

**Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise der Litoralmilbe  
*Macrocheles superbus* HULL, 1918 (Acarina: Gamasina)**

mit 6 Abbildungen

Czesław Błaszak\*, Rainer Ehrnsberger\*\* & Reinhart Schuster\*\*\*

**Abstract:** The littoral mite species *Macrocheles superbus* is carnivorous but without a strict specialization. The mode of the sperm transfer is a podospermy. The development from egg to the adultus needs 2–3 months; it depends on food and temperature. The larva lives only some hours, she does not feed.

**Kurzfassung:** Die litoralbewohnende Milbenart *Macrocheles superbus* ist carnivor, ohne enge ernährungsbiologische Spezialisierung. Die Spermaübertragung erfolgt in Form einer Podospermie. Die Entwicklung vom Ei zum Adultus dauert 2–3 Monate; sie ist nahrungs- und temperaturabhängig. Die Larve lebt nur wenige Stunden, ohne zu fressen.

**Inhaltsverzeichnis**

1	Einleitung . . . . .	52
2	Material und Methodik . . . . .	52
3	Ergebnisse . . . . .	52
3.1	Ernährungsbiologie . . . . .	52
3.2	Fortpflanzungsbiologie . . . . .	56
3.3	Entwicklungszyklus . . . . .	58
4	Diskussion . . . . .	59
4.1	Ernährungsbiologie . . . . .	59
4.2	Fortpflanzungsbiologie . . . . .	60
4.3	Entwicklungszyklus . . . . .	60
	Schriftenverzeichnis . . . . .	61

\* Prof. Dr. Czesław Błaszak, Biologisches Institut, Tiermorphologie, Adam-Mickiewicz-Universität, PL-60-569 Poznań, Szamarzewskiego 91, Polen  
 \*\* Prof. Dr. Rainer Ehrnsberger, Universität Osnabrück, Standort Vechta, Driverstr. 22, D-2848 Vechta, BRD  
 \*\*\* Prof. Dr. Reinhart Schuster, Institut für Zoologie der Karl-Franzens-Universität Graz, A-8010 Graz, Universitätsplatz 2, Österreich

## 1 Einleitung

Sowohl an der Nordsee- als auch an der Ostseeküste zählt *Macrocheles superbus* HULL gebietsweise, beispielsweise an der deutschen Küste, zu den charakteristischen Bewohnern des Supralitorals (BŁASZAK, EHRNSBERGER & SCHUSTER 1989); auch über die Morphologie aller vagilen Stadien liegt bereits eine Studie vor (BŁASZAK, EHRNSBERGER & SCHUSTER 1988). Als Ergänzung dazu wurden sowohl Beobachtungen im Freiland als auch Experimente unter Laborbedingungen durchgeführt, wobei Untersuchungen über die Ernährungsgewohnheiten, das Fortpflanzungsverhalten und den Entwicklungszyklus im Vordergrund des Interesses standen. Die dabei eruierten Resultate, die nunmehr vorgelegt werden, gewähren neue Einblicke in die bislang nur unzureichend bekannte Lebensweise dieser auffälligen litoralbewohnenden Milbe.

## 2 Material und Methodik

Sowohl die Freilanduntersuchungen und Aufsammlungen an der deutschen Nordseeküste als auch die Laborexperimente wurden in den Jahren 1965–1970 sowie 1986–1990 durchgeführt.

Soweit die Milben nicht von Hand aufgesammelt wurden, kamen BERLESE-TULLGREN-Apparate zum Einsatz (BŁASZAK, EHRNSBERGER & SCHUSTER 1988, 1989). Für die Beobachtungen im Labor sowie für die Zuchtversuche wurden die Milben in durchsichtige Plastikdöschen (Durchmesser 3 cm, Höhe 4 cm) mit feucht gehaltenem Gipsboden gesetzt. Die Zucht erfolgte in der Regel im Klimaschrank bei 18° C; gelegentlich wurden Tiere zu Vergleichszwecken auch bei 20° C, einige bei 10° C gehalten.

