae). Wenn die äußeren Geschlechtsunterschiede deutlich sind, stehen sie oftmals im Zusammenhang mit unterschiedlichen Fortpflanzungsstrategien (vgl. SCHWOERBEL 1962; PROCTOR 1992; WITTE & DÖRING 1999).

Man kann prinzipiell eine indirekte und eine direkte Form der Spermaübertragung unterscheiden. In den allermeisten Fällen erfolgt die Spermaübertragung indirekt über oft lang gestielte Spermatophoren, die von den Männchen auf das Substrat abgesetzt werden (zu deren Organisation vgl. PROCTOR 1992; BÜCKING 2001). Die Spermatophoren werden bei manchen Arten nur einzeln abgesetzt, teilweise aber auch in unterschiedlich großen Feldern (teils mit Hunderten von Spermatophoren). Oft erfolgt die Abgabe der Spermatophoren auch in Abwesenheit artgener Weibchen. Selbst in turbulenten Fließgewässern, in denen man vermuten könnte, dass eine direkte Spermaübertragung weniger riskant wäre, werden von der Mehrzahl der bisher daraufhin untersuchten Arten Spermatophoren von isoliert gehälteren Männchen auch ohne Weibchen oder Wasser, in dem sich Weibchen aufgehalten haben, auf das Substrat abgegeben (ULLRICH 1976; MARTIN 1998; MARTIN, eingereicht). Es wird angenommen, dass eine solche Form der Spermatophoren-

abgabe eher für phylogenetisch basale Gruppen der Wassermilben typisch ist (DAVIDS et al. 2007). Auf einzeln abgesetzte Spermatophoren laufen manchmal zickzackförmige Sekretfäden zu, teilweise sind größere Spermatophorenfelder durch Signalfäden miteinander verbunden. Diese Fäden können als Leitstrukturen dienen, um die Weibchen zu den Spermatophoren hin zu führen. In anderen Fällen stellen solche Fäden eine Art Gespinst innerhalb eines Spermatophorenfeldes dar, das vom Männchen verteidigt wird. Für manche Arten wird auch vermutet, dass zur Anlockung der Weibchen Pheromone von den Spermatophoren abgegeben werden (WITTE 1984, 1991). Gelangen die Weibchen zu solchen gestielten Spermatophoren, können sie diese in ihre Geschlechtsöffnung hineindrücken und das Sperma aus dem Spermatophorenköpfchen aufnehmen.

Bei vielen (meist höheren) Wassermilben werden Spermatophoren jedoch durch die Männchen erst dann abgesetzt oder komplexere Verhaltensweisen in Gang gebracht, wenn ein arteigenes Weibchen oder von ihm produzierte Substanzen vorhanden sind. Auch hier können wieder unterschiedlich große Spermatophorenfelder produziert werden. Teilweise werden solche Felder auch von anderen arteigenen und damit konkurrierenden Männchen wieder zerstört (*Neumania papillator* Marshall, 1922; PROCTOR 1991). Bei vielen Taxa gibt es auch komplexe Interaktionen zwischen den Geschlechtspartnern. Beispielsweise werden bei einzelnen Vertretern der Gattungen *Aturus* oder *Arrenurus* Spermatophoren vom Männchen erst dann abgesetzt, wenn es vorher von einem arteigenen Weibchen berührt wurde. Bei *Aturus fontinalis* Lundblad, 1920 und *Aturus scaber* Kramer, 1875 nehmen die Geschlechtspartner erst nach einem solchen Kontakt eine Stellung ein, in der das Männchen das Weibchen auf seiner Dorsalseite mit den Beinen festhält und das Weibchen anschließend mit seiner Genitalöffnung, die am Körperende liegt, auf die Spermatophoren

drückt (vgl. LUNDBLAD 1929; MARTIN 1998, MARTIN, eingereicht).

Diese immer engere Bindung der Partner geht dann über eine Spermaübertragung z. B. durch modifizierte Beine (z. B. *Piona nodata* (Müller, 1776)) bis hin zu einer direkten Spermaübertragung von Geschlechtsöffnung zu Geschlechtsöffnung (oftmals fälschlich als „Kopula“ bezeichnet). Eine solche direkte Form des Spermatransfers ist jedoch bisher erst bei wenigen Taxa beobachtet worden (z. B. *Midea orbiculata* (Müller, 1776): LUNDBLAD 1929, *Eylais*-Arten: BÖTTGER & SCHALLER 1961, BÖTTGER 1962, LANCIANI 1972).

Das Verhalten bei der Eiablage ist gleichfalls sehr vielfältig. Viele kleine Arten (z. B. *Ljanina bipapillata* Thor, 1898, *Aturus fontinalis*) legen Eier einzeln in geringer Zahl nacheinander ab, andere produzieren Eier in Gelegen unterschiedlicher Größe; die einzeln abgelegten Eier sowie das gesamte Gelege können mit zusätzlichen, wahrscheinlich schützenden Hüllen umgeben sein.

Die Lebensdauer der einzelnen Arten scheint sehr unterschiedlich zu sein und ist oftmals bei den Männchen geringer als bei den Weibchen (SMITH et al. 2001). Für Quell- und Fließwasserarten gibt es phänologische Befunde aus dem Freiland und Laborbefunde, die zeigen, dass Tiere bis zu drei Jahre alt werden können und entgegen früherer Vermutungen eine Eiablage durch die Weibchen mehrfach im Jahr, aber auch in mehreren aufeinander folgenden Jahren erfolgen kann (BADER 1980; MARTIN, eingereicht).

3. Wassermilben als Insektenparasiten

3.1. Allgemeine Aspekte des Parasitismus

Die Larve der Wassermilben ist in aller Regel parasitisch; sie lebt als temporärer Ektoparasit an unterschiedlichen Insektenwirten (Abb. 2). Nur selten schlüpft aus dem Ei unmittelbar unter Umgehung des freien Larvenstadiums eine Nymphe. Oder aber eine Larve wird zwar frei, wandelt sich jedoch nach kurzer Aktivitäts-

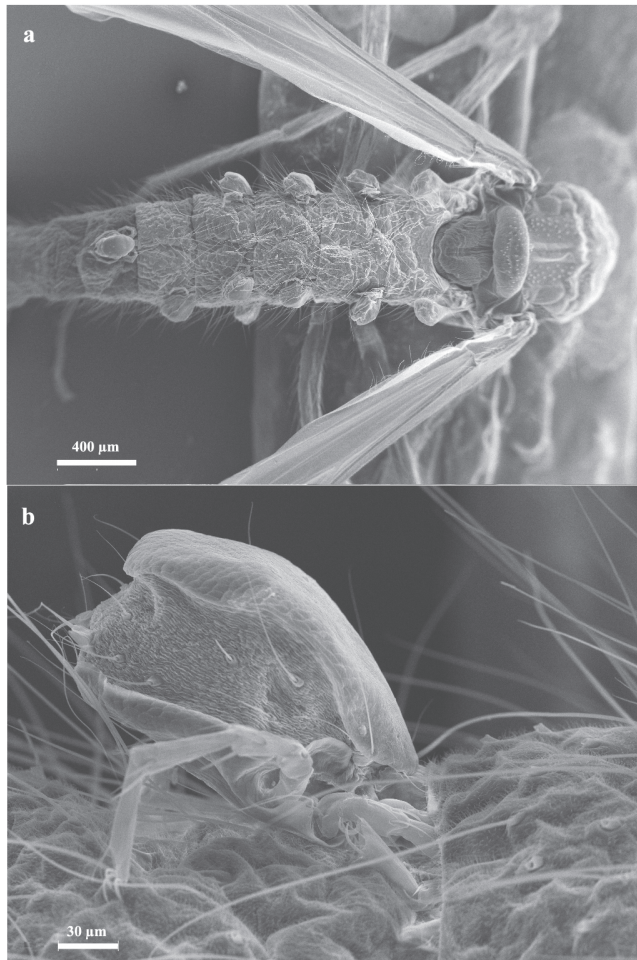


Abb. 2: Ektoparasitische Larven von *Ljanina bipapillata* Thor, 1898, am Thorax einer Chironomide angeheftet. (a) Übersicht; (b) Detail.

Fig. 2: Ectoparasitic larvae of *Ljanina bipapillata* Thor, 1898, attached to a chironomid's thorax. (a) Overview; (b) detail.

phase ohne Nahrungsaufnahme über ein Ruhestadium in die Nymphe um. Gelegentlich schlüpfen aus den Gelegen solcher Arten sowohl Nymphen als auch Larven, die sich ohne Parasitismus in das Ruhestadium vor dem Nymphenschlupf begeben (z. B. *Hygrobatas nigromaculatus* Lebert, 1879; MARTIN & DAVIDS 2002). Früher nahm man an, dass Besiedler bestimmter Lebensräume (hyporheisches Interstitium, Quellen) aus unterschiedlichen Gründen ihren Larvalparasitismus reduziert hätten. Heute weiß man, dass dieses seltene Phänomen vereinzelt bei Vertretern aus unterschiedlichen systematischen Gruppen und unabhängig von bestimmten Habitaten auftritt (SMITH 1998). Man nimmt an, dass der Parasitismus

weniger aufgrund der notwendigen Nahrungsaufnahme der Larve, sondern eher deswegen erhalten geblieben ist, damit über die oftmals sehr mobilen Wirte die Verbreitung der Wassermilben gesichert wird (SMITH & OLIVER 1986). Möglicherweise erfolgt eine Reduktion des Parasitismus bei nah verwandten Schwesterarten, wenn diese unterschiedliche Lebensräume besiedeln. Ein Beispiel dafür ist die weit verbreitete „Art“ *Hygrobatas nigromaculatus*, von der man annahm, dass sie sowohl in Stillwasserbereichen („pools“) von Fließgewässern als auch im Seenlitoral vorkommt. Nach morphologischen Kriterien sind Vertreter unterschiedlicher Populationen im Adultstadium nicht klar zu unterscheiden (VIETS

1960). Es stellte sich jedoch heraus, dass die Weibchen beider Populationen morphologisch unterschiedliche Larven hervorbringen, die sich zudem auch in der Lebensweise unterscheiden: bei den Larven der Seenpopulationen ist der Parasitismus verloren gegangen, die Larven der Fließwasserpolygonen parasitieren an Zuckmücken (VAN HEZEWIJK & DAVIDS 1985; MARTIN & DAVIDS 2002). Mittlerweile gibt es klare molekularbiologische Hinweise, dass es sich tatsächlich um unterschiedliche Arten handelt (MARTIN et al., in Vorb.). Nur ganz selten werden Wirbeltiere durch Wassermilben parasitiert. Alle dafür bekannten Arten kommen in Europa jedoch nicht vor. Die Larven der Thermacaridae parasitieren Froschlurche (MARTIN & SCHWOERBEL 2002). Manche Arten scheinen als Adultus parasitisch von Molluskengewebe zu leben; nachgewiesen ist diese Lebensweise zumindest für eine Wassermilbenart (*Unionicola intermedia* (Koenike, 1909)) in einer Muschel der Gattung *Anodonta* (BAKER 1977). Adulte Milben der *Hygrobatas salamandarum*-Gruppe wurden parasitisch an Schwanzlurchen festgestellt (GOLDSCHMIDT et al. 2002; GOLDSCHMIDT & KOEHLER 2007). Zudem gibt es unsichere Angaben über den Parasitismus adulter Wassermilben an Krebsen (VIETS 1931).

3.2. Strategien der Wirtsfindung

Betrachtet man ausschließlich die an Insekten parasitierenden Milbenlarven, so werden aufgrund unterschiedlicher Strategien bei der Wirtsfindung zwei grundsätzlich unterschiedliche Typen unterschieden, die terrestrische und die aquatische Larve (vgl. MITCHELL 1957). Die terrestrische Larve ist dadurch charakterisiert, dass sie nach dem Schlupf aus dem Ei möglichst schnell das Wasser verlässt und dann von der Wasseroberfläche oder vom Ufer aus auf Wirtssuche geht. Sie verbleibt mit ihren Wirten oft noch in enger Nähe des Herkunftsgewässers. Von solchen Larven können terrestrische Tiere parasitiert werden, teilweise sogar spezifisch. Ein Beispiel dafür

sind die Collembola, die durch Larven von *Panisellus thienemanni* (K. Viets, 1920) befallen werden (BOEHLE 1996) oder *Hydrovolzia* spp., für die in ihrem breiten Wirtsspektrum sogar terrestrische Milben als Wirte nachgewiesen sind (TUZOVSKIJ et al. 2001). Auch merolimnische Insekten können durch solche terrestrischen Larven befallen werden, nämlich in dem Moment, in dem die Insekten das Wasser verlassen und an der Wasseroberfläche ein Kontakt zwischen der Milbenlarve und dem Insekt möglich ist. Ein gut untersuchtes Beispiel für Wassermilben, deren Larven mit ihrem Wirt in der Nähe des Wassers bleiben, ist *Limnochares aquatica* (Linnaeus, 1758), eine Wassermilbe, die vor allem an Gerridae und Hydrometridae parasitiert (Abb. 3a). Die Wirte werden dabei von den terrestrischen Larven offenbar vornehmlich durch den Schattenwurf wahrgenommen (BÖTTGER 1972a). Zumindest konnte beobachtet werden, dass die Larven von *L. aquatica* Schatten werfenden Objekte (z. B. eine ins Zuchtgefäß gehaltene Pinzette) erklettern und offenbar feststellen, ob es sich um einen adäquaten Wirt handelt oder nicht. *L. aquatica*, eine der wenigen Arten, für die es einen deutschen Namen gibt („Sackmilbe“), ist als Larve im Gegensatz zu den meisten anderen Arten in der Lage, eine bevorstehende Häutung ihres Wirtes wahrzunehmen. Sie löst sich dann von ihm, wartet die Häutung ab, und begibt sich anschließend zur weiteren Nahrungsaufnahme auf das frisch geschlüpfte nächste Entwicklungsstadium des Wirtes. Dies ist auch gleichzeitig ein Beispiel für eine gut sichtbare Parasitierung durch Wassermilben: Man sieht im Hochsommer oftmals auf Stillgewässern oder in lenitischen Bereichen von größeren Fließgewässern Gerriden, die sehr stark mit Larven der Sackmilbe befallen sind. Eine weitere Besonderheit von *L. aquatica* ist ebenfalls in Abbildung 3a dargestellt. BÖTTGER (1972a) entdeckte, dass sich diese Art im Gegensatz zu allen anderen bekannten Wassermilbenarten als Nymphe noch weitere Male häuten kann.

