

| | | | | | |
|----------|---|---|---------|---------------------------|----------------|
| SPIXIANA | 5 | 3 | 261–288 | München, 1. November 1982 | ISSN 0341-8391 |
|----------|---|---|---------|---------------------------|----------------|

Zur Fortpflanzung von *Poecilochirus carabi* G. u. R. Canestrini 1882 (syn. *P. necrophori* Vitzth.) und *P. austroasiaticus* Vitzthum 1930

(Gamasina, Eugamasidae)

Von Werner Korn
Natur-Museum Coburg

Abstract

On the Mode of Reproduction in the Gamasid Mites *Poecilochirus carabi* G. u. R. Canestrini 1882 (syn. *P. necrophori* Vitzth.) and *P. austroasiaticus* Vitzthum 1930 (Gamasina, Eugamasidae)

The whole life of the males of *Poecilochirus* is characterized by mating and fighting against rivals. Both behavioural patterns may be permanently alternating with each other according to the evoking stimulus („♀♀ OR ♂♂“). On the contrary the life of a female starts with mating which is superseded by oviposition after the maturing period of the first egg.

Pair formation takes place between a male and a female or a female-determined deutonymph (D-♀). The ♂♂ are reacting to a species-typical chemical stimulus that indicates the actual (♀) or prospective (D-♀) sex of their mates.

Leg II is the clasping organ of the male in copulation. Only male chelicerae transport the spermatophores to the gonoporus of the female. From there the male germ cells migrate to the germinal layer of the ovary.

As soon as their cuticle is hard enough (i. e. within 15 minutes after imaginal moult) the adults are capable and ready to mate. In the males capacity and readiness for mating disappear only a short time before dying. After copulation females get the more unwilling to mate the more oviposition approaches. Virgins also get unwilling to mate the older they grow. This corresponds with the fact that the latter ones lay unfertilized eggs (but no parthenogenesis!).

The deposition of the eggs is made by palps and chelicerae. *P. carabi* shows parental care by hiding the eggs. Such a behaviour had to be evolved because the ♀♀ of this species are extremely oophagous. This hiding behaviour is absent in the non-oophagous ♀♀ of *P. austroasiaticus*.

The egg of *P. carabi* has three coats. The exterior coat gets the more fragmentary and thin the older the female has grown. It shows a marked adhesive power for substratum corresponding to the hiding behaviour. The egg of *P. austroasiaticus* has only two coats. The exterior one also gets the more fragmentary and thin the older the female has grown. But it shows no remarkable adhesiveness corresponding to the absence of a hiding behaviour.

I. Einleitung

Auf erwachsenen Aaskäfern (Silphidae) der Gattungen *Nicrophorus* und *Oeceptoma* findet man in Mitteleuropa die phoretischen Deutonymphenstadien der Eugamasidae

Poecilochirus carabi und *Poecilochirus austroasiaticus*. Sämtliche *Nicrophorus*-Arten dienen als Träger für *P. carabi* (Phoresie, evtl. gekoppelt mit Synökie, KORN 1981), *Oecoptoma thoracica* L. ist der Tragwirt von *P. austroasiaticus* (Phoresie, KORN 1981).

II. Material und Methoden

Die Deutonymphen der *Poecilochirus*-Arten werden zusammen mit ihren Trägerkäfern an As-fallen gefangen. Nach Betäuben von Trägern und Aufsitzern mit Hilfe von Essigäther oder CO₂ kann man die Milben problemlos isolieren und anschließend „käferfrei“ züchten. Mit Fleischnahrung bereitet die Zucht der beiden Milbenarten keine Mühe. Die REM-Aufnahmen wurden mit einem Cambridge S4-10 und einem Etec-Autoscan angefertigt.

III. Befunde

Haben ein Trägerkäfer und seine aufsitzenden Deutonymphen ausreichend Nahrung für den Reifefraß der *Poecilochirus*-Arten gefunden, so kommen die Deutonymphen in Häutungsstimmung. In diesem Zustand der Häutungsreife (KORN 1982 a) verlassen sie zunehmend ihren Träger an einem Kadaver, um unabhängig von seinem Verhalten hier ihre weitere Entwicklung zu durchlaufen. Nach einer kurzen Übergangsphase sind sie häutungsbereit und entwickeln sich zu den Adulti. Infolge einer kürzeren Entwicklungszeit tauchen in einer Deutonymphenpopulation zuerst Männchen auf (BELOZEROV 1957). Männchen wie Weibchen können fast unmittelbar nach der Imaginalhäutung erfolgreich kopulieren. Die Genitalsysteme beider Geschlechter beginnen ihre Entwicklung im Protonymphenstadium, am Ende des Deutonymphenstadiums ist sie abgeschlossen. Deutonymphen, die sich zu ♀♀ häuten werden, (D-♀)², sind im Bereich des Opisthosomas deutlich größer als jene, aus denen ♂♂ entstehen, (D-♂)². Das Fortpflanzungsverhalten der Weibchen wird geprägt durch die Aufeinanderfolge zweier Verhaltensweisen. Zeitlich zuerst im Anschluß an die Häutung führt der Sexualtrieb zur Paarungsbereitschaft und zur Kopulation. Danach wird das Paarungsverhalten abgelöst durch die Eiablage, die bei *P. carabi* von einer Brutfürsorge begleitet wird. Bei den Männchen hingegen überlagern sich zwei gleichzeitig abrufbare Verhaltensweisen, und die jeweilig wirkenden auslösenden Reize entscheiden darüber, welche zum Tragen kommt. Der Sexualtrieb bewirkt das Suchen des Geschlechtspartners, und ist dieser gefunden, die Kopulation, falls es sich um ein paarungsfähiges und -williges ♀ handelt. Treffen hingegen ♂♂ aufeinander, kommt es infolge eines Rivalenkampfes zu einer Distanzierung derselben. Dieser Verhaltensweise liegt ein gegen gleichgeschlechtliche Artgenossen gerichteter Aggressionstrieb zugrunde.

III. 1. Das Paarungsgeschehen

Häutet sich eine D-♂ zu einem ♂, sind die Spermidukte schon mit ausdifferenzierten aflagellaten Prospermien vollgepackt. Folglicherweise ist das männliche Tier sofort nach Erhärtung seines Chitins zur Paarung bereit und fähig. Anhand chemischer Auslöser erkennt es mit Hilfe seiner Tarsi I das Geschlecht seiner erwachsenen Artgenossen. Das

Auffinden eines arteilgenen ♀ führt zum Kopulationsversuch, das eines arteilgenen ♂ zum Rivalenkampf. Amputiert man den ♂♂ einer Population die Laufbeine I, welche bei allen Entwicklungsstadien die Hauptträger von Chemorezeptoren sind (v. a. Rezeptoren für olfaktorische Reize), dann nimmt die Zahl der Kopulationen und der Rivalenkämpfe signifikant ab. Vergleichende Versuche mit ♀♀, denen die Tarsi I entfernt worden sind, zeigen, daß die Paarbildung (Suchen und Finden des Geschlechtspartners) allein auf die Aktivität der ♂♂ zurückgeht. Amputationen bei ♀♀ und daraus entstehender Verlust von Rezeptoren beeinflussen die Kopulationshäufigkeit in einer Population nicht negativ. Die vom ♀ bzw. ♂ ausgehenden chemischen Signale sind erwartungsgemäß artspezifisch, ein ♂ reagiert nicht auf ♀♀ oder ♂♂ einer anderen *Poecilochirus*-Species. Während (D-♂)² keine chemischen Auslöser besitzen, welche ihr zukünftiges Geschlecht signalisieren, ist dies bei (D-♀)² sehr wohl der Fall. Häutungsreife (D-♂)² werden ebenso wie alle jungen Deutonymphen von den ♂♂ nicht beachtet, eine häutungsreife D-♀ hingegen wird als geeigneter zukünftiger Geschlechtspartner erkannt und entsprechend behandelt.

III. 1.1 (D-♀)² und ♂♂

Einer häutungsreifen D-♀ fehlen die Fähigkeit zur Paarung und die Bereitschaft zu einem engen Kontakt mit ♂♂. Um eine ungestörte, ordnungsgemäße Häutung zu sichern, zeigen häutungsreife Deutonymphen eine deutliche, zunehmende Solitärtendenz, welche zur Absonderung der Einzeltiere aus den Deutonymphenscharen führt (KORN 1982 a). Auf der anderen Seite ist es für die Erhaltung der Art von Nutzen, daß ein ♂, welches eine häutungsreife D-♀ gefunden und erkannt hat, den direkten Kontakt zum potentiellen Geschlechtspartner nicht wieder aufgibt. In diesem Zusammenhang wirkt sich auch vorteilhaft aus, daß sich die ♂♂ schneller entwickeln als die ♀♀, und so in einer Population ♂♂ auf (D-♀)² treffen. Auf diese Weise kann die Partnersuche und Paarbildung schon einsetzen, bevor die ersten ♀♀ auftreten, und außerdem sind Deutonymphen kurz vor der Häutung deutlich weniger aktiv und gegenüber Störungen weniger reaktionsbereit als häutungsfertige Tiere, was das Aufrechterhalten des Kontaktes erleichtert. Kontaktunwilligkeit der D-♀ einerseits und sexuell motivierte Zudringlichkeit des ♂ andererseits gehen i. d. R. einen Kompromiß dergestalt ein, daß sowohl eine korrekte Häutung gewährleistet ist, als auch der direkte Kontakt aufrechterhalten bleibt.

Nimmt das ♂ den „Weibchenduft“ einer D-♀ wahr, besteigt es den Rücken der Deutonymphe und zwingt sich von dort aus im allgemeinen mit Erfolg zwischen Boden und Bauchseite der D-♀. Da erkennt das ♂ am Fehlen eines Genitalatriums, daß noch keine Kopula möglich ist und kehrt auf den Rücken zurück. Je häutungsfertiger die Deutonymphe ist, um so heftiger versucht sie den „Aufreiter“ abzuschütteln. Läuft die D-♀ beim Zusammentreffen mit einem ♂ davon, hängt sich letzteres mit seinen Laufbeinen I bis III an das Opisthosoma der Deutonymphe an und wird mitgeschleift. Im Extremfall vermitteln lediglich die Pulvillen I des ♂ den dennoch recht effektiven Halt.

Bei der anschließenden Häutung der Deutonymphe hält das ♂ stets Kontakt zu ihr und kontrolliert mit Hilfe der Tarsi I den Häutungsverlauf. Sobald als möglich drängt das ♂ zur Bauchseite des ♀, wobei die ♂♂ versuchen, mit ihren Extremitäten Kontakt zur Ventralseite des ♀ und mit ihrem Rücken zum Untergrund zu bekommen.

Der spezifische chemische Reiz der (D-♀)² bzw. ♀♀ haftet nach der Häutung auch noch eine zeitlang den leeren Deutonymphenexuvien an.

III. 1.2 Der Rivalenkampf

Nun können auf ein ♀ oder eine D-♀ gleichzeitig oder nacheinander auch zwei ♂♂ stoßen. Nehmen sich die Konkurrenten wahr, kommt es zwischen ihnen zum Kampf um den Geschlechtspartner. Solche Rivalenkämpfe entstehen aber auch, wenn sich ♂♂ in Abwesenheit eines Sexualpartners zufällig begegnen und einander gewahrwerden.

Für den Beobachter wirkt ein solcher Kampf wie eine Balgerei. Ausgefochten wird er mit den Cheliceren, die beißen und den Laufbeinen II bis IV, welche klammern und drücken. Findet das ganze an einem ♀ oder einer D-♀ statt, werden diese oft, zumindest vorübergehend, in die „Balgerei“ als passiver Teilnehmer miteinbezogen. Wenn sich die ♂♂ gleichzeitig bekämpfen, ohne das ♀ oder die D-♀ loszulassen, sieht man ein Knäuel von drei oder mehr Tieren umherrollen, in dessen Zentrum sich das hilflose ♀ bzw. die hilflose D-♀ befindet. Unter Umständen dauert es bis zu 5 Minuten ehe die Kämpfer den Halt an ihrem Streitobjekt verlieren. Schnell sind diese Kämpfe beendet, wenn die Kontrahenten zufällig den Kontakt zueinander verlieren bzw. wenn dem schwächeren oder weniger aggressiven ♂ die Flucht gelingt. Danach ist dann die „Munterkeit“ beider u. U. nicht beeinträchtigt. Häufig aber enden diese durchaus ernsten Kämpfe erst, wenn der Stärkere vom erschöpften, keinen Widerstand mehr leistenden Gegner abläßt. War dieser ein frisch gehäutetes, noch weichhäutiges Tier, sind die Kampffolgen für ihn nicht selten tödlich.

Es unterliegt i. d. R., wenn der Kampftrieb beider Gegner gleich stark ist, der kleinere, der alternde oder der sehr junge. Während des Kampfes nehmen die Kontrahenten die Vorgänge in ihrer Umgebung kaum wahr. Betasten „neugierige“ ♀♀ oder (D-♀)² das kämpfende Paar, so reagieren die ♂♂ nicht darauf.

