

## ABSTRACT

The cladogram of the monophyletic Histiostomatidae, a subgroup of the Astigmata, was reconstructed with aid of morphological characters. The stem species pattern which consists of all apomorphies and important plesiomorphies of the stem species is presented. An important synapomorphy of the Guanolichidae and the Histiostomatidae is the reduction of the digitus mobilis of the chelicera to a vestigial structure. For the first time a reconstruction of histological sections of internal structures of a histiostomatid gnathosoma, namely of *Histiostoma palustre* Wirth, 2003, is presented. An important apomorphy of the Histiostomatidae is the evolution of the conspicuous palparmembane, which is shaped by the coxal endites distally of the gnathosoma. Other apomorphies of the Histiostomatidae concern the following characters: The propodosoma shield in all stages is divided into a symmetric pattern of fields. Legs III and IV of the deutonymph consist of 6 instead of 5 free articles. I interpret a proximal articulation to be part of the femur and therefore to be of secondary origin. The elongated “genital papillae” in non histiostomatid Astigmata were transformed into ring shaped immovable structures. An identical function is assumed for both types of structures (WITALINSKI et al. 2002). The term “osmo-regulatory organ” for both types is introduced and some transformations of the “ring organ”-contour are mentioned. Other important apomorphies of basically branching taxa in the reconstructed tree were discovered: In the stem species of *Bonomoia* the light sensitive organs in the deutonymph were conspicuously formed. I assume the homology of these structures to the “lenticulus” of “oribatid” mites. In the stem species of the sister group of *Bonomoia* (including all other Histiostomatidae) dorsal sclerotisations of larva and protonymph evolved.

The introduction of terms for the following structures was important for my comparative studies: The pattern of dorsal setae on the hysterosoma of the Malaconothridae (subgroup of the paraphyletic “Oribatida” and sister group of the Astigmata) retained in the stem species of the Histiostomatidae but became modified within the Histiostomatidae. I introduced a new suitable nomenclature. Contrary to other histiostomatid groups in which the numbers of ventral setae grow up from stage to stage the pattern of ventral setae in the *Histiostoma* group remains the same in all stages. 7 pairs of setae of juveniles and adults are homologous to conoids and suckers of the deutonymph. A simple nomenclature was introduced for the symmetric pattern of fields in the propodosoma shield and facilitated the comparison of changes within the Histiostomatidae. A function as muscle origins is suggested. For the dorsal

sclerotisations of the larvae similar functions are assumed. The ventral apodemes of adult mites and deutonymphs were named with regard to their relative positions to the legs.

Some morphological characters important for the reconstruction of the tree and some character transformations were introduced. The palparmembrane was conspicuously modified within the Histiostomatidae. I described the new species *Bonomoia* n. sp. in which conspicuous palparmembrane transformations evolved to enable a new way of feeding. Within the “bark inhabiting mites” other conspicuous changes were discovered, for example distinctive ridge and fringe like structures.

The cuticula around the dorsal female copulation opening in the stem species of the Histiostomatidae was a simple opening but was modified several times into more complex cuticula structures. Transformations of ventral apodemes in adults were reconstructed and offer arguments for the relations of groups which branch off basically. Such basic branching taxa live inside animal dung and compost. New habitats were colonized within the Histiostomatidae like wooden environments and watery habitats; adaptations to these watery habitats facilitated to colonize the fluids of Pitcher plants.

The name *Histiostoma*-group for the biggest, well supported monophyletic group within the Histiostomatidae is introduced.

In a comparative study the behavior of the chemosensitive orientation of deutonymphs using the solenidia of legs I and II was observed. I termed that behavior “waving” (adopted from the behavior of the “dauerlarvae” of phoretic Nematoda). My experiments stated a phototactic behavior of histiostomatid adults and deutonymphs as well as acarid outgroup members. The deutonymphs of *B.* n. sp. have a special behavior to move to a beam and reach it faster than other species. It was interpreted to correlate with the conspicuous light sense organs. I described the conspicuous new species *Histiostoma palustre*, that possesses two male morphs. Environmental conditions (temperature) were responsible for the development of these two morphs. Legs II of the heteromorphic type are modified into conspicuous clasp organs, which were used during fights of males for the females. Male diphenism influenced by temperature conditions also appear in *Histiostoma pulchrum*, the closely related *H.* n. sp. 3 and *H. feroniarum*. By mapping these biological characters on the tree it became obvious that male polyphenisms evolved once within the Histiostomatidae.

