

ZA 7631, 1981 LS

Thema: Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden

SIEGFRIED RIETSCHEL: andrias – eine neue wissenschaftliche Zeitschrift	5
STEFFEN WOAS: Zur Taxonomie und Phylogenie der Hermanniidae SELLNICK 1928 (Acari, Oribatei)	7
STEFFEN WOAS: Die Arten der Gattung <i>Hermannia</i> NICOLET 1855 (Acari, Oribatei). II	89
FRIEDRICH KIEFER: Ein neuer brunnenbewohnender Cyclopide (Copepoda, Cyclopoida) aus Syrien	101

andrias 1

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 30. 10. 1981

✓

Thema: Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden

andrias 1

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 30. 10. 1981

P

ZA 7631, 1981 LS



ISSN 0721-6513

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Karlsruhe
Redaktion: Prof. Dr. L. BECK, Dr. G. PHILIPPI,
Prof. Dr. S. RIETSCHEL
Schriftleiter des Bandes: L. BECK
Layout: C. LANG, J. SCHREIBER, J. WIRTH
Gesamtherstellung: Badenia Verlag und Druckerei
GmbH, Karlsruhe
© Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe
Postfach 4045, D-7500 Karlsruhe 1

SIEGFRIED RIETSCHEL: andrias – eine neue wissenschaftliche Zeitschrift	5
STEFFEN WOAS: Zur Taxonomie und Phylogenie der Hermanniidae SELLNICK 1928 (Acari, Oribatei)	7
STEFFEN WOAS: Die Arten der Gattung <i>Hermannia</i> NICOLET 1855 (Acari, Oribatei). II	89
FRIEDRICH KIEFER: Ein neuer brunnenbewohnender Cyclopide (Copepoda, Cyclopoida) aus Syrien	101

SIEGFRIED RIETSCHEL

andrias – eine neue wissenschaftliche Zeitschrift

Ein Markstein in der Geschichte der beschreibenden Naturwissenschaften ist das Flugblatt aus dem Jahre 1726, in dem JOHANN JAKOB SCHEUCHZER zum ersten Mal den „Homo diluvii testis“ dargestellt hat. Später, 1731, hat SCHEUCHZER im ersten Band seiner *Physica sacra* noch einmal dieses Beingerüst eines armen Sünders beschrieben und gedeutet.

In dieselbe Zeit reichen die ältesten Belege für naturkundliche Sammlungen am markgräfllich badischen Hof in Karlsruhe zurück, wo Erbprinz FRIEDRICH ein Conchyliencabinet besaß. Seine Schwiegertochter, die spätere Markgräfin CAROLINE LOUISE VON BADEN, war bei der „Geburt“ des Homo diluvii testis sechs Jahre alt. Sie wurde die eigentliche Begründerin des Badischen Naturalienkabinettes, doch erst lange nach ihrem Tode kam, im Jahre 1803, die Fundstelle des Homo diluvii testis bei Öhningen durch den Reichsdeputationshauptschluß zur Markgrafschaft Baden. In diesem Jahre dürften wohl auch die ersten Exemplare des bemerkenswerten Fossils aus säkularisiertem Besitz des Fürstbischofs von Konstanz nach Karlsruhe gelangt sein. Das Naturalienkabinet der Markgräfin war inzwischen zu einem bekannten Museum geworden, aus dem Homo diluvii testis zunächst ein Wels, dann ein Reptil und schließlich ein Amphib, dem HOLL 1831 den Artnamen (*Salamandra*) *Scheuchzeri* gab.

Der erste Direktor des Badischen Naturalienkabinettes war CARL CHRISTIAN GMELIN. Er starb nach 52jähriger Amtszeit im Jahre 1837. Dies war auch das Jahr, in dem der bekannte Schweizer Naturforscher TSCHÜDI der *Salamandra scheuchzeri* den auch heute gültigen Gattungsnamen *Andrias* gab und in dem TEMNINCK den rezenten japanischen Riesensalamander *Andrias japonicus* wissenschaftlich beschrieb. Erst 1871 erfolgte die Beschreibung des rezenten chinesischen Riesensalamanders *A. davidianus* durch BLANCHARD.

Mit den drei Arten *A. scheuchzeri* (HOLL 1831), *A. japonicus* (TEMNINCK 1837) und *A. davidianus* (BLANCHARD 1871) ist die Gattung *Andrias* heute ein Beispielfall für ein „lebendes Fossil“. Sie war im Tertiär wohl weit über die Nordhalbkugel der Erde verbreitet, wie Funde aus dem Oligozän, Miozän und Pliozän Europas zeigen; Reste miozäner Riesensalamander aus Nordamerika werden ebenfalls der Gattung zugeordnet. Aus Ostasien sind Riesensalamander erst seit dem Pleistozän belegt. Die spärlichen rezenten Vorkommen dort sind bedroht und die *Andrias*-Arten in das Washingtoner Abkommen aufgenommen.

Aus dem badischen Naturalienkabinet gingen die staatlichen Landessammlungen für Naturkunde mit

ihrem Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe hervor. In ihm werden heute, nach Kriegsverlusten, noch 7 von insgesamt 23 bekannten Exemplaren des *Andrias scheuchzeri* von der längst aufgelassenen klassischen Fundstelle Öhningen aufbewahrt; in ihm werden auch lebende *Andrias davidianus* im Vivarium gezeigt. Gibt es bessere Gründe, eine neue, von den Landessammlungen für Naturkunde herausgegebene wissenschaftliche Zeitschrift – die überregionalen Charakter haben und Bio- und Geowissenschaften umfassen soll – **andrias** zu nennen?

Naturkundliche Museen sind zumeist nicht nur Schaumuseen, sondern auch Forschungseinrichtungen. In ihnen werden die klassischen, objektbezogenen Forschungsrichtungen gepflegt. Mit der Pflicht der Bewahrung und Pflege der Sammlungsbestände und ihrer sinnvollen Nutzung und Präsentation gehen unwillkürlich Betrachtung und Erforschung der Naturobjekte und der Natur selbst einher. So haben Morphologie und Taxonomie eine bleibende Heimstatt an den Naturkundemuseen. Die Beharrlichkeit, mit der diese Forschungsrichtungen dort betrieben werden, ist aber keine Ausschließlichkeit, sondern führt dazu, daß weitere Fragestellungen sich entwickeln. Seit jeher liegen deshalb beispielsweise Biogeographie, Ökologie und Vegetationskunde im Arbeitsfeld der Naturkundemuseen. Forschung an Naturkundemuseen ist Grundlagenforschung, stets nachvollziehbar und mit besonderem Gewicht auf der Dokumentation. Daß die Dokumentation durch Belegstücke das eigentliche museale Element dieser Forschung ist, verbindet in besonderer Weise Forschungsgegenstand, Forschungsweise und museale Sammlung unlösbar miteinander.

Die Dokumentation über die Belegstücke in der Sammlung alleine genügt jedoch nicht. Vielmehr müssen Beobachtungen und Denkvorgänge allgemein zugänglich, überprüfbar und nachvollziehbar gemacht werden. So ist die Weitervermittlung der Forschungsergebnisse ein wesentliches Anliegen der Naturkundemuseen. Eigene wissenschaftliche Zeitschriften sichern den Museen in der Vermittlung der Forschungsergebnisse die Unabhängigkeit von zeitbedingten Schwerpunkten und Arbeitsrichtungen in der Wissenschaft, die sich in allgemeinen wissenschaftlichen Zeitschriften spiegeln. Die wissenschaftliche Zeitschrift eines Museums gibt Auskunft über Art und Erforschungsstand der musealen Bestände sowie über die dort laufenden wissenschaftlichen Arbeiten. Sie hat so die Aufgabe, die dem Museum eigenen Forschungsrichtungen zu

vertreten. Sie teilt Forschungsergebnisse mit, die am jeweiligen musealen Bestand und dessen Quellen in der Natur gewonnen wurden, von Wissenschaftlern, die mit dem Museum in Verbindung stehen oder in ihm arbeiten.

Den Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe fehlte bislang eine eigene wissenschaftliche Zeitschrift von überregionalem Gepräge. Die von den Landessammlungen seit 1936 zusammen mit dem Naturwissenschaftlichen Verein Karlsruhe e. V. und der Bezirksstelle für Naturschutz in Karlsruhe herausgegebenen „Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland“ haben regionalen Charakter, wie schon der Titel sagt. Wenn auch gelegentlich solche wissenschaftlichen Aufsätze in den „Beiträgen“ aufgenommen wurden, die nicht den südwestdeutschen Raum behandelten, so muß man sich fragen, ob diese Aufsätze auch ihre Adressaten auf kurzem Wege erreichten. Deshalb haben wir uns entschieden, mit **andrias** eine überregionale wissenschaftliche Zeitschrift zu beginnen, nicht als Konkurrenz, sondern als Ergänzung zu den „Beiträgen“, die gleichzeitig ein neues Gesicht erhalten werden.

andrias bringt wissenschaftliche Aufsätze als Originalbeiträge aus den Bereichen Morphologie, Systematik, Phylogenie, Ökologie und Biogeographie; **andrias** vertritt die Fächer Botanik, Geowissenschaften und Zoologie; **andrias** erscheint in loser Folge mit durchlaufender Numerierung, wobei der Inhalt jedes Bandes nur ein engeres Fachgebiet umschließen soll (z. B. Arthropoda, Vegetationskunde, Wirbeltierpaläontologie).

Sofern die Arbeiten einen Bezug zu den Landes-

sammlungen für Naturkunde und ihren Beständen, oder allgemein zum Naturkundemuseum haben, wollen wir keine weiteren Beschränkungen bei der Annahme der Arbeiten auferlegen, außer der Forderung nach bester Qualität in Inhalt und Darstellung. Allerdings muß sich der Herausgeber finanziellen Zwängen beugen. **andrias** soll eine deutschsprachige Zeitschrift sein, nimmt aber nach internationaler Gepflogenheit auch Aufsätze in anderen gebräuchlichen Sprachen auf, wenn sie den obengenannten Anforderungen genügen.

andrias wird von den Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe herausgegeben. Verantwortlich für die Herausgabe ist der Direktor der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe; ein Redaktionskollegium übernimmt die Schriftleitung; für den Inhalt der Aufsätze zeichnen jeweils die Verfasser verantwortlich. Näheres ergibt sich aus dem Impressum der einzelnen Nummern.

andrias kann von den Landessammlungen für Naturkunde oder über den Buchhandel bezogen werden; er wird ferner im wissenschaftlichen Zeitschriftentausch abgegeben.

Die Gestaltung von **andrias** hat ein Graphikerteam übernommen, wofür der Herausgeber insbesondere Prof. H. J. WIRTH, Schwäbisch Gmünd, nach langen Jahren kollegialer Zusammenarbeit dankt. Dank schuldet er auch dem Schriftleiter und dem Hauptautor dieses ersten Bandes sowie der hart geforderten Druckerei, die zahlreiche Schwierigkeiten erfolgreich überwand.

Wir alle wünschen dem jungen **andrias** ein gesundes Wachstum, ein langes Leben und eine möglichst weite Verbreitung.



Abb. 1. *Andrias davidianus* (BLANCHARD 1871). Lebendes Jungtier (Länge 45 cm) im Museum am Friedrichsplatz, Vivarium, Karlsruhe. Foto H. HECKEL.

STEFFEN WOAS

Zur Taxonomie und Phylogenie der Hermanniidae SELLNICK 1928 (Acari, Oribatei)

Kurzfassung

Diese Arbeit gibt einen Überblick über die Arten der Familie Hermanniidae, ihre taxonomischen Verwandtschaftsgrade und ihre Phylogenie. In Übereinstimmung mit den Prinzipien einer phylogenetischen Systematik wird eine neue Methode zur taxonomischen Bearbeitung von Oribatiden vorgeschlagen. Hierbei dient die Revision der Gattung *Hermannia* als Beispiel für die Anwendung der Methode.

Zur Wertung und Klassifizierung bedient sich die Methode sogenannter Merkmalsbündel, von denen jedes über seinen eigenen taxonomischen Rang verfügt und gleichzeitig seine entsprechende taxonomische Verwandtschaftsgruppe kennzeichnet. Die Merkmalsbündel setzen sich aus Leit- und Zusatzmerkmalen zusammen. Jedes dieser Merkmale weist einen eigenen taxonomischen Rang auf. Nur die Leitmerkmale sind in der Lage, durch Übertragung ihres taxonomischen Ranges den entsprechenden Rang der Merkmalsbündel zu bestimmen.

Die Merkmalsbündel bilden Spaltungseinheiten mit symmetrischem und asymmetrischem Spaltungscharakter aus, wobei in ihnen, durch dichotome oder intermediäre Spaltung, die unterschiedlichen taxonomischen Verwandtschaftsgruppen gebildet werden können.

In Fällen, in denen es unmöglich ist zu entscheiden, ob einem Merkmal ein plesio- oder apomorpher Zustand zuerkannt werden soll, ist es nunmehr möglich, diesen Zustand durch die Verteilung des Merkmals über die Arten der gebildeten taxonomischen Verwandtschaftsgruppen zu ermitteln.

Auf diese Weise wird die Diagnose phylogenetischer Trends ermöglicht, wobei diese wiederum zur Diskussion zoogeographischer Fragestellungen – so z. B. die Ausbreitung der Arten der Familie in Abhängigkeit von der Kontinentaldrift – herangezogen werden können.

Abstract

This paper gives a survey on the species of the family Hermanniidae, their taxonomical relationship and their phylogeny. According to the principles of phylogenetical systematics a new method for taxonomical handling of Oribatid mites is proposed. To show the application of this method the revision of the genus *Hermannia* is used as an example.

In this method ranking and classifying is done by using "Merkmalsbündel" (bunches of combined characters) each of which has a taxonomical rank of its own and is characterising its specific taxonomical group. The "Merkmalsbündel" are composed of "Leitmerkmale" (leading characters) and "Zusatzmerkmale" (additional characters). Each of this characters has a taxonomical rank of its own, but only the leading characters can transfer it and by this way define the taxonomical rank of the "Merkmalsbündel".

The "Merkmalsbündel" are forming splitting units ("Spaltungseinheiten") which by their splitting character are symmetrical or asymmetrical. Within this

splitting units dichotome or intermediate splittings are possible to form the different taxonomical groups.

In cases when it is impossible to decide whether a character is "plesiomorph" or "apomorph" the phylogenetical status of the character can be now defined by its distribution pattern over the species of a distinct taxonomical group.

In this way the diagnosis of phylogenetical trends is possible which can be used to discuss zoogeographical aspects, such as the distribution of the species of the family in relation to the continental drift.

Autor

DR. STEFFEN WOAS, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 4045, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Inhalt

1. Einleitung	9
2. Das phylogenetisch- taxonomische Arbeitsverfahren	12
2.1 Darstellung	12
2.2 Begründung	13
2.3 Das Verfahren im einzelnen	14
3. Das phylogenetisch- taxonomische Arbeitsverfahren bei der Gattung <i>Hermannia</i>	17
3.1 Auswahl und Gliederung des Materials (erster Schritt)	17
3.2 Die Spaltungsvorgänge (zweiter Schritt)	17
3.2.1 Bildung der Basisbündel	17
3.2.2 Bildung der Folgebündel	17
3.2.3 Die Merkmalsbündel mit dem unbestimmten taxonomischen Rang $TR = n$	19
3.2.4 Ermittlung des taxonomischen Abstandes	19
3.3 Das Merkmalskladogramm (dritter Schritt)	20
4. Phylogenetische Abwandlungen bei der Gattung <i>Hermannia</i>	21
4.1 Abwandlungsreihen	23
4.1.1 Abwandlungsreihen von Schlüsselmerkmalen	23
4.1.2 Abwandlungsreihen, bei denen die Lesrichtung nicht von vornherein erkennbar ist	23
4.1.3 Ontogenetische Abwandlungsreihen	26
4.2 Abwandlungstrends	28
4.2.1 Darstellung	28
4.2.2 Wertung der dargestellten mutmaßlichen Abwandlungstrends	28
5. Abwandlungsgrad der Spaltungsgruppen der Gattung <i>Hermannia</i>	30
5.1 Abwandlungsgrad der Spaltungsgruppen der Artengruppe <i>H. nodosa</i>	30
5.2 Abwandlungsgrad der Spaltungsgruppen der Artengruppe <i>H. subglabra</i>	31
6. Diskussion	32
6.1 Zur Problematik der Familie Hermanniidae SELLNICK 1928	32
6.1.1 Der taxonomische Status der Gattung <i>Hermannia</i> NICOLET 1855	33
6.1.2 Der taxonomische Status der Gattung <i>Phyllhermannia</i> BERLESE 1917	33
6.1.3 Vorläufige Erstellung von Merkmalsbündeln und Aufteilung der Arten der beiden bisherigen Gattungen <i>Hermannia</i> und <i>Phyllhermannia</i> in Verwandtschaftsgruppen	36
6.1.4 Abwandlungen am Ektoskelett der Arten der Verwandtschaftsgruppen <i>H. nodosa/subglabra</i> und <i>H. gibba/convexa</i>	36
6.1.5 Veränderung der Lagebeziehung der Anal- zur Genitalöffnung	38
6.1.6 Abwandlung des Sensillus und des Beborstungstypus auf dem Notogaster, den Beinen und den Epimeren	39
6.2 Definition und Beschreibung der Gattung <i>Hermannia</i> NICOLET 1855	40
6.3 Zoogeographische Argumente zur Phylogenie der Hermanniidae	41
7. Zusammenfassung	45
8. Summary	47
9. Literatur	48
10. Anhang (Tabellen und Abbildungen)	50

1. Einleitung

Das in neuerer Zeit starke Anwachsen von Artbeschreibungen und Gattungs- sowie Familiendefinitionen innerhalb der Oribatiden-Taxonomie hat die praktische Anwendung der taxonomischen Ergebnisse in anderen biologischen Disziplinen, wie Ökologie oder Tiergeographie, erheblich erschwert. So gibt BALOGH (1972) alleine für den Umfang der *Opria*-Gruppe die Zahl von 70, zumeist monotypischen Gattungen an, wobei die in ihnen enthaltenen Arten sicherlich in unterschiedlichen Verwandtschaftsverhältnissen zueinander stehen. Allgemein kann für die Oribatiden-Taxonomie gesagt werden, daß die höheren Taxa schlecht oder nur unzureichend definiert sind. Da die Oribatiden wahrscheinlich über eine große Anzahl von Geschwisterarten verfügen, tritt in der Oribatiden-Taxonomie häufig das Problem der Unterscheidung sogenannter Arten mit kosmopolitischer Verbreitung auf. Dies mag im Zusammenhang damit stehen, daß die Oribatiden offensichtlich einen sehr langsam ablaufenden evolutiven Prozeß vollzogen haben, wie durch Funde fossiler, mesozoischer Oribatiden (KRIVOLUTSKIJ 1974) und deren Merkmalsbeschaffenheit belegt ist.

Der unbefriedigende Zustand der Oribatiden-Taxonomie macht daher umfangreiche Revisionen der meisten Verwandtschaftsgruppen erforderlich. Da es zudem an taxonomischen Arbeitsmethoden mangelt, um solche Revisionen durchzuführen, müssen die entsprechenden Methoden entwickelt werden. Dies ist schon deshalb zu fordern, weil es auch in anderen taxonomischen Bereichen an praktikablen Verfahren mangelt, höhere Taxa zu erfassen und zu klassifizieren. MAYR (1979, S. 198) führt hierzu aus: "Most of the problems of classification of higher taxa – one might designate this as macrotaxonomy – are still controversial. Compared to the extraordinary activity on the species-level, there has been until quite recently very little conceptual ferment on the level of the higher categories. We are still waiting for a new systematics of macrotaxonomy, even though recent works represents significant forays into this terra incognita. What is particularly badly needed at this time is greater interest among taxonomists in the taxonomic method as such, in the properties of the evidence on which taxonomic conclusions are based and in the process of inference by which conclusions are derived from the evidence. The new interest in methodology, aroused by HENNIG, CAIN, MICHENER, SIMPSON and the numerical pheneticians, is likely to produce eventually as much of an advance on the level of macrotaxonomy as the new systematics did on the species level."

Die Entwicklung praktisch anwendbarer Systeme, die sich mit den spezifisch taxonomischen Eigenschaften der Oribatiden auseinandersetzen, ist am besten anhand kleiner, überschaubarer Verwand-

tschaftsgruppen aufzuzeigen. Hierbei ergeben sich Fragestellungen, die mit der Auswahl taxonomischer Arbeitskonzepte sowie mit der Art der vorzunehmenden Merkmalsbewertungen im Zusammenhang stehen. Für Revisionen innerhalb der Oribatiden-Taxonomie bieten sich grundsätzlich zwei verschiedene Arbeitskonzepte an:

1. Erstellung taxonomischer Systeme auf der Basis einfacher morphologischer Ähnlichkeitsvergleiche
2. Erstellung taxonomischer Systeme, deren morphologische Ähnlichkeitsvergleiche unter Berücksichtigung phylogenetischer Kriterien vorgenommen werden.

Dem System des einfachen morphologischen Ähnlichkeitsvergleiches, in dem alle Merkmale in gleichwertiger Stellung nebeneinander stehen, haften einige grundsätzliche Nachteile an, wobei es unerheblich ist, ob solche Ähnlichkeitsvergleiche in biometrischer oder in anderer Weise erfolgen. Sowohl HENNIG (1950) als auch REMANE (1956) sind der Meinung, daß der Grad der morphologischen Divergenz zwischen verglichenen Arten nicht als Maßstab für ihre tatsächliche phylogenetische Verwandtschaft anzusehen ist. Wenn auch der einfache morphologische Ähnlichkeitsvergleich im Bereich überschaubarer Verwandtschaftsgruppen einfacher zu handhaben ist, so sollte dennoch bei Revisionen innerhalb der Oribatiden-Taxonomie solchen taxonomischen Systemen der Vorzug gegeben werden, die phylogenetische Kriterien berücksichtigen. „Für die wissenschaftliche wie für die praktisch angewandte Biologie haben nur solche Systeme irgendwelche Bedeutung, die auf der Grundlage bestimmter, naturgegebener, genau bekannter, zwischen den Semaphoronten bestehender Beziehungen aufgebaut sind, Systeme also, deren Ordnungsstruktur genau definiert ist“ (HENNIG 1950, S. 11). Diese Aussage trifft in besonderem Maße für die Oribatiden zu, die über eine große Anzahl morphologisch sehr ähnlicher Merkmale verfügen, wobei aber ähnliche Arten vielfach unterschiedlichen natürlichen Verwandtschaftsgruppen zuzuordnen sind. Ein taxonomisches System auf der Basis des einfachen morphologischen Ähnlichkeitsvergleiches würde daher die Bestimmbarkeit von Verwandtschafts- oder Artengruppen unmöglich machen und damit beispielsweise auch den ökologischen Aussagewert determinierter Arten untergraben.

Grundsätzlich lassen sich bei den bekannten phylogenetischen Systemen zweierlei Gruppen unterscheiden:

1. Dichotom-kladistische Systeme
2. Netzschemata, die morphologisch ähnliche Strukturen unterschiedlicher Arten miteinander in Beziehung setzen.

Die Darstellung phylogenetischer Beziehungen zwi-

schen Arten anhand dichotom-kladistischer Modelle ist in neuerer Zeit in das Kreuzfeuer der Kritik geraten (EICHLER 1978), wobei sich derartige Kritiken vornehmlich auf dem taxonomischen Niveau der Arten oder der Populationen bewegen. Selbstverständlich kann nicht in jedem Fall davon ausgegangen werden, daß Arten sich dichotom entwickeln, wobei nicht unerwähnt bleiben sollte, daß nicht die Art sondern die Population die eigentliche, evolutive Grundeinheit darstellt. Innerhalb polytypischer Arten ist die allopatrische Verteilung ihrer Populationen die Regel (MAYR 1965), was immerhin in solchen Fällen eine polytome Artaufspaltung im Zuge eines Speziationsprozesses nicht ausschließt.

So kann z. B. eine Stamm- oder Ausgangspopulation im Verlaufe eines längeren Zeitabschnittes Tochterpopulationen abspalten, aus denen vollwertige Arten hervorgehen. Dieser Vorgang würde sich aber grundlegend von der Aufspaltung einer Stammart in ihre Tochterarten unterscheiden, bei der mit Entstehung der Tochterarten die Stammart erlischt. In diesem Fall würde es die Stammpopulation selber sein, die sich in Tochterpopulationen aufspaltet, aus denen dann die Tochterarten hervorgehen. Hätte man es bei dieser Abspaltung von Tochterpopulationen aus ihrer Stammpopulation mit einem zeitlich oder doch, infolge allopatrischen Auftretens, zumindest räumlich versetzten Vorgang zu tun, so wäre der Vorgang der Aufspaltung einer Stammart in ihre Tochterarten ein einmaliger und nicht wiederholbarer, da ja bei der Entstehung der Tochterarten die Stammart erlischt. Insgesamt muß so ein Vorgang als wenig wahrscheinlich erscheinen, da er ideale Voraussetzungen benötigt, die unter natürlichen Bedingungen nur äußerst selten anzutreffen wären.

Kladistische Modelle lassen sich auch nicht in Übereinstimmung mit vermuteten erdgeschichtlichen Zeitabläufen darstellen, da die Entwicklungsgeschwindigkeit unterschiedlicher Arten aus unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen meist voneinander verschieden ist. Auch Arten der gleichen Verwandtschaftsgruppe können unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten aufweisen. MAYR (1969, S. 230) schreibt hierzu: "The cladists base categorical rank on the geological time at which the ancestor of a given taxon branched off from the parental stem (or from a sister branch). This method fails because it ignores differences in the rates of evolution and confuses genealogical with genetic relationship. As DARWIN has rightly said, the degrees of modification which the different groups have undergone are very different. Even though the family of Limulidae (horse-shoe crabs) is older than the mammalian order Carnivora it does not mean that the categorical rank of these two taxa has to be reversed. Rapidly evolving taxa often branch off from slowly evolving taxa, but it would be absurd to de-

mand, that the subsequent fate of the daughter taxon should determine the categorical rank of the parent taxon"

Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß sich ein kladistisches System, welches sich auf die Grundeinheit der Art stützt und dabei gleichzeitig ein phylogenetisches Bild der Ableitung unterschiedlicher Arten voneinander liefern soll, sehr schwer zu realisieren wäre. Da jedoch innerhalb der Taxonomie Ähnlichkeiten zwischen den Individuen anhand der Beschaffenheit ihrer Merkmale ermittelt werden, müssen sich, streng genommen, die zur Anwendung gelangenden Vergleichsschemata auf die Basis der Merkmale und nicht auf die Basis der Arten oder ihrer Populationen stützen. Hierbei muß sich die Bildung von Verwandtschafts- oder Artengruppen nach der Verteilung der Merkmale über die zu untersuchenden Individuen richten und nicht umgekehrt. Daß dabei letzten Endes ein kladistisches System entsteht, liegt am Grundmechanismus der Merkmalsbildung. Unbeschadet der unterschiedlichen Rekombinationsmechaniken im bisexuellen Fortpflanzungsbereich lassen sich nämlich morphologische Abwandlungen auf die autoreduktiven Eigenschaften der DNS zurückführen, wobei hier z. B. durch einen mikromutativen Vorgang ein Allel A' neben einem Allel A entstehen kann mit welchem es schließlich ein Allelpaar bildet. Dies gilt insbesondere dann, wenn man davon ausgeht, daß in der Mehrzahl der Fälle lediglich Supervalidfaktoren selektive Prozesse unterschiedlicher Art zu überstehen vermögen und diese im wesentlichen auf mikromutative Vorgänge zurückzuführen sind. Hierdurch kann ein dichotom-kladistisches System, welches sich auf die Merkmale abstützt, in biologischer Hinsicht begründet werden. Da ein solches System außerdem in der praktischen Anwendung leichter zu handhaben ist als die oben erwähnten Netzschemata, gebe ich ihm für die vorzunehmende Revision den Vorzug.

In einem System, in dem mit Hilfe von Merkmalen Verwandtschafts- oder Artengruppen erstellt werden sollen, gilt es möglichst diejenigen Merkmale zur Definition der entsprechenden Gruppen heranzuziehen, die sich im Verlaufe der Evolution weitgehend synchron zu den entstehenden Verwandtschafts- oder Artengruppen gebildet haben. Mit Sicherheit können in dieser Hinsicht nur solche Merkmale beurteilt werden, die in ihrer jeweiligen Verwandtschafts- oder Artengruppe untereinander korreliert auftreten und dabei gleichzeitig, in Form ihrer alternativen Strukturen, andere Verwandtschafts- oder Artengruppen kennzeichnen. Bezeichnet man solche Verbände untereinander korrelierter Merkmale als Merkmalsbündel, so wird der phylogenetische Status einer Gruppe umso wahrscheinlicher, je mehr solcher korrelierten einzelnen Merkmale ihr entsprechendes Merkmalsbündel

charakterisieren. Hierbei wären wiederum diejenigen Merkmalsbündel von vorrangigem Interesse, deren Merkmale möglichst unterschiedliche Funktion haben, also unterschiedlichen Funktionskomplexen zugeordnet werden können. Nur bei diesen Merkmalsbündeln kann das Faktum funktionsbedingter Zwangskorrelationen ausgeschlossen werden. Geht man ferner bei der Ableitung der verschiedenen Verwandtschafts- oder Artengruppen voneinander von einem dichotom kladistischen System aus, so wird es sich bei den Merkmalen, die die unterschiedlichen Gruppen definieren, vorwiegend um solche Merkmale handeln, die in dem jeweilig zu untersuchenden Bereich in jeweils zwei alternativen Merkmalsausprägungen vorliegen.

Bei einem kladistischen System, dem die Entstehung der Merkmale und nicht der Arten zugrundeliegt, wird eine vollständige Synchronisierung zwischen der Artenentstehung und der Merkmalsverteilung nicht in jedem Falle vorliegen. Neben unterschiedlichen Spaltungsmodi kann dies auch zu Gruppen führen, in denen die Arten zwar merkmalsverwandt, nicht aber artverwandt sind.

Wie bereits bei MAYR (s.o.) ausgeführt, kann z.B. eine Tochterart von ihrer Stammart abspalten und sich wesentlich schneller entwickeln als dies für die Stammart der Fall ist. Nur dann, wenn sich eine Stammart in zwei Tochterarten aufspaltet und die Stammart dabei erlischt, kann unter Umständen davon ausgegangen werden, daß sich die beiden Tochterarten etwa gleich schnell evolvieren. Die von HENNIG (1950) angeführte Deviationsregel zeigt jedoch, daß auch hier eine gewisse Vorsicht in der Beurteilung der Evolutionsgeschwindigkeit zweier Tochterarten angebracht ist. Allerdings kann gerade in Hinsicht auf die Deviationsregel die Vermutung ausgesprochen werden, daß diese sich in Wirklichkeit auf die Darstellung von Abspaltungsprozessen und nicht von Aufspaltungsvorgängen bezieht. In jedem Fall jedoch muß ein kladistisches System die unterschiedlichen Vorgänge der Auf- und Abspaltung unterscheiden. Nur die Aufspaltung kann dabei als dichotom-kladistisch im eigentlichen Sinne verstanden werden, denn bei einer Abspaltung bleibt die Stammart ja weitgehend unverändert erhalten, wobei aus der Stammart wiederum mehrere, zusätzliche Tochterarten abgespalten werden können. Diese zusätzlichen Abspaltungen brauchen dabei nicht einmal zeitlich von der ersten Abspaltung getrennt zu sein. Es könnte sich jedoch um räumlich getrennte Vorgänge handeln, da ja die einzelnen Populationen der Stammart z. B. ein allopatrisches Verbreitungsmuster aufweisen können.

In taxonomischen Systemen phylogenetischer Art ist, anders als in taxonomischen Systemen, die auf dem einfachen morphologischen Ähnlichkeitsvergleich beruhen, die Wertung der zur Anwendung kommenden Merkmale unabdingbare Vorausset-

zung. "The entire zoological classification is based on the proper evaluation (weighting) of taxonomic characters. This operation is the most important as well as one of the most difficult tasks of the taxonomist" (MAYR 1969, S. 143). HENNIG, der anders als NAEF (1923) davon ausgeht, daß die morphologischen Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den Organismen in den meisten Fällen mit deren phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnissen übereinstimmen, hat durch die Einführung der Begriffe der Plesio- und Apomorphie (HENNIG 1950) eine der wesentlichen Grundlagen für die diesbezügliche Bewertung der Merkmale gelegt und zudem in seiner im Jahre 1965 erschienenen Darstellung ein Beispiel für die Anwendung derartiger Systeme geliefert. Bis zum heutigen Zeitpunkt ist kein System phylogenetischer Art mehr entwickelt worden, das in seiner Komplexität und logischen Geschlossenheit an das HENNIG'sche Konzept einer phylogenetischen Systematik heranreicht.

Dennoch ist das HENNIG'sche Konzept nicht ohne weiteres auf die Oribatiden und ihre Systematik anwendbar. Oribatiden verfügen im allgemeinen nur über sehr wenige Merkmale, denen eindeutig der Charakter der Plesio- oder Apomorphie zugesprochen werden kann. Zur Festlegung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Oribatiden-Taxonomie ist es daher erforderlich, die Begriffe der Plesio- und Apomorphie zunächst auszuklammern und nach anderen Bewertungskriterien zu suchen, die die Abwägung der einzelnen Merkmale gegeneinander ermöglichen. Zur Bewertung von Merkmalen gibt MAYR (1969, S. 143) die nachstehenden Kriterien an:

1. "Taxonomic characters that are conservative (i. e. that evolve slowly) are most useful in recognition of higher taxa; those that change most rapidly or concern isolating mechanisms are most useful in the lower taxa.
2. Taxonomic characters that are subject to parallelism, especially those involving loss or reduction should be used only with great caution.
3. Taxonomic characters are expressions of the biology of their carriers. An understanding of this biology is a prerequisite for the proper evaluation of these characters.
4. The same phenotypic character may vary in value and constancy from taxon to taxon and even within a single phyletic series. The weight to be given in such a character depends largely on its constancy to a given group."

Aus den von MAYR angeführten Punkten geht hervor, daß eines der Bewertungskriterien für die Merkmale sich auf deren Variabilität innerhalb einer bestimmten Verwandtschaftsgruppe bezieht. Innerhalb einer solchen Verwandtschaftsgruppe ist die Variabilität eines Merkmals nur über Diskontinuitäten seiner Merkmalsausprägungen in Erfahrung zu bringen.

Dies bedingt die Festlegung der entsprechenden Diskontinuitäten seitens der Taxonomen, ein Verfahren, welches im hohen Maße subjektiver Natur ist.

Hierbei erhebt sich unmittelbar die Frage, ob es sich bei den aufgestellten Merkmalsausprägungen um reale Diskontinuitäten handelt oder ob sie lediglich Teil einer kontinuierlichen Reihe sind. Solche Fälle treten auf, wenn die beobachtete Merkmalsvariabilität intraspezifischer Natur ist und nicht unbedingt spezifischen Populationen zugeordnet werden kann. Daher muß die Anzahl der Merkmalsausprägungen durch die Anzahl der in der Analyse vorliegenden biologischen Einheiten (Arten oder Populationen) begrenzt werden. Unter diesen Umständen gewinnt hier die Aussage von SIMPSON, ROE & LEWONTIN (1960, S. 2) Gültigkeit, die zur Erfassung nicht-numerischer Variablen ausführen: but there are also variables in zoology, such as colour, shape and behaviour, that are not numerical expressed, either because it is inconvenient and unnecessary to do so or because suitable techniques are not available. Such variables are by their nature discrete, although they may represent series which are in fact continuous."

Auch bei einer Limitierung der erstellbaren Diskontinuitäten eines Merkmals durch die in der Analyse vorliegenden biologischen Einheiten kann die Subjektivität in der Erfassung von Merkmalsprägungen seitens des Taxonomen nicht verhindert werden. Hinzu kommt, daß bei hoher Anzahl der Ausprägungen eines Merkmals die Einhaltung der Homologiekriterien (REMANE 1956) nicht mehr gewährleistet ist, denn mit Zunahme der Merkmalsdiskontinuitäten steigt die Anzahl der möglichen analogen Merkmalsausprägungen an. Dieses Faktum läßt sich als taxonomische Aussagenunschärfe umreißen.

Bei Aufstellung eines phylogenetisch-taxonomischen Systems, welches als Grundlage für die Bewertung von Merkmalen sich auf deren Variabilität innerhalb einer bestimmten Verwandtschaftsgruppe stützt, sind Vorkehrungen zu treffen, die sowohl dem Diskontinuitätenproblem als auch dem Faktor der taxonomischen Aussagenunschärfe Rechnung tragen. In den nachfolgenden Kapiteln soll ein derartiges System erstellt werden, wobei die Revision der Gattung *Hermannia* als Grundlage dafür dient. Die Revision der Gattung *Hermannia* für sich genommen ist deshalb erforderlich, weil es nach wie vor Unklarheiten hinsichtlich der Zuordnung der Arten zu den einzelnen Artnamen gibt und weder die Arbeiten von SELLNICK (1923) und WILLMANN (1952) noch die neueren Abhandlungen von GHILAROV & KRIVOLUTSKIJ (1975) Abhilfe schaffen konnten.

Die vorliegende Arbeit beruht auf meiner Dissertation (WOAS 1975) über die Gattung *Hermannia*; für die Anregung zu dieser Arbeit bin ich Herrn Profes-

sor SCHUSTER, Graz, früher Kiel, sehr zu Dank verpflichtet. Ferner möchte ich den Herren Professoren KÜMMEL und BECK, beide Karlsruhe, für anregende Diskussionen zur Überarbeitung der Methodik und für die Durchsicht meines Manuskriptes danken. Mein weiterer Dank für Bereitstellung von Material gilt den Herren K. K. BOHNSACK, San Diego, P. DALENIUS, Lund, K. H. FORSSLUND, Lund, W. HIRSCHMANN, Nürnberg, E. KARPPINEN, Helsinki, G. SCHULTE, Kiel, R. SCHUSTER, Graz und G. WEIGMANN, Berlin.

2. Das phylogenetisch-taxonomische Arbeitsverfahren

2.1 Darstellung

Die im folgenden entwickelte Methode geht in drei Schritten vor: Der erste umfaßt die Auswahl des Untersuchungsmaterials, die Feststellung und Auflistung der taxonomischen Merkmale, die Aufteilung des Materials in kleinste Einheiten, deren Individuen in ihren Merkmalen übereinstimmen (Alternativgruppen = präsumptive Arten) und die Erstellung einer Merkmalsmatrix, aus denen die Zuordnung eines jeden Merkmals zu jeder Alternativgruppe ersichtlich ist.

Soweit entspricht das Verfahren einer herkömmlichen Taxonomie, die sich das Unterscheiden von Formen zum Ziel gesetzt hat. Das Problem dieser Taxonomie liegt darin, daß die durch sie unterschiedenen Formen Arten genannt werden und damit ein phylogenetischer Bezug hergestellt wird, den dieses Verfahren prinzipiell nicht leisten kann. Soll die Taxonomie den Ansprüchen einer phylogenetischen Systematik entsprechen, also versuchen Arten abzugrenzen, Verwandtschaftsgrade zwischen diesen festzustellen und sie zu übergeordneten Einheiten nach ihrer mutmaßlichen Phylogenie zusammenzufassen, so muß das Verfahren um mindestens zwei weitere Schritte erweitert werden.

Ziel des zweiten Verfahrensschrittes ist es, mit den vorhandenen „Indizien“ (z. B. Kutikularstrukturen adulter Tiere) die Alternativgruppen zu Gruppen zusammenzufassen, die mutmaßlich monophyletische Einheiten und damit echte Verwandtschaftsgruppen darstellen. Die Benennung dieser Gruppen mit den Begriffen Artengruppe, Gattung, Familie etc. wird, wie bei allen Verfahren willkürlich bleiben, da es für diese Zuordnung keinerlei objektive Kriterien gibt.

Dieser zweite Verfahrensschritt sollte sinnvollerweise nur in solchen Verwandtschaftsbereichen vorgenommen werden, bei denen ein gemeinsamer, stammesgeschichtlicher Ursprung der in der Analyse vorliegenden Arten angenommen werden kann. Damit erreicht man, daß die erste Spaltung des Ausgangsmaterials in Basisgruppen „mutmaßlich monophyletische Einheiten hoher Homogenität“ hervorbringt. Auf der Grundlage dieser Basisgruppen lassen sich dann die Merkmale werten und mit ihnen

die Basisgruppen fortlaufend in immer kleinere Einheiten spalten, bis man schließlich wieder zu den Alternativgruppen als kleinste, nicht mehr zu spaltende Einheiten gelangt. Der zweite Verfahrensschritt endet mit der Feststellung des taxonomischen Abstandes zwischen den Merkmalsbündeln. Im dritten Verfahrensschritt schließlich, werden die vorgenommenen Spaltungsschritte auf ihren jeweiligen Spaltungsmodus hin überprüft. Hierbei wird zwischen Aufspaltungen und Abspaltungen unterschieden. Aus Aufspaltungen gehen dabei stets Gruppen gleicher Homogenität (Aufspaltungsgruppen) hervor, während bei Abspaltungen immer Gruppen unterschiedlicher Homogenität entstehen, indem Gruppen hoher Homogenität (Abspaltungsgruppen) von Gruppen geringer Homogenität (Restgruppen) abspalten.

Das Gesamtverfahren läßt sich also folgendermaßen darstellen:

Der erste Schritt umfaßt 4 Teilschritte.

1. Auswahl des Untersuchungsmaterials gemäß der oben erwähnten Kriterien
2. Aufstellen einer Merkmalsliste (ein Merkmal kann in 1,2 oder mehr Ausprägungen vorliegen).
3. Aufteilen des Materials in kleinste Einheiten, deren Individuen gleiche Ausprägungen der Merkmale haben (Alternativgruppen)
4. Zuordnung jeder Ausprägung eines jeden Merkmals zu den Alternativgruppen, was der Aufstellung einer Merkmalsmatrize entspricht.

Der zweite Schritt umfaßt ebenfalls 4 Teilschritte.

1. Sichtung der Merkmalsmatrize nach den Kriterien:
 - a) Merkmale mit nur einer Ausprägung kennzeichnen das Ausgangsmaterial und bleiben fürderhin außer Betracht.
 - b) Merkmale mit 2 Ausprägungen dienen zur Aufstellung der Basisgruppen.
 - c) In Sonderfällen, in denen das Ausgangsmaterial als phylogenetisch sehr heterogen angesehen werden muß, ist die Verwendung von Merkmalen mit 3 oder mehr Ausprägungen zur polytomen Spaltung der Ausgangsgruppe in die jeweiligen Basisgruppen erforderlich.
2. Innerhalb einer jeden Basisgruppe werden nun die Merkmale gewertet. Merkmale mit nur einer Ausprägung innerhalb einer Basisgruppe erhalten den taxonomischen Rang 1, mit 2 Ausprägungen den taxonomischen Rang 2 usw.
3. In einem fortlaufenden Spaltungsverfahren werden zunächst im ersten Spaltungsschritt die Basisbündel, in den folgenden Spaltungsschritten die Folgebündel und in den terminalen Spaltungsschritten die Merkmalsbündel der Alternativgruppen gebildet.
4. Zwischen den einzelnen Merkmalsbündeln (Basisbündel, Folgebündel und Merkmalsbündel der Alternativgruppen) werden die jeweiligen taxo-

nomischen Abstände ermittelt, wobei der taxonomische Abstand zwischen zwei Merkmalsbündeln immer der Anzahl ihrer gemeinsamen Leitmerkmale entspricht.

Der dritte Schritt schließt das Verfahren mit der Bildung des Merkmalskladogramms ab, wobei das Kladogramm die einzelnen Spaltungsschritte graphisch darstellt und auch den taxonomischen Abstand zwischen den verglichenen Merkmalsbündeln anzeigt. Bei den unterschiedlichen Spaltungsschritten wird zwischen Aufspaltungs- und Abspaltungsschritten unterschieden. Durch einen Aufspaltungsschritt werden immer Gruppen gleicher Homogenität (Aufspaltungsgruppen) gebildet. In einem Abspaltungsschritt spaltet immer eine homogenere Gruppe (Abspaltungsgruppe) von einer inhomogeneren Gruppe (Restgruppe) ab. Hierbei sind die einzelnen Verwandtschaftsgruppen (Abspaltungs- und Aufspaltungsgruppen sowie Restgruppen) immer durch ihr jeweiliges Merkmalsbündel gekennzeichnet.

2.2 Begründung

Die Begründung für die Betonung der Merkmale mit 2 Ausprägungen beruht auf folgenden Überlegungen: Merkmale spalten sich im Verlaufe der Phylogenie mit hoher Wahrscheinlichkeit *dichotom* auf. Grund hierfür ist die autoreduktive Eigenschaft der DNS durch die z.B. auf mikromutativem Wege ein Allel A' neben einem Allel A entstehen kann, wobei beide Allele zusammen schließlich ein Allelpaar bilden. Solche Merkmalsaufspaltungen laufen nur im Idealfall synchron zur Artenspaltung und zwar dann, wenn eine Merkmalsaufspaltung mit der Entstehung einer Reproduktionsschranke einhergeht. Im Normalfall erhöhen solche, durch Mikromutation (im Sinne von Supervalorfaktoren) entstandene Merkmalsausprägungen unter den Bedingungen des unbeschränkten Genaustausches innerhalb einer Population lediglich deren Merkmalsvielfalt. Hierbei kann es infolge Auswanderung und teilweiser Isolation zu unterschiedlich gestalteten Populationen einer polytypischen Art im Sinne MAYR'S (1965) kommen.

Im Verlaufe der Phylogenie haben sich die Merkmale unterschiedlich rasch und unterschiedlich häufig aufgespalten. Daraus resultiert, daß wir im Untersuchungsmaterial Merkmale mit 2,3 und mehr Ausprägungen nebeneinander finden. Daraus ergibt sich außerdem, daß Merkmale mit 2 Ausprägungen eine höhere phylogenetische Konstanz als Merkmale mit mehr Ausprägungen aufweisen. Je weniger Ausprägungen ein Merkmal aufweist, desto konservativer und taxonomisch höherrangig ist es, desto basaler ist der Spaltungsschritt, den es anzeigt.

Das Verfahren versucht die Spaltungsschritte der Merkmale ihrem Wertigkeitsgefälle entsprechend nachzuvollziehen. Dabei wird angestrebt, aus den

Spaltungsschritten der Merkmale präsumptive Verwandtschaftsgruppen abzuleiten. Die Wahrscheinlichkeit, eine solche zu erhalten, steigt mit der Anzahl der sie kennzeichnenden Merkmalsausprägungen an; d. h. je umfangreicher ein Merkmalsbündel ist, welches eine Gruppe charakterisiert, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, daß man keine willkürliche Gruppierung vorgenommen, sondern eine monophyletische und damit auch taxonomisch relevante Gruppe erhalten hat.

Neben dichotomen Spaltungen von Merkmalsbündeln sind auch intermediäre Spaltungen derselben möglich. Wie bereits weiter oben erwähnt, muß die Merkmalsaufspaltung nicht unbedingt synchron zur Artenbildung verlaufen. Hierdurch kann es kommen, daß unterschiedliche Merkmalsausprägungen in unterschiedlicher Art und Weise auf die Arten des Untersuchungsmaterials verteilt sind. Da für Spaltungsvorgänge lediglich solche Merkmale herangezogen werden, die in einem vorgegebenen oder spezifischen Verwandtschaftsbereich nur in zwei Ausprägungen vorliegen, kann es vorkommen, daß man bei einem Spaltungsvorgang z. B. eine Artengruppe A erhält, die sowohl Merkmalsausprägungen einer weiteren Artengruppe B als auch Merkmalsausprägungen einer weiteren Artengruppe C enthält, also gar nicht über eigene, derartige Ausprägungen verfügt. In dieser Hinsicht ist die Gruppe A, bezogen auf die Artengruppe B und C, intermediär.

Nur im Idealfall handelt es sich bei diesen Spaltungsvorgängen um Aufspaltungen, wobei in Abbildung 1 der Idealfall des dichotomen und in Abbildung 2 der Idealfall des intermediären Aufspaltungsvorganges dargestellt ist.

In der Mehrzahl der Fälle wird man jedoch Abspaltungen erhalten, bei denen homogenere Artengruppen (Abspaltungsgruppen) immer von inhomogeneren Artengruppen (Restgruppen) abspalten. Dies stimmt wohl weitgehend mit den natürlichen Bedingungen überein, wobei diese Abspaltungen durch Auswanderung und teilweise Isolation peripherer Populationen (potentielle Tochterarten) von ihren jeweiligen Zentralpopulationen (Populationen der Stammart) zustande kommen mögen. Eine Aufspaltung erhält man dann, wenn die Stammart bei der Spaltung in ihre Tochterarten gleichzeitig als Art erlischt (siehe hierzu Abbildung 4).

2.3 Das Verfahren im einzelnen

Erster Schritt

1. Das Untersuchungsmaterial: Die Auswahl wird sich normalerweise nach den zu untersuchenden, präsumptiven Verwandtschaftsgruppen richten und somit ein in gewissem Maße homogenes Material liefern. Damit ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß bereits bei der ersten Spaltung die Basisgruppen mutmaßlich monophyletische

Einheiten darstellen.

2. Die Merkmalsliste: Geht man davon aus, daß die phänotypische Ausprägung eines Merkmals einer Variabilität unterliegt, deren Bandbreite den Genotypus charakterisiert, so ist für ein taxonomisch relevantes Merkmal zu fordern, daß die Variabilität seiner Ausprägungen diskontinuierlich oder – anders ausgedrückt – daß die Ausprägungen als klar alternative Strukturen in homologer Lage auftreten. Die Qualifizierung einer Struktur als taxonomisches Merkmal ist willkürlich und von der Erfahrung und persönlichen Ansicht des Bearbeiters abhängig. Dies ist für die Gültigkeit des Verfahrens jedoch ohne Bedeutung, weil keine Struktur für sich genommen eine Gruppe kennzeichnet, sondern dies nur in Korrelation mit anderen Strukturen tun kann. Sollte in Überschätzung der tatsächlich vorhandenen Diskontinuitätsschritte ein Merkmal in zu viele Ausprägungen untergliedert worden sein, so wird sich dies dadurch korrigieren, daß nur mehrere Ausprägungen gemeinsam mit anderen zu einem Merkmalsbündel zusammengefügt werden können.

Da die Festlegung der Diskontinuitätsschritte wesentlich von den gewählten Merkmalsdefinitionen abhängig ist, können Strukturen mehrfach in unterschiedlicher Weise definiert und jeweils als qualitativ anderes Merkmal der Analyse wieder zugeführt werden. Zusätzlich soll die Anzahl der maximal möglichen Ausprägungen zweckdienlicherweise die Anzahl der Alternativgruppen in der Ausgangsgruppe nicht übersteigen. Merkmale, die in einer, allen Individuen gemeinsamen Ausprägung erscheinen, charakterisieren das Ausgangsmaterial als Gesamtheit; sie sind ohne taxonomische Wertigkeit. Es sind dies symplesiomorphe Merkmale (HENNIG 1950) der betreffenden Gruppe. Sie sind dennoch sinnvollerweise in der Merkmalsliste mit aufzuführen, da bei einer Einbeziehung des Materials in ein größeres Untersuchungsmaterial möglicherweise andere Ausprägungen dieser Merkmale ebenfalls einen taxonomischen Rang erhalten und zur Abgrenzung des Untersuchungsmaterials als Gruppe gegenüber anderen Gruppen dienen können.

3. Die Alternativgruppen: Das Untersuchungsmaterial wird in kleinstmögliche Einheiten aufgeteilt, deren Individuen hinsichtlich eines jeden Merkmals nur jeweils eine einheitliche Ausprägung aufweisen dürfen, unbeschadet der individuellen Variabilität, die aber nicht diskontinuierlich sein bzw. keine alternative Strukturen aufweisen darf (siehe Punkt 2). Alternativgruppen sind taxonomische Einheiten, die innerhalb des Untersuchungsmaterials durch einmalige Merkmalskombinationen gekennzeichnet sind und reprä-

sentieren im vorliegenden Fall bereits bekannte Arten der Gattung *Hermannia*. Hierbei verhalten sich die Alternativgruppen in ihren Merkmalsausprägungen immer alternativ in Hinsicht auf eine Vergleichsgruppe, der sogenannten Null- oder Eichpopulation (siehe hierzu Abbildung 3a–c).

