



Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz	Band 72 Heft 1	S. 81 - 90	2000
--	-------------------	------------	------

ISSN 0373-7586

Vortrag zum 2. Milbenkundlichen Kolloquium
vom 14. bis 16. Oktober an der Universität Bremen

Die Bedeutung von Merkmalen des Genitaltraktes und des Fortpflanzungsverhaltens für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Hydrachnidia

HARALD WITTE & RONALD OLOMSKI

Universität Bremen, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie

Abstract

The importance of genital tract characters and reproductive behaviour for reconstruction of phylogenetic relationships within the Hydrachnidia

The present paper investigates how far characters of internal anatomy and of behaviour are suited for reconstruction of the phylogeny of the Hydrachnidia, using the ejaculatory complex and the reproductive behaviour as examples. In order to distinguish within the Hydrachnidia apomorphic from plesiomorphic character states, the Trombidia, being the sister group of the Hydrachnidia, are used for an outgroup comparison.

It is shown that the ejaculatory complex, the spermatophores and the reproductive behaviour of water mites contain several characters, which are probably synapomorphies of the Hydrachnidia or of particular subgroups. Arguments are provided in favour of a monophyletic origin for the Hydrachnidia, Protohydrachnidia, Euhhydrachnidia and for some subgroups of Euhhydrachnidia.

1. Einleitung

Über die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Hydrachnidia gibt es unterschiedliche Auffassungen (vgl. z.B. SMITH & OLIVER 1976, 1986; WITTE 1991; PROCTOR & HARVEY 1998). Um sicherere Aussagen über das phylogenetische System machen zu können, ist es offenkundig notwendig, für die Stammbaumrekonstruktion eine breitere und verlässlichere Merkmalsbasis zu erarbeiten. Hierzu bietet es sich an, die komplexe interne Morphologie und das Fortpflanzungsverhalten stärker als bisher zu berücksichtigen. Darüberhinaus ist ein Außengruppenvergleich mit der terrestrischen Schwestergruppe der Hydrachnidia, den Trombidia, sowie ggf. mit den Anystidae als weiterer Außengruppe erforderlich, um die Abwandlungsrichtung von Merkmalen bestimmen und Synapomorphien der Hydrachnidia und ihrer Untergruppen erkennen zu können.

Am Beispiel des distalen männlichen Genitaltraktes, hier Ejaculatorius-Komplex (EC) genannt, der Spermatophoren und des Fortpflanzungsverhaltens (sowie von weiteren Merkmalen, die in dieser Arbeit nicht diskutiert werden), wurde eine derartige Merkmalsanalyse durchgeführt. In dieser Arbeit wollen wir uns auf die Begründung der frühen Aufspaltungen der Hydrachnidia beschränken, wobei die Stygothrombidiidae wegen fehlenden Materials unberücksichtigt blieben.

2. Methoden

Die Erhebung der morphologischen Merkmale erfolgte anhand von Aufhellungspräparaten und histologischen Schnittserien. Verhaltensmerkmale wurden im Zuge von Laborbeobachtungen ermittelt. In der Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehungen folgte die Arbeit dem Argumentationsschema der phylogenetischen Systematik (HENNIG 1966, AX 1984).

3. Ergebnisse

In einer früheren Untersuchung begründeten WITTE & OLOMSKI (1999), daß sich die Sklerite, Muskeln, Drüsen und räumlichen Kompartimente des EC der Hydrachnidia - im Gegensatz zur Ansicht von BARR (1972) - weitgehend mit denen der terrestrischen Parasitengonae (Trombidia) homologisieren lassen. Auch der Bildungsmodus der Spermatophoren und das Fortpflanzungsverhalten zeigen - besonders bei den früh-abgespaltenen Hydrachnidia und Trombidia - deutliche Übereinstimmungen (WITTE 1991; WITTE & DÖRING 1999): Es werden z.B. von *Limnochares aquatica* (L., 1758) (PAHNKE 1974), *Eylais extendens* (Müller, 1776) und von *Hydryphantes ruber* (Geer, 1778), ähnlich wie von vielen Trombidoidea und den Calyptostomatoidea, Gruppen relativ großer Tröpfchenspermatophoren abgesetzt, die keine Hülle aufweisen. Das Stielsekret wird über die vordere Tasche des EC abgegeben, während das Spermatröpfchen im Zentralraum des EC ausgeformt wird (WITTE & OLOMSKI 1999).

