

Zeitschrift: Entomologica Basiliensia

Herausgeber: Naturhistorisches Museum Basel, Entomologische Sammlungen

Band: 7 (1982)

Artikel: Panisus-Studien : 2. Zur Morphologie von Panisus sarasini Bader, 1981
(Acari, Actinedida, Hydrachnella)

Autor: Bader, C.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-980803>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 11.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Panisus-Studien:
2. Zur Morphologie von Panisus sarasini Bader, 1981
(Acari, Actinedida, Hydrachnella)

von **C. Bader**

Abstract: *Studies on Panisus: 2. The morphology of Panisus sarasini Bader, 1981 (Acari, Actinedida, Hydrachnella)* – The famous French acarologists F. Grandjean and Y. Coineau have given an impressive explanation of the origin of the mites descending from a hypothetical wormlike ancestor. The author has accepted this theory; after some minor modifications he has succeeded to apply it also to the primitive water mites. The complex morphology of Panisus sarasini has been clarified.

1. Einleitung

Ueber die Abstammung und die phylogenetische Entwicklung der Arthropoden, und damit auch der Chelicerata, ist schon viel geschrieben worden. Es liegt nicht in der Absicht des Autors dieser Schrift, mit einer weiteren Theorie eine wohl unerwünschte Kontroverse zu provozieren. Er möchte bloss in Sicht eines erfahrenen Hydracarinologen einige Teilespekte der Cheliceraten-Phylogenie beleuchten. Er schliesst sich dabei weitgehend an die Erkenntnisse des französischen Acarologen FRANÇOIS GRANDJEAN (1882–1972) an, der von den heutigen Milbenforschern vorbehaltlos als der Begründer der modernen Acarologie bezeichnet wird. Grandjeans Publikationen wurden in französischer Sprache geschrieben. Dieser Umstand verhinderte eine weltweite Beachtung resp. den Durchbruch der Ideen des grossen Franzosen. Es ist leider eine Tatsache, dass viele der heutigen Acarologen sich auf die in englisch abgefassten Arbeiten beschränken.

Der Holländer L. VANDERHAMMEN arbeitete sich noch zu Lebzeiten Grandjeans in dessen Gedankengut ein, diskutierte dieses und baute es aus. Und da gar viele Publikationen des Franzosen in schwer erreichbaren Zeitschriften erschienen waren, veranlasste er einen Nachdruck der 241 Arbeiten, der in 7 Sammelbänden (1972–1976) zusammengefasst wurde. Grandjean beschäftigte sich in seinen letzten Lebensjahren ausschliesslich mit den Cryptostigmata, den Oribatida. Sein Schüler J. TRAVÉ führt die Studien im Sinne seines Lehrers weiter. Die Prostigmata, es sind die heutigen Actinedida, wurden von Grandjean anfänglich mit richtungsweisenden Publikationen beleuchtet.

Y. COINEAU, ein weiterer Schüler, führte diese Studien in seinem umfangreichen und grundlegenden Werk über die *Caeculidae* weiter. Und dieses hat den Impuls für meine vorliegende Arbeit gegeben.

2. Die Vorfahren der Chelicerata

Auf der Suche nach den Vorfahren der Acari konstruierte sich COINEAU (1974) den «Archétype d'un Actinotrichida». Mit dem speziellen Hinweis auf diese eine Milbengruppe will Coineau offensichtlich auf den Gegensatz zur zweiten Gruppe, den Anactinotrichida aufmerksam machen und damit auf den diphyletischen Ursprung der Acarina hinweisen. Mit seiner Schemazeichnung, sie ist hier in leicht abgeänderter Form in Abb. 1 übernommen worden, deutet Coineau auf einen hypothetischen wurmförmigen Vorfahren hin, dessen Körpersegmente weitgehend gleichmäßig gebaut sind, sechs von ihnen sind mit gegliederten Extremitäten ausgerüstet. LANKESTER (1904) erkannte bei den Arachniden drei verschiedene, aus mehreren Segmenten verschmolzene Regionen, er nannte sie Somata und unterschied zunächst Prosoma, Mesosoma und Metasoma. Diese Terminologie wurde später durch REUTER (1909) und OUDEMANS (1911) ausgebaut und schliesslich durch GRANDJEAN (1969) mit 11 Bezeichnungen zum Abschluss gebracht. Bei den hier zu besprechenden Hydracarinen erübrigen sich einige dieser Namen. In Abb. 1 und 2 stehen nur noch

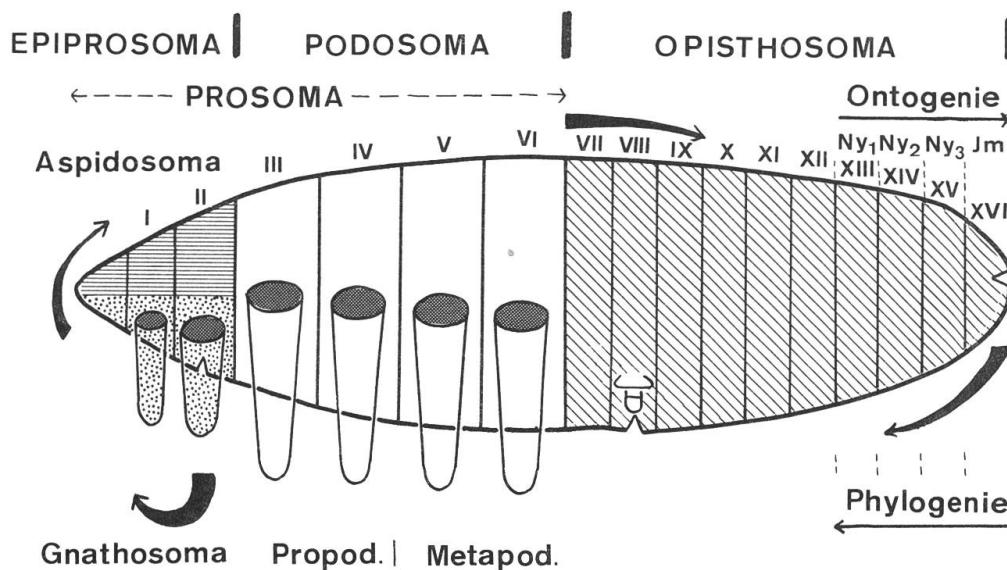


Abb. 1: Archetypus der *Actinotrichida* nach Y. Coineau

die Ausdrücke, die für unsere weiteren Überlegungen benötigt werden. Sie sind alle von Grandjean übernommen worden, dessen Schema-zeichnung über den Bau der Acari in Abb. 2 in leicht abgeänderter und seitensverkehrter Form erscheint. Coineaus Archetypus lässt 3 Somata erkennen: vorne das Epiprosoma, hinten das Opisthosoma, dazwischen das Podosoma. Zum erstenen schreibt GRANDJEAN (1969): «Le terme épiprosoma ne sera vraisemblablement pas d'usage courant.» Und doch sehe ich mich gezwungen, das Epiprosoma als wesentlichen Bestandteil der Milben-Nomenklatur zu übernehmen. Sein dorsaler Teil ist das Aspidosoma, sein ventraler Teil das Gnathosoma. Dieser prinzipielle Aufbau wiederholt sich beim anschliessenden Podosoma. Ventral liegen bei ihm die Epimeren mit den Extremitäten, sie sind dem Gnathosoma gleichzusetzen, dorsal könnte beim Archetypus ein Dorsalschild angenommen werden, das dem Aspidosoma entsprechen müsste. Das Gnathosoma ist somit nur ein untergeordneter Begriff der 3 Somata!

In der Milben-Systematik hat sich der Ausdruck Prosoma eingebürgert. Laut Grandjean umfasst dieser Körperabschnitt das Epiprosoma (bestehend aus Aspidosoma und Gnathosoma) und das Podosoma. Es wird sich erweisen, dass diese Bezeichnung bei den Wasser-milben nicht in Anwendung kommt. Im Folgenden sollen die drei Somata besprochen werden.

a. Das Epiprosoma:

Dieses besteht aus mindestens zwei Segmenten. Am vorderen Segment sind die Cheliceren, am hinteren die Pedipalpen inseriert. Verschiedene Autoren haben auf ein von ihnen vermutetes «praechelicerales Segment», auch Akron geheissen, aufmerksam gemacht. Aus Abb. 1 geht hervor, dass auch Coineau die Existenz dieses Segments annimmt. Er stellt sich damit im Gegensatz zu MILLOT (1949), der die von PETRUNKEVITCH (1924) angenommenen «5 somites céphaliques» entschieden ablehnt, insbesondere dessen 3. Segment, d.h. «un troisième somite préchelicérien portant le rostre.» Abschliessend äussert sich Millot wie folgt: «Il faut, en tout cas, renoncer au prétendu segment rostral...» Und doch müssen ihm gegenüber Zweifel angemeldet werden, denn er schreibt u.a. auch: «...le fait que 3 paires de nerfs se rendent aux yeux et à la lèvre supérieure n'implique en effet nullement l'existence de 3 neuromères et, par conséquent, de 3 somites.»