4. Die Merkmalsmatrize: Endpunkt des ersten Schrittes der Sichtung und Gliederung des Materials ist die Aufstellung einer Merkmalsmatrize. Jedes Merkmal wird mit seinen jeweiligen Ausprägungen den einzelnen Alternativgruppen zugeordnet. Dadurch ergibt sich eine Übersicht zum einen über die Häufigkeit und Verteilung der Merkmalsausprägungen, zum anderen über alle Merkmale, die die Alternativgruppen besitzen. Die Merkmalsmatrize bildet die Basis des weiteren Verfahrens.

Zweiter Schritt

1. Das weitere Verfahren beginnt damit, daß man aus der Merkmalsmatrize alle Merkmale herausgreift, die mit der kleinsten Anzahl alternativer Ausprägungen, nämlich 2 vertreten sind. Mit diesen Merkmalen wird versucht, Merkmalsbündel zu bilden, die die größtmögliche Anzahl von Ausprägungen auf sich vereinigen.

Im einen Extremfall entstehen zwei Merkmalsbündel, die sich in sämtlichen verwendeten Merkmalen unterscheiden, deren Ausprägungen also innerhalb jeder der beiden gebildeten Gruppenbündel einheitlich sind. Im anderen Extremfall werden so viele „Bündel“ entstehen, wie Alternativgruppen in der Ausgangsgruppe vorhanden sind, d. h. es lassen sich keine sinnvollen Gruppierungen bilden (siehe Tabelle 1).

Im Normalfall werden sich 2 Merkmalsbündel finden, die sich in einer mehr oder weniger großen Anzahl von Merkmalen unterscheiden, deren Ausprägungen folglich innerhalb der Bündel einheitlich sind, während die übrigen Merkmale die Bündel übergreifen (Siehe Abbildungen 1 und 2).

Diejenigen der verwendeten Merkmale, die die beiden Bündel unterscheiden und deren Ausprägungen in dem jeweiligen Bündel einheitlich sind gelten als Leitmerkmale für das Bündel. Diejenigen der verwendeten Merkmale, die lediglich in einem Bündel mit einer einheitlichen Ausprägung vertreten sind, im anderen jedoch beide Ausprägungen aufweisen, gelten als Zusatzmerkmale desjenigen Bündels, in dem sie mit einer einheitlichen Ausprägung auftreten (bündelübergreifende Zusatzmerkmale). Außerdem können aus den übrigen Merkmalen der Merkmalsmatrize, die 3 oder mehr Ausprägungen aufweisen, weitere Zusatzmerkmale dann gewonnen werden, wenn sie in einem der beiden

Tabelle 1. Extremfälle der Bildung von Merkmalsbündeln

Extremfall 1

Merkmal	Alternativgruppen					
	A	B	C	D	E	F
a	a1	a1	a1	a2	a2	a2
b	b1	b1	b1	b2	b2	b2
c	c1	c1	c1	c2	c2	c2
	Bündel 1			Bündel 2		

Extremfall 2

Merkmal	Alternativgruppen					
	A	B	C	D	E	F
a	a1	a2	a1	a2	a1	a2
b	b2	b1	b1	b2	b2	b1
c	c1	c2	c1	c2	c2	c1
Bündel	1	2	3	4	5	6

Bündel mit einer einheitlichen Ausprägung auftreten. Tritt die gleiche Ausprägung auch neben anderen im Bündel auf, ist es – wie oben erwähnt – ein bündelübergreifendes Zusatzmerkmal. Ist die entsprechende Ausprägung nur einem Bündel zugeordnet und tritt in anderen nicht auf, erhält man ein bündelspezifisches Zusatzmerkmal.

Merkmalsbündel, die durch bündelspezifische Zusatzmerkmale ausgezeichnet sind, kennzeichnen Gruppen, die eine größere Homogenität hinsichtlich ihrer Individuenzusammensetzung aufweisen, als Merkmalsbündel, denen diese Zusatzmerkmale fehlen. Daraus folgt, daß in einem Spaltungsvorgang immer diejenigen Gruppen, deren Merkmalsbündel durch bündelspezifische Zusatzmerkmale ausgezeichnet sind, von solchen Gruppen abspalten, deren Merkmalsbündel nicht über derartige Zusatzmerkmale verfügen. Je mehr bündelspezifische Zusatzmerkmale ein Merkmalsbündel dabei aufweist, desto größer ist die Homogenität der Gruppe, die es kennzeichnet.

Die Homogenität von Gruppen ist gleich, wenn ihre jeweiligen Merkmalsbündel entweder gleichzeitig über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen oder in beiden Fällen nur durch ihre Leitmerkmale ausgezeichnet sind. Derartige Gruppen werden über Spaltungs-

schritte erhalten, die Aufspaltungen darstellen. Wenn bei der Spaltung neben 2 Merkmalsbündeln, die sich durch alternative Merkmale eindeutig unterscheiden, ein weiteres Bündel zustande kommt, das sowohl Ausprägungen des einen als auch Ausprägungen des anderen Bündels enthält, ergibt sich eine intermediäre Spaltung. Von diesen 3 Merkmalsbündeln enthalten daher nur diejenigen beiden Bündel eigene Leitmerkmale, die hinsichtlich ihrer Ausprägung innerhalb ihres jeweiligen Bündels einheitlich und von derjenigen des anderen Bündels alternativ unterschieden sind. Das intermediäre Bündel enthält keine eigenen Leitmerkmale, sondern abwechselnd Leitmerkmale, die in ihren Ausprägungen entweder dem einen oder dem anderen Bündel zugeordnet werden können (Siehe Abbildung 2). Das intermediäre Bündel muß daher durch eigene, bündelspezifische Zusatzmerkmale definiert sein. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß intermediäre Merkmalsbündel, bezüglich ihrer Leitmerkmale häufig plesiomorpher als die anderen beiden Merkmalsbündel sind.

Der häufigste Mechanismus der Merkmalsumwandlung dürfte in Übertragungsfehlern bei der Autoreduktion der DNS zu suchen sein. Folglich spalten sich Merkmalsausprägungen meist dichotom auf. Deshalb ist der dichotomen Spaltung der Merkmalsbündel der Vorrang einzuräumen.

2. Der geschilderte zweite Schritt liefert zunächst Merkmalsbündel, die das Ausgangsmaterial in Basisgruppen aufteilen, im Regelfall 2, im Falle intermediärer Spaltung 3.

Die Basisgruppen stellen die ersten mutmaßlich monophyletischen Einheiten dar, denen man eine taxonomische – und zwar die höchste – Wertigkeit zuerkennen kann. Damit erhalten diejenigen Merkmale, die ein Basisbündel definieren (also die Leitmerkmale) den höchsten taxonomischen Rang (taxonomischen Rang 1). Auf der Grundlage der Basisgruppen erhalten alle weiteren Merkmale einen taxonomischen Rang, der der Anzahl der Ausprägungen in der Basisgruppe entspricht (2 Ausprägungen = taxonomischer Rang 2 usw.).

3. Mit Hilfe des Verfahrens der dichotomen bzw. intermediären Spaltung werden die Basisgruppen in Folgegruppen anhand von Folgebündeln unterteilt, wobei auch hier zunächst jeweils Merkmale herangezogen werden, die mit nur zwei Ausprägungen in der betreffenden Basisgruppe auftreten. Bei der weiteren Spaltung eines Folgebündels bildet dieses sozusagen die „Basisgruppe“ für die neu zu bildenden Folgebündel. Der Spaltungsvorgang endet bei den Alternativgruppen mit den sie charakterisierenden Merkmalsbündeln; ihre Merkmale können nicht

mehr in Leit- und Zusatzmerkmale unterschieden werden und weisen daher einen unbestimmten taxonomischen Rang (taxonomischer Rang n) auf.

Der biologische Status der Alternativgruppen ist unbestimmt. Zwar spricht die Wahrscheinlichkeit für Arten, doch können sie einerseits Geschwisterarten im Sinne HENNIG'S (1950) (sibling species, MAYR 1965) verbergen oder andererseits Populationen einer polytypischen Art darstellen.

Der taxonomische Rang der Folgebündel richtet sich nach demjenigen ihrer höchstwertigen Leitmerkmale und ist immer um mindestens eine Stufe niedriger als derjenige des vorausgehenden Bündels (taxonomischer Mindestrang). Leitmerkmale, die bezüglich ihres taxonomischen Ranges den taxonomischen Mindestrang unterschreiten, bleiben ohne Einfluß auf den taxonomischen Rang ihres jeweiligen Folgebündels. Es handelt sich hierbei um Leitmerkmale höheren taxonomischen Ranges, die wegen ihrer bündelübergreifenden Ausprägungen bei vorausgehenden Spaltungsschritten nicht als spaltungsbestimmende Merkmale herangezogen werden konnten.

4. Der taxonomische Abstand sowohl zwischen Basis – als auch Folgebündeln ergibt sich aus der Anzahl der sie unterscheidenden Leitmerkmale. Zwischen Alternativgruppen, deren Bündel definitionsgemäß keine Leitmerkmale aufweisen, wird der taxonomische Abstand aus der Anzahl der sie unterscheidenden alternativen Merkmale ermittelt.

Dritter Schritt

Das Verfahren schließt mit der Bildung des Merkmalskladogramms ab. Das Kladogramm gibt einen graphischen Überblick über die einzelnen Spaltungsschritte und die im Zuge des fortlaufenden Spaltungsvorganges gebildeten Merkmalsbündel (Basis- und Folgebündel, Merkmalsbündel der Alternativgruppen) sowie deren taxonomischen Abstand voneinander. Hierbei wird zwischen Auf- und Abspaltung unterschieden. Die Merkmalsbündel kennzeichnen dabei, je nach Art der Spaltung, Abspaltungs- oder Aufspaltungsgruppen, die wie folgt definiert sind:

1. In einem Spaltungsvorgang sind diejenigen Verwandtschaftsgruppen als Abspaltungsgruppen zu bezeichnen, deren Merkmalsbündel über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen und von Verwandtschaftsgruppen (Restgruppen) abspalten, deren Merkmalsbündel keine bündelspezifische Zusatzmerkmale aufweisen.
2. In einem Spaltungsvorgang werden diejenigen Verwandtschaftsgruppen als Aufspaltungsgruppen bezeichnet, deren Merkmalsbündel entweder ausschließlich aus Leitmerkmalen bestehen

oder deren Merkmalsbündel gemeinsam, neben ihren Leitmerkmalen zusätzlich über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen.

3. Das phylogenetisch-taxonomische Arbeitsverfahren bei der Gattung *Hermannia*

Die Anwendung des Verfahrens folgt den unter Punkt 2.1 und 2.3 dargestellten einzelnen Schritten.

3.1 Auswahl und Gliederung des Materials (erster Schritt)

1. Untersuchungsmaterial: Nach VAN DER HAMMEN (1959) muß die Gattung *Hermannia* in 2 Verwandtschaftsgruppen untergliedert werden und zwar in eine *H. gibba* – Gruppe (typische Arten *H. gibba* und *H. convexa*) und in eine *H. scabra* – Gruppe (typische Arten *H. nodosa*, *H. reticulata*, *H. scabra* und *H. subglabra*). Um diese Forderung zu überprüfen wurde einerseits das Material auf die Gattung *Hermannia* beschränkt und andererseits angestrebt, ein nach taxonomischen und geographischen Gesichtspunkten möglichst umfangreiches Material zu erhalten, um die Merkmale und ihre Ausprägungen weitgehend vollständig erfassen zu können.
2. Merkmalsliste: Die Merkmalsliste mit den Merkmalen und ihren unterschiedlichen Ausprägungen ist in Tabelle 24 (siehe Anhang, S. 50) wiedergegeben.
3. Alternativgruppen: Da es sich im vorliegenden Fall um eine Revision der Gattung *Hermannia* handelt, war die Anzahl der Alternativgruppen durch die Anzahl der beschriebenen Arten vorgegeben. Sie werden in Tabelle 25 (siehe Anhang, S. 57) in Form einer Kurzdiagnose vorgestellt.
4. Merkmalsmatrize: Die Merkmalsmatrize ist in Tabelle 26 (siehe Anhang S. 58) dargestellt.

3.2 Die Spaltungsvorgänge (zweiter Schritt)

3.2.1 Bildung der Basisbündel

1. Die Bildung der Basisbündel 1 und 2 ist in Tabelle 29 (siehe Anhang S. 63) wiedergegeben. Ergebnis: Die erste Spaltung verläuft dichotom und führt zu 2 Basisbündeln, die jeweils durch 8 Leitmerkmale (Merkmale, die innerhalb des Ausgangsmaterials mit 2 Ausprägungen auftreten) gekennzeichnet sind. Die Basisbündel definieren dabei ihre jeweilige Basisgruppe und weisen den taxonomischen Rang TR = 1 auf. Da beide Basisbündel über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen, stellt der erste Spaltungsschritt eine Aufspaltung dar. Beide Basisgruppen, die damit über eine weitgehend gleiche Homogenität, hinsichtlich ihrer Individuenzusammensetzung verfügen, kommt somit der Charakter von Aufspaltungsgruppen zu.

2. Wertung der Merkmale: Die Wertung der unterschiedlichen Merkmale innerhalb der jeweiligen Basisgruppe ist in Tabelle 27 (siehe Anhang S. 61) dargestellt.

3.2.2 Bildung der Folgebündel

1. Spaltung der Basisgruppen 1 und 2 in ihre jeweiligen Folgebündel mit dem taxonomischen Rang 2: Folgebündel mit dem taxonomischen Rang 2 lassen sich sowohl innerhalb der Basisgruppe 1 (Tabelle 28, Anhang S. 62) als auch innerhalb der Basisgruppe 2 (Tabelle 30, Anhang S. 64) erstellen. Es werden dabei jeweils nur solche Folgebündel gebildet, die die größtmögliche Anzahl an Leitmerkmalen (Merkmale, die innerhalb der jeweiligen Basisgruppe mit 2 Ausprägungen vertreten sind) aufweisen (Prinzip der größtmöglichen Leitmerkmalsanzahl). Hierbei wird die dichotome Bildung der Folgebündel aus ihrer jeweiligen Basisgruppe vorrangig behandelt. Ergebnis: Die Spaltung der Basisgruppe 1 verläuft dichotom und ergibt die Folgebündel F 1 und F 2, die jeweils 9 Leitmerkmale aufweisen (Tabelle 28). Dabei verfügt lediglich das Folgebündel 2 über bündelspezifische Zusatzmerkmale, während das Folgebündel 1 derartige Merkmale nicht aufweist. Daher stellt dieser Spaltungsschritt einen Abspaltungsvorgang dar, bei dem das Folgebündel 2 eine Abspaltungsgruppe und das Folgebündel 1 die entsprechende Restgruppe kennzeichnet. Sowohl die Abspaltungsgruppe als auch die Restgruppe stellen dabei gleichzeitig Folgegruppen dar. Dabei weist die Abspaltungsgruppe eine größere Homogenität, bezüglich ihrer Individuenzusammensetzung als die Restgruppe auf, denn sie wird ja lediglich durch die Art *H. convexa* gestellt. Die Spaltung der Basisgruppe 2 verläuft intermediär und führt zu den Folgebündeln 3, 4, und 5 (Tabelle 30). Die Folgebündel 3 und 5 weisen jeweils 2 eigene Leitmerkmale auf. Das intermediäre Folgebündel 4 verfügt über keine eigenen Leitmerkmale sondern besitzt jeweils ein Leitmerkmal des Folgebündels 3 als auch ein Leitmerkmal des Folgebündels 5. Es ist daher lediglich durch seine bündelspezifischen Zusatzmerkmale ausgezeichnet. Erst die hohe Anzahl von 10 bündelspezifischen Zusatzmerkmalen berechtigt zur intermediären Spaltung der Basisgruppe 2. Da auch die anderen beiden Folgebündel über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen, entspricht dieser Spaltungsschritt einem Aufspaltungsvorgang, wobei die gebildeten Folgegruppen gleichzeitig Aufspaltungsgruppen darstellen. Hierbei ist allerdings darauf hinzuweisen, daß die Folgegruppe 4 von allen drei Folgegruppen über die größte Anzahl an bündelspezifischen Zusatzmerkmalen und damit über die

größte Homogenität, bezüglich ihrer Individuenzusammensetzung verfügt, denn sie wird lediglich durch die Art *H. reticulata* repräsentiert. Es soll in diesem Zusammenhang nochmals darauf verwiesen werden, daß es keine eigentlich scharfe Abgrenzung zwischen Aufspaltung und Abspaltung gibt (siehe hierzu auch Abbildung 4) und daher, bezogen auf die anderen beiden Folgegruppen, der Spaltungsschritt, der zur Bildung des Folgebündels 4 führt, eher einem Abspaltungsvorgang entspricht.

Neben den Folgegruppen 2 und 4 die jeweils nur eine Alternativgruppe in Form der Arten *H. convexa* und *H. reticulata* umfassen, enthält die Folgegruppe 1 nur noch 2 Alternativgruppen, so daß hier als nächstes der terminale Spaltungsschritt vorzunehmen ist. Lediglich die Folgegruppen 3 und 5 können noch weiter gespalten werden.

2. Die Folgebündel mit niedrigerem taxonomischen Rang (siehe Tabelle 2): Die Bildung von Folgebündeln mit den taxonomischen Rängen 3, 4, 5, 6 und 7 ist in den Tabellen 31–36 (siehe Anhang S. 65) dargestellt. Bei der Aufstellung der Folgebündel wird, wie bereits im Fall der Folgebündel mit dem taxonomischen Rang 2, nach dem Prinzip der größtmöglichen Leitmerkmalsanzahl verfahren. Dabei werden vorrangig solche Folgebündel erstellt, die sich dichotom aus ihrer jeweiligen basalen Folgegruppe herleiten lassen. Erstellung der Folgebündel 6 und 7 (Tabelle 31, Anhang S. 65): Am Beispiel der Folgegruppe 3, deren Spaltung die Folgebündel 6 und 7 ergibt, soll noch einmal das Verfahren der Spaltung und der dabei wesentlichen Prinzipien (Prinzip der größtmöglichen Leitmerkmalsanzahl bei gleichzeitigem Vorrang der dichotomen Spaltung und Festlegung der Wertigkeit der Folgebündel nach dem Prinzip des taxonomischen Mindestranges) anschaulich gemacht werden:

Aus einer Reihe von Spaltungsmöglichkeiten werden die drei wahrscheinlichsten herausgegriffen und dargestellt. In allen drei Fällen ergibt sich eine dichotome Spaltung der Folgegruppe 3 in ihre Folgebündel 6 und 7. Es stehen 8 Merkmale mit 2 Ausprägungen in der Folgegruppe 3 zur Verfügung. Aus ihnen lassen sich im Fall 1 drei Leitmerkmale und in den anderen beiden Fällen jeweils nur ein Leitmerkmal gewinnen (Tabelle 31). Somit ist der Spaltung nach Fall 1 der Vorzug zu geben. Hinzu kommt, daß sich für die Spaltung nach Fall 1 eine Gesamtzahl von 5 bündelspezifischen Merkmalen (Leitmerkmale und bündelspezifische Zusatzmerkmale) ergibt, während sich für die jeweilige Spaltung in den anderen beiden Fällen lediglich drei bündelspezifische Zusatzmerkmale gewinnen lassen.

Da das Folgebündel, welches die Folgegruppe 3 definiert (Folgebündel 3) über den taxonomi-

Tabelle 2. Übersicht über die Folgebündel mit niedrigerem taxonomischen Rang

	Abspaltungsgruppe	Restgruppe
Folgebündel	7	6
Folgebündel	8	9
Folgebündel	10	11
Folgebündel	13	12
Folgebündel	15	14
Folgebündel	17	16

Sämtliche Abspaltungsgruppen beinhalten dabei lediglich jeweils eine einzige Art. So kennzeichnet das Folgebündel 7 die Art *H. pseudonodosa* (Alternativgruppe G), das Folgebündel 8 die Art *H. nodosa* (Alternativgruppe D), das Folgebündel 10 die Art *H. scabra* (Alternativgruppe I), das Folgebündel 13 die Art *H. schusteri* (Alternativgruppe N), das Folgebündel 15 die Art *H. intermedia* (Alternativgruppe M) und das Folgebündel 17 die Art *H. minuta* (Alternativgruppe L).

schen Rang TR = 2 verfügt, beträgt der taxonomische Mindestrang der Folgebündel 6 und 7 TRm = 3. Für den Fall 1 bedeutet dies, daß die Leitmerkmale LA und IL, bezüglich ihrer Wertigkeit, über die größtmögliche Übereinstimmung mit dem taxonomischen Mindestrang verfügen. Da die beiden Leitmerkmale den taxonomischen Rang TR = 4 aufweisen, nehmen die Folgebündel 6 und 7 ebenfalls diesen taxonomischen Rang an. Erstellung der Folgebündel 8 und 9 (Tabelle 32, Anhang S. 67): Aus der dichotomen Spaltung der Folgegruppe 6 (kennzeichnendes Folgebündel 6) gehen die Folgebündel 8 und 9 hervor, die jeweils über 4 Leitmerkmale verfügen. Da das Folgebündel 6 über den taxonomischen Rang TR = 4 verfügt, beträgt der taxonomische Mindestrang der Folgebündel 8 und 9 TRm = 5. Die beiden Folgebündel richten sich daher, bezüglich ihrer Wertigkeit nach dem Leitmerkmal SE 2 und nehmen den taxonomischen Rang TR = 5 an.

Erstellung der Folgebündel 10 und 11 (Tabelle 33, Anhang S. 68): Aus der dichotomen Spaltung der Folgegruppe 5 (kennzeichnendes Folgebündel 5) gehen die Folgebündel 10 und 11 hervor, die jeweils über 3 Leitmerkmale verfügen. Der taxonomische Mindestrang der beiden Folgebündel beträgt TRm = 3. Sie richten sich daher, bezüglich ihrer Wertigkeit, nach den Leitmerkmalen I 4 und BT und nehmen den taxonomischen Rang TR = 3 an.

Erstellung der Folgebündel 12 und 13 (Tabelle 34, Anhang S. 69): Aus der dichotomen Spaltung der

Folgegruppe 11 (kennzeichnendes Folgebündel 11) gehen die Folgebündel 12 und 13 hervor, die jeweils über 3 Leitmerkmale verfügen. Der taxonomische Mindestrang der beiden Folgebündel beträgt $TR_m = 4$. Sie richten sich daher, bezüglich ihrer Wertigkeit nach den Leitmerkmalen LA und IL und nehmen den taxonomischen Rang $TR = 4$ an.

Erstellung der Folgebündel 14 und 15 (Tabelle 35, Anhang S. 70): Aus der dichotomen Spaltung der Folgegruppe F 12 (kennzeichnendes Folgebündel 12) gehen die Folgebündel 14 und 15 hervor, die jeweils über 3 Leitmerkmale verfügen. Der taxonomische Mindestrang der beiden Folgebündel beträgt $TR_m = 5$. Sie richten sich daher, bezüglich ihrer Wertigkeit nach den Leitmerkmalen N 3 und V 4 und nehmen den taxonomischen Rang $TR = 6$ an.

Erstellung der Folgebündel 16 und 17 (Tabelle 36, Anhang S. 70): Aus der dichotomen Spaltung der Folgegruppe 14 (kennzeichnendes Folgebündel 14) gehen die Folgebündel 16 und 17 hervor, die jeweils über 3 Leitmerkmale verfügen. Der taxonomische Mindestrang der beiden Folgebündel beträgt $TR_m = 7$. Sie richten sich daher, bezüglich ihrer Wertigkeit nach dem Leitmerkmal N 2 und nehmen den taxonomischen Rang $TR = 7$ an. Bei der Bildung der Folgebündel niedrigeren taxonomischen Ranges werden die Spaltungsschritte wiederum in Abspaltungen und Aufspaltungen unterschieden. Alle Spaltungsschritte stellen im vorliegenden Fall Abspaltungen dar, in denen homogenere Folgegruppen (Abspaltungsgruppen) von inhomogeneren Folgegruppen (Restgruppen) abspalten.

3.2.3 Die Merkmalsbündel mit dem unbestimmten taxonomischen Rang $TR = n$

Merkmalsbündel mit dem unbestimmten taxonomischen Rang $TR = n$ gehen ausnahmslos durch Aufspaltung von Folgegruppen hervor, die lediglich – im Fall der dichotomen Aufspaltung – zwei oder – im Fall der intermediären Aufspaltung – drei Alternativgruppen enthalten und kennzeichnen ausschließlich direkt ihre jeweilige Alternativgruppe. Sie verfügen weder über Leit- noch über Zusatzmerkmale und sind lediglich durch ihre alternativen Merkmale voneinander unterschieden.

Die Merkmalsbündel der Alternativgruppen A und B gehen aus der dichotomen Aufspaltung der Folgegruppen 1 hervor. Beide Merkmalsbündel verfügen über 11 alternative Merkmale (Tabelle 37, Anhang S. 71).

Die Merkmalsbündel der Alternativgruppen E und F gehen aus der dichotomen Aufspaltung der Folgegruppe 9 hervor. Beide Merkmalsbündel weisen 4 alternative Merkmale auf (Tabelle 37).

Die Merkmalsbündel der Alternativgruppen J und K

gehen aus der dichotomen Aufspaltung der Folgegruppe 16 hervor. Beide Merkmalsbündel verfügen über 3 alternative Merkmale (Tabelle 37).

3.2.4 Ermittlung des taxonomischen Abstandes

Der taxonomische Abstand darf immer nur zwischen zwei Merkmalsbündeln ermittelt werden. Es dürfen ferner nur solche Merkmalsbündel auf ihren taxonomischen Abstand hin untersucht werden, die zum einen der gleichen Spaltungseinheit angehören und zum anderen über den jeweils gleichen taxonomischen Rang verfügen. Als Spaltungseinheiten werden dabei die nachstehenden Spaltungen verstanden:

Spaltung einer Ausgangsgruppe (Ausgangsmaterial) in ihre Basisbündel.

Spaltung einer Basisgruppe in ihre Folgebündel.

Spaltung einer Folgegruppe in ihre Folgebündel.

Aufspaltung einer Folgegruppe in ihre Merkmalsbündel unbestimmten taxonomischen Ranges (Merkmalsbündel die ausschließlich Alternativgruppen aus ihrer gemeinsamen Folgegruppe herausspalten).

Werden Basis- oder Folgebündel aus einer gemeinsamen Spaltungseinheit miteinander verglichen, so entspricht ihr taxonomischer Abstand der Anzahl ihrer alternativen Leitmerkmale.

Beim Vergleich von Merkmalsbündeln unbestimmten taxonomischen Ranges (Alternativgruppen) einer gemeinsamen Spaltungseinheit entspricht der taxonomische Abstand zwischen ihnen der Anzahl derjenigen Merkmale, die innerhalb der entsprechenden Spaltungseinheit mit zwei Merkmalsausprägungen vorliegen.

Beispiele: Die durch dichotome Spaltung aus der Ausgangsgruppe (Ausgangsmaterial) hervorgehenden Basisbündel 1 und 2 sind durch 8 alternative Leitmerkmale voneinander unterschieden (Tabelle 29, Anhang S. 63). Ihr taxonomischer Abstand voneinander beträgt deshalb $TA = 8$. Die durch dichotome Spaltung aus der Basisgruppe 1 hervorgehenden Folgebündel 1 und 2 sind durch 9 alternative Leitmerkmale voneinander unterschieden (Tabelle 28, Anhang S. 62). Ihr taxonomischer Abstand voneinander beträgt daher $TA = 9$.

Für alle anderen gleichwertigen Folgebündel, die zusammen mit ihrer jeweiligen Folgegruppe eine gemeinsame, dichotome Spaltungseinheit bilden, wird der taxonomische Abstand in der gleichen Weise wie für die Basisbündel 1 und 2 und die Folgebündel 1 und 2 ermittelt.

Die durch dichotome Aufspaltung aus der Folgegruppe 1 hervorgehenden Merkmalsbündel der Alternativgruppen A und B (Merkmalsbündel mit dem unbestimmten taxonomischen Rang $TR = n$) sind durch 11 alternative Merkmale voneinander unterschieden (Tabelle 37, Anhang S. 71). Ihr taxonomischer Abstand voneinander beträgt daher $TA = 11$.

Von den aus der Basisgruppe 1 durch intermediäre Spaltung hervorgehenden Folgebündeln 3,4 und 5 (Tabelle 30) sind die Folgebündel 3 und 5 durch 2 alternative Leitmerkmale voneinander unterschieden (V 15 a/b und BF 1 a/b). Ihr

taxonomischer Abstand voneinander beträgt daher $TA = 2$. Das Folgebündel 4 verfügt jedoch sowohl über ein Leitmerkmal welches, hinsichtlich seiner Merkmalsausprägungen demjenigen des Folgebündels 3 entspricht (BF 1 a) als auch über ein Leitmerkmal, welches hinsichtlich seiner Merkmalsausprägung demjenigen des Folgebündels 5 übereinstimmt (V 15 a). Somit ist das Folgebündel 3 lediglich durch ein alternatives Leitmerkmal (V 15 a/b) und vom Folgebündel 5 ebenfalls nur durch ein alternatives Leitmerkmal (BF 1 a/b) unterschieden. Das Folgebündel 4 weist daher zu den anderen beiden Folgebündeln der Spaltungseinheit jeweils den taxonomischen Abstand $TA = 1$ auf.

3.3 Das Merkmalskladogramm (dritter Schritt)

Das Kladogramm (Abb. 5) zeigt die Ableitung der Verwandtschafts- und Artengruppen aus der derzeitigen Gattung *Hermannia* (definiert durch das Ausgangsbündel AB) vermittelt ihrer Stammlinien und ihre Auffächerung in unterschiedliche Arten (Alternativgruppen). Eine der Stammlinien (Stammlinie der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa*) verbindet das Basisbündel BAB 1 (Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa*) mit dem Folgebündel 1 (Artengruppe *H. gibba*). Eine weitere Stammlinie verbindet das Merkmalsbündel (Ausgangsbündel) der derzeitigen Gattung *Hermannia* mit dem Basisbündel der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* (BAB 2). Sie stellt gleichzeitig die Stammlinie dieser Verwandtschaftsgruppe dar. Eine weitere Stammlinie, diejenige der Artengruppe *H. nodosa*, verbindet das Basisbündel BAB 2 mit dem Folgebündel 3 (Artengruppe *H. nodosa*) und den weiteren Folgebündeln 3, 6 und 9. Die letzte Stammlinie schließlich (Stammlinie der Artengruppe *H. subglabra*) verbindet das Basisbündel BAB 2 mit

den Folgebündeln 5 (Artengruppe *H. subglabra*), 11, 12, 14 und 16. Hierbei verteilen sich die einzelnen Arten wie in Tabelle 3 dargestellt auf ihre Verwandtschafts- bzw. Artengruppen.

Aus allen Stammlinien spalten Arten ab, so z. B. *H. convexa* (Alternativgruppe C, definiert durch das Folgebündel 2) aus der Stammlinie der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa*. Aus der Stammlinie der Artengruppen *H. nodosa* spalten die Arten *H. pseudonodosa* (Alternativgruppe G, definiert durch das Folgebündel 7) und *H. nodosa* (Alternativgruppe D, definiert durch das Folgebündel 8) ab und aus der Stammlinie der Artengruppe *H. subglabra* die Arten *H. scabra* (Alternativgruppe I, definiert durch das Folgebündel 10), *H. schusteri* (Alternativgruppe N, definiert durch das Folgebündel 13), *H. intermedia* (Alternativgruppe M, definiert durch das Folgebündel 15) und *H. minuta* (Alternativgruppe L, definiert durch das Folgebündel 17). Während hierbei die Arten- bzw. Verwandtschaftsgruppen durch Aufspaltung gebildet werden, lassen sich die einzelnen Arten ausnahmslos durch Abspaltung aus ihren jeweiligen Arten- bzw. Verwandtschaftsgruppen ableiten.

Einen Sonderfall stellt die Art *H. reticulata* dar, deren Folgebündel (Folgebündel 4) intermediär zwischen denjenigen der Artengruppen *H. nodosa* und *H. subglabra* steht. Da das Folgebündel dieser Art über wesentlich mehr bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügt, als das für die beiden Folgebündel der Artengruppen *H. nodosa* und *H. subglabra* der Fall ist (siehe Tabelle 30, Anhang S. 64), kann man eher von einer Abspaltung dieser Art aus der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* spre-

Tabelle 3. Übersicht über die Verteilung der Arten der Gattung *Hermannia* auf die Verwandtschafts- bzw. Artengruppen

Kennzeichnung der Gruppe	zugehöriges Merkmalsbündel	Arten
Verwandtschaftsgruppe <i>H. gibba/convexa</i>	Basisbündel 1	<i>H. gibba</i> , <i>H. jesti</i> , <i>H. convexa</i>
Verwandtschaftsgruppe <i>H. nodosa/subglabra</i>	Basisbündel 2	<i>H. nodosa</i> , <i>H. pseudonodosa</i> , <i>H. gracilis</i> , <i>H. polystriata</i> , <i>H. reticulata</i> , <i>H. scabra</i> , <i>H. pulchella</i> , <i>H. subglabra</i> , <i>H. minuta</i> , <i>H. intermedia</i> , <i>H. schusteri</i>
Artengruppe <i>H. gibba</i>	Folgebündel 1	<i>H. gibba</i> , <i>H. jesti</i>
–	Folgebündel 2	<i>H. convexa</i>
Artengruppe <i>H. nodosa</i>	Folgebündel 3	<i>H. nodosa</i> , <i>H. pseudonodosa</i> , <i>H. gracilis</i> , <i>H. polystriata</i>
–	Folgebündel 4	<i>H. reticulata</i>
Artengruppe <i>H. subglabra</i>	Folgebündel 5	<i>H. scabra</i> , <i>H. pulchella</i> , <i>H. subglabra</i> , <i>H. minuta</i> , <i>H. intermedia</i> , <i>H. schusteri</i>

Die Folgebündel 6, 9, 11, 12, 14 und 16 – sie kennzeichnen ausnahmslos Artengruppen – sollen in diesem Zusammenhang nicht aufgeführt werden, da sie für die Verwandtschaftsgruppierung höherer Gruppen nicht mehr in Betracht kommen, sondern lediglich von phylogenetischem, nicht aber von rein taxonomischem Interesse sind.

chen. Da es jedoch lediglich einen fließenden Übergang zwischen Auf- und Abspaltung gibt (siehe Abbildung 4), ist hier (bedingt durch die Definition von Auf- und Abspaltung) diese Art in Form einer intermediären Aufspaltung aus der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* hergeleitet worden. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* sind die taxonomischen Abstände zwischen den einzelnen Merkmalsbündeln relativ gering, wohingegen dieselben zwischen den Merkmalsbündeln innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* sehr hoch sind. Dies ist auf das unvollständige Artenspektrum zur Zeit der Analyse innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe zurückzuführen. Eine genauere Beschreibung der weiteren, dargestellten Verfahrensschritte erfolgt beim Merkmalskladogramm (Abbildung 5).

4. Phylogenetische Abwandlungen bei der Gattung *Hermannia*

Das mit Hilfe des eingangs angewandten Verfahrens dargestellte Kladogramm (Abbildung 5) berücksichtigt nicht die Deviationsregel (HENNIG 1950). Hierdurch stehen bei einem Aufspaltungsvorgang die distalen Gruppen einer Spaltungseinheit taxonomisch gleichrangig nebeneinander. Es ist jedoch auch hier wahrscheinlich, daß in der Mehrzahl der Fälle mindestens eine der sich aus ihrer gemeinsamen Stammgruppe entwickelnden Tochtergruppen morphologisch der Stammgruppe nähersteht als dies – im Falle der dichotomen Aufspaltung – für die andere Tochtergruppe der Fall ist. Da jede der Tochtergruppen mit einer unterschiedlichen Anzahl sowohl plesio- als auch apomorpher Merkmale ausgestattet sein kann, wird sich die Deviationsregel für den Fall der Aufspaltung nicht ohne größere Schwierigkeiten innerhalb eines Kladogramms darstellen lassen.

Auch im Falle eines Abspaltungsvorgangs, bei dem z. B. die Abspaltungsgruppe als Einheit angesehen werden kann, die schon über einen längeren Zeitraum von der Restgruppe getrennt ist, kann nicht von vornherein davon ausgegangen werden, daß die Abspaltungsgruppe generell über ausschließlich apomorphe Merkmale verfügt. Auch hier muß nachgeprüft werden, ob z. B. plesiomorphe Merkmale im Laufe der Entwicklung von der Stammgruppe an die Abspaltungsgruppe weitergegeben worden sind.

Da zudem bei der Diskussion einer zoogeographischen Fragestellung die Kenntnis des jeweiligen Plesio- bzw. Apomorphiecharakters unterschiedlicher Merkmale eine wichtige Voraussetzung darstellt, müssen die morphologischen Abwandlungsabläufe und ihre jeweilige Lesrichtung in Form von Abwandlungstrends erfasst und dargestellt werden. Unter Abwandlungstrends werden hier Ab-

wandlungsabläufe morphologischer Art verstanden, denen unterschiedliche Merkmalszustände in Form von Merkmalsausprägungen zugrunde liegen, die durch Vergleich verschiedener Adulti unterschiedlicher Arten oder unterschiedlicher ontogenetischer Stadien einer Art zu Abwandlungsreihen zusammengefasst werden können und deren Lesrichtung mit einem hinreichenden Grad an Wahrscheinlichkeit festzulegen ist. Hierbei dürfen solche Abwandlungsreihen nur in weitgehend homogenen Verwandtschaftsgruppen festgelegt werden, da in heterogenen Verwandtschaftsgruppen die Gefahr besteht, konvergente Strukturen als Ausprägung eines Merkmals zu beurteilen und somit lediglich einen scheinbaren Abwandlungsablauf für die Definition einer Abwandlungsreihe heranzuziehen.

Das phylogenetisch-taxonomische Verfahren verwendet also, wie alle anderen, unterschiedliche Ausprägungen von Merkmalen. Diese Ausprägungen sind das Ergebnis eines phylogenetischen Prozesses, der aus der rezenten Zeitebene heraus beurteilt werden muß. Eine phylogenetische Wertung im Sinne der Plesio- oder Apomorphie nach HENNIG (1950) bezieht sich dabei stets auf Merkmale und nicht auf Arten.

Plesio- und Apomorphie stellen ein duales System dar, das nur eine relative Wertung zweier Merkmale erlaubt, d. h. innerhalb einer Abwandlungsreihe können nur zwei Merkmale eines Paares in Beziehung zueinander als plesio- oder apomorph beurteilt werden. Innerhalb von Abwandlungsreihen, die nur aus zwei Merkmalsausprägungen bestehen, entstehen hierbei keinerlei Schwierigkeiten. In Abwandlungsreihen, die mehr Merkmalsausprägungen enthalten, müssen jedoch einer plesiomorphen Merkmalsausprägung alle weiteren Merkmalsausprägungen als apomorph gegenübergestellt werden oder umgekehrt.

Der zugrunde liegende phylogenetische Ablauf bestimmt die Lesrichtung von Merkmalsabwandlungen in der rezenten Zeitebene. In den meisten Fällen wird umgekehrt der phylogenetische Ablauf aufgrund einer mehr oder weniger willkürlichen Festlegung der Lesrichtung rekonstruiert. Der phylogenetische Ablauf muß aber immer zuerst erarbeitet werden, was beispielsweise innerhalb einer nicht zu weit gefaßten Verwandtschaftsgruppe mit Hilfe des geschilderten Arbeitsverfahrens geschehen kann, selbstverständlich nur mit einer mehr oder weniger großen Wahrscheinlichkeit und immer nur für Merkmale und nicht für Arten.

Eine zweite Möglichkeit zur Rekonstruktion des phylogenetischen Ablaufes und damit zur Festlegung der Lesrichtung von Abwandlungsabläufen besteht dann, wenn die biologische Funktion der sich abwandelnenden Merkmale eindeutig bekannt ist und ihre Ausprägungen nicht nur quantitative, son-

dern auch qualitative Veränderungen beinhalten. Ich bezeichne solche Merkmale als Schlüsselmerkmale.

Bei der Wertung von Merkmalsausprägungen, deren phylogenetische Abfolge und damit Lesrichtung nicht von vornherein erkennbar ist, muß man in mutmaßlich monophyletischen Einheiten arbeiten. Je höher dabei der Rang der Verwandtschaftsgruppe ist, desto höher muß die Konstanz des Merkmales sein oder umgekehrt dürfen Merkmale mit hoher Variabilität nur in sehr engen Verwandtschaftsgruppen verwendet werden. Andernfalls besteht die Gefahr, konvergente Strukturen als homologe Ausprägungen zu einer Abwandlungsreihe eines Merkmals zusammenzufassen.

Für die Feststellung von Abwandlungstrends ist also die Kenntnis der Lesrichtung von Abwandlungsabläufen erforderlich. Hierbei ergeben sich folgende Probleme:

1. Das Lesrichtungsproblem in Abwandlungsreihen, die mit Abwandlungen von Schlüsselmerkmalen korreliert sind
Korrelationen erklären keine Kausalitäten. Zwei miteinander korrelierte Abwandlungsabläufe unterschiedlicher Merkmale können daher durchaus unabhängig voneinander sein und nur eine scheinbare Beziehung zueinander aufweisen. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn innerhalb eines phylogenetischen Prozesses allochrone Merkmale auftreten, die innerhalb bestimmter Verwandtschaftsgruppen nur scheinbar synchron mit ihren unterschiedlichen Merkmalsausprägungen über deren unterschiedliche Arten (Alternativgruppen) verteilt sind. Im Falle von Abwandlungsabläufen, die mit Abwandlungen von Schlüsselmerkmalen korreliert sind, läge dann zwar die Lesrichtung für die Abwandlung der Schlüsselmerkmale fest, für die Abwandlung der weiteren Merkmale indes wäre die Lesrichtung nur vorgetäuscht und würde nicht den tatsächlichen phylogenetischen Sachverhalt widerspiegeln.
2. Das Lesrichtungsproblem bei Abwandlungsreihen gruppenübergreifender Merkmale
Der Verteilungsmodus von Merkmalsausprägungen gruppenübergreifender Merkmale über die Arten (Alternativgruppen) von Verwandtschaftsgruppen hängt im wesentlichen von der Vollständigkeit des zu untersuchenden Ausgangsmaterials ab. Da aber bei taxonomischen Untersuchungen das Material in den seltensten Fällen als vollständig angesehen werden kann, besteht wiederum die Gefahr, daß Verteilungsmodi vorgetäuscht werden, die tatsächlich nicht bestehen. Hierdurch wird die Beurteilung von Merkmalsausprägungen als plesio- oder apomorph nach ihrer Verteilung über die Arten (Alternativgruppen) einer Verwandtschaftsgruppe

fragwürdig. So kann beispielsweise ein Merkmal als plesiomorph erscheinen, weil es in seiner Verwandtschaftsgruppe wegen der Unvollständigkeit des Untersuchungsmaterials nur in einer Ausprägung auftritt.

3. Das Lesrichtungsproblem bei ontogenetischen Abwandlungsreihen

Ontogenetische Abwandlungsabläufe müssen nicht unbedingt kurze Rekapitulationen im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes (HAECKEL) darstellen; es ist immer die Möglichkeit gegeben, daß die unterschiedlichen ontogenetischen Stadien jeweils unterschiedlichen Selektionsdrücken unterliegen und somit eine beträchtliche Anzahl von Caenogenesen hervorbringen können. Ferner läßt sich z. B. nicht entscheiden, ob die auf den unterschiedlichen Körperabschnitten vieler Oribatiden auftretenden ontogenetischen Neotrichien als Rekapitulationsvorgang in Form einer Prolongation (Addition morphogenetischer Endstadien) gedeutet werden können, oder ob sie durch negative Anabolie (Substraktion morphogenetischer Endstadien) hervorgerufen werden. Da zudem, bei erweiterter Auslegung des Ontogeniebegriffes, jedes ontogenetische Stadium von den entsprechenden anderen Stadien in physiologischer Hinsicht verschieden ist (z. B. Wachstum und Seneszenz) und auf diese Weise eigene, nicht genetisch bedingte, taxonomische Charakteristika entwickeln kann, ist auch die taxonomische Relevanz der hier auftretenden Merkmalsabwandlungen nicht immer klar erkennbar. Nach HENNIG (1950) dürfen aber für den taxonomischen Vergleich nur Semaphoronten (Individuen gleicher ontogenetischer Stufe) herangezogen werden.

Aus den oben genannten Gründen können Abwandlungsreihen niemals für sich allein genommen die Lesrichtung eines Abwandlungsvorganges festlegen. Es bleibt jedoch die Möglichkeit aus wiederholt beobachteten Abwandlungsabläufen in unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen auf wahrscheinliche Abwandlungstrends zu schließen. Hierzu führt REMANE (1956, S. 195) aus: „Phylogenetische Gesetze werden ja aus wiederholt beobachteten Abläufen erschlossen; ist der Prozentsatz der dem Gesetz gehorchenden Fälle sehr groß, so kann in noch unanalysierten Fällen aufgrund dieses Gesetzes ein gewisser Wahrscheinlichkeitsschluss gezogen werden.“

Für den Vergleich ontogenetischer Abwandlungsabläufe unterschiedlicher Art miteinander liegen jedoch besondere Bedingungen vor. Innerhalb enger monophyletischer Einheiten sind die ontogenetischen Abläufe unterschiedlicher Arten meist grundsätzlich gleich. Sie können dabei Rekapitulationen entsprechender phylogenetischer Abwandlungsvorgänge darstellen. Es ist jedoch auch möglich,

daß neben auftretenden Caenogenesen der ontogenetische Vorgang zusätzlich so stark abgewandelt ist, daß mögliche Rekapitulationen nicht mehr als solche erkennbar sind. Sowohl im Zuge der Phylogenie als spezielle Larvalstrukturen erworbene Caenogenesen als auch eine sonstige abgewandelte ontogenetische Entwicklung können dabei, im Sinne einer hologenetischen Betrachtungsweise nach ZIMMERMANN, eine Eigenschaft einer sogar recht umfangreichen Verwandtschaftsgruppe darstellen. So ist nicht nur die Larve der Oribatiden sondern auch diejenige der übrigen Acari als ontogenetisches Stadium durch das Fehlen eines Körpersegments ausgezeichnet. Diese entwicklungsgeschichtliche Eigenart der Acari ist sicherlich als Caenogenese zu deuten. Damit erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß alle weiteren in der Ontogenie auftretenden Abwandlungs- und Bildungsvorgänge zumindest potentiell Caenogenesen der Acari sind.

Um Abwandlungstrends zu erhalten, müssen daher im vorliegenden Fall zunächst Abwandlungsreihen erstellt und als mutmaßliche Abwandlungstrends definiert werden. Diese mutmaßlichen Abwandlungstrends werden anschließend auf ihr Auftreten in den unterschiedlichen, durch ihre entsprechende Merkmalsbündel gekennzeichneten Verwandtschafts- und Artengruppen sowie auf ihr Auftreten als ontogenetische Abwandlungsvorgänge unterschiedlicher Art hin überprüft. Nur diejenigen Abwandlungstrends können dabei als hinreichend abgesichert gelten, die mindestens in zwei Verwandtschafts- oder Artengruppen die gleiche Lesrichtung aufweisen oder als ontogenetischer Abwandlungsvorgang bei mindestens einer Art einen entsprechenden, mutmaßlichen Abwandlungstrend einer Verwandtschafts- oder Artengruppe rekapitulieren. Alle weiteren mutmaßlichen Abwandlungstrends sind nicht genügend abgesichert und müssen verworfen werden. Für die Erstellung von Abwandlungstrends bei Schlüsselmerkmalen gelten diese Beschränkungen nicht, da bei ihnen ja, infolge ihres eindeutigen erkennbaren funktionsmorphologischen Charakters, die Lesrichtung der Merkmalsabwandlungen von vornherein gegeben ist.

4.1 Abwandlungsreihen

4.1.1 Abwandlungsreihen von Schlüsselmerkmalen

Dem Sensillus als Trichobothrium kommt eindeutig mechanorezeptorische Funktion zu. Lange borstenförmige Trichobothrien, die diese Funktion optimal erfüllen, sind unter den Arachnomorphen weit verbreitet. Man kann daher davon ausgehen, daß lange, schlanke, borstenförmige Sensillen als plesiomorph und kurze, dicke, klavate oder pyriforme Sensillen als apomorph zu beurteilen sind. Bei Vorgabe unterschiedlicher Diskontinuitäten können für den Sensillus, innerhalb der Gattung *Hermannia* die

nachstehenden unterschiedlichen Merkmalsausprägungen festgelegt werden:

1. Die einfachste Unterteilungsmöglichkeit (eine Diskontinuität) ist:

Sensillus filiform

Sensillus klavat und pyriform

Die Lesrichtung geht eindeutig in Richtung der Reduktion wobei der filiforme Sensillus als plesiomorph dem apomorphen klavaten und pyriformen Sensillus gegenübergestellt werden kann.

Die Verteilung der Ausprägungen auf die Alternativgruppen ist in Tabelle 4 wiedergegeben.

2. Der Sensillus kann bei Vorgabe von 2 Diskontinuitäten auch in die nachstehenden Ausprägungen unterteilt werden:

Sensillus filiform

Sensillus klavat

Sensillus pyriform

Auch hier geht die Lesrichtung eindeutig in Richtung Reduktion. Dem plesiomorphen filiformen Sensillus steht der apomorphe klavate Sensillus gegenüber. Hierbei ist der klavate Sensillus wiederum als plesiomorph in Bezug auf den pyriformen Sensillus anzusehen, da der pyriforme Sensillus von allen drei Sensillentypen der kürzeste ist.

Die Verteilung der Ausprägungen auf die Alternativgruppen ist in Tabelle 5 wiedergegeben.

3. Bei Vorgabe von 3 Diskontinuitäten ergibt sich, unter Einhaltung der bisherigen Lesrichtung die nachstehende Abfolge der Ausprägungen:

Sensillus filiform

Sensillus klavat, lang, schlank

Sensillus klavat, kurz, dick

Sensillus pyriform

Die Verteilung der Ausprägungen auf die Alternativgruppen ist in Tabelle 6 wiedergegeben.

4.1.2 Abwandlungsreihen, bei denen die Lesrichtung nicht von vornherein erkennbar ist

Bei diesen Abwandlungsreihen kann es sich entweder um solche handeln, die mit Abwandlungen von Schlüsselmerkmalen korreliert sind und daraus ihre Lesrichtung beziehen, oder es handelt sich um Abwandlungsreihen, bei denen die einzelnen Merkmalsausprägungen gruppenübergreifend sind.

Betrachten wir zunächst die mit der Abwandlung von Schlüsselmerkmalen korrelierten Abwandlungsreihen, dann läßt sich feststellen, daß solche Merkmalskorrelationen nur in möglichst engen Verwandtschaftsgruppen aufgestellt werden dürfen; denn mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad nimmt die Wahrscheinlichkeit, daß Merkmalsabwandlungen synchron ablaufen, rasch ab.

Im folgenden werden einige solcher mit Abwandlung von Schlüsselmerkmalen korrelierter Abwandlungsreihen als Beispiele angeführt.

1. Abwandlungsreihen innerhalb der Artengruppe *H. nodosa* (Folgegruppe 3): Hier werden je 2 Ausprägungen dreier Merkmale mit 2 Ausprägungen eines Schlüsselmerkmals korreliert, wie aus Tabelle 7 hervorgeht.
Durch die Festlegung der Lesrichtung für die Abwandlungsreihe des Schlüsselmerkmals Sensillus können die übrigen Merkmalsausprägungen in mutmaßlich plesiomorphe und apomorphe eingeteilt werden. Als mutmaßlich plesiomorph gelten dabei Epimeralborstenformel 3-1-5-6, Breite/Länge des Analsklerits < 2 und $S1/S2 > 1,4$; als mutmaßlich apomorph gelten Epimeralborstenformel 3-1-5-7, Breite/Länge des Analsklerits > 2 und $S1/S2 < 1,4$.
2. Abwandlungsreihen innerhalb der Artengruppe

H. subglabra (Folgegruppe 5): Hier werden je 2 Ausprägungen von 5 Merkmalen mit 2 Ausprägungen eines Schlüsselmerkmals korreliert, wie aus Tabelle 8 hervorgeht.

Durch die Festlegung der Lesrichtung für die Abwandlungsreihe des Schlüsselmerkmals lassen sich wieder mutmaßliche plesiomorphe Merkmalsausprägungen entsprechenden apomorphen gegenüberstellen. Als mutmaßlich plesiomorph gelten hier Epimeralborstenformel 3-1-(4-5)-5, Notogaster mit Maschen, Rutellenzähne 2, Breite/Länge des Analsklerits < 2,5, $S1/S2 > 1,3$; als mutmaßlich apomorph gelten Epimeralborstenformel 3-1-5-(5-6), Notogaster mit Knötchen, Rutellenzähne 4, Breite/Länge des Analsklerits > 2,5, und $S1/S2 < 1,3$.