III. 1.3 Ablauf der Kopula

Hat das ♂ mit Hilfe seiner Laufbeine I erkannt, daß es ein paarungsfähiges ♀ vor sich hat, beginnt die eigentliche Kopulation. Zunächst steigt oder springt es auf den Rücken des ♀. Erweist sich dieses nicht als völlig paarungsunwillig, kann das ♂ schon nach kurzer Zeit auf die Ventralseite des weiblichen Tieres gelangen. Im besten Fall, bei einem begattungsbereiten ♀, dauert diese Vorphase nur kurz. Von vorne, häufiger aber von hinten oder von der Seite her drängt sich das ♂ an die Ventralseite des ♀ und nimmt dort die charakteristische Kopulationsstellung ein: Die Laufbeine IV des Männchens umgreifen caudal das Opisthosoma des Weibchens. Mit den Laufbeinen III umfaßt das ♂ die Flanken des ♀ hinter dessen Laufbeinpaar IV. Häufiger indes greifen die Beine III des ♂ über die weiblichen Laufbeine IV hinweg auf den Hinterleib über. Durch seine Apophysen an Femur, Patella und Tibia ist das Laufbein II des ♂ das eigentliche Klammerorgan bei der Kopula (KORN 1982 b). Es umklammert den Femur IV des ♀. Lediglich sehr kleine ♂♂ können bei relativ großen ♀♀ deren Femora III damit umfassen. Die Laufbeine I des männlichen Tieres schlagen zwischen den Laufbeinen I und II des ♀ hin und her, seltener zwischen den Beinen II und III (dann üben sie vorübergehend auch Haltefunktion aus). Die Pedipalpen des ♂ liegen zunächst locker auf der weiblichen Bauchseite zwischen Coxae I und Palpcoxae.

Als nächstes prüft das ♂, ob das Epigynium den Weg zum Genitalatrium des ♀ schon freigibt. Paarungsbereite ♀♀ klappen vermutlich auf taktile Reize hin, wenn das ♂ die Kopulationsstellung einnimmt, die Epigyne ab. Bei jungen ♀♀ mit einem Maximum an

Paarungswilligkeit klafft diese deutlich auch in Abwesenheit eines ♂. Ist bei frisch gehäuteten ♀♀ die Epigyne noch weich und mit der Bauchseite durch Exuvialflüssigkeit verklebt, hilft das ♂ mit seinen Cheliceren kräftig nach, um den Weg zum Genitalatrium frei zu machen. In der Regel vergeht aber erst einige Zeit, ehe diese Versuche Erfolg haben.

Jetzt erfolgt die auffallendste Bewegung des Männchens. Seine Pedipalpen werden zur weiblichen Bauchseite hin gewinkelt und die Dorsalseite der vordersten Palpglieder dieser aufgesetzt. Nun stemmen die Palpen das Gnathosoma des ♂ von der weiblichen Ventralseite weg, so daß es anschließend etwa ins Camerostom zurückgezogen und zum männlichen Genitalatrium hin umgebogen werden kann. Bei irregulärer Lage des kopulierenden Paares (♀ liegt auf der Seite oder dem Rücken) bewegt sich dabei stets nur das ♂ vom ♀ weg. Im Regelfall indes bekommt bei dieser Bewegung der Rücken des ♂ sehr bald Bodenkontakt und dann drückt es den Körper des ♀ nach oben. Am stärksten werden Opisthosoma und Metapodosoma des ♀ „hochgewuchtet“. Das weibliche Tier stützt sich in dieser Schräglage mit seinen Laufbeinen I auf dem Boden ab. Mit dem Hochstemmen des Weibchens ist ein Preßvorgang verbunden, der vermutlich den Ductus ejaculatorius mit den Bausteinen einer Spermatophore (Prospermiem aus Spermidukt und Sekret für die Spermatophorenhülle aus der ventralen Anhangsdrüse) füllt. Wenn das ♂ sein Gnathosoma abbiegt, hat das ♀ seine Epigyne abgeklappt. Bei dieser Bewegung des männlichen Tieres verschieben sich die Körper der Geschlechtspartner gegeneinander. Das ♀ wird rostralwärts geschoben, das ♂ ein wenig caudalwärts. Das Hochstemmen des ♀ und die anschließende Verschiebung führen dazu, daß die männlichen Laufbeine IV ihren Kontakt zum Opisthosoma des ♀ verlieren. Sie berühren den weiblichen Hinterleib entweder nur noch ganz leicht ventralseits oder sind völlig frei und dabei oft hinter dem Körper des ♀ gekreuzt. Lateral heben sich die Laufbeine III des ♂ vom weiblichen Opisthosoma ab. Die Laufbeine I des ♂ befinden sich jetzt i. d. R. zwischen den weiblichen Laufbeinen II und III. In dieser Phase, da die Cheliceren des ♂, wenn sie ausgefahren werden, an das männliche Genitalatrium heranreichen und dabei mehr oder minder auf der Höhe des weiblichen Genitalatriums sind, erfolgt die Übertragung von 1–2 Spermatophoren mit den männlichen Cheliceren in den weiblichen Genitaltrakt. Nur die Cheliceren des ♂, die ja im Bereich der Chela für die Zusatzaufgabe als Kopulationshilfsorgan umgebildet sind, nehmen die Spermatophoren vom männlichen Genitalatrium ab und bringen sie unter die Epigyne in das Genitalatrium des ♀. Während dieses Vorgangs fällt die verstärkte Exkretbewegung beim Männchen auf.

Im einzelnen spielen sich bei diesem Geschehen folgende Vorgänge ab:

Nach Abbiegen des Gnathosomas preßt das ♂ eine Spermatophore aus dem Ductus ejaculatorius in das Genitalatrium und aus diesem heraus. Mit dem *Digitus mobilis* einer Chelicere, welcher körperwärts abgespreizt ist, wird die Spermatophore aufgenommen. Sie wird hierbei in das Ohr, welches 2 Spangen des *Digitus mobilis* bilden, eingefädelt, und dann evtl. ihr prospermiemfreier Spitzenabschnitt mit Hilfe des *Digitus fixus* festgeklemmt. Ein Zapfen und ein Futteralborstenkomplex, welche nur bei den Cheliceren der männlichen Poecilochiriden auftreten, lassen sich in diese Richtung interpretieren. Der hakenförmige Zapfen sitzt an der Basis des Ohrs des *Digitus mobilis*. Die komplexe „Borste“ befindet sich caudal auf der Kaukante des *Digitus fixus* und könnte durch ihren Bau entweder direkt auf Druckreize ansprechen oder diese übertragen auf eine druckempfindliche Grube des *Digitus fixus*, in welche die umhüllte Borstenspitze eintaucht.

Erscheint die Spermatophore im Ductus ejaculatorius typisch spindelförmig, wie die-

ser Teil des männlichen Genitaltrakts selbst, sieht sie an der Chelicere hängend eher sackförmig aus. In der Chela wird sie mit einem prospermienfreien Endstück verankert. Daran schließt sich ein sackartiger Mittelteil an, dem subterminal ein kolbenförmiger Basalabschnitt ansitzt. Beide enthalten normalerweise die männlichen Keimzellen. Der „Kolben“ spiegelt die Form des ektodermalen Genitalatriums der *Poecilochirus*-♂♂ wider. Die distal allseitige und bis auf den dorso-medianen Bereich relativ massive Cuticularauskleidung des Atriums läuft caudal in ein Paar dorso-lateraler Cuticularspangen aus. Diese dienen als Ansatzstelle für je einen Retraktormuskel. Kontraktion der Retraktoren führt zum Herauspressen der Spermatophore aus dem Vorhof; der Ductus ejaculatorius wird gleichzeitig zentral erweitert und frontal verengt.

Durch Einziehen der Chelicere bringt das ♂ die Spermatophore völlig aus dem Genitalatrium heraus und zieht sie über den Vorderrand seines Hypostoms hinweg. Jetzt befindet sich der Sack mit den Prospermien in etwa ventral von der Epigyne. Das männliche Gnathosoma wird bei dieser Bewegung der Cheliceren noch etwas weiter eingezogen und ein wenig rostral-dorsalwärts bewegt. Im Anschluß daran wird durch Vorstrecken der Chelicere die Spermatophore in das weibliche Genitalatrium gebracht. Nun folgt die Stopfbewegung des ♂. Es stopft seine Chelicere mit anhängender Spermatophore möglichst tief in das weibliche Atrium genitale gegen die sklerotisierte Rückwand desselben. Diese Bewegung wird mehrfach wiederholt. Dabei reißt die Spermatophore auf, die Prospermien werden im Genitalatrium frei und zum Gonoporus hin und dann in die Vagina gedrückt.

Bereits bei den ersten stopfenden Bewegungen rutscht das ♂ wieder etwas nach vorne, bzw. wird das ♀ meist wieder etwas caudalwärts geschoben. Der Hinterleib des ♀ senkt sich, so daß die Laufbeine IV des ♂ das weibliche Opisthosoma wieder und im Laufe des Stopfens immer fester umfassen. Die Cheliceren des ♂ bewegen sich dabei jetzt von vorne schräg aufwärts nach hinten. Hierbei sieht man das männliche Opisthosoma sich im Gegentakt zu den Stopfbewegungen rhythmisch heben und senken. Der weibliche Körper vibriert in dieser Phase. Die Pedipalpen des ♂ sind jetzt wieder mit der Ventralseite der Palptarsi dem ♀ beiderseits der Gnathosomabasis leicht aufgesetzt. Als nächstes erfolgt zum Abschluß des Kopulationsvorgangs eine Putzphase, in der das ♂ seine Chelicere von der entleerten Spermatophorenhülle befreit. Dann ruht es sich eine Zeitlang aus. Die Ruhepause kann beginnen während es noch an der Bauchseite des ♀ verharret, obwohl dieses u. U. bereits umherläuft. Die eigentliche Kopulation dauert etwa höchstens $\frac{1}{2}$ Minute, alles in allem kann aber ein ♂ mehr als 20 Minuten an der Bauchseite des ♀ verharren, i. d. R. bleibt es ungefähr 5 Minuten dort.

Bei einem zusammenhängenden Kopulationsvorgang kann 1 Spermatophore in das ektodermale Genitalatrium des ♀ entleert werden (s. o.). Bei ♀♀, die nach der Kopula getötet werden, findet man dann nur einen Prospermienballen im Genitaltrakt. Oder aber es werden beide Cheliceren des ♂ eingesetzt, und der Inhalt von 2 Spermatophoren in das weibliche Genitalsystem gebracht. Tötet man das kopulierende Paar während einer solchen Kopula, findet sich u. U. der Inhalt der ersten Spermatophore bereits im Genitalatrium des ♀, während die zweite Chelicere des ♂ die zweite Spermatophore gerade über das Hypostom hinwegzieht. In einem solchen Fall arbeiten beide Cheliceren des männlichen Tieres also mit kurzer Zeitversetzung gegeneinander nach der oben beschriebenen Weise. Falls man das kopulierende Paar nun bei dem hier etwas länger dauernden Stopfvorgang abtötet, findet man günstigenfalls den Inhalt der 1. Spermatophore

im Uterusvorhof, den der 2. Spermatophore im weiblichen Genitalvorhof (Genitalatrium = „Vagina“ bei NEUMANN 1941 und BELOZEROV 1957).

Der Ductus ejaculatorius des ♂ ist jetzt von ProspERMien geleert, was nach Übertrag nur einer Spermatophore oft nicht völlig der Fall ist, und die Anhangsdrüse ist mit Ausnahme des hintersten Abschnitts von Sekret befreit.

Die ProspERMien gelangen zunächst alle in den Uterusvorhof. Hier sind diese spindelförmigen Zellen, deren Kerne die gleiche Form besitzen, gut auszumachen. Auf histologischen Schnitten von ♀♀, die bald im Anschluß an die Kopula fixiert wurden, liegen sie noch in diesem Teil des weiblichen Genitaltrakts. Ihre typische Spindelform erlangen die übertragenen männlichen Keimzellen durch den Vorgang der Spermiocyto-genese im Hoden.

Im Uterus und im nutritiven Teil des Ovars gelang es mir bisher zwar nicht auf Parafinschnitten ProspERMien bzw. Spermien zu entdecken, trotzdem müssen die männlichen Keimzellen vom Uterusvorhof aus durch diese beiden anschließenden Abschnitte des weiblichen Genitalsystems wandern. Denn einige Stunden nach der Paarung finden sich zahlreiche ihrer spindelförmigen Kerne im „Anfangsteil“ des Genitaltrakts des ♀, im germinativen Teil des Ovars. Letzterer umhüllt dorsal, lateral und soweit möglich ventral den etwa kugelförmigen nutritiven Kernteil.

Die weiblichen Keimzellen wandern in dieser germinativen Hüllschicht caudalwärts, wobei sie heranwachsen, um dann an der Hinterwand des nutritiven Komplexes nacheinander in diesen einzudringen. Die kleinsten am Anfang der Oogenese stehenden weiblichen Keimzellen liegen am Frontalrand der germinativen Zone, die frontalwärts den nutritiven Kern nicht völlig umschließt. In dieser Region tauchen auch die Spermienkerne auf, die sich durch ihre Form von den kugeligen Kernen der weiblichen Keimzellen unterscheiden. Man findet sie hier auch noch, wenn die Eiablage bereits im Gange ist. Ein ventralwärts des Uterus liegendes dünnwandiges Receptaculum seminis oder freie Spermien in dieser Region konnte ich im Gegensatz zu BELOZEROV nicht finden. Das Auftreten der Spermien im germinativen Außenteil des Ovars halte ich nicht für ein Präparationsartefakt, denn die spindelförmigen Kerne erscheinen bei einige Stunden nach der Kopula fixierten ♀♀ regelmäßig hier.

III. 2. Paarungsfähigkeit und Paarungsbereitschaft

Ganz frischgehäutete ♀♀ sind weder zur Paarung fähig noch bereit, da ihr Chitin erst erhärten muß, und die Epigyne bis dahin nicht abgeklappt werden kann. Sie zeigen ihre mangelnde Paarungsbereitschaft dadurch an, daß sie sich flach an den Boden drücken, wenn ein ♂ versucht, an ihre Bauchseite zu gelangen. Normalerweise wartet das ♂ während der Verharrphase des ♀ nach der Häutung auf dessen Rücken, bis ihm Zugang zur Ventralseite gewährt wird. Schafft es das ♂ indes schon vorher dorthin zu kommen, bleibt der erste Kopulationsversuch erfolglos. Die Epigyne vermag nicht weggeklappt zu werden, auch wenn das ♂ mit seinen Cheliceren daran zerrt. Bauchseits sitzend wird letzteres dann einige Zeit von dem ♀ umhergetragen, ehe durch mehrere (meist 3) Kopulationen innerhalb von 15 bis 25 Minuten mit demselben ♂ eine erfolgreiche Begattung sichergestellt wird.

