

Thema: Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden

ELISABETH NÜBEL-REIDELBACH: Taxonomie und Systematik
der Gattung *Tectocepheus* BERLESE, 1895 (Acari, Oribatei)

RS 5h4

andrias 12

Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe 29. 7. 1994

Thema: Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden

andrias 12

Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe 29. 7. 1994

G

ZH 7631, 12. 1994 LS

064



ISSN 0721-6513

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Karlsruhe
Redaktion: Prof. Dr. L. BECK, Prof. Dr. G. PHILIPPI,
Prof. Dr. S. RIETSCHEL
Schriftleitung des Bandes: L. BECK
Graphische Gestaltung: F. WEICK
Layout: C. LANG, J. SCHREIBER, J. WIRTH
Gesamtherstellung: Heinz W. Holler, Druckerei
und Verlag GmbH, Karlsruhe
© Staatliches Museum für Naturkunde
Postfach 6209, D-76042 Karlsruhe

ELISABETH NÜBEL-REIDELBACH

Taxonomie und Systematik der Gattung *Tectocephus* BERLESE, 1895 (Acari, Oribatei)

Kurzfassung

Tectocephus BERLESE, 1895 ist eine der häufigsten Oribatiden-Gattungen mit weltweitem und ubiquitärem Vorkommen, bei der trotz umfangreicher taxonomischer Literatur erhebliche Determinationsprobleme bestehen und die ökologische Differenzierung der Arten unklar ist. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die taxonomische Abgrenzung der *Tectocephus*-Arten neu zu definieren und diese in einen phylogenetisch-systematischen sowie einen ökologischen Zusammenhang zu stellen.

Auf der Basis von 14000 biometrischen Werten und über 6000 qualitativ erfassten Merkmalsausprägungen der über 1200 adulten Individuen von 35 geographisch und ökologisch unterschiedlichen Standorten wurde die Variabilität der Merkmale der Gattung *Tectocephus* erfaßt und statistisch ausgewertet (u.a. deskriptive Statistik, Clusteranalyse).

Genaue lichtmikroskopische Zeichnungen von Total- und Detail-Ansichten definierter Lagen dienen zu detaillierten Merkmalsbeschreibungen und zur Merkmalsanalyse nach dem hierfür leicht modifizierten Verfahren von WOAS (1981b, 1986, 1990). Ergänzend wurden rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Adulten, lichtmikroskopische Untersuchungen von Typen- und anderem Originalmaterial sowie an Juvenilen durchgeführt.

Innerhalb der Gattung *Tectocephus* können nur zwei Arten morphologisch eindeutig anhand von dreizehn (davon sechs neuen) Merkmalen gegeneinander abgegrenzt werden. Aufgrund von Vergleichen mit Typsexemplaren und in Übereinstimmung mit den Internationalen Zoologischen Nomenklaturregeln sind sie als *Tectocephus velatus* (MICHAEL, 1880) und *Tectocephus minor* BERLESE, 1903 zu bezeichnen. Sowohl für *T. velatus* als auch für *T. minor* erwies sich eine ausführliche Wiederbeschreibung als notwendig. Die in der Literatur beschriebenen *Tectocephus*-Arten und Varietäten werden mit den vorliegenden Ergebnissen verglichen.

Beide Arten, vor allem jedoch *T. velatus*, sind morphologisch auffallend variabel, besonders in der Prodorsalregion und hier wiederum im Bereich des Lamellargerüsts. *T. velatus* und *T. minor* scheinen sich in ihren ökologischen Ansprüchen zu unterscheiden, wobei *T. minor* offensichtlich Habitate mit ausgeglicheneren Temperaturen bevorzugt. Die parthenogenetische Fortpflanzungsform könnte eine der Ursachen für die morphologische Variabilität und die Fähigkeit, geographisch und ökologisch sehr unterschiedliche Habitate erfolgreich zu besiedeln, darstellen.

Darüberhinaus wird die phylogenetisch-systematische Verwandtschaft der Gattung *Tectocephus* diskutiert.

Abstract

Taxonomy and systematics of the genus *Tectocephus* BERLESE, 1895 (Acari, Oribatei)

Among oribatid mites the genus *Tectocephus* BERLESE, 1895 is one of the most frequent. Despite several taxonomic investigations the determination and ecological differentiation of the *Tectocephus* species are uncertain. In this paper the morphological differences between the *Tectocephus* species are re-defined and discussed in a phylogenetic-systematic and ecological context.

The variability of the characters of more than 1200 *Tectocephus* specimens of 35 different localities were examined in detail. The 14000 biometrical values and 6000 qualitative data on characters were evaluated using standard statistics and cluster analysis.

Based on precise drawings of specimens in toto and of morphological details in exactly defined positions the characters were described in detail. This was necessary for the application of the character analysis developed by WOAS (1986, 1990). In this special case the method had to be modified slightly. A number of adults were examined using SEM. In addition, type material and other original material as well as juvenile *Tectocephus* were investigated.

As a result, only two morphologically distinguishable *Tectocephus* species exist. They differ in thirteen characters of which six are new. In accordance with the rules of the International Code of Zoological Nomenclature they have to be called *Tectocephus velatus* (MICHAEL, 1880) and *Tectocephus minor* BERLESE, 1903. Both species are redescribed. All previously described *Tectocephus* species are discussed in their relation to *T. velatus* and *T. minor*.

Both *Tectocephus* species exhibit a wide range of morphological variability, mainly in prodorsal region and especially in lamellar characters. *T. velatus* and *T. minor* appear to differ ecologically, *T. minor* seems to prefer habitats with balanced temperature. Parthenogenetic reproduction may be one reason for the morphological variability and the possibility to live in very different habitats.

Furthermore, the systematic relationships of the genus *Tectocephus* are discussed.

Dr. ELISABETH NÜBEL-REIDELBACH, c/o Staatliches Museum für Naturkunde, Postfach 6209, D-76042 Karlsruhe

Die vorliegende Arbeit stellt den Hauptteil einer Dissertation dar, die am Staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe bei Prof. Dr. L. BECK verfaßt und von der Fakultät für Bio- und Geowissenschaften der Universität Karlsruhe anerkannt wurde.

Inhalt

1. Einleitung	4
2. Material und Methoden	5
2.1 Material	5
2.2 Methoden	6
3. Die taxonomische Merkmalsanalyse der <i>Tectocephus</i> -Formen	14
3.1 Das Spaltungsverfahren nach WoAS	14
3.2 Die Merkmale und ihre Variabilität bei <i>Tectocephus</i>	15
3.3 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen	46
3.4 Untersuchungen von Typen- und anderem Originalmaterial	51
3.5 Die Juvenilstadien von <i>Tectocephus</i> spp.	55
4. Wiederbeschreibungen	61
4.1 Wiederbeschreibung von <i>Tectocephus velatus</i> (MICHAEL, 1880)	61
4.2 Wiederbeschreibung von <i>Tectocephus minor</i> BERLESE, 1903	67
5. Diskussion	72
5.1 Zur Taxonomie der Gattung <i>Tectocephus</i>	72
5.2 Die Bewertung der <i>Tectocephus</i> -Arten der Literatur	80
5.3 Zur Systematik der Gattung <i>Tectocephus</i>	85
5.4 Ökologie und Verbreitung der Tectocephoidea	89
5.5 Zusammenfassende Bemerkungen zur Taxonomie und Systematik der Gattung <i>Tectocephus</i>	90
6. Literatur	91

1. Einleitung

Nach MURPHY & JALIL (1964) zählt *Tectocephus velatus* zu den häufigsten Oribatiden-Arten im Boden. *Tectocephus*-Arten sind weltweit verbreitet und in den unterschiedlichsten Habitaten zu finden. MICHAEL (1880) beschrieb die erste Art unter dem Namen "*Tegeocranus velatus*", die 1895 von BERLESE als Typusart für die neue Gattung *Tectocephus* festgelegt wurde. Der Formenreichtum dieser Gattung gab bis in die jüngste Zeit Anlaß zu einer Vielzahl an Art- und Varietät-Beschreibungen. Viele der beschriebenen *Tectocephus*-Arten und -Varietäten fanden nicht die Zustimmung aller Acarologen, stellte sich doch in der Praxis immer wieder heraus, daß sie nicht eindeutig zu bestimmen sind.

BERLESE beschrieb 1903 *Tectocephus minor* und 1915 die Varietät, *Tectocephus minor* var. *expansus*. JACOT (1937) stufte aufgrund seiner Beobachtungen die Art *T. minor* BERLESE 1903 als Varietät von *T. velatus* ein und beschrieb seine Individuen als neu kombinierte Varietät *Tectocephus velatus* var. *expansus*. Er fand zwei Formen, die er als "impressed" bzw. "smooth" bezeichnete, was sich v.a. auf das Vorhandensein bzw. Fehlen von Notogastereindellungen bezog. Bezüglich dieses Merk-

mals entdeckte er jedoch auch Übergänge. Eine Zuordnung zu bisher beschriebenen *Tectocephus*-Arten oder -Varietäten gelang auch HAARLØV (1942) nur bei dem kleinsten Teil seines Grönland-Materials. Dagegen fand er praktisch sämtliche Zwischenformen und Kombinationen der verschiedensten Merkmale, wobei er keinerlei Abhängigkeit von Jahreszeit oder Fundort feststellen konnte. Als einzige Vermutung blieb die Beeinflussung der Variabilität durch die Bodenfeuchtigkeit, was sich aber bei näherer Betrachtung (HAARLØV 1952) nicht bestätigte. Er kam daher aufgrund seiner ausführlichen Untersuchungen zur Variabilität (1952) zu dem Schluß, daß vermutlich nur zwei *Tectocephus*-Arten existieren, die extrem variable, eurytope Art *T. velatus*, die BERLESE *T. minor* einschloß, und die stenotope, kaum variable Art *T. alatus* BERLESE 1910. Im selben Jahr wurde die starke Variabilität von *T. velatus* sowohl von HAMMER als auch von VAN DER HAMMEN bestätigt. Letzterer hielt jedoch verschiedene Rassen mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen für nicht ausgeschlossen.

Die inzwischen unübersichtlich gewordene Gattung wurde schließlich 1954 von KNÜLLE revidiert. Danach bestand die Gattung *Tectocephus* aus neun, davon fünf neuen Arten sowie einer Varietät. Damit schienen die geschilderten Probleme gelöst und die Arten morphologisch eindeutig unterscheidbar. Zur Bestätigung der Ergebnisse der Revision von KNÜLLE fehlten Untersuchungen zur ökologischen Differenzierung, über die MURPHY & JALIL (1964) beim 1. Internationalen Acarologen-Kongreß berichteten.

Allerdings teilten nicht alle Acarologen die Ansichten KNÜLLES. HAARLØV (1957) beispielsweise hielt mehrere der von KNÜLLE neu beschriebenen Arten für z.T. abnormale Varietäten von *T. velatus*. HAMMER (1967) zweifelte ebenso an der Anwendbarkeit der KNÜLLESchen Unterscheidungskriterien ("...finding all possible transitions between the extremes I finally gave it up...") und fügte ihrerseits eine neue Varietät hinzu. Diese war allerdings nicht die einzige seit Erscheinen der Revision von KNÜLLE (1954).

Obwohl KNÜLLES Beschreibungen (1954) im Gegensatz zu früheren (z. B. BERLESE 1903-1915) sehr detailliert sind, genügt es offensichtlich nicht zur eindeutigen Abgrenzung. Dies veranlaßte ABD-EL-HAMID 1965 zur "Wiederbeschreibung von *Tectocephus velatus*", wobei er u.a. auch die Chaetotaxie aller 4 Beinpaare, die Mundwerkzeuge und Lateralansichten der Tiere einbezog. Eine zweite, ausführliche Wiederbeschreibung erschien 1968 von KOK (*T. sarekensis*). FUJIKAWA (1988a) ergänzte ebenfalls die Beschreibungen von *T. velatus* und *T. cuspidentatus* KNÜLLE 1954.

Nun müßte man annehmen, daß damit die Gattung *Tectocephus* zumindest die wichtigsten bzw. häufigsten Arten betrifft - systematisch-morphologisch ausreichend untersucht wäre. Doch leider ist die Klage HAARLØVS aus dem Jahr 1942 nach wie vor aktuell: "...it

was impossible for me to arrive at a definite result... Only a minority could be referred to any of the *Tectocepheus* species" In vielen Fällen können die Tiere mit relativ großer Sicherheit der Art *T. velatus* zugeordnet werden. Bei *T. sarekensis* TRÄGÄRDH 1910 wird es schon schwieriger, *T. tenuis* tritt mindestens in der Literatur sehr selten auf, ebenso *T. alatus*. Eindeutiger ist *T. minor* zu erkennen, wobei hier wiederum v.a. die Abgrenzung zu *T. bisignatus* (bzw. *T. cuspidentatus*) Schwierigkeiten bereitet, usw!.

Es erscheint daher angebracht, das Problem erneut in Angriff zu nehmen und zwar anhand einer bisher auf die *Tectocepheus*-Problematik nicht angewandten Kombination von optimierten lichtmikroskopischen Verfahren, biometrisch-statistischen Vergleichen, rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen und einer bei der phylogenetischen Analyse höherer Taxa der Oribatiden bereits bewährten, hierzu jedoch leicht modifizierten merkmalsanalytischen Methode (WOAS 1986, 1990). In diesem Zusammenhang ist auch eine Wiederbeschreibung der *Tectocepheus*-Arten notwendig. Zur Beurteilung der phylogenetischen Verwandtschaft der Gattung *Tectocepheus* wurden eine Merkmalsanalyse (WOAS 1986, 1990) durchgeführt sowie juvenile und adulte *Tectocepheus*-Individuen verglichen.

Danksagung

Mein Dank gilt allen, die mich bei diesen Untersuchungen unterstützen haben, insbesondere

Herrn Prof. Dr. L. BECK für Anregungen, wertvolle Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskripts;

Herrn Dr. S. WOAS für die Einarbeitung in die Taxonomie der Oribatiden und das von ihm entwickelte Merkmalsanalyse-Verfahren sowie seine intensive praktische Unterstützung und viele wertvolle Diskussionen;

Frau Dr. V. BEHAN-PELLETIER (Ottawa, Kanada), Frau Dr. A. MORENO TWOSE (Pamplona, Spanien), Frau Dr. I. WUNDERLE, jetzt SOLHØY (vormals Karlsruhe, jetzt Bergen, Norwegen), Herrn Dr. M. BECKMANN (Bremen), Herrn Dr. L. MIKO (Prag, Tschechische Republik), Herrn Dr. H.-W. MITTMANN (Karlsruhe), Herrn Dr. H. SCHATZ (Innsbruck, Österreich), Herrn Dr. T. SOLHØY (Bergen, Norwegen) und Prof. Dr. G. WEIGMANN (Berlin) für die Überlassung von z.T. umfangreichem *Tectocepheus*-Tiermaterial;

Frau Dr. A. BAKER und dem British Museum (Natural History) in London; Herrn Dr. T. KRONSTEDT und dem Naturhistoriska Riksmuseet in Stockholm; Frau Dr. M. CASTAGNOLI, Herrn Dr. R. NANNELLI und dem Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria in Florenz; Herrn Dr. M. MORITZ in Greifswald sowie dem National Science Museum in Tokyo für die Möglichkeit, Typen- und Originalmaterial zu untersuchen.

2. Material und Methoden

2.1 Material

Die Untersuchungen beruhen auf *Tectocepheus*-Individuen der folgenden Standorte (Abb. 1):

Norwegen, Førdefjord, Gryta, Flechten von *Juniperus*, BECK leg. 10.8.86 (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe,

SMNK);

Norwegen, Ulvik, Finse, øvre Fetene, Vindhei (Flechtenheide), 1220 m ü. NN, SOLHØY leg. 9.6.91;

Norwegen, Bergen, Insel Øygarden, Felt 3, Moos unter *Calluna*, *Juniperus*, SOLHØY leg. 16.6.87;

Norwegen, Bergen, Insel Sotra, Goltten, Pr. Nr. 3, Biotop 6, Gras, SOLHØY leg. 2.9.77;

Sylt, Probe 418, WEIGMANN leg., det. WEIGMANN: *T. tenuis*; Segeberger Forst, Eichenwald, Laubstreu, Mai 1985, eigene Aufsammlung;

Osthessen, Breitenbachtal bei Schlitz, Buchenwaldrand, Moos, 270 m ü. NN, Juni 1985, eigene Aufsammlung;

Hunsrück, Leisel, Buchenmischwald, Moos an Buchenstumpf, 450 m ü. NN, Nov. 1984, eigene Aufsammlung;

Hunsrück, Leisel, Fichtenwald, Nadelstreu, 450 m ü. NN, Nov. 1984, eigene Aufsammlung;

Nord-Schwarzwald, Schluttenbach bei Ettligen, Buchenwald, Laubstreu, 320 m ü. NN, Feb. 1981 (SMNK);

Nord-Schwarzwald, Schluttenbach bei Ettligen, Buchenwald, Laubstreu, 320 m ü. NN, Aug. 1981 (QHB 8/81, F 12) (SMNK);

Nord-Schwarzwald, Glaswaldseeufer, 2 m über der Uferlinie, Moos, 1000 m ü. NN, Juni 1980 (SMNK);

Nordslowakei, Pieniny Nationalpark, Vysoké Skalky, 1050 m ü. NN, Kalksteinfelsen, Bestand von *Festuca glauca*, *Cotoneaster* sp., PANIGA leg. 25.8.88;

Slowakei, Kosice, VSZ (Ostslowakische Eisenwerke), Trockenrasen, KOVAC leg. 24.6.91;

Südoslowakei, Slowakische Erzgebirge (Slovenské Rudohorie), Cierna Moldava, Abieto-Fagetum, Moos, MIKO leg. 1991;

Frankreich, Bretagne, Pont l'Abbé, Kermor Plage, liegender Baum hinter Hauptdüne, verrottetes Holz, BECK leg. 15.7.88 (SMNK);

Frankreich, Bretagne, Pont l'Abbé, Kermor Plage, Kiefernplantation hinter Hauptdeich, Rohhumus, Wurzelfilz, feucht, BECK leg. 15.7.88 (SMNK);

Österreich, Nordtirol, Ischgl-Idalpe, alpine Grasheide mit *Carex curvula*, 2680 m ü. NN, Hügel in einem Kar, Exp. Nord, SCHATZ leg. 24.7.91;

Schweiz, Graubünden, oberhalb Disentis, 1300 m ü. NN, Südhang, Fichtenstamm bis 0,5 m, BECK leg. 1987 (SMNK);

Italien, Monte Bondone, Trentino, nahe der Stadt Trient, 1650 m ü. NN, Alm, SCHATZ leg. 13.6.91;

Spanien, Navarra, Zariquieta, Valle de Lónguida, 35jähriger *Pinus nigra*-Wald, 670 m ü. NN, Südost-Exposition, Durchschnitts-Temperatur: 10,8°C, Niederschlagsmenge: 1088 mm, MORENO TWOSE leg. 10.11.86;

Kanada, North West Territories, Ellesmere Island, Alexandra Fjord, 570 m ü. NN, Streu, Wurzel von *Salix arctica*, FJELLBERG leg. 31.7.1983, (Canadian National Collection, Ottawa, CNC, AF298/83);

Kanada, North West Territories, Victoria Island, bei Cap Wallaston, 71° 8' 30" N 117° 55' W, organ. Material am Fuß einer Fels-Klippe, VINCENT leg. (CNC);

Kanada, Yukon, Herschel Island, *Salix*, *Hedysarum*, am Fuß eines trockenen Südhangs auf einer Schlamm-Kuhle, CANINGS leg. 25.8.1983 (CNC);

Kanada, Yukon, Nahoni Range, 1350 m, 65° 42' N 139° 38' W, Versickerungsfläche mit *Arnica*, *Lagotis*, *Drya*, *Cardamine*, *Potentilla*, *Salix*, BEHAN-PELLETIER leg. 8.7.1985 (CNC VB86-85);

Kanada, Yukon, Kluane National Park, Duke Meadow, Duke R., Zitterpappel in *Arctostaphylos*-Moos-Wiese, ROBINSON leg. 29.7.1983 (CNC);

Kanada, British Columbia, Cathedral Provincial Park, Cathedral Rim, 2469 m ü. NN, *Polemonium viscosum*, *Potentilla* sp.,

BEHAN-PELLETIER leg. 6.7.1986 (CNC VB16-86);
 USA, Oregon, Harney Co., Diamond Craters, Malheur Maar,
 Moos und Gras am Fuß eines nordexponierten Felsens, BE-
 HAN-PELLETIER leg. 9.4.1991 (CNC VB21-91);
 USA, Californien, Plumas Co., Warner Creek Cpgd. Gebiet, 8
 Meilen nordwestlich Chester, 1524 m ü. NN, Pappel-Streu,
 LINDQUIST leg. 30.7.1985 (CNC);
 Guadeloupe, 1000 m ü. NN, Moos, GEBHARD leg. (SMNK);
 Peru, Panguana, 100 km südlich Pucallpa, tropischer Ti-
 flandregenwald, WUNDERLE leg. Sept. 1984 (SMNK);
 Bolivien, zwischen La Paz und Coroico, oberhalb Alto La Paz,
 Nebelwald, Moos, 4250 m ü. NN, MITTMANN leg. April 1981
 (SMNK);
 Sudan, Berlese-Pr. 17 (A) 70, SCHALLER leg. 1961 (SMNK);
 Südafrika, Drakensberge, 25 km östl. Estcourt/SWA, Eukalyp-
 tuswald, RIETSCHEL leg. 6.1.87 (SMNK);
 Nepal, Manang District, Marsyandi, Bagarchap, 2400 m ü. NN,
Acer, *Quercus*, Probe 4/22, MARTENS & AUSOBSKY leg. Apr.
 1980 (SMNK);
 Malaysia, Cameron Highlands, Tanah Rata, Probe 2/4, Primär-
 wald, 1500 m ü. NN, TRAUB leg. Apr. 1981 (SMNK).

Für die REM-Untersuchungen wurden Individuen aus den Pro-
 ben Schluttenbach, Osthessen, Sylt verwendet. Individuen der
 Standorte Schluttenbach, Glaswalddsee, Hunsrück, Osthessen,
 Segeberger Forst, Sylt, Bolivien, Nepal, Malaysia und Sudan
 wurden in die taxonomische Merkmalsanalyse nach WOAS ein-
 bezogen.

Von den im folgenden aufgeführten Arten und Varietäten wur-
 de Original- und Typusmaterial untersucht:

Tectocephus velatus MICHAEL 1880
Tectocephus velatus var. *sarekensis* TRÄGÄRDH 1910 =
T. sarekensis TRÄGÄRDH 1910 (nach BALOGH 1943)
Tectocephus alatus BERLESE 1913
Tectocephus minor BERLESE 1903
Tectocephus minor var. *expansus* BERLESE 1915
Tectocephus bisignatus MORITZ 1968
Tectocephus elegans OHKUBO 1981
Tectocephus titanius OHKUBO 1982.

Herkunft der untersuchten juvenilen *Tectocephus*-Individuen:
 Osthessen, Breitenbachtal/Schlitz, Buchenwaldrand, Moos,
 Juni 1985, eigene Aufsammlung;
 Hunsrück, Leisel, Buchenmischwald, Moos an Baumstumpf,
 Nov. 1984, eigene Aufsammlung;
 Bad Segeberg, Segeberger Forst, Eichenwald, Laubstreu, Mai
 1985, eigene Aufsammlung;
 Großbritannien, Loughborough bei Nottingham, University of
 Nottingham, Apfelplantage der School of Agriculture, BECK-
 MANN leg.;

USA, Oregon, Harney Co., Diamond Craters, Malheur Maar,
 Moos und Gras am Fuß eines nordexponierten Felsens, BE-
 HAN-PELLETIER leg. 9.4.1991 (CNC VB21-91).

Das in obiger Liste mit SMNK gekennzeichnete sowie weiteres
 Belegmaterial zur vorliegenden Bearbeitung der Gattung
Tectocephus befindet sich in der Sammlung des Staatlichen
 Museums für Naturkunde Karlsruhe.

2.2 Methoden

Die Aufhellung der Individuen und die mikroskopischen Unter-
 suchungen wurden in Milchsäure durchgeführt (s. GRANDJEAN
 1952).

Als Grundlage für die Erfassung der Merkmale wurden mit Hil-
 fe des Zeichengeräts am Lichtmikroskop genaue Zeichnungen
 der Dorsal-, Ventral- und Lateralansichten sowie der Mund-
 werkzeuge, der Beine I und IV, des Rostrum und der Lamellen
 bzw. Cuspides angefertigt. Dazu wurden Plan-Objektive ver-
 wendet, um Randverzerrungen auszuschließen.

Für die Detailzeichnungen der Beine, der Mundwerkzeuge,
 des Lamellar- und Rostralbereichs wurden die Tiere nach der
 Anfertigung der Totalansichten auf einem flachen Objektträger
 in einem Tropfen Milchsäure durch Auflage des Deckglases
 gequetscht (ohne zusätzlichen Druck). Dadurch wurden die
 Mundwerkzeuge in der Regel aus dem Gnathosoma heraus-
 gedrückt. Durch gezieltes Absaugen der überschüssigen
 Milchsäure konnte die Lage der einzelnen Körperteile in en-
 gem Rahmen manipuliert werden. Insgesamt wurden ca. 500
 Zeichnungen angefertigt.

Die Ausarbeitung der so entstandenen Bleistiftzeichnungen mit
 Tusche erfolgte nach weitgehend standardisierten Regeln, ver-
 gleichbar mit technischen Zeichnungen. Kanten und Ränder
 wurden mit durchgehendem Strich gearbeitet, Strukturen in tie-
 feren Lagen unterbrochen, Leisten und Sklerotisationen je
 nach Stärke durch Schraffierungen in lockerer, mittlerer oder
 hoher Dichte dargestellt, Areae porosae, Cerotegumentstruktu-
 ren, Cuticular-Ornamentierung sowie Sklerotisationsgrad von
 Mundwerkzeugen durch entsprechende Punktierung, Solenidi-
 en zur Unterscheidung von normalen Borsten durch Querring-
 elung verdeutlicht.

Zeichnungen der *Tectocephus*-Nymphen wurden nach dem
 gleichen Prinzip angefertigt. Anhand von etwa 30 Zeichnungen
 (Total- und Detailansichten) wurden die Merkmale der Nym-
 phen, v.a. des Tritonymphenstadiums im Vergleich zu dem der
 Adulten von *Tectocephus* festgestellt und beschrieben. Zur
 Überprüfung dienten qualitative Untersuchungen an unge-
 quetschten juvenilen Tieren, wobei alle Juvenilstadien von
Tectocephus einbezogen wurden. Die Unterscheidung der
 Stadien erfolgte nach Beinanzahl (Larven) bzw. Anzahl der
 vorhandenen Genitalnäpfe (Nymphen, GRANDJEAN 1932).

Für die biometrischen Untersuchungen der Adulten wurden die
 entsprechenden Körperstrecken (Abb. 2) bei 20 bzw. 40facher
 Objektivvergrößerung mit dem Zeichengerät auf Papier über-
 tragen. Dies erlaubt eine wesentlich genauere Messung als mit
 dem Okular-Mikrometer. Mit Hilfe eines Objektmikrometers
 wurde die reale Größe einer Meßstrecke ermittelt.

Zur Ergänzung der lichtmikroskopischen Befunde wurden einige
 Exemplare der Gattung *Tectocephus* mit dem Rasterelek-
 tronmikroskop (Cambridge Stereoscan S 180) untersucht
 und fotografiert. Sie wurden dazu nach der Dehydratisierung
 über eine Acetonreihe critical-point-getrocknet und mit
 Gold bedampft (ROSENBAUER & KEGEL 1978).

Zur Überprüfung der Artabgrenzung innerhalb der Gattung
Tectocephus wurde eine Merkmalsanalyse nach dem Verfah-
 ren von WOAS (1986, 1990) durchgeführt. Dazu wurden über
 200 genaue Zeichnungen von 22 *Tectocephus*-Individuen
 von 10 verschiedenen Standorten angefertigt. Dabei wurden
 sowohl Individuen, die nach den bisherigen Artabgrenzungen
 (KNÜLLE 1954) mehr oder weniger eindeutig mit einem der
 klassischen Artnamen ("*T. velatus*", "*T. sarekensis*", "*T. minor*",
 "*T. cuspidentatus*") belegt werden konnten, als auch auffällige
 Formen wie "*T. knullei*" oder "*T. translamellatus*" und
 schließlich nicht benennbare Individuen einbezogen.

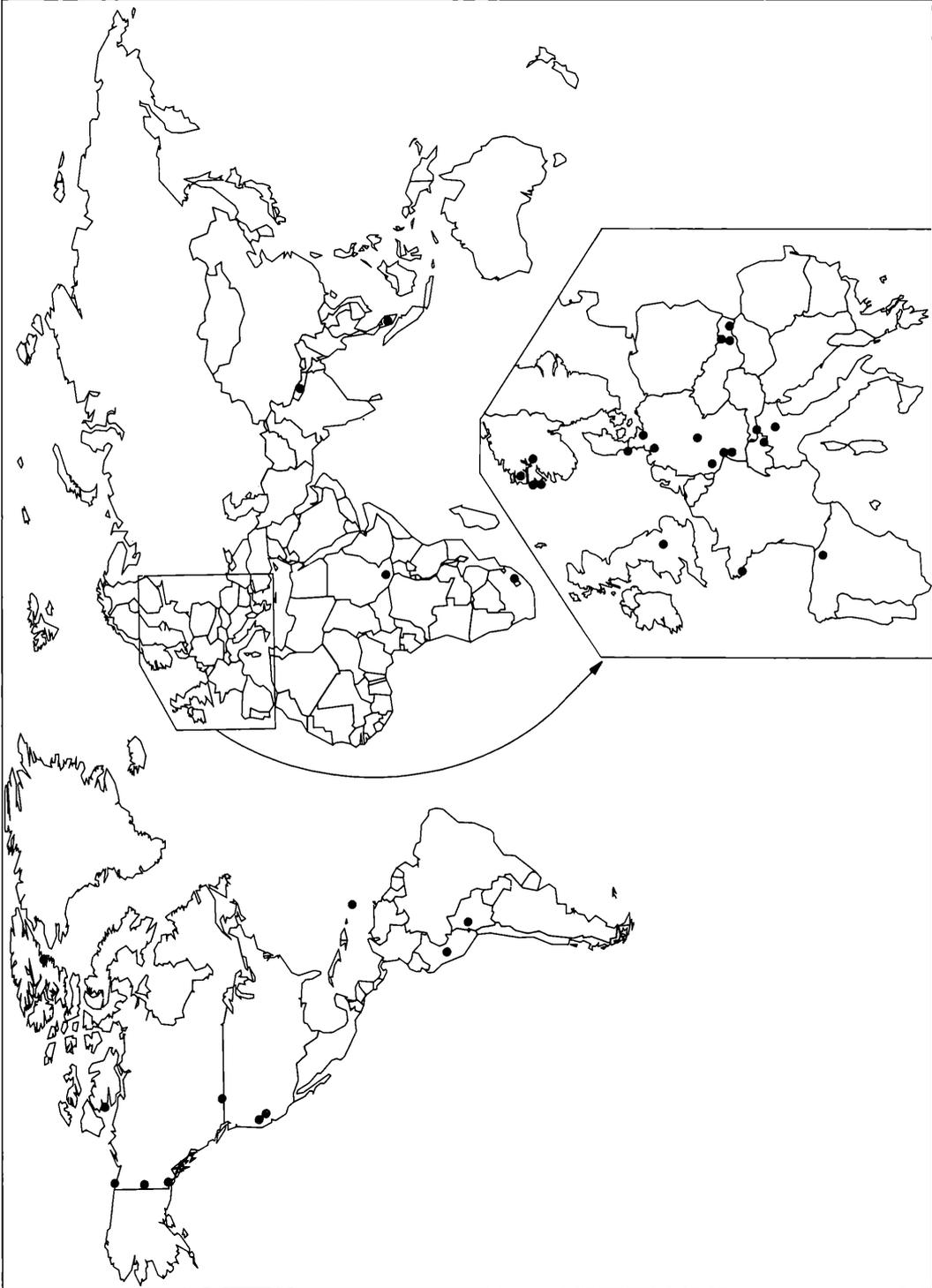


Abbildung 1. Herkunft der untersuchten *Tectocephus*-Individuen

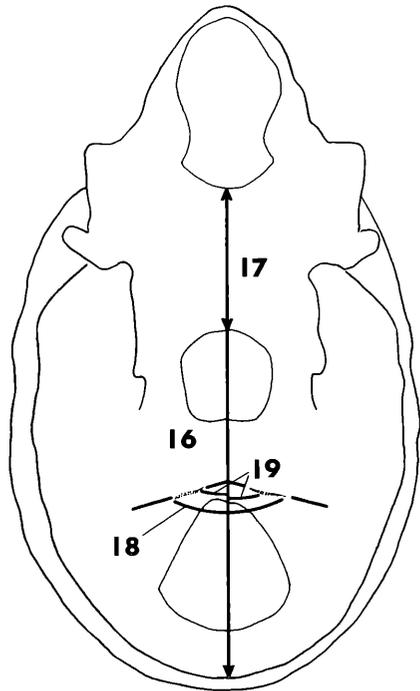
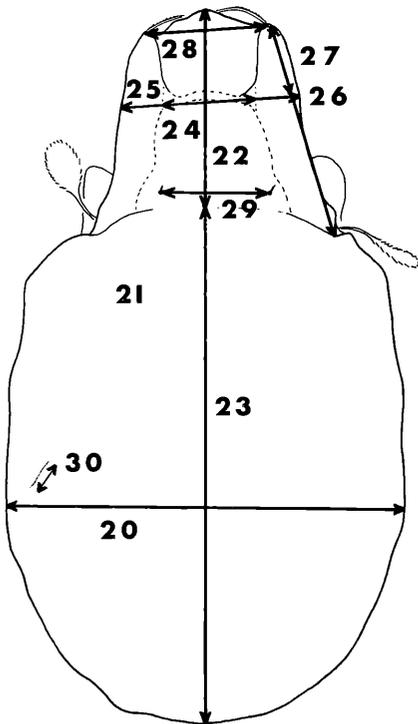
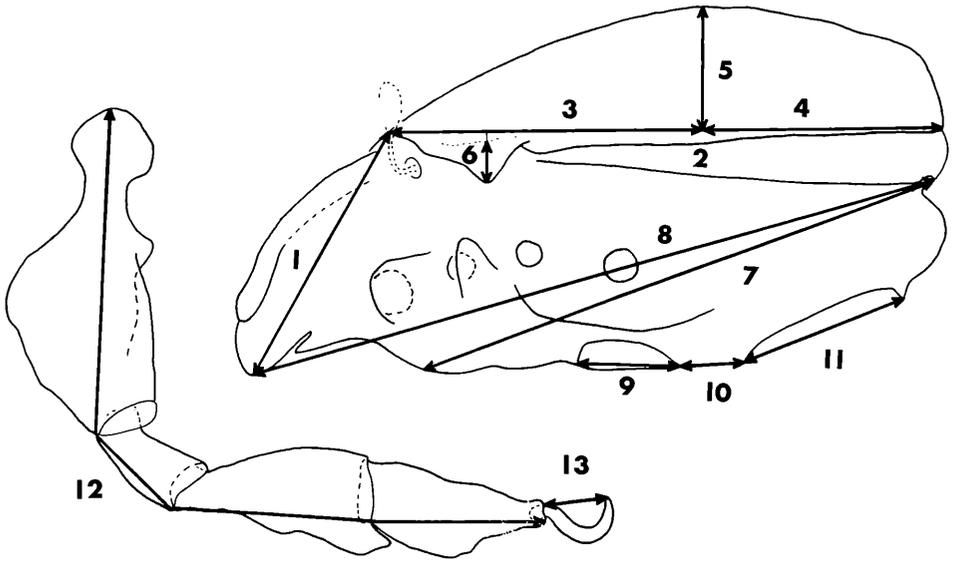


Abbildung 2. Biometrische Merkmale bei *Tectocephus*: Lage der Meßstrecken (Bezeichnungen siehe Tab. 2)

Anhand der Zeichnungen wurden für die *Tectocephus*-Merkmalsanalyse rund 190 Merkmale in über 750 Ausprägungen detailliert definiert. Diese Definitionen umfassen praktisch alle im Ausgangsmaterial vorhandenen qualitativen und biometrischen Merkmale mit mehr als einer Ausprägung.

Das Verfahren mußte für die *Tectocephus*-Merkmalsanalyse leicht modifiziert werden, da in engen Verwandtschaftsgruppen die Gefahr der überproportionalen Einflußnahme einzelner Merkmale besteht. Die Spaltungsprioritätsregeln (WOAS 1986) wurden daher um folgende Kriterien verschärft:

- 1.) die spaltungsbestimmenden Leitmerkmale müssen aus mindestens zwei verschiedenen Merkmalskomplexen stammen, um eine Abspaltung zu rechtfertigen, die Überbetonung aberranter Merkmale von Einzelindividuen wird dadurch weitgehend verhindert;
- 2.) das Leitmerkmalsbündel eines Spaltungsschritts darf nicht ausschließlich aus biometrischen (absoluten oder relativen) Merkmalen bestehen, selbst wenn diese unterschiedlichen Komplexen bzw. Körperregionen angehören, um potentielle Allometrien als Pseudokriterien auszuschließen.

Tabelle 1. Merkmalskomplexe (nach WOAS 1986, ergänzt)

I:	Körpermaße (Körperlänge; Notogasterlänge relativ zur Körperlänge, Prodorsumlänge relativ zur Körperlänge)
II:	Cuticularstrukturen (allgemeine Struktur, Interlamellarbereich; Mentum; Carina circumpedalis)
III:	Sklerotierungsgrad der Cuticula: keine Merkmale definiert
IV:	Cuticularskelett (Translamellenbreite; Translamellenlänge; Ausprägungsgrad der Translamelle; Verlauf der Translamelle; Lamellarborstenabstand relativ zum Lamellenabstand; Cuspislänge relativ zur Gesamtlamellenlänge; Lage der Lamellarborsteninsertionsstelle; Form der Cuspis; Form der Cuspisendung; Lage der Cuspides relativ zur Rostrumvorderkante; Verlauf des Ventralplattenaußenrandes)
V:	Prodorsum-Gestalt (Gestalt allgemein, Verlauf der Rostrumvorderkante; Sklerotisierung des Rostrum)
VI:	Notogaster-Gestalt (Wölbung und Eindellungen, Abgrenzungen)
VII:	Podosoma-Gestalt (relative Lage der Acetabula; relative Länge der Epimeralregion, Gestalt der Pedotecten)
VIII:	Gestalt der Anogenitalregion (relative Lage von Anal- und Genitalfeld; Lage bzw. eingeschlossener Winkel der Adanallyrifissuren)
IX:	Gestalt der Analklappen
X:	Gestalt der Genitalklappen
XI:	Mundwerkzeuge (Pedipalpus, Form der Rutellen)
XII:	Gestalt der Beine (Femur-Gestalt, Tibia-Gestalt, Länge von Femur, Tibia und Genu relativ zueinander, Verbindungen der Beinglieder, Anzahl und Gestalt der Krallen)
XIII:	Anzahl und Gestalt der Exobothridialborsten
XIV:	Gestalt des Sensillus (Form und Beborstung)
XV:	Borstengestalt auf Notogaster, Prodorsum und Beinen
XVI:	Borstengestalt auf Ventralplatte einschließlich Mentum: keine Merkmale definiert
XVII:	Insertionsstellen der Borsten: keine Merkmale definiert
XVIII:	Notogasteranhänge (Pteromorphenform)
XIX:	Anzahl und Stellung der Borsten auf Ventralplatte, Notogaster, Prodorsum und Beinen

In Tabelle 1 sind die bei der *Tectocephus*-Merkmalsanalyse verwendeten Merkmalskomplexe aufgelistet (nach WOAS 1986, ergänzt).

Im Fall von *Tectocephus* dient die Merkmalsanalyse dazu, die Stabilität von Merkmalen und Merkmalskombinationen herauszufinden. Sie kann allerdings nicht die Variabilität der Merkmale selbst beurteilen. Dies kann nur in Form von qualitativen und quantitativ-biometrischen vergleichenden Variabilitätsuntersuchungen festgestellt werden, wie sie an umfangreichem Material durchgeführt wurden. Auch Clusteranalysen können zur Unterstützung dienen.

Bezüglich der Frage der Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Tectocephus* war es daher notwendig, die Variabilität verschiedener Merkmale an verschiedenen Standorten zu untersuchen. Für vergleichende Variabilitätsuntersuchungen ist es wünschenswert, eine möglichst große Anzahl von Merkmalen zu erfassen. In der Praxis wird die mögliche Anzahl allerdings durch den bei den relativ kleinen Tieren sehr hohen präparativen und den zeichnerischen Aufwand begrenzt. Daher wurden an kleineren Individuen-Gruppen einzelner Standorte exemplarisch umfassende Untersuchungen durchgeführt, während bei den Proben von den übrigen Standorten eine Beschränkung auf wenige ausgewählte Merkmale erfolgen mußte, die im Hinblick auf die Formenabgrenzung und Variabilität besonders wichtig erschienen. Dabei wurden solche Merkmale ausgeschlossen, die an Totalsichten nicht exakt untersucht werden konnten oder eine besonders zeitaufwendige Präparation erforderten. Die Messungen wurden wie oben beschrieben durchgeführt. Einen Überblick über die jeweils untersuchten biometrischen Merkmale gibt Tab. 2. Zusätzlich zu den Längenmessungen wurden diverse Längenrelationen berechnet (Tab. 2). Um die Korrelation qualitativer Merkmale untereinander und mit quantitativen Merkmalen vergleichen zu können, wurden diese, soweit möglich, potentiellen Diskontinuitätsstufen zugeordnet und numerisch codiert. Diese Codierung ist im Ergebnis-Teil dargestellt.

Insgesamt wurden so über 14000 biometrische Werte und über 6000 qualitative Merkmalsausprägungen an über 1200 *Tectocephus*-Individuen von 35 Standorten erfaßt. Zur ergänzenden Beurteilung und Absicherung des Variabilitätsspektrums diente die zusätzliche Kontrolle an mehreren hundert präparierten Tieren, an denen keine Meßwerte erhoben und qualitative Merkmale nicht codiert wurden.

Für alle möglichen Kombinationen von je zwei Variablen wurden für die Individuen dieser Standorte (separat und in Standortzusammenfassungen) XY-Grafiken erstellt. Diese etwa 4000 Diagramme wurden auf abgrenzbare Individuengruppen (Punktwolken) und Zusammenhänge (Korrelationen) überprüft. Für sämtliche Daten erfolgte die Berechnung verschiedener Standardmaße der deskriptiven Statistik, wie Mittelwert, Standardabweichung und Variationskoeffizient. Darüberhinaus wurden für jede Standort-Probe bzw. definierte Teilprobe absolute und relative Häufigkeitsverteilungen berechnet sowie auf signifikante Unterschiede zwischen Proben geprüft (Vergleich von Mittelwerten mit Hilfe des t-Tests bzw. U-Tests nach Wilcoxon, Mann & Whitney). Für einige Merkmale wurden Korrelationen und lineare Regressionen berechnet. Soweit die verwendeten statistischen Tests dies erforderten, wurden die Daten mit Hilfe des Wahrscheinlichkeitsnetzes bzw. des Kolmogorow-Smirnow-Anpassungs-Tests auf Normalverteilung geprüft. Zur Erkennung von potentiellen unterscheidbaren *Tectocephus*-Gruppen und zur Überprüfung der Homogenität wurden

Tabelle 2. Biometrische Merkmale bei *Tectocephus*: Meßstrecken und ihre Bezeichnung (Nummern beziehen sich auch auf Abb. 2)

Lateralansicht:

- 1 Prodorsumlänge, lateral
- 2 Notogasterlänge, lateral, durch (5) Notogasterhöhe geteilt in:
- 3 vordere Notogasterlänge
- 4 hintere Notogasterlänge
- 5 Notogasterhöhe
- 6 Pteromorphenhöhe
- 7 Ventralplattenlänge, lateral
- 8 Körperlänge, lateral
- 9 Genitalfeldlänge
- 10 Abstand des Genitalfelds vom Analfeld
- 11 Analfeldlänge

Beinansichten:

- 12 Länge Bein I = Summe der Länge der einzelnen Beinglieder (Femur bis Tarsus)
- 13 Durchmesser der Kralle I (= Krallenlänge)
- 14 Länge Bein IV = Summe der Länge der einzelnen Beinglieder (Trochanter bis Tarsus)
- 15 Durchmesser der Kralle IV (= Krallenlänge)

Ventralansicht:

- 16 Ventralplattenlänge ventral
- 17 Länge der Epimeralregion ventral
- 18 Winkel, in dem die beiden Adanallyrifissuren zueinander stehen = Winkel, der von den Verlängerungen der beiden Lyrifissuren eingeschlossen wird
- 19 a,b Winkel, den die Verlängerung der (linken bzw. rechten) Adanallyrifissur mit der Körperlängsachse bildet

Dorsalansicht:

- 20 (größte) Notogasterbreite, dorsal
- 21 dorsale Körperlänge
- 22 dorsale Prodorsumlänge
- 23 dorsale Notogasterlänge
- 24 Translamellenlänge
- 25 Prodorsumbreite in Höhe der Translamelle
- 26 Gesamtlamellenlänge (an der Lamellen-Außenseite)
- 27 Cuspislänge
- 28 Abstand der Lamellarborsten
- 29 Abstand der Interlamellarborsten
- 30 Länge der Notogasterlyrifissur 'im'
- 31 Länge der Lamellarborste (nur an Quetschpräparaten)

Sekundärwerte (Längenrelationen) und deren Definition (in Klammer):

- 32 Notogasterlängenverhältnis (vordere/hintere Notogasterlänge)
- 33 Kompaktheitsgrad (Notogasterbreite/-länge)
- 34 Notogasterwölbungsgrad (Notogasterhöhe/-breite)
- 35 Prodorsum-Notogaster-Verhältnis (Prodorsum-/Notogasterlänge)
- 36 Genitalfeld-Anogenitalabstands-Verhältnis (Genitalfeldlänge/Anogenitalabstand)
- 37 Genitalfeld-Analfeld-Längenverhältnis (Genitalfeldlänge/Analfeldlänge)
- 38 Analfeld-Anogenitalabstands-Verhältnis (Analfeldlänge/Anogenitalabstand)
- 39 Pteromorphenhöhe-Körperlängen-Verhältnis (Pteromorphenhöhe/Körperlänge)
- 40 Beinlängen-Verhältnis (Länge Bein I/Länge Bein IV)
- 41 Krallenverhältnis (Länge Kralle I/Länge Kralle IV)

- 42 relative Bein-I-Länge (Länge Bein I/Körperlänge)
- 43 relative Bein-IV-Länge (Länge Bein IV/Körperlänge)
- 44 Kralle-Bein-Längenverhältnis I (Länge Kralle I/Länge Bein I)
- 45 Kralle-Bein-Längenverhältnis IV (Länge Kralle IV/Länge Bein IV)
- 46 relative Genitalfeldlänge (Genitalfeldlänge/Körperlänge)
- 47 relative Analfeldlänge (Analfeldlänge/Körperlänge)
- 48 relativer Anogenitalabstand (Anogenitalabstand/Körperlänge)
- 49 relative Epimerallänge (Länge Epimeralregion/Ventralplattenlänge)
- 50 Längenverhältnis Notogasterlyrifissur 'im'/Körperlänge
- 51 Längenverhältnis Notogasterlyrifissur 'im'/Notogasterlänge
- 52 Längenverhältnis Notogasterlyrifissur 'im'/Notogasterbreite
- 53 Längenverhältnis Notogasterlyrifissur 'im'/Translamellenlänge
- 54 Längenverhältnis Notogasterlyrifissur 'im'/Länge Genu I

Clusteranalysen durchgeführt, wobei die hierarchischen Verfahren "Single Linkage" und "Average Linkage" zur Fusionierung von Clustern verwendet wurden (BACKHAUS et al. 1987). Als Proximitäts- bzw. Distanzmaß wurde die Euklidische Distanz verwendet. Die bei den Clusteranalysen erhaltenen Ergebnisse wurden auf Heterogenität, Plausibilität, Stabilität und Eindeutigkeit der Trennung geprüft und bewertet.

Clusteranalysen ergeben in jedem Fall eine Aufgliederung des bearbeiteten Materials in Cluster, daher stellt deren Beurteilung unter verschiedenen Kriterien einen wichtigen Aspekt dar. Als Hilfsmittel dazu dient unter anderem die Durchführung der Clusteranalyse nach verschiedenen Fusionierungsalgorithmen (BACKHAUS et al. 1987). Wenn alle benutzten Algorithmen stabile Cluster ergeben, kann die Aufteilung als eindeutig betrachtet werden. Treten bei Anwendung unterschiedlicher Methoden auf dasselbe Material verschiedene Clustereinteilungen auf, so bedeutet dies eine instabile und nur eingeschränkt realistische Auftrennung des Materials. In diesen Fällen müssen die Trennungskriterien besonders auf ihre Eindeutigkeit geprüft werden. Zur Ermittlung einer sinnvollen Cluster-Einteilung muß auch der Verlauf des Ähnlichkeitskoeffizienten mit zunehmender Fusionierung beachtet werden (BACKHAUS et al. 1987, STEINHAUSEN & LANGER 1977).

Im vorliegenden Fall müssen weitere Punkte berücksichtigt werden. Ziel der Untersuchungen ist nicht eine beliebige, rein mathematische Einteilung, sondern eine in die Praxis übertragbare und nachvollziehbare Abgrenzung potentieller Gruppen, die anschließend auch auf ihre taxonomische und systematische Relevanz überprüft werden müssen. Das heißt beispielsweise, daß eine Auftrennung in Cluster aufgrund eines einzigen Merkmals besonders kritisch hinterfragt werden muß.

Die Clusteranalysen haben daher nicht nur den Sinn, unterschiedliche Merkmalskombinationen an einem Standort gegeneinander abzugrenzen, sondern dienen als Voraussetzung für eine anschließende Überprüfung der generellen Abgrenzbarkeit einer Gruppe mit diesen Merkmalen. Durch die Clusteranalyse abgegrenzte Cluster sind also nur dann sinnvoll, wenn sie objektiv nachvollziehbar und eindeutig erkennbar sind, und zwar sowohl lokal als auch überregional. Es muß daher eine stabile Merkmalskombination für solche Cluster gefordert werden.

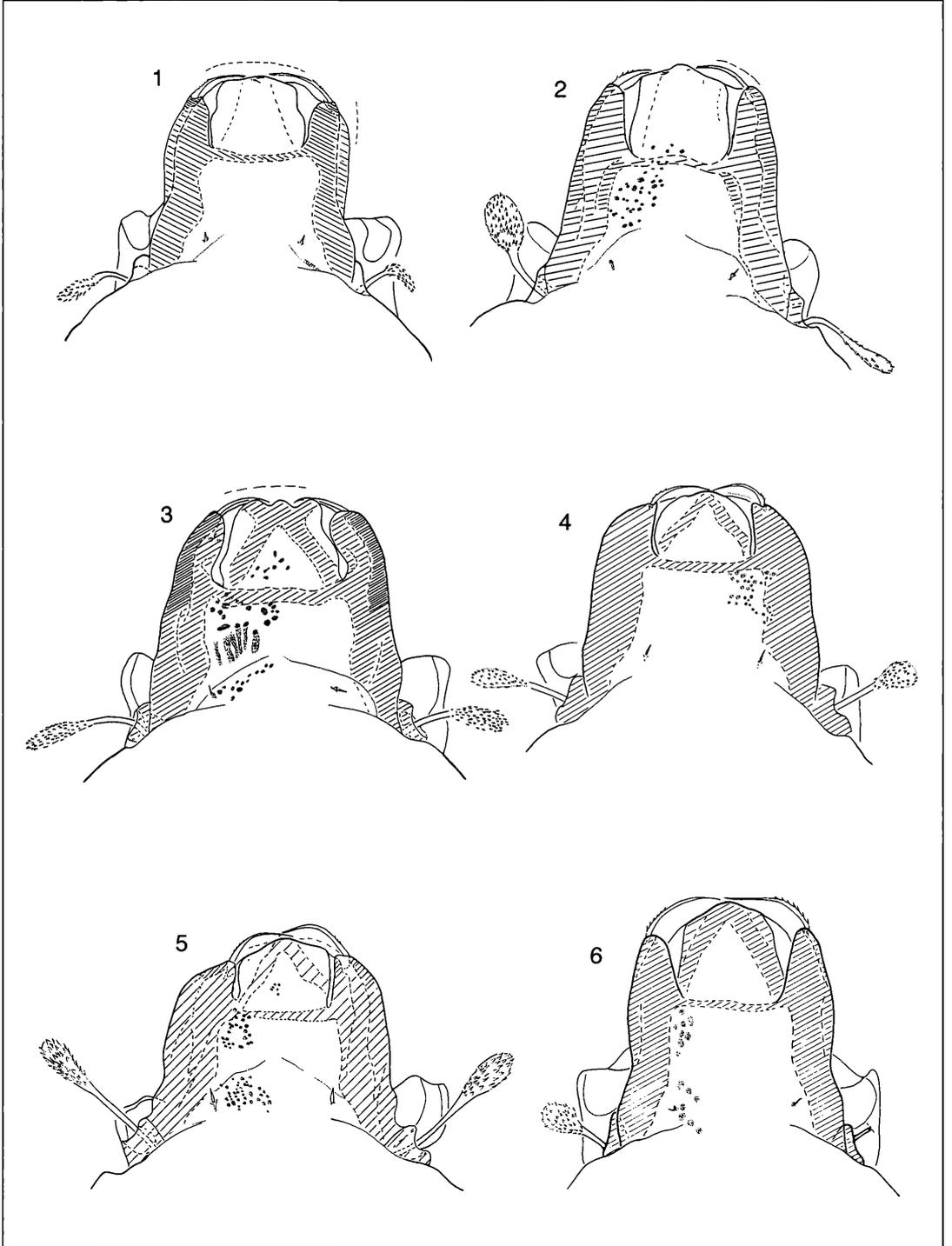


Abbildung 3. Prodorsum-Abbildungen der für das Spaltungsverfahren verwendeten *Tectocephus*-Individuen

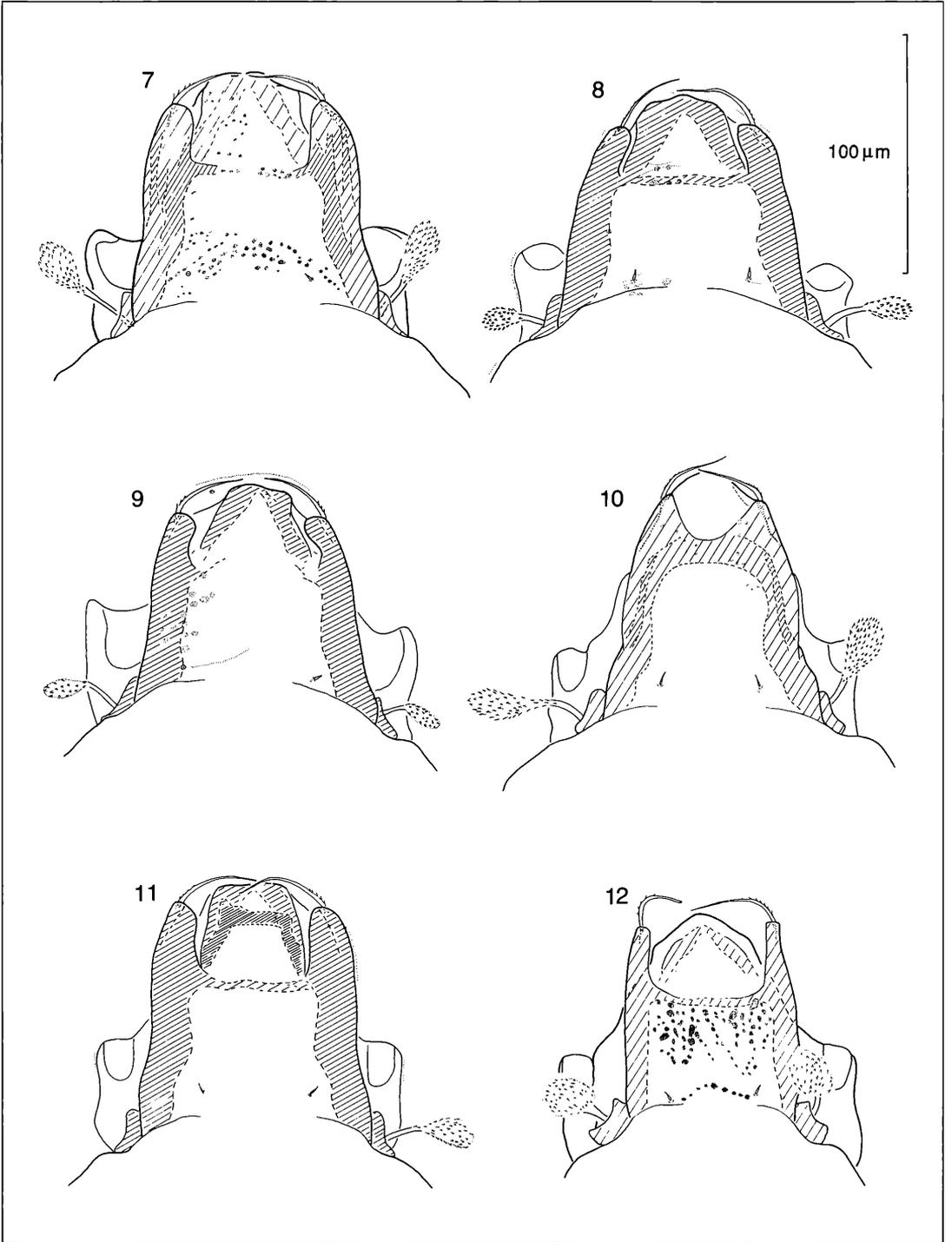


Abbildung 3. Fortsetzung

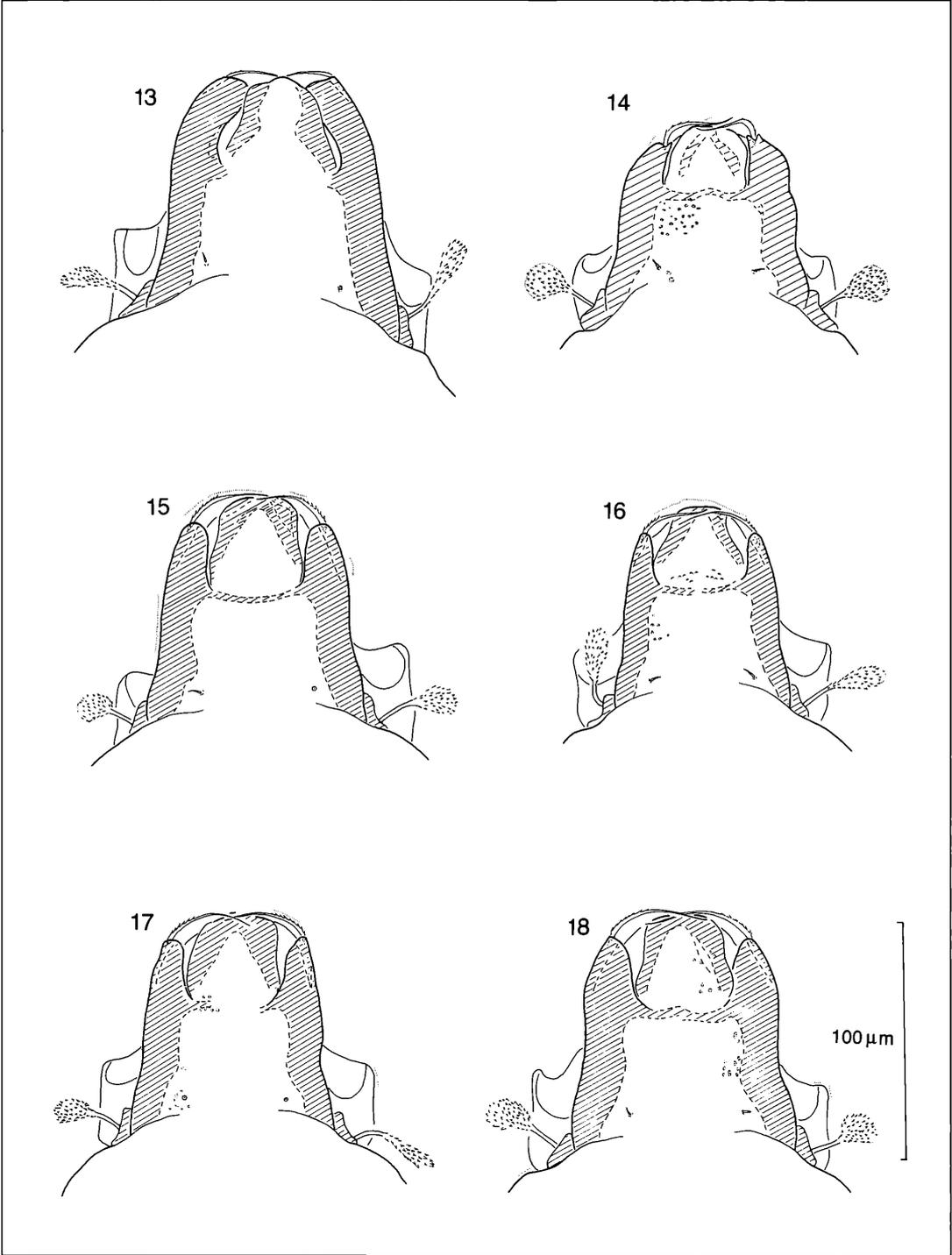


Abbildung 3. Fortsetzung

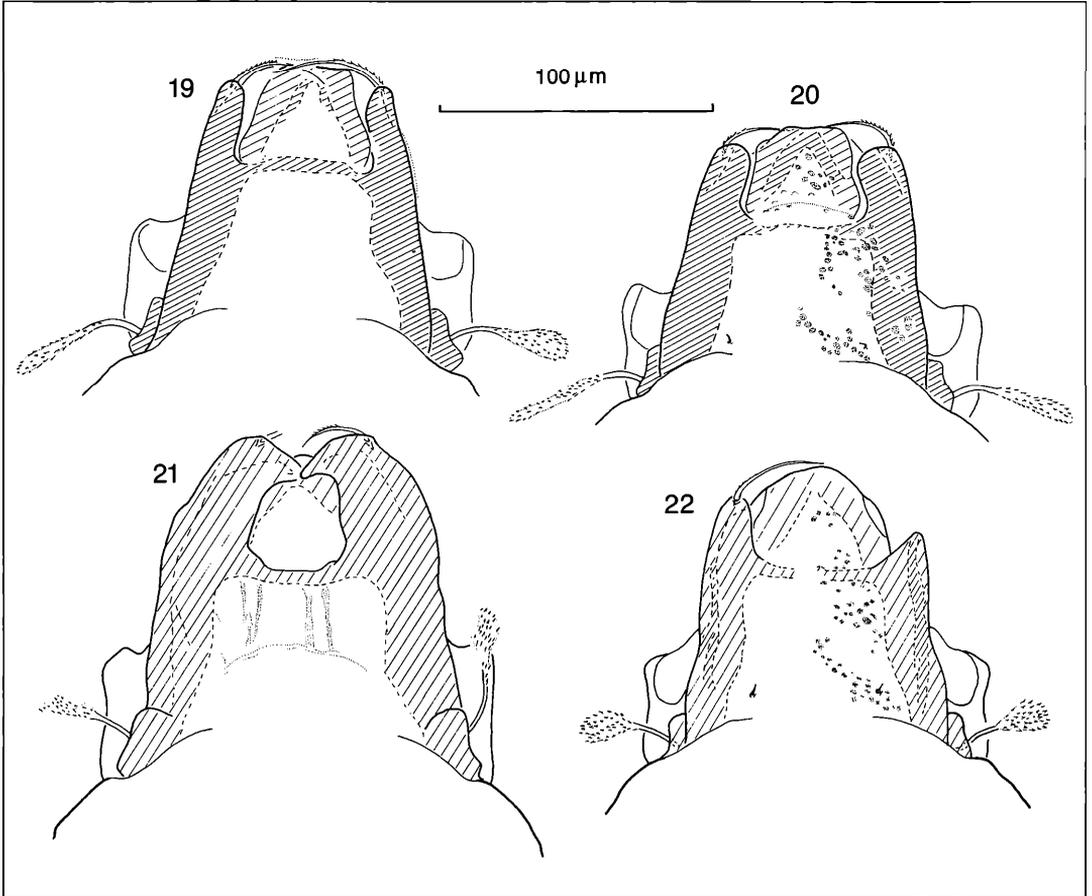


Abbildung 3. Fortsetzung

3. Die taxonomische Merkmalsanalyse der *Tectocephus*-Formen

3.1 Das Spaltungsverfahren nach Woas

Eine Merkmalsanalyse mit taxonomischer Fragestellung nach Woas (1986, 1990) wurde mit 22 Vertretern der Gattung *Tectocephus* (Abb. 3) durchgeführt. Dabei erfolgte eine eindeutige Trennung der Semaphoronten in zwei Gruppen.