Tabelle 4. Verteilung der Ausprägungen des Merkmals Sensillus auf die Alternativgruppen bei Vorgabe einer Diskontinuität

Alternativgruppen	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
Sensillus filiform	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sensillus klavat und pyriform	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Basisgruppe		1							2					

Tabelle 5. Verteilung der Ausprägungen des Merkmals Sensillus auf die Alternativgruppen bei Vorgabe von 2 Diskontinuitäten

Alternativgruppen	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
Sensillus filiform	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sensillus klavat	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+
Sensillus pyriform	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Basisgruppe		1							2					

Tabelle 6. Verteilung der Ausprägungen des Merkmals Sensillus auf die Alternativgruppen bei Vorgabe von 3 Diskontinuitäten

Alternativgruppen	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
Sensillus filiform	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sensillus klavat, lang, schlank	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+
Sensillus klavat, kurz, dick	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-
Sensillus pyriform	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Basisgruppe		1							2					

3. Abwandlungsreihen innerhalb der engeren Artengruppe *H. nodosa/gracilis* (Folgegruppe 6): Hier werden 2 Ausprägungen eines Merkmals mit 2 Ausprägungen eines Schlüsselmerkmals korreliert, deren Verteilung auf die Alternativgruppen aus Tabelle 9 hervorgeht.

Durch die Festlegung der Lesrichtung für die Abwandlungsreihe des Schlüsselmerkmals Sensillus läßt sich der Notogastertyp I als mutmaßlich plesiomorph dem mutmaßlich apomorphen Notogastertyp II gegenüberstellen.

4. Abwandlungsreihen innerhalb der engeren Artengruppe *H. subglabra/minuta* (Folgegruppe 14): Hier werden wieder 2 Ausprägungen des Merkmals Notogasterstruktur mit 2 Ausprägungen des Schlüsselmerkmals Sensillus korreliert, wie in Tabelle 10 dargestellt ist.

Durch die Festlegung der Lesrichtung für die Abwandlungsreihe des Schlüsselmerkmals Sensillus läßt sich der Notogastertyp III als mutmaßlich plesiomorph dem Notogastertyp IV als mutmaßlich apomorph gegenüberstellen.

Für Abwandlungsreihen von Merkmalen, deren Ausprägungen gruppenübergreifend sind, gelten folgende Kriterien zur Beurteilung der Plesio- bzw. Apomorphie.

Für den dichotomen Spaltungsvorgang innerhalb einer übergeordneten Verwandtschaftsgruppe ist eine Merkmalsausprägung dann als plesiomorph zu beurteilen, wenn sie einheitlich eine der gebildeten

Tabelle 7. Abwandlungsreihen innerhalb der Artengruppe *H. nodosa*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

Alternativgruppen Merkmalsausprägungen:	D	E	F	G
Sensillus klavat, lang, schlank (plesiomorph)	-	+	+	-
Epimeralborstenformel: 3-1-5-6	-	+	+	-
Breite/Länge des Analsklerits <2	-	+	+	-
S 1/S 2 >1,4	-	+	+	-
Sensillus klavat, kurz, dick (apomorph)	+	-	-	+
Epimeralborstenformel: 3-1-5-7	+	-	-	+
Breite/Länge des Analsklerits >2	+	-	-	+
S 1/S 2 <1,4	+	-	-	+

Merkmale: Sensillus (Schlüsselmerkmal); Epimeralborstenformel; Quotient aus Breite/Länge des Analsklerits; Quotient aus den Strecken S 1/S 2, wobei S 1 = Vorderkante Rostrum – Vorderkante Genitalöffnung und S 2 = Vorderkante Genitalöffnung – Insertionsstelle der Borste ad 3 ist.

Verwandtschafts- oder Artengruppen kennzeichnet und zusätzlich in der anderen Gruppe gleichen taxonomischen Ranges zusammen mit ihrer weiteren Ausprägung auftritt. Diese weitere Ausprägung ist dann als apomorph anzusehen. Im intermediären Spaltungsvorgang ist diejenige Merkmalsausprägung als plesiomorph anzusehen, die in allen drei taxonomisch gleichrangigen Verwandtschafts- oder Artengruppen zugleich auftritt und mindestens eine dieser Gruppen einheitlich kennzeichnet. Ihre zusätzliche alternative Ausprägung gilt dann als apomorph, wenn beide Merkmalsausprägungen in einer oder zwei der taxonomisch gleichrangigen Verwandtschafts- oder Artengruppen der entsprechenden intermediären Spaltungseinheit gemeinsam auftreten.

Die Begründung hierfür ist dadurch gegeben, daß von der rezenten Zeitebene aus gesehen nur diejenigen Merkmalsausprägungen auf eine gemeinsame Stammgruppe zurückzuführen sind, die in allen vorliegenden Verwandtschafts- oder Artengruppen gleichen taxonomischen Ranges zugleich auf-

Tabelle 8. Abwandlungsreihen innerhalb der Artengruppe *H. subglabra*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

Alternativgruppen Merkmalsausprägungen:	I	J	K	L	M	N
Sensillus klavat (plesiomorph)	-	+	+	+	+	+
Epimeralborstenformel: 3-1-(4-5)-5	-	+	+	+	+	+
Notogaster mit Maschen	-	+	+	+	+	+
mit 2 Rutellenzähnen	-	+	+	+	+	+
Breite/Länge des Analsklerits <2,5	-	+	+	+	+	+
S 1/S 2 >1,3	-	+	+	+	+	+
Sensillus pyriform (apomorph)	+	-	-	-	-	-
Epimeralborstenformel: 3-1-5-(5-6)	+	-	-	-	-	-
Notogaster mit Knötchen	+	-	-	-	-	-
mit 4 Rutellenzähnen	+	-	-	-	-	-
Breite/Länge des Analsklerits >2,5	+	-	-	-	-	-
S 1/S 2 <1,3	+	-	-	-	-	-

Merkmale: Sensillus (Schlüsselmerkmal); Epimeralborstenformel; Kutikularstruktur des Notogaster; Anzahl der Rutellenzähne; Quotient aus Länge/Breite des Analsklerits; Quotient aus den Strecken S 1/S 2 (siehe Tabelle 7).

treten. Die bezüglich ihres Merkmalszustandes am weitesten mit der Stammgruppe verwandten Gruppen müssen dabei über Merkmale verfügen, die in ihren Ausprägungen am ehesten mit denjenigen der Stammgruppe übereinstimmen. Verwandtschafts-

Tabelle 9. Abwandlungsreihen innerhalb der engeren Artengruppe *H. nodosa/gracilis*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

Alternativgruppen	D	E	F
Merkmalausprägungen: Sensillus klavat, lang, schlank (plesiomorph)	-	+	+
Notogastertyp I	-	+	+
Sensillus klavat, kurz, dick (apomorph)	+	-	-
Notogastertyp II	+	-	-

Merkmale: Sensillus (Schlüsselmerkmal); Notogasterstruktur, wobei die beiden Ausprägungen folgendermaßen zu kennzeichnen sind: Notogastertyp I – Kutikula mit mittelgroßen Maschen im Bereich der vorderen Notogasterhälfte, Maschen im hinteren Bereich des Notogaster sich auflösend und ein Netz aus parallel zur Längsachse des Tieres verlaufenden Linien bildend; Notogastertyp II – Kutikula mit unregelmäßig verteilten, polygonalen Knötchen im vorderen Notogasterbereich, Knötchen in der hinteren Notogasterhälfte ein System aus parallel zur Längsachse des Tieres verlaufende Knötchenreihen bildend.

Tabelle 10. Abwandlungsreihen innerhalb der engeren Artengruppe *H. subglabra/minuta*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

Alternativgruppen	J	K	L
Merkmalausprägungen: Sensillus klavat, lang, schlank (plesiomorph)	-	-	+
Notogastertyp III	-	-	+
Sensillus klavat, kurz, dick (apomorph)	+	+	-
Notogastertyp IV	+	+	-

Merkmale: Sensillus (Schlüsselmerkmal); Notogasterstruktur, die in folgenden zwei Ausprägungen vorliegt: Notogastertyp III – Kutikula mit sehr kleinen, mehr oder weniger ovalen Maschen, die durch breite oder schmale Kutikularleisten voneinander getrennt sind; Notogastertyp IV – Kutikula mit großen polygonalen Maschen, die sich zuweilen im Bereich der Borste D1 auflösen und ein System undeutlicher und unregelmäßig verlaufender Kutikularleisten bilden.

oder Artengruppen, deren Ausgangspopulationen zudem zusätzlich über einen längeren genetischen Austausch mit Populationen der Stammgruppe verfügt haben, dürften dabei über eine geringere transspezifische Variabilität ihrer Merkmale verfügen als dies für solche Gruppen der Fall ist, deren genetischer Kontakt zur Stammgruppe frühzeitig unterbrochen worden ist.

Im folgenden wird je ein Beispiel für Abwandlungsreihen von Merkmalen mit gruppenübergreifenden Ausprägungen in einem dichotomen und intermediären Spaltungsvorgang vorgestellt.

1. Im ersten Beispiel werden je 2 Ausprägungen dreier Merkmale in bezug auf ihre Verteilung über die Alternativgruppen der beiden Verwandtschaftsgruppen *H. gibba/convexa* (Basisgruppe 1) und *H. nodosa/subglabra* (Basisgruppe 2) überprüft, wie in Tabelle 11 dargestellt.

Aus der Art der Verteilung der Merkmalsausprägungen über die Alternativgruppen der beiden Verwandtschaftsgruppen lassen sich die Merkmale Prodorsum ohne Scheitel zwischen den Bothridien, Borstenzahl auf Epimere 2 = 1 und Anzahl der Aggenitalborsten 2 als mutmaßlich plesiomorph, die Merkmale Prodorsum mit Scheitel zwischen den Bothridien, Borstenzahl auf Epimere 2 > 1 und Anzahl der Aggenitalborsten > 2 als mutmaßlich apomorph charakterisieren.

2. Eine gruppenübergreifende Ausprägung weist auch das Merkmal der Genitalborstenanzahl auf. Die relativ hohe Variabilität dieses Merkmals macht es jedoch erforderlich, das Abwandlungsverhalten der Genitalborstenanzahl innerhalb einer engeren Verwandtschaftsgruppe zu überprüfen. Hierbei werden im vorliegenden Beispiel 2 Ausprägungen des Merkmals auf ihre Verteilung über die Alternativgruppen der drei Artengruppen *H. nodosa* (Folgegruppe 3), *H. reticulata* (Folgegruppe 4) und *H. subglabra* (Folgegruppe 5) überprüft, wie in Tabelle 12 dargestellt.

Entsprechend der Verteilung der beiden Merkmalsausprägungen über die Alternativgruppen der drei Artengruppen ist die Genitalborstenanzahl < 10 als mutmaßlich plesiomorph und die Genitalborstenanzahl > 10 als mutmaßlich apomorph anzusehen.

4.1.3 Ontogenetische Abwandlungsreihen

Für die Festlegung der Lesrichtung phylogenetischer Merkmalsabwandlungen dürfen nur Palingenesen zur Bildung ontogenetischer Abwandlungsreihen herangezogen werden. Nur sie stellen nach HAECKEL Rekapitulationen entsprechender phylogenetischer Merkmalsabwandlungen dar.

Die aberrante Ausbildung der Larven der Acari (Unterdrückung eines ganzen Körpersegmentes) erlaubt es nicht, dieses ontogenetische Stadium für die Erstellung solcher ontogenetischen Abwand-

lungsreihen heranzuziehen, die zur Rekonstruktion phylogenetischer Merkmalsabwandlungen dienen sollen; es ist nämlich unmöglich zu entscheiden, welche der den Larven eigenen Merkmale Caeno-

oder Palingenesen darstellen. Dies gilt in besonderem Maße für die Ontogenie der Chaetotaxie der Oribatiden, da wir in der überwiegenden Anzahl der Fälle keinerlei Kenntnis über die Funktion der Borsten haben.

Tabelle 11. Abwandlungsreihen innerhalb der Verwandtschaftsgruppen *H. gibba/convexa* (Basisgruppe 1) und *H. nodosa/subglabra* (Basisgruppe 2); Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

Alternativgruppen	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
Merkmalsausprägungen: Prodorsum ohne Scheitel zwischen den Bothridien	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-
Prodorsum mit Scheitel zwischen den Bothridien	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+
Borstenzahl auf Epimere 2 = 1	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Borstenzahl auf Epimere 2 > 1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anzahl der Aggenitalborsten = 2	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Anzahl der Aggenitalborsten > 2	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Basisgruppe		1							2					
Merkmale: Scheitel auf dem Prodorsum; Borstenzahl auf Epimere 2; Anzahl der Aggenitalborsten.														

Tabelle 12. Abwandlungsreihe des Merkmals Genitalborstenzahl innerhalb der Artengruppe *H. nodosa* (Folgegruppe 3), *H. reticulata* (Folgegruppe 4) und *H. subglabra* (Folgegruppe 5); Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

Alternativgruppen	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
Merkmalsausprägungen: Genitalborstenzahl < 10	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+
Genitalborstenzahl > 10	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
Folgegruppen			3		4		5				

Tabelle 13. Ontogenetische Abwandlungsreihen bei *H. gibba*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Entwicklungsstadien

Stadium	Epimeralborstenformel	Anzahl der Genitalborsten	Anzahl der Aggenitalborsten	Zustand der Merkmalsausprägung
Protonymphe	3-1-2-1	1	0	plesiomorph
Deutonymphe	3-1-3-3	4	1	apomorph
Tritonymphe	3-1-3-4	7	2	apomorph
Adultus	3-1-3-4	9	2	apomorph

Für die nachfolgend erstellten Abwandlungsreihen wird daher als frühestes verwertbares Stadium dasjenige der Protonymphie angesehen, von dem aus die Merkmalsabwandlungen bis zum Stadium des Adultus verfolgt werden. Da jedoch lediglich angenommen werden kann, daß die vorliegenden Abwandlungsreihen auf Rekapitulationsvorgängen beruhen und zudem Schwierigkeiten in der Abgrenzung von Palingenesen gegenüber Caenogenesen bestehen (REMANE 1956), ist es erforderlich in den vorliegenden Abwandlungsreihen die Merkmale der Protonymphie lediglich als mutmaßlich plesiomorph anzusehen, wodurch die Merkmale der nachfolgenden ontogenetischen Stadien ebenfalls lediglich einen mutmaßlich apomorphen Status erhalten können.

Als Beispiele seien ontogenetische Abwandlungsreihen bei den drei Arten *H. gibba*, *jesti* und *pulchella* aufgeführt.

1. Zur Erstellung ontogenetischer Abwandlungsreihen bei *H. gibba* werden die Epimeralborstenformel, die Anzahl der Genitalborsten und die Anzahl der Aggenitalborsten als Merkmale verwendet. Die entsprechenden Daten sind GRANDJEAN (1934, 1949, 1961) entnommen und in Tabelle 13 zusammengestellt.
2. Zur Erstellung ontogenetischer Abwandlungsreihen bei *H. jesti* werden die gleichen Merkmale wie bei *H. gibba* verwendet. Die entsprechenden Daten sind TRAVÉ (1977 a, b) entnommen und in Tabelle 14 zusammengestellt.

Tabelle 14. Ontogenetische Abwandlungsreihen bei *H. jesti*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Entwicklungsstadien

Stadium	Epimeralborstenformel	Anzahl der Genitalborsten	Anzahl der Aggenitalborsten	Zustand der Merkmalsausprägung
Protonymphie	(3-4)-(3-5)-(4-8)-1	1	0	plesiomorph
Deutonymphie	(3-4)-(3-6)-(6-11)-(5-10)	4	1	apomorph
Tritonymphie	(3-4)-(3-7)-(8-12)-(8-12)	7	2	apomorph
Adultus	(3-5)-(4-7)-(7-13)-(11-17)	9	2	apomorph

Tabelle 15. Ontogenetische Abwandlungsreihen bei *H. pulchella*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Entwicklungsstadien

Stadium	Epimeralborstenformel	Anzahl der Genitalborsten	Anzahl der Aggenitalborsten	Zustand der Merkmalsausprägungen
Protonymphie	3-1-2-1	1	0	plesiomorph
Deutonymphie	3-1-3-3	4	1	apomorph
Tritonymphie	3-1-4-4	7	2	apomorph
Adultus	3-1-5-5	9	5	apomorph

3. Zur Erstellung ontogenetischer Abwandlungsreihen bei *H. pulchella* werden wiederum die gleichen Merkmale verwendet wie bei *H. gibba* und *H. jesti*. Die entsprechenden Daten wurden durch eigene Zuchten der Art *H. pulchella* gewonnen (WoAs 1975) und sind in Tabelle 15 aufgeführt.

Aus allen drei Beispielen lassen sich die gleichen Abwandlungen formulieren:

Neotrichie auf den Epimeren

Neotrichie auf den Genitalklappen

Neotrichie im Bereich der Aggenitalregion

Bei *H. jesti* treten zusätzlich innerhalb der Ontogenie Neotrichien im Bereich der Epimeren 1 und 2 auf.

4.2 Abwandlungstrends

4.2.1 Darstellung

Die mutmaßlichen Abwandlungstrends werden mit Hilfe der in Punkt 4.1 erstellten Abwandlungsreihen ermittelt und sind in Tabelle 16 dargestellt.

4.2.2 Wertung der dargestellten mutmaßlichen Abwandlungstrends.

Da Abwandlungsreihen, wie bereits erwähnt, niemals für sich allein genommen die Lesrichtung von Merkmalsabwandlungen in Form von Abwandlungstrends festlegen können, werden die in 4.2.1 dargestellten mutmaßlichen Abwandlungstrends auf ihr wiederholtes Auftreten in unterschiedlichen Verwandtschaftsgruppen hin untersucht. Gleichzeitig wird überprüft, ob die ontogenetischen Abwand-

lungen der Borstenformeln auf den Epimeren, den Genitalklappen und im Bereich der Aggenitalregion von *H. gibba*, *H. jesti* und *H. pulchella* (siehe auch 4.1.3) Rekapitulationsvorgänge im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes darstellen. Nur diejenigen

Abwandlungstrends, die wiederholt in unterschiedlichen Verwandtschafts- oder Artengruppen, unter Beibehaltung ihrer Lesrichtung nachgewiesen werden können oder durch eine entsprechende ontogenetische Rekapitulation bei mindestens einer der

Tabelle 16. Mutmaßliche Abwandlungstrends bei der Gattung *Hermannia*

Merkmal	Abwandlungsreihe		mutmaßlicher Abwandlungstrend	beobachtet in
	plesiomorph	apomorph		
Gestalt des Prodorsum	ohne Scheitel	mit Scheitel	Scheitelbildung auf dem Prodorsum	Verwandtschaftsgruppe <i>H. nodosa/subglabra</i> (Basisgruppe 2)
Anzahl der Rutellenzähne	2	4	Vermehrung der Rutellenzähne	Artengruppe <i>H. subglabra</i> (Folgegruppe 5)
Gestalt des Sensillus	klavat, lang, schlank	klavat, kurz dick	Reduktion des Sensillus	Artengruppe <i>H. nodosa</i> (Folgegruppe 3)
Gestalt des Sensillus	klavat	pyriform	Reduktion des Sensillus	Artengruppe <i>H. subglabra</i> (Folgegruppe 5)
Borstenanzahl auf Epimere 2	1	> 1	Neotrichie auf Epimere 2	Verwandtschaftsgruppe <i>H. gibba/convexa</i> (Basisgruppe 1)
Epimeralborstenformel	3-1-5-6	3-1-5-7	Neotrichie auf den hinteren Epimeren	Artengruppe <i>H. nodosa</i> (Folgegruppe 3)
Epimeralborstenformel	3-1-(4-5)-5	3-1-5-(5-6)	Neotrichie auf den hinteren Epimeren	Artengruppen <i>H. subglabra</i> (Folgegruppe 5)
Anzahl der Aggenitalborsten	2	> 2	Neotrichie im Bereich der Aggenitalregion	Verwandtschaftsgruppe <i>H. nodosa/subglabra</i> (Basisgruppe 2)
Anzahl der Genitalborsten	< 10	> 10	Neotrichie auf den Genitalklappen	Verwandtschaftsgruppe <i>H. nodosa/subglabra</i> (Basisgruppe 2)
S 1/S 2	> 1,4	< 1,4	Größenzunahme des opisthosomalen Körperabschnittes	Artengruppe <i>H. nodosa</i> (Folgegruppe 3)
S 1/S 2	> 1,3	< 1,3	Größenzunahme des opisthosomalen Körperabschnittes	Artengruppe <i>H. subglabra</i> (Folgegruppe 5)
Breite/Länge des Analsklerits	< 2	> 2	Verbreiterung des Analsklerits	Artengruppe <i>H. nodosa</i> (Folgegruppe 3)
Breite/Länge des Analsklerits	< 2,5	> 2,5	Verbreiterung des Analsklerits	Artengruppe <i>H. subglabra</i> (Folgegruppe 5)
Notogastertyp	I	II	Auflösen der Notogastermaschen	Artengruppe <i>H. nodosa/gracilis</i> (Folgegruppe 6)
Notogastertyp	III	IV	Auflösen der Notogastermaschen	Artengruppe <i>H. subglabra/minuta</i> (Folgegruppe 14)

drei Arten bestätigt sind, können als hinreichend abgesicherte Abwandlungstrends festgelegt werden.

In Tabelle 17 sind die Abwandlungstrends nochmals aufgelistet zusammen mit dem Ergebnis der Wertung, die als weitgehende Absicherung verstanden werden muß.

5. Abwandlungsgrad der Spaltungsgruppen der Gattung *Hermannia*

Zur Feststellung des Abwandlungsgrades der Spaltungsgruppen werden die nachstehenden abgesicherten Abwandlungstrends verwendet (siehe auch Abschnitt 4.2.2):

- Reduktion des Sensillus
- Neotrichie auf Epimere 3
- Neotrichie auf Epimere 4
- Größenzunahme des opisthosomalen Körperabschnitts
- Verbreiterung des Analsklerits
- Auflösung der Notogastermaschen

Für die Feststellung des Abwandlungsgrades werden nur die entsprechenden Gruppen innerhalb der Artengruppen *H. nodosa* und *H. subglabra* berücksichtigt. Die Gruppen der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* bleiben in dieser Hinsicht unberücksichtigt, da in ihr wegen der unzureichenden Artenzahl in der Analyse nur zwei Spaltungsschritte

vorgenommen werden können. Ebenfalls unberücksichtigt bleibt *H. reticulata*, da sie infolge einer intermediären Aufspaltung direkt als einzelne Art aus der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* abgeleitet werden kann.

Bei der Feststellung des Abwandlungsgrades von Spaltungsgruppen wird unterschieden, ob die entsprechenden Gruppen durch Abspaltung (Abspaltungsgruppen = ASG) oder durch Aufspaltung (Aufspaltungsgruppen = AUG) gebildet worden sind.

5.1 Abwandlungsgrad der Spaltungsgruppen der Artengruppe *H. nodosa*

Wie aus dem Merkmalskladogramm (Abbildung 5) hervorgeht, spaltet aus der Artengruppe *H. nodosa* zunächst die Art *H. pseudonodosa* (Abspaltungsgruppe 1) ab. Ihr folgt, ebenfalls durch Abspaltung die Art *H. nodosa* (Abspaltungsgruppe 2). In Form eines terminalen Spaltungsschrittes werden schließlich die beiden Arten *H. polystriata* und *H. gracilis* (Aufspaltungsgruppen 1 und 2) abgeleitet. Für die Feststellung des Abwandlungsgrades der jeweiligen Spaltungsgruppe werden folgende Abwandlungstrends verwendet:

- Sensillus klavat, schlank (plesiomorph) – klavat, kurz (apomorph)
- Epimere 4 mit 6 Borsten (plesiomorph) – mit 7 Borsten (apomorph)
- Notogaster schlank (plesiomorph) – breit – sehr breit (apomorph)

Tabelle 17. Abwandlungstrends bei der Gattung *Hermannia* und ihre Wertung

mutmaßlicher Abwandlungstrend	beobachtete Häufigkeit	ontogenetischer Abwandlungstrend	Festlegung als weitgehend abgesicherter Abwandlungstrend
Scheitelbildung auf dem Prodorsum	1	–	nein
Vermehrung der Rutellenzähne	1	–	nein
Reduktion des Sensillus	2	–	ja
Neotrichie auf Epimere 2	1	Neotrichie auf Epimere 2	ja
Neotrichie auf den hinteren Epimeren	2	Neotrichie auf den hinteren Epimeren	ja
Neotrichie im Bereich der Aggenitalregion	1	Neotrichie im Bereich der Aggenitalregion	ja
Größenzunahme des opisthosomalen Körperabschnitts	2	–	ja
Verbreiterung des Analsklerits	2	–	ja
Auflösung der Notogastermaschen	2	–	ja

Die beobachtete Häufigkeit der Abwandlungstrends bezieht sich dabei immer auf ihr Auftreten in unterschiedlichen Verwandtschafts- bzw. Artengruppen.

Analsklerit schlank (plesiomorph) – breit – sehr breit (apomorph)

Notogastermaschen in Notogastermitte vorhanden (plesiomorph) – fehlend (apomorph)

Das Ergebnis geht aus Tabelle 18 hervor. Die Arten *H. pseudonodosa* und *H. nodosa*, die frühzeitig aus der Artengruppe abspalten, verfügen über die meisten apomorphen Merkmale (jeweils 4), die Arten *H. polystriata* und *H. gracilis* über die meisten plesiomorphen Merkmale (jeweils 4).

5.2 Abwandlungsgrad der Spaltungsgruppen der Artengruppe *H. subglabra*

Aus dem Merkmalskladogramm (Abbildung 5) läßt sich entnehmen, daß aus der Artengruppe *H. subglabra* zunächst die Art *H. scabra* (Abspaltungsgruppe 1) abgespalten. Ihr folgen der Reihe nach die Arten *H. schusteri* (Abspaltungsgruppe 2), *H. intermedia* (Abspaltungsgruppe 3) und *H. minuta* (Abspaltungsgruppe 4). Die Ableitung der Arten *H. pulchella* (Aufspaltungsgruppe 1) und *H. subglabra*

(Aufspaltungsgruppe 2) erfolgt schließlich in Form eines terminalen Spaltungsschrittes. Für die Feststellung des Abwandlungsgrades der jeweiligen Spaltungsgruppe werden folgende Abwandlungsreihen herangezogen:

Sensillus klavat, schlank (plesiomorph) – klavat, kurz – pyriform (apomorph)

Epimere 3 mit 4 Borsten (plesiomorph – mit 5 Borsten (apomorph)

Epimere 4 mit 5 Borsten (plesiomorph) – mit 6 Borsten (apomorph)

Notogaster schlank (plesiomorph) – breit – sehr breit (apomorph)

Analsklerit breit (plesiomorph) – sehr breit (apomorph)

Notogastermaschen in Notogastermitte klein, oval (plesiomorph) – polygonal – fehlend (apomorph)

Das Ergebnis geht aus Tabelle 19 hervor. Die Art *H. scabra* verfügt über die meisten apomorphen Merkmale (6). Die restlichen Arten weisen hingegen

Tabelle 18. Abwandlungsreihen bei der Artengruppe *Hermannia nodosa*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen

	ASG 1 <i>H. pseudonodosa</i>	ASG 2 <i>H. nodosa</i>	AUG 1 <i>H. polystriata</i>	AUG 2 <i>H. gracilis</i>	
Sensillus klavat schlank	–	–	+	+	●
Sensillus klavat kurz	+	+	–	–	○
Epimere 4 mit 6 Borsten	–	–	+	+	●
Epimere 4 mit 7 Borsten	+	+	–	–	○
Notogaster schlank	–	–	–	+	●
Notogaster breit	–	+	+	–	○
Notogaster sehr breit	+	–	–	–	○
Analsklerit schmal	–	–	+	–	●
Analsklerit breit	–	–	–	+	○
Analsklerit sehr breit	+	+	–	–	○
Mit Notogastermaschen in Notogastermitte	+	–	+	+	●
Notogastermaschen in Notogastermitte fehlend	–	+	–	–	○

Die Alternativgruppen sind entweder durch Abspaltungen aus einer Verwandtschafts- oder Artengruppe hervorgegangen (Abspaltungsgruppe = ASG) oder durch Aufspaltungen (Aufspaltungsgruppe = AUG). Plesiomorphe Merkmale = schwarze Kreise, apomorphe Merkmale = weiße Kreise.

nur 1–2 apomorphe Merkmale auf. Über die meisten plesiomorphen Merkmale verfügt die Art *H. minuta* (5). Es folgen die Arten *H. schusteri* und *H. intermedia* mit 3–4 und die Arten *H. pulchella* und *H. subglabra* mit 1–2 plesiomorphen Merkmalen. Mit Zunahme der Abspaltungsvorgänge nimmt also der Grad der Plesiomorphie innerhalb der Abspaltungsgruppen zu und der Grad ihrer Apomorphie ab. Die Aufspaltungsgruppen wiederum entsprechen in ihrem Abwandlungsgrad eher demjenigen der ersten Abspaltungsgruppe als demjenigen ihrer unmittelbar benachbarten Abspaltungsgruppe (Abspaltungsgruppe 4).

Tabelle 19. Abwandlungsreihen bei der Artengruppe *Hermannia subglabra*; Verteilung der Merkmalsausprägungen auf die Alternativgruppen. Weitere Erklärung siehe Tabelle 18.

	ASG 1 <i>H. scabra</i>	ASG 2 <i>H. schusteri</i>	ASG 3 <i>H. intermedia</i>	ASG 4 <i>H. minuta</i>	AUG 1 <i>H. pulchella</i>	AUG 2 <i>H. subglabra</i>	
Sensillus klavat schlank	–	+	–	+	–	–	●
Sensillus klavat kurz	–	–	+	–	+	+	
Sensillus pyriform	+	–	–	–	–	–	○
Epimere 3 mit 4 Borsten	–	+	+	–	–	–	●
Epimere 3 mit 5 Borsten	+	–	–	+	+	+	○
Epimere 4 mit 5 Borsten	–	+	+	+	+	+	●
Epimere 4 mit 6 Borsten	+	–	–	–	–	–	○
Notogaster schlank	–	–	–	+	–	–	●
Notogaster breit	–	+	+	–	+	+	
Notogaster sehr breit	+	–	–	–	–	–	○
Analsklerit breit	–	–	–	+	–	+	●
Analsklerit sehr breit	+	+	+	–	+	–	○
Notogastermaschen klein oval	–	+	+	+	–	–	●
Notogastermaschen polygonal	–	–	–	–	+	+	
Notogastermaschen auf Notogastermitte fehlend	+	–	–	–	–	–	○

6. Diskussion

6.1 Zur Problematik der Familie Hermannidae SELLNICK 1928

Die von SELLNICK 1928 aufgestellte Familie der Hermannidae umfaßt die beiden Gattungen *Hermannia* und *Phyllhermannia*. Es soll im folgenden erörtert werden, ob diese beiden Gattungen zu Recht bestehen. Um dies zu erreichen muß zunächst der jeweilige taxonomische Status sowohl der Gattung *Hermannia* als auch der Gattung *Phyllhermannia* diskutiert werden.

6.1.1 Der taxonomische Status der Gattung *Hermannia* NICOLET 1855

KRIVOLUTSKIJ & GHILAROV (1975) geben für die Gattung *Hermannia* die nachstehenden, nur innerhalb der Sowjet-Union gesammelten Arten an:

1. *Hermannia gibba* (C. L. KOCH 1839)
2. *Hermannia convexa* (C. L. KOCH 1840)
3. *Hermannia reticulata* THORELL 1871
4. *Hermannia scabra* (L. KOCH 1879)
5. *Hermannia gigantea* SITNIKOVA 1975
6. *Hermannia subglabra* BERLESE 1910
(= *Hermannia pulchella* WILLMANN 1952)
7. *Hermannia clara* SITNIKOVA 1975

Unter Berücksichtigung von WOAS (1978, 1981) müssen hierbei folgende Richtigstellungen vorgenommen werden: *H. scabra* entspricht *H. nodosa* MICHAEL und *H. gigantea* ist mit *H. scabra* (L. KOCH) gleichzusetzen. Die bei KRIVOLUTSKIJ & GHILAROV (1975) dargestellte Art *H. subglabra* ist möglicherweise eine neue Art, stellt jedoch in keinem Fall eine *H. subglabra* sensu BERLESE dar. BERLESE (1910, p. 380) gibt für *H. subglabra* eine Körperlänge von 1100 µm an. Sowohl die *H. pulchella* von WILLMANN (1952) als auch die dargestellte *H. subglabra* sind aber kleiner. Zudem entspricht die hier gezeigte *H. subglabra* auch nicht in ihren Körperproportionen den Arten *H. pulchella* WILLMANN und *H. subglabra* BERLESE. Unterschiedlich ist bei der dargestellten Art ebenfalls die Maschenstrukturierung auf dem Notogaster gestaltet, wie aus den eingehenden Beschreibungen der Arten *H. subglabra* BERLESE und *H. pulchella* WILLMANN hervorgeht (WOAS 1981).

Die aufgeführte *H. clara* weist eine erhebliche Ähnlichkeit mit *H. hokkaidensis* auf, die von AOKI (1974) beschrieben worden ist. Die Verbreitung der *H. clara* auf den Kurilen erhöht die Möglichkeit, daß beide Arten einer gleichen Art zugerechnet werden müssen. Berücksichtigt man weitere z. T. neu beschriebene Arten, dann ergibt sich für die Gattung *Hermannia* das nachstehende Artenspektrum:

1. *Hermannia gibba* (C. L. KOCH 1840)
2. *Hermannia convexa* (C. L. KOCH 1840)
3. *Hermannia jести* TRAVÉ 1977
4. *Hermannia nodosa* MICHAEL 1888
5. *Hermannia pseudonodosa* WOAS 1981
6. *Hermannia gracilis* WOAS 1978
7. *Hermannia polystriata* WOAS 1978
8. *Hermannia hokkaidensis* AOKI 1974
9. *Hermannia clara* SITNIKOVA 1975
10. *Hermannia reticulata* THORELL 1871
11. *Hermannia scabra* (L. KOCH 1879)
12. *Hermannia pulchella* WILLMANN 1952
13. *Hermannia subglabra* BERLESE 1910
14. *Hermannia minuta* WOAS 1979
15. *Hermannia intermedia* WOAS 1979
16. *Hermannia schusteri* WOAS 1979
17. *Hermannia subglabra* sensu SITNIKOVA 1975, non sensu BERLESE 1910

Die zuletzt genannte Art ist, bezüglich ihrer taxonomischen Stellung als unsicher zu betrachten, gehört aber mit Sicherheit der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* an.

Wie aus dem Kladogramm (Abbildung 5) hervorgeht, werden die Arten *H. gibba*, *H. jести* und *H. convexa* sehr frühzeitig im Spaltungsverfahren von den restlichen *Hermannia* getrennt. Sie bilden eine eigene Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* aus, die der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* gegenübergestellt werden kann. Dabei ist der hochrangige taxonomische Abstand beider Verwandtschaftsgruppen voneinander erheblich. Die Gattung *Hermannia* ist also heterogen, wobei gerade die Arten *H. gibba*, *H. jести* und *H. convexa* Beziehungen zur Gattung *Phyllhermannia* aufzuweisen scheinen. Wie weiter aus dem Kladogramm hervorgeht, liefert die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa*, bezüglich ihrer Zusammensetzung, ein wesentlich heterogeneres Bild als dies für die Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* der Fall ist. Da die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* jedoch lediglich durch drei Arten repräsentiert ist, muß davon ausgegangen werden, daß diese Heterogenität auf die geringe Anzahl der sie kennzeichnenden Arten zurückzuführen ist. Ferner muß angenommen werden, daß sie wesentlich mehr Arten als angegeben enthält.

Es ist zu fragen ob unter den eingangs erwähnten Bedingungen die Gattung *Hermannia* aufrechterhalten werden kann oder ob der von VAN DER HAMMEN (1959) gemachte Vorschlag, die Gattung in eine *H. gibba*- und eine *H. scabra*-Gruppe zu unterteilen, mehr den eigentlichen taxonomischen Gegebenheiten entspricht und somit zur Aufstellung neu zu definierender Gattungen berechtigt. Die Gattung *Hermannia* ist derzeit nicht ausreichend definiert. Die von SELLNICK (1928) gegebene Gattungsdefinition trifft nicht vollständig auf die oben aufgeführten Arten zu, da z. B. *H. jести* eine vollständige Chitinbrücke zwischen Anal- und Genitalöffnung aufweist (TRAVÉ 1977) und diese Chitinbrücke kein Schaltstück im Sinne SELLNICK's darstellt. Die Gattungsdefinition von WILLMANN (1931) kann ebenfalls, bedingt durch die Art *H. jести*, nicht aufrechterhalten werden, da bei dieser Art sich zwar Anal- und Genitalöffnung fast berühren, nicht jedoch direkt zusammenstoßen. Da innerhalb dieser Gattung eine Regression des Sensillus zu beobachten ist, kann die Definition von GRANDJEAN (1953) ebenfalls nicht zur Abgrenzung der Gattung *Hermannia* herangezogen werden.

6.1.2 Der taxonomische Status der Gattung *Phyllhermannia* BERLESE 1917

Im Gegensatz zu *Hermannia*, die *vermittels der Typusart H. gibba* durch NICOLET (1855, p. 468) als Gattung in das Oribatiden-System eingeführt wurde, stellt *Phyllhermannia* lediglich eine Untergattung

von *Hermannia* dar, die durch BERLESE (1917, p. 65) aufgestellt worden ist. BERLESE gibt für diese Untergattung keinerlei Definition und stellt lediglich fest: „Ex gen. *Hermannia*. Typus *Hermannia phyllophora* MICH. (N. Zelanda).“ Eine Definition für *Phyllhermannia* gibt indessen TRÄGHARDH (1931) ohne allerdings darauf einzugehen, welchen taxonomischen Status er ihr zuerkennen will. Der Status der Untergattung bliebe damit erhalten. Den internationalen Regeln für zoologische Nomenklatur zufolge (KRAUS 1962), müßte demgemäß die Typusart der Untergattung mit *Hermannia (Phyllhermannia) phyllophora* MICHAEL bezeichnet werden, da der Untergattungsname weder Bestandteil eines Binomens noch eines Trinomens ist.

Da infolge neubeschriebener Arten *Phyllhermannia* bis in die neueste Zeit hinein wie eine Gattung behandelt worden ist, soll an dieser Stelle *Phyllhermannia* zunächst als Gattung angesehen und auch als solche behandelt werden. Für diese gibt TRÄGHARDH (1931, p. 577) die nachstehende Definition: „General shape the same as in *Hermannia*, but texture either smoothed or finely punctured. Dorsal hairs of hysterosoma, lamellar and interlamellar hairs lanceolate, leaf-shaped and hairy. Postero-lateral angles of Propodosoma with a sharp tooth opposite to a similar tooth on the anterior margin of hysterosoma. Epimera I–III not running at right angles with sternum but directed obliquely forwards. Hind margin of epimera IV thickened, behind them a transverse fold.“ Es ist zu erörtern, ob die nachstehend aufgeführten Arten dieser Gattungsdiagnose weitgehend entsprechen:

1. *Phyllhermannia phyllophora* (MICHAEL 1908)
2. *Phyllhermannia dentata* TRÄGHARDH 1931
3. *Phyllhermannia dentata glabra* HAMMER 1962
4. *Phyllhermannia africana* BALOGH 1958
5. *Phyllhermannia kanoi* (AOKI 1959)
6. *Phyllhermannia exornata* BALOGH 1962
7. *Phyllhermannia pauliani* BALOGH 1962
8. *Phyllhermannia serrata* BALOGH & MAHUNKA 1966
9. *Phyllhermannia angulata* BALOGH & MAHUNKA 1966
10. *Phyllhermannia similis* BALOGH & MAHUNKA 1967
11. *Phyllhermannia foliata* HAMMER 1966
12. *Phyllhermannia rubra* HAMMER 1966
13. *Phyllhermannia gladiata* AOKI 1965
14. *Phyllhermannia tuberculata* COVARRUBIAS 1967
15. *Phyllhermannia aerolata* AOKI 1970
16. *Phyllhermannia pulcher* AOKI 1973
17. *Phyllhermannia javaensis* HAMMER 1979
18. *Phyllhermannia bimaculata* HAMMER 1979
19. *Phyllhermannia quadrirotunda* HAMMER 1979

Anhand der Merkmale von TRÄGHARDH (Kutikularstruktur, Borstengestalt, Ausbildung der posteriolateralen Propodosomalregion, Verlauf der Epimeren 1–3 in Bezug auf die Sternalregion, Gestaltung des Hinterrandes von Epimere 4 und Gestaltung des

Zwischenraumes zwischen Epimere 4 der Genitalöffnung) und ihren Ausprägungen soll versucht werden die Arten der Gattung *Phyllhermannia* untereinander zu vergleichen. Leider kann dabei nicht auf eigene Untersuchungsergebnisse zurückgegriffen werden, da keine Exemplare dieser Gattung zu Vergleichszwecken zur Verfügung standen. Bedingt durch die z. T. sehr mangelhaften Artbeschreibungen ist es jedoch nicht möglich, alle Arten aus der Literatur für diesen Zweck heranzuziehen.

Die untereinander verglichenen Arten sind in Tabelle 20 aufgeführt. Deutlich fällt dabei auf, daß bis auf die Gestaltung der Propodosomalregion, alle Merkmale relativ heterogen über die Arten der Gattung verteilt sind. Die Gestaltung der Propodosomalregion ist jedoch nicht in allen Fällen bekannt. Auch die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Ph. phyllophora* müssen als ungeklärt angesehen werden. TRÄGHARDH, dem für die Aufstellung der Gattungsdiagnose lediglich die Arten *H. reticulata*, *Ph. phyllophora* und *Ph. dentata* zur Verfügung standen, bedauert ausdrücklich, daß er *Ph. phyllophora* nicht präparieren konnte, da sie nur in Form eines Dauerpräparates von MICHAEL vorgelegen hat. Er möchte daher seine Abgrenzung der Gattung lediglich als den Versuch einer Definition gewertet wissen.

Wie aus Tabelle 20 hervorgeht, ist die Gattungsdefinition von TRÄGHARDH nicht aufrechtzuerhalten. Eine wesentlich größere Homogenität hinsichtlich der Verteilung von Merkmalsausprägungen über die Arten der Gattung erhält man dahingegen, wenn die nachstehenden 4 Merkmale dem Artvergleich zugrundegelegt werden:

- Gestaltung der Anogenitalregion
- Typ des Infracapitulum
- Gestaltung des Zwischenraumes zwischen den Epimerenhälften
- Anzahl der Aggenitalborsten.

Alle Arten (außer *Ph. tuberculata*, die über kein total labiogenales Infracapitulum verfügt) sind dabei durch folgende Merkmalsausprägungen ausgezeichnet: Anal- und Genitalöffnung voneinander getrennt, total labiogenales Infracapitulum, Epimeralfurche zwischen den Epimeren deutlich ausgebildet. Die überwiegende Mehrzahl der Arten ist zudem zusätzlich durch 2 Aggenitalborstenpaare gekennzeichnet, wobei über die Anzahl der Aggenitalborstenpaare bei *Ph. phyllophora* und *Ph. pauliani* nichts bekannt ist. Doch kann auch für diese beiden Arten angenommen werden, daß die Anzahl der Aggenitalborstenpaare 2 beträgt.

Tabelle 20. Verteilung der Merkmalsausprägungen bei den Arten der Gattung *Phyllhermannia* sensu TRÄGHARDH (1931)

	<i>Ph. phyllophora</i>	<i>Ph. dentata</i>	<i>Ph. dentata glabra</i>	<i>Ph. serrata</i>	<i>Ph. angulata</i>	<i>Ph. exornata</i>	<i>Ph. pauliani</i>	<i>Ph. similis</i>	<i>Ph. gladiata</i>	<i>Ph. javaensis</i>	<i>Ph. quadrirotunda</i>	<i>Ph. aerolata</i>	<i>Ph. tuberculata</i>
Merkmalausprägungen													
Notogaster glatt	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Notogaster mit Knötchen	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+
Notogaster mit feinen Netzlinien	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Notogaster mit groben Maschenleisten	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Borsten d. Prodorsum und Notogaster borstenförmig	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Borsten d. Prod. und Notog. kräftig od. lanzeolat, glatt	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-
Borsten d. Prod. und Notog. kräftig od. lanzeolat, haarig	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Borsten d. Prod. und Notog. phylloid	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Epimere 1–3 nicht senkrecht zur Sternalregion verlaufend	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Epimere 3 senkrecht zur Sternalregion verlaufend	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+
Epimere am Hinterrand verdickt	?	+	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+
Epimere am Hinterrand nicht verdickt	?	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	-
mit Transversalfalte hinter Epimere 4	+	+	+	-	-	-	?	+	+	-	+	-	+
ohne Transversalfalte hinter Epimere 4	-	-	-	+	+	+	?	-	-	+	-	+	-
mit posteriolateralem Zahn am Prodorsum	?	+	+	?	?	+	+	+	+	+	+	-	+
ohne posteriolateralen Zahn am Prodorsum	?	-	-	?	?	-	-	-	-	-	-	+	-
Anal- und Genitalöffnung getrennt	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Anal- und Genitalöffnung verschmolzen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
total labiogenales Infracapitulum	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
unvollständig labiogen. Infracapitulum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
mit deutlicher Epimeralfurche	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ohne deutliche Epimeralfurche	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
mit 2 Aggenitalborsten	?	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+
mit mehr als 2 Aggenitalborsten	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-

6.1.3 Vorläufige Erstellung von Merkmalsbündeln und Aufteilung der Arten der beiden bisherigen Gattungen *Hermannia* und *Phyllhermannia* in Verwandtschaftsgruppen

Es lassen sich nach dem in dieser Arbeit erstellten Schema zwei Merkmalsbündel bilden, wobei der vorzunehmende Spaltungsschritt durch die Leitmerkmale – Typ des Infracapitulum und Gestaltung des Zwischenraumes zwischen den Epimeren – bestimmt wird. Hierdurch ergeben sich zwei Verwandtschaftsgruppen und zwar die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* und die Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra*, zwischen denen sich, in intermediärer Stellung die Art *Ph. tuberculata* befindet (Tabelle 21). Da das Merkmalsbündel der *Ph. tuberculata* über keine eigenen Leitmerkmale und auch über keine bündelspezifischen Zusatzmerkmale verfügt, muß die verwandtschaftliche Stellung dieser Art als ungeklärt angesehen werden. Da die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* überwiegend Arten der Gattung *Phyllhermannia* enthält, ist eine neue Festlegung der Gattung *Hermannia* erforderlich. Die hohe taxonomische Wertigkeit der Leitmerkmale der erstellten Merkmalsbündel berechtigt hierzu, auch wenn nur eine geringe Anzahl von Leitmerkmalen zur Verfügung steht. Hierbei wäre die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* als Gattung *Hermannia* s. str. zu definieren, während die Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* als neue Gattung festgelegt werden müßte.

Einige Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* sind in Abbildung 7 dargestellt, wobei alle Arten auf eine gleiche Größe gebracht wurden und in der oberen Reihe Arten mit großem und in der unteren Reihe Arten mit kleinem Prodorsum, bezogen auf die Körperlänge, zusammengefaßt worden sind. Die in ihrer verwandtschaftlichen Stellung unsichere Art *Ph. tuberculata* ist zusammen mit den Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* in Abb. 8 dargestellt. Da sowohl für die Arten der Artengruppe *H. nodosa/pseudonodosa* als auch für die Arten der Artengruppe *H. subglabra* als Abwändlungstrend eine allgemeine Größenzunahme des Opisthosomas in Bezug auf das Prosoma nachgewiesen ist (siehe auch 4.2.1), sind die Arten dieser beiden Artengruppen jeweils entsprechend ihrer Längenzunahme ihres Notogasters, bezogen auf die Gesamtkörperlänge, angeordnet. Auch hier sind alle Arten auf eine einheitliche Größe gebracht worden.

6.1.4 Abwandlungen am Ektoskelett der Arten der Verwandtschaftsgruppen *H. nodosa/subglabra* und *H. gibba/convexa*

Wie aus Abbildung 8 hervorgeht, ist sowohl innerhalb der Artengruppe *H. nodosa/pseudonodosa* als auch innerhalb der Artengruppe *H. subglabra* bei Längenzunahme des Notogasters, bezogen auf die Körperlänge, gleichzeitig eine Breitenzunahme desselben zu beobachten. Hierbei weisen die breitesten Arten auch gleichzeitig die meisten apomorphen Merkmale auf. So verfügen z. B. innerhalb der

Artengruppe *H. nodosa* die breitesten Arten – *H. pseudonodosa* und *H. nodosa* – über die meisten Borsten auf den Epimeren (Epimeralborstenformel von *H. polystriata* und *H. gracilis*: 3-1-5-6; Epimeralborstenformel von *H. pseudonodosa* und *H. nodosa*: 3-1-5-7). Dies trifft auch für die Art *H. scabra* zu, die innerhalb der Artengruppe *H. subglabra* ebenfalls die breiteste ist (Epimeralborstenformel von *H. schusteri* und *H. intermedia*: 3-1-(4-5)-5; Epimeralborstenformel von *H. minuta*, *H. pulchella* und *H. subglabra*: 3-1-5-5; Epimeralborstenformel von *H. scabra*: 3-1-5-(5-6)). Es kann also festgestellt werden, daß innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* im Bereich enger definierter Artengruppen die Anzahl der Epimeralborsten mit Zunahme der Körperbreite ansteigt. Da eine hohe Epimeralborstenanzahl als apomorphes Merkmal anzusehen ist (siehe Punkt 4.1.3), kann man innerhalb dieser Verwandtschaftsgruppe davon ausgehen, daß eine große Körperbreite ebenfalls als apomorph angesehen werden muß. Ob dies auch für die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* zutrifft kann zunächst nicht beurteilt werden, da hier, aufgrund der z. T. mangelhaften Beschreibungen der Arten der Gattung *Phyllhermannia* die Aufstellung enger definierter Artengruppen stark erschwert ist. Indes lassen sich mindestens zwei engere Artengruppen definieren, denen jeweils die entsprechenden Arten zugeordnet werden können. Zum einen handelt es sich dabei um die Artengruppe *H. gibba* und zum anderen um die Artengruppe *Ph. serrata* die durch ein großes Prodorsum, bezogen auf die Körperlänge, lanzeolate Notogasterborsten und durch drei marginale, lanzeolate Genitalborsten definiert ist. Der Artengruppe *H. gibba* muß mit großer Wahrscheinlichkeit die Art *Ph. aeorolata* zugeordnet werden, da diese, genau wie *H. gibba* und *H. jesti* über eine Schiene auf dem Femur von Bein I verfügt. Schon AOKI (1970) hat darauf hingewiesen, daß *Ph. aeorolata* wohl eher zur Gattung *Hermannia* zu stellen sei.

Zur Artengruppe *Ph. serrata* müssen die Arten *Ph. angulata*, *Ph. serrata*, *Ph. pauliani*, *Ph. gladiata*, *Ph. quadrirotunda*, *Ph. similis*, *Ph. javaensis* und *Ph. kanoi* gestellt werden. Übereinstimmungen zwischen *Ph. serrata*, *Ph. similis*, *Ph. quadrirotunda*, *Ph. javaensis* und *Ph. kanoi* bestehen hinsichtlich der Stellung der Opisthopleuralborsten, die bei allen fünf Arten mit ihren Spitzen aufeinanderzuegebogen sind. BALOGH & MAHUNKA (1967) haben bereits auf die entsprechende Ähnlichkeit zwischen *Ph. similis* und *Ph. kanoi* hingewiesen. Die nach innen gebogene Stellung der Interlamellarborsten ist bei den fünf hier erwähnten Arten ebenfalls gleich. *Ph. similis*, *Ph. quadrirotunda*, *Ph. javaensis* und *Ph. kanoi* haben mit *Ph. gladiata* die nach vorne gerichteten Notogasterborsten c 2 gemein, wobei zusätzlich die Arten *Ph. gladiata*, *Ph. quadrirotunda* und *Ph. kanoi*

über Kutikularhöcker im vorderen Notogasterbereich verfügen. Mit hoher Wahrscheinlichkeit muß die Art *Ph. exornata* ebenfalls in die Artengruppe *Ph. serrata* gestellt werden, denn auch sie verfügt über ein großes Prodorsum, bezogen auf die Körperlänge und über lanzeolate Notogasterborsten. Sie muß dennoch an dieser Stelle unberücksichtigt bleiben, da über die Gestalt ihrer Genitalborsten nichts bekannt ist.