Die größte Paarungsbereitschaft zeigen ♀♀ im Alter von einigen Stunden (2–3 Stunden) bis zu 1–1½ Tagen. Sie verharren beim Kontakt mit einem ♂ und lassen es bereit-

willig auf die Ventralseite. Bei den wenige Stunden alten ♀♀ klafft die Epigyne ohnehin weg, die 1–1½ Tage alten ♀♀ kippen sie sofort ab, wenn das ♂ auf ihre Bauchseite drängt. Einige Stunden alte ♀♀ und ältere lassen sich i. d. R. nur einmal begatten. Ist durch die erfolgreiche Kopula beim ♀ wie ♂ der Sexualtrieb befriedigt, gelingt es dem ♀ jetzt relativ leicht das ♂ abzuschütteln. Während bei letzterem die Erschöpfung des Geschlechtstriebes nach erfolgreicher Kopula vorübergehend ist, kommt es beim ♀ zu einem endgültigen Abbau des Triebes. Mit zunehmender Eireifung bis zur Ablage der befruchteten Eier wird endogen der Sexualtrieb reduziert und abgelöst vom Ablagetrieb (und Brutfürsorgetrieb bei *P. carabi*), welcher das weitere Fortpflanzungsverhalten des ♀ bestimmt.

In der Zeit nach der ersten erfolgreichen Kopula und vor der Ablage des ersten Eies, werden die ♀♀ zunehmend paarungsunwilliger. Sie wehren zudringliche ♂♂ immer heftiger ab, und zunehmend seltener gelingt es diesen bei einem solchen ♀ nochmals zur Kopulation zu kommen. Das Verhalten der ♀♀ ist insofern sinnvoll, als die heranreifenden befruchteten Eier in Richtung Genitalatrium transportiert werden, während nochmals übertragene Prospermien einen entgegengesetzten Weg nehmen müßten. Eventuell könnte auch ein Umschalten in der Tätigkeit von Drüsengewebe von „Aktivierung der Prospermien“ auf „Eireifung“ eine Rolle spielen.

Erwartungsgemäß findet man bei ♀♀, die bereits mitten in der Eiablage sind, keinerlei Paarungsbereitschaft mehr. Sie weichen ♂♂ möglichst aus, schütteln sie ab, wenn diese versuchen aufzusteigen. Wollen sich die ♂♂ auf die Bauchseite solcher ♀♀ drängen, pressen sich diese so fest und dicht an den Boden, daß die ♂♂ ohne Erfolg bleiben. Das Verhalten der ♀♀ zeigt ihnen, daß ihre Aufgabe hier schon erledigt worden ist. Beeinflußt wird der Verhaltenswechsel des ♀ vom Sexual- hin zum Ablageverhalten nicht nur durch die Kopula und die sich daraus ergebenden Vorgänge auf zellulärer Ebene (Besamung, Befruchtung, Zygotenreifung). Auch eine von der Begattung unabhängige Gonadentätigkeit des ♀ wirkt sich aus. Unterbleibt eine Befruchtung der weiblichen Keimzellen, so entwickeln sich diese dennoch weiter bis zur Ablagereife (Größenzunahme, Schalenbildung). Es ist wohl anzunehmen, daß dieser Prozeß in ursächlichem Zusammenhang steht mit der abnehmenden Paarungswilligkeit bei fortschreitendem Alter der jungfräulichen ♀♀. Unbegattete Weibchen werden ebenfalls mit der Zeit immer weniger paarungsbereit, sie fliehen zunehmend vor ♂♂, versuchen sie abzuschütteln und bemühen sich, keines auf ihre Bauchseite zu lassen. Der Höhepunkt dieser Entwicklung ist erreicht, wenn das unbegattete ♀ bereits mit der Ablage von unbefruchteten Eiern beschäftigt ist.

Eine Kopulation zwischen einem älteren (etwa ab 6. Tag) unbegatteten ♀ und einem jungen ♂ bleibt meist erfolglos. Hätte man ein nur halb so altes ♀ (3 Tage) begatten lassen, wäre die Kopula erfolgreich gewesen. In einem Versuch hielt ich ein ♀ allein in einem Zuchtgefäß bei 21–22°C und gesättigter Luftfeuchtigkeit. Nach zwei Tagen legte es das erste unbefruchtete Ei ab. Nun wurde ein etwa gleichaltriges ♂ hinzugegeben. Das ♀ wehrte sich so heftig gegen die Kopulationsversuche des ♂, daß diese zunächst erfolglos blieben. Dann allerdings gelang dem ♂ doch noch eine Kopula. Die nächsten beiden abgelegten Eier waren noch unbefruchtet. Nach einem Zeitintervall von 0,75–0,8 Tagen legte das Weibchen dann 8 normale, befruchtete Eier ab, aus denen Larven schlüpften. Das ♀ lebte insgesamt 7½ Tage, davon dienten ungefähr 4 Tage der Eiablage (Ablageperiode für unbefruchtete Eier: 1,25 Tage, Ablageperiode für befruchtete Eier: 2,5 Tage).

Die Beobachtungen NEUMANN's, daß Altersunterschiede zwischen den Geschlechtspartnern eine erfolgreiche Kopulation verhindern, kann ich nicht bestätigen. ♀♀ sind in der Lage, bis zu einem Alter von 4–5 Tagen erfolgreich zu kopulieren, und ♂♂ können bis 1–2 Tage vor ihrem Tod erfolgreich begatten, sofern ihr Keimzellenvorrat nicht aufgebraucht ist.

Tabelle I:

| Weibchen | x Männchen | Erfolg der Kopula |
|------------------|------------------|-------------------|
| (2–3 Tage alt) | x (6 Tage alt) | + |
| (1 Tag alt) | x (4 Tage alt) | + |
| (3 Std. alt) | x (9 Tage alt) | + |
| (frischgehäutet) | x (2–5 Tage alt) | + |

Die Lebenszeit der ♂♂ beträgt bei normalem Lebensablauf (Rivalenkämpfe, Kopulationen) 6–9 Tage (Temperatur: 25°C) bzw. bis 12 Tage (Temperatur: 20°C) bzw. 16–17 Tage (Temperatur: 14°C). BELOZEROV gibt eine durchschnittliche Lebensdauer von 10 Tagen an, ohne aber näheres über die Haltungsbedingungen mitzuteilen. Dabei nimmt das ♂ während seines gesamten Lebens Nahrung auf.

Der Vorrat an Keimzellen reicht einem ♂ normalerweise fast bis ans Lebensende. Nur wenn sehr wenige Männchen in einer Population sind, kann eine erhöhte Anzahl von Kopulationen pro ♂ den Vorrat frühzeitig erschöpfen. So kopuliert ein ♂, das bei T = 20°C 12 Tage lebt, am 11. Lebenstag. Die Eier des ♀ bleiben aber unbefruchtet, da der Vorrat des ♂ an Keimzellen erschöpft, und die übertragene Spermatophore ohne Pro-spermien war. Ein anderes ♂ wird bei T = 14°C 17 Tage alt. Durch eine wesentlich höhere Zahl an Paarungen erschöpft sich sein Keimzellenvorrat schon nach 9 Tagen, so daß nach einer korrekten Kopula an diesem Tage das betroffene ♀ nur ein befruchtetes Ei (das erste) ablegt. Man könnte in beiden Fällen sagen, daß bei unbeeinträchtigter Potenz die Zeugungsfähigkeit verlorengegangen ist.

Intraspezifische Kontakte, die das Normalleben eines ♂ kennzeichnen (Rivalenkämpfe, Kontakt mit [D-♀]² und Paarungen) sind von entscheidender Bedeutung für dessen Lebensdauer. Hält man es einzeln, so lebt es bei gleicher Temperatur, Luftfeuchtigkeit und gleichen Ernährungsbedingungen wesentlich länger als in einer normalen Poecilochiruspopulation. Man erspart ihm durch die Einzelhaltung die Auseinandersetzungen mit anderen ♂♂, das Verfolgen der häutungsreifen (D-♀)² sowie den Substanz- und Energieaufwand der Kopulationen. Unter diesen Voraussetzungen beträgt die Lebensdauer bei T = 25°C ungefähr 14 Tage, bei T = 20°C etwa 24 Tage.

Bei recht alten ♂♂, die einen normalen Lebensablauf hinter sich haben und kurz vor dem Tod stehen, lassen sich typische Seneszenzsymptome beobachten. Neben allgemeinen Alterserscheinungen (mangelnde Bewegungsfreudigkeit und -fähigkeit, Verhärtung der Exkrete in den Malpighischen Schläuchen, nachlassende Sinnesleistung) gibt es auch solche, die allein für ♂♂ charakteristisch sind:

1. Weniger Paarungen und Rivalenkämpfe; beides erklärt sich z. T. aus der allgemeinen physiologischen Degeneration (s. o.) wie auch durch ein Nachlassen von Sexual- und Aggressionstrieb.

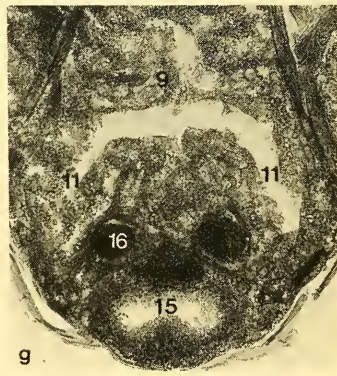
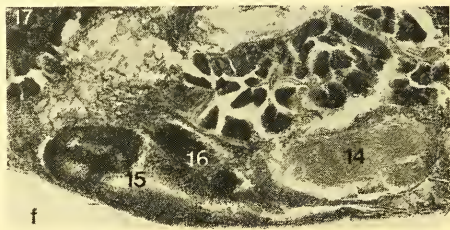
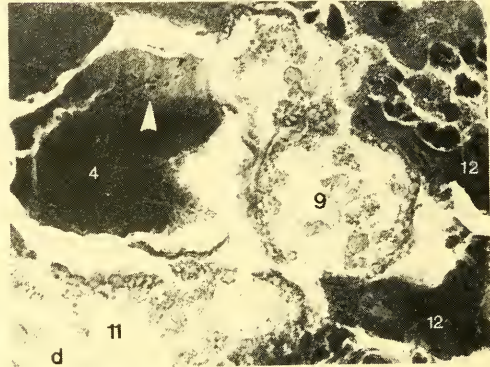
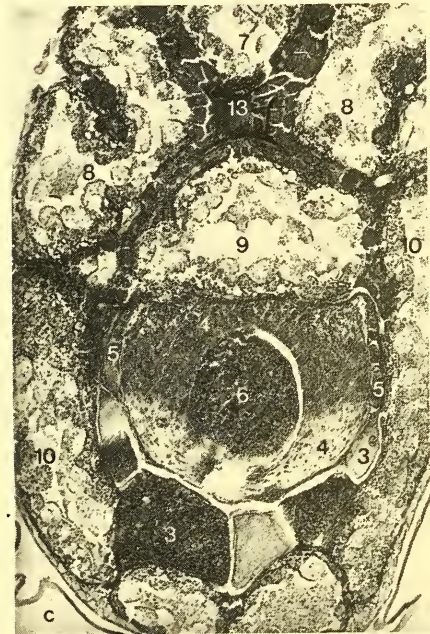
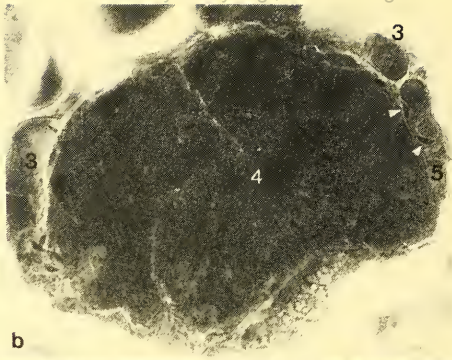


Abb. 1: Fortpflanzung und Genitaltrakt. a-d: ♀-*P. carabi* (a = sagittal; b-d = horizontal). e-f: ♂-*P. carabi* (e = latero-sagittal; f = medio-sagittal; g = quer). 1 = Uterusvorhof (mit Prosperminen). 2 = Uterus. 3 = weibliche Keimzelle. 4 = nutritiver (Zentral-)Teil des Ovars. 5 = germinativer (Mantel-)Teil des Ovars. 6 = Ei im Innern des Nährkomplexes. 7 = zentrales vorderes Darmcaecum. 8 = laterodorsales vorderes Darmcaecum. 9 = Magen. 10 = laterodorsales hinteres Darmcaecum. 11 = lateroventrales hinteres Darmcaecum. 12 = paarige Anhangsdrüse des weiblichen Genitaltrakts. 13 = Endosternit. 14 = ZNS. 15 = unpaare Anhangsdrüse des männlichen Genitaltrakts. 16 = Spermidukt (paarig). 17 = Hoden. 18 = Malpighisches Gefäß.

2. Der Vorrat an Keimzellen erschöpft sich. Zunächst werden Spermatophoren mit wenigen, später gar keinen Prosperminen gebildet. Wenn zuletzt auch noch die Anhangsdrüse atrophiert, entstehen keinerlei Spermatophoren mehr.

♂♂ von *P. carabi* oder *P. austroasiaticus* können mit ihrem Fortpflanzungsverhalten herangezogen werden, um ein klassisches Grundprinzip der Ethologie in bezug auf die Erbkoordination aufzuzeigen.

