

STEFFEN WOAS

# Die Gattungen *Poroliodes* und *Cymbaeremaeus* und ihr verwandtschaftliches Umfeld

## Kurzfassung

Die phylogenetische Entwicklung der Höheren Oribatiden lässt sich in drei Linien zusammenfassen, der damaeid-belbiden, der poronot-pterogasterinen und der oppiiden Entwicklungslinie. Die Iodide Organisation bildet die Basis dieser drei Entwicklungslinien. Zur Kennzeichnung der Iodiden Organisation werden die beiden Arten *Poroliodes farinosus* und *Cymbaeremaeus cymba* detailliert beschrieben. Ihre verwandtschaftliche Stellung im Übergangsfeld zwischen Niederen und Höheren Oribatiden wird diskutiert.

## Abstract

### *Poroliodes* and *Cymbaeremaeus* and their position in the phylogeny of Oribatid mites

The phylogenetical unfolding of higher oribatid mites results in three evolutionary lines, the damaeid-belbid, the poronot-pterogasterine and the oppiid line. The Iodid organization forms the basis of these three evolutionary lines. To characterize the Iodid organization a detailed description of the species *Poroliodes farinosus* and *Cymbaeremaeus cymba* is given. The systematical position of these two species within the transitional field between lower and higher Oribatid mites is discussed.

## Autor

Dr. STEFFEN WOAS, Staatliches Museum für Naturkunde, Postfach 111364, D-76063 Karlsruhe.

## 1. Einleitung

Die morphologische Organisation der Oribatiden stellt sich im wesentlichen als additive Verdrängung labil-basaler, regressiver, palaeosomater und cosmochthoniid-enarthronoter Merkmalsmuster durch eine progressiv-statische holosomate Grundorganisation dar. Diese holosomate Organisationsfolge, eine sich auf Artengruppierungen der Niederen Oribatiden konzentrierende Abwandlung von Merkmalsmustern, erstreckt sich bis zu den basalsten hermannielliden, plasmobatiden und Iodiden Taxa unter den Höheren Oribatiden und schließt in deren verwandtschaftlichem Umfeld mit der endgültigen Etablierung der holosomaten Grundorganisation ab. Zeitgleich kündigt sich die Herausbildung einer progressiv-statischen oppiiden Grundorganisation an. Die holosomate Organisationsfolge geht hierdurch in eine oppiide Organisationsfolge über, welche sich ausschließlich auf die Höheren Oribatiden beschränkt und in deren Verlauf es zur additiven Verdrängung labil-basaler, regressiver, partiell auf

die Niederen Oribatiden verweisender hermannielliden, plasmobatiden und Iodiden Merkmalsmuster durch die progressiv-statische oppiide Grundorganisation kommt. Der vollständig etablierte Zustand der oppiiden Grundorganisation wird durch die peripheren Artengruppen der Oppioidea repräsentiert.

Eingebettet in die holosomate Organisationsfolge der Niederen Oribatiden bilden sich weitere progressiv-statische, prominente Organisationsformen heraus, die von der sich fortschreitend etablierenden holosomaten Grundorganisation zunehmend abweichen: die mixonomat-phthiracaride und die holosomat-nothroiden Organisationsform. Während die mixonomat-phthiracaride Organisationsform ihre endgültige Etablierung innerhalb der Phthir- und Euphthiracaridae erfährt, wird der vollständig etablierte Zustand der holosomat-nothroiden Organisationsform durch die Hermanniidae repräsentiert.

Auch innerhalb der oppiiden Organisationsfolge der Höheren Oribatiden bilden sich zunehmend prominente Organisationsformen heraus, die von der sich fortschreitend etablierenden oppiiden Grundorganisation divergieren: die eupheredermat-damaeobelbide, und die poronot-pterogasterine Organisationsform. Die eupheredermat-damaeobelbide Organisationsform etabliert sich innerhalb der peripheren Damaeidae und Belbidae, der vollständig etablierten Zustand der poronot-pterogasterinen Organisationsform wird durch u. a. die peripheren Ceratozetidae, Galumnidae, Haplozetidae und Oribatulidae repräsentiert.

Die Organisationsfolgen dokumentieren ineinandergreifende Vorgänge des kontinuierlichen organisatorischen Wandels, was in einem hochgradig komplexen Verteilungsbild der hieran beteiligten Merkmalsausbildungen zum Ausdruck kommt. Die Komplexität der Merkmalsverteilung wird dabei durch die zahlreichen Merkmalsüberlagerungen innerhalb der beiden Organisationsfolgen unterstrichen, die man als Homologiebrücken betrachten kann. Diese verbinden sowohl die labil-basalen, regressiven Merkmalsmuster als auch die verschiedenen zunehmend korrelativen, sich überregional installierenden Merkmalsmuster der progressiv-statischen Grundorganisation und der hierin eingebundenen verschiedenen prominenten Organisationsformen. Die Komplexität der Merkmalsverteilungen wird zudem durch die in ihrer speziellen Eigenart zahlreich hervortretenden ephemeren, hochgradig labilen,

sich lediglich regional installierenden Merkmalsmuster unterstrichen, welche durch die zahlreichen, in der Regel sehr kleinen Artengruppen innerhalb der verschiedenen Übergangsfelder repräsentiert werden.

Ziel der vorliegenden Abhandlung ist es, anhand einiger Beispiele jene Problematik darzulegen, welche sich aus der Komplexität der Merkmalsverteilungen für den Verwandtschaftsnachweis innerhalb der Oribatiden ergibt. Vervollständigt wird diese Erörterung durch eine detailliertere Neubeschreibung der zu den basalen Höheren Oribatiden gehörenden aponototen Arten *Poroliodes farinosus* (C. L. KOCH, 1840) und *Cymbaeremaeus cymba* (NICOLET, 1855). Anhand ihrer spezifischen Organisation wird das Problem der für die Oribatiden charakteristischen komplexen Merkmalsverteilung und die sich hieraus ergebenden Schlussfolgerungen systematischer Art am konkreten Beispiel erläutert.

## 2. Beschreibung der Arten

### *Poroliodes farinosus* (C. L. KOCH, 1840)

1840 *Nothrus farinosus* C. L. KOCH, Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden, **9** (29): 8  
1888 *Nothrus theleproctus* – MICHAEL, British Oribatidae II: 521, pl. XLV, fig. 1-9

1914 *Neoliodes caudatus* – BERLESE, Redia, **10**: 131, Taf. 11, Fig. 26

1931 *Neoliodes farinosus* – WILLMANN, Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei). – In: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands, **22**: 116, Abb. 83, 84

1934 *Poroliodes farinosus* – GRANDJEAN, Ann. Soc. ent. France, **103**: 141.

Länge der Männchen, die den Abbildungen zugrunde liegen, 990 bzw. 1050 µm, Breite derselben 570 bzw. 630 µm; Färbung kräftig braun.

Kutikula: Adultus der euphereidermaten Art trägt obligat die aufeinander liegenden Skalpe der vorangehenden Juvenilstadien (in der vorliegenden Beschreibung und in den Abbildungen nicht wiedergegeben). Die Skalpe liegen, leicht exzentrisch-caudad orientiert, direkt auf dem Notogaster, die nymphalen Skalpe mit wabenähnlich angeordneter grubiger Ornamentierung, der larvale Skalp mit unregelmäßig verlaufenden, streifenartig angeordneten Kutikularleisten. Kutikula des Adultus im Bereich von Prodorsum, Notogaster und Anogenitalregion mit deutlich hervortretenden Maschenleisten; Kutikularmaschen auf Prodorsum, Acetabular- und Anogenitalregion groß und unregelmäßig geformt, auf dem Notogaster kleiner und von ovaler Form (Abb. 1a, b). Kutikula des Notogaster mit Makroporen; welche z.T. versetzt zu den Kutikularmaschen angeordnet sind und feine Porenkanälchen aufweisen (ALBERTI et al. 1997: 71, Abb. 34 c/d). Das Maschen-

muster im Bereich der Epimeralregion und auf dem Mentum mit Auflösungstendenzen, auf dem Mentum in ein Muster von längs der Körperachse angeordneten Paralleleisten übergehend (Abb. 2a, b). Alle Tarsen, die Tibien der Vorder- und die Femora der Hinterbeine mit angedeuteter oder deutlicher hervortretender Ringelung breiter Kutikularleisten. Femora und Trochanteren der Hinterbeine mit einer teilweise ausgebildeten Maschenstruktur, alle Tibien sowie die Femora der Vorder- und die Genua der Hinterbeine mit großen Kutikularknötchen (Abb. 3 & 4). Die Beine zeigen eine Tendenz zur Ausbildung größerer, in ihrer Konsistenz der Kutikula ähnelnder, cerotegumentärer Auflagerungen.

Juvenile Stadien nach MICHAEL (1888: pl. XLV, fig. 4) mit plissiertem Integument (euphereidermate "nymphé plissée"!).

Prodorsum (Abb. 1a, b): Ohne Lamellen oder Costulae, überdeckt die Cheliceren vollständig. Rostralrand glatt; Rostrum durch einen tiefen transversalen Sulcus von einer rückwärtigen prodorsalen Aufwerfung getrennt, diese ebenfalls durch einen deutlichen, transversal vor den Bothridien verlaufenden Sulcus vom rückwärtigen Prodorsalbereich unterschieden. Bothridialbecher groß, jedoch nicht sonderlich protrudiert hervortretend. Sensillus relativ kurz und kräftig, mit angedeuteter distaler Keule, die mit mamillenähnlichen, sich angedeutet fächerartig anordnenden kutikularen Fortsätzen besetzt ist. Rostralborsten glatt, borstenförmig, nach innen gebogen. Lamellarborsten fehlen. Interlamellar- und Exobothridialborsten kurz, dornförmig.