Merkmale der Gruppe A (Folgegruppe) (vgl. Abb. 3: Individuen Nr. 4, 5, 14):

- Carina circumpedalis an der Ventralplattenaußenseite in einem Zapfen endend
- Ventralplattenbegrenzung im vorderen Bereich zusätzlich zum Carina-Zapfen mit einer weiteren, deutlichen Ecke
- Cuspides mit Zähnen
- Länge der Epimeralregion beträgt mehr als ein Drittel der Ventralplattenlänge
- Winkel zwischen den Adanallyrifissuren unter 120°

- Länge des Genu I beträgt ungefähr zwei Drittel der Länge von Tibia I
- Lamellarborste an der Medianseite der Cuspis inserierend

Merkmale der Gruppe B (Restgruppe) (vgl. Abb. 3: Individuen Nr. 1-3, 6-13, 15-22):

- Carina circumpedalis glatt und an der Ventralplattenaußenseite ohne Zapfen endend
- Ventralplattenbegrenzung ohne Ecken
- Cuspides ohne Zähne
- Länge der Epimeralregion beträgt weniger als ein Drittel der Ventralplattenlänge
- Winkel zwischen den Adanallyrifissuren über 120°
- Länge des Genu I beträgt ungefähr die Hälfte der Länge von Tibia I

Eine weitere Aufspaltung der Restgruppe im Spaltungsverfahren (Gruppe B) ist nicht möglich.

Die in den Abschnitten 3.2 - 3.4 dargestellten Ergebnisse bestätigen die Ergebnisse der vorgenommenen Spaltung. Dabei zeigt sich, daß die Merkmale der Individuengruppe A mit denen der Art *Tectocephus minor* BERLESE, 1903, die Merkmale der Individuengruppe B mit denen der Art *Tectocephus velatus* (MICHAEL, 1880) übereinstimmen.

3.2 Die Merkmale und ihre Variabilität bei *Tectocephus*

3.2.1 Körperlänge

Die Körperlänge der untersuchten Individuen beträgt 245 bis 400µm. Das Maximum der Verteilung liegt insgesamt gesehen bei 305µm. Dabei zeigen sich zwei Schwerpunkte der Verteilung: ein Maximum bei 280µm (*T. minor*) und ein weiteres Maximum bei 305 - 310µm (*T. velatus*). Allerdings liegt die Körperlänge der vermessenen *T. minor*-Tiere nur in einem kleineren Bereich, zwischen 245 und 305µm (Mittelwert 278µm), während die der *T. velatus*-Tiere den ganzen Bereich von 255 bis 400µm (Mittelwert 320µm) umfaßt. In zusätzlich qualitativ untersuchten Proben (Peru/Panguana) wurden je-

doch auch *T. minor*-Individuen mit Körperlängen unter 240µm gefunden (um 230µm), so daß der Variabilitätsbereich der Körperlänge für *T. minor* etwa 220 bis 305µm umfaßt.

Die verschiedenen Standorte unterscheiden sich in ihrer Variationsbreite, im Häufigkeitsverteilungsmuster und in ihrem Verteilungsschwerpunkt (Abb. 4, Tab. 3). Bei der Probe Norwegen/Gryta (nur *T. velatus*-Individuen) liegt eine Verteilung mit wenigen Tieren um 280 und 285µm sowie einem Hauptgipfel um 300 und 305µm vor, ohne ein einziges Tier mit einer Körperlänge um 290 und 295µm (Abb. 4). Allerdings ist dies der einzige Parameter dieser Probe, der eine zweigipflige Häufigkeitsverteilung bzw. eine Trennung aufweist, so daß davon ausgegangen werden muß, daß hier entweder zwei verschiedene Clone in der Probe enthalten sind, die sich nur in ihrer Körperlänge unterscheiden oder - was in diesem Fall wahrscheinlicher ist - daß der Probenumfang (n = 13) zu gering war, um das ganze Längenspektrum des Standorts zu erfassen.

Die Körperlänge der *T. velatus*-Individuen der Standorte Norwegen/Sotra, Bretagne/Kiefernplantation, Öster-

Tabelle 3. Körperlängen der *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art	n	Minimum [µm]	Maximum [µm]	Mittelwert [µm]	Stdbw. [µm]	Variationskoeffizient
alle Standorte weltweit	<i>T. spec.</i>	1096	247,1	397,1	316,4	29,37	0,093
alle Standorte weltweit	<i>T. velatus</i>	978	255,9	397,1	321,0	27,45	0,086
alle Standorte weltweit	<i>T. minor</i>	118	247,1	305,9	278,5	12,44	0,045
Norwegen, Gryta	<i>T. velatus</i>	13	279,4	305,9	298,8	7,96	0,027
Norwegen, Oygarden	<i>T. minor</i>	6	264,7	282,4	275,0	6,90	0,025
Norwegen, Sotra	<i>T. velatus</i>	27	261,8	302,9	287,0	14,15	0,049
Norwegen, Sotra	<i>T. minor</i>	22	270,6	288,2	279,6	5,02	0,018
Norwegen, Ulvik	<i>T. velatus</i>	54	276,5	327,9	307,7	9,89	0,032
Slowakei, Nordslowakei	<i>T. velatus</i>	24	294,1	341,2	317,7	12,71	0,040
Slowakei, Kosice	<i>T. velatus</i>	12	320,6	377,9	343,8	14,69	0,043
Slowakei, Moldava	<i>T. velatus</i>	16	300,0	317,6	306,6	5,63	0,018
Slowakei, Moldava	<i>T. minor</i>	36	276,5	305,9	283,6	6,33	0,022
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	50	279,4	344,1	300,5	8,82	0,029
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	34	276,5	297,1	286,6	6,15	0,021
Bretagne, Totholz	<i>T. velatus</i>	66	291,2	339,7	323,3	10,33	0,032
Bretagne, Kiefernplantation	<i>T. velatus</i>	27	270,6	338,2	296,4	20,28	0,068
Österreich, Nordtirol	<i>T. velatus</i>	157	273,5	376,5	320,4	28,12	0,088
Schweiz, Graubünden	<i>T. velatus</i>	98	291,2	325,0	307,7	5,70	0,019
Italien, Trentino	<i>T. velatus</i>	94	270,6	373,5	311,3	25,49	0,082
Spanien, Navarra	<i>T. velatus</i>	66	275,0	339,7	296,8	16,51	0,056
Kanada, Ellesmere Island	<i>T. velatus</i>	1	383,8	383,8	383,8		
Kanada, Victoria Island	<i>T. velatus</i>	21	358,8	397,1	377,3	10,83	0,029
Kanada, Herschel Island	<i>T. velatus</i>	34	350,0	385,3	371,2	8,15	0,022
Kanada, Nahoni Range	<i>T. velatus</i>	45	336,8	369,1	355,5	7,69	0,022
Kanada, Klwane Nat. Park	<i>T. velatus</i>	25	300,0	320,6	312,4	5,16	0,017
Kanada, Cathedral Prov. Park	<i>T. velatus</i>	64	333,8	382,4	353,1	7,86	0,022
USA, Oregon	<i>T. velatus</i>	41	333,8	360,3	348,8	6,66	0,019
USA, California	<i>T. velatus</i>	34	311,8	333,8	324,6	5,86	0,018
Guadaloupe	<i>T. velatus</i>	1	279,4	279,4	279,4		
Guadaloupe	<i>T. minor</i>	20	247,1	264,7	255,1	5,13	0,020
Sudan	<i>T. velatus</i>	4	255,9	295,6	284,2	18,96	0,067
Südafrika	<i>T. velatus</i>	4	297,1	329,4	313,6	13,87	0,044

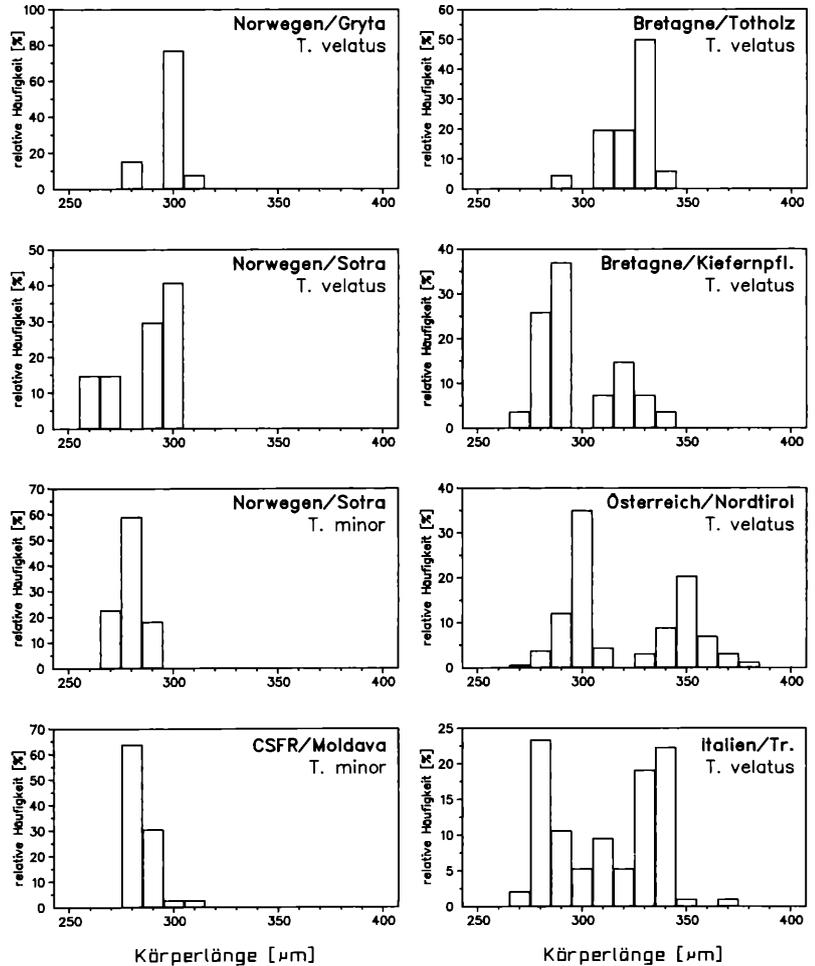


Abbildung 4. Häufigkeitsverteilungen der Körperlängen von *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

reich/Nordtirol und Italien/Trentino weist ebenfalls eine zweigipflige Häufigkeitsverteilung auf (Abb. 4).

Ein interessantes Phänomen bezüglich der Körperlänge konnte an den Proben vom nordamerikanischen Kontinent festgestellt werden. So ist (mit einer Ausnahme, dem Standort Kluane National Park) eine allmähliche Verschiebung zu geringeren Körpergrößen von Nord nach Süd zu beobachten (Abb. 5). Die Individuen der untersuchten europäischen Standorte zeigen keine solche graduelle Veränderung der Körpergröße mit der geographischen Breite, obwohl auch hier unterschiedliche Schwerpunkte an den einzelnen Standorten auftreten.

3.2.2 Notogaster

Notogaster und Prodorsum sind bei *Tectocephus* nicht vollständig getrennt. Die dorsosejugale Linie ist median unterbrochen, sie wird von lateral her zur Körper-

längsachse hin immer feiner. Die Öffnung beträgt etwa 20 bis 32% der (maximalen) Notogasterbreite und liegt zwischen 35 und 55 µm. Allerdings treten gelegentlich auch *Tectocephus*-Individuen auf, die eine geschlossene dorsosejugale Linie besitzen. Im gesamten untersuchten Tiermaterial trat dieses Phänomen jedoch nur ein einziges Mal auf (Probe: Osthessen), es scheint sich also um eine sehr seltene Ausprägung zu handeln.

Notogastermaße

Die dorsale Länge des Notogaster beträgt ungefähr 68 bis 78% (durchschnittlich 72%) der dorsalen Körperlänge. *T. velatus* und *T. minor* unterscheiden sich darin nicht, auch Individuen verschiedener Standorte zeigen keine unterschiedlichen Schwerpunkte.

Die maximale Breite des Notogaster, die etwa in Höhe der Notogasterlyrifissuren 'im' zu sehen ist, beträgt etwa 74 bis 90% (im Mittel 82%) der dorsalen Notogasterlän-

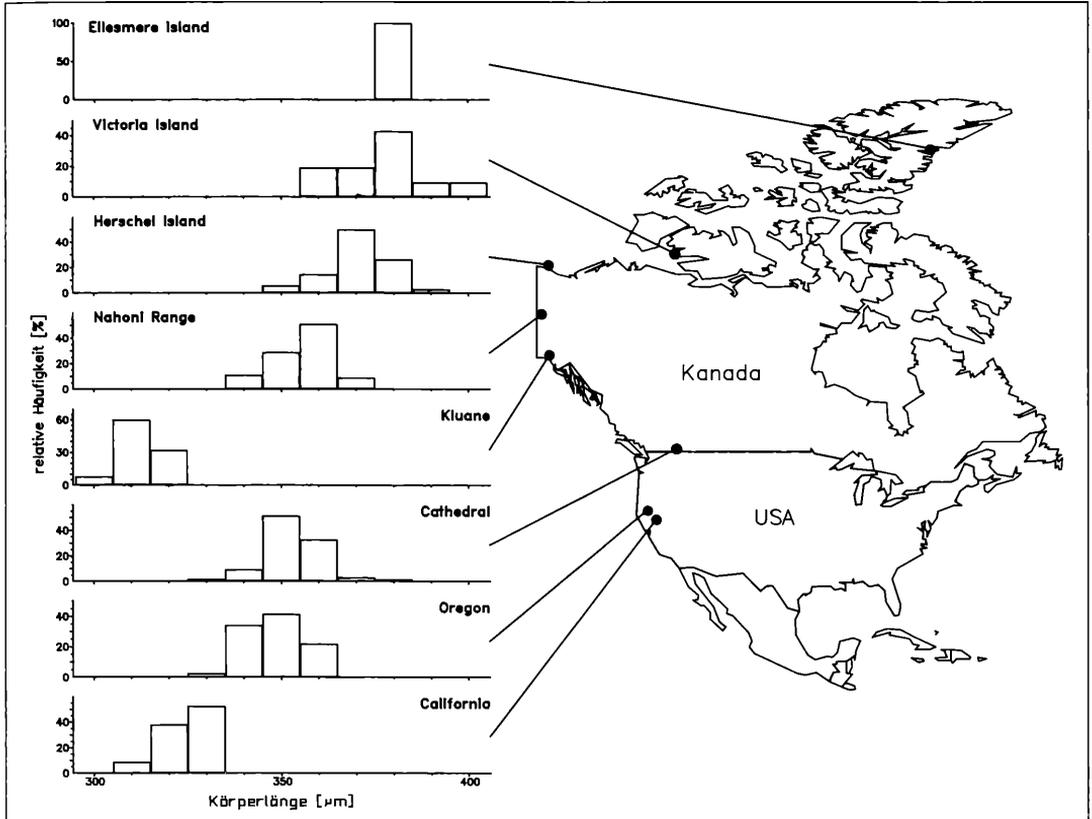


Abbildung 5. Häufigkeitsverteilungen der Körperlängen der nordamerikanischen *Tectocephus*-Individuen und ihre Herkunft

ge und durchschnittlich 58% (53 bis 63%) der dorsalen Körperlänge. Dabei unterscheiden sich Individuen unterschiedlicher Herkunft nur geringfügig. Allerdings konnte an Individuen aus dem Schwarzwald/Schluttenbach eine zu höheren Werten verschobene Variationsbreite der *T. minor*-Individuen (Notogasterbreite 57-63%, Mittel 59% der Körperlänge) gegenüber den *T. velatus*-Individuen (53-59%, Mittel 56%) beobachtet werden.

Eine generell gestauchtere dorsale Umrißform des Notogaster bei *T. minor* im Vergleich zu *T. velatus* ließ sich am Untersuchungsmaterial jedoch nicht absichern. Die Werte der Notogasterbreite zeigen in manchen Fällen eine gute Korrelation mit denen der Körperlänge (r bis 0,89; Bolivien), wobei die Koeffizienten mit Ausnahme der *T. minor*-Individuen aus dem Schwarzwald/Schluttenbach ($r = 0,33$) nicht unter 0,42 liegen. Die dorsale Länge des Notogaster hängt eng mit der Körperlänge zusammen, es ergaben sich Korrelationskoeffizienten von $r = 0,88$ bis $r = 0,97$ für *T. velatus*; für die *T. minor*-Individuen vom Schwarzwald/Schluttenbach war die Korrelation jedoch schlechter ($r = 0,62$). Ähnliche Werte ergaben sich auch für den Zusammen-

hang der Notogasterbreite und der Körperlänge, wobei die *T. minor*-Individuen und die Tiere des Standorts Slowakei/Kosice jedoch nur eine sehr schlechte Korrelation zeigten (Kosice: $r = 0,42$; *T. minor*: $r = 0,26$ bis $0,58$). An einem Teil der Proben wurden auch die lateralen Längenverhältnisse untersucht (s. Abb. 2). Die Meßstrecke der lateralen Notogasterlänge verläuft dabei nicht parallel zu der der lateralen Körperlänge, sondern bildet zusammen mit dieser und der der lateralen Prodorsallänge ein stumpfwinkliges Dreieck. Die lateral gemessene Notogasterlänge ist dadurch - also lagebedingt - etwa 10% länger als die dorsal gemessene, die Notogasterbreite, immer dorsal gemessen, beträgt daher 64 bis 82% (Mittel 73%) der lateral gemessenen Notogasterlänge. In ihrem Kompaktheitsgrad (Notogasterbreite/lateral gemessene Notogasterlänge) unterscheiden sich die Tiere der verschiedenen untersuchten Standorte kaum voneinander.

Zusätzlich wurde bei diesen Individuen auch die Höhe des Notogaster am Scheitelpunkt gemessen (s. Abb. 2). Sie liegt zwischen 45 und 73 µm (Mittel 59 µm), wobei zwischen Individuen der einzelnen Standorte signifikante Unterschiede festgestellt werden konnten (z. B.

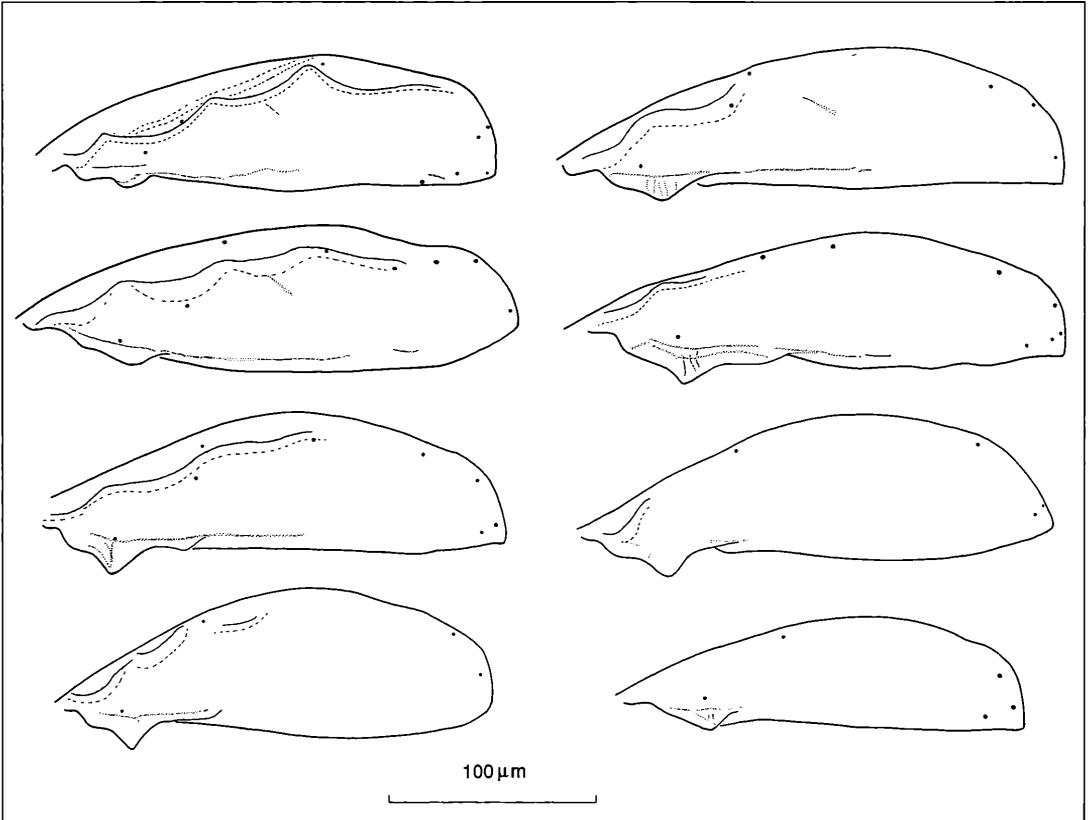


Abbildung 6. Notogaster-Lateralansichten von *Tectocephus velatus*-Individuen am Beispiel der für die Merkmalsanalyse verwendeten Individuen

Hunsrück/Buchenwald: 45 - 66µm, Mittel 59µm; Bolivien: 57 - 73µm, Mittel 67,5µm). Die Notogasterhöhe zeigt - außer bei den Tieren vom Schwarzwald/Glaswaldsee ($r = 0,8$) und aus Bolivien ($r = 0,75$) - nur einen geringen Zusammenhang mit der Körperlänge und es besteht die Möglichkeit der Unabhängigkeit der beiden Parameter, da die entsprechenden Vertrauensgrenzen des Korrelationskoeffizienten (nach SACHS 1978) auch die Null umfassen.

In der Lateralansicht kann auch der Wölbungsgrad des Notogaster festgestellt werden, indem die Scheitelhöhe in Relation zur (lateral gemessenen) Notogasterlänge gesetzt wird. Die Mittelwerte liegen alle zwischen 0,32 und 0,35, d.h. die Notogasterhöhe beträgt etwa ein Drittel der Notogasterbreite (0,26 bis 0,40).

Notogasterscheitelpunkt

Durch den höchsten Punkt des Notogaster in der Lateralansicht, den Scheitelpunkt, wird der Notogaster in einen vorderen und einen hinteren Bereich geteilt. Der Scheitelpunkt liegt bei *Tectocephus* immer hinter dem Mittelpunkt der Notogaster-Längsachse, in der Regel

liegt er im mittleren Drittel, in ganz wenigen Fällen sogar im hinteren Drittel. Der vordere Bereich (vordere Notogasterlänge) ist im Mittel 1,5mal so lang wie der hintere (hintere Notogasterlänge), schwankt jedoch zwischen 1,1 und 2,4facher Länge. Über 90% der Werte liegen allerdings zwischen 1,3 und 1,7fach. Es konnte kein Zusammenhang mit anderen Parametern gefunden werden, so daß die Lage des Scheitelpunkts wohl als ein Merkmal mit sehr großer individueller Variabilität betrachtet werden muß.

Notogastereindellungen

Deutliche, symmetrische Notogastereindellungen werden häufig als Schnellerkennungsmerkmal zur Unterscheidung von *T. velatus* und *T. sarekensis* verwendet. Bei *T. minor*-Individuen konnten im Lichtmikroskop keine Eindellungen beobachtet werden, die Notogasterwölbung ist (in der Lateralansicht) also gleichmäßig bis auf die bei fast allen Tieren (auch bei *T. velatus*) zu erkennende mediane, relativ schwache Abflachung im hinteren Notogasterdrittel. Dies stimmt mit den Ergebnissen der REM-Untersuchung überein (s.u.).

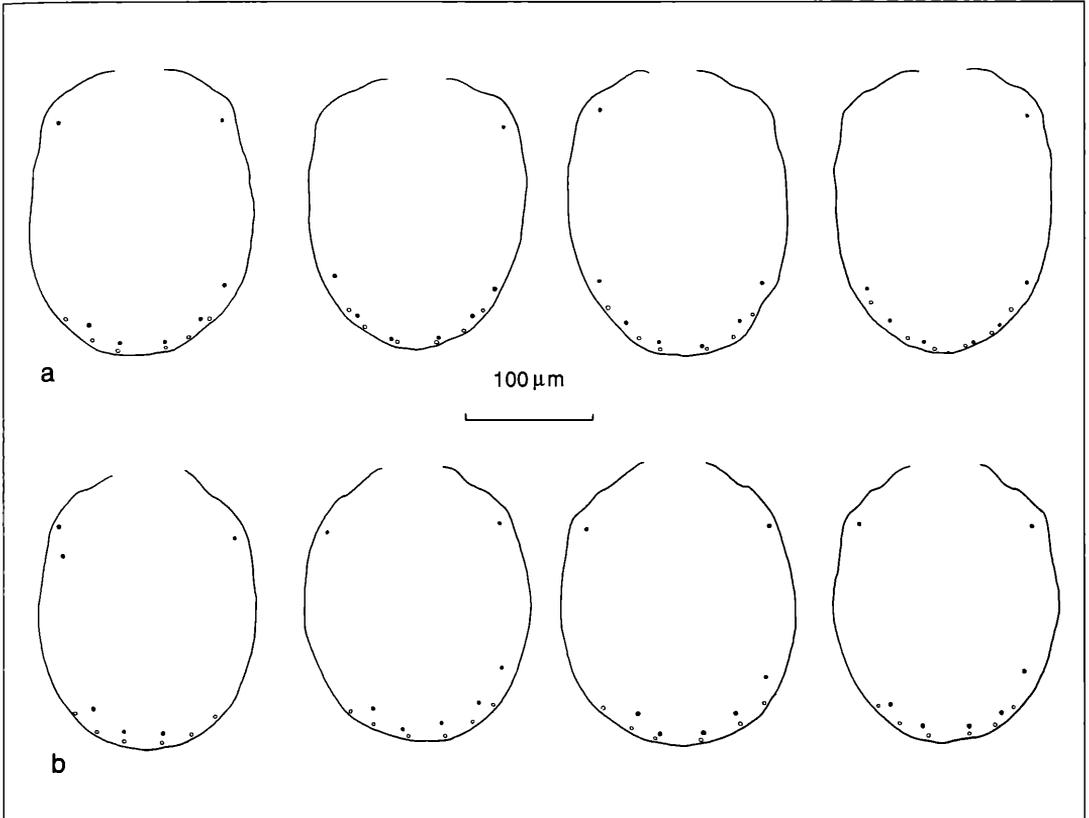


Abbildung 7 Notogasterumriß und Borstenstellung von *Tectocephus velatus* (a) und *T. minor* (b) aus Schluttenbach; offene Kreise = Opisthopleuralborsten

Im vorliegenden *T. velatus*-Material konnten verschiedene Grade der Eindellung beobachtet werden. An den ausgewählten Beispielen in Abb. 6 zeigt sich eine von rechts unten nach links oben zunehmende Anzahl bzw. Tiefe der Notogastereindellung (durchgezogene Linien). Alle Formen von gleichmäßiger Wölbung bis zu mehreren symmetrischen Eindrücken sind zu finden. Diese verschiedenen Formen sind häufig innerhalb eines Standorts zu finden. Gelegentlich zeigen Individuen ein viertes, meist nur schwach angedeutetes Paar. Drei Paar ganz deutlicher Notogastereindrücke sind meist bei relativ großen Tieren zu finden, allerdings nicht ausschließlich, wie ein nur 280µm langes Individuum (Herkunft: Himalaya) mit vier Paar symmetrischen Notogastereindellungen und einer Längsrinne zeigt. Häufig weisen Individuen mit sehr deutlichen Notogastervertiefungen auch ein cuticuläres Längsmuster im anterioren Interlamellarbereich auf, doch sind diese beiden Merkmale nicht streng gekoppelt (s.u.). An einem Standort (Osthessen) wurden auch Formen gefunden, die eine Cuspisform wie *T. knullei* VANEK zeigen (s.u.). Bei diesen relativ großen Tieren sind drei

Paar meist deutliche, symmetrische Notogastereindellungen und in einigen Fällen auch ein schwächeres, oft nur angedeutetes viertes Paar ausgebildet. Dort finden sich aber auch Individuen, die ebenfalls drei Paar deutliche symmetrische Notogastereindellungen besitzen, deren Cuspis jedoch anders geformt ist (s.u.).

Borstenstellungen

Tectocephus-Individuen besitzen 10 Paar Notogasterborsten, doch wurde ein Individuum mit 11 Paar Borsten gefunden. In derselben Probe (Himalaya), aus der dieses Tier stammt, wurden außer diesem jedoch nur Exemplare mit normaler Borstenanzahl gefunden.

Da die Notogasterbegrenzungslinie lateral im Bereich der dorsosejugalen Linie bis zu den Pteromorphen bei *T. minor* steiler verläuft als bei den anderen *Tectocephus*-Formen, ist das vorderste Borstenpaar, das immer ungefähr auf Höhe des Pteromorphen-Hauptteils inseriert, bei *T. minor*-Individuen generell caudad verschoben.

Bei einigen *T. minor*-Exemplaren scheint die Verbindungslinie der vorderen drei Borsten jeder Notogaster-

Abbildung 8. Abhängigkeit der Länge der Notogasterlyrifissur von der Körperlänge am Beispiel der Individuen aus Norwegen/Sotra.

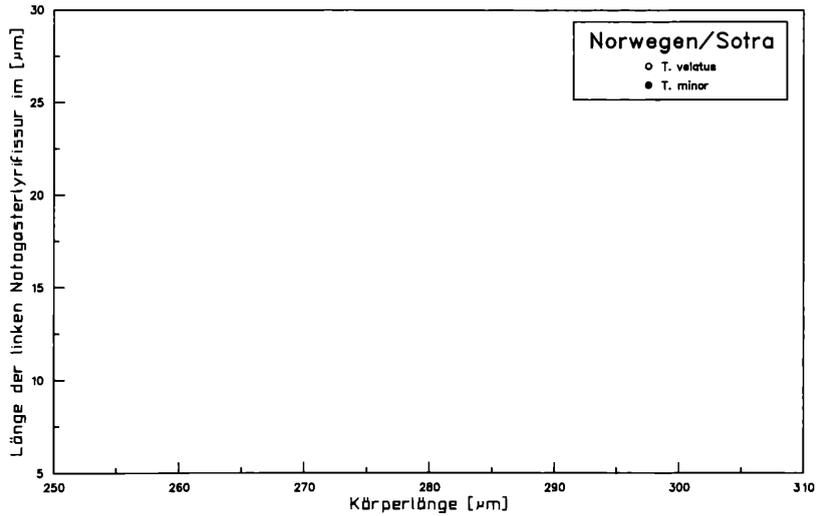
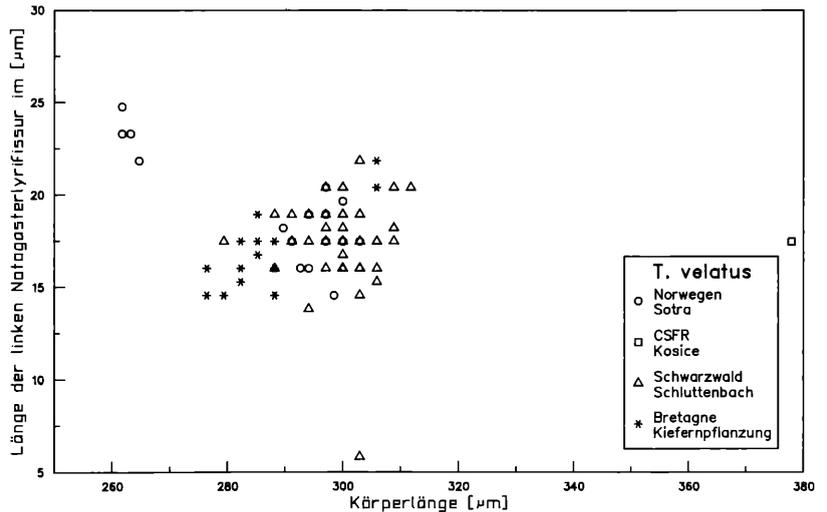


Abbildung 9. Abhängigkeit der Länge der Notogasterlyrifissur von der Körperlänge bei *Tectocephus velatus* (verschiedene Standorte)



seite einen spitzeren Winkel einzuschließen, da die medianständige Borste relativ weiter rostrad als bei *T. velatus*-Individuen inseriert, doch läßt sich dies nicht generell bestätigen (Abb. 7).

Auch die Anordnung der Insertionsstellen der Opisthopleuralborsten im Vergleich zu den übrigen Borsten am hinteren Notogasterrand scheint ohne erkennbares Muster stark zu variieren, selbst von einer Körperseite zur anderen sind die relativen Stellungen variabel (Abb. 7).

Notogasterlyrifissur 'im'

Die gemessenen absoluten Längen liegen zwischen 6 und 26 µm. In der Regel zeigen die rechten und linken Lyrifissurlängen mit gewissem Spielraum die gleiche

oder eine ähnliche Länge, jedoch traten auch (wenige) Exemplare (*T. velatus* aus dem Schwarzwald/Schluttenbach oder Norwegen/Sotra) mit auf einer Seite deutlich verkürzter Lyrifissur auf.

Die relativen Längen der Lyrifissuren 'im' betragen etwa 2 bis 10% der (dorsalen) Körperlänge, wobei der Schwerpunkt eindeutig zwischen 5 und 7% liegt. Die gemessenen *T. velatus* und die *T. minor*-Exemplare zeigen einen unterschiedlichen Mittelwert (*T. velatus*: 6%, *T. minor*: 3,5%) und auch eine unterschiedliche Bandbreite. Die relativen 'im'-Längen der untersuchten *T. velatus*-Individuen umfaßten das ganze Spektrum (s.o.), die Werte der *T. minor*-Individuen lagen jedoch nur im Bereich zwischen 2,5 und 4,5%.

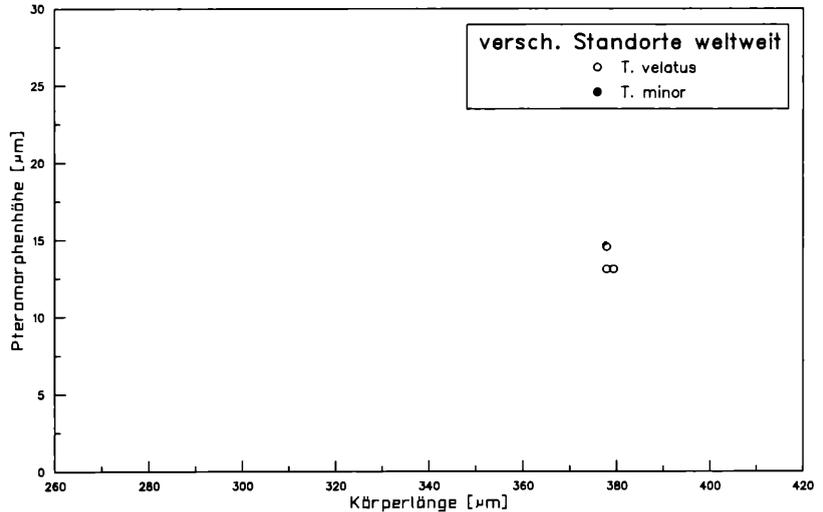


Abbildung 10. Zusammenhang zwischen Pteromorphenhöhe und Körperlänge bei *Tectocephus velatus* und *T. minor*

Während sich für einige Standorte ein Zusammenhang zwischen Körperlänge und der Länge der Lyrifissur zeigt (Bretagne/Kiefernpflanzung: Korrelationskoeffizient $r = 0,75$, Norwegen/Sotra, *T. velatus*: $r = -0,77$), gilt dies für andere nicht (Slowakei/Kosice: $r = -0,1$; Schwarzwald/Schluttenbach, *T. velatus*: $r = 0,19$, *T. minor*: $r = 0,05$; Norwegen/Sotra, *T. minor*: $r = 0,27$). Die Korrelation der *T. velatus*-Individuen aus Norwegen/Sotra erweist sich jedoch bei näherer Betrachtung als Pseudokorrelation, bedingt durch die beiden Gruppen mit unterschiedlichem Körperlängen- und Lyrifissurlängenspektrum (Abb. 8). Läßt man die *T. velatus*-Individuen-Gruppe aus Norwegen/Sotra, die relativ lange Lyrifissuren bei geringer Körperlänge zeigt, außer Betracht, so ergibt sich eine leichte Tendenz zu steigender Lyrifissurlänge bei zunehmender Körperlänge (Abb. 9).

Für die potentielle Abhängigkeit der Lyrifissurlänge von der Notogasterbreite oder der Notogasterlänge sehen die Ergebnisse ähnlich aus.

KNÜLLE (1954) verglich die Länge der Lyrifissur 'im' auch mit der des Genu I, wobei er die Relationen als Unterscheidungskriterium zwischen *T. velatus*- und *T. trans-*

lamellatus-Individuen nennt (*T. velatus*: "Lyrifissur wenig länger als Genu I", *T. translamellatus*: "Lyrifissur deutlich kürzer als Genu I"). Anhand der *Tectocephus*-Individuen, die für die Merkmalsanalyse verwendet wurden, konnte festgestellt werden, daß die relativen 'im'-Längen etwa die 0,68 bis 1,35fache Genu I-Länge betragen. Die meisten Werte liegen jedoch zwischen 0,95 und 1,35, wobei davon etwa die Hälfte die 1,1fache Länge überschreitet. Es konnte kein Zusammenhang zwischen diesem relativen Maß und anderen Merkmalen gefunden werden; dies zeigt sich z.B. darin, daß ein Individuum mit einer Cuspis-Form wie KNÜLLES *T. translamellatus* mit 1,1facher Genu I-Länge der Lyrifissur nicht mit KNÜLLES Angaben ("im deutlich kürzer als Genu I") übereinstimmt.

3.2.3 Pteromorphen

Die Pteromorphen von *Tectocephus* sind im Gegensatz zu denen anderer Oribatiden-Gattungen, wie etwa der *Galumna*-Arten, relativ kurz. Strenggenommen handelt es sich dabei nur um pteromorphenähnliche Notogasteranhänge, da der Übergang Notogaster - Ptero-

Tabelle 4. Länge der Notogasterlyrifissuren 'im'

Herkunft der Probe	Art	n	Minimum [µm]	Maximum [µm]	Mittelwert [µm]	Stdabw. [µm]	Variationskoeffizient
alle Standorte weltweit	<i>T. spec.</i>	336	5,8	26,2	15,6	4,59	0,295
alle Standorte weltweit	<i>T. velatus</i>	231	5,8	26,2	18,1	2,91	0,160
alle Standorte weltweit	<i>T. minor</i>	105	5,8	13,1	9,9	1,48	0,150
Norwegen, Sotra	<i>T. velatus</i>	54	8,7	26,2	19,1	3,32	0,174
Norwegen, Sotra	<i>T. minor</i>	41	7,3	13,1	10,0	1,49	0,149
Slowakei, Kosice	<i>T. velatus</i>	23	13,1	24,8	19,9	2,73	0,137
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	100	5,8	21,8	17,3	2,44	0,142
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	64	5,8	13,1	9,9	1,49	0,151
Bretagne, Kiefernpflanzung	<i>T. velatus</i>	54	14,6	24,8	18,0	2,74	0,152

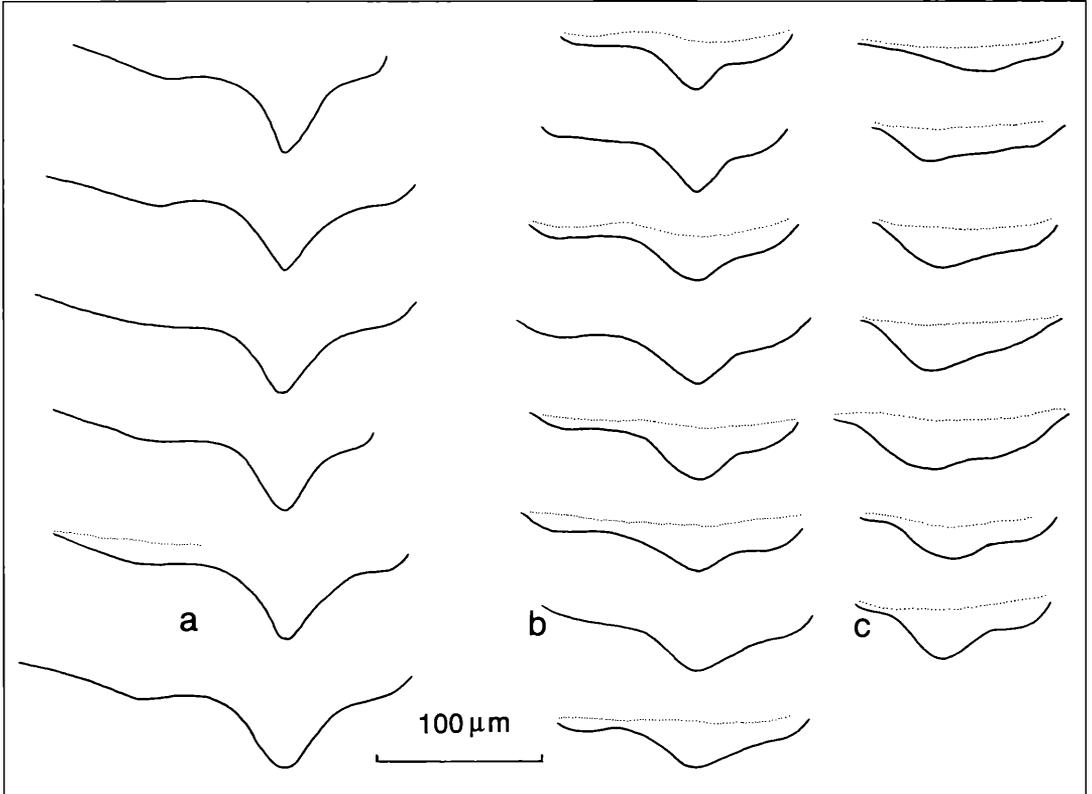


Abbildung 11. Variabilität der Pteromorphen (Lateralansicht, links schließt sich die caudale Notogasterregion an, rechts das Prodorsum) europäischer *Tectocephus minor* (a), europäischer (b) und nordamerikanischer (c) *T. velatus*-Individuen

morphen fließend ist, die Pteromorphen sind nicht, wie beispielweise bei *Epactozetes*, durch einen Gelenkspalt vom Notogaster getrennt. Dies hat eine gewisse Meßungenauigkeit zur Folge.

Die Werte der Pteromorphenhöhe (s. Abb. 2) liegen zwischen den Extremen $2,5\mu\text{m}$ und $25\mu\text{m}$. Dabei zeigt sich, daß *T. minor* im Durchschnitt höhere Werte als *T. velatus* zeigt. Dies wird beim Vergleich der relativen Pteromorphenhöhen (im Verhältnis zur Körperlänge) besonders deutlich, da *T. minor* im Durchschnitt kleiner als *T. velatus* ist (Abb. 10). Die Pteromorphenhöhe beträgt 1 bis 10% der Körperlänge, wobei die der untersuchten *T. minor*-Individuen zwischen 5 und 10% (Mittel 7,7%), die der *T. velatus*-Individuen zwischen 1 und 6% (Mittel 4,5%) liegt.

Mit den relativ und auch absolut längeren Pteromorphen der *T. minor*-Individuen geht auch eine Formänderung einher, d.h. die Pteromorphen sind spitzer ausgezogen, während die von *T. velatus* abgerundet sind, und zwar je kürzer, desto runder. Am einen Ende der Variabilitäts-Reihe stehen also die relativ langen und spitz zulaufenden Pteromorphen von *T. minor*, am anderen Ende flache, kurze und stark abgerundete Formen der *T. vela-*

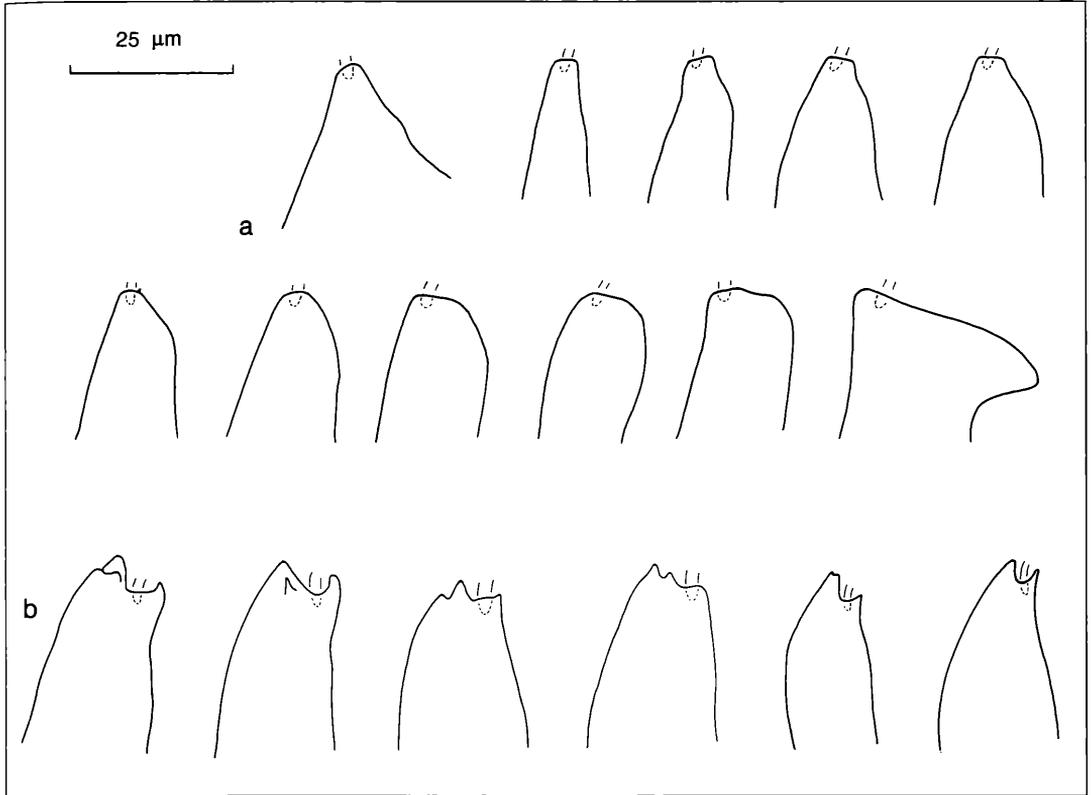
tus-Individuen (Abb. 11).

Ein weiterer Trend deutet sich in der Längsausdehnung der Pteromorphen an. An die deutlich erkennbare Hauptprojektion der Pteromorphen schließt caudal ein sehr viel flacherer Übergangsteil zum Notogaster an. Dieser caudale Pteromorphenanhang erscheint bei *T. minor*-Tieren (Abb. 11a) generell länger und flacher als bei den übrigen *Tectocephus*-Individuen.

Allerdings scheint die Ausbildung der Pteromorphen offensichtlich starker individueller Variabilität zu unterliegen. Dies wird deutlich, wenn man die Pteromorphen europäischer *T. velatus*-Individuen mit denen nordamerikanischer Exemplare vergleicht (Abb. 11b, c). Dabei zeigt sich, daß letztere in der Längsausdehnung deutlich kürzere Pteromorphen zeigen (der caudale Anhang fehlt fast völlig), die sich z.T. auch in der Form unterscheiden (Hauptprojektion nicht so stark abgesetzt).

3.2.4 Prodorsum

Die Prodorsum-Region scheint einen der variabelsten Bereiche bei *Tectocephus* darzustellen. Das betrifft die Ausbildung der Lamellen und vor allem der Cuspides, den Interlamellarbereich mit der Zeichnung zwischen In-

Abbildung 12. Cuspis-Ansichten (Quetschpräparate): a) *Tectocephus velatus*, b) *T. minor*

terlamellarborsten und Translamelle, die Translamellenausprägung, die relativen Borstenabstände, das Rostrum usw.. Diese unterschiedlichen, zum Teil recht konstant erscheinenden Ausprägungen stellen in der Regel die Grundlage für Artbeschreibungen innerhalb der Gattung *Tectocephus* dar. Daher soll dieser Bereich etwas ausführlicher betrachtet werden; zur Prodorsum-Topographie sei auch auf die Darstellung der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen (s.u.) verwiesen.

Lamellen und Cuspides

Die Lamellen variieren z.B. in ihrer relativen Breite zum Prodorsum (ca. 15 - 25% der Prodorsumbreite) und ihrer relativen Länge zur dorsalen Körperlänge (3 - 7% der Körperlänge, mit einer deutlichen Häufung um 5 - 6%). Diese Größenvariabilität beeinflusst u. a. die Variabilität von Merkmalen im Interlamellarbereich. Die Lamellarborstenlänge liegt zwischen 26 und 43µm und beträgt damit ungefähr ein Drittel bis die Hälfte der Gesamtlamellenlänge, die wiederum bis zu einem gewissen Grad von der Körpergröße abhängt. Die Lamellarborstenlänge beträgt 9 bis 15% der Körperlänge, dabei konnte kein Zusammenhang mit anderen Parametern gefunden

werden. Dies zeigen die niedrigen Korrelationskoeffizienten im Zusammenhang mit der Cuspislänge ($r = 0,22$) oder der Lamellenlänge ($r = 0,3$). Nur mit der Körperlänge ergab sich ein etwas größerer Korrelationskoeffizient ($r = 0,48$). Ein ähnliches Ergebnis brachte auch die Korrelationsberechnung für die Cuspislänge und die Körperlänge ($r = 0,35$), während die Lamellenlänge (inkl. Cuspis) einen Koeffizienten von $r = 0,64$ für die Abhängigkeit von der Körperlänge erreicht.

Weitaus bedeutender erscheinen jedoch die diversen Ausprägungen der Cuspides, stellen sie doch häufig das wichtigste Unterscheidungskriterium bei Artbeschreibungen von *Tectocephus*-Arten und -Varietäten dar.

Zur Beurteilung der Cuspisvariabilität wurden Quetschpräparate und Totalansichten verwendet. Genauere Einsichten liefern selbstverständlich die Quetschpräparate. Die Variabilitätsreihe von Breite und Form der Cuspisendung der *T. velatus*-Individuen der Merkmalsanalyse (Abb. 12a) erstreckt sich von der bei KNÜLLE (1954) als *T. translamellatus* bezeichneten Form mit breiter Basis und schmaler Endung (links oben) über verschiedene, breiter werdende Cuspisendungen bis zu einer sehr breiten Form, deren einwärts gerichtetes

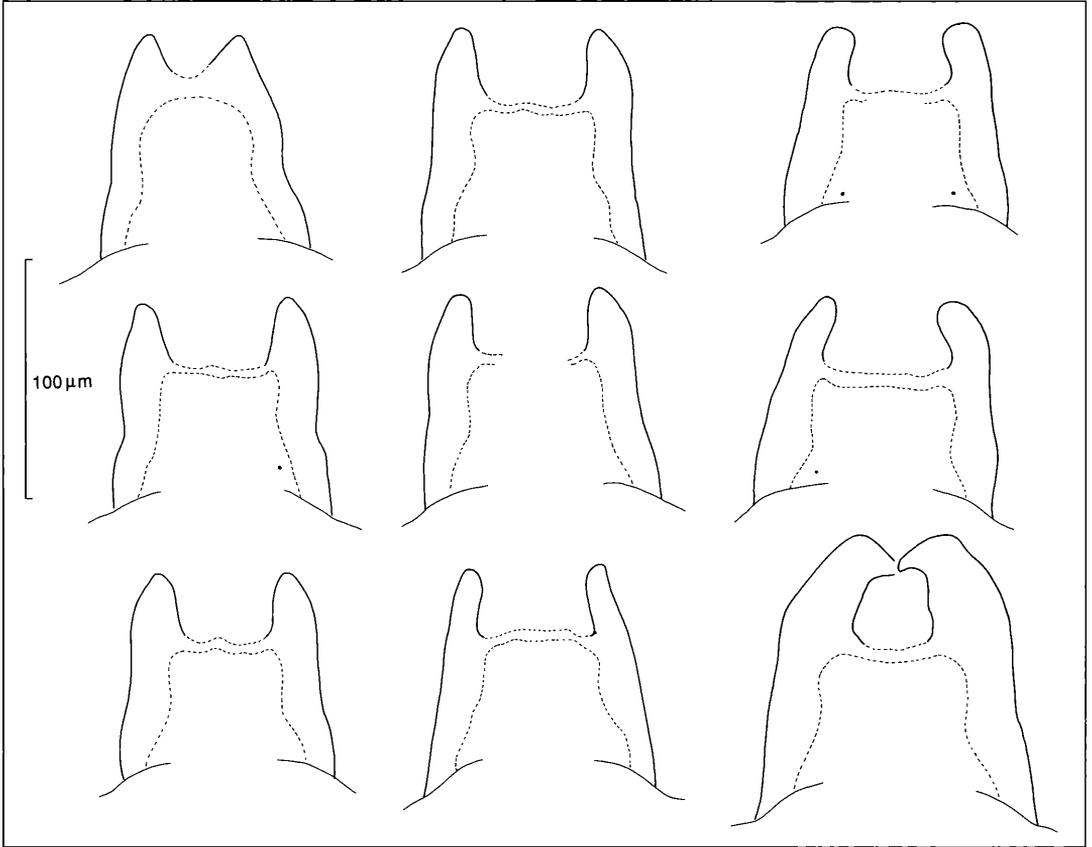


Abbildung 13. Variabilität des Lamellargerüsts (*T. velatus*)

Ende zu einer großen Eckfläche (*T. knullei*-Form, 2. Reihe, ganz rechts) ausgezogen ist. Auch die Cuspisform bzw. der Verlauf der äußeren und der inneren Kanten variiert zwischen einer leicht laterad verlaufenden Mediankante über einen zur Körperlängsachse mehr oder weniger parallelen Verlauf beider Kanten zu leicht bis stark mediad gebogenen Cuspides (Abb. 12, 13, 14, 17).

Damit einher geht die Variabilität der Cuspisendung, deren Verlauf und Breite sehr unterschiedlich ausgebildet sein kann und Formen einschließt, die gerade so breit enden wie die Insertionsstelle der Lamellarborste. Dabei zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen *T. minor*- und *T. velatus*-Individuen. Während bei *T. velatus* mit Cuspisformen, die breiter als die Lamellarborsteninsertionsstelle enden, die Insertionsstelle laterad, also an die Außenkante der Cuspis, verschoben ist, inseriert die Lamellarborste bei *T. minor* immer an der Medianseite der Cuspis.

Teilweise lassen sich bei demselben Tier auf beiden Seiten unterschiedliche Ausprägungen der Cuspisendung finden; dies gilt sowohl für *T. velatus* als auch für

T. minor (Abb. 12b). Ganz extrem tritt dies bei einigen Exemplaren von *T. velatus* auf, die eine Cuspis mit mittelbreiter Endung und eine stark verkürzte, schmale Cuspis ohne Lamellarborste besitzen. Eine solche verkürzte Cuspis ist eine seltene aberrante Erscheinung, die an mehreren Standorten (Osthessen, Norwegen/Sotra, Bretagne/Kiefernplantation), bisher jedoch nur bei *T. velatus*, festgestellt wurde.

Der Nachteil von Quetschpräparaten besteht darin, daß an diesen Exemplaren Nachuntersuchungen, die ein Ganzpräparat erfordern, nicht mehr durchgeführt werden können. Dies könnte man im Prinzip umgehen, indem man von den zu quetschenden Individuen vorher detaillierte Zeichnungen anfertigt. Doch ist der Aufwand hierfür immens. Für einen umfassenden Vergleich von über 1200 Individuen wurde daher am Totalpräparat (dorsale Aufsicht) eine Codierung der Cuspides nach der Darstellung in Abb. 15 und 16a durchgeführt.

Die Codes wurde dabei wie folgt erstellt: Zunächst wurde die Variabilität der Cuspisendung aller Individuen festgestellt. Anhand der Cuspisendung können grundsätzlich zwei Gruppen getrennt werden, *T. minor* und *T.*

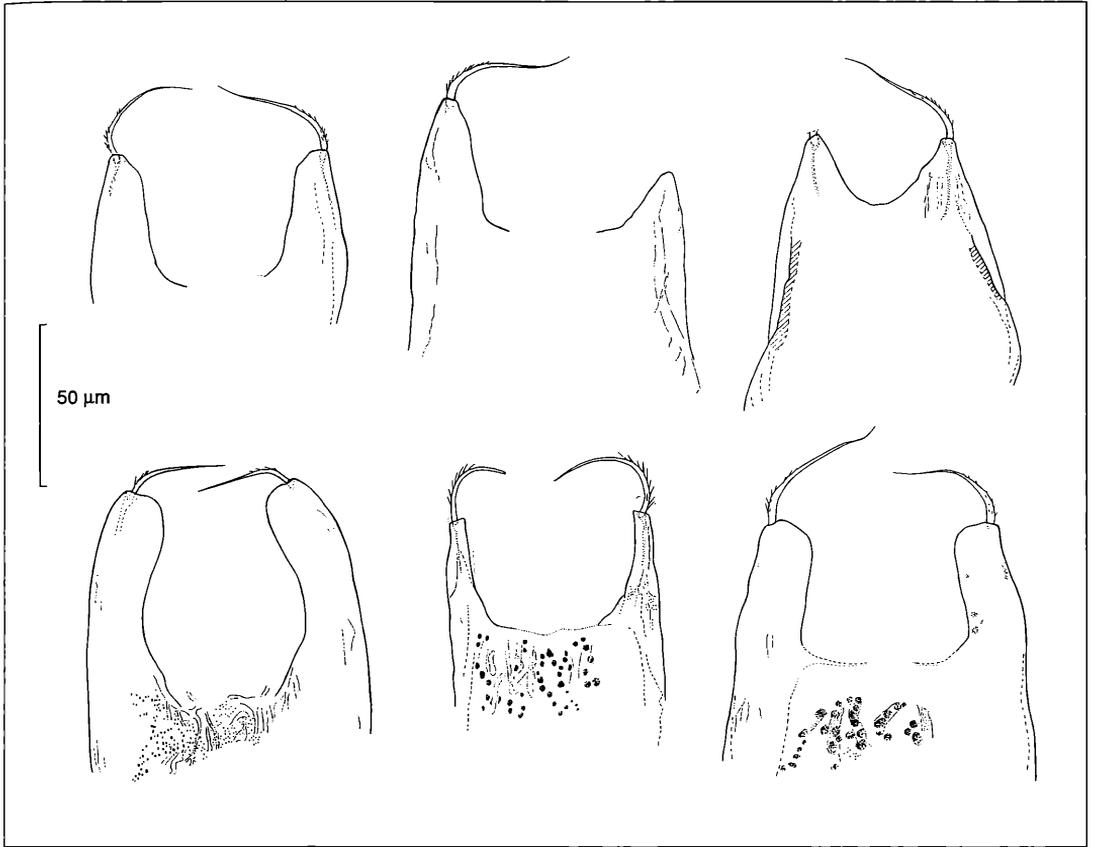


Abbildung 14. Detailsicht der Lamellen und des Interlamellarbereichs

velatus, die auch getrennt codiert wurden.

Für *T. minor*, der offensichtlich weit weniger variable Cuspisendungen als *T. velatus* zeigt, wurden neun mehr oder weniger deutlich zu unterscheidende Formen gefunden, die in Abb. 16a dargestellt sind. Für *T. minor* bezieht sich die Variabilität in erster Linie auf die Ausprägung und Anzahl der Cuspiszähne (s.a. Quetschpräparate in Abb. 12b).

Für *T. velatus* wurden die aufgetretenen Formen in einer Reihe geordnet, von den schmalen, konvergierenden bis zu den breiten, ausgebauchten Cuspisformen. Fünfzig ausgewählte Formen dieser Reihe sind in Abb. 17 dargestellt. Dabei ist zu beachten, daß zwischen diesen 50 Ausprägungen noch jeweils fast beliebig viele Zwischenstufen existieren. Dann wurde die Codefolge als Reihe aufgestellt, wobei ausgehend von den extremsten Umrissen der Ursprungsreihe die Form gesucht wurde, die eine Mittelstellung einnahm. Zwischen je zwei benachbarten der ausgewählten Formen wurden dann wiederum Formen gesucht, die die "Mitte" markierten usw., bis eine praktisch vollständige Übergangsreihe entstanden war. Dabei wurde besonders auf den Ver-

lauf der beiden Cuspiskanten, auch relativ zueinander geachtet, während die Länge einer Cuspis in der Codierung nicht berücksichtigt wurde, um einen potentiellen Einfluß der Körperlänge auf die Codierungsreihe auszuschließen. Eine mehrdimensionale Codierungsmatrix würde vermutlich den tatsächlichen Ausbildungen gerechter, doch wäre sie ungleich komplizierter zu handhaben gewesen.

Die so entstandene Reihe von 18 verschiedenen Formen wurde mit den Zahlen ab 10 codiert (Code-Werte unter 10: *T. minor*). Die Cuspides aller untersuchten Individuen wurden den Cuspides dieser Code-Reihe jeweils so zugeordnet, daß eine größtmögliche Übereinstimmung der Formen entstand und damit der entsprechende Codewert vergeben. Die Einordnung einer Cuspisform ist nicht immer ohne Schwierigkeiten durchzuführen, existieren doch praktisch so viele Formen wie Cuspides. Das Ergebnis der Codierung ist daher nicht als eine absolute Zuordnung und Identität der individuellen Cuspis mit einem Code-Typ, sondern immer als Kompromiß zwischen der Notwendigkeit des Vergleichs und der individuellen Abweichung zu verstehen.