Die vergleichende Verhaltensforschung zeigt u. a. folgendes:

Unterbleibt die Befriedigung eines Triebes über längere Zeit hinweg, besitzt das Tier keine Möglichkeit zur Endhandlung (consummatory act), dann erhöht sich die Bereitschaft diese Verhaltensweise auszuüben. Es kommt zu einer erhöhten motorischen Unruhe der Tiere, sie beginnen nach auslösenden Reizen zu suchen (Appetenzverhalten). Stark sexuell motivierte männliche Tiere können z. B. Ersatzobjekte in Anspruch nehmen, wenn adäquate Objekte fehlen. Kennzeichnend für das Appetenzverhalten ist eine auffällige Erniedrigung der Reizschwelle für die spezifischen auslösenden Signale, während gleichzeitig die Reizschwellen für andere Verhaltensweisen sich erhöhen.

Bei den ♂♂ von *Poecilochirus* sind im allgemeinen Paarungsbereitschaft (→♀) und Angriffsbereitschaft (→♂) gleichzeitig gegenwärtig, und die jeweilig auftretenden Auslöser entscheiden, welche zum Tragen kommt. Sorgt man aber bei den ♂♂ für einen übersteigerten Sexualtrieb, so wird dafür der Aggressionstrieb mehr oder minder unterdrückt.

Hält man ♂♂ einzeln oder in Gruppen isoliert von ♀♀, so kommt es zu einem übersteigerten Sexualtrieb, der seine Folgen hat, wenn man solche ♂♂ zu einer Gruppe von Artgenossen gibt, die sich aus Protonymphen, Deutonymphen und Weibchen zusammensetzt:

1. Die ♂♂ versuchen beliebige Ersatzobjekte, wie (D-♂)², andere ♂♂ oder Protonymphen, zu begatten.
2. Trifft ein einzelnes solches ♂ auf ein ♀, so ähnelt die Paarung geradezu einer „Vergewaltigung“.
3. Treffen mehrere solcher ♂♂ gleichzeitig auf ein ♀, versuchen sie alle zur selben Zeit eine Kopula. Trotz engen Kontakts untereinander scheren sie sich nicht umeinander, es kommt zu keinen Kämpfen.
4. Begegnet eine D-♀ mehreren solchen ♂♂, so hängen sich diese alle (bis 3) an die Deutonymph an, ohne Anstalten zum üblichen Rivalenkampf zu machen.
5. Bei einer Paarbildung zwischen einer D-♀ und einem einzigen solchen ♂ kann sich die Übersteigerung des Geschlechtstriebes recht nachteilig auf die Häutung der Deutonymph auswirken. Die ständigen Paarungsversuche des ♂ zögern die Häutung

hinaus. Ist es dann aber doch soweit, vermag die Häutung oft nicht regulär zu Ende geführt zu werden, weil das ♂ das ♀ immer wieder zu begatten trachtet, obwohl letzteres noch zu weit in der Deutonymphenexuvie steckt. Das Weibchen wird dabei umhergerollt und letztlich so in der Exuvie eingeklemmt, daß es sich nicht mehr zu befreien vermag.

Hält man eine Gruppe von ♂♂ zusammen, so läßt sich beobachten, daß der anfangs normale Kampftrieb durch ständige Triebbefriedigung und durch eine endogene Repression zugunsten eines übersteigerten Sexualtriebs mit der Zeit völlig abgebaut wird, während die Paarungsbereitschaft der ♂♂ so stark wird, daß sie sich gegenseitig als Ersatzobjekt dienen. Die ♂♂ mit dem stärksten Sexualtrieb beginnen damit andere ♂♂ zu besteigen, als hätten sie ♀♀ vor sich. Während das anfangs noch zu Kämpfen führt, wird es im Laufe der Zeit von den „Ersatzweibchen“ geduldet. Das aufgestiegene ♂ läßt sich umhertragen, versucht an die Ventralseite seines „Untermannes“ zu gelangen und wird, wenn es die Größenverhältnisse der beiden Tiere zulassen, dort sitzend herumgeschleppt. Beim nächsten Mal kann das ♂, welches eben noch als „♀-Ersatz“ diente, selbst als „Besteiger“ eines Geschlechtsgenossen auftreten.

In einer natürlichen Population kann Vergleichbares (in abgeschwächter Form und selten) allein dann beobachtet werden, wenn

1. durch Zufall nur wenige $(D-♀)^2$ und sehr viele $(D-♂)^2$ Populationsgründer sind,
2. die Deutonymphen, von denen die Population ausgeht, durch Zufall recht unterschiedlich weit entwickelt sind, und daher u. U. die ersten ♂♂ übermäßig lange auf die ersten ♀♀ warten müssen, oder
3. wenn beim Übergang von einer Generation zur nächstfolgenden eine Phase auftritt, in der ♂♂ längere Zeit lediglich auf begattete ♀♀ treffen, nicht aber auf paarungsfähige Partner.

III. 3. Eiablage und Eihüllen

III. 3.1 Eireifung und Lebensdauer der Weibchen

Nach der erfolgreichen Kopula dauert es bei *P. carabi* in Abhängigkeit vom Reifezustand der unbefruchteten weiblichen Keimzellen und der Temperatur etwa 3–9½ Stunden, ehe das erste Ei abgelegt wird. *P. austroasiaticus* benötigt für die Ablagereife des ersten Eies im Anschluß an die geglückte Paarung bei 13–14°C 1 bis 2 Tage, bei 21°–22°C ungefähr 11 Stunden. Etwa 1–2 Tage vor ihrem Tod stellen die ♀♀ die Eiablage ein. Die Lebensdauer beträgt für ablegende ♀♀ von *P. carabi* bei 18°–20°C 6–10 Tage, bei 25°–26°C 4–8 Tage, für ablegende ♀♀ von *P. austroasiaticus* bei 21°–22°C 4½–5½ Tage. Diese Werte gelten, wenn gleichzeitig die Luftfeuchtigkeit ausreichend hoch sowie das Nahrungsangebot quantitativ und qualitativ zufriedenstellend ist. Denn zwischen den einzelnen Ablagevorgängen nehmen die ♀♀, wenn möglich, intensiv Nahrung auf. Bleibt ein Tier von Anfang an ohne Nahrungszufuhr, so legt es nur ein einziges Ei. Mit der Temperatur erhöht sich selbstverständlich die Ablagerate. Insgesamt produziert ein ♀ – *P. carabi* um die 100 Eier.

♀♀ der Art *P. austroasiaticus* setzen ihre einzelnen Eier in etwa gleichen Intervallen ab. Das paßt zu dem Bild, welches der Genitaltrakt solcher ♀♀ bietet. Man findet dort

vor der Ablage stets ein Ei im Uterus und eines völlig innerhalb des nutritiven Komplexes des Ovars. Weitere weibliche Keimzellen liegen alle außerhalb desselben.

Anders sind die Verhältnisse dagegen bei *P. carabi*. Auch hier legt ein ♀ seine Eier zwar einzeln nacheinander ab, aber auf größere Zeiträume betrachtet, erfolgt dies dennoch schubweise. Auf dem Höhepunkt der Legetätigkeit werden etwa 4–5 Eier maximal im Verlauf von ungefähr 1½ Stunden in regelmäßigen Abständen abgesetzt, dies geschieht auch, wenn zwischen den einzelnen Ablagen nicht gefressen werden kann. Dann allerdings verlängern sich die Zeitintervalle dazwischen. Nun tritt eine längere Zeit des Fressens ein, ehe wieder ein Ablageschub zu beobachten ist. Im Genitaltrakt der ablegenden ♀♀ zeigt sich dazu folgendes Bild:

Entweder befindet sich 1 Ei im Uterus, 1 völlig innerhalb des nutritiven Ovarteils und 2 weitere stecken unterschiedlich weit teilweise darin, oder 1 Ei liegt im Uterus, und das nutritive Gewebe umschließt 2 Eier völlig, wobei eines zentral, das andere latero-caudal sitzt.

Obwohl es weder bei *P. austroasiaticus* noch bei *P. carabi* Parthenogenese gibt, kommt es zu einer Ablage unbefruchteter Eier. Diese sind deutlich kleiner als befruchtete und schrumpfen verhältnismäßig schnell. Zwei Tage nach der Häutung etwa legen unbegattete ♀♀ das erste Ei ab. Im Laufe von rund 12 weiteren Lebenstagen werden es bei *P. austroasiaticus* insgesamt ungefähr 20 Stück.

Jungfräuliche ♀♀ leben merkbar länger als begattete und bleiben zeitlebens im opisthosomalen Bereich schlanker. Ihre Lebensdauer beträgt bei *P. carabi* bei T = 25°–26°C 11 Tage, bei *P. austroasiaticus* bei T = 21°–22°C 14 Tage bzw. bei T = 14°C 18 Tage.

III. 3.2 Das Ablageverhalten von *P. carabi*

III. 3.2.1 Der Ablagevorgang

Um die Handlungsabläufe in ihren Einzelheiten beobachten zu können, werden die ♀♀ in Gefäßen gehalten, deren Substrat zwar Spalten aufweist und z. T. fein-krümelig ist, den Tieren aber ein Verbergen nicht gestattet.

Vor der eigentlichen Ablage ist eine Vorphase vorgeschaltet. Während dieser werden legereife Weibchen zunehmend ungeselliger und suchen unruhig einen passenden Platz für ihr Ei. Sorgfältig prüfen sie dazu das verfügbare Areal. Treffen hierbei an großen Spalten mehrere ♀♀ gleichzeitig aufeinander, entstehen häufig Rangeleien zwischen den Tieren. Zur Substratprüfung werden Pedipalpen und Laufbeine I eingesetzt. Außer dieser „Ortsbesichtigung“ kennzeichnet die Vorphase noch folgendes:

L I und L' I helfen den Körper abzustützen, und gelegentlich stemmt sich das ♀ auf diesem Beinpaar fast senkrecht empor. Durch Kontraktion der Dorsoventralmuskeln kommt es am Opisthosomaende zu rhythmischen Eindellungen. Der Analkegel wird hervorgepreßt und wieder eingezogen, und die distalen Glieder der Palpen oszillieren zeitweise recht auffällig. Besonders charakteristisch aber sind rhythmische Preßbewegungen, die von Verlagerungen der inneren Organe im Bereich des Uterus begleitet werden, wobei die Exkrete heftig pulsieren. Beim Preßvorgang stemmt sich das Tier mit den Laufbeinen II hoch, drückt Analkegel und Bauchseite heraus, wobei häufig die Epigyne wegklappt. Abwechselnd damit steckt das Tier das Gnathosoma vor, knickt es ab und zieht es wieder ein. Synchron damit werden die Cheliceren aus- und eingefahren, deren Digitus mobilis abgespreizt ist und u. U. vibriert. All diese Bewegungen werden mehrmals wiederholt und immer wieder von Putzhandlungen unterbrochen.

Zur Ablage des Eies muß dieses den Vaginalsphincter überwinden. Das geschieht mit Hilfe der Dilatormuskeln der Vagina, die antagonistisch zu deren Ringmuskulatur arbeiten. So anstrengend die Preßbewegungen der Vorphase auch sein mögen, sie haben bestensfalls vorbereitenden Charakter, denn der Sphincter der Vagina wird erst beim endgültigen Ablagepressen passiert, das Ei gleitet dann durch den Gonoporus ins Genitalatrium und aus diesem heraus. Dafür spricht, daß beim Vorphasepressen auch bei abgeklappter Epigyne nie das Ei erscheint, obwohl das ♀ alle Kraft in seine Bewegungen legt. Das dorsale Dach des Genitalvorhofs ist zentral stark sklerotisiert. Ein dorsoventrales Muskelbündel verbindet diese mehr oder minder ovale Skleritscheibe mit dem Endosterit. Wenn das Ei von der Vagina aus durch die Genitalspalte ins Atrium rutscht, ziehen diese Muskeln die Scheibe und die angrenzenden Wandteile dorsalwärts. Erschlaffen sie dann, drückt das Skleritoval von oben auf das Ei und dieses aus dem Genitalvorraum.

Die Unabhängigkeit der rhythmischen Preßbewegungen zeigt sich auch darin, daß sie verstärkt bei alten ♀♀ vorkommen, welche keine Eier mehr ablegen. Häufig charakterisieren sie gerade den Toteskampf dieser Tiere, die dann oft schon hilflos auf dem Rücken liegen. Außerdem folgt auf sie nie die typische Gnathosomabewegung der Ablage.

Zwischen ihnen und dem definitiven Herauspressen des Eies liegt eine kurzdauernde Unruhephase, eine Suchphase nach dem endgültigen Ablageort. Hierzu werden bevorzugt bereits vorhandene Löcher und Spalten gewählt. Sind diese zu klein, verbesserungsbedürftig oder fehlen sie gar, tritt das Brutfürsorgeverhalten der ♀♀ von *P. carabi* zum erstenmal ganz deutlich zu Tage. Durch Grabtätigkeit schaffen diese, wenn es der Boden zuläßt, Vertiefungen oder passen sie ihren Bedürfnissen an. Cheliceren, Pedipalpen, Laufbeine I und II teilen sich diese Arbeit. Dabei liegt die Hauptlast bei den Cheliceren und den Laufbeinen II. Erstere reißen Substratteilchen los, letztere scharren mit ihren Ambulacra alles lockere Material zur Seite. Laufbeine I und Pedipalpen kontrollieren ständig die Spalte. Dazu werden sie in diese gesteckt und schleudern mit ihren schnellen ruckartigen Seitwärtsbewegungen ebenfalls Bodenpartikel weg und aus den Löchern heraus.

Das sog. Vorscharren erweist sich aber nicht in allen Fällen als gleich stark ausgeprägt. Manche ♀♀ sind sehr sorgfältig und ausdauernd bei dieser Tätigkeit, andere wesentlich weniger (Alter?), v. a. wenn der Untergrund so glatt und hart ist, daß ihre diesbezüglichen Bemühungen nutzlos wären. Auf festen glatten Unterlagen fallen die Scharrbewegungen daher u. U. auch völlig weg.