Während der Jahre 1966 bis 1970 waren zeitweise auch Studierende am Litoralforschungsprogramm des einen von uns (R. S.) beteiligt. Ihnen, vor allem Frau MARGRET ROST, die mehrere Monate hindurch Versuchstiere betreute und beobachtete, sei auch an dieser Stelle nochmals gedankt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Ernährungsbiologie

Nahrungsspektrum:

In einer Anzahl von Auswahlversuchen wurde den unter Laborbedingungen gehaltenen Adulti verschiedene Nahrung angeboten, und zwar

- a) in Zersetzung begriffene Reste von Landpflanzen sowie angespülte, teils bereits im Boden eingelagerte kleine Tangstücke (*Fucus*, *Laminaria*) sowie grüne Algenbeläge von Steinen (*Enteromorpha*).
- b) Arten der Begleitfauna (Enchytraeiden, Polychaeten, Amphipoden, Collembolen, Käferlarven, Dipterenlarven, Geophiliden) sowie
- c) Tierarten aus dem küstenfernen Binnenland (Asseln, Collembolen, Dipterenlarven, Diplopoden – Polydesmiden).

Die dabei eruierten Resultate lassen sich wie folgt zusammenfassen: *M. superbus* ist carnivor; pflanzliches Material wird nicht gefressen. Eine ernährungsbiologische Spe-

zialisierung auf eine bestimmte Beute existiert nicht. Das Beutespektrum setzt sich vielmehr aus Tieren verschiedener systematischer Zugehörigkeit zusammen, vorzugsweise aus Enchytraeiden, Polychaeten, Collembolen und Dipterenlarven. Entscheidend dafür, ob ein Tier als Beute angenommen, d. h. gefangen und dann gefressen wird, ist offensichtlich seine Körpergröße und Vagilität sowie die Dicke des Hautpanzers. Dafür spricht, daß beispielsweise in den Fütterungsversuchen alle großen und/oder sehr vagilen sowie hart gepanzerten Tiere bis zu drei Wochen mit *M. superbus* zusammen in den Beobachtungsgefäßen lebten, ohne von den Milben behelligt zu werden. Fügte man jedoch verletzte und in ihrer Vagilität stark beeinträchtigte Vertreter derselben Art hinzu, wurden diese sofort als Nahrung akzeptiert.

Collembolen werden nicht wahllos gefressen, obgleich sie generell als weichhäutig einzustufen sind. In den Fütterungsversuchen wurden nur Vertreter der Familien Isotomidae und Entomobryidae als Beute angenommen, die der Onychiuridae hingegen stets gemieden; dies könnte auf das (für *M. superbus* möglicherweise schlecht schmeckende) Hautsekret der Onychiuriden zurückzuführen sein (Abb. 1).

Aus mehreren Versuchsserien geht hervor, daß auch tote Tiere gefressen werden, gelegentlich sogar solche, die schon längere Zeit tot sind und daher ein gewisses Zersetzungsstadium erreicht haben (Aas). Bietet man eine Auswahlmöglichkeit an, so zeichnet sich allerdings eine Bevorzugung des lebenden bzw. noch frischen tierischen Gewebes ab.

Negativ verliefen jene Fütterungsversuche, bei denen Fliegenpuppen, tote Fliegen und lebende Litoralmilben der Gattung *Ameronothrus* angeboten wurden. Der Grund dafür dürfte in der Festigkeit des Hautpanzers bzw. der Cuticula zu suchen sein. Diese Vermutung wird durch mehrmaliges Beobachten vergeblicher Freißversuche untermauert; die Cheliceren von *M. superbus* sind offensichtlich nicht imstande, dermaßen stark sklerotisierte Körperhüllen zu durchdringen. Mehrfach konnte beobachtet werden, wie mehrere Milben (auch verschiedener Entwicklungsstadien) gemeinsam an einem Beutetier fressen (Abb. 2). Das geschieht nicht nur bei größeren, längeren Beutetieren wie Enchytraeiden, sondern auch bei kleineren Collembolen.

Proto- und Deutonymphen unterscheiden sich in ihren Nahrungsansprüchen nicht grundsätzlich von den Adulti, sondern lediglich darin, daß ihre Beutetiere entsprechend kleiner sind (Abb. 3 und 4). Eine Sonderstellung nehmen hingegen die Larven ein. Sie scheinen – wohl infolge ihrer Kurzlebigkeit – keine Nahrung aufzunehmen. Nur vereinzelt wurde beobachtet, daß Larven kurz an tierischen Resten verharren, um mit ihrer Mundregion Nahrungskontakt aufzunehmen. Eine richtige Freißphase wurde allerdings nie registriert.