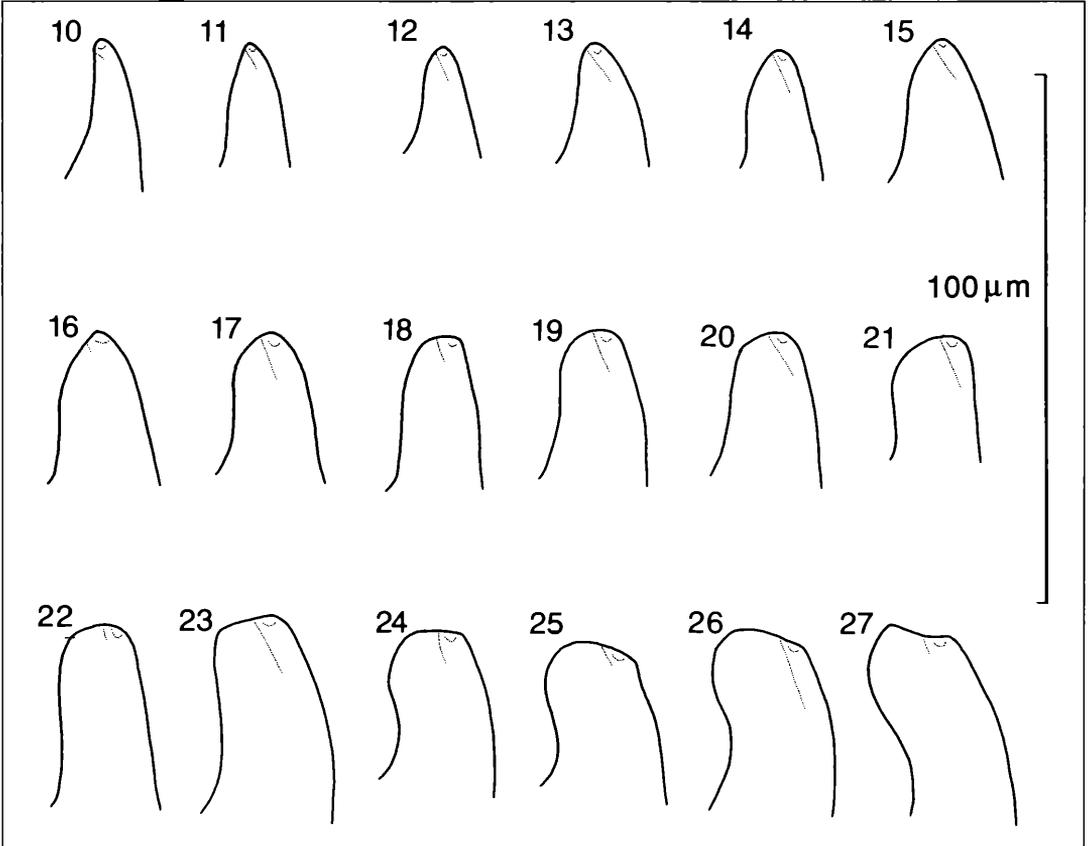


Abbildung 15. Codierung der Cuspis-Ausprägungen von *Tectocephus velatus*

Nicht in diese Codierung einbezogen wurden Individuen mit einer Cuspisform ähnlich *T. knullei* VANEK 1960, die zwar ebenfalls eine gewisse Variabilität zeigen, aber doch durch die bereits an der Translamelle verbreitert ansetzenden Cuspis und die Form ihrer medianen Endung relativ klar zu unterscheiden waren. Solche Formen waren allerdings in den Proben, deren Individuen in die Cuspis-Codierung einbezogen wurde, nicht vorhanden. Sie traten nur in einer Probe aus Osthessen auf. Ebenfalls nicht codiert wurde die aberrante Ausbildung einer einseitig verkürzten Cuspis.

Das an den verschiedenen Standorten festgestellte Spektrum der Cuspis-Typen ist in Tabelle 5 zusammengefaßt. Es wird deutlich, daß an vielen Standorten ein großes Spektrum an verschiedenen Cuspis-Ausprägungen zu finden ist.

Dagegen zeigen die Individuen aus Norwegen/Gryta eine ziemlich einheitliche Cuspisform, alle Cuspides konnten einem Typ zugeordnet werden. Bei den übrigen untersuchten Standorten wurde mehr als ein Typ festgestellt, doch zeigten hier häufig die linke und die rechte Cuspis verschiedene Typen. Beispiele für die Häufig-

keitsverteilungen der Cuspisformen einzelner Standorte sind in Abbildung 18 dargestellt.

Bei *T. velatus* sind meist die beiden Cuspides eines Individuums mit einer gewissen Variabilität einander ähnlich, obwohl durchaus Cuspisformen stark unterschiedlichen Code-Typs an einem Tier auftreten können. Bei *T. minor*-Individuen sind dagegen linke und rechte Cuspis oft deutlich verschiedenen Code-Typen zuzuordnen.

Bei *T. velatus* besteht eine schwache Tendenz, bei geringeren Körpergrößen schmalere Cuspis-Typen vom Beginn der Reihe auszubilden, während die ganz breiten Cuspis-Typen am anderen Ende der Variabilitätsreihe erst bei höheren Körpergrößenwerten auftreten (Abb. 19 oben). Trotzdem zeigen sich geringe Korrelationswerte (insgesamt $r = 0,52$; an den einzelnen Standorten in der Regel $r < 0,5$), wobei nur in wenigen Proben höhere Werte erreicht wurden (Österreich/Nordtirol: $r = 0,85$, Italien/Trentino: $r = 0,85$; weniger gut Bretagne/Kiefernplantation: $r = 0,63$, Spanien/Navarra: $r = 0,66$, Norwegen/Sotra: $r = 0,63$). Im Fall der Probe aus Norwegen/Sotra erklärt sich dieser

Tabelle 5. Cuspis-Ausprägungen (codiert) der *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art	n	Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variationskoeffizient
alle Standorte weltweit	<i>T. spec.</i>	2227	1	27	16,1	5,69	0,353
alle Standorte weltweit	<i>T. velatus</i>	1984	10	27	17,5	4,33	0,247
alle Standorte weltweit	<i>T. minor</i>	243	1	9	4,9	1,81	0,366
Norwegen, Gryta	<i>T. velatus</i>	26	17	17	17,0	0,00	0,000
Norwegen, Oygarden	<i>T. minor</i>	12	3	9	5,8	1,96	0,341
Norwegen, Sotra	<i>T. velatus</i>	53	13	23	18,5	3,30	0,179
Norwegen, Sotra	<i>T. minor</i>	46	1	9	4,5	2,02	0,449
Norwegen, Ulvik	<i>T. velatus</i>	111	14	17	15,0	0,93	0,062
Slowakei, Nordslowakei	<i>T. velatus</i>	64	12	27	18,3	2,42	0,132
Slowakei, Kosice	<i>T. velatus</i>	24	18	27	24,1	2,69	0,112
Slowakei, Moldava	<i>T. velatus</i>	32	14	20	18,2	1,20	0,066
Slowakei, Moldava	<i>T. minor</i>	75	1	8	4,8	1,69	0,353
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	100	13	22	17,1	2,07	0,121
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	70	2	8	4,9	1,98	0,402
Bretagne, Totholz	<i>T. velatus</i>	132	16	25	23,2	2,87	0,124
Bretagne, Kiefernplantation	<i>T. velatus</i>	53	15	25	20,2	3,28	0,163
Österreich, Nordtirol	<i>T. velatus</i>	316	10	23	14,6	4,00	0,275
Schweiz, Graubünden	<i>T. velatus</i>	196	13	20	17,4	1,87	0,108
Italien, Trentino	<i>T. velatus</i>	188	13	27	21,2	4,34	0,205
Spanien, Navarra	<i>T. velatus</i>	132	12	27	14,3	3,53	0,247
Kanada, Ellesmere Island	<i>T. velatus</i>	2	17	17	17,0	0,00	0,000
Kanada, Victoria Island	<i>T. velatus</i>	39	12	19	17,2	1,55	0,090
Kanada, Herschel Island	<i>T. velatus</i>	70	14	18	15,4	1,83	0,119
Kanada, Nahoni Range	<i>T. velatus</i>	96	14	18	15,1	1,23	0,082
Kanada, Kluane Nat. Park	<i>T. velatus</i>	50	13	18	14,5	1,42	0,097
Kanada, Cathedral Prov. Park	<i>T. velatus</i>	128	13	16	13,8	0,77	0,056
USA, Oregon	<i>T. velatus</i>	86	18	25	22,9	2,60	0,113
USA, California	<i>T. velatus</i>	68	17	25	23,3	2,57	0,110
Sudan	<i>T. velatus</i>	8	10	18	14,6	2,77	0,190
Guadaloupe	<i>T. velatus</i>	2	11	11	11,0	0,00	0,000
Guadaloupe	<i>T. minor</i>	40	3	6	5,5	1,15	0,211
Südafrika	<i>T. velatus</i>	8	17	22	18,8	1,83	0,098

höhere Korrelationskoeffizient durch das Auftreten von zwei Individuen-Gruppen mit jeweils unterschiedlichem Körperlängen- und Cuspisformspektrum, die für sich genommen nur niedrige Korrelationskoeffizienten aufweisen.

Auch der Vergleich des Auftretens der Cuspis- und Translamellentypen (s.u.) der einzelnen Individuen läßt einen schwachen Trend erkennen. Dabei zeigen Exemplare mit Translamellen bis Typ "3" immer Cuspis-Typen unter "25", während Cuspis-Typen über "25" Translamellen-Typen oberhalb "7" aufweisen, wobei diese Translamellen-Typen allerdings bereits ab Cuspis-Typ "13" auftreten.

Ein ähnlicher Trend zeigt sich im Zusammenhang mit der Ausbildung von Linienmustern im Interlamellarbereich (s.u.). Alle untersuchten Individuen mit Cuspides des Typs "26" und "27" zeigen mindestens schwach angedeutete Linien, während bis Cuspis-Typ "25" auch Exemplare mit Interlamellarbereichs-Mustertyp "0" gefunden wurden. Schwache Muster vom Typ "1" sind jedoch bei allen Cuspis-Typen zu finden und bereits ab Cuspis-Typ "14" bzw. "16" sind die Interlamellarbereichs-Mustertypen "4" bzw. "6" zu beobachten. Somit besteht

auch hier lediglich eine sehr schwache Tendenz.

Für *T. minor*-Individuen besteht offensichtlich kein gerichteter Zusammenhang zwischen Körperlänge oder Translamelle und Cuspis-Typ (Abb. 19 unten). Dies zeigt sich auch an der schlechten Korrelation ($r = -0,07$ bis $+0,35$ für Körperlänge und Cuspistyp).

Translamelle

Die Translamelle ist in vielen Fällen nur angedeutet, in anderen jedoch sehr stark ausgeprägt. Tendenziell ist die Translamelle umso ausgeprägter, je stärker der Sklerotisations- und Skulpturierungsgrad ist.

Gerade und gleichmäßig dick, mit rostrad oder caudad gerichteten Ausrundungen oder auch wellenförmig kann die Translamelle verlaufen (Abb. 13). Doch diese Ausprägungen lassen sich nur schwer erfassen, da dazu Rundungsgrad, Winkel, Länge und Art der Abweichungen von einer Geraden ermittelt werden müßten. Da sich aber bei Voruntersuchungen keine Anhaltspunkte für eine Relevanz dieses Merkmals ergeben hatten, sondern sich eher eine richtungslose Variabilität zeigte, die zudem sowohl bei *T. velatus* als auch *T. minor* auftrat, schien der hohe Aufwand für eine exakte Erfassung und

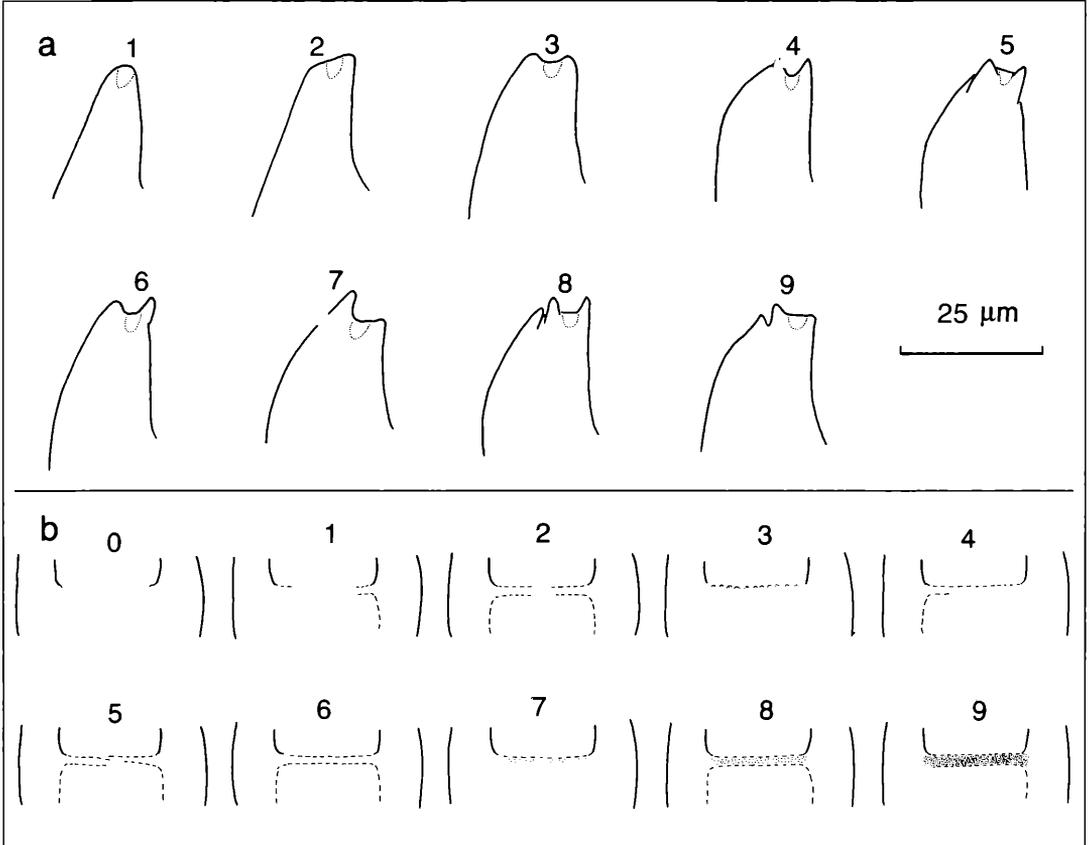


Abbildung 16. a) Codierung der Cuspis-Ausprägungen von *Tectocephus minor*, b) Codierung der Translamellen-Ausprägung (*T. velatus* und *T. minor*)

Codierung ungerechtfertigt und so blieb dieser Aspekt der Translamelle weitgehend unberücksichtigt.

Dagegen wurde an über 1100 Individuen ein weiterer Aspekt der Translamelle, ihre Sichtbarkeit bzw. Auffälligkeit und Stärke umfassend verglichen und nach den im folgenden aufgeführten Kriterien codiert (Abb. 16b):

- 0: Translamelle nur am Rand angedeutet
- 1: Translamelle ungefähr zur Hälfte unterbrochen
- 2: Translamelle nur kurz unterbrochen (ungefähr ein Viertel bis maximal ein Drittel der Länge)
- 3: Translamellenverlauf nur an der Vorderkante zu verfolgen, meist durch Cerotegument-Anordnung zu erkennen
- 4: Translamellenverlauf an der Vorderkante zu verfolgen, die caudale Linie jedoch nur teilweise sichtbar
- 5: Translamellen-Begrenzungslinien zu verfolgen, jedoch der Verlauf mindestens einer Linie unregelmäßig, d.h. die beiden Teillinien einer Begrenzung treffen nicht aufeinander
- 6: Begrenzungslinien deutlich, der von ihnen eingeschlossene Bereich jedoch praktisch nicht dunkler als die Umgebung
- 7: Begrenzungslinien deutlich, der eingeschlossene Bereich etwas dunkler als die Umgebung

- 8: Begrenzungslinien deutlich, der eingeschlossene Bereich deutlich dunkler als die Umgebung ("kräftig gefärbt", Translamelle sofort als solche in ihren Umrissen zu erkennen)
- 9: Translamelle sehr deutlich und ziemlich dunkel, sofort ins Auge springend, etwas "dicker" als bei Typ 8.

Die Codierungsfolge gibt die fortschreitende Sichtbarkeit und Stärke bzw. Skulpturierung der Translamelle wieder, so daß natürlich sämtliche Zwischenformen zwischen einer Codestufe und der nächsten auftreten können. Auf die Codestufe "5" trifft dies nur begrenzt zu; zwar stellt sie ein mögliches Verbindungsglied zwischen Typ "4" und "6" dar, sie ist jedoch nicht gezwungenermaßen als Zwischenstufe zu verstehen, zwischen "4" und "6" können die Verbindungsformen auch ohne Typ "5" gebildet werden. So ist in diesem Fall die Stufe "4" - "6" etwas überbetont im Vergleich z.B. zu "6" - "7", jedoch ist die Form "5" nur an dieser Stelle im Schema unterzubringen. Diese Rahmenbedingungen sind vor allem im Zusammenhang mit dem Auftreten von Diskontinuitäten beim Translamellentyp zu berücksichtigen.

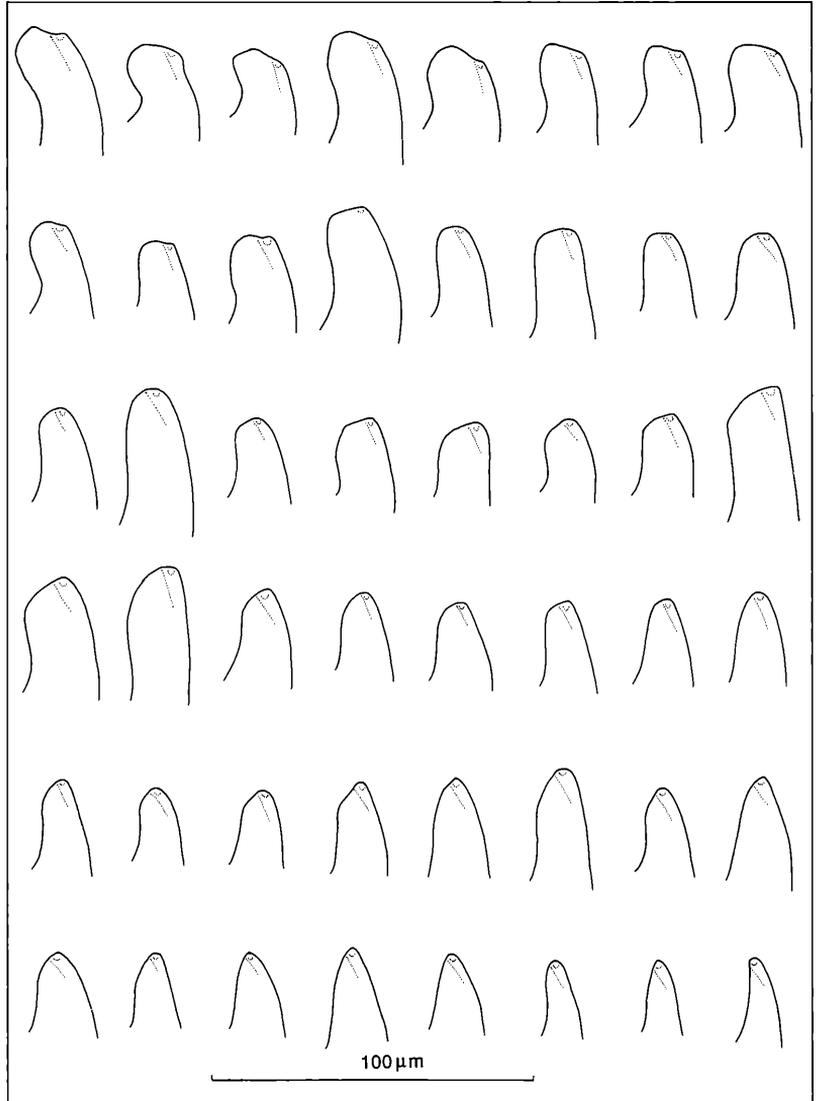


Abbildung 17. Auswahl aus der Variabilität der Cuspis-Ausprägungen von *Tectocephus velatus*

Typ "5" tritt seltener auf im Vergleich zu den vorangehenden oder nachfolgenden Stufen. Dadurch wird die Häufigkeitsverteilung der Translamellen-Typen unterteilt (Abb. 21). Nur die Individuen aus Norwegen/Sotra zeigten diese Form (Typ "5") annähernd so häufig wie die übrigen Typen zwischen "3" und "7"

Das Ergebnis der Translamellen-Codierung ist in Tabelle 6 zusammengefaßt. Die meisten Translamellen sind den mittleren Code-Typen "3", "4", "6" oder "7" zuzurechnen, in diesem Bereich zeigt sich keinerlei Abhängigkeit von der Körperlänge oder sonstigen Parametern oder Merkmalen. Die Ausprägungen unter "3" sind jedoch eher bei kleineren Individuen zu finden, während

die Ausprägungen "8" bis "9" eher bei größeren Tieren auftreten. Die beiden letztgenannten Ausprägungstypen wurden nie bei *T. minor*-Individuen gefunden.

Zwischen den einzelnen Standorten zeigen sich Unterschiede im Auftreten und in der Verteilung der Ausprägungen, die jedoch ebenfalls nicht mit anderen Parametern gekoppelt sind und keine Abgrenzung unterschiedlicher Individuengruppen zuließen.

Häufigkeitsverteilungen mit mehreren Maxima treten mehrfach auf, z.B. bei den Individuen von *T. velatus* aus dem Schwarzwald/Schluttenbach, aus der Nordslowakei oder aus Norwegen/Sotra (Abb. 20). In keinem Fall jedoch sind von den mehrgipfligen Verteilungen der

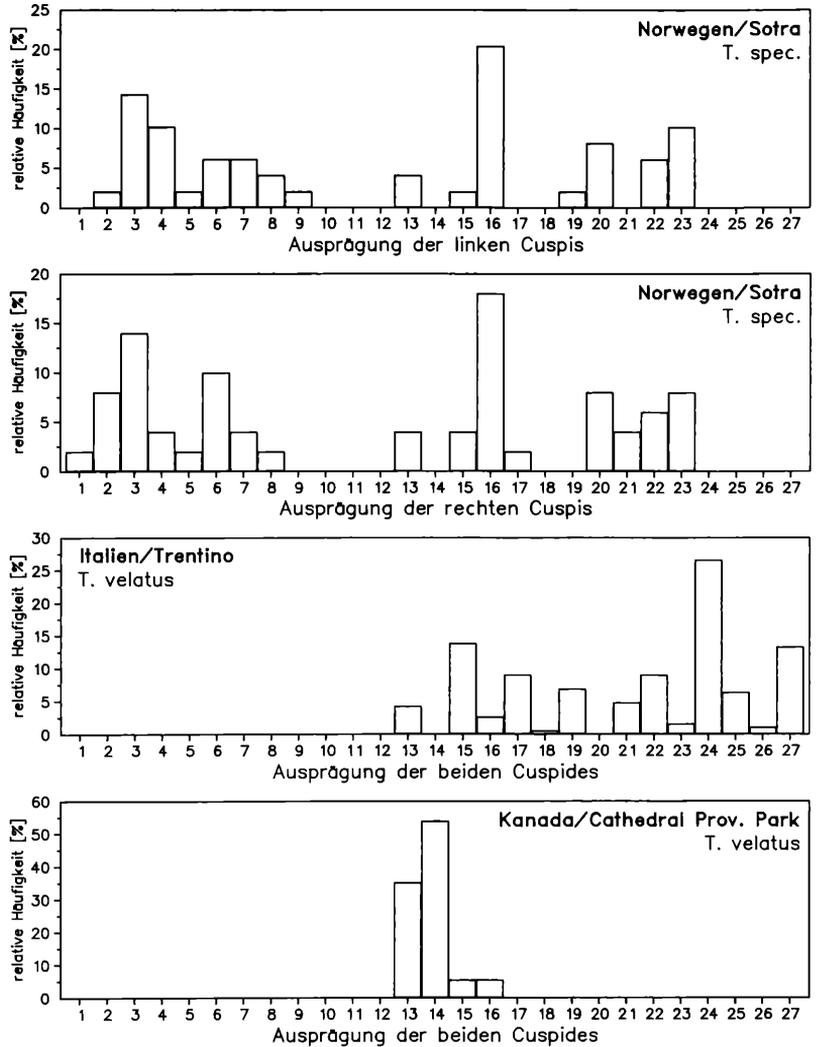


Abbildung 18. Beispiele für Häufigkeitsverteilungen von Cuspis-Ausprägungen (codiert)

Translamellen-Ausprägung Verbindungen zu anderen Merkmalen mit gleichsinniger Verteilung herzustellen. Bei den verschiedenen Standorten mit eingipfliger Verteilung liegen die jeweiligen Schwerpunkte unterschiedlich und unabhängig von anderen Parametern. Insgesamt kann als Ergebnis festgehalten werden, daß die Ausprägungen der Typen "0" und "5" relativ selten sind und die Ausprägungen oberhalb Typ "7" nicht zusammen mit den *T. velatus*-Cuspis-Ausprägungen unter "13" auftreten (s. "Lamellen und Cuspides").

Längenverhältnisse

Bei einigen Individuen wurde auch die Variabilität der Translamellenlänge (s. Abb. 2) und ihre Relation zu diversen Meßstrecken untersucht. Dabei wurde die

Translamelle in den Fällen, in denen sie nicht ganz durchgängig zu sein schien bzw. unterbrochen war (z.B. Typ "0" bis "2"), als der Abstand zwischen den Lamellen an der Translamellenansatzstelle definiert.

Die Translamelle nimmt ungefähr die halbe Prodorsumbreite (dorsal von Lamellenaußenkante bis Lamellenaußenkante gemessen) ein, die Relation Translamellenlänge zu Prodorsumbreite schwankt zwischen 0,47 und 0,68. Hierbei fällt die Translamellenlänge eines Individuums ein wenig aus dem Rahmen mit einer Breite von knapp 0,75 der Prodorsumbreite, dies erklärt sich aber durch die in diesem Fall sehr schmalen Lamellen. Die Länge der Translamelle entspricht ungefähr dem Abstand der Interlamellarborsten (0,85 - 1,17), etwas stärkere Abweichungen ergeben sich nur bei selten auf-

Tabelle 6. Translamellen-Ausprägungen (codiert) der *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art	n	Minimum	Maximum	Mittelwert	Standardabw.	Variationskoeffizient
alle Standorte weltweit	<i>T. spec.</i>	1114	0	9	5,3	2,07	0,386
alle Standorte weltweit	<i>T. velatus</i>	992	0	9	5,4	2,12	0,395
alle Standorte weltweit	<i>T. minor</i>	122	0	7	5,2	1,56	0,301
Norwegen, Gryta	<i>T. velatus</i>	13	4	6	5,8	0,60	0,104
Norwegen, Oygarden	<i>T. minor</i>	6	6	7	6,5	0,45	0,069
Norwegen, Sotra	<i>T. velatus</i>	27	0	6	3,4	1,93	0,565
Norwegen, Sotra	<i>T. minor</i>	23	1	7	5,5	1,73	0,316
Norwegen, Ulvik	<i>T. velatus</i>	56	2	8	5,3	1,76	0,334
Slowakei, Nordslowakei	<i>T. velatus</i>	31	2	8	5,3	2,12	0,397
Slowakei, Kosice	<i>T. velatus</i>	12	7	9	7,9	0,67	0,084
Slowakei, Moldava	<i>T. velatus</i>	16	1	7	4,1	2,03	0,492
Slowakei, Moldava	<i>T. minor</i>	38	0	7	4,3	1,77	0,412
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	50	0	8	3,2	2,14	0,678
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	35	3	7	5,5	1,21	0,220
Bretagne, Totholz	<i>T. velatus</i>	66	2	9	5,9	1,63	0,275
Bretagne, Kiefernplantation	<i>T. velatus</i>	27	1	7	5,4	1,37	0,251
Österreich, Nordtirol	<i>T. velatus</i>	157	1	9	6,7	2,47	0,369
Schweiz, Graubünden	<i>T. velatus</i>	98	1	7,5	4,8	1,56	0,323
Italien, Trentino	<i>T. velatus</i>	95	2	9	6,9	2,06	0,300
Spanien, Navarra	<i>T. velatus</i>	66	2	9	5,9	1,51	0,253
Kanada, Victoria Island	<i>T. velatus</i>	20	1	7	4,2	1,76	0,421
Kanada, Herschel Island	<i>T. velatus</i>	35	1	7	3,7	1,38	0,373
Kanada, Nahoni Range	<i>T. velatus</i>	48	3	7	4,5	1,35	0,299
Kanada, Kluane Nat. Park	<i>T. velatus</i>	25	4	7	5,7	1,16	0,205
Kanada, Cathedral Prov. Park	<i>T. velatus</i>	64	2	7	4,1	1,35	0,331
USA, Oregon	<i>T. velatus</i>	43	3	7	5,3	1,35	0,255
USA, California	<i>T. velatus</i>	34	3	7	4,6	1,21	0,266
Sudan	<i>T. velatus</i>	4	6	7	6,3	0,50	0,080
Guadaloupe	<i>T. velatus</i>	1	6	6	6,0		
Guadaloupe	<i>T. minor</i>	20	4	6,5	5,6	0,84	0,150
Südafrika	<i>T. velatus</i>	4	4	8	5,8	2,06	0,359

tretenden Individuen mit sehr schmalen Lamellen und damit einer relativ breiten Translamelle (1,5facher Interlamellarborstenabstand) oder Individuen mit stark verbreitertem Cuspisansatz (von KNÜLLE 1954 unter *T. translamellatus* beschrieben).

Insgesamt sind also die Längenverhältnisse im Zusammenhang mit der Translamelle sehr stark abhängig von den Größenverhältnissen anderer Teile des Lamellagerüsts; sie scheinen daher als eigenes Merkmal für Vergleiche wenig geeignet. Die oben geschilderten Beobachtungen ergeben für die Translamelle das Bild eines sehr stark individuell variierenden Merkmals. Auf weitere Details der Struktur der Translamelle wird bei der Zusammenfassung der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen eingegangen (s.u.).

Interlamellarbereich

Auch die Ausbildung und Ausprägung von cuticulären Längsstrukturen zwischen Translamelle und dorsosejugalger Linie wurde untersucht. In der Dorsalansicht reicht das Spektrum von "ungeordneten", d.h. ohne erkennbares Muster angeordneten Cerotegumentstrukturen über das Bild mit einem Eindruck, den die locker in Längsreihen angeordneten Cerotegumentgranula verursachen,

der sich jedoch im Detailbild (Quetschpräparat, Ölimer-sion) nicht immer bestätigen läßt, bis hin zu sowohl im Übersichts- als auch im Detailbild noch deutlich sichtbaren, streifenartigen Längsstrukturen der Cuticula. Aus den REM-Untersuchungen läßt sich der Schluß ziehen, daß diese Strukturierung auch in Zusammenhang mit der Ausprägung der Prodorsum-Topographie zu sehen ist. Der Eindruck von Längsstreifen entsteht teilweise durch die linienförmige Anordnung von Cerotegument-Granula oder durch Strukturen der Epicuticula. Die Musterbildung ist um so ausgeprägter, je stärker die Topographie der Prodorsumoberfläche ausgebildet ist. Die Zeichnung im Interlamellarbereich wurde nach folgendem Code klassifiziert:

0: ohne Muster

1: Längslinien in Teilbereichen, meist lateral, angedeutet

2: Längslinien angedeutet, der Eindruck wird zum Teil durch Cerotegument verstärkt

3: Längslinien vorhanden, aber nur schwach zu erkennen, nicht dunkler als Umgebung

4: Längslinien-Muster vorhanden und deutlich zu erkennen, aber kaum dunkler als Umgebung

5: Längslinien-Muster vorhanden und deutlich zu erkennen, dunkler als Umgebung

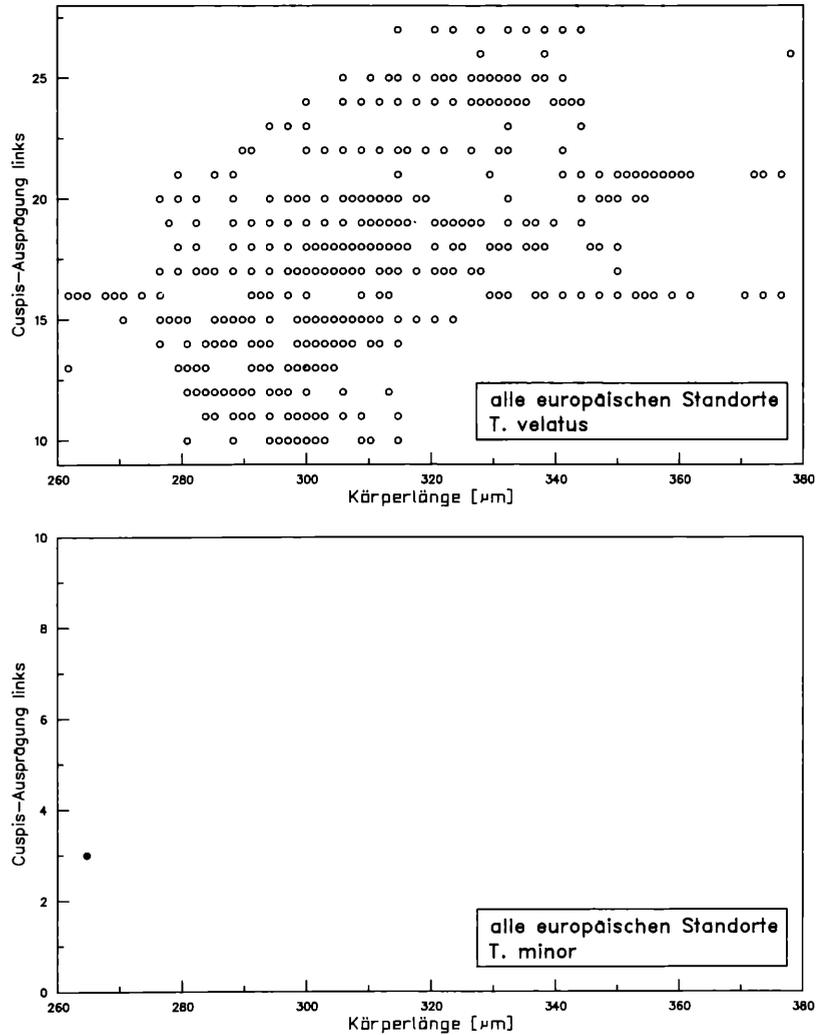


Abbildung 19. Zusammenhang zwischen Körperlänge und Cuspis-Ausprägung (codiert) *Tectocephus velatus* (oben) und *T. minor* (unten).

6: Längslinien-Muster vorhanden, klar und deutlich zu erkennen, relativ kräftig gefärbt
 Außer zwischen "0" und "1" wurden im Zweifelsfall Zwischenstufen zugelassen.

Bei den meisten Individuen konnte kein Linienmuster im Interlamellarbereich entdeckt werden. Es fehlte bei allen untersuchten *T. minor*-Individuen und bei fast 70% der *T. velatus*-Exemplare. Je deutlicher ein Linienmuster ausgebildet ist, desto seltener tritt es auf.

In einigen *T. velatus*-Proben wurden gar keine Individuen mit Linienmuster gefunden (z.B. Norwegen/Gryta und Norwegen/Sotra, Slowakei/Moldava, Schweiz/Graubünden), in einigen traten nur Individuen mit ganz schwach ausgebildetem Linienmuster (Typ "1" bis "2")

auf (z.B. Norwegen/Ulvik, Spanien, alle nordamerikanischen Proben außer Nahoni Range, Sudan, Südafrika). Insgesamt treten deutliche Linienmuster (Typ "5" bis "6") im Interlamellarbereich nur bei größeren Körperlängen und höheren Code-Werten der Cuspis-Form und der Translamelle auf, während die schwächeren Ausprägungen jeweils praktisch das ganze Spektrum überdecken (Abb. 22, 23, 24).

Rostrum

Neben den Lamellenstrukturen und dem Interlamellarbereich zeigt sich das Rostrum als weiterer variabler Bereich der Prodorsalregion. Dies gilt nicht nur für die Rostrumtopographie, auf die im Zusammenhang mit den rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen

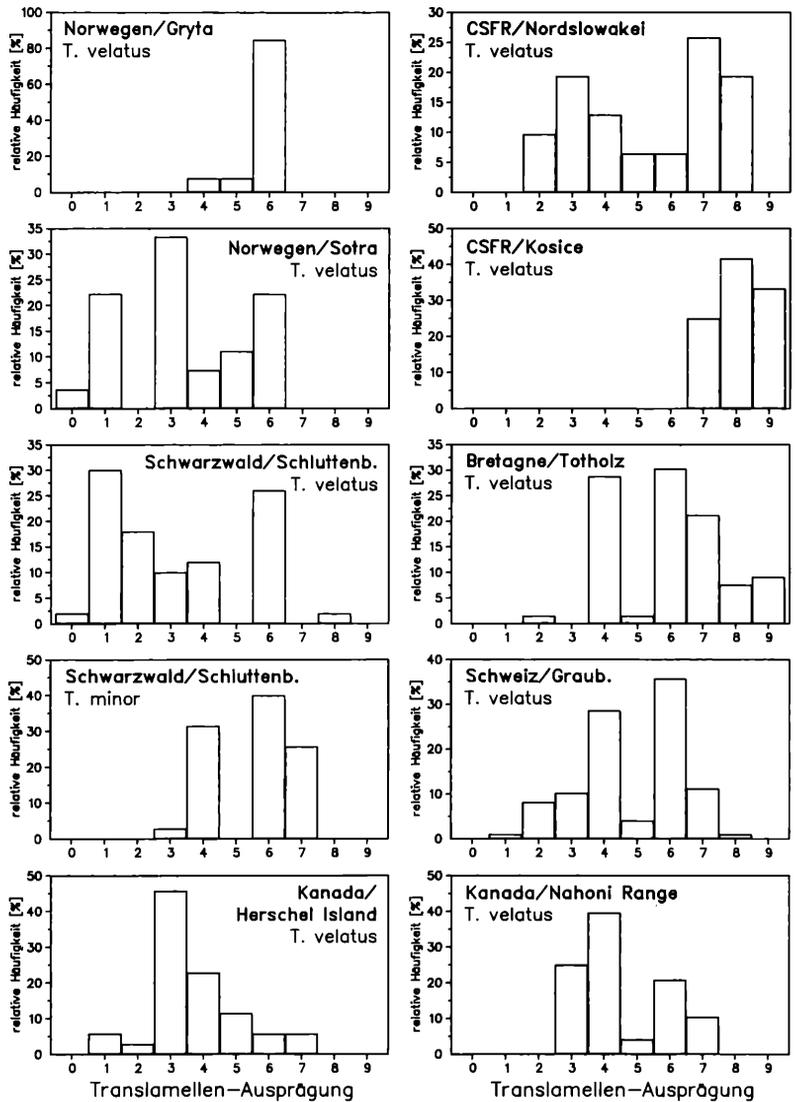


Abbildung 20. Beispiele für die Häufigkeitsverteilungen der Translamellen-Ausprägungen (codiert)

eingegangen wird, sondern auch für den Verlauf der Rostrum-Vorderkante, die Sklerotisierung, den Bereich der Insertionsstellen der Rostralborsten und die Zeichnung des Rostralfelds. Einige der genannten Merkmale sind jedoch nur an Quetschpräparaten (Lichtmikroskop) erkennbar, dafür wurden v.a. die Individuen der Merkmalsanalyse herangezogen.

Der Verlauf der Rostrumvorderkante der untersuchten Tiere umfaßt das Spektrum von mehr oder weniger dreilappigen bis abgerundeten Formen (Abb. 26a). Es ließ sich weder ein Zusammenhang zwischen dem Verlauf der Rostrumvorderkante und der Form der Cuspides, noch mit der Körperlänge oder der Herkunft der Tiere

feststellen.

Die Sklerotisierung der Rostrumvorderkante ist ebenfalls variabel (Abb. 21). Jeweils seitlich von der Insertionsstelle der Rostralborsten aus verläuft eine Leiste nach vorne zur Mitte der Rostrumvorderkante. Ihre Länge variiert stark, das Spektrum reicht von einer jeweils nur kurzen Leiste bis zu einer durchgehenden Verbindung der beiden seitlichen Leisten in der Mitte.

Bei manchen Exemplaren ist eine weitere Leiste, die von der Rostralborsten-Insertionsstelle ausgeht und mediad zu den Längssklerotisierungsleisten im Rostralfeld zieht, zu finden. Bei allen bisher gequetschten Exemplaren von *T. minor* wurde eine solche, deutlich ausge-

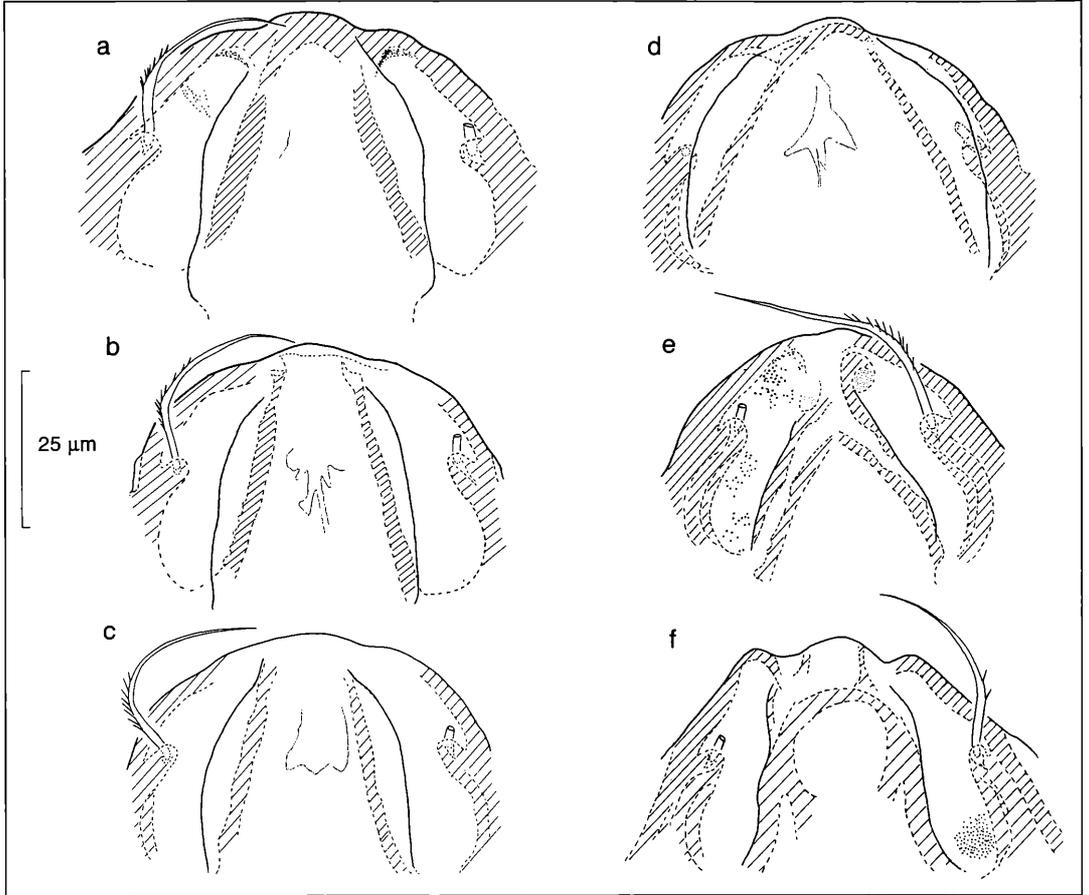


Abbildung 21. Detailansichten des Rostrum (Quetschpräparate)

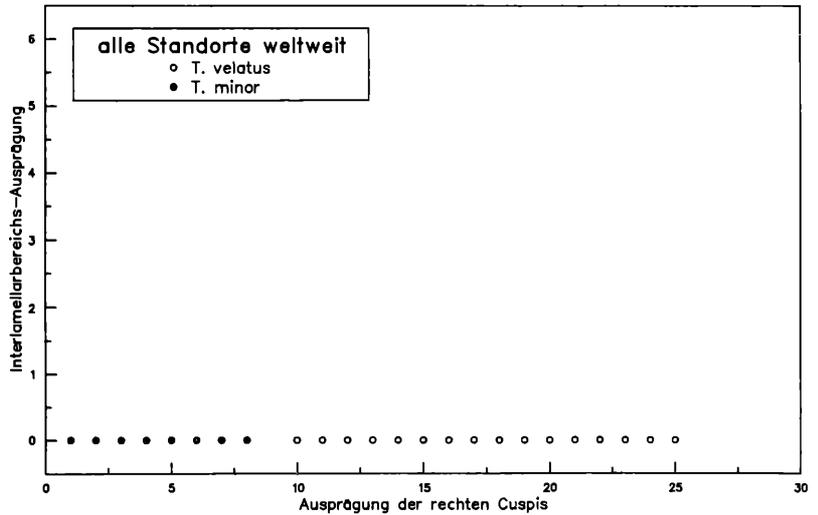


Abbildung 22. Zusammenhang zwischen Interlamellarbereich und Cuspis-Ausprägung (jeweils codiert)

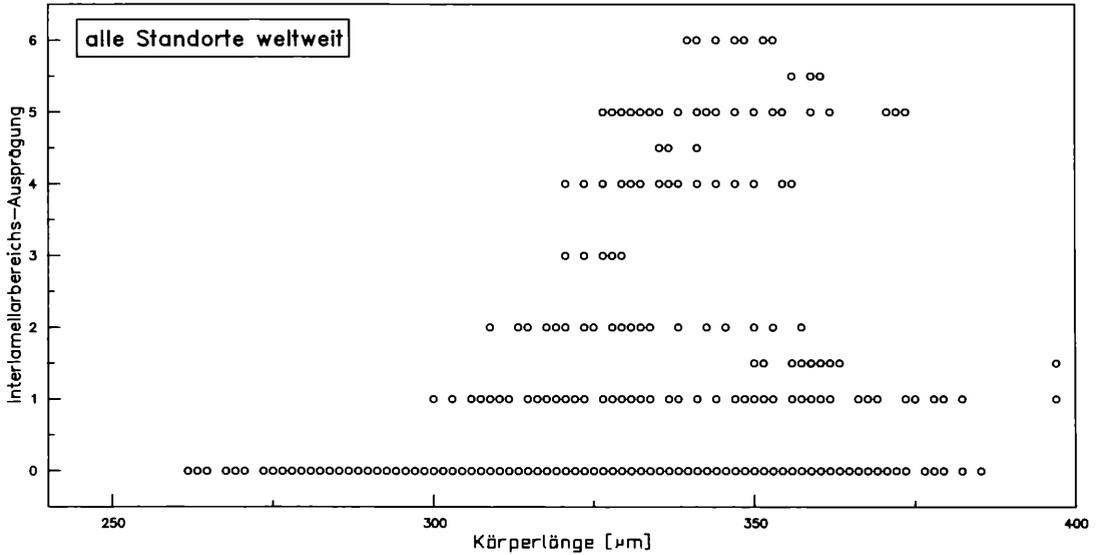


Abbildung 23. Zusammenhang zwischen Körperlänge und Interlamellarbereich (Musterdecodierung) für alle *Tectocephesus velatus*-Individuen

prägte Leiste gefunden. Auch einige der bearbeiteten *T. velatus*-Individuen zeigen diese Leiste, wie z.B. die Individuen mit Cuspides wie *T. knullei* VANEK aus der ostheissischen Probe. Bei diesen Individuen ist sie bereits in der Lateralansicht als von der Rostralborsteninsertionsstelle schräg nach vorne und dorsad ziehende Leiste zu erkennen.

Weiterhin treten bei manchen *T. velatus* im Bereich der Rostrumvorderkante hellere Cuticularflecken auf, die an diejenigen bei *T. minor*-Exemplaren erinnern (siehe Abb. 45b). Besonders ausgeprägt waren sie bei

den Exemplaren, die Cuspides wie *T. knullei* VANEK zeigten.

Die Ausbildung und Variabilität der Rostrallamellen und des dazwischenliegenden Teils des Rostrum ist eng mit der Form der Cuspides verbunden. Bei allen *Tectocephesus*-Individuen, außer solchen mit *T. knullei*-Cuspides, liegen die Cuspides lateral der Rostrallamellen (das gilt auch für die *T. minor*-Individuen). Bei schmalen Cuspistypen besteht kein räumlicher "Konflikt" zwischen Cuspides und Rostrallamellen. Die Rostrallamellen können also relativ weit lateral stehen (Abb. 21d).

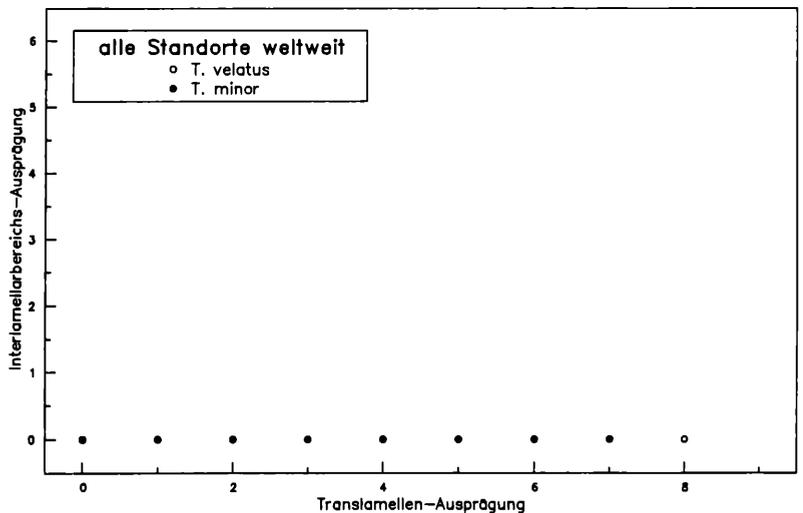


Abbildung 24. Zusammenhang zwischen Ausprägung des Interlamellarbereichs und der Translamelle (jeweils codiert)

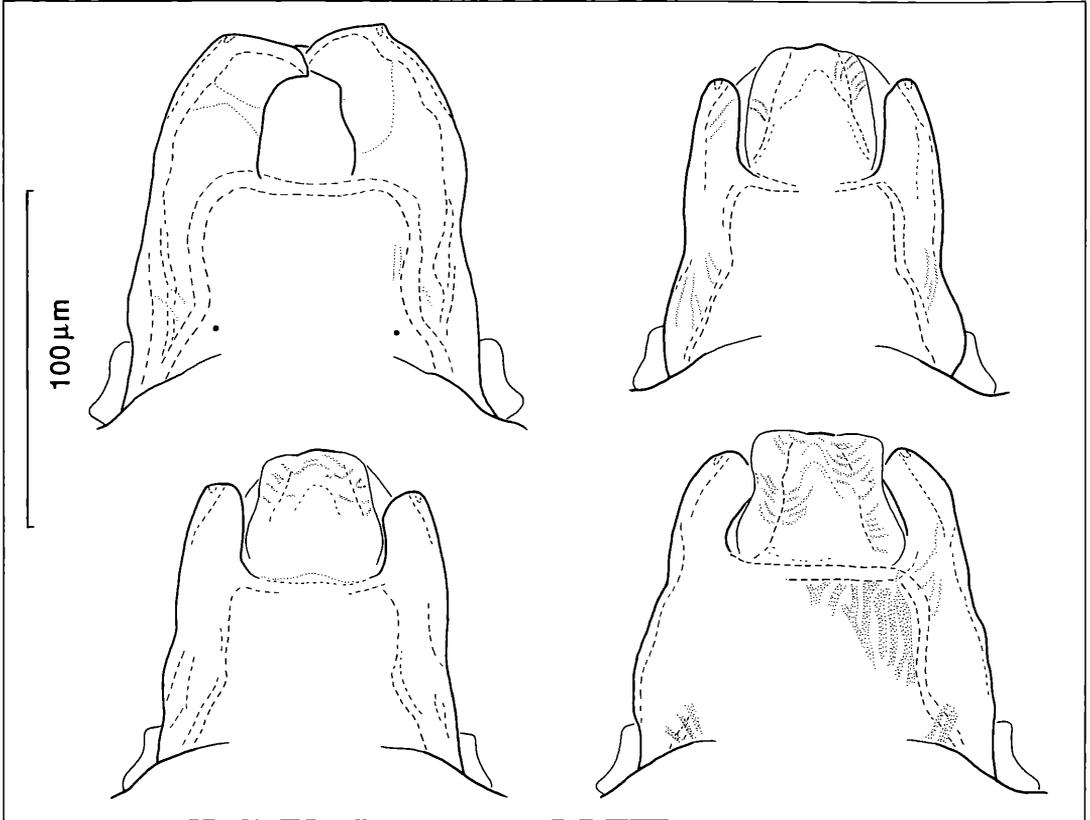


Abbildung 25. Prodorsum-Ansichten verschiedener Individuen aus Osthessen

Sobald jedoch die Cuspides breiter werden, stoßen sie median in den lateralen Ausdehnungsbereich der Rostrallamellen. Dies führt dazu, daß die Rostrallamellen im Überlappungsbereich stärker dorsad und mediad gebogen sind und die Cuspides dort quasi unter die Rostrallamellen ragen. Derart stärker gebogene Rostrallamellen treten meist zusammen mit stärkeren, quer verlaufenden Minileisten in der Rostralregion auf. Solche Minileisten können auch bei Tieren mit schmaleren Cuspisformen gefunden werden, dann allerdings schwächer ausgeprägt und hauptsächlich im Bereich der freistehenden Rostrallamellen (Abb. 25).

Aus den geschilderten Zusammenhängen geht klar hervor, daß es nicht sinnvoll ist, die Merkmale der Prodorsal- und Rostralregion als eigenständige Merkmale zur Artabgrenzung zu betrachten.

3.2.5 Ventralplatte

Im Bereich der Ventralplatte treten vier Merkmale auf, an denen *T. velatus* und *T. minor* unterschieden werden können: Epimerallänge, laterale Ausbuchtung oberhalb des Acetabulum III, Carina circumpedalis und Lage der Adanallyrifissuren 'iad'.

Epimeralregion

Als Epimerallänge wird die Länge zwischen Mentotectumvorderkante und vorderem Genitalöffnungsrand entlang der Medianachse des Körpers definiert (Abb. 2). Da durch die Genitalklappen der vordere Rand der Genitalöffnung in manchen Fällen überdeckt wird, ergibt sich eine gewisse, wenn auch geringe Meßungenauigkeit in der absoluten Länge. Als Merkmal wird der Anteil der Epimerallänge an der Gesamtkörperlänge bzw. an der Gesamtventralplattenlänge verwendet. Dabei zeigt sich, daß *T. minor* eine relativ längere Epimeralregion besitzt als *T. velatus*, während sich die Gesamtlänge der Ventralplatte relativ zur Körperlänge bei *T. minor* kaum von den Werten bei *T. velatus* unterscheidet. Beides kann sowohl an *T. minor*- und *T. velatus*-Exemplaren von einem Standort als auch generell beobachtet werden. Zwar überschneiden sich die Bereiche des Anteils der Epimeralregion, jedoch sind die Schwerpunkte klar getrennt (s. Tab. 7 und Abb. 27, 29).

T. minor besitzt also im Durchschnitt eine relativ längere Epimeralregion und eine relativ kürzere Anogenitalregion als *T. velatus*.

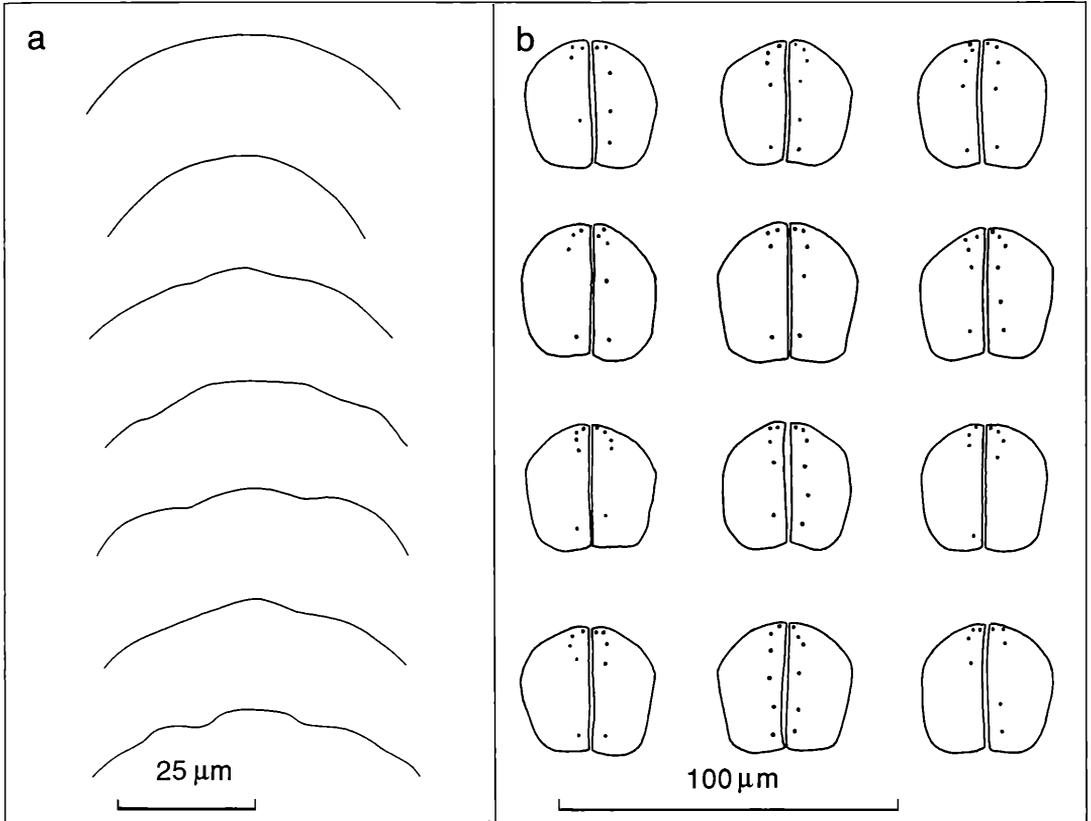


Abbildung 26. a) Rostrum-Vorderkante (Quetschpräparate); b) Variabilität der Genitalborstenstellung (*T. velatus*-Individuen aus Schluttenbach)

Genitalborsten-Anordnung

Alle *Tectocephus*-Individuen tragen auf jeder Genitalklappe 5 bis 6 Genitalborsten, meist inserieren diese entlang der Mediankante. Beim Vergleich der Genitalborsten-Anordnung von rund 150 Genitalklappen zeigte sich kein Anhaltspunkt zu einer potentiellen Unterscheidung verschiedener *Tectocephus*-Gruppen. Im Gegenteil, sehr häufig konnte sogar auf der Genitalklappe einer Seite eine andere Anordnung der Borsten als auf der anderen Klappe desselben Individuums festgestellt werden (Abb. 26b). Dies bedeutet, daß die Stellung der Genitalborsten ein sehr variables Merkmal darstellt und so für eine potentielle Artunterscheidung innerhalb der Gattung *Tectocephus* keinerlei Bedeutung besitzt.

Carina circumpedalis und Bereich des Acetabulum III
Betrachtet man aufgehellte *T. minor*-Individuen in der Dorsalansicht, so sind sie schon daran zu erkennen, daß durch die Notogasterdecke zwei "Ecken" am durchscheinenden Umriß der Ventralplatte zu beobachten sind (Abb. 45a, Pfeile). Die anteriore Ecke wird

durch das Fehlen der bei allen *T. velatus*-Individuen vorhandenen lateralen Ausbuchtung oberhalb des Acetabulum III verursacht. Bei *T. velatus* erscheint an dieser Stelle in der Dorsalansicht eine Rundung. Die caudale Ecke ist die Folge der lateralen Endung der Carina circumpedalis. Die Carina circumpedalis unterscheidet sich bei *T. minor* und *T. velatus* deutlich. Bei *T. minor* ist sie als schmale, hochstehende Leiste ausgebildet, die daher am Ventralplattenrand in der Dorsal- oder Ventralansicht den Eindruck eines lateralen Zapfens hervorruft. Bei allen anderen *Tectocephus*-Formen ist die Carina circumpedalis als eine Art Cuticularband ausgebildet, das am Acetabulum sehr schmal ist und sich zum Ventralplattenrand hin verbreitert. Dieses Band bildet jedoch keine vollständig geschlossene Struktur, sondern ist nur caudal eindeutig abgegrenzt. An dieser Stelle setzt sich die Cuticula durch ihre glatte Oberfläche deutlich von der Umgebung ab. Anterior begrenzen mehr oder weniger deutliche querverlaufende Cuticularbögen die Carina circumpedalis.

Tabelle 7 Längenmaße und -relationen der Epimeral- und Ventralregion von *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art		Epimerallänge				Variationskoeffizient
			Minimum [µm]	Maximum [µm]	Mittelwert [µm]	Stdabw. [µm]	
alle Standorte weltweit	<i>T. spec.</i>	1091	58,8	102,9	73,3	5,85	0,080
alle Standorte weltweit	<i>T. velatus</i>	974	58,8	102,9	73,4	5,97	0,081
alle Standorte weltweit	<i>T. minor</i>	117	58,8	88,2	73,2	4,80	0,066
Norwegen, Gryta	<i>T. velatus</i>	13	66,2	80,9	70,7	3,87	0,055
Norwegen, Oygarden	<i>T. minor</i>	6	70,6	73,5	71,1	1,20	0,017
Norwegen, Sotra	<i>T. velatus</i>	27	58,8	73,5	68,1	3,91	0,057
Norwegen, Sotra	<i>T. minor</i>	22	67,6	85,3	72,9	3,87	0,053
Norwegen, Ulvik	<i>T. velatus</i>	54	61,8	73,5	68,8	2,43	0,035
Slowakei, Nordslowakei	<i>T. velatus</i>	24	67,6	82,4	74,4	3,80	0,051
Slowakei, Kosice	<i>T. velatus</i>	12	75,0	102,9	82,8	7,43	0,090
Slowakei, Moldava	<i>T. velatus</i>	16	64,7	73,5	70,1	1,99	0,028
Slowakei, Moldava	<i>T. minor</i>	35	70,6	88,2	75,1	3,51	0,047
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	50	61,8	73,5	68,5	2,54	0,037
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	34	70,6	82,4	76,1	2,74	0,036
Bretagne, Totholz	<i>T. velatus</i>	66	64,7	102,9	78,9	5,86	0,074
Bretagne, Kiefernplantation	<i>T. velatus</i>	27	64,7	85,3	72,2	5,05	0,070
Österreich, Nordtirol	<i>T. velatus</i>	157	60,3	85,3	72,2	5,49	0,076
Schweiz, Graubünden	<i>T. velatus</i>	97	64,7	76,5	70,0	2,37	0,034
Italien, Trentino	<i>T. velatus</i>	92	61,8	80,9	70,9	4,82	0,068
Spanien, Navarra	<i>T. velatus</i>	66	61,8	82,4	70,9	5,52	0,078
Kanada, Ellesmere Island	<i>T. velatus</i>	1	82,4	82,4	82,4		
Kanada, Victoria Island	<i>T. velatus</i>	20	77,9	89,7	83,3	3,35	0,040
Kanada, Herschel Island	<i>T. velatus</i>	34	72,1	89,7	80,5	3,72	0,046
Kanada, Nahoni Range	<i>T. velatus</i>	45	73,5	83,8	78,1	2,34	0,030
Kanada, Klwane Nat. Park	<i>T. velatus</i>	25	67,6	79,4	72,7	2,37	0,033
Kanada, Cathedral Prov. Park	<i>T. velatus</i>	64	73,5	85,3	79,8	2,56	0,032
USA, Oregon	<i>T. velatus</i>	41	70,6	80,9	75,0	2,07	0,028
USA, California	<i>T. velatus</i>	34	66,2	76,5	71,5	2,32	0,032
Sudan	<i>T. velatus</i>	4	67,6	72,1	70,6	2,08	0,029
Guadaloupe	<i>T. velatus</i>	1	67,6	67,6	67,6		
Guadaloupe	<i>T. minor</i>	20	58,8	72,1	65,8	2,82	0,043
Südafrika	<i>T. velatus</i>	4	75,0	101,5	92,3	12,15	0,132

Längenverhältnisse der Anogenitalregion

An einigen Individuen verschiedener Herkunft wurden die Längenverhältnisse im Anogenitalbereich bestimmt, die Genitalfeldlänge, die Analfeldlänge, der Abstand zwischen den beiden und die Längenverhältnisse untereinander und zur Körperlänge in Beziehung gesetzt (Tab. 8).

Dabei ergaben sich für die Individuen aus Bolivien etwas höhere relative Genitalfeldlängen und ein im Vergleich zum Genitalfeld größeres Analfeld. Bei den übrigen Parametern konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Standorten oder zwischen *T. minor* und *T. velatus* festgestellt werden.

Lage der Adanalyrifissuren iad

Eines der eindeutigen Unterscheidungsmerkmale für *T. minor*- und *T. velatus*-Individuen stellt die Lage der Adanalyrifissuren 'iad' dar. Qualitativ lassen sich zwei verschiedene Formen der Anordnung feststellen: vereinfacht ausgedrückt stehen die Adanalyrifissuren bei *T. velatus* (mehr oder weniger) senkrecht zur Körperlängsachse, bei *T. minor* dagegen parallel zum vorderen

Rand der Analöffnung.