Die terrestrische Larve ist für die meisten phylogenetisch älteren Linien der Wassermilben charakteristisch. Interessant ist, dass die Eizahlen von Müttern mit solchen terrestrischen Larven oft verhältnismäßig hoch sind; offenbar ist diese Form der Parasitierung recht riskant. Augenscheinlich ist es so, dass Arten, deren Larven das Wasser zur Wirtssuche ver-

lassen, ihr dadurch erhöhtes Verlustrisiko durch eine erhöhte Eiproduktion kompensieren können (DAVIDS 1999).

Die phylogenetisch höheren Wassermilben haben meist eine aquatische Larve; die Wirtsfindung geschieht bei ihnen im Wasser. Ein Beispiel für eine aquatische Larve, die zur Parasitierung im Wasser verbleibt und damit

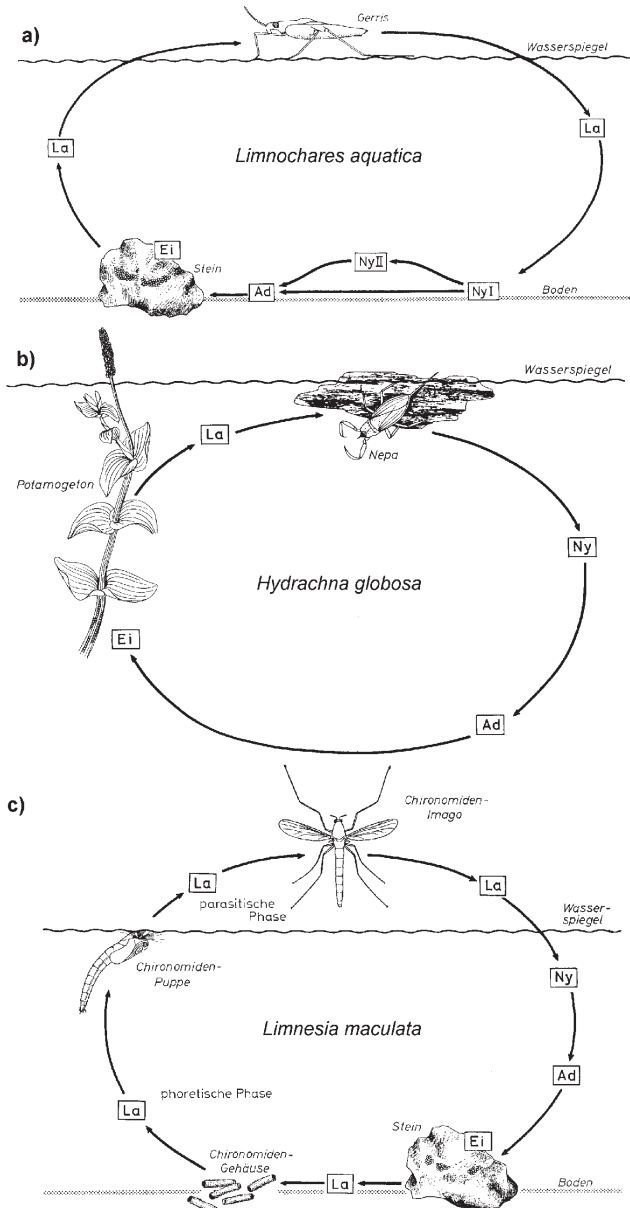


Abb. 3: Lebenszyklus-Strategien charakteristischer Wassermilbenarten (verändert nach BÖTTGER 1972b). (a) Terrestrische Larve, Parasitierung außerhalb des Wassers (*Limnochares aquatica*); (b) aquatische Larve, Parasitierung im Wasser (*Hydrachna globosa*); (c) aquatische Larve, Parasitierung außerhalb des Wassers (*Limnesia maculata*).

Fig. 3: Life history strategies of characteristic water mite species (modified from BÖTTGER 1972b). (a) Terrestrial larva, parasitism outside the water (*Limnochares aquatica*); (b) aquatic larva, parasitism inside the water (*Hydrachna globosa*); (c) aquatic larva, parasitism outside the water (*Limnesia maculata*).

das Risiko vermeidet, außerhalb des Wassers auf Wirtssuche zu gehen, ist *Hydrachna globosa* (De Geer, 1778). Deren Larven parasitieren an Corixidae, Notonectidae und Nepidae (vgl. BÖTTGER 1972a; Abb. 3b). Dass aquatische Larven der Wassermilben an Larven holometaboler Insekten (z. B. von Stein- und Köcherfliegen, Dipteren oder Käfern) parasitieren, kommt eher selten vor. Fast ausschließlich werden von ihnen Imagines holometaboler Insekten parasitiert. Vielleicht ist es aber auch so, dass diese Form des Parasitismus bisher nur selten dokumentiert worden ist. So konnten Larven der Feltriidae an Trichopterenlarven saugend festgestellt werden und Larven der Quellmilbe *Chelomideopsis annemiae* Romijn, 1920 (für die Gattung sind erwachsene Chironomiden als Wirte bekannt; SMITH & OLIVER 1986) parasitieren offenbar auch an Larven von Chironomiden (eigene, unpublizierte Beobachtungen). Es gibt sogar Hinweise darauf, dass einzelne Arten in der Lage sind, sowohl an Puppen als auch an Imagines ihrer Wirte zu parasitieren (*Sperchon setiger* Thor, 1898 an Simuliidae: MARTIN 2000; RENZ et al. 2004).

Als Beispiel für den typischen Lebenszyklus aquatischer Larven sei derjenige von *Limnesia maculata* (Müller, 1776) dargestellt (Abb. 3c), einer häufige Stillwassermilbe (BÖTTGER 1972b). Nach dem Schlupf sind die Larven im Wasser sehr aktiv auf Wirtssuche. Soweit man weiß, erfolgt die Wirtssuche rein taktil; eine Fernwahrnehmung der Wirte konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Vermutlich werden oftmals bereits Eier in der Nähe der Aufenthaltsorte der Wirte abgelegt. Im Falle der holometabolen Insekten wird die Puppe des späteren Wirtes aufgesucht, teilweise bereits die Altlarve. Die Larve hält sich unmittelbar am Integument des Insekts auf und wartet, bis es sich verpuppt. Dann heften sich die Milben an ihren späteren Wirt und nutzen die Puppe phoretisch, indem sie mit ihr an die Wasseroberfläche gelangen (BÖTTGER 1977). Eine Nahrungsaufnahme erfolgt zu dieser Zeit noch nicht. Erst wenn

die Imago schlüpft, wechseln die Milben von der Puppenhülle auf die Imago und beginnen dort ihre parasitisch-phoretische Phase. Bei diesem Wechsel von der Puppe zur Imago gibt es wiederum unterschiedliche Strategien. Die Larven mancher Taxa, (z. B. *Hygrobatas* spp., *Unionicola* spp.) bohren sich bereits durch die Puppenhülle in das Integument der sich entwickelnden Imago, nehmen aber zu diesem Zeitpunkt noch keine Nahrung auf. Erst beim Imaginalschlupf lassen sich diese Larven dann passiv durch die Puppenhülle hindurch ziehen und beginnen mit der Nahrungsaufnahme (ULLRICH 1978; HEVERS 1980). Diese bereits frühzeitige Anheftung am noch weichen Wirtsintegument ermöglicht diesen Larven auch ein Festsaugen an Körperregionen, die beim ausgehärteten Vollinsekt zu stark sklerotisiert sind. Die Larven der allermeisten Milbenarten sind nämlich fast ausschließlich an weichhäutigeren Intersegmentalbereichen festgeheftet. Deren Strategie zum Erreichen des Wirtes ist weitaus riskanter: Sie sitzen mit den Palpen und den Fußkrallen relativ stabil festgeheftet an der Insektenpuppe, oft im Bereich der Körperstellen, an der die Puppenhülle zuerst aufreißt. Im Moment des Schlüpfens ihres Wirtes laufen sie dann an die ihnen genehmen Anheftungsstellen und beginnen dort mit ihrer parasitischen Lebensweise. Dieser Moment ist schwer zu beobachten, besonders, wenn es sich bei den Wirten um kleine Dipteren handelt. Ein bemerkenswertes Beispiel für die Analyse dieser für das Schicksal des Parasiten entscheidenden Phase ist die Studie von MITCHELL (1998), der *Arrenurus*-Larven (*A. rotundus* (Marshall, 1908)) bei der Wirtsfindung und Anheftung an Ceratopogonidae (Diptera, Nematocera) untersuchte. Er konnte bei seinen Beobachtungen feststellen, dass nur etwa 25% der an den Wirtspuppen befindlichen Milbenlarven eine erfolgreiche Anheftung am adulten Wirt gelingt. Für einzelne Arten mit aquatischen Larven können die Verluste bei der Wirtsfindung jedoch nichts so hoch sein wie bei obigem Bei-

spiel, da ihre Mütter insgesamt nur sehr wenige Eier legen (DAVIDS 1997; MARTIN, einge-reicht). Offenbar ist hier die Wirtsfindung sehr viel effizienter, so dass es nur geringe Verluste während der Wirtsfindung und der parasiti-schen Phase gibt.

3.3. Das Wirtsspektrum der Wassermilben

Zwischen den Wassermilben und ihren In-sektenwirten hat eine Koevolution stattge-funden (SMITH & OLIVER 1976, 1986; SMITH et al. 2001). Die aquatischen Larven vieler Arten der höheren Wassermilben haben sich dabei immer mehr an die Dipteren angepasst. Der Ursprung und die Evolution der mo-dernen Genera und Familien folgten augen-scheinlich der rasanten Radiation der Nema-toceren während des Jura und der frühen Kreide.

Das Wirtsspektrum der Wassermilben ist ins-gesamt sehr breit. Unter den Wirten sind Vertreter fast aller Ordnungen der merolim-nischen Insekten zu finden, also fast alle Taxa, deren Larven aquatisch leben. Betrachtet man für die europäischen Wassermilbenfamilien die Ordnungen sowie bei den Diptera auch die Familien, aus denen Wirte stammen (Tab. 1), ist festzustellen, dass die Dipteren das vor-herrschende Wirtstaxon sind. Die Nematoceren sind entsprechend ihrer Häufigkeit als limnisch lebende Dipteren deutlich verbrei-teter als die Brachycera, von denen nur weni-ge Wirtsfamilien bekannt sind (z. B. Empi-didae, Ephydridae). Unter den Familien der Nematocera sind für die meisten Wassermil-

ben die Chironomiden als (oft einziges) Wirtstaxon bekannt. Betrachtet man Popu-lationen von Wassermilben unterschiedlich-ster Lebensräume, so haben infolgedessen oft die meisten der vorkommenden Arten einen Chironomidenwirt. Andere Mückenfamilien, aus denen man Wirte kennt, sind die Limo-niidae, Pediciidae, Tipulidae, Simuliidae, Dixi-dae, Chaoboridae, Ceratopogonidae, Culici-dae, Mycetophilidae, Trichoceridae und Psy-chodidae.

Aber auch unter den Nicht-Dipteren wird ein weites Spektrum von Taxa parasitiert: Neben den typischen limnischen Gruppen Plecoptera und Trichoptera sind dies Vertreter aus vielen Familien der Coleoptera, Heteroptera, Odo-nata und andere. Interessanterweise werden die Imagines der Ephemeroptera nicht als Wirt genutzt; vermutlich verhindert deren Subimaginalstadium einen Parasitismus durch die Wassermilben. Es gibt allerdings etwas unklare Befunde hinsichtlich des Para-sitismus an Eintagsfliegenlarven (VIETS 1923). Eine weitere Gruppe, die von den Wassermilben nicht befallen wird, sind die limnischen Netzflügler (Megaloptera und Neuroptera). Bei diesen verhindert wahr-scheinlich ihre Verpuppung an Land zumin-dest den Parasitismus der Imagines (WAL-TER & PROCTOR 1999).

3.4. Evolutive Trends

Die Details des Parasitismus sind von Art zu Art sehr unterschiedlich und komplex, es sei daher hier auf einige Trends im Parasi-

Tab. 1: Die Überfamilien und Familien der europäischen Wassermilben, ihre bisher bekannten Wirte unter den Insekten und ihr Beutespektrum. Soweit nicht anders angegeben handelt es sich bei den Wirten um Imagines. System der Wassermilben nach DAVIDS et al. (2007), Wirtsspektren nach SMITH & OLIVER (1986), SMITH et al. (2001), Daten aus eigenen Untersuchungen und einer noch unveröffentlichten Datenbank, Beutespektren aus BÖTTGER (1970), PROCTOR & PRITCHARD (1989) und MARTIN (2004b).

Tab. 1: Superfamilies and families of European water mites, their known hosts among insects and their diets. If not differently indicated, it does concern with host imagos. Systematics of the water mites after DAVIDS et al. (2007), host spectra after SMITH & OLIVER (1986), SMITH et al. (2001) and from unpublished data from a database, diets from BÖTTGER (1970), PROCTOR & PRITCHARD (1989) and MARTIN (2004b).

