© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beitrag
zur Kenntnis der Entwicklung bachbewohnender Milben.

Von

C. Walter.

Vor zehn Jahren machte der englische Acarinologe *C. D. Soar* auf die Tatsache aufmerksam, dass die Familie der Hydracarinen über 60 Genera zähle; nur von etwa sechs unter ihnen sei der Verlauf der Entwicklung bekannt. Die Zahl der Gattungen hat sich bis heute um gut zwei Dutzend vermehrt. Die Artenzahl ist bedeutend gestiegen. Unsere Kenntnisse auf entwicklungsgeschichtlichem Boden sind fast stationär geblieben. Dieser Stillstand mag viel weniger einem Mangel an Interesse als den Schwierigkeiten zugeschrieben werden, die sich dem Forscher bei Züchtungsversuchen im Laboratorium darbieten. Der Umstand, dass zur Laichablage bestimmte Örtlichkeiten aufgesucht werden, dass die Larve zu ihrer Verpuppung eine spezifische Tierform, meistens ein Insekt aufsucht, um sich an ihm festzuklammern und in diesem Zustande ihre Entwicklung zur Nymphe durchzumachen, dass auch für die Verwandlung der Nymphe in das geschlechtsreife Tier besondere Bedingungen erfüllt sein müssen, das alles sind Faktoren — und sie könnten leicht vermehrt werden —, welche bei der Vornahme von Versuchen im Aquarium in Betracht zu ziehen sind. Die Schwierigkeiten werden noch erhöht, sobald es sich um Formen des fliessenden Wassers handelt, Arten, deren Fortkommen nur in sauerstoffreichem, konstant tiefe Temperaturen aufweisendem Wasser gesichert ist. Darum ist es auch erklärlich, dass die Metamorphose torrenticoler Hydracarinen so gut wie noch unbekannt ist. Fast alle entwicklungsgeschichtlichen Daten der Hydracarinen beziehen sich auf Formen stehender Gewässer. Meine Beobachtungen über die Entwicklung torrenticoler Arten stützen sich zum grössten Teil auf fixiertes Material, das in den Alpen gesammelt wurde. Zum andern Teil stand mir aber auch lebendes Material zur Verfügung, an welchem ich verschiedene Vorgänge untersuchen konnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dem Genfer Forscher *Claparède* gebührt in erster Linie das Verdienst, die Entwicklung der auf Süsswassermuscheln parasitierenden *Unionicola bonzi (Clap.)* genauer untersucht und an ihr die für die grosse Mehrzahl der Milben so typischen Häutungen erkannt zu haben. Er beobachtete, wie sich unter der Eihaut eine Membran bildet, welche an Stelle der erstern den Embryo umhüllt. Er nannte sie Zwischenhaut. Diese Membran legt sich zunächst infolge ihrer grössern Oberfläche unter der Eihaut in Falten, bis diese dem Drucke des wachsenden Embryos weichen muss und schliesslich platzt. Nun tritt die Zwischenhaut zwischen den beiden abfallenden Hälften der Eihaut frei zutage, dehnt sich aus und nimmt die Gestalt einer eiähnlichen, völlig geschlossenen Hülle an, was Claparède dazu bestimmte, diesem Stadium den Namen *Deutovum* beizulegen. Sie beherbergt die in ihr sich entwickelnde sechsfüssige Larve bis zu ihrem Ausschlüpfen. Die Larve von *Unionicola* tritt nach kurzer Zeit schon in das Stadium der Verpuppung ein. Sie vergrössert ihr Volumen, nach *Claparèdes* Annahme infolge Wasseraufnahme. Dies bedingt eine Dehnung der Körperhaut, welche sich bald von der weichen, unter ihr befindlichen Körpermasse abhebt. Die Beine und Palpen entleeren ihren Inhalt nach innen, wo sich die Körpermasse zusammenballt. „Das Tier schwimmt also nun als kugeliger Klumpen in der die weitabstehende Cuticularhülle erfüllenden Flüssigkeit", sagt *Claparède* selbst. Die leeren Bein- und Palpenscheiden, die chitinösen Hüftplatten etc. werden abgeworfen, sodass die Puppe die Gestalt einer Kugel annimmt. Nun aber sprossen aus der Körpermasse neue Palpen und Beine, diesmal acht Füsse wie beim erwachsenen Tiere. Sämtliche Organe werden neu gebildet. Die auskriechende Nymphe besitzt bereits ein provisorisches Genitalorgan, das jedoch erst vier, statt zehn Näpfe wie die Imago besitzt. Die Nymphe hat nun, um zum geschlechtlichen Tier zu werden, eine zweite Puppenruhe durchzumachen, während welcher sich die eben geschilderten Vorgänge wiederholen.

Claparède hat also richtig beobachtet, dass bei der Entwicklung einer Wassermilbe wichtige Häutungsprozesse eine Rolle spielen. Als erster erkannte er die Zwischenhaut unter der Eihaut. Obgleich er es nicht direkt ausgesprochen, so lässt sich doch aus der Beschreibung *Claparèdes* Ansicht herauslesen, die Verwandlung der Larve in die Nymphe spiele sich in der Haut der Larve ab, und die Metamorphose der Nymphe in die Imago gehe in der Nymphenhaut vor sich. Diese Auffassung stimmt jedoch nicht mit den Tatsachen überein, wie dies bereits *Kramer* nachweisen konnte.

Der grossen verwandtschaftlichen Beziehungen wegen, welche zwischen den *Trombididen* und den Wassermilben bestehen, muss hier

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der vorzüglichen Untersuchungen gedacht werden, die *Henking* an *Trombidium fuliginosum* angestellt hat. Es gelang ihm, den vollständigen Gang der Entwicklung dieser Milbe zu verfolgen, wobei er die Ausführungen *Claparèdes* im grossen und ganzen bestätigen konnte, aber auch schon das wahrzunehmen vermochte, was dem Genfer Forscher entgangen war, nämlich das Auftreten einer Zwischenhaut nicht nur unter der Eihaut, sondern auch während den beiden nachfolgenden Verpuppungen unter der Larvenhaut bezw. unter der Nymphenhaut. *Henking* führte zur Hebung der infolge unrichtigen Gebrauches der einzelnen Bezeichnungen entstandenen Verwirrung eine neue Nomenklatur ein. Er liess den Ausdruck Zwischenhaut fallen und bezeichnete die im Ei und während der beiden Puppenstadien neuauftretenden Membranen als *Apoderma*. Seine Untersuchungen haben gezeigt, dass sich die Entwicklung von *Trombidium* in drei grossen Perioden abwickelt. Jede endet mit einem freilebenden Stadium, die erste mit der Larve, die zweite mit der Nymphe, die dritte mit der Imago. Jede Periode zerfällt wieder in drei Stadien, welche jeweilen durch das Auftreten des Apodermas und das Abwerfen desselben voneinander geschieden sind. Es ergibt sich folgendes Schema:

	Ruhende Stadien		Freilebende Stadien
I. Ei	→ Schadonophanstadium (Deutovum)	Auftreten des Apoderma / Abwerfen des Apoderma	→ Larve
II. Nymphochrysalis	→ Nymphophanstadium (1. Puppe)		→ Nymphe
III. Teleiochrysalis	→ Teleiophanstadium (2. Puppe)		→ Imago

Die *Henking*'sche Nomenklatur hat später *Kramer* aufgenommen, der sich in sehr eingehender Weise mit der Entwicklungsgeschichte der Hydracarinen befasst hat. Er wies besonders auf die grosse Übereinstimmung im Entwicklungsgang von *Trombididen* und *Hydracarinen* hin und hat auf die Verwandtschaft gewisser Larven von Wassermilben mit denjenigen der Laufmilben aufmerksam gemacht. Er suchte deshalb den Beweis zu erbringen, dass die erstern von den letztern abstammen müssen. Das Vergleichen der einzelnen *Hydracarinen*larven miteinander brachte ihn zur Überzeugung, dass die Familie der Wassermilben keine einheitliche sein könne, sondern aus verschiedenen Stämmen hergeleitet werden müsse. So kam er zur Aufstellung folgender Larventypen: der *Hydrarachna*larve, der *Piona*larve, der *Diplodontus*larve und der *Eylais*larve. Die auf-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fallendste Ähnlichkeit mit der *Trombidium*larve zeigt aber entschieden die *Diplodontus*larve. Ihre Vorfahren waren also *Trombididen,* deren Einwanderung ins Wasser erst vor relativ kurzer Zeit erfolgt ist. Dies prägt sich heute noch darin aus, dass die Larven dieses Typus nach dem Austritt aus dem Ei an die Wasseroberfläche steigen, sich an ein Insekt klammern, um sich an ihm zu verpuppen, während Nymphe und Imago bereits zu ausgesprochenen Bewohnern des Wassers geworden sind. Andere Milben, besonders die dem Typus der *Piona*larve angehörenden, stammen auch von *Trombididen* ab, deren Übertritt ins flüssige Element jedoch in bedeutend weiterer Ferne zurückliegt, da nicht nur Nymphe und Imago typische Wassertiere sind, sondern sich auch ihre Larve ganz an das Leben im Wasser gewöhnt hat.

An Hand seiner Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte konnte *Kramer* nachweisen, dass bei allen *Hydracarinen* auf das Ei ein *Schadonophanstadium* folge, das durch die Bildung eines ersten Apodermas eingeleitet werde. Er konstatierte aber auch das Vorkommen eines zweiten Apodermas im *Nymphophanstadium* und eines dritten im *Teleiophanstadium,* was *Claparède* übersehen hatte. Mit dem Eintritt der Puppenruhe haben sowohl Larvenhaut als auch Nymphenhaut ihren Zweck vollständig erfüllt: sie werden während der Puppenruhe gesprengt und abgeworfen.

Im folgenden möchte ich den Versuch unternehmen, an Hand der Entwicklungsgeschichte zweier Gattungen, die ich verfolgen konnte, *Kramers* Ansichten über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Hydracarinen* und *Trombididen* weiter auszubauen, scheinen sie doch eine grosse Berechtigung beanspruchen zu dürfen. Während der Bearbeitung des Materials bin ich noch auf zahlreiche andere Probleme gestossen. Die meisten harren noch ihrer Lösung, sodass dem Forscher reichliche Arbeit übrig bleibt. Mehr und mehr sollten entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Hydracarinen* die volle Aufmerksamkeit des Spezialisten verdienen, da sie nicht nur in stammesgeschichtlichen Fragen, sondern auch in biologischen und solchen über die geographische Verbreitung dieser Tiergruppe wichtige Aufschlüsse zu geben vermögen.

Die eine der beiden untersuchten Gattungen enthält Arten, die in grosser Anzahl die moosreichen Quellen der Alpenbäche bewohnen. Es ist *Lebertia.* Starkfliessendes, stets tieftemperiertes Wasser bietet ihr die besten Lebensbedingungen. Sie erträgt keine grossen Temperaturschwankungen. Ihre Larve gehört dem *Piona*typus an. Die andere, das Genus *Thyas,* vertritt als Larve den *Diplodontus*typus. Die Vertreter dieser Gattung leben in den Alpen meistens in schwach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fliessendem Wasser, in reichbemoosten, sumpfigen Stellen, deren Wasser sich tagsüber bedeutend zu erwärmen vermag.

Lebertia legt ihre kleinen, roten Eier nebeneinander auf Moosblättchen oder unter Steinen ab. Je nach der Art ist deren Zahl etwas verschieden. Gleichzeitig werden die Eier mit einer farblosen, flüssigen Masse übergossen, einer Kittsubstanz, welche im Wasser aufquillt, erhärtet und ein weisses Aussehen annimmt. Ihre Oberfläche ist dann von kleinen, rundlichen oder ovalen Öffnungen durchbrochen, von denen sich die grössern nach innen trichterförmig erweitern. Diese Kittmasse erfüllt eine zweifache Aufgabe. Sie heftet den Laichklumpen an der Unterlage fest und umgibt die Eier bis zum Ausschlüpfen der jungen Larven mit einer ringsum verschlossenen Hülle. Die Decke dieser Hülle ist am stärksten, der Boden bisweilen sehr dünn. Zwischenwände zur Abtrennung der einzelnen Eier treten hie und da auf, sind jedoch nie so stark, dass sie nicht leicht durch die Bewegungen der frisch geschlüpften Larven durchbrochen werden könnten; sie bestehen meist aus einigen regellos gespannten Fäden aus Kittmasse. *Henking* berichtet für *Trombidium* von einem Klebstoff, der gleichzeitig mit den Eiern abgeschieden wird und vermutet, dass dieser im Uterus entstehe. Bei den *Hydracarinen* scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen. Die Absonderung der Kittsubstanz muss wohl zu gleicher Zeit mit der Eiablage vor sich gehen. Es dürfte schwerlich der Fall sein, dass sich beide Prozesse zeitlich folgen, dass also zuerst die Eier abgegeben und erst dann mit Kittmasse übergossen werden. Man findet hie und da Laichklumpen mit langen, röhrenförmigen Anhängseln, an deren Ende noch ein Ei eingeschlossen ist. In solchen Fällen wird das Tier während der Eiablage aus irgend einem Grunde zu einem Platzwechsel veranlasst worden sein, welchem Umstande dann die bizarre Form des Klumpens zuzuschreiben ist.