Quantitativ-biometrisch läßt sich dieses Merkmal anhand des von den beiden Lyrifissuren eines Individuums eingeschlossenen Winkels vergleichen. Dabei gibt es jedoch eine beträchtliche Variationsbreite. Für *T. velatus* liegen die Werte des von beiden Lyrifissuren eingeschlossenen Winkels zwischen 120° und 182°, für *T. minor* zwischen 57° und 115°, wobei jedoch die Extremwerte um 110° für *T. minor* und um 125° für *T. velatus* sehr selten auftreten (Tab. 9).

Gleichzeitig zeigen auch die Winkel der einzelnen Lyrifissuren zur medianen Körperlängsachse selbst bei einem Individuum Unterschiede bis zu 10° (*T. velatus*), bei *T. minor* bis 13°. Trotz der so stark variablen Winkel bleiben die Unterschiede zwischen *T. minor* und *T. velatus* stets eindeutig.

Man könnte sich vorstellen, daß der Winkel von der Ventralplattenlänge oder von der Länge der Anogenitalregion abhängt, doch ist dies nicht der Fall, der jeweilige Winkel ist unabhängig von diesen Längen. Auch eine Abhängigkeit von anderen Maßen, z.B. Körperlänge, konnte nicht festgestellt werden (Abb. 28). Diese Unab-

Tabelle 7 Fortsetzung

Ventralplattenlänge					Epimerallänge/Ventralplattenlänge				
Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-	Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-
[µm]	[µm]	[µm]	[µm]	koeffizient					koeffizient
173,5	288,2	229,0	21,43	0,094	0,27	0,40	0,32	0,021	0,065
185,3	288,2	232,5	19,69	0,085	0,27	0,39	0,32	0,014	0,045
173,5	229,4	200,0	10,70	0,053	0,33	0,40	0,37	0,013	0,035
205,9	232,4	221,0	7,67	0,035	0,30	0,35	0,32	0,012	0,037
188,2	194,1	190,7	2,89	0,015	0,36	0,38	0,37	0,005	0,015
188,2	220,6	207,9	10,03	0,048	0,31	0,35	0,33	0,011	0,034
194,1	211,8	200,1	4,74	0,024	0,34	0,40	0,36	0,015	0,040
200,0	238,2	223,7	7,84	0,035	0,28	0,33	0,31	0,009	0,030
217,6	257,4	231,9	9,98	0,043	0,29	0,35	0,32	0,014	0,045
244,1	288,2	255,0	12,55	0,049	0,31	0,36	0,32	0,017	0,051
220,6	233,8	223,9	3,50	0,016	0,29	0,33	0,31	0,009	0,029
197,1	229,4	205,5	6,14	0,030	0,33	0,39	0,37	0,014	0,039
202,9	241,2	215,0	6,15	0,029	0,27	0,34	0,32	0,011	0,036
197,1	219,1	207,0	5,35	0,026	0,35	0,39	0,37	0,010	0,028
214,7	264,7	240,8	9,94	0,041	0,28	0,39	0,33	0,015	0,047
194,1	255,9	217,0	17,73	0,082	0,31	0,35	0,33	0,008	0,025
198,5	261,8	229,2	17,86	0,078	0,29	0,35	0,32	0,011	0,035
205,9	241,2	223,0	4,99	0,022	0,29	0,34	0,31	0,009	0,027
194,1	276,5	224,3	18,46	0,082	0,29	0,35	0,32	0,012	0,039
194,1	254,4	218,1	13,53	0,062	0,29	0,36	0,33	0,015	0,046
279,4	279,4	279,4			0,29	0,29	0,29		
255,9	288,2	273,3	8,67	0,032	0,29	0,33	0,30	0,011	0,036
255,9	285,3	268,9	8,18	0,030	0,27	0,32	0,30	0,012	0,042
244,1	266,2	254,7	5,45	0,021	0,29	0,33	0,31	0,008	0,025
210,3	232,4	224,0	5,55	0,025	0,31	0,35	0,32	0,008	0,026
233,8	266,2	254,7	6,36	0,025	0,30	0,33	0,31	0,007	0,022
236,8	263,2	252,5	5,27	0,021	0,28	0,31	0,30	0,007	0,023
220,6	242,6	232,3	5,17	0,022	0,29	0,33	0,31	0,009	0,028
185,3	214,7	205,9	13,85	0,067	0,34	0,37	0,34	0,014	0,042
207,4	207,4	207,4			0,33	0,33	0,33		
173,5	188,2	181,3	4,11	0,023	0,34	0,40	0,36	0,014	0,038
223,5	267,6	248,5	19,29	0,078	0,34	0,39	0,37	0,023	0,063

hängigkeit erhöht den Wert dieses Merkmals als Unterscheidungskriterium zwischen *T. minor* und *T. velatus*.

3.2.6 Beine

Für die Variabilitäts- und Diskontinuitätsuntersuchungen wurden auch die Beinlängen bestimmt. Dabei wurde Bein I als Vertreter für die vorderen Beinpaare und Bein IV für die hinteren Beinpaare gewählt.

Bei allen untersuchten Individuen waren die Vorderbeine (Bein I) länger als die Hinterbeine (Bein IV), allerdings nur in relativ geringem Maß (7 bis 30%, im Mittel bis 12 bis 16%), dabei konnten weder Unterschiede zwischen *T. minor* und *T. velatus* noch zwischen verschiedenen Standorten noch eine deutliche Gruppenbildung innerhalb der Standorte festgestellt werden. Dies gilt auch für die Längenverhältnisse Bein I/Körperlänge, Bein IV/Körperlänge und die Krallenlängen. Dabei beträgt die Länge von Bein I etwa die Hälfte der lateral gemessenen Körperlänge, die von Bein IV liegt etwas darunter (Tab. 10).

Die Kralle von Bein I ist in etwa gleich lang wie die von Bein IV, die Länge von Kralle I beträgt etwa 7 - 11% der

Länge von Bein I, die der Kralle IV etwa 9 - 13% der Länge von Bein IV.

Ein Merkmal, das *T. minor* von allen anderen *Tectocephus*-Individuen trennt, findet sich dorsal am distalen Ende auf der antiaxialen Seite von Trochanter IV. Bei *T. minor* ist dieses Ende spitz über Femur IV distad ausgezogen, während bei allen anderen Individuen das dorsale, distale Ende abgerundet ist. Diese Art Sporn bei *T. minor* ist auch auf den REM-Fotografien zu erkennen (s. Abb. 31d).

3.2.7 Sensillus

Der Sensillus kann im Lichtmikroskop am besten an Quetschpräparaten untersucht werden, da im Totalpräparat die Form durch die Lage des Sensillus, v.a. des abgeplatteten Köpfchens, entscheidend beeinflusst wird. Beurteilungen am Totalpräparat sind hier nicht sinnvoll. Bei der Beurteilung muß berücksichtigt werden, daß der Sensillus bei der Präparation relativ empfindlich ist. Auf eine umfassende und daher sehr aufwendige Variabilitätsuntersuchung der Sensillus-Merkmale mußte aus diesem Grund verzichtet werden.

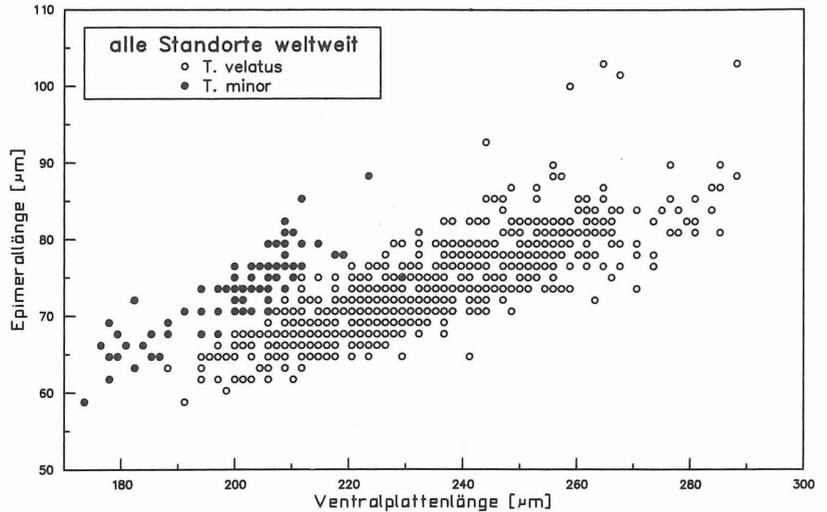


Abbildung 27. Zusammenhang zwischen Ventralplattenlänge und Länge der Epimeralregion für *Tectocephus velatus* und *T. minor*

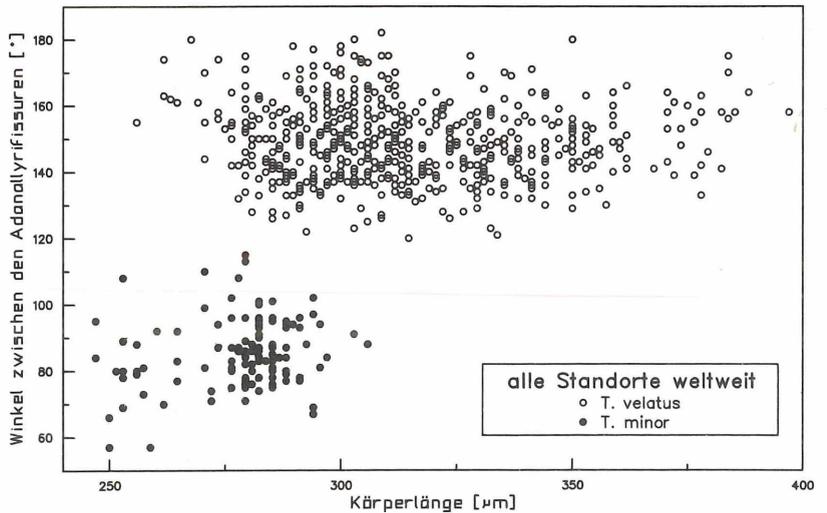


Abbildung 28. Zusammenhang zwischen Körperlänge und dem Winkel zwischen den Adanallyrifissuren für *T. velatus* und *T. minor*

Individuelle Unterschiede zeigen sich vor allem in der relativen Köpchenbreite, der Dichte der das Köpchen besetzenden Blättchen, in deren Form (zugespitzt, abgerundet, gekielt) und der Färbung (u.a. abhängig vom Sklerotisationsgrad bzw. der Färbung des gesamten Tieres), der relativen Länge und Dicke des köpchentragenden 'Stielchens', dessen Besetzung mit Blättchen und deren Form sowie der Form des Bothridium (Abb. 30). Diese Unterschiede lassen sich jedoch nicht mit anderen Merkmalen korrelieren, allenfalls deutet sich ein standortspezifischer Zusammenhang an.

3.2.8 Morphologische Gruppenbildung und Clusteranalysen

Nach der obigen Darstellung der Variabilitäten und Diskontinuitäten stellt sich die Frage, inwieweit diese zu einer Abgrenzung von Gruppen – und letztlich Arten – führen können.

Zunächst lassen sich, wie bereits eingangs erwähnt, zwei klar getrennte Gruppen erkennen, die *T. minor* und die *T. velatus*-Gruppe. Diese beiden Gruppen sind morphologisch eindeutig voneinander zu unterscheiden, was auch durch die *Tectocephus*-Merkmals-Analyse (s. o.) gestützt wird. Die abgrenzenden Merkmale sind in Tab. 11 zusammengefaßt und verdeutlichen den morphologischen Abstand dieser beiden Gruppen.

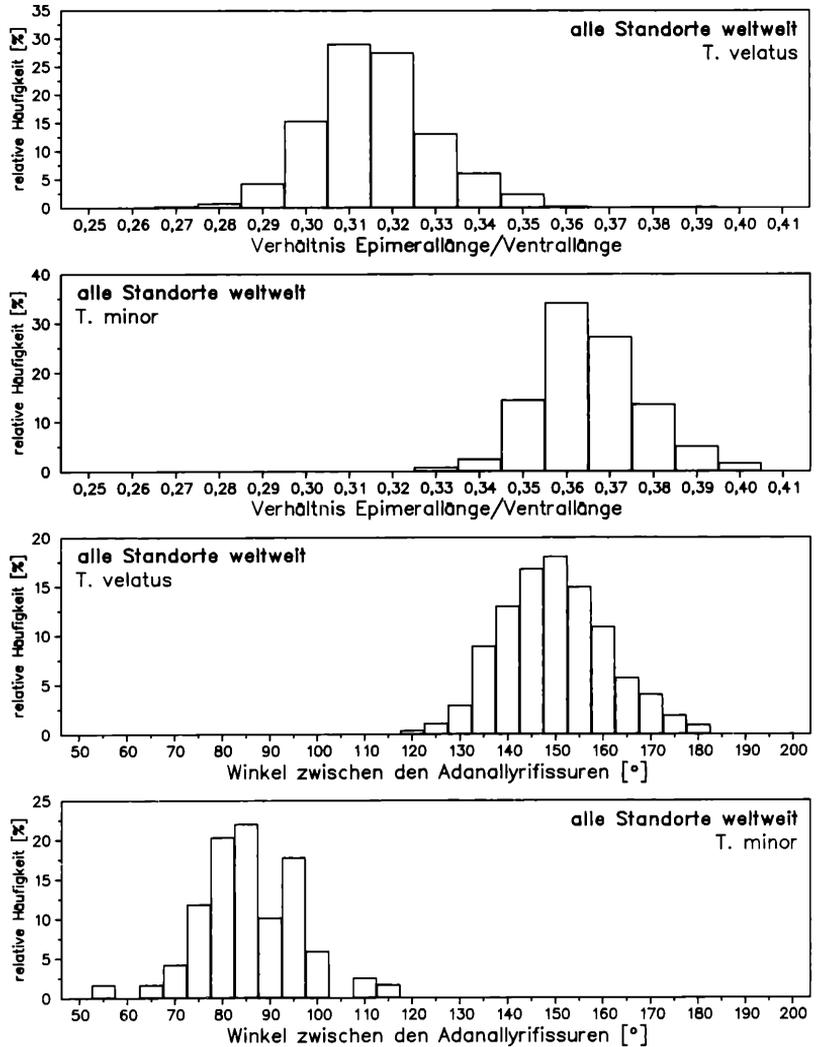


Abbildung 29. Häufigkeitsverteilungen für das Verhältnis Epimeral-/Ventralplattenlänge und die Winkel zwischen den Adanalryffissuren, jeweils für *Tectocephus velatus* und *T. minor*

Innerhalb dieser beiden Gruppen sind jedoch Variabilitäten vor allem im Bereich des Prodorsum (Rostrum und Lamellargerüst) und des Notogaster (bei *T. velatus*) zu finden sowie in den Körpermaßen. Es stellt sich also die Frage, ob sich innerhalb dieser Gruppen stabile Untergruppen finden lassen, die eindeutig gegeneinander abgrenzbar sind.

Neben den oben dargestellten Ergebnissen wurden zu diesem Zweck Clusteranalysen durchgeführt und zwar sowohl mit Proben, die nur *T. velatus*- oder nur *T. minor*-Individuen enthielten, als auch mit gemischten Proben (Norwegen/Gryta, Schwarzwald/Schluttenbach, Slowakei/Moldava).

Bei Proben, die sowohl *T. velatus* als auch *T. minor* enthielten, wurde durch die Clusteranalysen mit beiden

Verfahren (Single Linkage und Average Linkage, s. Methoden) jeweils eine stabile Trennung der beiden Gruppen erreicht. Dies ist umso bedeutender, als ein Teil der *T. velatus* und *T. minor* eindeutig trennenden Merkmale, wie die unterschiedliche Carina circumpedalis, die unterschiedliche Ausbildung des Podosoma oberhalb Acetabulum III oder die Ausbildung oder das Fehlen des Dorsalsporns an Trochanter IV, nicht in die Clusteranalyse einbezogen werden konnten, da keine Möglichkeit bestand, binär codierte Merkmale in der Clusteranalyse zu verwenden (Einschränkung durch die Software). In den allermeisten Fällen, bei denen nur *T. velatus* und in allen Fällen, bei denen nur *T. minor* in einer Probe enthalten waren, ergaben sich keine stabilen Cluster beim Wechsel des Fusionierungsalgorithmus bzw. kei-

Tabelle 8. Längenmaße und -relationen der Anogenitalregion von *Tectocepheus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art	n	Genitalfeldlänge				Variationskoeffizient
			Minimum [μm]	Maximum [μm]	Mittelwert [μm]	Stdabw. [μm]	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	33,1	60,0	44,9	5,48	0,122
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	35,5	60,0	45,6	5,02	0,110
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	35,5	48,1	43,2	3,75	0,087
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	33,1	37,9	35,8	1,93	0,054
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	35,5	52,9	44,5	4,53	0,102
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	39,5	48,2	44,9	2,76	0,061
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	40,3	50,5	44,7	3,27	0,073
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	49,0	60,0	54,1	3,71	0,068

Herkunft der Probe	Art	n	Genitalfeldlänge/Analfeldlänge				Variationskoeffizient
			Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	0,55	0,90	0,69	0,08	0,114
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	0,55	0,90	0,70	0,08	0,111
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	0,56	0,76	0,66	0,07	0,106
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	0,57	0,69	0,61	0,04	0,070
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	0,58	0,86	0,70	0,08	0,113
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	0,55	0,79	0,68	0,07	0,099
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	0,61	0,90	0,70	0,08	0,114
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	0,70	0,87	0,76	0,07	0,087

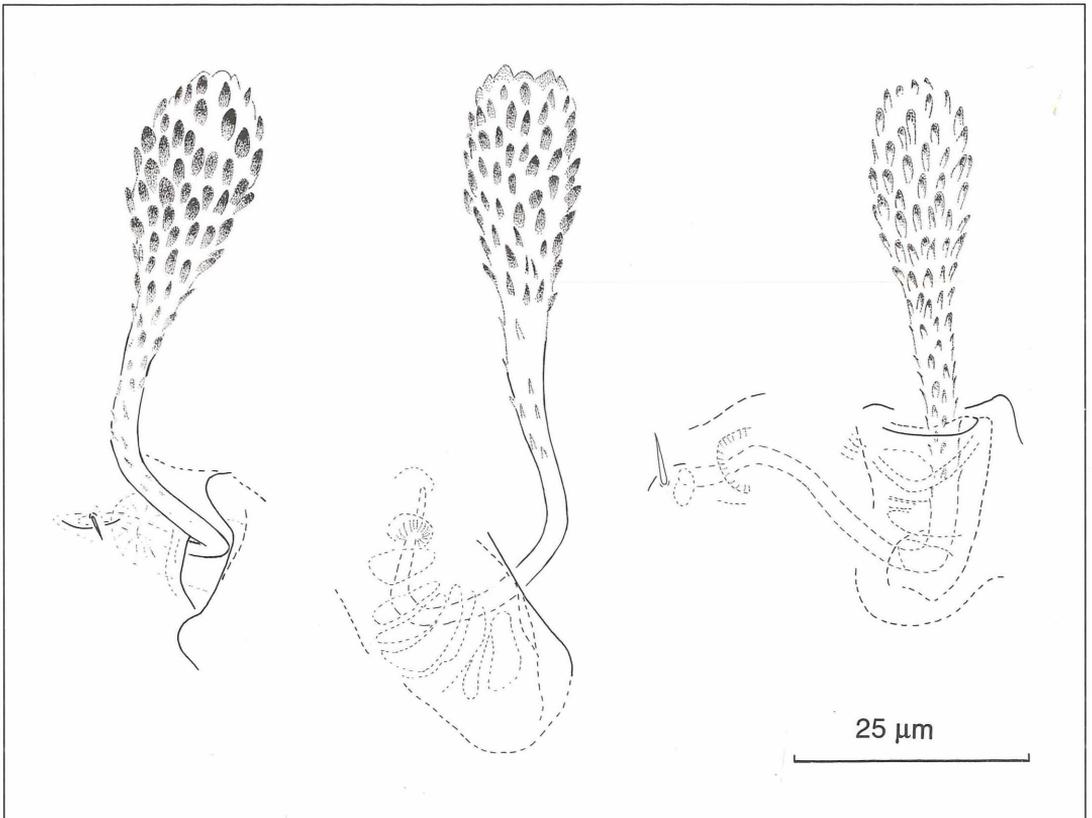
Abbildung 30. Beispiele für die Sensillen von *Tectocepheus*-Individuen

Tabelle 8. Fortsetzung

Abstand zwischen Genital- und Analfeld					Analfeldlänge				
Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-	Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-
[μm]	[μm]	[μm]	[μm]	koeffizient	[μm]	[μm]	[μm]	[μm]	koeffizient
20,5	37,9	27,9	3,96	0,142	52,9	79,0	65,3	5,38	0,082
20,5	37,9	28,2	3,85	0,137	52,9	79,0	65,8	5,15	0,078
23,7	33,9	29,3	2,91	0,099	59,2	74,2	65,3	4,03	0,062
20,5	30,0	24,1	3,85	0,160	55,3	63,2	58,6	3,89	0,066
20,5	37,9	27,8	5,41	0,194	58,4	68,7	64,1	3,26	0,051
20,5	32,4	27,9	3,44	0,123	52,9	73,5	66,8	6,55	0,098
24,5	31,6	28,3	2,33	0,082	53,7	70,3	64,1	4,52	0,070
21,3	34,7	26,9	4,62	0,172	65,5	79,0	71,4	5,54	0,078

Genitalfeldlänge/Körperlänge					Analfeldlänge/Körperlänge				
Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-	Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-
				koeffizient					koeffizient
0,12	0,19	0,15	0,02	0,100	0,07	0,13	0,09	0,01	0,145
0,12	0,19	0,15	0,01	0,094	0,07	0,13	0,10	0,01	0,144
0,12	0,16	0,15	0,01	0,078	0,08	0,12	0,10	0,01	0,107
0,12	0,14	0,13	0,01	0,073	0,07	0,11	0,09	0,01	0,156
0,12	0,18	0,15	0,02	0,099	0,07	0,13	0,10	0,02	0,196
0,13	0,17	0,15	0,01	0,055	0,07	0,11	0,09	0,01	0,122
0,13	0,17	0,15	0,01	0,079	0,08	0,11	0,10	0,01	0,084
0,16	0,19	0,17	0,01	0,062	0,07	0,11	0,09	0,02	0,176

Tabelle 9. Winkel zwischen den Adanalyrifissuren 'iad' der *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art	n	Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	Variations-
			[$^{\circ}$]	[$^{\circ}$]	[$^{\circ}$]	[$^{\circ}$]	koeffizient
alle Standorte weltweit	<i>T. spec.</i>	832	57	182	140,7	24,95	0,177
alle Standorte weltweit	<i>T. velatus</i>	714	120	182	149,8	11,05	0,074
alle Standorte weltweit	<i>T. minor</i>	118	57	115	85,6	10,44	0,122
Norwegen, Gryta	<i>T. velatus</i>	13	123	171	149,2	13,66	0,092
Norwegen, Oygarden	<i>T. minor</i>	6	78	99	89,0	8,25	0,093
Norwegen, Sotra	<i>T. velatus</i>	27	136	180	158,2	12,21	0,077
Norwegen, Sotra	<i>T. minor</i>	23	71	110	82,2	9,65	0,117
Norwegen, Ulvik	<i>T. velatus</i>	55	127	177	151,1	12,91	0,085
Slowakei, Nordslowakei	<i>T. velatus</i>	26	125	164	149,7	9,33	0,062
Slowakei, Kosice	<i>T. velatus</i>	12	123	158	143,6	11,43	0,080
Slowakei, Moldava	<i>T. velatus</i>	16	138	170	152,1	9,85	0,065
Slowakei, Moldava	<i>T. minor</i>	35	76	113	90,1	8,92	0,099
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	49	139	182	159,4	10,35	0,065
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	34	67	115	86,4	9,43	0,109
Bretagne, Totholz	<i>T. velatus</i>	48	121	175	146,6	11,25	0,077
Bretagne, Kiefernpflanzung	<i>T. velatus</i>	27	126	162	146,3	9,56	0,065
Österreich, Nordtirol	<i>T. velatus</i>	158	122	180	149,6	9,49	0,063
Schweiz Graubünden	<i>T. velatus</i>	97	126	175	149,7	9,61	0,064
Italien, Trentino	<i>T. velatus</i>	91	130	171	148,2	9,51	0,064
Spanien, Navarra	<i>T. velatus</i>	66	120	178	143,2	10,54	0,074
Kanada, Ellesmere Island	<i>T. velatus</i>	1	170	170	170,0		
Kanada, Victoria Island	<i>T. velatus</i>	19	133	175	155,9	10,10	0,065
Sudan	<i>T. velatus</i>	4	135	155	148,3	9,00	0,061
Guadaloupe	<i>T. velatus</i>	1	175	175	175,0		
Guadaloupe	<i>T. minor</i>	20	57	108	79,3	12,25	0,155
Südafrika	<i>T. velatus</i>	4	142	156	150,3	5,91	0,039

Tabelle 10. Längenmaße und -relationen der Beine von *Tectocephus*-Individuen verschiedener Standorte

Herkunft der Probe	Art		Länge Bein I				Variationskoeffizient
			Minimum [µm]	Maximum [µm]	Mittelwert [µm]	Stdabw. [µm]	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	129,5	164,3	142,9	7,37	0,052
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	129,5	164,3	143,4	7,38	0,051
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	129,5	161,2	142,7	7,97	0,056
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	132,7	139,0	136,3	2,81	0,021
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	132,7	143,7	138,7	2,73	0,020
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	138,2	149,3	144,6	3,86	0,027
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	131,1	146,1	140,8	3,51	0,025
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	149,3	164,3	156,4	4,71	0,030

Herkunft der Probe	Art		Länge Bein IV				Variationskoeffizient
			Minimum [µm]	Maximum [µm]	Mittelwert [µm]	Stdabw. [µm]	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	113,7	149,4	123,9	8,03	0,065
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	113,7	149,4	124,4	8,12	0,065
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	114,5	149,4	122,5	8,93	0,073
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	115,3	122,4	117,8	2,81	0,024
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	113,7	124,0	119,8	2,90	0,024
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	118,5	130,3	124,9	3,78	0,030
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	117,7	126,4	121,7	2,18	0,018
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	133,5	146,9	139,8	4,25	0,030

Herkunft der Probe	Art		Länge Bein I/Länge Bein IV				Variationskoeffizient
			Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	1,07	1,31	1,15	0,04	0,035
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	1,07	1,31	1,15	0,04	0,035
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	1,08	1,31	1,17	0,05	0,046
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	1,08	1,21	1,16	0,05	0,040
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	1,09	1,25	1,16	0,04	0,032
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	1,11	1,22	1,16	0,03	0,029
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	1,07	1,20	1,16	0,03	0,028
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	1,08	1,16	1,12	0,03	0,022

Herkunft der Probe	Art		Länge Bein I/Körperlänge				Variationskoeffizient
			Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	0,44	0,54	0,48	0,02	0,036
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	0,44	0,54	0,48	0,02	0,036
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	0,44	0,54	0,48	0,03	0,055
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	0,48	0,53	0,50	0,02	0,038
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	0,46	0,51	0,48	0,01	0,026
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	0,46	0,50	0,48	0,01	0,023
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	0,45	0,50	0,48	0,01	0,025
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	0,49	0,51	0,50	0,01	0,020

Herkunft der Probe	Art		Länge Bein IV/Körperlänge				Variationskoeffizient
			Minimum	Maximum	Mittelwert	Stdabw.	
alle Standorte	<i>T. spec.</i>	70	0,38	0,48	0,42	0,02	0,044
alle Standorte	<i>T. velatus</i>	65	0,38	0,48	0,42	0,02	0,044
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. velatus</i>	15	0,38	0,48	0,41	0,02	0,059
Schwarzwald, Schluttenbach	<i>T. minor</i>	5	0,41	0,45	0,43	0,01	0,034
Schwarzwald, Glaswaldsee	<i>T. velatus</i>	16	0,40	0,44	0,42	0,01	0,024
Hunsrück, Fichtenwald	<i>T. velatus</i>	10	0,39	0,44	0,41	0,01	0,035
Hunsrück, Buchenwald	<i>T. velatus</i>	15	0,39	0,43	0,41	0,01	0,022
Bolivien	<i>T. velatus</i>	9	0,43	0,47	0,45	0,01	0,025

Tabelle 11. Differentialdiagnostische Merkmale für *T. velatus* und *T. minor*

Nr.	Merkmal	<i>Tectocephus velatus</i>	<i>Tectocephus minor</i>
1	Körperlänge	250 bis 400 µm	220 bis 305 µm
2	Cuspisendung	ohne Zähne	häufig mit Zähnen
3	Insertionsstelle der Lamellarborste	lateral (an der Außenkante der Cuspis)	median (an der Innenkante der Cuspis)
4	Mediankante der Cuspis	meist gebogen und höchstens teilweise parallel zur Körperlängsachse	meist bis zur Vorderkante der Cuspis gerade und parallel zur Körperlängsachse
5	Cuticula des Interlamellarbereichs	mit Tuberkeln und manchmal mit schwachem bis auffälligem Linienmuster	mit Tuberkeln, jedoch nie mit Linienmuster
6	Notogaster	mit bis zu 4 Paar deutlichen, symmetrischen Eindellungen	höchstens am Übergang zu den Pteromorphen mit einer flachen Vertiefung
7*	Carina circumpedalis	bandförmig-flach	als hochstehende Leiste, am Ventralplattenaußenrand einen Zapfen bildend
8*	Ausbuchtung oberhalb Acetabulum III	vorhanden	fehlt
Merkmale Nr. 7 + 8 ergeben Merkmal Nr. 9:			
9*	Umriß der Ventralplatte (Dorsalansicht)	ohne Ecken	mit zwei deutlichen Ecken auf jeder Seite
10	Lage der Adanalyrifissuren 'iad' Winkel dazwischen	+/- senkrecht zur Körperlängsachse > 120°	parallel zur Begrenzung der Analöffnung < 115°
11*	relative Länge der Epimeralregion	28 - 35% der Ventralplattenlänge	33 - 40% der Ventralplattenlänge
12*	Pteromorphen	Höhe 1 - 6% der Körperlänge	Höhe 5 - 10% der Körperlänge spitzer und caudad länger ausgezogen
13*	Dorsalsporn an Trochanter IV	fehlt	vorhanden
neues, in der Literatur bisher nicht beschriebenes Merkmal			

ne oder keine stabile Anzahl sinnvoller Cluster. Neben Proben aus der Schweiz/Graubünden oder aus Norwegen/Gryta, die relativ einheitliche Tiere enthielten, stellten sich die Clustereinteilungen bei einigen Proben (z.B. Österreich/Nordtirol oder Italien/Trentino) häufig selbst dann als instabil heraus, wenn bei verschiedenen Variablen mehrgipflige Verteilungen auftraten. Dies gilt auch für die Zusammenfassung aller europäischen *T. velatus* oder auch aller *T. velatus* weltweit.

Nur in wenigen Proben konnten stabile Cluster festgestellt werden, so bei den *T. velatus*-Individuen aus Norwegen/Sotra, die in zwei stabile Gruppen getrennt werden können, die sich bereits anhand ihrer Körperlänge klar abgrenzen lassen. Bei den Cuspis-Ausprägungen überschneiden sich die beiden Cluster zwar erheblich, aber die Notogasterlyrifissuren der Individuen-Gruppe mit der geringeren Körpergröße sind durchschnittlich länger als die der zweiten Gruppe (Abb. 8).

Bei den *T. velatus*-Tieren aus Spanien/Navarra, Schwarzwald/Schluttenbach, Norwegen/Ulvik, Kanada/Cathedral Prov. Park, USA/Oregon und USA/Californien wurden die Exemplare, deren Interlamellarbereich kein Linienmuster aufweist, von den Individuen, die ein

Muster (allerdings meist nur ein sehr schwaches, also Typ "1") zeigen, in zwei stabile Cluster getrennt. In allen anderen Parametern konnten die beiden Cluster (außer ein einzelnes Exemplar aus dem Schwarzwald/Schluttenbach durch die Körpergröße) allerdings nicht unterschieden werden. Dabei ist es jedoch keineswegs so, daß die Individuen der Cluster mit Linienmuster in weiteren Merkmalen (z.B. Cuspis, Körperlänge) mit Individuen von anderen Standorten, an denen ebenfalls ein solches Cluster abgetrennt werden kann, übereinstimmen. Zudem sind diese Standorte nicht die einzigen, an denen Tiere mit Linienmuster auftreten, doch können sie bei anderen Proben nicht als stabile Cluster abgetrennt werden (z.B. Bretagne/Kiefernplantation, Bretagne/Totholz, Kanada/Nahoni Range, Kanada/Herschel Island, Österreich/Nordtirol).

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß die Trennung von *T. velatus* und *T. minor* auch durch die Clusteranalyse eindeutig bestätigt wird, während innerhalb der *T. velatus*-Gruppe an einzelnen Standorten zwar stabile Cluster unterschieden werden können, diese sich jedoch selbst bei gleicher Merkmalskombination an anderen Standorten nicht abtrennen lassen.

3.3 Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen

Das Rasterelektronenmikroskop bietet durch seine dreidimensionale Betrachtungsweise einzigartige und faszinierende Einblicke in die räumliche Anordnung von Strukturen, die anders nicht beurteilt werden kann. Es lag daher nahe, zur Ergänzung einige Individuen raster-elektronenmikroskopisch zu untersuchen. Es wurden *T. minor*- und *T. velatus*-Individuen sowie Tiere mit Merkmalen ähnlich *T. sarekensis* und *T. tenuis* (beide det. WEIGMANN) untersucht.

Allgemeine Beobachtungen

Das Cerotegument besteht aus einer flächigen Schicht mit kleinen, halbkugelförmigen Erhebungen, den Granula. Sie sind unregelmäßig in Größe und Anordnung, nur an wenigen Stellen liegen die Granula geordnet, z.B. als Längslinien auf bzw. hinter den wulstförmigen Translamellen einiger Individuen (Abb. 32a). Teilweise sind die Granula ihrerseits wieder mit kleinen Hügelchen besetzt, z.B. an den Pteromorphen.

Die unter dem Cerotegument liegende Epicuticula zeigt mehr oder weniger deutliche Tuberkel, die jedoch sehr viel kleiner und flacher sind als die Granula des Ceroteguments. Die Erhebungen der beiden Schichten stehen bezüglich ihrer jeweiligen Anordnung offenbar in keinem Zusammenhang.

Eindellungen

Im Bereich des Notogaster sind bei nahezu allen untersuchten Tieren Vertiefungen in Form von Gruben und Rinnen in verschiedenem, individuell variierendem Ausmaß zu erkennen. Dabei zeigen *T. minor*-Exemplare lediglich eine flache, oft nur schwach angedeutete Rinne am vorderen Notogastertrand im Bereich der Pteromorphen (Abb. 31c).

Die Individuen der *T. velatus*-Gruppe (inklusive *T. sarekensis*- und *T. tenuis*-Formen) zeigen neben dieser, sehr viel deutlicher als bei den *T. minor*-Exemplaren ausgeprägten Rinne (z.B. Abb. 32b) eine zur Körperlängsachse symmetrische, mehr oder weniger runde Vertiefung innerhalb dieser Rinne an der dorsosejugalen Linie (Abb. 31a). Bei manchen *T. velatus* (Exemplare aus dem Schwarzwald/Schluttenbach) kann zusätzlich eine flache Längsvertiefung am Hinterende des Notogaster beobachtet werden (ungefähr doppelt so lang wie die vordere). Gelegentlich ist außerdem hinter der Pteromorphe noch eine flache Eindellung zu erkennen (Abb. 31b).

Bei einem Teil der Individuen (*T. sarekensis*-Formen) sind auf jeder Seite drei auffällige, symmetrisch zur Körperlängsachse angeordnete, runde Eindellungen zu sehen, die caudad nur wenig über die vordere Notogasterhälfte hinausreichen, während die flache Rinne im Pteromorphenbereich nur schwach ausgeprägt ist (Abb. 32a).

Translamelle

Im Lichtmikroskop kann eine meist relativ schmale Verbindung zwischen den Cuspis-Basen beobachtet werden, die als Translamelle bezeichnet wird. Diese Struktur ist im Rasterelektronenmikroskop als oft breiter Wulst zu erkennen, der die Lamellen verbindet und der rostrad mehr oder weniger steil abfällt (z.B. Abb. 32a, 33a). Die lichtmikroskopisch sichtbare Translamelle kommt also durch die Projektion der Vorderseite (Rostralseite) des Wulstes bzw. dessen oberer Kante und des Übergangs in die Prodorsum-Oberfläche als Begrenzungslinien zustande.

Am auffälligsten ist der Translamellenwulst bei relativ großen Formen, der wie eine Barriere zwischen den beiden Lamellen verläuft und an dessen caudad gewandter (flacherer) Anstiegsseite Längslinien durch die Cerotegumentstruktur erkennbar sind. Hinter dem Translamellenwulst besteht das Prodorsum bei dieser Form aus einer mehr oder weniger parallel dazu verlaufenden, leicht bogenförmigen Wanne (Abb. 32a).

Bei den meisten *T. velatus*-Individuen ist die Translamelle schwächer ausgeprägt und häufig nur durch je eine deutliche Erhebung an den lateralen Enden der Translamelle jeweils angedeutet. Die Vertiefungen des Prodorsum verlaufen dann auch nicht parallel zur Translamelle, sondern bestehen aus zwei deutlichen, lateralen Vertiefungen relativ nahe der dorsosejugalen Linie, die flach miteinander verbunden sind und so z.T. einen bogenförmigen Verlauf erhalten. Bei der *T. tenuis*-Form zeigt sich die gleiche Ausprägung in etwas abgeschwächter Form mit einer flachen, bogenförmigen Eindellung und zwei sanften Hügel an der Translamelle (Abb. 33b).

Bei den *T. minor*-Individuen sind nur ganz schwach ausgeprägte Eindellungen und Erhebungen zu erkennen, teilweise sind sie nur angedeutet. Dabei handelt es sich um flache, längs der Lamellen verlaufende Rinnen und um flache Hügel, die an der Translamelle enden (Abb. 32c).

Die Stärke der Aufwölbung des Prodorsum im Bereich der Cuspisbasen bestimmt so die Sichtbarkeit bzw. das Erscheinungsbild der Translamelle im Lichtmikroskop.

Lamellen und Cuspides

Bei allen Exemplaren ist an der Außenkante der Lamellen eine von einer dorsalen und einer ventralen, sklerotisierten, rostrad abgeflachten Leiste begrenzte Längsfurche zu erkennen (Abb. 32a, 33a,c,d), die in die Cuspis ausläuft. Diese Furche ist bei den *T. minor*-Individuen weniger stark ausgeprägt bzw. flacher, wobei sie von einer stärkeren, dorsalen und einer schwächeren, ventralen Leiste begrenzt wird.

Bei den *T. velatus*-Exemplaren verlaufen die Mediankanten der Cuspides mehr oder weniger gerade und zur Außenkante konvergierend, individuell jedoch variabel. Bei der *T. sarekensis*-Form wirken die Cuspides stark konvergent, was wohl durch eine starke Innenausbuch-

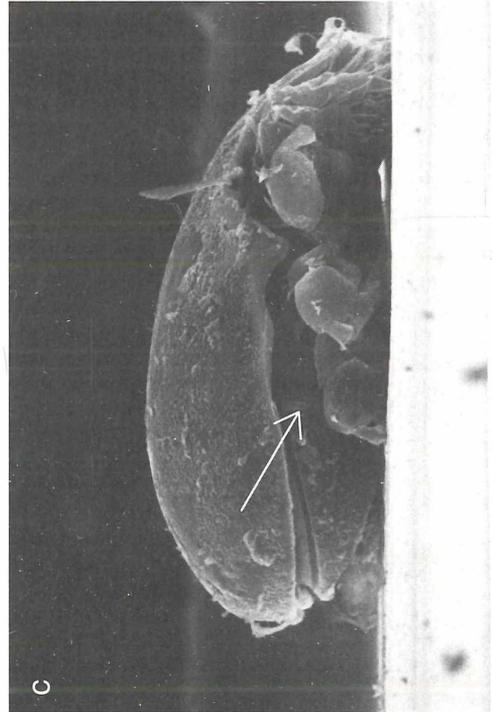
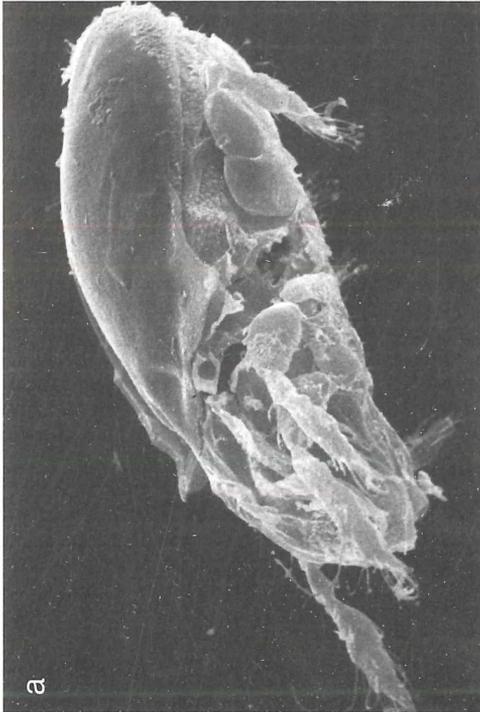
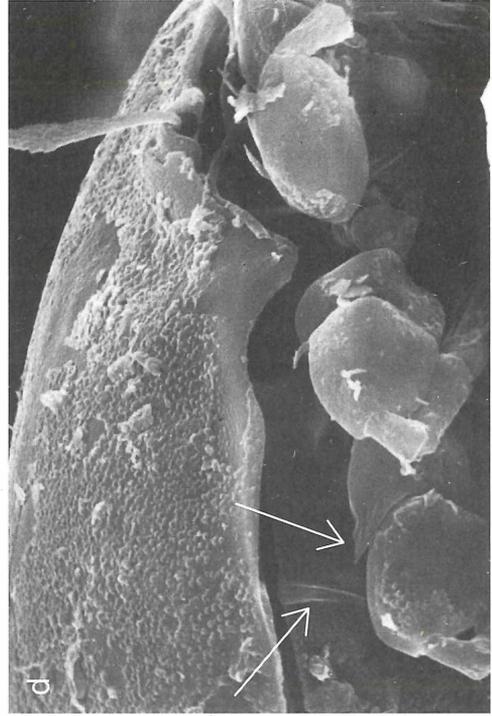


Abbildung 31. a) *Tectocephalus velatus*, lateral, Notogaster-Vertiefungen im Bereich der dorsosjugalen Linie und der Pteromorphen (250x); b) *T. velatus*, lateral, Trochanter IV mit abgerundeter dorsal-distaler Ecke (Pfeil) (730x); c) *Tectocephalus minor*, lateral, Carina circumpedalis (Pfeil) (500x); d) *T. minor*, lateral, Carina circumpedalis, Trochanter IV mit Dorsalsporn (Pfeil) (500x).

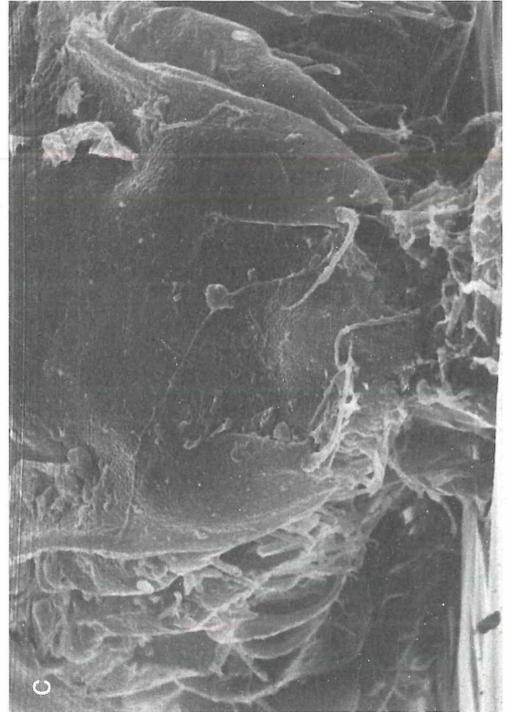
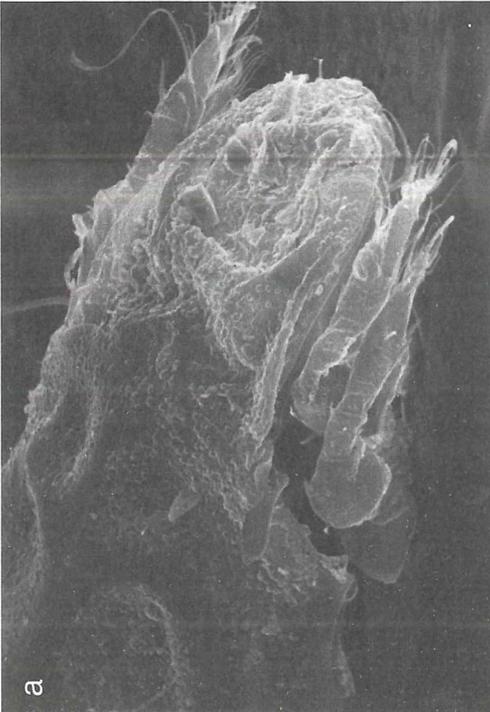
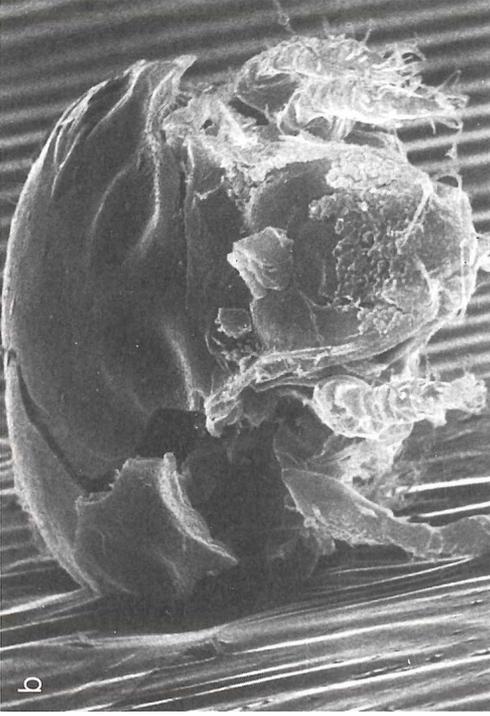


Abbildung 32. a) *Tectocephus velatus* (*sarekensis*-Form) mit deutlichen Notogaster-Eindellungen, dorso-lateral (360x); b) *T. velatus*, frontal, Notogaster-Eindellungen im Bereich der dorsojugalen Linie (350x); c) *Tectocephus minor*, frontal (700x); d) *T. velatus*, frontal, laterale, flügelartige Rostrallamellen (Pfeil) (1000x).

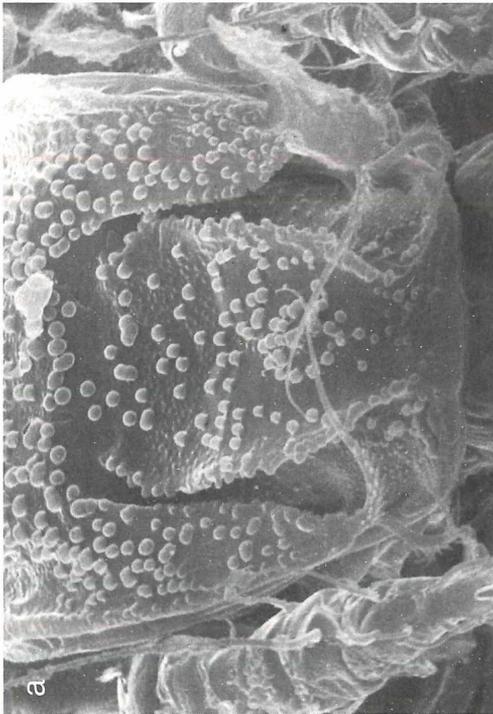
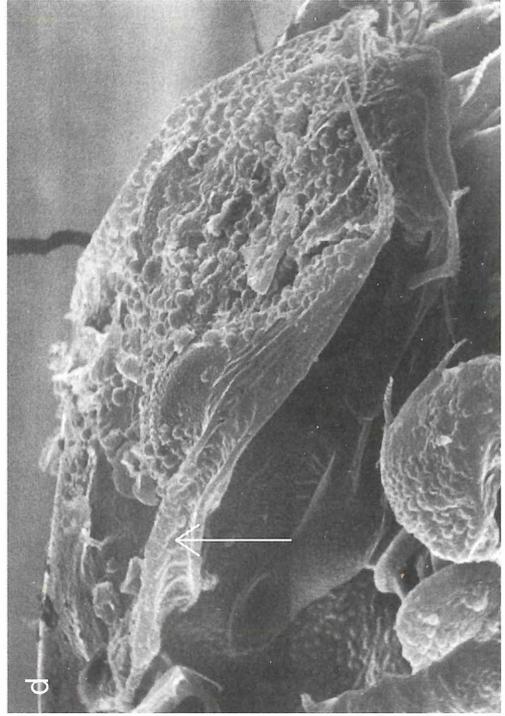
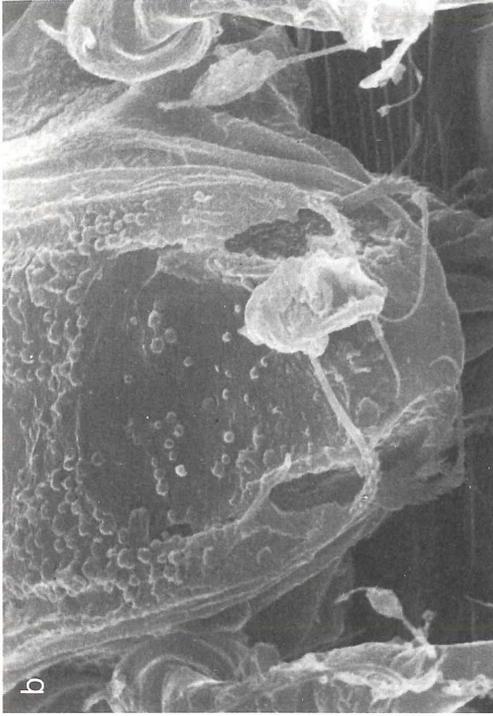


Abbildung 33. a) *Tectocephalus velatus*, frontal (800x); b) *T. velatus* (800x); c) *Tectocephalus minor*, lateral, laterale Längsfurche der Lamellen (Pfeil) (800x); d) *T. velatus*, lateral, laterale Längsfurche der Lamellen (Pfeil) (800x).

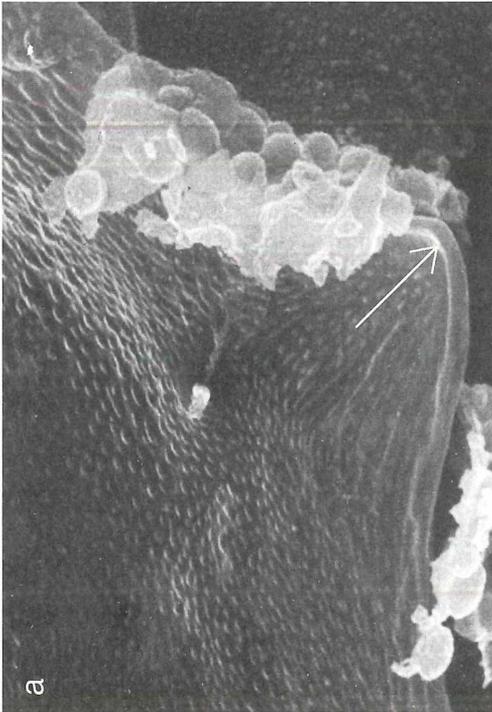
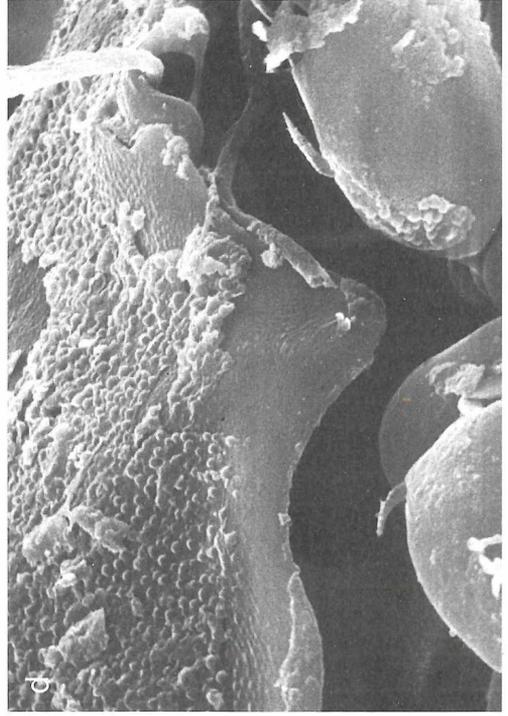
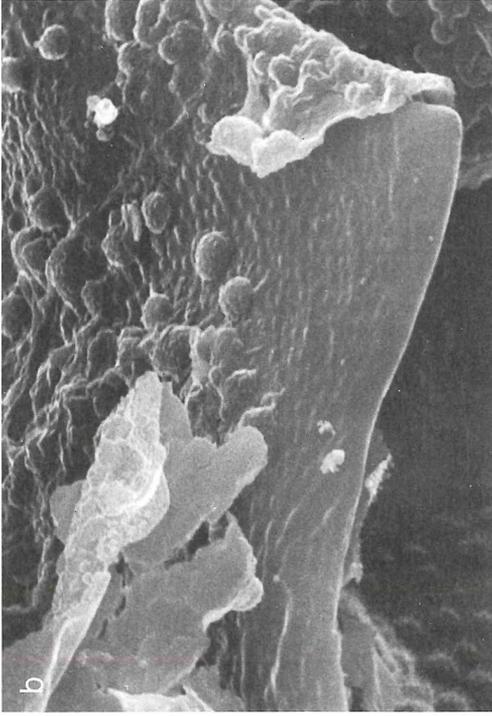


Abbildung 34. a) *Tectocephus velatus*, lateral, Verstärkungsleiste am Pteromorphenrand (Pfeil) (2400x); b) *T. velatus* (*sarekensis*-Form), lateral, Pteromorphe ohne Verstärkungsleiste (2400x); c) *Tectocephus minor*, lateral (1200x); d) *T. minor*, lateral (1000x).

zung der Cuspides zustande kommt, die teilweise durch hochgewölbte, dorsale Rostrallamellen überdeckt wird (Abb. 32a). Dies kann auch im Lichtmikroskop bei Exemplaren mit relativ breiten Cuspides beobachtet werden. Die *T. tenuis*-Form zeigt eine schmale Cuspis, ähnlich wie die *T. velatus*-Individuen.

Sehr breite Cuspides finden sich bei den untersuchten *T. minor*-Tieren. Die Mediankante verläuft ziemlich gerade, die Cuspisierung der untersuchten Individuen ist ein- bis mehrmals eingekerbt. Die Lamellarborste inseriert nicht am vordersten Ende der Cuspis, die Insertionsstelle ist caudad und mediad versetzt und wird von den Spitzen überragt (Abb. 32c, 33c).

Teilweise zeigen die Cuspides - besonders am Übergang zu den Lamellen deutliche, unregelmäßige Längslinien in der Cuticula; dies ist v.a. bei den *T. velatus*-Exemplaren aus Schluttenbach/Nordschwarzwald zu sehen (Abb. 33d).

Die Lamellarborste ist auf den basalen zwei Dritteln der Borstenlänge mit kleinen Fiederblättchen besetzt, die distad allmählich größer werden (Abb. 33a,b). Meist setzt die Befiederung direkt am Austritt der Lamellarborste aus der Insertionsstelle an, in manchen Fällen jedoch etwas weiter distal.

Rostrum

Im Rostralbereich zeigen alle untersuchten Exemplare in der vorderen Hälfte einen mehr oder weniger stark ausgeprägten Medianrücken, der lateral jeweils von einer Rinne umgeben ist, die je nach Wölbungsgrad der lateral begrenzenden, flügelartigen Rostrallamellen mehr oder weniger flach bis deutlich ausgeprägt ist (z.B. Abb. 32d, 33a,c). Diese Rostrallamellen sind bei den *T. minor*-Individuen kaum, bei allen anderen *Tectocephus*-Individuen (inkl. *T. sarekensis*- und *T. tenuis*-Formen) deutlich hochgewölbt. Exemplare mit einer starken Wulstform der Translamelle zeigen in der daran anschließenden Rostrumhälfte eine sehr ausgeprägte Vertiefung (Abb. 33a).

Der Verlauf der vorderen Rostrumkante konnte in vielen Fällen nicht oder nur sehr schlecht verfolgt werden, da das Rostrum ganz oder teilweise von Cerotegument bedeckt war.

Bei den *T. velatus*-Individuen (inkl. *T. sarekensis*- und *T. tenuis*-Formen) zeigen sich abgerundete und ange deutet dreilappige Rostrumkanten, die Sklerotisierungsleiste entlang der Vorderkante kann in manchen Fällen auch in der Mitte, meist jedoch nur lateral beobachtet werden (Abb. 33a,b).

Sensillus-Region

Der dorsale Teil des Bothridium ist sehr viel stärker ausgeprägt als der ventrale Teil, dies gilt insbesondere für *T. minor*. Hier verdeckt der dorsale Teil den ventralen praktisch vollständig (Abb. 34d).

Pteromorphen

Einige *T. velatus*-Individuen besitzen eine Verstärkungsleiste entlang des Pteromorphenrandes, während sie bei anderen fehlt (Abb. 34a,b). Die Pteromorphen enden ventrad meist relativ rund, bei Individuen mit größeren Pteromorphen jedoch spitz zulaufend. Am deutlichsten ausgeprägt ist dies bei *T. minor*-Tieren (Abb. 34c,d).

Bei allen untersuchten Individuen wird die Pteromorphenregion durch eine flache Rinne vom Notogaster abgegrenzt. Bei den *T. minor*-Exemplaren erscheint in Pteromorphenhöhe noch eine kleine Erhöhung in dieser Rinne, die anderen Individuen zeigen meist eine quer zur Körperlängsachse verlaufende Vertiefung, die in die Pteromorphen hineinragt.

Die durch die Anordnung der Epicuticula-Tuberkel entstehenden Unterschiede scheinen nur in der Hinsicht gruppenspezifisch zu sein, daß die untersuchten *T. minor*-Tiere schwächer ausgeprägte, länglichere Tuberkel zeigen.

Carina circumpedalis

Bei den *T. minor*-Tieren ist die Carina circumpedalis zu einem hochstehenden Wulst verstärkt (Abb. 31c,d), während sie bei allen anderen Exemplaren nur als Band zu erkennen ist, dessen caudale Begrenzung etwas verstärkt ist. Dieses Unterscheidungsmerkmal ist neu und wird an anderer Stelle ausführlicher behandelt.

Beine

Gut erkennbar ist ein weiteres Merkmal, das die *T. minor*-Individuen von allen anderen unterscheidet. Die distale Dorsalseite der Trochanteren der Hinterbeine ist bei *T. minor* antiaxial zu einer spitzen, dornartigen Ecke ausgezogen (Abb. 31d). Die entsprechende Stelle bei den übrigen Individuen ist abgerundet (Abb. 31b).

3.4 Untersuchung von Typen- und anderem Originalmaterial

Tectocephus velatus (MICHAEL, 1880)

Die Oribatidensammlung A. D. MICHAELS wird im British Museum (Natural History), London aufbewahrt. Von *Tectocephus velatus* existieren mehrere, gut erhaltene Originalpräparate mit der Bezeichnung *Tegeocranus velatus*, unter der MICHAEL die Beschreibung veröffentlichte.

Die Präparate mit den Nummern "44", "1930.8.25.597", "1930.8.25.600", "1930.25.8.601", "1930.8.25.602" konnten untersucht werden. Im Präparat mit der Nummer "1930.8.25.597" und der Beschriftung "*Tegeocranus velatus* and nymph, Bred. slide" sind ein weibliches adultes Individuum, das sehr hell erscheint sowie zwei Nymphen eingebettet, alle übrigen enthalten je ein adultes Tier.

Die Dorsalansicht des Individuums von Präparat "44" ist in Abb. 35a dargestellt, ungefähr in Notogastermitte

sind Tuberkelstrukturen der Cuticula angedeutet. Die adulten Individuen der untersuchten MICHAELschen Präparate gehören alle eindeutig *T. velatus* an, sie besitzen eine typische bandförmige Carina circumpedalis-Struktur, die Adanallyrifissuren 'iad' sind bei beiden senkrecht zur Körperlängsachse ausgerichtet, alle Genitalklappen tragen 6 Genitalborsten, auch die laterale Abgrenzung der Anogenitalregion gegen die übrige Ventralplatte im caudalen Bereich der Aggenitalregion ist zu erkennen, im Analbereich ist eine feine Linie oder leichte Faltenbildung hinter dem Analfeld (Andeutung der Carina circumventralis/Colulus) ausgebildet; bei manchen Präparaten konnten jedoch nicht alle Borsten beobachtet werden. Ihre Körperlängen, Cuspisendungen, Cerotegument-Granula etc. unterscheiden sich im Rahmen der für *T. velatus* festgestellten Variabilität.

MICHAEL selbst hat keinen Typus festgelegt, es ist auch keine nachträgliche Typusfestlegung in der Literatur bekannt. Vermutlich hat er jedoch das Präparat Nr. "44" als Grundlage für seine Beschreibung benutzt.

***Tectocepheus velatus* var. *sarekensis* TRÄGÄRDH, 1910**

Die Originalpräparate der von TRÄGÄRDH (1910) aus dem Sarekgebirge als Varietät beschriebenen Form befinden sich im Naturhistoriska Riksmuseet in Stockholm. Offensichtlich hat TRÄGÄRDH selbst jedoch keinen Typus festgelegt. FORSSLUND hat daher ein Präparat als Lectotypus gekennzeichnet, dies wurde allerdings nie veröffentlicht. Im Britischen Museum (London) (MACFARLANE, pers. Mitteilung 1992) sind Co-Typen von TRÄGÄRDH'S *T. velatus* var. *sarekensis* deponiert, die ich jedoch noch nicht untersucht habe.

Zur Untersuchung standen drei Präparate des Schwedischen Naturkunde-Museums (Naturhistoriska Riksmuseet), Stockholm, zur Verfügung, wobei es sich um den von FORSSLUND mit "LECTOTYP Forsslund 1956" (schwarze Tusche, "Lectotyp" unterstrichen mit rotem Buntstift) und "Tectocepheus sarekensis Träg. Sarek No. 27 17.7.1907" beschrifteten Objekte handelt sowie um zwei Original-Präparate von FORSSLUND, die aus einem Objektträger aus Karton und zwischen zwei runden Deckgläsern eingebetteten Individuen bestehen. Alle Deckgläser sind von einem dunkelgrünen Lackring umgeben.

Das Original-TRÄGÄRDH-Präparat enthielt ein sehr helles, stark gequetschtes Individuum, das der Beschreibung von 1910 (TRÄGÄRDH 1910) entspricht. Eine Ansicht des Rostrum und der Lamellarregion ist in Abb. 35 (b, c) dargestellt. Die Carina circumpedalis ist als breites Band ausgebildet, beide Genitalklappen tragen sechs Genitalborsten, der Winkel zwischen den Adanallyrifissuren 'iad' läßt sich aufgrund der starken Quetschung nicht genau bestimmen, die Anordnung ist jedoch nicht parallel zum Analfeldrand, sondern senkrecht zur Körperlängsachse.

Die beiden Präparate aus FORSSLUNDS Sammlung sind mit "Tectocepheus sarekensis Träg." beschriftet, eines davon stammt aus Lycksele Lappmark (Beschriftung: "Ly. lpm. Stensele Kyrkberget 24.7.1961. Mt. 988"), das andere aus Dalarna (Beschriftung: "Dlr. Mora Siljansfors 11.7.1947. Mt. 486 S. K.-H.F. leg."). Das erste Exemplar ist leicht gequetscht, so daß ein starker Notogaster- und Ventralplattenriß entstand, das zweite ist intakt, es fehlen jedoch beide Sensillen.