Das Studium der zur Zeit nur wenig bekannten Endeostigmata, es sind die primitiven Actinedida, hilft nach meiner Meinung weiter. Dass bei diesen Landmilben der vorderste Körperabschnitt von KRANTZ

(1978) und anderen Autoren noch als Prosoma, einer nach Grandjean unzulässigen Benennung, bezeichnet wird, soll hier nicht weiter stören. Dieser vordere Körperabschnitt ist meistens durch eine Furche, es ist dies der sillon «das» von Grandjean, vom hinteren Körperabschnitt abgesetzt. Die auf ihm stehenden Organe (Augen, Körper- resp. Sinneshaare) sind in der Dreizahl angeordnet. Bei der Pachygnathide *Amphialycus pentophthalmus* Zachvatkin, 1949, verrät schon der Artnname die Anwesenheit von 5 Augen (Abb. 4). Das vorderste, scheinbar unpaare «Medianauge» lässt sich auch bei einzelnen Vertretern anderer Familien der Actinedida nachweisen, so z.B. bei den Bdellidae, Caeculidae, Thyasidae. WACHMANN ET AL. (1974) untersuchten das Medianauge von *Microcaeculus* und meldeten darüber: «In der Regel befindet sich am Naso (siehe später) ein Paar Augen, das gelegentlich auch zu einem unpaaren Auge verschmolzen sein kann. Es wird als «oeil antérieur» bzw. Medianauge bezeichnet». Dieses findet sich nur bei primitiven Formen, es verschwindet im Laufe der phylogenetischen Entwicklung, es dürfte vom 3., von Millot erwähnten Nervenpaar bedient werden.

Auf der Dorsalfläche des Aspidosomas können bei primitiven Actinotrichida (sowohl Actinedida als Oribatida) 12 Haare festgestellt werden, sie sind immer paarig angeordnet. Das eine oder andere dieser Haare fällt durch seine bedeutende Länge resp. besondere Gestalt auf (Sensillus!). Diese Setae sind beiderseits in 2 Reihen angeordnet (Abb. 4). In der von ZACHVATKIN (1949) übernommenen Zeichnung von *Amphialycus* lassen sie sich zu je 2 Paaren einem der 3 aspidosomal Segmente zuteilen, die zusätzlich noch je ein Augenpaar besitzen. Da die Oribatiden keine Augen besitzen, kann bei *Torpacarus* (Abb. 4) nur die Anwesenheit von 6 Haarpaaren gemeldet werden. Diese Haare sind den Acarologen schon früh aufgefallen, und da sie offensichtlich einen taxonomischen Wert erkennen lassen, sind sie mit gar vielerlei Namen belegt worden. Es kann nicht überraschen, dass diese Namensgebung zu einer Konfusion geführt hat. Grandjean hat sich mit diesen Haaren ebenfalls beschäftigt. Er bezeichnete sie zuerst (GRANDJEAN, 1934) bei den Oribatiden mit A₁–A₃ und B₁–B₃, doch widerrief er später (GRANDJEAN, 1939) diese Bezeichnungen: «La notation A₁ etc. que j'ai proposé autrefois pour les 6 paires de poils du prodorsum chez les Oribates, renferme une idée fausse, car elle suppose que ces poils appartiennent à deux métamères. Il est préférable de n'introduire aucune hypothèse dans les notations.» Grandjean ersetzte daher in seiner Arbeit über die Endeostigmata die obigen Bezeichnun-

gen mit den Buchstaben bf, ba, be, bm, bb, br. Die spätere Bearbeitung der primitiven Oribatiden (Lohmanniidae) führte GRANDJEAN (1950) u.a. zur folgenden Feststellung: «Le prodorsum a les 6 paires de poils qui sont réglementaires chez les Oribates primitifs.» Bei dieser Gelegenheit erhielten die Haare des «Prodorsums» neue Namen:

ro	le rostral
la	le lamellaire
exa	l'exobothridique antérieur
in	l'interlamellaire
bo	le bothridique ou sensillus
exp	l'exobothridique postérieur

VANDERHAMMEN (1969) übernahm im Wesentlichen die obige Aufstellung, sie sollte jetzt als verbindlich bezeichnet werden:

ro	rostral seta
le	anterior bothridial (= lamellar) seta
in	interbothridial (interlamellar) seta
xa	anterior exobothridial seta
xp	posterior exobothridial seta
bo(ss)	bothridial seta (= sensillus)

Diese 6 Haarpaare sind bei den meisten Endeostigmata vorhanden, doch lässt sich schon innerhalb dieses Taxons eine Reduktion verfolgen. Es scheint, dass diese über 5 zu 4 Paaren führt, einem Endzustand, der für die meisten Actinedida zur Regel wird. Repräsentativ für diesen Abbau sei hier die Bdellide *Cyta latirostris* (Hermann, 1804). Das Medianauge (Abb.4) erinnert an das praecheliceralen Segment, dieses weist jedoch keine Haare mehr auf. Die von THOR (1931) beobachtete Chitinleiste könnte als vordere Grenze des cheliceralen Segments gedeutet werden. Dem letzteren muss das vordere Lateralauge zugewiesen werden, das zweite gehört dann zum palpalen Segment. Ich habe versucht, die 4 Haarpaare mit den von Vander Hammens gegebenen Bezeichnungen zu identifizieren.

In *Thyas rivalis* Koenike, 1912 (Abb.4), einer primitiven Wassermilbe, sind einige grundlegende Veränderungen festzustellen: 1. Das Medianauge verweist noch auf die Präsenz des praecheliceralen Segments, 2. Die beiden Lateralaugen vereinigen sich in einer Augenkapsel, 3. Von den 4 Haarpaaren der terrestrischen Actinedida sind die einen zwei zu Drüsenhaaren (Antenniformia) umgewandelt worden (siehe später), die anderen zwei sind die Haarplättchen (Ocularia), 4. Die später zu besprechenden Muskelansatzstellen sind als Hautschilder (Frontalia) zu erkennen.

Der Übergang von *Thyas rivalis* zu unserer *Panisus sarasini* (Abb. 4) wird augenfällig. Die Frontalia vereinigen sich zum anteromedianen Schild, an dessen Vorderkante das ehemalige pigmentführende Medianauge durch eine Veränderung der Plattenstruktur (gewisse Autoren reden von einem «Loch») schwach angedeutet wird. Die Drüsensaare und Haarplättchen sind bei Panisus gleich angeordnet wie bei *Thyas*. Für sie gelten die für alle Hydrachnellae gültigen Bezeichnungen. Diese treten an die Stelle der von Vander Hammen gegebenen Nomenklatur. Ich habe die folgende Zuteilung vorgenommen:

chelicerales Segment	palpales Segment
le = lamellar seta = Prae-Antenniforme	bo = bothridial seta = Post-Antenniforme
xp = posterior exobothridial seta = Prae-Oculare	in = interlamellar seta = Post-Oculare

Bei *Alycus roseus* C.L.Koch, 1841, (Abb. 4) zeigen sich le und bo als lange, gefiederte Haare, xp und in sind ebenfalls gefiedert, aber auffallend kurz. Aus den letzten zwei Haaren sind bei den Thyasiden die mit einem feinen Haar ausgerüsteten Ocularia geworden, die ersten zwei Haare werden zu den von einer Drüse begleiteten Antenniformia. In vielen Fällen der Actinotrichida (also auch Oribatiden) fällt bo als Sensillus auf, bei den Thyasiden ist bo hingegen gleich gebaut wie die opisthosomalen Drüsensaare. Dabei fällt le durch sein kräftiges, gefiedertes Haar auf, es ist dies die «antenniforme Borste» der früheren Autoren.

b. Das Podosoma:

Dieses besteht bei allen Arachniden aus 4 Segmenten, jedes ist mit einem Paar gegliederter Extremitäten ausgerüstet. Im Archetypus sind diese 4 Segmente vollständig, d.h. sie erstrecken sich auch auf die Dorsalseite des Körpers. Die beiden vorderen Segmente werden als Pro-Podosoma, die zwei hinteren als Meta-Podosoma bezeichnet. Diese beiden Namen sind in abgeänderter Form (Epimeren) für die Wassermilben-Morphologie übernommen worden.

c. Das Opisthosoma:

Dieses besteht bei den Imagines der primitiven Actinedida höchstens aus 10 Segmenten. Sie sind mehr oder weniger gleichartig gebaut (Abb. 1 bis 3). Die ontogenetische Entwicklung der Milben lässt eine Epimorphose erkennen, d.h. jedem weiteren Entwicklungsstadium (ab Larve) wird ein zusätzliches Segment angefügt. Schon HENKING (1882) beschrieb die «Epimorphose», er nannte das letzte Stadium «Prosopon» und machte damit auf die Differenz zur «Metamorphose» mit

ihrer «Imago» aufmerksam. Henkings Prosopon setzte sich leider nicht durch. Bei den Wassermilben hat sich der Ausdruck Imago knapp gehalten (VIETS, 1936), dafür hat sich die von den Säugetieren übernommene Bezeichnung «Adultus» eingebürgert. Da bei den Wassermilben die juvenile von der adulten Imago (Prosopon) unterschieden werden muss (BADER, 1977), sollte «Adultus» im heutigen Sinn nicht verwendet werden. Mit der Bezeichnung «Imago» möchte ich auf die gegenüber den Säugern so grundverschiedenen Entwicklungsvorgänge (Meta- resp. Epimorphose) hinweisen. Das Stadium der sechsbeinigen Actinedida-Larve besitzt nur 6 opisthosomale Segmente (bei den Oribatiden sollen es deren 5 sein). In den nachfolgenden Stadien d.h. Proto-, Deuto- und Trito-Nymphe, Imago, wird je ein weiteres Segment angeschlossen, wodurch die oben erwähnte Zahl von 10 Segmente erreicht wird. Mit seinem Schema (Abb. 1) macht Coineau indessen auch auf die entgegenlaufende phylogenetische Entwicklung (Abbau der Segmente) aufmerksam. Die von ihm untersuchten Caeculiden besitzen z.B. nur 8 opisthosomale Segmente, die Hydrachnellen nur noch deren 6!

d. Die Körperöffnungen:

Die drei Körperöffnungen erweisen sich für die folgenden Ueberlegungen als bedeutungsvoll. Coineau ordnet die Mundöffnung dem palpalen, die Genitalöffnung dem 2. opisthosomalen Segment zu, der After liegt terminal.

Die Genitalöffnung befindet sich nach MILLOT (1949) bei allen Arachniden im 2. Segment des Opisthosomas. In Abb. 1 ist diese Lage übernommen worden. Coineau weist dem Genitalporus 3 Paar Genitalpapillen zu, die jederseits von einer Klappe begleitet werden. Nach meiner Ansicht ist im ursprünglichen Zustand jedoch nur ein Paar dieser Papillen vorhanden! In der Annahme, dass die ontogenetische Entwicklung die phylogenetische in grossen Zügen erkennen lässt, verweise ich auf die Wassermilbe *Sperchon (Scutosperchon) violaceus* Walter, 1944, deren Protonymphe 1 Paar, Deutonymphe 2 Paar und Tritonymphe 3 Paar Genitalpapillen besitzt. Mit dem einzigen Papillenpaar der Protonymphe wird auf den ursprünglichen Zustand aufmerksam gemacht. Ob dieser bei irgend einer Imago tatsächlich vorkommt, er müsste bei den primitiven Formen (Endeostigmata) gesucht werden, ist noch fraglich. Innerhalb der Endeostigmata sind indessen einige Arten beschrieben worden, deren Imagines 2 Paar Genitalpapillen ausgebildet haben und damit den zweiten Schritt der phylogenetischen Entwicklung beweisen. Die meisten Actinedida-Imagines besit-

zen 3 Paar Genitalpapillen. Mit der Erreichung von einigen Dutzend Papillen bei hochevoluierten (abgeleiteten) Formen der Wassermilben (*Piona* etc.) wird diese Entwicklung beendet.

Die Mundöffnung der Arachniden befindet sich, von Ausnahmen abgesehen (MILLOT (1949) und damit auch im Archetypus an dem Segment, das die gegliederten Palpen trägt. Sie muss sich stammesgeschichtlich schon früh nach hinten verlagert haben. Beim Archetypus stehen die Cheliceren noch vor den Palpen. Es muss daher überraschen, wenn bei den Acari die Palpen vor den Cheliceren inseriert sind. GRANDJEAN (1969) hat sich diese Veränderung in bestechender Weise wie folgt vorgestellt: Die Mundöffnung muss sich nach vorn gedreht haben. Dieser Vorgang könnte meiner Meinung nach mit einer Veränderung der Lebensweise resp. der Ernährung in Verbindung gebracht werden, d.h. zum Beispiel mit dem Wechsel vom Wasser- zum Landleben. Diese Drehung nach vorn wirkt sich auf die Palpen aus, sie verlagern sich nach vorn. Sie drücken dabei die Cheliceren in die Höhe und etwas nach hinten, so dass sie jetzt die typische Stellung der Acari einnehmen. Das Gnathosoma als Ganzes verschiebt sich in die apikale Stellung. Mit der Drehung gerät das Aspidosoma unter einen Druck von unten, es weicht nach hinten aus. Es schiebt sich darum über den dorsalen Teil des Podosomas. Nach Grandjean (Abb. 2) wird das Pro-Podosoma ganz überdeckt, die Uebergangszone zum Meta-Podosoma bleibt dorsal bestehen, es ist die meist schmale Zone der Furche «das».

Der After liegt beim Archetypus terminal. Die durch die Gnathosoma-Drehung ausgelöste Verschiebung des Aspidosomas nach hinten überträgt sich auf die dorsale Region des Opisthosomas. Dieses wird einem Druck nach hinten ausgesetzt, die letzten opisthosomalen Segmente werden ventralwärts umgebogen. Der After verliert dabei seine terminale Stellung, er findet sich bei allen höher entwickelten Milben auf der ventralen Fläche.

3. Zur Morphologie der Landmilben

a. Das Acarinen-Schema von Grandjean:

Das von GRANDJEAN (1969) entwickelte Schema (Abb. 2) zeigt, wie sich der Acarologe die Vorgänge vorstellt, durch die der langgestreckte Körper des Archetypus zum gedrungenen Milbenkörper umgeformt worden ist. Das Schema von Grandjean, als Vorbild dürfte ihm eine Oribatide gedient haben, ist von mir im Gebiet des Epiproso-

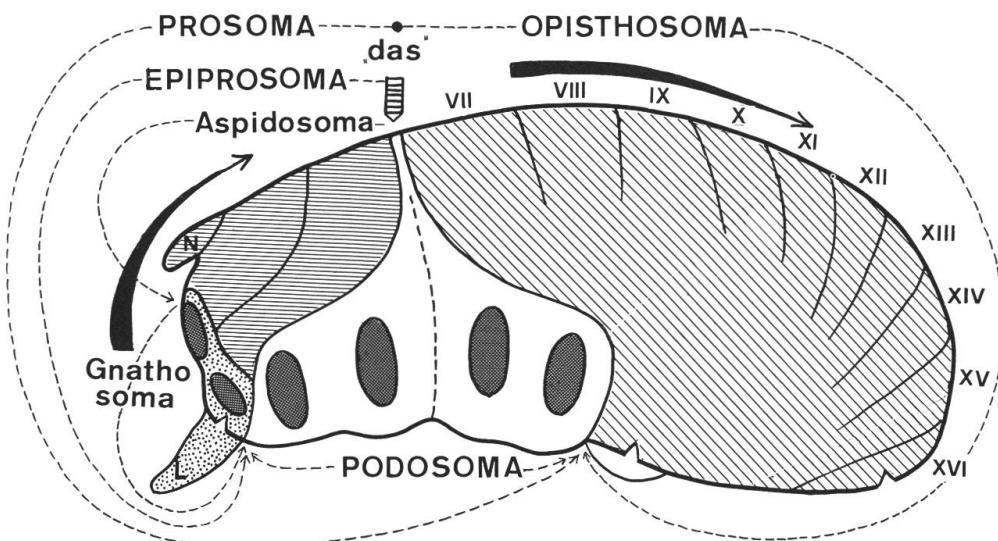


Abb. 2: Aufbau des Acarinen-Körpers nach F. Grandjean

mas leicht verändert worden. Dieses Soma besteht im wesentlichen aus 2 Segmenten, denjenigen der Cheliceren und der Palpen, doch sind die Reste des praecheliceralen Segmentes auch von Grandjean angedeutet und als «Naso» (N) bezeichnet worden. Es handelt sich dabei um das bei einigen Actinedida vorkommende mediane Gebilde am Vorderrand des Körpers, das gelegentlich auch ein medianes Auge tragen kann. Die Insertionsstelle der Cheliceren liegt jetzt erwartungsgemäß über und leicht hinter derjenigen der Palpen. Wie die Extremitäten, so sind auch die Palpen an den sogenannten Epimeren inseriert. Die letzteren bilden den Grundteil des «Infracapitulums», das VANDER HAMMEN (1980) wie folgt definiert: «Inferior part of the gnathosoma, bearing lips and palpi, and containing mouth and pharynx... The infracapitulum comprises parts of the palpal segment and elements of praecheliceral origin (such as the labrum).» Grandjean hat die Lippen (L) in seinem Schema aufgenommen, er beschränkt sich jedoch auf die Darstellung der Seitenlippen. Ob diese dem praecheliceralen Segment zugeordnet werden müssen, soll hier nicht entschieden werden. Auf jeden Fall muss festgestellt werden, dass das Infracapitulum ein Teil des Gnathosomas ist, und dieses wird hier als ventraler Abschnitt des Epi prosomas gedeutet.