Kannibalismus kommt gelegentlich vor, und dann sind es in der Regel die Larven, die den Adulti als Beute dienen. In Zuchtgefäßen tritt diese Situation meist nur dann ein, wenn keine geeignete andere Beute zur Verfügung steht.

Es gelang, wenngleich nur selten, *M. superbus* auch im Freiland beim Fressen zu beobachten. Die Milben (Adulti und Deutonymphen) fraßen an toten Amphipoden und Dipterenlarven, einmal sogar an Resten einer Meeresschnecke. In zwei Fällen wurden mehrere adulte Exemplare beobachtet, wie sie eine sich noch bewegende Beute (Enchytraeide; Fliegenlarve) verzehrten.



Abb. 1. *Macrocheles superbus*; das Weibchen frißt am Ventraltubus eines Collembolen (Entomobryidae), die Cheliceren sind bis zur Basis in das Gewebe des Beutetieres eingetaucht, ca. 20 x.



Abb. 2. *Macrocheles superbus*: zwei Weibchen und ein Männchen (rechts unten) beim gemeinsamen Fressen eines Enchytraeiden, ca. 20 x.



Abb. 3. *Macrocheles superbus*; die Protonympe frißt an einem erbeuteten Collembolen (Entomobryidae), ca. 30 x.



Abb. 4. *Macrocheles superbus*; die Deutonympe frißt an einem Collembolen (Entomobryidae), ca. 20 x.

Nahrungsaufnahme, Beutefang:

*Macrocheles superbus* bewegt sich verhältnismäßig langsam; die Laufgeschwindigkeit liegt deutlich unter der von *Pergamasus crassipes*. Beim Laufen werden nur die Beine II–IV benutzt; das im Vergleich zu den Laufbeinen wesentlich dünnere Bein I fungiert wie ein Fühler. Stößt die Milbe auf eine potentielle Beute, wird diese mit den Vorderbeinen betastet. Flinke Beutetiere, z. B. gut springende Collembolen, finden dabei Gelegenheit, zu fliehen. Hingegen werden Enchytraeiden infolge ihrer geringen Beweglichkeit leichter gefangen.

Beim Beutefang werden die Cheliceren tief in den Körper der Beute eingestochen. Dann wird das zusätzlich mit den Pedipalpen festgehaltene Beutetier vom Boden hochgehoben. Wehrt es sich heftig, läßt die Milbe in der Regel nicht los, selbst dann, wenn sie dadurch umgeworfen wird. In diesem Fall wird das Beutetier zumeist zusätzlich mit den Laufbeinen umklammert und es wird oftmals in dieser Stellung, am Boden liegend, der Freßvorgang fortgesetzt.

Es wurde einige Male beobachtet, daß auch die Laufbeine zum Beutefang eingesetzt werden. Die Milben suchen im Zuchtgefäß oft kleine Löcher bzw. Ritzen auf; gelegentlich strecken sie dann die Beine IV nach außen. Stößt ein (kleiner) Collembole gegen das herausragende Bein, wird dieses angewinkelt, der Collembole dadurch eingeklemmt, unter die Ventralseite gezogen und gefressen.

Die Fraßdauer schwankt je nach Größe und Konsistenz des Beutetieres. Ein Enchytraeide von etwa der dreifachen Körperlänge eines adulten *M. superbus* wird in 20–30 Minuten aufgefressen; bei körperlängen Collembolen dauert es 8–15 Minuten. Die Hartteile der Beute bleiben zurück oder werden von den Cheliceren am Boden abgestreift.

Das Hungervermögen ist bei *M. superbus* sehr gut entwickelt. Es wurde registriert, daß mehr als drei Monate ohne Nahrungsaufnahme überdauert werden können.

### 3.2 Fortpflanzungsbiologie

Die Übertragung des Spermas erfolgt auf direktem Wege. Dem eigentlichen Begattungsvorgang geht ein charakteristisches Kopulationsverhalten voraus.