Beide Individuen sind Weibchen, das Exemplar aus Dalarna trägt ein Ei. Im Bereich hinter der Translamelle sind cuticuläre Längslinien erkennbar, die Ausbildung des Rostrum entspricht etwa der des TRÄGÄRDH'schen Exemplars in Abb. 35b. Die Cuspisendungen sind jedoch deutlich über die Insertionsstelle der Lamellarborste ausgezogen. Beide Tiere besitzen Notogasterindrücke, die in der Dorsalansicht durch die an diesen Stellen im Profil sichtbaren und damit gegenüber der übrigen Notogastercuticula deutlicheren Cuticular-Tuberkeln erkannt werden können; zwei Paar können so relativ gut beobachtet werden, ein drittes, schwächeres Paar ist jedoch nur bei dem Exemplar aus Lycksele Lappmark ausgebildet. Ansonsten besitzen sie alle für *T. velatus* typischen Merkmale (wie Carina circumpedalis-Band, mehr oder weniger senkrecht zur Körperlängsachse angeordnete Adanallyrifissuren 'iad', Trochanter IV auf der distalen Dorsalseite abgerundet, Auswölbung des Podosoma oberhalb Acetabulum IV).

***Tectocepheus minor* BERLESE, 1903**

Das Typenmaterial von BERLESE'S *Tectocepheus*-Arten ist im Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria in Florenz deponiert.

Das Typuspräparat von *T. minor* enthält zwei Individuen in Totalansicht und trägt die folgende handschriftliche Bezeichnung von BERLESE: "Tipico", die Numerierung "10/49" und den Fundort "Firenze sotto foglie secche". Die beiden Tiere dieses Präparats sind gut erhalten und zeigen u.a. folgende Merkmale: helle Färbung, relativ große Pteromorphen, Ventralplatte mit je 2 Ecken auf jeder Seite, Adanallyrifissur 'iad' parallel zum Rand der Analöffnung angeordnet, Cuspis mit 2 Zähnen. Es handelt sich also bei beiden um *T. minor*-Exemplare.

Von den weiteren vorhandenen Original-Präparaten, die mit *Tectocepheus minor* beschriftet sind, zeigen jedoch nicht alle diese Merkmalskombination, sondern Merkmale, die sie als *T. velatus* kennzeichnen; einige Objektträger enthalten Exemplare sowohl von *T. velatus* als auch von *T. minor*.

Nr. 12/18 Firenze-Gi... (schlecht lesbar) R.S., foglie marcie: zwei helle Exemplare von *Tectocepheus minor*

Nr. 12/50 Firenze, foglie marcie: zwei Exemplare von *T. velatus*

Nr. 13/10 Firenze Boboli, foglie secche (schlecht lesbar): ein Exemplar von *T. velatus* in Dorsalansicht, daneben in Schräglage ein Exemplar von *T. minor*, sowie ein einzeln liegendes Exemplar *T. minor*

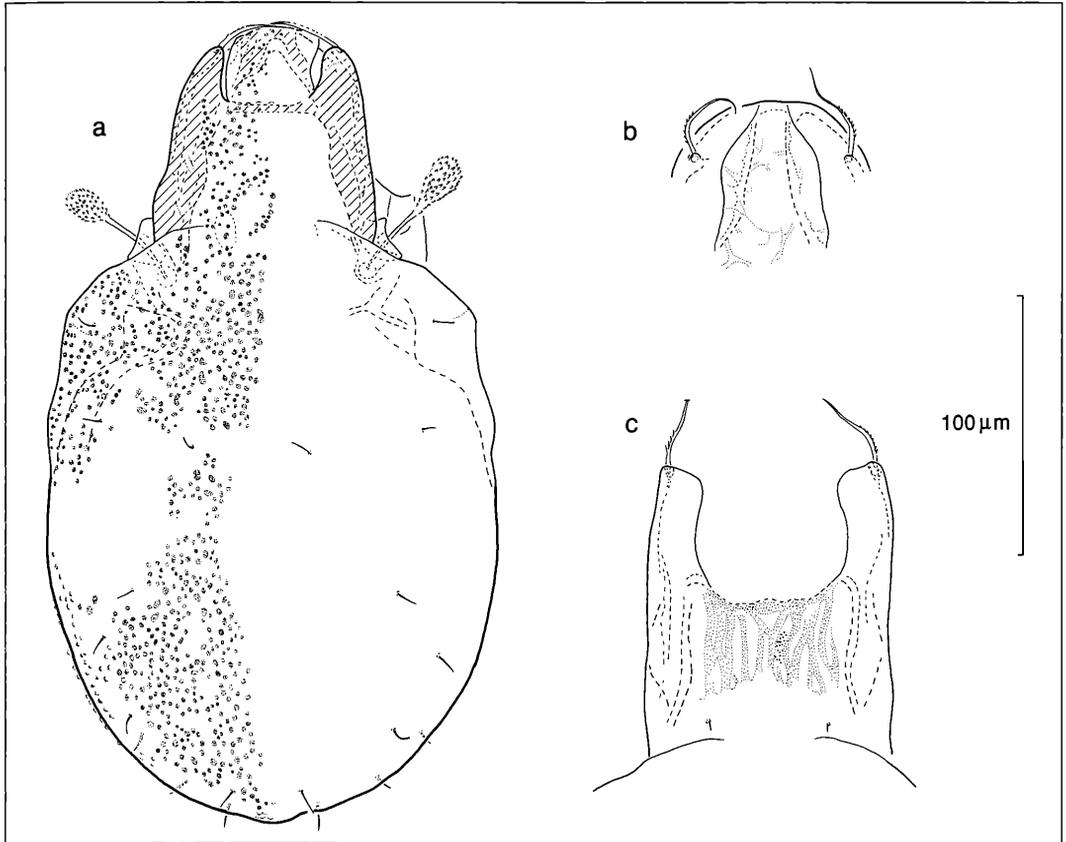


Abbildung 35. *Tectocephus velatus*: a) Dorsalansicht nach dem Präparat Nr. 44 von A. D. MICHAEL; b) Rostrum und c) Lamellen und Interlamellarbereich des Lectotypus (FORSSLUND) von *T. sarekensis* TRÄGÄRDH

Nr. 13/49 Firenze Boboli, foglie marcie: vier Tiere am Rand, davon je zwei Individuen von *T. minor* bzw. *T. velatus*, ein einzelnes liegendes Tier von *T. velatus*

Nr. 28/40 Firenze Fericio rottesa... (kaum lesbar): ein Exemplar von *T. minor*

Nr. 82/29 Giardino di Giappone, foglie marcie, Präparat mit dunklem Fleck links oben in der Umrandung: ein Exemplar von *T. velatus*

Nr. 82/29 Beschriftung wie vorhergehendes, jedoch ohne Fleck: ein Exemplar von *T. velatus*

Nr. 82/30 Muschio Boboli, Schrift bei diesem Präparat etwas verwischt: ein Exemplar von *T. velatus* in Laterallage

Nr. 82/30 Beschriftung wie voriges: ein Exemplar von *T. minor*

Nr. 82/31 Firenze Cugno mario: ein Exemplar von *T. velatus*

Nr. 82/32 Muschio Vallombrosa, zwei Präparate: je ein Individuum *T. velatus*

Nr. 82/33 ..oiano (Pisa) Musco (schlecht lesbar): ein Exemplar von *T. minor*

Nr. 82/35 Rosignosso, foglie secce: ein Exemplar von *T. minor*

Nr. 82/35 Musco Popolonia: zwei Exemplare von *T. minor*

Nr. 138/6 Musco Vallombroso: drei Tiere, davon eins nicht eindeutig identifizierbar, die beiden anderen *T. minor*

Nr. 204/6 Firenze humus: drei Exemplare von *T. velatus*

Nr. 217/27 Firenze-Cascine, legno castagna: ein sehr dunkles

Tier, nicht eindeutig zu identifizieren, da sich sowohl über dem Rostrum und den Cuspides als auch über dem Analfeld dunkle Partikel befinden

Nr. 217/28 Beschriftung wie voriges: ein ebenfalls sehr dunkles Tier, *T. velatus*

Nr. 217/29 Firenze Giardino R.S.E. humus: ein dunkles Exemplar von *T. velatus*

Nr. 217/30 Beschriftung wie voriges: zwei Individuen, *T. velatus*

***Tectocephus minor* var. *expansus* BERLESE, 1915**

Das von BERLESE mit "tipico" bezeichnete Präparat mit der Nummer 82/46 und der Herkunftsbezeichnung "Florida musco" zeigt nicht die Merkmalskombination der Hauptart *Tectocephus minor*. Der Ventralplatte fehlen die für *T. minor* typischen Ecken, der von den Adanallyriffissuren eingeschlossene Winkel beträgt deutlich über 120°, die Cuspides stehen deutlich vom Rostrum ab, zeigen keine Zähne am Vorderrand, die Lamellarborste sitzt am äußeren Rand der Cuspides.

Weitere charakteristische Merkmale konnten nicht festgestellt werden. Es handelt sich bei diesem Typus-Ex-

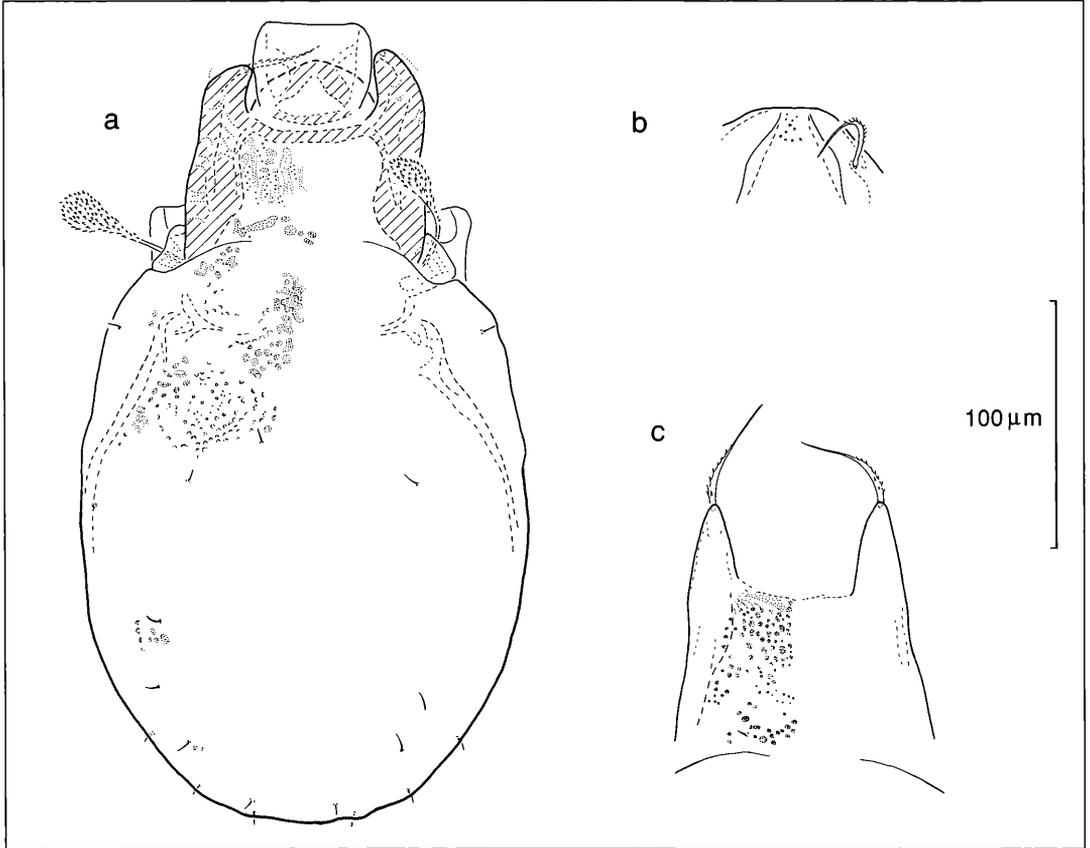


Abbildung 36. *Tectocephus elegans*: a) Dorsalansicht nach einem Paratopotypus-Präparat von OHKUBO; *T. titanius*: b) Rostrum und c) Lamellen und Interlamellarbereich eines Paratopotypus-Präparats von OHKUBO

emplar um ein helles Exemplar mit großen Cerotegument-Granula.

Die Individuen der anderen mit *T. minor* var. *expansus* bezeichneten Präparate lassen die gleichen Merkmale erkennen wie das Typus-Exemplar (Präparate Nr. 82/46 ohne Bezeichnung "typico", Nr. 82/47 Florida Muschio, Nr. 82/47 Lake City, Nr. 82/48 Lake City, Nr. 82/48 Florida musco, Nr. 82/49 Lake City, Nr. 82/36 Muschio Washington U.S.A., Nr. 82/36 Muschio Washington (unterstrichen) U.S.A., Nr. 82/37 Washington U.S.A., zwei Präparate mit der Nr. 82/38 Columbia Mo, Nr. 82/39 Columbia foglie marcie, Nr. 82/40 Lake City Florida).

***Tectocephus alatus* BERLESE, 1913**

Zu dieser Art gibt es zwei Präparate, die mit "typico" bezeichnet sind. Als Fundort ist bei beiden Sondrio Ghiacciaio dei Fornai angegeben, allerdings in unterschiedlicher Meereshöhe (2300m bei Nr. 149/32, 2500m bei Nr. 149/33). Beide Individuen entstammen Aufsammlungen von PAOLI.

Die Präparate enthalten je ein relativ großes Exemplar, dessen Merkmale aufgrund des dunklen, tropfenartigen Einbettungsmittels bzw. einer großen Luftblase leider nicht besonders gut zu erkennen waren. BERLESES Skizze von *T. alatus* ähnelt eher dem Präparat Nr. 149/32, die zugehörige Beschreibung nennt jedoch beim Fundort die Meereshöhe von Präparat Nr. 149/33.

Beiden Individuen ist eine mehr oder weniger senkrecht zur Körperlängsachse gelegene Adanallyrifissur 'iad' eigen sowie relativ breite, allerdings nicht auffällig verbreiterte Cuspides. Sie unterscheiden sich in der Ausprägung der Translamelle, während sie beim Exemplar des Präparats Nr. 149/33 nur angedeutet ist, zeigt das des Präparats Nr. 149/32 eine sehr deutliche, caudad gebogene Translamelle.

***Tectocephus bisignatus* MORITZ, 1968**

Das untersuchte Alkoholmaterial von *T. bisignatus* stammt vom Locus typicus ("Bad Frankenhausen B39, MORITZ leg. 24.9.1963"; det. MORITZ). Es handelt sich jedoch nicht um das Typus-Material.

An den relativ hellen Individuen sind folgende Merkmale zu beobachten: Länge der Epimeralregion größer als ein Drittel der Gesamtventralplattenlänge, Ventralplattenaußenrand mit 2 Ecken, Carina circumpedalis lateral in Zapfen endend, von den Adanallyrifissuren "iad" eingeschlossener Winkel unter 115°, Tibia I deutlich kürzer als Tarsus I, Cuspisendung breit mit Zähnen, Lamellarborste am Medianrand der Cuspis inserierend. Diese Merkmalskombination ist charakteristisch für *T. minor*.

***Tectocephus elegans* ОНКУВО, 1981**

Für die Untersuchung der von ОНКУВО beschriebenen *Tectocephus*-Art standen zwei (eingebettete) Paratopotypus-Präparate (NSMT-Ac 9208, 9209) aus dem National Science Museum Tokyo zur Verfügung.

An den Individuen von *T. elegans* fällt zunächst eine eigenartige Struktur im Rostralbereich auf. ОНКУВО (1981) nennt sie "rostral appendage". Diese überragt von dorsal gesehen das Rostrum wie eine Platte und zieht sich nach unten bis zur Ventralseite. Die hintere, jedoch unscharfe Begrenzung verläuft in etwa parallel zur relativ deutlichen Translamelle.

Da dieser "rostral appendage" dem Anschein nach relativ stabil ist, erscheint es eher unwahrscheinlich, daß er einen Präparationsartefakt (z.B. abgelöste Epicuticula mit anhaftendem Cerotegument) darstellt. Insgesamt ergibt sich der Eindruck, daß der "rostral appendage" im Vergleich mit sonstigen *Tectocephus*-Rostrumformen als aberrante Ausbildung zu betrachten ist und wie ein nach vorne oben abgehobener oder abgelöster Teil des dorsalen Rostral-Cuticulargerüsts mit den beiden lateralen Rostrallamellen über dem darunterliegenden, eigentlichen Rostrum liegt.

Die Cuspides sind stark ventrad gebogen - vermutlich ist dies jedoch präparationsbedingt durch die Lage des "rostral appendage" verstärkt. Die Lamellarborste ist wegen des "rostral appendage" von dorsal schlecht erkennbar, von ventral ist sie eher zu sehen. Es hat den Anschein, als läge die Lamellarborste unter dem "rostral appendage". Dies läßt sich gut in Einklang bringen mit dem oben erwähnten Gesamteindruck des "rostral appendage" oder einer abgelösten Epicuticula mit starker Cerotegument-Auflage.

Auf dem Notogaster zeigen die Individuen symmetrisch zur Körperlängsachse angeordnete Eindellungen, vier Paar, die direkt von dorsal sichtbar sind, sowie seitliche Eindellungen unterschiedlicher Größe im Bereich hinter den Pteromorphen (siehe Fig. 1 A in ОНКУВО 1981). Die unterschiedliche Anordnung und Größe der Cerotegument-Granula innerhalb der Eindellungen verdeutlicht diese zusätzlich (s. Abb. 36a).

Von ventral sind eine bandförmige Carina circumpedalis sowie senkrecht zur Körperlängsachse angeordnete Adanallyrifissuren "iad" zu sehen.

***Tectocephus titanius* ОНКУВО, 1982**

Die Exemplare der Paratopotypen (NSMT-Ac 9453, NSMT-Ac 9452) von *T. titanius* zeigen folgende Merkmale: Lage der Adanallyrifissuren "iad" mehr oder weniger senkrecht zur Körperlängsachse, die Epimeralregion nicht länger als ein Drittel der Gesamtventralplattenlänge, Cuspisendungen ohne Zähne, eher schmal (Abb. 36c), Lamellarborste am Außenrand sitzend, Carina circumpedalis bandförmig. Diese Merkmalskombination trifft nach den hier vorhergestellten Ergebnissen auf *T. velatus* zu.

Bereits bei 200facher Vergrößerung waren neben den Cerotegument-Strukturen in den Zwischenräumen deutliche kleine Tuberkel der Cuticula erkennbar.

3.5 Die Juvenilstadien von *Tectocephus* spp.

Im Gegensatz zu den Adulten besitzen die Juvenilen keinen starren Chitinpanzer, sondern eine weichhäutige Cuticulahülle mit geringem Sklerotisationsgrad; die Juvenilen erscheinen daher höchstens gelblich, zuweilen auch durchsichtig. Körpermaße können dadurch viel stärker als bei den Adulten durch Wasserentzug (z.B. während der Austreibungsphase im Berlese-Tullgren-Apparat, Konservierung mit Äthanol) oder durch Quellung (Präparation in Milchsäure) verändert werden. Über den Grad solcher Veränderungen sind in der Literatur keine Daten bekannt. Sämtliche Körpermaße und deren Relationen sind jedoch aufgrund dieser Einschränkungen vorsichtig zu interpretieren.

Die folgende Beschreibung bezieht sich v.a. auf das Tritonymphenstadium, es wird jedoch auf die Übereinstimmungen und Unterschiede zu den anderen Juvenilstadien hingewiesen. Das Larvenstadium ist durch das Fehlen des vierten Beinpaars, die Nymphenstadien am einfachsten an der Anzahl der ausgebildeten Genitalnäpfe zu unterscheiden (Protonymphen 1, Deutonymphen 2, Tritonymphen 3 Paar Genitalnäpfe, GRANDJEAN 1932).

Da die untersuchten Juvenilen keinen Zuchten oder Hälterungen entstammen, kann keine gesicherte Zuordnung zu *Tectocephus velatus* oder *T. minor* erfolgen. Außer den unten beschriebenen variablen Merkmalen konnten keine Unterscheidungskriterien an den Tieren festgestellt werden. Man kann daher mit hoher Wahrscheinlichkeit davon ausgehen, daß es sich bei allen untersuchten Individuen um die gleiche Art handelt und zwar vermutlich um *T. velatus*, da *T. velatus* weitaus häufiger als *T. minor* auftritt.

Größenverhältnisse

Larven: 170 bis 179 µm, Protonymphen: 186 bis 218 µm, Deutonymphen: 225 bis 244 µm, Tritonymphen: 301 bis 348 µm.

Das Prodorsum der untersuchten Tritonymphen nimmt etwa ein Drittel der dorsalen Länge ein und ist damit ungefähr halb so lang wie der Notogaster (Adulte: ein Drittel bis ein Fünftel der Notogasterlänge).

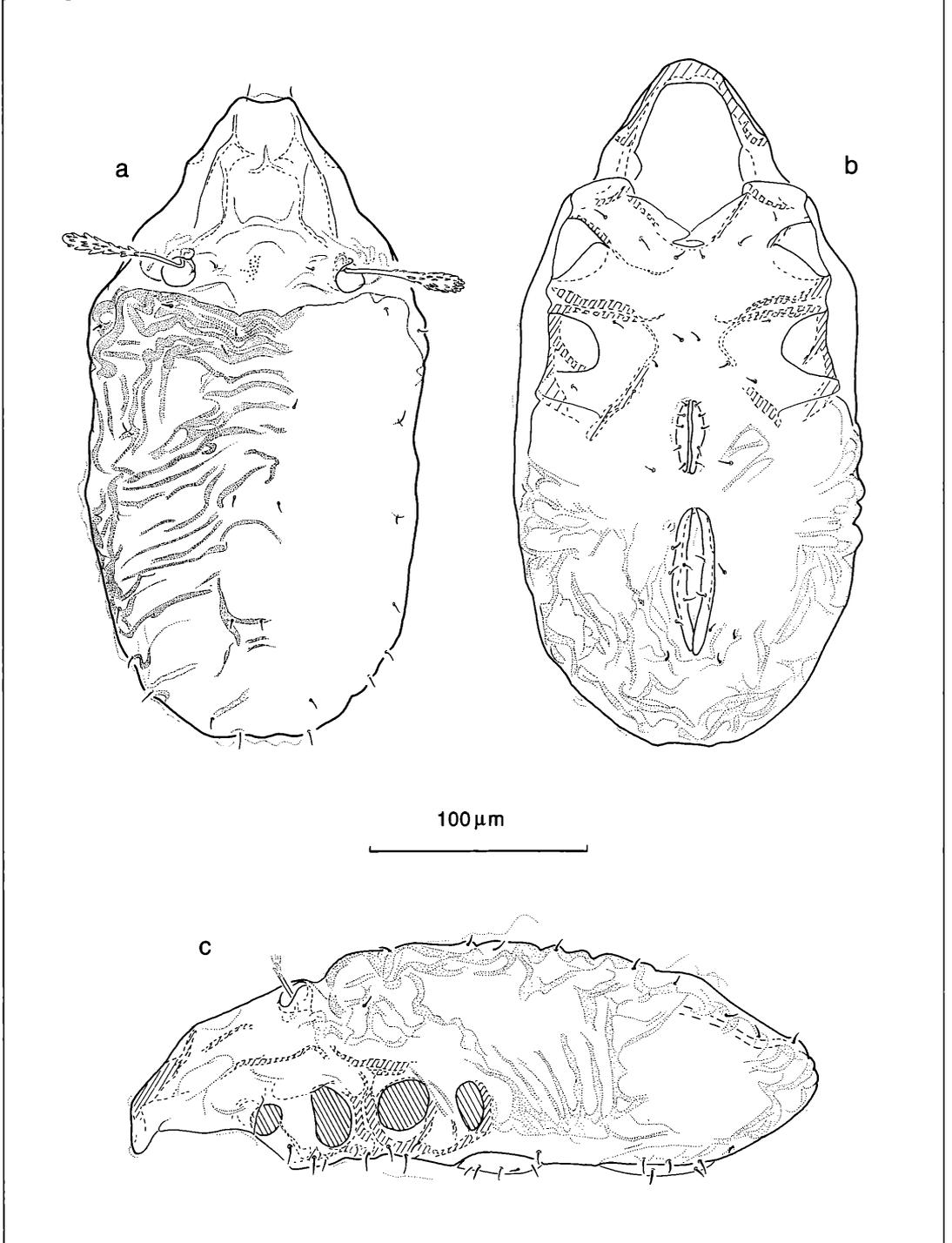


Abbildung 37. *Tectocephus* sp., Tritonymphe; a) dorsal; b) ventral; c) lateral

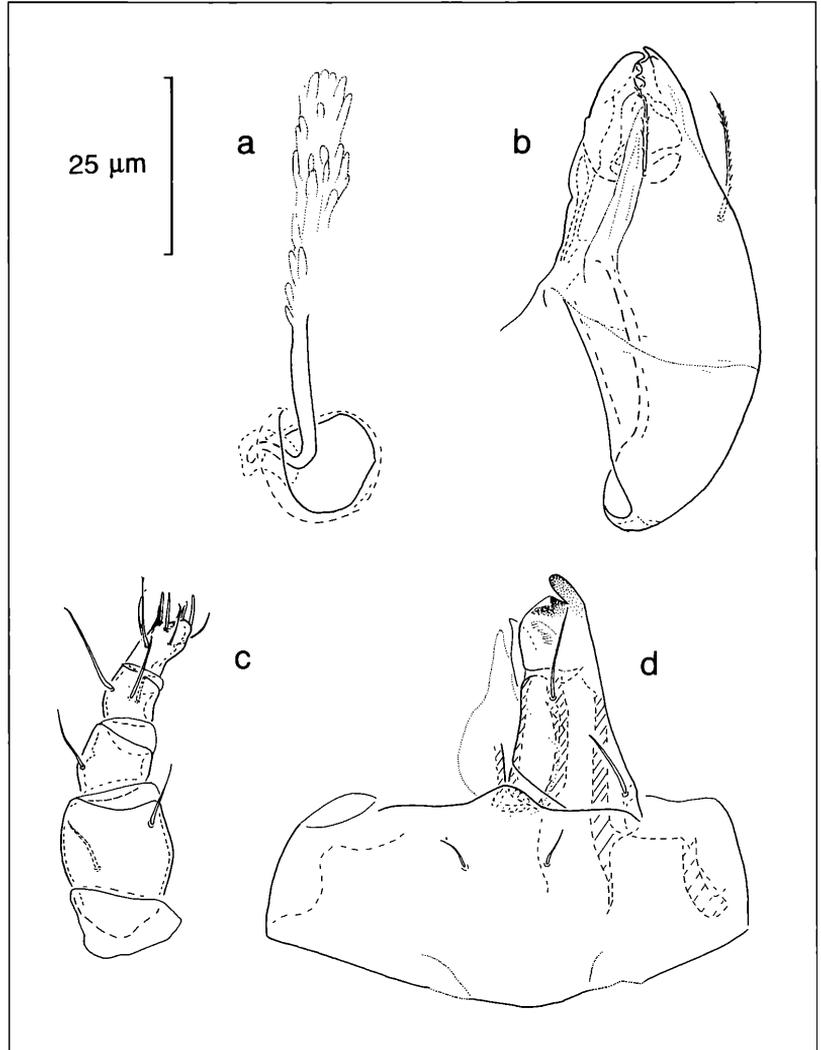


Abbildung 38. *Tectocepheus*-Tritonymph: a) Sensillus; b) Chelicere; c) Pedipalpus; d) Infracapitulum

Cuticularstrukturen

Alle Juvenilstadien der Gattung *Tectocepheus* gehören dem "plissée"-Typ an (GRANDJEAN 1954). Die Plissierungen sind hauptsächlich auf Notogaster und Ventralplatte und dabei auf beiden Körperhälften annähernd symmetrisch ausgebildet und in gewissem Rahmen individuen-spezifisch. Die Faltenanordnung kann dabei wie folgt zusammengefaßt werden:

Notogaster: Falten bis auf wenige kleine Längsfalten im medianen Teil quer zur Körperlängsachse, lateral auch parallel zum Rand;

Prodorsum: Wenige Längsfalten im Lateralbereich vor den Bothridien, einige Querfalten zwischen den Bothridien, wenige Medianfalten;

Ventralseite: Kaum Falten in der Epimeralregion, weni-

ge im Bereich um die Acetabula, Falten der Anogenitalregion um Genitalöffnung bzw. parallel zum Längsrand der Analöffnung, Analfeld deutlich von Faltenstrukturen umrahmt, Genitalfeld kaum;

Beine: Mit schwachen Falten, v.a. auf Femur I.

Der Notogaster ist gegen das Prodorsum im wesentlichen durch Falten abgesetzt, eine eindeutige Abgrenzung gegen die Ventralplatte scheint nicht vorhanden zu sein. Daher erweckt die Körperhülle den Eindruck, als bestehe sie aus einem Stück. Bei genauerer Betrachtung mit Ölimmersion wird jedoch eine feine Liniengrenzung zwischen Notogaster und Ventralplatte sichtbar, die Dehiszenzlinie. Caudal in Höhe des Analfelds ist diese Linie auf einer Strecke, die etwa der Breite der Analöffnung entspricht, U-förmig dorsad gebogen.

Bei einigen Individuen ist diese Stelle auch bei geringeren Vergrößerungen durch U- bzw. V-förmige Anordnung der Faltenstrukturen auf der Ventralseite erkennbar.

Auf der Ventralplatte sind cuticulare Maschenstrukturen angedeutet. Die übrige Cuticula ist glatt. Die Nymphen besitzen wie die Adulten eine cerotegumentäre Hülle, die jedoch nicht so stark ausgeprägt ist und kleinere Granulastrukturen zeigt.

Prodorsum und Rostrum

Das Prodorsum der Nymphen ist im Gegensatz zu dem der Adulten lateral durch eine Stufe bzw. eine Falte gegen den Notogaster abgesetzt (Abb. 37). Das Rostrum fällt zur abgerundeten Spitze hin in drei unterschiedlich steilen, deutlich abgegrenzten Stufen ab (Lateralansicht). In der Dorsalansicht ist im vorderen Prodorsalbereich eine durch seitliche Längsfalten abgegrenzte längsverlaufende, flache Vertiefung zu erkennen. Diese Vertiefung ist caudal gegen die Interbothridialregion durch eine Querfalte abgesetzt. Etwa in der Mitte der die anteriore Längsvertiefung abgrenzenden Längsfalten inseriert ein Paar relativ kräftiger, mediad gerichteter Borsten (Abb. 40; Borsten in der Totalansicht nicht eingezeichnet, durch Cerotegument verdeckt). Ein Paar kurzer Interlamellarhaare ist vorhanden.

Auf dem Prodorsum sind Sklerotisierungen ausgebildet, die in ihrer Anordnung ganz entfernt an das Lamellengerüst der Adulten erinnern, deutliche Lamellen sind jedoch nicht ausgebildet; ein Tutorium ist andeutungsweise als stärker ausgebildete Faltenstruktur erkennbar.

Das Rostrum zeigt bei allen Juvenilstadien eine Tendenz zur Zweiteiligkeit (besonders gut mit Ölimmersion sichtbar); ein zweigeteiltes Rostrum wurde von GRANDJEAN (1961) auch für die Nymphen und Adulten von *Orbiculobates orbiculus* (Plasmodiatidae) beschrieben. Dabei scheinen die beiden Rostrallappen, die gegen das restliche Prodorsum deutlich abgesetzt sind, durch eine hyaline Verbindung gekoppelt zu sein. Die Zweiteiligkeit ist deutlicher zu erkennen bei Exemplaren, deren Rostrallappen beim Quetschen leicht übereinander zu liegen kommen (Abb. 40). Der laterale Rostralbereich ist hyalin und zeigt unterschiedlich große, abgerundete Zähne. Diese Zahnung scheint variabel zu sein (Abb. 40). Die Rostralborsten sind glatt und inserieren auf Apophysen caudal zu den beiden Rostrallappen.

Notogaster

Der relativ flache Notogaster fällt caudad mehr oder weniger gleichmäßig ab, im Bereich der den Medianborsten zugeordneten Querfalten sind gelegentlich mehr oder weniger stark ausgeprägte (von lateral betrachtet) kuppelförmige Erhöhungen ausgebildet, deren "Gipfel" jeweils durch die Medianborsten gekennzeichnet sind (s. Abb. bei GRANDJEAN 1947b). Möglicherweise ist diese

Ausbildung vom Alter der Nymphe abhängig. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, daß durch Quellung in Milchsäure die Kuppelausprägung verändert wird. Tritonymphen besitzen 12 - 13 Paar kurze, zum Teil auf Apophysen inserierende Dorsalborsten, die im wesentlichen in einer medianen und einer lateralen Reihe angeordnet sind (Adulte 10 Paar Notogasterborsten, ohne Apophysen). Alle Juvenilstadien weisen keine Pteromorphen auf.

Auf dem Notogaster der Nymphen können (im Gegensatz zu den Adulten) Stigmen beobachtet werden.

Podosoma

Das Mentotectum besteht im Gegensatz zum einteiligen der Adulten aus zwei symmetrischen, median aneinanderstoßenden bzw. überlappenden, hyalinen Minitecten (Abb. 37). Diese können bei allen Nymphenstadien beobachtet werden, bei den Larven sind sie nicht sehr ausgeprägt.

Pedotectum I ist bei den Tritonymphen lateral als Schuppe angedeutet, Pedotectum II kann, ebenfalls bei den Tritonymphen, von ventral als Strukturanlage erkannt werden. Die übrigen Juvenilstadien besitzen keine Pedotecten. Beide Pedotecten sind bei den Adulten deutlich ausgebildet.

Die Borsten der Epimeralregion sind kurz und spitz wie bei den Adulten.

Anogenitalregion

Die Ausbildung des Genitalfelds ist stadienabhängig. Die Genitalfeldstrukturen treten ab dem Protonymphenstadium auf. Dabei tragen die Genitalklappen bei den Protonymphen ein Paar, bei den Deutonymphen drei Paar und bei den Tritonymphen fünf Paar Genitalborsten (Adulte: 5 - 6 Paar). Dies stimmt mit den Angaben in GRANDJEAN (1949) überein. Bei den Tritonymphen tritt ein Paar (Adulte ebenfalls 1 Paar) Aggenitalborsten auf. Das Genitalfeld der Tritonymphen ist etwas mehr als halb so lang wie das Analfeld, der Abstand zwischen den beiden ungefähr so lang wie das Genitalfeld. Die Genitalklappen sind länglich, abgerundet halbmondförmig und deutlich schmaler als die eckigeren Genitalklappen der Adulten.

Eine Carina circumpedalis konnte nicht beobachtet werden.

Die Analklappen der Tritonymphen sind ungefähr fünfmal so lang wie breit, mit z.T. unregelmäßigem Rand und damit deutlich schmaler als die der Adulten. Auch hier tragen die Klappen je zwei Analborsten. Etwa auf halber Höhe oder etwas caudad verschoben bildet die Begrenzung der Analöffnung eine Erweiterungsfalte. Im Adanalbereich treten bei den Larven 2 Paar Borsten auf, wobei das hintere Paar auffällig lang ist (etwa doppelt so lang wie das vordere), nach GRANDJEAN (1947b) sind dies die Borsten 'h3' bzw. 'h2'. Auch bei den Protonymphen treten 2 Paar Borsten auf, allerdings ohne deutliche Größenunterschiede, beide Paare sind kurz

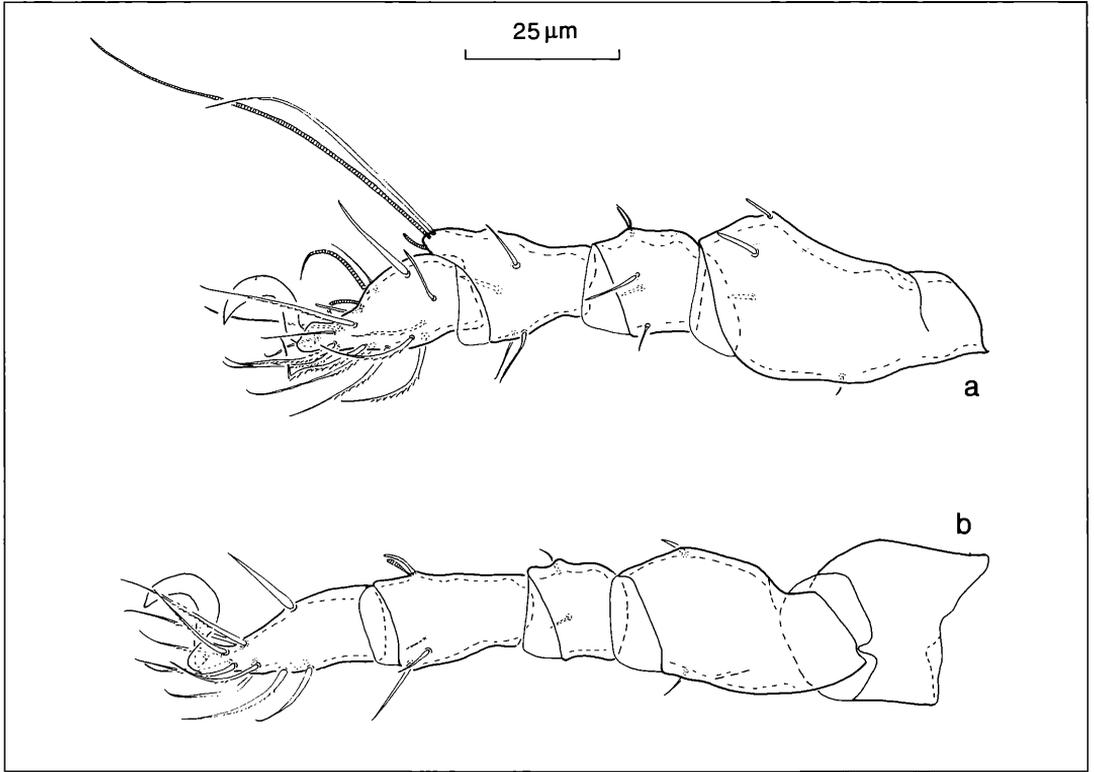


Abbildung 39. *Tectocepheus* sp., Tritonymphe. a) Bein I; b) Bein IV

und spitz, das hintere inseriert auf deutlichen Apophysen, nach GRANDJEAN (1947b) sind dies die Borsten 'ps3' und 'ps2'

Sowohl Deuto- als auch Tritonymphen besitzen zusätzlich zu den 3 Paar Adanalborsten, die unmittelbar neben der Analöffnung in Reihe ähnlich wie bei den Adulten angeordnet sind, eine zweite Reihe mit 2 Paar Borsten im caudalen Bereich.

Die Adanallyrifissuren 'iad' weichen bei allen Juvenilen im Erscheinungsbild von dem der Adulten deutlich ab. Die Fissur selbst ist wesentlich unauffälliger als bei den Adulten und häufig kaum als solche sichtbar. Unmittelbar unter der Cuticula liegt jedoch ein auffälliger Hohlraum, im Umriß als etwa kreisförmiger, heller Hof zu erkennen (Cupula). Dies kann auch an anderen Lyrifissuren der Anogenitalregion, die bei den Juvenilstadien zusätzlich auftreten, beobachtet werden.

Mundwerkzeuge

Der Vergleich der juvenilen Mundwerkzeuge mit denen der Adulten bezieht sich auf das Tritonymphenstadium (Abb. 38).

Der juvenile Pedipalpus zeigt kaum Unterschiede zum adulten, auch die corne-double-ähnliche Borstenstellung des Solenidium und des Eupathidium auf dem Pe-

dipalpentarsus ist wie bei den Adulten vorhanden. Die Rutellen besitzen zwei deutliche Zähne, auch die Rutellenbürste und die übrigen Strukturen entsprechen denen der Adulten, insgesamt sind die Rutellen jedoch weniger stark sklerotisiert.

Das Mentum ist im Verhältnis kürzer und am hinteren Rand flacher gerundet als bei den Adulten.

Auch die Cheliceren entsprechen in ihrer Form den adulten Cheliceren, zeigen jedoch deutlich weniger sklerotisierte Zähne. Beide Borsten ('cha' und 'chb') sind vorhanden und gefiedert ('cha' dicht, 'chb' locker), auch der Lateralzahn tritt auf.

Beine

Die Beinbeschreibungen beziehen sich auf das Tritonymphenstadium (Abb. 39).

Alle Beine sind wie bei den Adulten monodactyl, die Krallen inserieren auf einem schwach abgesetzten Pistillum (Adulte: ohne Pistillum).

Die Borstenformeln der Tritonymphen lauten einschließlich Solenidien

Bein I: 4 - 5 - 7 - 18 (Adulti: 5 - 4 - 6 - 21),

Bein IV: 1 - 2 - 3 - 5 - 12 (Adulti: 1 - 2 - 2 - 4 - 12).

Die Solenidien enden häufig stumpf und zeigen teilweise sogar eine microcephale Tendenz (deutlich z.B. auf

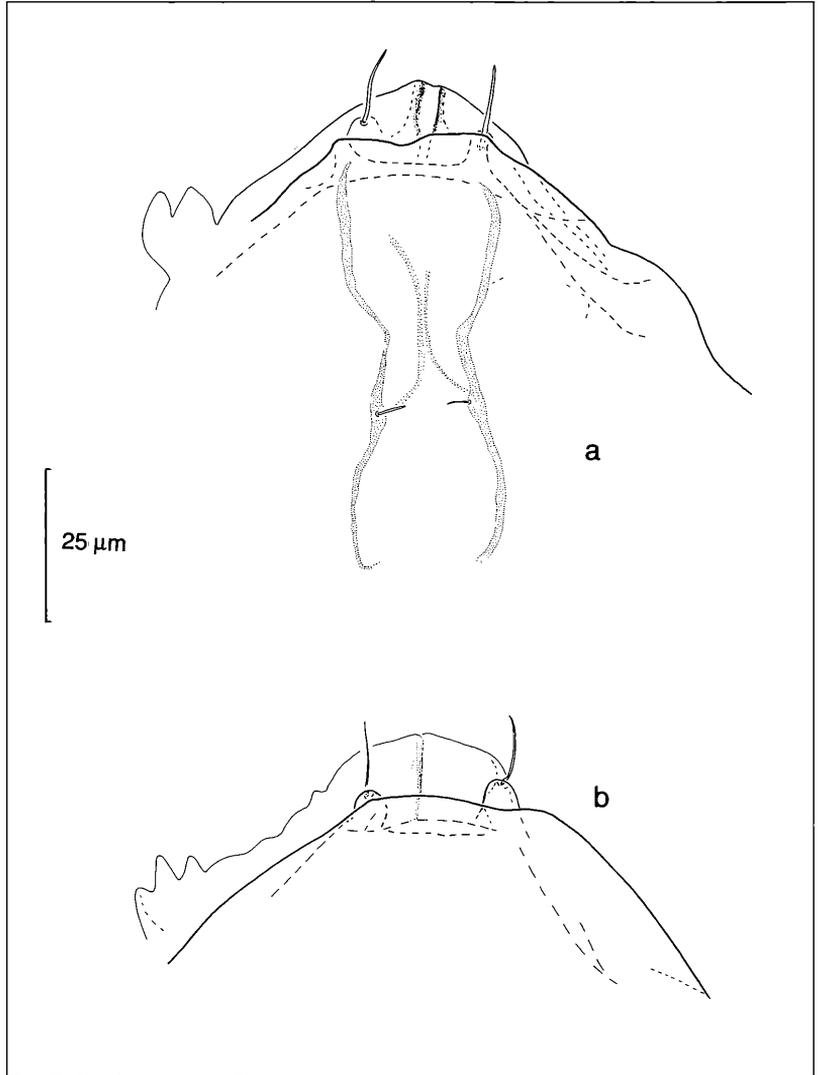


Abbildung 40. *Tectocephus* sp., Tritonymphe, Rostralregion: a) Exemplar aus England; b) Exemplar aus dem Hunsrück (Quetschpräparate)

Tibia IV). Häufig sind sie von Tectoralborsten begleitet (Genu I, Tibia I, Tarsus I, Tibia IV), die bei Adulten im Zusammenhang mit Solenidien nicht auftreten. Die proximal inserierende Tectoralborste auf Tibia I ist sehr lang, erreicht die Länge des großen Solenidium jedoch nur zu etwa drei Vierteln. Die gebogenen Solenidien auf Tarsus I enden spitz.

Die bei den Adulten auffällige, blattartige Borste auf der Ventralseite von Tibia I ist bei den Nymphen nicht zu finden. Femur I trägt die proximale Gelenkfläche auf einem kurzen, dicken Stiel (ungefähr ein Viertel bis ein Drittel der Gesamtfemurlänge), der jedoch nicht so deutlich gegen den restlichen Teil abgesetzt ist und keine "Nase" aufweist wie bei den Adulten. Genu I, dessen

Länge ungefähr ein Drittel der Länge von Femur I, bzw. zwei Drittel der Länge von Tibia I beträgt, zeigt eine konische Form. Tibia I ähnelt in der Form derjenigen der Adulten, jedoch etwas gedrungener; die Solenidien inserieren ebenfalls auf einem distalen Horn, die Tibia ist ohne dieses dorsale Horn kürzer als Tarsus I, ihre Dorsalkante ist nur leicht gewellt. Die Form von Tarsus I entspricht ebenfalls einer gedrungeneren Ausführung der Adulten.

Trochanter IV, Femur IV, Genu IV und Tibia IV unterscheiden sich in ihrer Form deutlich von der der Adulten. Die Ventralante von Trochanter IV erreicht nur etwa ein Drittel der Länge der gebogenen Dorsalkante, die Breite entspricht etwa der doppelten ventralen Kantenlänge.

Femur IV, etwa doppelt so lang wie Genu IV und zur proximalen Gelenkfläche etwas verschmälert, besitzt eine leicht aufgewölbte und andeutungsweise gewellte Dorsalkante. Genu IV weist ebenfalls eine konische Form auf und ist etwa so lang wie breit bzw. ungefähr halb so lang wie Tibia IV. Tibia IV, ungefähr doppelt so lang wie breit, verjüngt sich proximal leicht. Tarsus IV gleicht in der Form wieder eher der der Adulten, allerdings etwas gedrungener, wie die juvenilen Beine insgesamt.

Sensillus

Der Sensillus endet distal in einem langgestreckt-keuligen Köpfchen, das etwa so lang wie der "Stiel" und mit wenigen Blättchen besetzt ist (Blättchen bei den Adulten sehr viel dichter und deutlicher zu erkennen) (Abb. 38). Ein Paar kurze (ca. 5 µm), spitz endende Exobothridialborsten ist vorhanden und deutlicher sichtbar als bei den Adulten.

Zusammenfassung

Die juvenilen Stadien von *Tectocephus* unterscheiden sich morphologisch deutlich von den Adulten. Die meisten der die adulten *T. velatus* und *T. minor* unterscheidenden Kriterien erweisen sich als unbrauchbar für die potentielle Unterscheidung der Juvenilen, da die entsprechenden Strukturen noch nicht oder in anderer Form ausgebildet sind und der juvenile Körper weichhäutig ist. Das gilt zum Beispiel für die Carina circumpedalis, die Pteromorphen, die Cuspis, die Adanallyrifissuren 'iad' oder die Ventralplattenecken. Auch die Bestimmung der relativen Länge der Epimeralregion ist problematisch, da bei den Adulten das Mentotectum mit der Ventralplatte verschmolzen ist, während dies beim zweiteiligen Mentotectum der Juvenilen nicht der Fall ist. Dazu kommt die Einschränkung der Vergleichbarkeit der Körpermaße durch die weichhäutige Cuticula der Juvenilen (s.o.). Der Dorsalsporn an Trochanter IV konnte bei den Juvenilen ebenfalls nicht festgestellt werden. Allerdings besteht bei der relativ geringen Anzahl der untersuchten Larven und Nymphen (insgesamt 90 Individuen) durchaus die Möglichkeit, daß juvenile *T. minor*-Individuen nicht im Untersuchungsmaterial enthalten waren.

Primäres Ziel der Untersuchung von juvenilen *Tectocephus* war jedoch, die prinzipiellen Merkmals-Unterschiede zu den Adulten festzustellen, da diese für die Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen von großer Bedeutung sind (GRANDJEAN 1954). Die wichtigsten Merkmale der Juvenilen sind daher hier noch einmal zusammengefaßt:

- Juvenile vom "plissée"-Typ
- Rostrum mit Tendenz zur Zweiteiligkeit
- Notogaster mit Stigmen
- geteiltes Mentotectum
- Solenidien der Beine z.T. mit Tectoralborsten
- Solenidien der Beine z.T. mit microcephaler Tendenz.

4. Wiederbeschreibungen

Die Beschreibungen erfolgen nach den Typus-Exemplaren sowie untersuchten Individuen und Literaturangaben.

4.1 Wiederbeschreibung von *Tectocephus velatus* (MICHAEL, 1880)

Originalbeschreibung/Typus

Originalbeschreibung: *Tegeocranus velatus*, MICHAEL (1880): J. R. Microsc. Soc., 3: 189, pl. VI bzw. British Oribatidae, 1882/84, 1: 313, pl. XXI;

Typus: Original-Präparate im British Museum, Natural History
Wiederbeschreibung: ABD-EL-HAMID (1965): Zool. Anz., 175: 426

Differentialdiagnose (s.a. Tab. 11, S. 45)

Ventralplatten-Begrenzung ohne hervorspringende Ecken wie bei *T. minor*;

- Carina circumpedalis als Band ausgebildet und nicht als aufgesetzte Leiste, im Gegensatz zu *T. minor* nicht in deutlichem Zapfen endend;

- Adanallyrifissuren 'iad' mehr oder weniger senkrecht zur Körperlängsachse, Winkel zwischen diesen Lyrifissuren beträgt mehr als 120°, während er bei *T. minor* weniger als 115° beträgt;

- Podosoma unterhalb der Pteromorphe nicht flach, sondern ausgebaucht;

- Cuspisendung variabel, jedoch nie mit Zähnen wie bei *T. minor*, wenn Cuspisendung breiter als Lamellarborsteninsertionsstelle, dann Insertion nie an der Mediankante;

- distale Dorsalecke von Trochanter IV abgerundet und kaum über Femur IV ragend, nie lang und spitz ausgezogen wie bei *T. minor*.

Beschreibung

Länge: 240 - 400 µm, Breite: 130 - 220 µm.

FUJIKAWA (1988a) berichtet von einer maximalen Länge von 455 µm. Dies ist um rund fünfzig Mikrometer länger als die größte von mir gefundene Gesamtlänge.

Färbung: hell- bis mittelbraun.

Körper mit Cerotegument bedeckt, dessen unregelmäßig angeordnete Granula in Größe, Form und Anordnung stark schwanken können, Granuladurchmesser ca. 2 - 5 µm. Das Cerotegument löst sich meist sehr leicht ab. Die Epicuticula kann sich in manchen Fällen ebenfalls relativ leicht ablösen und verursacht dadurch – vor allem bei höherer Vergrößerung – eine Doppelstruktur.

Prodorsum (Abb. 41, 44): Das Prodorsum wird in der Dorsalansicht lateral von Lamellen überdeckt, die zwischen Bothridium und einer Art Translamelle mit dem Prodorsum verwachsen sind. Die Lamellen sind lateral mit einer Längsleiste versehen, die laterad etwas hervorsteht, so daß eine kleine Rinne entsteht. Die Mediankante verläuft mehr oder weniger parallel zu dieser Lateralleiste. Die als freistehende Cuspides über die

Translamelle hinaus verlängerten Lamellen verlaufen - deutlich in der Lateralansicht zu erkennen - mehr oder weniger parallel zur Prodorsumkrümmung. Verlauf der Cuspis-Mediankante, Cuspis-Form bzw. Cuspis-Endung können individuell sehr variabel, z.T. als aberrante Formen ausgebildet sein (z.B. die *T. translamellatus*- oder die *T. coniunctus*-Form, KNÜLLE 1954). Es treten praktisch alle Stadien von V-förmig konvergierenden Cuspisseiten bis zu mehr oder weniger parallel zueinander verlaufenden, stark geschwungenen, breit abgerundet endenden Cuspides (Abb. 17), wobei die Extreme relativ seltener vorkommen.

Die mediad geschwungene, im basalen Teil gefiederte Lamellarborste inseriert an der Cuspis-Außenseite. In vielen Fällen ist die Cuspis an der Insertionsstelle etwas verlängert und die Cuspis daher an dieser Stelle nur wenig breiter als die Insertionsstelle selbst.

Ausbildung und Verlauf der Translamelle variieren stark (s.a. Abb. 13) - von sehr deutlich und dunkel sklerotisiert bis kaum sichtbar; an der entsprechenden Stelle ist die Lamelle mediad etwas spitz ausgezogen (Ansatzstelle der Cuspides). Die Translamelle selbst entsteht durch eine kleine, in der Ausprägung variablen Stufe des Prodorsum.

Das Umfeld der gefiederten Rostralborsten mit ihrer leicht erhöhten Insertionsstelle erscheint stärker sklerotisiert, daran fügt sich eine zur Mitte der Rostrumvorderkante ziehende (Rand-)Sklerotisierungsleiste mit variablem Ausprägungsgrad (nur "angedeutet" bis "sehr deutlich, die beiden Insertionsstellen verbindend", s.a. Abb. 21).

Der Verlauf der Rostrumvorderkante zeigt ebenfalls eine starke Variabilität von deutlich dreilappigen bis gleichmäßig gerundeten Kanten (s. Abb. 26a). Eine deutliche Dreilappigkeit kommt dadurch zustande, daß im lateralen Bereich zwei longitudinal verlaufende Rostrallamellen ausgebildet sind, die (je nach Lage und Ausbildungsgrad) über die eigentliche rostrale Vorderkante hinausragen. Dies kann vor allem in Totalansichten beobachtet werden

In manchen Fällen sind im Quetschpräparat mit Ölimersion helle, mehr oder weniger dreieckige, oft nur teilweise ausgebildete oder undeutlich abgrenzbare Flächen im Rostralfeld zwischen den beiden Rostrallamellen erkennbar (Abb. 44, s.a. Abb. 21). Die von KNÜLLE (1954) in diesem Zusammenhang erwähnten schwarzen Stäbchen konnten an keinem der untersuchten Tiere beobachtet werden. Teilweise treten deutlich weniger als ihre Umgebung sklerotisierte Flecken auch direkt hinter der Rostrumkante auf.

Sensillus (Abb. 41): Der Sensillus besitzt ein abgeplattetes, keulenförmiges Köpfchen, wodurch er je nach Lage bzw. Ansicht einer langgestreckten, dünnen Spindel gleicht. Das Köpfchen selbst ist mit feinen Blättchen besetzt, die oft auch auf den oberen Abschnitten des Stielchens sitzen, in manchen Fällen sogar auf dem ganzen Stielchen; die Köpfchenform (v.a. Längen-Brei-

ten-Verhältnis) und die Dichte der Blättchen zeigen sich individuell sehr variabel.

Das laterad offene Bothridium wird teilweise vom Notogaster verdeckt, der dorsale Teil, der bei manchen Individuen auch eckig geformt sein kann, ist meist stärker ausgeprägt und verdeckt den ventralen Teil. Da der Sensillus normalerweise senkrecht nach oben gerichtet ist, bedeutet dies eine mehr oder weniger starke Krümmung des Stielchens am Austritt aus dem Bothridium. Unter der Cuticula der Bothridien-Region sind ringförmige Sklerotisierungen erkennbar. Weiter innen liegt vor der Insertionsstelle eine Struktur, die an eine eingeschlossene Gummimanschette erinnert. Dort krümmt sich das Stielchen noch einmal.

Eine kurze, dünn ausgezogene Exobothridialborste, die häufig durch Cerotegumentauflage dicker erscheint, inseriert auf einer kleinen Erhebung unterhalb des Bothridium.

Notogaster (Abb. 41, 42): Der oval-eiförmige, nur leicht gewölbte Notogaster erreicht seinen Scheitelpunkt zwischen Notogastermitte und hinterem Notogasterdrittel. Das Verhältnis der maximalen Notogasterbreite zur Notogasterlänge beträgt ungefähr 0,75 bis 0,9. Die Abgrenzung zum Prodorsum ist undeutlich, da die dorsojugale Linie nur schwach ausgeprägt und etwa im mittleren Drittel unterbrochen ist. Zuweilen zeigen die Individuen zur Körperlängsachse symmetrisch angeordnete, ovale bis kreisförmige Eindellungen. Dabei können alle Formen von einem Paar schwacher Eindellungen direkt hinter der dorsojugalen Linie bis zu 4 Paar sehr deutlicher Eindellungen auftreten. Der Durchmesser dieser Eindellungen beträgt bis ein Fünftel der Notogasterlänge. Bei manchen Individuen kann zudem eine längliche, flache Vertiefung im hinteren Notogasterdrittel auftreten. Im Bereich des Pteromorphenansatzes tritt lateral eine mehr oder weniger flache, schmale Rinne auf. Bisher nur an einem Individuum konnte eine zusätzliche auftretende Längsfurche beobachtet werden, die der bei *Tegeozetes tunicatus* ähnelt.

Der Notogaster trägt in der Regel 10 Paar Borsten, in Ausnahmefällen 11 Paar, die zwar kurz (unter 10 µm) und spitz sind, doch durch die Cerotegumentauflage häufig dick und stumpf wirken. Die schräg rostrad-mediad ausgerichtete Dorsallyrifissur 'im' ist lateral ungefähr auf halber Notogasterlänge zu finden. In der Lateralansicht sind weitere Lyrifissuren des Notogaster zu erkennen, deren Sichtbarkeit meist durch aufliegendes Cerotegument oder eine (darunter) überlappende Ventralplatte erheblich beeinträchtigt ist.

Der Notogaster besitzt im vorderen Lateralbereich kurze, pteromorphenartige Anhänge (der Einfachheit halber hier als Pteromorphen bezeichnet), deren Umrißlinie in Lateralansicht in der Regel einem abgerundeten Dreieck gleicht, an das rostral und caudal zusätzliche, mehr oder weniger ausgeprägte Rundungen anschließen. Die Form des medianen Dreiecks variiert, v.a. bezüglich des Längen-Höhen-Verhältnis

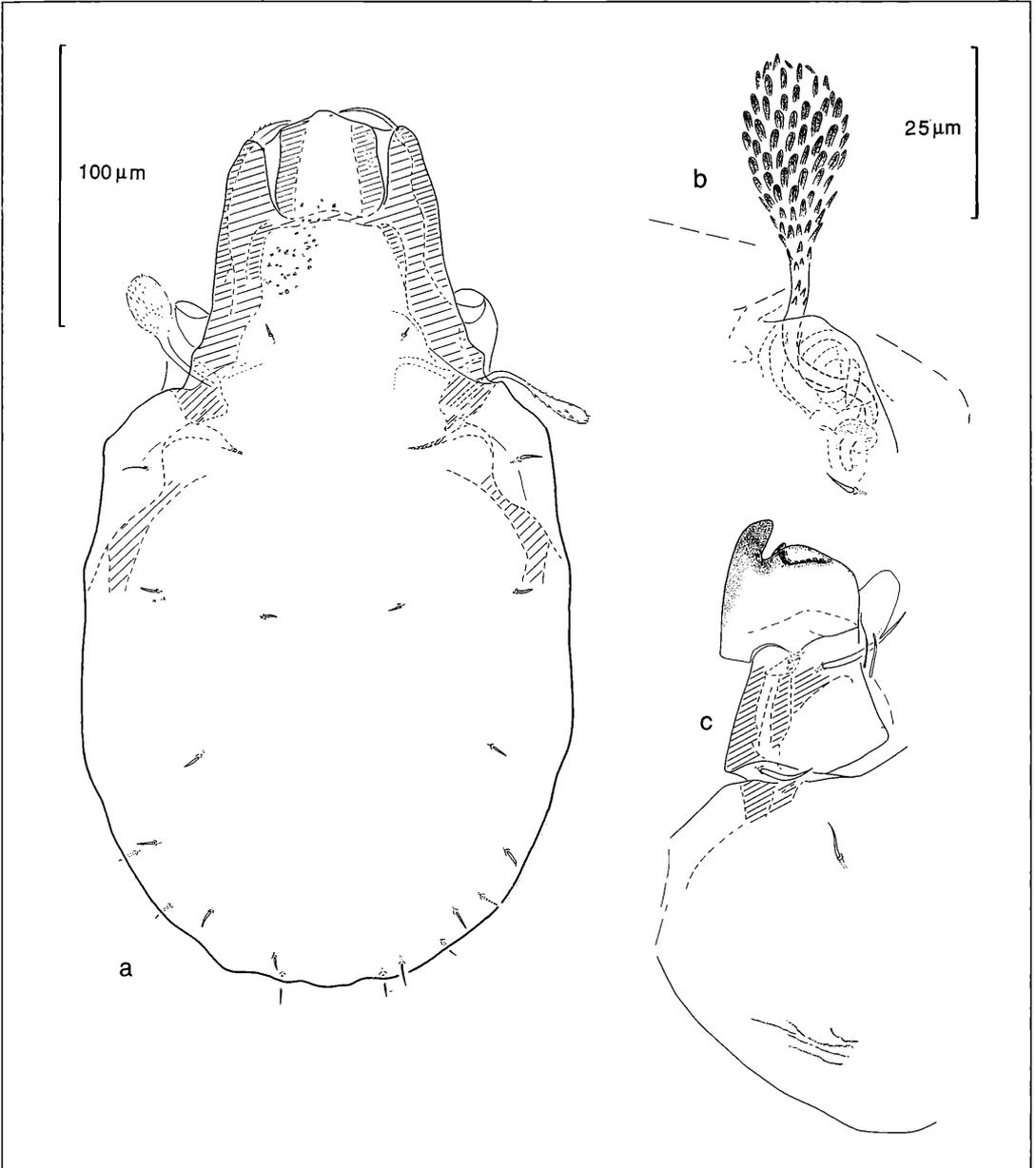


Abbildung 41. *Tectocephus velatus*: a) dorsal; b) Sensillus; c) Infracapitulum.

(Länge ca. 2,5 bis 5fache maximale Höhe) und des Winkels der (abgerundeten) Pteromorphenspitze (ca. 60° bis 130°, s.a. Abb. 11b,c).

Podosoma (Abb. 42, 43): Das Podosoma zeigt lateroventral einen deutlichen Genalzahn und eine Incisur 'cis', während das Tutorium meist nur angedeutet ist. Das relativ große Pedotectum I bedeckt Acetabulum I

meist ganz, Pedotectum II dagegen ist kleiner, umgekehrt U-förmig und dorsad gerichtet.