The species *Histiostoma polypori* and *H. maritimum* differ from most other histiostomatids by growing up only on insect cadavers. These species’ biology obviously derived from the phoresy. In case of *H. polypori* which is associated with the earwig *Forficula auricularia* (SCHEUCHER, 1957, own observations) the deutonymphs change from earwig stage to earwig

stage to the adult insects (BEHURA, 1956, and own observations). I observed the areas, where the deutonymphs originally attached the earwigs under laboratory conditions and the way they were displaced by the earwig's cleaning behavior to areas which support the change to the next earwig stage after its molt. I cultured *Forficula auricularia* and the closely related *F. decipiens* and observed that the attached deutonymphs left the female earwig in these experiments in the nest and developed on the cadavers of died earwig nymphs. *H. maritimum* usually attaches the beetles *Heterocerus fenestratus* and *H. fuscus* and grows up on the carrier's cadavers. By mapping this biological character "necromeny" on the histiostomatid cladogram it became obvious, that the necromeny evolved twice convergently within the Histiostomatidae.

Das Kladogramm der monophyletischen Histiostomatidae, einer Teilgruppe der Astigmata, ist mit Hilfe morphologischer Merkmale rekonstruiert worden. Das Stammartmuster, das aus allen Apomorphien und wichtigen Plesiomorphien besteht, wird präsentiert. Eine wichtige Synapomorphie von Guanolichidae und Histiostomatidae ist die Reduktion des *Digitus mobilis* der Chelicere zu Resten. Zum ersten Mal wird eine Rekonstruktion des Gnathosomas einer Histiostomatiden (*Histiostoma palustre* Wirth, 2003) nach histologischen Schnitten dargestellt. Eine wichtige Apomorphie der Histiostomatidae ist die Palparmembran, die von den Coxalenditen am distalen Gnathosoma gebildet wird. Folgende andere Apomorphien sind zu benennen: Der Propodosoma-Schild ist in symmetrische Felder unterteilt, Beine III und IV der Deutonymphe bestehen aus 6 statt 5 freien Gliedern. Das zusätzliche proximale Glied wird als sekundär und ursprünglich dem Femur zugehörig interpretiert. Die gestielten "Genitalpapillen" anderer Astigmata sind in ringförmige und unbewegliche Strukturen transformiert worden. Für beide Strukturen wird eine identische Funktion angenommen (Witalinski et al. 2002). Die Bezeichnung "Osmoregulatorisches Organ" für die homologen Organe wird eingeführt und Merkmalstransformationen innerhalb der Histiostomatidae vorgestellt. Folgende Apomorphien innerhalb der Histiostomatidae werden näher erläutert: In der Stammart von *Bonomoia* evolvierten auffällige Lichtsinnesorgane. Eine Homologie dieser Strukturen mit dem "Lenticulus" der paraphyletischen "Oribatida" wird vermutet.

In der Stammart der Schwestergruppe von *Bonomoia*, die alle übrigen Histiostomatidae umfaßt, entstanden dorsale Sklerotisierung der Larve und der Protonymphe.

Für folgende Strukturen erwies es sich als notwendig, Nomenklaturen einzuführen: Das Muster der Dorsalbeborstung der Malaconothridae (angenommene Schwestergruppe der Astigmata) blieb in der Stammart der Histiostomatidae erhalten, ist jedoch innerhalb der

Histiostomatidae mehrfach abgewandelt worden. Ich habe eine geeignete Nomenklatur eingeführt. Das Muster ventraler Borsten innerhalb der monophyletischen *Histiostoma* Gruppe beinhaltet bei Adulten und Tritonymphen 7 Borsten, die homolog den 7 Borsten der Protonympe sind. Der Erhalt dieser Borstenzahl bis zu den Adulti ist eine Apomorphie der Stammart der *Histiostoma*-Gruppe. Eine geeignete Nomenklatur für die Ventralbeborstung wurde eingeführt. Eine weitere neue Nomenklatur betrifft das Muster der Felder auf dem Propodosoma-Schild und erleichtert die Beschreibung vergleichender Untersuchungen zu Abwandlungen dieses Musters innerhalb der Histiostomatidae. Der Propodosomaschild, sowie die dorsalen Sklerotisierungen von Larve und Protonympe werden als Muskelursprünge interpretiert. Die ventralen Apodeme in allen Milbenstadien sind meist nach ihrer relativen Lage zu den Beinen benannt worden.

Folgende Merkmalstransformationen werden erläutert: Die Palpamembran ist mehrfach innerhalb der Histiostomatidae abgewandelt worden. Bei der neuen Art *Bonomoia* n. sp. ermöglichen diese Transformationen eine neue Art und Weise der Nahrungsaufnahme. Innerhalb der "Rinde bewohnenden Milben" wurden andere auffällige Abwandlungen festgestellt, beispielsweise neue zusätzliche Falten oder fransenartige Strukturen.