b. Die Lateralansicht von *Alycus roseus* (Abb. 3):

VANDER HAMMEN (1969) verwies die von ihm gründlich untersuchte *Alycus roseus* in die Familie der Pachygnathidae, also in die

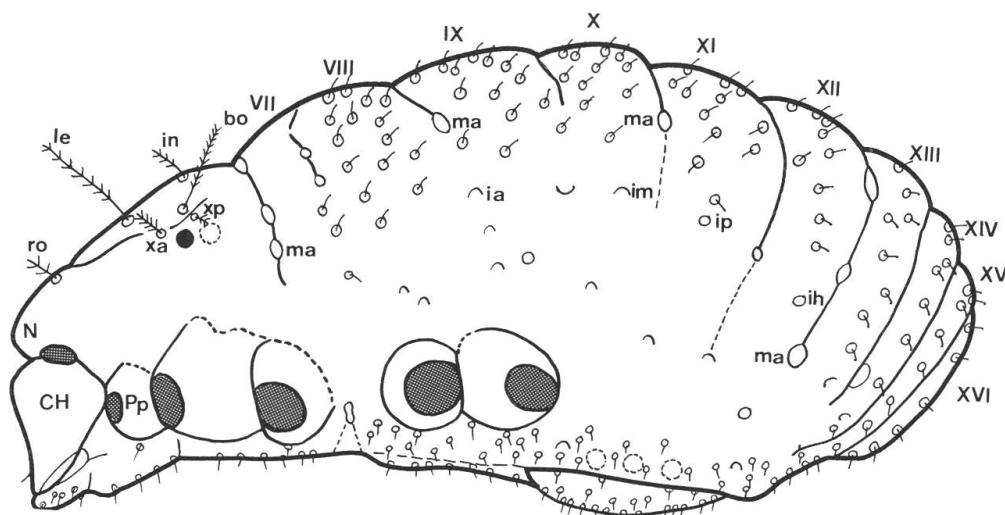


Abb. 3: *Alycus roseus*. Lateralansicht nach L. Vander Hammen

Endeostigmata. Einige Merkmale dieser Art bestätigen den Status einer primitiven Form: 6 Haarpaare am Aspidosoma, ehemalige Stellung der Cheliceren (sie stehen noch leicht vor den Palpen), 10 Segmente am Opisthosoma und nahezu terminale Stellung des Afters. Ich habe die Lateralansicht ohne Veränderung (aber seitenverkehrt) von Vander Hammen übernommen. Der von Grandjean geschilderte Aufbau des Milbenkörpers lässt sich ohne Schwierigkeiten erkennen! Am Aspidosoma sind die zu erwartenden 6 Haarpaare vorhanden (siehe auch Abb. 4), von den ursprünglichen drei Augenpaaren ist nur das mittlere ausgebildet, das vordere ist verschwunden, das hintere nur noch angedeutet. Die opisthosomalen Segmente sind im dorsalen Bereich durch Körperfurchen deutlich abgegrenzt. Die Verschiebung der opisthosomalen Segmente nach hinten wird sichtbar. Alle Segmente sind mehr oder weniger stark behaart, vereinzelte Hautschilder (ma) werden von Vander Hammen als «attachments of muscles of endosternite» bezeichnet. Die Lyrifissuren (i) sollen hier nicht weiter beachtet werden, auch wenn sie bei gewissen Hydrachnellen als «Feltria-Organen» in Erscheinung treten. Unter den Genitalklappen liegen 3 Paare Genitalpapillen.

4. Die Einwanderung der Landmilben ins Wasser

Zu den Hydracarinen werden heute diejenigen Milben der Actinedida gerechnet, die zu verschiedenen Erdeepochen ins Wasser einge-

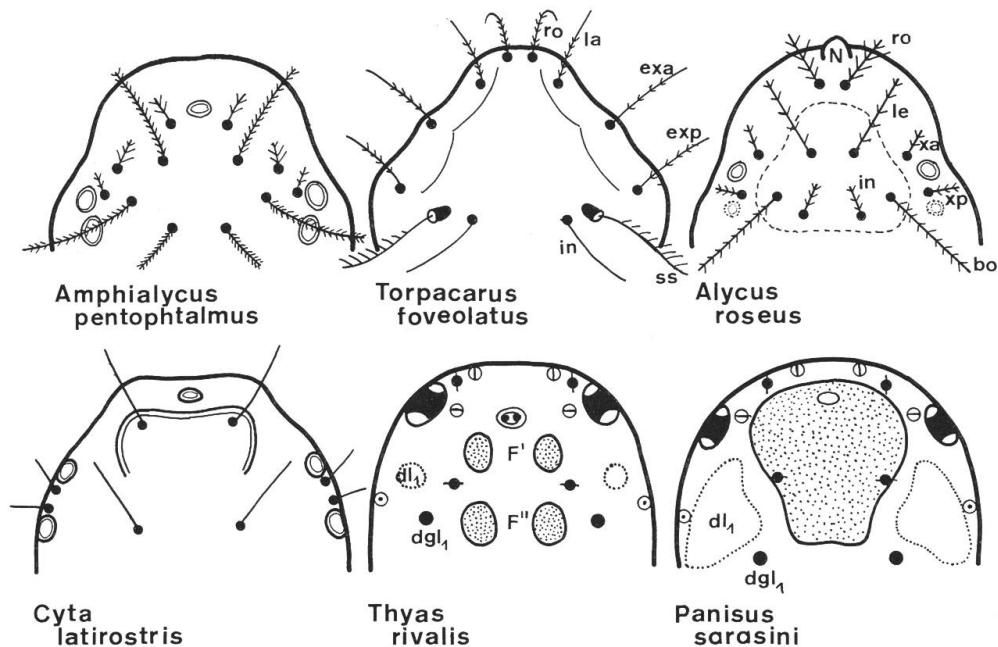


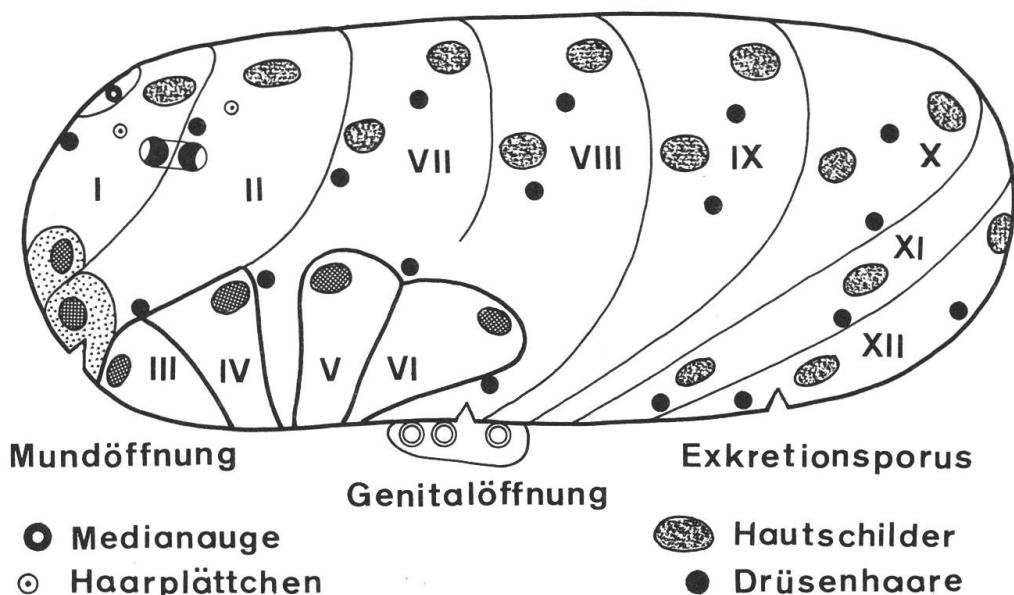
Abb.4: Aspidosoma von 6 ausgewählten Arten