Die Kopulationsphase wird mit dem Betrillern des weiblichen Rückens eingeleitet. Ist das betreffende Weibchen nicht fortpflanzungsbereit, läuft es davon; gelegentlich beginnt es zuvor mit seinen Beinen I nach unten zu schlagen. Bleibt das Weibchen ruhig und deutet es so seine Fortpflanzungsbereitschaft an, ersteigt das Männchen meist von hinten den Rücken des Weibchens und versucht dann seitlich zwischen den Beinen II und III oder III und IV hindurch auf die Bauchseite des Weibchens zu gelangen. Zuletzt hängt dann das Männchen mit dem Rücken nach unten am Weibchen, so daß die Ventralseiten beider Partner zueinander gekehrt sind. Das Männchen verankert sich so, daß sein verdicktes, apophysenbewehrtes Bein II die Beine III des Weibchens umklammert. Das ebenfalls stark verdickte und mit Apophysen versehene Bein IV ist am Festklammern nicht beteiligt. Ihm kommt im Verlauf der gesamten Kopulation offensichtlich keine besondere Funktion zu; es ragt zumeist frei ab.

In dieser Stellung verharren beide Partner eine längere Zeit (wenige Minuten bis über eine halbe Stunde). Von Zeit zu Zeit betrillert das Männchen, sowohl mit den Vorderbeinen als auch mit den Pedipalpen, die Ventralseite des Weibchens. Das Weibchen

Abb. 5. *Macrocheles superbus*, Kopulationsstellung; zwischen den Ventralflächen der Geschlechtspartner (♂ Männchen, ♀ Weibchen) ist die Spermatophore (Sp) zu sehen.

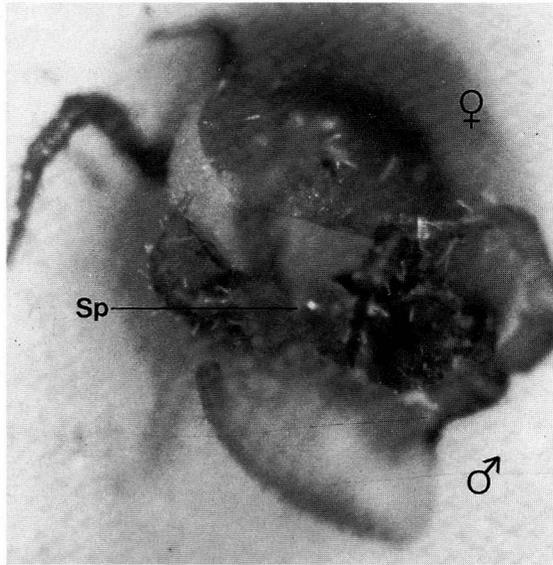
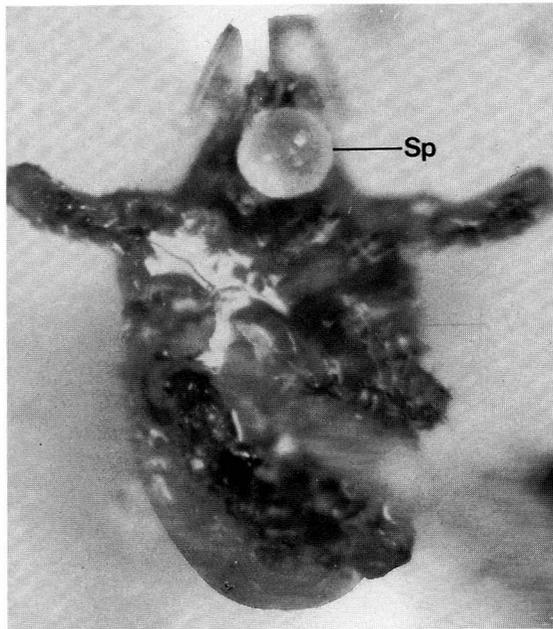


Abb. 6. *Macrocheles superbus*; auf dem Rücken liegendes Männchen (für das Foto vom Weibchen getrennt) mit der an der Ventralseite der Cheliceren befestigten Spermatophore (Sp).