Über die ersten Vorgänge im Ei konnten nur wenige Beobachtungen gemacht werden. Bereits *Claparède* erwähnt das Vorkommen zahlreicher Zellen, welche er als Hämamoeben ansieht. *Henking* nennt sie vacuolisierte Zellen. Ihr feinkörniges Plasma beschränkt sich auf eine periphere Zone. Der Kern wird nur schwer in einer verdickten Stelle derselben wahrgenommen. Den grössten Teil der Zelle beansprucht eine Vacuole, die eine klare Flüssigkeit enthalten soll. *Henking* scheint diesen Zellen die Möglichkeit zuzuschreiben, das Apoderma zu bilden. Sie sind in der Tat zunächst in grosser Anzahl vorhanden. Vor dem Ausschlüpfen der Larve aber treten sie nur noch vereinzelt auf. Sie scheinen nach und nach resorbiert zu werden. Meine Beobachtungen stimmen mit denjenigen *Henkings* überein. Doch habe ich häufig nicht nur eine Vacuole in der Zelle vorge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

funden, sondern eine Reihe von verschiedener Grösse. Ob diese vacuolisierten Zellen wirklich an der Bildung des Apoderma beteiligt sind oder nicht, möge vorläufig dahingestellt sein. Frühzeitig entsteht aber unter der Eihaut eine dünne Membran: *Henkings* und *Kramers* Apoderma.

Mit diesem Momente tritt die Entwicklung in das Schadonophanstadium ein. Das Apoderma vergrössert bald seine Oberfläche. Die Enge des Raumes zwingt es, sich unter der Eihaut in Falten zu legen. Jederseits bildet sich auf ihm eine kleine trichterförmige Ausstülpung, welche innen zur Ansatzstelle eines fleischigen Stranges dient, der die Verbindung mit dem Embryo herstellt. *Henking* deutete das eigentümliche Organ auf dem Apoderma als Urpore und erblickte im Verbindungsstrang eine Urtrachee, deren Aufgabe darin zu suchen sei, den wachsenden Embryo stets mit frischer Luft zu versorgen. *Kramer* glaubte indessen, dieses Organ einfach als Suspensorium für das sich entwickelnde Tier ansprechen zu müssen. Seine Auffassung dürfte der Wirklichkeit am besten entsprechen. Infolge seines Wachstums sprengt der Embryo die alte Eihaut bald. Diese wird abgeworfen und liegt nun, vielfach zusammengelegt, in der Hülle aus Kittmasse. Es muss hier der Irrtum mehrerer Forscher richtiggestellt werden, welche die durch die abgeworfenen und zusammengefalteten Eihäute entstandenen ritzenförmigen Figuren als spätere Austrittsstellen der Larve aus der Kitthülle beschrieben. Das Apoderma vermag sich nun auszudehnen. Es bläht sich auf, glättet seine Falten, nimmt eiförmige Gestalt an und rückt weit von der in Bildung begriffenen Larve ab, ihr zu weiterem Wachstum einen gewissen Spielraum lassend. Das Apoderma selber erscheint nun als gänzlich strukturlose, durchsichtige Membran, deren einziges Merkmal im Vorhandensein der beiden Urporen besteht.

Am Embryo erkennt man knospende Auswüchse, aus denen Beine und Palpen hervorgehen. Sein Körper nimmt mehr und mehr definitive Gestalt an. Mit der Anlage der Hüftplatten geht das Abtrennen der einzelnen Bein- und Palpenglieder Hand in Hand. Die Augen, Borsten etc. werden angelegt. Mit dem Grösserwerden des Tieres aber wird der Verbindungsstrang nach und nach resorbiert. Man erkennt nun genau die Ansatzstellen dieser Stränge am Körper. Sie liegen zwischen der ersten und zweiten Hüftplatte. Die junge Larve füllt bald den Innenraum des Apodermas gänzlich aus. Vor dem Ausschlüpfen wird die Verbindung mit der Urpore gelöst. Während des larvalen Lebens bleiben aber grosse, von Chitinringen umfasste Poren zwischen den Ansatzstellen der beiden ersten Beinpaare zu sehen. Die Larve ist zum Ausschlüpfen bereit, durchreisst das Apoderma und tritt in die Hülle aus Kittsubstanz. Sie muss auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deren Wandung durchbrechen, um endlich ihre völlige Freiheit zu erlangen.

Wenn auch die Entwicklung von *Thyas* in dieser ersten Periode in den Hauptzügen ähnlich verläuft wie die eben von *Lebertia* beschriebene, so sind doch eine Reihe von Abweichungen zu nennen, welche meiner Ansicht nach *Kramers* Auffassung zu bekräftigen vermögen, dass die *Hydracarinen* nicht alle von den gleichen Stammformen abzuleiten sind.

Schon in der Art der Laichablage treten nennenswerte Verschiedenheiten auf. Hier wird jedes einzelne Ei von einer besondern Hülle aus Kittsubstanz umgeben, welche das Ei gleichsam mit einer dicken Schale umgibt. Die Kittsubstanz hat nicht mehr das von nach innen sich erweiternden Poren durchsetzte Aussehen, sondern gleicht einer Masse feinen, erstarrten Schaumes. Die so von besondern Kittschalen umgebenen Eier werden zu Reihen oder Klumpen zusammengefügt, jedoch so, dass die Ansatzstelle zwischen den Nachbareiern deutlich sichtbar bleibt. Die Eiablage muss bei *Thyas* langsamer vor sich gehen als bei *Lebertia* und so verzögert sein, dass die Kittschale eines Eies Zeit findet, sich zu erhärten, bevor das andere abgegeben wird. Unter der Eihaut wird das Apoderma gebildet, und bald darauf muss die Sprengung derselben, gleichzeitig aber auch der Kittschale vor sich gehen. Dass aber diese Arbeit für den *Thyas*embryo bedeutend schwieriger sein muss, als das blosse Sprengen der Eihaut bei *Lebertia,* dürfte ohne weiteres einleuchten. Seine Aufgabe wird aber durch das Vorhandensein verschiedener Hilfsmittel erleichtert. Das Apoderma trägt nämlich zwei auf dem Rücken und den Seiten querverlaufende Reihen langer, spitzer Dornen, die sich auf breiter, transversaler Basis erheben. Sie erreichen auf dem Rücken ihre grösste Länge und verkürzen sich auf den Seiten. Ihr Zweck dürfte darin zu suchen sein, dass sie bei der Sprengung der Eihaut und der Kittschale eine Rolle zu spielen haben, indem sie infolge des vom wachsenden Embryokörper ausgeübten Druckes wie Messer in die ihn umgebenden Hüllen hineindringen und sie lockern. Während der Faltung des Apodermas unter der Eihaut dürften die beiden Dornenreihen unmittelbar hintereinander liegen und auch die Schale auf derselben Linie durchstossen, beim Ausdehnen des Apodermas aber und während des Glättens der Falten auseinanderweichen und einen Druck nach entgegengesetzten Seiten ausüben, was zur Folge das Klaffen der Schalenhälften hätte. Zwischen den Schalenhälften tritt das Apoderma als ovale Hülle frei zutage. In ihr führt der Embryo seine Entwicklung weiter. Sowohl das Kopfende wie auch das hintere Ende der Apodermahülle steckt noch in der mit der Eihaut austapezierten halben Kittschale, deren vordere aber meist abgeworfen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wird, während die andere am Klumpen befestigt bleibt. Sehr selten macht sich die Apodermahülle ganz frei. Dann aber erkennt man deutlich, dass sie im Gegensatz zu *Lebertia* nicht ohne Struktur ist. Den ganzen mittleren Teil umgibt ein breiter Gürtel niedriger, zugespitzter, aber wenig dicht gesäter Papillen, während die beiden Pole, welche ja gewöhnlich in der Kittschale verbleiben und keines weitern Schutzes bedürfen, vollständig glatt bleiben. Die Aufgabe dieses Papillenbesatzes, der sich auf den freiliegenden Teil der dünnen Membran beschränkt, dürfte wohl darin bestehen, das junge Tier vor raubgierigen Angriffen zu schützen.