Jetzt erst drückt das ♀ mit einem einzigen letzten Preßvorgang das Ei aus seinem Genitaltrakt heraus. Taucht dieses am Eingang des Genitalatriums auf, biegt das Tier sein Gnathosoma hin zur Epigyne, die Palpen nehmen das Ei auf und bringen es in die bereitstehende Spalte.

Wenn bei weggeklapptem Epigynium das Ei nach vorne unten herauszurutschen beginnt, krümmt das ♀ sein Gnathosoma nach hinten unter den vorne hochgestemmen Körper. Die Pedipalpen divergieren zu ihren Tarsi hin. Jeweils Palptarsus und -tibia (seltener auch noch Palpgenu) erfassen das Ei ein wenig hinter dem vorderen Pol, wobei die Extremität die ganze Zeit zwischen Trochanter und Femur, Femur und Genu sowie mehr oder weniger zwischen Genu und Tibia gewinkelt ist. Cheliceren bleiben eingezogen und zunächst unbeteiligt. Lediglich beim Umbiegen des Gnathosomas sieht man ihre Digniti. Der bewegliche Chelaabschnitt vibriert bis die Pedipalpen das Ei nach vorne bringen. Die Laufbeine II bis IV werden vom Körper abgespreizt, tragen ihn, haben aber mit der Eiab-

lage sonst nichts zu tun. Auch die Laufbeine I sind direkt nicht beteiligt (Amputation von LI/L'I hat keinen Einfluß auf den Ablagevorgang). In der Regel wird das Ei gepackt bevor sein hinterer Pol den Epigynenspalt verlassen hat.

Nach einer Pause bis zu 8 Sekunden, in der das ♀ mit umgebogenen Gnathosoma verharrt, während der hintere Eipol noch ins Atrium reicht, streckt es den vorderen Körperabschnitt wieder nach vorne. Dieses Ruheintervall kann auch fehlen, das Ei mehr oder minder herausfallen, von den Pedipalpen aufgefangen und sogleich nach vorn gebracht werden (Abb. 2. b'/c').

Während dieses Vorbringens fährt das ♀ die Cheliceren soweit aus, wie es die Streckung der Palpen erfordert. Im Augenblick des Übergangs des Eies von der Ventral- zur Rostralseite, zieht es sie nochmals kurzfristig zurück, damit sie nicht „im Wege stehen“. Dann aber streckt es sie mit weit klaffenden Chelae vor, und beide packen gleichzeitig das Ei. Gemeinsam setzen Pedipalpen und Cheliceren dieses dann in die Ablagespalte. Anschließend rücken sie es noch unterschiedlich stark zurecht, wobei die Digiti die äußere Eihülle im Bereich des Eipols zu kleinen Höckern oder längeren Schwänzen ausziehen.

Bezogen auf die Bewegungsbahn des Eies gibt es 3 wichtige Endstellungen in Spalten. Die Eiachse P_a-P_r (s. u.) kann verglichen mit ihrer Orientierung beim Verlassen des Genitalatriums jetzt in etwa einen rechten, einen spitzen oder einen stumpfen Winkel einnehmen. Am häufigsten beobachtet man Drehungen um 90° oder weniger, 120° sind kaum seltener, größere Winkel indes kommen äußerst selten vor. Verantwortlich dafür sind erstens die spezifische Art und Weise, in der das Ei erfaßt und bewegt wird und zweitens die Vorliebe der ♀♀, direkt am Spaltenrand oder noch lieber etwas über der Spaltenöffnung zu sitzen. Im ganzen dauert der eigentliche Ablagevorgang ungefähr 5–15 Sekunden, je nachdem, ob und wie lange eine Pause nach Erfassen des Eies auftritt. Nun sorgt der Brutfürsorgetrieb dafür, daß ein abgelegtes Ei mit Substratpartikeln bedeckt und so verborgen wird. Das sog. Zuscharren fällt nie aus und erfolgt wesentlich effektiver als das Vorscharren. Allein die Laufbeine II sind damit befaßt. Ihre Ambulacra häufen lockeres Material über die Regionen des Eies, welche aus der Bodenvertiefung heraus schauen. Die Pedipalpen und seltener eines der Laufbeine I überprüfen ständig den Arbeitserfolg. Daneben achten LI/L'I auf mögliche Gefahren aus der Umgebung (→ andere ♀♀) und suchen den Boden nach losen Substratteilchen ab. 20 bis 30, manchmal aber gar 90 Sekunden währt diese Versteckhandlung, dann wird das Ei endgültig verlassen. Die Zuscharrbewegungen treten auf unabhängig davon, ob das hierfür notwendige lockere Substrat vorhanden ist oder nicht. Im letzteren Fall läuft die Erbkoordination ohne Rücksicht auf die fehlende Effektivität ab. Auch eine Amputation der distalen Glieder der Laufbeine II verhindert ihren Ablauf nicht, dann bewegen sich eben die LII-stummel wirkungslos oberhalb des Bodens hin und her. Solange das Zuscharren andauert, sorgt der Fürsorgetrieb für die Nachkommenschaft auch dafür, daß andere ♀♀ (und ebenso die übrigen Stadien) abgedrängt werden. Lichtreize und Erschütterungen lösen zu dieser Zeit keine Fluchtreaktion des ♀ aus. Stört man es indes sehr massiv (heftige Berührung), obsiegt oft kurzzeitig der Fluchttrieb, er unterdrückt das Brutfürsorgeverhalten. Das ♀ läuft nur eine kleine Strecke weg und kehrt im Anschluß daran nochmals zu seinem Ei zurück, um für kurze Zeit das Zuscharren und das Abwehren von Geschlechtsgenossen fortzusetzen. Häufig aber verhindert eine solche Störung auch weitere Fürsorgehandlungen.

Wie wichtig die Brutfürsorge ist, welche mit der Suche eines Ablageplatzes beginnt und

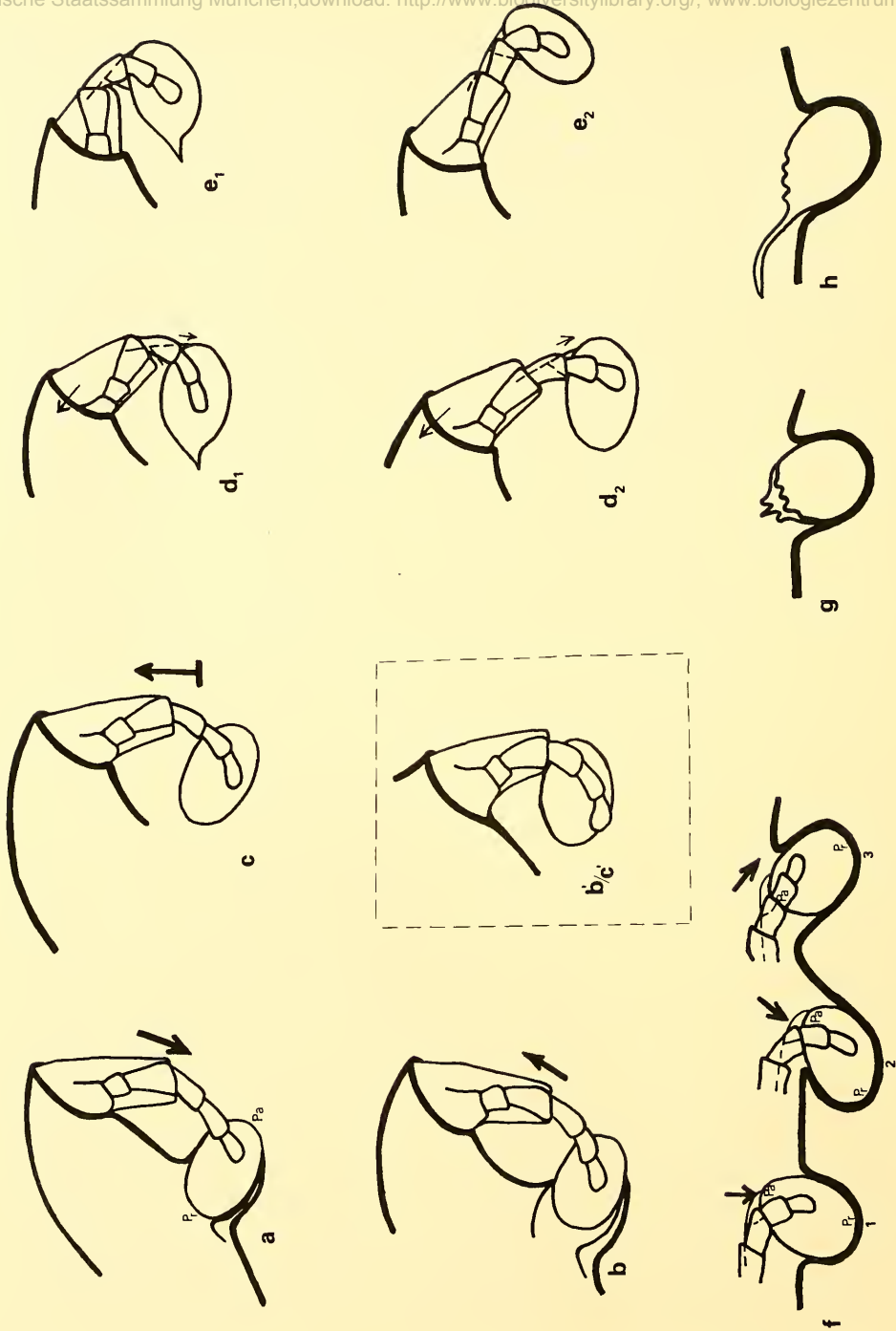


Abb. 2: Eiablage bei *P. carabi* (P_a = Analpol; P_r = Rostralpol). a-f: Ablagevorgang im Schema; b'/c' gilt, wenn das Ei schnell aus dem Genitalatrium rutscht; d_1/e_1 und d_2/e_2 sind beobachtbare Alternativen; f_{1-3} zeigt die drei möglichen Orientierungsrichtungen, mit denen ein ♀ das Ei in eine Spalte einpaßt – rechter, spitzer und stumpfer Winkel zur Austrittsrichtung des Eies aus dem Genitalatrium. g, h: Spuren der Cheliceren am Analpol.

mit dem Verscharren und Verteidigen des Eies endet, zeigt das Verhalten der ♀♀ zwischen den Eiablagen.

Um ihren Hunger zu stillen, fressen diese bei der Art *P. carabi* nicht nur Aas, sondern mit größter Vorliebe auch die Eier der eigenen Art. Oophagie ist fester Bestandteil ihres Verhaltensrepertoires. Einzelhaltung bleibt darauf ebenso ohne entscheidenden Einfluß wie reichliches Angebot hochwertiger Nahrung. Letzteres vermag die oophagen Neigungen nur zu mildern, nicht aber die Vernichtung arteigener Nachkommen zu verhindern. Sind ♀♀ hungrig, gehen sie immer auch auf regelrecht systematische Eiersuche. Sie belästigen, bedrängen, ablegende Tiere und kontrollieren die als Ablageplätze geeigneten Bodenvertiefungen. Der gleiche Instinkt, der sie vorher und nachher leitet, vorteilhafte Orte für ihre eigenen Eier zu finden, führt sie jetzt ebenfalls zielsicher dorthin und macht ihre „Jagd“ so erfolgreich. Sollte trotz der so entstehenden Verluste die Arterhaltung gesichert bleiben, mußte sich als Gegengewicht zur Oophagie die Brutfürsorge entwickeln.

Aus dem Vergleich von Ablagebewegung und Schlüpfvorgang ergibt sich, daß der vordere Eipol, welcher das Genitalatrium zuerst verläßt, i. d. R. zur Spaltenöffnung weist und somit der sog. Analpol P_a des Eies ist (hier liegt später das caudale Ende der Larve; hinterer Eipol = Rostralpol P_r , hier liegt später das rostrale Ende der Larve, vgl. KORN 1982 a).

Allerdings können Eier aus ihrer ursprünglichen Orientierung auch sekundär verlagert werden. Das geschieht v. a., wenn sie sich in sehr flachen Vertiefungen befinden oder in sehr großen Spalten, wo in ihrer Nachbarschaft später im allgemeinen noch viele weitere Eier untergebracht werden. Im letzteren Fall sind dafür sowohl Ablagen als auch Schlüpfvorgänge verantwortlich.

Mit dem Alter der ♀♀ verlängern sich die Ruhepausen (Freßpausen) zwischen den Ablageschüben, die Vorphase dauert länger, und die rhythmischen Preßbewegungen treten vermehrt auf.

III. 3.2.2 Ablage im Leerlauf

Manchmal wird nach einem Ablageschub in der folgenden Freß- und Ruhepause, welche der Eireifung dient, der Ablegetrieb so stark, daß es zu einer Leerlaufhandlung kommt. Diese läuft in ihrem charakteristischen Schema mit den erwähnten Bewegungen von Gnathosoma, Pedipalpen und Cheliceren ab, auch das Zuscharren ist da. Die Voraussetzung für einen Erfolg indes, ein ablagereifes Ei, welches den Vaginasphincter passiert, fehlt. Aber schon 10 Minuten später kann dasselbe ♀ dann wieder eine reguläre Ablage durchführen.

III. 3.2.3 Wahl des Ablageortes

Mit Hilfe von Versuchsreihen bemühte ich mich herauszufinden, welche Plätze die ♀♀ von *P. carabi* zur Ablage vorziehen. Es wurden 9 verschiedene Versuchsanordnungen (s. Abb. 3.: V

1–9) durchgetestet, wobei für jede einzelne eine Versuchsreihe gemacht wurde. Alle Zahlenwerte verstehen sich stets als Mittelwert aus einer solchen Reihe von Einzelversuchen.