Notogaster (Abb. 1a, b): Im dorsalen Aspekt von ovoider Gestalt, caudad in einem kleinen Colulus ausgezogen, auf welchem das Borstenpaar h1 inseriert; die Medianregion des rundlich aufgewölbten Notogaster stärker erhaben, besonders im caudalen Bereich (Lateralansicht), setzt sich undeutlich von einem flacher verlaufenden Zirkumpleuralbereich ab (Dorsalansicht). Die dorsosejugale Linie flach rundlich gebogen und ohne laterale Humeralfortsätze; die ganze dorsosejugale Region setzt sich deutlich durch einen stufigen Absatz von der rückwärtigen Notogasterregion ab (Dorsal- und Lateralansicht). Kein Lenticulus. Pleuralregion ohne flexibles Zirkumpleuralband; die schwächer sklerotisierte, weitgehend starre zirkumpleurale Randzone umgreift wulstartig den Ventralplattenrand und tritt mit diesem über eine rinnenartige Vertiefung in feste Verbindung. Die notogastrale Randzone durch einen schmalen, schwächer sklerotisierten, zirkumpleural verlaufenden Zwischenbereich in eine stärker sklerotisierten Dorsal- und Ventralregion untergliedert. Die notogastrale Randzone weist zahlreiche parallel zueinander sowie senkrecht zur Körperachse des Tieres verlaufende Kutikularstreifen auf (Ventralansicht); im rückwärtigen Notogasterbereich, hinter dem postanal Colulus der Ventralplatte, gren-

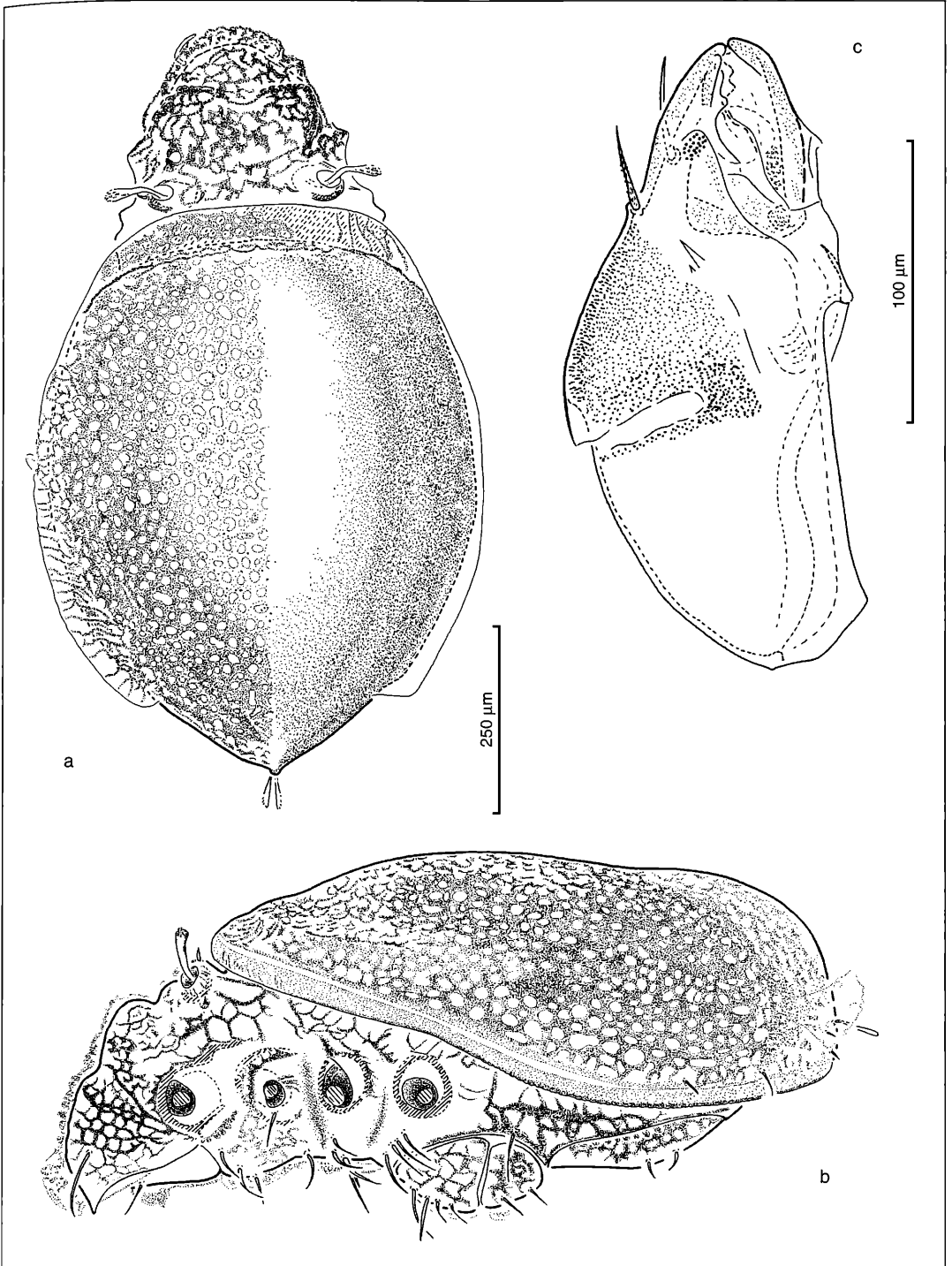


Abbildung 1. *Poroliodes farinosus* (C. L. KOCH, 1840), a) dorsal, b) lateral, c) Chelicere.

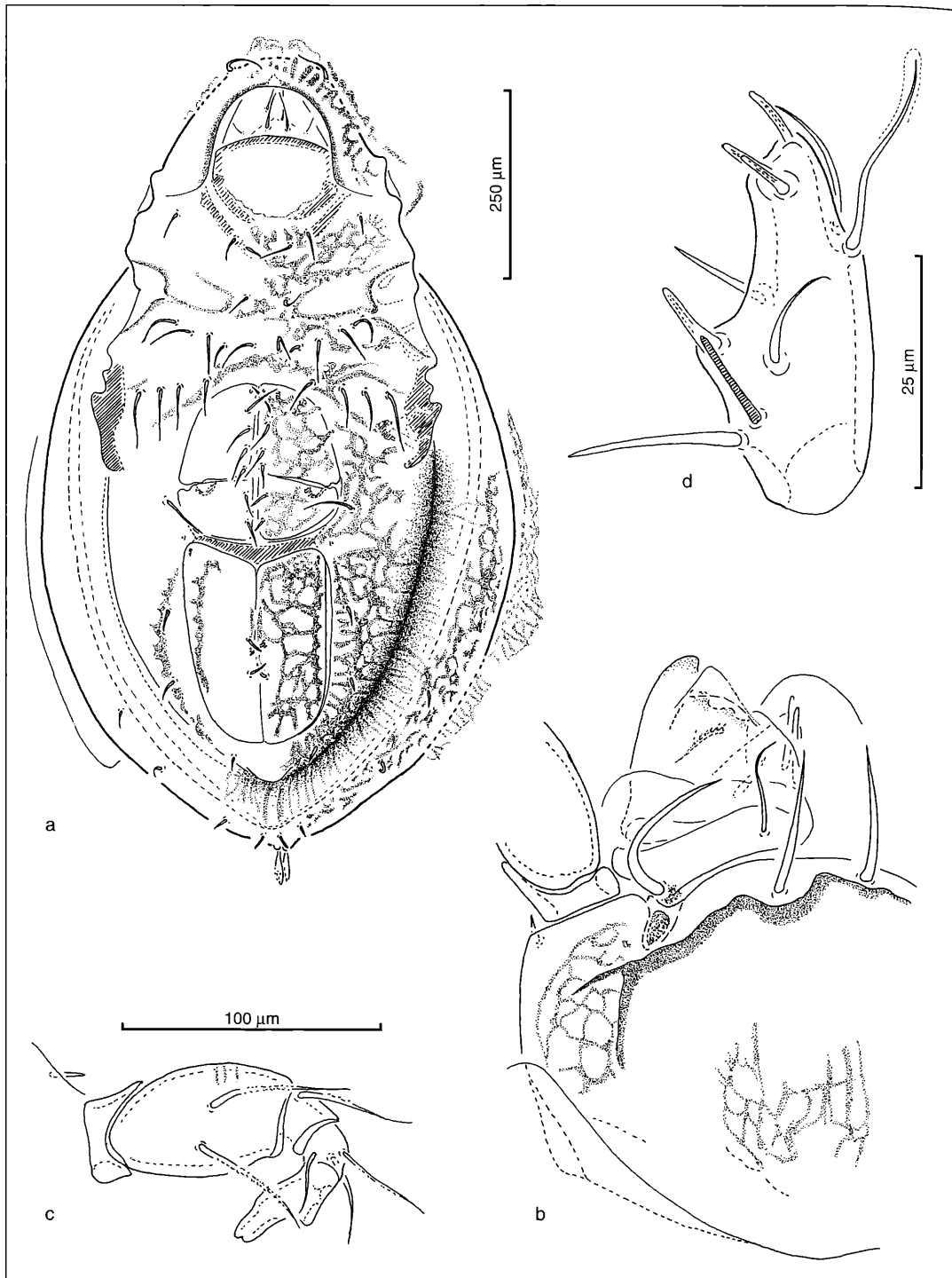


Abbildung 2. *Porioides farinosus* (C. L. KOCH, 1840), a) ventral, b) Infracapitulum, c) Pedipalpus, d) Palpentarsus.

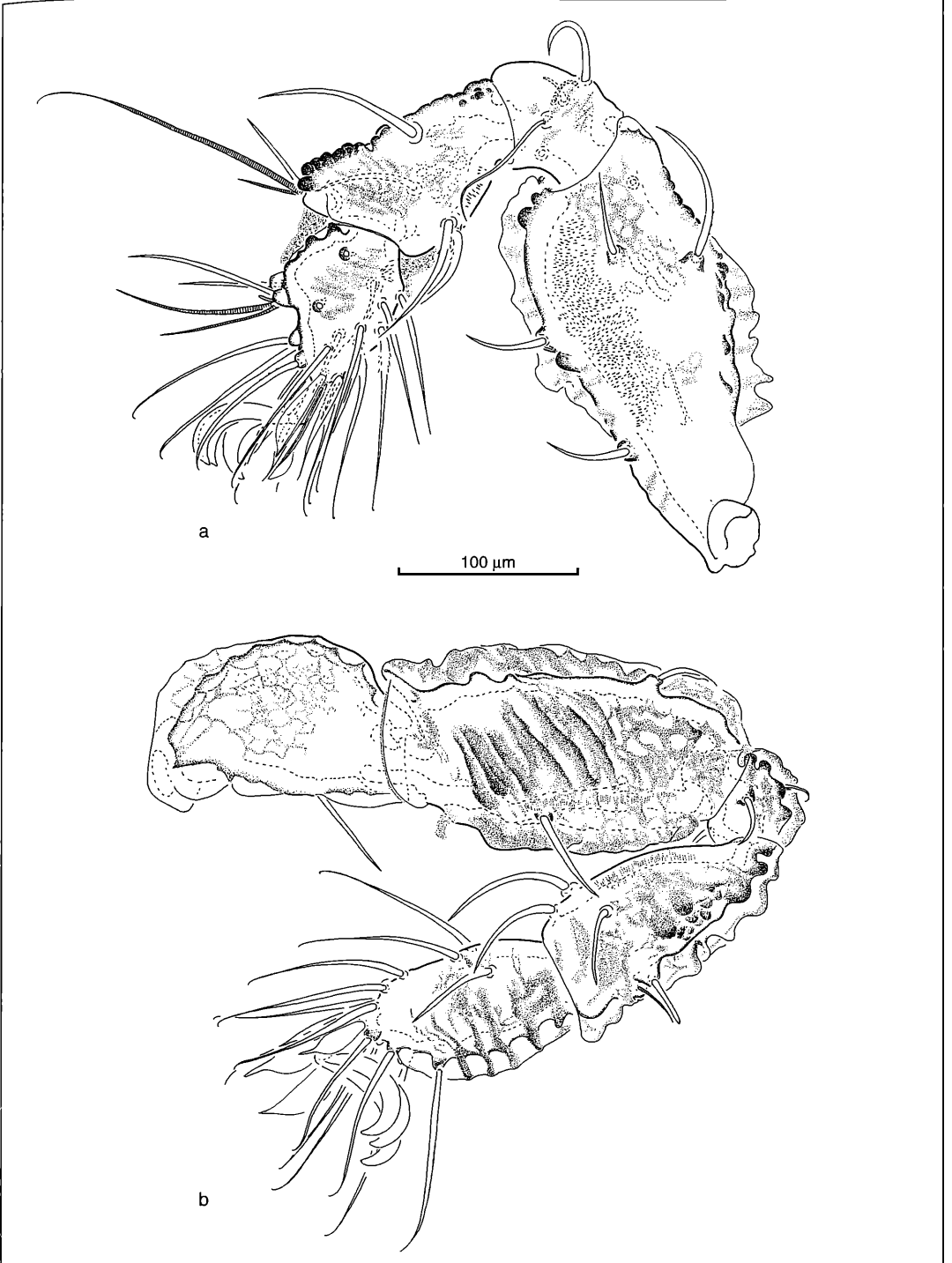


Abbildung 3. *Poroliodes farinosus* (C. L. KOCH, 1840), a) Bein I, b) Bein IV.

zen sie ein helleres, beiderseits durch einen Kutikularstreifen eingefasstes postanalen Feld ein.