Die nachfolgend genannten Merkmale des EC lassen sich als Synapomorphien der Hydrachnidia unter Einschluß der Hydrovolzioidea (*Hydrovolzia placophora* Monti, 1905) bestimmen (Abb. 4: A1). Der plesiomorphe Merkmalszustand, der bei den Außengruppen Trombidia (vgl. WITTE & OLOMSKI 1999) und Anystidae angetroffen wird, ist jeweils in Klammern genannt. Die Merkmale sind in Abb. 1 und 2 für jeweils einen Vertreter der Protohydrachnidia (*Piersigia intermedia* Williamson, 1912) und der Euhydrachnidia (*Thyas barbiger* Viets, 1908) abgebildet.

- Der EC weist einen distalen Apex auf (DisAp), der als Stielbildner der Spermatophore dient. (Kein distaler Apex vorhanden).
- Der distale Skleritstab (DisRd) bildet eine interne Chitinbrücke zwischen posteriorem Kiel und posteriorem Genitalatrium. (Kein distaler Skleritstab vorhanden).
- Der dorsale Retraktor-Muskel des EC (Gen 6) fehlt. (Gen 6 zieht vom EC zur dorsalen Cuticula).
- Die Zahl der Eugenitalborsten ist auf höchstens 2 Paare apikaler Setae (ApSt) reduziert. (Operculum beiderseits mit mehreren Eugenitalborsten ausgestattet).

- Muskel M8 verläuft transversal zwischen den anterioren Rand-Skleriten (AMScl). (M8 fehlt).
- Der apikale Abschnitt des Spermatophorenstiels wird zwischen dem distalen Apex und der anterodistalen Wandung des EC ausgeformt. (Apikaler Stielabschnitt wird zwischen den Eugenitallippen geformt).

