

ÜBER DIE BIOLOGIE VON TYROGLYPHUS MYCOPHAGUS (MÉGNIN), ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR HYPOPUSFRAGE.

Von

HANNA SCHULZE,
Biologische Reichsanstalt Berlin-Dahlem.

Mit 17 Textabbildungen.

(Eingegangen am 17. März 1924.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	2
Technik	3
a) Massenzuchten	3
b) Einzelzuchten	4

Teil I.

Über die Eier, Larven, Nymphen und Prosopa von *Tyroglyphus mycophagus*
(Mégnin).

1. Eier, Eiablage, Zahl der Eier	5
2. Die verschiedenen Entwicklungskreise	11
3. Der Schlüpfakt der Larve I	12
4. Das Verhalten der Larven und Nymphen während der Zeit aktiven Lebens	13
5. Das Verhalten der Larven und Nymphen während der Starre	13
6. Der Häutungsvorgang	14
7. Die Dauer der einzelnen Stadien	14
8. Temperatureinflüsse.	15
9. Die Copulation	17
10. Die Wanderungen	19
11. Der Wassergehalt und ertragbare Wasserverlust von <i>T. mycophagus</i>	21
12. Die Ernährung von <i>T. mycophagus</i>	22
13. Das Verhalten von <i>T. mycophagus</i> im allgemeinen gegen physika- lische und chemische Reize	25
a) Das Verhalten zum Licht- und Wärmereiz	25
b) Das Verhalten bei Berührungsreizen	26
c) Das Verhalten chemischen Reizen gegenüber	27
14. Polymorphismus bei <i>T. mycophagus</i>	28

Teil II.

Der Hypopus.

Einleitende Bemerkungen	30
I. Beobachtungen und Versuche über die Entstehungsursache des Hypopus	32
1. MÉGNINS Beobachtungen	32
2. MICHAELS Beobachtungen und Versuche	32
3. Eigene Beobachtungen und Versuche	34
a) Beobachtungen über das Auftreten von Hypopi unter normalen Lebensbedingungen	35

	Seite
b) Beobachtungen über das Auftreten von Hypopi unter ungünstigen Lebensbedingungen	35
c) Auslegung der in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen	41
II. Die Morphogenese des Hypopus	42
1. Die verschiedenen Typen der Nymphe I	42
2. Die verschiedene Umwandlungszeit der Nymphen zum Hypopus	44
3. Die Umwandlung des Körperinnern der Nymphe I zum Hypopus	44
4. Ablenkung (Unterbrechung) der Hypopusentwicklung	46
III. Das Verhalten des fertigen Hypopus.	47
1. Das Verhalten der Hypopi nach dem Schlüpfen	47
2. Äußere Bedingungen zur Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II	48
3. Die Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II	49
4. Temperatureinflüsse bei der Umwandlung vom Hypopus zur Nymphe II	50
5. Die Dauer des Hypopusstadiums	51
6. Häutung von Hypopus zu Hypopus?	51
7. Das Feuchtigkeitsbedürfnis der Hypopi	52
Schlußbemerkungen	54
Zusammenfassung	54
Schriftenverzeichnis	56

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist im Anschluß an eine andere entstanden, in der einige Beiträge zur Biologie von *Tyroglyphus mycophagus* (Mégnin) mitgeteilt wurden. Besonders wurde ein bisher für *Tyroglyphus*-Milben noch nicht bekannter Wechsel im Verhalten beschrieben, der die Milben als echte Außenparasiten an Mehlwürmern zeigte. — Die von mehreren Autoren über *Tyroglyphus mycophagus* vorliegenden Beobachtungen sind mehr vereinzelnder Natur. Es fehlt aber eine Lebensbeschreibung dieses Tieres, die sich auf umfassendere Beobachtungen, besonders auch physiologischer Art, aufbaut. Eine solche zu geben ist der Zweck dieser Arbeit.

Die Beschreibung der äußeren Morphologie kann an dieser Stelle um so eher unterbleiben, da sie mit derjenigen MÉGNINS im wesentlichen gleichlauten müßte. Auf Angaben über den inneren Bau, so wünschenswert sie wären, muß ich vorläufig leider verzichten, da diese Untersuchungen wegen Zeitmangel und anderer Ursachen noch zurückgestellt werden mußten. Ich hoffe aber trotzdem durch Mitteilung der vorliegenden Beobachtungen und Versuche zur Klärung der vielen Probleme im Leben der Milben etwas beigetragen zu haben.

Der Wunsch, diese tatsächlich vorhandenen Probleme zu lösen oder wenigstens einer Lösung nahezubringen, lag dieser Arbeit nicht allein zugrunde. Ebenso nahe lag die Forderung, die in der praktischen Bedeutung der Milben für Tier- und Pflanzenwelt liegt, nämlich: über alle Einzelheiten im Leben einer Tiergruppe aufgeklärt zu werden, die in der Mannigfaltigkeit ihrer Lebensbetätigung große wirtschaftliche wie

hygienische Bedeutung besitzt. Da wir bisher vor mancher Lebenserscheinung und -gewohnheit der Milben noch wie vor einem Rätsel stehen, so sind wir vor Überraschungen in ihrem Verhalten nicht sicher; Überraschungen, die für uns recht unliebsamen Charakter tragen können — wie ich in der vorhin erwähnten Arbeit beschrieb —, vor denen wir uns erst einigermaßen sichern können durch genaueste Kenntnis der biologischen Tatsachen.

Technik.

Angaben über die Technik für das Halten von Massenzuchten ebenso wie Beschreibung des Einzüchtungsverfahrens bei Beobachtung der Milben in Einzelhaft schicke ich der eigentlichen Arbeit voraus, einmal um die in der Literatur bestehende Lücke auszufüllen, und ferner, um später bei Beschreibung der Versuche nicht wiederholen zu müssen.

Da *Tyroglyphus mycophagus* in seinem Verhalten und seiner Entwicklung besondere Vorzüge aufweist, die nicht nur Milbenforscher an Versuchstieren schätzen, so dürfte die Angabe der Züchtungstechnik dieser Tiere auch den Forschern willkommen sein, die sich mit Milben nicht speziell befassen, denen *Tyroglyphus mycophagus* aber gegebenenfalls erwünschtes Versuchsobjekt werden kann. Die Vorzüge des Tieres sind folgende: 1. *Tyroglyphus mycophagus* pflanzt sich das ganze Jahr hindurch in gleichmäßiger Generationenfolge fort; 2. die Entwicklung kann durch Verbringen in günstigste Temperatur gesteigert und beschleunigt werden; 3. es ist die Möglichkeit vorhanden, durch Belassen in kühler Temperatur die Entwicklung bis zu einem gewissen Grade zu verzögern, so daß man in der Lage ist, Tiere der verschiedenen Entwicklungsstadien zu bestimmter Zeit zur Verfügung zu haben. 4. Die Eier von *Tyroglyphus mycophagus* können ohne Verletzung von ihrer jeweiligen Unterlage abgelöst und zu Beobachtungszwecken beliebig übertragen werden (zu diesem Zweck weicht man die Klebemasse mit angefeuchtetem Pinsel auf und hebt das Ei vorsichtig ab).

a) *Massenzuchten*. Die im Laboratorium gehaltenen Massenzuchten von *Tyroglyphus mycophagus* wurden in Glasschalen mit Überfalldeckel von 480 ccm Inhalt angesetzt. Kleinere Schalen können ebenfalls benutzt werden. Bedingung ist nur, daß die Deckel *nicht luftdicht schließen*, damit die sich bei der Zersetzung des Futters bildenden Gase (besonders Ammoniak) nach außen abgetauscht werden können. Anderenfalls geht die Zucht in kürzester Zeit ein.

Das Ansetzen einer Massenzucht geschieht in der Weise, daß man etwas Kleie gut durchfeuchtet, so daß sie zu einem Klumpen zusammenbäckt (dies entspricht einem Feuchtigkeitsgehalt von ungefähr 70 bis 80%). Die feuchte Kleie wird an die eine Seite der Zuchtschale gelegt, auf die andere Seite streut man lufttrockene Kleie (d. h. von einem

Wassergehalt von ungefähr 10—11%). Man kann auch gekochte Kartoffeln oder Küchenabfälle jeder Art zugeben. In die so vorgerichtete Schale werden die Milben aus *verschiedenen* älteren Zuchten eingesetzt. Die Schalen werden im Dunkeln aufbewahrt.

Es hat sich als praktisch erwiesen, nasse und trockene Kleie zugleich beim Ansetzen einer Zucht zu verwenden, da es nur mit großem Zeitaufwand möglich ist, die Kleie so mit Feuchtigkeit zu sättigen, daß einmal der für die Milben notwendige Wassergehalt gegeben ist und die Kleie andererseits doch locker bleibt.

Zweitens ist den Milben durch das Vorhandensein von trockener und nasser Kleie auch die Möglichkeit gegeben, sich bei dem Ansetzen einer neuen Zucht einen Aufenthaltsort zu wählen, der ihrem augenblicklichen Feuchtigkeitsbedürfnis gerade entspricht. Obgleich dieses im allgemeinen gleichbleibt, ist das Feuchtigkeitsbedürfnis von Tieren, die z. B. aus einer etwas trocken gewordenen Zucht stammen, natürlich größer als von solchen, deren Zuchtmedium normalen Wassergehalt aufwies.

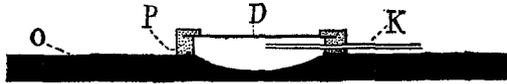


Abb. 1. Hohlgeschliffener Objektträger, hergerichtet zur Beobachtung der Milben in Einzelhaft.
O = Objektträger, P = Paraffin, D = Deckglas, K = Kapillare.

b) *Einzelzuchten*. Für die Beobachtung der Tiere in Einzelhaft hat sich nach vielem Herumprobieren folgendes Verfahren als einfachstes und zweckmäßigstes erwiesen. Das zu beobachtende Tier wird in einen Raum gesperrt, der einerseits von einem hohlgeschliffenen Objektträger, andererseits von einem Deckgläschen gebildet wird. Um den nötigen Gasaustausch zu vermitteln, wird eine ganz feine Capillare bis zur Mitte des Hohlraumes geführt, die noch etwa $\frac{1}{2}$ cm über den Deckglasrand herüberreicht (Abb. 1). Es ist zweckmäßig, die Capillare vor dem Verschließen des Hohlraumes mit flüssig gemachtem Paraffin zu befestigen, um das Wegrollen zu verhindern. Ein Krümchen angefeuchtete Kleie wird als Futter mit der zu beobachtenden Milbe eingeschlossen. Die Abdichtung des Hohlraumes geschieht durch Auflegen eines Deckglases, das mit Hilfe eines Deckglasspatels (nach KRÖNER) mit Paraffin nachträglich umrandet wird. Will man sehr trockenes Futter reichen, zugleich aber den Wassergehalt der Luft möglichst hoch halten, so muß ein etwa 2 qmm großes Stückchen Fließpapier mit eingeschlossen werden. Wie stark dieses, ebenso wie die Kleie angefeuchtet werden muß, um das Niederschlagen von Wassertröpfchen am Glas zu vermeiden, kann nicht angegeben werden. Das ist schnell gelernte Übungssache.

Will man *Prosopa* (d. h. geschlechtsreife Milben), besonders copulierende Paare, beobachten, so muß man den Tieren einen etwas *höheren*

Raum zur Verfügung stellen, als ihm der Ausschluß eines Objektträgers bietet. Man umrandet zu diesem Zweck den Hohlraum des Objektträgers mit Paraffin (ehe das Deckglas aufgelegt wird), errichtet so gleichsam kleine Mauern, auf die das Deckglas dann als Dach aufgelegt und festgekittet wird. Es ist sehr darauf zu achten, daß die Capillare nicht durch das Futter verstopft wird, um immer ungehinderten Luftzutritt zu gewähren, da sonst die Tiere in wenigen Stunden zugrunde gehen.

Die so beschickten Glaskammern werden einzeln oder zu mehreren in Petrischalen von 9 cm Durchmesser verbracht, in denen die nötige Luftfeuchtigkeit durch eingelegtes, nasses Fließpapier möglichst gleichmäßig gehalten wird.

Auf diese Weise eingezwungene Milben können, wo sie in der Glaskammer auch sitzen mögen, von oben wie von unten im Mikroskop vorzüglich betrachtet werden, ohne daß man seine Aufmerksamkeit zwischen Beobachten und Einfangen der flüchtenden Tiere teilen muß.

Ist es erforderlich, die Kammer zu öffnen, so braucht man nur das Deckglas mit einem Messer vorsichtig abzuheben. Der Zuchtraum kann durch erneutes Anschmelzen des Deckglases wieder verschlossen werden, ein Vorgang, der beliebig oft wiederholt werden kann, ohne die Tiere zu gefährden.

Diese Methode der Einzwingerung in Einzelhaft könnte m. E. auch bei Beobachtung anderer, ebenso kleiner oder noch kleinerer Tiere als Milben mit Erfolg verwendet werden. Man müßte nur in jedem Fall die Lebensbedingungen dem jeweiligen Versuchstier anpassen.

Teil I.

Über die Eier, Larven, Nymphen und Prosopa von *Tyroglyphus mycophagus* (Mégnin).

I. Eier, Eiablage, Zahl der Eier.

MÉGNIN (16) gibt als Durchschnittsgröße der Eier 0,15 : 0,1 mm an. Meine Durchschnittsmaße sind etwas größer: 0,169 : 0,117 mm. Auffallend kleine Eier (0,11 : 0,08 mm) wurden vereinzelt gefunden ebenso wie bemerkenswert große (0,21 : 0,125 mm).

Das Ei von *Tyroglyphus mycophagus* ist oval geformt, von weißlicher Farbe, undurchsichtig; die Oberfläche ist glatt.

Die Veränderungen des Eiinhaltes bei der Entwicklung des Embryos sind bereits bei schwacher Vergrößerung wahrzunehmen. Da ich eine genügende, d. h. lückenlose Ausdeutung der cytologischen Veränderungen während der Eientwicklung zunächst nicht geben kann, soll auch die Wiedergabe von Abbildungen der verschiedenen Eistadien unterbleiben. E. REUTER (24) hat die embryonalen Veränderungen von *Pediculopsis graminum* in mehreren Abbildungen wiedergegeben, die

größte Ähnlichkeit mit den wahrnehmbaren Veränderungen im Eiinnern von *Tyroglyphus mycophagus* besitzen. MÉGNINS Zeichnungen (16, Taf. VIII, Abb. 1) dreier verschiedener Entwicklungsstadien eines Eies von *Tyroglyphus mycophagus*, ohne Altersangabe, erscheinen stark stilisiert und entsprechen in keiner Weise den Beobachtungen, die ich bisher an *Tyroglyphus mycophagus* machen konnte.

Bedingungen zur Eiablage. Eier werden nur abgelegt, wenn eine Copulation vorhergegangen ist. Unterbleibt diese überhaupt, so werden niemals Eier abgelegt. Das befruchtete *Mycophagus*-Weibchen beginnt mit der Eiablage gewöhnlich 18—24 Stunden, ausnahmsweise sofort nach beendeter Copulation. Zum Beweis, daß die Begattung tatsächlich Bedingung und Anstoß zur Eiablage ist, seien zwei Versuchsbeispiele angeführt.

Versuch 1. Eben geschlüpfte Weibchen (schon als Nymphe II isoliert) wurden während ihres ganzen Lebens gesondert gehalten. Es wurden trotz bester Lebensbedingungen keine Eier abgelegt, sooft auch der Versuch wiederholt wurde.

Hieraus ist also der Schluß zu ziehen, daß a) alle Weibchen von *Tyroglyphus mycophagus*, die Eier ablegen, copuliert haben. *Anzeichen für Parthenogenese sind nicht vorhanden.* b) Da aus sämtlichen abgelegten Eiern bei angemessenen äußeren Bedingungen Larven schlüpfen, ist anzunehmen, daß alle abgelegten Eier befruchtet sind. Für *Tyroglyphus mycophagus* kann also (bei normalen Lebensbedingungen) Eizahl gleich Fruchtbarkeit gesetzt werden, während bei anderen Tieren durchaus nicht immer von der Eizahl auf die Fruchtbarkeit direkt geschlossen werden kann (vgl. HASE [10]).

Versuch 2. (Abb. 2, Kurve I). 1. *Beobachtungstag.* Ein eben geschlüpftes Männchen und Weibchen wurden zusammengesetzt. Es erfolgt Copulation.

2. *Beobachtungstag.* Es werden die ersten und zugleich meisten Eier abgelegt.

3.—7. *Beobachtungstag.* Es erfolgen mehrfach Copulationsversuche des Männchens, das am 7. Beobachtungstag entfernt wird. Es werden insgesamt 189 Eier abgelegt.

7.—10. *Beobachtungstag.* Es werden noch 37 Eier abgelegt.

10.—14. *Beobachtungstag.* Es werden keine weiteren Eier abgelegt.

14. *Beobachtungstag.* Ein neues Männchen wird zugesetzt.

15.—23. *Beobachtungstag.* Es finden sich täglich frisch abgelegte Eier vor.

24. *Beobachtungstag.* Keine Eiablage.

25. *Beobachtungstag.* Tod des Weibchens.

In Kurve I ist die Zahl der abgelegten Eier in Kurvenform angegeben, um die Wirkung der aufs neue erfolgten Copulation recht augenfällig zu zeigen. Aus dem Verlauf der Linie geht zugleich hervor, daß die höchste Eizahl 24 Stunden nach der *ersten* Copulation — was für *Tyroglyphus mycophagus* ganz allgemein gültig ist — erreicht wird. Der gestrichelte Teil der Kurve gibt die Zeiten an, während welcher sicher keine Copulation stattfand. *Erneute Copulation gibt Anstoß zu erneuter Eiablage*: scharfer Anstieg der Kurve, darauf gewöhnlich ein langsames Abgleiten als im vorliegenden Versuch.

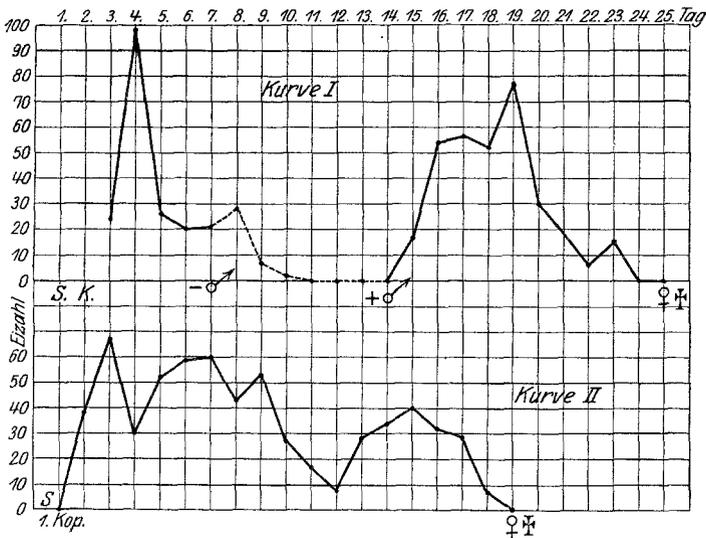


Abb. 2. Kurve I, Eizahl nach Copulation; näheres im Text. S = Männchen und Weibchen geschlüpft, K = Kopulation, -♂ = Männchen entfernt, +♂ = Männchen dazugesetzt, ♀† = Weibchen gestorben.

Kurve II, Zahl der abgelegten Eier eines Weibchens. Näheres im Text. S = Männchen und Weibchen geschlüpft, 1. Kop. = erste Kopulation, ♀† = Weibchen gestorben.

Aus dem angeführten Beispiel geht gleichzeitig hervor, daß erstens eine Copulation der Männchen nicht nur mit *jungen* noch unbefruchteten Weibchen stattfindet, sondern auch mit älteren, die bereits früher copuliert hatten; und zweitens, daß auch ältere (im Höchsthalle 42 Tage alte) Weibchen noch entwicklungsfähige Eier hervorbringen können. MÉGNIN befindet sich daher im Irrtum, wenn er behauptet (a. a. O. S. 237): „C'est le seul âge de l'accouplement réel pour les femelles (er spricht von ‚jeunes femelles pubères‘) bien que l'on trouve souvent des mâles grimpés sur les femelles ovigères et se faisant traîner par elles, comme s'ils étaient réellement accouplés.“

In welchem relativ hohem Alter Weibchen tatsächlich noch copulations- und befruchtungsfähig sind (auch nachdem sie längere Zeit in ungünstigen Lebensverhältnissen verbrachten), zeigt folgender Versuch.

Ein befruchtetes Weibchen, das *sechs Wochen* bei einer Durchschnittstemperatur von $+14^{\circ}$ gelebt hatte, wurde an seinem 42. Lebenstage erneut bei Zimmertemperatur mit einem Männchen vereinigt. Da am 51. Lebenstage des Weibchens drei normale Eier vorgefunden wurden, mußte noch nach dem 42. Lebenstage erfolgreiche Copulation stattgefunden haben.

Die weitere Frage war nun, *wieviele Eier* nach einer *einzigsten* Copulation abgelegt werden können und *wie lange Zeit* nach einer (d. h. immer der ersten) Copulation Eier abgelegt werden. Zur Erläuterung dieser Fragen soll folgender Versuch angeführt werden.

Ein eben geschlüpftes Weibchen wurde mit ebensolchem Männchen vereinigt. Noch am selben Tage erfolgte die Copulation, nach der das Männchen entfernt wurde. Während der folgenden 11 Tage wurden insgesamt 250 Eier abgelegt, die sich alle normal zu Lv. I entwickelten. Vom 12. Tage ab unterblieb die Eiablage. Demnach würde *eine* Copulation ausreichen, um 250 Eier in einem Zeitraum von 11 Tagen zu befruchten.

