

BAU DER SPERMATOPHORE UND FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE  
DER MÄNNLICHEN GENITALORGANE VON *SPHAEROLOPHUS CARDINALIS*  
(C. L. KOCH) (ACARINA, PROSTIGMATA)

VON

Harald WITTE

*Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie der Freien Universität Berlin*

ZUSAMMENFASSUNG

Morphologie der Spermatophore und funktionelle Morphologie der Genitalorgane der ♂♂ von *Sphaerolophus cardinalis* werden beschrieben. Die systematische Stellung der Art wird diskutiert.

*Sphaerolophus* bildet gestielte Tröpfchenspermatophoren. Während der Spermatophorenstiel zwischen den Eugenitallippen ausgeformt wird, sammelt sich das Spermatröpfchen im Ductus ejaculatorius, wo es mit einer Sekrethülle umgeben wird. Anschließend wird das Tröpfchen auf den Stiel geklebt. Das Hüllsekret des Spermatröpfchens wird vom drüsigen Hodenteil sezerniert. Es ist dem Hodensekret III homolog, das bei *Abrolophus* die membranöse Krone der Spermatophore bildet (WITTE, 1975).

SUMMARY

The Spermatophore and the Functional Morphology of the Male Reproductive Organs of *Sphaerolophus cardinalis* (C. L. KOCH) (Acarina, Prostigmata).

The study is concerned with both the morphology of the spermatophore and the functional morphology of the male reproductive organs of *Sphaerolophus cardinalis*. The systematic position of the species is discussed.

*Sphaerolophus* produces stalked spermatophores. The stalk is formed between the eugenital lips, whereas the sperm drop is formed in the central part of the ejaculatory duct and is covered there by a thick layer of a secretion produced by the glandular part of the testis. The secretion is homologous to the secretion type III, which forms in *Abrolophus* species a membranous crown topping the spermatophore (WITTE, 1975). Sperm drop and stalk are glued together apparently by a secretion from a pair of glands entering into the ejaculatory duct.

The systematic position of *Sphaerolophus* next to *Abrolophus* within one subfamily (Callidosomatinae) is not justified.

MATERIAL UND METHODEN

*Sphaerolophus cardinalis* (C. L. KOCH, 1837) wurde nach der detaillierten Beschreibung von FRANKE (1940) bestimmt. Deutonymphen und Adulte wurden in den Monaten Juni bis September 1975 auf dem Dahlemer Feld, Berlin, gesammelt.

\* Anschrift des Verfassers : Dr. Harald Witte, Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie der Freien Universität, Königin- Luise- Str. 1-3. D-1 Berlin 33.

*Acarologia*, t. XIX, fasc. 1, 1977.

Zur Lebendbeobachtung wurden die Tiere in Film Dosen auf befeuchtetem Gipsboden gehalten.

*Histologie.* Tiere und Spermatothoren wurden in Bouin fixiert, über 3 Stufen Butanol in Paraplast überführt und zu Serienschnitten von 5  $\mu\text{m}$  Stärke verarbeitet. Diese wurden mit Mayers Hämalaun-Chromotrop 2 R oder mit Azan angefärbt.

Einige histochemische Nachweise wurden an mit Calcium-Formol fixiertem Material nach PEARSE (1968) durchgeführt : Sudanschwarz B auf Lipide an Spermatothoren und an Gefrierschnitten der ♂♂, Bromphenolblau auf Proteine, Alcianblau auf saure Mucopolysaccharide und Paraldehydfuchsin (nach Gabe) auf sulfatierte Mucopolysaccharide an Paraplastschnitten der ♂♂. Mit Paraldehydfuchsin wurden auch Spermatothoren angefärbt.

Ein Tier wurde während der Spermatothorenabgabe mit Chloräthyl eingeeist und mit Bouin fixiert.

## EINLEITUNG

Die bisher beschriebenen Spermatothoren terrestrischer Prostigmata-Parasitengona, wie sie durch ANDRÉ (1953) für Trombidiiden, LIPOVSKY et al. (1957) für Trombiculiden und THEIS and SCHUSTER (1974) für Calyptostomiden bekannt wurden, sind relativ einfach aussehende gestielte Tröpfchenspermatothoren. Innerhalb der Erythraeiden ist eine ähnliche Spermatothore von *Erythraeus regalis* bekannt (WITTE, 1975), während *Abrolophus*-Arten eine Spermatothore mit einer kompliziert gebauten Krone bilden (WITTE, 1975) und das Köpfchen der Spermatothore von *Balaustium* sp. nach PUTMAN (1966) mit einigen kurzen Zipfeln ausgestattet ist.