Über die Stellung der Arten *Ph. phyllophora*, *Ph. dentata*, *Ph. dentata glabra*, *Ph. foliata*, *Ph. mollis*, *Ph. rubra*, *Ph. pulcher* und *Ph. bimaculata* kann leider keinerlei Aussage getroffen werden. Somit kann eine Überprüfung des korrelativen Zusammenhanges zwischen Körperbreite und der Epimeralborstenanzahl lediglich in den beiden Artengruppen *H. gibba* und *Ph. serrata* erfolgen.

Wie aus Abbildung 7 hervorgeht, scheint innerhalb der Artengruppe *H. gibba* kein Zusammenhang zwischen Körperbreite und der Anzahl der Epimeralborsten zu bestehen. Zwar ist die Art *H. jести* breiter als die Art *Ph. aerolata*, jedoch bei weitem nicht so breit wie *H. gibba*. Dennoch verfügt diese Art über die höchste Epimeralborstenanzahl aller bekannter

Arten der Gattung *Hermannia* und *Phyllhermannia* [Epimeralborstenformel: (3-5)-(4-7)-(7-13)-(11-17)]. *H. gibba* dahingegen, die breiter als *H. jести* ist, hat mit der sehr schmalen *Ph. aerolata* die Epimeralborstenformel gemein (Epimeralborstenformel: 3-1-3-4).

Innerhalb der Artengruppe *Ph. serrata* läßt sich indes ein korrelativer Bezug zwischen der Körperbreite und der Anzahl der Epimeralborsten herstellen. So verfügen die relativ schmalen Arten *Ph. angulata*, *Ph. serrata* und *Ph. pauliani* einheitlich über die Epimeralborstenformel 3-1-2-5, während die breiteren Arten *Ph. gladiata* und *Ph. similis* wesentlich mehr Borsten auf den hinteren Epimeren aufweisen (Epimeralborstenformel von *Ph. gladiata*: 3-1-4-7; Epimeralborstenformel von *Ph. similis*: 3-1-5-6). Über die meisten Borsten auf den Epimeren verfügen jedoch die beiden auf Java beheimateten Arten *Ph. javaensis* und *Ph. quadrirotunda* (Epimeralborstenformel der beiden Arten: 3-1-5-7). Dabei soll nicht unerwähnt bleiben, daß *Ph. javaensis* insgesamt einen relativ schlanken Eindruck macht und somit etwas aus der beobachteten Eigenart der anderen Arten herausfällt. Die Epimeral-

Tabelle 21. Vorläufige Aufteilung der Arten der Familie Hermannidae in Verwandtschaftsgruppen

Merkmalsausprägungen	<i>Ph. phyllophora</i>	<i>Ph. dentata</i>	<i>Ph. dentata glabra</i>	<i>Ph. serrata</i>	<i>Ph. angulata</i>	<i>Ph. exornata</i>	<i>Ph. pauliani</i>	<i>Ph. similis</i>	<i>Ph. gladiata</i>	<i>Ph. javaensis</i>	<i>Ph. quadrirotunda</i>	<i>Ph. aerolata</i>	<i>H. jести</i>	<i>H. gibba</i>	<i>H. convexa</i>	<i>Ph. tuberculata</i>	<i>H. reticulata</i>	<i>H. nodosa</i>	<i>H. subglabra</i>
total labiogenales	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Infracapitulum unvollständig labiogen.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Infracapitulum mit deutlicher Epimeralfurche ohne deutliche Epimeralfurche	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
Anal- von Genitalöffnung getrennt	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-
Anal- mit Genitalöffnung verschmolzen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+
mit 2 Aggenitalborsten	?	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
über 2 Aggenitalborsten	?	-	-	-	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Merkmalsbündel								1								2			3

Die Arten *H. reticulata*, *nodosa* und *subglabra* stehen stellvertretend für alle übrigen Arten der Gattung *Hermannia*, soweit sie nicht zur Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* mit dem Merkmalsbündel 1 gehören. Im vorliegenden Fall kommt den Merkmalen Infracapitulum und Epimeralfurche die Bedeutung von Leitmerkmalen, den Merkmalen Trennung von Anal- und Genitalöffnung sowie Anzahl der Aggenitalborsten die Bedeutung von bündelübergreifenden Zusatzmerkmalen zu.

borstenformel der schlanken Arten gleicht in einem hohen Maße derjenigen der Protonymphen von *H. gibba*, *H. jести* und *H. pulchella* (Epimeralborstenformel 3-1-2-1). Nur die Anzahl ihrer Borsten auf Epimere 4 weicht von der Borstenanzahl auf der entsprechenden Epimere der Protonymph ab. Für die Gattung *Hermannia* – einschließlich der Arten der Gattung *Phyllhermannia* – läßt sich somit mit einiger Wahrscheinlichkeit ein schlanker Habitus als plesiomorph und eine große Körperbreite als apomorph bezeichnen.

6.1.5 Veränderung der Lagebeziehung der Anal-zur Genitalöffnung

Innerhalb der beiden Artengruppen *H. nodosa* und *H. subglabra* kann jeweils eine Verbreiterung des Analsklerits beobachtet werden (siehe Punkt 4.1.2). Diese Verbreiterung des Analsklerits kann als Folge einer Verschiebung der Analöffnung aus einer ursprünglich terminalen Lage in Richtung auf die Genitalöffnung gedeutet werden, wobei im Verlaufe dieser Verlagerung eine Verschmelzung der Analmit der Genitalöffnung eintritt. Bei Fortsetzung dieses Verlagerungsvorganges über die Verschmelzung beider Öffnungen miteinander hinaus, würde der Raum zwischen den Anal- und Genitalklappen immer schmaler werden, wodurch zwangsläufig eine Verbreiterung des Analsklerits nötig würde. So gesehen müßten ursprüngliche Hermannien aus der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* über eine von der Genitalöffnung getrennte Analöffnung verfügen, wobei gleichzeitig der ursprünglichste Zustand durch einen besonders großen Abstand der Anal- von der Genitalöffnung dokumentiert würde. Da innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* keine Arten bekannt sind, bei denen die Anal- von der Genitalöffnung getrennt ist, ist es erforderlich festzustellen, ob ein entsprechender Abwandlungstrend innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* – einschließlich der Gattung *Phyllhermannia* – festgestellt werden kann. Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkt die diesbezüglichen Verhältnisse innerhalb der Artengruppe *H. gibba* (Abb. 7) so ist festzustellen, daß hier von keiner eindeutigen Verlagerung der Analöffnung in Richtung auf die Genitalöffnung gesprochen werden kann. Zwar ist sowohl bei *H. jести* als auch bei *Ph. aerolata* die Anal- von der Genitalöffnung durch einen Steg getrennt, doch ist dieser Steg in beiden Fällen äußerst schmal. Dabei ist *Ph. aerolata* in bezug auf ihre Epimeralborstenformel und aufgrund ihres schlanken Habitus als plesiomorph in Bezug auf *H. jести* anzusehen. Letztere ist ja durch besonders viele Borsten auf den Epimeren ausgezeichnet und zudem breiter als *Ph. aerolata*. *H. gibba* schließlich, die von ihrem sehr breiten Habitus her als apomorph zu bezeichnen wäre, weist zwar eine Verschmelzung der Anal- mit der Genital-

öffnung auf, doch ist ihre Epimeralborstenformel, die sie mit *Ph. aerolata* gemein hat, eher als plesiomorph in Bezug auf *H. jести* zu bezeichnen. Somit läßt sich innerhalb dieser Artengruppe die Lesrichtung des Verlagerungsvorganges der Analöffnung nicht festlegen.

Dies ist jedoch bis zu einem gewissen Grade innerhalb der Artengruppe *Ph. serrata* möglich. Den größten Abstand in Bezug auf die Genitalöffnung weist hier die Analöffnung von *Ph. serrata* auf, die zusätzlich durch ihren sehr schlanken und damit plesiomorphen Habitus gekennzeichnet ist und zudem, als weiteres plesiomorphes Merkmal über eine Epimeralborstenformel verfügt, die zumindest auf den Epimeren 1–3 mit derjenigen der Protonymph von *H. gibba*, *H. jести* und *H. pulchella* übereinstimmt. Die Art *Ph. gladiata* wiederum, die durch einen sehr breiten Habitus gekennzeichnet ist und zudem über eine hohe Anzahl Borsten auf den Epimeren verfügt, weist einen äußerst geringen Abstand zwischen der Anal- und der Genitalöffnung auf. Alle anderen Arten dieser Artengruppe verfügen außerdem über einen geringeren Abstand der Anal- zur Genitalöffnung als die Art *Ph. serrata*.

Somit ließe sich sowohl für die Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* als auch für die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* die Aussage treffen, daß eine Verlagerung der Anal- in Richtung auf die Genitalöffnung als allgemeiner Abwandlungstrend vorliegt und daß ein geringer Abstand der beiden Öffnungen voneinander, genauso wie eine Verschmelzung der Anal- mit der Genitalöffnung als apomorpher Merkmalszustand bezeichnet werden muß. Dies wird auch durch die sehr breite Art *Ph. phyllophora* bestätigt. Zur Lage ihrer Analöffnung schreibt MICHAEL (1908, S. 142): "Anal opening almost touching the genital and almost reaching the posterior margin."

Ein derartiger Abwandlungstrend würde allerdings nicht ohne Folge für die Definition der Gattung *Phyllhermannia* nach TRÄGHARDH (1931) bleiben. Sowohl die Lageveränderung der Epimeren in Bezug auf die Sternalregion als auch die Ausbildung einer transversal vor der Genitalöffnung verlaufenden Falte könnte durch die Verlagerung der Anal- in Richtung der Genitalöffnung induziert werden. Im Zuge einer solchen Verlagerung kann es z. B. zu Stauchungserscheinungen im vorderen Bereich der Anogenitalregion und im hinteren Bereich der Epimeralregion kommen. Ein hierdurch erfolgreiches Auseinanderdrücken der hinteren Epimerenhälften könnte die entsprechenden Apodemata aus ihrer anfangs senkrecht zur Sternalregion verlaufenden Lage bringen und nach vorne umbiegen. Als Stauchungseffekt, der auf den gleichen Vorgang zurückzuführen wäre, ist auch die Bildung einer transversal vor der Genitalöffnung verlaufenden Falte denkbar. Die von ihrem breiten Habitus her apomorphe Art

Ph. phyllophora zeigt diese Verhältnisse in besonders deutlicher Weise (Abb. 7).

6.1.6 Abwandlung des Sensillus und des Beborstungstypus auf dem Notogaster, den Beinen und den Epimeren

Innerhalb der beiden Artengruppen *H. nodosa* und *H. subglabra* ist eine Sensillenreduktion nachgewiesen, wobei die Reduktionsreihe von einem klavat-schlanken zu einem klavat-breiten Sensillus verläuft. Geht man davon aus, daß die schlanken Arten von ihrem Habitus her als plesiomorph und die breiten Arten als apomorph angesehen werden müssen, so weisen, innerhalb der jeweiligen Artengruppe, die plesiomorphen Arten durchweg einen klavat-schlanken und die apomorphen Arten einen durchweg klavat-breiten Sensillus auf (Abb. 8). Innerhalb der Artengruppe *H. subglabra* wiederum verfügt die sehr breite Art *H. scabra* auch über den am weitesten reduzierten Sensillus, der eine pyriform-kurze Gestalt aufweist. Hierbei ist die Lesrichtung der Abwandlungsreihe bei dem Sensillus als Schlüsselmerkmal vorgegeben (siehe Punkt 4.1.1).

Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* stellt sich die Reduktionsreihe des Sensillus nicht derart lückenlos dar, wie dies für die beiden Artengruppen der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* der Fall ist. Allgemein herrscht bei den Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* der filiform-schlanken und damit plesiomorphe Sensillus vor. Allerdings tritt hier neben dem filiform-schlanken Sensillus auch der klavat-schlanken Sensillus bei *Ph. foliata* und *Ph. mollis* auf (HAMMER 1966, Tf. 15, Figs. 47–48), während *Ph. aerolata* über einen pyriform-kurzen Sensillus verfügt. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß bezüglich der Sensillenabwandlung innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* der gleiche Trend wie innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* vorliegt. Der Unterschied zwischen den beiden Verwandtschaftsgruppen besteht lediglich darin, daß im Gegensatz zur Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* – deren Arten als plesiomorphen Sensillus lediglich den klavat-schlanken Typus aufweisen – innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* der filiform-schlanken Sensillus als plesiomorphes Merkmal zur Ausbildung gelangt und daß anscheinend keine Korrelation zwischen Körperbreite und Sensillentypus besteht (Abb. 7).

Da im Bereich der Oribatiden bei den Notogasterborsten der einfache, schlanke, spitz auslaufende Borstentyp weit verbreitet ist, muß wohl davon ausgegangen werden, daß derart geformte Borsten als plesiomorphe Merkmalsausprägung zu werten sind. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* tritt ein solcher Borstentyp auf dem Notogaster jedoch überhaupt nicht auf, sondern es

herrscht die klavate, zumeist gefiederte Notogasterborste vor. Plesiomorphe, spitz auslaufende und schlanke Notogasterborsten finden sich, innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* bei der Art *Ph. angulata*, wobei diese Art gleichzeitig durch einen schlanken, plesiomorphen Habitus und eine plesiomorphe Epimeralborstenformel (3-1-2-5) gekennzeichnet ist. Als stark apomorph müssen die sehr großen, phylloiden Notogasterborsten von *Ph. aerolata* bezeichnet werden. Reduzierte Notogasterborsten von klavater oder kräftiger, kurzer, stumpf endender Gestalt, wie *Ph. mollis* und *Ph. rubra* zur Ausbildung bringen (HAMMER 1966, Tf. 15, Figs. 48–49) sind mit Sicherheit als stark apomorphe Merkmalsausprägungen anzusehen. Ansonsten herrscht innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* der klavat-glatte (Artengruppe *H. gibba*) oder der lanzeolat-ungefiederte (Artengruppe *Ph. serrata*) Borstentyp auf dem Notogaster vor. Eine Ausnahme macht hier lediglich die Art *H. convexa*, die über schwach gefiederte, schlanke und lange, jedoch stumpf endende Notogasterborsten verfügt. *H. convexa* bildet jedoch als einzelne, abgespaltene Art keine eigene Artengruppe.

Für die Laterodorsal- und die Lateroinferiorborsten auf der Femoralregion, dem Genual und der Tibia der Beine innerhalb der beiden Verwandtschaftsgruppen kann ebenfalls der Beborstungstyp mit den entsprechenden schlanken und spitz endenden Borsten als plesiomorph angesehen werden, zumal dieser Typ von Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten bei den Oribatiden weit verbreitet ist. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* tritt dieser Borstentyp auf den Beinen jedoch nicht auf, sondern es herrscht hier der Typ der gefiederten und klavaten Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten vor. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* kann über die Verteilung des diesbezüglichen Borstentyps keine eindeutige Aussage getroffen werden, da bei den Beschreibungen der Arten der Gattung *Phyllhermannia* die Beine meist unberücksichtigt blieben. Der einfache, plesiomorphe Typ schlanker, spitz endender Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten tritt jedoch bei der in ihrer verwandtschaftlichen Stellung ungeklärten Art *Ph. tuberculata* auf (COVARRUBIAS 1967, S. 92, Fig. 3). Als nicht sonderlich abgeleitet muß auch der entsprechende Beborstungstyp von Bein I der Art *Ph. exornata* angesehen werden, wenn hier auch der Femur kurze, dicke, stumpf endende Borsten aufweist (BALOGH 1962, S. 128, Fig. 10). Stark apomorph indessen sind die großen phylloiden Borsten auf den Beinen von *Ph. aerolata* (AOKI 1970, S. 73, Fig. 7) und die entsprechenden, aberranten Borsten von *Ph. phyllophora* (MICHAEL 1908, Tf. 20, Figs. 21–23; HAMMER 1966, Tf. 16, Fig. 50c). Hierbei fällt die Ähnlichkeit dieser Borsten von *Ph. aerolata* und *Ph. phyllophora* auf. Es kann daher davon aus-

gegangen werden, daß innerhalb der beiden Verwandtschaftsgruppen jeweils ein allgemeiner Trend zur Ausbildung klavater oder phylloider Borsten auf den Beinen besteht.

Die Epimeralborsten der Arten beider Verwandtschaftsgruppen sind im Allgemeinen von einfacher, schlanker und spitz endender Gestalt. Eine Ausnahme hierin macht *Ph. aerolata* (Aoki 1970, S. 72, Fig. 6), die phylloide Epimeralborsten zur Ausbildung bringt. Diese Art hat zudem mit den Arten *H. gibba*, *H. jesti* und *H. convexa* lanzeolate Adanalborsten von „blattspreitenartigem Aussehen“ (WoAS 1979, S. 118) gemein.

Einfach gestaltete Epimeral- und Adanalborsten zeichnen indes die Arten der ganzen Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* und den größten Teil der Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* aus. Somit kann angenommen werden, daß für diese beiden Verwandtschaftsgruppen einfach gestaltete Epimeral- und Adanalborsten als plesiomorphe und phylloide oder lanzettliche Epimeral- und Adanalborsten als apomorphe Merkmalsausprägungen anzusehen sind.

Es muß wohl davon ausgegangen werden, daß innerhalb beider Verwandtschaftsgruppen Trends zur Ausbildung klavater oder pyriformer Sensillen und zur Ausbildung klavater oder lanzeolater Notogasterborsten, Beinborsten und Epimeralborsten vorliegen. Sensillentypen und Borstengestalt dürfen daher nicht zur Definition der beiden Gattungen *Hermannia* und *Phyllhermannia* herangezogen werden.

6.2 Definition und Beschreibung der Gattung *Hermannia* NICOLET 1855

Unter Berücksichtigung der unter 6.1 angeführten Diskussionspunkte soll eine vorläufige Definition der Gattung *Hermannia* gegeben werden, wobei für eine endgültige Festlegung der Gattung erst eingehendere Untersuchungen an Arten der derzeit noch existierenden Gattung *Phyllhermannia* abgewartet werden müssen. Hierbei wird davon ausgegangen, daß die Gattung *Phyllhermannia* eingezogen werden muß, da sie ausschließlich aufgrund von Merkmalsausprägungen definiert ist, die, bedingt durch vorhandene Abwandlungstrends, in unterschiedlichen Artengruppen zur Ausbildung gelangen. Die vorläufige Diagnose und Beschreibung der erweiterten Gattung *Hermannia* lautet danach wie folgt:

Diagnose

Monodactyle, holotriche, syngastrische Oribatiden; Prodorsum ohne deutliche Lamellen oder Translamellen; Notogaster ohne Pteromorphen, ohne abgesetzte Umrandung und ohne Tubuli, dabei von ovaler Gestalt; Genitalklappen ungeteilt, Genitalöffnung hinter Epimere 4 liegend; Epimeren 3 und 4 nicht miteinander verschmolzen; Anogenitalregion

ohne deutlich sichtbare Adanal- und Aggenitalklerite; Infracapitulum stenarthrisch, atelebasisch.

Beschreibung

Kutikula: Mit feiner Stichpunktierung auf dem Prodorsum, dem Notogaster, den Epimeren, der Anogenitalregion und auf den Beinen, Stichpunktierung auf einigen der Körperabschnitte zuweilen fehlend; häufig mit Maschen auf dem Prodorsum, dem Notogaster und der Anogenitalregion, vielfach jedoch auch mit kreisrunden oder polygonalen Knötchen auf dem Notogaster, Knötchen zuweilen auch auf dem Prodorsum und der Anogenitalregion auftretend; Beine meist mit einem Maschennetz, dieses zuweilen sich auflösend und kleine Leisten oder Knötchen von unterschiedlicher Gestalt bildend.

Prodorsum: Mit oder ohne Scheitel zwischen den Bothridien; Rostralborsten borstenförmig, klavat oder phylloid; Lamellar- und Interlamellarborsten borstenförmig, lanzeolat, klavat oder phylloid, Interlamellarborsten zuweilen nach innen gebogen; Exobothridialborsten immer vorhanden; Sensillus filiiform lang, klavat kurz oder pyriform.

Notogaster: Holotrich; Notogasterborsten borstenförmig, lanzeolat, klavat oder phylloid.

Podosoma: Epimerenhälften durch deutliche oder undeutliche Medianfurche voneinander getrennt; Acetabularzahn des Acetabulum I dreieckig, lang und spitz endend oder klein und von unterschiedlicher Gestalt; Länge der Epimeralborsten auf den Epimeren 3 und 4 unterschiedlich; Epimeralborstenformel: [(3–5)-(1–7)-(2–13)-(4–17)].

Anogenitalregion: Anal- und Genitalöffnung voneinander getrennt, aneinander stoßend oder miteinander verschmolzen; Analsklerit von unterschiedlicher Breite; jenseits der Genitalöffnung 2–5 Aggenitalborsten von unterschiedlicher Gestalt; die 7–12 Genitalborsten eine zentrale und eine marginale Reihe bildend; Adanalborsten (Anzahl 3) borstenförmig oder lanzettlich-phyllid; Analborsten (Anzahl 2) klein und borstenförmig.

Beine I und IV: Monodactyl; Femur von Bein I mit oder ohne Schiene; Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten borstenförmig, klavat oder phylloid; Solenidium φ_1 scheinbar mit Borste d verwachsen; Borstenformel von Bein I (einschl. Sol.): [(6–7)-(5–6)-(6–7)-(24–39)-1] Borstenformel von Bein IV (einschließlich Solenidien): [1-3-4-5-(15–19)-1].

Infracapitulum: Total oder unvollständig labiogenal, stenarthrisch und atelebasisch; Rutellen mit 2,3 oder mehr Zähnen; Borste m_2 vollständig entwickelt oder hemideficient.

Chelicere: Von gedrungener, kräftiger Gestalt, mit 5 Zähnen auf dem Digitus fixus und 4 Zähnen auf dem Digitus mobilis; TRÄGHARD'Sches Organ stumpf endend; Borste cha gefiedert.

Pedipalpus: Von unterschiedlicher Gestalt; Borstenformel (einschließlich Solenidium): 0-2-1-3-10.

6.3 Zoogeographische Argumente zur Phylogenie der Familie Hermanniidae

Aus den Tabellen 22 und 23 sowie aus den beigefügten Karten (Abb. 6 und 9) geht hervor, daß sich die Arten mit den meisten plesiomorphen Merkmalsausprägungen (Anzahl der plesiomorphen Merkmalsausprägungen in 6) in Südafrika und Madagaskar finden. Hierbei handelt es sich um die Arten *Ph. serrata*, *Ph. angulata*, *Ph. pauliani* und *Ph. exornata*. Da mit zunehmender geographischer Entfernung der Fundorte von dieser Region die Anzahl der plesiomorphen Merkmalsausprägungen bei den jeweiligen Arten abnimmt, kann vermutet werden, daß in diesem geographischen Raum das Ursprungsgebiet der Hermanniidae liegt.

Die Lage des möglichen Ursprungsgebiet läßt sich zudem noch weiter präzisieren, wenn man von der Annahme ausgeht, daß ein schlanker Habitus, eine weit terminal liegende, durch einen großen Zwischenraum von der Genitalöffnung getrennte Analöffnung und schlanke, spitz endenden Notogasterborsten plesiomorphe Merkmalsausprägungen darstellen. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* weisen, neben der Art *Ph. aeralata* und der Art *Ph. javaensis* die Arten *Ph. serrata* und *Ph. angulata* den schlanksten Habitus auf. Die am weitesten terminal gelegene Analöffnung muß der Art *Ph. serrata* zugeschrieben werden, während lange, schlanke, spitz endende Notogasterborsten innerhalb der Hermanniidae einzig der Art *Ph. angulata* eigen sind. Innerhalb der Hermanniidae ist die Abnahme des Schlankheitsgrades im allgemeinen mit einer Vergrößerung des Notogasters verbunden, ein Abwandlungstrend, der genau wie die Verschmelzung der Anal- mit der Genitalöffnung bereits in Abschnitt 4 festgelegt worden ist. Innerhalb der Artengruppe *Ph. serrata* jedoch, scheint sich auch das Prodorsum stark zu verbreitern, was sich besonders an den südostasiatischen Arten *Ph. gladiata*, *Ph. quadrirotunda* und *Ph. similis* zeigt. Gegenüber den beiden südafrikanischen Arten weisen die beiden madagassischen Arten jedoch bereits ein sehr stark verbreitertes Prodorsum auf. Lange, schlanke, spitz endende Notogasterborsten sind wohl auch schon deshalb als plesiomorph zu beurteilen, weil dieser Borstentyp bei vielen Oribatidenarten auch außerhalb der Hermanniidae auftritt. Aus diesen Gründen läßt sich das Ursprungsgebiet der Hermanniidae im südafrikanischen Bereich vermuten.

Grundsätzlich läßt sich dabei an eine Ausbreitung der Arten von diesem Ursprungsgebiet zum einen über den indischen Subkontinent in den südostasiatischen Bereich, so z.B. bei der Artengruppe *Ph. serrata* und zum anderen über den südamerikanischen Kontinent bei den Arten *Ph. dentata*, *Ph. dentata glabra* und *Ph. tuberculata* denken.

Die Tatsache, daß die Verwandtschaftsgruppe

H. gibba/convexa die Arten mit den meisten plesiomorphen Merkmalsausprägungen enthält (Tab. 23) und die Art der Verteilung ihrer Arten über die Landmassen der südlichen Hemisphäre macht es wahrscheinlich, daß diese Verwandtschaftsgruppe der Stammgruppe der Hermanniidae besonders nahe steht und daß sich die Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* wesentlich weiter von dieser hypothetischen Stammgruppe entfernt haben. In diesem Zusammenhang ist die Art *Ph. tuberculata* von besonderem Interesse, da sie einerseits typische Merkmale der südlichen Phyllhermannien aufweist (Abb. 8), aber gleichzeitig, wie die Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra*, über ein unvollständig labiogenales Infracapitulum verfügt (COVARRUBIAS 1967). Möglicherweise hat also die Herausdifferenzierung der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* ebenfalls auf der südlichen Hemisphäre, nämlich in Südamerika stattgefunden. Dies würde auch das Auftreten von Arten der Artengruppe *H. nodosa* in Kalifornien erklären, die zumindest bezüglich ihrer Maschenstrukturen auf der Kutikula des Notogasters ursprünglicher als ihre entsprechenden europäischen Verwandten sind.

Das Eindringen in isolierte Lebensräume scheint zudem bei den Hermanniidae die Bildung apomorpher Merkmalsausprägungen zu beschleunigen. So weist *Ph. dentata* auf den Juan-Fernandez-Inseln die wenigsten plesiomorphen Merkmalsausprägungen aller bekannten südamerikanischen *Phyllhermannia*-Arten auf und ist zudem durch einen besonders breiten und großen Notogaster gekennzeichnet. Einen besonders stark verbreiterten Notogaster weist auch die neuseeländische *Ph. phyllophora* auf, bei der zusätzlich die Analöffnung direkt an die Genitalöffnung anstößt. Es kann daher vermutet werden, daß diese Art bezüglich ihrer Epimeralborsten neotrich in bezug auf die Arten *Ph. serrata*, *Ph. angulata* und *Ph. pauliani* ist.

Offensichtliche Neotrichien auf den hinteren Epimeren zeigen die Phyllhermannien Javas (*Ph. javaensis* und *Ph. quadrirotunda*) und des südostasiatischen Festlandes (*Ph. similis* und *Ph. gladiata*) auf. Diese Arten, die der Artengruppe *Ph. serrata* angehören, verfügen über wesentlich mehr Epimeralborsten, als *Ph. serrata*, *Ph. angulata* und *Ph. pauliani*. Gegenüber den Arten des südostasiatischen Festlandes zeichnen sich die Arten der Insel Java durch eine höhere Epimeralborstenanzahl aus. Ebenfalls durch eine Reihe apomorpher Merkmale in bezug auf die südafrikanischen Arten sind weitere Phyllhermannien aus Neuseeland ausgezeichnet. So verfügen sowohl *Ph. foliata* als auch *Ph. mollis* über einen kurzen, klavaten Sensillus, wobei der Notogaster der beiden Arten bereits als stark vergrößert angesehen werden muß (HAMMER 1966). *Ph. rubra* wiederum, die möglicherweise zur Artengruppe

Tabelle 23. Geographisches Vorkommen der Arten der Hermanniidae und Anzahl ihrer plesio- und apomorphen Merkmalsausprägungen

Art	Vorkommen	Anzahl der Merkmalsausprägungen							
<i>Ph. serrata</i>	Südafrika	●	●	●	●	●	○	○	
<i>Ph. angulata</i>	Südafrika	●	●	●	●	●	○	○	
<i>Ph. exornata</i>	Madagaskar	●	●	●	●	●	○	○	
<i>Ph. pauliani</i>	Madagaskar	●	●	●	●	●	○	○	
<i>Ph. dentata glabra</i>	Südamerika	●	●	●	●	○	○	○	
<i>Ph. similis</i>	Vietnam	●	●	●	●	○	○	○	
<i>Ph. gladiata</i>	Thailand	●	●	●	●	○	○	○	Verwandtschafts-
<i>Ph. javaensis</i>	Java	●	●	●	●	○	○	○	gruppe <i>H. gibba</i> /
<i>Ph. quadrirotunda</i>	Java	●	●	●	●	○	○	○	<i>convexa</i>
<i>H. gibba</i>	Europa	●	●	●	●	○	○	○	
<i>Ph. dentata</i>	Südamerika	●	●	●	●	○	○	○	
<i>Ph. aerolata</i>	Japan	●	●	●	●	○	○	○	
<i>H. convexa</i>	Europa	●	●	●	●	○	○	○	
<i>H. jesti</i>	Himalaya	●	●	○	○	○	○	○	
<i>Ph. tuberculata</i>	Südamerika	●	●	●	●	○	○	○	
<i>H. hokkaidensis</i>	Japan	●	●	●	○	○	○	○	
<i>H. reticulata</i>	holarktisch	●	●	●	○	○	○	○	
<i>H. gracilis</i>	Europa	●	●	○	○	○	○	○	
<i>H. polystriata</i>	Nordamerika	●	●	○	○	○	○	○	
<i>H. nodosa</i>	Europa	●	●	○	○	○	○	○	Verwandtschafts-
<i>H. pseudonodosa</i>	Nordamerika	●	●	○	○	○	○	○	gruppe <i>H. nodosa</i> /
<i>H. schusteri</i>	Südeuropa	●	●	○	○	○	○	○	<i>subglabra</i>
<i>H. intermedia</i>	Südeuropa	●	●	○	○	○	○	○	
<i>H. minuta</i>	Südeuropa	●	●	○	○	○	○	○	
<i>H. pulchella</i>	Europa	●	●	○	○	○	○	○	
<i>H. subglabra</i>	Mitteleuropa	●	●	○	○	○	○	○	
<i>H. scabra</i>	holarktisch	●	●	○	○	○	○	○	

Die aufgeführten 8 Merkmale sind in Tabelle 22 genauer angegeben. Schwarzer Kreis = plesiomorphe Ausprägung, weißer Kreis = apomorphe Ausprägung.

Ph. serrata zu stellen ist, weist gegenüber den beiden südafrikanischen Vertretern dieser Artengruppe bereits ein sehr stark verbreitetes Prodorsum auf. Möglicherweise sind die entsprechenden Merkmalsausprägungen bei den neuseeländischen Arten auf die Abtrennung Neuseelands vom australischen Kontinent zurückzuführen. Um hierüber genauere Aussagen machen zu können wäre allerdings die Kenntnis der entsprechenden australischen Arten und hier insbesondere der ostaustralischen Vertreter der Hermanniidae erforderlich. Ebenfalls als Folge eines Isolationsvorganges ist die geringe Anzahl plesiomorpher Merkmalsausprägungen bei *H. jести* zu deuten, die ja durch eine besonders starke Neotrichie auf den Epimeren gekennzeichnet ist. Immerhin kommt diese im Himalaya endemische Art nach TRAVÉ (1977) in einer Höhe von 3680 m vor. Die stark phylloiden Notogaster- und Beinborsten sowie der pyriforme Sensillus von *Ph. aerolata* sind wohl auch auf das isolierte Vorkommen dieser Art auf der japanischen Insel Hondu zurückzuführen.

Die Abwandlungstrends bleiben innerhalb der beiden Verwandtschaftsgruppen *H. gibba/convexa* und *H. nodosa/subglabra* dabei grundsätzlich gleich. Aus einem filliformen Sensillus geht immer wieder ein klavater oder im Extremfall pyriformer Sensillus hervor. So sind z. B. die auf der nördlichen Halbkugel verbreiteten Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* ausschließlich durch klavate oder pyriforme Sensillen ausgezeichnet. Bein- und Notogasterborsten scheinen in Richtung foliater oder phylloider Borsten zu tendieren. Alle auf der nördlichen Hemisphäre verbreiteten Arten verfügen über spatelig-klavate oder phylloide Notogasterborsten, wenn man von einigen wenigen Arten absieht. Stark phylloide Beinborsten kommen aber auch bei der auf Neuseeland beheimateten *Ph. phyllophora* vor. Die Tatsache, daß ferner bei den Arten *Ph. serrata* und *Ph. pauliani* Maschenstrukturen auf der Kutikula des Notogasters auftreten, läßt wohl die Vermutung zu, daß eine solche Struktur als plesiomorphe Merkmalsausprägung angesehen werden muß.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß es sich bei den Hermanniidae um Oribatiden handelt, deren Ursprungsgebiet mit großer Wahrscheinlichkeit auf der südlichen Hemisphäre liegt, mit einiger Sicherheit im afrikanischen Raum. Als der Stammgruppe der Hermanniidae nahestehend muß die Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* angesehen werden. Die „Gattung“ *Phyllhermannia* ist dabei lediglich durch Merkmale gekennzeichnet, deren spezifische Ausprägungen durch Abwandlungstrends hervorgerufen worden sind und in verschiedenen Verwandtschafts- oder Artengruppen vorkommen.

7. Zusammenfassung

7.1 Das phylogenetisch-taxonomische Verfahren
Schwierigkeiten in der Beurteilung taxonomischer Merkmale von Oribatiden zwingen zur Anwendung neuer taxonomischer Arbeitsverfahren. Weil bei Oribatiden der Plesio- oder Apomorphiecharakter von Merkmalen nur in den seltensten Fällen eindeutig in Erfahrung zu bringen ist, sind die Prinzipien der HENNIG'schen Systematik zur Revision höherer Taxa hier ungeeignet. Deshalb wird in der vorliegenden Arbeit eine neue phylogenetisch-taxonomische Methode für die Bearbeitung von Oribatiden vorgeschlagen. Die Revision der Gattung *Hermannia* dient hierbei als Beispiel.

Die Methode basiert auf der Errichtung von Merkmalsbündeln, von denen jedes eine spezifische Verwandtschaftsgruppe kennzeichnet. Jedes der Merkmalsbündel setzt sich wiederum aus Leit- und Zusatzmerkmalen zusammen. Jedes dieser Merkmale verfügt über einen spezifischen, eigenen taxonomischen Rang; dieser hängt von der Anzahl seiner Ausprägungen innerhalb eines definierten Materials von Individuen ab. Der taxonomische Rang eines Merkmalsbündels wiederum richtet sich nach demjenigen seiner Leitmerkmale.

Entsprechend dem Replikationsmechanismus der DNS können die Leitmerkmale Spaltungseinheiten bilden. In Abhängigkeit von der Verteilung der Ausprägungen der Leitmerkmale über die Individuen eines vorgegebenen oder definierten Materials, enthält eine solche Spaltungseinheit entweder 3 oder 4 Merkmalsbündel. Eines der Merkmalsbündel (Ausgangsbündel, Basisbündel oder basales Folgebündel) kennzeichnet die basale Gruppe der Spaltungseinheit, während die anderen Merkmalsbündel (Basisbündel, basale Folgebündel und distale Folgebündel) deren distale Gruppen kennzeichnen. Ist der Spaltungscharakter der Spaltungseinheit dichotom-kladistisch, enthält sie insgesamt 3 Merkmalsbündel (1 basale Gruppe spaltet in 2 Folgegruppen auf). Ist der Spaltungscharakter der Spaltungseinheit dahingegen intermediär, enthält sie 4 Merkmalsbündel (1 basale Gruppe spaltet in 3 Folgegruppen auf) (siehe Abb. 1 und 2).

In den Spaltungseinheiten ist der taxonomische Rang der Merkmalsbündel distaler Gruppen immer niedriger als der taxonomische Rang derjenigen Merkmalsbündel, die basale Gruppe kennzeichnen. Spaltungseinheiten können zusätzlich einen symmetrischen oder einen asymmetrischen Spaltungsmodus aufweisen. Beim symmetrischen Aufspaltungsvorgang sind die distalen Gruppen einer Spaltungseinheit von gleicher Homogenität, während beim asymmetrischen Abspaltungsvorgang die Homogenität der distalen Gruppen voneinander unterschieden ist.

In einem Dendrogramm spaltet der Ast mit der ho-

mogeneren Gruppe immer von dem Ast mit der inhomogeneren Gruppe ab, wobei die letztere die Stammgruppe der Spaltungseinheit darstellen kann. In diesem Fall besteht in einer Spaltungseinheit eine weitgehende Übereinstimmung der basalen Gruppe (Ausgangs-, Basis- oder Folgegruppe) mit der inhomogeneren distalen Gruppe (Basis- oder Folgegruppe), während die distalen Gruppen voneinander sehr verschieden sind. In Spaltungseinheiten mit asymmetrischen Spaltungsmodus weisen daher die distalen Gruppen eine unterschiedliche taxonomische Wertigkeit auf, obwohl sie durch Merkmalsbündel mit gleichem taxonomischen Rang repräsentiert werden. Solche asymmetrischen Spaltungen können nicht als kladistisch im eigentlichen Sinn bezeichnet werden, auch dann nicht, wenn die entsprechende Spaltungseinheit aus einer basalen Gruppe und zwei distalen Gruppen gebildet wird (siehe Abb. 4).

Als kladistisch im eigentlichen Sinn können nur diejenigen Spaltungseinheiten bezeichnet werden, in denen eine basale Gruppe in zwei distale Gruppen gleicher Homogenität aufspaltet.

Die Homogenität einer Gruppe wird durch die Anzahl bündelspezifischer Zusatzmerkmale ihres Merkmalsbündels ausgedrückt. Ist die Anzahl solcher Zusatzmerkmale hoch, weist die entsprechende Gruppe ebenfalls eine hohe Homogenität auf. Ist die Anzahl der bündelspezifischen Zusatzmerkmale dahingegen gering, so ist die Homogenität der entsprechenden Gruppe gleichfalls gering. Die Homogenität zweier, miteinander verglichenen Gruppen ist gleich, wenn ihre beiden Merkmalsbündel jeweils durch bündelspezifische Zusatzmerkmale gekennzeichnet sind oder jeweils nur durch ihre Leitmerkmale charakterisiert werden. Die Homogenität zweier, miteinander verglichenen Gruppen ist dahingegen unterschiedlich, wenn das Merkmalsbündel der einen Gruppe über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügt, wohingegen diese Merkmale der anderen Gruppe fehlen.

Mittels der Merkmalsbündel unterschiedlicher taxonomischer Wertigkeit wird ein Merkmalskladogramm erstellt (siehe Abb. 5). Innerhalb dieses Kladogramms weisen diejenigen Merkmalsbündel, welche die distalen Gruppen von Spaltungseinheiten kennzeichnen, einen taxonomischen Abstand voneinander auf. Der taxonomische Abstand der verglichenen Merkmalsbündel wird dabei durch die Anzahl ihrer Leitmerkmale ausgedrückt. Der taxonomische Rang der verglichenen Merkmalsbündel wird dabei auf den taxonomischen Abstand übertragen.

Da die Methode auf der Basis der Anwendung von Merkmalsbündeln beruht, kann mit ihrer Hilfe nur die Phylogenie der Merkmale sicher geklärt werden. Die Klassifizierung der Gruppen und die Zuordnung ihrer Merkmalsbündel zu ihrem jeweiligen taxono-

mischen Rang ist daher nur das Ergebnis der Verteilung der einzelnen Merkmale über die Individuen eines vorgegebenen Materials, wobei immerhin bedacht werden muß, daß die Entstehung und Verteilung von Merkmalen nicht synchron zu der Entfaltung der in der Analyse enthaltenen Arten verlaufen sein muß (siehe Abb. 2).

7.2 Die Anwendung des Verfahrens

Für die Errichtung des Kladogramms wird das Ausgangsmaterial zunächst in Alternativgruppen (präsumptive Arten) unterteilt (zur Definition der Alternativgruppen siehe Abb. 3a–c). Jede der im Verlauf des Spaltungsprozesses gebildeten Verwandtschafts- oder Artengruppen enthält eine oder mehrere Alternativgruppen. Der Spaltungsvorgang kann bis zur Stufe der terminalen Spaltungsschritte vorgenommen werden, innerhalb derer aus basalen Gruppen unterschiedlicher Spaltungseinheiten lediglich Alternativgruppen (2 im dichotom-kladistischen, 3 im intermediären Spaltungsvorgang) in Form einer Aufspaltung abgeleitet werden können. Merkmalsbündel, die derartige Alternativgruppen kennzeichnen, weisen den unbestimmten taxonomischen Rang $TR = n$ auf.

Die unterschiedlichen Verwandtschafts- oder Artengruppen verschiedenen taxonomischen Ranges werden dazu verwendet, die Verteilung der Merkmale innerhalb dieser Gruppen zu untersuchen. Aus den entsprechenden Verteilungen läßt sich ersehen, welche der Merkmale plesiomorphen und welche der Merkmale apomorphen Charakter aufweisen. Hierdurch wird es möglich, phylogenetische Trends zu erstellen.

Die vorgenommene Analyse führt zu einer Unterteilung der Gattung *Hermannia* in eine *H. gibba/convexa*-Gruppe (*Hermannia* s. str.) und eine *H. nodosa/subglabra*-Gruppe. *Phyllhermannia* stellt keine eigene Gattung dar, da die meisten ihrer Arten (Ausnahme *Ph. tuberculata*) der *H. gibba/convexa*-Gruppe zuzurechnen sind.

Während die Verbreitung der Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* auf die nördliche Hemisphäre beschränkt bleibt, sind die Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* in Südafrika, Madagaskar, Südamerika, Asien und Europa anzutreffen.

Unter Berücksichtigung eigener Ergebnisse und Daten aus der Literatur läßt sich feststellen, daß die Arten aus Südafrika und Madagaskar über die meisten plesiomorphen Merkmale verfügen. Die meisten apomorphen Merkmale innerhalb der *Hermanniiidae* zeigen dahingegen die Arten der nördlichen Hemisphäre und Arten, die in Hochgebirgen (z. B. *H. jести*) oder auf Inseln anzutreffen sind. Es kann angenommen werden, daß der Ursprung der *Hermanniiidae* auf der südlichen Halbkugel zu suchen ist und daß die Ursprungsarten der Gattung der

Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* zuzu-rechnen sind.

Besonders wenn sie über einen hohen taxonomischen Rang verfügen, zeigen die Merkmalsbündel der Abspaltungsgruppen einen hohen Anteil an apomorphen Merkmalen. Zu solchen Abspaltungsgruppen gehören z. B. die als Alternativgruppen definierten Arten *H. convexa* und *H. scabra*. Ihre Merkmalsbündel weisen einen hohen Anteil apomorpher Merkmale auf. Der Anteil apomorpher Merkmale ist bei Abspaltungsgruppen jedoch dann unsicher, wenn ihre Merkmalsbündel lediglich über einen niedrigen taxonomischen Rang verfügen. Solchen Abspaltungsgruppen gehören die als Alternativgruppen definierten Arten *H. pseudonodosa*, *H. nodosa*, *H. schusteri*, *H. intermedia* und *H. minuta* an.

Der hohe Anteil apomorpher Merkmale innerhalb von Merkmalsbündeln, die Abspaltungsgruppen kennzeichnen, mag als Ergebnis einer lang zurückliegenden Trennung der entsprechenden Verwandtschafts- oder Artengruppe von ihrer Stammgruppe gedeutet werden.

8. Summary

8.1 The phylogenetical and taxonomical method

Difficulties in weighting taxonomical characters within Oribatid taxonomy enforces the application of new taxonomical methods. As in most of the cases there is no possibility to decide whether a character is "plesiomorph" or "apomorph", methods based on the principles of HENNING's systematics cannot be used for the revision of Oribatid taxa. Therefore in the following paper a new method for taxonomic handling of Oribatid mites is proposed. To show the application of this method, the revision of the genus *Hermannia* is used as an example.

The method is based on the construction of "Merkmalsbündel" (bunches of combined characters) each of which is characterising its specific group. Each "Merkmalsbündel" is composed of its "Leitmerkmale" (leading characters) and its "Zusatzmerkmale" (additional characters). All the characters forming a "Merkmalsbündel" have a specific taxonomical rank of their own, depending on the number of their alternative structures, within a specific material of individuals. Only the "Leitmerkmale" transfer their taxonomical rank to their specific "Merkmalsbündel". According to the mechanisms of self-replication of the DNA the "Leitmerkmale" can form splitting units. Depending on the distribution of the alternative structures of the "Leitmerkmale" over the individuals of a given or specific material, 3 or 4 "Merkmalsbündel" are forming a splitting unit. One of the "Merkmalsbündel" ("Ausgangsbündel",

"Basisbündel" or "basales Folgebündel") is characterising the initial group of a splitting unit, while the other ones ("Basisbündel", "basale Folgebündel" or "distale Folgebündel") characterise its distal groups. The number of "Merkmalsbündel" in a splitting unit depends on its splitting character. If the splitting character of the unit is cladistic, the total number of the "Merkmalsbündel" involved is 3 (1 initial group is splitting into 2 distal groups). If the character of the splitting unit is intermediate, the total number of "Merkmalsbündel" involved is 4 (1 initial group is splitting into 3 distal groups) (for explanation of the different splitting characters see Abb. 1 and 2). The "Merkmalsbündel" characterising the distal groups of a splitting unit are of lower taxonomical rank than the "Merkmalsbündel" which characterises the initial group.

In addition the splitting units can show symmetrical or asymmetrical splittings. If the splittings are symmetrical, the distal groups are similar in homogeneity. The splittings are asymmetrical, however, if the homogeneity of the distal groups is different.

In a Dendrogramm the branch of the more homogenous group is always branching off from the line of the more inhomogenous one, which may represent the stem group of the splitting unit. In this case the initial group is very similar to the distal group which is the most inhomogenous one, while the distal groups are very different, one from each other. In splitting units which show asymmetrical splittings, the taxonomical value of the distal group is different, though they are represented by "Merkmalsbündel" with same taxonomical rank.

This sort of splittings cannot be called cladistic in a pure sense, even if the splitting units consists of one initial and two distal groups (for explanation of the theoretical background see Abb. 4).

Cladistic splittings in a pure sense are restricted to those splitting units in which one initial group is splitting off into two distal groups with same homogeneity.

The homogeneity of a group is expressed by the number of additional characters, restricted to its "Merkmalsbündel". If the number of those characters is high, the homogeneity of the group is high too, whereas it is low, if there are only a few or no additional characters, restricted to its "Merkmalsbündel".

The homogeneity of two groups compared, is similar, if both of them are characterised by additional characters, restricted to their "Merkmalsbündel". It is similar too, if the "Merkmalsbündel" are lacking those characters and are characterised by the specific structures of their leading characters only. The homogeneity of two groups is different if one of the groups is characterised by additional characters, restricted to its "Merkmalsbündel", while the "Merkmalsbündel" of the group compared, is com-

posed only of the specific structures of its leading characters.

Due to the different taxonomical value of the different "Merkmalsbündel" constructed, a cladogram of characters is developed (for explanation of the cladogram see Abb. 5). Within the cladogram the "Merkmalsbündel", characterising the distal groups of a splitting unit, have a taxonomical distance, one from each other. The taxonomical distance of the "Merkmalsbündel" compared, is expressed by the number of their leading characters with alternative structures. The taxonomical rank of those "Merkmalsbündel" is transferred to their taxonomical distance.

As the method is based on the application of "Merkmalsbündel" for classification and ranking, only the phylogeny of the different taxonomical characters can be shown.

Classification and ranking, therefore, is the result of the distribution of the different taxonomical characters over the individuals of a given material, a fact which has not to be synchronized to the development of the different species, involved in analysis.

8.2 The application of the method

At the beginning of the analysis the starting material is subdivided into alternative groups, which are supposed to be at the species level (for the definition of alternative groups see Abb. 3a–b). So each group, characterised by its specific "Merkmalsbündel" consists of one or more alternative groups. If an initial group of a splitting unit contains only 3 or 4 alternative groups, only terminal splittings (cladistic or intermediate) can be done. "Merkmalsbündel" characterising alternative groups, splitting off from an initial group within a terminal splitting process, are without any distinctive taxonomical rank. The taxonomical rank of "Merkmalsbündel" characterising those alternative groups, therefore, is marked with the letter n.

The groups obtained at different taxonomical levels are used to test, whether a character is "plesiomorph" or "apomorph". This can be done by using the distribution pattern, shown by the different characters within the different groups. In this way the setting up of phylogenetical trends is possible. According to the used taxonomical method, the genus *Hermannia* has to be newly defined and subdivided into a *H. gibba/convexa*-group (*Hermannia* s. str.) and into a *H. nodosa/subglabra*-group. *Phyllhermannia* is no genus of its own. Most of the species of this genus (exception *Ph. tuberculata*) are belonging to the *H. gibba/convexa*-group. While the distribution of the species of the *H. nodosa/subglabra*-group is restricted to areas of the northern hemisphere, the species belonging to the *H. gibba/convexa*-group are to be found in South-Africa, Madagascar, South-America, Asia, New Zea-

land and Europe. Using own material and data derived from literature, those species restricted to South-Africa and Madagascar show the greatest number of "plesiomorph" characters. Those species living in the high alpine belt of the Himalaya (such as *H. jesti*), on islands or in the northern hemisphere show a great amount of "apomorph" characters. Therefore it can be supposed, that the offspring of the genus *Hermannia* is localized on the southern hemisphere and that the ancestral species of this genus are belonging to the *H. gibba/convexa* group.

Those groups, branching off from their stem groups, often show "apomorph" characters within their "Merkmalsbündel", especially when the taxonomical rank of the "Merkmalsbündel" is high. Therefore, the species of *H. convexa* and *H. scabra*, defined as alternative groups, show a great amount of "apomorph" characters within their "Merkmalsbündel". The rate of "apomorph" and "plesiomorph" characters in a "Merkmalsbündel", characterising such groups is uncertain, however, if the taxonomical rank of the "Merkmalsbündel" is low. This is the case within the "Merkmalsbündel" characterising the alternative groups of the species of *H. pseudonodosa*, *H. nodosa*, *H. schusteri*, *H. intermedia* and *H. minuta*. The high rate of "apomorph" characters within "Merkmalsbündel" of high taxonomical rank, characterising groups, branching off from their stem groups, may be the result of a separation of those groups, one from each other, dating back far into the past.

9. Literatur

- AOKI, J. I. (1959): Die Moosmilben (Oribatei) aus Süd-japan. – Bull. Biogeograph. Soc. Japan., **21** (1): 1–22; Tokyo.
- AOKI, J. I. (1965): Oribatiden Thailands I. – Nature Life Southeast Asia, **4**: 129–193; Tokyo.
- AOKI, J. I. (1970): A peculiar new species of the genus *Phyllhermannia* collected at Mt. Fuji (Acari: Hermannidae). – Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo., **13**: 71–75; Tokyo.
- AOKI, J. I. (1973): Oribatid Mites from Iromote-jima, the southernmost islands of Japan (I). – Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo., **6**: 85–101; Tokyo.
- AOKI, J. I. (1974): New species and Record of Oribatid Mites from Hokkaido, North Japan. – Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo., **17** (2): 149–156; Tokyo.
- BALOGH, J. (1958): Oribatides nouvelles de l'Afrique tropicale. – Rev. Zool. Bot. Afr., **58** (1): 1–34; Brüssel.
- BALOGH, J. (1962): Recherches sur la faune endogée de Madagascar. VII. Oribatides (Acariens). – Naturaliste Malgache., **13**: 121–151.
- BALOGH, J. (1972): The Oribatid Genera of the World, 188 S.; Budapest (Akademiai Kiado).
- BALOGH, J. & MAHUNKA, S. (1966): New Oribatids (Acari) from South-Africa. – Acta Zool. Acad. Sci. Hung., **12**: 1–23; Budapest.
- BALOGH, J. & MAHUNKA, S. (1967): New Oribatids from Vietnam. – Acta Zool. Acad. Sci. Hung., **13**: 39–74; Budapest.