Stirbt das Weibchen, ehe alle Eier ausgestoßen sind, so ergeben die an und für sich legreifen Eier doch keine Jungen.

Die Nahrungsaufnahme ist bei unbefruchteten Weibchen ebenso erstaunlich groß wie bei befruchteten. Die jungfräulich gebliebenen Tiere erreichen aber immer ein bedeutend höheres Alter (etwa 2 Monate) als ihre eierlegenden Schwestern, die nur 18—25 Tage alt werden gemäß meinen Beobachtungen. Auch übertreffen die jungfräulichen Weibchen die befruchteten ganz erheblich an Körpergröße, die aber nicht etwa bedingt ist durch Ansammlung unabgelegter Eier im Körper. Riesenzucht?

Die Zahl der Eier. Die Zahl der von einem Weibchen abgelegten Eier schwankt sehr. Sie richtet sich ganz nach den äußeren Lebensbedingungen, unter denen sich das Weibchen seit dem Schlüpfen zum geschlechtsreifen Tier befindet. Hungernde Weibchen bringen gar keine oder im Höchstfall drei Eier hervor, die auch kleiner sind als normale Eier. Werden gute Ernährungsverhältnisse geschaffen, so erfolgt sofort neue Eibildung.

Von großem Einfluß auf die Menge der abgelegten Eier ist die jeweils herrschende Temperatur. Die intensivste Lebenstätigkeit von *Tyroglyphus mycophagus* entfaltet sich bei $+31-32^{\circ}$ C. Es darf angenommen werden, daß dieser Umstand auch auf die Zahl der hervorgebrachten Eier Einfluß besitzt. Genaue Zahlen über die Menge der erzeugten Eier wurden bei $+25^{\circ}$ festgestellt. Es ergab sich bei einer

19tägigen Lebensdauer des Weibchens eine *Höchstzahl* von 621, d. h. 36,5 Eier täglich im Durchschnitt. Wie sich die Eiablage tatsächlich auf den einzelnen Tag verteilt, geht aus Kurve II hervor (Abb. 2, S. 7). Die größte Eiproduktion fällt bei *jedem* Weibchen in die ersten Tage nach erfolgter *erster* Copulation.

Aus der großen Eizahl, die, wie vorhin erwähnt wurde, der Vermehrungsziffer unter normalen Lebensbedingungen gleichzusetzen ist, kann man sich leicht die schnelle Ausdehnung einer Vermilbung und damit völlige Zerstörung der befallenen Substanzen erklären.

Wo werden die Eier abgelegt? Das Weibchen unternimmt zur Eiablage keine besonderen Vorbereitungen, d. h. z. B. Kokonbau wie die nahe verwandten Spinnen. Doch wäre es falsch, zu sagen, es setze seine Eier wahllos ab. Am liebsten sucht es trockene Plätze zur Legetätigkeit auf. Dies scheint mit dem verhältnismäßig großen Feuchtigkeitsbedürfnis der Milben in Widerspruch zu stehen, ist aber wohlbegründet. Die Eier werden nämlich mit Hilfe einer schleimartigen Masse, die an der Luft erstarrt, an die Unterlage angeklebt. Dieses Erstarren und Ankleben gelingt aber nur auf Unterlagen mit geringem Feuchtigkeitsgrad. Außerdem vertragen die Eier von *Tyroglyphus mycophagus* Feuchtigkeit nicht, d. h.: hohe Luftfeuchtigkeit und großer Wassergehalt der jeweiligen Eiunterlage unterbricht die Entwicklung nach Erlangung einer gewissen Reife. Den schädigenden Feuchtigkeitsgrad genau zu ermitteln, ist sehr schwierig; er liegt ungefähr bei 80% Wassergehalt des Futters (vgl. Teil II, Abschnitt I, 3b, 1). In dieser Hinsicht kann man durch das Unterbringen der Eier in einer trockenen Umgebung auch von einem gewissen Instinkt der Weibchen sprechen.

Wie werden die Eier abgelegt? Ehe die ersten Eier aus der Vagina treten, entquillt dieser Öffnung, die zwischen Anus und 4. Beinpaar liegt, eine schleimige, undurchsichtige Flüssigkeit, der sehr schnell die ersten Eier folgen. Jetzt beginnt das Weibchen herumzulaufen und streift die anhaftenden Eier meist einzeln, seltener zu zweien, an der Unterlage ab, wo sie durch den nun schnell erstarrenden Schleim festgeklebt werden. Nachdem die ersten Eier alle abgestreift sind, folgt eine kurze Ruhepause. Dann beginnt die Schleimabsonderung von neuem. Die nächsten Eier treten aus der Vagina und werden durch Laufen des Weibchens in derselben Weise untergebracht wie die ersten. Werden sehr viele Eier (8—10) schnell hintereinander ausgestoßen oder ist das Weibchen durch irgendwelche Umstände am Herumkriechen verhindert, so werden die Füße lebhaft bewegt und dadurch die Eier von der Körpermitte fortgestreift, um neuen Eiern Platz zu machen.

Wir finden von *Tyroglyphus mycophagus* keine typischen Eihäufen oder -lege von gleichzeitig ausgestoßenen Eiern. Die beim Herumlaufen einzeln abgestreiften Eier sind über das ganze Futter verteilt.

Es kommt zuweilen vor, daß man mehrere Eier (5—8) an besonders günstigen Ablageplätzen dicht nebeneinander vorfindet. Diese Eier stammen aber gewöhnlich nicht von ein und demselben Weibchen und sind auch nicht gleichaltrig.

Ist das Weibchen gezwungen, seine Eier an sehr feuchten oder gar nassen und glatten Orten abzulegen (Glaswand der Schale), so können die im Schleim eingebetteten Eier nicht immer abgestreift werden, da der Schleim in der nassen Umgebung nicht schnell genug erhärtet. Das Weibchen zieht unter diesen Umständen Eier und Klebmasse teils unter teils hinter sich her auf der schlüpfrigen Glasfläche, bis die Eier durch irgendein kleines Hindernis auf dem Wege des Weibchens festgehalten werden. Auf diese Weise losgestreifte Eier bleiben in Häufchen zu drei bis vier Stück liegen.

Eine direkte Beteiligung der vier Saugnäpfe (Abb. 3), je zwei zu seiten der Vagina, bei dem Akte der Eiablage, wie sie MÉGNIN beschreibt und auch abbildet, habe ich nicht beobachten können.

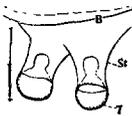


Abb. 3. Ein Paar Saugnäpfe des Weibchens. *T* = Tastscheibe, *St* = Stiele, *B* = Bauchfalte. Vergr. 460:1. M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

MÉGNIN sagt (a. a. O. S. 239/40): „Il y a un moment, cependant, où ces prétendues ventouses se mettent en action, et nous avons eu la chance de le saisir; c'est à l'époque de la ponte chez les femelles ovigères: au moment où l'oeuf sort de l'oviducte poussé par les contractions du vagin,

les prétendues ventouses génitales entrent en érection à la façon des cornes du colimaçon, en se déroulant comme des doigts de gants; à la place de chacune d'elles s'élève un organe saillant cylindrique à sommet arrondi qui sert à repousser l'oeuf loin de l'entrée de l'oviducte où sa surface glutineuse le retient adhérent.“ (Von mir gesperrt.) Eine solche Tätigkeit dieser Saugnäpfe wäre an und für sich nicht unmöglich, wenn auch sehr unwahrscheinlich. Ich habe aber nicht ein einziges Mal beobachten können, daß sie während des Legeaktes gestielt worden wären. Sollte dies jedoch gelegentlich vorkommen so erscheint mir der Vorgang aber nur als Folge der angestrengten Muskelarbeit, die das Ei sowie die Saugnäpfe in der Richtung vom Körperinnern nach außen hin preßt. Dieses kann experimentell wiederholt werden. Drückt man z. B. mit einer stumpfen Nadel auf die Bauchseite des Weibchens, so entrollen sich mit Leichtigkeit die eingezogenen Saugnäpfe.

Folgende Beobachtung, die durch eine Mitteilung HALLERS (9) gestützt wird, läßt mich eine andere Verwendung dieser Organe annehmen. Ich beobachtete, wie ein jüngeres Weibchen ohne irgendwelchen Grund — es war nicht mit der Eiablage beschäftigt — plötzlich die Saugnäpfe stielte und den Untergrund, auf dem es sich befand, abtastete. Später fand ich bei dem genannten Autor einen mir recht einleuchtenden Er-

klärungsvorschlag für diese Beobachtung. HALLER schreibt (7, S. 282): „Das Weibchen tastet vor dem Eierlegen mit ihnen (den Saugnäpfen) herum, wohl um die günstigste Unterlage zum Fallenlassen des Geschlechtsproduktes aufzusuchen.“ HALLER hat durch Färbungen festgestellt, daß die Platte der Saugnäpfe eine besonders organisierte Zelle besitzt, aus deren Vorhandensein er auf „eine reichliche Innervation des Cylinders und auf eine Nervenzelle schließt. Diese Gebilde erscheinen daher höher organisiert wie simple Haftorgane“. Die Benutzung der ausgestoßenen, gestielten Saugnäpfe zum Abtasten der Unterlage nach geeigneten Ablageplätzen für die Eier ist sehr wahrscheinlich; jedoch trügen die Saugnäpfe der Weibchen dann ihren Namen zu unrecht.

2. Die verschiedenen Entwicklungskreise.

Wir können für die Tyroglyphen zwei verschiedene Entwicklungskreise unterscheiden. Der gewöhnliche und bei weitem häufigere Entwicklungskreis I führt vom Ei über ein Larven- und zwei Nymphenstadien zum Prosopton¹⁾.

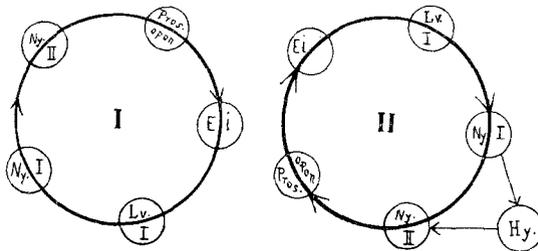


Abb. 4. Die beiden Entwicklungskreise von *Tyroglyphus mycophagus*. Lv. I = Larve I, Ny. I und II = Nymphen I und II, Hy = Hypopus.

Unter besonderen Verhältnissen wird der gewöhnliche Entwicklungskreis I dadurch unterbrochen, daß sich zwischen 1. und 2. Nymphenstadium ein weiteres, morphologisch und physiologisch ganz anders geartetes Stadium einschiebt. Die Nymphen I verwandelt sich in den so-

¹⁾ Ursprünglich besaßen die Tyroglyphiden drei morphologisch und physiologisch gleichartige Nymphenstadien. Aus der ehemaligen mittleren Nymphen II bildete sich im Laufe der Zeit das heute als Hypopus bekannte Entwicklungsstadium aus. Später verkürzte sich die Gesamtentwicklung dieser Milben insofern, als das mittlere Nymphenstadium nur bei einer geringen Anzahl von Individuen als Hypopus ausgebildet wurde. Bei den übrigen wurde es mit der Zeit gänzlich unterdrückt, übersprungen, so daß wir heute nur noch zwei morphologisch und physiologisch gleichartige Nymphenstadien vorfinden. Um diese Gleichartigkeit der jetzt noch vorhandenen Nymphenstadien hervorzuheben, habe ich sie fortlaufend numeriert, so daß die ehemalige Nymphen III von mir im Text und in den Abbildungen als Nymphen II, und die aus der ehemaligen Nymphen II gebildete Form einfach als Hypopus geführt wird.

genannten Hypopus, aus dem eine Nymphe II hervorgeht. In diesem zweiten Entwicklungskreis haben wir also im ganzen sechs verschiedene Entwicklungsstadien: Ei, Larve I, Nymphe I, Hypopus, Nymphe II und Prosopon. Abb. 4, II veranschaulicht den Entwicklungskreis II, in den das besondere Hypopusstadium mit eingeschlossen ist. Dieses wird in Teil II der Arbeit für sich behandelt werden.

MÉGNIN (16) und KRAMER (12) nehmen für alle Milben, die auch einen zweiten Entwicklungskreis aufweisen, nicht nur sechs, sondern sieben verschiedene Entwicklungsstadien an. Sie sind der Meinung, daß sich der Hypopus nicht gleich zur Nymphe II weiterentwickelt, sondern nochmals zur Nymphe I wird, aus der durch erneute Häutung erst die Nymphe II hervorgeht. Bei meinen exakten Beobachtungen an *Tyroglyphus mycophagus* in Einzelhaft gingen ausnahmslos Nymphen II aus dem Hypopus hervor.

Die einzelnen Entwicklungsstadien sind bei einiger Übung morphologisch gut zu unterscheiden. Es besitzen die Larven I nur drei Beinpaare; das vierte Paar erhält die Milbe erst vom Nymphenstadium I ab. Die Prosopa sind noch durch die fertig ausgebildeten Geschlechtsorgane charakterisiert. Das Männchen unterscheidet sich vom Weibchen außerdem durch bedeutend längere Haare (was aus der MÉGNINSCHEN Abbildung nicht hervorgeht) und schlankeren Leib. —

In ihrer Lebensführung unterscheiden sich die verschiedenen Entwicklungsstadien (Lv., Nymphen und Prosopa) nicht voneinander. Wir können ihr allgemeines Verhalten also gemeinsam betrachten. Vorangeschickt sei nur die Beschreibung des Schlüpfaktes der Lv. I aus dem Ei.

3. Der Schlüpfakt der Larve I.

Das Schlüpfen geht folgendermaßen vor sich: Die im Ei fertig entwickelte Larve I bewegt Kopf und 1. Beinpaar und preßt dabei das Körperende wiederholt gegen die Eischale. Diese platzt in der Längsrichtung am hinteren Pol auf und die Larve I verläßt durch *Rückwärts-kriechen* das Ei. Die Dauer des Schlüpfens beträgt etwa 2 Minuten. Die Bewegungen des jungen Tieres sind zunächst noch recht langsam und ungeschickt. Die Eischale bleibt wie eine weitgeöffnete Muschel zurück (Abb. 5). Ein Apoderma wird nicht gebildet.



Abb. 5. Eischale in der Längsrichtung geplatzt nach dem Schlüpfen der Lv. I. Vergr. 1:220.
M. S. = $\frac{1}{10}$ mm.

Das aktive Leben des aus dem Ei schlüpfenden Tieres wird, ehe es zur geschlechtsreifen Milbe fertig entwickelt ist, dreimal durch eine Zeit völliger Passivität und Reaktionslosigkeit unterbrochen; und zwar verfallen die Tiere vor jeder Häutung in einen Starrezustand, der erst durch die Häutung selbst wieder aufgehoben wird.

Jedes Entwicklungsstadium von *Tyroglyphus mycophagus* setzt sich also aus zwei verschiedenen Phasen zusammen:

- a) aus der Zeit aktiven Lebens, in der Nahrungsaufnahme und Wachstum erfolgt (Freßstadium), und
- b) aus der Zeit passiver Ruhe, dem Starrezustand, ohne Nahrungsaufnahme; während dieser Zeit geht die innere Umwandlung zum nächstfolgenden Entwicklungsstadium vor sich.

4. Das Verhalten von Larven und Nymphen während der Zeit aktiven Lebens.

Der ganze Körper frisch geschlüpfter Tiere sieht durchscheinend glasig aus. Erst mit beginnender Nahrungsaufnahme wird der Hinterleib milchig und undurchsichtig.

Beim Beobachten der Milben fallen zwei Vorgänge ganz besonders auf: das ständige Herumwandern der Tiere und ihr außerordentlich lebhaftes Fressen. Der Grund des völlig planlosen Wanderns konnte nicht ermittelt werden. Der intensiven Nahrungsaufnahme entspricht auch das schnelle Wachstum der Tiere.

Vor Eintritt des passiven Starrestadiums kann man eine kurze Übergangszeit feststellen. Mit zunehmender Trägheit der Tiere verändert sich Form und Aussehen des Milbenkörpers. Die den Vorder- und Hinterkörper trennende Querfurche wird immer flacher, um vor Eintritt der Starre von dem Körperinhalt gänzlich ausgefüllt zu werden und zu verschwinden. Die Milben hören auf zu fressen und ziehen sich von den feuchten Stellen nach trockeneren in der Zuchtschale zurück, wo sie sich gern in etwa vorhandene Ritzen und Spalten einklemmen. Haben sie einen geeigneten Ruheplatz gefunden, so setzen sie sich dort fest und verfallen in Starre, vor deren Eintritt der Darm nicht völlig geleert zu werden scheint, da man oft Kotklumpen durch die Körperwand durchschimmern sieht. Der übrige Körper sieht in diesem Übergangsstadium teils wässrig durchsichtig, teils leicht milchig getrübt aus.

5. Das Verhalten von Larven und Nymphen während der Starre.

Nach Eintritt der völligen Starre verdichtet sich die Trübung nach dem Hinterende des Körpers zu, während der Vorderteil des Körpers mit dem Kopf meist wasserklar erscheint. Mit fortschreitender Entwicklung trübt sich auch dieser Körperabschnitt wieder ein wenig, und von dem sich heranbildenden neuen Stadium ist die Gliederung des vorderen Drittels deutlich wahrzunehmen.

Während der Starre sind die Füße dicht an den Leib gezogen und eingekrümmt. Füße und Kopfteil erscheinen im Verhältnis zu dem prall gefüllten starren Milbenkörper sehr klein. Gewöhnlich lehnen sich die starren Tiere mit der Ventralseite des Körpers an irgendeine Unterlage an; man findet aber auch auf der Seite liegende Tiere.

Ob die Milben während des Starrestadiums tatsächlich eine vollständige „innere Auflösung“ durchmachen, wie ein Teil der Autoren behauptet, oder ob Nervencentrum, Geschlechtsorgane, ein Teil der Verdauungsorgane und Muskeln unverändert bleiben, wie andere Autoren annehmen, kann erst nach genauer histologischer Untersuchung angegeben werden. DUGÈS (5), zitiert durch REUTER (24), glaubt widerlegt zu haben, daß der neue Körper aus der Gesamtmasse des alten gebildet wird, indem er folgenden Versuch anstellte. Er schnitt Nymphen II ein Bein ab. Bei dem später schlüpfenden Prosopon waren nur Stummel an Stelle des gesunden Beines entwickelt. DUGÈS folgert daraus, daß jedes Glied nach der Häutung aus demselben des vorigen Stadiums hervorgeht.

Eigene Beobachtungen an Milben mit mißgebildeten Extremitäten stützen diese Auffassung. Ich isolierte eine Nymphe I, der das dritte linke Bein fehlte. Die sich aus dem Tier entwickelnde Nymphe II und das Geschlechtstier wiesen wieder denselben Körperfehler auf. Einer anderen Nymphe II (aus Hypopus stammend) fehlte der vierte rechte Fuß; das Prosopon blieb auch siebenbeinig. Diese Hinweise mögen genügen. Völlige Klarheit über die hier auftauchenden cytologischen und histologischen Fragen können nur durch entsprechende umfangreiche Versuche, die ich zurzeit auszuführen nicht in der Lage war, geschaffen werden.

6. Der Häutungsvorgang.

Das Ausschlüpfen (Häutung) des entwickelten Tieres nach beendigter Starre erfolgt ebenso wie das Auskriechen aus dem Ei. Die alte Haut platzt am Hinterende in Längs- und Querrissen auf. Die herauskriechende Milbe erscheint bedeutend größer als die eben verlassene Haut, die wie ein Panzer stehenbleibt. Sofort nach erfolgter Häutung frißt die Milbe. Das Chitin der Mundwerkzeuge muß also schon eine große Härte besitzen, um Nahrung zerkleinern zu können.

7. Die Dauer der einzelnen Stadien.

Die Dauer der einzelnen Nymphen- und Starrestadien ist ziemlich gleich. Die nachfolgenden Daten geben die gewöhnliche Verteilung von Freß- und Starrestadium auf die Gesamtentwicklungsdauer von *Tyroglyphus mycophagus* bei + 25° wieder.

- Am 1. Tag Eier gelegt.
- Am 2. Tag Eier weiterentwickelt.
- Am 3. Tag Larve I geschlüpft.
- Am 4. Tag Larve I gewachsen.
- Vom 4. zum 5. Tag Larve I in Starre.
- Am 5. Tag Nymphe I geschlüpft.
- Am 6. Tag Nymphe I gewachsen.

Vom 6. zum 7. Tag Nympe I in Starre.
 Am 7. Tag Nympe II geschlüpft.
 Am 8. Tag Nympe II gewachsen.
 Vom 8. zum 9. Tag Nympe II in Starre.
 Am 9. Tag Geschlechtstier geschlüpft.

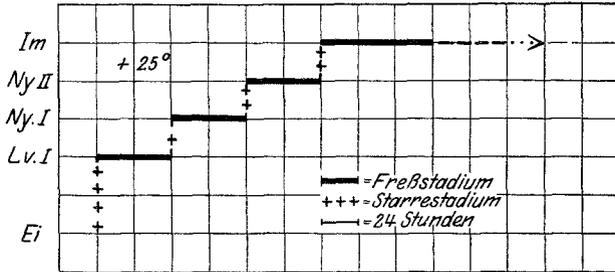


Abb. 6. Graphische Darstellung der Verteilung und Dauer von Freß- und Starrestadien bei der Entwicklung in 25°.

In Abb. 6 wurde die Verteilung von Freß- und Starrestadien während der Gesamtentwicklung von *Tyroglyphus mycophagus* in Kurvenform aufgezeichnet. Die senkrechten, gestrichelten Linien geben die Dauer der Starrestadien an, die wagerechten Linien die Zeit des aktiven Lebens der Milben. Je 1 cm des Liniennetzes entspricht einem Zeitraum von 24 Stunden.