Die Histologie der Tröpfchenspermatothoren der Parasitengona wurde bisher nicht untersucht. Am Beispiel der Spermatothore von *Sphaerolophus cardinalis* soll dieser Spermatothorentyp hier genauer beschrieben werden und seine Morphologie und sein Bildungsmodus mit denen der Spermatothore von *Abrolophus*-Arten verglichen werden.

Über die Untersuchung der funktionellen Vorgänge bei der Spermatothorenbildung hinaus sollen die morphologischen Befunde zur Klärung der unsicheren systematischen Stellung von *Sphaerolophus* beitragen (vgl. GRANDJEAN, 1947, p. 12 und SOUTHCOFF, 1961, p. 530 ff).

## ERGEBNISSE

### 1. Die Spermatothore

Das Absetzen der Spermatothore konnte bei 4 ♂♂ beobachtet werden. Die Tiere setzten im Abstand von 5 bis 9 min 3, 4 bzw. 7 Spermatothoren ab. Das vierte Tier wurde beim Absetzen der zweiten Spermatothore betäubt und fixiert.

Die ♂♂ führen vor dem Absetzen der Spermatothore einen Kreistanz mit mehrfach wechselnder Laufrichtung aus und berühren dabei häufig mit der Genitalöffnung das Substrat. Der Absetzvorgang ähnelt dem von *Erythraeus* und *Abrolophus* (WITTE, 1975). Er soll deshalb bis auf einige Details, die für das Verständnis des Bildungsmodus notwendig sind und die im Kapitel 2.2. dargestellt werden, nicht näher beschrieben werden.

Köpfchen und Stiel der Spermatothore (Abb. 1 a) sind von milchig-weißer Farbe. Der Stiel ist relativ kurz (600-640  $\mu\text{m}$ ) und hohl. Er ist basal verdickt und von ovalem Querschnitt. Apikal ist er stark ausgedünnt und endigt mit einer schmalen Schale, die das Köpfchen trägt. Der verbreiterte Fuß des Stiels wird mit dem Substrat verklebt. Im Köpfchen ist das Spermatröpfchen, das einen Durchmesser von 200-230  $\mu\text{m}$  aufweist, von einer etwa 50  $\mu\text{m}$  dicken, erhärteten Schicht ellipsoider Sekrettröpfchen umgeben. Sie entsprechen nach Form, Größe und Anfärbbarkeit dem Hodensekret III (vgl. Kap. 2.1.). Die dicke Sekrethülle wird von einer zarten, homogenen äußeren Membran umgeben. Eine Sekrethülle, wie sie bei *Sphaerolophus* gebildet wird, konnte inzwischen auch in der Spermatothore von *Erythraeus regalis* (Abb. 1 c) gefunden werden, und

Sekret III wurde im Hoden dieser Art nachgewiesen. Bei *Abrolophus*-Arten bildet das Sekret die membranöse Krone der Spermatophore (Abb. 1 b).

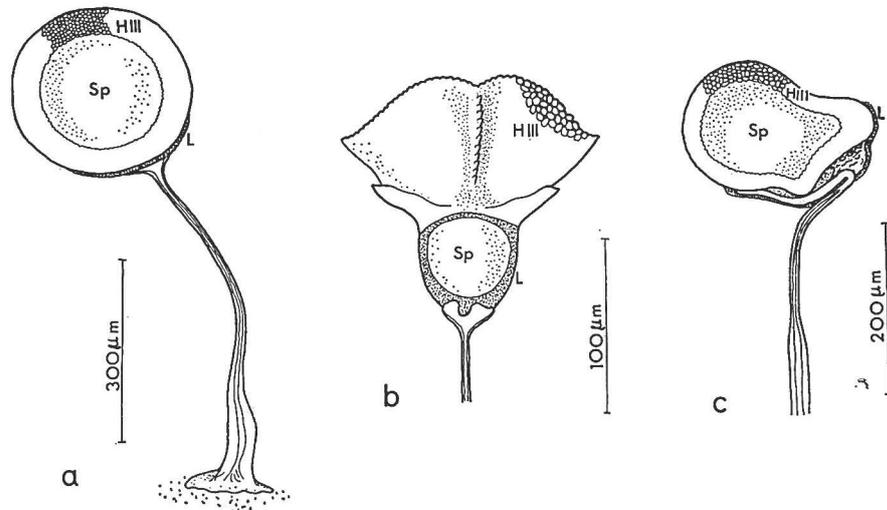


ABB. 1 : Spermatophoren von Erythraeiden (im optischen Schnitt). a) *Sphaerolophus cardinalis* ; b) *Abrolophus rubipes* ; c) *Erythraeus regalis*.