- BERLESE, A. (1910): Brevi Diagnosi di generi e speci di Acari. — Redia, **6**: 345–388; Florenz.
- BERLESE, A. (1917): Centuria prima di Acari nuovi.—Redia, **12**: 49–66; Florenz.
- COVARRUBIAS, R. (1967): New Oribatids from Chile. — Opusc. Zool. Budapest, **7** (2): 89–116; Budapest.
- EICHLER, W. (1978): Kritische Einwände gegen die HENNIG'sche kladistische Systematik. Biol. Rdsch., **16**: 175–185; Berlin.
- FORSSELL, K. H. (1957): Notizen über Oribatei (Acari). I. — Ark. Zool., **10**: 583–593; Stockholm.
- GHILAROV, M. S., KRIVOLUTSKIJ, D. A. (1975): Opređitel' obitajuschtschich w postschwe kleschtschej-Sarcoptiformes. — Istadel'stvo Nauka, Moskwa, 492 S.; Moskwa.
- GRANDJEAN, F. (1934): Les poils et les épimères chez les Oribates (Acariens). — Bull. Mus. Nat. Hist. nat., (2) **6** (6): 504–512; Paris.
- 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. (1953): Essai de classification des Oribates. — Bull. Soc. Zool. France, **78** (5/6): 421–446; Paris.
- GRANDJEAN, f. (1961): Considérations numériques sur les poils génitiaux des Oribates. — Acarologia, **3** (4): 620–636; Paris.
- HAMMEN, L. V. D. (1959): BERLESE's primitive Oribatid mites. — Zool. Verhandl., **40**: 1–93; Leiden.
- HAMMER, M. (1962): Investigations on the Oribatid Fauna of the Andes Mountains, Ill. Chile. — Biol. Skr. Dansk. Vid. Selsk., **13** (2): 1–96; Kopenhagen.
- HAMMER, M. (1966): Investigations on the Oribatid Fauna of New Zealand, Part I. — Biol. Skr. Dansk. Vid. Selsk., **15** (2): 1–64; Kopenhagen.
- HAMMER, M. (1979): Investigations on the Oribatid Fauna of Java. — Biol. Skr. Dansk. Vid. Selsk., **22** (9): 1–79; Kopenhagen.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik, 370 S.; Berlin (Deutscher Zentralverlag).
- HENNIG, W. (1965): Phylogenetic Systematics. — Ann. Rev. Entomol., **10**: 97–116.
- KOCH, C. L. (1839/40): Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden. Ein Beitrag zur deutschen Fauna., **9**; Regensburg (Friedrich Pustet).
- KOCH, L. (1879): Arachniden aus Sibirien und Novaja Semlja. Kongl. Svensk. vet. Akad. Handl., **16** (5): 3–136; Stockholm.
- KRAUS, O. (1962): Internationale Regeln für zoologische Nomenklatur, 90 S.; Frankfurt/M (Senckenberg).
- KRIVOLUTSKIJ, D. A. (1979): Some mesozoic Acarina from the U.S.S.R. — Proceedings of the 4 th International Congress of Acarology, 1974: 471–475; Budapest.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution, S. 617; Hamburg (Parey).
- MAYR, E. (1969): Principles of Systematic Zoology, S. 428; New York (Mc Graw Hill).
- MICHAEL, A. D. (1888): British Oribatidae, vol. 2: 337–657; London (Ray Society).
- MICHAEL, A. D. (1908): Unrecorded Acari from New Zealand. — J. Linn. Soc. London (Zool.), **30**: 134–149; London.
- NAEF, A. (1923): Die Cephalopoden, in: Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 863 S.; Berlin (Friedländer & Sohn).
- NICOLET, M. H. (1855): Histoire Naturelle des Acariens qui se trouvent aux environs de Paris. — Arch. Mus. Hist. nat., **7**: 381–475; Paris.
- REMANE A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 364 S.; Leipzig (Geest & Portig).
- SELLNICK, M. (1923): Die Gattung *Hermannia* NICOLET. — Acari, **2**, 6 S.; Lötzen
- SELLNICK, M. (1928): Formenkreis Hornmilben, Oribatei, in: BROHMER, P., EHRMANN, P. ULMER, G. [Hrsg.]: Tierwelt Mitteleuropas, **3** (9), 42 S.; Leipzig (Quelle & Meyer).
- SIMPSON, G. G. (1941): Large Pleistocene Felines of North America. — American Museum Novitates, **1136**: 1–27; New York.
- SIMPSON, G. G., ROE, A. & LEWONTIN, R. C. (1960): Quantitative Zoology, 440 S.; New York (Harcourt et al.).
- SITNIKOVA, L. G. (1975): Beschreibung von *Hermannia clara*, in: GHILAROV, M. S., KRIVOLUTSKIJ, D. A. [Hrsg.]: Opređitel' obitajuschtschich w postschwe kleschtschej -Sarcoptiformes. — Istadel'stvo Nauka, Moskwa, 482 S.; Moskwa.
- THORELL, T. (1871): Om Arachnider från Spetsbergen och Beeren-Eiland. — Öfers. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl., **28** (6): 683–702; Stockholm.
- TRAVÉ, J. (1977): La néotriche épimérique d'*Hermannia jesti* sp. n. (Oribate). — Acarologia, **19** (1): 123–131; Paris
- TRAVÉ, J. (1977): *Hermannia jesti* TRAVÉ (Oribatidae, Hermannidae), Oribate du Népal. — Acarologia, **19** (4): 697–710; Paris.
- WILLMANN, C. (1931): Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei), in: DAHL, F. [Hrsg.]: Tierwelt Deutschl., **27**, 79 S.; Jena (Fischer).
- WILLMANN, C. (1952): Die Milbenfauna der Nordseeinsel Wangerooe. — Veröff. Inst. Meeresf., **1**: 139–186; Bremerhaven.
- WOAS, S. (1975): Beitrag zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Gattung *Hermannia* NICOLET. Dissertation Univ. Kiel, 210 S.; Kiel.
- WOAS, S. (1978): Die Arten der Gattung *Hermannia* NICOLET 1855 (Acari, Oribatei). I.—Beitr. naturk. Forsch. SüdWdtl., **37**: 113–141; Karlsruhe.
- WOAS, S. (1979): Neue *Hermannia*-Arten aus dem Meereslitoral Süd- und Westeuropas (Acari: Oribatei). — Acarologia, **22** (1): 117–132; Paris.
- WOAS, S. (1981): Die Arten der Gattung *Hermannia* NICOLET 1855 (Acari, Oribatei). II. — Andrias **1**: 89–100; Karlsruhe.

10. Anhang (Tabellen und Abbildungen)

Tabelle 24. Liste der Merkmale und ihrer Ausprägungen bei der Gattung *Hermannia*

Merkmals	Ausprägungen	(alternative Strukturen)
Feinstruktur der prodorsalen Kutikula	P 1	Kutikula mit Stichpunktierung
Ausbildungsgrad der Maschenstruktur auf der Kutikula des Prodorsum	P 2 a	Maschenstruktur fehlend
	P 2 b	Maschenstruktur vorhanden
Grobstruktur der prodorsalen Kutikula	P 3 a	Kutikula ohne besondere Strukturen
	P 3 b	Kutikula mit kreisrunden Knötchen
	P 3 c	Kutikula mit Maschen
Gestaltung der Bothridialregion des Prodorsum	P 4 a	ohne deutlich ausgebildeten Scheitel zwischen den Bothridien
	P 4 b	mit undeutlich ausgebildeten Scheitel zwischen den Bothridien
	P 4 c	mit deutlich ausgebildeten Scheitel zwischen den Bothridien
Ausbildungszustand der Rostralborsten	P 5	Rostralborsten vollständig ausgebildet
Ausbildungszustand der Lamellarborsten	P 6	Lamellarborsten vollständig ausgebildet
Ausbildungszustand der Interlamellarborsten	P 7	Interlamellarborsten vollständig ausgebildet
Ausbildungszustand der Sensillen	P 8	Sensillen vollständig ausgebildet
Ausbildungszustand der Exobothridialborsten	P 9 a	Exobothridialborsten deutlich ausgebildet
	P 9 b	Exobothridialborsten undeutlich ausgebildet
Feinstruktur der Kutikula des Notogaster	N 1	Kutikula mit Stichpunktierung

Tabellen

Grobstruktur der Kutikula des Notogaster im Bereich der Borsten D	N 2 a	Kutikula ohne besondere Strukturen
	N 2 b	Kutikula mit großen, kreisrunden Knötchen
	N 2 c	Kutikula mit kleinen, kreisrunden Knötchen
	N 2 d	Kutikula mit großen, deutlich gegeneinander abgegrenzten, polygonalen Maschen
	N 2 e	Kutikula mit kleinen, ovalen, deutlich gegeneinander abgegrenzten Maschen
	N 2 f	Kutikula mit kleinen, polygonalen, undeutlich gegeneinander abgegrenzten Maschen
	N 2 g	Kutikula mit mittelgroßen, deutlich gegeneinander abgegrenzten Maschen, dieselben vor Erreichen der Notogastermitte sich auflösend und parallel zur Längsachse des Tieres verlaufende Linien bildend
	N 2 h	Kutikula mit mittelgroßen, deutlich gegeneinander abgegrenzten Maschen, dieselben nach Erreichen der Notogastermitte sich auflösend und parallel zur Längsachse des Tieres verlaufende Linien bildend
	N 2 i	Kutikula mit polygonalen Knötchen, dieselben sich in der hinteren Notogasterhälfte zu parallel zur Längsachse des Tieres verlaufenden Linien anordnend
	N 2 j	Kutikula mit polygonalen Knötchen, dieselben unregelmäßig über den Notogaster verteilt
Notogastertyp	N 3 a	Notogaster 1,8–1,9x länger als das Prodorsum, Kutikula mit kreisrunden Knötchen
	N 3 b	Notogaster 1,8–1,9x länger als das Prodorsum, Kutikula mit polygonalen Knötchen
	N 3 c	Notogaster 1,7–1,8 x länger als das Prodorsum, Kutikula mit großen Maschen
	N 3 d	Notogaster 1,6–1,8x länger als das Prodorsum, Kutikula mit parallelstreifiger Struktur im hinteren Bereich des Notogaster
	N 3 e	Notogaster 1,6–1,7x länger als das Prodorsum, Kutikula glatt
	N 3 f	Notogaster 1,6–1,7x länger als das Prodorsum, Kutikula mit parallelstreifiger Struktur im hinteren Bereich des Notogaster
	N 3 g	Notogaster 1,6–1,7x länger als das Prodorsum, Kutikula mit kleinen Maschen
	N 3 h	Notogaster 1,5–1,6x länger als das Prodorsum, Kutikula mit kleinen Maschen
Beborstungstyp des Notogasters	N 4	Notogaster holotrich
Feinstruktur der Kutikula des Infracapitulum	I 1	Kutikula mit Stichpunktierung

Ausbildungsgrad der Stichpunktierung der Kutikula des Infracapitulums auf den Genae	I 2 a	Kutikula mit sehr feiner Stichpunktierung
	I 2 b	Kutikula mit mittelfeiner Stichpunktierung
	I 2 c	Kutikula mit sehr kräftiger Stichpunktierung
Artikulationstyp des Infracapitulums	I 3 a	Infracapitulum total labiogenal
	I 3 b	Infracapitulum unvollständig labiogenal
Typ des Infracapitulum und Rutellengestalt	I 4 a	total labiogenales Infracapitulum mit 3-zähligen Rutellen, die beiden Rutellenaußenzähne mit Einkerbungen
	I 4 b	total labiogenales Infracapitulum, mit 3-zähligen Rutellen, alle Rutellenzähne ohne Einkerbungen
	I 4 c	unvollständig labiogenales Infracapitulum, mit 2-zähligen Rutellen, Rutellenaußenzahn meist ohne Einkerbung, diese jedoch zuweilen undeutlich ausgebildet
	I 4 d	unvollständig labiogenales Infracapitulum mit 3-zähligen Rutellen, Rutellenaußenzahn meist ohne Einkerbung, diese jedoch zuweilen mehr oder weniger deutlich ausgebildet
	I 4 e	unvollständig labiogenales Infracapitulum mit 4-zähligen Rutellen, der innerste Rutellenzahn zuweilen lediglich angedeutet
Ausbildungsgrad der Borste m_2	I 5 a	Borste m_2 vollständig ausgebildet
	I 5 b	Borste m_2 hemideficient
Ausbildungsgrad der Borste m_1	I 6	Borste m_1 vollständig ausgebildet
Ausbildungsgrad der Borste a	I 7	Borste a vollständig ausgebildet
Ausbildungsgrad der Borste h	I 8	Borste h vollständig ausgebildet
Feinstruktur der Kutikula der Ventralplatte	I 9	Kutikula in allen Bereichen mit Stichpunktierung
Ausbildungsgrad der Maschenstruktur auf der Kutikula der Anogenitalregion	V 1 a	Kutikula ohne Maschenstruktur
	V 1 b	Kutikula mit Maschen, diese zuweilen lediglich am Rande der Anogenitalregion ausgebildet
Grobstruktur der Kutikula der Anogenitalregion	V 2 a	Kutikula ohne jede weitere Struktur
	V 2 b	Kutikula mit kreisrunden Knötchen

	V 2 c	Kutikula mit polygonalen Knötchen und Maschen, Maschen vorwiegend am Rande der Anogenitalregion ausgebildet
	V 2 d	Kutikula mit deutlicher Maschenstruktur, Maschen bis an die Anal- und Genitalöffnung reichend
Grobstruktur der Kutikula der Genitalklappen	V 3 a	Kutikula mit Maschen
	V 3 b	Kutikula mit kreisrunden Knötchen
Epimeralborstenformel	V 4 a	3-1-3-4 (konstant)
	V 4 b	3-1-4-4 oder 3-1-4-5 (variabel)
	V 4 c	3-1-4-5 (konstant)
	V 4 d	3-1-5-5 (konstant)
	V 4 e	3-1-5-5 oder 3-1-5-6 (variabel)
	V 4 f	3-1-5-5 oder 3-1-5-7 (variabel)
	V 4 g	3-1-5-6 (konstant)
	V 4 h	3-1-5-7 (konstant)
	V 4 i	3-4-11-12 (variabel)
Furchung der Epimeralregion	V 5 a	Epimeralfurche deutlich ausgebildet
	V 5 b	Epimeralfurche undeutlich ausgebildet
Ausbildung des Anogenitalbereiches zwischen Anal- und Genitalklappe	V 6	Genitalöffnung die Analöffnung fast berührend oder Genitalöffnung in die Analöffnung übergehend
Ausbildung der Sklerite im Adanal- und Aggenitalbereich	V 7	Adanal- und Aggenitalsklerite nicht als abgegrenzte Bezirke ausgebildet
Anzahl und Gestalt der Aggenitalborsten	V 8 a	mit 2 borstenförmigen Aggenitalborsten
	V 8 b	mit 2 schlauchförmigen Aggenitalborsten
	V 8 c	mit 3 schlauchförmigen Aggenitalborsten
	V 8 d	mit 4–5 Aggenitalborsten von schlauch- oder borstenförmiger Gestalt
Anzahl der Genitalborsten	V 9 a	mit 8 Genitalborsten
	V 9 b	mit 9 Genitalborsten
	V 9 c	mit 10–11 Genitalborsten
	V 9 d	mit 11–13 Genitalborsten

Anlage des Acetabularzahns von Acetabulum I	V 10 a	Acetabularzahn von dorsal-hinten in die Acetabularregion hineinreichend
	V 10 b	Acetabularzahn von ventral-hinten in die Acetabularregion hineinreichend
Gestalt des Acetabularzahns von Acetabulum I	V 11 a	dorsal inserierender Acetabularzahn spitz endend
	V 11 b	dorsal inserierender Acetabularzahn stumpf endend
	V 11 c	von ventral-hinten entspringender Acetabularzahn klein, nahezu spitz endend
	V 11 d	von ventral-hinten entspringender Acetabularzahn klein, stumpf endend
	V 11 e	von ventral-hinten entspringender Acetabularzahn groß, breit, stumpf endend
Anzahl der Analborsten	V 12	mit 2 Analborsten
Anzahl der Adanalborsten	V 13	mit 3 Adanalborsten
Anordnung der Genitalborsten	V 14	Genitalborsten eine zentrale und eine marginale Reihe bildend
Gestalt der Epimeralborsten und Lage ihrer Insertionsstellen zueinander	V 15 a	Epimeralborsten kurz, Insertionsstellen der Epimeralborsten auf Epimere 4 nicht alle in einer Reihe liegend
	V 15 b	Epimeralborsten mittellang, Insertionsstellen der Epimeralborsten auf Epimere 4 nicht alle in einer Reihe liegend
	V 15 c	Epimeralborsten mittellang, Insertionsstellen der Epimeralborsten auf Epimere 4 alle in nahezu einer Reihe liegend
	V 15 d	Epimeralborsten sehr lang, glatt, Insertionsstellen der Epimeralborsten auf Epimere 4 alle in nahezu einer Reihe liegend
	V 15 e	Epimeralborsten sehr lang und schwach gefiedert, Insertionsstellen der Epimeralborsten auf Epimere 4 nicht alle in einer Reihe liegend
Gestalt des Pedipalpus	PP a	Pedipalpus schlank, das Genua fast so breit wie der Femur, die Strecke Genua – Tarsus etwa so lang wie der Femur, dabei Tarsus etwa so groß wie das Genua, Femur nur schwach ausgebaucht
	PP b	Pedipalpus kräftig, dabei der Femur erheblich breiter als das Genua, die Strecke Genua – Tarsus länger als der Femur, dabei Tarsus deutlich größer als das Genua, Femur in der Mitte stark ausgebaucht
	PP c	Pedipalpus kräftig, dabei der Femur erheblich breiter als das Genua, die Strecke Genua – Tarsus kürzer als der Femur, Tarsus größer als das Genua, Femur distal stark ausgebaucht
	PP d	Pedipalpus kräftig, dabei der Femur erheblich breiter als das Genua, die Strecke Genua – Tarsus etwa so lang wie der Femur, Tarsus größer als das Genua, dabei der Femur in der Mitte stark ausgebaucht
	PP e	Pedipalpus kräftig, der distale Teil des Femur so breit wie die Basis des Genua, die Strecke Genua – Tarsus etwa so lang wie der Femur, Tarsus deutlich größer als das Genua, dabei der Femur in der Mitte stark ausgebaucht

	PP f	Pedipalpus kräftig, dabei der Femur erheblich breiter als das Genua, die Strecke Genua – Tarsus etwa so lang wie der Femur, Tarsus deutlich größer als das Genua, Femur distal stark ausgebaucht
	PP g	Pedipalpus kräftig, der distale Teil des Femur so breit wie die Basis des Genua, die Strecke Genua – Tarsus länger als der Femur, Tarsus deutlich größer als das Genua, Femur in der Mitte ausgebaucht
	PP h	Pedipalpus schlank, dabei das Genua nur unwesentlich schmaler als der Femur, die Strecke Genua – Tarsus etwa so lang wie der Femur, Tarsus deutlich größer als das Genua, dabei der Femur in der Mitte nur unwesentlich ausgebaucht
	PP i	Pedipalpus schlank, dabei der Femur breiter als das Genua, die Strecke Genua – Tarsus kürzer als der Femur, Tarsus größer als das Genua, Femur in der Mitte merklich ausgebaucht
	PP j	Pedipalpus kräftig, dabei der Femur erheblich breiter als das Genua, die Strecke Genua – Tarsus deutlich länger als der Femur, Tarsus deutlich größer als das Genua, Femur distal stark ausgebaucht
Beinborstenformel (Bein I)	BF 1 a	6-6-7-24-1
	BF 1 b	6 (7)-6-7-26 (28)-1
	BF 1 c	6-6-7-39-1
	BF 1 d	7-6-7-24-1
Beinborstenformel (Bein IV)	BF 2 a	1-3-4-5-15-1
	BF 2 b	1-3-4-5-16-1
	BF 2 c	1-3-4-5-19-1
Beintypus (Bein I)	BT a	Femur mit Schiene, Borstenformel 6 (7)-6-7-26(28)-1, Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten stark keulen- bis spatelförmig
	BT b	Femur ohne Schiene, Borstenformel 6-6-7-39-1, Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten kräftig, lang, schwach gefiedert, borstenförmig und stumpf endend
	BT c	Femur ohne Schiene, Borstenformel 6-6-7-24-1, Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten spatelig und kräftig gefiedert
	BT d	Femur ohne Schiene, Borstenformel 7-6-7-24-1, Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten kräftig, lang, gefiedert, borstenförmig und stumpf endend
	BT e	Femur ohne Schiene, Borstenformel 7-6-7-24-1, Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten spatelig und kräftig gefiedert
Gestalt der Rostralborsten	RO a	Rostralborsten kräftig, glatt, spitz endend
	RO b	Rostralborsten schlank, glatt, spitz endend
	RO c	Rostralborsten keulig oder lanzettlich, kurz, glatt, stumpf oder spitz endend
	RO d	Rostralborsten schwach spatelig, klein, gefiedert und stumpf endend
	RO e	Rostralborsten kräftig spatelig und gefiedert

Gestalt der Lamellarborsten	LA a	Lamellarborsten kräftig keulig, glatt und eng beieinander liegend
	LA b	Lamellenborsten groß, borstenförmig, schwach gefiedert und eng beieinander liegend
	LA c	Lamellarborsten klein, keulig, weitgehend ungefiedert und eng beieinander liegend
	LA d	Lamellarborsten deutlich spatelig, weitgehend glatt und weit auseinander liegend
	LA e	Lamellarborsten deutlich spatelig, schwach gefiedert und weit auseinander liegend
	LA f	Lamellarborsten deutlich spatelig, kräftig gefiedert und weit auseinander liegend
	LA g	Lamellarborsten borstelig, stumpf endend und gefiedert
Gestalt der Interlamellarborsten	IL a	kräftig keulig-spatelig, glatt und aufrecht stehend
	IL b	klein, keulig-spatelig, glatt und nach hinten gebogen
	IL c	kräftig, borstenförmig, schwach gefiedert, aufrecht stehend und stumpf endend
	IL d	spatelig, kräftig gefiedert und nach hinten gebogen
	IL e	spatelig, weitgehend glatt und nach hinten gebogen
	IL f	spatelig, schwach gefiedert und nach hinten gebogen
	IL g	klein, borstenförmig, gefiedert, aufrecht stehend und stumpf endend
Gestalt des Sensillus	SE 1 a	Sensillus filiform
	SE 1 b	Sensillus klavat
Gestalt des Sensillus	SE 2 a	Sensillus filiform, lang, schlank, glatt, S-förmig
	SE 2 b	Sensillus klavat, schlank, glatt
	SE 2 c	Sensillus klavat, schlank, distal gefiedert
	SE 2 d	Sensillus klavat, distal gefiedert
	SE 2 e	Sensillus klavat, pyriform, distal kräftig gefiedert
	SE 2 f	Sensillus klavat, schwach pyriform, distal schwach gefiedert
Gestalt der Notogasterborsten	NB a	kräftig, keulig geschwollen, glatt
	NB b	schlank, keulig geschwollen, glatt
	NB c	borstenförmig, schlank, lang, schwach gefiedert
	NB d	klavat, kräftig gefiedert
	NB e	klavat, schlauchförmig, schwach gefiedert

	NB f	klavat, vorwiegend glatt und ungefiedert
	NB g	borstenförmig, klein, stumpf endend und gefiedert
	NB h	borstenförmig, sehr klein, stumpf endend und gefiedert
Gestalt der Adanalborsten	AD a	Adanalborsten phylloid
	AD b	Adanalborsten borstelig
Struktur der Beinkutikula	BK 1	Kutikula der Beine mit ausgebildeter Maschenstruktur, diese zuweilen sehr schwach ausgebildet
Feinstruktur der Beinkutikula	BK 2	Beinkutikula mit Aerea porosa (Aeres porosa)

Die Kennzeichnung der Merkmale folgte folgendem Schema:

Ein Großbuchstabe = Körperregion (P = Prodorsum, N = Notogaster, I = Infracapitulum, V = Ventralplatte)

Ziffer = einzelnes Merkmal

Kleinbuchstabe = Ausprägung des jeweiligen Merkmals

zwei Großbuchstaben = einzelne Merkmale ohne Berücksichtigung einer Körperregion

Tabelle 25. Kurzdiagnose der Alternativgruppen (Arten) der Gattung *Hermannia*; Auswahl von Merkmalen, die in ihrer Kombination für die jeweilige Alternativgruppe (Art) spezifisch sind. Abkürzungen nach Merkmalsliste Tabelle 24.

Alternativgruppe (Art)	Merkmalsausprägungen
A (<i>H. gibba</i>)	P 2 a, P 3 b, P 4 a, P 9 a, N 2 b, I 3 a, V 2 b, V 3 b, V 4 a, V 5 a, V 8 a, V 9 b, V 11 a, V 15 c, RO b, LA a, IL a, SE 2 a, NB a
B (<i>H. jести</i>)	P 2 a, P 3 b, P 4 a, P 9 b, N 2 c, I 3 a, V 2 b, V 3 a, V 4 i, V 5 a, V 8 a, V 9 b, V 11 b, V 15 e, RO c, LA c, IL b, SE 2 a, NB b
C (<i>H. convexa</i>)	P 2 a, P 3 a, P 4 a, P 9 a, N 2 a, I 3 a, V 2 a, V 3 a, V 4 f, V 5 a, V 8 a, V 9 c, V 11 a, V 15 d, RO a, LA b, IL c, SE 2 a, NB c
D (<i>H. nodosa</i>)	P 2 b, P 3 c, P 4 c, P 9 a, N 2 i, I 3 b, V 2 d, V 3 a, V 4 h, V 5 b, V 8 c, V 9 b, V 11 c, V 15 b, RO d, LA f, IL d, SE 2 d, NB d
E (<i>H. gracilis</i>)	P 2 b, P 3 c, P 4 c, P 9 a, N 2 g, I 3 b, V 2 d, V 3 a, V 4 g, V 5 b, V 8 c, V 9 b, V 11 c, V 15 b, RO e, LA f, IL d, SE 2 c, NB d
F (<i>H. polystriata</i>)	P 2 b, P 3 c, P 4 c, P 9 a, N 2 h, I 3 b, V 2 d, V 3 a, V 4 g, V 5 b, V 8 c, V 9 b, V 11 d, V 15 b, RO e, LA f, IL d, SE 2 c, NB d
G (<i>H. pseudonodosa</i>)	P 2 b, P 3 c, P 4 c, P 9 a, N 2 h, I 3 b, V 2 d, V 3 a, V 4 h, V 5 b, V 8 c, V 9 b, V 11 c, V 15 b, RO b, LA d, IL e, SE 2 d, NB f
H (<i>H. reticulata</i>)	P 2 b, P 3 c, P 4 a, P 9 a, N 2 d, I 3 b, V 2 d, V 3 a, V 4 b, V 5 b, V 8 b, V 9 a, V 11 d, V 15 a, RO b, LA e, IL f, SE 2 e, NB e

	A B C D E F G H I J K L M N														Basisgruppe 1			Basisgruppe 2			
																Merkm. P 2	Merkmals- ausprägung P 2 a	tax. Rang 1	Merkm. P 2	Merkmals- ausprägung P 2 b	tax. Rang 1
V 4 d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	P 2	P 2 a	1	P 2	P 2 b	1
V 4 e	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	P 4	P 4 a	1	P 3	P 3 b	1
V 4 f	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I 3	I 3 A	1	P 9	P 9 b	1
V 4 g	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I 5	I 5 a	1	I 3	I 3 b	1
V 4 h	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	V 1	V 1 a	1	I 5	I 5 a	1
V 4 i	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	V 5	V 5 a	1	V 1	V 1 b	1
																V 8	V 8 a	1	V 3	V 3 b	1
N 2 a	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	V 10	V 10 a	1	V 5	V 5 b	1
N 2 b	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	SE 1	SE 1 a	1	V 10	V 10 b	1
N 2 c	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	SE 2	SE 2 a	1	BF 2	BF 2 b	1
N 2 d	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	AD	AD a	1	SE 1	SE 1 b	1
N 2 e	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	P 3	P 3 a, b	2	AD	AD b	1
N 2 f	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	P 9	P 9 a, b	2	V 2	V 2 c, d	2
N 2 g	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	N 3	N 3 a, e	2	V 15	V 15 a, b	2
N 2 h	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	I 2	I 2 a, b	2	BF 1	BF 1 a, d	2
N 2 i	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I 4	I 4 a, b	2	P 4	P 4 a, b, c	3
N 2 j	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	V 2	V 2 a, b	2	I 2	I 2 a, b, c	3
PP a	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	V 3	V 3 a, b	2	I 4	I 4 c, d, e	3
PP b	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	V 9	V 9 b, c	2	V 8	V 8 b, c, d	3
PP c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	V 11	V 11 a, b	2	V 11	V 11 c, d, e	3
PP d	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	PP	PP a, d	2	BT	BT c, d, e	3
PP e	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	BF 1	BF 1 b, c	2	RO	RO b, d, e	3
PP f	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	BF 2	BF 2 B, c	2	V 9	V 9 a, b, c, d	4
PP g	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	BT	BT a, b	2	LA	LA d, e, f, g	4
PP h	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	V 15	V 15 c, d, e	3	IL	IL d, e, f, g	4
PP i	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	RO	RO a, b, c	3	SE 2	SE 2 b, c, d, e, f,	5
PP j	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	LA	LA a, b, c,	3	NB	NB d, e, f, g, h	5
																IL	IL a, b, c	3	N 3	N 3 b, c, d, f, g, h	6
																NB	NB a, b, c	3	V 4	V 4 b, c, d, e, g, h	6
																V 4	V 4 a, f, i	3	N 2	N 2 d, e, f, g, h, i, j	7
																N 2	N 2 a, b, c	3	PP	PP a, b, c, e, f, g, h, i, j	9

Tabelle 27. Wertigkeit der Merkmale (taxonomischer Rang) der Gattung *Hermannia*, erstellt auf der Grundlage der Basisbündel

Tabelle 28. Spaltung der Basisgruppe 1; Abspaltung der Folgegruppe 2 (Abspaltungsgruppe) von der Folgegruppe 1 (Restgruppe). Weitere Erklärung siehe Tab. 29.

(1) Merkmale mit 2 Aus- prägungen	taxono- mischer Rang	Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen der Basisgruppe 1		
		A	B	C
Leitmerkmale				
P 3	2	P 3 b	P 3 b	P 3 a
N 3	2	N 3 a	N 3 a	N 3 c
I 4	2	I 4 a	I 4 a	I 4 b
V 2	2	V 2 b	V 2 b	V 2 a
V 9	2	V 9 b	V 9 b	V 9 c
PP	2	PP a	PP a	PP d
BF 1	2	BF 1 b	BF 1 b	BF 1 c
BF 2	2	BF 2 b	BF 2 b	BF 2 c
BT	2	BT a	BT a	BR b
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
P 9	2	P 9 a	P 9 b	P 9 a
I 2	3	I 2 a	I 2 b	I 2 a
V 3	2	V 3 b	V 3 a	V 3 a
V 11	2	V 11 a	V 11 b	V 11 a
(2) Merkmale mit 3 Aus- prägungen				
bündelspezifische Zusatzmerkmale				
V 15	3	V 15 c	V 15 e	V 15 d
RO	3	RO b	RO c	RO d
LA	3	LA a	LA c	LA b
IL	3	IL a	IL b	IL c
NB	3	NB a	NB b	NB c
V 4	3	V 4 a	V 4 i	V 4 f
		Folge- bündel 1		Folge- bündel 2

Tabelle 29. Erster Spaltungsschritt; Aufspaltung des Ausgangsmaterials der Gattung *Hermannia* in Basisgruppen, die durch Basisbündel gekennzeichnet sind.

Merkmale, die als Leit- oder Zusatzmerkmale das jeweilige Basisbündel charakterisieren, sind hier und in allen folgenden Tabellen fett gedruckt.

Die Basisbündel sind nach dem Aufspaltungsprinzip der größtmöglichen Leitmerkmalsanzahl für jedes Merkmalsbündel erstellt.

Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen

A B C D E F G H I J K L M N

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen

Leitmerkmale

P 2	P 2a	P 2a	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b	P 2b
I 3	I 3a	I 3a	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b	I 3b
I 5	I 5a	I 5a	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b	I 5b
V 1	V 1a	V 1a	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b	V 1b
V 5	V 5a	V 5a	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b	V 5b
V 10	V 10a	V 10a	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b	V 10b
SE 1	SE 1a	SE 1a	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b	SE 1b
AD	AD a	AD a	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b	AD b

bündelübergreifende Zusatzmerkmale

P 9	P 9a	P 9b	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a	P 9a
V 3	V 3b	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a	V 3a

(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen

bündelspezifische Zusatzmerkmale

BF 2	BF 2b	BF 2b	BF 2c	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a	BF 2a
P 3	P 3b	P 3b	P 3a	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c	P 3c
V 8	V 8a	V 8a	V 8a	V 8c	V 8c	V 8c	V 8b	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d
SE 2	SE 2a	SE 2a	SE 2a	SE 2d	SE 2c	SE 2c	SE 2e	SE 2f	SE 2d	SE 2d	SE 2c	SE 2c	SE 2b	SE 2d	SE 2d

bündelübergreifende Zusatzmerkmale

P 4	P 4a	P 4a	P 4a	P 4c	P 4c	P 4c	P 4a	P 4a	P 4c	P 4a	P 4a	P 4a	P 4a	P 4a	P 4a
-----	-------------	-------------	-------------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------

Basisbündel 1

Basisbündel 2

Tabelle 30. Aufspaltung der Basisgruppe 2 (intermediäre Aufspaltung)

		Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen der Basisgruppe 2													
		D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N			
(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxonomischer Rang														
Leitmerkmale															
V 15	2	V 15b	V 15b	V 15b	V 15b	V 15a	V 15a	V 15a	V 15a	V 15a	V 15a	V 15a	V 15a	V 15a	
BF 1	2	BF 1a	BF 1a	BF 1a	BF 1a	BF 1a	BF 1b	BF 1b	BF 1b	BF 1b	BF 1b	BF 1b	BF 1b	BF 1b	
bündelübergreifende Zusatzmerkmale															
V 2	2	V 2d	V 2d	V 2d	V 2d	V 2d	V 2c	V 2d	V 2d	V 2d	V 2d	V 2d	V 2d	V 2d	
(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen															
bündelspezifische Zusatzmerkmale															
V 8	3	V 8c	V 8c	V 8c	V 8c	V 8b	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	V 8d	
V 9	4	V 9b	V 9b	V 9b	V 9b	V 9a	V 9c	V 9b	V 9d	V 9b	V 9b	V 9b	V 9b	V 9b	
LA	4	LA f	LA f	LA f	LA f	LA e	LA g	LA f	LA f	LA f	LA f	LA g	LA f	LA g	
IL	4	IL d	IL d	IL d	IL g	IL f	IL g	IL d	IL d	IL d	IL d	IL g	IL d	IL g	
SE 2	5	SE 2d	SE 2c	SE 2c	SE 2d	SE 2e	SE 2f	SE 2d	SE 2d	SE 2c	SE 2d	SE 2b	SE 2d	SE 2b	
NB	5	NB d	NB d	NB d	NB f	NB e	NB g	NB d	NB d	NB d	NB d	NB h	NB d	NB h	
N 3	6	N 3d	N 3d	N 3f	N 3f	N 3c	N 3b	N 3g	N 3g	N 3g	N 3h	N 3h	N 3g	N 3h	
V 4	6	V 4h	V 4g	V 4g	V 4h	V 4b	V 4e	V 4d	V 4d	V 4d	V 4c	V 4c	V 4d	V 4c	
N 2	7	N 2l	N 2g	N 2h	N 2h	N 2d	N 2d	N 2j	N 2f	N 2e	N 2e	N 2e	N 2e	N 2e	
PP	9	PP b	PP b	PP j	PP e	PP g	PP a	PP i	PP h	PP f	PP c	PP c	PP c	PP c	

bündelübergreifende
Zusatzmerkmale

P 4	P 4c	P 4c	P 4c	P 4c	P 4a	P 4a	P 4a	P 4a	P 4a	P 4b
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
I 2	I 2c	I 2b	I 2b	I 2b	I 2b	I 2c	I 2c	I 2c	I 2b	I 2a
I 4	I 4d	I 4d	I 4d	I 4d	I 4d	I 4c	I 4c	I 4c	I 4c	I 4c
V 11	V 11c	V 11c	V 11d	V 11c	V 11d	V 11d	V 11d	V 11d	V 11c	V 11c
BT	BT c	BT c	BT c	BT c	BT c	BT e	BT e	BT	BT e	BT e
RO	RO d	RO e	RO e	RO b	RO b	RO b	RO b	RO b	RO b	RO b
V 9	V 9b	V 9b	V 9b	V 9b	V 9a	V 9b	V 9d	V 9b	V 9b	V 9b

Folgebündel 5

Folgebündel 4

Folgebündel 3

Tabelle 31. Spaltung der Folgegruppe 3; Beispiele für mögliche Spaltungen

Fall 1: Abspaltung der Folgegruppe 7
Merkmalsausprägungen in den
von der Folgegruppe 6 Alternativgruppen der
Folgegruppe 3

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxono-D mischer Rang	E	F	G
Leitmerkmale				
LA	4	LA f	LA f	LA f
IL	4	IL d	IL d	IL d
NB	5	NB d	NB d	NB d
bündel-spezifische Zusatzmerkmale				
-	-	-	-	-
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
I 2	3	I 2 c	I 2 b	I 2 b
V 11	3	V 11 c	V 11 c	V 11 d
SE 2	5	SE 2 d	SE 2 c	SE 2 c
N 3	6	N 3 d	N 3 d	N 3 f
V 4	6	V 4 h	V 4 g	V 4 g
(2) Merkmale mit 3 Ausprägungen				
bündel-spezifische Zusatzmerkmale				
RO	3	RO d	RO e	RO e
PP	9	PP b	PP b	PP j
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
N 2	7	N 2 i	N 2 g	N 2 h
		Folgebündel 6		Folgebündel 7

Fall 2: Abspaltung der Folgegruppe 6

von der Folgegruppe 7
Merkmalsausprägungen in den
Alternativgruppen der
Folgegruppe 3

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxono- D mischer Rang	E	F	G
Leitmerkmale				
I 2	3 I 2 c	I 2 b	I 2 b	I 2 b
bündel-spezifische Zusatzmerkmale				
-	-	-	-	-
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
V 11	3 V 11 c	V 11 c	V 11 d	V 11 c
LA	4 LA f	LA f	LA f	LA d
IL	4 IL d	IL d	IL d	IL e
SE 2	5 SE 2 d	SE 2 c	SE 2 c	SE 2 d
NB	5 NB d	NB d	NB d	NB f
N 3	6 N 3 d	N 3 d	N 3 f	N 3 f
V 4	6 V 4 h	V 4 g	V 4 g	V 4 h

(2) Merkmale mit 3 Ausprägungen

bündel-spezifische Zusatzmerkmale				
RO	3 RO d	RO e	RO e	RO b
N 2	7 N 2 i	N 2 g	N 2 h	N 2 h
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
PP	9 PP b	PP b	PP j	PP e
		Folge-bündel 6	Folge-bündel 7	

Fall 3: Aufspaltung der Folgegruppe 3

in die Folgegruppe
6 und 7
Merkmalsausprägungen in den
Alternativgruppen der
Folgegruppe 3

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxono- D mischer Rang	E	F	G
Leitmerkmale				
N 3	6 N 3 d	N 3 d	N 3 d	N 3 f N 3 f
bündelspezifische Zusatzmerkmale				
-	-	-	-	-
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
I 2	3 I 2 c	I 2 b	I 2 b	I 2 b I 2 b
V 11	3 V 11 c	V 11 c	V 11 c	V 11 d V 11 c
LA	4 LA f	LA f	LA f	LA f LA d
IL	4 IL d	IL d	IL d	IL d IL e
NB	5 NB d	NB d	NB d	NB d NB f
Merkmale ohne bündel-spezifischen Bezug				
SE 2	5 SE 2 d	SE 2 c	SE 2 c	SE 2 c SE 2 d
V 4	6 V 4 h	V 4 h	V 4 g	V 4 g V 4 h

(2) Merkmale mit 3 Ausprägungen

bündelspezifische Zusatzmerkmale				
N 2	7 N 2 i	N 3 g	N 2 h	N 2 h
PP	9 PP b	PP b	PP j	PP e
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
-	-	-	-	-
Merkmale ohne bündel-spezifischen Bezug				
RO	3 RO d	RO e	RO e	RO b
		Folgebündel 6	Folgebündel 6	Folgebündel 7

Aus der Fülle der Möglichkeiten, die es prinzipiell bei jedem Spaltungsschritt gibt, wurden hier beispielhaft die 3 wahrscheinlichsten Fälle durchgespielt. Weitere Erläuterungen siehe S. 18

Tabelle 32. Spaltung der Folgegruppe 6; Abspaltung der Folgegruppe 8 (Abspaltungsgruppe) von der Folgegruppe 9 (Restgruppe)

		Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen der Folgegruppe 6		
(1) Merkmale mit 2 Aus- prägungen	taxono- mischer Rang			
Leitmerkmale				
I 2	3	I 2 c	I 2 b	I 2 b
RO	3	RO d	RO e	RO e
SE 2	5	SE 2 d	SE 2 c	SE 2 c
V 4	6	V 4 h	V 4 g	V 4 g
bündelüber- greifende Zusatz- merkmale				
V 11	3	V 11 c	V 11 c	V 11 d
N 3	6	N 3 d	N 3 d	N 3 f
PP	9	PP b	PP b	PP j
(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen				
bündel- spezifische Zusatz- merkmale				
N 2	7	N 2 i	N 2 g	N 2 h
		Folge- bündel 8	Folge- bündel 9	

Tabelle 33. Spaltung der Folgegruppe 5; Abspaltung der Folgegruppe 10 (Abspaltungsgruppe) von der Folgegruppe 11

Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen der Folgegruppe 5							
(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxonomischer Rang	I	J	K	L	M	N
Leitmerkmale							
V 2	2	V 2 c	V 2 d	V 2 d	V 2 d	V 2 d	V 2d
I 4	3	I 4 e	I 4 c	I 4 c	I 4 c	I 4 c	I 4 c
BT	3	BT d	BT e	BT e	BT e	BT e	BT e
bündelüber- greifende Zusatzmerkmale							
LA	4	LA g	LA f	LA f	LA f	LA f	LA g
IL	4	IL g	IL d	IL d	IL d	IL d	IL d
(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen							
bündel- spezifische Zusatzmerkmale							
V 9	4	V 9 c	V 9 b	V 9 d	V 9 b	V 9 b	V 9 b
SE 2	5	SE 2 f	SE 2 d	SE 2 d	SE 2 c	SE 2 d	SE 2 b
NB	5	NB g	NB d	NB d	NB d	NB d	NB h
N 3	6	N 3 b	N 3 g	N 3 g	N 3 g	N 3 h	N 3 h
V 4	6	V 4 f	V 4 d	V 4 d	V 4 d	V 4 c	V 4 c
N 2	7	N 2 g	N 2 f	N 2 f	N 2 e	N 2 e	N 2 e
PP	9	PP a	PP i	PP h	PP f	PP c	PP c
bündelüber- greifende Zusatzmerkmale							
P 4	3	P 4 a	P 4 c	P 4 a	P 4 a	P 4 a	P 4 b
I 2	3	I 2 b	I 2 c	I 2 c	I 2 b	I 2 b	I 2 a
V 11	3	V 11 d	V 11 d	V 11 d	V 11 d	V 11 c	V 11 e
Folgebündel 10				Folgebündel 11			

Tabelle 34. Spaltung der Folgegruppe 11; Abspaltung der Folgegruppe 13 (Abspaltungsgruppe) von der Folgegruppe 12 (Restgruppe)

Merkmalausprägungen in den Alternativgruppen der Folgegruppe 11

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxonomischer Rang					
Leitmerkmale						
LA	4	LA f	LA f	LA f	LA f	LA g
IL	4	IL d	IL d	IL d	IL d	IL g
NB	5	NB d	NB d	NB d	NB d	NB h
bündelüber- greifende Zusatzmerkmale						
V 9	4	V 9 b	V 9 d	V 9 b	V 9 b	V 9 b
N 3	6	N 3 g	N 3 g	N 3 g	N 3 h	N 3 h
V 4	6	V 4 d	V 4 d	V 4 d	V 4 c	V 4 c
N 2	7	N 2 f	N 2 f	N 2 e	N 2 e	N 2 e
(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen						
bündel- spezifische Zusatzmerkmale						
P 4	3	P 4 C	P 4 a	P 4 a	P 4 a	P 4 b
I 2	3	I 2 c	I 2 c	I 2 b	I 2 b	I 2 a
V 11	3	V 11 d	V 11 d	V 11 d	V 11 c	V 11 e
SE 2	5	SE 2 d	SE 2 d	SE 2 c	SE 2 d	SE 2 b
bündelüber- greifende Zusatzmerkmale						
PP	9	PP i	PP h	PP f	PP c	PP c

Folgebündel 12

Folgebündel 13

Tabelle 35. Spaltung der Folgegruppe 12; Abspaltung der Folgegruppe 15 (Abspaltungsgruppe) von der Folgegruppe 14 (Restgruppe)

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxono-J mischer Rang	Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen der Folgegruppe 12			
		K	L	M	
Leitmerkmale					
V 11	3	V 11 d	V 11 d	V 11 d	V 11 c
N 3	6	N 3 g	N 3 g	N 3 g	N 3 h
V 4	6	V 4 c	V 4 c	V 4 c	V 4 d
bündelübergreifende Zusatzmerkmale					
P 4	3	P 4 c	P 4 a	P 4 a	P 4 a
I 2	3	I 2 c	I 2 c	I 2 b	I 2 b
V 9	4	V 9 b	V 9 d	V 9 b	V 9 b
SE 2	5	SE 2 d	SE 2 d	SE 2 c	SE 2 d
N 2	7	N 2 f	N 2 f	N 2 e	N 2 e
(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen					
bündelspezifische Zusatzmerkmale					
PP	9	PP i	PP h	PP f	PP c
			Folgebündel 14	Folgebündel 15	

Tabelle 36. Spaltung der Folgegruppe 14; Abspaltung der Folgegruppe 17 (Abspaltungsgruppe) von der Folgegruppe 16 (Restgruppe)

(1) Merkmale mit 2 Ausprägungen	taxono-J mischer Rang	Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen der Folgegruppe 14		
		J	K	L
Leitmerkmale				
I 2	3	I 2 c	I 2 c	I 2 b
SE 2	5	SE 2 d	SE 2 d	SE 2 c
N 2	7	N 2 f	N 2 f	N 2 e
bündelübergreifende Zusatzmerkmale				
P 4	3	P 4 c	P 4 a	P 4 a
V 9	4	V 9 b	V 9 d	V 9 b
(2) Merkmale mit 3 oder mehr Ausprägungen				
bündelspezifische Zusatzmerkmale				
PP	9	PP i	PP h	PP f
			Folgebündel 16	Folgebündel 17

Tabelle 37. Terminale Aufspaltung der Folgegruppen 1, 9 und 16 in Alternativgruppen

Merkmalsausprägungen in den Alternativgruppen						
der Folgegruppe 1		Folgegruppe 9		Folgegruppe 16		
Merkmal A	B	E	F	J	K	
P 4				P 4 c	P 4 a	
P 9	P 9 a	P 9 b				
I 2	I 2 a	I 2 b				
V 3	V 3 a	V 3 b				
V 4	V 4 a	V 4 i				
V 9				V 9 b	V 9 d	
V 11	V 11 a	V 11 b	V 11 c	V 11 d		
V 15	V 15 c	V 15 e				
N 2	N 2 b	N 2 c	N 2 g	N 2 h		
N 3			N 3 d	N 3 f		
PP		PP b	PP j	PP i	PP h	
RO	RO b	RO c				
LA	LA a	LA c				
IL	IL e	IL b				
NB	NB a	NB b				

Abbildung 1. Schema der dichotomen Aufspaltung von Verwandtschaftsgruppen

Eine Stammart der Verwandtschaftsgruppe I besteht aus den zentralen Teilpopulationen 1, 2 und 3. Zwischen den zentralen Teilpopulationen findet, dargestellt durch die durchgezogenen Doppelpfeile, ein ungehinderter Genaustausch statt. Alle Individuen der zentralen Teilpopulationen sind durch die Merkmale A, B, C, D und E gekennzeichnet. Bedingt durch die Ausbreitung der Individuen der Stammart kommt es zur Bildung peripherer Teilpopulationen (Population 4, 5, 6 und 7). Die peripheren Teilpopulationen sind, bedingt durch die Entwicklung von Isolationsmechanismen, teilweise von den zentralen Teilpopulationen isoliert. So weisen die Populationen 4 und 5 noch einen beschränkten Genaustausch mit der Population 2 und die Populationen 6 und 7 noch einen beschränkten Genaustausch mit der Population 3 auf (angedeutet durch die unterbrochenen Doppelpfeile). Alle peripheren Teilpopulationen der Stammart verfügen lediglich potentiell über die Möglichkeit, genetisches Material mit der zentralen Teilpopulation 1 auszutauschen (angedeutet durch die unterbrochenen, einfachen Pfeile).

Infolge der teilweisen Isolierung der peripheren Teilpopulation der Stammart von deren zentralen Teilpopulationen kommt es zur Abwandlung der Merkmale A, B, C, D und E. Am stabilsten erweisen sich hierbei die Merkmale A, B und C die lediglich, als alternative Strukturen homologer Lage die Merkmalsausprägungen A', B' und C' ausbilden. Als relativ instabil erweisen sich die Merkmale D und E, die die Merkmalsausprägungen D 1–D 4 und E 1–E 4 als alternative Strukturen homologer Lage zur Ausbildung bringen.

Durch weiter fortlaufende Ausbreitung der Individuen der peripheren Teilpopulationen der Stammart kommt es zur Bildung der Tochterarten a–h, deren Populationen von den peripheren Teilpopulationen genetisch und damit auch von den zentralen Teilpopulationen der Stammart vollständig isoliert sind (angedeutet durch die unterbrochenen Verbindungslinien zwischen den peripheren Teilpopulationen der Stammart und den jeweiligen Tochterarten). Jede Tochterart ist durch ein Merkmalsbündel mit den Merkmalsausprägungen der Merkmale A–E gekennzeichnet. Die Merkmale A, B, C und D bilden während des Speziationsprozesses keinerlei weitere Merkmalsausprägungen aus. Ihre Merkmalsausprägungen gleichen denjenigen der peripheren Teilpopulationen der Stammart. Lediglich das Merkmal E bildet, infolge des Speziationsvorganges, neue Merkmalsausprägungen (Merkmalsausprägungen E 5–E 12). Die Merkmalsausprägungen E 1–E 4 tauchen indessen nicht in den Merkmalsbündeln der Tochterarten mehr auf, da sie während des Speziationsvorganges vollständig abgewandelt worden sind. Da die Merkmalsausprägungen A und A' sowie B und B' die Tochterarten in die Verwandtschaftsgruppen II (Tochterarten a–d) und III (Tochterarten e–h) unterteilen, gelten die Merkmale A und B als Leitmerkmale derjenigen Merkmalsbündel, die die beiden Verwandtschaftsgruppen kennzeichnen. Die Merkmalsbündel der beiden Verwandtschaftsgruppen bestehen dabei ausschließlich aus Leitmerkmalsausprägungen. Sie lauten:

A und B' für das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe II

A' und B für das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe III

Im vorliegenden Fall charakterisieren die Merkmalsausprägungen des Merkmals C (C und C') dieses als bündel-

übergreifendes Merkmal, da sie in beiden Merkmalsbündeln auftreten. Als Merkmal ohne bündelübergreifenden Charakter, dessen Ausprägungen (E 5–E 12) lediglich das Merkmalsbündel ihrer jeweiligen Tochterart kennzeichnen, tritt das Merkmal E auf.

Sowohl die Verwandtschaftsgruppe II als auch die Verwandtschaftsgruppe III läßt sich, vermittelt der Ausprägungen der Merkmale C und D in Artengruppen unterteilen, weshalb auch hier den beiden jeweils der Status von Leitmerkmalen zukommt. Die Merkmalsbündel der gebildeten Artengruppen bestehen dabei ausschließlich aus Leitmerkmalen. Ihre Ausprägungen sind:

C und D 1 für das Merkmalsbündel der Artengruppe 1 (Tochterarten a–b)

C' und D 2 für das Merkmalsbündel der Artengruppe 2 (Tochterarten c–d)

C und D 3 für das Merkmalsbündel der Artengruppe 3 (Tochterarten e–f)

C' und D 4 für das Merkmalsbündel der Artengruppe 4 (Tochterarten g–h)

Das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe II bildet, zusammen mit den Merkmalsbündeln der Artengruppen 1 und 2 eine Spaltungseinheit. Hierbei stellt das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe II das Basisbündel der Spaltungseinheit dar, während die Merkmalsbündel der Artengruppen 1 und 2 als deren Folgebündel bezeichnet werden. Das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe III bildet eine entsprechende Spaltungseinheit mit den Merkmalsbündeln der Artengruppen 3 und 4 aus. Für die Folgebündel der Artengruppen gelten die Merkmale A und B als bündelübergreifende Merkmale, da ihre Ausprägungen in der jeweiligen Spaltungseinheit, ohne Rücksicht auf deren Spaltungscharakter, auf deren entsprechende Tochterarten verteilt sind. Als Merkmal ohne bündelübergreifenden Charakter, dessen Ausprägungen (E 5–E 8 bzw. E 9–E 10 und E 9–E 10 bzw. E 11–E 12) lediglich ihre jeweiligen Tochterarten kennzeichnen, gilt innerhalb der beiden Spaltungseinheiten das Merkmal E.