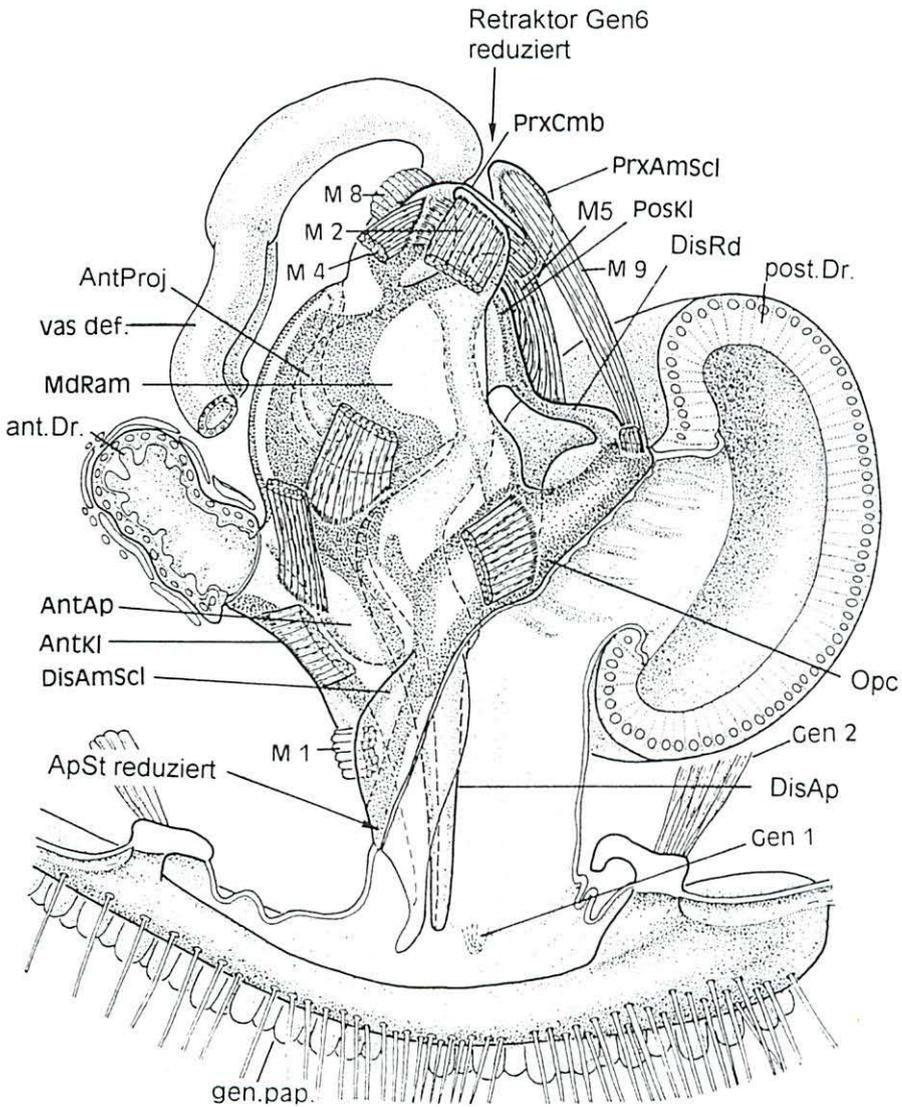


Abb. 1 Ejaculatorius-Komplex von *Piersigia intermedia* (Eylaoidea, Protohydrachnidia)