hingegen bewegt die weit geöffneten Chelicerenscheren alternierend vor und zurück, wobei immer wieder mit den Vorderbeinen Pendelbewegungen ausgeführt werden; gelegentlich werden die Beine I wie beim generell üblichen Putzverhalten einzeln durch die Cheliceren gezogen. Es kann auch geschehen, daß das Weibchen mit dem an seiner Bauchseite angeklammerten Männchen ein Stück herumläuft und bei Vor-

handensein von Nahrung sogar kurzzeitig mit dem Fressen beginnt. Das Männchen betritt mit seinen Vorderbeinen immer wieder die Ventralseite des Weibchens. Die nach einiger Zeit (zwischen 1½ Minuten und einer halben Stunde) beginnende Spermaübertragung konnte – methodisch bedingt – noch nicht in allen Details beobachtet und analysiert werden. Den bisher vorliegenden Beobachtungsergebnissen zufolge lassen sich folgende Phasen unterscheiden: Aus der männlichen Genitalöffnung tritt ein helles häutiges Gebilde aus, an dessen Spitze sich im Verlauf von 1½ bis 2½ Minuten ein großes Spermapaket formt, die Spermatophore (Abb. 5). Sie ist ein rundliches Gebilde im Ausmaß von durchschnittlich 200 × 270 µm mit einem kurzen flaschenhalsähnlichen Stielfortsatz. Die Spermatophore wird dann im Verlauf mehrerer „Nickbewegungen“ des Gnathosoma an das vordere Ende der Cheliceren gebracht, wo sie dann auf der Chelicerenunterseite, an der Basis der eng aneinandergelegten *Digiti mobiles* zu liegen kommt (Abb. 6). Über den weiteren Vorgang liegen keine klaren Befunde vor. Es ließen sich lediglich sowohl Bewegungen im Bereich der Chelicerenschere als auch das Kleinerwerden der Spermatophore beobachten. Man konnte ferner erkennen, daß sich die Cheliceren mit der Spitze des Spermatodactylus eng an den Extragenitalporus anlagern. Über diese Verbindung (mit beiden Spermatodactyli gleichzeitig?) kommt es dann offensichtlich zum Übertritt des Spermas in den weiblichen Körper. Die gesamte Kopulationsphase kann mehr als eine Stunde dauern. Nach erfolgter Begattung trennen sich Männchen und Weibchen. Die entleerte, stark geschrumpfte bzw. eingedellte Spermatophore bleibt noch einige Zeit an der Chelicere des Männchens haften, bis sie dann abfällt oder abgestreift wird. Unter Laborbedingungen vermag ein Männchen mehrmals Spermatophoren zu produzieren. Eine 6malige Produktion war das registrierte Maximum. Zwischen der Bildung zweier Spermatophoren muß mindestens ein Zeitraum von 24 Stunden liegen.

### 3.3 Entwicklungszyklus

#### Eistadium:

Bei den Versuchen im Labor produzierten Weibchen bis zu 35 Eier, jedoch nicht mehr als ein Ei pro Tag. Die Eier werden einzeln in Substratspalten abgelegt. Sie sind mit einem klebrigen Sekret am Substrat befestigt. Spätestens nach einem Tag, meist schon nach wenigen Stunden, schlüpfen die Larven.

#### Larve:

Das Schlüpfen aus dem Ei dauert 2–3 Stunden. Nach einer Ruhepause von 1–2 Stunden beginnen die Larven langsam herumzulaufen. Nach wenigen Stunden, in denen offensichtlich keine Nahrungsaufnahme stattfindet, begeben sie sich schon wieder in Ruhestellung für die nächste Häutung. Die Dauer der Larvalzeit ist deutlich temperaturabhängig. Sie beträgt bei 20° 19–23 Stunden, bei 10° hingegen bis zu 53 Stunden.

#### Protonympe:

Sie nimmt bereits regelmäßig Nahrung zu sich. Bei guter Ernährung und einer Versuchstemperatur von 20° lebt sie 6–18 Tage, bei 18° 2–3 Wochen, bei 10° verlängert sich die Lebenszeit bis auf 33 Tage.

#### Deutonymphe:

Ihre Lebensdauer ist beträchtlich länger, sie kann sich bei einer Versuchstemperatur von 18° über 2 Monate erstrecken. Im Gegensatz zu den weißen Larven und gelblichen Protonymphen ist die Deutonymphe schon leicht bräunlich gefärbt. Wird zu wenig gefüttert, verzögert sich die Häutung zum Adultus.

#### Adultus:

Der Häutungsvorgang dauert durchschnittlich 18 Minuten. Die Cuticula ist erst nach 3–4 Tagen ausgefärbt und damit voll gehärtet. Adulte Tiere konnten unter Laborbedingungen (18° C) mehr als vier Monate gehalten werden.