Hinter Acetabulum I zieht eine geschwungene Sklerotierungsleiste zum Bothridium, erreicht dieses jedoch nicht ganz. Oberhalb Acetabulum III ist das Podosoma "ausgebeult", ein Merkmal, das *T. velatus* von *T. minor* unterscheidet. Die Acetabularregion besitzt ein vom Pe-

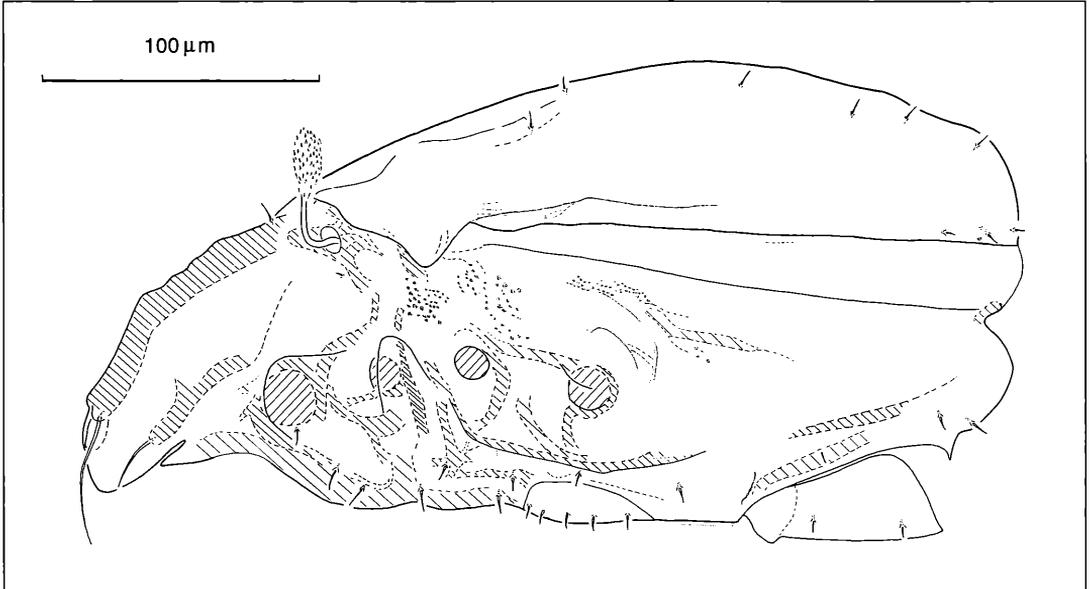


Abbildung 42. *Tectocephus velatus*: lateral.

dotectum II abgegrenztes Leistensystem unterhalb der Acetabula I und II sowie unterhalb der Acetabula III und IV eine anogenitale Abgrenzungsleiste, die jedoch in vielen Fällen nur sehr schwach ausgebildet ist. Ein Custodium im Bereich von Acetabulum III und eine Discialbuch sind angedeutet.

Die Sklerotisierung der Epimeralregion ist individuell variabel und abhängig vom Gesamt-Sklerotisierungsgrad des Individuums. Die Acetabula liegen - von lateral gesehen - in einer leicht dorsad geschwungenen Reihe. Eine schwach caudad geschwungene, geschlossene Linie bildet die Abgrenzung des Mentotectum, das deutlich geringer sklerotisiert ist als die Umgebung, zum Camerostom. Die Epimeralregion nimmt circa ein Drittel (28-35%) der Gesamt-Ventralplattenlänge ein.

Epimeral-Borstenformel: 3 - 1 - 1 - 4 (oder 3 - 1 - 2 - 3) Die relativ kurzen und dünnen Epimeralborsten sind v.a. bei ungenügend aufgehellten oder stark mit Cerotegument besetzten Individuen schwierig aufzufinden.

Anogenitalregion (Abb. 42, 43): Die Begrenzungslinien der bandartigen, flachen Carina circumpedalis konvergieren mediad stark, wobei die anteriore Begrenzungslinie in der Regel schwächer ausgebildet ist. Von der caudalen Begrenzungslinie aus verlaufen variable, kurze, bogenartige Linien quer zur anterioren. Die Cuticula dieser eingeschlossenen Carinafläche zeigt sich glatter als die übrige Cuticula der Ventralplatte. Die Carina endet an der Ventralplattenbegrenzung ohne deutliche Ausbuchtung und zieht von dort in einem Bogen bis zum Acetabulum IV.

Die Genitalregion wird durch meist nur sehr schwach zu erkennende kurze Sklerotisierungsleisten, etwa parallel

neben der Carina circumpedalis im vorderen Bereich, lateral gegen die restliche Anogenitalregion abgegrenzt. Das Analfeld ist deutlich länger (Länge etwa 30% der Ventralplattenlänge) als das Genitalfeld (Länge knapp 20% der Ventralplattenlänge), Abstand dazwischen relativ gering (ca. 10 bis 15% der Ventralplattenlänge). Die Form der Genital- und Analklappen ist aus Abbildung 43 zu erkennen. Von den 5-6 Paar Genitalborsten inserieren 4 in einer Längsreihe, 1-2 weitere am Vorderrand der Genitalklappen; Anordnung und Abstand sind variabel, z.T. sind unterschiedliche Borstenanzahlen auf den beiden Klappen eines Individuums zu beobachten. Je 2 spitze, relativ kurze Analborsten inserieren jeweils ungefähr in der Mitte der vorderen bzw. hinteren Hälfte der Analklappen an der Medianseite. Die Anogenitalregion trägt ein Paar Aggenitalborsten und 3 Paar kurze und spitze Adanalborsten, ab und zu kann eine dieser Borsten fehlen.

Die 10 - 20 µm langen Adanalyrifissuren 'iad' sind direkt vor der Analöffnung mehr oder weniger senkrecht zur Körperlängsachse angeordnet (eingeschlossener Winkel: 120° bis 180°).

Lateral ist eine feine, distinkte Carina circumventralis ausgebildet, in manchen Fällen jedoch nur sehr schwach zu erkennen; ein Colulus hinter dem Analfeld ist meist nur angedeutet.

Chelicere (Abb. 43): Anordnung, Größe und Sklerotisierung der Zähne der Cheliceren sind in einem relativ engen Rahmen variabel. Das Trägärdhsche Organ ist immer vorhanden und relativ groß, seine Länge entspricht gut einem Drittel der Gesamtchelicerenlänge. Die beiden Borsten cha und chb sind gefiedert. Die Chelicere

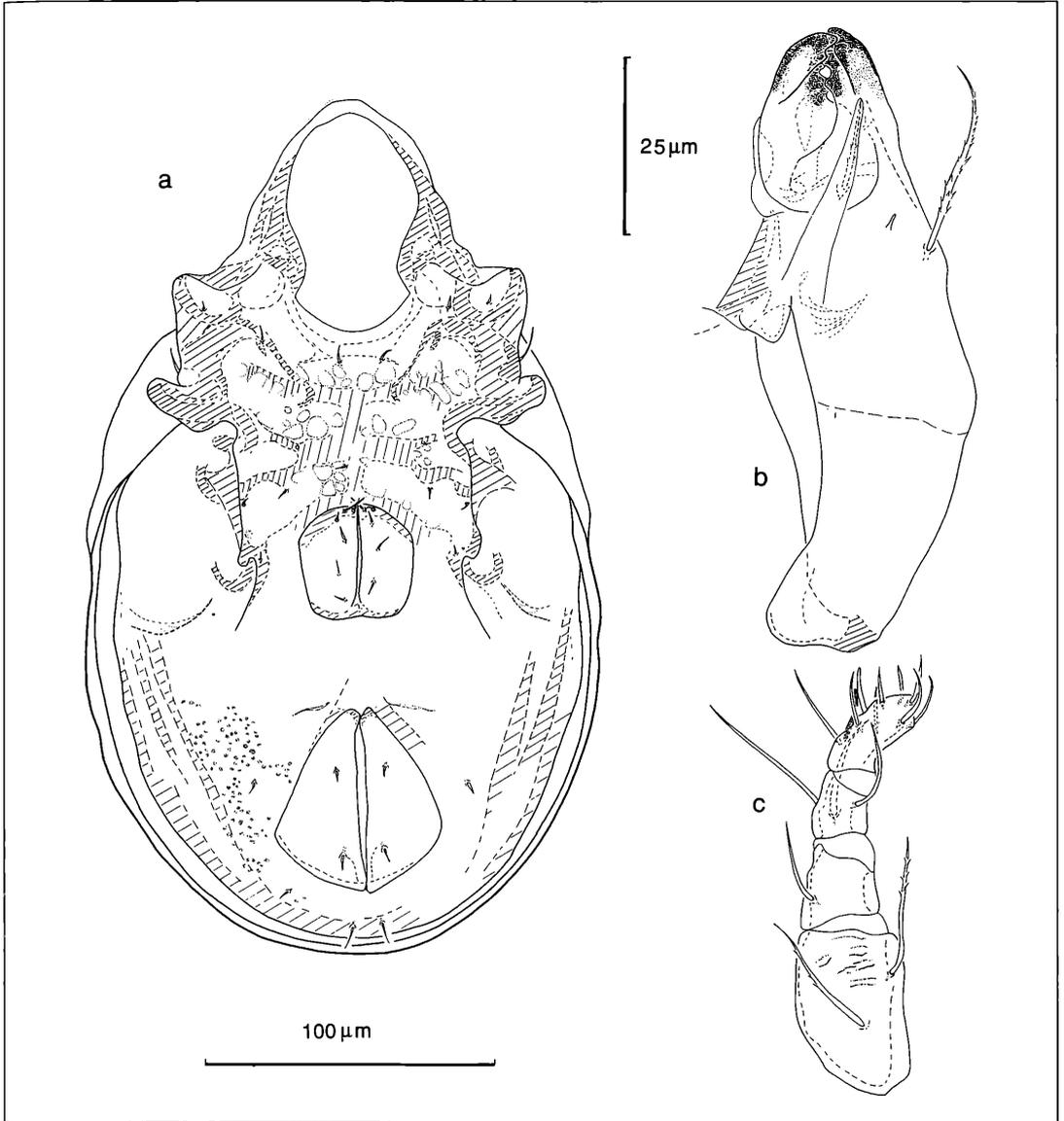


Abbildung 43. *Tectocephus velatus* : a) ventral; b) Chelicere; c) Pedipalpus.

trägt einen zusätzlichen kurzen Zahn (Lateralzahn) hinter den Digiti.

Infracapitulum (Abb. 41) diarthrisch. Das Mentum zeigt in fast allen Fällen an den Außenkanten mehr oder weniger stark ausgeprägte, streifenförmige Cuticula-Strukturen, die in etwa parallel zur jeweiligen Kante verlaufen. Die Befiederung der Borsten 'm' und 'a' ist nicht in allen Fällen sicher zu erkennen. Die Ausbildung der Zähne der pantelebasischen Rutellen und deren Sklerotisierung ist nur in engem Rahmen variabel.

Pedipalpus (Abb. 43) bis auf die querverlaufenden Cuticula-Strukturen auf dem Femur wenig variabel. Borstenformel (inkl. Solendium): 2-1-3-10, wobei das Solendium des Tarsus zusammen mit dem distal inserierenden Eupathidium 'acm' eine unvollständige corne double bildet (Insertionsstellen deutlich voneinander getrennt).

Beine (Abb. 44): Stellvertretend für die vorderen Beine wird Bein I, für die hinteren Bein IV beschrieben. Die Borstenformeln (inkl. Solendien):

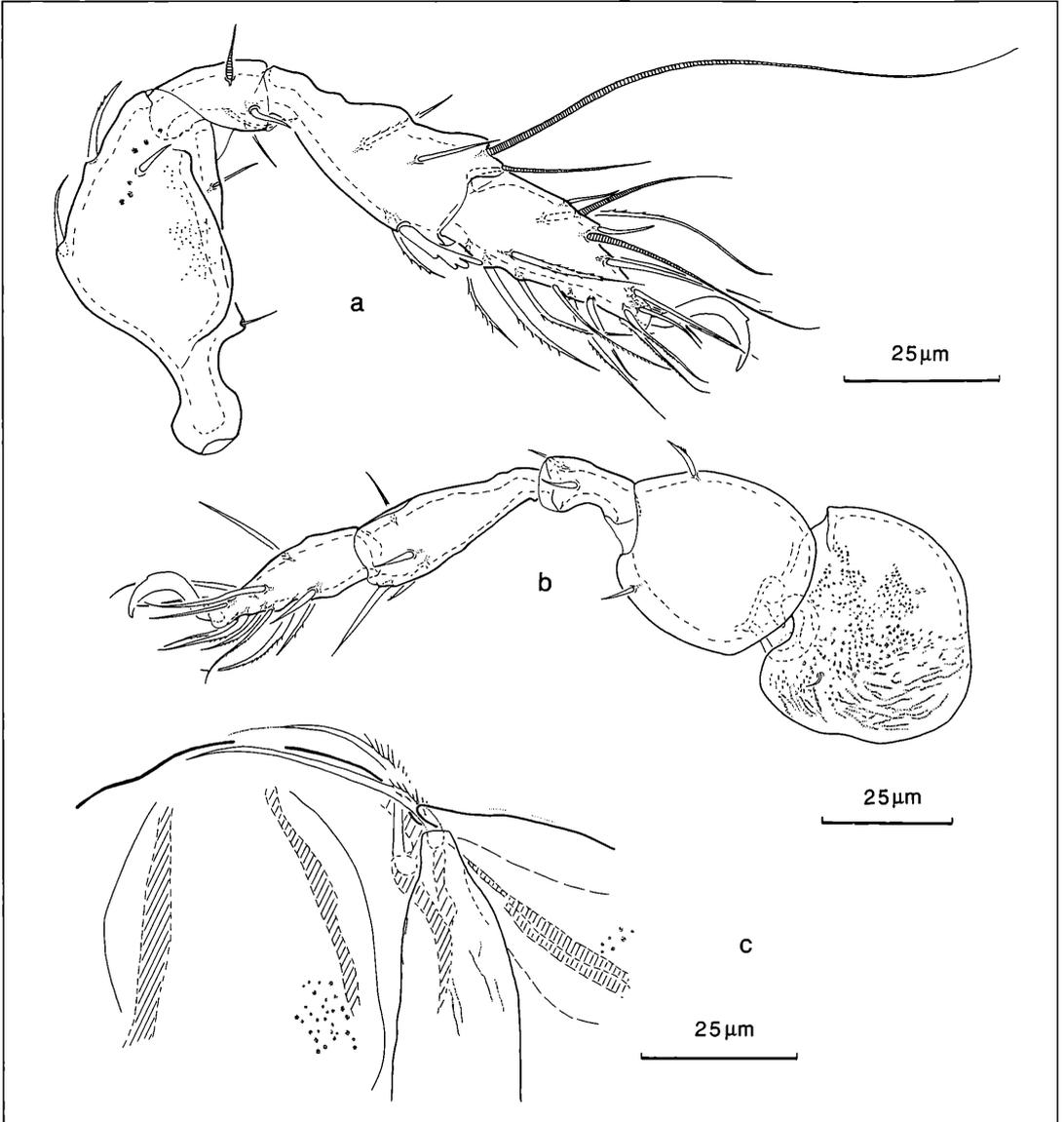


Abbildung 44. *Tectocephus velatus*: a) Bein I; b) Bein IV; c) Rostralregion.

Bein I: 5 - 4 - 6 - 21 - 1,

Bein IV: 1 - 2 - 2 - 4 - 12 - 1.

Die Krallen der monodactylen Beine weisen ungefähr in der Mitte der Dorsalseite ein bis wenige, z.T. nur schwach ausgebildete Häkchen auf.

Femur I mit einer ventralen, distad ansteigenden Schiene auf der paraxialen Seite. Der Hauptteil ist ventral durch eine deutlich vorspringende "Nase" vom proximalen, keulenartigen Gelenkbereich abgesetzt, diese "Nase" mit kurzer, dünner, spitzer Borste. Die Befiede-

ring der dorsal inserierenden, spitzen Borsten ist nicht immer deutlich sichtbar. Zwei weitere Borsten inserieren ungefähr in Höhe der distalen Borste der Dorsalseite. Ausdehnung der dorsalen Area porosa variabel.

Das relativ kurze Genu I (ungefähr 1,5mal so lang wie breit) trägt im distalen Bereich einen aus vier Borsten bestehenden Borstenquirl.

Tibia I mit stark gewellter Dorsalkante; die beiden Solenidien inserieren distal auf einem kleinen Horn. Das proximale Solenidium ist ungefähr viermal so lang wie

das distale. Auf der distalen Ventralseite inseriert neben einer kräftigen gefiederten Borste eine stark verbreiterte, gelappte "Borste", die in ähnlicher Form auch bei *Rostrozetes foveolatus* auftritt (BECK 1965). Diese kann in der Ausprägung, vor allem der oft fingerförmigen Lappen, individuell stark schwanken.

Dorsalkante des Tarsus I im Bereich der beiden Solenidieninsertionsstellen deutlich nach unten abgeknickt. Borsten größtenteils gefiedert, die Fiedern manchmal jedoch nur undeutlich zu erkennen.

Trochanter IV scheibenförmig, mit einer kurzen Borste und streifenförmigen Cuticularstrukturen auf der Ventralseite; im Gegensatz zu *T. minor* auf der Dorsalseite nur eine wenig vorspringende distale Ecke, nie aber ein distaler Sporn. Femur IV von gedrungener, eher scheibenförmiger Gestalt mit je einer kräftigen, relativ kurzen Borste distal auf der Dorsal- und der Ventralseite. Tibia IV mit schwach gewellter Dorsalkante – nicht so ausgeprägt wie bei *Rostrozetes foveolatus* (BECK 1965). Ein kurzes Solenidium inseriert distal an der Dorsalkante. Tarsus IV ebenso wie Tibia IV wesentlich schlanker als bei Bein I.

4.2 Wiederbeschreibung von *Tectocephus minor* BERLESE, 1903

Originalbeschreibung/Typus

Originalbeschreibung: *Tectocephus minor*, BERLESE (1903): Redia, 1: 252;

Typus: Original-BERLESE-Präparat mit 2 Exemplaren, Beschriftung "Tipico", "10/49", Fundort: "Firenze sotto foglie secche" im Istituto Sperimentale per la Zoologia Agraria, Florenz.

Wiederbeschreibung: BERNINI (1973): Lav. Soc. It. Biogeogr., n. s. 3: 388;

jüngere Synonyme:

Tectocephus cuspidentatus, – KNÜLLE (1954): Zool. Anz., 152: 293;

Tectocephus bisignatus, – MORITZ (1968): Zool. Anz., 181: 76 - 81;

Differentialdiagnose (s.a. Tab. 11, S. 45)

- Ventralplatten-Begrenzung in Dorsalansicht auf jeder Seite mit zwei deutlich hervorspringenden Ecken, die hintere durch die am Außenrand in einem Zapfen endende Carina circumpedalis, die vordere durch die Verwachungsstelle Notogaster/Ventralplatte im Bereich der Pteromorphen verursacht;

- Carina circumpedalis nicht als Band wie bei *T. velatus*, sondern als schmale, erhöhte Leiste ausgebildet, die den Ventralplattenaußenrand erreicht und dort durch die Erhöhung zapfenartig endet;

- Podosoma oberhalb Acetabulum III nicht ausgebaucht wie bei *T. velatus*, sondern flach;

- Adanallyrifissuren "iad" mehr oder weniger parallel zur Begrenzung der Analföffnung, der Winkel zwischen diesen Lyrifissuren beträgt weniger als 115°, meist deutlich unter 100°, während er bei *T. velatus* stets größer als 120° ist;

- Cuspisendung in der Regel mit ein bis mehreren Zähnen, die Lamellarborste nicht am Außenrand wie bei *T. velatus*, sondern am Innenrand inserierend, Mediankante der Cuspis generell gerade verlaufend;

- Trochanter IV antiaxial mit spitz ausgezogener, distaler Dorsalecke, die deutlich den proximalen Ansatzbereich von Femur IV überragt.

Beschreibung

Länge: 220 - 340 µm, Breite 140 - 200 µm.

Färbung: hell- bis mittelbraun mit Tendenz zu hellbraun. Körper mit Cerotegument bedeckt, dessen unregelmäßig angeordnete Granula in Größe, Form und Anordnung stark schwanken können, Granuladurchmesser 1 - 4 µm, häufig etwas kleiner als die von *T. velatus*. Das Cerotegument löst sich auch bei *T. minor* sehr leicht ab; die Epicuticula kann sich ebenfalls relativ leicht ablösen und verursacht dadurch – vor allem bei höherer Vergrößerung – eine Doppelstruktur.

Prodorsum (Abb. 45, 46): Die Form des Prodorsum bei *T. minor* entspricht der bei *T. velatus*, ebenso die Ausprägung bzw. Variabilität der Translamelle. Die Skulpturierung des Prodorsum- und Rostrum-Bereichs ist wie beim Notogaster deutlich geringer als bei *T. velatus*. Bei *T. minor* treten im Interlamellarbereich keine Cuticularstreifenstrukturen wie an manchen Exemplaren von *T. velatus* auf. An den Interlamellarborsten kann in manchen Fällen bei starker Vergrößerung eine Befiederung festgestellt werden.

Die Cuspides von *T. minor* unterscheiden sich durch eine sehr breite Ansatzstelle deutlich von denen von *T. velatus* und verjüngen sich erst im letzten Abschnitt vor der Insertionsstelle der Lamellarborste. Die Mediankanten verlaufen größtenteils zur Körperlängsachse parallel, die Lateralkanten parallel zur Mediankante bis schwach konvex gebogen. In Dorsalansicht erscheint jedoch das vordere Drittel der Lateralkante durch den insgesamt ventrad gerichteten Verlauf stark mediad gebogen (Abb. 45). Auch die Ausbildung der Endung erweist sich als sehr variabel (s.a. Abb. 12b, 16a), meist mit ein bis mehreren Zähnen, wobei die linke und rechte Cuspis oft unterschiedliche Ausprägungen zeigen. Der Lateralrand ist meist deutlich weiter vorgezogen als der Medianrand. Die Lamellarborste inseriert immer in einer U-förmigen Kerbe an der Medianseite, wie bereits KNÜLLE (1954) feststellte (Abb. 46b).

Der Rostralbereich ist demjenigen von *T. velatus* im Prinzip ähnlich. Im Gegensatz zu *T. velatus* wurden von *T. minor* bisher nur Exemplare mit von der Insertionsstelle der Rostralborsten ausgehender Querverbindungsleiste gefunden. Möglicherweise tritt bei *T. minor* nur diese Form der Verbindungsleiste auf. Die Ähnlichkeit mit *T. velatus* gilt auch für den Verlauf der Vorderkante des Rostrum. Seitlich der Mitte sind jedoch 2 sehr helle Flecken zu sehen (Abb. 45b, oben). Diese Ansicht wird durch die ventrale Struktur verschärft, die zwei tiefe Einschnitte zeigt (Abb. 45b, unten). Die hellen Flächen

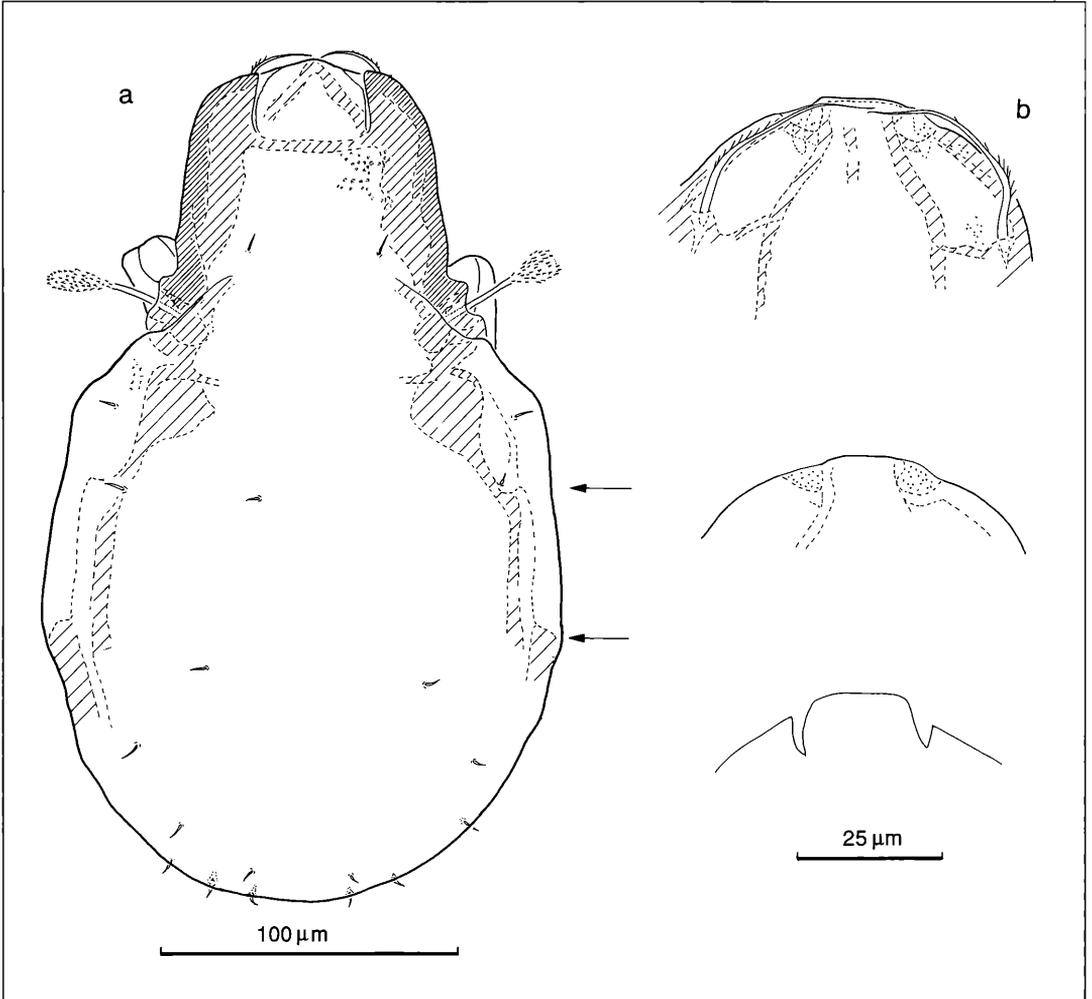


Abbildung 45. *Tectocephus minor*: a) dorsal; b) Rostrum, übereinanderliegende optische Ebenen eines Querschnitts, Gesamtansicht (oben), dorsale Schicht (Mitte), ventrale Schicht (unten).

in der dorsalen Cuticula-Struktur darüber stellen jedoch keine Einschnitte dar (Abb. 45, Mitte). Durch die geringe Sklerotisierung kann das Rostrum an diesen Stellen sehr leicht einreißen, was den Eindruck eines Einschnitts natürlich verstärken kann. Allerdings kann auch nicht ganz ausgeschlossen werden, daß einzelne Exemplare an dieser Stelle einen Einschnitt besitzen, der nur von Cerotegument bedeckt ist. Bei dem Material im Bereich der hellen Flecken handelt es sich nicht um Cerotegument, sondern sehr wahrscheinlich um extrem gering sklerotisierte Epicuticula. Die deutlich sichtbaren Tuberkel, die bei den REM-Untersuchungen auch an anderen Körperstellen beobachtet werden konnten, stellen Strukturen der Cuticula dar.

Sensillus (Abb. 46c): Bothridium und Sensillus unter-

scheiden sich nur wenig von den entsprechenden Teilen bei *T. velatus*. Ein Unterschied deutet sich in der stärkeren Ausprägung des dorsalen Bothridiumabschnitts an; dies ist jedoch nur im REM zu beobachten. Möglicherweise ist dieses Merkmal jedoch auch individuen- oder standortspezifisch.

Notogaster (Abb. 45, 46): Der oval-eiförmige Notogaster erscheint in der Dorsalansicht etwas runder als bei *T. velatus*, das Verhältnis der maximalen Notogasterbreite zur Notogasterlänge beträgt 0,7 bis 0,9. Die dorsosejugale Linie fällt in der Regel etwas steiler aus als bei *T. velatus*. Form und Anordnung der 10 Paar Notogasterborsten sowie die Ausbildung der Notogasterlyrifissuren entsprechen der von *T. velatus*. Der Notogaster zeigt keine Eindellungen, lediglich eine flache Rinne im Ptero-

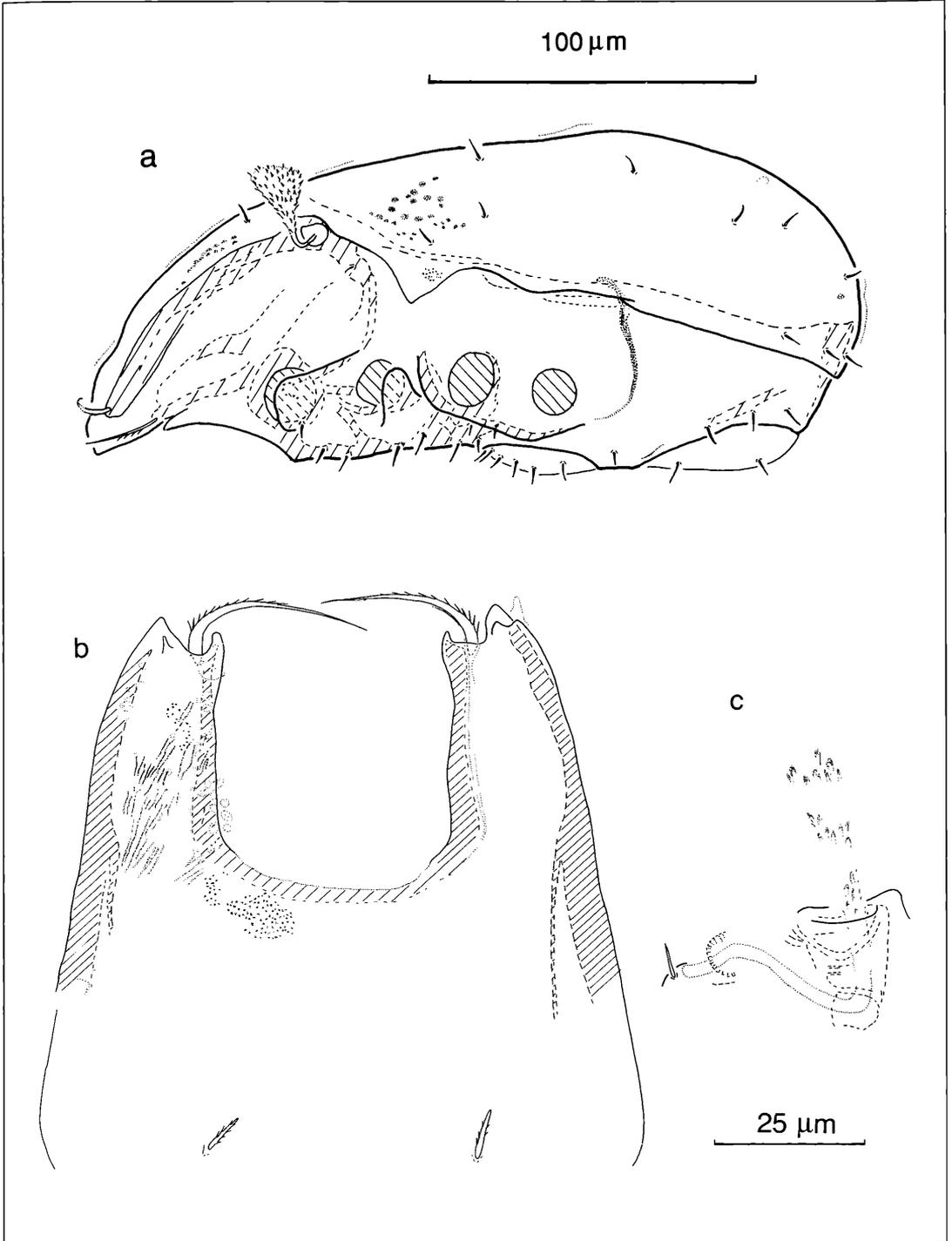


Abbildung 46. *Tectocephus minor*. a) lateral; b) Lamellarregion; c) Sensillus.

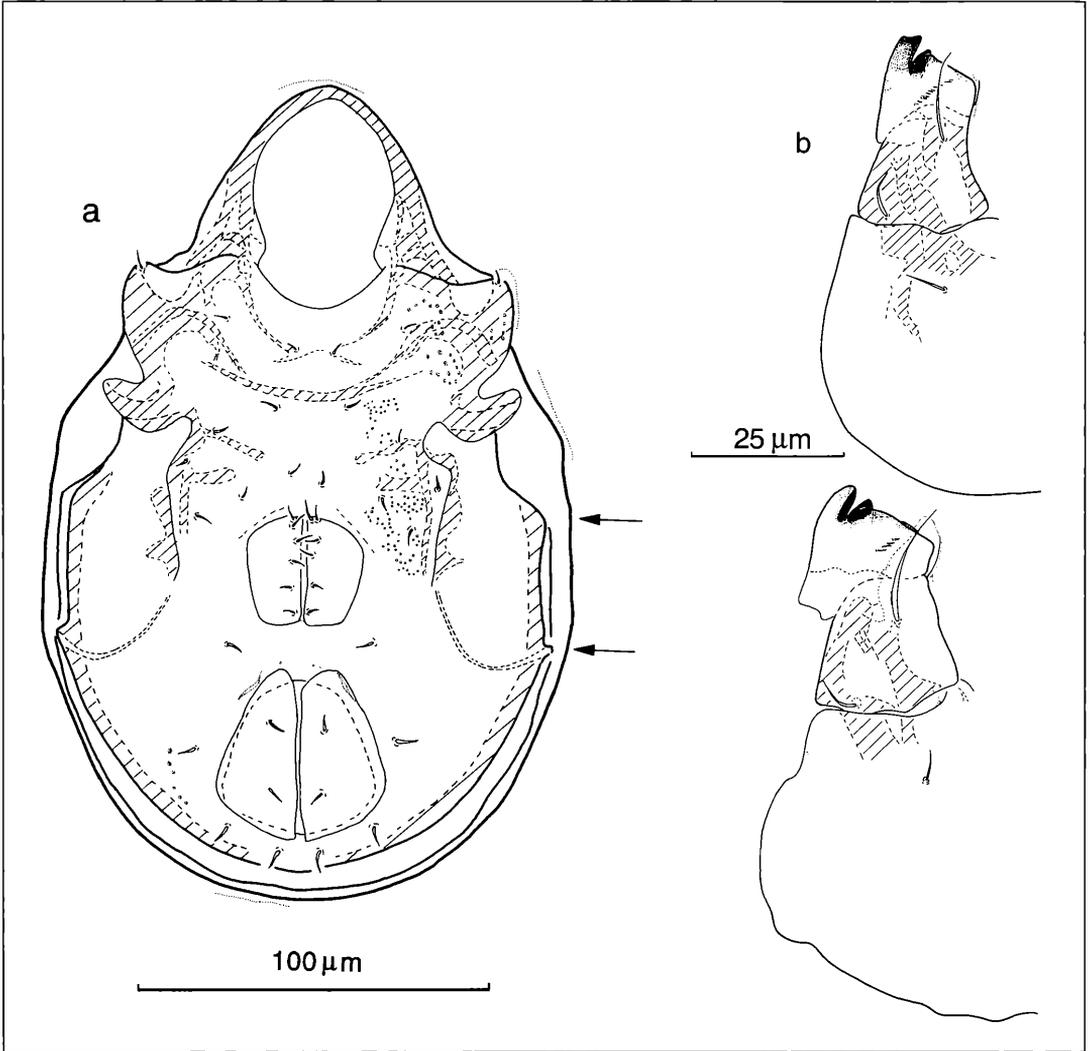


Abbildung 47 *Tectocephus minor*. a) ventral; b) verschiedene Infracapitula.

morphenbereich. Die Pteromorphen selbst sind deutlich länger und spitzer ausgebildet als bei *T. velatus* (Abb. 11).

Podosoma (Abb. 46, 47): Das Podosoma unterscheidet sich nur wenig vom Podosoma von *T. velatus*, der Sklerotisierungsgrad ist häufig etwas geringer und die Apodemata sind dadurch weniger ausgeprägt. Die Form der Pedotecten I und II entspricht der bei *T. velatus*, sie erscheinen allerdings oft etwas kleiner. Auch die Ausbildung von Leisten im Acetabularbereich entspricht der von *T. velatus*. Das Podosoma von *T. minor* ist oberhalb Acetabulum III nicht ausgebaucht wie bei *T. velatus*, sondern flach, und bildet an der Verwachsungsstelle eine kleine Falte (meist nur im REM sichtbar).

Die Abgrenzung des Mentotectum erscheint etwas stärker gerundet als bei *T. velatus*. Die Epimeralregion nimmt mindestens ein Drittel der gesamten Ventralplattenlänge ein, meist jedoch deutlich mehr (bis 40%). Epimeralborstenformel: 3 - 1 - 1 - 4 (oder 3 - 1 - 2 - 3) wie bei *T. velatus*.

Anogenitalregion (Abb. 47): Die Carina circumpedalis zieht als erhobene schmale Leiste in einem Bogen bis zum Acetabulum IV und endet an der Ventralplattenaußenkante dadurch zapfenartig.

Der Ventralplattenumriß weist durch die spezielle Ausbildung der Carina circumpedalis und die Falte im Zusammenhang mit der Verwachsungsstelle Notogaster/Ventralplatte im Bereich der Pteromorphen, zwei

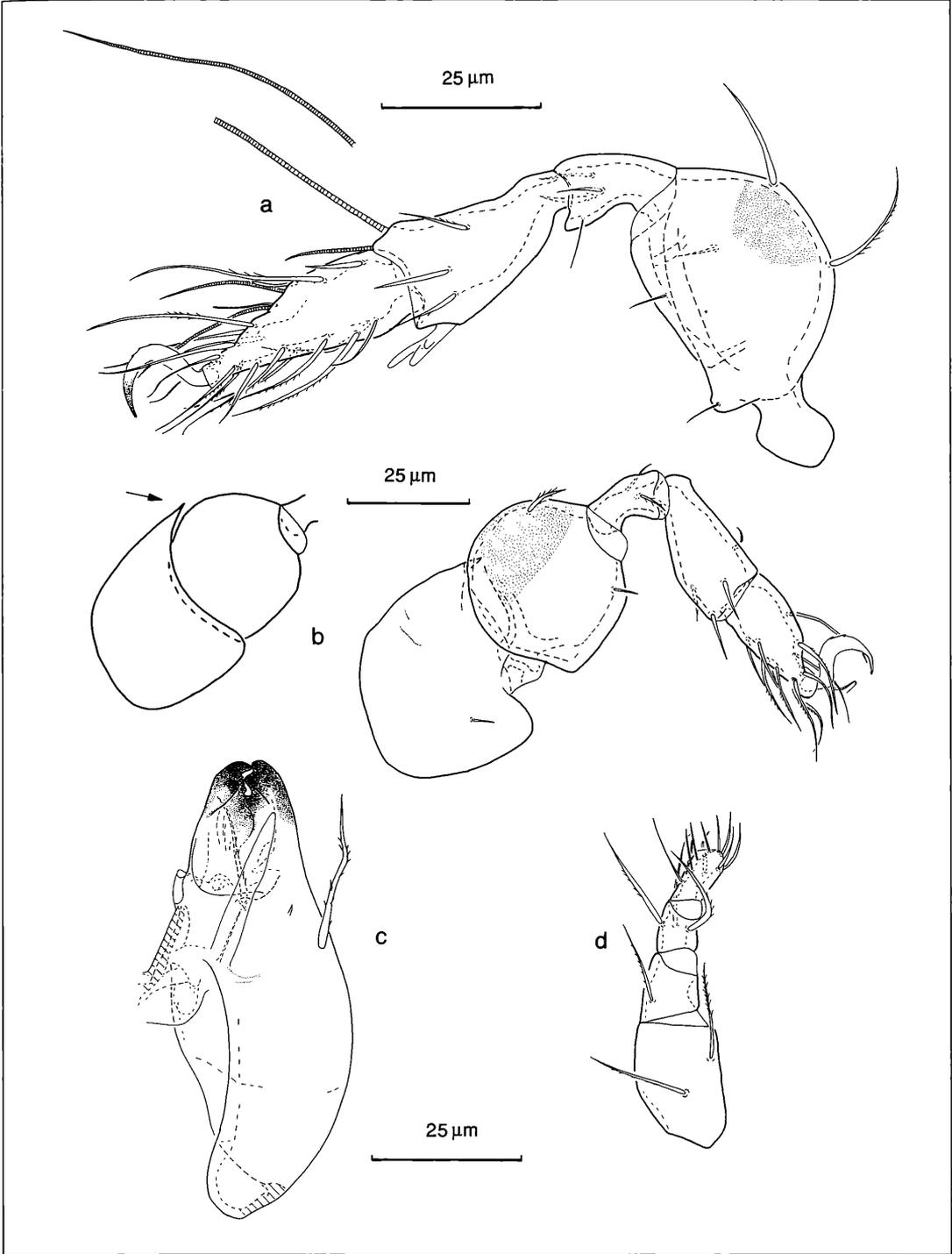


Abbildung 48. *Tectocephus minor*. a) Bein I; b) Bein IV; c) Chelicere; d) Pedipalpus.

Ecken auf jeder Seite auf. Dies ist am besten in der Dorsalansicht zu erkennen, da hierbei die Beine nicht stören (Abb. 45, Pfeile), vorausgesetzt, es wurde genügend aufgehellt.

Diese beiden Merkmale sind neu für *T. minor*. Die Form der Carina circumpedalis ist zwar andeutungsweise und schematisiert auf den Zeichnungen zu BERNINIS Wiederbeschreibung (1973) zu erkennen, jedoch erwähnt er die Carina circumpedalis überhaupt nicht. Auch über den charakteristischen Verlauf der Ventralplattenbegrenzung wurde bisher in der Literatur nicht berichtet. Dieses Merkmal konnte aber sogar an den relativ dunklen Typuspräparaten BERLESES beobachtet werden.

Die Größenverhältnisse der Anal- und der Genitalöffnung, die Form der Anal- und Genitalklappen, die Anzahl und Lage der Genital-, Anal-, Adanal- und Aggenitalborsten unterscheiden sich nicht von den bei *T. velatus* beschriebenen.

Die Adanallyrifissuren 'iad', ungefähr 10 - 20 µm lang, sind im Unterschied zu *T. velatus* jedoch lateral parallel zum vorderen Analöffnungsrand angeordnet; der von den beiden Lyrifissuren eingeschlossene Winkel liegt zwischen 50° und 115°, meist jedoch zwischen 70° und 95°.

Chelicere, Infracapitulum und Pedipalpus (Abb. 47, 48) unterscheiden sich nur geringfügig von den entsprechenden Teilen von *T. velatus*. Die Rutellen können bei einzelnen Exemplaren von *T. minor* auf dem großen Hauptzahn einen zweiten, kleineren Zahn tragen.

Beine (Abb. 48): Die Merkmale der Beine inklusive Borstenformeln entsprechen den bei *T. velatus* beschriebenen. Allerdings ist distale Dorsalecke von Trochanter IV bei *T. minor* spitz ausgezogen und überragt deutlich den proximalen Ansatzbereich von Femur IV (Abb. 48, Pfeil). Dies ist ebenfalls ein neues Unterscheidungsmerkmal zwischen *T. velatus* und *T. minor*.

5. Diskussion

5.1 Zur Taxonomie der Gattung *Tectocephus*

Eine zentrale Rolle bei der *Tectocephus*-Problematik, die zugleich eine der möglichen Ursachen für die starke Variabilität darstellt, spielt die parthenogenetische Fortpflanzungsweise. Die normalerweise bei bisexualen Oribatidenarten auftretende Fortpflanzungsweise, bei der die Männchen Spermatothoren-Pakete absetzen, die von den Weibchen aufgenommen werden, ist relativ energieaufwendig. Die Parthenogenese, die bei Oribatiden praktisch immer als Thelytokie auftritt, ist so eine Möglichkeit der Rationalisierung und Schonung von Ressourcen. Dies gilt insbesondere für Habitate mit geringer Besiedlungsdichte. GRANDJEAN (1941) beurteilt daher das Auftreten von Männchen in der parthenogenetischen Fortpflanzungsgruppe auch als "atavistisch", TABERLY (1988) bezeichnet es sogar als Unfall. Bei *Tectocephus* spp. fand GRANDJEAN (1941) unter

557 Tieren 3 Männchen, was ungefähr einem halben Prozent der Gesamtzahl entspricht. Die Männchen gehörten alle zur Art *T. velatus*, bei *T. minor* waren in seinen Proben nur Weibchen aufgetreten. MURPHY & JALIL (1964) fanden unter über 800 Adulten keine Männchen, keines der 1000 *Tectocephus*-Individuen, die WIKTOROWICZ (1973) untersuchte, war männlichen Geschlechts, und auch bei meinen Untersuchungen traten keine Männchen auf. Es konnten auch keinerlei Anhaltspunkte für eine Heterogonie gefunden werden. Obligate Parthenogenese muß daher angenommen werden.

Einen interessanten Aspekt im Zusammenhang mit der parthenogenetischen Fortpflanzung stellt das Auftreten einer geographischen Parthenogenese dar. Der Begriff "geographische Parthenogenese" wurde von VANNEL (1928, zit. nach HUGHES 1989) für das Phänomen der unterschiedlichen geographischen Verbreitung parthenogenetischer Tiere und ihrer Verwandten mit bisexualer Fortpflanzung geprägt, wobei die parthenogenetischen Formen in der Regel in den extremeren Habitaten und/oder an der Verbreitungsgrenze vorkommen.

Sollte auch bei *Tectocephus* irgendeine Form der geographischen Parthenogenese verwirklicht sein, müßte man erwarten, daß im Zentrum der Verbreitung bzw. den nicht-extremen Biotopen bisexuelle Populationen vorkämen. Dafür gibt es jedoch keinerlei Hinweise. So erscheint die Hypothese einer geographischen Parthenogenese im Fall *Tectocephus* sehr unwahrscheinlich. Auch bei anderen Oribatiden ist noch kein Fall geographischer Parthenogenese nachgewiesen, GRANDJEAN (1941) hielt sie allerdings möglich für eine bestimmte Gruppe mit variablen Geschlechterverhältnissen, wie z.B. *Hydrozetes*- und *Scutovertex*-Arten; PALMER & NORTON (1991) fanden für keine der untersuchten parthenogenetischen Arten der Nothroidea einen Anhaltspunkt dafür.

Fehlender Genaustausch ist die Ursache, daß die Parthenogenese häufig als evolutionäre Sackgasse angesehen wird (MAYR 1967, Ax 1984). Die Anhäufung schädlicher Mutationen führe ohne Genaustausch, so die als "MULLER'S Ratchet" bekannte These, früher oder später zur Elimination des Clons und in Folge auch der entsprechenden Art. Allerdings zeigt der Fall der obligat parthenogenetischen Rotatorien-Ordnung Bdelloidea, daß diese Annahme nicht ohne weiteres für alle parthenogenetischen Organismen gültig ist. HENSLEE (1966, zit. nach TEMPLETON 1982) berichtet ebenfalls von Untersuchungen, die dieses "Vorurteil" in Frage stellen und GABRIEL & WAGNER (1988) konnten zeigen, daß der negative Einfluß von Mutationen auf die Evolution parthenogenetischer Organismen geringer ist, als man gemeinhin annimmt. Dies hängt allerdings auch vom Typ der verwirklichten Parthenogenese ab (HUGHES 1989). Rasche genetische und damit evolutionäre Veränderung, die einen Genaustausch und damit sexuelle Fortpflanzung erfordert, scheint für obligat parthenogenetische Organismen relativ unwichtig zu sein, wie HUGHES

(1989) bemerkt. Viel wichtiger ist ihr Vorteil durch die größeren Kolonisierungsfähigkeiten bei der Nutzung temporärer und marginaler Habitate. Für *Tectocephus* ist dieser Aspekt vor allem dadurch interessant, daß dem systematischen Umfeld von *Tectocephus* zugeordnete Taxa generell die Fähigkeit besitzen, extremere Habitate zu besiedeln (s.u.). Offensichtlich verschafft die parthenogenetische Fortpflanzung auch *Tectocephus* einen Vorteil und führt zu der auch innerhalb der *Tectocephus*-Verwandschaft wohl erfolgreichsten Verbreitung, sowohl in geographischer als auch in ökologischer Hinsicht.

Mehrere Beispiele zeigen, daß parthenogenetische Fortpflanzungsweise zu verstärkter Variabilität führen kann. Neben *Tectocephus* kann dies auch an *Rostozetes foveolatus* (BECK 1965) oder *Platynothrus peltifer* (GRANDJEAN 1971-1973, TRAVÉ & OLSZANOWSKI 1988) beobachtet werden.

5.1.1 Variabilität und Diskontinuität der Merkmale innerhalb der Gattung *Tectocephus*

Körperlänge

Bei den Untersuchungen zeigten sich Schwerpunktsunterschiede in der Körpergröße zwischen *T. velatus* und *T. minor*, so daß generell die *T. minor*-Individuen als die kleineren gelten müssen. Doch gilt dies nur bedingt, da *T. velatus* auch fast das ganze *T. minor*-Größenspektrum umfaßt. Die untersuchten *T. velatus* zeigen eine insgesamt sehr starke Größenvariabilität, von 255 bis etwa 400 µm. Möglicherweise treten auch noch größere Individuen auf, da FUJIKAWA (1988a) von 455 µm berichtet.

Zunächst erscheint dieser Größenumfang überraschend und man neigt zu der Annahme, daß bei dieser Variabilitätsbreite mehrere Arten oder Unterarten enthalten sein müßten. Doch scheint dies gerade für parthenogenetische Oribatiden nicht ungewöhnlich, wie das Größenspektrum von 640 bis 980 µm bei *Platynothrus peltifer* zeigt (TRAVÉ & OLSZANOWSKI 1988). Dies entspricht ziemlich genau dem hier bei *T. velatus* gefundenen relativen (1,5fachen) Unterschied zwischen den größten und kleinsten Individuen.

Die Körperlänge ist also kein Merkmal, an dem sich verschiedene *Tectocephus*-Arten eindeutig unterscheiden ließen.

Notogaster

Notogasterborsten: Die Untersuchung der Variabilität der Notogasterborstenstellung ergab keine Hinweise auf eine potentielle Stabilität bestimmter Muster, die eine Trennung in mehrere Gruppen erlauben würde. Auch zwischen *T. velatus* und *T. minor* kann anhand dieses Merkmals nicht unterschieden werden. Dies stimmt auch mit Ergebnissen von JACOT (1937) überein, der bei *Tectocephus* spp. keine Unterschiede fand, die eine sich darauf stützende Abgrenzung erlauben würden. Die Notogasterborstenstellung scheint eher als Merk-

mal der Systematik auf höherem taxonomischen Niveau hervorzutreten, wo auffälligere und konstante Unterschiede eine Rolle spielen, z.B. die ausschließlich laterale oder die kreisförmige Anordnung von Notogasterborsten.

Das gilt offensichtlich ebenso für die Anzahl und Länge der Notogasterborsten. Es scheint bei Höheren Oribatei durchaus vorzukommen, daß bei manchen Exemplaren Neotrichie auf dem Notogaster auftritt. So können auch Individuen mit unterschiedlichen Borstenanzahlen auf den beiden Notogasterhälften auftreten, wie beispielsweise eigene Beobachtungen an *Oribatula tibialis* zeigen. Die bei einem *Tectocephus velatus*-Individuum aufgetretene Neotrichie mit 11 Paar Notogasterborsten darf daher nicht überbewertet werden, vor allem auch, weil dies das bisher einzige in dieser Hinsicht abweichende Individuum blieb.

Auch die Länge der Notogasterborsten variiert bei *Tectocephus*-Individuen. Sie wurde nicht weiter quantifiziert. Angesichts der Berichte über die starke Variabilität der Notogasterborstenlänge bei anderen Oribatiden erscheint dies auch nicht erfolversprechend, wie dies auch BURYN & USHER (1986) bei *Oppia loxolineata* oder TRAVÉ & OLSZANOWSKI (1988) bei *Platynothrus peltifer* feststellten. Bei der letztgenannten Art können sich die Borstenlängen um den Faktor 2 unterscheiden.

Notogasterform und Eindellungen: Eine weit verbreitete Methode, *T. velatus* und *T. sarekensis* voneinander zu trennen, beruht auf der mehr oder weniger deutlichen Sichtbarkeit von symmetrischen Notogastereindellungen. Der Schlüssel für die Gattung *Tectocephus* von SELLNICK (in BROHMER et al. 1928) benutzt dieses Merkmal allerdings nicht, auch nicht in der Ergänzung (1960) nach Erscheinen der Revision von KNÜLLE (1954).

Die Abbildung in "British Oribatidae" (MICHAEL 1882) läßt keinen Zweifel daran, daß MICHAEL für die Beschreibung von *T. velatus* (mindestens auch) Exemplare mit Notogastereindellungen vorlagen. Zu dieser Ansicht gelangt auch HAARLØV (1952). TRÄGÄRDH (1910) erwähnt dieses Merkmal von *T. velatus* var. *sarekensis* jedoch nicht, obwohl die Beschreibung sonst, vor allem die Unterschiede betreffend, recht ausführlich ist. Demnach hat er also dieses Merkmal nicht als abgrenzend angesehen.

JACOT (1937) fand bei seinen Untersuchungen *Tectocephus*-Individuen mit und ohne Notogastereindellungen. Er bezeichnet jedoch beide Formen als *T. velatus* var. *expansus* und kommt zu dem Schluß, daß es sich dabei um eine dimorphe Art handeln muß, wobei Geschlechtsdimorphismus aufgrund des Fehlens von Männchen ausgeschlossen ist. An anderen Stellen findet er außerdem Zwischenformen mit zwei Paar Notogastereindrücken im vorderen Teil. Dies entspricht auch den vorliegenden Beobachtungen. Allerdings wurden solche Zwischenformen nicht nur an verschiedenen Lokalitäten beobachtet, wie dies JACOT (1937) berichtet, sondern an Individuen ein- und desselben Standorts (z.B. Schluttenbach/Schwarzwald). Doch wurden auch

weitere Zwischenformen gefunden.

Diese Beobachtungen und die oben geschilderten anderer Autoren lassen den taxonomischen Wert eines solchen Merkmals drastisch sinken. Es ist daher nicht sinnvoll, taxonomische Abgrenzungen mit dem Auftreten von Notogaster-Eindellungen zu begründen, wenn auch *T. minor*-Individuen im Gegensatz zu *T. velatus* stets nur ganz schwache Eindrücke und Eindellungen im lateralen Notogasterbereich des Pteromorphenansatzes ausbilden, jedoch niemals ausgeprägte symmetrische Eindellungen auf der Notogasteroberfläche.

Notogasterlyrifissuren 'im': KNÜLLE (1954) berichtet von Unterschieden in der Länge der Notogaster-Lyrifissuren 'im' bei den Individuen, die er als *T. tenuis* und *T. translamellatus* beschreibt. Neben den Lamellarstrukturen dienen sie ihm auch als Abgrenzungsmerkmale. Als Bezugsgröße verwendet er die Translamellenlänge. Dabei sind die Lyrifissuren seines *T. translamellatus* sehr viel kürzer und die seiner *T. tenuis*-Exemplare fast so lang wie die jeweilige Translamelle - im Gegensatz zu den deutlich kürzeren seiner *T. velatus*-Individuen.

Für *T. velatus* und *T. translamellatus* nennt KNÜLLE (1954) auch die Länge von Genu I als Vergleichsgröße für die Lyrifissurlänge (*T. velatus*: "wenig länger", *T. translamellatus*: "deutlich kürzer", KNÜLLE 1954).

Da für die Merkmalsanalyse je ein Individuum, das unter Vorbehalt den Formen *T. translamellatus* bzw. *T. tenuis* zugeordnet werden kann, verwendet wurde, ist ein Vergleich mit den Angaben KNÜLLES interessant. Für den Vergleich der Lyrifissurlänge mit der Länge von Genu I müßte das *T. translamellatus*-Individuum zu *T. velatus* gestellt werden, da Genu I und die Lyrifissur 'im' praktisch gleich lang sind. Zwar wies das *T. tenuis*-Exemplar erwartungsgemäß den höchsten Wert auf, allerdings dicht gefolgt von Individuen, die mit Sicherheit nicht zu KNÜLLES *T. tenuis* zu rechnen sind.

Was den Vergleich mit der Translamelle betrifft, so zeigt sich, daß bei keinem Individuum die 'im'-Länge die Länge der Translamelle erreicht. Im äußersten Fall erreicht sie zwei Drittel der Translamellenlänge - ausgerechnet bei dem Exemplar, das als *T. translamellatus* nach KNÜLLE (1954) sehr viel kürzere Lyrifissuren als die übrigen besitzen müßte. Den zweithöchsten Wert zeigt das *T. tenuis*-Individuum (60%). Alle übrigen *T. velatus* zuzuordnenden Individuen der Merkmalsanalyse zeigen eine im Vergleich zur Translamelle sehr viel kürzere Lyrifissur.

Selbst wenn zuweilen einzelne Individuengruppen unterschiedlich lange Lyrifissuren besitzen (z.B. Norwegen/Sotra, *T. velatus*, s. Abb. 8), ist doch keine, für eine potentielle Arttrennung notwendige, klare Diskontinuität zu erkennen, zumal eine einseitig stark verkürzte Lyrifissur ohne jeden erkennbaren Zusammenhang zu anderen Merkmalen auftritt. So scheint es sich auch hier wieder eher um ein für die spezifische Unterscheidung von potentiellen *Tectocephus*-Arten völlig unbrauchbares Merkmal zu handeln, das zwar an einzelnen

Standorten einzelne Individuengruppen unterscheidet, ansonsten aber einer starken individuellen Variabilität unterliegt und zudem Anfälligkeit für stark abweichende Ausprägungen zeigt. Auch GRANDJEAN (1971) berichtet über Abweichungen bis hin zum Fehlen der Notogasterlyrifissuren 'im' bei verschiedenen Clonen von *Platynothrus peltifer*.

Merkmale mit solchen Eigenschaften sind jedoch prinzipiell als Arttrennungsmerkmale abzulehnen.

Pteromorphen

Auch die Pteromorphen sind in ihrer Ausbildung variabel. Trotzdem können hier Unterschiede in der relativen Größe und Form zwischen *T. minor*- und *T. velatus*-Individuen festgestellt werden. Allerdings überschneiden sich die beiden Variabilitätsspektren etwas, so daß dieses Merkmal nicht allein als Abgrenzungsmerkmal dienen kann.

Die kleinsten Pteromorphen wurden an Individuen aus Kanada/Victoria Island und aus Bolivien festgestellt. Gemeinsame klimatische und ökologische Faktoren dürften jedoch bei so unterschiedlichen Standorten wie dem arktischen Victoria Island und dem Nebelwald in Bolivien keine Rolle spielen.

Prodorsum

Die häufigsten Unterscheidungsmerkmale der Beschreibungen verschiedener *Tectocephus*-Arten liegen im Bereich des Prodorsum, und dabei ist die Cuspisform von besonderer Bedeutung.

Lamellen und Cuspides: Wie bereits weiter oben dargestellt, treten praktisch alle theoretisch denkbaren Cuspisformen zwischen den Extremen auf, jedoch keine direkten Übergangsformen von den ganz breiten Cuspisformen, wie Code-Typ "27" zu den Cuspides von "*T. knullei*"-Formen, die bereits an der Basis (Translamelle) deutlich verbreitert waren. Allerdings zeigen sich auch diese Cuspisformen variabel. Außerdem treten im Zusammenhang mit dem Lamellargerüst mehrere aberante Formen auf, wie beispielsweise die einseitig verkürzte Cuspis ohne Lamellarborste, die an mehreren Standorten gefunden wurde, oder eine beidseitig noch stärker verkürzte Cuspis, die praktisch kaum ausgebildet ist, jedoch an beiden Seiten mit Lamellarborsten versehen ist, worüber MURPHY & JALIL (1964) berichten.

Die Cuspis-Ausprägung scheint in keinem Zusammenhang mit dem Standort zu stehen. An manchen Standorten zeigen die untersuchten Individuen nur einen geringen Ausschnitt aus dem Variabilitätsspektrum, an anderen umfassen sie einen weiten Bereich. Es konnte keine Abhängigkeit von irgendeinem Standortfaktor (klimatische Bedingungen, geographische Lage, ökologische Faktoren) festgestellt werden.

Die starke Variabilität, die sich auch im Vergleich der beiden Seiten eines Individuums zeigt, läßt keinerlei eindeutige Abgrenzungen zu, außer der Abgrenzung von Formen mit vergrößerter Cuspis ("*T. knullei*", s.u.). Das

Auftreten zahlreicher aberranter Formen spricht aber gegen eine Bedeutung der Cuspis-Ausprägung als Artabgrenzungsmerkmal.

Auf einen potentiellen Zusammenhang der Cuspisform mit der Translamellenausprägung oder mit der Ausbildung eines Linienmusters im Interlamellarbereich wird weiter unten eingegangen.

Variable Cuspisendungen treten bei Oribatiden häufiger auf, wie z.B. bei *Nemacepheus dentatus* AOKI 1968, der von AOKI zu den Tectocephelidae gestellt wurde (s.u.). Sehr stark variieren sie auch bei *Achipteria curta* AOKI 1970, die eine breite Cuspis mit starker individueller Variabilität sowohl in der Anzahl als auch in der Form und Größe der Cuspiszähne zeigt. *Lamellobates intermedius* NÜBEL-REIDELBACH & WOAS 1993 weist ebenfalls eine deutliche Variabilität in der Cuspisbildung auf. Auch aberrante Formen mit einer einseitig verkürzten Cuspis sind nicht auf *Tectocephus* beschränkt, wie das Beispiel von *Eupelops eximius* zeigt (SITNIKOVA 1973).

Interlamellarbereich: TRÄGÄRDH (1910) erwähnte in seiner Beschreibung von *T. velatus* var. *sarekensis* Längskiele hinter der Translamelle; dies dient als eines der Abgrenzungsmerkmale gegen *T. velatus*. So stellt beispielsweise AOKI (1964) seine *Tectocephus*-Individuen von der hawaiianischen Insel Laysan aufgrund dieses Merkmals zu *T. sarekensis*. Allerdings berichtet er, daß seine Individuen kleiner (maximal 310 µm) als die von TRÄGÄRDH (1910) oder KNÜLLE (1954) seien und im Gegensatz zu deren Individuen schmale Cuspisendungen zeigten. Längslinien zeigen im übrigen auch die von BERLESE (1913) unter *T. alatus* beschriebenen Tiere. Linienmuster im Interlamellarbereich treten ebenfalls bei den von VANEK (1960) beschriebenen *T. knullei* auf. Längslinienzeichnungen im Interlamellarbereich finden sich allerdings nie bei *T. minor*-Individuen; dies bestätigen auch die vorliegenden Untersuchungen, weshalb sich die folgenden Ausführungen nur auf den *T. velatus*-Komplex beziehen.

Sowohl die von TRÄGÄRDH (1910) als auch VANEK (1960) beschriebenen *Tectocephus*-Formen sind relativ groß. Es gibt jedoch keinen generellen Zusammenhang zwischen zunehmender Körperlänge und deutlicheren Mustertypen im Interlamellarbereich, da ein deutlich ausgebildetes Interlamellarbereichsmuster beim untersuchten Material bereits ab Körperlängen von 290 µm auftrat, während auch bei Individuen mit Körperlängen um 380 µm z.T. kein Längslinienmuster festgestellt werden konnte. Allerdings weisen die meisten Individuen mit der stärksten Ausprägung (Mustertyp "6") Körperlängen über 325 µm auf.

Ebenso besteht kein deutlicher Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Interlamellarbereichs-Musters und der Cuspisbildung. Könnte man aufgrund der Beschreibungen von TRÄGÄRDH (1910) und VANEK (1960) vermuten, daß ausgeprägte Längslinienmuster nur bei Individuen mit breiter Cuspis vorkommen, so läßt sich dies durch die vorhandenen Ergebnisse nicht stüt-

zen. Vielmehr konnte festgestellt werden, daß die stärkste Ausbildung, Mustertyp "6", bereits ab Cuspis-Typen von "16", also relativ schmalen Cuspides, auftritt. Dies stimmt mit den Beobachtungen AOKIS (1964) überein.

Bei den untersuchten Individuen, die Cuspides wie die *T. knullei*-Form zeigen, treten auch Exemplare mit nur ganz schwach angedeutetem Muster auf.

Daß das Längslinien-Muster, das erstmals von TRÄGÄRDH (1910) beschrieben worden war, nicht als Abgrenzungsmerkmal für *T. sarekensis* dienen kann, ergibt sich auch daraus, daß bereits KNÜLLE (1954) an einigen *T. tenuis*-Individuen mit schmalen Cuspides ein schwaches Muster fand. Auch am hier untersuchten Material konnte ein schwaches Muster bereits bei schmalen Cuspis-Typen gefunden werden. Weiterhin berichtet ABD-EL-HAMID (1965) von "länglichen, feinen, unregelmäßigen und verschwommenen Linien, deren Anordnung nicht feststeht" in seiner Wiederbeschreibung von *T. velatus*. Dazu kommt noch, daß die ganze Palette der Interlamellarmusterbildungen eigentlich ein Kontinuum darstellt. Dies gilt auch für die in der Codierung eindeutig getrennten Typen "0" und "1", wie an Quetschpräparaten zu beobachten ist, die unter Ölimmersion Andeutungen von Längsstrukturen zeigten, während im Übersichtsbild nichts davon zu erkennen war.