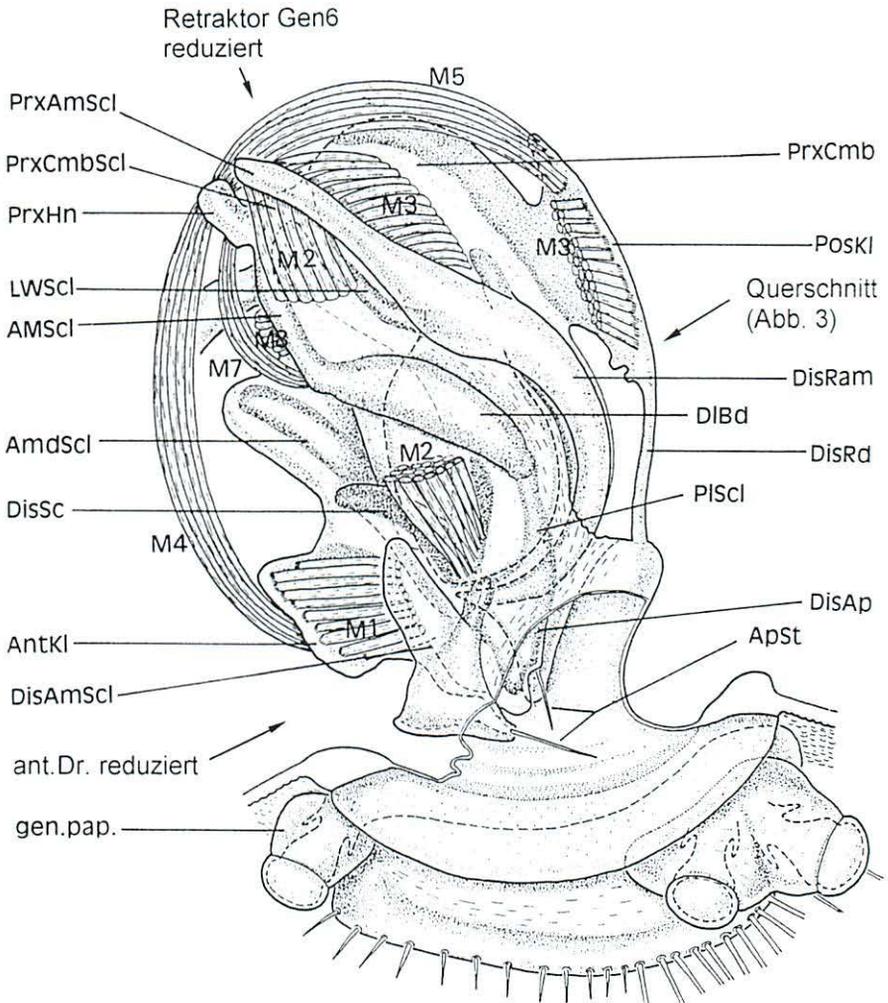


Abb. 2 Ejaculatorius-Komplex von *Thyas barbiger* (Hydryphantoidea, Euhdrachnida).
Leicht verändert nach WITTE & OLOMSKI (1999)

Die Wassermilben lassen sich in 2 Hauptgruppen aufteilen, die wir als Protohydrachnida und Euhdrachnida bezeichnen (WITTE 1991). Die Stellung der Stygothrombidiidae, die wegen des Besitzes von Glandularia sicherlich zu den Hydrachnida gehören, bleibt allerdings noch ungeklärt. Die Protohydrachnida umfassen die Eylaoidea und die Hydrovolzioidea. Die Euhdrachnida umfassen die »Hydryphantoidea«, Hydrachnoidea, »Lebertioidea«, »Hygrobatoidea« und Arrenuroidea. Die genannten Gruppen der Euhdrachnida haben sich offenbar in der aufgeführten Reihenfolge abgespalten. Allerdings sind diese Gruppen - bis auf Hydrachnoidea und Arrenuroidea - offenkundig paraphyletisch.

Die Protohydrachnidia (Abb. 4: A2) weisen aus dem hier vorgestellten Merkmalsbereich die nachfolgend aufgeführten Synapomorphien auf (vgl. Abb. 1). Der plesiomorphe Merkmalszustand (in Klammern) ist bei den Euhdrachnidia (Abb. 1) und den Trombidia ausgebildet.

- Muskel M9 zieht vom hinteren Teil des Operculum (Opc) zum proximalen Arm-Sklerit (PrxAmScl). (Kein Muskel zwischen proximalem Arm-Sklerit, bzw. dem ihm bei den Trombidia homologen Apodem, und dem posterioren Operculum vorhanden).
- Die apikalen Setae sind reduziert. (Apikale Setae bzw. ihnen homologe Eugenitalborsten vorhanden).

Die Euhdrachnidia (Abb. 4: A3) lassen sich durch die nachfolgend aufgeführten Synapomorphien charakterisieren (vgl. Abb. 2 und 3). Der plesiomorphe Zustand (in Klammern) findet sich bei den Protohydrachnidia (z.B. *Hydrovolzia*, *Piersigia* und *Limnochaeres*) und den Trombidia.

- Das Operculum ist in den distalen Arm-Sklerit (DisAmScl) und den posterolateralen Sklerit (PIScl) unterteilt. Sein hinterer Abschnitt, der posterolaterale Sklerit, ist in scharfem Winkel nach oben abgeknickt. Bei *Thyas barbiger*a tragen beide Abschnitte noch jeweils ein Paar apikaler Setae, die offenbar den Eugenitalborsten des Operculums der Trombidia homolog sind. (Das Operculum wird von einem Paar ungeteilter Sklerite gebildet, die in der Wandung des distalen EC verlaufen).
- Die anteriore Zunge des EC ist weitgehend reduziert. (Anteriore Zunge vorhanden).
- Die medialen Zungen des EC (MdPrj) weisen ein Paar tiefer Einsenkungen auf, die der Ausformung der internen Zähne der Spermatophorenkapsel dienen (Abb. 3). (Mediale Zungen des EC ohne Einsenkungen).
- Der posteriore Kiel ist carina-förmig ausgebildet (PosKI). (Keine Carina ausgebildet).
- Die anteriore akzessorische Drüse ist reduziert. (Anteriore akzessorische Drüse vorhanden).
- Die Apikalstruktur der Spermatophoren weist ein Paar interner Zähne auf (Abb. 3). (Apikalstruktur der Spermatophoren ohne interne Zähne).
- Die Spermatophoren werden in Reihen abgesetzt (WITTE 1991). (Spermatophoren werden in lockeren Gruppen abgesetzt).