Im vorliegenden Beispiel ergibt sich eine dichotome Aufspaltung der Verwandtschaftsgruppe I, welche der Stammart entspricht, in die Verwandtschaftsgruppe II und III aus der Verteilung der Merkmalsausprägungen der Merkmale A und B auf die Tochterarten a–h. Die Verteilung der entsprechenden Merkmalsausprägungen läßt sich hierbei auf deren Entstehung in den zentralen Teilpopulationen 2 und 3 der Stammart zurückführen. Die Beziehungen der zentralen Teilpopulationen der Stammart untereinander werden indessen durch den Spaltungsvorgang selbst nicht erfaßt. Das Spaltungsbild läßt daher nur näherungsweise Rückschlüsse auf die phylogenetische Ableitung der Tochterarten voneinander zu und ist zudem stark von den in der Analyse enthaltenen Merkmalen und ihren Ausprägungen abhängig.

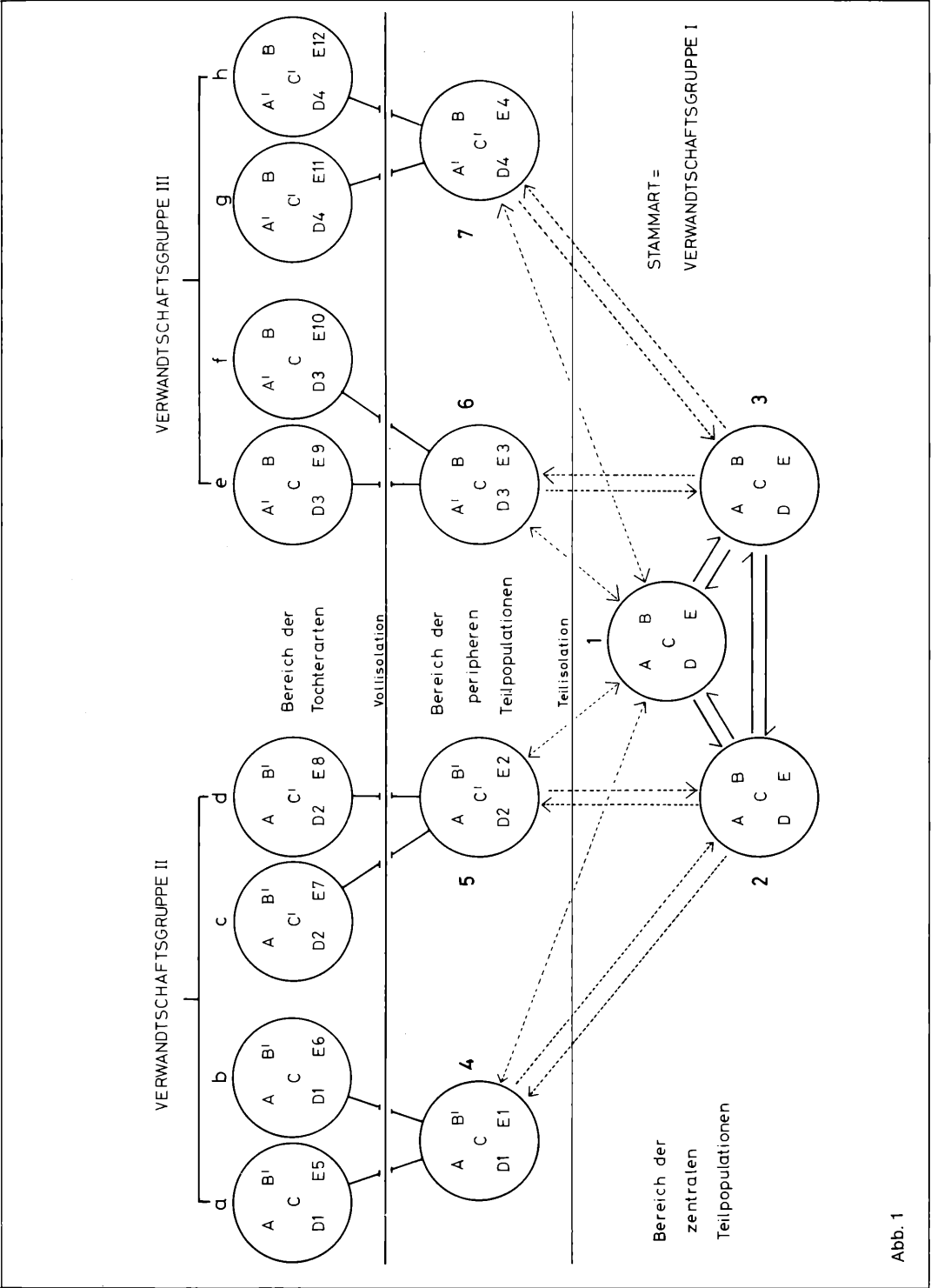


Abb. 1

Abbildung 2. Schema der intermediären Aufspaltung von Verwandtschaftsgruppen

Eine Stammart der Verwandtschaftsgruppe I besteht aus den zentralen Teilpopulationen 1, 2 und 3. Zwischen den zentralen Teilpopulationen findet, dargestellt durch die durchgezogenen Doppelpfeile, ein ungehinderter Genaustausch statt. Alle Individuen der zentralen Teilpopulationen sind durch die Merkmale A, B, C, D und E gekennzeichnet. Bedingt durch die Ausbreitung der Individuen der Stammart kommt es zur Bildung peripherer Teilpopulationen (Population 4, 5, 6 und 7). Die peripheren Teilpopulationen sind, bedingt durch die Entwicklung von Isolationsmechanismen, teilweise von den zentralen Teilpopulationen isoliert. So weisen die Populationen 4 und 5 noch einen beschränkten Genaustausch mit der Population 2 und die Populationen 6 und 7 noch einen beschränkten Genaustausch mit der Population 3 auf (angedeutet durch die unterbrochenen Doppelpfeile). Alle peripheren Teilpopulationen der Stammart verfügen lediglich potentiell über die Möglichkeit genetisches Material mit der zentralen Teilpopulation 1 auszutauschen (angedeutet durch die unterbrochenen, einfachen Pfeile).

Infolge der teilweisen Isolierung der peripheren Teilpopulationen der Stammart von deren zentralen Teilpopulationen kommt es zur Abwandlung der Merkmale A, B, C, D und E. Am stabilsten erweisen sich hierbei die Merkmale A, B und C, die lediglich, als alternative Strukturen homologer Lage die Merkmalsausprägungen A', B' und C' ausbilden. Als relativ instabil erweisen sich die Merkmale D und E, die die Merkmalsausprägungen D 1–D 4 und E 1–E 4 als alternative Strukturen homologer Lage zur Ausbildung bringen. Während es bei der Ausbildung der peripheren Teilpopulationen 4 und 5, die sich beide auf die zentrale Teilpopulation 2 zurückführen lassen, synchron zur Abwandlung der Merkmalsausprägung B in die Merkmalsausprägung B' kommt, das Merkmal A jedoch keinerlei Abwandlung erfährt, bilden die Merkmale A und B bei der Entstehung der peripheren Teilpopulation 6, die sich, genau wie die gleichzeitig gebildete Teilpopulation 7, auf die zentrale Teilpopulation 3 zurückführen läßt, keinerlei weitere Merkmalsausprägungen aus. Bei der Bildung der peripheren Teilpopulation 7 kommt es jedoch zur Abwandlung der Merkmalsausprägung A in die Merkmalsausprägung A'. Bezüglich der Aufspaltung der zentralen Teilpopulationen 2 und 3 in ihre peripheren Teilpopulationen 4 und 5 bzw. 6 und 7 verhält sich die Stammart also dichotom. Obwohl die Merkmalsausprägungen der Merkmale A und B ebenfalls als Merkmalspaare vorliegen, verteilen sie sich nicht synchron zur Populationsaufspaltung auf die peripheren Teilpopulationen der Stammart. Durch weiter fortlaufende Ausbreitung der Individuen der peripheren Teilpopulationen der Stammart kommt es zur Bildung der Tochterarten a–h, deren Populationen von den peripheren Teilpopulationen genetisch und damit auch von den zentralen Teilpopulationen der Stammart vollständig isoliert sind (angedeutet durch die unterbrochenen Verbindungslinien zwischen den peripheren Teilpopulationen der Stammart und den jeweiligen Tochterarten).

Jede der Tochterarten ist durch ein Merkmalsbündel mit den Merkmalsausprägungen der Merkmale A–E gekennzeichnet. Die Merkmale A, B, C und D bilden während des Speziationvorganges keinerlei weitere Merkmalsausprägungen aus. Ihre Merkmalsausprägungen gleichen denjenigen der peripheren Teilpopulationen der Stammart. Lediglich das Merkmal E bildet, in Folge des Speziationsvor-

ganges, neue Merkmalsausprägungen aus (Merkmalsausprägungen E 5–E 12). Die Merkmalsausprägungen E 1–E 4 tauchen indessen in den Merkmalsbündeln der Tochterarten nicht mehr auf, da sie während des Speziationvorganges vollständig abgewandelt worden sind. Da die Merkmalsausprägungen A und A' sowie B und B' die Tochterarten in die Verwandtschaftsgruppen II (Tochterarten a–d), III (Tochterarten e–f) und IV (Tochterarten g–h) unterteilen, gelten die Merkmale A und B als Leitmerkmal derjenigen Merkmalsbündel, die die drei Verwandtschaftsgruppen kennzeichnen. Die Merkmalsbündel der gebildeten Verwandtschaftsgruppen weisen dabei ausschließlich Leitmerkmalsausprägungen auf. Sie lauten:

A und B' für das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe II

A und B für das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe III

A' und B für das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe IV

Da es sich bei dieser Teilung um den ersten vorgenommenen Teilungsschritt handelt, werden diese Merkmalsbündel als Basisbündel bezeichnet. Bezüglich seiner Leitmerkmalsausprägungen steht das Basisbündel der Verwandtschaftsgruppe III intermediär zwischen den entsprechenden Merkmalsbündeln der Verwandtschaftsgruppen II und IV. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe III gilt das Merkmal C als bündelübergreifendes Zusatzmerkmal, denn seine Ausprägung kennzeichnet zum einen das Merkmalsbündel dieser Verwandtschaftsgruppe, tritt aber gleichzeitig innerhalb der Verwandtschaftsgruppe II auf, wo es die Merkmalsbündel der Tochterarten a und b kennzeichnet. Das Merkmal D schließlich gilt, innerhalb der Verwandtschaftsgruppe III, als bündelspezifisches Zusatzmerkmal, da seine Ausprägung D 3 ausschließlich das Merkmalsbündel dieser Verwandtschaftsgruppe kennzeichnet und in keiner anderen Verwandtschaftsgruppe mehr auftritt.

Der nächste Teilungsschritt innerhalb der Verwandtschaftsgruppe II führt zur Unterteilung derselben in Artengruppen mit den Tochterarten a–b bzw. c–d. Als Leitmerkmale für diesen Teilungsschritt dienen die Merkmale C und D. Hierbei bestehen die gebildeten Merkmalsbündel der entsprechenden Artengruppen ausschließlich aus Leitmerkmalsausprägungen. Sie lauten:

C und D 1 für das Merkmalsbündel der Artengruppe 1 (Tochterarten a–b)

C' und D 2 für das Merkmalsbündel der Artengruppe 2 (Tochterarten c–d)

Hierbei bildet das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe II (Basisbündel) eine Spaltungseinheit mit den beiden Merkmalsbündeln der Artengruppen (Folgebündel). Die Ausprägungen des Merkmals E (E 5–E 8) kennzeichnen direkt die Merkmalsbündel der einzelnen Tochterarten.

Der nächste Teilungsschritt innerhalb der Verwandtschaftsgruppen III und IV führt jeweils zu einer terminalen Spaltungsschritt, da bei der Aufspaltung der entsprechenden Verwandtschaftsgruppen lediglich eine Aufspaltung in deren Tochterarten (Verwandtschaftsgruppe III in die Tochterarten e–f und Verwandtschaftsgruppe IV in die Tochterarten g–h) erfolgt. Hierbei bilden die Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppen III und IV (Basisbündel) jeweils eine terminale Spaltungseinheit mit denjenigen Merkmalsbündeln, die direkt die jeweiligen Tochterarten kennzeichnen (terminale Folgebündel). In diesem

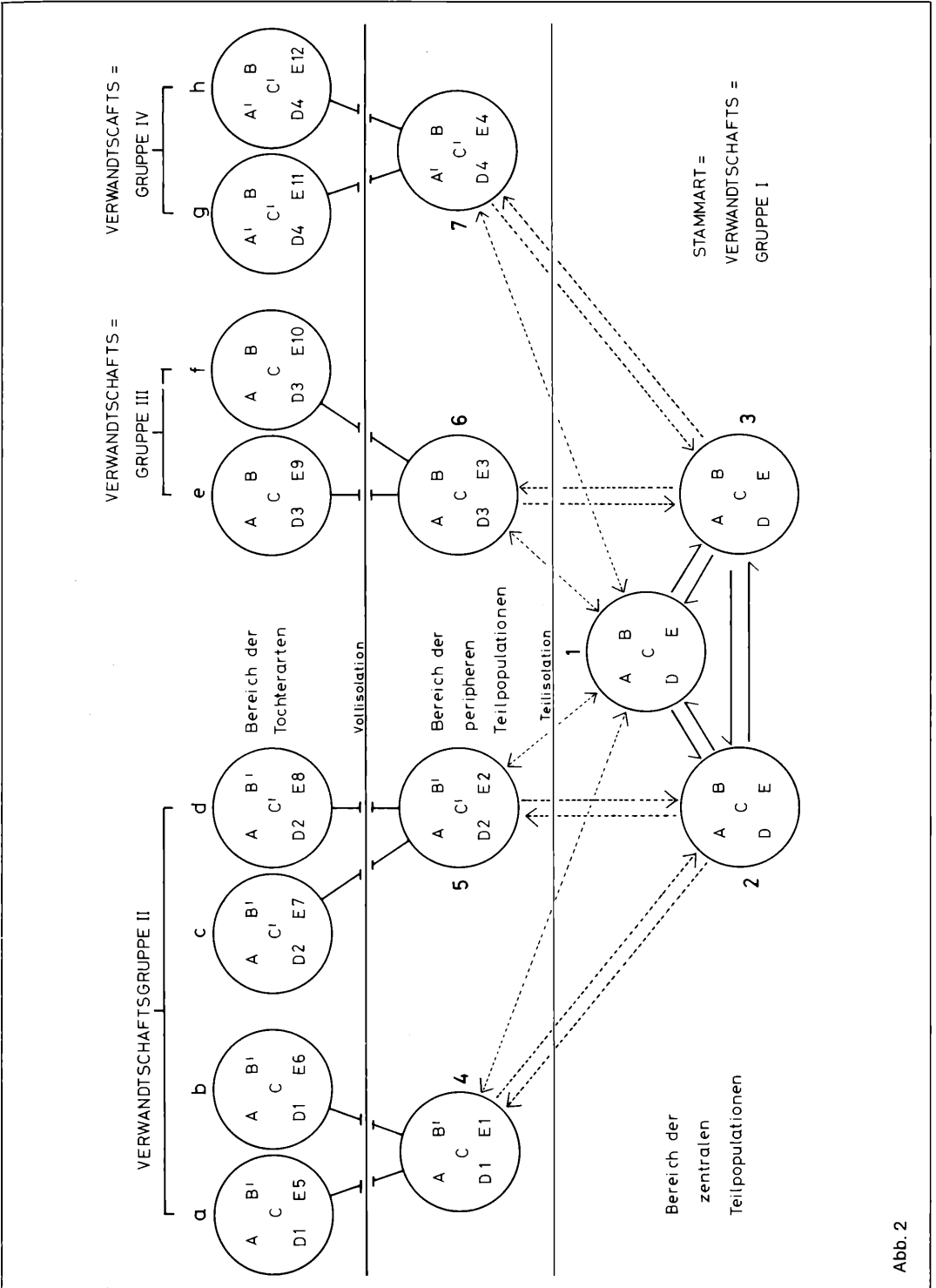


Abb. 2

Fälle sind die Merkmalsbündel der Tochterarten jeweils nur durch Ausprägungen des Merkmals E voneinander getrennt. Sie lauten:

- E 9 für das Merkmalsbündel der Tochterart e (Verwandtschaftsgr. III)
- E 10 für das Merkmalsbündel der Tochterart f (Verwandtschaftsgr. III)
- E 11 für das Merkmalsbündel der Tochterart g (Verwandtschaftsgr. IV)
- E 12 für das Merkmalsbündel der Tochterart h (Verwandtschaftsgr. IV)

Hierbei stellt das Merkmal E, innerhalb der jeweiligen, terminalen Spaltungseinheit, ein Alternativmerkmal der Merkmalsbündel der jeweiligen Tochterarten dar.

Der konstruierte intermediäre Spaltungsvorgang ist auf die Verteilung der Merkmalsausprägungen der Merkmale A und B auf die Tochterarten a–h gegründet und spiegelt nicht die tatsächlich vorliegenden Aufspaltungsverhältnisse im Bereich der zentralen und der peripheren Teilpopulationen der Stammart wieder. Da zudem eine Wiedergabe der Beziehungsverhältnisse zwischen den zentralen Teilpopulationen der Stammart durch die vorgenommene Teilung nicht dargestellt werden kann, können über dieses Teilungsmodell lediglich indirekte Schlußfolgerungen, hinsichtlich der Ableitung der Tochterarten voneinander gezogen werden; diese Schlußfolgerungen sind von der Art der in der Analyse enthaltenen Merkmale und ihren Ausprägungen abhängig.

Abbildung 3. Beispiele zur Definition der Alternativgruppen

● = *Hermannia pulchella*, ○ = *Hermannia subglabra*,
▲ = *Hermannia schusteri*, △ = *Hermannia minuta*

Popu- lation	Fundort	Anzahl der ge- messenen Individuen
a)	1 Spiekeroog	25
	2 Cacharel, Camargue/Frankreich	1
	3 Seixas/Portugal	20
	4 Laboe/Kiel/Deutschland	16
b)	1 Spiekeroog/Deutschland	25
	2 Siikajoki/Finnland	9
	3 Jadebusen/Deutschland	17
	4 Huntebrück, Bremen/Deutschland	14
c)	1 Spiekeroog/Deutschland	25
	2 Port Miou, Marseille/Frankreich	8
	3 Družba, Varna/Bulgarien	4
	4 Rovinj/Jugoslawien	3
	5 Družba, Varna/Bulgari	9

Zu Alternativgruppen werden solche Individuen unterschiedlicher Populationen und Standorte zusammengefaßt, die untereinander sehr ähnlich sind und wiederum gemeinsam, hinsichtlich einzelner oder mehrerer Merkmale, konstant von den Individuen einer Eich- oder Nullpopulation abweichen. Die Begründung hierfür ist, daß die Individuen einer präsumptiven Art potentiell zu einem freien

genetischen Austausch befähigt und damit, in bezug auf ihre Eigenschaften, untereinander sehr ähnlich sein müssen. Da sie aber gleichzeitig von den Individuen einer weiteren Vergleichsart isoliert sind, weisen sie mit diesen naturgemäß eine geringere Gemeinsamkeit auf.

Aus taxonomischer Sicht muß ferner die Festlegung einer Art auf der Basis der Konstanz ihrer Merkmale aufgebaut sein. Variable Merkmale sind, aus der Sicht des vergleichenden Beobachters gesehen, schlecht zu bewerten, zumal es nicht unbedingt möglich ist auf der Basis rein taxonomischer Arbeitsverfahren zu beurteilen, ob Variabilitäten auf genetische, umweltliche oder subjektive Faktoren (Auslegung von Merkmalsdefinitionen, Meßfehler u. ä.) zurückzuführen sind. Selbstverständlich kann somit im taxonomischen Arbeitsbereich eine Art nur näherungsweise festgelegt werden, wobei es für den arbeitstechnischen Ablauf von geringerem Interesse sein mag ob dabei mit Hilfe der erstellten Alternativgruppen Arten, Unterarten oder Artengruppen von Geschwisterarten erfaßt werden.

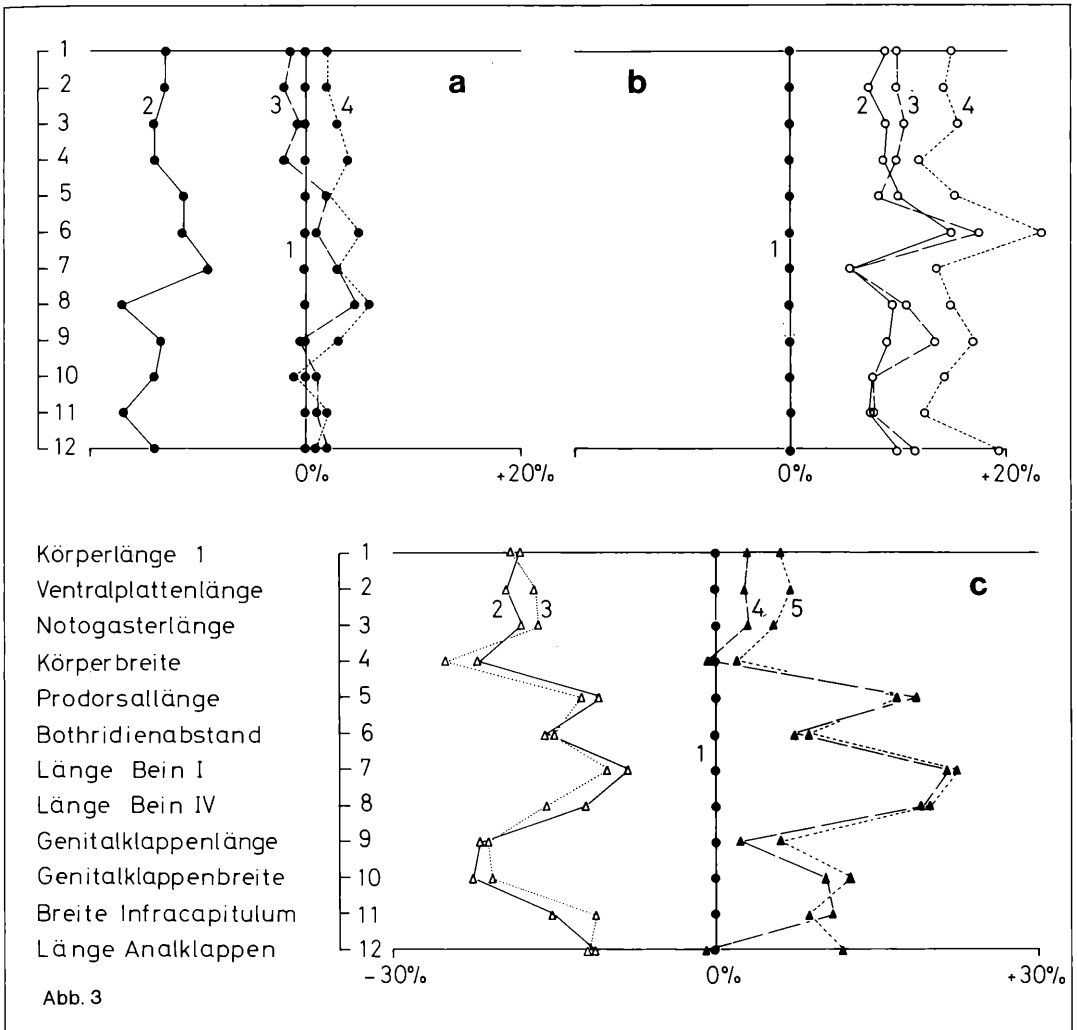
Für den Vergleich werden Proportionalitätsdiagramme (Diagramme a–c) angewendet. Da es sich bei den hier verglichenen adulten, weiblichen Individuen unterschiedlicher Fundorte um Arthropoden ohne kontinuierliches Wachstum handelt, somit also eventuell auftretende, allometrische Proportionalitätsveränderungen im Bereich der gewählten Merkmale des Ektoskelettes unberücksichtigt bleiben können, sind die hier angewandten Proportionalitätsdiagramme anders als das Diagramm von SIMPSON (1941) ausgeführt. In den vorliegenden Diagrammen werden die miteinander verglichenen und untereinander größenabhängig korrelierten Mittelwerte der gewählten Meßstrecken des Ektoskelettes der Vergleichspopulationen bezüglich ihrer prozentualen Abweichung von den entsprechenden Mittelwerten der Nullpopulation (Individuen der Population 1, Spiekeroog) erfaßt. Die entsprechenden Abweichungen sind auf der horizontalen Linie der Diagramme aufgetragen und die Meßstrecken der verglichenen Merkmale (Meßstrecken 1–12) sind entlang der Vertikalen angeordnet. Genauere Angaben zur Definition der Meßstrecken und zur Methodik finden sich bei WOAS (1975).

Da lediglich die konstanten Abweichungen der Merkmale der Individuen unterschiedlicher Populationen von den entsprechenden Merkmalen der Tiere der Nullpopulation (Spiekeroog) zur Erstellung von Alternativgruppen von Interesse sind, ist die Anzahl der hierfür zu messenden Individuen je Population ohne wesentlichen Belang. So wird z. B. im Diagramm a lediglich ein einziges Individuum der Population Cacharel mit den Individuen der Nullpopulation verglichen und hierbei die prozentuale Abweichungen der direkten Einzelwerte der Meßstrecken des Tieres von den Mittelwerten der entsprechenden Meßstrecken der Exemplare der Nullpopulation ermittelt.

Aus den einzelnen Diagrammen lassen sich die nachstehenden Schlußfolgerungen ziehen:

Diagramm a

Für den hier vorliegenden Fall lassen sich keinerlei Gruppen erstellen, die sich in Bezug auf die Nullpopulation hinsichtlich ihrer Körperproportionen konstant alternativ verhalten. Für das Einzeltier aus Cacharel und die Individuen aus Seixas und Laboe liegen jeweils unterschiedliche Abweichungen der Körperproportionen von den entsprechenden Proportionen der Exemplare der Nullpopulation vor. Einzelne Abweichungen lassen sich teilweise insbesondere im Fall des Einzeltieres aus Cacharel, auf Meßfeh-



ler zurückführen, wie es etwa für die hier gemessene Länge des Beines IV (Meßstrecke 8) anzunehmen ist.

Diagramm b

Die Individuen der Fundorte Siikajoki, Jadebusen und Huntebrück (Populationen 2–4) weichen konstant im Merkmal 6 (Bothridienabstand (und in der Körpergröße von den Individuen der Population 1 (Nullpopulation, Spiekeroog) ab. Bezogen auf die Körperlänge weisen die Tiere der Populationen 2–4 ausnahmslos einen größeren Bothridienabstand als die Tiere der Nullpopulation auf. Ferner sind sie zusätzlich alle größer als die Tiere aus Spiekeroog. Die Aufstellung einer Alternativgruppe, bestehend aus den Individuen der Populationen 2–4 scheint daher gerechtfertigt, zumal sich die Tiere der unterschiedlichen und weit auseinanderliegenden Fundorte nur unwesentlich voneinander unterscheiden. Sie verfügen zudem einheitlich über 12 Borsten je Genitalklappe, wohingegen die Individuen der Nullpopulation nur mit 9 Genitalborsten ausgestattet sind. Damit können die Individuen der Population 1 als eine Alterna-

tivgruppe den Individuen der Populationen 2–4 als zweite Alternativgruppe gegenübergestellt werden. Beiden Alternativgruppen wird jeweils der Status einer Art zuerkannt:

Hermannia pulchella (Alternativgruppe der Individuen von Population 1)

Hermannia subglabra (Alternativgruppe der Individuen der Populationen 2–4)

Diagramm c

Sowohl die kleinen Individuen der Populationen 2 und 3 (Fundorte Marseille und Družba) als auch die die größeren Individuen der Populationen 4 und 5 (Fundorte Rovinj und Družba) verhalten sich bezüglich ihrer Körperproportionen und ihrer Körpergröße alternativ zu den Individuen der Nullpopulation. Obwohl die Fundorte der Individuen der Populationen 2 und 3 weit auseinanderliegen, weisen sie, in bezug auf ihre Körperproportionen, eine erstaunliche Konstanz auf. Das gleiche gilt für die Individuen der Populationen 4 und 5. Trotz der scheinbaren Übereinstimmung in der Abweichungscharakteristik der Körperproportionen der In-

dividuen der kleinen und der großen Form von den Proportionen der Tiere der Nullpopulation, entsprechen sie sich in ihren biometrischen Abweichungen nicht vollständig. So ist das Längen-Breitenverhältnis der Genitalklappen (Meßstrecken 9 und 10) der Individuen der Populationen 2 und 3 weitgehend gleich mit dem entsprechenden Verhältnis bei den Tieren der Nullpopulation. In bezug auf ihre Länge sind dahingegen die Genitalklappen der Individuen der Populationen 4 und 5 wesentlich breiter als dies bei den Tieren der Nullpopulation der Fall ist.

Damit sind die Tiere der Populationen 4 und 5 zugleich von den Tieren der Populationen 2 und 3 unterschieden. Ferner unterscheiden sich die Tiere der Populationen 4 und 5 durch ihre Epimeralborstenformel (3-1-4-5) von den Tieren der Populationen 2 und 3 (Epimeralborstenformel 3-1-5-5) und weisen zudem einen anders gestalteten Pedipalpus als die letzteren auf. Es verhalten sich also die Individuen der Populationen 2 und 3 sowie der Populationen 4 und 5 jeweils alternativ zu den Tieren der Nullpopulation, wobei die Art des jeweiligen Unterschiedes von den Individuen der Nullpopulation jeweils wiederum verschieden ist. Die Individuen der Nullpopulation wiederum sind zum einen alternativ in bezug auf die Tiere der Populationen 2 und 3 und zum anderen alternativ in bezug auf die Tiere der Populationen 4 und 5. Die Abweichung der Individuen der Population 4 von den Individuen der Population 5 in bezug auf das Merkmal 12 (Meßstrecke der Anallänge) ist wahrscheinlich auf einen Meßfehler zurückzuführen, zumal nur 3 Tiere aus der Population 4 gemessen worden sind.

Entsprechend den Anmerkungen für das Beispiel b sind somit die Tiere der Population 1, der Populationen 2 und 3 sowie der Populationen 4 und 5 jeweils einer eigenen Alternativgruppe zuzuordnen. Den Alternativgruppen wird der Status von Arten zuerkannt:

Hermannia pulchella (Alternativgruppe der Individuen von Population 1)

Hermannia minuta (Alternativgruppe der Individuen der Populationen 2, 3)

Hermannia schusteri (Alternativgruppe der Individuen der Populationen 4, 5)

Der Begriff Alternativgruppe ist also immer durch den paarigen Vergleich von Individuen unterschiedlicher Vergleichspopulationen verschiedener Fundorte mit den Individuen einer Eich- oder Nullpopulation begründet. Dieser Vergleich muß nicht immer, wie im vorliegenden Beispiel, auf der Basis des biometrischen Ähnlichkeitsvergleiches erfolgen. Er kann auch mit Hilfe andersgearteter Merkmale vorgenommen werden.

Abbildung 4. Schema der Definition von Aufspaltungs- und Abspaltungsgruppen

In der rezenten Zeitebene (rez.) ist die Artengruppe b mit den Arten b 1 und b 2 von der Verwandtschaftsgruppe mit den Artengruppen c–f (gekennzeichnet durch die Leitmerkmalsausprägung A' im schraffierten Bereich) durch die Leitmerkmalsausprägung A unterschieden. Das Merkmalsbündel der Artengruppe b verfügt gleichzeitig über die bündelspezifischen Zusatzmerkmale B, C, D und E, während das Merkmalsbündel der Verwandtschaftsgruppe mit den Artengruppen c–f keine bündelspezifischen Zusatzmerkmale aufweist.

Ferner läßt sich, in der gleichen Zeitebene, die Artengruppe c mit den Arten c 1 und c 2 von einer Verwandtschaftsgruppe mit den Artengruppen d–f (gekennzeichnet durch

die Leitmerkmalsausprägung B 2 im schraffierten Bereich) mittels der Leitmerkmalsausprägung B 1 unterscheiden. Das Merkmalsbündel dieser Artengruppe weist zusätzlich die bündelspezifischen Zusatzmerkmale C 1, D 1 und F auf, während dem Merkmalsbündel der entsprechenden Verwandtschaftsgruppe (Verwandtschaftsgruppe mit den Artengruppen d–f) die bündelspezifischen Zusatzmerkmale fehlen.

Ebenfalls in der rezenten Zeitebene läßt sich, mit Hilfe der Leitmerkmalsausprägung C 2 die Artengruppe d mit den Arten d 1 und d 2 von der Verwandtschaftsgruppe mit den Artengruppen e–f (gekennzeichnet durch die Leitmerkmalsausprägung C 3 im schraffierten Bereich) unterscheiden. Auch hier verfügt das Merkmalsbündel der Artengruppe d über bündelspezifische Zusatzmerkmale (D 2 und G), während das Merkmalsbündel der entsprechenden Verwandtschaftsgruppe keinerlei bündelspezifische Zusatzmerkmale aufweist.

Schließlich läßt sich, ebenfalls innerhalb der rezenten Zeitebene, die Artengruppe e mit den Arten e 1 und e 2 von der Artengruppe f mit den Arten f 1 und f 2 mit Hilfe des Leitmerkmals D (Leitmerkmalsausprägungen D 3 und D 4) unterscheiden, wobei die Merkmalsbündel beider Artengruppen jeweils über ein bündelspezifisches Zusatzmerkmal (H und I) verfügen.

Dabei gilt, daß eine Arten- oder Verwandtschaftsgruppe bezüglich ihrer Artensammensetzung um so homogener ist, je mehr bündelspezifische Zusatzmerkmale ihr entsprechendes Merkmalsbündel aufweist. So gesehen steht im vorliegenden Beispiel immer eine weitgehend homogene Artengruppe einer inhomogeneren Verwandtschaftsgruppe gegenüber. Nur im Fall der beiden Artengruppen e und f kann festgestellt werden, daß sie sich, hinsichtlich ihrer Homogenität der Artensammensetzung, gleichen, da die Merkmalsbündel beider Artengruppen jeweils über ein bündelspezifisches Zusatzmerkmal verfügen.

Um hier eine Interpretation geben zu können, muß die Entwicklung der Arten- und Verwandtschaftsgruppen in der Zeit betrachtet werden. Im vorliegenden Beispiel besteht eine Stammart a über die Zeitebenen I, II und III hinweg und erlischt beim Erreichen der Zeitebene IV (stark durchgezogene Linie). Die Stammart ist dabei potentiell in der Lage alle diejenigen Merkmale hervorzubringen, die letztlich die Arten der Artengruppen b–f kennzeichnen. Innerhalb der Stammart besteht ein gewisses genetisches Gleichgewicht, was durch den freien genetischen Austausch zwischen ihren zentralen Teilpopulationen ermöglicht wird (siehe hierzu auch Abbildung 1 und 2). Bedingt durch den Aufbau von Isolationsmechanismen zwischen den zentralen und den peripheren Teilpopulationen der Stammart kann es zur Abtrennung der peripheren von den zentralen Teilpopulationen kommen, wobei damit gleichzeitig ein Speziationsprozeß in Gang gesetzt wird. Ist es dabei (z. B. infolge von Allel-Drift) zu einer Massierung bestimmter Allele aus den zentralen Teilpopulationen der Stammart in einer der peripheren Teilpopulationen gekommen, so kann sich diese Teilpopulation bereits sehr stark (wenigstens in ihren genetischen Eigenschaften) von den zentralen Teilpopulationen unterscheiden. Bei der einsetzenden Speziation wandeln sich dann die Individuen der peripheren Teilpopulation stärker als diejenigen der zentralen Teilpopulationen ab, da die letzteren keinem eigentlichen Speziationsprozeß unterliegen. Dies liegt zum einen darin begründet, daß die periphere Teilpopulation (z. B. wegen einer vorliegenden Allel-Drift) eben nur einen Teil der Alleltypen der zentralen

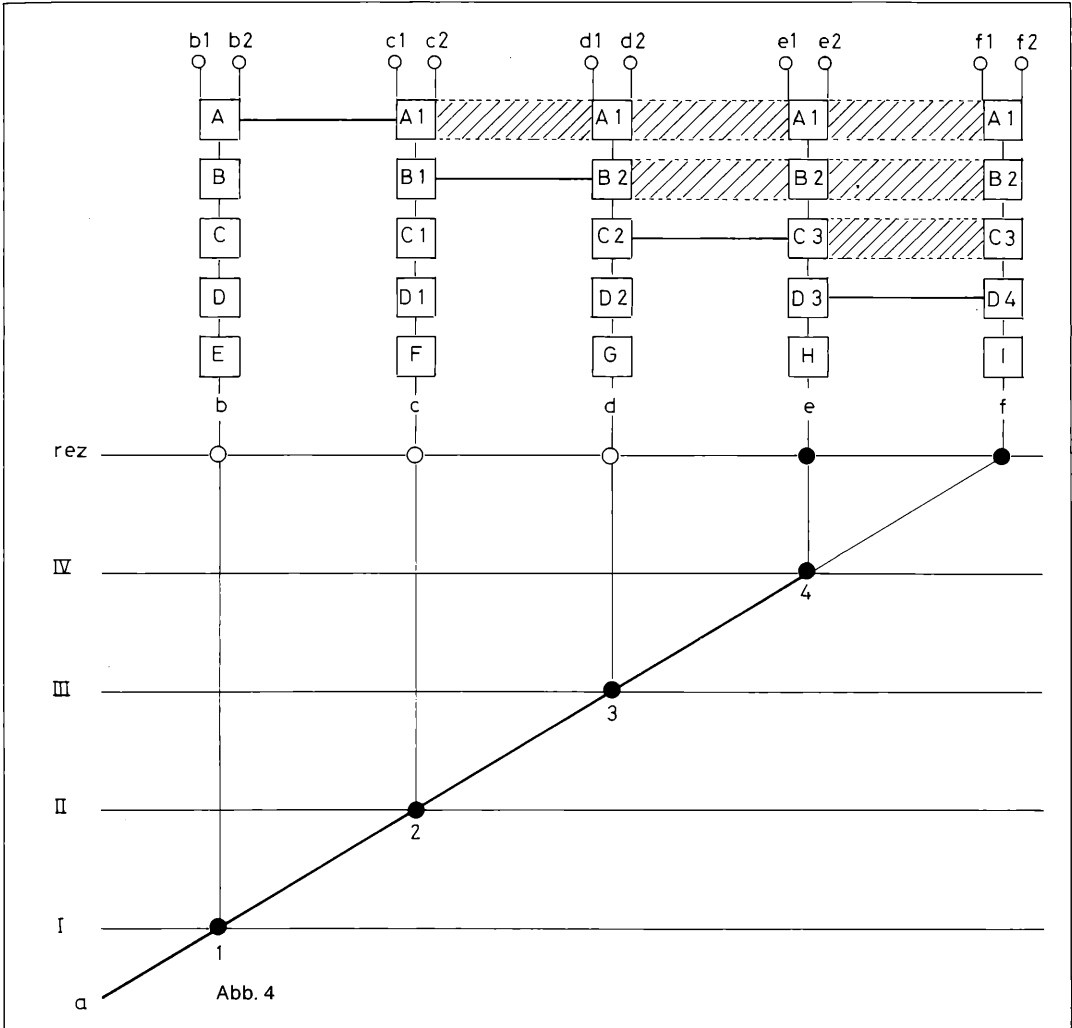


Abb. 4

Teilpopulationen aufweist und sich hierbei etwaige mutierende Allele besonders stark auf die Eigenschaften der Individuen auswirken. Zum anderen verfügen die zentralen Teilpopulationen noch über das ganze Spektrum der Alleltypen der Stammtart, die gleichmäßig über die Individuen dieser Populationen verteilt sind, wodurch hier etwaige mutierende Allele weitgehend ohne Wirkung auf die Eigenschaften ihrer Individuen bleiben, da diese Allele infolge von Rekombinationsvorgängen kontrolliert werden und nur z. B. im rezessiven Erbgang zur Wirkung gelangen können. Wegen des größeren Umfanges unterschiedlicher Allelformen sind jedoch die Zentralpopulationen der Stammtart potentiell zur Bildung unterschiedlicherer Arten als die hier beschriebene, periphere Teilpopulation befähigt. Im geschilderten Fall spaltet die periphere Teilpopulation von den entsprechenden, zentralen Teilpopulationen der Stammtart ab und tritt in die Speziation ein. Im vorliegenden Diagramm spalten daher auch die in sich homogeneren Artengruppen b–d (weiße Kreise) in den Punkten 1, 2 und 3

und den Zeitebenen I, II und III von ihrer jeweiligen, inhomogenen Verwandtschaftsgruppe ab, die sich, aus der rezessiven Zeitebene heraus gesehen, auf die spezifischen Eigenschaften der zentralen Teilpopulationen der Stammtart zurückführen läßt.

Eine Aufspaltung findet offensichtlich nur dann statt, wenn die zentralen Teilpopulationen einer Stammtart derart aufgeteilt werden, daß sich die neu entstehenden, peripheren Teilpopulationen hinsichtlich der Art der Allele und Homogenität der Allelverteilung weitgehend entsprechen. Die somit entstehenden Artengruppen gleichen sich dann zwar in bezug auf die Homogenität der in ihnen auftretenden morphologischen Unterschiede zwischen den Arten, sind aber voneinander in bezug auf die vorhandenen Merkmale unterschieden, da jede dieser Artengruppen einem eigenen Speziationsprozeß ausgesetzt war. Eine solche Aufspaltung stellt im vorliegenden Diagramm die Bildung der Artengruppen e und f (schwarze Kreise) in der Zeitebene IV, dar, wobei gleichzeitig die Stammtart a als solche erlischt.

In der Evolution ist die Abspaltung von Arten oder Artengruppen aus ihrer jeweiligen Stammart sicherlich die Regel. Eine Aufspaltung der Stammart in Tochterarten findet wohl seltener statt, was schon aus den besonderen Bedingungen für eine solche Aufspaltung hervorgeht. Bezogen auf das Artniveau stellt die Abspaltung auch keine echte Dichotomie dar. So entstehen z. B. die Artengruppen e und f zeitgleich innerhalb der Zeitebene IV. Die Abspaltung der Artengruppen b–d entstehen dagegen in einer zeitlichen Abfolge innerhalb der Zeitebenen I, II und III. Bleibt bei der Rekonstruktion der Ableitung dieser Artengruppen von der Stammart der Umstand unberücksichtigt (die Ableitung erfolgt ja aus der rezenter Zeitebene heraus), so würde sich eine Aufspaltung der Stammart in die Artengruppen b, c und d ergeben.

Geht man davon aus, daß Arten- oder Verwandtschaftsgruppen mit gleichem taxonomischen Status (z. B. dem Status einer Familie) bezüglich der Homogenität ihrer Artensammensetzung gleichwertig sein müssen, so sind solche Gruppen mit unterschiedlicher Homogenität der Artensammensetzung auch dann nicht mit dem gleichen taxonomischen Status versehen, wenn sie den gleichen taxonomischen Rang aufweisen.

Somit läßt sich feststellen, daß nur Aufspaltungsgruppen der gleiche taxonomische Status eingeräumt werden kann. Abspaltungsgruppen können jedoch niemals über den gleichen taxonomischen Status wie die entsprechende restliche Verwandtschaftsgruppe (Restgruppe) verfügen. Im vorliegenden Fall würde dies z. B. bedeuten, daß die Artengruppe b (Abspaltungsgruppe) einen anderen taxonomischen Status wie die Verwandtschaftsgruppe mit den Artengruppen c–f (Restgruppe) aufweist.

Aus den oben angeführten Überlegungen lassen sich die beiden Spaltungsmodi (Ab- und Aufspaltung) wie folgt definieren:

1. Gruppen deren Merkmalsbündel über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen, spalten von solchen Gruppen ab, deren Merkmalsbündel keine bündelspezifischen Zusatzmerkmale aufweisen.
2. Eine Aufspaltung liegt dann vor, wenn die Merkmalsbündel der entstehenden Gruppen entweder gemeinsam über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen oder nur durch die Merkmalsausprägungen ihrer Leitmerkmale gekennzeichnet sind.

Es muß jedoch festgestellt werden, daß es keine feste Abgrenzung zwischen einer Auf- und einer Abspaltung gibt. In einem fortlaufenden Spaltungsprozeß, wie etwa in dem vorliegenden Beispiel, nimmt die Abspaltung immer mehr den Charakter einer Aufspaltung an, wenn die Anzahl der bündelspezifischen Zusatzmerkmale der dabei entstehenden Merkmalsbündel immer mehr aneinander angeglichen wird. Abspaltungen treten vor allen Dingen dann häufig auf, wenn einzelne Arten aus einer übergeordneten Arten- oder Verwandtschaftsgruppe abgeleitet werden müssen. Dies ist erklärlich, da Arten, bezüglich ihrer Individuen, eine größere Homogenität als die entsprechenden Restgruppen aufweisen, deren Individuen ja wiederum vielfach unterschiedlichen Arten oder Artengruppen zuzuordnen sind.

Abbildung 5. Merkmalskladogramm der Gattung *Hermania*

Im vorliegenden Kladogramm wird die Ableitung der Alternativgruppen A–N (präsumptive Arten) voneinander dargestellt. Es handelt sich dabei um Gruppen denen die nachstehenden Artnamen zugeordnet sind.

Alternativgruppen	Artnamen
A	<i>H. gibba</i>
B	<i>H. jesti</i>
C	<i>H. convexa</i>
D	<i>H. nodosa</i>
E	<i>H. gracilis</i>
F	<i>H. polystriata</i>
G	<i>H. pseudonodosa</i>
H	<i>H. reticulata</i>
I	<i>H. scabra</i>
J	<i>H. pulchella</i>
K	<i>H. subglabra</i>
L	<i>H. minuta</i>
M	<i>H. intermedia</i>
N	<i>H. schusteri</i>

Alle Merkmalsbündel, die eine gemeinsame Spaltungseinheit bilden, sind durch schwarze Kreise gekennzeichnet. Merkmalsbündel die unterschiedlichen Spaltungseinheiten angehören und somit auch nicht miteinander verglichen werden dürfen, sind durch weiße Kreise dargestellt. So bildet z. B. das Ausgangsbündel AB eine Spaltungseinheit mit den beiden Basisbündeln BAB 1 und BAB 2 aus. Das Merkmalsbündel der Alternativgruppe C gehört indessen einer anderen Spaltungseinheit als die Merkmalsbündel der Alternativgruppen A und B an. Vielmehr bildet das Merkmalsbündel dieser Alternativgruppe in Form des Folgebündels 2 eine Spaltungseinheit mit dem Folgebündel 1 und dem Basisbündel BAB 1. Das Basisbündel BAB 2 wiederum bildet eine intermediäre Spaltungseinheit mit den Folgebündeln 3, 4 und 5 aus. Dabei stellt z. B. das Folgebündel 3 das basale Folgebündel der Spaltungseinheit mit den distalen Folgebündeln 7 und 6 dar. Das Folgebündel 1 bildet wiederum das basale Folgebündel der Spaltungseinheit mit den distalen Folgebündeln der Alternativgruppen A und B aus. Da hier jedoch die distalen Folgebündel lediglich Alternativgruppen kennzeichnen, stellen sie terminale Folgebündel einer terminalen Spaltungseinheit dar. Jeweils die distalen Bündel einer Spaltungseinheit (im ersten Spaltungsschritt die Basisbündel BAB 1 und BAB 2, im zweiten Spaltungsschritt die Folgebündel 1 und 2 oder die Folgebündel 3, 4 und 5 und in den weiteren Spaltungsschritten die distalen Folgebündel) werden miteinander auf ihren taxonomischen Abstand (TA) hin verglichen.