wandert sind und sich völlig an das neue Biotop angepasst haben. Es handelt sich um eine rein ökologische Gruppe! Sie ist meiner Meinung nach polyphyletischen Ursprungs, d.h. die Vertreter mehrerer Familien der Actinedida haben das Wasser aufgesucht. Die Vorfahren der das Salzwasser bewohnenden Halacaridae z.B. dürften bei den Cunaxidae gesucht werden. Die Hydrovolziidae und die Limnohalacaridae sind dann als Halacariden zu betrachten, die ins Süßwasser eingewandert sind. Die Limnocharidae stammen unbestritten von den Trombididae ab, die Hydrachnidae von den Erythraeidae (siehe BADER, 1975). Die Herkunft der Eylaidae und Piersigidae ist z.Z. ungewiss. Es verbleiben die Hydrachnellae sensu strictu Bader, 1972. Von diesen wird allgemein angenommen, dass auch sie von den Trombididen abstammen. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschliessen (BADER, 1975). Schon FEIDER (1955) hatte Zweifel. Er verwies die Hydracarina in seinem Trombididen-Stammbaum an die Basis der ganzen Gruppe, deren Ursprung er in seiner hypothetischen *Ureneothrombium* sah, und die er in die Nähe der Tydeidae verwies, und damit auch in die Nähe der Endeostigmata. Der Ursprung der Hydrachnellae muss bei den primitiven Landmilben (Endeostigmata?) gesucht werden.

Die primitivsten Formen der Hydrachnellen finden sich innerhalb der Thyasidae Thor, 1929 (die von COOK (1974) eingeführte Bezeich-

nung «Thyadinae» kann nicht anerkannt werden, weil sie sich nicht an die internationalen Nomenklaturregeln hält!). Mehrere dieser Thyasiden lassen eine amphibische Lebensweise erkennen: *Panisus*, *Panisopsis*, *Partnunia* etc. verlassen nach meinen Beobachtungen gelegentlich «freiwillig» das Wasser, sie beweisen damit den Uebergang vom Land zum Wasserleben. Dieser erfolgte meiner Meinung nach in der Region des montanen Quellbaches (BADER, 1975). Auffällig ist, dass mit dem Aufsuchen des Wassers ein Umbau der Körperhaare vollzogen wird. Diese stehen jetzt immer in Verbindung einer Hautdrüse. Diese Drüsen sind eine Neuerscheinung, sie fehlen (mit wenigen Ausnahmen) den Landmilben. Die von einer Drüse begleiteten Haare sind demnach mit dem Wasserleben in Verbindung zu bringen. Welche Aufgaben die Drüsen übernehmen, ist noch unklar. In Verbindung mit dem Bezug des Wassers steht ferner eine innere Umwandlung des Darmapparates. Die Hydracarinen besitzen keinen Enddarm! Der Mitteldarm endet blind, der After ist verschwunden (BADER, 1938). Das auf dem Mitteldarm liegende Exkretionsorgan entlässt seine Ausscheidungen durch den neu geschaffenen Exkretionsporus. Dieser tritt bei den Hydracarina an die Stelle des Afters. Im opisthosomalen Gebiet hat sich innerhalb der Actinedida eine augenfällige Reduktion der Körperhaare abgezeichnet. Während *Alycus* (Abb. 3) noch pro Segment zahlreiche, vor allem auf der Dorsalfläche inserierte Haare erkennen lässt, beginnt bei den evoluierten (abgeleiteten) Formen ein Abbau, der schliesslich zu den bloss 2 Paaren pro Segment führt (Bdellidae, Tetranychidae etc.). Und diese Eigenheit ist auch von den Hydrachnellen übernommen worden: Jede Thyaside lässt im sechsteiligen Opisthosoma 12 Haarpaare erkennen.

In Abb. 5 wird der theoretische Aufbau der primitiven *Thyas rivalis* Koenike, 1912, dargestellt. Die Segmentierung, die bei den Endeostigmata (*Alycus*!) noch gut beobachtet werden kann, ist bei den Hydracarina vollständig verschwunden. Im Thyas-Schema ist der in Abb. 1 und 2 erarbeitete Milben-Bauplan übernommen worden. Die theoretischen Segmentgrenzen sind vorerst noch eingezeichnet. Von den 3 epiprosomalen Segmenten dürfte das vorderste nur in rudimentärem Zustand vorhanden sein. Dass es tatsächlich existiert, beweist die Anwesenheit des bei vielen Thyasiden vorkommenden Medianauges, es ist von LUNDBLAD (1927) als «Frontalorgan» bezeichnet worden. Der Aufbau des cheliceralen und des palpalen Segmentes hält sich an das in Abb. 2 vorgestellte Schema von Grandjean. Vom Podosoma ist prinzipiell nichts neues zu vermelden. Dem Opisthosoma können

Abb. 5: *Thyas rivalis*. Schematische Darstellung der. Lateralansicht

nur noch 6 Segmente zugewiesen werden. *Thyas rivalis* besitzt zweimal 6 Paare Drüsenhaare, es sind die dgl-, lgl- und vgl-Drüsen, und zweimal 6 Paare Hautschilder, d.h. die dc-, dl- und v-Platten. Die von Grandjean und Coineau vertretene Ansicht, dass im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung die Zahl der opisthosomalen Segmente auf 6 reduziert wird, lässt sich mit der Anwesenheit von 6 Paaren (Drüsen resp. Platten) bestätigen. Damit müsste im Bereich des Opisthosomas auf den Ausdruck Epimorphose verzichtet werden. Trotzdem kann von ihm nicht Abstand genommen werden, denn im Podosoma wird beim Uebergang von der sechsbeinigen Larve zur achtbeinigen Nymphe immer noch ein zusätzliches Segment angefügt.

Der Exkretionsporus der Thyasiden befindet sich im hinteren Drittel der Ventralfäche. Das ihm zugehörende 6. opisthosomale Segment ist ventral verlagert worden. Die in Abb. 1 mit 2 Pfeilen angedeutete ventralwärts gerichtete Verschiebung hat stattgefunden.

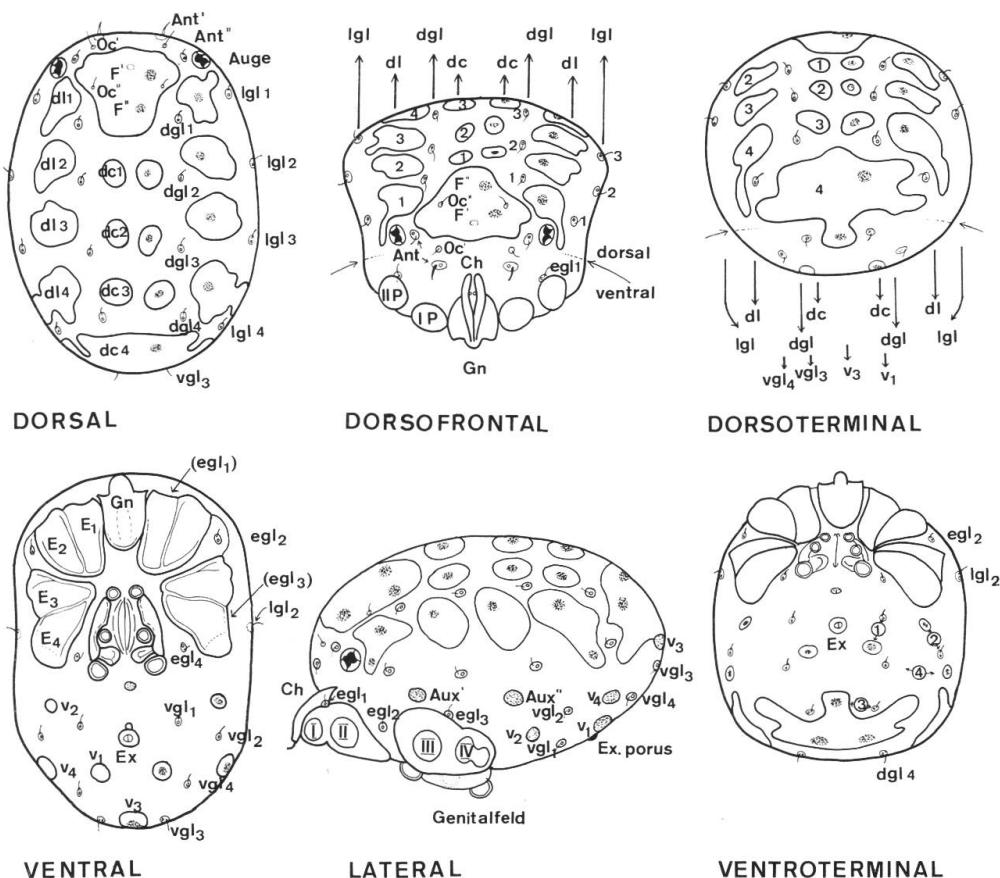
In seiner Lateralansicht von *Alycus* (Abb. 3) macht VANDER HAMMEN (1969) u.a. auf die «attachments of muscles (ma, mv)» des Opisthosomas aufmerksam. In dieser Zeichnung will er nur 4 dieser Hautschilder (ma_{1-4}) gesehen haben, er hat diese Gebilde anscheinend nicht weiter beachtet. In seiner Fig. 1 gibt er noch eine Dorsalansicht des Weibchens, diesmal werden die Schilder, auf den Segmentgrenzen liegend, deutlich eingezeichnet. Auf jeder Seite sind es anscheinend deren 3 (z.T. auch nur 2). Diese Muskelansatzstellen lassen sich auch bei