Die ausgeschlüpften Larven charakterisieren sich durch den Besitz von erst sechs Beinen statt acht, wie sie später die Nymphe und die Imago aufweisen. Naturgemäss sind auch nur drei Hüftplattenpaare entwickelt. Am Maxillarorgan, dem sog. Pseudocapitulum, sitzen zwei kurze fünfgliedrige Palpen. Die Haut ist feinliniert. Von einem Genitalorgan ist keine Spur zu erkennen. Bis jetzt wurde allgemein angenommen, dass der Fuss der Larve aus fünf Gliedern aufgebaut sei, während er später sechs zähle. Dies trifft für die Mehrzahl der bisher bekannt gewordenen Larven zu. Auch die *Lebertia*larve bildet keine Ausnahme von dieser Regel. Dagegen wurden bei zwei verschiedenen *Thyas*spezies Beine vorgefunden, die bereits sechsgliedrig waren. Zum mindesten war die Zweiteilung des zweiten Gliedes im Begriffe, sich zu vollziehen. Wenn auch die Larven zweier nahe verwandter Gattungen diese Eigenschaft mit *Thyas* teilen, so steht sie doch ziemlich vereinzelt da, und dieses Verhalten vermag noch nicht erklärt zu werden. Auch in der Ausstattung der Beine differieren die beiden Larven. Der Borstenbesatz ist bei *Lebertia* schwach. Die kurzen Beine tragen drei Krallen; sie sind zu Kletterorganen geworden. Die langen Beine der *Thyas*larve weisen besonders in ihren Endgliedern starke Beborstung auf und endigen mit einer Kralle. Sie tragen den Charakter von Gehfüssen, die dazu bestimmt sind, den Tierkörper auf der Wasseroberfläche zu tragen. Die Zahl der Unterschiede liesse sich leicht verdoppeln. Kurz, die *Lebertia*larve trägt den Habitus eines Wassertieres, die *Thyas*larve gleicht jedoch ihren Verwandten auf dem Festlande, und mit *Kramer* lässt sich konstatieren, dass erstere viel früher in das flüssige Element eingewandert sein muss als letztere.

Noch eine Eigentümlichkeit der *Thyas*larve muss erwähnt werden. In der Mitte der ventralen Fläche, da wo bei der Imago das Geschlechtsorgan sich vorfindet, fanden sich bei noch nicht ganz zur Larve entwickelten Embryonen nebeneinander zwei kleine napfähnliche Gebilde, wie sie das spätere Genitalorgan aufweist. Sie scheinen vor dem Ausschlüpfen resorbiert zu werden. Ich konnte zwar die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Larven dieser *Thyas*spezies nicht untersuchen. Bei nahe verwandten Arten konnte dieses Organ während des larvalen Lebens nicht mehr entdeckt werden.

Welches ist nun das weitere Schicksal der beiden Larven? Die allgemein unter den Hydracarinologen verbreitete Ansicht ist die, dass die Milben die Zeit ihrer ersten Verpuppung auf irgendeinem Wassertiere verbringen. Die Tatsache aber, dass gewisse Arten, vor allem Bewohner kalter Bäche, Quellen und Seen, und unter diesen wieder einige *Lebertia*-Arten ihre Puppenruhe im Schutze der Blattachsen von Moosen oder unter Steinen, auch auf dem Grunde stehender Gewässer verbringen, möchte mich zur Vermutung verleiten, dass diese in keiner Weise zu zeitweiligem Parasitismus übergehen. Anders *Thyas;* bald nach dem Ausschlüpfen entsteigt die Larve dem Wasser und hält sich auf der Oberfläche sumpfiger Wasseransammlungen auf. Bei der ersten Gelegenheit befällt sie das ihr zusagende Insekt, in dessen Haut sie sich mittels der Mundwerkzeuge einbohrt und äusserst fest hält. Das Insekt aber trägt sie von Ort zu Ort, und während dieses Wanderlebens in einem gänzlich andern Medium macht sie ihre Umwandlung zur Nymphe durch. Ist diese weit genug fortgeschritten, so sucht sie wieder in das Wasser zu gelangen. Dazu dürfte sich besonders der Zeitpunkt eignen, wo das Insekt zur Laichablage sich auf die Wasseroberfläche niederlässt. Dass aber der Forscher, weil die Larve auf eine gewisse Zeit das Wasser verlässt, nicht immer den ganzen Verlauf der Entwicklung wird verfolgen können, findet darin seine direkte Bestätigung, dass die ganze zweite Entwicklungsperiode von *Thyas* noch unbekannt ist. Diese kann jedoch an *Lebertia* verfolgt werden.