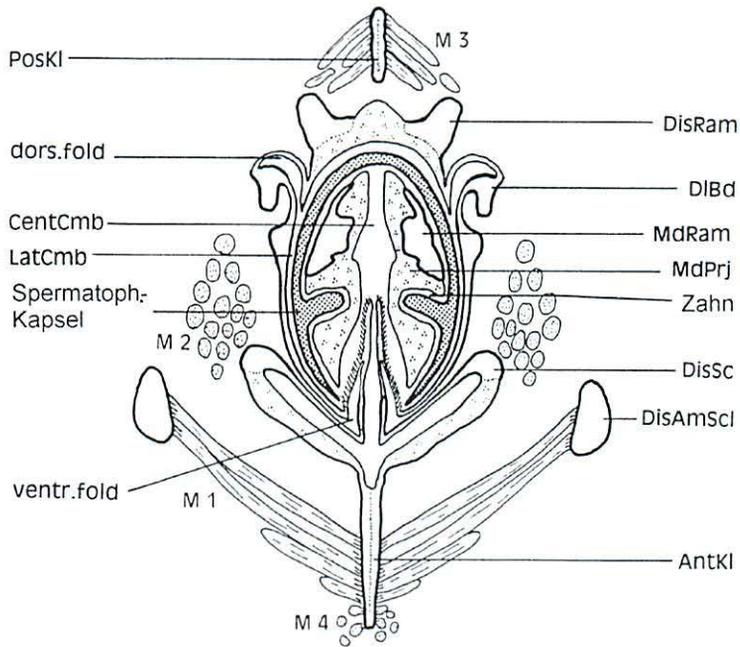


Abb. 3 Querschnitt durch den Ejaculatorius-Komplex von *Thyas barbigeri* während der Ausformung der Spermatophoren-Kapsel. Leicht verändert nach WITTE & OLOMSKI (1999)

Nach Abspaltung der Hydryphantinae von der Linie der Euhdrachnidia, d.h. beginnend mit den Thyadinae, treten folgende Neubildungen auf (Abb. 4: A4). Der plesiomorphe Merkmalszustand (in Klammern) findet sich bei *Hydryphantes ruber* und den Protohydrachnidia:

- Beim Absetzen der Spermatophoren werden mehrere Spermatophorenreihen zu Feldern zusammengefügt. (Gruppen oder einzelne Reihen von Spermatophoren).
- Die Spermatophorenkapseln weisen 2 Öffnungen auf (WITTE 1991). Die Öffnungen sind häufig durch einen medianen Schlitz miteinander verbunden, doch gelegentlich ist der Zusammenschluß auch wieder ganz aufgegeben (Beispiele bei WITTE 1991). Die Spermatophorenkapseln weisen darüberhinaus laterale Verstärkungsleisten auf. (Spermatophorenstiel weist apikal 2 Rami (*Hydryphantes*) oder eine flache oder schalenförmige Erweiterung auf (Protohydrachnidia)).
- Korreliert mit der Evolution solcher Kapsel-Spermatophoren wird die anteriore Zunge des EC reduziert und es wird im EC ein Paar antero-ventraler Falten (Abb. 3: ventr.fold) ausgebildet, das der Bildung der apikalen Öffnung der Spermatophorenkapsel dient. (Antero-ventrale Falten fehlen).