Zur Anlage der Untersuchungsgefäße verwendete ich kleine Gläser, die teilweise mit Töpferton gefüllt wurden. Dieser Substratdecke konnte jede beliebige Steigung von Ebene bis Steilhang und jede Oberflächenbeschaffenheit (glatte Fläche, große, mittlere und kleine Vertiefungen) verliehen werden. Jeden Versuch führte ich mit 4–5 ablegenden ♀♀ gleichzeitig durch. Dabei darf die Versuchsdauer nicht zu ausgedehnt sein, damit nicht die Platznot die gegebenen Präferenzen verschleiert (maximal bis 30 Eier).

Versuchsergebnisse: Bei keinem Versuch, gleich welcher Versuchsanordnung, legen ♀♀ *P. carabi* ihre Eier direkt an den Kadaver. Aus V 1 und V 9 ergibt sich eine Bevorzugung von Vertiefungen gegenüber glatten Flächen (Zahlenverhältnis der abgelegten Eier = 10:1) und von kleineren Vertiefungen gegenüber großen (Zahlenverhältnis = 5:1). Dieses Ergebnis erklärt sich zwanglos aus dem Brutfürsorgeverhalten, das ja auf kleine, eigerechte Spalten ausgerichtet ist, da sich hier das Verstecken am effektivsten gestalten läßt. Der Idealfall wäre 1 Ei pro Spalte. Andererseits hat das mehrfache Benutzen vorhandener Spalträume ebenfalls seinen Vorzug, da hierdurch viel Arbeitsaufwand (Vorscharren!) erspart bleibt. Der Kompromiß aus beidem ist die Bevorzugung von Spalten, in die ein bis mehrere Eier passen, gegenüber denen, in welchen viele Eier Platz haben. Letztere werden i. d. R. von mehreren ♀♀ benutzt, so daß sie zuletzt mit Eitrauben vollgepackt sind. Die Hanglage erfährt eine Präferenz gegenüber der Ebene, bei V 2 liegt

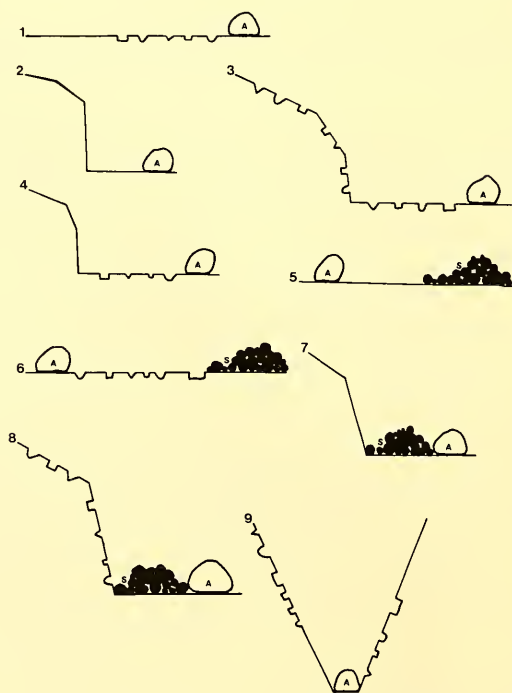


Abb. 3: Versuchsanordnungen zum Präferenzverhalten bei der Wahl des Ablageplatzes (A = Aas; S = Substratpartikel).

von den 25–30 Eiern keines in der Ebene. Anfangs wird stets nur der Steilhang benutzt. Später verhält sich aus Raummangel die Anzahl der Eier am steilen zu jener am flacheren Hang zunächst wie 13:1, dann wie 5:1, zuletzt wie 1:1. Es dürfte die Hanglage wohl für die Ablagebewegung günstiger sein als die Horizontale. Dieser Befund wird vom V 3 unterstrichen, allerdings erhöhen die Vertiefungen im Substrat die Attraktivität der Ebene. Sie nehmen ihr den typischen Charakter mit einer Steigung 0, da sich die Tiere an Spalten schräg setzen können. Erwartungsgemäß erfüllt daher bei V 4 die Ebene mit ihren Löchern und Rinnen die Ansprüche der ♀♀ viel besser als die glatten Hangflächen und wird so bei der Ablage sehr stark bevorzugt.

Aus V 5, V 6, V 7 und V 8 ergibt sich eine eindeutige Präferenz der Haufen aus lockeren Substratpartikeln (S). Die Größe der Partikel schwankte zwischen der Größe der weiblichen Ambulacra und ihrer fünffachen Körpergröße. Glatte Flächen bleiben ungenutzt (V 5, V 7), während einige kleine Vertiefungen ein Ei enthalten (V 6, V 8: Zahl der Eier in Löchern zu Zahl der Eier im lockeren Substrat wie 1:10).

Dieses Verhalten erklärt sich ohne Schwierigkeit:

1. Die Substrathaufen bieten als spaltenreicher Lebensraum, beste Versteckmöglichkeiten für die Eier und ermöglichen auch ein Schrägsitzen bei der Ablage. Für das Zugscharren gibt es an keinem anderen Platz auch nur annähernd so gute Voraussetzungen.
2. Dazu kommt noch, daß diese Erdhaufen einen idealen Aufenthaltsort für die ♀♀ darstellen, da sich diese hier gut vor Feinden, Eiräubern und Licht verbergen können.

III. 3.3 Eihüllen bei *Poecilochirus carabi*

Eine mit dem Zugscharren angestrebte Tarnwirkung bliebe Stückwerk, hätte die Brutfürsorge der ♀♀ – *P. carabi* bei ihnen nicht auch eine physiologische Anpassung an das Verbergen der Eier bewirkt.

Verläßt ein Ei das Genitalatrium, besitzt es natürlich eine feuchte Oberfläche. Gelangt es anschließend in lockeres Substrat, haften deshalb erwartungsgemäß kleinere Partikel an ihm fest. Derartige Substrathaftung ist aber, wie das Beispiel von *P. austroasiaticus* zeigt, nicht wirksam genug, um ein Ei erfolgreich zu tarnen. Daher verfügen bei *P. carabi* die Eier über eine äußere Hülle, deren Zusammensetzung und Bau eine besonders starke und dauerhafte Anlagerung von Bodenteilchen und -schollen ermöglichen.

Die Innenfläche dieser Hülle ist eine weitgehendst geschlossene glatte Schicht ohne Feinstruktur. Nur hin und wieder findet man kleinere Areale, in denen beim Erstarren des Sekrets (der Sekrete?) Lücken freigeblieben sind. Solche „Löcher“ wirken wie eingefressen, eingeztzt. Oberhalb dieser inneren Membran erhebt sich ein dichtes Maschenwerk aus Sekretfäden, die zu kleineren und größeren flächigen Komplexen verschmolzen sind. Massive Verstreubungen stabilisieren die netzartige Schicht mit zunehmender Dicke derselben. Alles in allem entsteht so ein „schwammartiger“ Hüllmantel mit großen und kleinen Hohlräumen sowie größeren und kleineren Durchbrechungen in den einzelnen Flächen.

An der Außenseite verfestigt sich die Hüllsubstanz gleich einem großflächigen Zeltdach. Man sieht ein mehr oder weniger regelmäßiges Muster von Erhebungen und Vertiefungen in engem Nebeneinander. Die Außenmembran ist nicht geschlossen sondern äußerst feinmaschig mit flächigen Abschnitten wechselnder Ausdehnung.

Scharrt das ♀ nun Bodenpartikel auf die äußere Eihülle, so verkitten diese damit zu einem festen dicken „Substratpanzer“. Dafür ist in erster Linie die Klebwirkung und erst in zweiter Linie die Netzstruktur verantwortlich (vgl. u.). Derart „verpackte“ Eier zeigen die gleiche Farbe wie der Untergrund, heben sich also kaum davon ab, und auch bei direktem Kontakt täuscht ihre Oberfläche einen größeren Substratbrocken vor.

Abgeschieden werden die Bausteine der Außenhülle wahrscheinlich von einem Paar Anhangsdrüsen, die caudal bis zum Magen, dorsal bis zum Endosternit reichen und jeweils in einer Sammelblase latero-frontal des Genitalatriums enden. Selten entsteht ein allseitig geschlossener Mantel um das Ei, meist bleibt die eine oder andere größere Ausparung um den Rostralpol, an der die nächstfolgende Eihülle freiliegt.

Erreicht die Dicke der äußeren Hülle zunächst um 35 µm, so läßt mit dem Altern der ♀♀ die Leistungsfähigkeit der betreffenden Drüsen zunehmend nach, Schichtdicke und Ausdehnung des Außenmantels nehmen immer mehr ab. Trotzdem sorgt der Klebeffekt weiterhin für eine verhältnismäßig wirksame Substrathaftung, auch wenn der komplizierte Aufbau der Schicht verlorengegangen ist.

Einige Zeit vor dem Ende der Eiablage erschöpfen sich Funktionstüchtigkeit der Anhangsdrüsen und Sekretvorrat. Als Folge fehlt den Eiern älterer Tiere die äußere Eihülle völlig.

Nun tritt die mittlere Eihülle in unmittelbaren Kontakt mit der Umgebung. Dem bloßen Auge erscheinen solche Eier feucht-glänzend und nicht mehr stumpf-erdfarben wie vorher. Dies erklärt sich aus der vergleichsweise geringen Substrathaftung der Mittelwand. Ihre Oberfläche zeigt mehr oder minder regelmäßige Auffaltungen und besitzt im Idealfall ein Wabenmuster. Eine weiterreichende Feinstruktur ist nicht vorhanden.

Unter der mittleren liegt eine weitere, dritte, die innere Eihülle, deren Außenfläche fein netzartig gefältelt ist. Innen- und Mittelwand umgeben das Ei stets allseitig und reifen beim Schlüpfen der Larve gemeinsam auf.

III. 3.4 Das Ablageverhalten von *Poecilochirus austroasiaticus*

III. 3.4.1 Der Ablagevorgang

Auch bei dieser Art gibt es eine Vorphase, der allerdings die spezifische Substratprüfung fehlt. In den Unruhephasen wird zwar ein ausgedehntes Areal durchstreift, eine Kontrolle der Umgebung nach geeigneten Ablageplätzen wird dabei aber nicht deutlich. Die Weibchen sondern sich zwar ebenfalls ab, sind indes merklich weniger ablehnend gegenüber Geschlechtsgenossen. Vor allem anfangs sitzen sie oft in kleinen Gruppen beisammen.

Gegen den Einfluß mancher Außenfaktoren ist *P. austroasiaticus* viel anfälliger als *P. carabi*. Raumbeschränkung und viel Licht verlängern die Vorphase merkbar und setzen die Ablagerate deutlich herab. Dagegen werden selbst bei relativ niedrigen Temperaturen (+ 4°C) noch Eier abgelegt, natürlich aber in großen Zeitabständen.

Der eigentlichen Ablage fehlt die Brutfürsorge mit „Vorscharen“, „Zuscharen“ und „Abwehren anderer ♀♀“. Da die Weibchen dieser Art neben einer ausgeprägten Nekrophagie verhältnismäßig starke räuberische Neigungen entwickeln, die zwischen den Ablagen zu einer intensiven Jagd auf eigene Larven (Kronismus) führen, während aber Oophagie nur in Fällen extremen Nahrungsmangels zu beobachten ist, gibt es keine intraspezifischen Gründe für ein Brutfürsorgeverhalten durch Verbergen der Eier. Eine Dre-

III. 3.4.2 Wahl des Ablageortes

Die grundlegenden Unterschiede zwischen *P. carabi* und *P. austroasiaticus* im Ablagegeschehen zeigen sich erwartungsgemäß auch in der Wahl des Ablageortes. Führt man bei *P. austroasiaticus* die gleichen oben beschriebenen Präferenzversuche durch, so ergibt sich kein so eindeutiges Bild wie bei *P. carabi*, da die Brutfürsorge als richtender Faktor wegfällt.

V 1 und V 9 zeigen, daß *P. austroasiaticus*-♀♀ bei der Eiablage die glatten Flächen etwa ebenso willkommen sind wie die Vertiefungen, deuten aber auch an, daß die Tiere dabei gerne schräg sitzen, was bei V 1 nur an Furchen und Löchern möglich ist. Hierbei werden kleinere Spalten den größeren vorgezogen. Demnach wird in V 2 die Hanglage favorisiert. Die Zahl der Eier am Hang verhält sich zu jener der Ebene wie 10:1. Überraschenderweise tritt aber auch eine Vorliebe zu Tage, die Eier ohne zwingende Notwendigkeit auf der glatten Innenseite des Plastikdeckels abzusetzen, so daß die ♀♀ bei der Ablage frei rückenabwärts „hängen“ (Zahl dieser Eier zur Zahl der Eier am Hang wie 1:4). Wie in V 1 nehmen die Vertiefungen auch in V 3 der Ebene ihren ursprünglichen Steigungscharakter (= 0), da sich die Tiere hier schräg setzen können. Deshalb befinden sich etwa gleich viele Eier in den Spalten des Hanges wie in den Spalten der Ebene, wobei wiederum kleinere Vertiefungen bevorzugt werden. Das Ergebnis von V 4 weist in die gleiche Richtung. Es werden mehr Eier in die Spalten der Ebene gelegt als auf die glatten Hangflächen. Verhältnismäßig stark frequentiert ist auch hier wieder die Innenfläche des Deckels.

Bei einer Kombination von V 7 und V 8 in einer Anordnung trägt der glatte Hang 12 Eier, seine Vertiefungen nur eines. Etwa 13 bis 14 Stück liegen im lockeren Substrat haufen. Während bei V 6 noch 10 Eier außerhalb des Substrat haufens in Löchern der Ebene zu finden sind und ungefähr 15 innerhalb desselben, liegt bei V 5 von 30 Eiern nur eines auf der glatten Ebene.