Mit dem Eintritt der Puppenruhe beginnt die zweite Periode der Entwicklung. Sie wird eingeleitet durch das Nymphochrysalidenstadium. Das Tier erscheint völlig leblos. Es hat seine Beine weit gespreizt; sie stehen in gestreckter Haltung vom Körper ab. Dieser schwillt beträchtlich an. Unter der Haut bilden sich die bereits während des Schadonophanstadiums auftretenden vacuolisierten Zellen. Sie sind es, welche nach *Henking* die Haut von der darunterliegenden Körpermasse abtrennen. Letztere zieht sich aus Palpen und Beinen zurück, bis die Chitinscheiden ganz entleert sind, und ballt sich im Innern zu einem ovalen Klumpen zusammen. Es tritt eine Histolyse der Gewebe ein; gewisse Organe werden aufgelöst und wieder neugebildet. Andere, so vor allem der Lebermagen, scheinen ihr nicht unterworfen zu sein. Wohl aber muss eine beträchtliche Vermehrung der ganzen Körpermasse eintreten. Frühzeitig entsteht unter der Larvenhaut das Apoderma. Ihm fällt die Aufgabe zu, die sich in ihm entwickelnde Nymphe bis zu ihrem Austreten zu umgeben und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu schützen. Das Nymphochrysalidenstadium ist aber in das Nymphophanstadium übergegangen. Da die Nymphe die Larve an Grösse übertrifft, so wird, ähnlich wie im Ei, das Apoderma eine grössere Oberfläche aufweisen als die es umschliessende Larvenhaut, unter der es deshalb zunächst reichlich in Querfalten gelegt daliegt. Das wachsende Tier verursacht mit der Zeit das Sprengen der Larvenhaut, wodurch das Apoderma seine ihm zugedachte Ausdehnung einnehmen kann. Während es sich zur eiförmigen Hülle aufbläht, lösen sich einzelne Teile der geborstenen Larvenhaut los und fallen ab. Die leeren Bein- und Palpenhüllen werden meist abgeworfen. Ihnen folgen die Hüftplatten etc., und in den günstigsten Fällen bietet das nun freiliegende Apoderma die Möglichkeit, seinen Bau genauer zu untersuchen. Seine Oberfläche ist nicht glatt; je nach der Art trägt sie spitze, stumpfe, kurze oder längliche Papillen, auch Chitinleistchen. Sie weist aber noch ein zweites Charakteristikum auf: in der Mitte der ventralen Fläche liegen nebeneinander zwei kleine Näpfe von ähnlichem Bau wie die Genitalnäpfe, also an der gleichen Stelle, wo bei der Nymphe und bei der Imago das Geschlechtsorgan zu suchen sein wird. Die beiden Näpfe sitzen in einer papillenfreien Zone auf kurzen Stielen der Haut direkt auf und stehen nach innen in keiner Weise mit der sich entwickelnden Nymphe in Verbindung. Meines Wissens ist dieses Organ in der Literatur noch nirgends erwähnt; ich möchte es deshalb als *Nymphophanorgan* bezeichnen.

Im Innern der Apodermahülle entwickelt sich die Nymphe weiter. Die vacuolisierten Zellen nehmen an Zahl ab. Die Körpermasse wird mit einer Epidermis versehen. Es sprossen Auswüchse hervor, aus denen sich die Beine und Palpen bilden. Bereits sind vier Beinpaare vorhanden wie bei der Imago, und bei der nachfolgenden Abgrenzung der einzelnen Glieder erkennt man, dass jeweilen sechs Glieder angelegt werden. Frühzeitig bemerkt man die Augen, deren Pigment scheinbar direkt von der Larve auf den Nymphenkörper übergeht. Auf der Ventralfläche treten die Hüftplatten deutlich hervor, die bei *Lebertia* eine zusammenhängende Platte bilden. Hinter ihnen entsteht das provisorische Genitalorgan, bestehend aus vier kurzgestielten Näpfen, die im Viereck stehen und von zwei halbkreisförmigen Spangen aus Chitin eingefasst werden. Von einer Genitalöffnung ist noch keine Spur vorhanden. Mit der Zeit füllt die Nymphe den grössten Teil des Hohlraumes unter dem Apoderma an, ein orangegefärbter bis hellroter Körper in einer weisslichen Hülle. Ihre beiden hintern Beine sind auf der Ventralseite nach vorn umgeschlagen, die beiden vordern Extremitäten werden nach hinten umgebogen. Bald werden kleine Bewegungen einzelner Glieder wahrgenommen. Diese werden von Tag zu Tag deutlicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und zuletzt so stark, dass das Reissen der Apodermahülle erfolgt und die Nymphe durch die Öffnung auszutreten vermag.

Bei der *Thyas*nymphe interessiert vor allem das provisorische Genitalorgan, das auf der mittleren Bauchseite seine Lage hat. Es besteht aus vier ziemlich langgestielten Näpfen, die auch im Viereck angeordnet sind, und seitlich von je einem chitinösen, mit wenigen Börstchen besetzten Leistchen eingefasst werden, aus dem später die Genitalklappe entstehen wird.

Die Lebensweise der Nymphe ist nicht sehr von derjenigen der Imagines verschieden. Während der ganzen Dauer ihrer Existenz hält sie sich im Wasser auf; sie ist ein ausgesprochener Bewohner des Wassers. Wie lange das nymphale Leben dauert, konnte nicht bestimmt werden.

Vor der eintretenden dritten Entwicklungsperiode zieht sich das Tier an einen geschützten Ort zurück, sucht einen Unterschlupf in den Achsen der Moosblättchen oder unter Steinen. Es wiederholt sich nun in ganz analoger Weise der eben für die Metamorphose der Larve in die Nymphe beschriebene Prozess. Die Teleiochrysalide ruht scheinbar leblos mit weit auseinandergestreckten Beinen. Vacuolisierte Zellen treten auf. Der Körperinhalt ballt sich in der geblähten Nymphenhaut zusammen, nachdem Beine und Palpen entleert worden sind. Mit dem Auftreten des Apoderma beginnt das Teleiophanstadium. Die apodermale Hülle dehnt sich aus, sprengt das Kleid der Nymphe, welches sich fetzenweise loslöst und sich der Bein- und Palpenhäute entledigt. Im Innern geht die Neubildung der Imago vor sich. Unter der neugebildeten Epidermis erkennt man eine Anzahl dunkler Flecken, die halbkreisförmig die vordere Ventralfläche einnehmen. Sie sind die Ursprungsstellen der hervorsprossenden Extremitäten und des Maxillarorgans. Ungefähr die Mitte der Bauchseite nimmt das äussere Genitalorgan ein. Es besteht bei der geschlechtsreifen *Lebertia* aus einer Spalte, welcher jederseits in einer Reihe hintereinander drei Genitalnäpfe folgen. In geschlossenem Zustande überdecken die beiden seitlich befestigten Chitinklappen das ganze Organ. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Thyas:* drei Paare hintereinanderliegender Näpfe neben der Geschlechtsöffnung, welche durch vorgewölbte Lefzen verschlossen sind. Während die beiden vordern Napfpaare kurzgestielt und durch einen weiten Abstand getrennt sind, so sitzt das hintere Paar auf längerm Stiele und ist nur wenig vom mittleren entfernt. Zwei seitlich befestigte Genitalklappen vermögen einen Teil des Geschlechtsfeldes zu bedecken.