Bei Annahme dieser Merkmale als Synapomorphien A4 (Abb. 4) müßte allerdings das Sprungvermögen der Larven von Hydryphantinae und Thyadinae (SMITH & OLIVER 1986) entweder konvergent entstanden sein oder als Plesiomorphie der Euhdrachnidia angenommen werden.

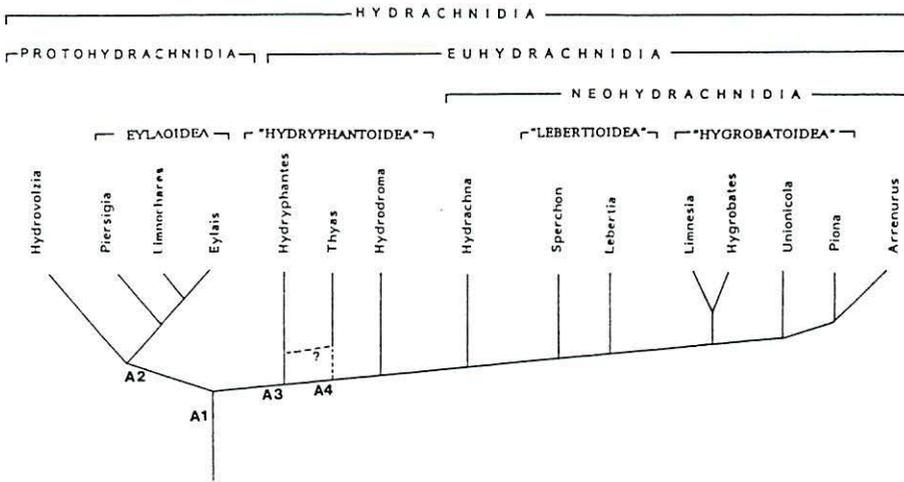


Abb. 4 Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Hydrachnidia. Die Bezeichnungen A1 - A4 verweisen auf die im Text vorgestellten Apomorphien-Sätze. Weitere Apomorphien sowie Begründungen für die übrigen Verwandtschaftsbeziehungen werden von WITTE (1991) genannt.

Das nach der Abspaltung der Gruppen der »Hydryphantoidea« verbleibende Monophylum haben wir als Neohydrachnidia bezeichnet (vgl. WITTE 1991). Die Gruppe zeichnet sich u.a. durch schwimmende Larven mit submerser Wirtsfindung aus. Für die Begründung der Monophylie der Neohydrachnidia, zu denen auch die Hydrachnoidea mit der Gattung *Hydrachna* gehören, sowie für die Begründung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Neohydrachnidia, haben allerdings Merkmale, die nicht zum EC gehören, eine zunehmende Bedeutung gewonnen. Hierzu gehören z.B. Struktur und Verteilungsmuster der Glandularia, Struktur und Verteilung von Sinnesborsten, Struktur der Augen und Anordnung der Augenmuskel, Muskulatur des Idiosoma und des Gnathosoma (siehe WITTE 1991).

Besonders innerhalb der »spät abgespaltenen« Euhydrachnidia (Unionicolidae, Pionidae, Arrenuroidea), aber auch innerhalb der Eylaidae und anderer Gruppen, kam es darüberhinaus mehrfach zur Ausbildung semidirekter oder direkter Modi der Spermaübertragung (WITTE 1991; PROCTOR 1992). Die hohe Spezifität einiger dieser Modi macht es wahrscheinlich, daß Gruppen mit weitgehend übereinstimmendem Kopulationsverhalten, wie es z.B. bei den Pionidae oder den Arrenuridae angetroffen wird, monophyletisch sind (WITTE & DÖRING 1999).

Abkürzungsverzeichnis: Die Bezeichnung der Strukturen des Ejaculatorius-Komplexes lehnt sich an BARR (1972) an. Hinsichtlich der extrinsischen Muskel folgt sie MITCHELL (1964).