8. Temperatureinflüsse.

Alle physiologischen Vorgänge werden bei *Tyroglyphus mycophagus* wie bei fast sämtlichen Gliedertieren (Insekten und Arachnoiden) durch die Temperatur entscheidend beeinflusst. Bei erhöhter Temperatur (natürlich in bestimmten Grenzen) setzt regere Lebenstätigkeit ein, während diese durch niedrigere Temperatur herabgemindert und von einem bestimmten Punkte ab ganz aufgehoben wird. Als Temperaturmaximum gilt für *Tyroglyphus mycophagus* +37 bis 38°, als Optimum +32 bis 33°. Gegen Kälte sind alle Entwicklungsstadien mit Ausnahme der Eier ziemlich widerstandsfähig. Ein Versuchsbeispiel führe ich an:

Bei einer Temperatur von -8°C und 24 Stunden Wi. Z. blieben etwa 30% Milben am Leben.

Bei einer Temperatur von -8° und 3 Stunden Wi. Z. blieben etwa 75% Milben am Leben.

Alle Milben, die nach Lösung der Kältestarre (durch Überführung in eine Temperatur von +4 bis 5°, dann Zimmertemperatur) wieder auflebten, zeigten keinerlei Anzeichen von Schädigung oder Nachwirkung der überstandenen Kälte.

Durch zahlreiche Versuche wurden für bestimmte Lebensvorgänge folgende Temperaturwerte ermittelt:

- a) Unterste Temperaturgrenze, bei der keine Kältestarre eintritt
= + 3 bis 3,4°.
- b) Unterste Temperaturgrenze für die Eibildung = + 6,1°.
- c) Unterste Temperaturgrenze für die Eiablage = + 7,1°.
- d) Unterste Temperaturgrenze für die Eientwicklung = + 16,5°.
- e) Unterste Temperaturgrenze, bei der noch Copulation erfolgt
= + 14,0°.

Zu d) sei noch hinzugefügt, daß die Eier ein (höchstens) 10tägiges Belassen bei + 7,1° vertragen. Verbringt man sie darauf in günstigere Temperatur, so schreitet die Entwicklung dem jeweiligen Wärmegrad entsprechend schnell fort. Dieser Umstand ermöglicht die Konservierung der Eier durch Kälte für bestimmte Zeit.

Die experimentell ermittelte Entwicklungsschnelligkeit von *Tyroglyphus mycophagus* bei den verschiedenen Temperaturstufen stelle ich in Tab. I zusammen.

Tabelle I.

	Temperatur	Es schlüpfen	
		Lv. I	Prosopa
Bei ¹⁾	+ 14°	unterbleibt die Entwicklung	—
„	+ 16,5 — 18,8°	6. Tag	28. Tag
„	+ 24°	3. „	11. „
„	+ 24,7°	3. „	10. „
„	+ 25,5°	3. „	9. „
„	+ 25,9 — 28,4°	3. „	8. „
„	+ 29,5°	2. „	6. „
„	+ 30,8°	1½ „	5. „

Auch HENKING (10) erwähnt ganz kurz die verzögernde Wirkung kühler Temperaturen auf die Entwicklung von Milben.

Durch die Aufzucht der Milben bei einer bestimmten Temperatur ist es in unsere Hand gelegt, die Entwicklung zu beschleunigen oder zu hemmen. Man kann also zu vorbestimmter Zeit über das gewünschte Entwicklungsstadium verfügen.

Die gesteigerte Vermehrungsschnelligkeit von *Tyroglyphus mycophagus* bei hoher Temperatur (die nötige Feuchtigkeit immer vorausgesetzt) ist in praktischer Hinsicht auch bedeutungsvoll. Durch unzuweckmäßige, zu dichte Lagerung von Mehl- und Kleievorräten wird die nötige Durchlüftung erschwert, so daß die Temperatur innerhalb der lagernden Säcke verhältnismäßig hoch ist; ein Umstand, der für etwa vorhandene Milben günstigste Vermehrungsbedingungen schafft. In kurzer Zeit sind in solchem Fall die Vorräte derartig vermilbt, daß sie selbst als Futter für

¹⁾ Bei Angabe der Temperatur handelt es sich um Durchschnittszahlen.

Tiere (bei der Schweinezucht z. B. usw.) nicht mehr verwendet werden können (vgl. Flugblatt der Biol. Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft Nr. 63, S. 5 und MAURIZIO [15]).

9. Die Copulation.

Bei *Tyroglyphus mycophagus* sind einleitende Vorgänge zur Copulation (Liebesspiel) weder für Männchen noch für Weibchen zu beobachten. Die Weibchen tragen überhaupt ein ganz passives Verhalten zur Schau. Die Männchen sind am copulationslustigsten in den ersten 8—10 Stunden nach der Häutung zur geschlechtsreifen Milbe. Als frisch geschlüpftes Tier und nach überstandener Hungerzeit entzieht sich das Weibchen auch niemals der Befruchtung, während man ältere Weibchen öfter den copulationslustigen Männchen ausweichen sieht.

Zur Ausübung der Copulation kriecht das Männchen auf den Rücken des Weibchens, dreht sich so lange, bis sein Kopf in entgegengesetzter Richtung zum Kopf des Weibchens steht. Die vier Vorderfüße des Männchens werden nun vom weiblichen Rücken heruntergesetzt, so daß das Hinterende des Männchens schräg über dem Rücken des Weibchens liegt (Abb. 7). Schon

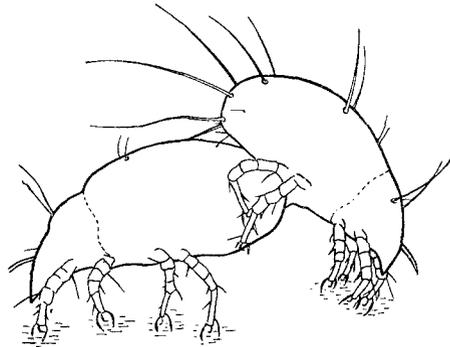


Abb. 7. Copulationsstellung von *Tyroglyphus mycophagus*.

während dieser Stellungnahme spreizt das Männchen die den Penis umschließende Hautfalte, damit dieser für seine Tätigkeit frei wird. Gleichzeitig stülpt es — wie die Schnecke ihre eingezogenen Hörner — die zwei Saugnäpfe hervor, welche beiderseits der Analöffnung liegen. Mit diesen ausgestoßenen Saugnäpfen tastet sich das Männchen an die hintere Leibespitze des Weibchens heran und saugt sich an den beiden sanft abgerundeten Erhöhungen, zwischen denen die weibliche Geschlechtsöffnung liegt, fest. Bei dem Festsaugen werden die hervorgestoßenen Saugnäpfe wieder angezogen, so daß durch die Verkürzung der Saugnäpfe die Bauchseite des Männchens nun ganz nahe an den Körper des Weibchens zu liegen kommt. Während dieses Anziehens des männlichen Körpers an den des Weibchens wird der Penis ausgestoßen. Seine lebhaft gleichmäßigen Bewegungen verlangsamen sich erst gegen Ende der Copulation. Auf- und Abwärtsschlagen des 1. Beinpaares im Takte der Penisbewegung wurde bei *Tyroglyphus mycophagus* nicht beobachtet im Gegensatz zu *Tyroglyphus longior*.

Um seinen Hinterleib in der Copulationsstellung zu stützen und die Vereinigung mit der Copulationspartnerin fester zu gestalten, nimmt das Männchen besonders das 4. Beinpaar zu Hilfe. Dieses ist mit je zwei Saugnäpfen versehen, die nur während der Copulation in Tätigkeit treten, und die dem Weibchen fehlen (*sexueller Dimorphismus*). Während der Copulation werden die einzelnen Glieder des 4. Beinpaares in etwas gekrümmter Haltung an die Flanken des weiblichen Hinterleibes angelegt, so, daß die Saugnäpfe, die an der Außenseite des Tarsus vorspringen, sich an den Rücken des Weibchens andrücken. Mit dem 3. Beinpaar sucht das Männchen irgendeinen Halt, den ihm die Umgebung gewähren könnte; findet es diesen nicht, so stemmt es dieses Beinpaar entweder auch an die Seiten des Weibchens oder hält es frei in der Luft.

MÉGNINS (16) bildliche Wiedergabe der Copulationsstellung entspricht nur insofern der Wirklichkeit, als sie die richtige Körperstellung der verbundenen Tiere zeigt. Die typische Haltung des 4. Beinpaares ist MÉGNIN aber entgangen, woraus sich vielleicht auch das Übersehen dieser Saugnäpfe bei seiner morphologischen Beschreibung der Füße des Männchens erklärt. Die Stellung des 3. und 4. Beinpaares beim Weibchen ist in MÉGNINS Abbildung auch unzutreffend. Niemals streckt das Weibchen die Füße nach hinten; immer (und am zweckmäßigsten bei der Copulation) ruht der Körper auf den Füßen wie auf stumpfwinklig nach den Seiten abgeboogenen Trägern.

Merkwürdigerweise hat MÉGNIN die Genitalsaugnäpfe des Männchens bei der Copulation (wie oben beschrieben) nie in Tätigkeit gesehen. Er folgert daher in vergleichendem Hinblick auf die von ihm beobachtete Tätigkeit der Analsaugnäpfe des Weibchens folgendes: „. . . elles (les ventouses génitales des Männchens) servent probablement à rompre l'adhérence des deux sexes une fois l'acte de la copulation terminé.“ Diese Vermutung ist durch meine Beobachtungen widerlegt. Es erscheint mir überhaupt zweifelhaft, daß es dem Tier möglich sein sollte, die Saugnäpfe zu stielen, um damit den berührten Körper abzustößen, ohne die Näpfe selbst in *saugende* Tätigkeit zu versetzen.

HALLER (9) hat eine Verwendung der Saugnäpfe des Männchens zwar auch nicht beobachtet. Er zitiert MÉGNINS Angaben über die wahrscheinliche Bestimmung und Verwendung dieser Organe, ist aber der Ansicht, daß der von MÉGNIN vermutete Gebrauch der Saugnäpfe jedoch nicht ihre einzige Funktion sein könne. „Sie mögen vielmehr beim Gatten zur Erkennung des Weibchens, zur Aufsuchung der einzigen Stelle, an welcher einzig die Begattung von Erfolg sein kann, dienen.“ Nach HALLERS Ansicht würden die Saugnäpfe also, genau wie bei eierlegenden Weibchen, als Tastorgane benutzt werden können.

Um die Copulation zu beenden, fängt das Weibchen an herumzulaufen. Das Männchen läßt sich eine Strecke schleifen. Die Lösung der Geschlechter bei beendeter Copulation geschieht auf folgende Weise: Das Männchen führt zunächst mit dem 3. Beinpaar Bewegungen aus, die geeignet sind, seinen Körper von dem des Weibchens abzuheben. Diesen Bewegungen schließt sich das 4. Beinpaar an, sowie es gelungen ist, dessen Saugnäpfe außer Tätigkeit zu setzen. Nach sichtlich anstrengenden Beinbewegungen lassen die vorerwähnten Saugnäpfe des Männchens schließlich den weiblichen Körper los (ein nochmaliges Ausstoßen der „Hörner“ wie bei Beginn der Copulation habe ich am Ende zwecks Unterbrechung des Aktes, wie MÉGNIN annahm, nie bemerkt) und der Penis wird zurückgezogen und sofort eingeklappt.

Während der Copulation fressen Männchen wie Weibchen ruhig weiter, wenn das Futter ohne Veränderung der Copulationsstellung zu erreichen ist.

Eine ungestörte Copulation währt bei frisch geschlüpften *Prosopa* auffallend lange. Es wurde bei diesen eben zur Geschlechtsreife gelangten Tieren eine Copulationsdauer von $2\frac{1}{2}$ Stunden beobachtet. Mit zunehmendem Alter verringern sich Copulationslust wie -dauer.

Begattungsversuche von Männchen an ihren eigenen Geschlechtsgenossen werden nie unternommen, wenn überhaupt Weibchen mit Männchen zusammen sind. Hält man dagegen frisch geschlüpfte Männchen einige Tage isoliert, so laufen sie fortwährend unruhig umher. Trifft bei diesen Wanderungen ein Männchen auf ein anderes, so stürzt es sich darauf zu und macht wütende Copulationsversuche. Dieses Verhalten beobachtet man allerdings nicht bei allen Männchen; es zeigt sich gerade hier eine gewisse individuelle Verschiedenheit. Die aktiveren Männchen verbeißen sich regelrecht ineinander, bis sie erschöpft liegenbleiben, um sich nach geraumer Zeit sänftiglich auseinander zu lösen und aufs neue die Wanderungen zu beginnen. Setzt man zu solchen copulationslustigen Männchen ein Weibchen, so ist die Copulation sofort vollzogen, wenn das Männchen beim Laufen auf das Weibchen stößt, was bei dem schnellen, unstillen Herumlaufen sehr bald geschieht. Es ist unwahrscheinlich, daß ein Männchen das Weibchen auf Entfernungen hin „wittert“; denn erst nachdem das räumliche Aufeinanderstoßen erfolgte, werden Copulationsversuche gemacht, ebenso wie vorher bei den Geschlechtsgenossen.

10. Die Wanderungen.

Die in gewissen Zeitabständen einsetzenden großen Wanderungen der Milben (zu unterscheiden von dem üblichen Herumlaufen) sind allen Milbenzüchtern bekannt. In der Literatur fand ich für dieses Verhalten, das den verschiedensten Milbenarten eigen ist, keine Erklärung. Daher versuchte ich mir durch eigene Beobachtungen über den Grund der

Wanderungen Klarheit zu verschaffen. (Es sei hier daran erinnert, daß die Massenzuchten von *Tyroglyphus mycophagus* in Glasschalen mit Überfalldeckel gehalten wurden, die nicht ganz dicht schließen; ein Entweichen der Milben ist also möglich.)

Beobachtungen ergaben folgendes: Bei Tieren (hauptsächlich Protopen), die bisher ganz ruhig in einer Zuchtschale gelebt hatten, erwacht plötzlich der Wandertrieb. Die Milben versuchen hartnäckig aus der Schale zu entweichen und zwingen sich zwischen dem nur lose schließenden Deckel nach außen, wo sie sich oft zu großen Klumpen zwischen äußerer Schalenwand und dem Deckelrand zusammenballen und schließlich nach unten herausfallen. Dann wandern sie weiter, gelangen aber selten über einen Umkreis von 30—40 cm hinaus, da sie sehr schnell vertrocknen (vgl. nächsten Abschnitt).

Sowie mit einem Teil der wandernden Milben eine neue Zuchtschale angesetzt wird, vergeht die Wanderlust der Tiere, um erst wieder neu einzusetzen, wenn das Futter knapp oder besonders feucht zu sein scheint.

Um Aufschluß darüber zu erhalten, ob 1. Futterknappheit und 2. zu hoher Feuchtigkeitsgehalt des Futters in tatsächlichem Zusammenhang mit den großen Wanderungen stehen, wurden einige Versuche gemacht. Zu den Versuchen wurden Zuchtschalen verwendet, in denen sich fast verbrauchtes, ziemlich feuchtes Futter befand und in denen die Milben eben anfangen zu wandern.

In eine solche Zuchtschale wurde frisches, *feuchtes* Futter gebracht. In der nächsten Nacht unterblieb die Wanderung, um in der übernächsten, wenn auch in geringem Umfange, wieder einzusetzen, obgleich noch unverbrauchtes Futter vorhanden war. Wir müssen also annehmen, daß den Milben entweder die schlüpfrige Unterlage (nasse Kleie) so unangenehm war, daß sie trotz des noch vorhandenen Futters wieder anfangen zu wandern; oder aber durch Auflösung des eigenen Kotes und Vermischung mit der nassen Kleie war das Futter für die Milben ungenießbar gemacht. Für das Wandern der Weibchen aus der feuchten Umgebung kann man wohl auch das heranziehen, was über die Eiablage unter 1 gesagt wurde.

In eine andere Schale mit Milben wurde ganz *trockenes* frisches Futter gebracht. In den folgenden vier Nächten unterblieb die Wanderung und setzte erst in der fünften Nacht bei einem ganz geringen Teil der Milben wieder ein. Sofort wurde wieder trockene Kleie zugegeben, diesmal aber nur ganz wenig. Ergebnis: Die Wanderung wurde von einem kleinen Teil der Milben fortgesetzt und hörte erst wieder ganz auf, nachdem nochmals mehr trockene Kleie verabreicht worden war. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Vermutung: Futterknappheit und zu hoher Feuchtigkeitsgrad der Umgebung (also des Futters) lösen den Wandertrieb der Milben aus, zu Recht besteht.

Im Anschluß an die Beobachtungen über die Wanderungen der Milben mögen noch einige Worte über die Schnelligkeit des Laufes von *Tyroglyphus mycophagus* gesagt werden. Es wurde schon erwähnt, daß ein großer Teil der wandernden Milben umkommt. Dies geschieht, weil sie sich sehr langsam und schwerfällig fortbewegen und vertrocknen. Sie erreichen die neuen Futterplätze nicht schnell genug. Um sich eine Vorstellung von der Langsamkeit der Fortbewegung der *Mycophagus*-Milben machen zu können, sollen einige Vergleichszahlen angeführt werden, die in der folgenden Tabelle gegenübergestellt sind:

Es legen die Wegstrecke von 10 mm zurück

<i>Seiulus muricatus</i>	in 5,2 Sekunden,
<i>Glyciphagus spinipes</i>	in 12,5 Sekunden,
<i>Tyroglyphus mycophagus</i>	in 116,0 Sekunden.

Die Schnelligkeit verhält sich also wie 32 : 13 : 1. Sie steht in umgekehrten Verhältnis zur Größe der Tiere, die etwa 1 : 1,5 : 2,5 beträgt, und die bei der Berechnung der Schnelligkeit nicht in Betracht gezogen wurde.

11. Der Wassergehalt und ertragbare Wasserverlust von *T. mycophagus*.

In meiner früheren Arbeit (SCHULZE 26) habe ich bereits ausgeführt, daß *Tyroglyphus mycophagus* außerordentlich empfindlich gegen Wasserverlust ist. Diese Beobachtung war zum Ausgangspunkt für die biologische Bekämpfungsmethode dieser Milbe gewählt worden und hat sich (bei gleichzeitiger Schonung anderer Tiere) als immer brauchbar bewährt. In Ergänzung des früher Mitgeteilten mögen jetzt einige Zahlen über den Wassergehalt des Milbenkörpers sowie den ertragbaren Wasserverlust und die Verdunstungsgeschwindigkeit bei *Tyroglyphus mycophagus* genannt werden.

Vom Gesamtkörpergewicht der Milben entfallen 83,03% auf den Wassergehalt der Milben. Ein Wasserverlust von 52,42% kann von den Tieren eben noch vertragen werden ohne zugrunde zu gehen. Bei Zimmertemperatur (18—20°) ist diese Wasserabnahme in etwa 5 Stunden erreicht, vorausgesetzt, daß sich die Milben nicht durch Verkriechen gegen das Verdunsten schützen konnten, sondern frei herumliefen. Zur Feststellung des ertragbaren Wasserverlustes wurde das Gewicht der lebenskräftigen Milben mit dem der bis zur Grenze der Lebensmöglichkeit geschrumpften Tiere verglichen und in Prozent umgerechnet.

Wie schnell der Wasserverlust eintritt, und in welcher Weise er sich auf die einzelnen Stunden verteilt, wurde ebenfalls durch Wägungen festgestellt. Es ergaben sich folgende Zahlen:

- Um 9 Uhr: Wägung der lebenskräftigen Tiere,
 11 Uhr: 29,16% Wasserverlust = nach 2 Stunden,
 1 Uhr: 20,83% Wasserverlust = nach 4 Stunden, insgesamt
 50% Wasserverlust,
 2 Uhr: 4,16% Wasserverlust = nach 5 Stunden, insgesamt
 54,16% Wasserverlust.

Zur Ermittlung dieser Zahlen wurden zunächst wieder die voll lebenskräftigen Milben gewogen; darauf dieselben Tiere nach 2-, 4- und 5stündigem Aufenthalt bei Zimmertemperatur (18—20°). Die Gewichts-differenz ergab den Wasserverlust in der angegebenen Zeit, umgerechnet in Prozent auf das Gesamtkörpergewicht.

MAURIZIO gibt (15, S. 747) auch verschiedene Wassergehalte der Milben an. Unser Ergebnis können wir mit diesen Werten aber nicht vergleichen, da sich MAURIZIOS Zahlen auf eine „Mischung von *Tyroglyphus* und *Tarsonemus*“ beziehen oder sogar „Mischung von *Tyroglyphus* und *Tarsonemus* mit sehr wenig Kotballen“.

Tyroglyphus mycophagus wirklich rein, ohne anhaftende Futter- und Kotteilchen zu gewinnen, ist sehr einfach. Man öffnet eine Zuchtschale mit Milben, die gerade auf der Wanderung begriffen sind. Die zwischen Deckelrand und Glaswand eingeklemmten wandernden Milben fallen beim Öffnen der Schale auf die untergestellte Uhrschale. Den abgehobenen Deckel läßt man 2—3 Minuten offen liegen, so daß die dort angesammelten Milben von jeder äußeren Feuchtigkeit befreit werden und schüttet sie durch Anstoßen mit der Hand an den Deckelrand zu den anderen Milben.

12. Die Ernährung von *T. mycophagus*.

Bei Behandlung dieses Teils der Physiologie von *Tyroglyphus mycophagus* müssen wir im Hinblick auf die Hypopusbildung zweierlei unterscheiden, erstens: was ist als gute, ausreichende Nahrung für *Tyroglyphus mycophagus* anzusehen, und zweitens: was wird nur notgedrungen gefressen?