Wassermilbentaxa	Wirt (nur Dipteren auf Familienniveau)	Nahrung
Stygothrombioidea		
Stygothrombiidae	Plecoptera (Larven und Imagines)	unbekannt
Hydrovolzioidea		
Acherontacaridae	Coleoptera	unbekannt
Hydrovolziidae	Trombidia, Heteroptera, Coleoptera, Diptera (Empididae)	Hydrachnidia-Eier
Eylaoidea		
Apheviderulicidae	Coleoptera	unbekannt
Eylaidae	Heteroptera, Coleoptera	Ostracoda, Cladocera
Limnochiaridae	Heteroptera, Odonata	Larven von Chironomidae, andere Dipterenlarven, verwundete Tiere (Ephemeroptera, <i>Asellus</i> , <i>Daphnia</i>)
Piersigiidae	Coleoptera	Ostracoda
Hydrachnoidea		
Hydrachnidae	Heteroptera, Coleoptera	Eier von Insecta (Corixidae, Odonata), Kannibalismus
Hydryphantoidea		
Hydrodromidae	Diptera (Chaoboridae, Culicidae, Chironomidae)	Eier von Insecta (Odonata, Trichoptera, bevorzugt Chironomidae)
Hydryphantidae	Collembola, Heteroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera, Diptera (Chironomidae, Tipulidae, Mycetophilidae, Trichoceridae, Culicidae, Empididae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Ephydriidae, Limoniidae, Psychodidae)	Eier von Odonata, Eier von Diptera (Culicidae), Eier von Hydrachnidia, semi-aquatische Ostracoda, Larven von Chironomiden (?)
Lebertioidea		
Anisitsiellidae	Diptera (Chironomidae, Dixidae)	Larven von Chironomidae
Bandakiopsidae	Diptera (Chironomidae)	unbekannt
Lebertiidae	Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae (auch frisstot), Larven von Ephemeroptera, Larven von Tipuloidea
Oxidae	Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae, Cladocera, Copepoda
Rutripalpidae	Diptera (Ptychopteridae)	unbekannt
Sperchontidae	Trichoptera, Diptera (Chironomidae, Tipuloidea, Simuliidae; auch Larven)	Larven von Chironomidae (auch frisstot), Larven anderer Diptera (Simuliidae, Ceratopogonidae), Larven von Plecoptera, Larven von Ephemeroptera
Teutoniidae	Diptera (Chironomidae)	kleine Crustacea, Larven von Culicidae
Torrenticoliidae	Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae
Hygrobatoida		
Aturidae	Trichoptera, Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae
Feltriidae	Trichoptera, Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae
Frontipodopsidae	unbekannt	unbekannt
Hygrobatidae	Trichoptera, Diptera (Chironomidae, Tipuloidea, Chaoboridae)	Larven von Chironomidae, Larven von Culicidae, Larven von Ephemeroptera, Ostracoda, Cladocera
Lethaxonidae	unbekannt	unbekannt
Limnesiidae	Diptera (Chironomidae)	Copepoda, Cladocera, <i>Asellus aquaticus</i> , Eier von Insecta (Trichoptera, Culicidae), Eier von Fischen, Larven von Chironomidae, Larven anderer Diptera (Culicidae, Chaoboridae), Larven von Ephemeroptera, andere (weichhäutige) Wassermilben, auch Kannibalismus
Pionidae	Diptera (Chironomidae)	Copepoda, Cladocera, Ostracoda, Larven von Chironomidae, Larven von Ephemeroptera, weichhäutige Wassermilben
Pontarachnidae	unbekannt	Ostracoda
Unionicolidae	Trichoptera, Diptera (Chironomidae)	Copepoda, Cladocera, Larven von Chironomidae, Gewebe von Mollusca
Wettinidae	Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae (?)
Arrenuroidea		
Acalyptonidae	Diptera (Chironomidae)	unbekannt
Arrenuridae	Odonata, Diptera (Chironomidae, Culicidae, Dixidae, Chaoboridae, Ceratopogonidae), Coleoptera (Larven)	Copepoda, Cladocera, Ostracoda, Larven von Diptera, Larven von Ephemeroptera, Kannibalismus
Athienemanniidae	Diptera (Chironomidae, auch Larven)	Ostracoda, Larven von Chironomidae (?)
Bogatiidae	Diptera	unbekannt
Chappuisiidae	unbekannt	unbekannt
Hungarohydracariidae	unbekannt	unbekannt
Krendowskiiidae	Diptera (Chironomidae)	unbekannt
Mideidae	Diptera (Chironomidae)	Larven von Diptera
Mideopsidae	Diptera (Chironomidae)	Cladocera, Larven von Diptera
Momoniidae	Trichoptera	Larven von Diptera
Neocaridae	Diptera (Chironomidae)	Larven von Chironomidae (?)
Nudomideopsidae	Diptera	unbekannt

tismus eingegangen, die die Verhältnisse zumindest in erster Annäherung beschreiben (vgl. Abb. 4). Die Anheftung zur Nahrungsaufnahme am Wirt verläuft bei vielen Taxa über die Ausbildung eines Stylostoms, einer Art Fraßröhre. Die Bildung dieses Stylostoms wird durch den Parasit ausgelöst. Es ist jedoch noch unklar, ob es letztlich durch den Parasit oder den Wirt produziert wird. Das Vorkommen oder Fehlen des Stylostoms sowie die genaue Struktur der Röhren ist artspezifisch; die Ergebnisse der bisher daraufhin untersuchten Taxa zeigen, dass es offenbar recht klare Unterschiede im Bau des Stylostoms zwischen niederen und höheren Wassermilben gibt (ÅBRO 1979; SMITH 2003).

Die Dauer des Parasitismus ist sehr unterschiedlich (vgl. SMITH et al. 2001). Viele höhere Wassermilben parasitieren nur einige wenige Tage, andere bis zu zehn Monate. Im Extremfall kann der Parasitismus nämlich dadurch verlängert sein, dass die Wassermilbe postparasitär am Wirt verbleibt und schon in das darauf folgende Ruhestadium, die Protonymphe übergeht. Dies passiert z. B. bei Besiedlern temporärer Gewässer (z. B. *Hy-*

drachna spp., *Eylais* spp.), die dadurch die Austrocknung ihrer Gewässer überstehen können (WIGGINS et al. 1980).

Über die Auswirkung des Parasitismus auf den einzelnen Wirt gibt es relativ wenige Laboruntersuchungen: Die Wirkung ist meist direkt von der Intensität der Parasitierung abhängig und reicht von kaum merklicher Beeinträchtigung, einer verringerten Lebensdauer, einer verzögerten Larvalentwicklung, wenn Larven parasitiert werden, bis hin zu verringertem Fortpflanzungserfolg (PELUGFELDER 1970; LANCIANI 1975, 1979, 1983; SMITH 1988; DAVIDS 1997). Tendenziell ist es wohl so, dass der Schaden für den Wirt bei den phylogenetisch höheren Milben geringer ist als bei den ursprünglicheren Formen (Abb. 4). Die Intensität des Befalls durch ursprüngliche Taxa ist oft sehr hoch (z. B. wurden mehr als 100 Larven von *Limnochares aquatica* an einem Wasserläufer festgestellt, BÖTTGER 1972a). Im Zusammenhang mit den Anheftungsstellen (s. u.) gibt es allerdings das Phänomen, dass auch höhere Wassermilben eine starke Intensität der Parasitierung erreichen können (z. B. Larven

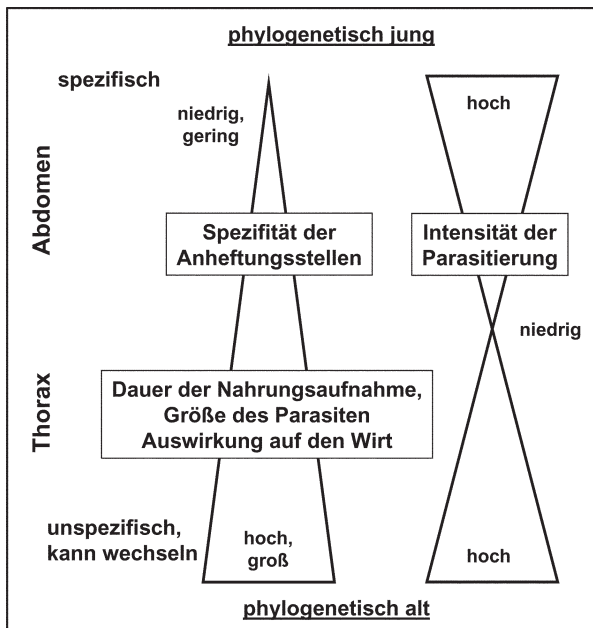


Abb. 4: Evolutionary Trends beim Parasitismus der Wassermilben.

Fig. 4: Evolutionary trends in the parasitism of water mites.

von *Feltia rouxi* Walter, 1907; EFFORD 1963; MARTIN 1998). Betrachtet man die Auswirkung des Parasitismus auf die Wirtspopulation, so kann man sehr unterschiedliche Anteile von parasitierten Wirten (Prävalenzen) feststellen, die zwischen unter 10 % und mehr als 50 % schwanken (SMITH et al. 2001; STUR et al. 2005); selten werden bis zu 100 % erreicht (ANDRÉS & CORDERO 1998; ROLFF 2000). Vermutlich hat die Parasitierung aber auch bei hohen Prävalenzen keine großen Folgen für die Wirtspopulationen als Ganzes, da die Auswirkungen auf den individuellen Wirt meist nicht so drastisch sind, dass er sich nicht mehr fortpflanzt. Es gibt aber auch – allerdings etwas unsichere – Angaben über Zusammenbrüche von Wirtspopulationen durch Wassermilben (SMITH 1988).

Zu den Anheftungsstellen am Wirt seien hier auch einige Trends genannt, die die wichtigsten Phänomene zusammenfassen (Abb. 4, vgl. auch SMITH & OLIVER 1986). Phylogenetisch ursprüngliche Wassermilben wählen ihre Anheftungsstellen sehr unspezifisch aus. Sie befinden sich meist an Thorax und Abdomen, aber auch am Kopf und an den Flügeln. Alle geeigneten Stellen der Wirtskutikula werden als Saugort genutzt, dies sind bevorzugt weiche, wenig sklerotisierte Bereiche (z. B. intersegmentale Abschnitte). *Limnochares aquatica* wechselt sogar die Anheftungsstelle zwischenzeitlich (BÖTTGER 1972a), d. h. eine meist stabile Anheftung wird gelöst und an einer anderen Stelle am nächsten Entwicklungsstadium des Wirtes neu ausgebildet. Von dieser unspezifischen, eher willkürlichen Wahl einer Anheftungsstelle gibt es einen Trend zur Bevorzugung spezifischer Tagmata des Wirtskörpers. Eher größere Larven (z. B. Vertreter der Lebertiidae, Sperchontidae und Torrenticolidae) heften sich bevorzugt am Thorax (oftmals an den Beinbasen) oder am Cervix an. Die phylogenetisch jüngsten Taxa der Wassermilben (z. B. *Atractides* spp., *Feltia* spp., *Arrenurus* spp.) bevorzugen demgegenüber Anheftungsstellen am Abdomen

und hier oftmals spezifische Regionen. Einher mit dieser Spezialisierung auf bestimmte Anheftungsstellen geht offenbar die Tatsache, dass die Larven immer weniger Nahrung am Wirt aufnehmen und dadurch kleiner werden können. Postparasitäre Wassermilbenlarven höherer Taxa sind kaum von Eilarven zu unterscheiden, Larven ursprünglicherer Taxa nehmen fast das 600-fache an Größe zu (z. B. *Hydrachna confecta* Koenike, 1895; DAVIDS 1973).

Wie die Larven postparasitär zurück ins Wasser finden, ist noch weitgehend ungeklärt, es gibt nur einzelne, sich häufig widersprechende Befunde. Vermutlich gibt es nicht nur eine, sondern mehrere parallel existierende Mechanismen. So konnte gezeigt werden, dass manche Arten offenbar erhöhte Luftfeuchtigkeit, d. h. die Anwesenheit von Wasser, feststellen können (z. B. ANDERSON 2003). Eine Rolle bei der Ablösung der Larven können aber auch physiologische Veränderungen beim Wirt spielen. SMITH & LAUGHLAND (1990) vermuten, dass bei der Eiablage ausgeschüttete Hormone in der Hämolymphe des Wirtes eine Ablösung der Parasiten bewirken können. Bei anderen ist der zur Loslösung entscheidende Faktor der direkte Kontakt mit dem Wasser, z. B. bei der Eiablage von Libellen (ROLFF 1997; ROLFF & MARTENS 1997). Die Larven mancher Arten können sich eine gewisse Strecke auch außerhalb des Wassers fortbewegen, so dass sie möglicherweise nicht unmittelbar von ihren Wirten ins Wasser zurückgebracht werden müssen (ULLRICH 1978). Bei vielen Wirtsarten kehren nur die Weibchen zur Eiablage an ein auch für die Wassermilben geeignetes Habitat zurück. So wäre es aus Sicht der Wassermilben vermutlich am erfolgreichsten, ausschließlich diese als Wirte zu nutzen. Man hat zwar für einzelne Arten tatsächlich eine Weibchenpräferenz gefunden (MITCHELL 1959). Wie die Larven die zukünftigen Geschlechter der Wirte jedoch differenzieren können, ist unklar. In Laborexperimenten zeigten z. B. *Arrenurus* spp.-Larven auch dann eine Präferenz für Pup-

pen aus denen Weibchen schlüpften, wenn diese unter schlechteren Ernährungsbedingungen aufwuchsen als Männchen-Puppen (LANCIANI 1988). Vereinzelt gibt es aber auch Nachweise für eine Präferenz von Wirtsmännchen (MITCHELL 1967). Protandrie kann ebenfalls eine Rolle bei der Bevorzugung eines Geschlechtes spielen. Wesentlicher sind aber wohl bei einer Ungleichheit in der Parasitierung der Geschlechter Verhaltensunterschiede der Wirte bei Fortpflanzung und Eiablage (MULLEN 1977; SMITH & MCIVER 1984). In den meisten Fällen ist das Geschlechterverhältnis der Wirte jedoch ausgeglichen (GLEDHILL et al. 1982; KOUWETS & DAVIDS 1984).