Die Bedeutung des Interlamellarmusters als potentielles Trennungsmerkmal wird durch diese Ergebnisse deutlich reduziert.

Häufig wurde auch das Vorhandensein oder Fehlen einer Cuticularpunktierung als Unterscheidungsmerkmal von *Tectocephus*-Arten bzw. Varietäten verwendet (KNÜLLE 1954). Doch scheint es sich dabei eher um ein Problem der Sichtbarkeit als um das tatsächliche Fehlen dieses Merkmals zu handeln, da Cerotegument-Auflagerung oder dunkle Färbung bzw. ungenügende Aufhellung die Erkennbarkeit der Punktierung erschweren. Bei dieser, an manchen *Tectocephus*-Individuen jedoch relativ deutlichen Punktierung handelt es sich um Tuberkel der Cuticula, die v.a. im REM-Bild deutlicher werden. Allerdings beschränken sich diese Tuberkel nicht auf die Interlamellarregion, sondern sind z.B. auch auf der Noto-gastercuticula zu finden. Ob anhand eventueller Größen- und Dichteunterschiede etc. der Tuberkel Diskontinuitäten im Variabilitätsspektrum festgestellt werden können, die zur Abgrenzung z.B. von Ökotypen innerhalb von *T. velatus* oder auch *T. minor* führen, läßt sich so nicht generell feststellen. Dazu wären umfangreichere Vergleichsuntersuchungen mit dem REM notwendig.

Translamelle: Zwischen *T. velatus*- und *T. minor*-Individuen kann nur der eine Unterschied festgestellt werden, daß die untersuchten *T. minor*-Individuen keine Translamellen-Typen oberhalb "7" aufweisen. Dies ist nicht weiter erstaunlich, da beispielsweise der Translamellentyp "9" zwar bereits bei Individuen um 290 µm gefunden wurde, in der Regel jedoch erst bei Körperlängen

oberhalb 320 µm auftritt, während die meisten *T. minor*-Tiere unter 300 µm lang sind.

Die Ergebnisse der Variabilitätsuntersuchung zeigen auch, daß an unterschiedlichen Standorten unterschiedliche Schwerpunkte der Translamellenausbildung auftreten können. Es läßt sich für *T. velatus* die Aussage treffen, daß größere Tiere und Individuen mit sehr breiten Cuspides (Typ "25") eher stärkere Translamellen (Typen oberhalb "7") aufweisen. Daraus läßt sich jedoch nicht der Umkehrschluß ziehen, daß stärkere Translamellen nur bei größeren Exemplaren mit breiter Cuspis auftreten, sind diese Translamellen doch bereits bei Individuen mit relativ schmalen Cuspides, ab Cuspis-Typ "13" zu finden. Bei Exemplaren mit Translamellen bis Typ "3" traten am untersuchten Material immer Cuspis-Typen unter "25" auf. So liegt eigentlich nur ein grober Trend vor, der vermutlich auf die bei größeren Exemplaren häufig stärkere Sklerotisierung und stärkere Skulpturierung zurückzuführen ist. Eine genaue Abgrenzung läßt sich anhand dieses Merkmals nicht durchführen.

Ein ähnlicher Trend zeigt sich im Zusammenhang mit der Ausbildung von Linienmustern im Interlamellarbereich. Stark ausgeprägte Linienmuster vom Typ "6" wurden nur bei Individuen mit Translamellen-Typen "8" gefunden. Allerdings traten bei diesen Translamellentypen alle Interlamellarmustertypen auf. Somit besteht hier ebenfalls lediglich eine sehr schwache Tendenz, die sich auch darauf zurückführen läßt, daß sowohl Translamellentyp "9" als auch Interlamellarbereichs-Mustertyp "6" nur bei sehr dunklen Individuen auftreten, in gewisser Weise also gekoppelt sind.

Die Variabilitätsuntersuchungen haben gezeigt, daß anhand des Translamellentyps weder *T. velatus* von *T. minor*, noch potentielle Gruppen innerhalb dieser Arten voneinander unterschieden werden können.

Rostrum: Nach KNÜLLE (1954) ist die Ausprägung der Rostrum-Vorderkante ein Unterscheidungsmerkmal für *T. velatus* und *T. sarekensis*. Dabei soll eine abgerundete Kante bei *T. sarekensis* einer bei *T. velatus* in der Mitte leicht vorgewölbten Kante gegenüberstehen. Geht man wie KNÜLLE (1954) weiter davon aus, daß sich *T. velatus* und *T. sarekensis* auch durch ihre Cuspisform (schmale bzw. breite Endung) unterscheiden, so ist nach dem Zusammenhang zwischen den beiden Merkmalen zu fragen, also: Sind die abgerundeten Rostrum-Formen mit breiteren und die dreilappigen mit schmaleren Cuspisformen gekoppelt?

Dies ist nicht der Fall. Abgerundete Rostrumformen finden sich sowohl bei Individuen mit relativ breiter als auch relativ schmaler Cuspis, ebenso wie die eher dreilappigen Rostrumformen sowohl bei Exemplaren mit schmalen als auch mit breiten Cuspides. Abgesehen davon treten praktisch alle Ausprägungen der Rostrumvorderkante in einer kontinuierlichen Übergangsreihe von der abgerundeten zur stark dreilappigen Form auf (s.a. Abb. 26a); das Festlegen einer Grenze bleibt also willkürlich.

Die von KNÜLLE (1954) in seinem Material gefundene Unterscheidungsmöglichkeit läßt sich somit nicht als generelles Abgrenzungskriterium verwenden.

Im Totalpräparat entsteht der Eindruck der Dreilappigkeit des Rostrum auch durch die beiden lateralen, flügelartigen Rostrallamellen. Diese verschmälern sich zwar jeweils rostrad und caudad, wie im Quetschpräparat zu beobachten ist. In der Aufsicht im Totalpräparat erscheinen sie jedoch durch die lateral abfallenden und gleichzeitig caudad umbiegenden Rostral- bzw. Prodorsalwände anteriolateral als Verlängerung des medianen Teils der Rostrumvorderkante, da sie lateral auf einem kurzen Stück über das Rostrum hinausragen. Die eigentliche Rostrumvorderkante kreuzt die Rostrallamelle erst kurz dahinter in einem mehr oder weniger stumpfen Winkel.

Wie bereits weiter oben dargelegt, steht die Ausprägung und dreidimensionale Anordnung der Rostrallamellen in direktem Zusammenhang mit der der Cuspis, so daß Cuspis und Ausbildung des Rostralbereichs als zwangskorrelierte Merkmale angesehen werden müssen.

Die Rostrallamellen lösen sich bei manchen Individuen zusammen mit der dazwischenliegenden (Epi-?) Cuticulafläche relativ leicht ab. Dies läßt sich z.B. in manchen Quetschpräparaten beobachten, wo diese Strukturen gegen die anteriore und laterale Rostrumkante verschoben sind. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß dies mit der Dauer oder Temperatur der Milchsäurebehandlung zusammenhängt. Doch scheint diese Eigenschaft, sich leicht als ganze Struktur vom Rostrum abzulösen, Voraussetzung zu sein für die Bildung von Formen, die von ОНКУБО (1981) als *T. elegans* beschrieben wurden. Die von ОНКУБО als "rostral appendage" beschriebene Struktur entsteht vermutlich durch Ablösung des Rostrallamellarbereichs.

Im Zusammenhang mit der Ablösung der Epicuticula im Rostralbereich erscheint ein anderes Phänomen interessant, nämlich die Rostraleinschnitte, die KNÜLLE (1954) für *T. cuspidentatus* (syn. *T. minor* BERLESE 1913, s.o.) beschreibt. Wie in Abb. 45 gezeigt, ist die Cuticula der *T. minor*-Individuen in diesem Bereich offensichtlich relativ dünn und besteht vermutlich nur aus Cerotegument und Epicuticula. Es scheinen auch Fälle ohne Epicuticula in diesem Bereich aufzutreten, was durch die Cerotegumentaufgabe meist nicht eindeutig festzustellen ist. Auch bei manchen anderen *Tectocephus*-Exemplaren konnte beobachtet werden, daß an der gleichen Stelle die Cuticula relativ hell, also dünn war. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, daß die Cuticula an dieser Stelle, u.U. im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme, besonders beansprucht wird und so vielleicht "Abnutzungserscheinungen" zeigen kann.

Rostrum und Lamellargerüst scheinen bei Höheren Oribatei insgesamt ein sehr variabler Bereich zu sein, worauf bereits weiter oben hingewiesen wurde (*Nemacephus*, *Achipteria*, *Eupelops*).

Sensillus: Obwohl die Lage des Sensillus bei der Präparation einen erheblichen Einfluß auf das Erscheinungsbild hat und auch eine intraspezifische Variabilität auftritt, wird die Sensillusform häufig als Unterscheidungsmerkmal bei neu beschriebenen Arten benutzt (s.u.). Wie fraglich ein solches Vorgehen ist, zeigen die Beobachtungen von FUJIKAWA (1988b). FUJIKAWA stellte fest, daß sowohl bei *T. velatus* als auch bei *T. minor* ein ganz erhebliches Spektrum an Variabilität bei der Sensillus-Form auftreten kann. Im Laufe eines Jahres konnten bei beiden *Tectocephus*-Arten Individuen mit spiniformen Sensillen beobachtet werden. FUJIKAWA vermutet, daß dies die Folge besonders niedriger Temperaturen zu bestimmten Jahreszeiten ist.

Ventralplatte

Bei *Tectocephus* erwiesen sich vor allem Merkmale der Ventralplatte als taxonomisch besonders bedeutsam.

Von zentraler Bedeutung erscheint die konstante Ausbildung der Carina circumpedalis in zwei unterschiedlichen Formen: flach, bandförmig bei *T. velatus* und als schmale, erhabene Leiste bei *T. minor*. Dies ist ein Merkmal, auf das bisher in der entsprechenden Literatur nicht verwiesen wurde. Das gilt auch für die weniger auffällige, aber dennoch eindeutige Skulpturierung oberhalb Acetabulum III.

Dagegen hat KNÜLLE (1954) bereits auf die Unterschiede in der Lage der Adanallyrifissuren 'iad' hingewiesen und sie als Grundlage für die Abgrenzung seiner als *T. cuspidentatus* beschriebenen Art verwendet, wobei es sich um ein nomen novum für *T. minor* BERLESE 1913 handelt (s.u.). Diese Unterscheidung von *T. velatus* und *T. minor* ließ sich bestätigen, wenn auch der Winkel, den die beiden Adanallyrifissuren einschließen, beispielsweise bei *T. velatus*-Individuen eines Standorts recht variabel sein kann (Tab. 9), was auch FUJIKAWA (1988b) feststellte.

Ein weiteres Merkmal zur Unterscheidung von *T. velatus* und *T. minor* ist neu und betrifft die Länge der Epimeralregion im Verhältnis zu Körperlänge bzw. gesamten Ventralplattenlänge, die, wie sich herausgestellt hat, bei *T. minor* in der Regel deutlich länger ist als bei *T. velatus*. Hiermit kann zwar keine absolute Trennung erreicht werden, aber die Tendenzen und Schwerpunkte sind eindeutig und die gefundenen Überschneidungen nur gering.

Der Ventralseite scheint also eine größere taxonomische Bedeutung zuzukommen als dies bisher in der Literatur der Fall ist.

Allerdings sind auch hier Merkmale zu finden, die eine starke Variabilität ohne erkennbare taxonomische Relevanz zeigen, wie die Anzahl und Stellung der Genitalborsten. Zwar ist die Anzahl insofern von Bedeutung, als sie u.a. von der der Carabodidae abweicht und somit eine Zuordnung von *Tectocephus* zu dieser Gruppe nicht gerechtfertigt ist, wie sie noch durch KNÜLLE (1954)

erfolgt, der von nur 4 Genitalborstenpaaren ausgeht. Die individuelle Variabilität zeigt sich ganz besonders darin, daß häufig eine unterschiedliche Ausbildung auf den beiden Genitalklappen eines Individuums auftritt, sowohl was die Ausbildung von 5 oder 6 Genitalborsten pro Genitalklappe als auch deren Stellung betrifft. Über solche Beobachtungen berichtet auch FUJIKAWA (1988b), die zudem noch eine gelegentlich auftretende Neotrichie (bis zu 7 Genitalborsten) bei *T. velatus* entdeckte.

Bei *Rostrozetes foveolatus* zeigt sich die Anzahl der Borsten pro Genitalklappe ebenfalls in diesem Rahmen variabel, während sie bei anderen *Rostrozetes*-Arten, die sich im Gegensatz zu *R. foveolatus* bisexuell fortpflanzen, konstant bleibt (BECK 1965). Ein ähnliches Phänomen stellten auch GRANDJEAN (1971-1973) und TRAVÉ & OLSZANOWSKI (1988) an der ebenfalls parthenogenetischen Art *Platynothrus peltifer* fest.

Beine

An den Hinterbeinen wurde ein neues Merkmal entdeckt, an dem *T. velatus* und *T. minor* unterschieden werden können. Es handelt sich dabei um einen dorsalen Sporn bzw. dornförmigen Fortsatz am proximalen Ende auf der antiaxialen Seite der Trochanteren III und IV bei *T. minor*. Soweit die Untersuchungen zeigen, ist dieses Merkmal stabil. Ein solcher Sporn tritt an der gleichen Stelle auch bei *Proteremaeus nebaikini* BEHAN-PELLETIER & RYABININ 1991 auf, ein ähnlicher ist auch bei *Cepheus*, *Liacarus*, *Cultroribula* oder *Mesoplophora pulchra* (GRANDJEAN 1965) ausgebildet.

Die Anzahl der Beinborsten scheint in engem Rahmen variabel zu sein, wie die unterschiedlichen Angaben in ABD-EL-HAMID (1965) und KOK (1968), auch im Vergleich zu den Befunden am hier untersuchten Material, zeigen. Dies trifft wohl auch auf *T. minor* zu, wie BERNINI (1973) berichtet (im Vergleich seiner Individuen mit den BERLESEschen Tieren), der zudem leicht abweichende Borstenformeln angibt. Dies scheint besonders für sich parthenogenetisch fortpflanzende Oribatiden nicht ungewöhnlich zu sein. Auch GRANDJEAN (1971) berichtet von Abweichungen in den Beinborsten-Formeln für verschiedene Individuen von *Platynothrus peltifer*.

Daher scheint die Anzahl der Beinborsten ein ungeeignetes Merkmal zur Artunterscheidung, vor allem, wenn man noch berücksichtigt, daß Borsten leicht ausbrechen können und die Insertionsstellen dann übersehen werden.

5.1.2 Spaltungs- und Clusteranalysen

Die Merkmalsanalyse nach WoAs kann im weitesten Sinne als divisives Clusterverfahren aufgefaßt werden, während die Clusteranalysen s.str. als hierarchische (mathematische) Verfahren durchgeführt wurden. Interessanterweise unterscheidet sich das Ergebnis kaum. In beiden Fällen ist die Abgrenzung zwischen *T. minor* und *T. velatus*, aber auch nur diese, eindeutig.

Anhand der Clusteranalysen verschiedener Standorte zeigt sich, daß eine bestimmte Gruppe anhand ihrer spezifischen Merkmalskombination häufig nur an einem Standort eindeutig abzutrennen ist, während sie an anderen Orten mit einem größeren Variabilitätsspektrum nicht abgrenzbar bleibt. Immer wiederkehrende Merkmalskombinationen, beispielsweise mit einem bestimmten Ausschnitt aus dem Körperlängenspektrum o.ä., die zu einer Abgrenzung von stabilen Gruppen und damit potentiellen taxonomischen Einheiten führen, ließen sich so außer auf der Ebene *T. velatus/T. minor* nicht erkennen. Alle Trennungen, die außerhalb der *T. velatus/T. minor*-Abgrenzung erfolgen, können daher nur als Abtrennung einzelner Clone angesehen werden.

5.1.3 Geographischer und ökologischer Einfluß

Bei der Beurteilung der taxonomischen Bedeutung der Merkmalsvariabilität stellt der potentielle Einfluß ökologischer oder geographischer Faktoren einen nicht zu vernachlässigenden Aspekt dar. Sind vorhandene Unterschiede und die Ausbildung bestimmter Merkmalskombinationen von solchen Faktoren abhängig und können so ökologische oder geographische Rassen, wie sie für *Tectocephus* beispielsweise von HAARLØV (1942) vermutet wurden, erkannt werden?

KNÜLLE (1954) schließt aus seinen Funden, daß *Tectocephus*-Individuen mit schmaler Cuspis auf trockenen Standorten und Exemplare mit sehr breiter Cuspis in feuchten Habitaten auftreten. Er trennt beide Formen als "gute Arten" (*T. tenuis*, *T. concurvatus*). Anhand der weiter oben ausführlich erläuterten Variabilitätsuntersuchungen wird jedoch klar, daß zwar die Extreme jeweils gegeneinander abgegrenzt werden können, daß jedoch sämtliche Übergangsformen der Cuspis-Formen existieren und auch an einem Standort vorkommen können. Zudem läßt sich eine Beschränkung von Individuen mit relativ schmalen Cuspides auf trockene, sandige und von Individuen mit relativ breiten Cuspides auf feuchte Standorte nicht belegen, wie mehrere Beispiele zeigen. Zwar fand WEIGMANN (pers. Mitt.) auf Sylt Exemplare mit sehr schmalen Cuspides, jedoch wies ein erheblicher Anteil der Individuen aus der Kiefernplantation in der Bretagne (Sandboden) relativ breite Cuspides auf, während ein deutlicher Teil der Individuen von dem feuchten Standort Norwegen/Sotra relativ schmale Cuspides zeigte. Nach den Vermutungen KNÜLLES müßten also die Individuen des Trockenrasens aus Slowakei/Kosice schmale Cuspides besitzen, im Gegensatz dazu zeigten jedoch die meisten relativ breite Cuspides.

An den untersuchten nordamerikanischen Standorten (Abb. 5) kann man eine Abhängigkeit der Körperlänge von geographisch-klimatischen Faktoren vermuten. Die graduelle Abnahme der Körperlängen von Norden nach Süden, die an den Standorten in Nordamerika festgestellt wurde, erinnert an die BERGMANNSCHE Regel bei Homoiothermen.

Auch TRÄGÄRDH (1904) stellte bei seinen Untersuchungen fest, daß die arktischen Oribatiden im Durchschnitt größer sind als Oribatiden wärmerer bzw. südlicher gelegener Regionen. Die größten Tiere von *T. velatus* meiner Untersuchungen (Länge bis knapp 400 µm) stammen von Victoria Island (Nord-Kanada), die kleinsten (255 bzw. 260 µm) aus dem Sudan und von einer kleinen Insel vor Bergen/Norwegen (Norwegen/Sotra). Die geographische Breite kann also hier nicht der ausschlaggebende Faktor sein. Die Temperatur könnte eine Rolle spielen, da die Jahresdurchschnittstemperatur von Victoria Island sehr viel geringer ist als die in Bergen oder im Sudan. Generell würde dann eine höhere Temperatur kleinere Individuen bedingen. Daß diese Erklärung zu einfach wäre, wird an den relativ großen Individuen beispielsweise aus Spanien/Navarra (bis 340 µm) oder den bis 380 µm großen Individuen eines Trockenrasens aus Slowakei/Kosice klar. Meereshöhe und Feuchtigkeit bzw. Niederschlagsmengen können ebenfalls als potentielle Einflußgrößen betrachtet werden. Ausgehend von den Tieren aus Norwegen und Victoria Island könnte man den Schluß ziehen, daß in Gebieten mit hohen jährlichen Niederschlagsmengen wie in Norwegen/Sotra kleinere Individuen einen Selektionsvorteil besitzen, während in trockeneren Gebieten eher größere Individuen zu finden wären. Doch schon durch den Größenumfang der Exemplare der Proben aus den relativ niederschlagsreichen Alpenregionen wird dies wieder in Frage gestellt (Tab. 3). Auch bei der Meereshöhe läßt sich kein eindeutiges Muster finden. Die Proben von Nahoni Range in Nordwest-Kanada und aus der Schweiz/Graubünden stammen von etwa der gleichen Meereshöhe (1300 - 1350 m), zeigen jedoch ein ganz anderes Längenspektrum (Graubünden: 290 - 325 µm; Nahoni Range: 335 - 370 µm).

Nach der Hypothese von MILLAR & HICKLING (1990) sind solche Faktoren auch nicht entscheidend. Während die ursprüngliche Erklärung für die BERGMANNSCHE Regel die bei größeren Individuen geringere Oberfläche pro Körpergewicht und den daraus folgenden geringeren Wärmeverlust als Selektionsvorteil sah, wurde vor kurzem von MILLAR & HICKLING (1990) ein auf der Nahrungsverfügbarkeit und der potentiellen Dauer einer Hungerphase beruhendes Modell entwickelt. Danach würden in Habitaten mit regelmäßigen Phasen knapper Nahrung größere Individuen gegenüber ihren kleineren Artgenossen einen Selektionsvorteil besitzen, weil sie längere Perioden der Nahrungsknappheit überstehen könnten, während geringere Körpergröße sich bei konstanter, jedoch limitierter Verfügbarkeit der Nahrung günstiger auswirkt, da kleinere Individuen weniger Nahrung zur Aufrechterhaltung ihrer Lebensfunktionen benötigen. Eine ursächliche Einwirkung abiotischer Faktoren wie Temperatur, Höhe, geographische Breite etc. wäre somit nach MILLAR & HICKLING auszuschließen, da die Selektionsrichtung allein durch die Energetik erklärbar wäre. MILLAR & HICKLING entwickelten diese Hypo-

these für Säuger, also Homiotherme, doch könnte sie prinzipiell auch für Poikilotherme gelten.

Durch periodische Nahrungsverknappung hervorgerufene durchschnittlich größere Exemplare wären demnach in Regionen mit klimatisch extremeren Verhältnissen wie an den Standorten Kanada/Ellesmere Island, Victoria Island, Herschel Island, Nahoni Range und Österreich/Nordtirol zu erwarten. In Gebieten, in denen die Nahrung reichlicher und gleichmäßiger zur Verfügung steht, müßten eher kleinere Individuen auftreten. Zu dieser Kategorie kann man solche Standorte wie Sotra und Ulvik in Norwegen, die verschiedenen deutschen Gebiete, Nordspanien und die Bretagne zählen. Der Schwerpunkt der Körperlänge an den meisten Standorten liegt jedoch bei 295 - 320 µm. Das gilt auch für Norwegen/Sotra. Genau in diesem Bereich liegt aber auch die Variabilitätsbreite des Nord-Südgefälle der Proben vom nordwestamerikanischen Kontinent durchbrechenden Standorts Kanada/Kluane National Park. Eine eindeutige Erklärung würde also auch die Hypothese von MILLAR & HICKLING nicht bieten.

Dabei bleibt zu bedenken, daß eine abschließende Klärung der angesprochenen Fragen nur bei genauer Kenntnis der lokalen Umweltbedingungen und der mikroklimatischen Verhältnisse an den einzelnen Standorten möglich wäre. Generelle Werte von Jahresdurchschnittstemperaturen und Jahrestemperaturamplituden haben für Oribatiden sicher nur begrenzte Aussagekraft. Dasselbe gilt prinzipiell auch für andere Faktoren wie Feuchtigkeit- oder Vegetationsverhältnisse, die wiederum z.B. die Nahrungsverfügbarkeit und deren jahreszeitlichen Wechsel bestimmen.

Freilich können die Befunde auch als Zufallseinflüsse betrachtet werden, da die Variabilität schließlich von der der Gründertiere abhängt. Vielleicht handelte es sich auf Victoria bzw. Herschel Island beispielsweise um relativ große Individuen und im Sudan bzw. in Norwegen/Sotra um relativ kleine. Auch kann man die doch nur punktuell erfaßte und erfaßbare Variabilität als lückenhaft und somit nur zufällig ansehen.

Trotzdem läßt sich in Gebieten mit stärkeren Temperatur- und z.T. auch Feuchtigkeitsschwankungen eine Tendenz zu größeren Individuen feststellen. Beispiele dafür sind die nördlichen Standorte Kanadas, die Alpen (Österreich/Nordtirol und Italien/Trentino) und der Trockenrasen in Slowakei/Kosice. Gleichermaßen scheinen an Standorten mit ausgeglicheneren Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen kleinere Individuen aufzutreten. Dies kann an der durch den Golfstrom begünstigten Region der Westküste Norwegens, aber auch an den Exemplaren aus dem Sudan beobachtet werden. Gleichwohl besteht ein fundamentaler Unterschied zwischen diesen beiden letztgenannten Standorten hinsichtlich der absoluten Temperaturen, der Vegetation, der Böden etc.. Möglicherweise überlagern sich dabei verschiedene Einflüsse und Gradienten. Dies könnte auch auf die nordamerikanischen Standorte zu-

treffen (Abb. 5), wo z.B. die Kopplung eines Feuchtigkeitsgradienten mit dem Temperatur-Effekt (Nord-Südgefälle) denkbar wäre.

Morphologisch eindeutig zu unterscheidende *Tectocephus*-Formen, Unterarten oder gar weitere Arten ließen sich aufgrund ökologischer oder klimatisch-geographischer Differenzierung nicht gegeneinander abgrenzen. Allerdings scheint sich eine solche Differenzierung zwischen *T. velatus* und *T. minor* anzudeuten. Anhand der ausgewerteten Bodenstreu-Proben aus Schluttenbach/Schwarzwald läßt sich eine Bevorzugung von höheren Temperaturen durch *T. minor* (erhöhter Anteil im Sommer) und/oder eine höhere Resistenz von *T. velatus* gegen tiefere Temperaturen (erhöhter Anteil im Winter) vermuten. Doch ist dies nur als Tendenz zu erkennen, da an Standorten mit relativ hohen Temperatur- bzw. Feuchtigkeitsschwankungen, wie man sie bei Trockenrasenstandorten annehmen muß, z.T. nur *T. velatus* gefunden wurde (Slowakei/Kosice). Eimalige Proben sind jedoch nur Momentaufnahmen vom Zeitpunkt der Probennahme und haben damit nur beschränkte Aussagekraft.

BERNINI (1973) hält *T. minor* für eine südeuropäische bzw. mediterrane Art, die in Mitteleuropa von *T. bisignatus* bzw. *T. cuspidentatus* vertreten werde. Allerdings zeigten die Untersuchungen, daß *T. bisignatus* und *T. cuspidentatus* jüngere Synonyme zu *T. minor* BERLESE sind (s.u.). *T. minor* kann – auch durch das Auftreten beispielsweise in Norwegen – eigentlich nicht als südeuropäische oder mediterrane Art gelten. Wie *T. velatus* ist sie nicht nur in Europa, sondern auch in anderen Kontinenten vertreten. Allerdings sprechen auch die außereuropäischen Fundorte (Guadaloupe, Malaysia, Peru) für eine Bevorzugung von wärmeren, feuchteren Gebieten bzw. von Gebieten mit relativ geringen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen durch *T. minor*.

Wie stark die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche von *T. velatus* und *T. minor* tatsächlich sind, läßt sich erst dann feststellen, wenn genügend ökologische Untersuchungen vorliegen, in denen die *Tectocephus*-Individuen auf ihre Zugehörigkeit zu *T. minor* geprüft wurden, was bisher nicht der Fall ist.

5.1.4 Taxonomische Konsequenz der Variabilitätsuntersuchungen

Als Gesamtergebnis kann eine Trennung der Gattung *Tectocephus* in zwei deutlich zu unterscheidende Gruppen festgehalten werden, die *T. minor*- und die *T. velatus*-Gruppe. Es bleibt die Frage nach deren taxonomischem Rang. Dabei ist auch die – höchstwahrscheinlich obligat – parthenogenetische Fortpflanzungsweise zu berücksichtigen. Da die gängigen Artbegriffe nur mit Schwierigkeiten auf parthenogenetische Organismen anzuwenden sind, wird die morphologische Artabgrenzung bevorzugt (Ax 1984, MAYR 1984). *T. minor* und *T. velatus* sind morphologisch so unterschiedlich, daß sie als Morphospecies betrachtet werden können.

Innerhalb dieser beiden Morphospecies sind keine weiteren, abgesicherten Unterscheidungen möglich. Nach MAYR (1984) sind Unterarten nur als geographische Unterarten sinnvoll, doch ließen sich solche weder bei *T. velatus* noch *T. minor* in irgendeiner Weise erkennen. Die Benennung der beiden Arten mit *T. velatus* bzw. *T. minor* erfolgt in Einklang mit den Internationalen Zoologischen Nomenklaturregeln aufgrund der Priorität der Erstbeschreibung. Sowohl die Typusuntersuchungen als auch der Merkmalsvergleich nach der Originalbeschreibung zeigen die Übereinstimmungen.

T. velatus ist offensichtlich sehr variabel, wobei die Variabilität ganz bestimmte Merkmale betrifft, die wiederum - vermutlich über Pleiotropie und die Auswirkungen der Parthenogenese - andere Merkmale beeinflusst (z.B. Lamellargerüst). Obwohl Extremausbildungen innerhalb der Variabilität zunächst stabil erscheinen können, lassen sich doch, wie die Variabilitätsuntersuchungen zeigen, keine klaren Abgrenzungen erkennen. Immer wieder treten jedoch aberrante Formen auf, wie beispielsweise eine einseitig verkürzte Cuspis. *T. velatus* stellt damit also eine morphologisch sehr variable Art dar; *T. minor* ist als eine Art mit weniger auffällender Variabilität zu betrachten, bei der auch bisher kaum aberrante Formen gefunden wurden.

5.2 Die Bewertung der *Tectocephus*-Arten und -Varietäten der Literatur

Die Zahl von zwei morphologisch unterscheidbaren *Tectocephus*-Arten als Ergebnis dieser Arbeit steht in krassem Gegensatz zu der Fülle der in der Literatur beschriebenen Arten und Varietäten. Dabei muß jedoch der den Beschreibungen zugrunde liegende Artbegriff berücksichtigt werden. Diese Beschreibungen stammen z.T. aus einer Zeit, in der zwar der biologische Artbegriff bereits in weiten Kreisen akzeptiert worden war, von Taxonomen aber weiterhin der morphologisch-essentialistische Artbegriff angewendet wurde. Dieser ließ jedoch nur geringe Variabilität aufgrund "unvollkommener Manifestation des 'eidos', der Essenz," zu (MAYR 1984). Somit wurde folgerichtig jede vermeintlich stärkere Abweichung als neue Art oder neue Varietät beschrieben. Mit einem modernen Artbegriff ist dies jedoch kaum in Einklang zu bringen. Viele der beschriebenen Arten und Varietäten tauchen zudem nach ihrer Beschreibung nicht mehr oder höchstens sehr selten in der Literatur auf, was auf ihren Clon-Charakter hinweist. Im folgenden sollen die einzelnen Arten bzw. Varietäten aus der Literatur in ihrem Verhältnis zu den beiden hier abgegrenzten *Tectocephus*-Arten, *T. minor* und *T. velatus*, untersucht werden.

Tectocephus velatus var. *sarekensis* TRÄGÅRDH, 1910

1943 *Tectocephus sarekensis*, - BALOGH, All. Bizott., 39: 1-202

Die Körpergröße war zunächst eines der Merkmale, das diese Varietät kennzeichnete (TRÄGÅRDH 1910). Mit der genaueren Untersuchung KOKS (1968) dehnte sich der Größenbereich jedoch sehr stark aus (Länge zwischen 254 bis 362 µm), so daß im Prinzip die Größenvariabilität der gesamten Gattung *Tectocephus* eingeschlossen wurde. Dieses Merkmal fällt daher zur potentiellen Trennung aus.

KNÜLLE (1954) berichtet über die spezielle Zeichnung im Rostralfeld. Die beiden schwarzen Stäbchen, die er als für *T. sarekensis*-Formen typisch bezeichnet, konnten am hier untersuchten Material nicht festgestellt werden. KOK (1968) erwähnt diese und auch das hellgezeichnete Feld im Rostralbereich nicht. Diese Zeichnung, die von KNÜLLE allerdings auch für andere *Tectocephus*-Arten beschrieben wird, trat bei vielen der hier untersuchten Individuen mehr oder weniger deutlich auf. Das Auftreten des hellen Feldes oder auch dessen Deutlichkeit konnte nicht mit den anderen Merkmalen für die *T. sarekensis*-Form korreliert werden. Auch die Form der Vorderkante des Rostrum ist kein diskontinuierliches Merkmal (s.o.).

Nicht bestätigt werden konnte weiterhin eine abweichende Köpfchenform des Sensillus, dessen Erscheinungsbild stark von der Lage abhängt.

KOK (1968) und ABD-EL-HAMID (1965) geben unterschiedliche Borstenformeln für die Beine von *T. sarekensis* bzw. *T. velatus* an. Dabei handelt es sich um Abweichungen von 1-2 Borsten auf Tibia, Genu bzw. Femur. Die Abweichungen, die KOK (1968) und ABD-EL-HAMID (1965) angeben, sind vermutlich auf Standortunterschiede oder auf Folgen der parthenogenetischen Fortpflanzung zurückzuführen. Vierzehn Borsten auf Tibia IV treten bei Arten der eupheredermaten Gattungen *Damaeus* und *Belba* auf. Eine gelegentlich erhöhte Anzahl der Borsten auf Tibia IV bei *Tectocephus*, wie sie von ABD-EL-HAMID (1965) gefunden wurde, überrascht daher auch aufgrund der verwandtschaftlichen Beziehungen nicht.

Eine "stark chitinisierte" Translamelle, die ebenfalls als Kennzeichen von *T. sarekensis* angesehen wird, tritt nach KOK (1968) nicht bei allen Tieren auf. Zudem ist eine deutliche Translamelle ein Merkmal, das schon MICHAEL (1880) für *Tectocephus velatus* angibt. Am vorliegenden Vergleichsmaterial ließ sich auch die starke Variabilität der Translamellenausbildung und der Strukturen im Interlamellarbereich nachweisen.

So bleibt als letztes 'typisches' Merkmal nach TRÄGÅRDH (1910) und KNÜLLE (1954) die Form der Cuspides. Doch auch in diesem Fall ließ sich im Gegensatz zu KNÜLLE anhand des vorliegenden Materials eine Übergangsreihe zeigen.

Keines der für *T. sarekensis* angeblich typischen Merkmale zeigt also eindeutig trennenden Charakter. Gelegentlich wird als weiteres (in der Bestimmungspraxis z.T. auch als einziges) Kennzeichen die bei einigen, meist größeren und stärker sklerotisierten Individuen

deutlich erkennbaren 3 Paar, zur Körperlängsachse symmetrischen Eindellungen auf dem Notogaster genannt. Dieses Merkmal ist jedoch auch auf der Zeichnung von MICHAEL (1884) für *T. velatus* eindeutig zu erkennen. Wie anhand der Variabilitätsuntersuchungen gezeigt, tritt auch hier wieder eine starke Variabilität auf, wodurch dieses Merkmal als Abgrenzungs- und Diagnosemerkmal ebenfalls unbrauchbar wird.

Als *T. sarekensis* diagnostizierte Individuen gehören daher zur Art *T. velatus*.

***Tectocephus alatus* BERLESE, 1913**

T. alatus scheint der vorigen Form bezüglich Cuspides und Prodorsum-Strukturen ziemlich ähnlich zu sein. Die "Querfalte des Cephalothorax", die BERLESE beschreibt, kommt durch eine starke Skulpturierung des Prodorsum zustande.

T. alatus wurde als eine weitere "unvollkommene Manifestation der Essenz" beschrieben und ist auch als solche zu behandeln. Alle Merkmale, die sowohl BERLESE als auch HAARLÖV (1952) als Unterscheidungskriterien aufzählen, können diese Form nicht eindeutig von anderen unterscheiden. Auch die Untersuchung von BERLESES "typico"-Exemplar erbrachte keine weiteren Merkmale. Die Cuspisform fällt auch nicht aus der Variabilitätsreihe von *T. velatus* heraus und an den Typuspräparaten ist zu erkennen, daß die Lage der Adanallyrifissuren ebenfalls der von *T. velatus* entspricht.

T. alatus kann daher nicht mehr als eigene Art aufrecht erhalten werden und fällt unter *T. velatus*.

***Tectocephus tenuis* KNÜLLE, 1954**

Diese Art ist laut KNÜLLE durch schmalere Cuspides als *T. velatus* gekennzeichnet. Ein weiteres Merkmal, die relativ großen Notogaster-Lyrrifissuren, scheint nicht auf Individuen mit schmalen Cuspides beschränkt zu sein (s.o.).

Die Einstufung als Art durch KNÜLLE (1954) erfolgte aufgrund der in seinem Material fehlenden, vermittelnden Übergänge zu den *T. velatus*-Cuspisformen. Im vorliegenden Vergleichsmaterial konnten diese jedoch gefunden werden (Abb. 15, 17). Eine Abgrenzung aufgrund dieses Merkmals ist daher nicht sinnvoll. KNÜLLE (1954, 1957) hielt die Formen mit schmalen Cuspides auch deshalb für eine eigene Art, da er sie nur an trockenen, sandigen Standorten fand. Allerdings zeigen die Variabilitätsuntersuchungen verschiedener Standorte, daß Individuen mit schmalen Cuspides nicht auf solche Habitate beschränkt sind (s.o.). Dazu kommt die Einschätzung KNÜLLES (1954, Anmerkungen), daß *T. tenuis* nur dann als eigene Art anzusehen ist, wenn man *T. sarekensis* als eigene Species anerkennt. Eine Abgrenzung von *T. sarekensis* als eigene Art ist jedoch nicht möglich.

T. tenuis geht daher in der variablen Art *T. velatus* auf.

***Tectocephus translamellatus* KNÜLLE, 1954, *Tectocephus coniunctus* KNÜLLE, 1954, *Tectocephus concurvatus* KNÜLLE, 1954, *Tectocephus knullei* VANEK, 1960**

Diese Arten wurden aufgrund auffälliger Strukturen im Lamellar/Cuspis-Bereich beschrieben. Exemplare mit (teilweise) *T. translamellatus* und *T. knullei* entsprechenden Merkmalen wurden in der Merkmalsanalyse berücksichtigt. Keine dieser Formen konnte abgespalten werden.

Die Cuspis-Form von *T. concurvatus* kann gut in die Variabilitätsreihe bei *T. velatus* eingeordnet werden. Auch alle anderen Merkmale von *T. velatus* treffen auf diese Form zu. Eine eigene Art oder Unterart abzugrenzen, ist daher nicht gerechtfertigt.

Bei *T. translamellatus* tritt eine breite, überaus deutliche Translamelle, gekoppelt mit einer stark rostrad verjüngten Cuspis auf. Alle anderen Merkmale, die KNÜLLE (1954) als für diese Art typisch bezeichnet, konnten an hier untersuchten Individuen mit dieser Form des Lamellargerüsts nicht bestätigt werden. Da jedoch, wie die Variabilitätsuntersuchungen zeigen, das Lamellargerüst bei *Tectocephus* einen äußerst variablen Bereich darstellt und zudem extrem anfällig für die Ausbildung von Aberranzen zu sein scheint, kann auf ein solches Merkmal keine eigene Art aufgebaut werden. Auch fand KNÜLLE nur ein einziges Exemplar.

Von *T. coniunctus* fand KNÜLLE ebenfalls nur ein einziges Individuum. Dieses ist durch eine Lamellarplatte gekennzeichnet, wie sie in ähnlicher Form bei der mit *Tectocephus* verwandten Gattung *Epactozetes* auftritt. Alle anderen Merkmale (z.B. Adanallyrifissurstellung) verweisen auf *T. velatus*. Ein solches Individuum wurde bisher nicht wiedergefunden. Es scheint daher eine sehr seltene aberrante Ausbildung des Lamellargerüsts von *T. velatus* zu sein, das dessen außerordentliche Variabilität verdeutlicht. Diese Meinung vertritt auch HAARLÖV (1957).

VANEK beschrieb 1960 die Art *T. knullei*, die ausgeprägt breite Cuspides besitzt (vgl. Abb. 3, Nr. 21). Individuen mit solchen Cuspides scheinen relativ selten aufzutreten. Bisher sind sie nach meinen Kenntnissen nur von KNÜLLE (1954, unter *T. triangulatus*, nom. nud., ein einziges Exemplar), VANEK (1960) in Mittelböhmen, WIKTOROWICZ (1973) in Polen und nach DZAPARIDZE (1985) im europäischen Teil der ehemaligen Sowjetunion sowie von mir in Osthessen gefunden worden. Allerdings konnte ich solche Exemplare bei einer weiteren Aufsammlung am selben Ort nicht wiederfinden. Dies deckt sich mit den Erfahrungen von VANEK (1960), der erst mehrere Jahre später an derselben Stelle wieder *T. knullei* fand.

Aus den Fundorten läßt sich zunächst eine kontinentale Verbreitung vermuten, jedoch liegt der Fundort von WIKTOROWICZ im nördlichen Teil Polens, also im klimatischen Einzugsbereich der Ostsee. Nach WIKTOROWICZ (1973) ist *T. knullei* wärme- und trockenheitsliebend, doch ist

der Fundort in Osthessen weder als trocken noch als warm zu bezeichnen.

Nach VANEK (1960) und nach meinen Untersuchungen beschränken sich die Abweichungen dieser Form von anderen *T. velatus*-Exemplaren auf die Merkmale des Lamellargerüsts bzw. damit zusammenhängende Rostralmerkmale. Diese Form ist die einzige, die sich morphologisch von den übrigen *T. velatus* unterscheidet und von deren Cuspis-Form keine vollständigen Übergänge zu den breiten Cuspides gefunden wurden. Bei der Merkmalsanalyse konnte ein Individuum mit solchen Cuspides allerdings nicht abgespalten werden. Angesichts der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise und der außerordentlich hohen Variabilität des Lamellargerüst-Rostrum-Komplexes bei *T. velatus* gibt es also durchaus Grund zu der Annahme, daß auch eine extreme Cuspisform wie diese zum Variabilitätsspektrum von *T. velatus* gehört. Diese Ausbildung könnte als vermittelnde Form zwischen den breiten Cuspides vom Typ, wie sie KNÜLLE (1954) für *T. concurvatus* beschrieben hat, und der Lamellarplatte des von KNÜLLE als *T. coniunctus* benannten Individuums gelten. *T. concurvatus* ist jedoch, wie die Variabilitätsuntersuchungen zeigen, mit Sicherheit zu *T. velatus* zu stellen und von *T. coniunctus* kann man dies ebenfalls annehmen. Eine eigene Art *T. knullei* läßt sich also kaum aufrecht erhalten.

***Tectocephus vicarius* BALOGH, 1958**

BALOGH nennt in seiner Beschreibung keine Kriterien, die eine Abgrenzung zu *T. velatus* zuließen. Er charakterisiert seine neue Art als *T. velatus* sehr ähnlich und in der Tat treffen alle Kennzeichen, die er nennt, ebenso auf *T. velatus* zu. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Namensgebung (*vicarius*, lat., Stellvertreter). Es besteht daher Grund zu der Annahme, daß BALOGH die Tiere eigentlich für *T. velatus* hält, aufgrund des Fundorts jedoch einer neuen geographischen Stellvertreter-Art zuordnet. Morphologisch wäre diese Art also ebenfalls *T. velatus* zuzuordnen. Da über potentielle ökologische Unterschiede nichts bekannt ist, kann *T. vicarius* auch dererwegen nicht als eigene Spezies beibehalten werden. Diese Auffassung teilen auch andere Acarologen, wie beispielsweise KOK (1968), der die Bezeichnung *T. vicarius* als nomen dubium betrachtet. *T. vicarius* ist im übrigen seit der Beschreibung durch BALOGH (1958) in der Literatur nur äußerst selten aufgetaucht (GRUVEL & GRABER 1970, Tschad).

***Tectocephus elegans* ОНКУВО, 1981**

ОНКУВО (1981) beschreibt *T. elegans* sehr ausführlich. Einige der Punkte, die ОНКУВО als besonders charakteristisch für diese neue Art nennt, sind Merkmale, die auch auf *T. velatus* zutreffen bzw. im Rahmen der Variabilität liegen: Lamellen- und Cuspisform, die Prodorsum-Form und -Struktur, die Notogaster-Eindellun-

gen, Form der Pteromorphen, Stellung der Notogasterborsten, die Form der Pedotecten, der Carina circumpedalis und die Anordnung der Adanallyrifissuren 'iad' sowie die Form der Interlamellar-, Notogaster-, Epimeral-, Anogenital- und Mundwerkzeug-Borsten. Auch die Epimeralborsten und ihre Anordnung entsprechen den Verhältnissen bei *T. velatus*. Somit bleibt nur die auffällige Struktur des "rostral appendage" als differenzierendes Merkmal. Dies erscheint zu wenig, um eine eigene Art zu begründen. Zudem kann nicht ausgeschlossen werden, daß eine Anfälligkeit für das Auftreten von aberranten Formen bei *Tectocephus* den ganzen Prodorsalbereich einschließlich des Rostrum und nicht nur den Lamellar-/Cuspis- und Interlamellarbereich betrifft. Unter Berücksichtigung der parthenogenetischen Fortpflanzungsart wäre dies nicht weiter erstaunlich. Damit wäre auch *T. elegans* keine eigene Art, sondern in der (wenngleich in diesem Fall extremen) Variabilität von *T. velatus* eingeschlossen.

***Tectocephus titanius* ОНКУВО, 1982**

Die Beschreibung von ОНКУВО ist zwar recht ausführlich, doch alle Merkmale, selbst die als Trennungsmerkmale genannten, treffen auch auf *T. velatus* zu. Auch anhand von Originalmaterial konnten keinerlei auffällige Abweichungen von *T. velatus* festgestellt werden. Eine Einstufung als eigene Art erscheint daher unter morphologischen Aspekten nicht gerechtfertigt.

***Tectocephus clavatus* MAHUNKA, 1983**

Als charakteristisch für *T. clavatus* aus dem Hortobagy Nationalpark in Ungarn nennt MAHUNKA (1983) die leicht unregelmäßige Umrißform im hinteren Notogasterbereich ("3 pairs of tubercles"). Doch ist dies ein Merkmal, das in ähnlicher Form, wenn auch meist nur relativ schwach ausgeprägt, bei vielen *Tectocephus*-Individuen zu finden ist. Als weitere Besonderheit gibt er die Cuticularstruktur der Anogenitalregion an. Die Cuticularstruktur hat sich als allgemein variables Merkmal bei *Tectocephus* erwiesen, das dieser auch mit nah verwandten Gattungen, wie *Passalozetes* und *Scutovertex*, teilt. Besonders scheint dies auf die Interlamellarcuticula zuzutreffen, doch lassen sich Strukturen der Anogenitalregion, wie sie von MAHUNKA für *T. clavatus* oder von PÉREZ-LÍNGO & BAGGIO (1989) für *T. depressus* (s.u.) als typisch bezeichnet werden, auch bei anderen *T. velatus*-Individuen in mehr oder weniger deutlicher Ausprägung finden. Als Abgrenzungsmerkmal zu *T. sarekensis* nennt MAHUNKA schließlich noch die Form des Sensillus, ein ebenfalls variables Merkmal. An den Abbildungen sind keine weiteren, potentiell zur Artabgrenzung dienenden Merkmale erkennbar, *T. clavatus* ist also mit ziemlich hoher Sicherheit keine eigene Art, sondern aufgrund der Lage der Adanallyrifissuren zu *T. velatus* zu stellen.

***Tectocephus spinosus* MAHUNKA, 1984**

Nach MAHUNKA (1984) ähnelt die vom Kilimandscharo stammende Art *T. spinosus* sehr *T. vicarius*, kann von dieser jedoch durch den längeren Sensillus, die fehlenden Notogastereindrücke und stärkere "Runzeln" auf Prodorsum und Anogenitalregion unterschieden werden. Die Länge des Sensillus ist allerdings ein kaum eindeutig feststellbares Merkmal, das ebensowenig zur Abgrenzung von Arten tauglich ist, wie das Fehlen oder Auftreten von Notogastereindrücken oder die Stärke von ausgebildeten Cuticularmustern ("Runzeln"). *T. spinosus* ist daher mit hoher Wahrscheinlichkeit zu *T. velatus* zu stellen, was anhand der Lage der Adanallyrifissuren zu erkennen ist. Die diese Art nach MAHUNKA von allen anderen *Tectocephus*-Arten unterscheidende Körpergröße ("much bigger than any of the other species of the genus") liegt mit 308 bis 329 µm keineswegs am oberen Ende des Größenspektrums, sondern ist allenfalls durchschnittlich.

***Tectocephus punctulatus* DZAPARIDZE, 1985**

Die Granula des Ceroteguments dienen DZAPARIDZE (1985) als Grundlage für die Beschreibung dieser Art. Sämtliche Merkmale treffen auf alle *T. velatus*-Individuen zu. Da die Granulierung des Ceroteguments ein individuell variables Merkmal ist, kann mit ziemlicher Sicherheit davon ausgegangen werden, daß diese Tiere zu *T. velatus* gehören und *T. punctulatus* keine eigene Art darstellt. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß das Cerotegument auch in Abhängigkeit von Standortbedingungen größere oder kleinere Granula und diese locker oder dichter ausbildet, doch gibt es dafür derzeit keine Beweise; möglicherweise sind diese Ausprägungen clonspezifisch.

***Tectocephus depressus* PÉREZ-ÍÑIGO & BAGGIO, 1989**

Diese Art wurde von PÉREZ-ÍÑIGO & BAGGIO (1989) aus Brasilien beschrieben. Als charakteristische Merkmale nennen sie drei Paar zur Körperlängsachse symmetrische Eindrücke auf dem Notogaster und die Cuticularstruktur der Anogenitalregion (ähnlich wie MAHUNKA 1983 für *T. clavatus* berichtet, s.o.). Das erste Merkmal ist, wie die Variabilitätsuntersuchungen zeigen, keinesfalls als Artabgrenzungsmerkmal brauchbar und schon gar nicht auf *T. depressus* beschränkt. Die Cuticularstruktur erwies sich ebenfalls als allgemein variables Merkmal bei *Tectocephus*. Eine eigene Art auf solche Merkmale zu gründen, erscheint angesichts der Variabilität nicht sinnvoll. Auch aufgrund der Lage der Adanallyrifissuren ist *T. depressus* zu *T. velatus* zu stellen.

***Tectocephus similis* SELLNICK, 1931**

T. similis ist eine fossile Art aus dem Bernstein. In diesem Fall stellt sich die Frage nach der zeitlichen Abgrenzung von Arten. *T. similis* weicht morphologisch kaum von *T. velatus* ab. Über weitere fossile *Tectocephus*-Funde ist nichts bekannt. Aufgrund der bisherigen Er-

fahrungen mit der Verbreitung und Variabilität von *T. velatus* erscheint es wahrscheinlich, daß es sich bei den dieser Beschreibung zugrunde liegenden Exemplaren um Individuen der Art *T. velatus* handelt.

Die Behandlung dieser Art steht allerdings in engem Zusammenhang zum verwendeten Artbegriff. Dazu müßte zunächst die Frage des potentiell "eigenen historischen Schicksals" geklärt werden. Da dieses jedoch nicht bekannt ist, kann keine endgültige Entscheidung getroffen werden - weder zugunsten zweier verschiedener phyletischer Linien, sprich Arten, noch zugunsten einer Zusammenfassung in einer gemeinsamen Art, also *T. velatus*.

***Tectocephus el-kifli* Wafa, EL-KIFL & TADROS, 1964, *Tectocephus grandis* nom. nud. FRANZ, 1950 (FRANKE), *Tectocephus obtusus* nom. nud. KNÜLLE, 1954**

Diesen Arten ist gemeinsam, daß im Prinzip nichts als der Name über sie bekannt ist. Da auch KNÜLLE eine angekündigte Beschreibung der letztgenannten Art nicht durchgeführt hat, muß angenommen werden, daß sie sich bei genauerer Untersuchung als nicht genügend abgrenzbar herausgestellt hat. Ähnliches gilt wohl auch für die anderen beiden Arten. Somit spricht nichts für eine Beibehaltung dieser Arten.

***Tectocephus minor* var. *expansus* BERLESE, 1915**

1937 *Tectocephus velatus* var. *expansus*. - JACOT, J. N. Y. Entom. Soc., 45: 353- 375

Die Typen dieser von BERLESE beschriebenen Varietät differieren deutlich von der Hauptart *T. minor*. Keines der Merkmale von *T. minor*, die diese Art von *T. velatus* unterscheiden, trifft auf diese Individuen zu, im Gegenteil, alle deuten auf eine Zugehörigkeit zu *T. velatus*. Dies war auch der Grund für die Umgruppierung durch JACOT (1937). Die Trennungskennzeichen, die er zur Unterscheidung von *T. velatus* nennt, sind jedoch auch nicht eindeutig. Es handelt sich dabei im wesentlichen um variable Merkmale, wie die Form der Cuspisendungen, die Notogastereindellungen, den Abstand der Genitalborsten, die Cerotegument-Granulation. Auch am Typenmaterial BERLESES selbst konnten bei einer Überprüfung keine zusätzlichen Merkmale erkannt werden, die eine Abgrenzung sinnvoll erscheinen lassen; alle Exemplare konnten eindeutig *T. velatus* zugeordnet werden.

***Tectocephus velatus* var. *ibericus*, *Tectocephus velatus* var. *inflexus*, *Tectocephus velatus* var. *angularis*, *Tectocephus velatus* var. *granulatus*, alle MIHELICIC, 1957**

Die hauptsächlichsten Unterschiede dieser Varietäten untereinander und zu *T. velatus* sind nach MIHELICIC (1957a, b) in Struktur und -Zeichnung des Prodorsum sowie den Lamellen- bzw. Cuspides-Ausprägungen zu

finden. Anhand der zugehörigen Abbildungen können diese jedoch in die Variabilitätsreihe von *T. velatus* eingereiht werden. Zu den von MIHELICIC (1957a) erwähnten Zähnchen am Rostrum und der Form der Rostrum-Vorderkante fehlen Detail-Zeichnungen von Quetschpräparaten, durch die erst eine sichere Aussage bezüglich dieser Kennzeichen ermöglicht würde. Oftmals stellen sich Abweichungen des Übersichtsbilds im stark vergrößerten Quetschpräparat als Cerotegum-Artefakte heraus. Gerade der Bereich Rostrum/Lamellargerüst erwies sich als äußerst variabel. MIHELICIC (1957a) zeigt weiterhin einen Ausschnitt aus der Ventralplatte. Daran ist ersichtlich, daß die Adanallyrifissuren-Stellung der von *T. velatus* entspricht. Es scheinen keine weiteren, besonderen Merkmale aufzutreten.

Nach meinen Informationen wurden diese Bezeichnungen außer von MIHELICIC nie wieder verwendet. Auch PÉREZ-IÑIGO (1971) hält die spanischen Varietäten MIHELICICS (1957a) für Beispiele der individuellen Variabilität. Es gibt keinerlei Hinweise darauf, daß es sich um geographisch begrenzt auftretende Formen handelt. Insgesamt gesehen besteht so kein Anlaß, sie weiterhin als eigene taxonomische Einheiten aufzuführen.

***Tectocephus minor* BERLESE, 1903, *Tectocephus cuspidentatus* KNÜLLE, 1954, *Tectocephus bisignatus* MORITZ, 1968**

Die Beschreibung von *T. minor* durch BERLESE (1903) läßt eigentlich keinen Schluß auf eine von *T. velatus* verschiedene Art zu. Die der Beschreibung zugrunde liegenden Typusexemplare unterscheiden sich jedoch eindeutig durch den Umriß der Ventralplatte und die parallel zum Rand der Analöffnung angeordneten Adanallyrifissuren. Zusätzlich zeigen sie auch gezähnte Cuspides.

Nach KNÜLLE (1954) war die (vermeintlich) unterschiedliche Lage der Adanallyrifissuren ausschlaggebend für die Abgrenzung von *T. cuspidentatus* gegen *T. minor* BERLESE, 1903. Im Gegensatz zu den Angaben in KNÜLLE (1954) konnte die Lage der Adanallyrifissuren an BERLESES *T. minor*-Typen eindeutig als abweichend vom *T. velatus*-Typ identifiziert werden. Auch BERNINI (1973) hat dies bestätigt. Wenn auch in den von BERLESE mit *T. minor* beschrifteten Präparaten Individuen von *T. velatus* zu finden sind (s.o.), so besteht dennoch kein Grund mehr zur Aufrechterhaltung von *T. cuspidentatus* als eigene Species; es handelt sich dabei um ein nomen novum. Diese Ansicht teilen auch andere Acarologen (WEIGMANN, pers. Mitt.).

T. bisignatus wurde von MORITZ (1968) aufgrund der von KNÜLLES *T. cuspidentatus*-Form abweichenden Cuspisendungen beschrieben. Am vorliegenden Material zeigte sich jedoch, daß an ein- und demselben Individuum sowohl die von KNÜLLE für *T. cuspidentatus* als auch die von MORITZ für *T. bisignatus* beschriebene Cuspis-Form vorkommen kann. Zur Unterscheidung dient nach MORITZ weiterhin das Fehlen von Rostralincisuren bei *T.*

bisignatus, wie sie KNÜLLE (1954) für *T. cuspidentatus* beschreibt. Wie aus den rasterelektronen- und den lichtmikroskopischen Untersuchungen hervorgeht, sind diese Incisuren auf die spezielle Cuticular-Strukturierung im Bereich der Rostralvorderkante zurückzuführen. Das Vorhandensein oder Fehlen ist danach ein individuelles oder ein Präparations- und kein Unterscheidungsproblem. Dies wird durch die Angaben von BERNINI (1973) für *T. minor* bestätigt, der nur schwache Rostral-Einschnitte nennt und damit vermutlich nach der entsprechenden Zeichnung nur die "Dreilappigkeit" der Rostrum-Vorderkante meint. Zudem ist auch hier wieder – wie bereits bei *T. velatus* – eine deutliche individuelle Variabilität festzustellen. Da die Untersuchung an Originalmaterial von MORITZ keine zusätzlichen Unterschiede an den Tag brachte, besteht kein Grund, diese Art nicht unter *T. minor* BERLESE, 1903 einzuordnen.

Die Zuordnung des von BERLESE vergebenen Namens "*T. minor*" zu dieser *Tectocephus*-Art erfolgt in Übereinstimmung mit dem Prinzip der Erstbeschreibung der Internationalen Nomenklaturregeln (1985).

***Tectocephus velatus* var. *novus* HAMMER, 1967**

Zwei der Kennzeichen, die HAMMER (1967) für ihre neue Varietät nennt, sind Merkmale von *T. minor* (Lage der Adanallyrifissuren, Cuspis-Endung). Somit sollte eigentlich die Zuordnung zu *T. minor* erfolgen.

Weiter gibt HAMMER (1967) als Kennzeichen eine charakteristische helle Färbung an. Die Färbung der *Tectocephus*-Individuen kann nicht exakt angegeben werden und ist im Prinzip zu einheitlich, um als eindeutiges Kriterium zu dienen. Allerdings scheinen *T. minor*-Individuen tendenziell eher heller zu sein. Dies kann aber nur als äußerst grobe Faustregel betrachtet werden und gilt auch nicht generell. Die von HAMMER angegebene Körpergröße ist nicht ungewöhnlich, die Ausprägung der Pteromorphen variabel, die Granulation des Ceroteguments ebenfalls. So bleiben die relativ längeren Sensillen als einziges spezielles Kennzeichen übrig. Da die exakte Länge dieser Organe relativ schwierig zu definieren ist und HAMMER keine Angaben zu den Größen und dem Grad der Abweichung macht, erscheint dieses Kennzeichen zu wenig präzise, um eine Varietät, eine Unterart oder gar eine Art zu charakterisieren.

Bei den Tieren der von HAMMER (1967) aufgestellten Varietät handelt es sich daher mit größter Wahrscheinlichkeit um *T. minor*.

***Tectocephus americanus* PÉREZ-IÑIGO & BAGGIO, 1989**

T. americanus wurde von PÉREZ-IÑIGO & BAGGIO (1989) aus Brasilien beschrieben. Als charakteristische Merkmale nennen sie einen antiaxialen Zahn an der Cuspis, 11 Paar Notogasterborsten (die Abbildung zeigt jedoch nur 10 Paar) und die parallel zur Begrenzung der Analöffnung liegenden Adanallyrifissuren. Die anderen,

von ihnen angegebenen Merkmale sind allerdings zur Artabgrenzung unbrauchbar, da die Form des Sensillus an ungequetschten Exemplaren nur ungenügend beurteilt werden kann, die Stellung der Genitalborsten außerordentlich variabel ist und die Ventral- und Notogasterborsten durch Cerotegumentauflagerung häufig kurz und dick erscheinen.

Die Lage der Adanallyrifissuren weist eindeutig auf *T. minor*. Allerdings wurden bisher noch keine *T. minor*-Individuen mit 11 Paar Notogasterborsten gefunden, wohl aber ein *T. velatus*-Individuum. Die Anzahl der Notogasterborsten ist bei Höheren Oribatiden offensichtlich in geringem Maß variabel, da gelegentlich Individuen auftreten, die ein Paar oder auch nur einseitig eine Borste mehr besitzen, ohne daß sie in weiteren Punkten von den Artmerkmalen abweichen. Als Artabgrenzungsmerkmal ist dies daher unzureichend. Außergewöhnlich scheint der Zahn an der antiaxialen Cuspisseite zu sein, da er offensichtlich (laut Abbildung) nicht im Bereich der Cuspisung sitzt. Allerdings zeigen eigene Beobachtungen an anderen *Tectocephus*-Individuen, daß an dieser Stelle häufig der Eindruck eines Zahns entsteht, wenn die Cuspides stark ventrad gebogen sind. Bei weiterführender Fokussierung zeigt sich jedoch, daß kein Zahn vorhanden ist. Ob dies auch auf die von PÉREZ-ÍÑIGO & BAGGIO untersuchten Individuen zutrifft, kann ohne genaue Untersuchung von Originalmaterial nicht entschieden werden. Allerdings läßt sich aufgrund der starken Variabilität und Anfälligkeit für Aberranz des Lamellargerüsts auch ein Zahn in dieser Lage nicht ausschließen. Dies würde jedoch einer Zuordnung zu *T. minor* nicht im Wege stehen. Die Zugehörigkeit von *T. americanus* zu *T. minor* ist daher zu vermuten. Eine endgültige Klärung kann jedoch erst nach Untersuchung von Typusmaterial erfolgen.

Zusammenfassung

Bei der kritischen Betrachtung der in der Literatur beschriebenen Vielzahl von Species und Varietäten der Gattung *Tectocephus* bleiben unter Berücksichtigung der Variabilität von *T. minor* und *T. velatus* keine weiteren Arten übrig. Bei den weitaus meisten der in der Literatur beschriebenen Arten und Varietäten handelt es sich also nicht um eigene Arten oder Unterarten. Dies wird nicht nur durch die vorliegenden Ergebnisse der Merkmalsanalyse, die biometrischen Untersuchungen oder die Variabilitätsreihen bestätigt. In einigen Fällen handelt es sich bei den beschriebenen Arten um aberrante Formen, die z.T. höchst selten (*T. translamellatus*) oder gar nur ein einziges Mal aufgetaucht sind (z.B. *T. coniunctus*). Alle in der Literatur beschriebenen Arten oder Varietäten lassen sich mit hoher Wahrscheinlichkeit einer der beiden Arten *T. minor* oder *T. velatus* zuweisen.