Der taxonomische Abstand ermittelt sich aus der Anzahl der Leitmerkmale, die vermittelt ihrer Ausprägungen (alternative Strukturen homologer Lage) die distalen Merkmalsbündel einer Spaltungseinheit voneinander unterscheiden. So sind z. B. im ersten Spaltungsschritt die Basisbündel BAB 1 und BAB 2 durch die Ausprägungen von 8 Leitmerkmalen voneinander unterschieden. In der Spaltungseinheit mit dem Basisbündel BAB 2 unterscheiden sich die Folgebündel 3 und 5 durch die Ausprägungen von 2 Leitmerkmalen voneinander. Da das Folgebündel 4 in dieser Spaltungseinheit jeweils in einer seiner Leitmerkmalsausprägungen sowohl mit dem Folgebündel 3 als auch mit dem Folgebündel 5 übereinstimmt, beträgt der taxonomische Abstand jeweils TA = 1, während derselbe für die bei-

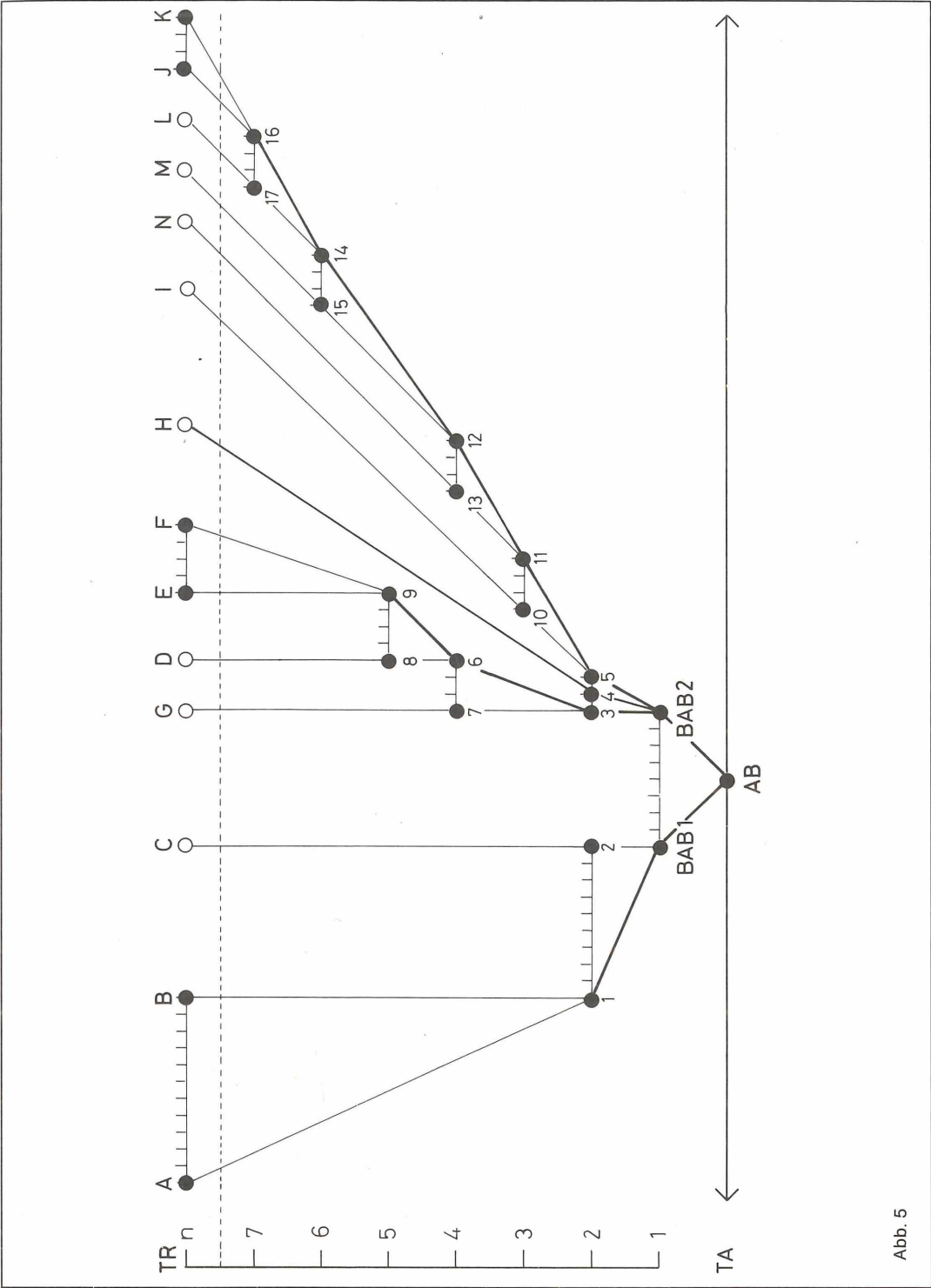


Abb. 5

den Basisbündel mit TA = 8 anzugeben ist. Die jeweiligen taxonomischen Abstände zwischen den distalen Merkmalsbündeln einer Spaltungseinheit sind dabei durch waagerechte dünne Verbindungslinien angedeutet, die so viele Unterteilungen aufweisen, wie Leitmerkmale an der Spaltung der betreffenden Merkmalsbündel beteiligt sind. Die unterschiedlichen taxonomischen Abstände sind jeweils einem spezifischen taxonomischen Rang (TR) zugeordnet, der im Diagramm auf der Senkrechten angeordnet ist. Da die Basisbündel BAB 1 und BAB 2 über den taxonomischen Rang TR = 1 verfügen, nimmt der taxonomische Abstand der beiden Basisbündel ebenfalls den taxonomischen Rang TR = 1 an. Merkmalsbündel von Alternativgruppen weisen keine Leitmerkmale auf. Daher wird bei ihnen der taxonomische Abstand anhand ihrer Alternativmerkmale ermittelt. So sind z. T. die Merkmalsbündel der Alternativgruppen A und B durch die Merkmalsausprägungen von 11 Alternativmerkmalen voneinander unterschieden, was durch eine in 11 Abschnitten unterteilte, dünne und waagrecht verlaufende Verbindungslinie zwischen diesen beiden Merkmalsbündeln dargestellt ist. Da Merkmalsbündel, die lediglich durch Alternativmerkmale gekennzeichnet sind, nur über den unbestimmten taxonomischen Rang TR = n verfügen, nimmt der taxonomische Abstand (TA = 11) zwischen diesen beiden Merkmalsbündeln ebenfalls diesen unbestimmten taxonomischen Rang an. Im Kladogramm werden Aufspaltungen von Abspaltungen unterschieden. Alle Merkmalsbündel, die Aufspaltungsgruppen kennzeichnen (es handelt sich hierbei um die Basisbündel BAB 1 und BAB 2 sowie um die Folgebündel 3, 4 und 5) sind durch bündelspezifische Zusatzmerkmale gekennzeichnet und durch kräftige Linien miteinander verbunden. Alle distalen Folgebündel der unterschiedlichen, im Kladogramm dargestellten Spaltungseinheiten, die ebenfalls über bündelspezifische Zusatzmerkmale verfügen, sind dann durch dünne Linien mit dem jeweiligen basalen Folgebündel verbunden, wenn das entsprechende zweite distale Folgebündel der jeweiligen Spaltungseinheit über keine bündelspezifischen Zusatzmerkmale verfügt. In solchen Spaltungseinheiten kennzeichnen distale Folgebündel mit bündelspezifischen Zusatzmerkmalen Abspaltungsgruppen, während die distalen Folgebündel ohne bündelspezifische Zusatzmerkmale die entsprechenden Restgruppen charakterisieren. So kennzeichnet z. B. das distale Folgebündel 10, innerhalb der Spaltungseinheit mit dem basalen Folgebündel 5 eine Abspaltungsgruppe, während das Folgebündel 11 dieser Spaltungseinheit die dazugehörige Restgruppe charakterisiert. Die Abspaltungsgruppe wird dabei lediglich durch die Art *H. scabra* (Alternativgruppe I) repräsentiert, weshalb die dünne Verbindungslinie über das Folgebündel 10 hinaus zu der entsprechenden Alternativgruppe hin verlängert ist. Die Restgruppe enthält die Arten *H. pulchella*, *H. subglabra*, *H. minuta*, *H. intermedia* und *H. schusteri* (dargestellt durch die Alternativgruppen J–N). Alle Merkmalsbündel (im Kladogramm ausschließlich Folgebündel), die Restgruppen kennzeichnen, sind ebenfalls durch kräftige Linien miteinander verbunden. Bei diesen Merkmalsbündeln handelt es sich um die Folgebündel 1, 6, 9, 11, 12, 14 und 16. Die kräftigen Verbindungslinien zwischen den einzelnen, unterschiedlichen Merkmalsbündeln stellen die Stammlinien der unterschiedlichen Verwandtschafts- oder Artengruppen dar. So verbindet die Stammlinie der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* das Ausgangsbündel AB mit dem Basisbündel BAB 1 und dem Folgebündel 1. Die

Stammlinie der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* verbindet das Ausgangsbündel mit dem Basisbündel BAB 2. Die Stammlinie der Artengruppe *H. nodosa* verbindet das Basisbündel BAB 2 mit den Folgebündeln 3, 6, und 9. Die Stammlinie der Art *H. reticulata*, die aufgrund der intermediären Stellung dieser Art etwas dünner als die anderen Stammlinien gezeichnet ist, verbindet das Basisbündel BAB 2 mit dem Folgebündel 4 und ist über das Folgebündel hinaus bis zur Alternativgruppe H hin verlängert. Die Stammlinie der Artengruppe *H. subglabra* schließlich, verbindet das Basisbündel BAB 2 mit den Folgebündeln 5, 11, 12, 14 und 16.

Terminale Folgebündel, die in Form einer terminalen Aufspaltung eine terminale Spaltungseinheit bilden, sind mit ihren jeweiligen basalen Folgebündeln nur durch dünne Linien verbunden. Als Beispiel sei hier auf die Verbindung der terminalen Folgebündel der Alternativgruppen A und B mit ihrem basalen Folgebündel 1 hingewiesen.

Das Kladogramm zeigt die nachstehende Unterteilung des Ausgangsmaterials (gekennzeichnet durch die Merkmale des Ausgangsbündels AB) an: Der erste Spaltungsvorgang ist eine Aufspaltung und führt zur Bildung der beiden Verwandtschaftsgruppen *H. gibba/convexa* und *H. nodosa/subglabra* (gekennzeichnet durch die Basisbündel BAB 1 und BAB 2). Aus der Stammlinie der Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa* spaltet zuerst die Art *H. convexa* (Alternativgruppe C, gekennzeichnet durch das Folgebündel 2) ab. Die verbleibende Restgruppe (gekennzeichnet durch das Folgebündel 1) wird, infolge einer terminalen Aufspaltung, in die Alternativgruppen A und B (Arten *H. gibba* und *H. jesti*) untergliedert, wobei jede dieser Alternativgruppen durch ihr spezifisches, terminales Folgebündel gekennzeichnet ist.

Die Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* wird in Form einer intermediären Aufspaltung in die Artengruppe *H. nodosa* (gekennzeichnet durch das Folgebündel 3), die intermediäre Art *H. reticulata* (Alternativgruppe H, gekennzeichnet durch das Folgebündel 4) und die Artengruppe *H. subglabra* (kennzeichnendes Folgebündel 5) untergliedert. Aus der Stammlinie der Artengruppe *H. nodosa* werden der Reihenfolge nach die Art *H. pseudonodosa* (Alternativgruppe G, gekennzeichnet durch das Folgebündel 7) und die Art *H. nodosa* (Alternativgruppe D, gekennzeichnet durch das Folgebündel 8) abgespalten. Durch einen terminalen Aufspaltungsschritt erhält man schließlich die terminalen Folgebündel der Alternativgruppen E (Art *H. gracilis*) und F (Art *H. polystriata*).

Aus der Stammlinie der Artengruppe *H. subglabra* werden der Reihenfolge nach die Arten *H. scabra* (Alternativgruppe I, kennzeichnendes Folgebündel 10), *H. schusteri* (Alternativgruppe N, kennzeichnendes Folgebündel 13), *H. intermedia* (Alternativgruppe M, kennzeichnendes Folgebündel 15) und *H. minuta* (Alternativgruppe L, kennzeichnendes Folgebündel 17) abgespalten. Die verbleibende Restgruppe (kennzeichnendes Folgebündel 16) wird in Form einer terminalen Aufspaltung in die Alternativgruppen J und K (Arten *H. pulchella* und *H. subglabra*) untergliedert, wobei diese jeweils durch ihr spezifisches terminales Folgebündel ausgezeichnet sind.

Der taxonomische Unterschied zwischen den verschiedenen Auf- oder Abspaltungsgruppen wird durch die unterschiedlichen, zwischen ihnen bestehenden taxonomischen Abstände mit ihren jeweiligen taxonomischen Rängen dargestellt.

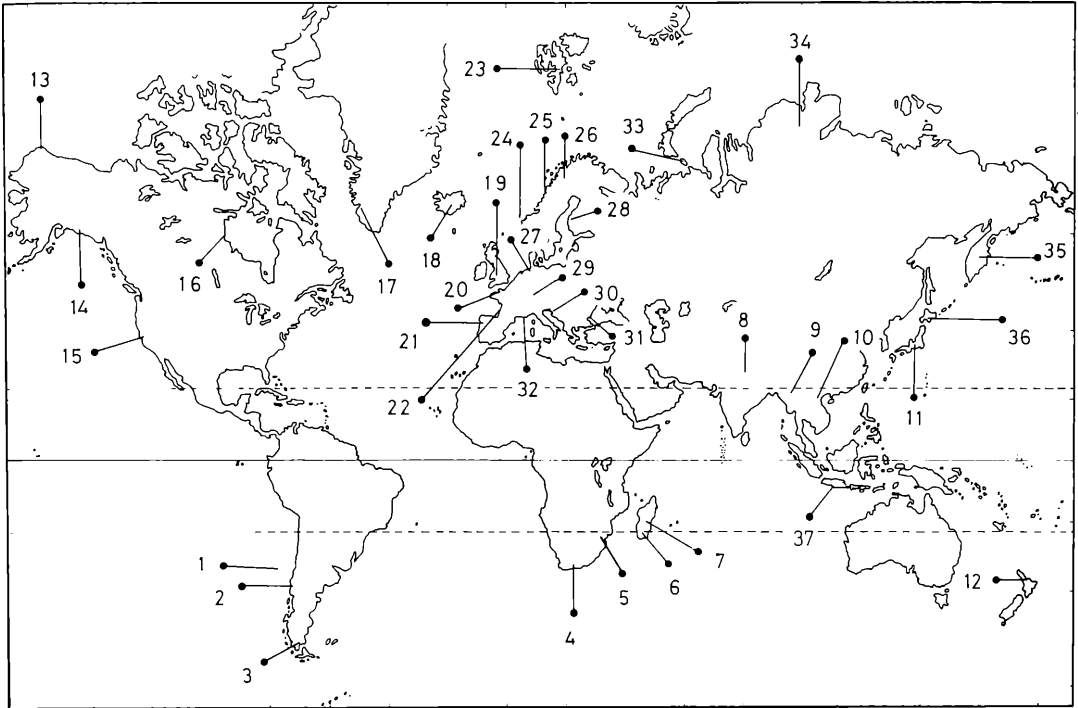


Abbildung 6. Fundorte der Arten der Hermanniidae.

Fundgebiet	Arten
1 Juan Fernandez-Inseln	<i>Phyllhermannia dentata</i>
2 Valdivia	<i>Phyllhermannia tuberculata</i>
3 Puntas Arenas	<i>Phyllhermannia dentata glabra</i>
4 Knysna, Kap-Provinz	<i>Phyllhermannia serrata</i>
5 Umlahli, Provinz Natal	<i>Phyllhermannia angulata</i>
6 Mont Papango, Bofotaka, Madagaskar	<i>Phyllhermannia exornata</i>
7 Ambatovositra, Madagaskar	<i>Phyllhermannia pauliani</i>
8 Massiv des Ganesh Himal Nepal, Himalaya	<i>Hermannia jesti</i>
9 Doi Suthep, Thailand	<i>Phyllhermannia gladiata</i>
10 Tu-ly, Vietnam	<i>Phyllhermannia similis</i>
11 Fuji-Füketsu, Fuji-Jama	<i>Phyllhermannia aerolata</i>
12 Verschiedene Fundorte, Neuseeland	<i>Phyllhermannia phyllophora</i>
13 Point Barrow	<i>Hermannia scabra</i>
14 Verschiedene Fundorte, Süd-Alaska	<i>Hermannia polystriata</i>
15 Thomales-bay, Kalifornien	<i>Hermannia pseudonodosa</i>
16 Coppermine, Kanda	<i>Hermannia polystriata</i>
17 Sondre Strömftjord, Grönland	<i>Hermannia reticulata</i>
18 Krisuvik, Island	<i>Hermannia reticulata</i>
19 Verschiedene Fundorte,	<i>Hermannia gibba</i>

England

20 Roscoff, Frankreich	<i>Hermannia convexa</i>
21 Rio Minho, Portugal	<i>Hermannia nodosa</i>
	<i>Hermannia gracilis</i>
	<i>Hermannia pulchella</i>
	<i>Hermannia nodosa</i>
22 Maréchal, Gironde	<i>Hermannia intermedia</i>
23 Spitzbergen	<i>Hermannia reticulata</i>
24 Insel Herdla, Bergen	<i>Hermannia pulchella</i>
25 Tromsö	<i>Hermannia nodosa</i>
26 Thorneträsk, Schweden	<i>Hermannia reticulata</i>
27 Verschiedene Fundorte, Norddeutschland	<i>Hermannia subglabra</i>
	<i>Hermannia pulchella</i>
	<i>Hermannia nodosa</i>
28 Siikajoki, Finnland	<i>Hermannia subglabra</i>
29 Verschiedene Fundorte, Mitteleuropa	<i>Hermannia gibba</i> ,
	<i>Hermannia convexa</i>
	<i>Hermannia nodosa</i>
30 Rovinj, Jugoslawien	<i>Hermannia schusteri</i>
31 Druzba, Varna, Bulgarien	<i>Hermannia schusteri</i>
	<i>Hermannia minuta</i>
32 Marseille, Frankreich	<i>Hermannia minuta</i>
33 Waigatsch, Novaja-Semlja	<i>Hermannia scabra</i>
34 Taimyr-Halbinsel	<i>Hermannia scabra</i>
35 Kamtschka, Kurilen	<i>Hermannia clara</i>
36 Kushiro-City, Hokkaido	<i>Hermannia hokkaidensis</i>
37 Verschiedene Fundorte, Java	<i>Phyllhermannia javaensis</i>
	<i>Phyllhermannia quadrirotunda</i>

Berücksichtigt wurden nur Arten, die in Tabelle 22 aufgeführt sind mit Ausnahme von *Hermannia clara*.

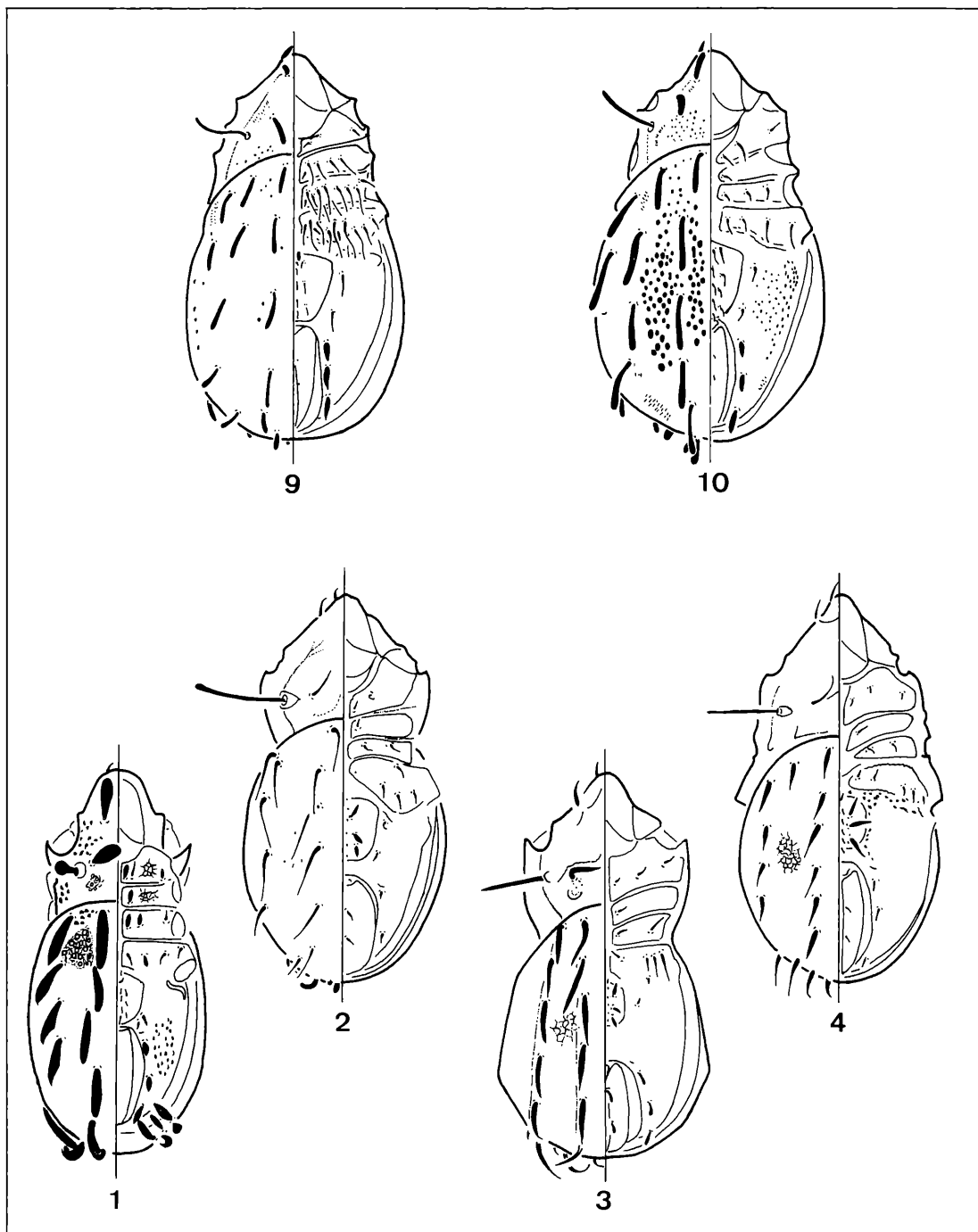
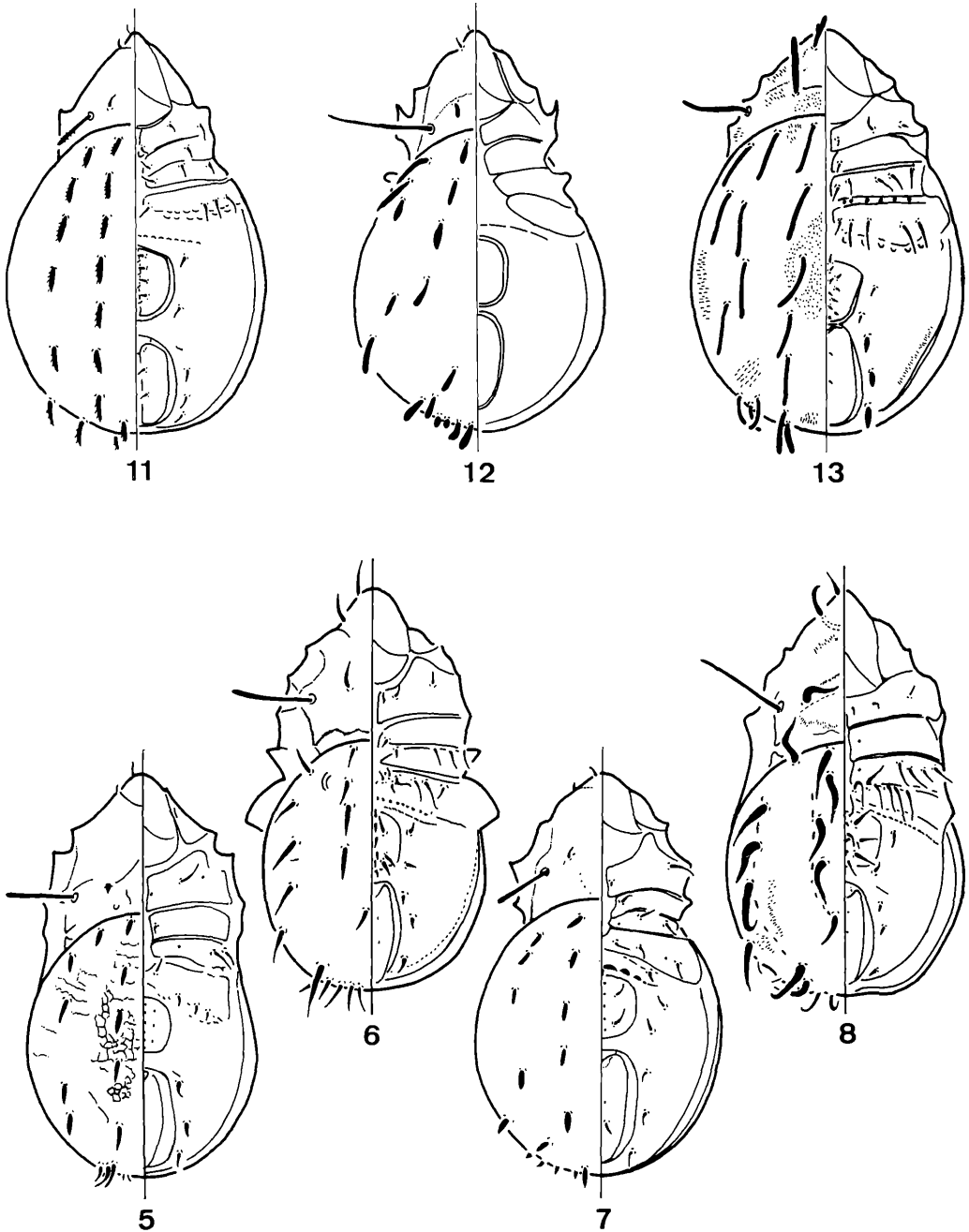


Abbildung 7. Arten der Hermanniidae, gezeichnet nach eigenem Untersuchungsmaterial (9, 10, 13) oder nach Literaturangaben (siehe S. 34). 1 = *Phyllhermannia aerolata*, 2 = *Phyllhermannia angulata*, 3 = *Phyllhermannia serrata*, 4 = *Phyllhermannia pauliani*, 5 = *Phyllhermannia exornata*, 6 = *Phyllhermannia gladiata*, 7 = *Phyllhermannia dentata glabra*, 8 =



Phyllhermannia similis, 9 = *Hermannia jesti*, 10 = *Hermannia gibba*, 11 = *Phyllhermannia dentata*, 12 = *Phyllhermannia phyllophora*, 13 = *Hermannia convexa*.

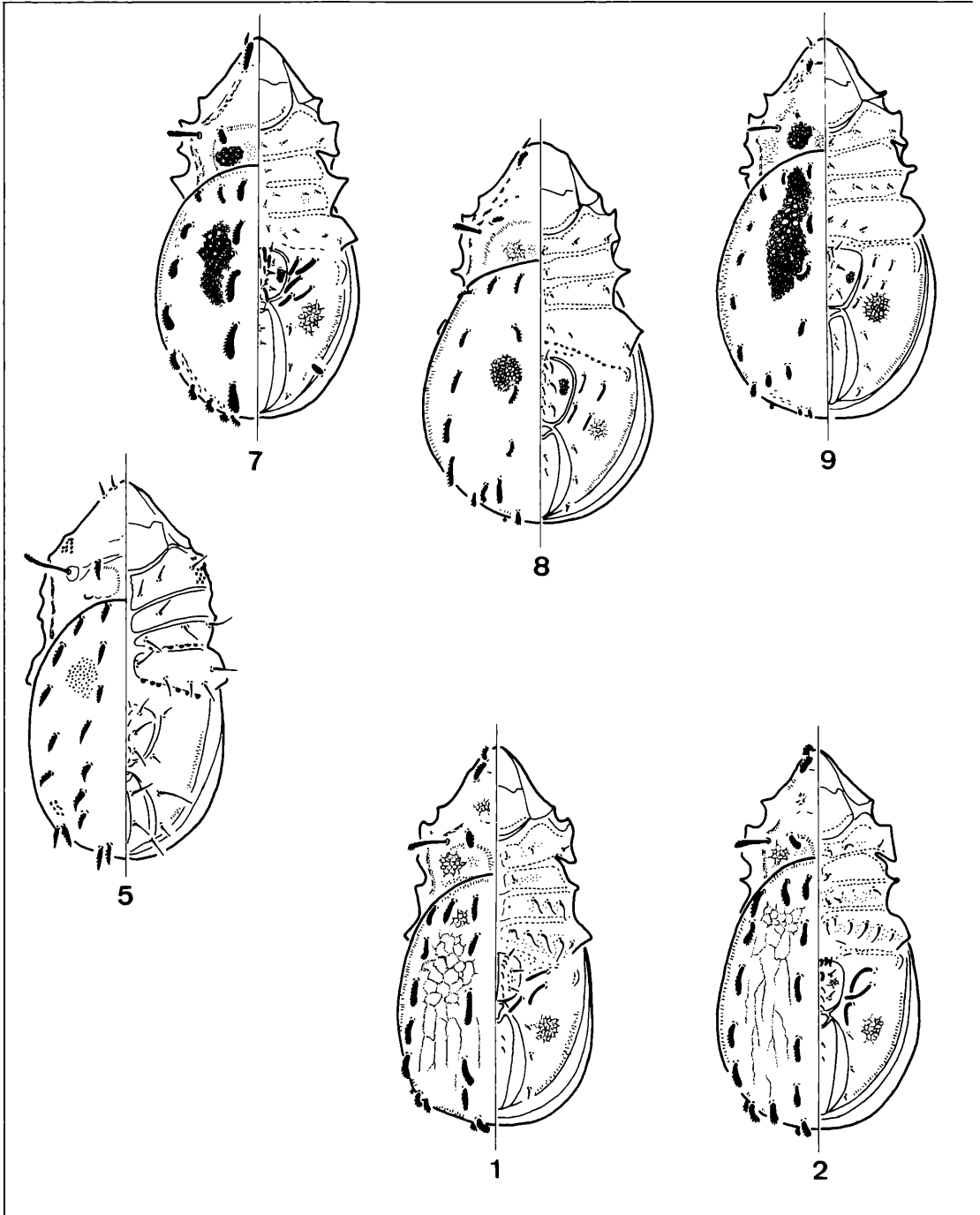
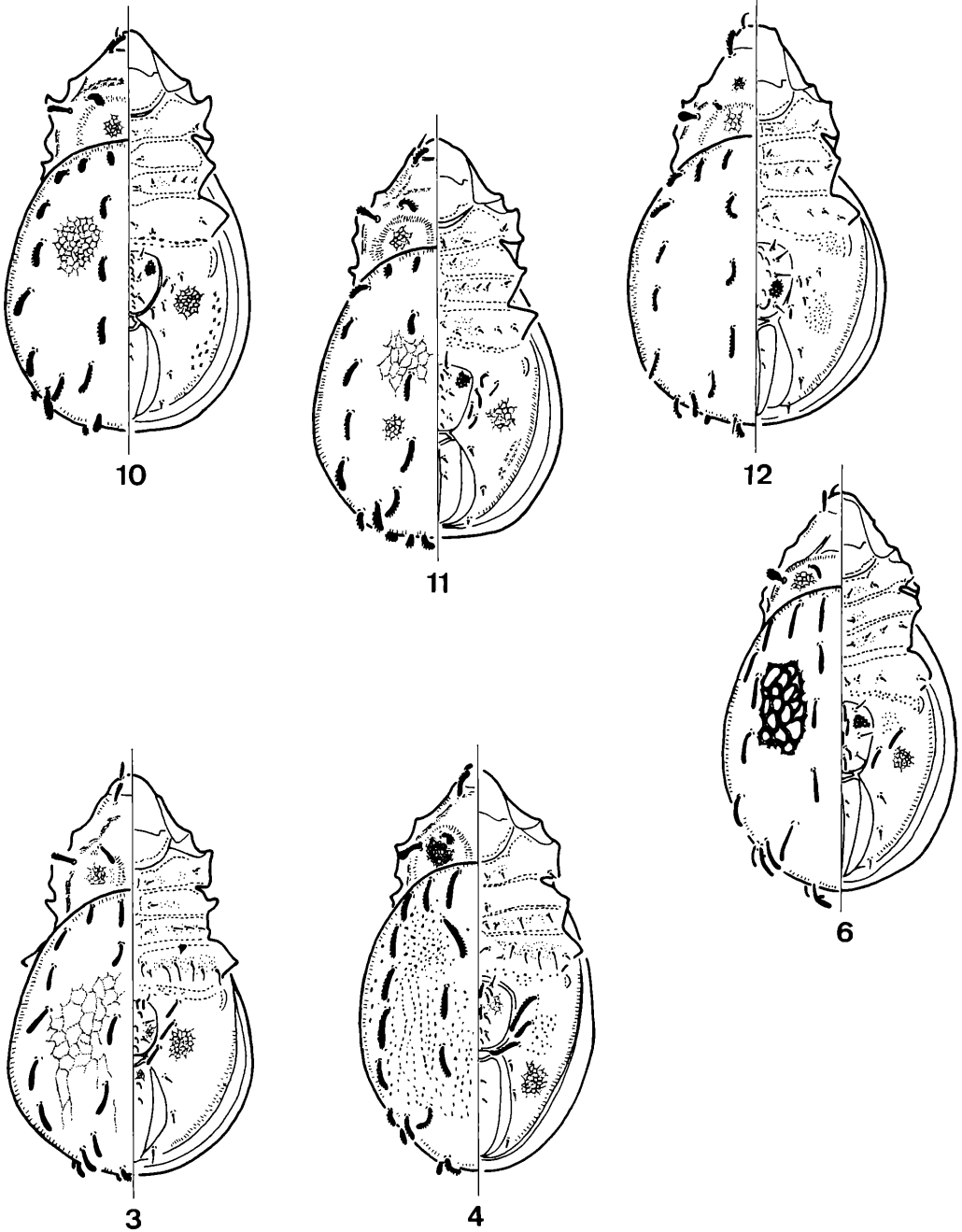


Abbildung 8. Arten der Hermannidae, gezeichnet nach einem Untersuchungsmaterial (1–4, 6–12) oder nach Literaturangaben (siehe S. 34). 1 = *Hermannia polystriata*, 1 = *Hermannia gracilis*, 3 = *Hermannia pseudonodosa*, 4 = *Hermannia*



3 = *Phyllhermannia tuberculata*, 4 = *Hermannia minuta*, 6 = *Hermannia reticulata*, 7 = *Hermannia minuta*, 8 = *Hermannia intermedia*,
 9 = *Hermannia schusteri*, 10 = *Hermannia subglabra*, 11 = *Hermannia pulchella*, 12 = *Hermannia scabra*

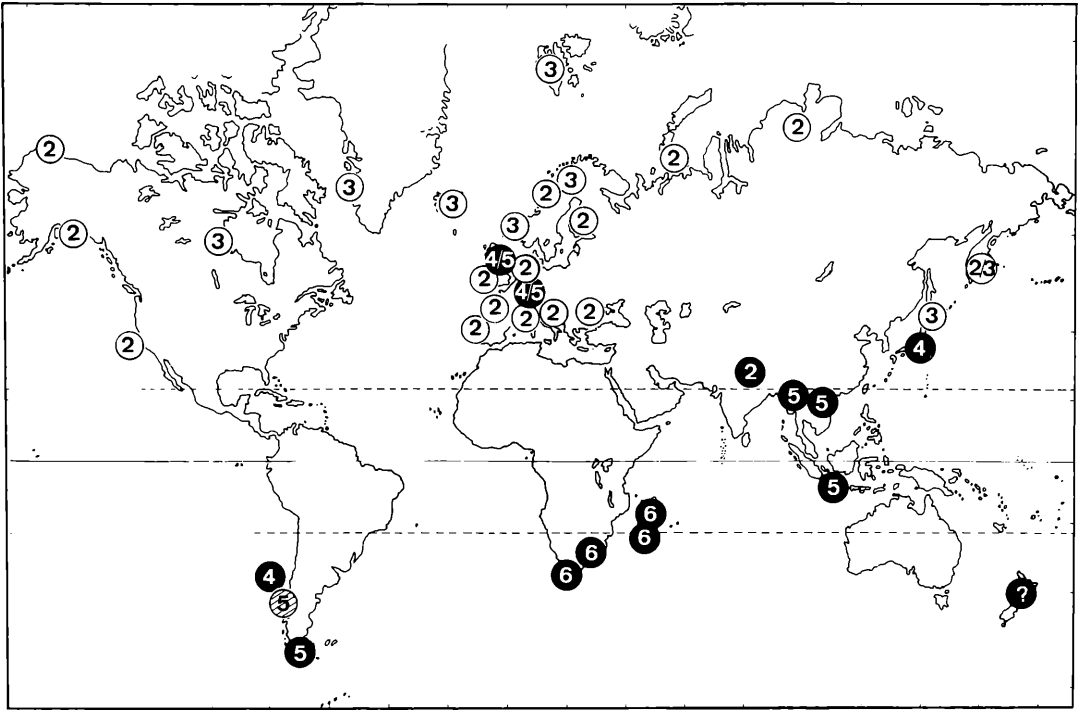


Abbildung 9. Geographische Verteilung der Anzahl plesiomorpher Merkmalsausprägungen der Arten der Hermannidae. Die Zahl in den Kreisen gibt die Anzahl der plesiomorphen Merkmalsausprägungen der Arten des entsprechenden Fundgebietes an (siehe auch Tab. 23). Die Artnamen lassen sich aus der Erklärung zu Abb. 8 entnehmen. Schwarze Kreise = Arten der Verwandtschaftsgruppen *H. gibba/convexa* („*Phyllhermannia*“), weiße Kreise = Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra*, schraffierter Kreis = *Phyllhermannia tuberculata*.

STEFFEN WOAS

Die Arten der Gattung *Hermannia* NICOLET 1855 (Acari, Oribatei). II.

Kurzfassung

Die vorliegende Arbeit basiert auf der Unterteilung der Gattung *Hermannia* in die Verwandtschaftsgruppen *H. gibba/convexa* und *H. nodosa/subglabra* (WOAS 1978, 1979). Es wird eine Beschreibung der Arten *H. subglabra*, *H. pulchella* und *H. pseudonodosa* gegeben, wobei diese Arten der Verwandtschaftsgruppe *H. nodosa/subglabra* angehören. Unter Berücksichtigung der Beschreibung von TRAVÉ (1977) werden einige zusätzliche Angaben zur Struktur des Infracapitulums von *H. jesti* (Verwandtschaftsgruppe *H. gibba/convexa*) gemacht. Die Beschreibung von *H. jesti* wird ferner durch die Darstellung einer Lateralansicht vervollständigt.

Summary

This paper is based on the subdivision of the genus *Hermannia* into a *H. gibba/convexa*-group and into a *H. nodosa/subglabra*-group (WOAS 1978, 1979). A description of the species *H. subglabra*, *H. pulchella* and *H. pseudonodosa*, all of which are belonging to the *H. nodosa/subglabra*-group, is given. According to the description of TRAVÉ (1977) some additional remarks on the structure of the infracapitulum of *H. jesti* (*H. gibba/convexa*-group) are made. The description of *H. jesti* is accomplished by a drawing of the lateral view of this species.

Autor

DR. STEFFEN WOAS, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 4045, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

1. Einleitung

Mit der hier folgenden Aufführung der Arten *H. subglabra*, *H. pulchella* und *H. pseudonodosa* sowie der Art *H. jesti* wird die Beschreibung der Arten der Gattung *Hermannia* zu einem vorläufigen Abschluß gebracht. Zur vollständigen Erfassung des Artenspektrums der Gattung *Hermannia* müßten zum einen noch die Arten der Gattung *Phyllhermannia* und zum anderen die Arten *H. clara* SITNIKOVA (1975 in KRIVOLUTSKIJ & GHILAROV) und *H. hokkaidensis* AOKI (1974) berücksichtigt werden. Von diesen Arten war jedoch trotz aller Bemühungen kein Material zu bekommen. Im Zusammenhang mit der systematischen Stellung dieser Arten innerhalb der Gattung *Hermannia* sei auf WOAS (1981) verwiesen.

Für die Bereitstellung von Material danke ich insbesondere Herrn Prof. Dr. J. TRAVÉ, Banyuls-sur-Mer (Frankreich), Herrn Dr. E. KARPPINEN, Helsinki (Finnland), Herrn Prof. Dr. G. WEIGMANN, Berlin, Herrn Dr. G. SCHULTE, Kiel und Herrn Dr. W. HIRSCHMANN, Fürth/Bayern.

Das Material auf das sich die Beschreibungen be-

ziehen, befindet sich – soweit nicht anders vermerkt – in den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe.

2. Beschreibung der Arten

2.1 *Hermannia subglabra* BERLESE

1910 *Hermannia subglabra* BERLESE, Redia 6 (2): 380

1928 *Hermannia scabra* (L. KOCH) – SELLNICK, Tierwelt Mitteleuropas, 3 (9): 18

1931 *Hermannia scabra* (L. KOCH) – WILLMANN, Tierwelt Deutschl., 22: 114

1952 *Hermannia pulchella* WILLMANN, Veröff. Inst. Bremerhaven 1: 172

1957 *Hermannia subglabra* BERLESE – FORSSLUND, Ark. Zool. 10 (18): 592

Diagnose

Länge 1010–1220 µm, Breite 570–710 µm; von tiefbrauner bis schwarzer Färbung (Alkoholkonservierung); Notogaster oval, mäßig gewölbt und deutlich vom Prodorsum abgesetzt, Prodorsum ohne Scheitel zwischen den Bothridien; Kutikula mit feiner Stichpunktierung und Maschen auf dem Prodorsum, dem Notogaster, der Anogenitalregion, den Genitalklappen und den Beinen; Lamellar-, Interlamellar- und Notogasterborsten keulen- bis spatelförmig und deutlich gefiedert; Adanalborsten mäßig lang, schlank und spitz auslaufend; Sensillus kurz, keulen- bis spatelförmig und distal gefiedert; Epimeralborstenformel 3-1-5-5; Genitalklappen mit jeweils 11–13 Genitalborsten.

Beschreibung

Anzahl der untersuchten Tiere 65; Länge des abgebildeten Weibchens 1150 µm, Breite 680 µm; Männchen geringfügig kleiner als die Weibchen.

In Norddeutschland kommen zwei Arten vor, auf die die Beschreibung von BERLESE (1910, p. 380) von *H. subglabra* paßt. Die eine Art (Körpergröße 1010–1220 µm) ist durch 11–13 Borsten auf den Genitalklappen und durch das Fehlen eines Scheitels zwischen den Bothridien ausgezeichnet. Die andere Art (Körpergröße 880–1070 µm) besitzt dagegen 9 Borsten auf den Genitalklappen und weist einen deutlichen Scheitel zwischen den Bothridien auf.

WILLMANN (1952, p. 172) beschreibt eine Art *H. pulchella*. FORSSLUND (1957, p. 592) wiederum bestätigt, anlässlich der Wiederbeschreibung des Typus von *H. subglabra* BERLESE, die Vermutung WILLMANN'S, daß die Art *H. pulchella* WILLMANN mit der von BERLESE beschriebenen Art *H. subglabra* identisch sei.

Wie die Überprüfung von Dauerpräparaten aus der Samm-

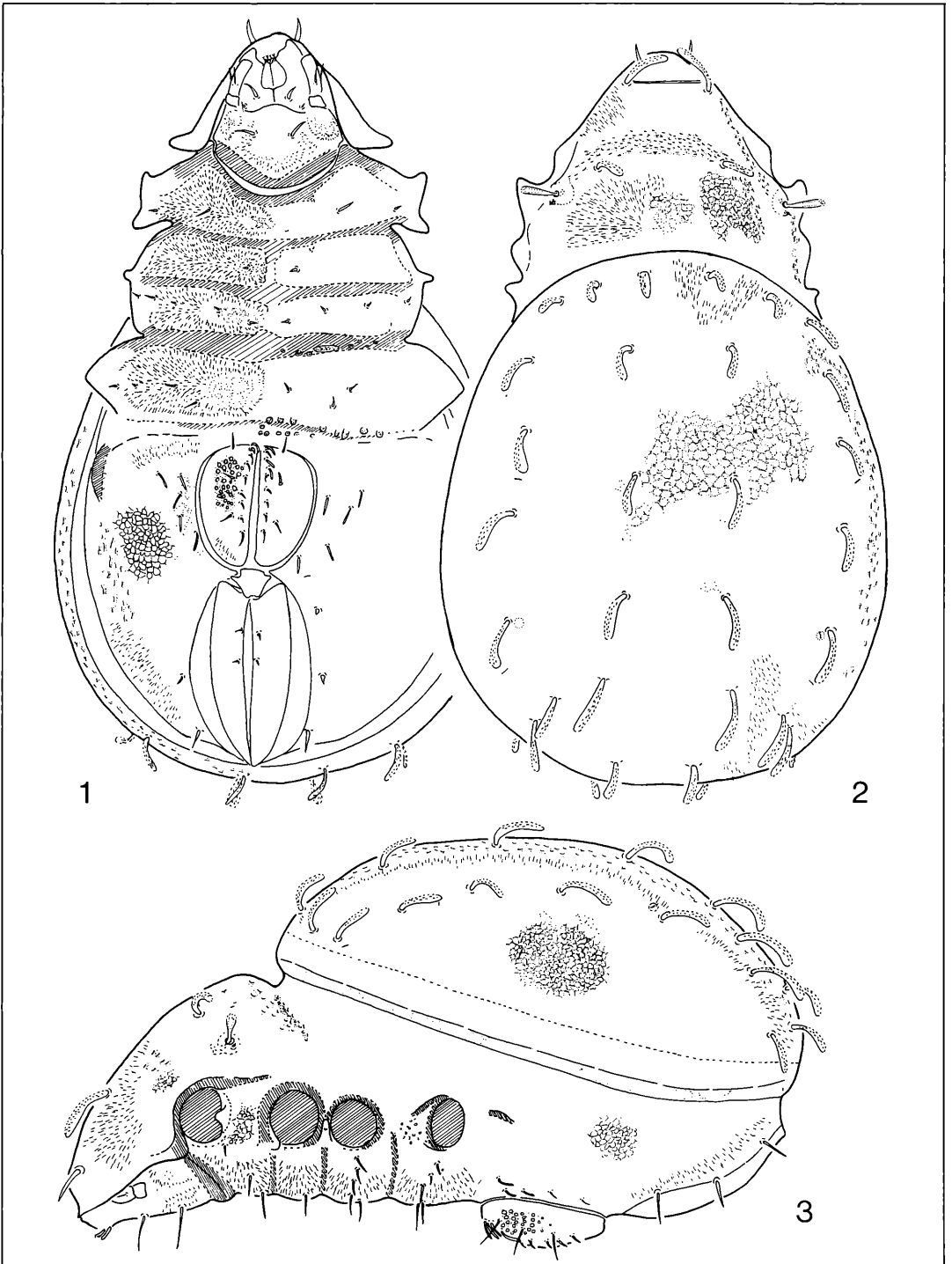


Abbildung 1–3. *Hermannia subglabra* BERLESE. – 1) ventral; 2) dorsal; 3) lateral.

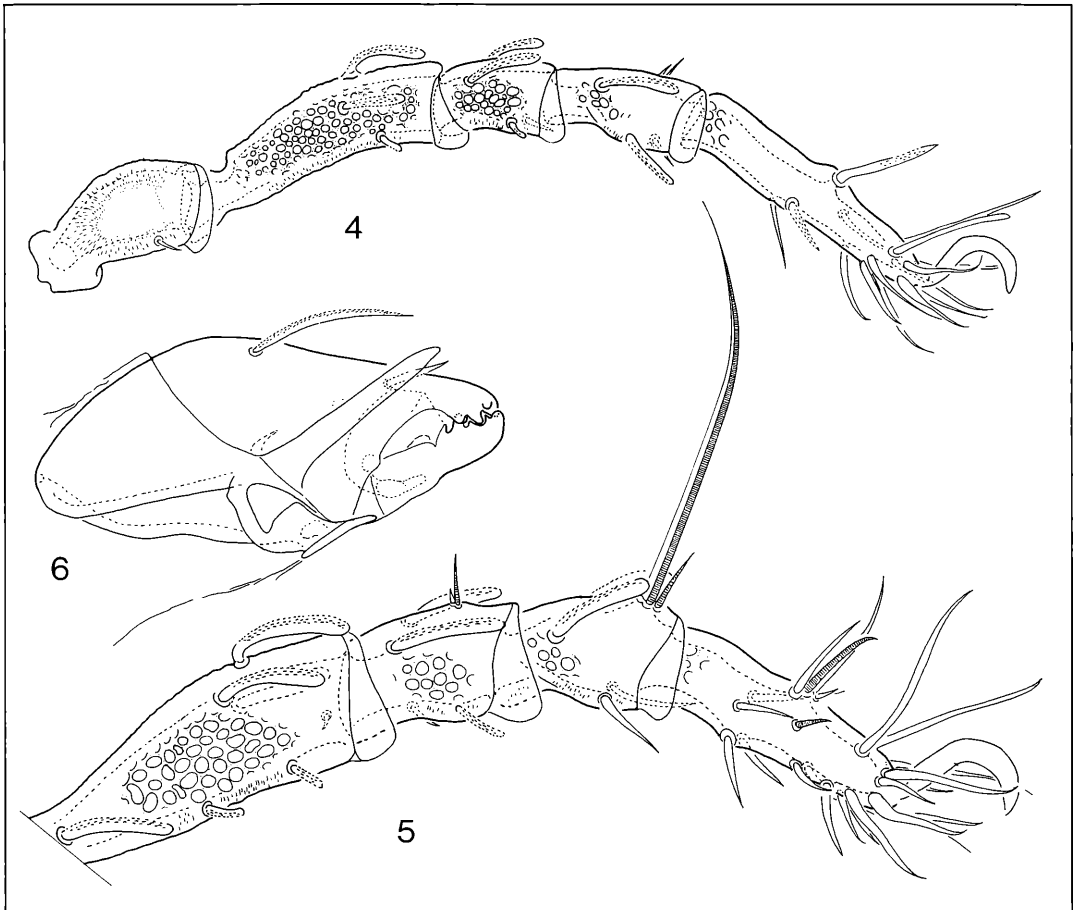


Abbildung 4–6. *Hermannia subglabra* BERLESE. – 4) Bein IV; 5) Bein I; 6) Chelicere.

lung HIRSCHMANN zeigt, bezeichnete WILLMANN sowohl die größere als auch die kleinere der beiden in Norddeutschland vorkommenden Arten als *H. pulchella*. Es ist daher zunächst erforderlich die Art *H. subglabra* festzulegen. Die Zeichnung des Typus von *H. subglabra* durch FORSSLUND (1957, p. 585, Fig. 4) zeigt ein Tier, dem ein deutlich ausgebildeter Scheitel zwischen den Bothridien fehlt. BERLESE selbst (1910, p. 381) gibt für *H. subglabra* eine Körpergröße von 1100 μm an. Die Angabe liegt über der Körpergröße der kleineren der beiden Arten. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß die größere der beiden Arten, der zudem ein Scheitel zwischen den Bothridien fehlt, als *H. subglabra* BERLESE angesehen werden muß. Eine genauere Klärung dieser Frage ist nicht möglich, da der auf dem Typus-Präparat angegebene Locus typicus (Kuhaarden) in Norddeutschland nicht auszumachen ist.

Indes ist die hier als *H. subglabra* bezeichnete Art nicht auf den der deutschen Nordsee-Küste vorgelagerten Inseln anzutreffen. Hier ist ausschließlich die kleinere der beiden Arten verbreitet. Es kann daher angenommen werden, daß die 1950 in Wangerooge gesammelten und von WILLMANN (1952, p. 172) als *H. pulchella* beschriebenen Tiere mit dieser kleineren Art identisch sind: das entsprechende Dauer-

präparat aus der Sammlung HIRSCHMANN ist leider eingetrocknet (siehe hierzu auch Belegmaterial der Beschreibung von *H. pulchella*). Beide Arten wurden sowohl von SELLNICK (1928, p. 18) als auch von WILLMANN (1931, p. 114) mit *H. scabra* (L. KOCH) und *H. nodosa* MICHAEL verwechselt. Die als echte *H. scabra* bezeichnete Art von WILLMANN (1952, p. 172) stellt in Wirklichkeit die Art *H. nodosa* MICHAEL dar. Welcher Art wiederum die Beschreibung von *H. scabra* durch SELLNICK (1923, p. 6) zugeordnet werden muß, kann nicht entschieden werden. Bezüglich der Beschreibung von *H. scabra* und *H. nodosa* sei auf WOAS (1978) verwiesen.

Kutikula (Abb. 1–5): Mit Maschen im Bereich des Prodorsum, des Notogaster, der Anogenitalregion und auf den Genitalklappen; Durchmesser der Notogastermaschen im Bereich der Borste D₁ 15–20 μm ; Kutikula auf den Beinen Leisten bildend, die ein Maschenwerk formen, dieses auf den Tarsen jedoch nur im proximalen Bereich ausgebildet; Präfemur von Bein IV ohne Maschenstruktur. Kutikula in allen Bereichen des Ektoskelettes mit feiner

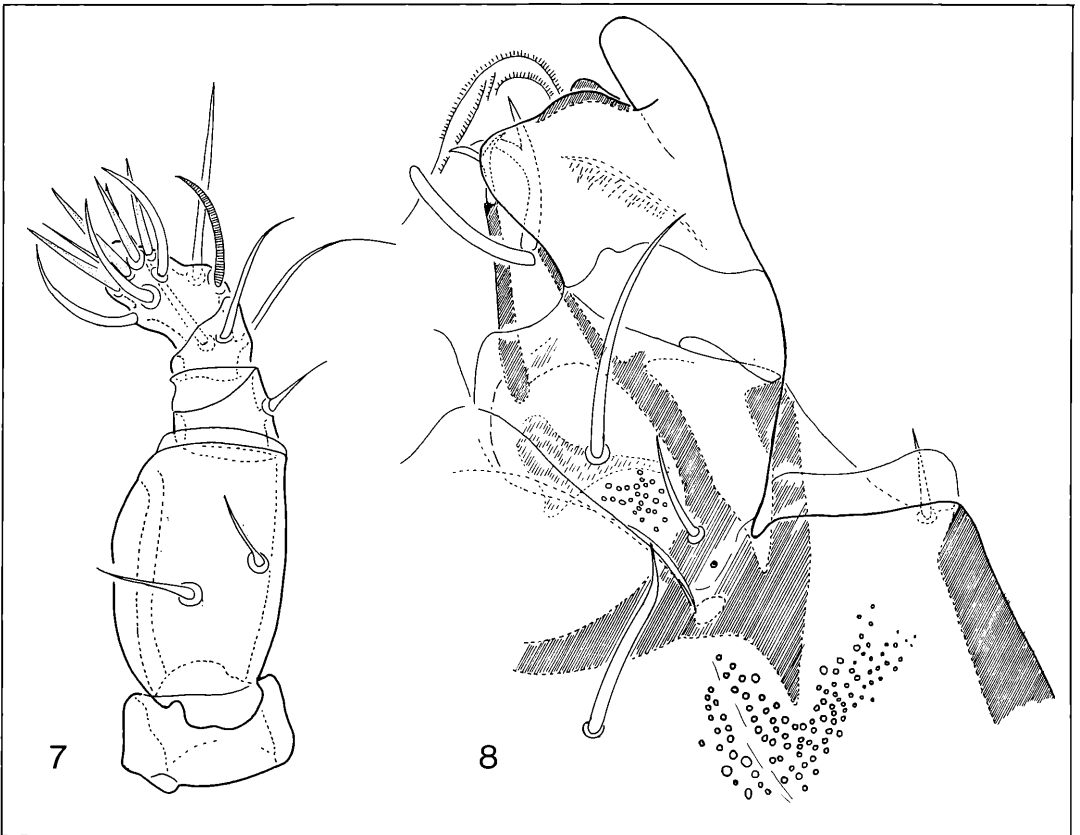


Abbildung 7–8. *Hermannia subglabra* BERLESE. – 7) Pedipalpus; 8) Infracapitulum.

Stichpunktierung.

Prodorsum (Abb. 1,3): Ohne Scheitel zwischen den Bothridien; Rostralborsten glatt, distal spitz auslaufend; Lamellar- und Interlamellarborsten keulen- bis spatelförmig und gefiedert; Exobothridialborsten klein und spitz auslaufend; Sensillus mäßig lang (60–80 μm), keulen- bis spatelförmig und distal gefiedert.