AMScl	anteriorer Rand-Sklerit
AmdScl	anteromedialer Sklerit
ant.Dr.	anteriore akzessorische Drüse
AntAp	anteriorer Apex
AntKl	anteriorer Kiel
AntProj	anteriore Zunge
ApSt	apikale Seta (= Eugenitalborste)
CentCmb	zentrale Kammer
DisAmScl	distaler Arm-Sklerit (homolog dem anterioren Abschnitt des Operculums der Trombidia)
DisAp	distaler Apex
DisRam	distaler Ramus des proximalen Arm-Sklerits
DisRd	distaler Skleritstab
DisSc	distaler Sklerit
DlBd	distolateraler Rand-Sklerit
dors.fold	posterodorsale Falte
EC	Ejaculatorius-Komplex
Gen 1 - 6	extrinsische Muskel des EC
gen.pap.	Genitalpapille
LatCmb	laterale Kammer
LWScl	lateralen Wand-Sklerit
M1-M9	intrinsische Muskel des EC
MdPr	mediale Zunge
MdRam	medialer Ramus des proximalen Arm-Sklerits
Opc	Operculum
PlScl	posterolateraler Sklerit (homolog dem posterioren Abschnitt des Operculums der Trombidia)
PosKl	posteriore Kiel
post.Dr.	posteriore akzessorische Drüse
PrxAmScl	proximaler Arm-Sklerit (homolog dem Apodem der Trombidia)
PrxCmb	proximale Kammer
PrxCmbScl	proximaler Kammer-Sklerit
PrxHn	proximaler Fortsatz
vas def.	Vas deferens
ventr.fold	anteroventrale Falte

4. Diskussion

Für die Rekonstruktion des phylogenetischen Systems der Hydrachnidia wird in der Literatur eine erweiterte Merkmalsbasis als notwendig angesehen (z.B. SMITH & COOK 1991).

Besonders geeignet für die Rekonstruktion der Verwandtschaftsbeziehung sind komplexe Merkmalsmuster, da sie - sofern sie strukturell weitgehend übereinstimmen - eine hohe Homologiewahrscheinlichkeit haben (DOHLE 1989). Darüberhinaus ist bei ihnen aufgrund vielfältiger funktioneller Vernetzung und der daraus resultierenden »constraints of interaction« eine hohe evolutive Stabilität zu erwarten (TYLER 1988).

Eine solche evolutive Stabilität zeigt im Bereich der internen Morphologie der Parasitengonae beispielsweise der Ejaculatorius-Komplex, dessen Sklerite und Muskel sich bei den Hydrachnidia und den terrestrischen Parasitengonae (Trombidia) weitgehend homologisieren lassen. Auch bei den Spermaphoren und im Fortpflanzungsverhalten haben sich zumindest bei den relativ früh abgespaltenen Gruppen der Trombidia und der Hydrachnidia homologe Merkmale erhalten (WITTE 1991). Darüberhinaus zeigen auch andere interne Strukturen, wie z.B. die Spermien (ALBERTI 1980), die Glandularia sowie das Gnathosoma und sein Muskelsystem (MITCHELL 1962) eine hohe evolutive Stabilität hinsichtlich ihres Komponenten-Musters.

Betrachtet man die Merkmalsbasis, die dem von uns vorgeschlagenen Verwandtschaftsdiagramm zugrunde liegt, so läßt sich sagen, daß sich die von uns untersuchten Protohydrachnidia sowie die Euhhydrachnidia, die sich bis hin zu den Lebertiidae vom Stammbaum abgespalten haben, durch relativ zahlreiche und robuste Merkmale in einen Stammbaum einordnen lassen, der nur wenige Konvergenzannahmen nötig macht (vgl. WITTE 1991). Innerhalb der spät abgespaltenen schwimmenden Wassermilben, d.h. der »Hygrobatoidea« und Arrenuroidea (im Sinne von SMITH & COOK 1991), sind die postulierten Synapomorphien dagegen weniger zahlreich und komplex. Wichtige phylogenetisch verwertbare Merkmale treten bei diesen Gruppen aber im Bereich der komplexen Kopulationsmodi auf (WITTE 1991; PROCTOR 1992; WITTE & DÖRING 1999). Darüberhinaus bietet sich für die Rekonstruktion des Stammbaums dieser evolutiv vergleichsweise jungen Gruppen in besonderem Maße die Analyse von DNA-Sequenzen an.