Noch bleibt das dritte Apoderma etwas genauer zu betrachten. In beiden Genera erweist es sich wieder als eine mit Papillen oder Chitinleistchen bedeckte Haut. Ihr eigentümlichstes Merkmal besteht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber im Besitz eines wieder die Mitte der ventralen Fläche einnehmenden Organes, welches ganz an ein in Entwicklung begriffenes Geschlechtsorgan erinnert. Dieses, das *Teleiophanorgan,* ist wie das Nymphophanorgan bis zum heutigen Tage unbekannt geblieben. Bei der Gattung *Lebertia* besteht es aus zwei ovalen, von schwachen Chitinbogen umgebenen Stellen des Apoderma, welche in ihrem hintern Teile zwei Näpfe, meist von ungleicher Grösse tragen. Vor ihnen kann man bei gewissen Arten hie und da noch zwei oder vier jedoch viel kleinere Näpfe wahrnehmen; bei andern Arten finden sich nur noch deren Ansatzstellen vor. Bei *Thyas* aber besteht es aus drei gutentwickelten, hintereinander liegenden Napfpaaren. Die beiden vordern stehen wie bei der Imago in der Grösse etwas hinter dem dritten zurück. Sie sind auch kürzer gestielt. Zwischen den beiden Napfreihen erheben sich, durch eine mediane, longitudinale Furche getrennt, zwei lefzenartige Vorwölbungen des Apoderma. Ihr Papillenbesatz ist viel dichter als auf den übrigen Partien der Hüllmembran. Die longitudinale Furche bezeichnet die spätere Lage der Genitalöffnung; ein Durchbruch findet aber auf dem Teleiophanstadium nicht statt.

Beim Vergleich der beiden Teleiophanorgane fällt sofort auf, dass dasjenige von *Thyas* noch bedeutend besser entwickelt ist als dasjenige von Lebertia. Die Ähnlichkeit des erstern mit dem Genitalorgan der Imago ist frappant. Bei *Lebertia* dagegen kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, dass ihr Teleiophanorgan in Verfall begriffen ist. Es darf wohl angenommen werden, dass in frühern Generationen sämtliche sechs Näpfe in gleich ausgezeichneter Weise angelegt wurden. Wahrscheinlich infolge Nichtgebrauches verkümmert ein Teil nach dem andern, sodass heute nur noch wenige Reste vorhanden sind. Auch hierin dürfen wir wohl einen weitern Beleg für *Kramers* Ansicht erkennen, es seien gewisse *Hydracarinen* früher als die andern ins Wasser eingewandert.

Nach vollendeter Entwicklung verlässt die Imago das Apoderma, nachdem sie es aufgebrochen hat.

Für mich unterliegt es keinem Zweifel mehr, dass sowohl das Nymphophanorgan wie auch das Teleiophanorgan Stadien im Entwicklungsgange des Genitalorgans darstellen. Dafür spricht nicht nur die stets gleichbleibende Lage auf der Mitte der Ventralseite, die mit derjenigen des provisorischen Genitalorgans der Nymphe und mit dem definitiven der Imago übereinstimmt, sondern auch der Aufbau der beiden Organe selber, besonders die Näpfe, bei *Thyas* die lefzenartigen Vorwölbungen im Teleiophanstadium, die Chitinbogen, die als Vorläufer der Genitalklappen aufgefasst werden können. Ob die beiden Näpfe im Schadonophanstadium, welche bisher nur bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einigen Embryonen derselben Art entdeckt worden sind, als Vorstufe des ganzen Entwicklungsganges betrachtet werden dürfen, mag vorläufig dahingestellt bleiben. Die vom Genitalorgan durchlaufenen Stadien sind also folgende: Nymphophanorgan, provisorisches Genitalorgan, Teleiophanorgan, definitives Genitalorgan, wovon man sich leicht durch direkte Anschauung bei günstigen Objekten überzeugen kann. Im Nymphophanstadium liegen zwei Organe übereinander: auf dem Apoderma das zweinäpfige Nymphophanorgan, darunter auf der neugebildeten Nymphenhaut das provisorische Genitalorgan. Im Teleiophanstadium liegen sogar drei Organe übereinander: zuoberst, auf der abfallenden Nymphenhaut, das provisorische Organ der Nymphe mit vier Näpfen, darunter, auf dem Apoderma, das sechsnäpfige, oder durch Reduktion vier- oder zweinäpfige Teleiophanorgan, und zuunterst, auf der neugebildeten Epidermis der Imago, das sechsnäpfige, völlig entwickelte Organ. Mit der fortschreitenden Entwicklung geht also eine Erhöhung der Napfzahl Hand in Hand.

Ähnliche Beobachtungen wurden bei einer weitern sechsnäpfigen Hydracarine, einem Vertreter der Bachfauna, gemacht. Es ist die Gattung *Sperchon,* welche sich *Lebertia* näher anzuschliessen scheint als *Thyas,* weil auch da die Näpfe des Teleiophanorgans meist nur in reduzierter Zahl, nämlich zwei, auftreten.

Es mögen schliesslich noch einige Fälle angeführt werden, die sich nicht auf sechsnäpfige Milben beziehen; sie bestätigen jeweilen die Ansicht, Nymphophan- und Teleiophanorgan seien frühe Stadien in der Entwicklung des Genitalorganes und dass die Napfzahl mit fortschreitender Metamorphose zunimmt. Von diesen Formen kenne ich jedoch nur die dritte Entwicklungsperiode.

Die Nymphe einer nahen Verwandten der von *Claparède* so ausführlich beschriebenen *Unionicola bonzi (Clap.)* ist am medialen Hinterrand der Ventralfläche mit zwei Paaren grosser Näpfe ausgezeichnet. Die Napfzahl erhöht sich auf dem Teleiophanstadium auf sechs. Ihre Lage ist dieselbe, dagegen hat ihre Grösse eine Reduktion erfahren. Das erwachsene Tier besitzt wieder zehn grosse Näpfe an derselben Stelle wie die vorausgegangenen Stadien.

Die Nymphe von *Aturus scaber Kramer* trägt am hintern Körperrande ventral zwei Napfpaare. Das Teleiophanorgan besteht jederseits aus zwei Reihen winziger Näpfe, je 16 bis 17 an der Zahl, während die Imago zu beiden Seiten der Genitalspalte und längs des Körperrandes mit einer ähnlichen Anzahl grösserer Näpfe ausgerüstet ist.