H III Hodensekret III, L Lipid, Sp Sperma.

Das Spermatophorenköpfchen läßt sich dort, wo es mit dem Stiel verklebt ist, mit Sudan-schwarz B anfärben. Das gleiche gilt für den Spermatophorenfuß. Wahrscheinlich dient, wie für *Abrolophus* bereits nachgewiesen (WITTE, 1975), das Lipid der hinteren Lateraldrüsen auch bei *Sphaerolophus* als Klebsekret.

## 2. Morphologie und Funktion der Genitalorgane

Die in diesem Kapitel verwandten Abkürzungen verweisen auf Abb. 2.

### 2.1. Testis und Vasa deferentia

Der Hoden von *Sphaerolophus* besteht aus 2 großen, lateral im Tier liegenden Schenkeln, die jeweils 3 anteriore und 2 posteriore Divertikel aufweisen. In ihrem posterioren Abschnitt sind beide Schenkel über eine Hodenbrücke miteinander verbunden. Anterolateral der Hodenbrücke verlassen die paarigen Vasa deferentia die Hodenschenkel.

Hoden und Hodenbrücke zeigen die von zahlreichen Milben bekannte Untergliederung in einen proximalen Keimzellenabschnitt und einen distalen drüsigen Hodenteil, in dessen Lumen Spermien und Hodensekrete gespeichert werden. Die Unterteilung des Hodens ist mit einer Aufgabenteilung der Zellen des Hodenepithels verbunden :

Die Zellen des dorsalen Hodenepithels sind für die Bildung der Spermatophore bedeutungslos. Sie erfüllen offenbar eine Funktion bei der Spermiogenese. Bei Tritonymphen und Adulten grenzen nur noch ihre Apices an das Hodenlumen und bilden die Grenze zwischen drüsigem Hodenteil und Keimzellenabschnitt (Diaphragma bei WITTE, 1975). Die großen Perikaryen liegen im Keimlager und sind hier jeweils einem Ballen (Lobulus) gleich weit entwickelter Keimzellen zugeordnet.