4. Vorgehensweise bei der Aufklärung der Parasit-Wirt-Beziehungen

4.1. Probleme bei der Bearbeitung und Fallbeispiel

Wie oben dargestellt, ist der Parasitismus der Wassermilben in seinen Grundzügen bekannt, insgesamt gesehen kennt man aber nur für einen Bruchteil der Arten (ca. 20 %) die Morphologie der Larven. Zu einem großen Teil ist die Beschreibung jedoch sehr unzureichend und zur Bestimmung auf Artniveau nicht brauchbar. Von diesen morphologisch zumindest irgendwie bekannten Arten gibt es wiederum nur für einen Teil Untersuchungen zu ihrem Wirtsspektrum (für ca. 10 % der Arten insgesamt). Und nur für ganz wenige Arten liegen tatsächlich parasitologische Untersuchungen von mehr als einer Probestelle vor (MARTIN, unpubliziert).

Vor diesem Hintergrund wird hier exemplarisch auf den Parasitismus von Quellmilben Luxemburgs eingegangen. Luxemburg ist ein limnofaunistisch intensiv untersuchtes Land; hier sind fast flächendeckend Quellen, kleinere Fließgewässer mit dem hyporheischen Interstitial, Flüsse sowie zurzeit unterschiedliche Standgewässer auf ihre Fauna hin untersucht worden. In einer Studie über die Be-

siedlung des hyporheischen Interstitials und der Quellen des Landes (GERECKE et al. 2005) fiel auf, dass besonders unter den Wassermilben viele ausschließlich oder bevorzugt Quellen besiedelnde, also krenobionte und krenophile Arten zu finden sind. Für das Luxemburger Nationalmuseum für Naturgeschichte sollte untersucht werden, ob alle diese Arten tatsächlich parasitische Larven ausbilden und inwiefern die starke Quellbindung der Wassermilben möglicherweise durch ihre Parasit-Wirt-Beziehungen zu erklären ist. Im Folgenden wird an diesem Beispiel erläutert, wie man generell an eine solche Bearbeitung herangehen sollte (Abb. 5) und wie diese konkret ausgesehen hat.

4.2. Die quellbewohnenden Wassermilben Luxemburgs

Der erste Schritt ist eine genaue Kenntnis des Arteninventars der jeweiligen Probestelle (vgl. Abb. 5). Erst, wenn man nach günstigstenfalls mehrfach im Jahr erfolgten benthischen Probenahmen weiß, welche Arten am Standort vorkommen, kann man mit den Vorarbeiten einer Analyse beginnen.

In Luxemburg war die Situation recht günstig. Ein Teil der Arten der sieben ausgewählten Probestellen war bereits aus einer früheren Inventarisierung der Quellen (GERECKE et al. 2005) bekannt. Zudem wurden in zwei Jahren, 2002 und 2003, an mehreren Terminen Proben aus dem Benthos entnommen, so dass schließlich für die sieben Quellen 24 Arten festgestellt werden konnten. Um die Betrachtung der Larvalmorphologie nicht nur auf die Arten der Hauptprobestellen zu beschränken, wurden all diejenigen mit einbezogen, die nach GERECKE et al. (2005) in Luxemburger Quellen nachgewiesen wurden. Insgesamt ergab sich damit eine Zahl von 37 quellbewohnenden Wassermilben (vgl. Tab. 2).

Der nächste Schritt ist eine Überprüfung der Literatur zu den ermittelten Arten im Hinblick darauf, ob bereits brauchbare Beschrei-

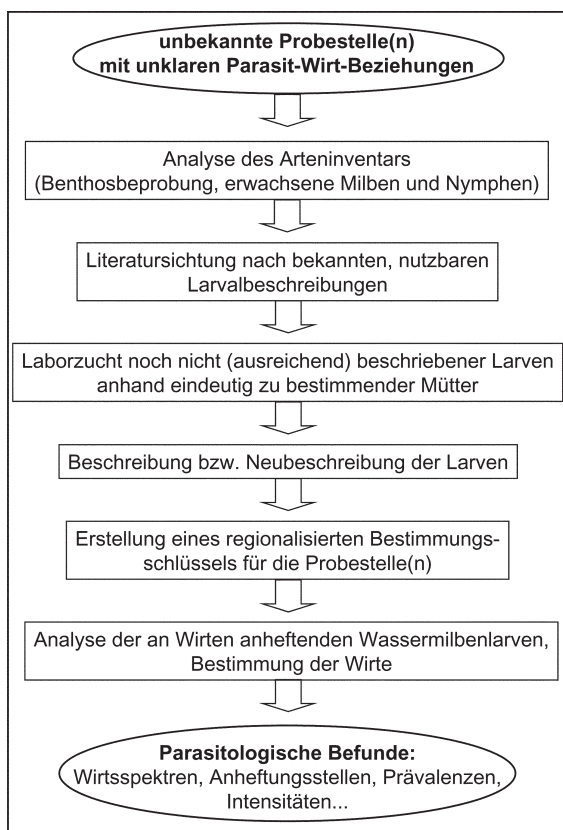


Abb. 5: Einzelne Schritte zum Vorgehen bei der Aufklärung von Parasit-Wirt-Beziehungen von Wassermilben an noch nicht untersuchten Standorten.

Fig. 5: Single steps in the approach to the study of parasite-host associations at study sites not yet examined.

bungen ihrer Larven vorhanden sind. Auch hier war die Situation in Luxemburg recht günstig, da für eine Vielzahl der Arten Larven bereits aus anderen Untersuchungen bekannt waren (ULLRICH 1976; MARTIN 2000, 2003).

Arten jedoch, deren Larve noch unbekannt oder nur unzureichend beschrieben ist, müssen dann gezüchtet werden, das heißt, es muss versucht werden, Weibchen der entsprechenden Arten zu finden. Dazu dienen günstigenfalls Individuen aus dem entsprechenden Untersuchungsgebiet. Wenn diese Arten jedoch am Standort selten oder lebend schwer zu bestimmen sind, muss man anders vorgehen. Im ersten Fall muss man anhand von Literatur Fundorte ermitteln, an denen die Art häufiger ist, und sich die Tiere dort besorgen. Bei Arten, die lebend nicht vonein-

ander unterschieden werden können (z. B. Vertreter der Lebertiidae), muss man an Standorten, an denen die Art häufig ist, Weibchen sammeln und sie einzeln in die Zucht nehmen. Die Zucht der meisten Milben aus Stillgewässern, Fließgewässern und Quellen ist unproblematisch und kann auch bei Bewohnern lotischer Gewässer im Stillwassermilieu erfolgen. Nur ausnahmsweise waren Zuchtversuche bei Quellbewohnern und den Arten des hyporheischen Interstitials bisher erfolgreich; diese Arten scheinen für eine Eiablage besondere Ansprüche zu stellen.

Bei der Zucht selbst haben sich unterschiedliche Gefäße (z. B. Gewebekulturplatten) bewährt, die ein raues Substrat aufweisen sollten (z. B. Aquariensilikon, auf das vor der Trocknung Sand gestreut wird; Details vgl. MARTIN 1998). Bei den Fließwasserformen hat

Tab. 2: Aktuell aus Luxemburger Quellen bekannte 37 Wassermilbenarten und ihr Vorkommen an unterschiedlichen Probestellen (vgl. Text). Fett: Arten der Emergenzprobestellen E1-E7, x = Art wurde nur im Benthos, nicht jedoch in der Emergenz nachgewiesen, xx = Arten sowohl im Benthos als auch in der Emergenz nachgewiesen. Rechte Spalte: Vorkommen der Arten an anderen Probestellen (a. P.), vgl. GERECKE et al. 2005, + = Arten an anderen Probestellen und den Emergenzprobestellen nachgewiesen, ++ = Arten sind nur aus anderen Quellen bekannt, - = Art nur von den Emergenzstandorten bekannt; (verändert nach MARTIN 2006).

Tab. 2: The currently known 37 water mite species from Luxembourgian springs and their occurrence at different sites (see text). In bold: species at the emergence sites E1-E7, x = species sampled only in the benthos, not in the emergence traps, xx = species known from both the benthos and the emergence traps. Right column: Species known from other spring sites (a. P.), see GERECKE et al. 2005, + = species known from both the emergence traps and from other sites, ++ = species only known from other spring sites, - = species only known from the emergence sites; (modified from MARTIN 2006).

	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	a. P.
<i>Paniselus thienemanni</i>					x			-
<i>Panisus michaeli</i>								++
<i>Acerbitas palustris</i>			xx		xx		xx	+
<i>Acerbitas pachystoma</i>								++
<i>Thyopsis cancellata</i>				xx				+
<i>Partnunia steinmanni</i>								++
<i>Protzia eximia</i>								++
<i>Tartarothyas romanica</i>				x		x		+
<i>Sperchonopsis verrucosa</i>							xx	+
<i>Sperchon clupeiifer</i>	x							+
<i>Sperchon denticulatus</i>								++
<i>Sperchon insignis</i>							xx	+
<i>Sperchon longissimus</i>	xx			xx			xx	+
<i>Sperchon squamosus</i>		xx	xx		xx			+
<i>Sperchon thienemanni</i>	xx		xx	xx	xx		xx	+
<i>Bandakia concreta</i>			xx			xx		+
<i>Lebertia crenophila</i>								++
<i>Lebertia glabra</i>				x			xx	+
<i>Lebertia holsatica</i>	xx							+
<i>Lebertia sefvei</i>			xx		xx			+
<i>Lebertia stigmatifera</i>				x				+
<i>Hygrobatas norvegicus</i>			xx			xx		+
<i>Atractides fonticolus</i>	xx						xx	+
<i>Atractides nodipalpis</i>								++
<i>Atractides pennatus</i>							xx	+
<i>Feltria rouxi</i>						xx		+
<i>Pseudofeltria scourfieldi</i>				xx		xx		+
Pionidae indet. (cf. <i>Tiphys</i> sp.)							xx	-
<i>Ljanja bipapillata</i>	xx		xx		xx		xx	+
<i>Aturus crinitus</i>								++
<i>Aturus fontinalis</i>								++
<i>Kongsbergia walteri</i>								++
<i>Mideopsis willmanni</i>				xx				-
<i>Chelomideopsis annemiae</i>								++
<i>Arrenurus cylindratus</i>								++
<i>Arrenurus fontinalis</i>	xx		xx	xx				+
<i>Arrenurus inexploratus</i>								++
Arten pro Probestelle	7	1	8	9	6	5	10	

sich gezeigt, dass kleine, im Gefäß befindliche Steinchen gerne für die Eiablage benutzt wurden; die Ablage erfolgte bevorzugt auf der Unterseite der Steine. Eine den Freilandbedingungen angepasste Wasser- bzw. Hälterungstemperatur ist günstig, aber nicht immer erforderlich. Wenn man die Milben nicht unmittelbar vor der Eiablage – sie stehen dann unter einem gewissen Ablagedruck – ins Labor bringt, ist es wichtig, die Tiere zu füttern. Meist ist es erfolgreich, zunächst kleine, nicht räuberische Chironomidenlarven oder Ostracoden anzubieten, da diese für die meisten Arten eine geeignete Nahrung darstellen. Da für viele Arten die Ernährungsansprüche noch unklar sind (s. u.), kann es sein, dass man damit doch nicht die optimalen Beuteorganismen ausfindig gemacht hat. Günstig ist es daher, bereits beim Aussortieren der Milben für die Zucht aus den Proben unterschiedliche Tiergruppen als potenzielle Beutetiere mit aufzusammeln, um das im Lebensraum der Milbenart vorkommende Nahrungsangebot gleich auf seine Eignung hin überprüfen zu können. Im Idealfall legen die so gehaltenen Weibchen alsbald Eier, in denen sich innerhalb oft weniger Wochen die Larven entwickeln, die nach dem Schlupf in Ethanol oder Koenikes Gemisch (Volumenverhältnis Glycerin : Eisessig : Wasser 10 : 3 : 6) fixiert werden können. Die Mütter können ebenfalls fixiert (meist in Koenikes Gemisch), präpariert und zu einem mikroskopischen Präparat verarbeitet werden; dies ermöglicht erst die Bestimmung (zur Methodik der Präparation vgl. GERECKE 1994). Die aus den Eiern schlüpfenden Larven können dann dieser Art zugeordnet werden. Die Larven können dann nach der Präparation beschrieben werden (zur Larvalmorphologie und Präparation vgl. PRASAD & COOK 1972; GERECKE & MARTIN 2006).

Am einfachsten ist es, anschließend einen Bestimmungsschlüssel für die Larven der untersuchten Region zu entwerfen. Im Falle der Quellmilben Luxemburgs war es notwendig, die Larven von zehn Arten zu beschrei-

ben oder wieder zu beschreiben, um zumindest alle Larven der sieben Hauptprobestellen eindeutig ansprechen zu können. Günstig war die Situation auch dadurch, dass an den einzelnen Quellstandorten nur maximal zehn Arten nachgewiesen werden konnten (Tab. 2). Aus diesen Beschreibungen und dem Wissen um die Arten mit bereits bekannten Larven wurde ein Bestimmungsschlüssel erstellt, der fast alle der 37 für Luxemburgs Quellen bekannten Arten umfasste (MARTIN 2006).

Erst danach können die Parasit-Wirt-Beziehungen aufgeklärt werden. Die Vorgehensweise in Luxemburg ist auch auf entsprechende Untersuchungen andernorts anwendbar. An den sieben ausgewählten Quellen wurden 1999 Emergenzfallen aufgestellt, um die Imagines der merolimnischen Insekten über ein Jahr hinweg zu fangen (zur Methodik vgl. MARTIN & STUR 2006, STUR et al. 2005). Die gefangenen Insekten müssen in allen Fällen auf anheftende Wassermilben untersucht werden. Die Milbenlarven werden von ihren Wirten getrennt, nachdem protokolliert wurde, wo die Parasiten genau angeheftet waren. Anschließend können die Larven präpariert und mithilfe des erstellten Schlüssels bestimmt werden. Ebenso erforderlich ist die darauf folgende Determination der Wirte bis zur Art; dies muss meist durch Experten erfolgen, umso mehr, als an fast allen Standorten die artenreichen und damit relativ schwer zu bestimmenden Chironomiden den Hauptanteil an Wirten ausmachen (s. o.). Sind die parasitischen Wassermilben und ihre Wirte bis auf Artniveau determiniert, kann eine Analyse der Parasit-Wirt-Beziehungen erfolgen.