Notogaster lediglich im caudalen Bereich mit 4 Paar kleinen, borstenförmigen und einem Paar lanzettlich clavaten Notogasterborsten.

Podosoma (Abb. 1b, 2a): In der Lateralansicht die Acetabula I-IV auf nahezu gleicher Höhe angeordnet. Acetabularregion frei von jeglichen Pedotecten; Epimeralregion ohne deutlich ausgeführte Sternalleiste oder Sternalfurche. Die eher undeutlich hervortretenden Apodemata grenzen vier Epimeralbezirke gegeneinander ab, lateraler Bereich der Epimere 2 mit angeedeuteter Invagination, Epimeren 3 und 4 mit sich andeutender Fusionstendenz und gegenüber der Aggenitalregion durch ein Apodema 4 abgegrenzt (Ventralansicht). Wand des Kolyloids der Acetabula III und IV sowie der Bereich der Apodemata 2 und sj mit areae porosae oder poroser Kutikularstruktur (ALBERTI et al. 1997: 91, Abb. 52).

Epimeralborsten mittellang und von normaler borstenförmiger Gestalt; Epimeralborstenformel: 3-1-5-4.

Anogenitalregion (Abb. 2a): In den oberen Kutikularlagen brachy- und in den tieferen Kutikularlagen macropylin, der postanale Bereich mit kleinem Colulus; Aggenitalregion ohne jegliche Kondylen und Kutikularleisten beiderseits der Genitalöffnung; die Adanalregion durch eine bogenförmige, beiderseits der Analöffnung verlaufende Kutikularleiste gegenüber der Analregion abgegrenzt. Die große Genitalöffnung breiter als die Analöffnung und sich vom hinteren Drittel an rostrad verjüngend; die gleichmäßig breite Analöffnung durch einen breiten und von der Epikutikula abgedeckten Präanalsklerit von der Genitalöffnung getrennt. Genitalklappen durch einen im hinteren Drittel verlaufenden transversalen Spalt in einen rostralen und einen caudalen Bereich untergliedert. Analklappen mit Lyrifissur und paraxial mit einer angeedeuteten rinnenartigen Vertiefung, auf deren Rand die Analborsten inserieren. Präanalsklerit mit größerer, poros strukturierter Platytrachee (ALBERTI et al. 1997: 93, Abb. 55a/b);

Aggenitalregion mit einem Paar beiderseits der Genitalöffnung inserierenden Aggenitalborsten, die Adanalregion mit 3 normal angeordneten Adanalborstenpaaren; Anzahl der Genitalborsten variabel, dabei 4 von den 5 oder 6 ausgebildeten Genitalborstenpaaren auf dem rostrad gelegenen Bereich der Genitalklappen inserierend, der caudale Bereich der Genitalklappen entweder mit einem oder mit 2 Borstenpaaren; Analklappen mit 2 Analborstenpaaren; alle Borsten der Anogenitalregion von einfacher borstenförmiger Gestalt.

Beine (Abb. 3, 4): Tarsen der Beine (exklusive Krallen) kürzer oder höchstens maximal so lang wie die Tibien; Tibia I mit einer kurzen, aber deutlichen hornförmigen Apophyse, auf welcher die Solenidien  $\phi 1$  und  $\phi 2$  und die Borste d inserieren; Tibien kurz, gedrunken und keulenförmig; Genua der Vorderbeine

relativ groß und zylindrisch, Genua der Hinterbeine ähnlich gestaltet, jedoch wesentlich kleiner; Femur I kräftig keulenförmig und sowohl dorsal als auch ventral mit konsistenten cerotegumentären Ausweitungen; Femur IV zylindrisch und außer den cerotegumentären Auflagerungen ventral noch mit einer schienenartigen Dilatation. Hinterbeine mit einer als "crispin" ausgeführten trochantero-femorale Artikulation. Trochanteren mit ungefähr gleichem Durchmesser wie der Femur und mit einer dorsalen und ventralen Kutikularerweiterung.

Femur I mit einer sich schwach abzeichnenden Brachytrachee in der proximalen Region; Femur IV mit dorsal gelegener poroser Invagination im trochantero-femorale Artikulationsbereich. Zahlreiche Borsten auf den verschiedenen Beinanschnitten auf deutlich hervortretenden Kutikularapophysen inserierend, auch im unmittelbar postunguinalen Dorsalbereich der Beintarsen. Tarsus IV mit lteralborsten; die Solenidien  $\phi 1$  und  $\sigma$  auf der Tibia I bzw. auf den Genua I und IV mit einer Borste d vergesellschaftet, das Solenidium  $\sigma$  bzw.  $\phi$  auf dem Genu I bzw. auf der Tibia IV relativ sowie auf dem Genu IV äußerst klein. Alle Beinborsten außer den Proral- und Unguinalborsten glatt und borstenförmig, die Tarsalborsten überwiegend distal hakenförmig gebogen; Proral- und Unguinalborsten hypertrophiert, glatt und phylloid. Ambulacren als kurze Pistille ausgebildet und homotridactyl, Krallen sehr groß, kräftig und von normaler sichelförmiger Gestalt; Borstenformel einschließlich Solenidien:

Bein I: 5 - 5 - 7 - 26 - 3

Bein IV: 1 - 2 - 4 - 5 - 18 - 3.

Infracapitulum (Abb. 2b): Vom normalen Artikulationstyp der Höheren Oribatiden, mit einem Kutikularleistensystem, welches vom Zentralbereich des Mentum eine rostrad gelegene Artikulationsregion abgliedert, die lateral in eine nicht mit den Rutellenbasen in Verbindung stehende Genalregion übergeht. Bereich der Pedipalpenbasis mit par- bzw. adaxial gelegener poroser Invagination. Rutellen pantelebasisch und distal mit einem großem Außenzahn und zwei kleinen Innenzähnen, die Innenzähne durch eine hyaline Kutikularplatte abgedeckt; Rutellenbasen mit den Borsten a und m; die Borsten h auf dem Mentum in der rostrad abgegliederten Artikulationsregion inserierend; Adoralregion mit 2 Paar einfach geformten Adoralborsten; alle Borsten auf den Rutellen, dem Mentum und der Adoralregion glatt und von normaler borstenförmiger Gestalt.

Chelicere (Abb. 1c): Von normaler ovoider Gestalt, die deutlich gezähnten Digni geringfügig stärker sklerotisiert als der übrige Chelicerenkörper. Der vor der Linie axially gelegene Bereich mit deutlicher area porosa, die im basalen Bereich des Digitus fixus besonders große Poren aufweist. Ein Trägghard'sches Organ ist nicht zu sehen. Borsten cha und chb im dorsalen distalen Einzugsbereich des Digitus fixus gelegen, normal bor-

stenförmig, cha andeutungsweise borstelig gefiedert, chb glatt.

Pedipalpus (Abb. 2c, d): Pedipalpenfemur groß und bauchig, Genu und Tibia klein und ringförmig, der mittellange Tarsus verjüngt sich distad etwas und trägt eine große proximale Apophyse; auf dieser inseriert das sich konisch verjüngende und stumpf endende Eupathidium acm, die gleichartig geformten Eupathidien ul', ul'' und sul inserieren in größerer Entfernung hiervon auf dem distalen Tarsenende; das stumpf endende Solenidium  $\omega$  inseriert neben der Apophyse und ist (in Lateralansicht!) parallel zum Hinterrand der Apophyse ausgerichtet. Borsten auf Femur und Genu leicht gefiedert, Tarsalborsten mit Ausnahme der Eupathidien und des Solenidium von borstenförmiger Gestalt. Borstenformel, einschließlich Solenidium: 2 - 1 - 3 - 10.

Belegmaterial der Beschreibung: Kraichgau, Berwangen bei Eppingen, Fläche 292 des Ökologischen Wirkungskatasters der LfU Baden-Württemberg, Buchenwald, Streu vom Baumfuß; 22.2. 93, L. BECK leg., 8 Ex. SMNK A 502.

### *Cymbaeremaeus cymba* (NICOLET 1855)

1855 *Eremoeus cymba* NICOLET, Arch. Mus. Hist. nat., 7: 452, pl. 10, fig.3

1888 *Eremaeus cymba* – MICHAEL, British Oribatidae II: 470, pl. XLIV, fig., 1-11

1896 *Cymbaeremaeus cymba* – BERLESE, AMS 1896, 78,1, fig. 1-5

1928 *Cymbaeremaeus cymba* – SELLNICK, Formenkreis: Hornmilben, Oribatei. – In: Brohmer, Ehrmann & Ulmer (Hrsg.): Die Tierwelt Mitteleuropas, 3 (9): 25, Abb. 56

1931 *Cymbaeremaeus cymba* – WILLMANN, Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei). – In: DAHL, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands, 22: 118, Abb. 91, 91 a

Länge des wiedergegebenen Männchens 630  $\mu$ m; Breite 360  $\mu$ m; Färbung.mittleres Gelbbraun.

Kutikula: Körper im Bereich von Notogaster, Epimeral- und Anogenitalregion mit Kutikularleisten, die deutlich hervortretende Maschen eingrenzen; Maschen groß, polyform; Maschen auf Prodorsum und Mentum mit Auflösungstendenzen, die auf dem Prodorsum zu einem lockeren Netz unregelmäßig verlaufender Kutikularleisten führen, auf dem Mentum zu einer transversalen Anordnung paralleler Kutikularleisten in der rostral gelegenen Artikulationsregion. Tibien und Tarsen der Hinterbeine mit einer deutlichen Ringelung breiter Kutikularleisten; alle Femora mit großen deutlich ausgebildeten, generell rundlich-polyformen Kutikularmaschen; Trochanteren der Hinterbeine ohne Kutikularornamentierung. Der ganze Körper mit unterschiedlicher Tendenz zur Ausbildung eines Cerotegumentes, auf den Beinen besonders hervortretend und große kugel-prismenförmige Exsudanz bildend.