Zu 1 können wir Küchenabfälle (also animalische wie vegetabilische Substanzen) aller Art rechnen; gekochte Kartoffeln, Kürbisschalen, Birnen, feuchtes Mehl, Kleie, Fleisch, Fett, weniger gern Kakao, Zucker. Kurz, alle organischen Substanzen, die eine bestimmte Feuchtigkeit besitzen oder aufnehmen können.

Zu 2: Zeitweilig sah ich *Tyroglyphus mycophagus* sich ernähren von feuchten Kotklumpen der Stabheuschrecke *Dixippus*, von Papier, Paraffin!, Wollfasern.

Die Wirkung dieser oder jener Ernährungsweise ist verschieden und wird in Teil II, Abschnitt 1, 3b nochmals eingehend Erwähnung finden. — Jedenfalls ist *Tyroglyphus mycophagus* in bezug auf Art des Futters

sehr genügsam, was in praktischer Hinsicht wiederum von Bedeutung ist. Lebensbedingungen finden die Milben nicht nur auf faulenden organischen Stoffen, wie wir auf Komposthaufen usw. antreffen, sondern ebensogut auf Substanzen, die man für diese Milben bisher als unantastbar gehalten hatte.

Ob ein Stoff, der seiner Beschaffenheit nach *Tyroglyphus mycophagus* als Nahrungsmittel dienen könnte, auch wirklich gefressen wird, hängt von dem Wassergehalt ab, den er jeweils besitzt. Denn der Feuchtigkeitsgrad des Nährmediums der Milben übt einen einschneidenden, ja ausschlaggebenden Einfluß auf Leben und Gedeihen von *Tyroglyphus mycophagus* aus.

Als Feuchtigkeitsminimum wurde ein Wassergehalt des Futters von 25% ermittelt. Wenn die Zuchten aber — abgesehen von günstiger Temperatur — gut gedeihen sollen, so bedürfen sie eines viel höheren Feuchtigkeitsgrades. Ein Wassergehalt des Futters von 75—80% gibt ihnen in dieser Beziehung günstigste Lebensbedingungen. Diese Zahl, die das Dreifache der als Existenzminimum angegebenen ausmacht, begrenzt zugleich das Feuchtigkeitsbedürfnis nach der anderen Seite hin; denn übersteigt der Wassergehalt des Futters wiederum 80%, so werden die Zuchten ebenfalls unsicher. Es schlüpfen keine Larven aus den Eiern, wenn es überhaupt zur Eiablage gekommen sein sollte.

Vergleicht man das Feuchtigkeitsbedürfnis von *Tyroglyphus mycophagus* mit demjenigen einer sehr nahe verwandten Art wie *Tyroglyphus farinae* — für die MAURIZIO den notwendigen Feuchtigkeitsgrad der Umgebung mit 14—16% angibt —, so ist man über die außerordentlich hohen Zahlen für *Tyroglyphus mycophagus* erstaunt.

In meiner vorher zitierten Arbeit (25) wurde schon mitgeteilt, daß *Tyroglyphus mycophagus* nicht nur totes organisches Futter zu sich nimmt, sondern zwecks Nahrungsgewinnung lebende Insekten angreift und sie verzehrt. Was früher als „Wechsel im Verhalten“ bezeichnet wurde, muß man, so glaube ich jetzt, als ganz normale Lebensweise betrachten. Bisher wurden die Tiere wahrscheinlich noch nicht in einer Umgebung beobachtet, in der diese Eigenart zutage treten konnte. Dieses Angreifen größerer artfremder Tiere wird unserer Milbe durch ein eigentümliches Secret ermöglicht, das chitinzerstörende Wirkung ausübt; außerdem unterbindet es die Entwicklung von Schimmelpilzen auf dem Futter, oder veranlaßt sogar das Eingehen etwa schon vorhandener Pilze. Über die Art und Wirkung des schwach alkalisch reagierenden Secretes, das *Tyroglyphus mycophagus* absondert, wurde in der zitierten Arbeit über diese Milbe (SCHULZE 25) ebenfalls eingehend berichtet. Heute kann dieser Punkt noch insoweit ergänzt werden, als es den Anschein hat, daß die Männchen weniger Secret absondern können als die Weibchen.

Es wurde einer bestimmten Anzahl frisch geschlüpfter Männchen und Weibchen, die aufs eifrigste fraßen, die gleiche Nahrungsmenge vorgesetzt. Das Futter der Weibchen blieb von Schimmelpilzen frei während sie bei den Männchen in mäßiger Menge zur Entwicklung kamen. Als „Indicator“ mußte bei diesen Beobachtungen allerdings ausschließlich die Schimmelbildung am Futter verwendet werden, weil der Versuch, das Secret direkt aus den Tieren rein zu gewinnen, mißlang. Die Milben sondern das Secret nur an Nahrungsmittel ab. Ehe diese nun mit einer zur Bestimmung des Secretes genügenden Menge getränkt sind, ist die Umwandlung des organischen Futters durch Gärung und andere zersetzende Vorgänge so weit fortgeschritten, daß es z. B. nicht mehr möglich ist, aus der Zunahme der Alkaleszenz des Futters auf die Menge des abgesonderten Secretes zu schließen.

Histologische Untersuchungen über die Ursprungsstätte dieses Secretes konnten bisher noch nicht angestellt werden. Sie würden vielleicht eine Gleichheit oder Ähnlichkeit mit den von SIG THOR (29) für einige *Lebertia*-Arten beschriebenen Glandulae globulosae aufweisen. Von diesen Drüsen sagt SIG THOR (a. a. O. S. 404): „Da die Drüsenkanäle in der Mundgegend ausmünden, halte ich es für das wahrscheinlichste, daß die Drüsen eine Bedeutung für die Ernährungsvorgänge haben, entweder als Giftdrüsen oder als sogenannte Speicheldrüsen.“ Die Glandulae globulosae kommen aber neben den bekannten Speicheldrüsen vor, „sind also nicht als Stellvertreter anderer Speicheldrüsen zu betrachten“. Von einer keimtötenden, chitinzerstörenden Wirkung des gelieferten Secretes in der Art desjenigen von *Tyroglyphus mycophagus* wird nichts erwähnt.

In Zusammenhang mit der Ernährung von *Tyroglyphus mycophagus* sollen noch einige Worte über das Verhalten von hungernden Milben gesagt werden. In einen Hungerzustand geraten die Tiere nicht nur bei Futterknappheit, sondern auch wenn nur nichtzusagende Nahrung zur Verfügung steht. Während die Milben von gutem angenehmem Futter ganz erstaunliche Mengen fressen, nehmen die Tiere von nicht zusagender Nahrung nur so viel zu sich, daß sie nicht umkommen. Sie befinden sich in latentem Hungerzustand, der wochenlang ertragen werden kann — genügenden Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung vorausgesetzt. Vollständige Nahrungsentziehung halten die Milben, besonders *Prosopa*, recht lange aus. Es wurden ausgewachsene Tiere beobachtet, die 8 Tage ohne Futter, d. h. ohne irgend etwas Freßbares zu sich zu nehmen, ganz munter lebten. Bei hungernden Individuen nimmt das letzte Drittel des Hinterleibes ein glasig durchscheinendes Aussehen an, während bei fressenden Tieren der Hinterleib mit Kotbrocken angefüllt und daher undurchsichtig ist.

Hungrige Tiere laufen unruhig umher, wohl um Nahrung zu suchen. Stirbt ein Tier vor dem anderen, so wird es von den Artgenossen „mit Haut und Haaren“ aufgezehrt. Kannibalismus an lebenden Milben wurde bisher nicht wahrgenommen; ob in Starre befindliche Nymphen von hungernden Tieren angegriffen und aufgefressen werden, konnte nicht einwandfrei festgestellt werden. Es ist unwahrscheinlich.

Die Copulationslust ist bei hungernden Tieren wohl herabgesetzt, aber nicht aufgehoben. Zur Eientwicklung und -ablage kommt es aber fast nie (vgl. Abschnitt 1). Dagegen wurde *Copulation niemals beobachtet*, wenn die Tiere *geschrumpft* waren, also durch Verdunsten Wasser verloren hatten.

13. Das Verhalten von *T. mycophagus* im allgemeinen gegen physikalische und chemische Reize.

Es wurde wiederholt auf die praktische Bedeutung von *Tyroglyphus mycophagus* als Schädling hingewiesen, und zwar wurde festgestellt, daß diese Milbe nicht nur als Vorratsschädling auftritt, sondern auch durch Angreifen anderer Insekten Tierzuchten zu vernichten imstande ist. Diese Eigenschaft war bisher noch unbekannt geblieben, wahrscheinlich weil das Verhalten von *Tyroglyphus mycophagus* anderen Insekten gegenüber noch nicht beobachtet worden war. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, die einzelnen Lebensbedingungen der Milben auch in anderer Weise zu verändern und das Verhalten der Tiere verschiedenen Reizen gegenüber zu beobachten.

In einer früheren Arbeit (26) konnte bereits gezeigt werden, wie stark die Milben durch bestimmte physikalische Beeinflussung getroffen werden können. Es sei kurz wiederholt, daß *Tyroglyphus mycophagus* durch eine gewisse Verminderung des Feuchtigkeitsgrades der Umgebung zugrunde geht, eine Beobachtung, die zur Ausarbeitung der biologischen Bekämpfungsmethode durch Austrocknen geführt hat. Da sich die angegebene Methode bewährt, wurden über das Verhalten der Milben anderen physikalischen und chemischen Reizen gegenüber nur orientierende Versuche angestellt.

Zunächst sollen einige Beobachtungen über das Verhalten von *Tyroglyphus mycophagus* zum Licht und bei Wärmereiz mitgeteilt werden.

a) Das Verhalten zum Licht und bei Wärmereiz.

Für eine nicht näher charakterisierte *Tyroglyphus*-Art sowie für *Glyciphagus* und *Tarsonemus* beschreibt MAURIZIO (15) das merkwürdige Verhalten, das sich in den Zuchtschalen, die völlig im Dunkeln stehen oder ganz verdeckt gehalten werden, an der dem Licht zugewandten Seite dauernd anzusammeln. „Direktes Sonnenlicht“, so schreibt MAURIZIO dagegen, „übt auf die Milben einen ganz anderen Einfluß

aus. Es treibt die Tierchen, im eigentlichen Sinne des Wortes, *aus dem* Futtermittel und läßt sie an der der Sonne abgewendeten Seite sich ansammeln.“

Für *Tyroglyphus mycophagus* kann ich MAURIZIOS Angaben über das Verhalten der Milben weder im Dunkeln noch im Sonnenlicht bestätigen. Bei Zuchtschalen, die in Schränken aufbewahrt werden, sind die Milben gleichmäßig über das ganze Futter verbreitet und zeigen das natürliche ruhige Verhalten.

Direktes Sonnenlicht versetzt die Tiere (Larven, Nymphen, Hypopi und Prosopa) *augenblicklich* in größte Erregung, die ihnen zunächst jedes Orientierungsvermögen zu nehmen scheint. Es beginnt sofort ein Durchwühlen der Futtermasse. Erst allmählich stellen sich die meisten Tiere so auf den Lichtreiz ein, daß sie der Dunkelheit zustreben (negativer Heliotropismus). Sie dringen in das Innere der Futtermasse ein, befinden sich aber erst nach geraumer Zeit (etwa 10 Minuten) in den untersten Schichten, weil sie sich bei dem Bestreben ins Dunkle zu gelangen, gegenseitig im Laufen behindern. Befinden sich die Milben bei der Besonnung auf fester Unterlage, so sieht man der Körperhaltung der Tiere an, daß sie wiederholt den Versuch machen, sich nach unten einzuwühlen.

Genau der gleiche Erregungszustand, den Besonnung hervorruft, tritt durch Erwärmung der Milben ein. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß es sich bei Reaktion auf Besonnung mehr um einen Wärme- als um einen Lichtreiz handelt. Da mir zur Klärung dieser komplizierten Vorgänge die nötigen Apparate nicht zur Verfügung standen, konnte nicht entschieden werden, ob Licht- oder Wärmereiz die Erregung auslösen.

Wie schnell die Erregung der Tiere bei Erwärmung zustande kommt, ergibt sich aus folgendem Versuch. Es wurde eine Schale, in der sich nur Milben ohne Futter bei Zimmertemperatur befanden, in der Dunkelheit etwa 30 cm hoch über einer schwachen Gasflamme langsam erwärmt. Schon bei einer Temperatur von + 24 C begann die Erregung der Milben und erreichte bei + 27° C die Stärke, welche auch durch Besonnung hervorgerufen wird.

Jedoch zeigen die Milben, die *dauernd* bei einer Temperatur von 27—30° gehalten werden, durchaus keine Erregung. Diese scheint immer nur bei einer schnellen *Temperatursteigerung* einzutreten.

b) Das Verhalten bei Berührungsreizen.

Da die Milben zu den augenlosen Tieren gehören, nimmt es nicht wunder, daß sie für Berührungsreize ziemlich empfindlich sind. Es wurde z. B. mehrfach die Beobachtung gemacht, daß Prosopa sich der Einzwingerung durch Entweichen aus der Capillare entziehen wollten (vgl.

Technik). Da sich das Glasröhrchen nach dem äußeren Ende zu etwas verjüngte, gelang es den Männchen nur etwa bis zur Hälfte der Capillare vorzudringen. Nachdem das Tier erkannt hatte (Tastvermögen der Rückenhaare¹⁾), daß das sich verschmälernde Lumen des Glasganges ein Weitervordringen unmöglich machte, bewegte es sich teils in schiebender, teils in ziehender Bewegung rückwärts zum Eingang der Capillare. Ganz zweckmäßig wurden erst die vier Hinterfüße zurückgestreckt und dann die Vorderfüße nachgezogen. Da das Zurückweichen des Tieres durch Feuchtigkeit und Glätte der Capillare bedeutend erschwert war, gehörte eine recht erhebliche Kraftentfaltung zur Durchführung des Rücklaufes. Dieser wurde nicht ein einziges Mal durch erneutes Vorwärtskriechen unterbrochen. Ob die Saugnäpfe des 4. Beinpaars dabei gebraucht wurden, konnte nicht festgestellt werden.

Durch ganz leises Berühren der Milben, besonders an der Ventralseite, mit einem feinen Pinsel gelingt es, die Tiere in einen krampfartigen Zustand zu versetzen (Starrkrampf- bzw. Totstellreflex). Sämtliche Füße werden eingekrümmt an den Leib gezogen, an jeder Gliedbeuge einen Winkel bildend — gleichwie wenn man die Finger einer Hand krampfartig zusammenballt. Der Kopf wird rechtwinklig zur Körperachse gehalten. Nach etwa 5—10 Minuten löst sich der Krampf wieder ohne irgendwelche Nachwirkungen zu hinterlassen. Frühere Beobachter berichten über dieses eigentümliche Verhalten der Milben meines Wissens nichts.

c) *Das Verhalten von Tyroglyphus mycophagus chemischen Reizen gegenüber.*

Nicht alle chemischen Stoffe, die auf menschliche Sinnesorgane als Reiz wirken, scheinen von *Tyroglyphus mycophagus* als Reiz empfunden zu werden, da sie keine Reaktionen auslösen. Bringt man die Milben in Berührung mit chemischen Stoffen, die unser Geruchsorgan reizen, so reagieren die Tiere *entweder gar nicht* auf diesen Reiz (z. B. schweflige Säure) *oder* aber es tritt — bisher bei jeder geprüften Substanz — eine *Lähmung der Gliedmaßen* ein (z. B. bei Einwirkung von Essigsäure, Ammoniak, Chloroform). Der Lähmung gehen merkwürdigerweise keine Krampfstände voraus. Fast stets ist die Lähmung augenblicklich eine vollkommene, denn die Milben erstarren meist in Laufstellung. Sie fallen nicht um, sondern bleiben etwas hochbeinig, stelzig, auf dem Fleck stehen, an dem sie sich im Augenblick der Gaseinwirkung gerade befanden. Wirkte die betreffende Substanz nicht zu lange ein, so erholten sich die Tiere wieder.

¹⁾ HALLER (9, S. 275) hält zwar eine solche Funktion der Haare für unwahrscheinlich, denn er sagt: „Den längeren Haaren der Rückenfläche ist . . . schwerlich Tastvermögen zuzusprechen.“

Welche Konzentrationen der genannten Stoffe zur Abtötung der Milben notwendig sind, bedarf noch genauer analytischer Feststellungen. Ich verweise wiederum auf die früher mitgeteilten Versuche über die Verwendung von Gasen, die in der Schädlingsbekämpfung weite Verbreitung gefunden haben, Cyklon und Chlorpikrin. Beide Gase können, wenn andere Tierformen nicht geschont werden müssen, zur Milbenbekämpfung mit vollem Erfolg verwendet werden, während schweflige Säure nach den orientierenden Versuchen völlig ungeeignet zu sein scheint.

14. Polymorphismus bei *T. mycophagus*.

Obleich in der vorliegenden Arbeit eine Beschreibung der Morphologie von *Tyroglyphus mycophagus* unterblieb, sollen zum Schluß doch noch einige Bemerkungen darüber gebracht werden, um die Morphologie dieser Milbe nach einer bisher noch nicht bekannten Seite hin zu ergänzen. Es handelt sich um die Beschreibung des Polymorphismus bei *Tyroglyphus mycophagus*-Männchen¹⁾.

Polymorphismus ist bei Milben durchaus nichts Unbekanntes. TROUËSSART und MÉGNIN (33) beschreiben für *Bdellorhynchus polymorphus* zwei ganz verschieden gebildete Männchen, und die durch BERLESE (2) von *Analges clavipes* veröffentlichte Abbildung des polymorph gestalteten Männchens ist schon in verschiedene andere Arbeiten übernommen worden (z. B. von Dahl [4] u. a. m.). Außer diesen beiden Arten sind mir noch einige andere bekannt geworden, bei denen Polymorphismus der Männchen beschrieben wird. Es sind dies *Analges chelopus* Herm., *Analges Nitzschi* Hall., *Analgopsis passerinus* de Geer, *Falculifer rostratus* Buchh., *Tyroglyphus heteromorphus*, *Rhizoglyphus phylloxerae*, *Rhizoglyphus hyacinthi* und *Rhizoglyphus echinopus*. Die vier letztgenannten Arten zeichnen sich alle durch eine enorme Verdickung des 3. Beinpaars bei einem Teil der Männchen aus. Das gleiche den Polymorphismus charakterisierende Merkmal finden wir bei unserer Milbe. Das abweichend geformte 3. Beinpaar von *Tyroglyphus mycophagus* (ebenfalls nur bei einem kleinen Teil der Männchen) ist erheblich stärker gebaut als die anderen; es wirkt im Vergleich mit den übrigen Extremitäten auffallend plump. Das letzte Fußglied endet in einer mächtigen Klaue, die einer menschlichen Backenzahnwurzel vergleichbar ist (Abb. 8b—d). Die Klaue sitzt dem Tarsus an der Spitze nicht auf wie etwa die Haare, sondern ist mit dem letzten Fußglied fest vereinigt, kann also auch nur mit diesem zusammen bewegt werden.

¹⁾ Hierzu möchte ich bemerken, daß ein Irrtum in der Identifizierung unserer Milbe als *Tyroglyphus mycophagus* (Mégnin) ausgeschlossen ist, da Herr DR. OUDEMANS die Freundlichkeit hatte, meine Milbenbestimmung nachzuprüfen und als richtig zu bestätigen. Auch an dieser Stelle möchte ich Herrn DR. OUDEMANS für sein bereitwilliges Entgegenkommen bestens danken.

Vergleicht man die Abb. 8 mit denjenigen, die BANKS (1) von *Rhizoglyphus hyacinthi* und MICHAEL (22) von *Rhizoglyphus agilis* bringen, so ist man (auch im Hinblick auf die gleiche Lebensweise dieser Milben) anzunehmen geneigt, daß die mit drei verschiedenen Namen belegten Milben — also *Rhizoglyphus hyacinthi*, *Rhizoglyphus agilis* und *Tyroglyphus mycophagus* — ein und dieselbe Art darstellen. Doch dies kann nach den Beschreibungen und den zum Teil sehr kleinen Abbildungen nicht entschieden werden.

Die in meinen Zuchten beobachteten polymorph gestalteten Männchen von *Tyroglyphus mycophagus* waren sowohl aus dem Entwicklungskreis I (d. h. ohne das Hypopusstadium durchlaufen zu haben) als auch aus dem Entwicklungskreis II (mit Hypopusstadium) hervorgegangen. Ferner war bemerkenswert, daß Männchen gleicher Körpergröße nicht gleichstarke Verdickungen des 3. Beinpaars aufwiesen; bei einem Tier war die Dicke der Fußglieder viel erheblicher als bei anderen, so daß man gewissermaßen die Übergänge von den normal gestalteten *Mycophagus*-Füßen über immer stärker werdende Glieder zu den plumpesten *Analges clavipes*-Füßen vor Augen hatte (Abb. 8a—d). Die Funktion dieses Beinpaars schien wegen seiner Plumpeheit sehr behindert; es wurde beim Laufen kaum gebraucht; es wurde beim Laufen kaum gebraucht; es wurde beim Laufen kaum gebraucht; eigentlich nur schleifend mitgeschleppt. Das sonstige Verhalten dieser Männchen wich in keiner Weise von dem der normal gestalteten ab.