4.3. Ausgewählte Ergebnisse

4.3.1. Wirtsspektrum

Die eingangs gestellte Frage, ob die Quellmilben mehrheitlich eine parasitische Larve haben, ist nach der Analyse der Luxemburger Quellmilben und ihrer Wirte klar zu beant-

worten. Für fast alle Arten der Untersuchungsstellen konnten Wirte nachgewiesen werden. Dies deckt sich mit anderen, neueren Untersuchungen an Quelllebensräumen aus Nordamerika und den Alpen (SMITH 1991; GERECKE & MARTIN 2006). Quellmilben haben also einen für fast alle Wassermilben typischen Lebenszyklus.

Für 20 Arten aus den Emergenzfallen konnte das Wirtsspektrum meist auf Artniveau ermittelt werden (alle weiteren Angaben nach MARTIN 2006; MARTIN & STUR 2005, 2006; STUR et al. 2005). Insgesamt handelte es sich dabei um mindestens 35 Wirtsarten, die alle zu Mückenfamilien unter den Dipteren gehörten (Tab. 3). Mit fünf Arten waren die Limoniidae vertreten, die Wirte für die beiden phylogenetisch ursprünglichsten nachgewiesenen Milbenarten *Thyopsis cancellata* (Protz, 1896) und *Acerbitas palustris* (Koenike, 1912). Eine quellgebundene Kriebelmücke war exklusiver Wirt von *Sperchon insignis* Walter, 1906 und zwei Dixidenarten waren die Wirte von *Arrenurus fontinalis* Viets, 1920. Alle übrigen 16 Wassermilbenarten waren ausschließlich an 27 Chironomiden-Taxa angeheftet; mehr als 90% der Wirtsindividuen waren Chironomiden.

4.3.2. Intensität der Parasitierung, Wirtsspezifität und Quellbindung

Die Intensität der Parasitierung war sehr unterschiedlich. Sie schwankte zwischen 1-41 Wassermilben pro Wirtsindividuum (Maximum: 41 *Acerbitas palustris*-Larven an *Molophilus* sp.; Limoniidae). Die mittlere Intensität war zumindest bei einzelnen Arten erwartungsgemäß bei den Abdominalparasiten (*Ljania bipapillata*; 2,7, max. 21, *Arrenurus fontinalis*; 3,7, max. 12) höher als bei den Thorakalparasiten (*Sperchon* spp. und *Lebertia* spp. 1,2-1,8, max. 6). Die Anzahl der Wirtstaxa, die ja zumindest auch ein gewisses Maß für die Wirtsspezifität darstellt, ist sehr unterschiedlich. Für manche Wassermilben konnte nur eine Wirtsart festgestellt werden (z. B.

für *Sperchon insignis*), andere (*Sperchon thienemanni* Koenike, 1907 und *Ljania bipapillata*) hatten zehn Wirtsarten. Wenn man sich jedoch nur diejenigen Wirtsarten anschaut, an denen mehr als 80 % der Larven einer Wassermilbenart angeheftet waren, dann verengt sich das Wirtsspektrum oftmals deutlich. In diesem Falle waren maximal fünf Wirtsarten von *Atractides fonticolus* (Viets, 1920) befallen, bei den übrigen Arten waren an maximal drei Arten mehr als 80 % der Wassermilbenlarven angeheftet. So kann man sagen, dass auch bei vermeintlich breitem Wirtsspektrum oftmals doch nur wenige Wirte stärker parasitiert sind und die übrigen Wirtsarten vermutlich einer Art Risikostreuung dienen.

GERECKE & DI SABATINO (1996) vermuteten, dass die Quellbewohner eine strenge Spezifität für ebenfalls streng quellgebundene Wirte aufweisen sollten. Nur so könnten die Larven mit einer hohen Wahrscheinlichkeit postparasitär wieder in geeignete Habitate zurückkehren. Um dies für die Befunde aus Luxemburg einschätzen zu können, wurden die Milben- und Wirtsarten hinsichtlich ihrer Quellbindung eingestuft (in Tabelle 3 sind die Arten durch * hervorgehoben). Als quellgebunden wurden solche Arten eingestuft, die entweder ausschließlich oder bevorzugt Quellen besiedeln (d. h. krenobionte und krenophile Arten). Es fällt auf, dass mit Ausnahme der seltenen Arten *Thyopsis cancellata*, *Sperchonopsis verrucosa* (Protz, 1896), *Sperchon clupeifer* Piersig, 1896, *Feltia rouxi* Walter, 1907 sowie einer unbestimmbaren Pionidae-Larve alle nachgewiesenen Milbenarten als quellgebunden eingestuft werden konnten. Unter den Wirtstaxa kann man nur für verhältnismäßig wenige Arten eine Quellbindung annehmen. Allerdings sind die ökologischen Ansprüche vieler Dipteren-Arten noch unklar, ganz abgesehen von der Möglichkeit einer regional unterschiedlichen Stenotopie einzelner Arten (vgl. auch GERECKE et al. 2005). Betrachtet man den Anteil der an quellgebundenen Wirten angehefteten Larven, ist festzustellen, dass nur für einzelne Arten aus-

schließlich Quellspezialisten als Wirte dienen. Bei den krenobionten Arten *Sperchon insignis* und *Arrenurus fontinalis* sowie bei der krenophilien *Lebertia glabra* Thor, 1897 waren mehr als 50 % der Larven an quellgebundenen Wirten angeheftet. Die übrigen Arten zeigten keine Präferenz für quellgebundene Wirte, parasitierten somit mit mehr als 50 % der Individuen an euryöken Wirten.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die strikte Quellbindung der Wassermilben nicht primär mit einer hohen Wirtsspezifität der Milben zu quellgebundenen Wirten zusammenhängt. Offenbar sind andere Faktoren (z. B. Anpassung ihres Lebenszyklus an die stabilen Temperaturen, optimale Nahrungsverfügbarkeit) für die Bindung der Milben an die Quelllebensräume verantwortlich.

4.3.3. Prävalenzen und Synchronisation der Lebenszyklen

Von den von 75 insgesamt nachgewiesenen Chironomiden-Arten wurden lediglich 26 parasitiert. Die Prävalenz, d. h. der Anteil parasitierter Arten an den nachgewiesenen Chironomidenarten insgesamt, betrug somit 35 %. Sehr viel geringer ist allerdings die Prävalenz, wenn man die Individuenzahlen betrachtet. Nur 5 % der insgesamt geschlüpften 7349 Individuen waren durch 741 Wassermilben parasitiert. Einzelne Taxa wiesen jedoch deutlich höhere Befallsraten auf, so waren von *Brillia bifida* Kieffer, 1909 56 % der im Jahr geschlüpften Individuen parasitiert. Auch im jahreszeitlichen Verlauf kann die Prävalenz auf Art- und Individuenniveau stark schwanken und durchaus hohe Anteile erreichen.

Die Strategien der Wassermilben im Hinblick auf die Synchronisation der Lebenszyklen unterscheiden sich. Einzelne Arten sind stark mit ihrer bevorzugten Wirtsart synchronisiert, d.h. taucht ein Wirt im Jahresverlauf zweimal auf, sind diese von ebenfalls zweimal im Jahr auftauchenden Wassermilben parasitiert (z. B. die Wassermilbe *Atractides fonticolus* an

der Chironomide *Parametriocnemus stylatus* (Kieffer, 1924)). Bei anderen Milbenarten, die zweimal im Jahr oder während einer längeren Periode vorkommen, sind hingegen zu verschiedenen Jahreszeiten unterschiedliche Wirtsarten befallen. Die Synchronisation mit einzelnen Wirtsarten ist hier offenbar geringer.

Betrachtet man nur die Phänologien der Wassermilben ohne die der Wirte, so kann man jahreszeitliche Unterschiede zwischen den Arten feststellen, die zumindest potenziell eine jahreszeitliche Einnischung und eine verringerte interspezifische Konkurrenz anzeigen können. Manche Arten tauchen zudem zweimal im Jahr auf. Das ist auch aus Laboruntersuchungen bekannt, da die Weibchen oftmals in zwei diskret getrennten Phasen Eier ablegen (MARTIN 1998; MARTIN, eingereicht). Ob die Wassermilben dadurch aber eine Konkurrenz um gleiche Wirte vermeiden, konnte für die untersuchten Luxemburger Quellstandorte nicht festgestellt werden.

4.3.4. Anheftungsstellen am Wirt

Bei der Analyse der Anheftungsstellen zeigte sich, dass bei den Nicht-Chironomiden dieser Untersuchung (Limoniidae, Simuliidae und Dixidae) *Acerbitas palustris*, *Thyopsis cancellata* und *Sperchon insignis* fast ausschließlich am Thorax angeheftet waren; alle Larven von *Arrenurus fontinalis* parasitierten am Wirtsabdomen. Auch bei den Chironomidenparasiten kann man Thorakal- (*Bandakia concreta* Thor, 1913, *Sperchonopsis verrucosa*, *Sperchon* spp. und *Lebertia* spp.) und Abdominalparasiten (alle übrigen Arten) unterscheiden. An den einzelnen Tagmata konnte zudem bei einigen Milben-Wirt-Assoziationen statistisch signifikant eine Präferenz für eine bestimmte Anheftungsstelle festgestellt werden. So bevorzugte beispielsweise *Lebertia sefvei* Walter, 1911 den dorsalen Halsbereich (Cervix) der *Micropectra* spp.-Wirte, wohingegen *Sperchon thienemanni* an denselben Arten die Basen der Vorderbeine als Anheftungsstelle bevorzugte. Bei den Arten, die sich an das

Abdomen des Wirtes anheften, gibt es ebenfalls deutliche Unterschiede in der Bevorzugung einzelner Bereiche. Bei den Taxa aus Luxemburg ergab sich ein ähnliches Bild der Präferenzen für einzelne Anheftungsstellen, wie es in Abbildung 6 für Quellmilben des Nationalparks Berchtesgaden dargestellt ist. Die meisten Arten waren intersegmental, und damit an eher weichhäutigen Regionen, angeheftet, nur einzelne auch an den Segmenten selbst (*Atractides fonticolus*). Höchstwahrscheinlich hängt dies mit der oben erwähnten Strategie bestimmter Milbentaxa zusammen, sich mit ihren Mundwerkzeugen bereits durch die Cuticula der Puppe hindurch an der Imago festzuheften und sich dann mit dem schlüpfenden Wirt durch die Puppenhülle ziehen zu lassen. So können die dann noch sehr weichen Tergite oder Sternite des Abdomens als Anheftungsstellen genutzt

werden. Auch bei den Präferenzen für einzelne Abdominalsegmente gibt es je nach Artenkombination Unterschiede. Unter den Chironomidenparasiten bevorzugten die Larven von *Ijania bipapillata* beispielsweise beim Wirt *Brillia bifida* die Intersegmente 1/2 bis 5/6, wohingegen die Larven an *Stempellinella flavidula* (Edwards, 1929) fast ausschließlich an den Intersegmenten 2/3 und 4/5 festgestellt wurden. Interessant ist, dass die Arten zwar ganz offensichtlich unterschiedliche Anheftungsstellen bevorzugen (vgl. auch Abb. 6), eine Konkurrenzvermeidung dadurch jedoch bei den Freilandbefunden kaum zu beobachten war. Sowohl in der Untersuchung der Luxemburger Quellmilben als auch z. B. bei Bachmilben Norddeutschlands (MARTIN 2004a) waren nur relativ wenige Wirte von mehr als einer Milbenart parasitiert.

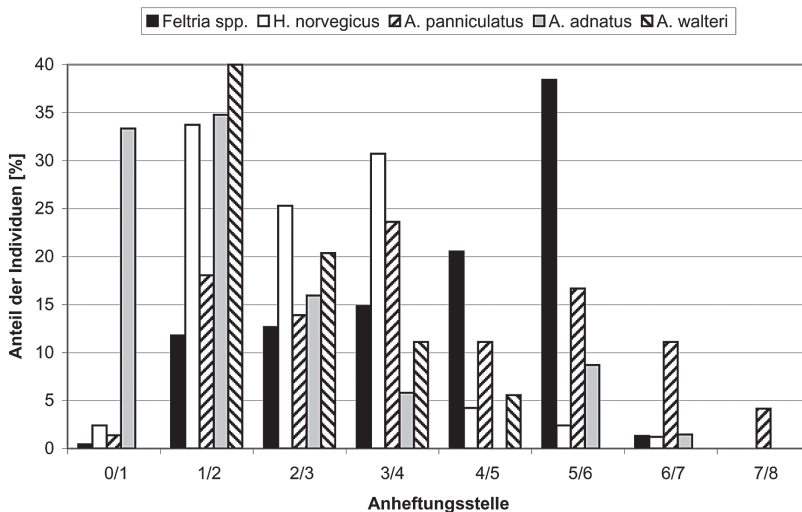


Abb. 6: Individuenanteile der Anheftungsstellen ausgewählter Wassermilben an den Intersegmenten am Abdomen ihrer Chironomidenwirte. Taxa: *Feltria* spp., *Hygrobatas norvegicus* (Thor, 1897), *Atractides panniculatus* (K.Viets, 1925), *Atractides adnatus* (Lundblad, 1956) und *Atractides walteri* (K.Viets, 1925). Dieses Beispiel für Präferenzen unterschiedlicher Anheftungsstellen stammt aus einer Untersuchung aus dem Nationalpark Berchtesgaden (MARTIN et al. in Vorb.).