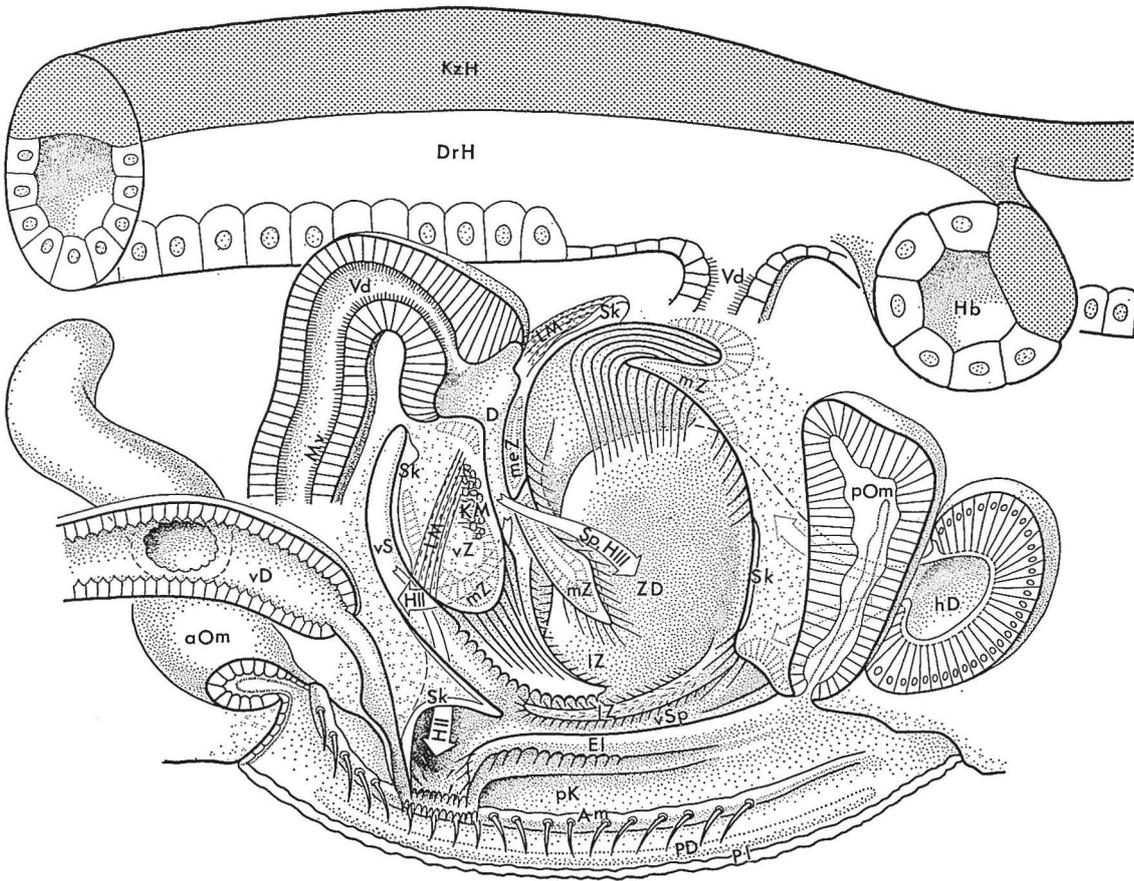


ABB. 2 : Männlicher Genitaltrakt von *Sphaerolophus cardinalis*. Schema. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Spermas und der Hodensekrete. Am Amphioidsklerit, aOm anteriores Organum membranoideum, D Ductus ejaculatorius, DrH drüsiger Hodenteil, EI Eugenitallippe, H II Hodensekret II (Stiel), H III Hodensekret III (Hülle), Hb Hodenbrücke, hD hintere Lateraldrüse, KM Konstriktor, KzH Keimzellenabschnitt, LM Levator, IZ laterale Zunge, meZ mediane Zunge, Mv Mikrovilli, mZ mucöse Zellen, PD Progenitaldrüsen, pK progenitale Kammer, PI Progenitallippe, pOm posteriores Organum membranoideum, Sk Sklerit, Sp Sperma, vD vordere akzessorische Drüse, Vd Vas deferens, vS vordere Sammeltasche des Ductus ej., vSp ventraler Spaltraum, vZ vordere Zunge des Ductus ej., ZD Zentralraum des Ductus ej.

Mit ihren Apices sind sie nur noch über einen schmalen Plasmastrang verbunden. Bei den Adulten sind eventuell einige der Epithelzellen der dorsalen Hodenwandung ganz ins Keimlager abgewandert. Während der Schlußphase der Spermiogenese liegen die Spermatozoen anscheinend in ihrem Zelleib. Vermutlich befinden sie sich hier in Nischen der Zelloberfläche, wie ALBERTI und STORCH (1976) es für Bdelliden nachweisen, bei denen jedoch alle Keimzellen in Verbindung mit *einer* somatischen Zelle stehen.

Das *ventrale Hodenepithel* ist zu einem großzelligen Drüsenepithel differenziert, das beim Adultus — entsprechend den Verhältnissen bei *Leptus*, *Erythraeus* und *Abrolophus* (WITTE, 1975) — 3 Sekrete sezerniert :

Hodensekret I läßt sich mit Azokarmin anfärben. Im Hodenlumen liegt es in Form sehr kleiner Tröpfchen, die — wie bei *Abrolophus* (WITTE und STORCH, 1973) — die einzelnen Spermien mit einem Sekretmantel umgeben.

Hodensekret II stellt wiederum das Stielmaterial der Spermatophore. Es liegt im Hoden in granulärer Form vor und ist mit Anilinblau anfärbbar.

Hodensekret III bildet kleine Tröpfchen von etwa  $3 \times 5 \mu\text{m}$  Durchmesser, die mit Paraldehydfuchsin anfärbbar sind. Das Sekret umgibt in der Spermatophore das Spermatröpfchen mit einer dicken Hülle.

Die *paarigen Vasa deferentia* (Vd) sind auf ganzer Länge mit einem Mikrovillisaum besetzt, mit dessen Hilfe — offenbar in ähnlicher Weise wie bei den bisher untersuchten Erythraeiden (WITTE, 1975) — die Grundflüssigkeit des Spermien-Sekret-Gemisches auf der Passage zum Ductus ejaculatorius resorbiert wird. Die einzelnen Komponenten der Spermatophore treten dadurch zu relativ homogenen Komplexen zusammen.

## 2.2. Distaler männlicher Genitaltrakt

Der ektodermale Abschnitt des Genitaltraktes der Erythraeiden-♂♂ gliedert sich in den Ductus ejaculatorius (D) mit den hinteren Lateraldrüsen (hD) und die progenerale Kammer (K) mit mehreren akzessorischen Drüsen.

### 2.2.1. Ductus ejaculatorius und hintere Lateraldrüsen

Die Morphologie des Ductus ejaculatorius zeigt bei *Sphaerolophus* und *Abrolophus* trotz der unterschiedlichen Spermatophoren eine weitgehende Übereinstimmung.