Die apheredermaten, tarsale Pulvillen aufweisenden Juvenilstadien mit plissiertem Integument (klassische "nympe plissée")

Prodorsum (Abb. 4a, b): Ohne Lamellen oder Costulae, die Cheliceren vollständig abdeckend, mit glattem Rostralrand. Rostrum höchstens andeutungsweise vom rückwärtigen Prodorsalbereich abgesetzt und mit einem hutkrempeförmig hervortretenden Rostralrand. Die Interlamellarregion geht über einen sanft ausgeprägten Sulcus fast stufenlos in den Notogaster über. Prodorsum mit einer oberhalb des Acetabulum I verlaufenden Kutikularleiste, die vom Bothridium wegführend rostral gerichtet verläuft und unterhalb der Lamellarregion ventrad umbiegend kurz vor dem Unterrand des Rostrum ohne Fortsatzbildung ausläuft (Lateralansicht). Bothridialbecher groß, nicht sonderlich protrude hervortretend. Sensillus kurz mit großem, auf einem relativ dünnen Stiel aufsitzendem Kolben; Kolben mit rauher Kutikularoberfläche. Rostralborsten relativ klein, glatt, ventrad gebogen und spitz endend; Lamellarborsten sehr klein, gerade, nadelförmig und spitz endend, ohne jegliche Fiederung. Interlamellarborsten fehlen, die Exobothridialborsten hemidefizient. Notogaster (Abb. 4a, b): Ohne Areae porosae oder Makroporen. Dorsalregion des Notogaster ovoid; Medianbereich nahezu abgeplattet, zum Randbereich leicht ansteigend, Zentralbereich angedeutet erhaben(Dorsalansicht); Übergang vom der Dorsalregion zur Pleuralregion erfolgt über eine scharfe, nur im lateralen Aspekt deutlich hervortretende Knickkante; Pleuralregion fällt schräg mediad-ventrad zum Notogaster-unterrand ab. Dorsejugale Linie im medianen Abschnitt grade, beiderseits jeweils ein rundlicher Humeralfortsatz. Kein Lentikululus. Pleuralregion des Notogaster umgreift insbesondere im Caudalbereich auf die Ventralseite über und umfasst die Anogenitalregion. Notogasterunterrand als schmales, deutlich sklerotisiertes Pleurotectum, welches über eine durchgehend sichtbare, unter der Epikutikula verlaufenden Naht mit dem übrigen Notogaster in Verbindung steht; kein flexibles Zirkumpleuralband. Pleurotectum "löst sich" vom Notogasterunterrand und reicht in eine postcaudal ausgebildete Incisur des Notogasterhinterrandes hinein.

Notogaster mit 13 Paar kleinen, starr-dornförmig und glatten Notogasterborsten.

Podosoma (Abb. 4b, 5a): Im lateralen Aspekt die Acetabula I-IV auf nahezu gleicher Höhe angeordnet; Pedotecten I und II sowie Discidium deutlich ausgebildet; Pedotectum I im lateralen Aspekt von schuppenförmiger, das Acetabulum I vollständig abdeckender Gestalt; Pedotectum II im ventralen Aspekt mit rechteckigen Umriß und Discidium als dreieckiger Fortsatz aus dem Ventralplatterand hervortretend; im ventralen Aspekt Epimeralregion ohne deutlich ausgeführte Sternalleiste oder Sternalfurche; die nur im Randbereich deutlicher hervortretenden Apodemata drei Epimeral-

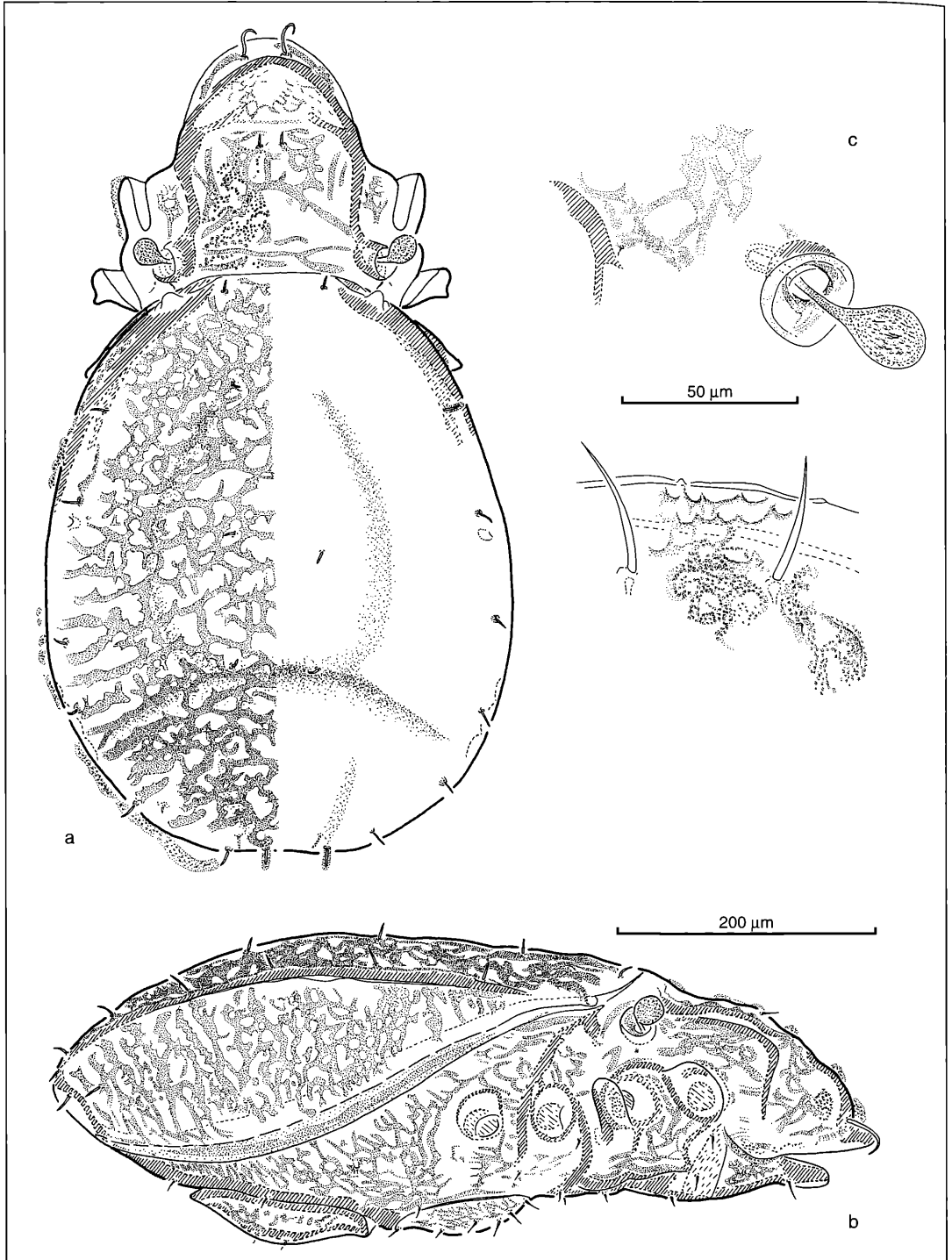


Abbildung 4. *Cymbaeremaeus cymba* (NICOLET, 1855), a) dorsal, b) lateral, c) Bothridialregion, d) Vorderrand des Rostrum.



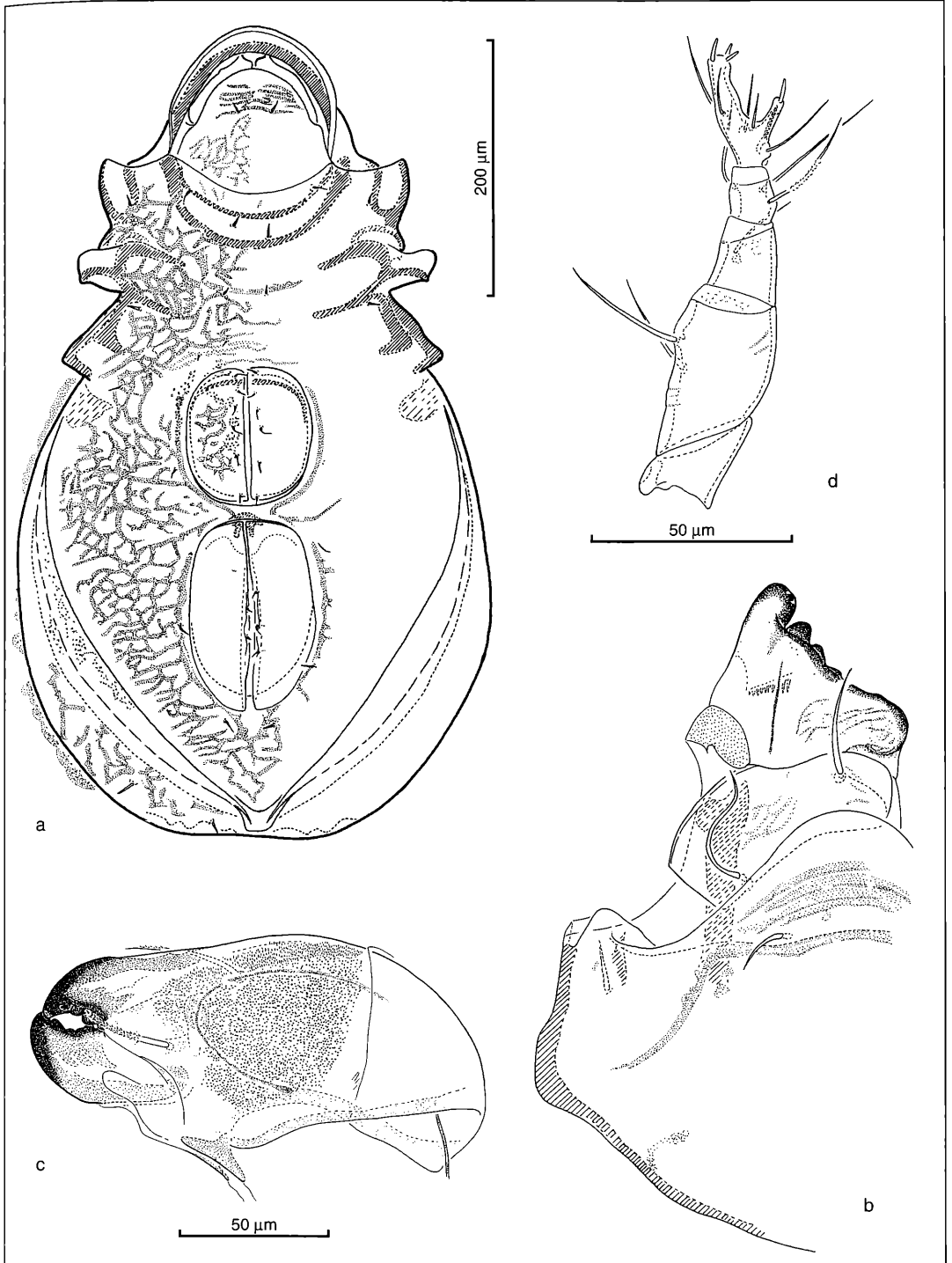


Abbildung 5. *Cymbaeremaeus cymba* (NICOLET, 1855), a) ventral, b) Infracapitulum, c) Chelicere, d) Pedipalpus.