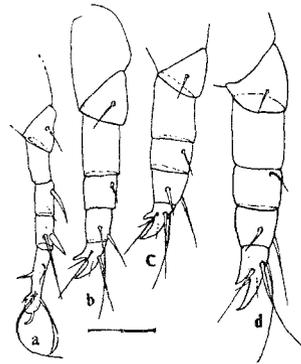


Abb. 8. Polymorphismus bei Männchen von *Tyroglyphus mycophagus*. a = 3. Bein der einen (gewöhnlichen) Männchenform, b, c, d = 3. Bein der zweiten (außergewöhnlichen) Männchenform.

Da die oben beschriebene Fußbildung von mir zuerst bei Männchen beobachtet worden war, die bei einer Temperatur von +31 bis 32° aufgewachsen waren, wurde zunächst ein Einfluß der erhöhten Temperatur auf die Wachstumsveränderung angenommen. Dies stellte sich jedoch als unzutreffend heraus, weil kurz darauf in den bei Zimmertemperatur gehaltenen Zuchten die gleiche Beobachtung gemacht wurde. Die Ursache dieser merkwürdigen Fußbildung zu erkennen ist bis jetzt nicht gelungen; wir können sie nicht einmal vermuten. Von DAHL (4) wird angenommen, daß „lediglich die reichliche oder weniger reichliche Ernährung die sekundären Geschlechtsunterschiede in verschiedenem Maße zur Ausbildung gelangen läßt“. Diese Ansicht findet bei *Tyroglyphus mycophagus* keine Bestätigung, denn die Ernährungsbedingungen waren für alle Individuen gleich gut. Andererseits können wir uns dem anschließen, was DAHL über den Wert dieser Umbildung eines Teils des

Milbenkörpers sagt: „Wo Polymorphismus bei Spinnentieren wirklich vorkommt, scheint derselbe eine höhere physiologische Bedeutung nicht zu besitzen.“ MEISENHEIMER (19) schreibt in seinem großen Werk „Geschlecht und Geschlechter im Tierreich“ den zu enormen Ausmaßen umgestalteten Füßen der Milbenmännchen eine große Rolle als Greif- und Klammerorgane bei der Copulation zu. Beobachtet man aber *Tyroglyphus mycophagus*-Männchen mit verdicktem 3. Beinpaar bei der Copulation, so hat man den Eindruck, daß die Männchen durch die Plumpheit dieses Fußpaares nur behindert sind.

Ohne auf Variabilitäts- und Vererbungsfragen eingehen zu wollen, möchte ich noch einige Beobachtungen erwähnen, die für diejenigen von Interesse sein dürften, welche auf diesem Spezialgebiete arbeiten. Nachkommen der abweichend gestalteten Männchen neigen zu *Körpermißbildungen*. Es wurde z. B. beobachtet, daß Söhnen eines Vaters mit verdicktem 3. Beinpaar das dritte linke Beinpaar fehlte. Bei einem anderen Männchen (erster Generation) war das dritte rechte Bein in typischer Weise verdickt, das korrespondierende linke Bein fehlte ganz.— Eine direkte Vererbung der beschriebenen morphologischen Eigentümlichkeit — d. h. der Verdickung des 3. Beinpaares — auf die männlichen Nachkommen scheint recht selten zu erfolgen. Bisher beobachtete ich nur einen einzigen Fall, bei dem *nur ein Männchen zweiter Generation* die gleiche Fußbildung aufwies, während die Geschwister sämtlich normal gestaltet waren.

Teil II.

Der Hypopus.

Einleitende Bemerkungen.

Das Hypopusstadium der Tyroglyphen ist mit der interessantesten Lebensabschnitt der Milben. Interessant nicht nur, weil Morphologie und Physiologie der fertigen Hypopusform so gänzlich abweichen von Bau und Lebensweise der Milben, aus deren Entwicklungskette der Hypopus ebenfalls ein Glied ist; sondern auch interessant, weil es trotz mancher eingehender Beobachtungen bisher nicht gelungen ist, auf prinzipiell wichtige Fragen (besonders über die Entstehungsursachen dieser Form) befriedigende Antworten zu finden.

Von einer Seite (BANKS, N., 1) ist zwar die Ansicht geäußert worden: „The Hypopus-question was finally settled by the works of MÉGNIN and MICHAEL.“ Dieser Bewertung der Beobachtungsergebnisse genannter Autoren kann man sich, glaube ich, nicht anschließen, da ihre Befunde unvereinbar schroff gegenüberstehen, und MÉGNIN z. B. ebensoviel Gegner wie Anhänger gefunden hat. Außerdem ist über die Morphogenese des Hypopus, soviel ich weiß, fast nichts bekannt. Nach meinen Versuchen und Beobachtungen ist aber gerade die Kenntnis der Morphogenese von außerordentlicher Bedeutung, wenn man dieses ganze Stadium bewerten will.

Um durch das Wirrsal aller verschiedenen Meinungen und Beobachtungen über den Hypopus hindurchzufinden und alle auftauchenden Fragen in Klarheit und Eindeutigkeit nach eigenen Beobachtungen so weit wie möglich beantworten zu können, ist es notwendig, den zweiten Teil dieser Arbeit in drei Unterabschnitte zu gliedern. In dem ersten werden die eigenen Beobachtungen und Versuche über die Entstehungsursache des Hypopus beschrieben und die eigenen Ergebnisse den Ergebnissen der früheren Bearbeiter dieser Frage gegenübergestellt werden; im zweiten Teil wird die Morphogenese des Hypopus behandelt werden und in Teil III die Eigenschaften des fertigen Hypopus.

Ehe wir an die Gegenüberstellung der verschiedenen Ergebnisse über mutmaßliche Entstehungsursache des Hypopus gehen, ist es ratsam, Teilfragen, auf die einmütige Antwort von allen Seiten erfolgte, vorzuschicken.

Was ist der Hypopus? Im Anfang der Milbenforschung war auch diese Frage strittig, denn recht verschiedene Ansichten wurden über diese Milbenform laut. Es hieß (um nur einige anzuführen), der Hypopus ist die normale Larvenform der Gamasiden (DUJARDIN 6); CLAPAËRDE (3) hielt die Hypopi für Männchen einer *Tyroglyphus*-Art, und MURRAY (23) sah den Hypopus sogar als Innenparasit anderer Milben nach Art von *Thipiphorus paradoxus* an. Heute wird der Hypopus allgemein als Entwicklungsstufe der zu den Tyroglyphen gehörigen oder vermutlich gehörigen Milbenarten angesehen. Dieses Entwicklungsstadium muß zwar nicht immer, kann aber durchlaufen werden (inwieweit dies von jedem Individuum zutrifft, wird weiter unten geprüft werden).

Zu welchem Zweck wird der Hypopus gebildet? Die Beobachtung der Lebensweise des Hypopus führt zu ziemlich eindeutiger Beurteilung über den Zweck der Ausbildung dieses besonderen Stadiums: es dient zur Verbreitung und Erhaltung der Art. Zum Beleg für die Einmütigkeit der Ansicht über Zweck und Aufgabe des Hypopus führe ich nur drei Autoren im Wortlaut an.

MICHAEL (20) faßt seine Meinung in folgende Worte zusammen: „It seems to me that it is simply to facilitate the distribution of the species . . . and to be carried to ‚fresh fields and pastures new‘.“ Auch in einer späteren Arbeit (21, S. 287) ist er noch derselben Ansicht, denn er sagt: „The hypopial stage being a provision of nature to ensure the distribution of the species.“ NATHAN BANKS (1) schreibt: „The hypopus is therefore a stage in the life of a *Tyroglyphus* fitted for migration.“ MÉGNIN (18, S. 234) formuliert seine Ansicht über Art und Aufgabe des Hypopus mit folgenden Worten: „Ce n'est autre chose qu'une nymphe cuirassée, adventive, hétéromorphe chargée de la conservation et de la dissémination de l'espèce acarienne à laquelle elle appartient.“

I. Beobachtungen und Versuche über die Entstehungsursache des Hypopus.

Das wesentlichste bei der Hypopusfrage ist, zu untersuchen, *unter welchen Bedingungen werden Hypopi gebildet*, oder: *beeinflussen äußere Lebensverhältnisse überhaupt die Entwicklung zum Hypopus?* Diese Frage ist von allen Milbenforschern zwar gleichsinnig gestellt, aber widersprechend beantwortet worden.

Die Ansichten der Autoren über die Entstehungsursache des Hypopus sind in zwei große Gruppen zu scheiden:

- a) in diejenigen, die äußere Einflüsse physikalischer Art und gewisse Ernährungszustände als richtunggebend für die Entwicklung zum Hypopus ansehen, und
- b) in diejenigen, die eine Vorherbestimmung durch eine gewisse Anlage im Ei voraussetzen.

Oder anders ausgedrückt: Die Ansicht der einen geht dahin: Der Hypopus entsteht durch Einwirkung abnormer Verhältnisse (vgl. a), während die Ansicht der anderen lautet: Der Hypopus entsteht ohne besondere äußere Reize unter normalen Verhältnissen (vgl. b).

Um die Notwendigkeit einer genauen Nachprüfung der angenommenen Bedingungen klarzulegen ist es erforderlich, über die Beobachtungsergebnisse der gewichtigsten Vertreter jeder Meinung einen kurzen Überblick zu bringen.

1. MÉGNINS Beobachtungen.

MÉGNIN war der erste, der eingehende Beobachtungen an *Tyroglyphus rostro-serratus* und *Tyroglyphus mycophagus* zur Klärung der Hypopusfrage machte. Seine Ansicht über die Entwicklungsursache zum Hypopus wird durch die Tatsache bestimmt, daß er diese Form immer dann auftreten sah, wenn die Nahrung der Milben anfang *trocken* zu werden. Er schreibt (16, S. 233): „Quand les champignons commencent à se dessécher, les Tyroglyphes disparaissent et étaient remplacés par des légions d'un petit hypope.“ In den verschiedensten Arbeiten weist MÉGNIN immer wieder darauf hin, daß die Tyroglyphen bei Eintrocknung der Pilze verschwanden und durch Hypopi ersetzt wurden, die durch ihr Auftreten dafür sorgten, daß die Art nicht ausstarb. Er beobachtete also: 1. Austrocknen der Nahrung, 2. Verschwinden der Tyroglyphen und zugleich Umwandlung der Nymphen I in Hypopi. Also schließt er: Abnahme des Feuchtigkeitsgrades = Ursache zum Tod der Tyroglyphen und Ursache zur Entstehung der Hypopi.

2. Michaels Beobachtungen und Versuche.

Auf den Veröffentlichungen MÉGNINS fußend, ging MICHAEL an die Beobachtung über das Auftreten von Hypopi heran und sieht sich durch zufälliges Auffinden einer Milbenkolonie von *Tyroglyphus*-Prosopa,

-Nymphen und *zugleich Hypopi* auf einem feuchtwarmen Futterboden in Widerspruch gesetzt zu den mitgeteilten Befunden des französischen Autors. MICHAEL bezeichnet den Fundort der Milben als ideale Umgebung für das Gedeihen dieser Tiere, da Futter (in Form von Spreu-überresten und Heu usw.), Wärme und Feuchtigkeit vorhanden waren. Nach Ansicht MÉGNINS rufen aber ungünstige Lebensverhältnisse das Auftreten der Hypopi hervor. Um so mehr befremdete den englischen Forscher das Vorkommen von Hypopi in dieser „günstigen“ Umgebung. Daraufhin stellte er einige experimentelle Untersuchungen an.

Er isolierte in zwei Glaskäfigen eine Anzahl von Milben. In dem ersten Käfig verschlechterte er die Lebensbedingungen der Tiere, indem er die Feuchtigkeit stark herabsetzte (da ja Trockenheit nach MÉGNINS Angaben das Auftreten von Hypopi bedingt). Der zweite Käfig wurde unter günstigen Verhältnissen gelassen. Ergebnis: „I did not find that I got more Hypopi in the cell that dried than the other; on the contrary, I got more Hypopi where breeding was under favourable circumstances.“

Und so kritisiert MICHAEL auf Grund seiner Beobachtungen MÉGNINS Angaben, indem er sagt: „I proved by the investigations, that this (MÉGNINS Ansicht) was an error, and that unfavourable circumstances did not effect the question — the Hypopial stage being a provision of nature to ensure the distribution of the species, occurring irrespective of adverse conditions . . .“

MICHAEL stellt wohl fest, daß Hypopi nicht durch ungünstige äußere Verhältnisse hervorgerufen werden, sondern bei besten Bedingungen entstehen; nirgends spricht er aber — soweit mir bekannt — die Schlußfolgerung aus, daß die Entwicklungsanlage zum Hypopus demnach im Ei gegeben sein müßte.

Diese Schlußfolgerung finden wir durch ENZIO REUTER (24) vertreten, der das ganze Hypopusstadium von morphologischen Gesichtspunkten aus betrachtet und zu erklären versucht. Äußeren Einfluß läßt REUTER nur für die Hypopusbildung vergangener Zeiten gelten, als die Milbenarten ein bestimmtes Entwicklungsstadium (Nymphe II) ausrüsteten, um die Art zu verbreiten. Die erworbenen Eigenschaften hätten sich allgemein vererbt und gefestigt, bis sich in der Folgezeit die Neigung zur Verkürzung der Gesamtentwicklungsdauer wahrnehmbar machte. Diese Neigung wirkte sich in der Weise aus, daß das Hypopusstadium bei verschiedenen Arten nicht bei allen Individuen, sondern mehr oder weniger häufig auftrat oder schließlich sogar ganz unterdrückt wurde. REUTER sieht also den Grund zur heutigen Hypopusbildung in einer gewissen Erbanlage im Ei. Er bezeichnet das Auftreten von Hypopi heutzutage als Atavismus, d. h. er tritt an das Problem mit deszendenztheoretischen Erwägungen heran.

3. Eigene Beobachtungen und Versuche.

Da sich die Mitteilungen der Autoren, die sich mit der Hypopusfrage beschäftigt haben, nur auf gelegentliche Beobachtungen erstrecken (MICHAELS Versuche sind kaum als solche anzusprechen), war es notwendig, den eigenen Beobachtungen auch Versuche anzuschließen. Die anfängliche Richtung dieser Versuche war durch folgende Tatsache bestimmt: In meinen Zuchten von *Tyroglyphus mycophagus* traten bei besten Lebensbedingungen niemals Hypopi auf. Erst kurz vor dem Erlöschen einer Zucht, d. h. nachdem das einmal gereichte Futter aufgebraucht und etwa 98% der Milben gestorben waren, zeigten sich Hypopi. Meine Versuche wurden daher sämtlich unter dem Gesichtspunkt angesetzt: Haben äußere Lebensbedingungen überhaupt Einfluß auf die Hypopusbildung, wirken mehrere Faktoren zusammen oder nur einer allein und welcher ist dies?

Die Versuche erstreckten sich über einen Zeitraum von $\frac{3}{4}$ Jahren und hatten zu völlig übereinstimmenden, eindeutigen Ergebnissen geführt. Ein Urteil über die Entstehungsursache des Hypopus war durch diese Versuche und Beobachtungen fest geformt und läßt sich ganz kurz in den Worten zusammenfassen: *Gewisse Ernährungsverhältnisse sind richtungsgebend für die Hypopusentwicklung.*

Plötzlich traten nach 8 Monaten in einer Massenzucht *auffallend gestaltete Nymphen I* auf, die sich *unter besten Lebensbedingungen zu Hypopi entwickelten.* Diese Tatsache und die Beobachtung der Entwicklung dieser Hypopi zeigte das Problem wieder in einem ganz anderen Licht, so daß ich schließlich zu der Ansicht gekommen bin:

Erstens: Es handelt sich bei den Hypopi, die unter Einwirkung äußerer Einflüsse gebildet worden waren, um „erzwungene“ Hypopi.

Zweitens: Es gibt demnach *zwei verschiedene Ursachen* zur Hypopusentwicklung, und zwar:

- a) *die innere Anlage, die auch unter den besten Lebensbedingungen zur Hypopusbildung drängt, und*
- b) *äußere Einflüsse, d. h. bestimmte Ernährungszustände, die den Hypopus erzwingen können.*

Hier könnte der Einwand gemacht werden: es handle sich wahrscheinlich nicht um „erzwungene“ Hypopi, sondern diese würden wohl von Nymphen I stammen, die auch ohne bestimmte äußere Einflüsse zum Hypopus geworden wären. Diesen Einwand möchte ich von vornherein entkräften; und zwar erinnere ich an die schon kurz erwähnte Tatsache: daß die Nymphen I, die unter besten Lebensbedingungen zu Hypopi wurden, auffallend gestaltet waren. Derartige Nymphen sind bei den Versuchen zur Feststellung der Wirkung äußerer Einflüsse auf die Hypopusbildung niemals verwendet worden, sie konnten gar nicht verwendet werden, da sie erst *nach* Beendigung dieser Versuche in den Massenzuchten auftraten.

a) *Beobachtungen über das Auftreten von Hypopi unter normalen Lebensbedingungen.*

Zu der Tatsache, daß Hypopi unter den besten Ernährungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen gebildet werden, ist nicht viel Erläuterndes hinzuzufügen. Nach meinen Beobachtungen treten Hypopi unter günstigen Lebensbedingungen *nicht dauernd, sondern periodisch* auf. In meinen Massen- wie Einzelzuchten wurden „freiwillig“ gebildete Hypopi während einer Zeit von 8 Monaten nicht beobachtet. Darauf zeigte sich dieses Stadium ungefähr 2 Monate lang bei besten Lebensverhältnissen und ist seitdem in den Zuchten wieder vollständig verschwunden. Die Tatsache, daß während einer Zeit von 8 Monaten Hypopi unter günstigen Lebensbedingungen nicht auftraten, zeigt deutlich, daß kurzfristige Beobachtungen zur Klärung der Hypopusfrage unzuverlässig sind und zu Trugschlüssen führen können. Wahrscheinlich lassen sich die verschiedenen Meinungen der einzelnen Autoren über die Ursache des Auftretens von Hypopi allein dadurch erklären, daß sich die Beobachtungen über eine zu kurze Zeitspanne erstreckten.

b) *Beobachtungen über das Auftreten von Hypopi unter ungünstigen Lebensverhältnissen.*

Bevor ich Versuche zwecks Feststellung des Einflusses äußerer Faktoren auf die Hypopusbildung unternahm, mußten zunächst MÉGNIN'S Angaben nachgeprüft und die Frage beantwortet werden:

Hat der Feuchtigkeitsgrad des Futters Einfluß auf die Hypopusbildung?

Um mir darüber Klarheit zu verschaffen, setzte ich folgende Versuchsreihe an:

Technik: Ich beschickte Glasschälchen mit eingeschliffenem Deckel von 40 ccm Inhalt mit 5 g Kleie von verschiedenem Wassergehalt, beginnend mit 20% und steigend bis 90%. Jeder Schale wurden etwa 1,25 g Milben aller Entwicklungsstadien (natürlich außer Hypopi) zugesetzt. Der Glasdeckel wurde mit einem Bleigewicht von 210 g beschwert, um durch möglichst dicht anliegenden Deckel die Verdunstung des Wassers weitgehend zu verhindern. Ein völliges Abdichten der Schalen (etwa durch Einfetten des Randes), um auch den geringsten Wasserverlust zu vermeiden, war nicht angängig, weil die Milben durch die sich im Futterbrei entwickelnden Gase (u. a. besonders Ammoniak) getötet werden. Die Wasserabnahme während der Versuchsdauer war aber äußerst gering¹⁾; außerdem hat sie auf das Endergebnis keinen Einfluß, wie wir sehen werden.

¹⁾ Der Versuch, durch Kontrollschalen mit Kleie ohne Milben den Wasserverlust durch Verdunsten zu bestimmen, schlug fehl, weil feuchte Kleie verschimmelt, wenn sie nicht durch das Milbensecret (vgl. Teil I, Abschnitt 12) „sterilisiert“ wird.

Es wurden im ganzen 15 Schalen angesetzt, und zwar

	Schale 1	mit Kleie	von 20%	Wassergehalt	
	„ 2	„	„	25%	„
	„ 3	„	„	30%	„
	„ 4	„	„	35%	„
und so fort bis	„ 15	„	„	90%	„

Schale 1 (20%); schied bald aus, da sämtliche *Tyroglyphus*-Prosopa nach 4 Tagen tot waren; einige Nymphen hielten sich etwas länger, wenn auch in sehr geschrumpftem Zustande. Nach 13 Tagen waren sämtliche Tiere vertrocknet, ohne daß Hypopi gebildet worden wären.

Schale 2—6 (30—45%):

a) *Tyroglyphus*-Prosopa, Nymphen und Larven schrumpfen mehr oder weniger zusammen, da auch diese Feuchtigkeits-, besser Trockenheitsgrade den Milben noch unzutraglich sind. Sie bleiben aber am Leben.

b) Hypopi treten auf, nachdem die Kleie gänzlich aufgebraucht war, und zwar am 15. Tage in Schale 2, am 13. Tage in Schale 4, am 17. Tage in Schale 5 und am 14. Tage in Schale 6.

Schale 7—11 (50—70%):

a) Für *Tyroglyphus*-Prosopa, Nymphen und Larven ist mit der in diesen Schalen herrschenden Feuchtigkeit ein zusagender Wassergehalt des Futters erreicht.

b) Hypopi treten nach Verbrauch der Kleie am 13. Tage in Schale 7 und 10, am 14. Tage in Schale 8 und 9, und am 17. Tage in Schale 11 auf.

Schale 12 (75%):

a) Für *Tyroglyphus*-Prosopa, Nymphen und Larven sind bei einer Temperatur von +25° C und diesem Feuchtigkeitsgrad der Kleie die *idealsten Lebensbedingungen* geschaffen. Es herrscht *intensivste Lebens-tätigkeit* und darum auch *schnellster Verbrauch des Futters*. Als *notwendige Folge* davon treten in dieser Schale

b) *Hypopi* am 12. Tage, also *am frühesten* auf.