#### Aspektfolge:

Mit Ausnahme der Monate Februar und März wurden in allen Monaten Aufsammlungen durchgeführt. Es liegt jedoch nicht aus jeder Jahreszeit genügend Tiermaterial vor, um eine statistische Auswertung vornehmen zu können. Dennoch zeichnen sich schon einige interessante Einblicke in das jahreszeitliche Auftreten dieser litoralbewohnenden Art ab: Da in allen 10 Sammelmonaten Adulti, und zwar sowohl Männchen als auch Weibchen, gefunden wurden, kann angenommen werden, daß *M. superbus* das ganze Jahr hindurch mit adulten Tieren im Litoral vorkommt. Es hat den Anschein, als ob die Weibchen generell häufiger wären. Dafür spräche, daß bei allen individuenreicheren Aufsammlungen (= mehr als 100 Tiere umfassend) das Geschlechterverhältnis deutlich zugunsten der Weibchen verschoben ist; die Prozentzahlen (♀♀ : ♂♂) schwanken in diesen Fällen zwischen 57%:43% und 83%:17%. Hinsichtlich der Jugendstadien reicht das vorliegende Tiermaterial für eine Schlußfolgerung allerdings nicht aus.

## 4 Diskussion

### 4.1 Ernährungsbiologie

Im Gegensatz zu anderen, meist binnenländischen *Macrocheles*-Arten wußte man über die Nahrungsansprüche des Litoralbewohners *M. superbus* bisher nur wenig Konkretes. EGGLESHAW (1965) vermutet, daß Würmer die Nahrung seien; seine Untersuchungen im Labor schlugen jedoch fehl: „... most likely feeds on Oligochaets and Nematodes. It never fed in laboratory conditions and always died within a day or two“ (p. 206). Die von PUGH & KING (1985) unter Laborbedingungen angestellten Fütterungsversuche ergaben in Übereinstimmung mit unseren Resultaten, daß pflanzliches Material nicht gefressen wird. Das von den genannten Autoren beobachtete Verhalten der Versuchstiere deutete zwar auf Carnivorie hin, aber ein anhaltender Fraßvorgang ließ sich bei keinem der angebotenen Nematoden und Collembolen (*Anurida*-Arten und deren Eier) feststellen. Mit den von uns eruierten Untersuchungsergebnissen – einen ersten Hinweis darauf gibt SCHUSTER (1979) – wird nun bewiesen, daß *M. superbus* als typisch carnivore Art, und zwar ohne enge ernährungsbiologische Spezialisierung, einzuordnen ist. Dies fügt sich durchaus in das allgemeine Beutespektrum der Gattung, wie es von KARG (1971) dargestellt wird, ein.

Das gut entwickelte Hungervermögen von *M. superbus* ist nicht als artspezifische Besonderheit oder als Anpassung an das Leben im Meereslitoral anzusehen. Man

kennt eine solche physiologische Fähigkeit beispielsweise auch von *M. subbadius*, einer binnenländischen Art, die aber auch in Salzwiesen zu existieren vermag, wo ihre Nahrungsansprüche (LUXTON 1966) denen von *M. superbus* durchaus ähnlich sind.

#### 4.2 Fortpflanzungsbiologie

Der bei *Macrocheles superbus* festgestellte Modus der Spermaübertragung entspricht einer Podospermie sensu ATHIAS-HENRIOT (1969). Der Verlauf des Kopulationsvorgangs weist deutliche Parallelen zu dem von KRANTZ & WERNZ (1979) analysierten Fortpflanzungsverhalten der ebenfalls zur Fam. Macrochelidae gehörenden Art *Glyptoholaspis americana* auf. Ein auffälliger Unterschied besteht allerdings darin, daß bei der amerikanischen Art ein Spermatropfen übertragen wird, während bei *M. superbus* das Sperma von einer häutigen Hülle umgeben ist, weshalb man in diesem Fall von einer Spermatophore sprechen kann.

Das Auftreten von Parthenogenese bei einer Tierart oder Verwandtschaftsgruppe kann durchaus als Anpassungserscheinung an extreme Lebensbedingungen gedeutet werden. Die Frage, ob dieser Fortpflanzungsmodus vielleicht auch bei dem Litoralbewohner *M. superbus* fakultativ vorkomme, kann mit großer Wahrscheinlichkeit verneint werden. Versuche, insgesamt 18 unter Laborbedingungen zum Adultus gehäutete und dann mehr als vier Monate isoliert gehaltene Weibchen zur Eiablage zu bewegen, schlugen ausnahmslos fehl.