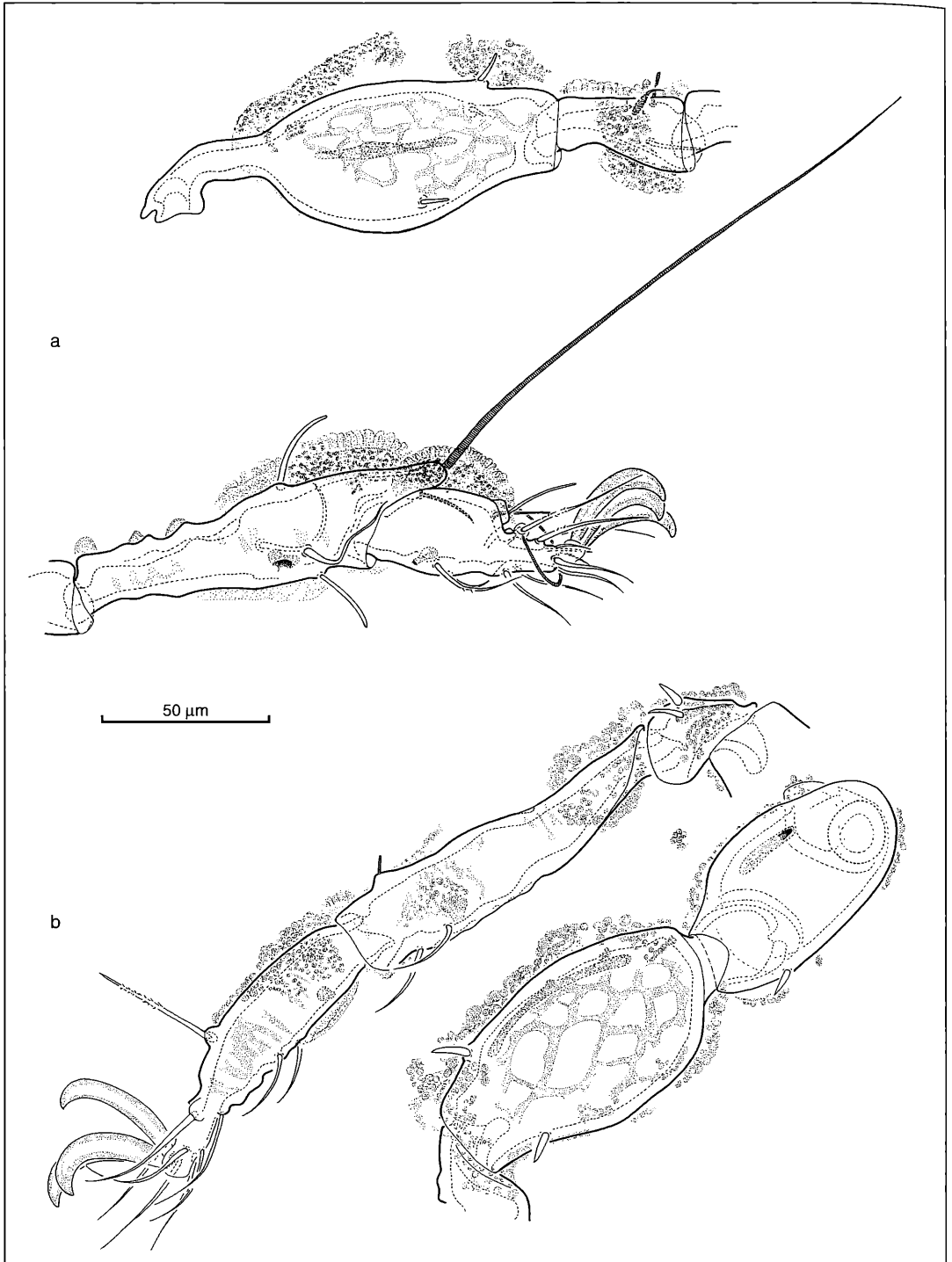


Abbildung 6. *Cymbaeremaeus cymba* (NICOLET, 1855), a) Bein I, b) Bein IV

bezirke gegeneinander abgrenzend, der Bereich der Epimeren 3 und 4 vollständig miteinander fusioniert und ohne durch ein Apodema 4 gekennzeichnete Abgrenzung zur Anogenitalregion; Acetabula und Apodemata ohne jegliche areae porosae oder porose Kutikularstrukturen; Epimeralborsten kurz und von starrer dorniger Gestalt; Epimeralborstenformel: 3-1-2-2.

Anogenitalregion (Abb. 5a): Anogenitalregion brachypylin, der postanale Bereich mit kleinem Colulus. Aggenitalregion ohne Kondylen und Kutikularleisten beiderseits der Genitalöffnung; die Analregion durch eine bogenförmige, beiderseits der Analöffnung verlaufende Kutikularleiste gegenüber der Adanalregion abgegrenzt. Die große Genitalöffnung nur geringfügig breiter als die Analöffnung und mit parallelen Seitenrändern. Rostrad der schwach ovalen Analöffnung ein relativ kleiner Pränalsklerit ausgebildet. Analklappen ohne Lyrifissur ian und paraxial mit einer rinnenartigen Vertiefung, auf deren Rand die Analborsten inserieren. Pränalsklerit ohne porose Kutikularstrukturen.

Aggenitalregion mit einem Paar beiderseits der Genitalöffnung inserierenden Aggenitalborsten, die Adanalregion mit 2 im hinteren Bereich der Analöffnung und postanal inserierenden Adanalborstenpaaren; Genitalklappen mit 6 Genitalborstenpaaren; die Anzahl der Analborsten variiert zwischen 2 und 3. Die Borsten auf der Anogenitalregion generell von kurzer dornförmiger Gestalt.

Beine (Abb. 6): Tarsen der Vorderbeine einschließlich der Krallen kürzer als die Tibien, die Tarsen der Hinterbeine einschließlich Krallen in etwa die gleich lang wie die Tibien; Tibia I mit einer großen, hornförmigen dorsalen Apophyse, auf welcher die Solenidien  $\phi 1$  und  $\phi 2$  inserieren. Tibien relativ langgestreckt keulenförmig; Genua der Beine mittelgroß, tütenförmig. Femur I mit längerem proximalen Gelenkstiel, Hauptabschnitt des Femur amphorenförmig verdickt; Femur IV kurz und aufgetrieben und sich distad leicht verjüngend, das trochantero-femorale Gelenk mit sich andeutender "crispin" Trochanteren der Hinterbeine ähnlich wie die Femora gestaltet, jedoch kürzer und etwas dünner. Tarsen, Tibien, Femora und Trochanteren der Beine mit Sacculi oder Brachytracheen. Die Borsten im postungualen Dorsalbereich der Tarsen auf deutlich hervorgehobenen Kutikularapophyphen inserierend; Tarsus IV ohne Iateralborsten. Alle Solenidien auf den Tibien und Genua der Beine solitär stehend; die Solenidien auf den Genua und den Tibien der Hinterbeine relativ klein. Alle Borsten auf den Tarsen und Tibien normal gestaltet, die Tarsalborsten vereinzelt gefiedert. Die Borsten auf den Femora und den Genua der Hinterbeine dornförmig und z.T. mit Cerotegumentauflagerung an der Borstenbasis. Ambulakren homotridactyl, Krallen sehr groß, kräftig, schiffelförmig und auffallend dunkel gefärbt. Borstenformel einschließlich Solenidien:

Bein I: 3 - 3 - 6 - 16 - 3

Bein IV: 1 - 2 - 2 - 3 - 10 - 3

Infracapitulum (Abb. 5b): Vom normalen Artikulationsstyp der Höheren Oribatiden; mit einem Kutikularleistensystem, welches vom Zentralbereich des Mentum eine rostral gelegene und durch eine kutikuläre Quersplissierung unterschiedene Artikulationsregion abgliedert, die laterad in eine nicht mit den Rutellenbasen in Verbindung stehende Genalregion übergeht. Rutellen pantelebasisch und distal mit einem großem Außenzahn sowie drei kleinen Innenzähnen, Rutellenzähne kräftig dunkel sklerotisiert; die durch eine kutikuläre Längsstreifung hervorgehobenen Rutellenbasen mit den Borsten a und m; die Borsten h inserieren auf dem Mentum in der rostral abgegliederten Artikulationsregion; Adoralregion höchstens mit 2 Paar einfach geformten, in der Darstellung nicht wiedergegebenen Adoralborsten. Alle Borsten auf den Rutellen, dem Mentum und der Adoralregion borstenförmig und glatt. Chelicere (Abb. 5c): Von breit ovoider Gestalt; die deutlich gezähnten Digni wesentlich stärker und dunkler sklerotisiert als der übrige Chelicerenkörper; der vor der Linie acx gelegene Bereich mit deutlicher area porosa. Ein Träghardh'sches Organ ist nicht zu sehen. In die Chelicere ragt ein schlauchförmiger Tubulus (Brachytrachee?) hinein. Borste cha dorsal und Borste chb im Artikulationsbereich der Chelicere inserierend, normal borstenförmig, cha andeutungsweise, chb kräftiger borstelig gefiedert.

Pedipalpus (Abb. 5d): Femur relativ kurz und schwach bauchig, Genu und Tibia klein und ringförmig, das Genu sich distad konisch verjüngend; der mittellange Tarsus sich distad schwach verjüngend und mit großer proximaler Apophyse, die das sich konisch verjüngende kurze und stumpf endende Eupathidium acm trägt; die gleichartig geformten Eupathidien ul' ul'' und sul inserieren auf dem distalen Tarsenende; das stumpf endende Solenidium  $\omega$  inseriert neben der Tarsalapophyse und ist – wie bei *Poroliodes farinosus* – parallel zum Hinterrand der Apophyse ausgerichtet. Alle Pedipalpenborsten glatt, mit Ausnahme der Eupathidien und des Solenidium borstenförmig.

Borstenformel, einschließlich Solenidium: 2 - 1 - 3 - 10

Belegmaterial der Beschreibung: Nördlicher Schwarzwald, Stadtwald Ettlingen bei Schluttenbach, 350 m ü. NN., an Baumstamm, 20.10. 87, l. WUNDERLE leg., 5 Ex. SMNK A 503.

### 3. Diskussion

#### 3.1 Allgemeine Definition der liodiden Organisation

Die hier beschriebenen Arten *Poroliodes farinosus* und *Cymbaeremaeus cymba* sind durch morphologische Gemeinsamkeiten ausgezeichnet, die eine liodide Organisation kennzeichnen. Im Zuge der fortschreitenden oppiiden Organisationsfolge innerhalb der Höheren Oribatiden unterliegt diese Organisation der

zunehmenden Regression. Je peripherer die Stellung der Artengruppen innerhalb dieser Organisationsfolge daher ist, desto geringer ist auch der Anteil der bei ihnen auftretenden Iodiden Merkmalsausprägungen. Mit Übergang zu den periphersten Artengruppierungen unter den Höheren Oribatiden verschwindet diese Organisation schließlich vollständig. Die peripheren eupheredermaten Gattungen wie *Damaeobelba*, *Damaeus*, *Belba* und *Damaeus* dagegen behalten den der Iodiden Organisation entstammenden eupheredermaten Häutungsmodus bei, und auch hinsichtlich der Art der Beinbeborstung zeigen sie noch Elemente aus dieser Organisationsstufe. Die Iodide Organisation lässt sich unter Bezugnahme auf die hier vorliegende Beschreibung der Art *Poroliodes farinosus* und auf Literaturdaten (ALBERTI et al. 1997; GRANDJEAN 1934, 1935, 1949, 1954a) durch folgende Merkmale definieren:

- Häutungsmodus eupheredermat; Juvenilstadien mit plissiertem Integument
- Epimeralbereich bei wenigstens einigen der Juvenilstadien mit sejugaler Brachytrachee; Nymphen generell mit weiteren trachealen Bildungen
- nymphaler Notogaster mit maximal 8 Notogasterborstenpaaren
- Kutikula der Beine mit einer deutlich hervortretenden Ringelung breiter Kutikularstreifen
- Notogaster mit Makroporen
- Bereich der Apodemata und mindestens die Kolyloidwand des Acetabulum IV mit areae porosae oder poroser Kutikularstruktur
- Notogaster mit terminalem auf einem caudalen Colulus inserierendem Borstenpaar h1
- Notogaster greift in der Anogenitalregion auf die Ventralseite über
- Notogasterunterkante anstelle eines flexiblen Zirkumpleuralbandes mit einer weniger stark sklerotisierten Zone, die durch einen zirkumpleural verlaufenden, asklerotisierten Zwischenstreifen vom übrigen Notogaster abgesetzt ist
- Genitalklappen transversal geteilt
- Analklappen mit Lyrifissur
- zentrale Analklappenregion wenigstens mit ange deuteter paraxialer Rinne, in deren Randbereich die Analtborsten inserieren
- Beintarsen dorsal im postunguinalen Bereich mit borstentragenden Apophysen
- Tibia I distal mit dorsaler, hornförmiger, tarsad gerichteter Apophyse auf welcher die Solenidien  $\phi 1$  und  $\phi 2$  inserieren
- Hinterbeine mit einer "crispin"-artigen trochanterofemoralen Artikulation
- Infracapitulum mit abgegrenzter rostraler Artikulationszone, die in eine nicht mit den Rutellenbasen in Verbindung stehende Genalregion übergeht
- Pedipalpentarsus dorsal-proximal mit einer, ein Eupathidium tragenden, Apophyse, in deren unmittelbarer Nachbarschaft das Solenidium  $\omega$  inseriert

- Cheliceren mit auffallender area porosa im basalen Bereich der Digniti und mit dorsal des distalen Artikulationsbereiches inserierenden Borsten cha und chb
- bei ausgebildetem Solenidium auf Tibia IV auch Genu IV mit, meist sehr kleinem, Solenidium
- Tarsus IV mit Iateralborsten
- Borste d auf Tibia I und IV eng benachbart zum Solenidium  $\phi 1$  inserierend
- Tarsus I (einschließlich Solenidien) mit mindestens 25 Borsten
- Tarsen der Beine mit hypertrophierenden Proral- und Unguinalborsten

Die Iodide Organisation erweist sich in gewissen Grenzen als variabel und ist daher bei den verschiedenen Artengruppen der Liodoidea in jeweils etwas abweichender Form realisiert. Nachstehend soll das Auftreten der regressiven Merkmalsausprägungen dieser Organisation im basalen Bereich der Höheren Oribatiden verfolgt werden.

Die phylogenetische Entwicklung der Höheren Oribatiden vollzog sich im wesentlichen in drei Linien: der damaeid-beldiden, der poronot-pterogasterinen und der oppiiden, die auch die am weitesten evoluierte Endstufe darstellt. Die folgende Darstellung befasst sich mit der Basis der poronot-pterogasterinen Entwicklungslinie.

### 3.2 Die Affinitäten der Iodiden Organisation zu den Niederen Oribatiden

Zusammen mit der statischen, bei allen Höheren Oribatiden anzutreffenden Merkmalskombination aus

- vollständig holosomatem Ektoskelett,
  - unterschiedlich gestalteten Tibien und Genua der Beine und
  - maximal 2 ausgebildeten Adoralborstenpaaren
- bildet ein Teil der regressiven Merkmalsausprägungen der Iodiden Organisation eine Homologiebrücke aus, welche die Ableitung der Höheren aus den Niederen Oribatiden anzeigt. Diese regressiven Merkmalsausprägungen, welche infolge ihrer geringen Eindringtiefe in die oppiide Organisationsfolge die äußerst basale Stellung der Liodoidea innerhalb der Höheren Oribatiden bedingt, sind folgende:
- Genitalklappen transversal geteilt; Analklappen mit Lyrifissur
  - Beintarsen dorsal im postunguinalen Bereich mit borstentragenden Apophysen
  - Cheliceren mit auffallender area porosa im basalen Bereich der Digniti und mit dorsal des distalen Artikulationsbereiches inserierenden Borsten cha und chb
  - bei ausgebildetem Solenidium auf Tibia IV auch Genu IV mit, meist sehr kleinem, Solenidium
  - Tarsus IV mit Iateralborsten
  - Borste d auf Tibia I und IV eng benachbart zum Solenidium  $\phi 1$  inserierend
  - Tarsus I (einschließlich Solenidien) mit mindestens 25 Borsten

Tarsen der Beine mit hypertrophierenden Proral- und Unguinalborsten

Die Kombination aus transversal geteilter Genitalklappe und persistierender Lyrifissur an der Analklappe deutet auf die basale mixonomate Gattung *Perlohmannia* innerhalb der Niederen Oribatiden zurück; transversal geteilte Genitalklappen lassen sich über verschiedene holonote Lohmaniidae hinaus bis zu enarthronot-hypochthoniiden und noch basaleren enarthronot-cosmochthoniiden Gattungen zurückverfolgen (GRANDJEAN 1928, 1950, FERNANDEZ 1984). Lyrifissuren an sind auch bei den Nothroidea, bei *Nehypochthonius*, *Gehypochthonius* und *Parhypochthonius* anzutreffen. (GRANDJEAN 1954#, 1969, NORTON & METZ, 1980, STRENZKE 1963), treten aber auch bei einigen wenigen Höheren Oribatiden auf. Demgegenüber verweist das bei *Poroliodes* nicht eindeutig nachzuweisende, bei anderen Iodiden Gattungen jedoch zusammen mit dem Solenidium auf Tibia IV deutlich ausgebildete Solenidium auf Genu IV auf solche basalen mixonomaten Taxa wie *Perlohmannia*, *Epilohmannia* und *Eulohmannia* sowie auf lohmanniide Gattungen zurück und schließt auf vergleichsweise peripherere, nothroiden Gattungen wie *Nothrus*, *Platynothrus* und *Posthermannia* mit ein (GRANDJEAN 1954a, b, 1964); auch hier lässt sich das im Zusammenhang mit dem ausgebildeten Solenidium auf Tibia IV zu beobachtende Solenidium auf dem Genu IV bis zu basaleren enarthronoten und palaeosomaten Taxa unter den Niederen Oribatiden zurückverfolgen. Die Kombination der Merkmale "postunguinale borstentragende Apophysen auf dem dorsalen Tarsalbereich der Beine", "Anordnung der Borsten und deutliche area porosa im Basalbereich der Digni der Chelicere" und "Tarsus von Bein IV mit beim Adultus persistierenden Iateralborsten" verweist auf die nothroide Gattung *Camisia* (GRANDJEAN 1941, 1947, 1962), wobei das Persistieren von Iateralborsten allein auch bei Arten der nothroiden Gattungen *Heminothrus*, *Platynothrus* und *Hermannia* beobachtet werden kann. Ebenfalls in Richtung dieser protoholosomaten Nothroidea, der Nanhermaniidae und einiger Arten der holosomaten Hermanniidae innerhalb der Niederen Oribatiden deutet die Kombination "hohe Borstenanzahl auf Tarsus I" und "Vergesellschaftung der Insertionsstellen des Solenidium  $\phi$  und der Borste d auf den Tibien der Beine"

Insgesamt weisen somit die sich in der morphologischen Organisation von *Poroliodes* darstellenden Homologiebrücken zwar auf die Mehrzahl der holonoten Niederen Oribatiden, grenzen aber gleichzeitig ein basales enarthronot-mixonomates Übergangsfeld ein. Da auch die, sich z.T. durch transversal geteilte Genitalklappen auszeichnenden, Lohmaniidae unter den Niederen Oribatiden in dieses Übergangsfeld zu stellen sind, erscheint es vor diesem Hintergrund kaum verwunderlich, dass es bereits hier nach NORTON & KETHLEY (1996) zur Bildung eines zirkumdehiszenten

Häutungsmodus kommt, was wiederum die phylogenetische Ableitung der Höheren Oribatiden aus diesem Umfeld sehr wahrscheinlich macht. Diese Wahrscheinlichkeit wird zusätzlich dadurch erhöht, dass auch das Organisationsgefüge der peripheren nothroiden Gattungen unter den Niederen Oribatiden retrospektiv auf dieses basale Übergangsfeld weisen. Bei der hohen Anzahl der vorliegenden Homologiebrücken kann daher der zirkumdehiszente Häutungsmodus lohmanniider Taxa keineswegs als "konvergent" zum Häutungsmodus der Höheren Oribatiden angesehen werden.

### 3.3 Die Affinitäten der Iodiden Organisation zu den hermannielliden Taxa unter den Höheren Oribatiden

Die Iodide Organisation enthält eine Kombination zweier regressiver Merkmalsausprägungen, welche sie mit hermannielliden Taxa in Beziehung setzt:

- Notogaster mit Makroporen
- mindestens die Kötlyoidwand des Acetabulum IV mit poroser Kutikularstruktur

Obwohl in ihrer generellen Organisation und ihrem opsiopherdermaten Häutungsmodus deutlich von den Liodoidea abweichend, zeichnen sich die Hermanniellidae neben diesen beiden Merkmalen durch einige weitere regressiv Merkmalsausprägungen aus, welche als Homologiebrücken die Ableitung der Höheren aus den Niederen Oribatiden verdeutlichen:

- die holotriche Nymphe,
- die im Bereich der glandula abdominalis persistierende Apophyse auf dem Notogaster,
- die in allen Stadien persistierende Borste f1 und
- die vollständig fehlenden Iateralborsten beim Adultus.

Insbesondere die Kombination der Merkmale "in allen Stadien persistierenden Notogasterborste f1" und "völlig fehlende Iateralborsten" deutet nach GRANDJEAN (1950, 1954a, 1961b, 1964a) verstärkt auf die Lohmaniidae im enarthronot-mixonomaten Übergangsfeld der Niederen Oribatiden, auf welches auch die transversal unerteilte Genitalklappe im Zusammenhang mit dem holonoten Notogaster Iodider Taxa verweist. Unterstrichen wird diese retrospektive Affinität durch die Apophysen im Bereich der glandulae abdominales, wie sie u.a. auch bei den enarthronot-parhypochthonoiden Gattungen des enarthronot-mixonomaten Übergangsfeldes angetroffen werden. Im Zusammenhang mit der erstmalig bei den Lohmaniidae auftretenden und prospektiv auf die Höheren Oribatiden verweisenden Zirkumdehiszenz erhöht sich damit die Wahrscheinlichkeit für eine Ableitung der Höheren Oribatiden aus diesem Übergangsfeld beträchtlich.