Schale 13—14 (80—85%):

a) Die Feuchtigkeitsgrade, die in diesen Schalen vorliegen, sind für *Tyroglyphus mycophagus* schon unzutraglich; die abgelegten Eier schlüpfen nur zum Teil.

b) Hypopi treten in beiden Schalen nach 14 Tagen auf.

Schale 15 (90%):

a) *Tyroglyphus*-Prosopa, Nymphen und Larven sind nach 8 Tagen zum größten Teil tot, da der Wassergehalt der Kleie zu hoch ist; Eier schlüpfen nur vereinzelt. Die wenigen Tiere, die am Leben bleiben,

brauchen natürlich bedeutend längere Zeit zum Aufzehren der gleichen Futtermenge, und so treten

b) Hypopi erst nach 26 Tagen auf.

Gesamtergebnis:

a) *Tyroglyphus-Prosopa*, Nymphen und Larven verhielten sich dem Wassergehalt der Kleie entsprechend.

b) Hypopi traten in sämtlichen Schalen dann auf, wenn das Futter aufgebraucht war, vollkommen unabhängig von seiner Feuchtigkeit¹⁾.

Der Versuch hatte also nicht nur geklärt, daß höherer oder niederer Feuchtigkeitsgrad sicher nicht die Ursache zur Hypopusbildung ist (vgl. MÉGNIN), sondern hatte zugleich das Ergebnis gezeigt, daß Futtermangel in engstem Zusammenhang mit der Hypopusentwicklung steht.

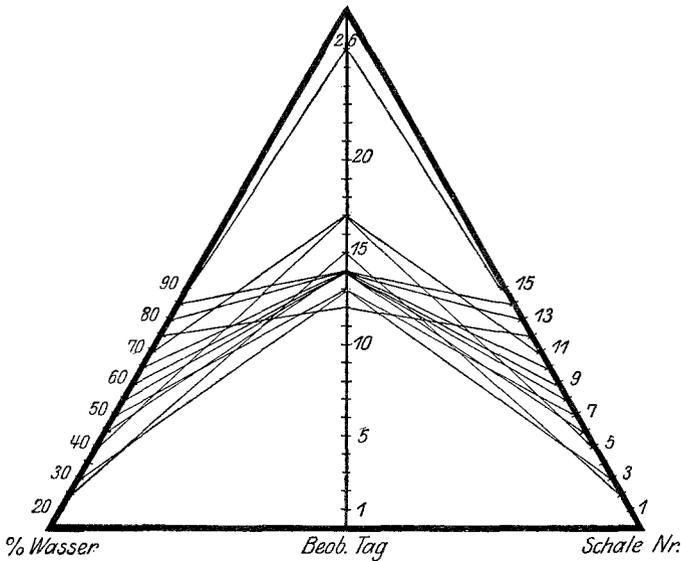


Abb. 9. Graphische Darstellung der Versuchsergebnisse. Näheres im Text.

Um die Ergebnisse möglichst übersichtlich und anschaulich zu machen, wurden sie in Abb. 9 graphisch in Form einer Dreiecks-konstruktion dargestellt. Die Einteilung des linken Dreiecksschenkels gibt den Wassergehalt der einzelnen Schalen an, die Einteilung des rechten Schenkels die Schalennummer. Das Lot auf der Dreiecksbasis zeigt die Beobachtungstage an. In der Zeichnung sind verbunden: Schalennummer und Wassergehalt in der Schale mit dem Beobachtungs-

¹⁾ Unter aufgebrauchtem Futter (Kleie) ist zu verstehen, wenn alle Mehlteile verzehrt sind und nur noch die stark cellulosehaltigen Schalenbestandteile zurückbleiben, die nicht gefressen werden.

tag, an dem zuerst Hypopi auftraten. Schalennummer und Wassergehalt des Futters einer Schale stehen rechts und links in gleicher Schenkelhöhe. Es wäre also z. B. abzulesen: Schale Nr. 11: Wassergehalt des Futters 70%; Auftreten von Hypopi am 17. Beobachtungstag.

Durch die gewählte Darstellung wird das Endergebnis: der Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung ist ohne Einfluß auf die Hypopusbildung, eindringlich veranschaulicht, da die Linien fast alle zwischen dem 12. und 15. Tag zusammenlaufen. Der abweichende Linienverlauf von Schale 15 bei einem Wassergehalt von 90% wurde oben schon erklärt. In Schale 11 und 5 (Wassergehalt 70 und 40%) traten Hypopi erst am 17. Tage auf, d. h. 3 Tage später als in den meisten anderen Schalen. Hierzu gibt folgender Umstand die Erklärung. Es wurde in allen Schalen eine gleiche, genau abgewogene Menge Futter beim Versuch verwendet. Die zugesetzten Milben befanden sich aber in verschiedenen Entwicklungsstadien; es war also ein großer Teil älterer Prosopa dabei, deren Freßlust gegenüber jüngeren Individuen bedeutend herabgesetzt ist. Wenn also immer möglichst die gleiche Gewichtsmenge Milben zu dem gleichen Futterquantum gegeben wurde, so war es doch unmöglich, nun auch lauter Tiere gleichen Alters auszusondern, also Individuen mit gleichem Nahrungsbedürfnis überall zu verteilen. In Schale 5 und 11 befanden sich wahrscheinlich mehr Tiere höheren Alters, so daß die Verzögerung im Auftreten der Hypopi ebenfalls auf die langsamere Aufzehrung des Futters zurückzuführen ist.

Versuche über den Einfluß von Futtermangel auf die Hypopusbildung.

Die Erfahrung, daß Hypopi nach Verbrauch des Futters auftreten, konnte bei den Beobachtungen sowohl sehr kleiner Milbenmengen (etwa 10—20) als auch bei den größten Massenzuchten (einige tausend Tiere) erneuert werden.

Um die Entwicklung zum Hypopus auch bei einzelnen Individuen verfolgen zu können, wurden Versuche in möglichst kleinem Raum, in hohlgeschliffenen Objektträgern (vgl. Technik) angesetzt. Eingezwängert wurden bereits Larven I, und zwar mit einer Nahrungsmenge, die so kärglich bemessen wurde, daß sie stets von den Larven aufgezehrt war, bevor sie in das Starrestadium verfielen, welches die Häutung zur Nympe I einleitet¹⁾.

¹⁾ Daß zu diesen Versuchen bereits *Lv. I* und nicht *Nymphen I* eingezwängert wurden, hat seinen ganz bestimmten Grund. Ich hatte die Erfahrung gemacht, daß frisch geschlüpfte Nymphen I, die aus ihren bisherigen Lebensverhältnissen herausgenommen und in eine andere Zuchtschale gesetzt wurden, in ihrem Verhalten stets gestört wurden. Wenn ich auch, soweit es technisch überhaupt möglich ist, gleiche Lebensbedingungen in der einen wie in der anderen Zuchtschale herstellte, so genügte doch das Umsetzen in eine andere Örtlichkeit, um

Versuche. *Geschwister* wurden als Larven unter verschiedene Lebensbedingungen gebracht.

1. Larven werden bei *guten Futter*-¹⁾ und *Feuchtigkeitsverhältnissen* gehalten: Es entwickeln sich aus den geschlüpften Nymphen I *nur Nymphen II*.

2. Larven werden bei *Futtermangel und angemessener Feuchtigkeit* gehalten: Es entwickeln sich aus den geschlüpften Nymphen I *mit wenigen Ausnahmen Hypopi*.

3. Larven werden bei *Futtermangel und Trockenheit* gehalten: Es entwickeln sich aus den geschlüpften Nymphen I *fast ausnahmslos Hypopi*.

4. Larven werden bei *trockenem Futter und Trockenheit* gehalten: Es entwickeln sich aus den geschlüpften Nymphen I *nur Nymphen II*.

Das Ergebnis all dieser Versuche bestätigt die vorangegangenen Großversuche: *Die Feuchtigkeitsverhältnisse sind einflußlos auf die Hypopusbildung, Futtermangel begünstigt sie.*

Nachdem nun festgestellt war, daß äußere Einflüsse bei der Hypopusbildung eines Teils der Nymphen doch mitspielen können, erhob sich die zweite Frage:

Kann jede Nymphe I unter bestimmten Verhältnissen das Hypopusstadium durchlaufen?

Es wurde einleitend schon gesagt, daß das vom gewöhnlichen Entwicklungskreis der Milben abweichende Hypopusstadium nicht von jedem Tier durchlaufen werden *muß*. Da nun bestimmte Bedingungen bekannt sind, unter denen der Entwicklungsgang von Nymphen I, die unter normalen Lebensbedingungen durch Entwicklungskreis I gegangen wären, umgelenkt werden kann zu Entwicklungskreis II, so erhebt sich die Frage, ob diese Ablenkung vom geraden Weg zum Umweg über den Hypopus bei jeder Nymphe erreicht werden kann. Oder mit anderen Worten: Ist in jeder Nymphe eine Veranlagung zum Hypopus vorhanden, die unter bestimmten Verhältnissen geweckt und zur Ausbildung gebracht werden kann?

Um die Frage beantworten zu können, wurden verschiedene Versuche angesetzt, und zwar wurden zu diesen nur Tiere zweiter Generation verwendet, um genau zu wissen, von welchem Elternpaar die Milben stammten.

Versuch 1. Elternpaare aus dem Entwicklungskreis I (über Larven und zwei Nymphenstadien) hervorgegangen, wurden unter günstigen

die Hypopusbildung auch bei Nahrungsmangel stets zu unterdrücken. Wir haben es also mit einer ganz besonderen Art von Empfindlichkeit in dieser Hinsicht zu tun. Auf diesen Punkt werde ich später noch zu sprechen kommen (Teil II, Abschnitt II, 4).

¹⁾ Als Futter wurde immer Kleie verwendet.

Lebensbedingungen isoliert gehalten. Ein Teil der aus den Eiern schlüpfenden Nachkommen wuchs unter normalen Futter- und Feuchtigkeitsverhältnissen auf und ging ausnahmslos durch Entwicklungskreis I.

Der andere Teil der aus den Eiern schlüpfenden Nachkommen erhielt kein Futter, doch wurde für normale Feuchtigkeit gesorgt. Die Tiere entwickeln sich zum größten Teil zu Hypopi (Entwicklungskreis II).

Ergebnis: Die Nachkommen von Eltern, die den Entwicklungskreis I durchgemacht haben, gehen unter guten Ernährungsverhältnissen durch Kreis I, bei Futtermangel zum größten Teil durch Kreis II (über Hypopus).

Versuch 2. Elternpaare aus dem Entwicklungskreis II (über Hypopus) stammend, wurden unter günstigen Lebensbedingungen isoliert gehalten. Ein Teil der aus den Eiern schlüpfenden Nachkommen wuchs unter normalen Futter- und Feuchtigkeitsverhältnissen auf und ging ebenfalls ohne Ausnahme durch Entwicklungskreis I.

Der andere Teil der aus den Eiern schlüpfenden Nachkommen erhielt kein Futter, doch wurde für normale Feuchtigkeit gesorgt. Die Tiere entwickelten sich zum größten Teil zu Hypopi (Entwicklungskreis II).

Ergebnis: Die Nachkommen von Eltern, die den Entwicklungskreis II durchgemacht haben, gehen unter guten Ernährungsverhältnissen durch Kreis I, bei Futtermangel zum größten Teil durch Kreis II (über Hypopus).

Versuch 3. Elternpaare, die vor der Copulation lange gehungert hatten, wurden, um Eiablage zu erzielen, in gute Lebensbedingungen gebracht. 24 Stunden nach Wiederherstellung der normalen Verhältnisse wurden Eier abgelegt. — Ein Teil der aus den Eiern schlüpfenden Nachkommen wuch unter normalen Futter- und Feuchtigkeitsverhältnissen auf und durchlief ausnahmslos den Entwicklungskreis I.

Der andere Teil der aus den Eiern schlüpfenden Nachkommen erhielt kein Futter, doch war genügende Feuchtigkeit vorhanden. Die Tiere entwickelten sich zum größten Teil zu Hypopi (Entwicklungskreis II).

Ergebnis: Die Nachkommen von Eltern, die vor der Eiablage lange gehungert haben, also am ehesten Eier hervorbringen könnten, in denen die Anlage zum Hypopus gelegt wäre, gingen unter guten Ernährungsverhältnissen durch Kreis I, bei Futtermangel zum größten Teil durch Kreis II (über Hypopus).

Diese Versuche nötigen uns zu folgenden Schlüssen: 1. Mangel an geeigneter Nahrung vermag die ihm ausgesetzten Nymphen, ganz unabhängig davon, welchen Entwicklungskreis die Eltern durchlaufen haben, so zu beeinflussen, daß aus den Nymphen Hypopi gebildet werden. 2. Die innere Reaktion der Nymphen auf äußere Einflüsse scheint verschieden zu sein, da *nicht alle* Nymphen von dem einfachen Entwicklungskreis I abzulenken waren. — Die Frage, ob *jede* Nympe durch die bekannten Einflüsse zum Hypopus werden kann, muß nach den vorliegenden Versuchsergebnissen vorläufig verneint werden.

c) *Auslegung der in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen.*

Es ist verständlich, daß nach all diesen Versuchen Mangel an geeigneter Nahrung (Futtermangel) als richtunggebend für die Entwicklung zum Hypopus angesehen wurde. Die zahlreichen Notizen in der Literatur über beobachtete Begleitumstände beim Auftreten der Wanderformen bestätigen weitgehend meine Befunde. Es ist darum vielleicht ganz angebracht, die Beobachtungen einiger Autoren anzuführen, um sie von dem Gesichtspunkt aus: Mangel an geeigneter Nahrung = Ursache zur Hypopusbildung zu betrachten.

MÉGNIN schreibt, allerdings ohne dem Nahrungsschwund eine Bedeutung beizumessen (16, S. 274): „. . . on le (den Hypopus) trouve fréquemment sur les champignons décomposés qui ont passé de la période de déliquescence à celle de dessiccation.“ Also: erst nach Auflösung der Pilze, *nach Verbrauch* des Futters Auftreten von Hypopi.

TROUSSERT beschreibt (29, S. 234/36) für eine *Trichotarsus*-Milbe zwei Arten von Hypopi (frei bewegliche und encystierte) und schließt daraus, daß diese beiden Hypopusformen immer im Winter auftreten: „Ces deux formes sont provoqués par la disette (Hungersnot) qui règne en hiver dans les nids d'Abeilles maçonnées, toutes les provisions ayant été consommées à l'automne.“

LIGNIÈRES (12) ist es, wie er schreibt, trotz aller Anstrengungen nach MÉGNINS Angaben nicht gelungen, den Hypopus experimentell hervorzurufen. Darum beschreibt er ebenfalls nur die Umstände, unter denen er Hypopi von *Tyroglyphus malus* auftreten sah (a. a. O. S. 12): „J'ai toujours trouvé les nymphes hypopiales sur les branches de Pommier couvertes de vieilles coques de Kermès, le plus souvent desséchées.“ Nach den Angaben von MÉGNIN sieht LIGNIÈRES auch den bestimmten Faktor zur Hypopusbildung in der Trockenheit der alten Schalen. Aus den beiden Worten „vieilles coques“ können wir, glaube ich, ebenfalls schließen, daß in diesem Fall auch alle brauchbare Nahrung verzehrt war.

Obgleich MICHAELS Ansicht über das Auftreten von Hypopi unter besten Lebensbedingungen durch die gleiche Beobachtung in meinen späteren Zuchten bestätigt wurde, mag es vielleicht überflüssig und verfehlt erscheinen, die MICHAELSchen Angaben so auszudeuten, daß sie als Bestätigung meiner erstgenannten Befunde angeführt werden könnten. Meiner Meinung nach steht es aber durchaus nicht fest, daß es sich bei den von MICHAEL beobachteten Hypopi um freiwillig unter günstigen Verhältnissen gebildete handelt. Ich möchte es daher doch wagen, auch den von MICHAEL mitgeteilten Fall so zu bewerten, daß Mangel an geeigneter Nahrung die Ursache zur Hypopusbildung wurde.

Ich habe die im Anfang dieses Abschnittes (unter 2) angeführten MICHAELSchen Beobachtungen und Versuche im Auge, nämlich: Auf-

finden einer blühenden Milbenkolonie — zugleich Larven, Nymphen, Prosopa und Hypopi — unter günstigsten Nahrungs- und Feuchtigkeitsverhältnissen auf einem alten Futterboden; daran anschließend die Versuche, durch Austrocknung die Ausbildung von Hypopi hervorzurufen. Bei Beschreibung der Versuche sieht man leider vergeblich nach Erwähnung folgender wichtiger Punkte aus:

1. Was wurde bei den Versuchen als Futter gereicht? 2. Wie oft wurde dies erneuert? 3. Nach welcher Zeit treten Hypopi auf? 4. Wurden die Versuche mit einer Milbenart allein oder verschiedenen gleichzeitig angestellt (was man vermuten kann)? 5. Angaben über den Feuchtigkeitsgrad des Futters (da MICHAEL in dessen Veränderung den Anstoß zur Hypopusbildung annahm).

Da es MICHAEL nun darauf ankam zu untersuchen, aus welchem Grunde die auf dem Heuboden in günstigsten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen aufgefundene Milbenkolonie gleichzeitig *Tyroglyphus*-Prosopa, -Nymphen und Hypopi beherbergte, mußte er bei seinen experimentellen Beobachtungen die gleichen Lebensbedingungen für die Milben herstellen — wenn auch in bedeutend kleinerem Raum — wie sie im Freien gegeben waren. Er mußte also mit den erwähnten Milbenarten experimentieren: *Tyroglyphus farinae*, *Tyroglyphus mycophagus*, *Tyroglyphus rostro-serratus* und Gamasiden. Ferner mußte er den Tieren gleiche Wärme, gleiche Feuchtigkeit und gleiches Futter, also Häcksel, Streu u. dgl. geben. *Derartiges Futter in noch so großer Menge gereicht, stellt für Tyroglyphus mycophagus und Tyroglyphus farinae auch bei günstigster Temperatur und Feuchtigkeit keine guten Lebensbedingungen her.* Oder schärfer umgrenzt: Die Nahrungsverhältnisse waren unzulänglich und ungünstig (vgl. Teil II, Abschnitt 3b). Das Auftreten der Hypopi in dieser Umgebung und bei den gleichlaufenden Versuchen wäre also — vorausgesetzt, daß Stroh und Spreu als Futter gereicht wurde — insofern eine Bestätigung meiner Beobachtungen und nicht in Widerspruch zu ihnen, als *doch ungünstige Verhältnisse*, d. h. unzulängliche Nahrung das Auftreten von Hypopi bedingt hatten, und es sich bei den von MICHAEL beschriebenen Hypopi ebenfalls um (durch Mangel an geeigneter Nahrung) „erzwungene“ handelt.

II. Die Morphogenese des Hypopus.

1. Die verschiedenen Typen der Nymphen I.

In der gesamten einschlägigen Literatur wird uns der Hypopus immer als fertig ausgebildetes Tier beschrieben; man berichtet über die Umstände, unter denen man ihn auftreten sah oder nicht, macht Angaben über Beweglichkeit oder Trägheit des fertigen Tieres und nennt die Bedingungen, durch die seine Umwandlung zur Nymphe II erfolgte. Viel mehr wissen wir über die Eigenschaften der fertigen Form nicht.

Keine einzige Angabe konnte ich in der Literatur über die Morphogenese des Hypopus finden. Im nachfolgenden soll versucht werden, diese Lücken auszufüllen.

Zu diesem Zweck ist es unbedingt notwendig, zunächst die Aufmerksamkeit auf das Nymphenstadium I zu lenken, aus dem der Hypopus hervorgeht. Es wurde im vorhergehenden Abschnitt kurz erwähnt, daß es zwei verschieden gestaltete Nymphen I gibt, und zwar

Typus A = diejenigen Nymphen, welche „freiwillig“ den Hypopus bei besten Lebensbedingungen entwickeln, und

Typus B = diejenigen Nymphen I, welche nur unter bestimmten Lebensverhältnissen „erzwungene“ Hypopi bilden.

Diese beiden morphologisch ganz verschiedenen Typen verhalten sich aber bei der inneren Umgestaltung zum Hypopus gleich (abgesehen von der Dauer der Umwandlungszeit).

Der Typus A ist durch ganz besondere Körperbreite ausgezeichnet. Der Körperdurchmesser nimmt nach dem Kopfteil hin nicht ab, sondern bleibt bis zu der den Vorder- und Hinterkörper trennenden Quersfurche gleich groß. Der Nymphenkörper des Typus A ist einem ziemlich breiten Rechteck vergleichbar, dem an einer Schmalseite ein sehr flaches Dreieck aufgesetzt ist (vgl. Abb. 10).

Für den Nymphentypus B ist die spitze Körperform charakteristisch. Der Körper ist an der Quersfurche schmaler als in der Mitte des Hinterleibes, so daß der Körper des Nymphentypus B einer einseitig zugespitzten Ellipse vergleichbar ist (Abb. 11). — Es finden sich, allerdings höchst selten, auch Nymphen, die wir als Zwischenform von Typ A und B ansprechen können. Diese Übergangsformen wurden, soweit ich beobachtet habe, immer direkt zur Nymphe II.

Zur Erklärung der Abb. 10 und 11¹⁾, möchte ich noch hinzufügen, daß die B-Form *nicht durch Hunger* hervorgerufen ist; man könnte auf diesen Gedanken kommen, weil das Körpervolumen kleiner erscheint. Vielmehr finden wir diese Körpergestaltung bei den normalen Nym-

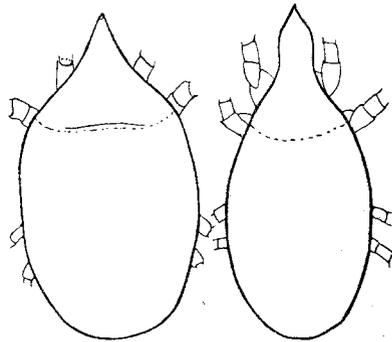


Abb. 10.