Hydrovolzia placophora (Monti) besitzt im erwachsenen Zustand und als Nymphe gar keine Näpfe. Ihr Genitalorgan ist weit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach vorn verlagert. Ich hatte zweimal die Gelegenheit, die Entwicklung während der dritten Periode zu verfolgen und unterzog besonders auch das Apoderma einer genauen Untersuchung. Dieses trug keine Näpfe, zeigte aber weit vorne auf der ventralen Fläche ein Organ, welches dem Teleiophanorgan entsprechen dürfte. Es besteht aus drei kleinen in einer querliegenden Reihe sich befindliche und von Chitinringen umfasste Stellen, die auf der Innenseite der Apodermahülle zum Ausgangspunkte eines röhrenförmigen, häutigen Anhanges von geringer Länge werden.

Die eben geschilderten Verhältnisse betreffen bis auf eine Ausnahme Formen fliessender Gewässer. Es ist jedoch kein Grund vorhanden, sie den Formen der Seen und Weiher abzusprechen. Ich bin überzeugt, dass jede Milbe Nymphophanorgan und Teleiophanorgan während der Puppenruhen ausbildet, es wäre denn, die beiden Organe seien schon so in Verfall geraten, dass von ihrer Anlage keine Spur mehr vorhanden ist. Ich habe vier verschiedene Arten in dieser Hinsicht untersuchen können und jedesmal vollständig analoge Verhältnisse vorgefunden. Sie betreffen die weiter oben genannte *Unionicola*, eine *Pionacercus*-Art und zwei verschiedene Vertreter des Genus *Lebertia*, *Lebertia rufipes Koen.* und *Lebertia cognata Koen.* aus Hochalpenseen.

Wenn aber Nymphophanorgan und Teleiophanorgan wirklich frühe Stadien des Genitalorganes sind, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf, welchen Zweck sie als einzige Organe auf einer membranösen Hülle zu erfüllen haben, Organe, die ausserdem bei verschiedenen Arten als im Verfall begriffen erkannt worden sind. Funktionellen Wert können sie gewiss keinen besitzen. Ob ihnen sekundär eine andere Aufgabe zugeschrieben worden ist, kann auch kaum angenommen werden. Sie sind ja verurteilt, in kürzerer oder längerer Zeit zu verschwinden. Aber eben dieser Punkt vermag vielleicht die Spur zu weisen, wenn nämlich angenommen wird, dass sie früher nicht die einzigen Organe auf dem Apoderma darstellten, sondern auch Beine, Mundwerkzeuge, Palpen etc. vorhanden waren, dass sogar die nun ruhenden Stadien Beweglichkeit besassen. Schon *Kramer* hat sich die Frage vorgelegt, ob die nur von einem Apoderma umgebenen Schadonophan-, Nymphophan- und Teleiophanstadien als gleichwertige mit den freilebenden aufzufassen seien. Wenn nach den Entwicklungsverhältnissen bei andern Milbenfamilien Ausschau gehalten wird, so gewinnt diese Auffassung bedeutend an Wahrscheinlichkeit. Wir finden z. B., dass sich bei den *Oribatiden* zwischen Ei und Imago ausser der Larve drei Nymphen einschalten. Bei einer Reihe anderer Familien werden bloss zwei Nymphen ausgebildet. Bei den *Tarsonemiden* geht sogar das geschlechtsreife Tier direkt aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Larve hervor; alle Nymphenstadien werden hier unterdrückt. Soviel ist jedoch gewiss, dass die meisten Milbenfamilien mehr Nymphenstadien ausbilden als die *Hydracarinen.*

Es liegt nun auf der Hand anzunehmen, dass auch bei den *Hydracarinen* früher eine grössere Anzahl freilebender Stadien zwischen Larve und Imago eingeschaltet war. Es trat nicht allein *eine* Nymphe in der Entwicklungsreihe auf; es dürften ihrer *drei* vorgekommen sein. Früher ist das Nymphophanstadium eine freilebende erste Nymphe gewesen, die in Form des Nymphophanorganes einen Vorläufer des Geschlechtsorganes besass, aber auch mit Beinen, Epimeren, Mundwerkzeugen ausgerüstet war. Das Apoderma ist der Körperhaut dieser ersten Nymphe gleichzustellen. Die weitere Entwicklung der ersten Nymphe ging sehr rasch vor sich und zwar in direkter Weise ohne Bildung einer apodermaähnlichen Membran, so wie sie noch heute bei den *Tetranychiden* beobachtet wird. Der ausschlüpfenden zweiten Nymphe entspricht die jetzige freilebende Nymphe, welche nach einer analogen Verwandlung zur dritten Nymphe umgebildet wurde, dem heutigen Teleiophanstadium. Apoderma und Teleiophanorgan stellen die letzten Überreste dieser dritten Nymphe dar, die ausserdem Beine, Mundwerkzeuge etc. besass. Heute sind nun alle Organe der ersten und dritten Nymphe zurückgebildet worden; Nymphophanorgan und Teleiophanorgan und Apoderma erinnern allein noch an die vergangenen Zeiten, und auch deren Fortbestehen ist ernstlich gefährdet. Ihr Verfall ist bei den frühen Einwanderern ins Wasser schon ausgeprägter als bei den Formen, deren Übertritt ins flüssige Element weniger weit zurückgreift.

Wenn die Kenntnis der *Hydracarinen*entwicklung zahlreiche stammesgeschichtliche Probleme bei den Wassermilben ihrer Lösung näher zu bringen vermag, so dürfte sie uns in gewissen Fällen auch die Mittel in die Hand geben, biologische Fragen zu beantworten. Die Frage: „Wie hat die aquatile Tierwelt nach den Eiszeiten das Hochgebirge erreicht?“ beschäftigt die Forscher immer noch, und die Vertreter der passiven Verbreitungsart haben sich noch immer nicht mit den Fürsprechern der aktiven Wanderung geeinigt.

Für die Verbreitung der Wassermilben spielt die zweite Entwicklungsperiode eine grosse Rolle. Es wurde weiter oben die Beobachtung festgestellt, dass die *Thyas*larven sich an Insekten zur Vornahme ihrer ersten Puppenruhe festheften, dass aber die Nymphophanstadien von *Lebertia* an Moosblättchen ihre Entwicklung zur Nymphe durchmachen, sich also keiner Wirtstiere bedienen, die sie gleichzeitig einer andern Lokalität zuführen würden. Es scheint also, dass sich *Thyas* auf passive, *Lebertia* aber auf aktive Weise verbreite. Inwiefern diese Ansicht zutrifft, kann heute nicht entschieden werden; unsere Kennt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nisse in dieser Frage sind noch viel zu dürftig. Trotzdem seien einige Bemerkungen gestattet.