Damit ist auch die Frage zu diskutieren, ob nicht auch die Makroporen der Iodiden, hermannielliden und plasmobatiden Gattungen auf die entsprechend angeordneten porosen Kutikularstrukturen bei den Lohma-

nidae zurückzuführen sind, zumal zumindest bei *Poroliodes* diese Makroporen poröse Kutikularbereiche enthalten. (ALBERTI et al. 1997: 71, Abb. 34). Nicht übersehen werden sollte aber, dass die Merkmale "völlig fehlende Iteralborsten" und "in allen Stadien persistierende Borste f1" für sich betrachtet nicht nur bei Taxa im enarthronot-mixonomaten Übergangsfeld, sondern auch bei periphereren nothroiden Gattungen unter den Niederen Oribatiden vorkommen. Insbesondere die den Hermanniellidae durch die Ausbildung von Makroporen und Apophysen im Bereich der glandulae abdominales auf dem Notogaster sowie das Auftreten einer in das Acetabulum IV einmündenden Brachytrachee unmittelbar benachbart stehenden Plasmobotidae (GRANDJEAN 1961a) erweisen sich in der Ausbildung einer vollständigen Eupheredermie als intermediär zwischen den Iodiden und den hermannielliden Taxa. Diese Stellung wird auch durch die Ausbildung des Infracapitulum unterstrichen, dessen Mentum eine nicht mit den Rutellenbasen in Verbindung tretende Genalregion ausbildet (GRANDJEAN 1961a: 104, fig. 3c).

### 3.4 Die Affinitäten der Iodiden Organisation zu zetorchestiden, eremaeiden und niphocepheiden Taxa unter den Höheren Oribatiden

Die Iodide Organisation zeigt auch eine Kombination regressiver Merkmalsausprägungen welche eine morphologische Brücke zu eremaeiden und zetorchestiden Taxa bildet:

- Häutungsmodus eupheredermat, aber mit plissiertem Integument
- Epimeralbereich wenigstens bei einigen der Juvenilstadien mit sejugaler Brachytrachee.

Als besondere Eigenschaft der eremaeiden und der zetorchestiden Gattungen sind die Skalpe anzusehen, die zwar in ihrer caudad verlagerten Anordnung ebenfalls auf die Iodide Organisation verweisen, der Notogaster aber gleichzeitig eine gerade dorsosejugale Linie und mindestens z.T. einen deutlich abgesetzten Randbereich besitzt (MICHAEL, 1888, pl. XXX, fig. 10; TRAVÉ 1963: 162, fig. 45). Die Anbindung der Zetorchestidae an das Iodide Umfeld wird auch durch den nach GRANDJEAN (1951a) versenkten Famulus auf den Tarsus I angezeigt. Dieser tritt zwar bei Iodiden Gattungen nicht auf, kann jedoch bei plateremaeiden Gattungen beobachtet werden (GRANDJEAN 1964b), mit welchen die Iodiden Taxa wiederum durch die Kombination der Merkmale "eupheredermat Häutungsmodus" und "maximale Anzahl von 8 nymphalen Notogasterborstenpaaren" in Verbindung stehen. Unter den auf die Niederen Oribatiden verweisenden regressiven Merkmalsausprägungen sei die nach BEHAN-PELLETIER (1993) und PIFFL (1965) auf die bei manchen eremaeiden Gattungen noch auftretende Lyrifissur  $\omega$  auf den Analklappen und auf die nach GRANDJEAN (1951a) auf dem Tarsus I der Zetorchestidae generell

vorhandenen 3 Solenidien verwiesen. Ebenfalls auf die Niederen Oribatiden deutet das völlige Fehlen der Iteralborsten auf den Beinen bei manchen Zetorchestidae hin; in Kombination mit dem holonoten Notogaster und den 3 Solenidien auf dem Tarsus I tritt dieses Merkmal nach den entsprechenden Angaben von GRANDJEAN (1961b, 1964a) zum ersten mal im enarthronot-mixonomaten Übergangsfeld der Niederen Oribatiden auf, kennzeichnet aber auch peripherere malaconothride und nothride Gattungen. Nach GRANDJEAN (1951a) stimmt der Modus der ontogenetischen Ausbildung der drei Solenidien bei den Zetorchestidae allerdings mit demjenigen der Palaeosomata überein. Es sollte indessen nicht übersehen werden, dass ebenfalls GRANDJEAN (1964c) zufolge die Art der ontogenetischen Realisierung der 3 Solenidien innerhalb der Niederen Oribatiden insgesamt stark variiert, weshalb diesem Umstand wohl eine geringere Bedeutung beigemessen werden kann. Darüber hinaus verweisen die fehlende Iteralborsten auf den Beintarsen einiger Zetorchestidae aber auch auf die hermannielliden und die Lyrifissuren  $\omega$  zusätzlich auf die Iodiden Gattungen innerhalb der basalen Höheren Oribatiden.

In das direktere eremaeide Umfeld gehört zweifellos die eupheredermate Gattung *Megeremaeus*, was sich zum einen an der weitgehend geraden dorsosejugalen Linie sowie an der aufgebogene Randzone der Nymphenhäute zeigt. Zum anderen wird die sehr basale Stellung durch die offensichtlich beim Adultus fehlenden Iteralborsten sowie die Lyrifissur  $\omega$  bei den Juvenilstadien und deren sejugale Brachytrachee unterstrichen (BEHAN-PELLETIER 1990). Von besonderer Bedeutung ist die bei *Megeremaeus* aus der Tectoralborste und dem Solenidium gebildete Doppelborste auf der Tibia IV, was retrospektiv auf die Niederen Oribatiden deutet, aber auch Iodide Gattungen mit einschließt.

In das erweiterte Umfeld der eremaeiden Gattungen ist ebenfalls die Gattung *Niphocepheus* zu stellen. Die Arten dieser Gattung belegen dies u.a. mit der Kombination aus erhöhter Borstenanzahl auf der Tibia I (8 einschließlich der beiden Solenidien) und den ventralen schienen- oder blattartigen Dilatationen auf den Femora in anti- oder paraxialer Lage der Beine I (BEHAN-PELLETIER 1982; TRAVÉ 1959). Die entsprechende Merkmalskombination tritt nach PIFFL (1965) auch bei *Proteremaeus* auf, wobei hier allerdings nur 7 Borsten (einschließlich der beiden Solenidien) auf der Tibia I vorhanden sind. Die tracheale, mit einem plissiertem Integument versehene Nymphe von *Niphocepheus*, welcher allerdings die sejugale Brachytrachee fehlt, weist ebenfalls Skalpe auf, deren Ränder im dorsosejugalen Bereich eremaeid-grade verlaufen. Durch die Ausbildung der proximalen Apophyse und der sich daran ausrichtenden Stellung des Solenidium  $\omega$  auf dem Pedipalpus besteht aber gleichzeitig eine deutliche Affinität zur Iodiden Organisation.

### 3.5 Die Affinitäten der Iodiden Organisation zu cymbaeremaeiden Taxa unter den Höheren Oribatiden

Innerhalb der Iodiden Organisation tritt eine Kombination regressiver Merkmalsausprägungen auf, welche eine Verbindung zu cymbaeremaeiden Taxa herstellt:

- Zentrale Analkappenregion mit deutlicher paraxialer Rinne, in welcher die Analborsten inserieren,
- Beintarsen dorsal im postunguinalen Bereich mit borstentragenden Apophysen,
- Infracapitulum mit abgegrenzter rostral gelegener Artikulationszone, die in eine nicht mit den Rutellenbasen in Verbindung stehende Genalregion übergeht und
- Pedipalpentarsus dorsal-proximal mit einer, ein Eupathidium tragenden, Apophyse, in deren Nachbarschaft und parallel zu ihrer Außenkante (Lateralan-sicht!) das Solenidium  $\omega$  inseriert.

Die hier aufgeführten regressiven Merkmalsausprägungen weisen vornehmlich retrospektiv auf basalere Iodide Gattungen; nur die Gestaltung des postunguinalen Dorsalbereiches der Tarsen deutet über die Iodiden Taxa hinaus noch weiter zurück auf die basaleren Niederen Oribatiden. Die Merkmalkombination "Apophyse und Solenidienstellung auf dem Pedipalpentarsus" und "Stellung der Analborsten auf der Analklappe" besteht nicht nur Affinität zu basaleren Iodiden Gattungen, sondern darüber hinaus auch völlige Übereinstimmung mit Gattungen wie *Ametroproctus* oder *Provertex*. Zeigt schon *Cymbaeremaeus* ein vom Dorsalbereich des Notogaster durch eine Naht getrenntes Pleurotectum, so ist dies nach TRAVÉ (1963) noch deutlicher bei der Gattung *Provertex*; diese Verhältnisse im Pleuralbereich des Notogaster deuten sich schon bei *Poroliodes farinosus* an. Nach BEHAN-PELLETIER (1987) besitzt *Ametroproctus* große foliate, das Prodorsum dachartige überragende Lamellen, ein kielblattförmiges Tutorium und ein großes, in einen Dorsal- und einen Ventralbereich untergliedertes Pedotectum. Diese Verhältnisse zeichnen sich auch beim "eremaeiden" *Niphocephus* ab, wobei die Lamellen hier allerdings nicht ganz so deutlich dachartig sind. Sowohl die *Ametroproctus* als auch *Niphocephus* verfügen dabei über eine Nymphe mit plissiertem Integument und das Merkmal "Apophyse und Solenidienstellung auf dem Pedipalpentarsus" (BEHAN-PELLETIER 1987, TRAVÉ 1959). Der wesentliche Unterschied besteht im Häutungsmodus, ist doch *Ametroproctus* apherodermat und *Niphocephus* eupherodermat. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist dies das Ergebnis der Regression der Eupherodermie, in deren Folge eine eupherodermate Iodide Nymphe mit plissiertem Integument in eine apherodermate cymbaeremaeide Nymphe mit plissiertem Integument abgewandelt wird. Zusätzliche Hinweise hierauf ergeben sich über die eupherodermate eremaeide Gattung *Megeremaeus*, welche sich wie die Arten der

Gattungen *Cymbaeremaeus* und *Ametroproctus* auch, durch einen subunguinalen Pulvillus bei den Juvenilstadien auszeichnet.

### 3.6 Die Affinitäten der Iodiden Organisation zu scapheremaeiden Taxa unter den Höheren Oribatiden

Auch innerhalb der apherodermaten, durch eine "nymphe plissée" gekennzeichneten scapheremaeiden Artengruppe tritt eine Kombination von regressiven Merkmalsausprägungen auf, welche einen eindeutigen Bezug zur Iodiden Organisation zeigt. Diese lautet:

- Bein IV mit jeweils einem Solenidium auf Genu und Tibia
- Der Notogasterunterrand durch einen feinen asklerotischen Zirkumpleuralspalt in einen dorsalen und in einen ventralen Bereich unterschieden
- Tibia I mit einer dorsalen, die Solenidien  $\phi 1$  und  $\phi 2$  tragenden Hornapophyse
- Beinglieder zumindest bei einer Reihe von Arten mit deutlicher Kutikularringelung

Obwohl apherodermat, verweist auch die sich durch einen zirkumdehiszenten Häutungsmodus auszeichnende Nymphe mit ihrem plissiertem Integument auf die Iodide Organisation. Genau wie die Iodiden Arten weisen auch die scapheremaeiden Taxa Affinitäten zu den Hermanniellidae hin, zeichnet sich doch ihre Proto- und Deutonymphe nach GRANDJEAN (1947b) sowie TRAVÉ & FERNANDEZ (1986) durch ein Borstenpaar ps1 aus, welches unterhalb der Dehiszenzlinie inseriert. Ebenfalls in Richtung der Hermanniellidae weisen die bei *Scapheremaeus argentinensis* völlig fehlenden Iteralborsten auf den Tarsen der Beine (TRAVÉ & FERNANDEZ 1986).