Direkt ans Aas legt auch *P. austroasiaticus* im allgemeinen kaum Eier. Aber es ist dies nicht so absolut auszuschließen wie bei *P. carabi*. Gelegentlich findet man bei den beschriebenen Versuchsreihen auch 1 bis 10 Eier zwischen Kadaver und Boden oder unmittelbar auf ersterem.

P. austroasiaticus zieht es alles in allem vor, bei der Ablage in Schräglage zu sitzen. Stärker genutzt wird die ideale Horizontale nur in der „Rückenabwärts-Stellung“ am Deckel der Zuchtgefäße. Ob der Ablageplatz eine glatte Fläche oder eine Spalte ist, kümmert die ♀♀ dagegen weniger und noch weniger die Art des Untergrundes (Blumen-erde, Lehm, Ton, Gips, Filterpapier, Glas, Kunststoff). Dies ergibt sich als Folge des Fehlens der Tarnung der Eier durch Vor- und Zuscharren. Andere Eigenbedürfnisse der Weibchen, wie Schutz vor Licht, Austrocknung und Feinden, Suche nach geeigneter Beute (Larven der eigenen Art und anderer Acarinenspecies bzw. weiteren kleinen nekrophilen Tieren) können natürlich die Wahl des Aufenthaltsortes und damit auch des Ablageplatzes beeinflussen. Dies erklärt wohl auch zusammen mit der Möglichkeit, sich zur Ablage schräg setzen zu können, die Vorliebe für Haufen lockeren Substrates.

Es läßt sich wie bei *P. carabi* eine Bevorzugung kleinerer Vertiefungen gegenüber großen feststellen. Daß aber dennoch Spalten ganz allgemein einen geringeren Stellenwert

für *P. austroasiaticus* besitzen als für die andere Art, zeigt sich auch schön an den Spalten, die ganzen Eitrauben Platz bieten. Trotz Verluste durch Oophagie umfassen diese Eierpakete bei *P. carabi* stets weitaus mehr intakte Einzeleier als bei *P. austroasiaticus*, wo trotz reichlich Platzangebot kaum mehr als 2 bis 4 Stück zu finden sind.

Offen daliegende Eier werden durch alle darüber hinweglaufenden Tiere sekundär stark verlagert, so daß später beim Schlüpfen der Rücken, die Bauchseite oder auch eine Flanke der Larve bodenwärts weisen kann.

III. 3.5 Eihüllen bei *P. austroasiaticus*

Die Eier dieser Species sind deutlich ellipsoid (KORN 1982b). Parallel zu den Unterschieden im Ablageverhalten zwischen *P. carabi* und *P. austroasiaticus* unterscheiden sich die beiden Arten auch in Zahl und Bau ihrer Eihüllen. So besitzt *P. austroasiaticus* maximal nur zwei Eihüllen. Beim Verlassen des Genitalatriums ist die äußere etwas feucht, verfügt aber dennoch nur über eine vergleichsweise geringe Klebwirkung. Diese reicht zwar aus, um Eier an Glas- und Kunststoffflächen so haften zu lassen, daß auch später noch ihr volles Eigengewicht getragen wird (s. o.), Substratpartikel hingegen werden, verglichen mit den Verhältnissen bei *P. carabi*, nur schwach angelagert. Da ein Zuscharrverhalten fehlt, ist dies ökonomisch. Die wenig ausgeprägte Bedeckung eines Eies mit Bodenteilchen liegt tatsächlich aber nicht allein daran, daß die ♀♀ kein Substrat darüber häufen, sondern auch an einer schlechten Substrathaftung. Wälzt man nämlich frischabgelegte Eier in lockerem, trockenen Lehm, so bleiben sie dennoch relativ weiß, gleichen ihre Farbe nur wenig der des Untergrundes an und sind daher stets ziemlich leicht auffindbar.

Normalerweise besteht die Außenhülle aus einer verhältnismäßig dünnen Schicht, die zahlreiche hohe, scharf-gratartige Auffaltungen bildet. Im Rasterelektronenmikroskop ruft das netzartige Muster der Außenseite aus schmalen, hohen Falten, die von der Oberfläche des Eies wegragen, den Eindruck eines „Labyrinthes“ hervor. Die einzelnen Kammern sind zum Teil untereinander verbunden, enden aber immer wieder auch blind, so daß der Vergleich mit einem Irrgarten das Erscheinungsbild recht treffend charakterisiert. Die weiße Farbe beruht auf der besonders starken Totalreflexion der Auffaltungen. In die besagten Kammern zwischen den Faltraten können sich kleinere Substratpartikel einlagern. Einer großflächigen Kittwirkung stehen nicht allein das fehlende Klebvermögen sondern auch der Feinbau der äußeren Hülle entgegen, da sich keine auch nur einigermaßen geschlossene Fläche ausbildet, der Konturreichtum hingegen besonders betont ist. Größere Bodenschollen haften eher dort, wo die typische Form der Außenhülle reduziert wird. Umgibt bei jungen ♀♀ die äußere Schicht das Ei noch stets allseitig, so läßt mit zunehmendem Alter der Tiere die Leistungsfähigkeit des verantwortlichen sekretorischen Gewebes immer mehr nach, wodurch die Hülle unvollständig und ihre Auffaltungen niedriger werden. Zwischen den wachsenden Lücken der Außenwand schaut jetzt die innere Eihülle hervor. Die Fragmente der äußeren Hülle werden immer kleiner und ihre Faltrate immer mehr rückgebildet, bis den zuletzt abgelegten Eiern dann nurmehr eine Hülle, die innere, bleibt. Sie ist glatt, ohne Grob- oder Feinstruktur.

Das Gesagte bedeutet indes nicht, daß bei *P. austroasiaticus* im Vergleich zu *P. carabi* einfach die entsprechende Außenhülle weggefallen wäre. Um dies entscheiden zu können, benötigt man genauere Kenntnisse über den Entstehungsort der einzelnen Hüllen bei beiden Arten. Aufgrund mei-

ner bisherigen Untersuchungen möchte ich in diesem Zusammenhang nur noch auf folgendes hinweisen:

1. Bei *P. carabi* werden die Eier während ihres Aufenthaltes im Uterus hartschalig (färberisches Verhalten; Reaktion beim Schneiden mit dem Microtom). Nach REM-Untersuchungen sollte die hier vorliegende Hülle identisch sein mit der später in der Mitte liegenden. Für die Außenhülle scheint die paarige Anhangsdrüse verantwortlich zu sein.

2. Die ♀♀-*P. austroasiaticus* besitzen ein Drüsenpaar an gleicher Stelle, mit gleicher Form und Bau.

3. Die äußeren Hüllen beider Arten haben gemeinsam, daß sie als Alterserscheinung immer schwächer und unvollständiger werden, um zuletzt völlig auszufallen.

Literatur

ALBERTI, G. 1980 a: Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytenogenese der Milben (Acari). I. Anactinotrichida. – Zool. Jb. Anat., Jena, 104: 77–138

— — 1980 b: Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytenogenese der Milben (Acari). III. Actinotrichida. – Zool. Jb. Anat., Jena, 104: 144–203

ALBERTI, G. & STORCH, V. 1976: Ultrastruktur-Untersuchungen am männlichen Genitaltrakt und an den Spermien von *Tetranychus urticae* (Tetranychidae, Acari). – Zoomorphologie, Berlin u. a., 83: 283–296

BELOZEROV, V. N. 1957: Some Data on the Biology and Anatomy of the Mite *Poecilochirus necrophori*. – Zool. Journal, Moskau, XXXVI/12: 1802–1813

BREUCKER, H. & HORSTMANN, E. 1972: Die Spermatogenese der Zecke *Ornithodoros moubata*. – Zeitschrift f. Zellforschung, Berlin u. a., 123: 18–46

COONS, L. B. & AXTELL, R. C. 1973: Sinnesborsten auf den Tarsen des 1. Beinpaars und der Palpen von *Macrocheles muscae-domesticae*. – Ann. Ent. Soc. Amer., Columbus, 66: 539–544

EIBL-EIBESFELDT, I. 1972: Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung, München

FAASCH, H. 1967: Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. – Zool. Jb. Syst., Jena, 94: 521–608

HUGHES, T. E. 1959: Mites or the Acari. – The Athlone Press, London

KORN, W. 1981: Nekrophage Silphiden des Coburger Landes (Coleoptera, Silphidae). – Jb. Cob. Ld. Stiftung, Coburg, 26: 237–248

— — 1982 a: Zur Postembryonalen Entwicklung der Poecilochirusarten *P. carabi* G. u. R. CANESTRINI 1882 und *P. austroasiaticus* VITZTHUM 1930 (Acari, Mesostigmata). – Jb. Cob. Ld. Stiftung, Coburg, 27: (im Druck)

— — 1982 b: Zur Eidonomie der *Poecilochirus*-Arten *P. carabi* G. u. R. CANESTRINI (= *P. necrophori* VITZTHUM), *P. austroasiaticus* VITZTHUM und *P. subterraneus* MÜLLER (Gamasiida, Acari). – Zool. Jb. Anat. Jena, 108: (im Druck)

MICHAEL, A. D. 1892: On the Variations in the Internal Anatomy of the Gamasinae, especially in that of the Genital Organs and on their Mode of Coition. – Trans. Linn. Soc. zool., London, 9: 281–324

NEUMANN, K. W. 1941: Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Parasitus kempersi* OUDMS. – Zeitschrift f. Morphologie d. Tiere, Berlin u. a., 37: 613–682

PLACHTER, H. 1981: Chorionic Structures of the Eggshells of 15 Fungus- and Root-Gnat Species (Diptera, Mycetophiloidea). – Int. J. Insect Morphol. & Embryol., Oxford u. a., 10/1: 43–63

RAPP, A. 1959: Zur Biologie und Ethologie der Käfermilbe *Parasitus coleopratorum* L. – Zool. Jb. Anat., Jena, 86: 303–366

- REGENFUSS, H. 1973: Beinreduktion und Verlagerung des Kopulationsapparates in der Milbenfamilie Podapolipidae, ein Beispiel für verhaltensgesteuerte Evolution morphologischer Strukturen. – Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung, Hamburg, 11/3: 173–195
- WARREN, E. 1941: On the Genital System and the Modes of Reproduction and Dispersal in certain Gamasid Mites. – Ann. Natal Mus., London, 10: 95–126
- WITTE, H. 1975: Funktionsanatomie der Genitalorgane und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes). – Z. Morph. Tiere, Berlin u. a., 80: 137–180

Anschrift des Verfassers:

Dr. Werner Korn, Natur-Museum Coburg,
Park 6, D-8630 Coburg.

Angenommen am 28.4.1982

Tafeln

Abb. 4: (REM). a: Prospermien aus Spermidukt. 4450: 1. b: Blick ins Genitalatrium des ♂ (1 = Genitalatrium; 2 = ventrale Falte). 1050: 1. Eier-*P. carabi*. c: unvollständige Außenhülle. 210: 1. d: Aufbau der Außenhülle. 1050: 1. e: Kittwirkung der Außenhülle – Ei mit starker Substratbedeckung. 220: 1. f: Blick auf die saubere Außenseite einer gut entwickelten Außenhülle. 4600: 1.

Abb. 5: Eier-*P. carabi* (REM). a: Maschenwerk der Außenhülle. 1870: 1. b: Innenfläche der Außenhülle. 2280: 1. c: Außenhülle (mit Substrat) und mittlere Eihülle. 400: 1. d: Ei ohne Außenhülle („Wabenstruktur“ der mittleren Hülle). 300: 1. e: unvollständige Außenhülle mit reduzierter Schichtdicke. 1840: 1. f: unvollständige Außenhülle mit dichtgepackten Substratpartikeln und saubere Mittelhülle. 4900: 1.

Abb. 6: (REM). Eier-*P. carabi*. a: Ei nach dem Schlüpfen der Larve (mittlere und innere Hülle). 350: 1. b: Ei im Uterus (U). 420: 1. Eier-*P. austroasiaticus*. c: Ei mit vollständiger Außenhülle. 210: 1. d: Feinbau der Außenhülle. 400: 1. e: geringe Substratanlagerung der Außenhülle. 400: 1. f: stärkere Substratbedeckung an Stellen mit reduzierter Außenhülle. 300: 1.

Abb. 7: Eier-*P. austroasiaticus* (REM). a, b: Eier mit mehr oder minder reduzierter Außenhülle. 300: 1/250: 1. c–e: Schichtdicke und Auffaltung der Außenhülle. 5120: 1/1830: 1/1780: 1. f: Ei aufgebrochen, nur zwei Hüllen. 400: 1.