Abb. 11.

Abb. 10. Nymphe I, Typus A. Vergr. 1 : 200.
M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

Abb. 11. Nymphe I, Typus B. Vergr. 1 : 200.
M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

¹⁾ Bei der endgültigen Wiedergabe dieser beiden Abbildungen wurde wesentlich der gezeichnete Maßstab fortretouchiert. Ich gebe ihn deshalb hiermit in Zahlen an: er müßte der vorliegenden Verkleinerung der Zeichnung entsprechend $8,130 \text{ mm} = \frac{1}{10} \text{ mm}$ betragen.

phen I, unter normalen Bedingungen lebend, eben als typische Form derjenigen Nymphen, die ihrer Veranlagung nach durch Kreis I gehen, zum Teil aber durch besondere Umstände zur Hypopusbildung gebracht werden können.

2. Die verschiedene Umwandlungszeit der Nymphen zum Hypopus.

Außer diesem morphologischen Unterschied beider Typen liegt ein anderer ebenso wesentlicher in der verschieden langen Zeit, die zu der eigenartigen inneren Umwandlung des Nymphenkörpers vor der Hypopusbildung gebraucht wird. Normalerweise dauert das erste Nymphenstadium bei Zimmertemperatur 2—3 Tage lang. Die Vorbereitungs- und Umwandlungszeit der Nymphe I (Typ A) zum (freiwilligen) Hypopus ist ebenso lang, weicht also von der gewöhnlichen Entwicklungszeit nicht ab. Dagegen dauert „erzwungene“ Umgestaltung des Körperinnern einer Nymphe vom Typ B bedeutend länger als gewöhnlich. Dieses Nymphenstadium, das unter besonderen Verhältnissen gehalten wird, kann eine Dauer von 1—2—3 Wochen haben, ehe das Körperinnere zur Hypopusbildung vorbereitet und umgeformt ist.

Durch diese beiden grundlegenden Unterschiede: ungleiche Körperform und verschiedene Dauer der Umwandlungszeit zum Hypopus sind uns sichere Unterscheidungsmerkmale der beiden Typen gegeben. Es sei hier nochmals betont, daß zu den früher mitgeteilten Versuchen über Feststellung des Einflusses äußerer Umstände nur Nymphen des Typus B verwendet werden konnten, weil zur Zeit dieser Versuche der Typus A noch gar nicht aufgetreten und beobachtet war. Alle Vorgänge, die mit der eigentlichen Entwicklung des Hypopus zusammenhängen, sind sowohl für Typ A wie für Typ B die gleichen, und zwar: 1. die Art der inneren Umwandlung und 2. die Ablenkung (Unterbrechung, Rückbildung) während der Hypopusentwicklung.

3. Die Umwandlung des Körperinnern der Nymphe I zum Hypopus.

Ganz charakteristisch ist das Aussehen des Körperinnern aller Nymphen I, die in der Hypopusbildung begriffen sind. Am deutlichsten tritt dies hervor durch Vergleich mit Nymphen I, die keinen Hypopus bilden. Bei diesen Nymphen I, die, ohne das Hypopusstadium zu durchlaufen, sich zur Nymphe II entwickeln, ist der mehr oder weniger gefüllte Darm von dem fast durchsichtigen, etwas grünlich schimmernden Körper deutlich zu unterscheiden. Bei Nymphen I, die sich zum Hypopus umwandeln, ist vom Darm nichts zu sehen und zunächst scheint das Innere nur von einer kaum getrübbten Flüssigkeit erfüllt zu sein. Ziemlich schnell verdichtet sich die Trübung des Leibesinhaltes und es treten kleine, sehr stark lichtbrechende Kügelchen auf (Abb. 12). Die Zahl der verschieden großen Kügelchen nimmt ständig zu, bis der ganze Körper von

ihnen erfüllt ist, mit Ausnahme der Extremitäten. Das Innere einer Nymphe in diesem Stadium weist die größte Ähnlichkeit mit dem Aussehen der frischen Schnittfläche einer Kartoffel auf, die man bei schwacher Vergrößerung betrachtet. Ist die Umwandlung des ganzen Körperinhaltes in dieser Weise vollzogen, so suchen die Nymphen einen möglichst trockenen Platz auf und verfallen in Starre. Diese Umwandlungszeit von Beginn der Kügelchenbildung bis zur Starre ist bei Nymphen I, Typ A sehr kurz (etwa 3 Tage); bei Nymphen I, Typ B bedeutend länger, d. h. ungefähr 3 Wochen (siehe oben).

Schon kurz vor Eintritt der Starre beginnen die Kügelchen miteinander zu verschmelzen. Dieser Verschmelzungs- oder besser Verdichtungsvorgang beginnt peripher, d. h. direkt unter der Nymphenhaut zuerst. In Abb. 13 wurden die Körperregionen durch Strichelung markiert, in denen das Zusammenfließen zuerst deutlich zu sehen ist. Mit fortschreitender Verschmelzung der Kügelchen ballt sich der Körperinhalt am Hinterende der Nymphe zu einem großen Klumpen zusammen, aus dem sich innerhalb 14—16—24 Stunden (!) der Hypopus differenziert. Die undurchsichtige, milchglasähnliche



Abb. 12. Nymphen I mit Kügelchenbildung. Vergr. 1:120, M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

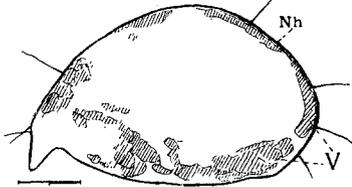


Abb. 13. Nymphen I mit beginnender Verschmelzung der Kügelchen. Nh = Nymphenhaut, V = Verschmelzungszone der Kügelchen (vgl. Text). Vergr. 1:200, M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

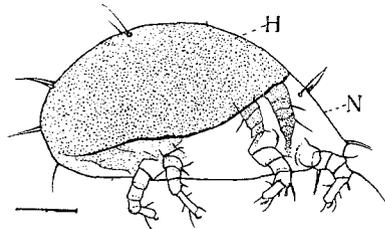


Abb. 14. Fertig gebildeter Hypopus in der Nymphenhaut. H = Hypopus, N = Nymphenhaut. Vergr. 1:200, M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

Hypopuskörpermasse schwimmt schließlich in einer kristallklaren Flüssigkeit, die als Rest des alten Nymphenkörpers anzusprechen ist. Vorder- und teilweise auch Hinterfüße des Hypopus sind samt ihrer Beborstung deutlich in diesem Stadium zu unterscheiden (Abb. 14). Bewegungen jedoch werden bei sanftem Anstoßen noch nicht wahrgenommen; diese erfolgen auf Berührungsreiz erst, wenn das sich entwickelnde Tier, d. h. eben der Hypopus zum Ausschlüpfen reif ist. Als

äußeres Merkmal der Schlüpfreife ist die leichte Rosafärbung des Chitinpanzers anzusehen (nach etwa $3\frac{1}{2}$ Tagen!). Die Stellung des fertigen Hypopus in der alten Nymphenhaut ist in Abb. 14 wiedergegeben. Sie ist ebenso typisch wie zweckmäßig für den Häutungs-vorgang selbst, der so vor sich geht: Zunächst verdunstet die den Hypopus noch umgebende Flüssigkeit; dadurch schrumpft die sehr dünne Nymphenhaut zusammen und bricht am Vorderrand des Hypopus auf, also da, wo durch die schräge Stellung des Hypopuskörpers ein scharfer Winkel mit der alten Nymphenhaut gebildet wird. Der Hypopus kriecht, im Gegensatz zu den schlüpfenden Nymphen, *stets nach vorn* aus der Haut.

4. Ablenkung (Unterbrechung) der Hypopusementwicklung.

Folgende ganz merkwürdige Erscheinung möchte ich an dieser Stelle mitteilen. *Es ist möglich, Nymphen, die freiwillig oder erzwungen im Begriff stehen, sich zum Hypopus umzuwandeln* (siehe oben), *von dem eingeschlagenen Entwicklungsweg abzulenken.*

Verbringt man in der Umwandlung zum Hypopus begriffene Nymphen in eine andere Versuchsschale, ganz gleich, ob dadurch eine Verbesserung oder Verschlechterung der Lebensbedingungen eintritt, so verschwindet die im vorigen Abschnitt charakterisierte Körnelung des Körperinnern sehr schnell. Auch bei Nymphen, deren Leibesinhalt schon *fast vollständig* zu Kügelchen umgeformt ist, erfolgte eine Wiederauflösung im rückwärtigen Sinne. Innerhalb von 12 Stunden sind alle Kügelchen verschwunden und der Leibesinhalt ist wieder ganz klar. Die wieder durchsichtig gewordene Nympe I verfällt nun in Starre und eine *normale Nympe II* schlüpft. Eine Grenze ist allerdings auch hier gezogen: Die Auflösung des Körperinnern und Umgestaltung zu den beschriebenen Kügelchen darf *nicht fertig vollzogen* sein. Tiere, die ganz von den Kügelchen erfüllt sind und *kurz vor der Starre zum Hypopus stehen*, müssen den einmal eingeschlagenen Weg vollenden¹⁾. In folgender Tabelle sind einige Versuchsergebnisse von Nymphen I, in erzwungener Hypopusbildung begriffen, zusammengestellt.

Nach Umsetzen in andere Versuchsschalen zu Futter und normaler Feuchtigkeit ergaben:

10 Ny. I: ganzer Körper körnig, undurchsichtig, Nymphen aber noch beweglich	= 7 Ny. II	3 Hyp. = 70% abgelenkt
10 Ny. I: mit sehr viel Körnelung	= 9 Ny. II	1 Hyp. = 90% „
10 Ny. I: mit viel Körnelung	= 10 Ny. II	0 Hyp. = 100% „
10 Ny. I: mit wenig Körnelung	= 10 Ny. II	0 Hyp. = 100% „
10 Ny. I: mit beginnender Körnelung	= 10 Ny. II	0 Hyp. = 100% „

¹⁾ Für cytologische und histologische Forschungen dürfte hier ein selten günstiges Objekt vorliegen, schon deshalb günstig, weil das Ausgangsmaterial stets in Menge beschaffbar und zu jedem Zeitpunkt fixierbar ist.

Versuche mit Nymphen I, Typ A, d. h. die freiwillig in der Hypopusentwicklung begriffen waren, sind bis kurz vor Eintritt völliger innerer Auflösung ebenfalls zu einer Umlenkung des bestimmten und schon teilweise begangenen Entwicklungsweges zu bringen. Von diesen fast gänzlich gekörnten Nymphen ließen sich auch etwa 70% der Individuen ablenken. Worauf diese merkwürdige Erscheinung beruht, kann nicht angegeben werden. Wir müssen wohl annehmen, daß irgendwelche Reize, die wir nicht wahrnehmen können, da Temperatur und Feuchtigkeit die gleichen blieben, hervorgerufen durch das Umsetzen, in dieser Weise auf die Entwicklung einwirken können (vgl. auch Teil II, Abschnitt 3a).

III. Das Verhalten des fertigen Hypopus.

1. Das Verhalten der Hypopi nach dem Schlüpfen.

Das in ein neues Lebensstadium eingetretene Tier wandert fast ausnahmslos sofort nach dem Schlüpfen, bis ein so trockener Fleck gefunden ist, der dem Tier gestattet, sich mit seiner ganzen Bauchseite glatt anzudrücken und festzusaugen mit den, dieses Stadium auszeichnenden Saugnäpfen (Abb. 15). In dieser Beziehung scheinen aber bei den Wanderformen der einzelnen Milbenarten große Unterschiede zu bestehen (vgl. REUTER 24, S. 161). Das hier Angeführte gilt also nur für *Tyroglyphus mycophagus*. Findet sich bereits an dem Schlüpfplatz die erwünschte ebene Fläche zum Ansaugen, so wird die Wanderung meist nicht erst aufgenommen.



Abb. 15. Normaler Hypopus von der Seite, an der Unterlage festgesaugt. Vergr. 1 : 220.
M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

In den Zuchtschalen ist natürlich die glatte Glaswand der beliebteste Anheftungsort der Hypopi. Im Freien liegen die Dinge aber etwas anders. Es ist wohl sicher, daß geeignete Flächen in der Nähe des Ursprungsortes zum Festsetzen benutzt werden. Meist tritt aber hier die Erscheinung in den Vordergrund, daß die Hypopi sich an Insekten, welche die Milbenkolonie zufällig berühren, anheften, um von diesen an andere Orte getragen zu werden. Sie wandern also jetzt nicht mehr selbständig, sondern lassen sich von anderen Tieren befördern. Die Wanderungen dieser Entwicklungsform können sich also bedeutend weiter ausdehnen als diejenigen der Nymphen und Prosopa, soweit sie der „Omnibus“ (MÉGNIN), das größere Insekt, eben trägt.

In welcher Weise das Anklammern an artfremde Kerfen geschieht, habe ich eingehend in einer früheren Arbeit (SCHULZE 26) dargelegt. Sie saugen sich immer an den geschüttesten Körperstellen fest und ver-

lassen das Transporttier erst dann, wenn es sich an neuen, für die Milben günstigen Futterplätzen befindet, die vor allem auch die genügende Feuchtigkeit aufweisen (vgl. nächsten Abschnitt).

2. Äußere Bedingungen zur Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II.

Schon von MÉGNIN (19) wurde die Beobachtung gemacht, daß sich der Hypopus nach Zugabe neuen Futters zur Nymphe II umwandelt. Allerdings ist hierbei nicht das frische Futter als solches das zur Umwandlung Anregende und Ausschlaggebende, sondern das vom Futter gebundene Wasser. Nach meinen Beobachtungen ist es ganz gleichgültig, ob die Feuchtigkeit nun an Futter gebunden ist oder an Substanzen, die nicht als Nahrung verwendbar sind. Die Nymphe II entschlüpft dem Hypopus ebenso schnell, wenn z. B. das Fließpapier der Unterlage die nötige Feuchtigkeit hielt. Vergegenwärtigen wir uns den Bau der Mundwerkzeuge eines Hypopus, so erscheint uns diese Tatsache weniger merkwürdig. Diese Form kann nur Flüssigkeit aufnehmen, und Nahrung, die erst zerkleinert werden müßte, wäre für den Hypopus dasselbe wie eine Knochenmahlzeit für den Säugling.

Der zur Umwandlung zur Nymphe II nötige Feuchtigkeitsgrad der Umgebung liegt nun für jeden Hypopus durchaus nicht auf bestimmter, gleicher Höhe, sondern ist für jeden anders. Die *Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II erfolgt nur dann, wenn der Feuchtigkeitsgrad der neuen Umgebung, in die der Hypopus gebracht wird, höher ist als der Feuchtigkeitsgrad des alten Lebensraumes*. Als Minimum für die in Zuchtchalen gehaltenen Hypopi wurde ein Wassergehalt von 60% ermittelt.

Die Schnelligkeit der Reaktion auf gegebene Umwandlungsbedingungen ist bei allen Hypopi ebenfalls verschieden. *Je trockener die Umgebung der Tiere war und je älter diese sind, um so schneller wandeln sie sich zu Nymphen II um*. — Freiwillig gebildete Hypopi, die während dieses Stadiums auch noch in guten Feuchtigkeitsverhältnissen leben, wandeln sich *nicht in allen Fällen sofort* zur Nymphe II um, wenn sie in noch feuchtere Umgebung gebracht werden. Ungefähr ein Viertel reagiert erst auf wiederholtes Anfeuchten des Papiers, d. h. der unmittelbaren Umgebung. Werden freiwillig gebildete Hypopi eine Zeitlang in trockenere Umgebung gebracht als die Ausgangszucht aufwies und dann wieder in feuchtere, so sind ebenfalls alle Tiere nach 24—48 Stunden (!) zur Nymphe II umgewandelt. (Vgl. auch SCHULZE, 27, S. 541 ff.)

Hypopi, die infolge Nahrungsmangel, aber bei einem Feuchtigkeitsgrad entwickelt wurden, der die sofortige Umwandlung der Form zur Nymphe II veranlassen müßte, verharrten nach meinen Beobachtungen in den meisten Fällen in dem Dauerstadium. Sie wandelten sich erst dann zur Nymphe II um, wenn sie in eine andere Versuchsschale um-

gesetzt wurden. Hatten sich Wanderformen erst einmal an einem fremden Insekt festgesaugt, um von diesem befördert zu werden, so verließen sie das Transporttier nicht eher, als bis es in eine andere Schale gesetzt wurde. Ausnahmen kommen allerdings vor (vgl. auch Teil II, Abschnitt 3k).

Für den *Milbennachweis in befallenen Substanzen* hat dieses Verhalten der *Hypopi* große praktische Bedeutung. Zur schnelleren Orientierung sei kurz angeführt, daß bei dem Milbennachweis die Anköderungsmethode durch Auflegen von stark angefeuchteter, sterilisierter Kleie auf die entnommenen Proben verwendet wurde (ausführliche Beschreibung findet sich in SCHULZE 25). Da die Tiere bei der Probeentnahme in andere Umgebung gebracht werden und aller Wahrscheinlichkeit nach auch schon längere Zeit als Hypopusform in den betreffenden Substanzen leben, also schon ein gewisses Alter erreicht haben, so ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sich diese Hypopi der sofortigen Umwandlung nicht entziehen werden und so dem Nachweis nicht entgehen.

3. Die Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II.

Die Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II geht auf folgende Weise vor sich: Mit den beiden Haaren, die am Kopfteil in Ruhestellung schräg nach vorn gerichtet sind, tastet sich der Hypopus zu der feuchten Substanz hin, drückt die Mundöffnung fest auf und saugt Wasser auf. Alsdann begibt er sich wieder an einen möglichst trockenen, ebenen Ort, wo er sich mit seinen Haftnäpfen festsaugt. Durch die Wasseraufnahme wird das Körpervolumen gedehnt, und zwar in der Weise, daß die feste Chitindecke des Rückens am Körperende abgehoben und in die Höhe gedrängt wird (vgl. auch Abb. 15). Die Verbindung zwischen Bauchplatte und abgehobener Rücken- decke stellt eine feine, schwer wahrnehmbare Haut dar. Ist die höchste Dehnung und Füllung des Körpervolumens erreicht, so verfällt der Hypopus in Starre, (Abb. 16) während welcher der Körper eine ganz leichte Trübung zeigt.

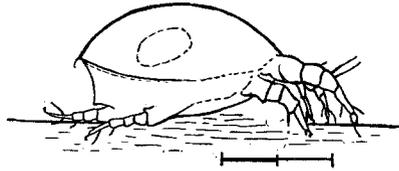


Abb. 16. Hypopus in Starre kurz vor der Häutung zur Nymphe II. Vergr. 1 : 220. M. S. $\frac{1}{10}$ mm.

Bei dem Häutungs Vorgang selbst platzt die feine Verbindungshaut zwischen abgehobenem Rückenpanzer und Bauchplatte, und die fertige Nymphe II entschlüpft der beengenden Hülle *nach hinten* heraus. Die Abbildung, die MÉGNIN (16, auf Taf. IX, Abb. 5) von der Häutung eines Hypopus zur Nymphe II bringt, entspricht nicht dem tatsächlichen Häutungs Vorgang.

In diesem Zusammenhang möchte ich eine Beobachtung erwähnen, die nur bei der Häutung vom Hypopus zur Nymphe II, nicht aber bei

den Häutungen der Larven und Nymphen gemacht werden konnte. Der eigentlichen Beobachtung muß ich noch einige allgemeine, morphologische Angaben vorausschicken.

Alle Entwicklungsstadien von *Tyroglyphus mycophagus* besitzen an jeder Seite des Hinterleibes einen Hohlraum, der mit grün schimmernder Flüssigkeit gefüllt ist und dessen Größe während der Dauer ein und desselben Stadiums zu- und abnehmen kann. Die an und für sich umfangreichsten Flüssigkeitsbehälter besitzt der Hypopus. Angaben über Zweck und Aufgabe dieser Behälter finden wir in der Literatur recht spärlich, und diese wenigen bewegen sich auch nur in Vermutungen. Für *Tyroglyphus mycophagus* konnte trotz eingehender Beobachtungen über die eigentliche Funktion dieser Behälter nichts ermittelt werden. Dagegen wurde beobachtet, daß die Secretbehälter bei der Häutung des Hypopus zur Nymphe II mit der Hypopushaut abgestoßen werden, während dies bei Häutungen von Larven und Nymphen nie der Fall ist. Ob die Flüssigkeitsbehälter vor der Häutung des Hypopus durch eine Öffnung mit dem Körperinnern in irgendwelchem Zusammenhang gestanden haben, konnte noch nicht festgestellt werden. Einen Excretionsporus, wie ihn einige Autoren für andere Milbenarten beschreiben, habe ich bei *Tyroglyphus mycophagus* nicht gesehen.

4. Temperatureinflüsse bei der Umwandlung von Hypopus zur Nymphe II.

In Teil I dieser Arbeit wurde über den Einfluß der verschiedenen Temperaturen auf die Entwicklungsvorgänge von *Tyroglyphus mycophagus* eingehend berichtet. Um die Angaben über die Temperatureinflüsse zu vervollständigen, müssen für die Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II noch einige Zahlen nachgetragen werden.