Thyas im opisthosomalen Gebiet nachweisen (die Frontalia des Aspidosomas sind schon erwähnt worden). Diese Hautschilder sind bei *Thyas* relativ klein, sie haben die ungefähre Grösse der Augenkapseln. Pro Segment sind es 2 Paare. Diejenigen der ersten 4 opisthosomalen Segmente liegen dorsal, die der letzten 2 sind ventral verschoben. Die dorsalen Schilder sind von LUNDBLAD (1927) als Dorsocentralia (innere Reihe, dc) und Dorsolateralia (äussere Reihe, dl) bezeichnet worden. Die ventral gelegenen Schilder des 5. und 6. Segments sind die Ventralia (v). Jedes dieser Schilder wird von einem Drüsenhaar begleitet, d.h. von den 4 Dorsoglandularia (dgl), den 4 Lateroglandularia (lgl) und den 4 Ventroglandularia (vgl). Im Schema der Abb. 5 sind die bis jetzt erwähnten Hautgebilde den tatsächlichen Verhältnissen entsprechend eingezeichnet worden. Ergänzend muss einzig noch auf die 4 Epimeroglandularia (egl) hingewiesen werden, sie müssen als Begleiter der Epimeren betrachtet werden.

5. Zur Morphologie von *Panisus sarasini*

In Abb. 6 wird eine aus 6 Zeichnungen bestehende Beschreibung von *P. sarasini* gegeben. Die heute üblichen Darstellungen, die der Dorsal- oder/und der Ventralseite genügen nicht immer, um einen vollständigen Einblick in den Aufbau eines Tieres zu geben. Bis jetzt ist die Lateralansicht weitgehend vernachlässigt worden, und gerade sie kann, sie muss nicht, weitere Aufschlüsse liefern. So werden in Abb. 6C überraschenderweise die beiden «Auxiliarschilder» sichtbar! Ich habe diese Platten erstmals bei *Lundbladia alborzensis* Bader & Sepasgozarian, 1979 nachgewiesen. Diese Schilder sind in den bisher publizierten *Panisus*-Beschreibungen nicht zu finden. Das kann nicht überraschen, weil sie bei der Dorsal- oder Ventralansicht jeweilen in der Randzone liegen und dort nicht ausgemacht werden können. Auf die übrigen in Abb. 6D–F gegebenen Ansichten kann verzichtet werden, sie sind hier nur aufgenommen worden, um den Beschauer aufzufordern, sich den Bauplan in dreidimensionaler Sicht vorzustellen.

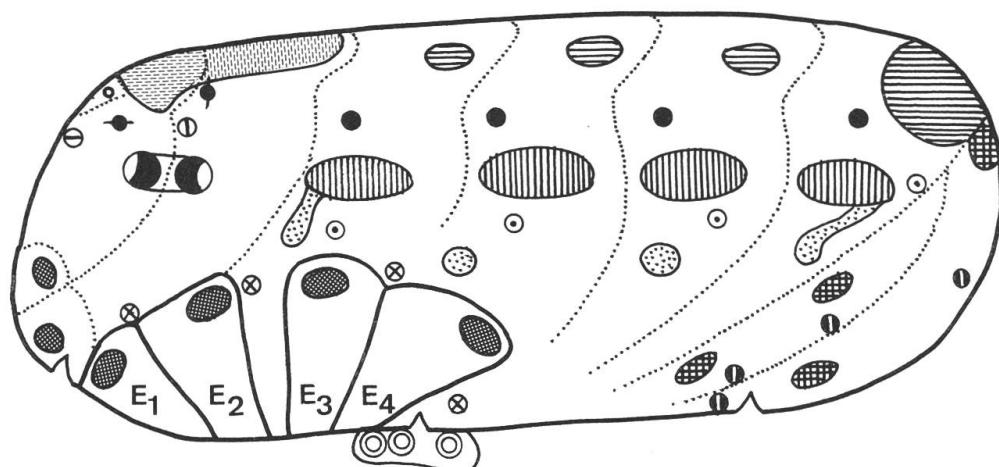
Die in Abb. 6 vorgestellten Zeichnungen bilden die Grundlage zum Schema in Abb. 7. Dieses hält sich in grossen Zügen an das vorangegangene von *Thyas rivalis*. Diesmal sollen die Segmentgrenzen zurücktreten, ihr wahrscheinlicher Verlauf ist punktiert eingetragen. Die Hautelemente sind in Lage und Grösse weitgehend den natürlichen Begebenheiten aus Abb. 6 angeglichen worden.

Abb. 6: *Panisus sarasini*. 6 Ansichten ergeben den Einblick in die komplexe Morphologie

Im Aspidosoma muss wegen der Anwesenheit des nur noch ange deuteten Frontalorgans («Loch») ein letzter Rest des praecheliceralen Segmentes angenommen werden. Die übrigen Hautelemente sind paarig angeordnet (siehe auch Abb. 4), sie deuten auf das chelicrale resp. palpale Segment hin. Die Frontalia (F' , F'') haben sich zum anteromedianen Schild vereinigt. Dieses verlängert sich nach hinten. In der Augenkapsel sind die beiden Linsen vereinigt.

Das Podosoma hat sich gegenüber *Thyas* nicht verändert, das Pro Podosoma wird zur vorderen, das Meta-Podosoma zur hinteren Epimerengruppe. Jeder Epimere kann prinzipiell eine Drüse (egl) zuge teilt werden.

Das Opisthosoma besteht aus 6 Segmenten, die ersten vier zeigen einen relativ gleichmässigen Aufbau, die beiden letzten werden so stark ventralwärts verschoben, dass das Genitalfeld nach vorn zwischen die hintere Epimerengruppe gepresst wird.


ASPIDOSOMA

- Augenkapsel
- Frontalorgan
- Prae - Frontale
- Post - Frontale
- Prae - Oculare
- Post - Oculare
- Prae - Antenniforme
- Post - Antenniforme

OPISTHOSOMA

F'	Dorsocentralia	dc
F''	Dorsolateralia	dl
Oc'	Dorsoglandularia	dgl
Oc''	Lateroglandularia	lgl
Ant'	Auxiliarplatten	
Ant''	Ventroglandularia	vgl
	Ventralia	v

Abb. 7: *Panisus sarasini*. Schematische Darstellung der Lateralansicht

Das 6. Segment verfügt mit seinem Exkretionsporus über einen gewissen inneren Halt, der sich äußerlich durch ein starres Verhalten dokumentiert: Die diesem Segment zugewiesenen Hautelemente sind die Schilder v_3 und v_1 , sowie die Drüsen vgl_3 und vgl_1 . Diese Organe sind auch nach der Verschiebung noch erwartungsgemäß angeordnet. Einzig die beiden v_3 -Schilder verschmelzen zu einem unpaaren Schild, das sich dem ebenfalls verschmolzenen dc_4 -Schild anschliesst. Die dorsoterminale Ansicht in Abb. 6 bestätigt diese Behauptung.

Das 5. Segment unterliegt als schwächstes Glied der Kette starken Belastungen, es wird zusammengedrückt. Die Verschmelzung von v_3 (6. Segment) mit dc_4 (4. Segment) lässt erkennen, dass das 5. Segment nicht mehr an den Außenrand vorstossen kann. Die Hautschilder, also v_4 und v_2 , sind in Angleichung an das Verhalten der 5 übrigen Segmente zu weit nach unten und vorn gepresst worden. Die Drüsen, d.h. vgl_4 und vgl_2 , sollten eigentlich weit nach vorn verlagert sein, vgl_2 ist jedoch deutlich zurückgeblieben! Das 5. Segment wird demnach gequetscht! Dieser Vorgang muss sich auswirken: schon innerhalb der Thyasidae verschwinden die Drüsen des 5. Segmentes. Bei den sich

anschliessenden Sperchonidae sind sie ebenfalls verschwunden, gleichzeitig meldet sich die Reduktion der Hautschilder an, d.h. v_2 und v_4 verschwinden.