Die Cuticula, die die dorsale Kopulationsöffnung der Weibchen umgibt, formt ursprünglich eine einfache Öffnung, die jedoch mehrfach zu komplexeren Strukturen abgeleitet wurde. Außerdem wurden Transformationen der ventralen Apodeme der Adulti dargestellt.

Basal abzweigende Taxa innerhalb der Histiostomatidae leben in Tierdung oder Kompost. Davon ausgehend wurden neue Lebensräume wie Holz oder wässrige Habitate erschlossen. Anpassungen an nasse Lebensräume ermöglichten die Erschließung der Verdauungsflüssigkeiten carnivorer Pflanzen (*Sarracenia*, *Nepenthes*) als neues Habitat.

Für die artenreichste monophyletische Gruppe innerhalb der Histiostomatidae wird der Name *Histiostoma*-Gruppe eingeführt.

Zum chemosensitiven Verhalten der Deutonympe wurden vergleichende Untersuchungen durchgeführt. Der Einsatz der Beine I und II während dieses Verhaltens wird als "Winken" (entsprechend dem Verhalten phoretischer Nematoda auf der Suche nach einem Transporteur) bezeichnet. Ein phototaktisches Verhalten von Histiostomatiden sowie der untersuchten Außengruppenvertreter (*Acarus* sp.) wurde beobachtet. Die Deutonymphen von *Bonomoia* n. sp. zeigen ein besonderes Verhalten, wenn sie sich im Experiment auf einen Lichtstrahl zubewegen. Sie gelangen hierdurch schneller zu diesem Licht als die untersuchten Arten anderer Gattungen. Dies wird mit den auffälligen Lichtsinnesorganen der Deutonympe erklärt.

Die von mir beschriebene Art *Histiostoma palustre* weist zwei unterschiedliche Männchen-Morphen auf. Für die Entwicklungen beider Morphen sind Umweltfaktoren (Temperatur) verantwortlich. Das zweite Beinpaar des heteromorphen Typs ist zu Greiforganen abgewandelt worden, die während der Konkurrenzkämpfe der Männchen um die Weibchen eingesetzt werden. Diphänismen der Männchen, die auf Temperatureinflüsse zurückzuführen sind, wurden außerdem bei folgenden Histiostomatiden gefunden: *Histiostoma pulchrum*, *H. n. sp. 3* und *H. feroniarum*. Das Auftragen der Diphänismen auf den rekonstruierten Stammbaum führt zu der Hypothese, daß der Diphänismen einmal innerhalb der Histiostomatidae entstanden ist.

*Histiostoma polypori* und *H. maritimum* unterscheiden sich von anderen Histiostomatiden dadurch, daß sich ihre Entwicklung ausschließlich auf Insektenkadavern vollziehen kann. *H. polypori* ist gebunden an den Ohrwurm *Forficula auricularia* (SCHEUCHER, 1957 und eigene Beobachtungen). Die Deutonymphen sind in der Lage, von einem Ohrwurmstadium nach dessen Häutung zum nächsten überzuwechseln (BEHURA, 1956, und eigene Beobachtungen). Unter Laborbedingungen konnte ich die Folgen des Ohrwurm-Putzverhaltens auf die Position der Deutonymphen am Ohrwurm untersuchen, die nämlich so an Stellen getrieben werden, die nahe der Exuvial-Sutur liegen und so den Wechsel zum nächsten Ohrwurmstadium ermöglichen.

Die Brutverhalten von *Forficula auricularia* und dem nahe verwandten *F. decipiens* wurden unter Laborbedingungen untersucht und es konnte gezeigt werden, daß die Milben-Deutonymphen das Ohrwurmweibchen in dessen Brutkammer verlassen und sich auf verendeten Ohrwurm-Nymphen weiterentwickeln.

*Histiostoma maritimum* ist an die Käfer *Heterocerus fenestratus* und *H. fuscus* gebunden und entwickelt sich auf den Kadavern der Träger-Insekten weiter.

Nach Argumenten im rekonstruierten Stammbaum ist diese "Nekromenie" bei *H. polypori* und *H. maritimum* zweimal konvergent entstanden.

Key words: Phylogeny, cladogram, Histiostomatidae, Guanolichidae, chelicera, digitus fixus, palparmembane, *Bonomoia n. sp.*, propodosoma shield, larva, genital papillae, ring organ, osmoregulatory organ, deutonymph, leg articulation, vulva, habitats, phytotelmata, *Sarracenia*, *Nepenthes*, waving behavior, light sensitive organs, male diphenism, *Histiostoma palustre*, necromeny, *H. polypori*, *H. maritimum*