Dem erweiterten scapheremaeiden Umfeld sind auch die Arten der Gattung *Tenuelamellarea* zuzuordnen, da sie neben den beiden Solenidien auf dem Bein IV auch über eine Kutikularplikaturn pc oberhalb der Acetabula II und III bei ihren Juvenilstadien verfügen (TRAVÉ & FERNANDEZ 1986, MARTINEZ et al. 1995). Sofern man die Darstellung bei MARTINEZ et al. (1995: 358) richtig deutet, scheint *Tenuelamellarea argentinensis* zudem über einen vom Dorsalbereich des Notogaster separierten Pleuralbereich zu verfügen.

### 3.7 Die Affinitäten der Iodiden Organisation zu ameronothriden Taxa unter den Höheren Oribatiden

Auch die ameronothriden Artengruppen verfügen über eine Merkmalskombination, welche auf die Iodide Organisation verweist. Hierbei handelt es sich nach den Angaben von GRANDJEAN (1958, 1961b) um die nachstehenden Merkmalsausprägungen:

- Tarsus IV des Adultus mit persistierenden Iteralborsten
- Infracapitulum zumindest bei einigen Arten mit einer

abgeliederten Genalregion, welche nicht mit den Rutellenbasen in Verbindung steht.

– plissierte Nymphe in einigen Fällen mit Tendenz zur Eupheredermie

Zusammen mit dem speziellen Infracapitulum, der "nymphe plissée" und den auch auf den Tibien der Beine auftretenden Sacculi haben die ameronothroiden Taxa auch eine Merkmalskombination, welche auf die cybaeremaeiden Taxa verweist. Ferner deuten die ameronothroiden Taxa auch auf die Niederen Oribatiden hin und bestätigen hierdurch in gleicher Weise wie die liodoiden Gattungen ihre basale Stellung innerhalb der Höheren Oribatiden. Hier sind es vor allen Dingen die spezielle Form der Pellicula und die hypertrophierenden Proral- und Unguinalborten, welche sowohl auf das basalere verwandtschaftliche Umfeld von *Malaconothrus*, als auch auf dasjenige von *Trimalaconothrus* weisen (GRANDJEAN 1947, 1951, WAUTHY & FAIN 1991). Hervorzuheben ist dabei das gleichzeitige Auftreten einer vollständigen "corne double" bei *Ameronothrus marinus* (SCHUBART 1975), womit die ameronothroiden Taxa gleichzeitig auch prospektiv in Richtung der periphereren poronoten Pterogasterina deuten.

## 5.8 Das Hervortreten poronot-pterogasteriner Organisationselemente

Ein essentielles Element der poronot-pterogasterinen Organisation stellt die ausgebildete "corne double" auf dem Pedipalpentarsus dar, bei zahlreichen poronot-pterogasterinen Taxa kombiniert mit deutlich hervortretenden Lamellen und Tutorien, einem großen, Pedotectum I sowie mit ventralen Ausweitungen insbesondere der Femora der Hinterbeine. Während sich die Kombination der letztgenannten drei Merkmale bereits bei den Gattungen *Niphocephus* und *Ametroproctus* zeigt (BEHAN-PELLETIER 1982, 1987, TRAVÉ 1959) tritt eine vollständig ausgebildete "corne double" erst im ameronothriden Umfeld auf, wie u.a. durch GRANDJEAN (1955: 115, fig. 3C) für *Podacarus auberti* wiedergegeben wird. Gleichzeitig geht diese Entwicklung mit dem Verlust der Eupheredermie einher.

## Literatur

- ALBERTI, G., NORTON, R.A., ADIS, J., FERNANDEZ, N.A., FRANKLIN, E., KRATZMANN, M., MORENO, A.I., WEIGMANN, G. & WOAS, S. (1997): Porose integumental organs of Oribatid Mites (Acari, Oribatida) 2. Fine structure – In: ALBERTI, G. & NORTON R. A. (Eds.) Porose integumental organs of oribatid mites (Acari, Oribatida). – Zoologica, **148**: 33-114; Stuttgart.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1982): Descriptions of new species and a new genus of Oribatei (Acari) from the Soviet-Subarctic. – Can. Ent., **114**: 855-871; Ottawa.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1987): Redefinition of *Ametroproctus* (Acari: Oribatida) with descriptions of new species. – Can. Ent., **119**: 505-536; Ottawa.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1990): Redefinition of *Megeremaeus* (Acari: Megeremaeidae) with description of new species and nymphs of *M. montanus* HIGGINGS and WOOLLEY. – Can. Ent., **122**: 875-900; Ottawa.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1993): Eremaeidae (Acari: Oribatida) of North America. – Memoirs Ent. Soc. Canada, **168**: 1-193; Ottawa.
- BERLESE, A. (1896): Acari, Miriapodi e Scorpioni italiani. AMS., **78**: 1-10; Padova.
- BERLESE, A. (1914): Acari nuovi. Manipulus IX. – Redia, **10**: 113-150; Firenze
- FERNANDEZ, N. (1984): Contribution à la connaissance de la faune oribatologique de l'Argentine VI. *Eohypochthonius* (*Neotrachosus*) *travei* nov. subgen., nov. sp.. – Acarologia, **25** (1): 95-106; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1928): Sur un Oribatidé pourvu d'yeux. – Bull. Soc. zool. France, **53**: 235-242; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1934): Les organes respiratoires secondaires des Oribates (Acarien). – Ann. Soc. Ent. France, **103**: 109-146; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1935): Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. – Bull. Soc. zool. France, **60**: 6-39; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1941): L'Ambulacre des Acariens (1<sup>re</sup> série). – Bull. Mus. nat. Hist. natur., **2** (13): 422-429; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1947a): Observations sur les Oribates (17<sup>e</sup> série). – Bull. Mus. nat. Hist. natur., **2** (19): 165-172; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1947b): Observations sur les Oribates (18<sup>e</sup> série). – Bull. Mus. nat. Hist. natur., **2** (19): 395-402; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1947c): L'origine de la pince mandibulaire chez les Acariens actinochitineux. – Arch. Sci. phys. Natur. Genève, **5** (29): 305-355; Genève.
- Grandjean, F. (1949): Formules anales, gastronomiques, génitales et aggénitales du développement numériques des poils chez les Oribates. – Bull. Soc. zool. France, **74**: 201-225; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1950): Étude sur les Lohmaniidae (Oribates, Acariens). – Arch. Zool. exp. gén., **87**: 95-162; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1951a): Étude sur les Zetorchestidae (Acariens, Oribates). – Mém. Mus. nat. Hist. natur. (n.s.), série A, Zool., **4**: 1-50; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1951b): Sur le tégument des Oribates. – Bull. Mus. nat. Hist. natur., **2** (23): 497-504; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1954a): Essai de classification des Oribates (Acariens). – Bull. Soc. zool. France, **78**: 421-446; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1954b): *Posthermannia nematophora* n.g., n.sp. (Acariens, Oribates). – Rev. franç. Ent., **21**: 298-311; Paris
- GRANDJEAN, F. (1955): Sur un Acarien des îles Kerguelens. *Podacarus Auberti* (Oribates). – Mém. Mus. nat. Hist. natur. (n.s.) sér. A, Zool., **8**: 109-150; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1958): *Charassobates cavernosus* GRANDJEAN, 1929 (Acarien, Oribate). – Mém. Mus. nat. Hist. natur. (n.s.), sér. A, Zool., **16**: 121-140; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1961a): Les Plasmobatidae n. fam. (Oribates). – Acarologia, **3**: 96-129; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1961b): Nouvelles observations sur les Oribates (1<sup>re</sup> série). – Acarologia, **3**: 206-231; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1964a): Nouvelles observations sur les Oribates (3<sup>e</sup> série). – Acarologia, **6**: 170-198; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1964b): *Pheroliodes wehnkei* (WILLMANN) (Oribate). – Acarologia, **6**: 170-198; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1964c): La solénidiotaxie des Oribates. Acarologia, **6**: 529-556; Paris.



- GRANDJEAN, F. (1969): Considérations sur le classement des Oribates. Leur division en 6 groupes majeurs. – *Acarologia*, **11**: 127-153; Paris.
- KOCH, C. L. (1840): Deutschlands Crustaceen, Myriapoden, und Arachniden, Bd. 9, Heft 29; Regensburg.
- MARTINEZ, P. A., VELIS, G. J., EGUARAS, M. J. & FERNANDEZ, N. A. (1995): La famille Lamellareidae dans la République Argentine. *Tenuelamellarea argentinensis* n.sp. – *Acarologia*, **36**: 355-363; Paris.
- MICHAEL, A. D. (1888): British Oribatidae. – **2**: 337-657, Taf. 25-54; London (Ray Society).
- NICOLET, M. H. (1855): Histoire naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris. – *Arch. Mus. Hist. nat.*, **7**: 381-482; Paris.
- NORTON, R. A. & KETHLEY, J. B. (1994): Ecdysal cleavage lines of acariform mites (Arachnida, Acari). – *Zoologica Scripta*, **23**: 175-191.
- NORTON, R. A. & METZ, J. L. (1980): Nehypochthoniidae (Acari: Oribatei), a New Mite Family from the Southeastern United States – *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **73**: 54-62.
- PIFFL, E. (1965): Eine neue Diagnose für die Familie der Eremaeidae (Oribatei, Acari) nach zwei neuen Arten aus dem Karakorum (*Proteremaeus jonasi* nov. gen. nov. spec. und *Eremaeus roissi* nov. spec.). – *Sitzungsberichte der Österr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl., Abt. I*, **174**: 363-385; Wien.
- SCHUBART, H. (1975): Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). – *Zoologica*, **123**: 24-91; Stuttgart.
- SELLNICK, M. (1928): Formenkreis Hornmilben - Oribatei. – In: BROHMER, EHRMANN & ULMER (Hrsg.): *Die Tierwelt Mitteleuropas*, **3** (9): 1-42; Leipzig.
- STRENZKE, K. (1963): Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Oribatidengattung *Gehypochthonius* (Arach., Acari). – *Senck. Biol.*, **44** (3): 231-255; Frankfurt a. M.
- TRAVÉ, J. (1959): Sur le genre *Niphocephalus* BALOGH, 1943. Les Niphocephelidae, Famille nouvelle (Acariens, Oribates). – *Acarologia*, **1**: 475-498; Paris.
- TRAVÉ, J. (1963a): Oribates (Acariens) des Pyrénées orientales (1<sup>ère</sup> série) *Provertex delamarei* n.sp. – *Vie et Milieu*, **8**: 785-801; Paris.
- TRAVÉ, J. (1963b): Écologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. – *Vie et Milieu*, **14**: 1-267; Paris.
- TRAVÉ, J. & FERNANDEZ, N. (1986): Contribution à la connaissance du genre *Scapheremaeus*: *S. argentinensis* n.sp. (Oribatei). – *Acarologia*, **17** (4): 349-359; Paris.
- WAUTHY, G. & FAIN, A. (1991): Observations on the legs of *Trimalacnothrus maniculatus* FAIN & LAMBRECHTS, 1987 (Acari, Oribatida). Part I. Larva, leg IV of nymphs and fundamental phanerotaxy. – *Acarologia*, **32**: 415-434; Paris.
- Willmann, C. (1931): Moosmilben oder Oribatiden – In: DAHL, F. (Hrsg.): *Die Tierwelt Deutschlands*, **22**: 79-200; Jena.