5. Literatur

- AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.: 349 S.
- ALBERTI, G. (1980): Zu Feinstruktur der Spermien und Spermicytogenese der Milben (Acari). II. Anaetinostrichida. - Zool. Jb. Anat. **104**: 144-203
- BARR, D. (1972): The ejaculatory complex in water mites (Acari, Parasitengona): morphology and potential value for systematics. - Life Sci. Contr., R. Ont. Mus. **81**: 1-87
- DOHLE, W. (1989): Zur Frage der Homologie ontogenetischer Muster. - Zool. Beitr., NF, **32**: 355-389
- HENNIG, W. (1966): Phylogenetic systematics. - University of Illinois Press, Urbana: 1-263
- MITCHELL, R. (1962): The structure and evolution of water mite mouthparts. - J. Morph. **110**: 41-59
- (1964): The anatomy of an adult chigger mite *Blankartia ascoscu-tellaris* (Walch). - J. Morph. **114**: 373-392
- PAHNKE, J. (1974): Anatomisch-biologische Untersuchungen an *Limnochares aquatica* L. (Hydrachnellae, Acari). - Dissertation Universität Kiel

- PROCTOR, H. C. (1992): Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). - *Zool. J. Linn. Soc.* **106**: 341-384
- & M. HARVEY (12.12.1998): Hydracarina, <http://phylogeny.arizona.edu/tree/eukaryotes/animals/arthropoda/arachnida/acari/acarifomes/trombidiformes/parasitengona/hydracarina/hydracarina.html>. Dec. 98. - In MADDISON, D. & W. MADDISON (1996): Tree of Life, <http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>
- SMITH, I. M. & D. R. COOK (1991): Water mites. - In THORP, J. H. & A.P. COVICH (eds.): *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press, San Diego: 523-592
- & D. R. OLIVER (1976): The parasitic associations of larval water mites with imaginal aquatic insects, especially Chironomidae. - *Can. Ent.* **108**: 1427-1442
- & D. R. OLIVER (1986): Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnida) with insect hosts. - *Can. Ent.* **118**: 407-472
- TYLER, S. (1988): The role of function in determination of homology and convergence - examples from invertebrate adhesive organs. *Fortschr. - Zool. Prog. Zool.* **36**: 331-347
- WITTE, H. (1991): Indirect sperm transfer in prostigmatic mites from a phylogenetic viewpoint. In SCHUSTER, R & P. W. MURPHY (eds.): *The Acari: reproduction, development and life-history strategies*. Chapman and Hall, London: 137-176
- (1998): On the internal organization of smaridid mites (Acari, Erythraeoidea), and on the role of organismal properties for determining the course of evolutionary change. In EBERMANN, E. (ed.): *Arthropod Biology: Contributions to Morphology, Ecology and Systematics*. - *Biosystematics and Ecology Series* **14** : 245-289
- & D. DÖRING (1999): Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. *Exp. Appl. Acarol.* **23**: 1-36
- & R. OLOMSKI (1999): The evolutionary transformation of functional systems in the Parasitengonae. In MITCHELL, R., D. J. HORN, G. R. NEEDHAM & W. C. WELBOURN (eds.): *Acarology IX, Vol.2 Symposia*. The Ohio Biological Survey, Columbus: 125-137

Manuskriptannahme: 3.1.2000

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Harald Witte, Dr. Ronald Olomski, Universität Bremen, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, Fachbereich 2 (Biologie/Chemie), Leobener Straße, NW 2, D-28359 Bremen