Notogaster (Abb. 1,3): Holotrich; Notogasterborsten keulen- bis spatelförmig und deutlich gefiedert.

Podosoma (Abb. 2,3): Epimerenhälften durch undeutliche Epimeralfurche voneinander getrennt; Epimeralborsten kurz, Epimeralborstenformel: 3-1-5-5.

Anogenitalregion (Abb. 2,3): Länge und Breite der Genitalöffnung nicht auffallend groß, Analöffnung etwa so breit wie Genitalöffnung; Analsklerit mäßig breit (60–70 μm); seitlich der Genitalöffnung 5 schwach schlauch- bis borstenförmige Aggenitalborstenpaare; die 3 seitlich neben der Analöffnung inserierenden Adanalborstenpaare mäßig lang, schlank und distal spitz auslaufend; die 2 Analborstenpaare klein und spitz endend; Genitalklappen

mit jeweils 11–13 Genitalborsten.

Beine I und IV (Abb. 4,5): Femur von Bein I ohne Schiene; Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten auf den Beinen kräftig, keulen- bis spatelförmig und stark gefiedert; Solenidium φ , auf der Tibia von Bein I lang (über 180 μm) und scheinbar mit Borste d verwachsen; Fastigialborste auf dem Tarsus von Bein IV kräftig entwickelt und deutlich gefiedert; Borstenformel von Bein I (einschließlich Solenidien): 7-6-7-24-1; Borstenformel von Bein IV (einschließlich Solenidium): 1-3-4-15-1.

Infracapitulum (Abb. 8): Unvollständig labiogenal; Rutellen mit 2 deutlich ausgebildeten Zähnen; Borste m_2 hemideficient.

Chelicere (Abb. 6): Von gedrungener, kräftiger Gestalt, mit 5 Zähnen auf dem Digitus fixus und 4 Zähnen auf dem Digitus mobilis; TRÄGHARD'sches Organ stumpf endend; Borste cha gefiedert.

Pedipalpus (Abb. 7): Tarsus im Verhältnis zum Femur relativ klein, Femur deutlich ausgebaucht und wesentlich breiter als das Genual; Borstenformel (einschließlich Solenidium): 0-2-1-3-10.

Belegmaterial der Beschreibung: Dauerpräparat aus der Sammlung HIRSCHMANN mit der Aufschrift: *Hermannia pulchella* WILLM., Jadebusen, Seefelder Watt, 29. 6. 52, Det. C. WILLMANN

Raahe, Finnland, Supralitoral, Zone des thalassogenen Brackwassers, mit Gras bewachsene, sandige Küste 10 m vom Ufer; Mai 1959, TÖRNROOS leg. – Siikajoki, Finnland, Supralitoral, Zone des thalassogenen Brackwassers, kleine felsige Insel mit tonig-lehmigem Boden, 5 m vom Ufer; Mai 1959, KARPINEN leg. – Oldesloe/Holstein, Deutschland, Binnensalzstelle „Brenner Moor“; September 1967, WEIGMANN leg. Huntebrück, Deutschland, felsiges Supralitoral, mit Moos bewachsene Steine, ca. 1–2 m oberhalb des Flußlaufes der Hunte; August 1970. – Weddewarden bei Bremerhaven, Deutschland, Supralitoral, Salzwiese; Juli 1971. – Dodekal/Hals, Dänemark, Supralitoral, Salzwiese, August 1971. – Lunden/Holstein, Deutschland, Supralitoral, Salzwiese, Deich, Seeseite; September 1971. – Jadebusen, Varel, Deutschland, Supralitoral, Salzwiese; Juli 1972. Alle Proben WOAS leg.

2.2 *Hermannia pulchella* WILLMANN

1952 *Hermannia pulchella* WILLMANN, Veröff. Inst. Meerest. Bremerhaven 1: 172

1957 *Hermannia subglabra* BERLESE – FORSSLUND, Ark. Zool. 10 (18): 592

Diagnose

Länge 880–1070 μm , Breite 520–670 μm ; von tiebrauner bis schwarzer Färbung (Alkoholkonservierung); Notogaster oval, mäßig gewölbt und deutlich vom Prodorsum abgesetzt, Prodorsum mit Scheitel zwischen den Bothridien; Kutikula mit feiner Stichpunktierung und Maschen auf Prodorsum, Notogaster, Anogenitalregion, Genitalklappen und Beinen; Lamellar-, Interlamellar- und Notogasterborsten keulen- bis spatelförmig und deutlich gefiedert; Adanalborsten mäßig lang, schlank und spitz auslaufend; Sensillus kurz, keulen- bis spatelförmig und distal gefiedert; Epimeralborstenformel: 3-1-5-5; Genitalklappen mit jeweils 9 Genitalborsten.

Beschreibung

Anzahl der untersuchten Tiere 95. Länge des abgebildeten Weibchens 1030 μm , Breite desselben 600 μm , Männchen geringfügig kleiner als die Weibchen.

Diese Art ist leicht mit der Art *H. subglabra* BERLESE zu verwechseln und wurde daher auch zunächst mit dieser gleichgesetzt (siehe hierzu auch Beschreibung von *H. subglabra*).

Kutikula (Abb. 9–13): Mit Maschen im Bereich des Prodorsum, des Notogaster, der Anogenitalregion und auf den Genitalklappen; Durchmesser der Notogastermaschen im Bereich der Borste D_1 15–50 μm , zuweilen die Maschen im Bereich der Borste D_1 sich auflösend und ein Netz aus undeutlichen Linien bildend; Kutikula auf den Beinen Leisten bildend, die ein Maschenwerk formen, dieses

auf den Tarsen jedoch nur im proximalen Bereich ausgebildet; Präfemur von Bein IV mit Maschenstruktur; Kutikula in allen Bereichen des Ekto skeletts mit feiner Stichpunktierung.

Prodorsum (Abb. 9,11): Mit Scheitel zwischen den Bothridien; Rostralborsten glatt, distal spitz auslaufend; Lamellar- und Interlamellarborsten keulen- bis spatelförmig und gefiedert; Exobothridialborsten klein und spitz auslaufend; Sensillus mäßig lang (60–70 μm), keulen- bis spatelförmig und distal gefiedert.

Notogaster (Abb. 9,11): Holotrich; Notogasterborsten keulen- bis spatelförmig und deutlich gefiedert. Podosoma (Abb. 10, 11): Epimerenhälften durch undeutliche Epimeralfurche voneinander getrennt; Acetabularzahn des Acetabulum I klein und stumpf endend; Epimeralborstenformel: 3-1-5-5

Anogenitalregion (Abb. 10, 11): Länge und Breite der Genitalöffnung nicht auffallend groß, Analöffnung etwa so breit wie Genitalöffnung; Analsklerit mäßig breit (70–80 μm); seitlich der Genitalöffnung 5 schlauch- oder borstenförmige Aggenitalborstenpaare; die 3 seitlich neben der Analöffnung inserierenden Adanalborstenpaare mäßig lang, schlank und distal spitz auslaufend; die 2 Analborstenpaare klein und spitz endend; Genitalklappen mit jeweils 9 Genitalborsten.

Beine I und IV (Abb. 12, 13): Femur von Bein I ohne Schiene; Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten auf den Beinen kräftig, keulen- bis spatelförmig und stark gefiedert; Solenidium φ_1 auf der Tibia von Bein I mäßig lang (140–190 μm) und scheinbar mit Borste d verwachsen; Fastigialborste auf dem Tarsus von Bein IV kräftig entwickelt und deutlich gefiedert; Borstenformel von Bein I (einschließlich Solenidien): 7-6-7-24-1; Borstenformel von Bein IV (einschließlich Solenidium): 1-3-4-5-15-1.

Infracapitulum (Abb. 16): Unvollständig labiogenal; Rutellen mit 2 deutlich ausgebildeten Zähnen; Borste m_2 hemideficient.

Chelicere (Abb. 14): Von gedrungener, kräftiger Gestalt, mit 5 Zähnen auf dem Digitus fixus und 4 Zähnen auf dem Digitus mobilis; TRÄGHARD'Sches Organ stumpf endend; Borste cha gefiedert.

Pedipalpus (Abb. 15): Tarsus im Verhältnis zum Femur relativ klein, Femur nur undeutlich ausgebaucht und geringfügig breiter als das Genua; Borstenformel (einschließlich Solenidium): 0-2-1-3-10.

Belegmaterial der Beschreibung: 2 Dauerpräparate aus der Sammlung HIRSCHMANN mit den Aufschriften: 1) Wangerooe Ost, Deich, Wattseite unten 17. 1. 50, *Hermannia pulchella* n. sp., Det. C. WILLMANN; 2) Juist, Mai 1952, *Hermannia pulchella* WILLM., Det. C. WILLMANN. – 1 Dauerpräparat aus der Sammlung STRENZKE mit der Aufschrift: Coll. STRENZKE, Keitum/Sylt, No. 1 108 leg. SEIDEL, *Hermannia pulchella* WILLM.

Ballyvaughan, Irland, marines Supralitoral, SCHUSTER leg. – Oldesloe/Holstein, Deutschland, Binnensalzstelle „Bren-

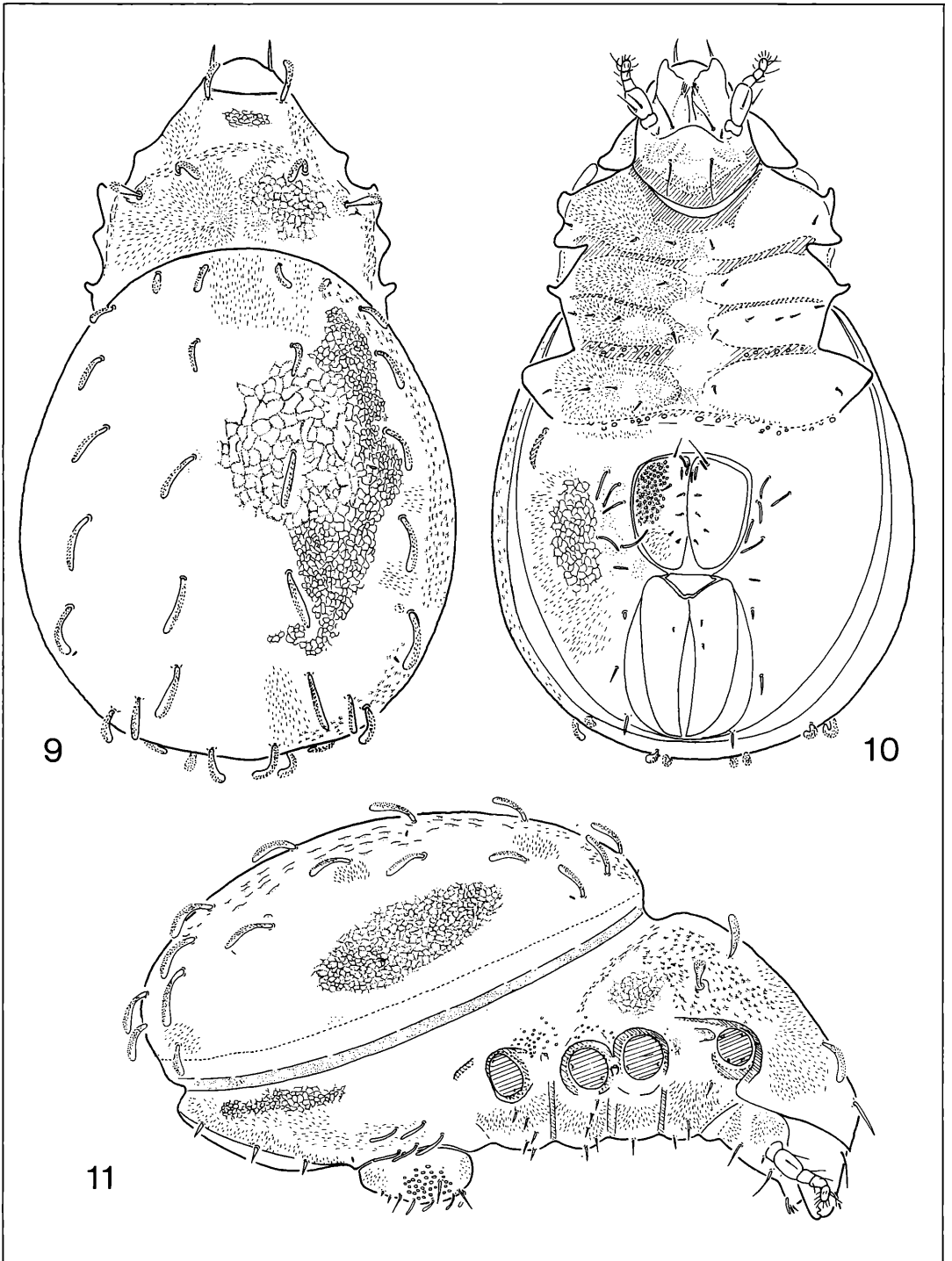


Abbildung 9–11. *Hermannia puichella* WILLMANN. – 9) dorsal; 10) ventral; 11) lateral.

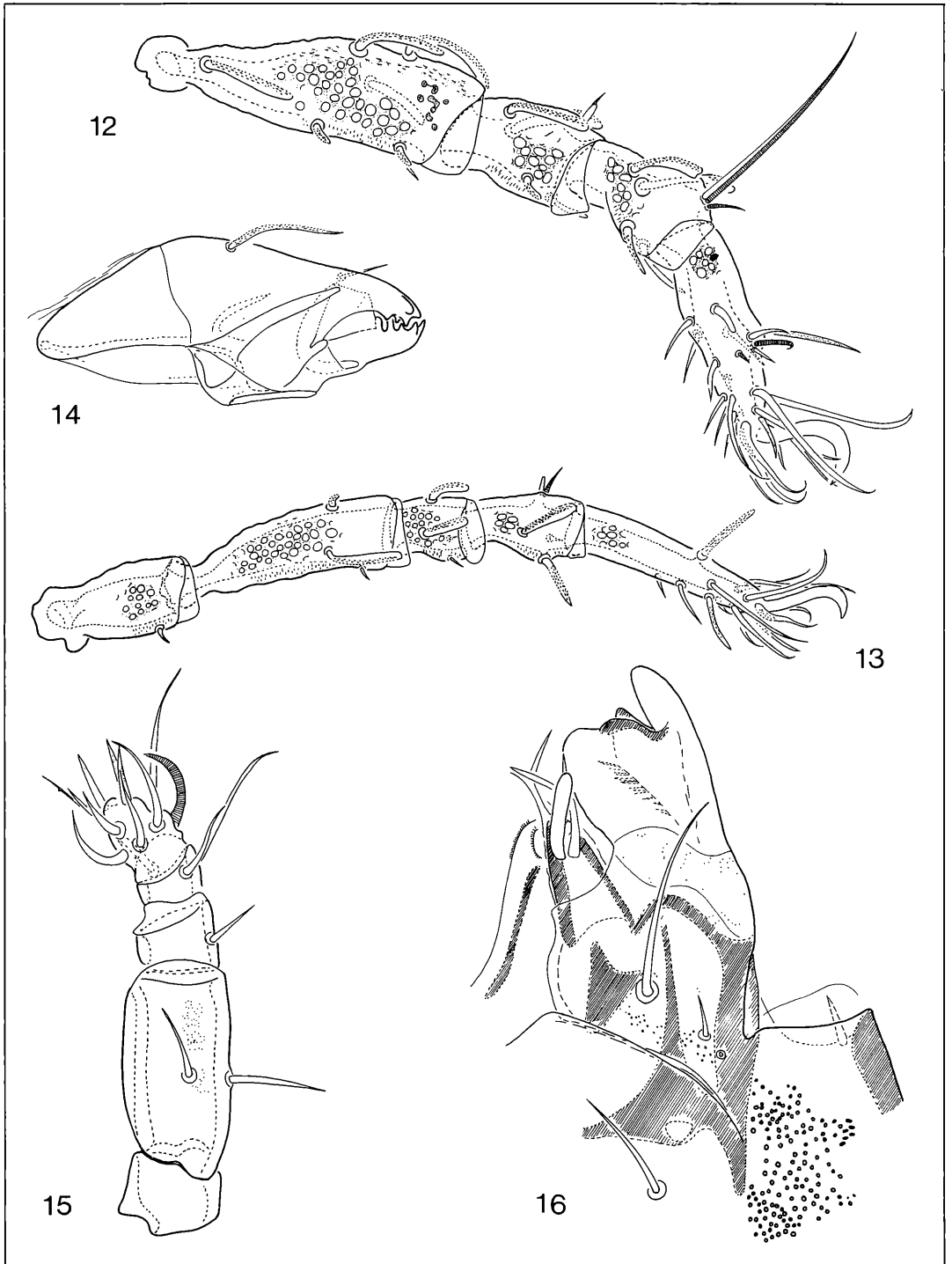


Abbildung 12–16. *Hermannia pulchella* WILLMANN. – 12) Bein I; 13) Bein IV; 14) Chelicere; 15) Pedipalpus; 16) Infracapitulum.

ner Moor“, September 1967, WEIGMANN leg. – Meldorfer Bucht, Schleswig-Holstein, Deutschland, Salzwiese (Rotschwengel) 1967–1968, WEIGMANN leg. – Seixas, Rio Minho, Portugal sekundärer Hartboden, Enteromorpha, Cladophora und Flechten, oligohalines Eulitoral, März 1971, SCHULTE leg. – Faro, Portugal, Salzwiese, Mai 1971, WEIGMANN leg. – Cacharel, Carmargue, Frankreich, Rand der Lagune, unter Obione, Mai 1971, WEIGMANN leg. – Christneberg, Schweden, Salzwiese, September 1972, WEIGMANN leg. – Spiekeroog, Deutschland, Salzwiese (Anedel und *Festuca*), August 1970; Bottsand bei Laboe, Schleswig-Holstein, Deutschland, Salzwiese, September 1971; beide Proben WOAS leg.

2.3 *Hermannia pseudonodosa* nov. spec.

Diagnose

Länge 940–1130 μm , Breite 550–640 μm ; von dunkelbrauner Färbung (Alkoholkonservierung); Notogaster oval, mäßig breit und deutlich vom Prodorsum abgesetzt; Kutikula mit feiner Stichpunktierung im Bereich von Prodorsum, Notogaster, Epimeral- und Anogenitalregion; Notogaster mit einem Maschennetz von Kutikularleisten, Maschennetz in der hinteren Hälfte des Notogaster sich auflösend und Kutikularleisten parallel zur Längsachse des Tieres verlaufende Linien bildend; Borsten im Bereich des Notogaster keulen- bis spatelförmig, dabei nur die Borsten im Bereich der Opisthopleuralregion gefiedert, die übrigen Borsten glatt; Sensillus von mittlerer Länge (60–80 μm), kräftig, keulen- bis spatelförmig und distal gefiedert; seitlich der Genitalöffnung 3 schlauchförmige, stumpf endende, glatte Aggenitalborstenpaare; Epimeralborstenformel 3-1-5-7; Genitalklappen mit jeweils 9 Genitalborsten.

Beschreibung

Anzahl der untersuchten Tiere 8; Länge des abgebildeten Männchens 980 μm , Breite desselben 590 μm , Weibchen geringfügig größer als die Männchen.

Kutikula (Abb. 17–21): Mit Maschen im Bereich des Prodorsum, des Notogaster, der Anogenitalregion und auf den Genitalklappen; Notogaster mit einem Maschennetz aus Kutikularleisten, Maschennetz in der hinteren Hälfte des Notogaster sich auflösend und Kutikularleisten parallel zur Längsachse des Tieres verlaufende Linien bildend; Kutikula auf den Beinen Leisten bildend, die ein Maschenwerk formen, dieses auf allen Beinabschnitten vorhanden, auf den Tarsen jedoch nur in deren proximalen Bereich ausgebildet; Maschenstruktur auf dem Tarsus von Bein I undeutlich, auf dem Tarsus von Bein IV jedoch deutlich sichtbar; Kutikula in allen Bereichen des Exoskeletts mit feiner Stichpunktierung.

Prodorsum (Abb. 17, 19): Mit median zwischen den Bothridien verlaufendem Scheitel; Rostralborsten glatt, spitz endend und schlank, Lamellar- und Inter-

lamellarborsten keulen- bis spatelförmig und schwach gefiedert; Exobothridialborsten klein und spitz endend; Sensillus mäßig lang (60–80 μm), keulen- bis spatelförmig und distal gefiedert.

Notogaster (Abb. 17, 19): Holotrich; Notogasterborsten keulen- bis spatelförmig und nur im Opisthopleuralbereich schwach gefiedert, die übrigen Notogasterborsten glatt.

Podosoma (Abb. 18, 19): Epimerenhälften durch undeutliche Medianfurche voneinander getrennt; Acetabularzahn des Acetabulum I dreieckig und stumpf endend; Epimeralborsten auf den Epimeren 3 und 4 mäßig lang, Epimeralborstenformel 3-1-5-7. Anogenitalregion (Abb. 18, 19): Länge und Breite der Genitalöffnung nicht auffallend groß, Analöffnung etwa so breit wie Genitalöffnung; Analsklerit mäßig breit (ca. 60 μm); seitlich der Genitalöffnung 3 schlauchförmige, stumpf endende glatte Aggenitalborstenpaare; die 3 seitlich neben der Analöffnung inserierenden Adanalborstenpaare mäßig lang, schlank und distal spitz auslaufend; die 2 Analborstenpaare klein und spitz endend; Genitalklappen mit jeweils 9 Genitalborsten.

Beine I und IV (Abb. 20, 21): Femur von Bein I ohne Schiene; Laterodorsal- und Lateroinferiorborsten auf den Beinen kräftig, keulen- bis spatelförmig und gefiedert; Solenidium φ_1 auf der Tibia von Bein I sehr lang (über 200 μm) und scheinbar mit Borste d verwachsen; Fastigialborste auf dem Tarsus von Bein IV kräftig entwickelt und deutlich gefiedert; Borstenformel von Bein I (einschließlich Solenidien): 6-6-7-24-1; Borstenformel von Bein IV (einschließlich Solenidium): 1-3-4-5-15-1.

Infracapitulum (Abb. 24): unvollständig labiogenal; Rutellen mit jeweils 3 Zähnen, die Einkerbungen zwischen denselben stumpf zulaufend; Borste m_2 hemideficient.

Chelicere (Abb. 23): Von gedrungener, kräftiger Gestalt, mit 5 Zähnen auf dem Digitus fixus und 4 Zähnen auf dem Digitus mobilis; TRÄGHARD'sches Organ stumpf endend; Borste cha gefiedert.

Pedipalpus (Abb. 22): Tarsus im Verhältnis zum Femur relativ groß, Femur relativ dick und median stark ausgebaucht; Borstenformel (einschließlich Solenidium): 0-2-1-3-10.

Belegmaterial der Beschreibung: Tomales Bay, Walker Creek, Kalifornien, USA, Salzwiese, obere Horizonte, Sali-cornia- und Festucabestände; Mineral Creek, Alaska, USA, Supralitoral; beide Proben Sommer 1973, SCHULTE leg.

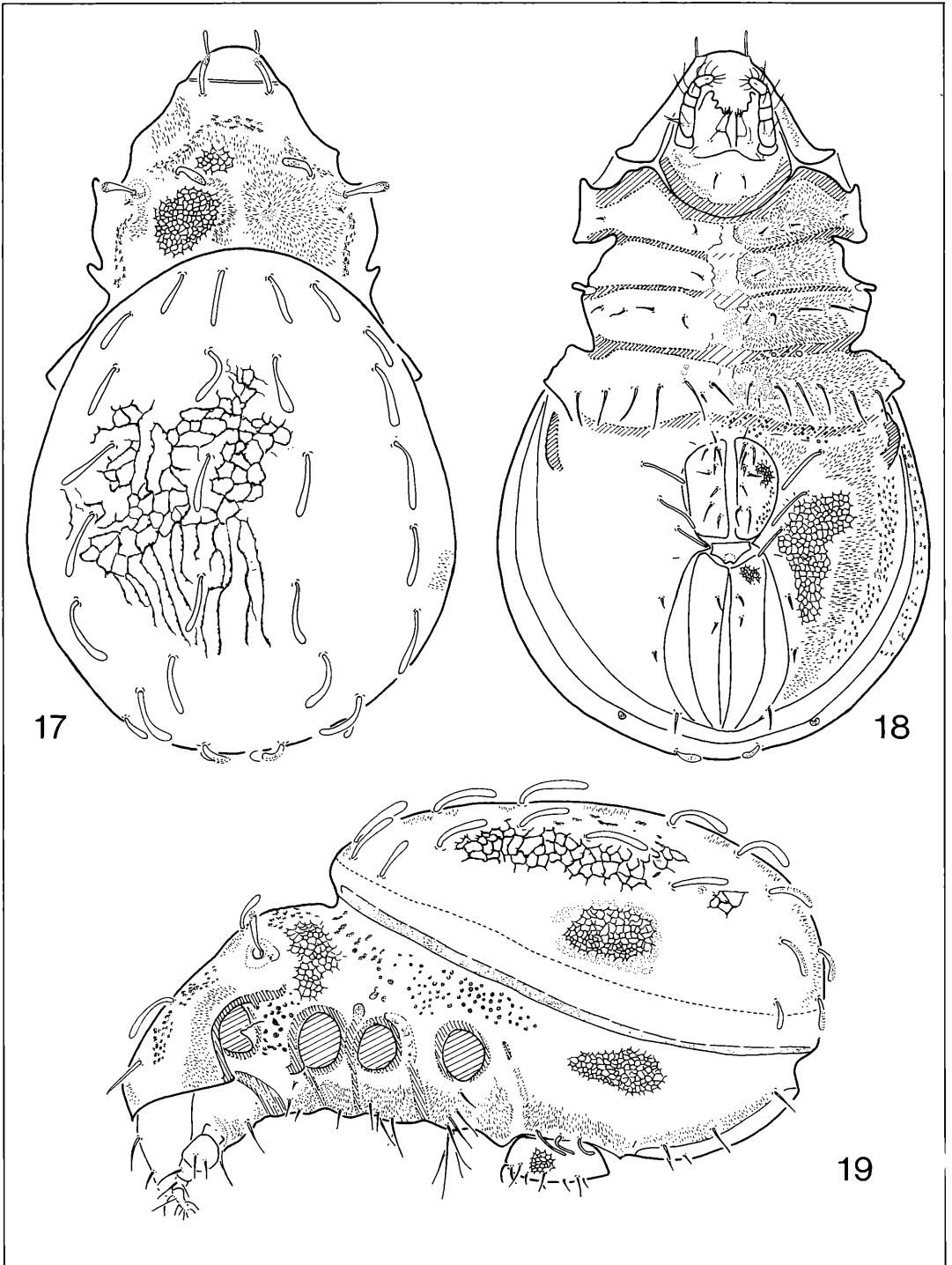


Abbildung 17–19. *Hermannia pseudonodosa* nov. spec. – 17) dorsal; 18) ventral; 19) lateral.

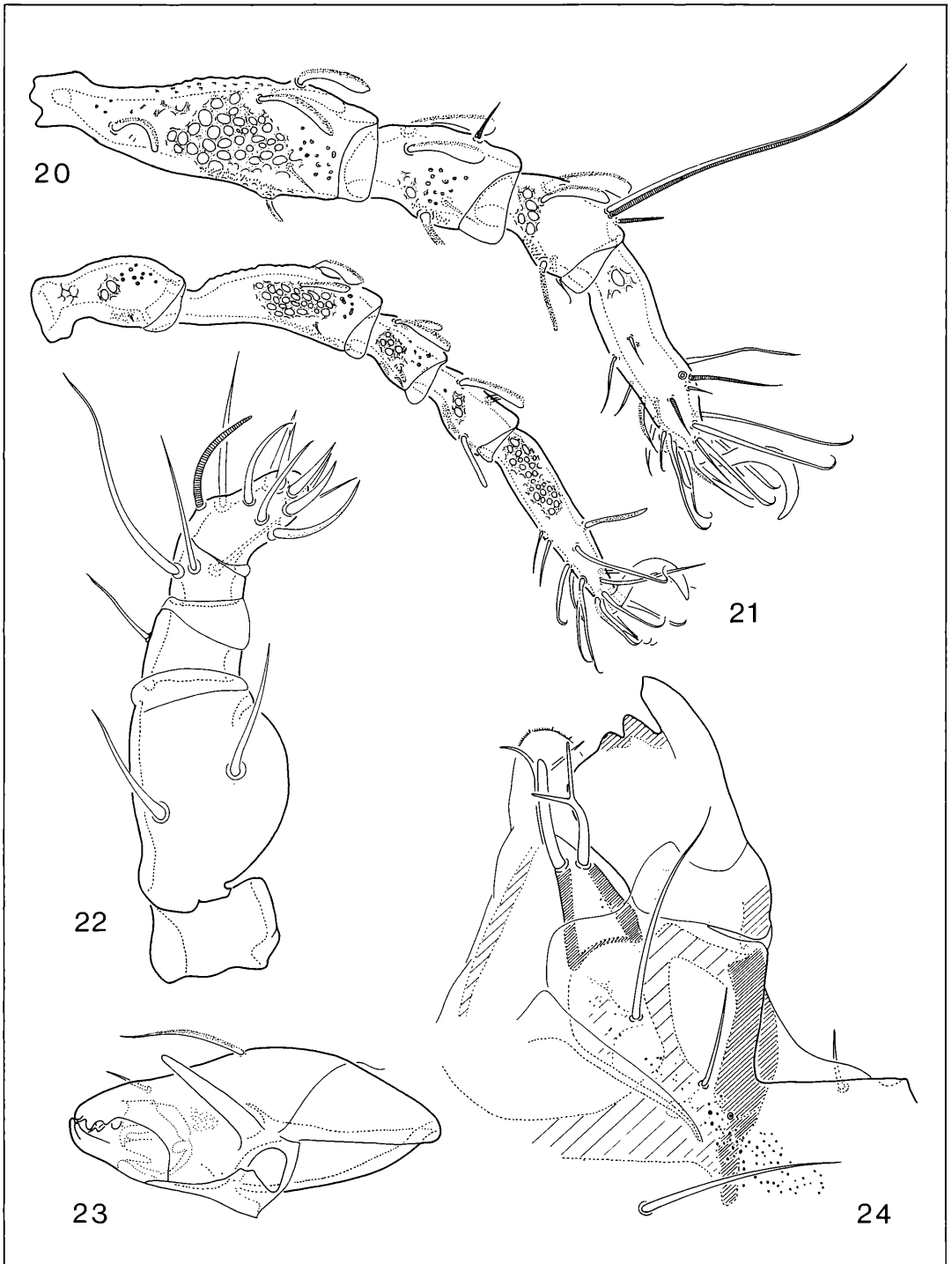


Abbildung 20–24. *Hermannia pseudonodosa* nov. spec. – 20) Bein I; 21) Bein IV; 22) Pedipalpus; 23) Chelicere; 24) Infracapitulum.

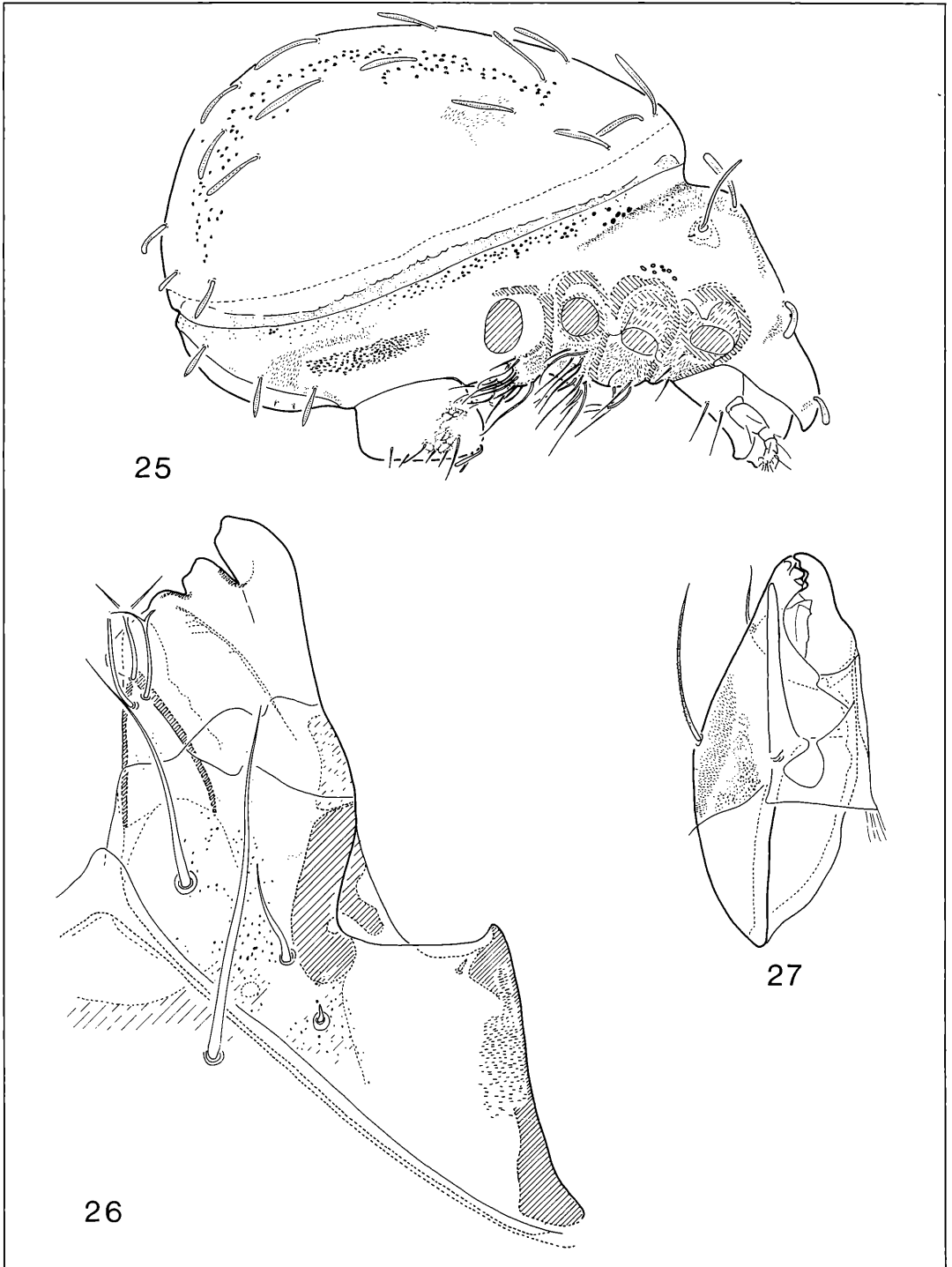


Abbildung 25–27. *Hermannia jesti* TRAVÉ. – 25) lateral; 26) Intracapitulum; 27) Chelicere.

2.4 *Hermannia jesti* TRAVÉ

1977 *Hermannia jesti* TRAVÉ, *Acarologia* 19(4): 697–710

Diagnose

Holotriche Oribatiden von 940–1050 µm Länge, Männchen geringfügig kleiner als die Weibchen; von brauner Färbung (Alkoholkonservierung); Infracapitulum total labiogenal; Epimerenhälften durch deutliche Medianfurche voneinander getrennt; Kutikula auf dem Prodorsum, dem Notogaster und der Anogenitalregion mit kleinen, kreisrunden Knötchen und feiner Stichpunktierung in allen Bereichen des Ektoskelettes, Maschenstruktur auf den Beinen nur angedeutet; Rostralborsten klavat oder lanzettlich bis phylloid; Interlamellarborsten sehr klein, klavat bis spatelförmig und „blattspreitenartig“; Lamellarborsten variabel, klavat, bis spatelförmig und „blattspreitenartig“; Sensillus filiiform, lang, glatt und stumpf endend; Exobothridialborsten sehr klein und spitz endend; Notogasterborsten bauchig geschwollen, relativ schlank; Adanalborsten lanzettlich bis phylloid; Genitalklappen mit jeweils 9 Genitalborsten.

Ergänzung der Beschreibung

Borstenformel von Bein I einschließlich Solenidien (nach TRAVÉ 1977, S. 703): 7-5-7-28-1.

Borstenformel von Bein IV einschließlich Solenidium (nach TRAVÉ 1977, S. 703): 1-3-4-5-17-1.

Epimeralborstenformel (nach TRAVÉ 1977, S. 126): [(3-5)-(4-7)-(7-13)-(11-17)]

Infracapitulum (Abb. 26): Total labiogenal; Rutellen mit jeweils 3 Zähnen, dabei die Einkerbungen zwischen denselben spitz zulaufend; Stichpunktierung der Kutikula auf dem Mentum kräftig, auf den Genae und Manubrien jedoch nur schwach ausgebildet; Borsten m_1 und m_2 vollständig ausgebildet, dabei Borste m_1 relativ lang.

Chelicere (Abb. 27): von gedrungener, kräftiger Gestalt, mit 5 Zähnen auf dem Digitus fixus und 4 Zähnen auf dem Digitus mobilis; TRÄGHARD'sches Organ stumpf endend; Borste cha gefiedert.

Belegmaterial der Beschreibung: 2 Exemplare vom Massiv des Ganesh Himal, Himalaya, Ankhu Khol, Nepal, 3680 ü. N.N.; Moos von der Oberfläche eines Felsens am Rande eines Waldes von *Juniperus recurvus*; Oktober 1975, TRAVÉ leg.

3. Literatur

- AOKI, J. I. (1974): New Species and Record of Oribatid Mites from Hokkaido, North Japan. – *Bull. Nat. Sci. Mus, Tokyo*, **17** (2): 149–156; Tokyo.
- BERLESE, A. (1910): Brevi Diagnosi dei genere e specie nuovi di Acari. – *Redia*, **6** (2): 345–388; Florenz.
- FORSSLUND, K. H. (1957): Notizen über Oribatei (Acari). I. – *Ark. Zool.* **10** (18): 583–593; Stockholm.

GHILAROV, M. S. & KRIVOLUTSKIJ, D. A. [Hrsg.] (1975): Opre-delitel' obitajuschtschich w potschwe kleschtschej-Sar-cortipiformes. – *Istadel'stvo Nauka, Moskwa*, 492 S.; Moskwa.

SELLNICK, M. (1923): Die Gattung *Hermannia* (NICOLET). – *Acari* **2**, 6 S.; Lötzen.

SELLNICK, M. (1928): Formenkreis Hornmilben. – In BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G. [Hrsg.]: *Tierwelt Mitteleuropas*, **3** (9), 42 S.; Leipzig (Quelle & Meyer).

TRAVÉ, J. (1977): La néotriche épimerique d'*Hermannia jesti* sp. n. (Oribatei). – *Acarologia*, **19** (1): 123–131; Paris.

TRAVÉ, J. (1977): *Hermannia jesti* TRAVÉ (Oribatidae, Hermannidae) Oribate du Népal. – *Acarologia*, **19** (4): 696–710; Paris.

WILLMANN, C. (1931): Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei). – In DAHL, F. [Hrsg.]: *Tierwelt Deutschlands*, **27**: 79–200; Jena (Fischer).

WILLMANN, C. (1952): Die Milbenfauna der Nordseeinsel Wangerooge. – *Veröff. Inst. Meeresf.*, **1**: 139–186; Bremerhaven.

WOAS, S. (1978): Die Arten der Gattung *Hermannia* NICOLET 1855 (Acari, Oribatei). I. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **37**: 113–141; Karlsruhe.

WOAS, S. (1979): Neue *Hermannia*-Arten aus dem Meereslitoral Süd- und Westeuropas (Acari: Oribatei). – *Acarologia* **21** (1): 117–132; Paris.

WOAS, S. (1981): Zur Taxonomie und Phylogenie der Hermannidae SELLNICK 1923 (Acari: Oribatei). – *Andrias* **1**: 7–88; Karlsruhe.

FRIEDRICH KIEFER

Ein neuer brunnenbewohnender Cycloptide (Copepoda, Cyclopoida) aus Syrien

Kurzfassung

Eucyclops puteincola wird als neue Art aus Syrien beschrieben.

Abstract

A new Cyclopid species from Syria is described: *Eucyclops puteincola*.

Autor

Prof. Dr. FRIEDRICH KIEFER, Institut für Seenforschung und Fischereiwesen, Abt. MAX-AUERBACH-Institut, D-7750 Konstanz, Schiffstraße 56.

Beschreibung

Weibchen

Länge ohne Endborsten 650–750 μm , im Mittel 700 μm . Letztes Thoraxsegment ohne seitliche Borsten. Furca 2,5 mal so lang wie breit, Innenrand unbehaart, Außenrand ohne Serra; innerste Endborste fast 2,5 mal so lang wie die äußerste; dorsale und äußerste ungefähr gleich lang. Antennula zwölfgliedrig, kürzer als der Cephalothorax; Glied 9 mit zartem Ästhetasken; an den Endgliedern konnte auch bei stärkster Vergrößerung keine Hyalinmembran festgestellt werden. Schwimmbelne normal gegliedert und beborstet; Borste auf der inneren Vorwölbung von P_1 sehr lang; Endglied des Enp. von P_4 nicht ganz doppelt so lang wie breit, sein innerer Enddorn länger als das Glied, der äußere knapp 2/3 so lang. P_5 mit langer mittlerer Borste und schlankem, langem innerem Dorn. Eines der Weibchen hatte einen Ballen mit vier Eiern von je ca. 60–70 μm \varnothing . RS war bei keinem der Tiere einwandfrei erhalten.

Männchen

Etwas kleiner. Furcaläste wenig mehr als doppelt so lang wie breit, Endborsten ähnlich wie beim Weibchen. Antennulae bei allen Tieren stark verkrampft, ihre Borsten nicht vollständig zu erkennen.

Systematische Stellung

Die Gattung *Eucyclops* enthält m. W. zur Zeit etwa 70 Spezies, Subspezies und Formae. Die meisten von ihnen sind ausgezeichnet durch eine Dörnchenreihe (serra) am Außenrand der Furcaläste; nur bei einer geringen Anzahl von Arten fehlt dieses Merkmal. Dazu gehört auch die Population aus dem Brunnen von Homs. In dieser Artengruppe gibt es nur eine Spezies, mit der wegen ihrer kurzen Furca die syrischen Tiere zu vergleichen sind, nämlich *Eucyclops indicus* (KIEFER, 1927). Von diesem unter-

scheiden sich die nahöstlichen Tiere durch das Fehlen der Borsten am Th. 5, durch die Längenverhältnisse der furcalen Endborsten, durch die Gliederzahl der A_1 ♀, durch die Länge der Enddornen am Endglied des Enp. von P_4 sowie durch die Bewehrung des P_5 .

Die Tiere der Population aus dem syrischen Brunnen bewerte ich daher als neue Art und nenne sie wegen ihres Biotops *Eucyclops puteincola* n.sp. (lat. puteus = Zisterne, Brunnen; incola = Bewohner). 2♀♀ und 1♂♂ werden als Typen in meiner Sammlung aufbewahrt; Paratypen befinden sich im Zoologischen Institut der Universität Rom.

Material

Mehrere Weibchen, Männchen und Copepodide aus einem 25 m tiefen Brunnen in Homs, Syrien, gesammelt am 15. 6. 1971 während einer italienischen Expedition in den Nahen Osten. Siehe Stat. 61 bei ARGANO, BOITANI, COTTARELLI & RAFFAELLI 1972.

Literatur.

- ARGANO, R., L. BOITANI, V. COTTARELLI & E. RAFFAELLI (1972): Ricerche faunistiche in acque freatiche del vicino Oriente. – *Fragmenta Entomologica*, **9** (4): 199–211.
KIEFER, F. (1927): Beiträge zur Copepodenkunde (VI.). 13. Ein neuer Cycloptide aus Indien. – *Zool. Anz.*, **74** (5/6): 121–122.

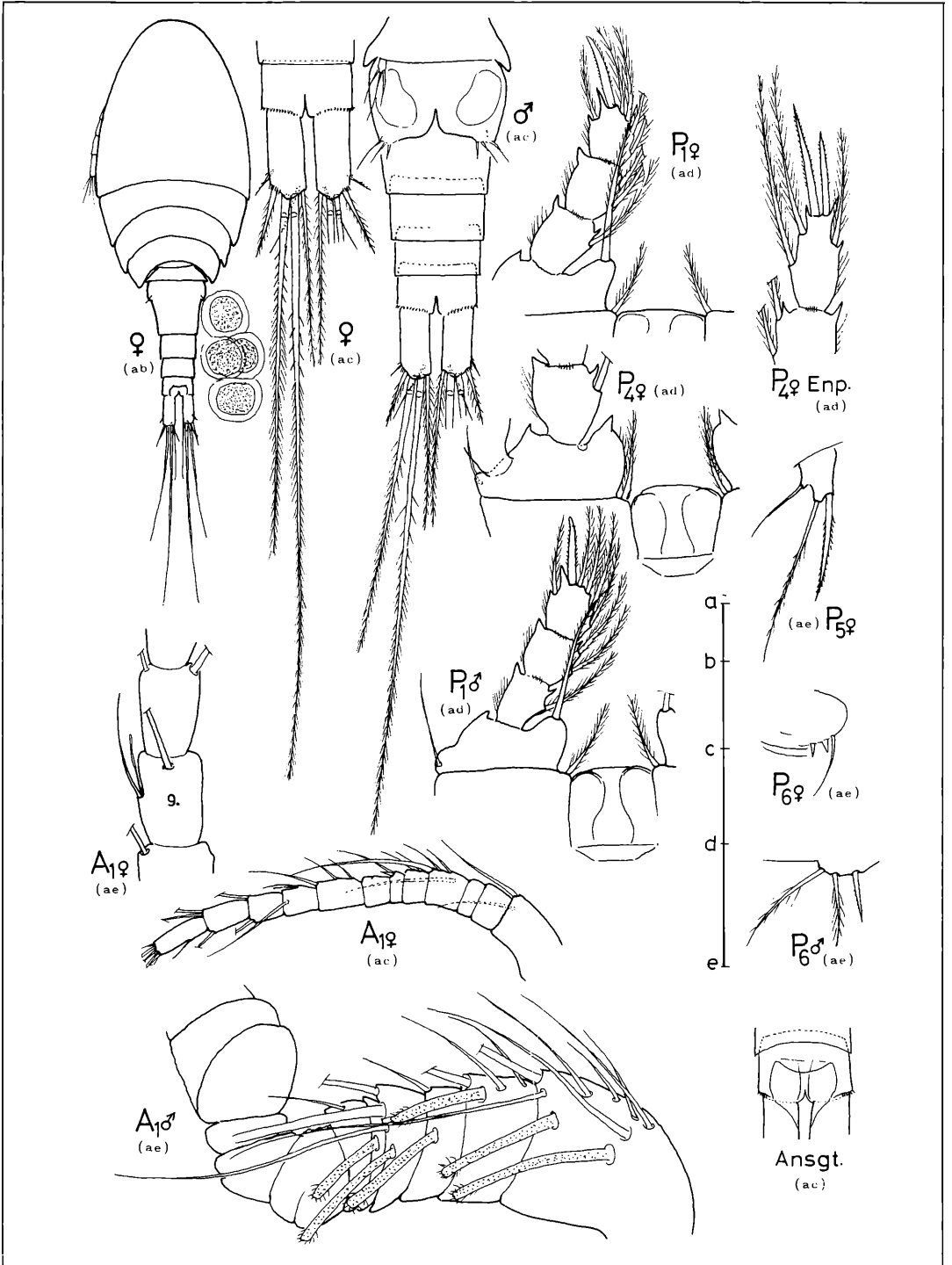


Abb. 1. *Eucyclops puteicola* n. sp. (Maßstäbe ab, ac, ad und ae bedeuten je 100 µm).

andrias bringt Originalarbeiten aus Botanik, Geowissenschaften und Zoologie mit morphologischem, systematischem, phylogenetischem, ökologischem und biogeographischem Inhalt. Die Arbeiten sollen in Zusammenhang mit Sammlungen oder Forschungen der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe stehen. Arbeiten eines Fachgebietes werden in je einer Bandnummer zusammengefaßt (Themabände).

Hinweise für Autoren

Satzspiegelmaße der gedruckten Seite: 14,2 cm (Breite) × 19,5 cm (Höhe), Spaltenbreite 6,8 cm.

1. Manuskriptform

DIN A 4, mit Schreibmaschine einseitig beschrieben (Normal- oder Perlschrift); Zeilenabstand 1 1/2 (= 40 Zeilen pro Seite), je Zeile ca. 60 Anschläge.

2. Gliederung der Arbeit

Name des Autors

Titel

Kurzfassung in Deutsch sowie in Englisch (Abstract) oder/und Französisch (Resumé); wenn sinnvoll auch in anderen Welt Sprachen.

Anschrift des Autors

Inhalt

Textkapitel

Zusammenfassung, Summary oder/und Sommaire Literatur.

Untergliederung der Kapitel, wo sinnvoll, nach Dezimalgliederung; bei kurzen Arbeiten können Inhalt und Zusammenfassung entfallen.

3. Auszeichnung für den Druck

Alle Auszeichnungen bitte nur mit Bleistift vornehmen! Keine Unterstreichungen mit Schreibmaschine oder Farbstift. Auszeichnung der Schriftform folgendermaßen:

kursiv (Gattungs- u. Artnamen)

mit Wellenlinie

halbfett (Kapitelüberschriften)

mit einfacher Linie

gesperrt (Heraushebung im Text)

Linie unterbrechener

Kapitalchen

mit Kästchen um-

(Autoren)

randen

petit

durchlaufender

senkrechter Strich

am Rand, Zusatz

„petit“

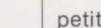
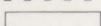
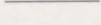
Anfang und Ende

genau markieren;

kein Wechsel zu

Normalschrift in der-

selben Zeile.



petit

4. Abbildungen, Tafeln, Tabellen

Abbildungen, Tafeln und Tabellen sind mit ihren Unterschriften und Legenden nicht in den fortlaufenden Text einzufügen, sondern gesondert zusammenzustellen. Sie werden in folgenden Maßen reproduziert:

Breite: 14,2 cm (Satzspiegel) oder 10,6 cm (3/4 Satzspiegel) oder 6,8 cm (Spalte) oder 3,2 cm (1/2 Spalte) oder 19,5 cm (Satzspiegelhöhe).

Höhe: beliebig, aber nicht mehr als 19,5 cm bzw. bei 19,5 cm Breite nicht mehr als 14,2 cm. Die maximale Höhe sollte, wenn möglich, die Bildunterschrift berücksichtigen. Bei Zeichnungen sind die angegebenen Maße äußere Rahmenmaße.

Die Größe der Abbildungsvorlage sollte in der Regel das Doppelte oder Dreifache des gewünschten späteren Maßes haben (Verkleinerung im Druck auf 1/2 oder 1/3). Alle Vorlagen bitte mit Namen des Autors, Abbildungsnummer und Markierung „oben“ versehen (randlich oder rückseits).

Foto-Vorlagen auf weißem Papier als Hochglanzabzüge. Zeichnungen auf Karton oder Transparentpapier; Schraffur oder Raster in graphischen Darstellungen kann von Seiten der Klischieranstalt eingefügt werden (bitte mit Bleistift markieren), desgleichen Buchstaben, Ziffern und Begriffe.

5. Literaturzitate

Bitte nach DIN 1502, Beiblatt 1, „Zeitschriftentitel und internationale Regeln für die Kürzung der Zeitschriftentitel“ verfahren bzw. heranziehen:

LANG, H. D., RABIEN, A., STRUVE, W. & WIEGEL, E. (1976): Richtlinien für die Verfasser geowissenschaftlicher Veröffentlichungen. – 36. S.; Hannover (Bundesanst. Geowiss. Rohstoffe).

Zitierbeispiele:

OSTROM, J. H. (1980): The Evidence for Endothermy in Dinosaurs. (In:) THOMAS, D. K. & OLSON, E. C. (Edit.) A Cold Look at the warm-blooded Dinosaurs: 15–54, 11 Abb.; Boulder/Colorado.

OESAU, A. & FROEBE, H. A. (1972): Pflanzensoziologische Beobachtungen an hochwasserbeeinflussten Kulturlflächen im nördlichen Oberrheintal. – Beitr. naturk. Forsch. SüdWtl., 31: 65–86, 2 Abb., 1 Taf.; Karlsruhe.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – 3. Aufl., 865 S., 442 Abb.; Wien (Springer).

Die Verfasser werden gebeten, frühzeitig, ggf. vor Abschluß des Manuskripts und insbesondere vor Erstellung der Zeichnungen Kontakt mit der Redaktion aufzunehmen.

Der Autor erhält 50 Sonderdrucke seiner Arbeit gratis, mehr auf Anfrage, die spätestens zusammen mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen soll. Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 4045, D-7500 Karlsruhe 1.