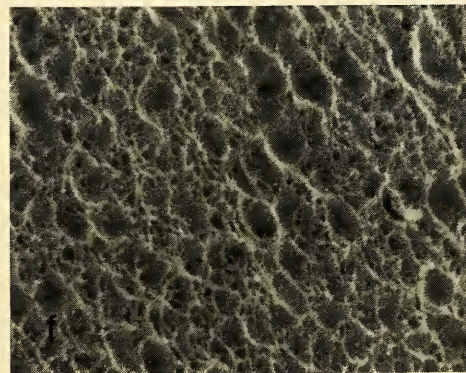
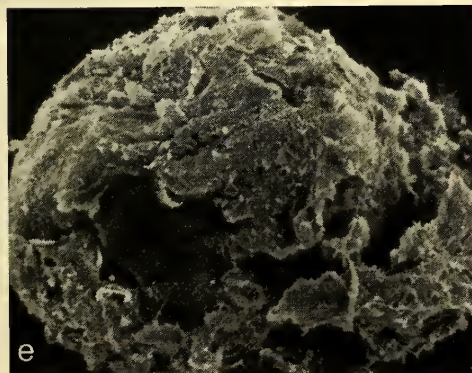
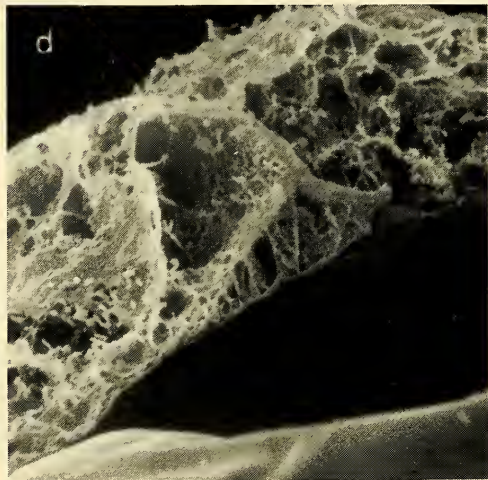
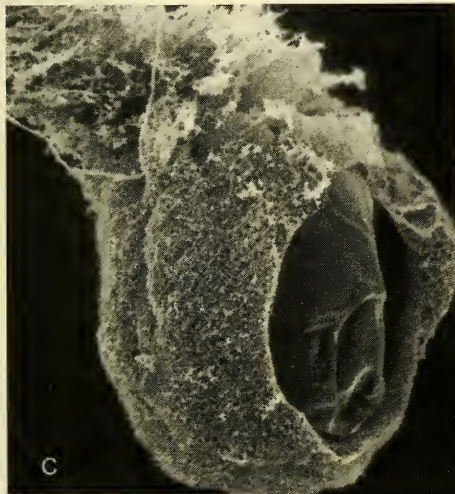
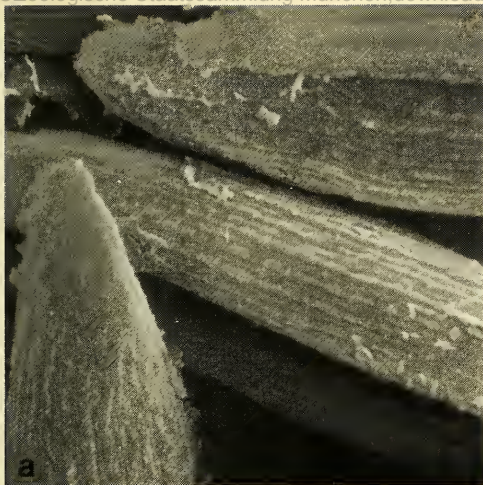


Abb. 4

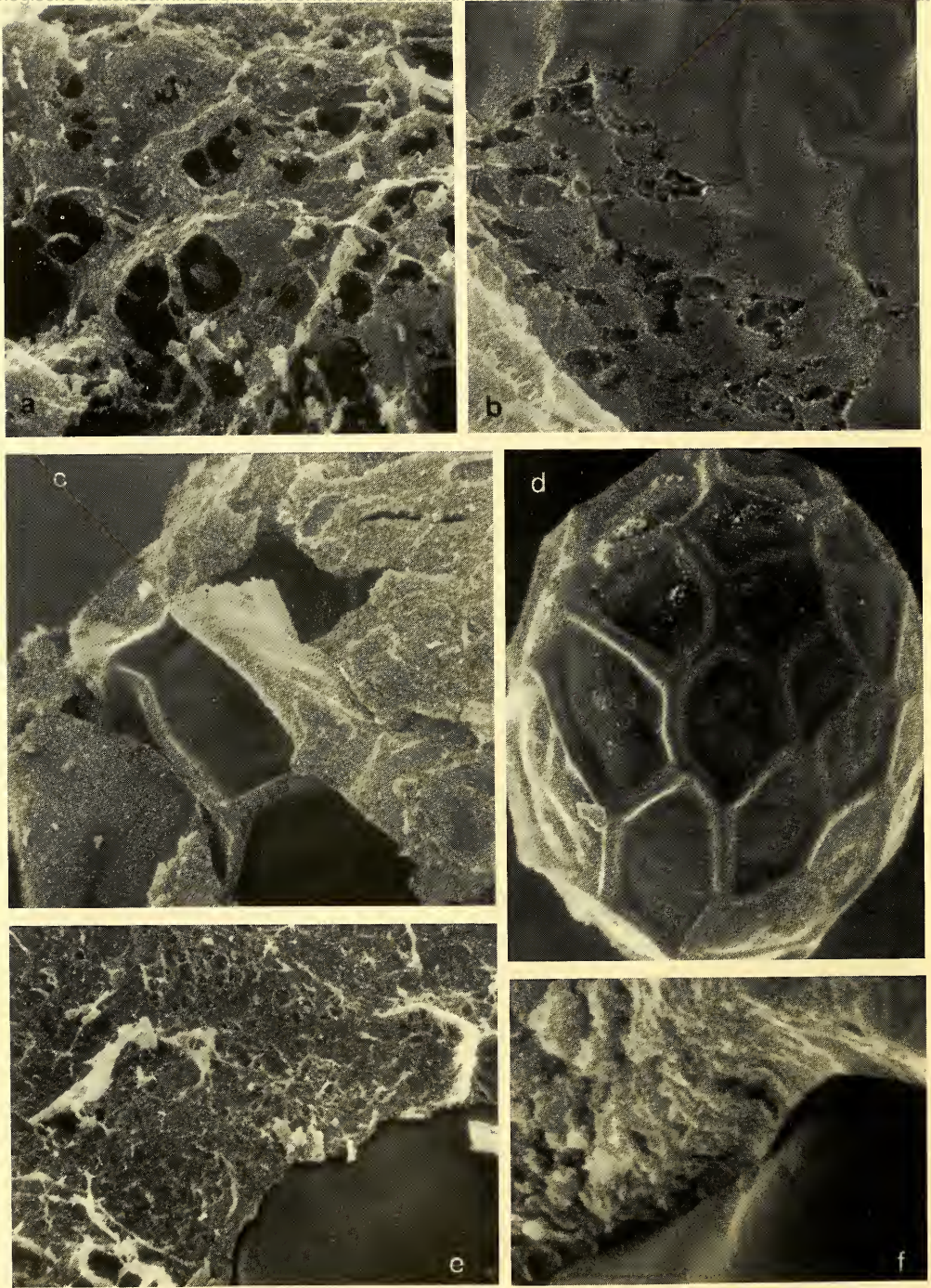


Abb. 5

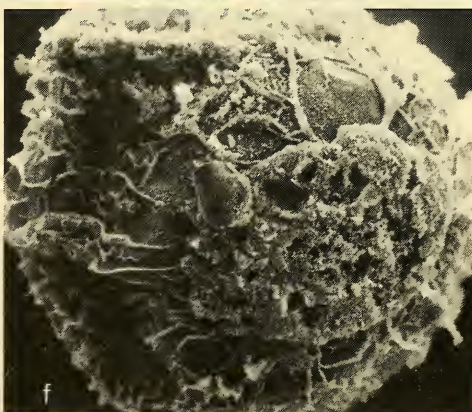
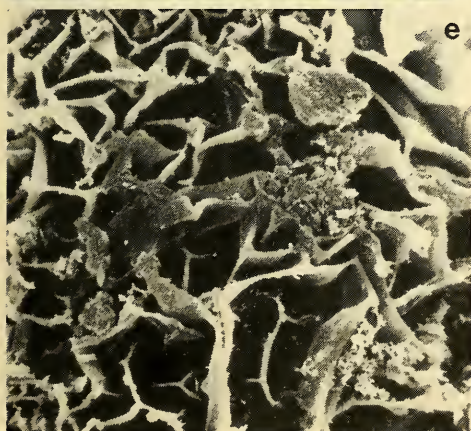
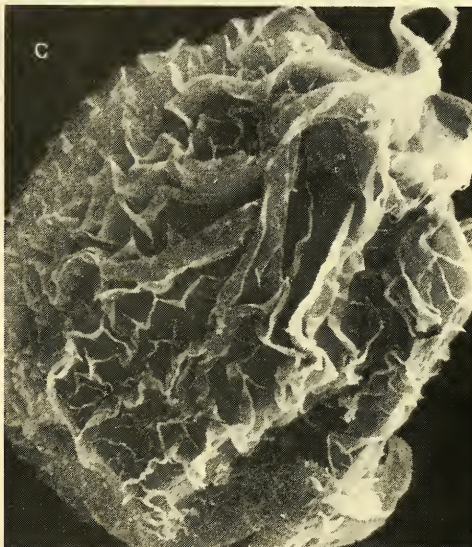
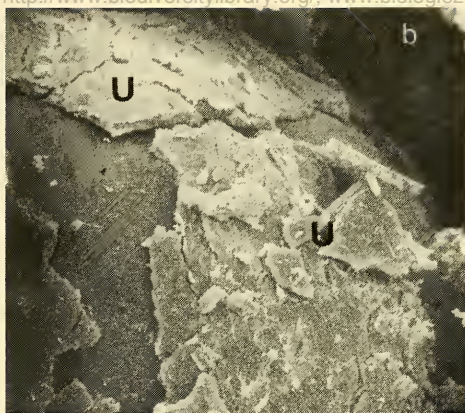
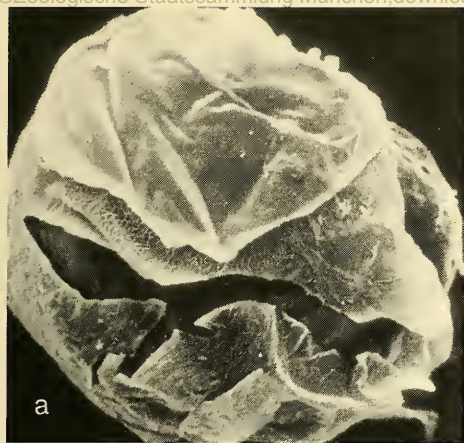
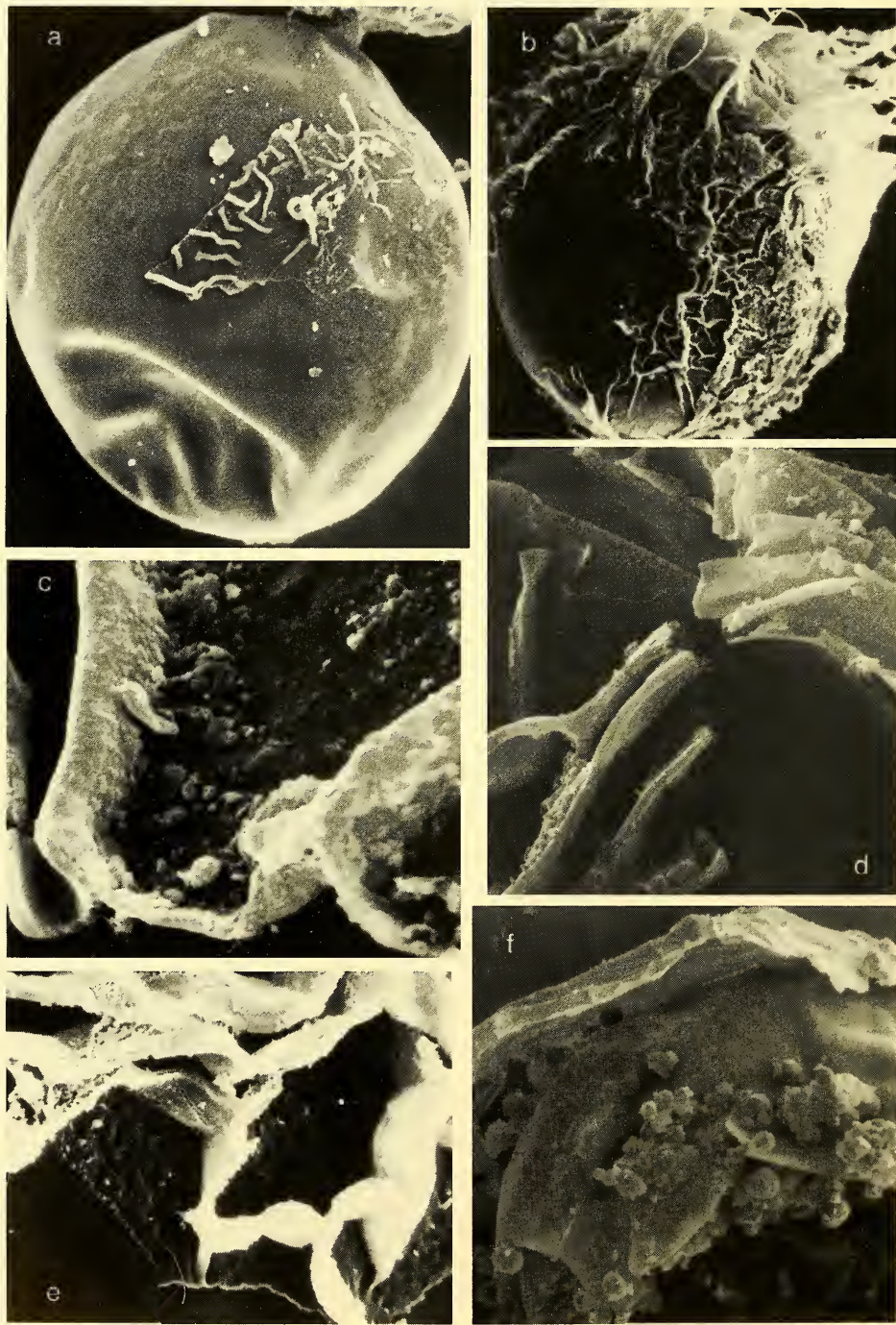


Abb. 6



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Spixiana, Zeitschrift für Zoologie](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [005](#)

Autor(en)/Author(s): Korn Werner

Artikel/Article: [Zur Fortpflanzung von Poecilochirus carabi G. u. R. Canestrini 1882 \(syn. P. necrophori Vitzth.\) und P. austroasiaticus Vitzthum 1930 \(Gamasina, Eugamasidae\) 261-288](#)