In meinen neuesten Arbeiten (BADER, 1977a) habe ich für die Elemente der Ventralseite der Wassermilben neue Bezeichnungen eingeführt. LUNDBLAD (1927) besorgte dies schon frühzeitig für die Dorsalfläche, er scheiterte jedoch an den komplizierten Verhältnissen der Ventralfäche. Ich bezeichne deren Hautschilder als Ventralia (v) und deren Hautdrüsen als Ventroglandularia (vgl). Ohne die erst hier erarbeiteten Kenntnisse über die Vorgänge, die sich im hinteren Teil des opisthosomalen Gebiets der Thyasiden abgespielt haben, sind die einzelnen Hautelemente von mir mit Nummern versehen worden. Erst nachträglich hat sich dann herausgestellt, dass die Nummern 1 und 3 dem 6. Segment, die Nummern 2 und 4 dem 5. Segment zugeordnet werden müssen. Ich sehe keinen Grund, diese Nomenklatur zu ändern, die folgende Aufstellung diene zur Abklärung:

Segmente	1.	2.	3.	4.	5.	6.
----------	----	----	----	----	----	----

Hautschilder

innere Reihe	dc ₁	dc ₂	dc ₃	dc ₄	v ₄	v ₃
äussere Reihe	dl ₁	dl ₂	dl ₃	dl ₄	v ₂	v ₁

Hautdrüsen

innere Reihe	dgl ₁	dgl ₂	dgl ₃	dgl ₄	vgl ₄	vgl ₃
äussere Reihe	lgl ₁	lgl ₂	lgl ₃	lgl ₄	vgl ₂	vgl ₁

Die Auxiliarschilder sind anscheinend nur im 2. und 3. Segment vorhanden, sie vertreten eine dritte Plattenreihe im Lateralgebiet. Sie dürften übrigens bei gewissen (oder gar allen) Vertretern der Trichothyas-Gruppe vorkommen (siehe *Lundbladia alborzensis*). Die Existenz dieser 3. Reihe kann nicht überraschen. Ich habe bei *Alycus* (Abb. 3) auf die «attachments of muscles» aufmerksam gemacht, sie scheinen dort in dreifacher Auflage vorzukommen. Die Auxiliarschilder der Thyasiden erinnern somit an die Zustände gewisser Vorfahren! Bei *Panisus sarasini* fällt nun auf, dass von den sonst so rundlichen Lateralsschildern (dl₂ und dl₃) die 1. und 4. Platte (dl₁ und dl₄) eine nach unten verlaufende Ausbuchtung zeigt (Abb. 6). In dieser liegt ein zusätzliches Zentrum der von mir beschriebenen Plattenstruktur (BADER, 1981). Diese verrät somit eine weitere, mit dl₁ und dl₄ verschmolzene Einheit. Es kann sich dabei nur um die fehlende 1. resp. 4. Auxiliarplatte handeln!

In Abb. 8A wird die hypothetische «*Ur-Thyas*» vorgestellt. In diesem Dorsal-Schema wird angenommen, dass das Podosoma endgültig

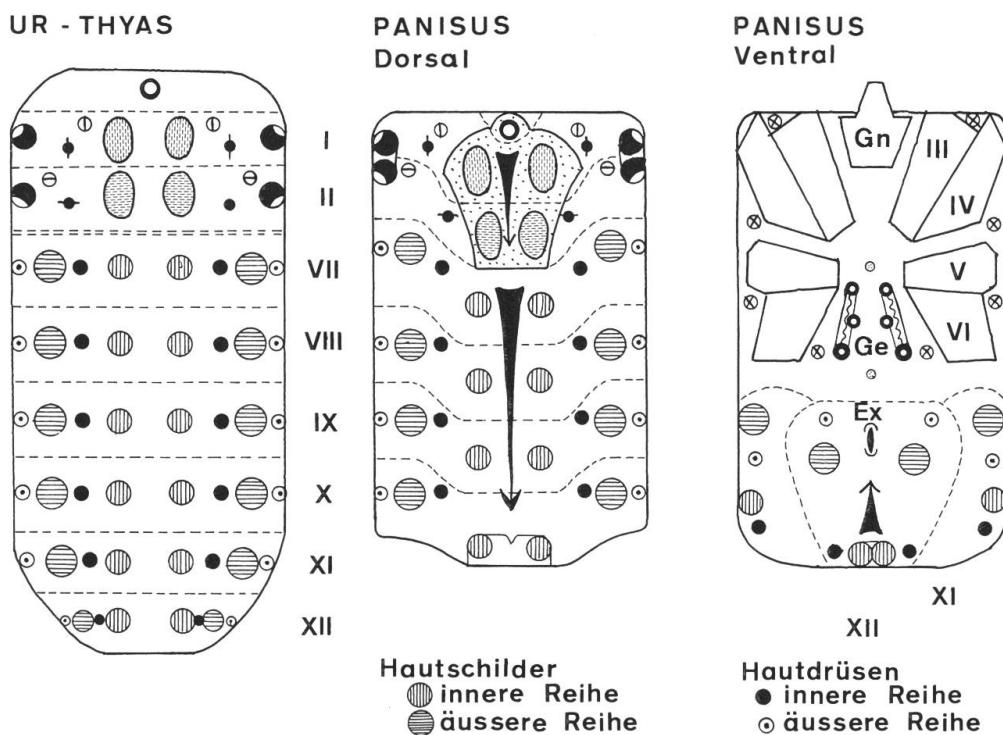


Abb. 8: *Panisus sarasini*. Die theoretische Entwicklung des Milbenkörpers, ausgehend von der hypothetischen Ur-Thyas

aus dem dorsalen Bereich verschwunden ist, die Furche «das» bildet ein Überbleibsel dieses Somas. Das Epiprosoma besteht noch aus 3 Segmenten, denen je eine Augenanlage und je 2 Haarpaare zugeschrieben werden. Die Hautschilder (Frontalia) sind in reduzierter Anzahl vorhanden. Das Opisthosoma besteht aus 6 gleichartig gebauten Segmenten, jedes mit 2 Paar Hautschildern resp. Hautdrüsen ausgerüstet. Die (theoretischen) Segmentgrenzen verlaufen parallel und senkrecht zur Körperachse. Diese *Ur-Thyas* wird nun den geschilderten Körperverschiebungen ausgesetzt: 1. Das praechelicale Segment wird auf ein Minimum reduziert, 2. Die beiden aspidosomal Segmente schieben sich über die Barriere «das», 3. Die beiden letzten opisthosomalen Segmente werden ventralwärts verschoben. Das Resultat dieser Vorgänge präsentiert sich in Abb. 8B. Dieses Schema hält sich genau an das bei *Panisus sarasini* zu beobachtende Verhalten (Abb. 6). Die Segmentgrenzen sind nochmals eingetragen, sie lassen erkennen, dass der Schub nach hinten nur im mittleren, nach hinten verlaufenden Streifen stattfindet, d.h. nur die dc-Platten und dgl-Drüsen werden nach hinten verschoben. Die seitliche Zone verharrt in

ihrer ursprünglichen Lage. Und damit findet das zunächst verwirrende Bild des morphologischen Aufbaus der Dorsalfläche seine Erklärung.

Die beiden letzten Segmente des Opisthosomas liegen jetzt auf der Ventralfäche. Aus Abb. 8C kann entnommen werden, dass diesen Segmenten die üblichen Hauptelemente (Platten, Drüsen) zugewiesen werden müssen. Die Segmentgrenzen sollen die ungefähre Lage der beiden Segmente angeben. Der Verlauf der übrigen Grenzen, d.h. der 1. bis 4. opisthosomalen Segmente kann nicht mehr festgehalten werden. Es ist nur zu beachten, dass das Genitalfeld bekanntlich dem 2. Opisthosoma-Segment zugeordnet wird.