Fig. 6: Proportions of the individuals of selected water mites attached to intersegments of their chironomid hosts. Taxa: *Feltria* spp., *Hygrobatas norvegicus* (Thor, 1897), *Atractides panniculatus* (K.Viets, 1925), *Atractides adnatus* (Lundblad, 1956) and *Atractides walteri* (K.Viets, 1925). This example for preferences for different attachment sites derives from spring dwelling water mites from the National Park of Berchtesgaden (MARTIN et al. in prep.).

Für einzelne Taxa unter den Chironomidenparasiten Luxemburgs konnte darüber hinaus gezeigt werden, dass die Verteilung der Parasiten am Wirt symmetrisch ist. Dies beinträchtigt wahrscheinlich den Flug des Wirtes weniger als eine asymmetrische Verteilung.

Es gibt auch Hinweise darauf, dass manche Abdominalparasiten entweder die Dorsal- oder die Ventralseite der Chironomidenwirte als Anheftungsstellen bevorzugen (vgl. auch MARTIN 2004a). Dies weist auf unterschiedliche Anheftungsstrategien der Parasiten hin, die vielleicht durch die Morphologie oder das Verhalten der Puppen verursacht sind. So stellt bei den Simuliidae die Puppenmorphologie ein wichtiges Kriterium zur künftigen Anheftung der Larven von *Sperchon setiger* dar und sie gibt auch eine Erklärung für Wirtspräferenzen (GLEDHILL et al. 1982). So verhindert beispielsweise die Morphologie der Puppen und ihrer Gehäuse bei *Simulium equinum* (Linnaeus, 1758) die Anheftung der Milben, wohingegen ein postparasitäres Aufsuchen durch die Milbenlarven bei der Puppe von *Simulium ornatum* Meigen, 1818 begünstigt wird.

5. Wassermilben als Insektenräuber

5.1. Beutespektren

Nicht nur Wassermilbenlarven sind Parasiten von Insekten, sondern Nymphe und Adultus ernähren sich meist auch räuberisch von Insekten (z. B. DI SABATINO et al. 2002). Generell weiß man über die Beutespektren der Wassermilben noch recht wenig. Zudem stammt die Mehrzahl der oft zufälligen Beobachtungen aus dem Labor und man weiß meist nicht genau, ob es sich bei dem jeweiligen Taxon um die Hauptbeutegruppe handelt oder ob manche Arten bei Hunger vielleicht eher unselektiv sind. In Tabelle 1 sind die bisherigen Angaben für das Nahrungsspektrum der Wassermilben aus den verschiedenen Familien zusammengefasst, die wie

auch die folgenden Angaben weitgehend aus drei Arbeiten zum Thema (BÖTTGER 1970; PROCTOR & PRITCHARD 1989; MARTIN 2004b) und Einzelbeobachtungen stammen.

Das Beutespektrum der Nymphen und Adulti einer Art unterscheidet sich meist nicht wesentlich. Unterschiede gibt es meist lediglich in der Größe der Beute. Da die kleineren Nymphen bestimmte Beutetiere schlechter bewältigen können als die größeren Adulti, führt dies manchmal zu Präferenzen unterschiedlicher Beutetaxa (RIESSEN 1982).

Betrachtet man das Wissen um die Beutetaxa der Wassermilben insgesamt (Tab. 1), fällt auf, dass das Beutespektrum für die Arten aus ganzen Familien noch unbekannt ist (z. B. bei den das hyporheische Interstitial besiedelnden Stygothrombiidae, Chappuisidae, Hungarohydracaridae). Nur für einen Bruchteil der Arten weiß man, welches die von ihnen bevorzugte Beute ist.

Das bisher bekannte Beutespektrum und damit die sie erbeutenden Milben können grob in drei Kategorien eingeteilt werden. Eine ganze Reihe von Milbengruppen (z. B. unter den Eylaidae, Pionidae, Limnesiidae), hat sich auf das Fressen von Crustaceen spezialisiert. Viele dieser Arten sind schwimmfähig und begeben sich in die Wassersäule, wo sie Cladocera und Copepoda erbeuten (z. B. GLIWICZ & BIESIADKA 1975; RIESSEN 1982). Andere, meist benthische Arten, fressen wohl bevorzugt Ostracoda (z. B. viele *Arrenurus*-Arten).

Dann gibt es zahlreiche, ebenfalls meist benthische Vertreter, die sich von Insekten ernähren. Auch dort gibt es wieder Hinweise auf gewisse Spezialisierungen auf bestimmte Beutetaxa, teilweise wird aber vielleicht auch recht wahllos ein breites Spektrum von Beutetieren gefressen. Als Beute festgestellt werden Larven von Chironomiden, Simuliiden und einer ganzen Anzahl anderer Dipteren Gruppen (Culicidae, Tipuloidea, Ceratopogonidae, Chaoboridae). Auch Larvulae und erste Larvenstadien von Eintags- und Steinfliegen werden wohl regelmäßig gefressen. Auch

als Beute spielen wieder die Chironomiden die überragende Rolle. Es wird gelegentlich beobachtet, dass auch Aas, meist frisch tote Insektenlarven, gefressen wird; dies ist aber vermutlich ebenso eine Folge von großem Hunger bei Tieren in Hälterungsgefäßen, wie die Beobachtung, dass Wassermilben auch Insektenpuppen verzehren.

Die dritte Gruppe der Wassermilben hat sich auf das Fressen von Eiern spezialisiert, besonders von Insekteneiern. Dabei scheinen Bindungen einzelner Arten an die Eier bestimmter Beutetaxa zu existieren. So ist beispielsweise *Hydrachna skorikovi* Piersig, 1900 eine Art, die wohl ausschließlich an Ruderwanzeneiern (Heteroptera, Corixidae) frisst (STEVENS & GREVEN 1999). Andere sind Spezialisten für Chironomideneier (*Hydrodroma* spp.; WILES 1982; MEYER 1985). Aber auch die Eier anderer Insektengruppen werden gefressen, z. B. von Odonata, Notonectidae, Trichoptera, Culicidae und Chaoboridae. Noch recht neu ist die Erkenntnis, dass einige Wassermilben sich vermutlich ausschließlich von den Eiern anderer Wassermilben ernähren (z. B. *Protzia eximia* (Protz, 1896); MARTIN 2004b). Der Fraß von Eiern gilt als die stammesgeschichtlich ursprüngliche Ernährungsweise, weil viele der terrestrischen Verwandten der Wassermilben ebenfalls Eifresser sind (vgl. WALTER & PROCOTOR 1999).

Im Labor wird gelegentlich beobachtet, dass Wassermilben (z. B. *Piona* spp.) Vertreter anderer Arten erbeuten; auch Kannibalismus konnte festgestellt werden. Auf den parasitischen Beuteerwerb einzelner adulter *Unionicola*- und *Hygrobat*-Arten wurde bereits oben eingegangen.

Nymphen und Adulti fressen oftmals Insekteneier oder -larven derjenigen Taxa, an deren Imagines sie als Larve parasitieren. So fressen die Nymphen und Adulti aus der Gattung *Hydrachna* oftmals Corixideneier, die Larven parasitieren an eben diesen Ruderwanzen. Auch bei vielen Chironomidenfressern sind die Larven Parasiten der Zuckmücken-Imagines. Diese Beziehung ist für die Wassermil-

ben höchst sinnvoll, da im selben Habitat Nahrung für die Nymphen und Adulti und dadurch die geeigneten Wirte für ihre Larven vorhanden sind.

5.2. Beuteerwerb

Die allermeisten Wassermilben sind aktive Jäger, die auf Beutesuche umherschwimmen oder -laufen. Bisher gibt es kaum Hinweise auf eine Fernwahrnehmung der Beute. WILES (1982) vermutet, dass Milben, die Eier von Chironomiden fressen, chemische Substanzen in der gelatinösen Gelegehülle wahrnehmen können. BAKER (1996) konnte an den distalen Beingliedern der ersten und zweiten Beine Sensillen identifizieren, die der Chemorezeption dienen könnten und damit wahrscheinlich machen, dass Wassermilben zu einer solchen chemotaktischen Wahrnehmung in der Lage sind. In den meisten Fällen ist aber offenbar ein Berührungsreiz mit der Beute nötig (BÖTTGER 1970; DAVIDS et al. 1981). Manchmal werden dabei (z. B. bei Arten der Gattung *Atractides*) die Vorderbeine nach vorne gestreckt. Diese führen dann Suchbewegungen aus und dienen somit funktionell als Antennen (GERECKE 2003; MARTIN 2004b). Die Individuen der meisten Arten reagieren sehr schnell, wenn sie eine potenzielle Beute wahrnehmen und ergreifen sie dann mit ihren Palpen. Die Beute wird anschließend mit den Cheliceren angestochen. Das Festhalten der Beute wird teilweise auch durch die Beine unterstützt. Die Verdauung ist immer extraintestinal. Nach dem Saugakt einer hungrigen Milbe bleibt meist nur das Integument der Beute übrig. Im Labor konnte beobachtet werden, dass satte Tiere (oftmals kann man den Ernährungszustand der Tiere anhand ihrer Färbung erkennen) die Beute zwar oft töten, der sich anschließende Saugakt aber vorzeitig abgebrochen wird. Manchmal führt aber eine übermäßige Fütterung der Tiere im Labor in kleinen Zuchtgefäßen dazu, dass sie zuviel fressen. Dies scheint in einigen Fällen offenbar die Lebensdauer der Tiere zu verkürzen (vgl. MARTIN 2004b).

Im Hinblick auf die Funktion der Palpen gibt es ganz unterschiedliche Spezialisierungen. Allerdings sind Details ihrer Rolle bei der Ernährung nur bei sehr wenigen Arten beschrieben. Die chelaten Palpen phylogenetisch ursprünglicher Milbenfamilien (z. B. Hydryphantidae, Hydrodromidae) werden beispielsweise funktionsmorphologisch mit dem Eifraß in Beziehung gesetzt (WALTER & PROCTOR 1999). Die beiden folgenden Beispiele für unterschiedliches Verhalten bei der Suche nach Beute stammen von Fließwassermilben (vgl. MARTIN 2004b). *Sperchon setiger* ist eine auf Kriebelmückenlarven spezialisierte Wassermilbe. Im Gegensatz zu den meisten anderen Wassermilben, die mit nach oben gespreizten Palpen auf Nahrungssuche gehen, hält sie ihre Palpen horizontal gespreizt und trägt am 2. Palpenglied stabile Borsten. Trifft die Milbe nun auf eine senkrecht vom Substrat abstehende Simuliidenlarve, umfaßt sie diese mit den Palpen; die Palpen werden dann zusammengedrückt, so dass die Kriebelmücke nicht mehr entkommen kann. Ein Beispiel für einen Lauerjäger unter den Wassermilben ist *Sperchonopsis verrucosa*, die auf Beutesuche mit nicht-gestreckten, in Ruhestellung befindlichen Palpen durch das Zuchtgefäß läuft. Wenn sie dabei das erste Mal mit irgendeinem Teil ihres Körpers Kontakt mit einer Chironomidenlarve hat, bleibt sie plötzlich stehen, öffnet langsam die Palpen und wartet, bis sie abermals von einer Chironomide berührt wird. Dann schnappt sie blitzschnell mit ihren Palpen zu. Dies kann als Anpassung an solche Chironomiden gedeutet werden, die durch Gespinstköcher weitgehend an einem Ort verbleiben und regelmäßig mit ihrem Vorderende diesen Köcher verlassen, wie z.B. viele Vertreter der Chironomidae-Unterfamilie Orthocladiinae.

5.3. Wassermilben im Nahrungsnetz

Die Rolle der Wassermilben im Nahrungsnetz ist nur ungenügend bekannt. Planktivor sich von Crustaceen ernärende Wassermil-

ben haben so hohe Fraßraten, dass sie die Größe und Struktur ihrer Beutepopulationen beeinflussen können (ERIKSSON et al. 1980). Wassermilben in Stillgewässern, die Eier (WILES 1982) und/oder Larven (PATERSON 1970) von Chironomiden fressen, können ebenfalls die Populationsgrößen ihrer Beute regulieren.

Über die Fraßraten gibt es verschiedene Extrapolationen aus Laborbefunden. So hat man für die Adulti von *Hygrobates nigromaculatus*, die in einem Seenlitoral Dichten von ca. 1000 Individuen pro m^2 erreicht, berechnet, dass diese in zwei Jahren durchschnittlich mehr als 14000 Larven einer bestimmten Chironomidenart pro m^2 konsumieren. Dies entspricht einer Mortalitätsrate dieser Art von etwa 50 % (TEN WINKEL 1985; TEN WINKEL et al. 1989). Für Fließgewässer gibt es lediglich eine Angabe über zwei Wassermilbenarten, die Simuliidenräuber sind und die in einer Dichte von 800 Ind./ m^2 vorkommen. Nach MWANGO et al. (1995) verzehren diese beiden Arten etwa 14000 Simuliidenlarven pro m^2 und Generation. Wenn man die in dieser Extrapolation zugrunde gelegte Fraßrate auch für Chironomiden, die in vergleichbaren Dichten im Benthos vorkommen können, zugrunde legt, so fressen 500 Milben/ m^2 – dies ist eine eher zu niedrig geschätzte Dichte – 70000 Chironomiden pro Jahr und m^2 .

Insgesamt ist die Rolle in den Nahrungsnetzen zwar durch wenige stichhaltige Untersuchungen noch unklar, sie wird aber oftmals gar nicht zur Kenntnis genommen und wenn, dann sicherlich meist unterschätzt.

6. Perspektiven

Leider werden Wassermilben von limnisch arbeitenden Entomologen meist kaum oder gar nicht beachtet. Dabei gibt es noch viele offene Fragen, die weit über die hier dargestellten Lücken zu den bekannten Wirten und Beutetieren auf Familienniveau (Tab. 1) hinausgehen. Es bleibt zu hoffen, dass interessante Beobachtungen vor allem zur Parasitie-

rung in Zukunft öfter von Spezialisten für einzelne limnische Insektengruppen registriert werden. Der Autor freut sich, wenn er von Wassermilben parasitierte Insekten zugeschickt bekommt, um zumindest zu klären, ob der Wirt für das jeweilige Milbentaxon schon bekannt ist.