Die niedrigste Temperatur für die Möglichkeit einer Umwandlung liegt bei $+13,8^{\circ}$. Unterhalb dieses Wärmegrades wurde bei *Tyroglyphus mycophagus* keine Weiterwandlung des Hypopus zur Nymphe II beobachtet. Als günstigste Temperatur hat sich $+33^{\circ}$ erwiesen. Bei $+36^{\circ}$ verlangsamt sich die Weiterentwicklung wieder, um von $+40^{\circ}$ ab ganz unterbunden zu werden. Die Schnelligkeit der Umwandlung bei den verschiedenen Temperaturen ist aus folgender Aufstellung ersichtlich:

Bei $+13,8^{\circ}$	schlüpfen die ersten Nymphen II nach 12 Tagen
„ $+16,6^{\circ}$	„ „ „ „ „ 4 „
„ $+19,1^{\circ}$	„ „ „ „ „ 4 „
„ $+26,9^{\circ}$	„ „ „ „ „ 18 Stunden

Ein vollständiges Bild über den Einfluß der Temperatur auf die Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II erhält man aber erst, wenn man auch die Menge der in der Zeiteinheit bei bestimmter Temperatur ge-

schlüpfen Nymphen II berücksichtigt. Diese Zahlen sind in folgender Tab. II zusammengestellt, und zwar wurde die Menge der geschlüpfen Nymphen II in Prozent angegeben, um einen schnellen Vergleich der einzelnen Zahlen unter sich zu ermöglichen.

Tabelle II.

Temperatur	Aus Hypopi gingen Nymphen II hervor nach:					
	18 Std. %	24 Std. %	42 Std. %	4 Tagen %	12 Tagen %	20 Tagen %
+ 13,8°	—	—	—	—	12,5	37,5
+ 16,6°	—	—	—	12,5	37,5	37,5
+ 19,1°	—	—	—	30,0	70,0	80,0
+ 26,9°	40,0	60,0	100,0			
+ 29,6°	66,6	77,7	100,0			
+ 32,6°	100,0					
+ 37,7°	63,6	100,0				
+ 42,1°	—	alle tot				

5. Die Dauer des Hypopusstadiums.

Wir wissen, daß die Hypopi unter günstigen wie ungünstigen äußeren Verhältnissen gebildet werden und die Aufgabe haben, der Art über bestimmte Zeiten hinwegzuhelfen. Wir haben ferner die Umstände kennen gelernt, unter denen die Rückwandlung zur *Tyroglyphus*-Nymphe erfolgen kann und wissen, daß der Hypopus keine Nahrung aufzunehmen braucht, um leben zu können. Aus diesen bekannten Faktoren ergibt sich von selbst, daß die Dauer des Hypopusstadiums ganz verschieden lang sein kann. MICHAEL beobachtete Hypopi bis zu 3 Monaten. Dieses Entwicklungsstadium trägt also mit Recht den Namen „Dauerform“. Ich habe *Hypopi* von *T. mycophagus* 7 Monate alt werden sehen und bin überzeugt, daß dies noch nicht die höchste Altersgrenze für diese Form ist. Andererseits habe ich erst 24 Stunden alte „Dauerformen“ bei der Umwandlung zur *Tyroglyphus*-Nymphe ertappt (vgl. auch SCHULZE 28, S. 544).

6. Häutung von Hypopus zu Hypopus?

Es sei an dieser Stelle eine Beobachtung angeführt, die ich nicht unerwähnt lassen kann. Ganz im Anfang meiner Milbenbeobachtung verfolgte ich mikroskopisch einen besonderen Häutungsvorgang bei Wanderformen. Ich sah bei einem gewöhnlichen, unveränderten Hypopus, wie sich von dem Rückenpanzer eine ganz feine, durchsichtig glänzende, starre Haut abhob, die das Tier aber nur bis zu der den Vorder- und Hinterkörper trennenden Furche bedeckte. Diese Haut blieb liegen, und ein im Aussehen unveränderter, frisch gehäuteter Hypopus kroch nach hinten heraus. Trotz großer Bemühungen habe ich später diese eigentümliche — soviel mir bekannt — noch nirgends beschrie-

bene Häutung nicht wieder direkt beobachten können, habe aber verschiedentlich Häute gefunden, die in Form und Beschaffenheit dem Rückenpanzer der Hypopi entsprachen. Bis es mir gelingt, diesen Häutungsvorgang, den ich nur einmal direkt beobachten konnte, öfter zu verfolgen, will ich unterlassen, weitere Erörterungen anzuschließen. Nur eine Frage sei aufgeworfen: Ist die Häutung des Hypopus allgemein verbreitet, so daß man Hypopus I und II¹⁾ unterscheiden müßte, oder handelt es sich um einen Vorgang, der nur *Tyroglyphus mycophagus* eigentümlich ist?

7. Das Feuchtigkeitsbedürfnis der Hypopi.

In Ergänzung dessen, was (in Teil II, Abschnitt III, 2) über den Feuchtigkeitsgrad gesagt wurde, der für die Weiterentwicklung des Hypopus zur Nymphe II notwendig ist, sollen in diesem Abschnitt noch einige Beobachtungen mitgeteilt werden. Durch diese erhalten wir darüber Aufschluß, daß es den Hypopi im Gegensatz zu allen anderen Entwicklungsstadien von *Tyroglyphus mycophagus* möglich ist, einerseits in einer Umgebung mit sehr geringem Wassergehalt zu leben; daß andererseits

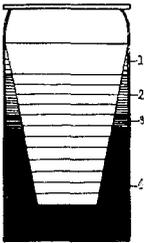


Abb. 17. Skizze zum Text. Einmacheglas mit alter Zuchtkleie. 1-4 = Schicht 1-4.

aber auch bei dieser Form ein gewisses Bedürfnis nach bestimmten, höheren Feuchtigkeitsgraden vorliegt. Ein Zufall versetzte mich in die Lage, das freiwillige Aufsuchen einer Umgebung von bestimmter Feuchtigkeit durch die Wanderformen zu beobachten.

Ich bewahrte die Überreste der alten Mehlwurmszucht, aus der die hier beschriebene Milbenform stammte, in einem großen Einmacheglas von 6,5 l Inhalt auf. Larven, Nymphen und Prosopa waren nicht mehr vorhanden, nur Hypopi hatten sich in der Masse noch gehalten. Das Glas war mit festem Papier zugebunden. Etwa 3 Monate nach dem Einfüllen in das Glas besah ich mir zufällig seinen Inhalt von außen. Man konnte an der helleren oder dunkleren Farbe des Inhalts auf den Feuchtigkeitsgrad schließen und deutlich vier Schichten unterscheiden (Abb. 17):

- Schicht 1 (die oberste) von etwa 4,0 cm Höhe
- Schicht 2 (darunter) von etwa 5,5 cm Höhe
- Schicht 3 (darunter) von etwa 2,0 cm Höhe
- Schicht 4 (zu unterst) von etwa 14,0 cm Höhe

In diesen vier Schichten hatten sich die noch vorhandenen Hypopi ganz auffallend verteilt: In Schicht 1 und 2 waren gar keine Hypopi

¹⁾ Die Zahlen I und II sind hier in dem Sinne angewendet wie bei „Nymphe I“ und „Nymphe II“, nicht aber zur Unterscheidung von zwei morphologisch und physiologisch verschiedenen Hypopusformen ein und derselben Milbenart, wie ich es für *Tyroglyphus farinae* L. beschrieb. Vgl. SCHULZE (28, 29).

sichtbar; in Schicht 3 nur ganz vereinzelt, dagegen in Schicht 4 in großer Menge. Um sicher zu sein, daß diese Verteilung der Hypopi auf die verschiedenen Schichten nur durch den verschiedenen Wassergehalt begründet waren, wurde 1. von jeder Schicht der Wassergehalt durch Wägungen festgestellt; 2. wurde aus jeder Schicht eine bestimmte Menge Substanz entnommen und die darin vorhandenen Hypopi zur Umwandlung zu *Tyroglyphus*-Nymphen gebracht, da sie als Hypopi schwerer zu finden und sichtbar sind. Als Köder wurden gekochte, feuchte Kartoffeln auf die Masse gelegt (vgl. SCHULZE 26) und die Schalen ins Dunkle gestellt. In verschiedenen Zeitabständen wurden die umgewandelten Nymphen gezählt. Es wurden im ganzen sieben Schalen angesetzt, und zwar waren die Proben entnommen a) vom Rand, und b) von der Mitte der einzelnen Schichten, da die Wanderformen nach der Mitte des Gefäßes zu spärlicher zu sein schienen (was wiederum bestätigt, daß glatte, feste Unterlagen zum Festsaugen bevorzugt werden). Die Ergebnisse sind in Tab. III zusammengestellt.

Tabelle III.

Schicht	Wassergehalt %	vorhandene <i>Tyroglyphus</i> milben		
		1. Tag	2. Tag ¹⁾	5. Tag
1 a	18,46	—	—	6
2 a	29,12	—	1	5
2 b	—	—	1	3
3 a	37,31	6	20	90
3 b	—	—	—	2
4 a	50,21	2	—	ca. 300
4 b	30,21	—	—	4

Aus den mitgeteilten Zahlen geht deutlich das recht erhebliche Feuchtigkeitsbedürfnis dieser Milbenform hervor. Ob dieses Bedürfnis bei einem Wassergehalt von 50% nun voll befriedigt ist, kann ich allerdings nicht angeben, da Untersuchungen mit noch höher gestaffeltem Wassergehalt nicht angestellt wurden. Im Hinblick auf die in Teil II, Abschnitt III, 2 mitgeteilten Befunde gehen wir aber wohl nicht fehl in der Annahme, daß die Hypopi noch höhere Feuchtigkeitsgrade als 50% gegebenenfalls vorziehen würden. Die mehr oder weniger dunkle Schattierung der einzelnen Schichten in Abb. 15 gibt zugleich einen Überblick über die Menge der vorhandenen Milben und die Höhe des Wassergehaltes, wobei Schicht 4 mit dem höchsten Wassergehalt zugleich die größte Milbenmenge aufweist. Über die Wirkung größerer

¹⁾ Leider war durch besondere Umstände eine Kontrolle zwischen dem 2. und 5. Tag nicht möglich. Es kann daher nicht geschlossen werden, daß die Reaktion auf den Köder erst recht spät erfolgte.

Trockenheit der Umgebung als in Schicht Ia mit nur 18,5% Wassergehalt wurde in der früheren Arbeit schon berichtet, daß sie vernichtend auf die Tiere wirkt, d. h. sie vertrocknen.

Schlußbemerkungen.

Hiermit bin ich am Schlusse der Ausführungen meiner bisherigen Beobachtungen und Versuche angelangt. Obgleich mir eine befriedigende Beobachtungs- und Züchtungstechnik zur Verfügung stand, blieb dennoch die Schwierigkeit bestehen, die im Objekt selbst liegt, und die eine restlose Klärung mancher Fragen noch nicht gelingen ließ. Es bleiben daher noch Lücken, die vornehmlich durch histologische und cytologische Untersuchungen ausgefüllt werden müßten. Eine Bearbeitung nach dieser Richtung hin bedarf vor allem das Nymphenstadium I, aus dem der Hypopus hervorgeht. Erst nach eingehender histologischer, cytologischer und mikrochemischer Untersuchung können wir ein vollständiges Bild der inneren Umwandlungsprozesse dieses Stadiums erhalten, und dann auf die primäre Entwicklungsursache des Hypopus Rückschlüsse ziehen.

Herrn Prof. Dr. A. HASE, Berlin-Dahlem, möchte ich auch an dieser Stelle für die Förderung und das stets gütige Entgegenkommen bei Ausführung der vorliegenden Arbeit meinen ergebensten Dank aussprechen.

Zusammenfassung.

1. *Tyroglyphus mycophagus* legt nur Eier ab, nachdem eine Copulation vorhergegangen ist.
2. Es copulieren nicht nur junge, sondern auch ältere Weibchen.
3. Weibchen, die nicht copuliert haben, erreichen ein höheres Lebensalter als befruchtete.
4. Die Eier werden an möglichst trockenen Plätzen abgelegt.
5. Die Eier werden einzeln abgestreift, nicht in Haufen oder Gelegen abgesetzt.
6. Eine Beteiligung der Saugnäpfe des Weibchens bei der Eiablage wurde nicht beobachtet; dagegen tasten die Weibchen vor dem Ausstoßen der Eier die Unterlage ab.
7. Die Zahl der Eier ist nach den äußeren Lebensbedingungen des Weibchens verschieden; als Höchstzahl wurden 621 gezählt.
8. Die jeweils herrschende Temperatur hat entscheidenden Einfluß auf die Eibildung, Eiablage und Gesamtentwicklungszeit.
9. Treten Mißbildungen auf, so zeigen alle nächstfolgenden Entwicklungsstadien die gleiche Mißbildung an gleicher Stelle.
10. Die großen Wanderungen von *Tyroglyphus mycophagus* werden 1. durch Futterknappheit und 2. durch zu hohen Feuchtigkeitsgrad des Futters veranlaßt.

11. Der Wassergehalt des Körpers von *Tyroglyphus mycophagus* beträgt 83%.

12. Der Körper von *Tyroglyphus mycophagus* kann einen Gewichts- (Wasser-)Verlust bis zu 52% ohne dauernde Schädigung vertragen.

13. Das Feuchtigkeitsminimum der Umgebung ist für *Tyroglyphus mycophagus* 25%, das Maximum 80%.

14. Das alkalisch reagierende Secret von *Tyroglyphus mycophagus* unterbindet die Pilzentwicklung auf dem Futter und hat chitinzerstörende (lösende und erweichende) Wirkung.

15. Lebende und tote Insekten der verschiedensten Arten werden von *Tyroglyphus mycophagus* angegriffen und verzehrt.

16. Als gewöhnliches Futter nimmt *Tyroglyphus mycophagus* mit den meisten organischen Substanzen vorlieb.

17. *Tyroglyphus mycophagus* verträgt Hunger in allen Entwicklungsstadien ziemlich lange.

18. Bei plötzlichem Berühren mit einem festen, spitzen Gegenstand verfallen die Milben zum Teil, besonders solche, die längere Zeit hungrigen, in Starrkrampf.

19. *Tyroglyphus mycophagus* bevorzugt die Dunkelheit; Sonnen- und diffuses Tageslicht versetzt die Milben in mehr oder weniger starke Erregung.

20. Der Gang von *Tyroglyphus mycophagus* ist schwerfällig und langsam im Vergleich zu anderen Milben.

21. *Tyroglyphus mycophagus* zeigt nicht nur sexuellen Dimorphismus, sondern auch Polymorphismus.

22. Hypopi entstehen unter normalen Lebensbedingungen. Derartige Hypopi bezeichne ich als „freiwillig gebildete“.

23. Nymphen I, die unter normalen Verhältnissen direkt zur Nymphe II geworden wären, können durch Futtermangel zur Hypopusbildung veranlaßt werden. Solche Hypopi bezeichne ich als „erzwungene“.

24. Nicht jede Nymphe I kann durch Hunger zur Hypopusbildung gezwungen werden.

25. Nymphen I, die sich unter besten Lebensbedingungen (freiwillig) zum Hypopus entwickeln, unterscheiden sich von Nymphen I, die nur erzwungenerweise zur Hypopusbildung schreiten, schon vorher durch typische Körperform und bestimmte Entwicklungsdauer des Hypopus.

26. Der Feuchtigkeitsgrad der Umgebung und des Futters ist auf die Hypopusbildung gänzlich ohne Einfluß.

27. Zum Zweck der Hypopusbildung wandelt sich das Innere des Nymphenkörpers zunächst zu verschiedenen großen, stark lichtbrechenden Kügelchen um, die später verschmelzen und den Hypopus ergeben.

28. Die bei der Hypopusbildung begriffenen Nymphen können von der eingeschlagenen Entwicklungsrichtung abgelenkt werden.

29. Der Hypopus von *Tyroglyphus mycophagus* wandert selbständig nur so lange, bis er einen geeigneten Festsetzungsort gefunden hat. Die Verbreitung im Freileben geschieht mit Hilfe fremder Insekten, an denen er sich festsaugt.

30. Für die Umwandlung des Hypopus zur Nymphe II ist ein höherer Feuchtigkeitsgrad notwendig als derjenige der Umgebung, aus welcher der Hypopus stammt.

31. Vor der Umwandlung zur Nymphe II nimmt der Hypopus reichlich Wasser auf.

32. Bei der Häutung des Hypopus zur Nymphe II bleiben die an den Körperseiten befindlichen, grün schimmernden Secretbehälter gefüllt an der alten Hypopushaut zurück.

34. Das Feuchtigkeitsbedürfnis der Hypopi ist recht erheblich.

Schriftenverzeichnis.

1. BANKS, NATHAN: U. S. Dep. of Agricult. Bureau of Entomol. Washington 1906. — 2. BERLESE, A.: Polymorphisme et parthénogenèse de quelques Acariens. Arch. Ital. de Biol. 2. 1882. — 3. CLAPARÈDE: Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 18. 1868. — 4. DAHL, FR.: Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. Teil 1. Jena 1913. — 5. DUGÈS, A.: Deuxième mémoire sur l'ordre des Acariens. Remarques sur la famille des Hydracnés. Ann. de l'Acad. des sciences nat. Sér. 2. Zool. 1. 144—174. — 6. DUJARDIN, F.: Mémoire sur les Acariens sans bouche. Ebenda Sér. 3. 12. 1849. — 7. FUMOUCZE, A. und ROBIN, CH.: Mémoire anatomique et zoologique sur les Acariens des genres *Chyletus*, *Glyciphagus* et *Tyroglyphus*. Journ. de l'anat. et de la physiol. 4. 1867. — Dies.: Observations sur une nouvelle espèce d'Acariens du genre *Tyroglyphe*. Ebenda. 5. 1868. — 9. HALLER: Zur Kenntnis der Tyroglyphen und Verwandten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 34. — 10. HASE, ALBRECHT: Biologie der Schlupfwespe *Habrobracon brevicornis* (Wesmael) *Braconidae*. Zugleich ein Beitrag zur Frage der biologischen Bekämpfung von Schadinsekten. Arb. a. d. biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtschaft. 11. H. 2. 1922. — 11. HENKING, HERM.: Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. Zeitschr. f. wiss. Zool. 37. 1882. — 12. KRAMER, P.: Über die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. Arch. f. Naturgesch. Jg. 57, 1. — 13. LIGNIÈRES, J.: Etude zoologique et anatomique du *Tyroglyphus malus* et de sa nymphe hypopiale. Mém. de la soc. zool. de France 6. 1893. — 14. LUDWIG, F.: Die Wohnungsmilben als gelegentliche Parasiten des Menschen. Prometheus Jg. 16. 1904. — 15. MAURIZIO, A.: Studien über Milben der Familie *Tyroglyphus*, die in Futter und Nahrungsmitteln leben. Landw. Jahrb. d. Schweiz Jg. 19. 1905. — 16. MÉGNIN, M.: Mémoire anatomique et zoologique sur un nouvel acarien de la famille des Sacoptides, le *Tyroglyphus rostroseratus* et son Hypope. Journ. de l'anat. et de la physiol. 9. 1873. — 17. Ders.: Mémoire sur les Hypopes (DUGÈS) Acariens parasites encore nommés *Homopus* Koch et *Trichodactylus*, L. Dufour. Détermination de leur position zoologique et de leur rôle physiologique. Ebenda 10. 1874. — 18. Ders.: Sur la position zoologique et le rôle des Acariens parasites connus sous de nom d'*Hypopus*, *Homopus* et *Trichodactylus*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 77, 2, 129/32. Deuxième note ibid. S. 492/93. — 19. MEISENHEIMER, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich.

- Jena 1921. — 20. MICHAEL, A. D.: The Hypopus-Question or the life-history of certain Acarien. Journ. of the Linnean Soc. zool. **17**. 1884. — 21. Ders.: Researches into the life-histories of *Glyciphagus domesticus* and *G. spinipes*. Ebenda **20**. 1890. — 22. Ders.: British Tyroglyphidae. London. **1**. 1901; **2**. 1903. — 23. MURRAY, ANDREW: Journ. of economic entomol., Aptera. London 1877. — 24. REUTER, ENZIO: Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum*. Acta Soc. Scient. Fennicae **36**, Nr. 4. — 25. SCHULZE, HANNA: Beiträge zur Biologie von *Tyroglyphus mycophagus* Mégnin. Zerstören einer Mehlwurmzucht durch diese Milbe. Arb. a. d. biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtschaft. **11**, H. 2. 1922. — 26. Dies.: Die Bekämpfung von *Tyroglyphus mycophagus* (Mégnin). Ebenda **11**, H. 2. 1922. — 27. Dies.: Über die Widerstandsfähigkeit der Dauerformen von wirtschaftlich wichtigen Milben. (Ergebnisse experimenteller Untersuchungen.) Naturwissenschaften H. **36**. 1923. — 28. Dies.: Zur Kenntnis der Dauerformen (Hypopi) der Mehlmilbe *Tyroglyphus farinae* (L.). Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. d. Infektionskrankh., Abt. II, **60**, Nr. 22/24. 1924. — 29. THOR, SIG.: Eigenartige bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen Hydrachnidenformen. Zool. Anz. **25**, Nr. 672. 1902. — 30. TROUËSSART, E. L.: Endoparasitisme accidentel chez l'homme d'une espèce de Sarcoptides détriticoles. Arch. de Parasitol. **5**. 1902. — 31. Ders.: Sur la coexistence de deux formes d'hypopes dans une même espèce chez les Acariens du genre *Trichotarsus*. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **56**. 1904. — 32. Ders.: Les Sarcoptides plumicoles. Journ. de micrographie **8**. 1884; **9**, 1885. — 33. Ders. et MÉGNIN, P.: Sur le polymorphisme des Sarcoptides plumicoles. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **97**. 1883. — 34. VITZTHUM, Graf H.: Acarina. Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 3, Teil 21, S. 66. 1923.
-