#### 4.3 Entwicklungszyklus

*Macrocheles superbus* legt im Normalfall Eier ab, aus denen doch verhältnismäßig rasch Larven schlüpfen. Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß in bestimmten (Extrem-)Situationen die Larve unmittelbar nach der Eiablage die Eihülle verläßt. Es liegen nämlich einige Befunde vor, die als Hinweis auf eine solche fakultative Ooviviparie gedeutet werden könnten. So wurde zum Beispiel einmal im Genitaltrakt eines aufpräparierten Weibchens eine voll ausgebildete Larve gefunden, die nur von einem zarten Häutchen umhüllt war, welches trotz vorsichtiger Präparation sofort platzte und eine lebende, bewegliche Larve entließ. Und einige Male wurden bei Weibchen auf dem Genitaldeckel festgeklebte Einhüllenreste gefunden. Die Beobachtung eines derartigen Geburtsvorganges, und damit der Beweis, ist bislang allerdings noch nicht gelungen.

Ein kurzlebiges Larvenstadium, das außerdem keine Nahrung aufnimmt, wie dies jetzt für *M. superbus* nachgewiesen ist, kennt man inzwischen auch von anderen *Macrocheles*-Arten, beispielsweise von der binnenländischen *M. rodriguezi* (OLIVER & KRANTZ 1963). Es handelt sich bei *M. superbus* demnach nicht um irgendeine spezifische, mit dem Leben im Litoral korrelierte Anpassung.

Die bei *M. superbus* festgestellte, stark temperaturabhängige Entwicklungsdauer, insbesondere der kurzlebigen Larve, ist ein weiteres Beispiel für die laut KARG (1971) bei Raubmilben schon verschiedentlich aufgedeckte Korrelation.

Das eruierte Überwiegen der Weibchen steht im Einklang mit dem Geschlechterverhältnis bei dem in Salzwiesen Großbritanniens vorkommenden *Macrocheles subba-*

*dus*; ein auffälliger Unterschied besteht allerdings darin, daß bei der genannten Art im Vergleich zu *M. superbus* die Männchen nur zu bestimmten Zeiten aufzutreten scheinen (LUXTON 1967, Fig. 15).

### Schriftenverzeichnis

- ATHIAS-HENRIOT, C. (1969): Notes sur la morphologie externe des Gamasides (Acariens anactinotriches). – *Acarologia*, **11**: 609–629.
- BŁASZAK, C., EHRNSBERGER, R. & SCHUSTER, R. (1988): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Macrocheles superbus* HULL, 1918 (Acarina: Gamasina). – *Osnabrücker naturwiss. Mitt.*, **14**: 51–83.
- (1989): Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Umweltansprüche der küstenbewohnenden Milbe *Macrocheles superbus* HULL, 1918 (Acarina: Gamasina). – *Osnabrücker naturwiss. Mitt.*, **15**: 177–186.
- EGGLISHAW, H. J. (1965): Observations on the fauna of wrack beds. – *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **16**: 189–216.
- KARG, W. (1971): Acari (Acarina), Milben, Unterordnung Anactinochaeta (Parasitiformes). Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben. – In: DAHL: Die Tierwelt Deutschlands, **59**. Teil, 475 S., Jena.
- KRANTZ, G. W. & WERNZ, J. G. (1979): Sperm transfer in *Glyphtholaspis americana*. – *Recent Advances in Acarology*, **2**: 441–446.
- LUXTON, M. (1966): Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh Acarina, with notes on their behaviour. – *Acarologia*, **8**: 163–175.
- (1967): The Ecology of Saltmarsh Acarina. – *J. Anim. Ecol.*, **36**: 257–277.
- OLIVER, J. H. JR. & KRANTZ, G. W. (1963): *Macrocheles rodriguezii*, a new species of mite from Kansas (Acarina: Macrochelidae) with notes on its life cycle and behavior. – *Acarologia*, **5**: 519–525.
- PUGH, P. J. A. & KING, P. E. (1985): Feeding in intertidal Acari. – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **94**: 269–280.
- SCHUSTER, R. (1979): Soil mites in the marine environment. – In: *Recent Advances in Acarology*, **1**: 593–602.