Das hier erarbeitete «Thyasiden-Schema» in Abb. 8 findet seine generelle Bestätigung nicht nur bei allen Thyasidae, sondern auch bei deren abgeleiteten Familien. Das Schema gilt zunächst in seiner Grundform für die an der Basis stehenden Gattungen (*Thyas*, *Panisus*, *Panisopsis* etc.). Bei den höher entwickelten Formen zeichnen sich Abweichungen ab (BADER, 1980), sie sind jedoch immer auf die hier geschilderte Grundform zurückzuführen. Diese Abweichungen verlaufen in zwei entgegengesetzten Richtungen (BADER, 1977a). In der «progressiven Reihe» werden die Hautschilder zwar nicht vermehrt, sie vergrössern sich jedoch, sie stoßen aneinander und verschmelzen schlussendlich. Bei *Panisus* z.B. wird dieser Vorgang beim anteromedianen Schild eingeleitet. In der «regressiven Reihe» verkleinern sich die Hautschilder, sie verschwinden sogar, so dass die weichhäutigen «Thyas-ähnlichen» entstehen (*Protzia* etc.). Die Hautdrüsen widerstehen weitgehend einem Abbau, sie werden auf keinen Fall in ihrer Zahl vermehrt. Ein allfälliges Verschwinden ist auf die beiden letzten opisthosomalen Segmente beschränkt. Die Erkenntnisse dieser Studie können somit nicht als allgemein gültiges Rezept für sämtliche Hydracarina bewertet werden. Das Thyasiden-Schema ist nur als eine, wenn auch gewichtige Momentaufnahme in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Wassermilben zu betrachten.

6. Résumé

En cherchant des ancêtres des Chelicerata, spécialement des Acarina, COINEAU (1974) s'est imaginé un archétype vermiciforme pour les Actinotrichida, c'est-à-dire pour un des deux taxons fondamentaux des acariens. Cette forme théorique laisse reconnaître 17 segments. On distingue trois régions, ce sont les somata suivants:

1. L'épiprosoma est constitué de 3 segments: a. le praechélicéral (son existence autrefois douteuse), b. le chélicéral (avec les chélicères faiblement articulées), c. le palpal (avec les palpes bien articulés, et avec l'orifice buccal). La partie dorsale de l'épiprosoma se nomme aspidosoma. Les éléments divers de la partie ventrale se réunissent dans le gnathosoma.
2. Le podosoma possède toujours 4 segments uniformes, chacun portant une paire de pattes bien articulées.
3. L'opisthosoma se compose de 10 segments uniformes, tous sans extrémités. Au deuxième segment se trouve l'orifice génital, au dernier l'orifice anal dans une situation terminale.

D'après GRANDJEAN (1969) on peut supposer certains phénomènes évolutifs qui ont changé le corps vermiforme de l'archétype en un corps trapu, celui des Actinotrichida et qui présente actuellement une morphologie assez complexe. Grandjean a donné une explication frappante. Il reconnaît une torsion fondamentale de la bouche vers l'avant, ceci provoquant un changement radical du gnathosoma. La partie ventrale du segment palpal s'avance antérieurement. Le segment chélicéral est soulevé, en conséquence les chélicères viennent se placer au-dessus des palpes. Le gnathosoma se trouve finalement dans une situation apicale. Cette position est typique pour les acariens. Sur l'influence de cette torsion la partie dorsale de l'épiprosoma, c'est à dire l'aspidosoma, se dirige vers l'arrière. Elle glisse sur le podosoma, qui est limité alors dans la partie ventrale du corps. Les segments de l'opisthosoma sont également repoussés vers l'arrière, les derniers segments se déplacent par conséquent dans la partie ventrale et postérieure du corps. L'anus, d'origine terminale, est devenu un élément ventral!

Parmi les Actinotrichida, on peut constater dans le cadre de leur développement phylogénétique une réduction des 10 segments opisthosomaux. Les hydracariens par exemple ne possèdent que 6 segments dont les limites, bien reconnaissables encore chez les Actinedida primitifs (Endeostigmata), ont disparues. La présence de certains éléments du derme (plaques, poils, glandes dermales) peut indiquer la position et l'organisation des 6 segments. Parmi les hydracariens la famille des Thyasidés est très primitive. Celle-ci laisse bien reconnaître tous les détails du derme qui sont significatifs. Ainsi il est possible de donner une description surprenante de la morphologie assez compliquée de *Panisus sarasini*. Cette description s'accorde avec les idées de Grandjean et de Coineau.

7. Literatur

BADER, C. (1938): *Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen*. Rev. Suisse Zool. 45: 721–806.

BADER, C. (1975): *Die Wassermilben des Schweizerischen Nationalparks. I. Systematisch-faunistischer Teil*. Ergebni. wiss. Unters. Schweiz. Nat. Park 14: 1–270.

BADER, C. (1977): Die Wassermilben des Schweizerischen Nationalparks. III. Populationsdynamische Untersuchung zweier hochalpiner Quellen. Ergebni. wiss. Unters. Schweiz. Nat. Park 15: 1–127.

BADER, C. (1977a): *Problèmes phylogénétiques chez les Hydracariens*. Acarologia 21: 89–96.

BADER, C. (1980): *Die Mamersidae Viets, 1931 nov. stat. (Acari, Hydrachnella)*, ein weiterer Beitrag zum neuen Thyasiden-Schema. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 77: 217–227.

BADER, C. (1981): *Panisus-Studien: I. Zur Revision der Gattung Panisus Koenike, 1896 (Acari, Actinedida, Hydrachnella)*. Entomologica Basiliensis 6: 52–77.

BADER, C. & SEPASGOZARIAN, H. (1979): *Wassermilben (Acari, Prostigmata, Hydrachnella) aus dem Iran. 9. Mitteilung: Trichothyas (Lundbladia) alborzensis nov. spec.* Rev. Suisse Zool. 86: 641–651.

COINEAU, Y. (1974): *Eléments pour une monographie morphologique, écologique et biologique des Caeculidae (Acariens)*. Mém. Mus. Nat. Hist. natur., Série A, Zoologie 81: 1–299.

COOK, D.R. (1974): *Water-mite Genera and Subgenera. Mem. Amer. Entomol. Inst.* 21: 1–890.

FEIDER, Z. (1955): *Acarina-Trombidoidea*. Fauna Rep. Pop. Romine. 5: 1–186.

GRANDJEAN, F. (1934): *La notation des poils gastronotiques et des poils dorsaux du Propodosoma chez les Oribates (Acariens)*. Bull. Soc. zool. France 59: 12–44.

GRANDJEAN, F. (1939): *Quelques genres d'Acariens appartenant au groupe des Endeostigmata*. Ann. Science Nat. Zool. 11: 1–122.

GRANDJEAN, F. (1950): *Etude sur les Lohmanniidae (Oribates, Acariens)*. Arch. Zool. exp. gén. 87: 95–162.

GRANDJEAN, F. (1969): *Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en soma*. Acarologia 11: 796–827.

HENKING, H. (1882): *Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum Herm.* Z. wiss. Zool. 37: 553–663.

KRANTZ, G.W. (1978): *A Manual of Acarology*. Sec. Edition. Oregon State University Book Stores, Corvallis. 509 pp.

LANKESTER, E.R. (1904): *The structure and classification of the Arthropoda*. Quart. J. Microsc. Sci. 47: 523–582.

LUNDBLAD, O. (1927): *Die Hydracarinen Schwedens. I. Beitrag zur Systematik, Embryologie, Oekologie und Verbreitungsgeschichte der schwedischen Arten*. Zool Bidrag, Uppsala 11: 181–540.

MILLOT, J. (1949): *Classe des Arachnides: Morphologie générale et Anatomie interne*. Traité de Zoologie (Pierre Grassé). 6: 263–385.

OUDEMANS, A.C. (1911): *Acarologische Aanteekeningen XXXVIII. Namen voor Lichamsafdeelingen*. Ent. Ber. 3: 183–184.

PETRUNKEVITCH, A. (1924): *The circulatory system and segmentation in Arachnida*. J. Morph. Philadelphia 36: 157–185.

REUTER, E. (1909): *Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Mit besonderer Be- rücksichtigung von Pediculopsis graminum (E.REUT.)*. Acta Soc. Scient. Fennicae 36: 1–288.

THOR, S. (1931): *Acarina: Bdellidae, Nicoletiellidae, Cryptognathidae*. Das Tierreich, Lieferung 56: 1–87.

VANDERHAMMEN, L. (1969): *Notes on the Morphology of Alycus roseus C. L. Koch.* Zool. Mededelingen 43: 177–202.

VANDERHAMMEN, L. (1980): *Glossary of acarological Terminology.* W.Junk Publishers, The Hague. 244 pp.

VIETS, K. (1936): *Wassermilben oder Hydracarina (Hydrachnella und Halacaridae).* In Dahl: Tierwelt Deutschlands 31 2: 1–652.

WACHMANN, E., HAUPT, J., RICHTER, S. & COINEAU, Y. (1974): *Die Medianaugen von Microcaeculus (Acari, Prostigmata, Caeculidae).* Z. Morph. Tiere 79: 199–213.

ZAKHVATKIN, A. A. (1949): *New representatives of segmented mites (Acarina, Pachygnathidae).* Ent. Obozr. Moscow 30: 291–297 (russisch).

Adresse des Verfassers:
Dr. Carl Bader
Naturhistorisches Museum
Augustinergasse 2
CH-4001 Basel