Der Autor ist zudem dabei, eine Datenbank zu erstellen, die die bisherigen Beschreibungen von Larven sowie die bekannten Parasit-Wirt-Assoziationen zwischen Wassermilben und ihren Wirten auf Artniveau umfassen wird. Eine erste Version dieser Datenbank ist in Ausschnitten bereits im Internet zu finden (<http://www.watermite.org>).

ROLFF (2001) wies zwar darauf hin, dass die Wassermilben als Ektoparasiten sehr gute Möglichkeiten bieten, parasitologische Fragestellungen zu bearbeiten. Zurzeit ist dies auf Artniveau bei den Milben nur selten oder, wie im obigen Fallbeispiel dargestellt, nur mit großem Aufwand möglich. Daher muss zunächst der Bestimmbarkeit der Milbenlarven Vorrang eingeräumt werden. Es ist daher geplant, mit einem Bestimmungsschlüssel der Larven der europäischen Wassermilben auf Gattungsniveau eine taxonomische Grundlage zu schaffen. Nur dadurch kann längerfristig der derzeitige, sehr unzureichende Kenntnisstand bei der Bearbeitung der Wirtsspektren verbessert werden. Erst durch solche einen Bestimmungsschlüssel könnte eine verstärkte Bearbeitung des Themas nicht nur durch Acarologen, sondern auch durch Entomologen erfolgen.

Danksagung

Widmen möchte ich diesen Überblick meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. KLAUS BÖTTGER (Wolfenbüttel), der mich mit dem Thema Wassermilben „infiziert“ hat. Bedanken möchte sich der Autor bei Prof. Dr. WOLFGANG WICHARD (Köln) für seine Aufforderung und die Chance, mich und mein Arbeitsgebiet dem Kreis der Entomologen in Düsseldorf während des Westdeutschen

Entomologentags 2007 vorzustellen. Auch Herrn Prof. Dr. HARTMUT GREVEN (Düsseldorf) sei für seine Geduld mit dem vorliegenden Beitrag gedankt und die Gelegenheit, „meine“ Gruppe den Entomologen etwas näher bringen zu können. Das hier dargestellte Fallbeispiel über die Luxemburger Quellmilben wäre nicht möglich gewesen ohne die Unterstützung von MARC MEYER, Luxemburger Nationalmuseum für Naturgeschichte, der durch sein Interesse am Thema erst die Finanzierung der Bearbeitung ermöglichte.

Literatur

- ÅBRO, A. (1979): Attachment and feeding devices of water-mite larvae (*Arrenurus* spp.) parasitic on damselflies (Odonata, Zygoptera). *Zoologica Scripta* 8: 221-234.
- ANDERSON, T.M. (2003): Detachment of *Arrenurus hamrui* larvae (Hydrachnidia: Arrenuridae) from *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). P. 1-9 in: SMITH, I.M. (Hrsg.): An acarological tribute to David R. Cook – From Yankee Springs to Wheeny Creek. Indira Publishing House; West Bloomfield, Michigan.
- ANDRÉS, J.A., & CORDERO, A. (1998): Effects of water mites on the damselfly *Ceriatrion tenellum*. *Ecological Entomology* 23: 103-109.
- BADER, C. (1980): Some biological and ecological data on water mites, mainly some significant data on the life duration. *International Journal of Acarology* 6: 236-243.
- BAKER, G.T. (1996): Chemoreception in four species of water mites (Acari, Hydrachnidia): behavioural and morphological evidence. *Experimental & Applied Acarology* 20: 445-455.
- BAKER, R.A. (1977): Nutrition of the mite *Unio-nicola intermedia*, Koenike and its relationship to the inflammatory response induced in its molluscan host *Anodonta anatina*, L. *Parasitology* 75: 301-308.
- BARR, D. (1972): The ejaculatory complex in water mites (Acari: Parasitengona): morphology and potential value for systematics. *Life Sciences Miscellaneous Publications*, Royal Ontario Museum 81: 1-87.
- BOEHLE, W.R. (1996): Contribution to the morphology and biology of larval *Panissellus thiene-*

- manni* (Viets, 1920) (Acari: Parasitengonae: Hydrachnidia). *Acarologia* 37: 121-125.
- BOLLE, D., WAUTHY, G., & LEBRUN, P. (1976): Preliminary study of watermites (Acari, Prostigmata) as bioindicators of pollution of stream. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 106: 201-210.
- BÖTTGER, K. (1962): Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *globator* (Muell.), 1776, *Piona nodata nodata* (Muell.), 1776 und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (Hydrachnellae, Acari). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 89: 501-584.
- BÖTTGER, K. (1970): Die Ernährungsweise der Wassermilben (Hydrachnellae, Acari). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 55: 895-912.
- BÖTTGER, K. (1972a): Vergleichend biologisch-ökologische Studien zum Entwicklungszyklus der Süßwassermilben (Hydrachnellae, Acari). I. Der Entwicklungszyklus von *Hydrachna globosa* und *Limnochares aquatica*. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 57: 109-152.
- BÖTTGER, K. (1972b): Vergleichend biologisch-ökologische Studien zum Entwicklungszyklus der Süßwassermilben (Hydrachnellae, Acari). II. Der Entwicklungszyklus von *Limnesia maculata* und *Unionicola crassipes*. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 57: 263-319.
- BÖTTGER, K. (1976): Types of parasitism by larvae of water mites (Acari: Hydrachnellae). *Freshwater Biology* 6: 497-500.
- BÖTTGER, K. (1977): The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnellae, Acari). *Acarologia* 18: 496-502.
- BÖTTGER, K., & SCHALLER, F. (1961): Biologische und ethologische Beobachtungen an einheimischen Wassermilben. *Zoologischer Anzeiger* 167: 46-50.
- BÜCKING, J. (2001): Mating behaviour, spermatophore and functional anatomy of the male reproductive organs of *Piona carnea* (Koch, 1836) (Prostigmata, Hydrachnidia). *Acarologia* 41: 327-352.
- CICOLANI, B., & DI SABATINO, A. (1991): Sensitivity of water mites to water pollution. Pp. 465-474 in: DUSBÁBEK, F., & BUKVA, V. (eds): *Modern Acarology Vol. 1*, Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- DAVIDS, C. (1973): The water mite *Hydrachna conjecta* Koenike, 1895 (Acari, Hydrachnellae), bionomics and relation to species of Corixidae (Hemiptera). *Netherlands Journal of Zoology* 23: 363-429.
- DAVIDS, C. (1997): The influence of larval parasitism on life history strategies in water mites (Acari, Hydrachnidia). *Archiv für Hydrobiologie* 141: 35-43.
- DAVIDS, C. (1999): Size tactics and developmental strategies in water mites. S. 151-156 in: NEEDHAM, G.R., MITCHELL, R., HORN, D.J., & WELBOURN, W.C. (Hrsg.): *Acarology IX*, Ohio Biological Survey; Columbus.
- DAVIDS, C., HEIJNIS, C.F., & WEEKENSTROO, J.E. (1981): Habitat differentiation and feeding strategies in water mites Lake Maasveen I. *Hydrobiological Bulletin* 15: 87-91.
- DAVIDS, C., DI SABATINO, A., GERECKE, R., GLEDHILL, T., & SMIT, H. (2007): Acari, Hydrachnidia I. S. 241-388 in: GERECKE, R. (Hrsg.): *Süßwasserfauna von Mitteleuropa*, Vol. 7, 2-1, Chelicerata: Araneae, Acari I. Spektrum Elsevier; München.
- DI SABATINO, A., GERECKE, R., & MARTIN, P. (2000): The biology and ecology of lotic water mites (Hydrachnidia). *Freshwater Biology* 44: 47-62.
- DI SABATINO, A., MARTIN, P., GERECKE, R., & CICOLANI, B. (2002): Hydrachnidia (water mites). Pp. 105-133 in: RUNDLE, S.D., ROBERTSON, A.L., & SCHMID-ARAYA, J.M. (eds): *Freshwater meiofauna: biology and ecology*. Backhuys Publishers; Leiden.
- EFFORD, I.E. (1963): The parasitic ecology of some watermites. *Journal of Animal Ecology* 32: 141-156.
- ERIKSSON, M.O.G., HENRIKSON, L., & OSCARSON, H.G. (1980): Predator-prey relationships among water-mites (Hydracarina) and other freshwater organisms. *Archiv für Hydrobiologie* 88: 146-154.
- GERECKE, R. (1994): Süßwassermilben (Hydrachnellae). Ein Bestimmungsschlüssel für die aus der Westpalaearktis bekannten Gattungen mit einer einführenden Übersicht über die im Wasser vorkommenden Milben. *Lauterbornia* 18: 1-84.
- GERECKE, R. (2003): Water mites of the genus *Atractides* Koch, 1837 (Acari: Parasitengona: Hygrobatidae) in the western Palaearctic re-

- gion: a revision. Zoological Journal of the Linnean Society 138: 141-378.
- GERECKE, R. (Hrsg., 2007): Süßwasserfauna von Mitteleuropa, Vol. 7, 2-1, Chelicerata: Araneae, Acari I. Spektrum Elsevier; München.
- GERECKE, R., & SCHWOERBEL, J. (1991): Water quality and water mites (Acari, Actinedida) in the upper Danube region, 1959-1984. Pp. 483-491 in: DUSBÁBEK, F., & BUKVA, V. (eds.): Modern Acarology Vol. 1, Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- GERECKE, R., & DI SABATINO, A. (1996): Water mites (Acari, Hydrachnellae) and spring typology in Sicily. Crunoecia 5: 35-41.
- GERECKE, R., & LEHMANN, E.O. (2005): Towards a long-term monitoring of Central European water mite faunas (Acari: Hydrachnidia and Halacaridae) – considerations on the background of data from 1900 to 2000. Limnologia 35: 45-51.
- GERECKE, R., & MARTIN, P. (2006): Spinnentiere: Milben (Chelicerata: Acari). S. 122-149 in: GERECKE, R., & FRANZ, H. (Hrsg.): Quellen im Nationalpark Berchtesgaden. Lebensgemeinschaften als Indikatoren des Klimawandels. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 51; Berchtesgaden.
- GERECKE, R., STOCH, F., MEISCH, C., & SCHRANKEL, I. (2005): Die Fauna der Quellen und des hyporheischen Interstitials in Luxemburg. Ferrantia. Travaux scientifiques du Musée national d'histoire naturelle 41: 1-140.
- GLEDHILL, T., COWLEY, J., & GUNN, R.J.M. (1982): Some aspects of the host: parasite relationships between adult blackflies (Diptera; Simuliidae) and larvae of the water mite *Sperchon setiger* (Acari; Hydrachnellae) in a small chalk stream in southern England. Freshwater Biology 12: 345-357.
- GLIWICZ, Z.M., & BIESIADKA, E. (1975): Pelagic water mites (Hydracarina) and their effect on the plankton in a neotropical man-made lake. Archiv für Hydrobiologie 76: 65-88.
- GOLDSCHMIDT, T., & KOEHLER, G. (2007): New species of the *Hygrobatas salamandrarum*-group (Acari, Hydrachnidia, Hygrobatidae) from Southeast Asia. Zoologischer Anzeiger 246: 73-89.
- GOLDSCHMIDT, T., GERECKE, R., & ALBERTI, A. (2002): *Hygrobatas salamandrarum* sp. nov. (Acari, Hydrachnidia, Hygrobatidae) from China: the first record of a freshwater mite parasitizing newts (Amphibia, Urodela). Zoologischer Anzeiger 241: 297-304.
- HEVERS, J. (1980): Biologisch-ökologische Untersuchungen zum Entwicklungszyklus der in Deutschland auftretenden *Unionicola*-Arten (Hydrachnellae, Acari). Archiv für Hydrobiologie, Supplement 57: 324-373.
- KOUWETS, F.A.C., & DAVIDS, C. (1984): The occurrence of chironomid imagines in an area near Utrecht (the Netherlands), and their relation to water mite larvae. Archiv für Hydrobiologie 99: 296-317.
- KOWALIK, W., & BIESIADKA, E. (1981): Occurrence of water mites (Hydracarina) in the River Wieprz polluted with domestic-industry sewage. Acta Hydrobiologica 23: 331-348.
- LANCIANI, C.A. (1972): Mating behavior of water mites of the genus *Eylais*. Acarologia 14: 631-637.
- LANCIANI, C.A. (1975): Parasite-induced alterations in host reproduction and survival. Ecology 56: 689-695.
- LANCIANI, C.A. (1979): The influence of parasitic water mites on the instantaneous death rate of their hosts. Oecologia 44: 60-62.
- LANCIANI, C.A. (1983): Overview of the effects of water mite parasitism on aquatic insects. Pp. 86-90 in: HOY, M.A., CUMMINGHAM, G.L., & KNUTSON, L. (eds.): Biological control of pests by mites. Special Publications of the Agricultural Experiment Station, University of California, Division of Agriculture and Natural Resources 3304.
- LANCIANI, C.A. (1988): Sexual bias in host selection by parasitic mites of the mosquito *Anopheles crucians* (Diptera: Culicidae). Journal of Parasitology 74: 768-773.
- LUNDBLAD, O. (1929): Einiges über die Kopulation bei *Aturus scaber* und *Midea orbiculata*. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 15: 474-480.
- MARTIN, P. (1998): Zur Autökologie der Wassermilben (Hydrachnidia, Acari) zweier norddeutscher Tieflandbäche. Dissertation, Universität Kiel: 269 S.
- MARTIN, P. (2000): Larval morphology and host-parasite associations of some stream living water mites (Hydrachnidia, Acari). Archiv für Hydrobiologie, Supplement (Monographische Studien) 121: 269-320.