Sehr zahlreich sind die Fälle, wo *Hydracarinen*larven als Parasiten anderer wirbelloser Tiere, aber auch von Wirbeltieren festgestellt worden sind. Allgemein hält man dafür, dass alle Arten eine gewisse Zeit ihres jugendlichen Lebens parasitisch verbringen, und dass eben diese Periode dazu benützt wird, andere Wohnorte zu beziehen. Wohl die meisten *Hydracarinen* bedienen sich dieser Art, sich von einem Gewässer zum andern tragen zu lassen, vor allem die Formen der Seen und Weiher. Auf der ruhigen Wasseroberfläche warten sie das Erscheinen desjenigen Tieres ab, dem sie sich anvertrauen wollen. Mit Hilfe geflügelter Insekten und der Vogelwelt erobern Formen der Tiefebene die hochgelegenen Alpenseen und vermögen sich, ihrer grossen Resistenz wegen, an die so verschiedenen Verhältnisse anzupassen. Auch Arten, welche in ähnlichen Lokalitäten wohnen wie *Thyas*, gelingt es ohne Mühe, sich an die ausschlüpfenden Mücken und Fliegen festzusetzen.

Wie aber vollzieht sich die Verbreitung derjenigen Wassermilben, welche im schäumenden Bach mit stetig bewegter Oberfläche zu Hause sind? Ist ihnen Möglichkeit geboten, sich passiver Transportmittel zu bedienen oder sind sie darauf angewiesen, aktiv zu wandern? Auf den ersten Blick scheint keine der beiden Arten in Betracht fallen zu können, und doch liegen Beobachtungen darüber vor, dass beide Wege beschritten werden. *Taylor* berichtet von *Hydracarinen*larven, die er in den Puppengehäusen einer *Tendipedide* fand, und die sich am Thorax der Puppe festgeklammert hielt. Wenn die Puppe zum Ausschlüpfen an die Wasseroberfläche schwimmt, so nimmt sie die *Hydracarinen*larve mit. Sobald die Puppenhaut platzt, schwingt sich die Milbenlarve auf das ausschlüpfende Tier und wird von ihr im Fluge mitgeführt. *Kieffer, Thienemann* und andere Forscher haben in mehreren Fällen Larven von Wassermilben an *Phryganiden*puppen gesehen. Wenn es ihnen jedoch nicht gelungen ist, *Taylors* Angaben zu bestätigen, so machen es ihre Beobachtungen doch sehr wahrscheinlich, dass auch in diesen Fällen die ausschlüpfenden Imagines von den auf diesen Moment harrenden Milbenlarven befallen worden wären. Für die aktive Wanderung spricht das Auffinden von Milben an fast senkrechten, von reissendem Wasser überfluteten Stellen, wohin die Tiere gewiss nicht von Insekten haben hingetragen werden können.

In allen Fällen, wo sich die Milbe zur Verbreitung durch Insekten forttragen lässt, werden wir das Nymphophanstadium nur selten zu Gesicht bekommen. Was muss aber von *Lebertia* gehalten werden, deren erste Puppen aus dem Moos in manchmal grossen Mengen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

herausgelesen werden können? Wir dürfen nicht annehmen, dass sich ihre Larve nur für wenige Momente einem Insekt anvertraut, von ihm fortgeführt wird und sich dann fallen lässt und am neuen Ort ihre Entwicklung beendet. Sie würde zweifellos in den meisten Fällen von den Fluten mitgerissen werden. Noch weniger wahrscheinlich ist wohl der Fall, wo die Milbe mitten in der Verpuppungsperiode das Insekt verlässt. Es haftet zu fest an dessen Körperdecke. Zudem ist es bewegungslos, und es dürfte ihm deshalb wohl selten gelingen, den günstigsten Moment zur Rückkehr ins Wasser zu benützen. Auch ist nicht denkbar, dass sich die Apodermahülle am Insekt aus der alten Larvenhaut herausschält. Die aufgefundenen Nymphophanstadien waren stets noch mit der Larvenhaut versehen. Jedesmal würde aber die ins Wasser gelangende Puppe der Gefahr des Fortschwemmens nicht entrinnen, da sie sich nirgends festhalten kann. *Gewisse Arten von Lebertia scheinen also ihre Entwicklung vollständig im Wasser durchzumachen.* Für sie würde dann folglich auch die passive Verbreitung nicht in Betracht fallen. Es dürfte sich aber hier nicht nur um eine noch grössere Anpassung der betreffenden Formen an das Wasserleben in *Kramer*'schem Sinne handeln, sondern auch um eine Lokalisierung dieser Arten. Soweit unsere Kenntnisse einen Schluss zulassen und unter der Voraussetzung, dass die Annahmen der Wirklichkeit entsprechen, kann dem Gesagten eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden. Die Namen der in Frage kommenden Spezies nennen zum grössten Teil Vertreter des Genus *Lebertia: Lebertia zschokkei Koenike, Lebertia maculosa Koen., Lebertia tuberosa Thor,* drei Formen, die jede Quelle manchmal zu Hunderten enthält, wahrscheinlich auch *Lebertia rufipes Koen.,* die in allen hochgelegenen und kalten alpinen Becken und in der Tiefe der grossen subalpinen Seen massenhaft auftritt. Aber auch von einer *Sperchon*art besitze ich einige aus Bächen der nordschwedischen Hochgebirge stammende Nymphophanstadien. Alle diese Arten vermögen nur an solchen Lokalitäten zu leben, die ihnen Wasser von konstant tiefer Temperatur zu bieten vermögen. Sie sind wohl die Stenothermen unter den Stenothermen. Ihr heutiges Verbreitungsgebiet scheint auf die Alpen beschränkt zu sein. Voreiszeitlich sind sie alpinen Ursprungs, haben während der Eiszeit am Rande der Gletscher gelebt und sind den zurückgehenden Eismassen wieder auf dem Fusse gefolgt. Sie halten sich heute noch in deren unmittelbarer Nähe auf, an Stellen, die ihnen allein ein Lebensoptimum darbieten. Ihre Anpassungsfähigkeit an höhere Temperaturen ist gering. Sie müssen lokalisiert bleiben und haben die passive Wanderung ganz aufgegeben.

Manuskript eingegangen 19. Oktober 1916.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 28_1917

Autor(en)/Author(s): Walter Charles

Artikel/Article: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung bachbewohnender Milben 1148-1164