5.3 Zur Systematik der Gattung *Tectocephus*

Die systematischen Beziehungen der Gattung *Tectocephus* sind in der Literatur bisher weitgehend ungeklärt. In seinem "Essai de classification" stellte GRANDJEAN (1954) die Tectocephidae zusammen mit den Carabodidae, Oppiidae, Suctobelbidae, Thyrisomidae, Hydrozetidae, Limnozidae, Ameronothridae, Cymbaeremaeidae und Micreremidae zur Gruppe der "normalen apheredermaten Pycnonota". So ganz zufriedenstellend findet er diese Zusammenfassung jedoch nicht, wie er abschließend bemerkt. Vielmehr vermutet er aufgrund der plissierten Juvenilen eine engere phylogenetische Verwandtschaft der Tectocephidae mit den Scutoverticidae, Ameronothridae, Passalozetidae, Cymbaeremaeidae, Licneremaeidae, Tegoribatidae, Achipteriidae und Pelopidae über die Grenzen der apheredermaten Pycnonota und der Poronota hinweg. Diese Zusammenfassung ist der von WALLWORK (1969), die auf dem gleichen Merkmal beruht, sehr ähnlich (Tectocephidae, Scutoverticidae, Ameronothridae, Passalozetidae, Cymbaeremaeidae, Tegoribatidae, Achipteriidae und Eupelopidae). BALOGH (1972) dagegen faßt die Tectocephidae mit den Carabodidae in der Überfamilie Carabodoidea zusammen.

Um zu einer befriedigenden Beurteilung der phylogenetisch-systematischen Beziehungen zu gelangen, ist eine Beschränkung auf die Tectocephidae prinzipiell ungeeignet, vielmehr muß die Verwandtschaftsbeziehung innerhalb der gesamten Höheren Oribatei betrachtet werden. Diese Ansicht liegt generell auch dem "Essai de classification" von GRANDJEAN (1954) zugrunde. Die folgenden Ausführungen über die systematischen Beziehungen der Gattung *Tectocephus* beruhen daher auf einer Merkmalsanalyse nach WOAS, die auf den Merkmalen von über 80 Arten der Höheren Oribatei gründet.

Im basalen Bereich der Höheren Oribatei kann neben einer primär basalen Gruppe einer präformativen Entwicklungsstufe eine weitere basale Verwandtschaftsgruppe um *Tectocephus* abgegrenzt werden; sie umfaßt entsprechend der durchgeführten Merkmalsanalyse Vertreter mehrerer Familien: *Scutovertex sculptus* (Scutoverticidae), *Passalozetes perforatus* (Passalozetidae), *Epactozetes setosus* (Epactozetidae), *Unduloribates brevisetosus* (Unduloribatidae), *Achipteria coleoprata* (Achipteriidae), *Eupelops hirtus* (Eupelopidae), *Lamellobates intermedius* (Lamellobatidae).

Sicherlich sind die in die Merkmalsanalyse einbezogenen Taxa nicht die einzigen Vertreter der engeren Verwandtschaftsgruppe um *Tectocephus*. Allerdings ist auch hier wie generell bei den übrigen Verwandtschaftsgruppen innerhalb der doch relativ eng verwandten Höheren Oribatei die Abgrenzung gegen basalere und periphere Gruppen aufgrund der additiven Merkmalsentwicklung (additive Typogenese nach HEBERER 1967) mit einer gewissen Unschärfe behaftet.

Das bedeutet, daß ein beträchtlicher Teil der pterogasterinen-typischen Merkmale so bereits im engeren verwandtschaftlichen Umfeld von *Tectocephus* beobachtet werden kann. Sämtliche im folgenden genannten Merkmale beziehen sich auf die Adulten.

Weit verbreitet sind Pteromorphen (z.B. *Unduloribates*, *Lamellobates*, *Eupelops*, *Epactozetes*), die Carina circumpedalis (z.B. *Unduloribates*, *Lamellobates*, *Eupelops*, *Epactozetes*), eine (wenn auch meist unvollständige) "corne double" des Solenidium mit einem Eupathidium auf dem Pedipalpentarsus oder das aus dem Ventralplattenumriß deutlich hervortretende Pedotectum II (z.B. *Scutovertex*, *Passalozetes*, *Unduloribates*). Ebenfalls häufig können Areae porosae auf den proximalen Beinabschnitten, tridactyle Beine, nach ventral versetzte Gelenkflächen oder Schienenbildungen im Ventralbereich diverser Beinabschnitte (z.B. *Scutovertex*, *Lamellobates*, *Unduloribates*) beobachtet werden, weniger verbreitet sind dagegen Areae porosae oder Sacculi auf dem Notogaster und Leistenbildungen im Tutorialbereich.

Wiederholt treten typische galumnide Merkmale auf, wie das die Camerostomöffnung bedeckende Mentum (z.B. *Epactozetes*), die gegeneinander abgegrenzte Epimerale und Acetabularregion, die reduzierte Borstenanzahl auf Epimere I (z.B. *Epactozetes*), auf ihre Insertionsstellen reduzierte Notogasterborsten oder am Genitalklappevorderrand nebeneinander angeordnete Genitalborsten. Auch typisch ceratozetide Merkmale können mehrfach beobachtet werden, so z.B. ein bis in die Bothridienregion vergrößertes Pedotectum I (z.B. *Unduloribates*, *Lamellobates*, *Eupelops*, *Achipteria*) oder ein dens genalis im lateralen Rostralbereich (z.B. *Scutovertex*, *Achipteria*, *Eupelops*).

Diese Gruppe der propterogasterinen Entwicklungsstufe um *Tectocephus* ist jedoch durch einen relativ geringen Synorganisationsgrad der konservativen Merkmale der Höheren Oribatei gekennzeichnet. Gleichzeitig prägen diese Verwandtschaftsgruppe alternative Merkmale, die sich in diesem Bereich massiv manifestieren, bei weiter entwickelten Höheren Oribatei aber nicht mehr auftreten. Man könnte diese Merkmale als apomorph bezeichnen, doch sind sie nicht im strengen Sinne HENNIGS als solche zu betrachten.

Für den Synorganisationsgrad der Gruppe um *Tectocephus* ist typisch, daß keine Rostralschuppen oder keine 'cuvette rostrale' mehr auftreten, daß die Verbindung Tarsus-Tibia gelenkig ist, die Borstenanzahl auf Tarsus I mindestens 19 Borsten beträgt, die Femora keine dorsalen Apophysen aufweisen oder im Bereich der Sternalregion kein "approfondissement brusqué" ausgebildet ist. Zwar treten auf dem Notogaster keine Trichtertracheen mehr auf, doch können noch Stigmen oder Lyrifissuren mit Seitenkanälchen ausgebildet sein, z.B. bei *Lamellobates* und *Achipteria*. Zu den "apomorphen" Merkmalen, die für diese basale propterogasterine Verwandtschaftsgruppe typisch sind, gehört auch das po-

tentielle Auftreten eines Lenticulus in den unterschiedlichsten Ausprägungen, doch wird keine Lenticularprotuberanz mehr ausgebildet. Zu den weiteren, jedoch ebenfalls nur fakultativ auftretenden, charakteristischen Merkmalen zählen das caudal geteilte Notogaster mit einer Überlappungszone, die zum Teil auch nur als parallelstreifige Verwachsungsnah ausgebildet sein kann, Apodemaltaschen im Bereich der Epimeralregion, dornförmige Borsten der Anogenitalregion, eine in ebenfalls vielfältigen Variationen auftretende Carina circumventralis, dornförmig verdickte oder z.T. mit einem Dornsockel versehene Borsten im Bereich des Ambulacrum, Borsten mit hyalinem Sockel und stärker sklerotisiertem peripherem Teil oder das Fehlen des Solenidium auf Tibia IV oder Genu I. Auf der Basis dieser Merkmalskombination sind also die systematischen Beziehungen der *Tectocephus*-Verwandtschaftsgruppe zu untersuchen.

Die Gattungen *Phenopelops*, *Propelops*, *Eupelops*, *Peptoletulus* und *Unduloribates* wurden von NORTON & BEHAN-PELLETIER (1986) als Phenopelopoidea abgegrenzt. Die diagnostischen Merkmale stellen nach NORTON & BEHAN-PELLETIER (1986) Synapomorphien dar, müßten also bei einer Erweiterung der Phenopelopoidea ebenfalls die neu hinzukommenden Taxa charakterisieren. Ein Vergleich der Merkmale von *Scutovertex*, *Epactozetes*, *Passalozetes*, *Tectocephus*, *Lamellobates* und *Achipteria* mit der Diagnose der Phenopelopoidea ist daher notwendig, um zu prüfen, ob eine erweiterte Gruppe "Phenopelopoidea" auch die *Tectocephus*-Verwandtschaftsgruppe der Merkmalsanalyse repräsentieren würde.

Die Juvenilen der Phenopelopoidea gehören dem Typ der plissierten Nymphen an, was auch für *Tectocephus*, *Scutovertex*, *Passalozetes* und *Achipteria* (GRANDJEAN 1954) zutrifft. Über die Juvenilen von *Epactozetes* und *Lamellobates* ist nichts bekannt, es kann jedoch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß auch bei ihnen der plissierte Typ auftritt, so daß dies der Erweiterung der Phenopelopoidea nicht widerspräche.

Ein weiteres Merkmal der Phenopelopoidea ist die paraproctale Atrichose bis zum Deutonymphenstadium, was nach GRANDJEAN (1954) auch für *Passalozetes* gilt, nicht jedoch für *Scutovertex*, *Achipteria* und *Tectocephus*, die auch im Tritonymphenstadium keine Beborstung der Paraprocten aufweisen.

Auf den Genua und Tibien der Juvenilstadien von *Tectocephus* tritt zusammen mit dem Solenidium die Borste "d" als Tectoralborste auf (s. Abb. 39). Dies widerspricht der Diagnose der Phenopelopoidea (NORTON & BEHAN-PELLETIER 1986), die als synapomorphes Merkmal das Fehlen dieser Borste enthält. Bei *Epactozetes* tritt diese Borste auf Genu I der Adulten zusammen mit dem Solenidium auf.

Auch das Auftreten eines Lenticulus dient für die Phenopelopoidea als synapomorphes, diagnostisches

Merkmal. Der Lenticulus ist jedoch, wie von WOAS (1990) gezeigt und durch die hier vorgestellten Ergebnisse der Merkmals-Analyse bestätigt, ein mosaikartig verteiltes, "apomorphes" Merkmal. Es manifestiert sich zwar innerhalb der Verwandtschaftsgruppe um *Tectocephus*, jedoch besitzen nicht alle Vertreter einen Lenticulus, so z.B. *Scutovertex*, *Epactozetes*, *Tectocephus* und *Achipteria*. Die *Tectocephus*-Verwandtschaftsgruppe kann daher nicht als erweiterte Phenopeloidea aufgefaßt werden.

Dagegen bietet sich eine Erweiterung der Tectocephoidea (GRANDJEAN, nach MARSHALL et al. 1987) an, die bisher nur die Familie Tectocephidae umfassen. Als namengebendes Taxon eignet sich *Tectocephus* besonders, da es sich um eine weltweit verbreitete Gattung handelt, die in den verschiedensten Habitaten zu finden ist und somit vermutlich das am weitesten verbreitete (und bekannteste) Taxon der Verwandtschaftsgruppe darstellt. Zudem steht *Tectocephus* an der Nahtstelle zwischen den strophereren und den basaleren Mitgliedern der Gruppe. Ich schlage daher vor, die *Tectocephus*-Verwandtschaftsgruppe als Tectocephoidea zu bezeichnen. Da bereits GRANDJEAN für eine ähnliche Zusammensetzung die Kategorie Überfamilie vorgeschlagen hat, spricht nichts dagegen, diese basale Verwandtschaftsgruppe ebenfalls als Überfamilie abzugrenzen.

Die von GRANDJEAN (1954) vorgeschlagene Überfamilie umfaßt neben den auch nach der durchgeführten Merkmalsanalyse mit *Tectocephus* eng verwandten Passalozetidae, Achipteriidae und Eupelopidae (= Pelopidae) noch Cymbaeremaeidae, Ameronothridae, Lichneremaeidae und Tegoribatidae. Die Cymbaeremaeidae müssen aufgrund ihrer basalen Merkmale wie Tracheen auf den Cheliceren oder einer verringerten Borstenanzahl auf Tarsus I eindeutig als Vertreter einer basaleren Gruppe betrachtet werden. GRANDJEAN (1954) vermutete eine engere Verwandtschaft der Cymbaeremaeidae mit *Tectocephus* allerdings nicht zufällig, was sich anhand der bereits bei *Cymbaeremaeus* auftretenden tectocephoiden Merkmale erklärt, wozu beispielsweise neben dunkler sklerotisierten Sensillen, Beinborsten und Krallen und verdickten Beinborsten auch Juvenile vom plissierten Typ gehören.

Vertreter der Ameronothridae, Lichneremaeidae und Tegoribatidae waren im Ausgangsmaterial der Merkmalsanalyse nicht enthalten, so daß ihre Beziehung zu den Tectocephoidea anhand von Merkmalsvergleichen separat zu betrachten sind.

Sowohl WILLMANN (1931) als auch GRANDJEAN (1947a) sind der Ansicht, daß die Ameronothridae, obwohl sie viele Ähnlichkeiten mit *Scutovertex* aufweisen, näher mit den Cymbaeremaeidae verwandt seien. Dafür spricht, daß bestimmte *Ameronothrus*-Arten (*A. maculatus*, *A. schneideri*, SCHUBART 1975) eine reduzierte Anzahl von Borsten auf den Tarsen I aufweisen. Allerdings können bei den Ameronothridae bereits tectocephoide

Merkmale beobachtet werden, wie ein Lenticulus (GRANDJEAN 1954), verdickte oder mit einem verdickten Sockel versehene Borsten des Ambulacrum wie bei *Scutovertex*, *Passalozetes*, *Epactozetes*. Auf die Gymnodamaeidae verweisen die mit den Solenidien vergesellschafteten Tectoralborsten auf den Tibien I bei manchen adulten *Ameronothrus*-Arten (SCHUBART 1975).

Die Lichneremaeidae weisen viele Ähnlichkeiten mit *Scutovertex* und *Passalozetes* auf, wie das Cerotegument, die Cuticular- und Notogasterskulpturierung oder die unvollständige dorsosejugale Linie. Eine Beurteilung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen mit den Tectocephoidea ist ohne genauere Untersuchungen jedoch nicht möglich.

Die Tegoribatidae, von GRANDJEAN (1954) zwischen die Achipteriidae und die Pelopidae gestellt, werden von BALOGH (1961) unter die Oribatelloidea eingeordnet. Die Lamellen von *Tegoribates* sind ähnlich wie bei *Epactozetes* verschmolzen. Das Mentum von *Tegoribates* verschließt das Camerostom wie bei den Galumnidae. Auch erinnern die Notogasterborsten mit den langen Insertionskanälen bei *Epactozetes* an die mit den Notogasterinsertionsstellen verbundenen Tracheen bei *Tegoribates latirostris* (GRANDJEAN 1953). Zudem gehören die Juvenilstadien dem "plissée"-Typ an (GRANDJEAN 1954). Eine engere Verwandtschaft mit *Tectocephus* als mit den Ceratozetoidea erscheint daher durchaus plausibel.

Tectocephus wurde in der älteren Literatur in die Familie Carabodidae eingeordnet, so z.B. bei KNÜLLE (1954), der sich dabei auf BALOGH (1943) beruft. *Carabodes* gehört jedoch aufgrund seiner Merkmale eindeutig einer basaleren Verwandtschaftsgruppe an als *Tectocephus*. Zu diesen Merkmalen zählen die starr mit den Tibien verbundenen Tarsen und die reduzierte Anzahl der Tarsalborsten der Vorderbeine. Auch die Tibien und Tarsen der Selenoribatidae sind teilweise verwachsen, bei *Selenoribates foveiventris* ist die Trennung nur noch lateral und ventral zu erkennen (STRENZKE 1961), bei *Thalassozetes riparius* zwar dorsal und ventral noch vorhanden, jedoch nicht lateral (SCHUSTER 1963). Die Selenoribatidae sind als basale Gruppe einzustufen, worauf beispielsweise auch die sternalen Cuticulargruben hinweisen, die an das approfondissement brusqué bei *Microtegeus*, *Tegeocranellus* oder an die caudale, vertiefte Sternalrinne mit tectalen Kantenleisten bei *Suctobelbilla* erinnern. Die zum Teil microcephalen Solenidien und die Dornen an den Krallenbasen der Carabodidae (STRENZKE 1961, SCHUSTER 1963) bestätigen ebenfalls die basale Stellung.

Tectocephus und *Carabodes* unterscheiden sich darüber hinaus noch in einer Reihe weiterer, bedeutender Merkmale. *Carabodes* beispielsweise besitzt nur vier Paar Genitalborsten, ein Merkmal, in dem nur wenige Gattungen, die von MAHUNKA (1986) zu den Carabodidae gezählt werden, abweichen, nach GRANDJEAN

(1954) kennzeichnet dies sogar alle Carabodidae. *Carabodes* und *Tectocephus* unterscheiden sich auch in der ontogenetischen Genitalborstenformel (die die Genitalborsten-Entwicklung im ontogenetischen Verlauf anzeigt) erheblich (GRANDJEAN 1954, 1961). Für die Carabodidae gilt dabei 1 - 2 - 4 - 4, für *Tectocephus* und den Großteil der Höheren Oribatei 1 - 3 - 5 - 6.

Außerdem gehören die *Tectocephus*-Juvenilstadien dem plissierten Typ an. Dies gilt auch für *Scutovertex*, *Passalozetes*, *Unduloribates*, *Eupelops* und *Achipteria*, jedoch nicht für *Carabodes*.

Carabodes besitzt im Gegensatz zu *Tectocephus* keine Genalincisur. Die Notogasterform, vor allem die mit dem Prodorsum ausgebildete Nackenfalte, die vollständige dorsojugale Linie und das Circumpleuralband unterscheiden die beiden Gattungen. Daher ist sowohl eine Zusammenfassung von *Carabodes* und *Tectocephus* in eine gemeinsame Familie als auch die Einordnung der Tectocephidae in die Carabodoidea abzulehnen.

BALOGH (1961) grenzt eine eigene Familie Tectocephidae ab, faßt sie jedoch sehr weit: neben *Tectocephus* (womit sie den Tectocephidae sensu GRANDJEAN 1954 entspräche) stellt er die Gattungen *Tegezozetes*, *Nodocephus*, *Lamellocephus* und *Tegeocranellus* in diese Familie.

Sowohl *Tegezozetes* als auch *Nodocephus* sind keinesfalls der näheren Verwandtschaft von *Tectocephus*, sondern einer basaleren Gruppe zuzuordnen (s. NÜBEL-REIDELBACH & WOAS 1993).

Die Gattung *Lamellocephus* wurde von BALOGH 1961 im Rahmen eines Bestimmungsschlüssels aufgestellt; eine separate Gattungsdiagnose wird nicht gegeben. Als Typusart nennt BALOGH *Tegeocranus personatus* BERLESE, 1910, wobei diese Art von BERLESE (1910) ursprünglich als *Tectocephus personatus* beschrieben und erst mit der Einführung der Gattung *Tegeocranellus* BERLESE, 1913 dort eingereiht wurde, so daß die Angabe in BALOGH wohl eher *Tegeocranellus personatus* (BERLESE, 1913) heißen müßte (s. a. KOK 1968). Doch bereits KNÜLLE (1954) hält eine enge Verwandtschaft dieser Art mit *Tectocephus* aufgrund der abweichenden Lamellen, der vollständigen dorsojugalen Linie und der Notogasterskulptur für fraglich. KOK (1968) ist der Ansicht, daß die Gattung *Lamellocephus* BALOGH 1961 aufgrund der fehlenden Beschreibung ungültig sei und beauftragt dabei auf die Internationalen Nomenklaturregeln. Er vermutet eher eine Verwandtschaft mit den Charassobatidae, einer relativ basalen Gruppe. KNÜLLE (1954) untersuchte BERLESES Typusexemplar, fand es jedoch aufgrund seiner sehr dunklen Färbung unbrauchbar und GRANDJEAN (1962) vertritt die Meinung, daß *Tectocephus personatus* weder der Gattung *Tectocephus* noch der Gattung *Tegeocranellus* angehöre, sondern eine eigene Gattung *Tessacarus* repräsentiere. Die von ihm angekündigte Beschreibung erschien aufgrund der Zuordnung von *Tectocephus per-*

sonatus in die neue Gattung *Lamellocephus* durch BALOGH 1961 jedoch nie. So ist *Tessacarus* nach KOK (1968) ebenfalls als nomen nudum zu betrachten. GRANDJEAN (1962) nennt allerdings ein paar Merkmale (Unterschiede zur Gattung *Tegeocranellus* BERLESE 1913), die über BERLESES Abbildung hinausgehen. Dabei handelt es sich um einen Spalt im Rostrum, die Ausbildung eines Pedotectum II und das Fehlen eines Lenticulus. Dies genügt allerdings nicht zur Feststellung der systematischen Position von *Tegeocranellus personatus*. Fest steht jedenfalls, daß es sich nicht um einen Vertreter der Gattung *Tectocephus* handelt. Die Beziehungen von *Tegeocranellus personatus* zu den Tectocephoidea müssen daher bis auf weiteres offen bleiben.

Die Zugehörigkeit der Gattung *Tegeocranellus* BERLESE, 1913 mit der Typusart *Tegeocranellus laevis* (BERLESE, 1905) kann aufgrund der ausführlichen Beschreibung von GRANDJEAN (1962) besser beurteilt werden. Diese Art zeigt ein approfondissement brusqué im Bereich der hinteren Epimeren, wie es auch bei *Microtegeus reticulatus* auftritt. Für eine engere Verwandtschaft mit *Microtegeus* als mit *Tectocephus* sprechen weitere basale Merkmale, wie die reduzierte Anzahl der Borsten auf Genu I oder ein kleiner proximad gerichteter Sporn an der Ventralseite von Tibia I (vgl. Abb. in GRANDJEAN 1962).

BALOGH (1972) nennt zusätzlich zu *Tectocephus*, *Tegezozetes*, *Nodocephus*, *Lamellocephus* und *Tegeocranellus* noch *Nemacephus* und *Exechocephus* als weitere Vertreter der Tectocephidae.

Die Gattung *Nemacephus* wurde von AOKI 1968 aufgrund der Körpergröße, der Ausbildung der Lamellen sowie der 6 Paar Genitalborsten zu den Tectocephidae gestellt. Von *Tectocephus* unterscheidet sie sich deutlich durch die vorwiegend laterale Anordnung der Notogasterborsten, den sehr schlanken Sensillus ohne distales Köpchen, die vollständig geschlossene, mehr oder weniger gerade verlaufende dorsojugale Linie, eine rostrad gerichtete Projektion auf beiden Seiten des vorderen Notogasterrands, das deutliche, gezähnte Tutorium und die Zähne am lateralen Rostralrand. Letztere erinnern an den Rostralrand juveniler *Tectocephus*-Individuen. Anhand der Beschreibung und der Abbildungen von AOKI können die genaueren Beziehungen von *Nemacephus* zu *Tectocephus* nicht beurteilt werden. Eine Zusammenfassung mit *Tectocephus* in eine Familie erscheint jedoch wegen der deutlichen Unterschiede nicht gerechtfertigt.

Aufgrund der sechs Paar Genitalborsten stellen auch WOOLLEY & HIGGINS (1968) ihre Gattung *Exechocephus* zu den Tectocephidae, wobei die größte Ähnlichkeit mit der Gattung *Lamellocephus* bestehe. Da außer der geringeren Anzahl an Genitalborsten jedoch auch eine deutliche Übereinstimmung mit *Niphocephus* zu erkennen sei, nehme *Exechocephus* eine Stellung zwischen den beiden Gattungen ein, so WOOLLEY & HIGGINS.

Abgesehen davon, daß *Lamellocephus*, wie weiter oben ausgeführt, als nomen nudum betrachtet werden muß, ist die Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Tectocephoidea ungeklärt. Die Abbildung in TRAVÉ (1959) läßt vermuten, daß an den Femora mindestens der Hinterbeine mancher *Niphocephus*-Arten dorsale Schienen ausgebildet sind, was eher auf die basalere Verwandtschaftsgruppe der präformativen als auf die der propterogasterinen Stufe weist. *Exechocephus eremitus* WOOLLEY & HIGGINS 1968 zeigt einen ähnlichen Sensillus wie *Tectocephus* und einen Dorsalsporn auf Tibia I, wie er in modifizierter Form auch bei *Epactozetes* zu finden ist; auch eine laterale Abgrenzung der Aggenitalregion scheint ausgebildet zu sein. Eine Zugehörigkeit zu den Tectocephoidea ist daher zwar durchaus denkbar, jedoch ohne genauere Untersuchungen nicht zu klären.

5.4 Ökologie und Verbreitung der Tectocephoidea

Tectocephus velatus gilt als kosmopolitisch und ubiquitisch verbreitet, Berichte von Funden sowohl aus tropischen (z.B. HAMMER 1958, 1982, MAHUNKA 1985, WUNDERLE 1985), als auch aus arktischen (z.B. TRÄGÅRDH 1904, 1910, STRENZKE 1952b, BEHAN-PELLETIER/CNC, unpubl.), mediterranen (z.B. BERNINI 1973, MAHUNKA 1966) und gemäßigten Gebieten (z.B. KNÜLLE 1954, 1957, WEIGMANN & KRATZ 1982, BECK & WOAS 1991) bestätigen dies. Besonders interessant sind jedoch Funde, die auf eine äußerst hohe physiologische Plastizität von *Tectocephus* schließen lassen. Dazu zählen beispielsweise das Auftreten in Überschwemmungsgebieten, wie z.B. der Edertalsperre (TAMM 1982), wo *T. velatus* etwa 2/3 aller Oribatiden stellt, oder Funde von HAMMER (1966) in Oasen der Wüsten in Jordanien und Chile zusammen mit *Hydrozetes*-Arten. Offensichtlich gilt die generelle Toleranz gegenüber extremen Schwankungen des Temperatur- und Feuchteregimes auch für die weichhäutigen Juvenilen der Gattung *Tectocephus*, von denen HAARLØV (1960) berichtet, daß sie (Boden-) Temperaturen bis 44°C überleben.

Nach den momentan vorliegenden Fundortangaben zu *T. minor* scheint diese Art im Gegensatz zu *T. velatus* in den kälteren Regionen zu fehlen. Die Bevorzugung wärmerer Habitate zeigt sich auch in einer höheren Präferenz für die oberen Streuschichten im Buchenwaldboden im Sommer. Gegen eine generell höhere Affinität zu feuchten Habitaten, was sich zunächst etwa aufgrund der Fundorte in den wärmeren, feuchten Regionen Norwegens, auf Guadalupe, in Malaysia oder auch Hongkong (MAHUNKA 1976) vermuten ließe, sprechen die Funde von MORITZ (1968, unter *T. bisignatus*) an xerothermen Standorten des Kyffhäuser. Insgesamt weisen die Befunde also nur auf eine potentielle Bevorzugung relativ warmer Gebiete als *T. velatus*, wobei *T. velatus* praktisch in allen Proben mit *T. minor* enthalten ist.

Generell muß man allerdings damit rechnen, daß *T. minor*-Individuen in Proben mit *T. velatus* häufig übersehen und unter *T. velatus* gezählt wurden, da die Trefferquote bei geringen Vergrößerungen, wie sie zur Auslese in der Regel benutzt werden, sehr gering ist. Das bedeutet, daß vermutlich mit einer weiteren Verbreitung als bisher aus der Literatur bekannt zu rechnen ist.

Arten der Gattung *Passalozetes* zeigen eine Präferenz für warme Gebiete (TRAVÉ 1958, 1963, BERNINI 1973, WILLMANN 1935), die sich in einer Verbreitung mit offenbar mediterranem Schwerpunkt äußert. Außerhalb dieser Regionen sind sie nur in extremen Biotopen wie Küsten (WEIGMANN & KRATZ 1982), Salzböden (SCHUSTER 1958), Trockenrasen oder auch alpinen Gras- und Flechtenheiden (SCHATZ 1979), zeitweilig überschwemmten Habitaten (WEIGMANN & KRATZ 1982, MAHUNKA 1983) etc. zu finden, was auf eine deutliche Salzresistenz und ein hohe Toleranz gegen Feuchtigkeitsschwankungen hinweist.

Die Scutoverticidae scheinen eine ähnliche Verbreitung und Toleranz wie die Passalozetidae zu zeigen. *Scutovertex pannonicus* kommt in versalzten Trockenböden im Seewinkel (Österreich) vor (SCHUSTER 1958). Auch in den norddeutschen Küstenböden sind *Scutovertex*-Arten zu finden (*S. minutus*, *S. sculptus*, WEIGMANN & KRATZ 1982). Nach KNÜLLE (1957) bevorzugt *S. minutus* eindeutig ganz trockene Habitate; *S. sculptus* tritt nach seinen Angaben auch in Feuchtwiesen auf. TRAVÉ (1963) hält sowohl *Scutovertex*- als auch *Tectocephus*-Arten für sehr resistent gegen Austrocknung und Sonneneinstrahlung.

TRAVÉ (1962) fand Vertreter der vermutlich eng mit *Scutovertex* verwandten Gattung *Provertex* (*P. delamarei*, *P. mailloli*) in wassergetränkten Moos- und Flechtenpolstern auf Felsen der Pyrenäen.

RIHA (1951) stellte in Präferenzversuchen fest, daß Vertreter der Gattung *Eupelops* relativ unempfindlich gegen Trockenheit sind, aktiv wärmere Stellen aufsuchen und im Gegensatz zu den meisten anderen Oribatiden hohe Luftfeuchtigkeit meiden. Dies stimmt mit den Angaben von WILLMANN (1935, *E. nepotulus*), FRANZ (1954, *E. nepotulus*, *E. duplex*) und KNÜLLE (1957, *E. bilobus*) überein. Allerdings zählen zu dieser Gattung auch einige hygrophile Arten, wie Beobachtungen von KNÜLLE (1957) an *E. strenzkei*, *E. occultus*, *E. hygrophilus* oder *E. torulosus* (bei ihm unter *Pelops duplex*, zur Synonymie s. BECK & WOAS 1991) oder auch GUNHOLD & PSCHORN-WALCHER (1956) an *E. occultus* zeigen. *E. acromios* dagegen scheint ein relativ eurytoper Vertreter zu sein, wie das Auftreten in so unterschiedlichen Habitaten wie Sandheide (KNÜLLE 1957), xerothermer Gehölzvegetation und in trockenen epiphytischen und epilithischen Habitaten (WEIGMANN & KRATZ 1982), Mooren und Wäldern (WEIGMANN & KRATZ 1982, FRANZ 1954) zeigt. Die Gattung *Eupelops* umfaßt also Vertreter mit unterschiedlichen Präferenzen, xerophile und hygrophile, Bewohner offener Flächen und Waldbewohner. Ihre Ver-

breitung scheint der der Passalozetidae ähnlich zu sein (z.B. BERNINI 1973, ENGELBRECHT 1974a, b, MAHUNKA 1974, 1983).

Achipteria- und *Parachipteria*-Arten kommen dagegen eher in feuchten Gebieten vor, wobei sie ganz nasse Habitats offensichtlich meiden und vor allem in Waldböden zu finden sind (STRENZKE 1952a, FRANZ 1954, KNÜLLE 1957, BECK & WOAS 1991, WEIGMANN & KRATZ 1982). Dies deckt sich mit den Beobachtungen von RIHA (1951), die in ihren Versuchen eine Präferenz von 70% Luftfeuchte bei *Achipteria* ("Notaspidae") feststellte. Darauf verweisen auch die Untersuchungen von TRAVÉ (1963) über die saxicol-arboricole Fauna Südfrankreichs, der bis auf zwei Arten (*Pseudachipteria magna* und *Parachipteria petiti*) eine Bevorzugung der Bodenhabitats bei den Achipteriidae fand. Mindestens *Achipteria coleoptrata* ist jedoch offensichtlich als eurytop (FRANZ 1954, WEIGMANN & KRATZ 1982) einzustufen. Die Achipteriidae scheinen im mediterranen Gebiet relativ seltener aufzutreten und eher auf die gemäßigten Regionen beschränkt zu sein.

Die Gattung *Unduloribates* scheint auf montane Regionen beschränkt zu sein (TRAVÉ 1976). *Unduloribates undulatus* (BERLESE 1915) stammt aus den Alpen, die übrigen bekannten Arten (*U. hebes* AOKI 1965, *U. medusa* PIFFL 1972 und *U. brevisetosus* NÜBEL-REIDELBACH & WOAS 1993) aus den montanen Bereichen des Himalaya. *Epactozetes*-Arten sind dagegen offensichtlich Bewohner der Tropen, wie die Fundorte von *E. imitator* (Panama, GRANDJEAN 1930) und *E. setosus* (Amazonas-Tiefenland in Bolivien, Brasilien und Peru, BALOGH & MAHUNKA 1969, Funde von BECK 1963, 1971, s.a. NÜBEL-REIDELBACH & WOAS 1993) zeigen.

Für die Arten der Gattung *Lamellobates* läßt sich ebenfalls eine circumtropisch-subtropische Verbreitung erkennen. Darauf verweisen Funde in Brasilien (BALOGH & MAHUNKA 1977, BECK 1971, PÉREZ-ÍÑIGO & BAGGIO 1985), Peru (BECK 1963, WUNDERLE 1985), im subtropischen Teil Argentiniens (HAMMER 1958), in Indien (CHAKRABARTI & BHADURI 1988), Neuseeland (HAMMER 1967), Indonesien (CSISZAR 1961, HAMMER 1982) und Angola (BALOGH 1958).

Die Vertreter der Tectocephoidea besitzen offenbar die Fähigkeit, Habitats zu besiedeln, die hinsichtlich diverser Faktoren wie Versalzung, Trockenheit, Feuchtigkeit Extreme aufweisen und von den meisten anderen Höheren Oribatei gemieden werden. Dies deutet alles auf hohe Resistenz gegen Wasserverlust und vermutlich hervorragende osmoregulatorische Fähigkeiten hin. Möglicherweise spielt dabei auch das Cerotegument oder eine zuweilen auftretende verdickte Epicuticula eine Rolle. Es ist nicht nur die Fähigkeit an sich, Extremhabitats zu besiedeln, die die Tectocephoidea kennzeichnet (dies ist auch anderen, basaleren Oribatiden möglich, wie das Beispiel der marin-litoralen Selenoribatidae und Fortuyniidae zeigt; STRENZKE 1961, SCHUSTER 1963), sondern das innerhalb der Tectocephoidea

konzentrierte Auftreten von Taxa mit diesen Fähigkeiten. Die peripheren Gruppen, deren charakteristische Merkmale sich innerhalb der Tectocephoidea bereits massiv bemerkbar machen, scheinen solche Biotope zu meiden. Sie zeigen offensichtlich eine generell restriktivere Verbreitung und Bevorzugung bestimmter Habitattypen. Dies gilt anscheinend für die gesamten Pterogasterina, wobei die Ceratozetoidea die extrem trockenen und warmen Gebiete zu meiden scheinen und offensichtlich eher in kalt-gemäßigten Regionen auftreten, wie sich aus Untersuchungen z.B. von BEHAN-PELLETIER (1986) schließen läßt. Fundmeldungen von Ceratozetiden aus den Tropen beziehen sich dagegen in der Regel auf Taxa, die dem basalen Bereich der Ceratozetiden oder dem Übergangsfeld zur *Tectocephus*-Verwandtschaftsgruppe zuzuordnen sind (s.o.). Beispiele dafür sind die Beobachtungen von HAMMER (1982) in Bali für *Hypozetes aviger*, *Heterozetes cuspidatus* oder *Plakoribates scutatus*. *P. multicuspidus* POPP, 1960 tritt in den Überschwemmungsgebieten des Nils auf.

In diesem Zusammenhang sind auch die Fundorte der große Ähnlichkeiten mit *Lamellobates* aufweisenden *Saccolozetes* und *Guatemalozetes* interessant. *Saccolozetes filosus* beispielsweise stammt aus fernöstlichen Uferwiesen (Überschwemmungsbiotop!) und *Guatemalozetes danos* tritt in trockenen, nordamerikanischen Kurzgras- und alpinen Steppen auf, während *Guatemalozetes aelleni* im Hochland von Guatemala auftritt (BEHAN-PELLETIER & RYABININ 1991).

Vertreter der Galumnoidea und der Oribatuloidea bevorzugen dagegen offensichtlich eher warme und feuchte Regionen. Dies deckt sich mit den Beobachtungen von RIHA (1951), die bei Feuchtigkeitspräferenzversuchen feststellte, daß *Oribatula tibialis* und *Galumna nervosa* den Bereich mit etwa 100%iger Luftfeuchtigkeit bevorzugten und daher auch relativ empfindlich gegen Trockenheit waren.

Die Bevorzugung extremer Habitats durch die Vertreter der proterogasterinen Entwicklungsstufe, die Tectocephoidea, kann auch auf Konkurrenzschwäche gegenüber Taxa peripherer Gruppen in günstigeren Biotopen hindeuten. Doch gilt dies nicht für alle Tectocephoidea, da z.B. *Tectocephus velatus* kosmopolitisch und ubiquitisch verbreitet ist oder auch *Achipteria coleoptrata* als eurytop anzusehen ist.

5.5 Zusammenfassende Bemerkungen zur Taxonomie und Systematik der Gattung *Tectocephus*

Generell entsteht durch die bereits sehr basal einsetzende Herausbildung der peripheren Morphotypen bei den Oribatei häufig der Eindruck der Zugehörigkeit basaler Taxa zu peripheren Gruppen, da die entscheidenden gruppenspezifischen basalen Merkmale überdeckt werden. Dieses Phänomen zieht sich wie ein roter Faden durch die gesamte Systematik der Oribatiden. In

ähnlicher Form findet sich dies bei *Tectocepheus* auch auf Artebene wieder: Die starke Variabilität bestimmter Körperregionen führte zu einer Reihe von Artbeschreibungen, die sich bei näherer Betrachtung als unhaltbar erwiesen. Die auffälligen Merkmale und Abweichungen verdecken so den Blick für die eindeutigen, taxonomisch relevanten Unterschiede zwischen *T. velatus* und *T. minor*.

Zu den herausragenden Kennzeichen der Gattung *Tectocepheus* (und hier ganz besonders *T. velatus*) zählen die starke morphologische Variabilität und die kosmopolitisch-ubiquistische Verbreitung, die auch Habitate mit extremen Bedingungen umfaßt. Aufgrund der systematischen Stellung von *Tectocepheus* lassen sich diese Eigenarten leicht erklären. So tritt eine starke morphologische Variabilität im verwandtschaftlichen Umfeld offensichtlich häufiger auf (z.B. *Scutovertex*, *Passalozetes*) und auch die Toleranz gegenüber extremen Temperatur- oder Feuchtigkeitsschwankungen ist hier weit verbreitet. Daß beides bei *Tectocepheus* auftritt, verwundert so nicht weiter.

Die hohe morphologische Variabilität deutet auf eine hohe genetische Plastizität, die wiederum die Basis für hohe physiologische Flexibilität und damit die extrem weite, ubiquistische und kosmopolitische Verbreitung darstellen könnte. Ist die genetische Plastizität bei den Tectocepheoidea offensichtlich generell hoch, so scheint sie bei *Tectocepheus* ganz besonders ausgeprägt zu sein, was nicht zuletzt auch auf die parthenogenetische Fortpflanzungsweise zurückgeführt werden kann. Dies zeigt sich auch bei anderen parthenogenetischen Oribatiden in ähnlicher Weise, z.B. bei *Platynothrus peltifer* (GRANDJEAN 1971, 1972, 1973, TRAVÉ & OLSZANOWSKI 1988) oder *Rostrozetes foveolatus* (BECK 1965).

6. Literatur

- ABD-EL-HAMID, M. E. (1965): Wiederbeschreibung von *Tectocepheus velatus* (MICHAEL 1880) (Acari, Oribatei). Zool. Anz., **175**: 426-436; Leipzig.
- AOKI, J. (1964): Some oribatid mites (Acarina) from Laysan Island. – Pacific Insects, **6** (4): 649-664; Honolulu.
- AOKI, J. (1968): A new soil mite representing the new genus *Nemacepheus* (Acari: Tectocepheidae) found in Mt. Goyo, North Japan. – Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo, **1**: 117-120; Tokyo.
- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. – 349 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLINKE, W., SCHUCHARD-FICHER, C. & WEIBER, R. (1987): Multivariate Analysemethoden – Eine anwendungsorientierte Einführung. – 4. Aufl., 404 S.; Berlin (Springer).
- BALOGH, J. (1943): Conspectus oribateorum Hungariae. – All. Bizott., **39**: 1-202; Budapest.
- BALOGH, J. (1958): Oribatides nouvelles de l'Afrique tropicale. – Rev. Zool. Bot. Afr., **48**: 1-34; Brüssel.
- BALOGH, J. (1961): Identification keys of world oribatid (Acari) families and genera. – Acta Zool. Hung., **7**: 243-344; Budapest.
- BALOGH, J. (1972): The Oribatid genera of the world. – 188 S.; Budapest (Akadémia Kiado).
- BALOGH, J. & MAHUNKA, S. (1969): The zoological results of the Hungarian Soil Zoological Expeditions to South America. 11. Acari: Oribatids from the material of the second expedition. – Opusc. Zool. Budapest, **9** (1): 31-69; Budapest.
- BALOGH, J. & MAHUNKA, S. (1977a): New data to the knowledge of the Oribatid fauna of Neogea (Acari) I. – Acta Zool. Hung., **23**: 1-28; Budapest.
- BALOGH, J. & MAHUNKA, S. (1977b): New data to the knowledge of the Oribatid fauna of Neogea (Acari) II. – Acta Zool. Hung., **23**: 247-265; Budapest.
- BECK, L. (1963): Zur Ökologie und Taxonomie der neotropischen Bodentiere I. Zur Oribatiden-Fauna Perus. – Zool. Jb. Syst., **90**: 299-392; Jena.
- BECK, L. (1965): Über Variabilität und Wertigkeit morphologischer Merkmale bei adulten Oribatiden (Arachnida, Acari) am Beispiel der Gattung *Rostrozetes* SELLNICK 1925. – Abh. senckenb. naturf. Ges., **508**: 1-64; Frankfurt a. M.
- BECK, L. (1971): Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. – Amazoniana, **3**: 69-132; Kiel.
- BECK, L. & WOAS, S. (1991): Die Oribatiden-Arten (Acari) eines südwestdeutschen Buchenwaldes I. – Carolea, **49**: 37-82; Karlsruhe.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. (1986): Ceratozetidae of the western North American subarctic. – Can. Entomol., **118**: 991-1057; Guelph, Ontario.
- BEHAN-PELLETIER, V. M. & RYABININ, N. A. (1991): Description of *Sacculozetes filiosus* gen. nov., sp. nov. and *Guatemalozetes danos* sp. nov. (Acari: Oribatei) from grassland habitats. – Can. Entomol., **123**: 1135-1147; Guelph, Ontario.
- BERLESE, A. (1895): Acari, Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. – Fasc. 77: 10 S.; Padova.
- BERLESE, A. (1903): Acari nuovi. Manipulus I. – Redia, **1**: 235-252; Firenze.
- BERLESE, A. (1910): Lista di nuove specie e nuove generi di Acari. – Redia, **6**: 242-271; Firenze.
- BERLESE, A. (1915): Acari nuovi. Manipulus IX. – Redia, **10**: 113-150; Firenze.

- BERLESE, A. (1916): Centuria prima di Acari nuovi. – Redia, **12**: 19-67; Firenze.
- BERNINI, F. (1973): Notulae Oribatologicae VII. Gli Oribatei (Acarida) dell'isolotto di Basiluzzo (Isole Eolie). – Lav. Soc. It. Biogeografia, n.s., **3**: 355-480.
- BURYRN, R. & USHER, M. B. (1986): A morphometric study of the mite *Oppia loxolineata* in the maritime Antarctic. – British Antarctic Survey, **73**: 47-50.
- CHAKRABARTI, D. K. & BHADURI, A. K. (1988): A comparative account of the Taxonomy and biogeography of the oribatid fauna (Acari) of the Gangetic West Bengal and the North-eastern Himalaya. – In: CHANNABASAVANNA, C. B. & VIRAKTAMATH, C. A. (eds.): Progress in Acarology: 309-316; New Delhi (Oxford & IBH Publishing Co.).
- CSISZAR, J. (1961): New Oribatids from Indonesian Soils (Acari). – Acta Zool. Hung., **7**: 345-366; Budapest.
- DZAPARIDZE, N. I. (1985): Eine neue Milbenart der Gattung *Tectocepheus* BERLESE 1913 und über den Artstatus von *Tectocepheus velatus* var. *sarekensis* TRÄGÅRDH 1910 – Fauna und Ökologie einiger Insekten- und Milbengruppen von Gruzii: 72-81; Tbilisi (russ.).
- EICHLER, W. (1989): Wichtiges von den neuen Nomenklaturregeln – Die Third Edition des Code. – Dt. ent. Z., N. F., **36**: 45-55; Berlin.
- ENGELBRECHT, C. M. (1974a): The genus *Passalozetes* GRANDJEAN 1932 (Oribatei: Acari). – Nav. Nas. Mus. Bloemfontein, Nat. Sci., **3** (2): 29-38; Bloemfontein.
- ENGELBRECHT, C. M. (1974b): De Suid-Afrikaanse Pelopoidea BALOGH 1963 (Oribatei, Acari). – Nav. Nas. Mus. Bloemfontein, Nat. Sci., **3** (5): 89-108; Bloemfontein.
- FRANZ, H. (1954): Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt I. – Denkschr. Akad. Wiss. math.-nat. Klasse, **107**; Innsbruck.
- FUJIKAWA, T. (1988a): Two species belonging to the genus *Tectocepheus* from nature farm at Nayoro in Northern Japan (Acari; Oribatei). – Acarologia, **29**: 205-213; Paris.
- FUJIKAWA, T. (1988b): Biology of *Tectocepheus velatus* (MICHAEL) and *T. cuspidentatus* KNÜLLE. – Acarologia, **29** (3): 307-315; Paris.
- GABRIEL, W. & WAGNER, G. P. (1988): Parthenogenetic populations can remain stable in spite of high mutations rate and random drift. – Naturwissenschaften, **75**: 204-205; Berlin.
- GRANDJEAN, F. (1930): Oribates nouveaux de la région Caraïbe. – Bull. Soc. Zool. France, **55**: 262-284; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1932): Observations sur les Oribates (3^e série). – Bull. Mus. Hist. Nat., 2^e sér., **4** (3): 292-306; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1941): Statistique sexuelle et parthénogénèse chez les Oribates. – Compt. Rend. Acad. Sci. **212**: 463-467; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1947a): Observations sur les Oribates (17^e série). – Bull. Mus. Hist. Nat., 2^e sér., **19**: 165-172; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1947b): Observations sur les Oribates (18^e série). – Bull. Mus. Hist. Nat., 2^e sér., **19**: 395-402; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1949): Formules anales, gastroniques, génitales et aggénitales du développement numérique des poils chez les Oribates. – Bull. Soc. Zool. France, **74** (4-5): 201-225; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1952): Observations sur les Oribates (24^e série). – Bull. Mus. Hist. Nat., 2^e sér., **24**: 187-194; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1953): Observations sur les Oribates (26^e série). – Bull. Mus. Hist. Nat., 2^e sér., **25** (3): 286-293; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1954): Essai de classification des Oribates (Acariens). – Bull. Soc. Zool. France, **78**: 421-446; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1961): Les Plasmobatiidae n. fam. (Oribates). – Acarologia, **3**: 96-129; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1962): Le genre *Tegeocranellus* BERLESE, 1913 (Oribates). – Acarologia, **4**: 78-100; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1965): Nouvelles observations sur les Oribates (4^e série). – Acarologia, **7** (1): 91-112; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1969): Considérations sur le classement des Oribates. Leur division en 6 groupes majeurs. – Acarologia, **11**: 127-153; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1971): Caractères anormaux et vertionnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (KOCH). Première partie. – Acarologia, **13**: 209-237; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1972): Caractères anormaux et vertionnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (KOCH). Chapitres I à VI de la deuxième partie. – Acarologia, **14**: 454-478; Paris.
- GRANDJEAN, F. (1973): Caractères anormaux et vertionnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (KOCH). Chapitres VII à XIII de la deuxième partie. – Acarologia, **15**: 759-780; Paris.
- GRUVEL, J. & GRABER, M. (1970): Observations écologiques sur quelques espèces d'Acariens Oribates du Tchad. – Rev. Écol. Biol. Sol., **7**: 71-86; Paris.
- GUNHOLD, P. & PSCHORN-WALCHER, H. (1956): Untersuchungen über die Mikrofauna von Verlandungs-, Steppen- und Waldböden im Neusiedlersee-Gebiet. – Wiss. Arb. Burgenland, **12**: 1-27; Eisenstadt.
- HAARLØV, N. (1942): A morphologic-systematic-ecological investigation of Acarina. – Medd. Grønland, **128**: 1-71; København.
- HAARLØV, N. (1952): Systematics and ecology of the genus *Tectocepheus* BERLESE, 1896 (Acarina). – Ent. Meddr, **26**: 424-437; København.
- HAARLØV, N. (1957): Microarthropods from Danish soils – Systematics. – Spolia zool. Mus. haun., **17**: 1-60; København.
- HAARLØV, N. (1960): Microarthropods from Danish soils – Ecology, phenology. – Oikos, Suppl. **3**: 1-176; København.
- HAMMEN, L. VAN DER (1952): The Oribatei (Acari) of the Netherlands. – Zool. Verh., **17**: 1-139; Leiden.
- HAMMER, M. (1952): Investigations on the microfauna of Northern Canada, Part I: Oribatidae. – Acta Arctica, **4**: 1-108; København.
- HAMMER, M. (1958): Investigations on the oribatid fauna of the Andes Mountains I. The Argentine and Bolivia. – Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk., **10** (1): 1-129; København.
- HAMMER, M. (1966): A few oribatid mites from Ram, Jordan. – Zool. Anz., **117**: 272-276; Leipzig.
- HAMMER, M. (1967): Investigations on the oribatid fauna of New Zealand, Part II. – Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk., **15**: 5-64; København.
- HAMMER, M. (1982): On a collection of oribatid mites from Bali, Indonesia (Acari: Cryptostigmata). – Ent. Scand., **13**: 445-464; København.
- HEBERER, G. (Hrsg.) (1967): Die Evolution der Organismen. – (Band I – III); Stuttgart (G. Fischer).
- HELLE, W., BOLLAND, H. R., JEURISSEN, S. H. M. & VAN SEVENTER, G. A. (1984): Chromosome data on the Actinedida, Tarsonemida and Oribatida. – In: GRIFFITHS, D. A. & BOWMAN, C. E. (Eds.): Acarology, **6**: 449-454.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – 370 S.; Berlin (Deutscher Zentralverlag).
- HENNIG, W. (1982): Phylogenetisches System. – 246 S.; Hamburg (Parey).

- HUGHES, R. N. (1989): A functional biology of clonal animals. – 331 S.; London (Chapman & Hall).
- JACOT, A. P. (1937): Journal of North-American moss-mites. – J. N. Y. ent. Soc., **45**: 353-375; New York.
- KNÜLLE, W. (1954): Die Arten der Gattung *Tectocepheus* BERLESE – Zool. Anz., **152**: 280-305; Leipzig.
- KNÜLLE, W. (1957): Die Verteilung der Acari: Oribatei im Boden. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **46**: 397-432; Berlin.
- KOK, O. B. (1968): Studies on the Taxonomy of the South African Tectocephelidae GRANDJEAN, 1953 (Oribatei, Acari). Zoologica Africana, **3**: 155-183.
- MAHUNKA, S. (1966): A study of Oribatids collected by Prof. Dr. F. DI CASTRI on the Mt. Spitz (Recoaro, Italia). – Atti Ist. veneto Sci. mat. nat. Cl., **124**: 369-386; Venezia.
- MAHUNKA, S. (1974): Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XII: Beitrag zur Kenntnis der Oribatiden-Fauna Griechenlands. – Rev. Suisse Zool., **81**: 569-590; Genève.
- MAHUNKA, S. (1976): Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XVIII. Oribatiden aus Hong Kong (Acari). – Acarologia, **18**: 360-372; Paris.
- MAHUNKA, S. (1983): The Oribatids (Acari: Oribatida) of the Hortobagy National Park. – Fauna Hortobágy National Park, **2**: 377-397; Budapest.
- MAHUNKA, S. (1984): Oribatids of the eastern part of the Ethiopian region (Acari) V. – Acta Zool. Hung., **30**: 87-136; Budapest.
- MAHUNKA, S. (1985): Mites (Acari) from St. Lucia (Antilles) (2. Oribatida). – Acta Zool. Hung., **31**: 119-178; Budapest.
- MAHUNKA, S. (1986): A survey of the family Carabodidae C. L. KOCH 1836 (Acari: Oribatida). – Acta Zool. Hung., **32**: 73-135; Budapest.
- MARSHALL, V. G., REEVES, R. M., NORTON, R. A. (1987): Catalogue of the Oribatidae (Acari) of continental United States and Canada. – Mem. ent. Soc. Can., **139**: 1-418.
- MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. – 617 S.; Hamburg (Parey).
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – 370 S.; Hamburg (Parey).
- MAYR, E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. – 766 S.; Berlin (Springer).
- MICHAEL, A. D. (1880): A further contribution to the knowledge of British Oribatidae. – J. R. Microsc. Soc., **3**: 177-201; London.
- MICHAEL, A. D. (1884/1888): The British Oribatidae I/II. – 657 S.; London (Ray Soc.).
- MIHELICIC, F. (1957a): Oribatiden Südeuropas VII. – Zool. Anz., **159**: 44-68; Leipzig.
- MIHELICIC, F. (1957b): Milben (Acarina) aus Tirol und Vorarlberg. – Veröff. Mus. Ferdinandeum, **37**: 99-120; Innsbruck.
- MILLAR, J. S. & HICKLING, G. J. (1990): Fasting endurance and the evolution of mammalian body size. – Funct. Ecol., **4**: 5-12; London.
- MILLAR, J. S. & HICKLING, G. J. (1992): The fasting endurance hypothesis revisited. – Funct. Ecol., **6**: 496-498; London.
- MORITZ, M. (1968): Neue Oribatiden (Acari) aus Deutschland, IV. *Tectocepheus bisignatus* nov. spec. – Zool. Anz., **181**: 76-81; Leipzig.
- MURPHY, P. W. & JALIL, M. (1964): Some observations on the genus *Tectocepheus*. – Acarologia, **6**: 187-197; Paris.
- NORTON, R. A. & BEHAN-PELLETIER, V. M. (1986): Systematic relationships of *Propelops*, with a modification of family-group Taxa in Phenopelopoidea (Acari: Oribatei). – Can. J. Zool., **64**: 2370-2383; Ottawa.
- OHKUBO, N. (1981): A new species of *Tectocepheus* (Acarina, Oribatida) from Japan. – Annotnes zool. jap., **54**: 42-52; Tokyo.
- OHKUBO, N. (1982): One more new species of the Japanese *Tectocepheus* (Acarina, Oribatida). – Annotnes zool. jap., **55**: 110-117; Tokyo.
- PALMER, S. C. & NORTON, R. A. (1991): Taxonomic, geographic and seasonal distribution of thelytokous parthenogenesis in the Desmonomata (Acari, Oribatida). – Exp. Appl. Acarol., **12** (1-2): 67-82.
- PÉREZ-ÍÑIGO, C. (1971): Acaros oribatidos de suelos de España peninsular e Islas Baleares (Acari, Oribatei). Parte III. – EOS, **46**: 263-350; Madrid.
- PÉREZ-ÍÑIGO, C. & BAGGIO, D. (1985): Oribates édaphiques du Brésil (II). Oribates de l'île de "Cardoso" (Première partie). – Acarologia, **26** (2): 183-199; Paris.
- PÉREZ-ÍÑIGO, C. & BAGGIO, D. (1989): Oribates édaphiques du Brésil (V). Oribates de l'État de Sao Paulo (Deuxième partie). – Acarologia, **30** (3): 261-274; Paris.
- PIFFL, E. (1972): Zur Systematik der Oribatiden (Acari). Khumbu Himal, **4** (2): 269-314; Berlin (Springer).
- REMANE, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. – 2. Aufl., 400 S.; Leipzig (Akademie-Verlag).
- RIIDE, W. D. L., SABROSKY, C. W., BERNARDI, G. & MELVILLE, R. V. (1985): International Code of Zoological Nomenclature. Third Edition adopted by XXth General Assembly of the International Union of Biological Sciences. – 20+338 S.; Berkeley/Los Angeles (Univ. Calif. Press).
- RIHA, G. (1951): Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. – Zool. Jb. Syst., **80**: 407-450; Jena.
- ROSENBAUER, K. H. & KEGEL, B. (1978): Rasterelektronenmikroskopische Technik. – 241 S.; Stuttgart (Thieme).
- SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik. – 552 S.; Berlin (Springer).
- SCHATZ, H. (1979): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol) II: Phänologie und Zönitot von Oribatiden (Acari). – Veröff. Univ. Innsbruck. Alpin-Biol. Stud., **10**: 15-121; Innsbruck.
- SCHUBART, H. (1975): Morphologische Grundlagen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Milbenfamilie Ameronothridae (Acari, Oribatei). – Zoologica, **123**: 23-91; Stuttgart.
- SCHUSTER, R. (1958): Beitrag zur Kenntnis der Milbenfauna (Oribatei) in pannonischen Trockenböden. – Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, **167** (3-4): 221-235; Wien.
- SCHUSTER, R. (1959): Ökologisch-faunistische Untersuchungen an bodenbewohnenden Kleinarthropoden (speziell Oribatiden) des Salzlachengebietes im Seewinkel. – Sitzber. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, **168**: 27-78; Wien.
- SCHUSTER, R. (1963): *Thalassozeites riparius* n. gen., n. sp., eine litoralbewohnende Oribatide von bemerkenswerter morphologischer Variabilität (Oribatei – Acari). – Zool. Anz., **171** (9/10): 391-403; Leipzig.
- SELLNICK, M. (1928): Formenkreis: Hornmilben, Oribatei. – In: BROHMER, EHRMANN, P. & ULMER, G. (Eds.): Die Tierwelt Mitteleuropas, **3**: 1-42; Leipzig (Quelle & Meyer).
- SELLNICK, M. (1931): Milben aus dem Bernstein. – Bernsteinforschungen, **2**: 148-180; Berlin.
- SELLNICK, M. (1960): Formenkreis: Hornmilben, Oribatei. – in BROHMER, EHRMANN, P. & ULMER, G. (Eds.): Die Tierwelt Mitteleuropas, **3** (Ergänzung): 45-134; Leipzig (Quelle & Meyer).

- SITNIKOVA, L. G. (1973): New species of Oribatei of the family Pelopidae EWING, 1917 (Acarina: Oribatei). (russ.) Sonderdruck, Literaturstelle unbekannt.
- STEINHAUSEN, D. & LANGER, K. (1977): Clusteranalyse. Einführung in die Methoden und Verfahren der automatischen Klassifikation. – 206 S.; Berlin (de Gruyter).
- STRENZKE, K. (1952a): Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. – *Zoologica*, **104**: 1-173; Stuttgart.
- STRENZKE, K. (1952b): Zur Systematik westgrönländischer Oribatiden. – *Zool. Anz.*, **149** (3/4): 89-96; Leipzig.
- STRENZKE, K. (1961): *Selenoribates foveiventris* n. gen., n. sp., aus der unterirdischen Feuchtzzone der Küste des Roten Meeres (Acarina: Oribatei). – *Kieler Meeresforsch.*, **17** (1): 89-93; Kiel.
- TABERLY, G. (1988): Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'Acariens Oribates: *Trhypochthonius tectorum* (BERLESE) et *Platynothrus peltifer* (KOCH). IV. Observations sur les males ataviques. – *Acarologia*, **29**: 95-107; Paris.
- TAMM, J. C. (1982): Das jahresperiodisch trockenliegende Eulitoral der Edertalsperre als Lebens- und Ersatzlebensraum – Eine Ökosystemstudie mit terrestrischem Schwerpunkt. Teil II: Die terrestrische Fauna. – *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **64**: 484-553; Stuttgart.
- TEMPLETON, A. R. (1982): The prophecies of parthenogenesis. – In: DINGLE, H. & HEGMANN, J. P. (Eds.): *Evolution and life histories*: 75-101; New York (Springer-Verlag).
- TRÄGÅRDH, I. (1904): Monographie der arktischen Acariden. – *Fauna arctica*, **4**: 1-78; Jena.
- TRÄGÅRDH, I. (1910): Acariden aus dem Sarekgebirge. – *Naturwissenschaftliche Untersuchungen des Sarekgebirges in Schwedisch Lappland IV* (4): 517-519; Stockholm.
- TRAVÉ, J. (1958): Quelques remarques sur la microfaune des lasses d'Étangs. – 83^e Congrès des Sociétés savantes, 1958: 611-618.
- TRAVÉ, J. (1959): Sur le genre *Niphocephus* BALOGH Les Niphocephidae, famille nouvelle. – *Acarologia*, **1**: 475-498; Paris.
- TRAVÉ, J. (1962): Oribates (Acariens) des Pyrénées-Orientales (1ère série). *Provertex delamarei* n. sp. – *Vie et Milieu*, **13** (4): 785-801; Paris.
- TRAVÉ, J. (1963): Écologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. – *Vie et Milieu*, Suppl., **14**: 1-267; Paris.
- TRAVÉ, J. (1976): Données préliminaires sur la biogéographie des Oribates (Acariens) de l'Himalaya. – *Colloques Internationaux du C.N.R.S.: Écologie et Géologie de l'Himalaya*, **268**: 125-128.
- TRAVÉ, J. & OLSZANOWSKI, Z. (1988): Sur la variabilité de quelques caractères chaetotaxiques chez *Platynothrus peltifer* (C. L. KOCH) (Oribate, Camisiidae) et ses conséquences taxonomique. – *Acarologia*, **29**: 297-305; Paris.
- VANEK, J. (1960): *Tectocephus knullei* n. sp. (Acarina, Oribatoidea). – *Acta Soc. ent. Cechoslovenicae*, **57**: 397-401; Praha.
- WAFÄ, A. K., EL-KIFL, A. H. & TADROS, M. S. (1964): Ecological studies on oribatids in Giza-Region (Egypt). – *Acarologia*, **6**: 183-186; Paris.
- WALLWORK, J. A. (1969): Some basic principles underlying the classification and identification of cryptostigmatid mites. – in SHEALS, J. G. (Ed.): *The soil ecosystem*: 155-168; London.
- WEIGMANN, G. & KRATZ, W. (1982): Die deutschen Hornmilbenarten und ihre ökologische Charakteristik. – *Zoologische Beiträge*, N. F., **27** (2-3): 459-489; Berlin.
- WIKTOROWICZ, K. (1973): Badania nad rodzajem *Tectocephus* BERLESE, 1896 (Acari, Oribatei) w Polsce. – *Polskie Pismo ent.*, **43**: 689-702; Lwów, Wrocław.
- WILLMANN, C. (1931): Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei). – in DAHL, F.: *Die Tierwelt Deutschlands*, **22**: 79-200; Jena.
- WILLMANN, C. (1935): Faunistisch-ökologische Untersuchungen im Anningergebiet IV. Die Milbenfauna 1. Oribatei. – *Zool. Jb. Syst.*, **66**: 331-344; Jena.
- WOAS, S. (1986): Beitrag zur Revision der Oppioidea sensu BALOGH 1972 (Acari, Oribatei). – *Andrias*, **5**: 21-224; Karlsruhe.
- WOAS, S. (1990): Die phylogenetischen Entwicklungslinien der Höheren Oribatiden (Acari) I. Zur Monophylie der Poronota GRANDJEAN, 1953. – *Andrias*, **7**: 91-168; Karlsruhe.
- WOOLLEY, T. A. & HIGGINS, H. G. (1968): A new genus and species of Oribatid from pack rat nests (Acari: Cryptostigmata: Tectocephidae). – *Gt Basin Nat.*, **28**: 144-146; Provo.
- WUNDERLE, I. (1985): Ein faunistisch-ökologischer Vergleich der baum- und bodenbewohnenden Oribatiden (Acari) im Tieflandregenwald von Panguana/Peru. Diplomarbeit, Univ. Karlsruhe, 103 S.