- MARTIN, P. (2003): Larval morphology of spring-living water mites (Hydrachnidia, Acari) from the Alps. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 39: 363-393.
- MARTIN, P. (2004a): Specificity of attachment sites of larval water mites (Hydrachnidia, Acari) on their insect hosts (Chironomidae, Diptera); evidence from some stream-living species. *Experimental & Applied Acarology* 34: 95-112.
- MARTIN, P. (2004b): Water mites (Hydrachnidia, Acari) as predators in lotic environments. *Phytophaga* 14: 307-321.
- MARTIN, P. (2006): On the morphology and classification of larval water mites (Hydrachnidia, Acari) from springs in Luxembourg. *Zootaxa* 1138: 1-44.
- MARTIN, P. (eingereicht): Observations on reproduction, development and sexual behaviour of stream-inhabiting water mites (Hydrachnidia, Acari). *Proceedings of the XIIth International Congress of Acarology*; Amsterdam, 2006.
- MARTIN, P., & BRINKMANN, R. (2003): Zur Eignung der Wassermilben als Bioindikatoren in Fließgewässern – vorläufige Befunde aus Baden-Württemberg. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) Tagungsbericht (Braunschweig) 2002*, Werder 2003: 413-418.
- MARTIN, P., & DAVIDS, C. (2002): Life history strategies of *Hygrobatas nigromaculatus*, a widespread palaearctic water mite (Acari, Hydrachnidia, Hygrobatidae). Pp. 101-110 in: BERNINI, F., NANNELLI, G., NUZZACI, G., & DE LILLO, E. (eds.): *Acarid phylogeny and evolution. Adaptations in mites and ticks*. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht.
- MARTIN, P., & SCHWOERBEL, J. (2002): *Thermacarus andinus* n. sp., a South American water mite (Acari: Hydrachnidia: Thermacaridae) with a remarkable host-parasite association. *Zoologischer Anzeiger* 241: 67-79.
- MARTIN, P., & SPETH, S. (1996): Die substratspezifische Verteilung der Hydrachnidia (Acari) zweier Bäche in jungglazialen Sandergebieten Schleswig-Holsteins (Osterau und Rodenbek). *Limnologica* 26: 93-103.
- MARTIN, P., & STUR, E. (2005): Are the attachment sites of larval water mites (Acari, Hydrachnidia) on their dipteran hosts suited for host partitioning? *Archiv für Hydrobiologie* 164: 89-107.
- MARTIN, P., & STUR, E. (2006): Parasite-host associations and life cycles of spring-living water mites (Hydrachnidia, Acari) from Luxembourg. *Hydrobiologia* 573: 17-37.
- MARTIN, P., GERECKE, R., RUMM, P., & BARTSCH, I. (2007): Acari (Milben). S. 295-344 in: SCHMINKE, H.K., & GAD, G. (Hrsg.): *Grundwasserfauna Deutschlands – Ein Bestimmungswerk*. DWA-Themen; Hennef.
- MEYER, E. (1985): Der Entwicklungszyklus von *Hydrodroma despicens* (O. F. Müller 1776) (Acari: Hydrodromidae). *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 66, 13: 321-453.
- MEYER, E. (1986): Die Wassermilben (Hydrachnellae, Acari) in den Fließgewässern um Freiburg i. Br. *Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz Neue Folgen* 14: 147-206.
- MITCHELL, R. (1957): Major evolutionary lines in water mites. *Systematic Zoology* 6: 137-148.
- MITCHELL, R. (1959): Life histories and larval behavior of Arrenurid water-mites parasitizing Odonata. *Journal of the New York Entomological Society* 67: 1-12.
- MITCHELL, R. (1967): Host exploitation of two closely related water mites. *Evolution* 21: 59-75.
- MITCHELL, R. (1998): The behaviour of *Arrenurus* larvae (Acari: Hydrachnidea) parasitizing Diptera. *Acarologia* 39: 49-55.
- MULLEN, G.R. (1977): Acarine parasites of mosquitoes. IV. Taxonomy, life history and behavior of *Thyas barbiger* and *Thyasides sphagnum* (Hydrachnellae: Thyasidae). *Journal of Medical Entomology* 13: 475-485.
- MWANGO, J., WILLIAMS, T., & WILES, R. (1995): A preliminary study of the predator-prey relationships of watermites (Acari: Hydrachnidia) and blackfly larvae (Diptera: Simuliidae). *The Entomologist* 114: 107-117.
- PATERSON, C.G. (1970): Water mites (Hydrachnina) as predators of chironomid larvae (Insecta: Diptera). *Canadian Journal of Zoology* 48: 610-614.
- PELUGFELDER, O. (1970): Schadwirkungen der *Arrenurus*-Larven (Acari, Hydrachnellae) am Flügel der Libelle *Sympetrum meridionale* Selys. *Zeitschrift für Parasitenkunde* 34: 171-176.
- PRASAD, V., & COOK, D.R. (1972): The taxonomy of water mite larvae. *Memoirs of the American Entomological Institute* 18: 1-326.
- PROCTOR, H.C. (1991): Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on

- female adaptations for predation. *Animal Behaviour* 42: 589-598.
- PROCTOR, H.C. (1992): Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). *Zoological Journal of the Linnean Society* 106: 341-384.
- PROCTOR, H., & PRITCHARD, G. (1989): Neglected predators: water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnellae) in freshwater communities. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 100-111.
- RENZ, A., GERECKE, R., & MARTIN, P. (2004): Parasitic mites (Acari: Hydrachnidia) on pupae and adults of Simuliidae (Insecta: Diptera). *DGaaE-Nachrichten* 18: 121-122.
- RIESSEN, H.P. (1982): Predatory behavior and prey selectivity of the pelagic water mite *Piona constricta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1569-1579.
- ROLFF, J. (1997): Better host dive: detachment of ectoparasitic water mites (Hydrachnellae: Arrenuridae) from damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior* 10: 819-827.
- ROLFF, J. (2000): Water mite parasitism in damselflies during emergence: two hosts, one pattern. *Ecography* 23: 273-282.
- ROLFF, J. (2001): Evolutionary ecology of water mite-insect interactions: a critical appraisal. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 352-368.
- ROLFF, J., & MARTENS, A. (1997): Completing the life cycle: detachment of an aquatic parasite (*Arrenurus cuspidator*, Hydrachnellae) from an aerial host (*Coenagrion puella*, Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 75: 655-659.
- SCHWOERBEL, J. (1962): Paarungsverhalten bei Wassermilben. *Die Natur* 70: 218-223.
- SMITH, B.P. (1988): Host-parasite interaction and impact of larval water mites on insects. *Annual Review of Entomology* 33: 487-507.
- SMITH, B.P. (1998): Loss of larval parasitism in parasitengonine mites. *Experimental & Applied Acarology* 22: 187-200.
- SMITH, B.P. (2003): Diversity of stylostome structure among parasitic larval water mites (Prostigmata: Hydrachnidia). S. 239-255 in: SMITH, I.M. (Hrsg.): An acarological tribute to David R. Cook – From Yankee Springs to Wheeny Creek. Indira Publishing House; West Bloomfield, Michigan.
- SMITH, B.P., & McIVER, S.B. (1984): Factors influencing host selection and successful parasitism of *Aedes* spp. mosquitoes by *Arrenurus* spp. mites. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1114-1120.
- SMITH, B.P., & LAUGHLAND, L.A. (1990): Stimuli inducing detachment of larval *Arrenurus danbyensis* (Hydrachnidia: Arrenuridae) from adult *Coquillettidia perturbans* (Diptera: Culicidae). *Experimental & Applied Acarology* 9: 51-62.
- SMITH, I.M. (1991): Water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnidia) of spring habitats in Canada. Pp. 141-167 in: WILLIAMS, D.D., & DANKS, H.V. (eds.): *Arthropods of springs, with particular reference to Canada*. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 155.
- SMITH, I.M., & OLIVER, D.R. (1976): The parasitic associations of larval water mites with imaginal aquatic insects, especially Chironomidae. *Canadian Journal of Entomology* 108: 1427-1442.
- SMITH, I.M., & OLIVER, D.R. (1986): Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnidia) with insect hosts. *The Canadian Entomologist* 118: 407-472.
- SMITH, I.M., COOK, D.R., & SMITH, B.P. (2001): Water mites (Hydrachnidia) and other arachnids. Pp. 551-659 in: THORP, J.H., & COVICH, A.P. (eds.): *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press; San Diego.
- SOAR, C.D., & WILLIAMSON, W. (1925): *The British Hydracarina. Vol. I.* London, Ray Society 110: 1-266.
- SOAR, C.D., & WILLIAMSON, W. (1927): *The British Hydracarina. Vol. II.* London, Ray Society 112: 1-263.
- SOAR, C.D., & WILLIAMSON, W. (1929): *The British Hydracarina. Vol. III.* London, Ray Society 115: 1- 232.
- SPEITH, S., BRINKMANN, R., OTTO, C.-J., & LIETZ, J. (2006): *Atlas der Eintags-, Stein- und Köcherfliegen Schleswig-Holsteins*. Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein. Schriftenreihe LANU SH VA6: 1-251.
- STEVENS, M., & GREVEN, H. (1999): Food and feeding behaviour of deutonymphs and adults of the water mite *Hydrachna skorikowi* (Acari: Hydrachnellae), with notes on the structure of their mouthparts. Pp. 381-387 in: BRUIN, J., VAN DER GEEST, L.P.S., & SABELIS, M.W. (eds.): *Ecology and evolution of the Acari*. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht.

- STUR, E., MARTIN, P., & EKREM, T. (2005): Non-biting midges as hosts for water mite larvae in spring habitats in Luxembourg. *Annales de limnologie – International Journal of Limnology* 41: 225-236.
- TEN WINKEL, E.H. (1985): The influence of predation by the water mite *Hygrobates nigromaculatus* on a population of chironomid larvae. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 3230-3232.
- TEN WINKEL, E.H., DAVIDS, C., & DE NOBEL, J.G. (1989): Food and feeding strategies of water mites of the genus *Hygrobates* and the impact of their predation on the larval population of the chironomid *Cladotanytarsus manicus* (Walker) in Lake Maarsseveen. *Netherlands Journal of Zoology* 39: 246-263.
- TUZOVSKIJ, P., BENFATTI, D., & GERECKE, R. (2001): The water mite family Acherontacaridae Cook, 1967 nov. stat. and diagnosis of the superfamily Hydrovolzioidea Thor, 1905 (Acariformes, Hydrachnidia). *Acarologia* 41: 451-473.
- ULLRICH, F. (1976): Biologisch-ökologische Studien an den Larven rheophiler Wassermilben (Hydrachnellae, Acari), unter besonderer Berücksichtigung von *Sperchon setiger* (Thor 1898). Dissertation, Universität Kiel: 241 S.
- ULLRICH, F. (1978): Biologisch-ökologische Studien an den Larven rheophiler Wassermilben (Hydrachnellae, Acari), Schlitzer Produktionsbiologische Studien (29). *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 54: 189-255.
- VAN DER HAMMEN, H., & SMIT, H. (1996): The water mites (Acari: Hydrachnidia) of streams in the Netherlands: Distribution and ecological aspects on a regional scale. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 30: 175-185.
- VAN HEZEWIJK, M.J., & DAVIDS, C. (1985): The larvae of three water mite species of the genus *Hygrobates* and their development (Acari, Hydrachnellae). *Bulletin Zoölogisch Museum, Universiteit van Amsterdam* 10: 97-105.
- VIETS, K. (1923): Hydracarinen aus Quellen. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 3: 205-596.
- VIETS, K. (1931): Über die an Krebskiemen parasitierende Süßwassermilbe *Astacocroton* Haswell, 1922. *Zoologischer Anzeiger* 97: 85-93.
- VIETS, K. (1936): Wassermilben oder Hydracarina (Hydrachnellae und Halacaridae). Pp. 1-575 in: DAHL, F. (ed.): *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und ihrer Lebensweise*. Gustav Fischer Verlag; Jena.
- VIETS, K.O. (1960): Über *Hygrobates nigromaculatus* Lebert 1879 (Hydrachnellae, Acari). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 36: 445-461.
- WALTER, D.E., & PROCTOR, H.C. (1999) *Mites. Ecology, evolution and behaviour*. CABI Publishing; Sydney.
- WIGGINS, G.B., MACKAY, R.J., & SMITH, I.M. (1980): Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 58: 97-206.
- WILES, P.R. (1982): A note on the watermite *Hydrodroma despiciens* feeding on chironomid egg masses. *Freshwater Biology* 12: 83-87.
- WITTE, H. (1984): The evolution of the mechanisms of reproduction in the Parasitengonae (Acari: Prostigmata). Pp. 470-478 in: GRIFFITHS, D.A., & BOWMAN, C.E. (eds.): *Acarology* 6. Vol. 1. Ellis Horwood Ltd.; Chichester.
- WITTE, H. (1991): Indirect sperm transfer in prostigmatic mites from a phylogenetic viewpoint. Pp. 137-176 in: SCHUSTER, R., & MURPHY, P.W. (eds.): *The Acari – Reproduction, development and life history strategies*. Chapman & Hall; London.
- WITTE, H., & DÖRING, D. (1999): Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. Pp. 15-43 in: BRUIN, J., VAN DER GEEST, L.P.S., & SABELIS, M.W. (eds.): *Ecology and Evolution of the Acari*. Kluwer Academic Publishers; Leiden.

Dr. Peter Martin
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Zoologisches Institut
Abteilung Ökologie der Tiere

Olshausenstr. 40
D-24098 Kiel
E-Mail: pmartin@zoologie.uni-kiel.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Martin Peter

Artikel/Article: [Wassermilben \(Hydrachnidia, Acari\) und Insekten: Ein Überblick über eine selten betrachtete Beziehung. Water Mites \(Hydrachnidia, Acari\) and Insects: a Survey of a Seldom Considered Relationship 45-75](#)