Vor der Einmündung des Vas deferens wird eine vordere Sammeltasche (vS) durch einen Steg und die distal anschließende vordere Zunge (vz) vom Ductus ejaculatorius abgeteilt. Die Sammeltasche dient als Pumporgan. Steg und vordere Zunge passen sich ihrer konkaven anterioren Wandung genau ein. Transversal verlaufende Konstriktormuskel (KM) im Bereich des Steges können dessen Krümmung verstärken und verengen so das Lumen der Sammeltasche. Levatoren (LM) können die vordere Zunge posteral ziehen und so die Tasche erweitern.

Die Sammeltasche saugt das Hodensekret II nach dessen Austritt aus dem Vas deferens ein, wobei Spermien und Sekret II offenbar durch reusenartig angeordnete kutikuläre Härchen zurückgehalten werden. Bei der Stielabgabe wird das Sekret anschließend kontinuierlich nach außen gepreßt.

Der Stiel wird im vorderen Winkel der Eugenitalöffnung zwischen den hier etwas auseinandertretenden und distad verlängerten Eugenitallippen (El) geformt.

Hinter der Einmündung des Vas deferens wird der Ductus ejaculatorius durch die mediane Zunge (meZ) erneut unterteilt. Ihr distales Ende weist eine tiefe mediane Aussparung auf, durch die Spermien und Hodensekret III in den Zentralraum des Ductus ejaculatorius gelangen können. In diesem werden sie offenbar durch die kutikulären Härchen der vorderen Zunge und der lateralen Zungen (lZ) zurückgehalten.

Für das Verständnis der Umhüllung der Spermamasse durch das Hodensekret III ist es wahrscheinlich bedeutungsvoll, daß Spermien nie in diesem Sekret gefunden werden, so daß eine Umhüllung durch passive Entmischung angenommen werden kann.

Der posteriore Teil des Ductus ejaculatorius, der als « Camera lamellosa » bei *Abrolophus*-Arten als Ausgußform für die Spermatophorenkrone dient, läßt auch bei *Sphaerolophus* wesentliche Merkmale der Camera lamellosa erkennen: Die lateralen Zungen (lZ) sind stark abgeflacht und gliedern vom Ductus ejaculatorius wiederum einen ventralen Spaltraum (vSp) ab, engen den Ductus jedoch nicht zu einem dorsalen Spaltraum ein. Das posteriore Ende des ventralen Spaltraums erweitert sich etwas und nimmt die *hinteren Lateraldrüsen* (hD) auf, die bei *Sphaero-*

*lophus* keine tubulären Anhangsdrüsen aufweisen. Der ventrale Spaltraum dient lediglich der Ausleitung der lipidartigen Sekrete (Sudanschwarz B-Nachweis) der hinteren Lateraldrüsen; doch können diese Sekrete auch über die dorsale Kante der lateralen Zungen in den Zentralraum des Ductus ejaculatorius gelangen. Da das Sekret bei *Sphaerolophus* nahezu farblos ist, kann sein Auftreten im Raum über den Eugenitallippen während der Spermatophorenbildung nicht direkt beobachtet werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß es hier — wie bei *Abrolophus* — erst nach der Abscheidung des Stiels und der Ausformung des Köpfchens erscheint. Vor dem Zusammenfügen von Stiel und Köpfchen wird die Anteroventralseite des Köpfchens von diesem Sekret umhüllt und anschließend mit dem Stiel verklebt. Bemerkenswert ist, daß das Köpfchen die Geschlechtsöffnung etwa in ihrer Mitte verläßt, während der Stiel aus ihrem anterioren Bereich austritt. Vor dem Absetzen des Köpfchens auf den Stiel rückt das Tier dementsprechend ein kurzes Stück vor.

*Härtung der Sekrete* : Das Stielsekret wird offenbar oxidativ gehärtet; denn es erstarrt erst, nachdem es die Eugenitallippen und das ölartige Lipid der vorderen akzessorischen Drüse (vD), das die progenitale Kammer füllt, passiert hat. Dem gleichen Härtungsmodus unterliegt anscheinend das Sekret III der Tröpfchenhülle; denn nach Abscheidung des Stiels werden Pro- und Eugenitallippen kurzfristig weit geöffnet, so daß Sauerstoff in den Ductus ejaculatorius eindringen kann. Die histochemischen Vorgänge bei der Härtung wurden bisher erst an *Abrolophus* studiert (WITTE, 1975). Es findet sich jedoch auch bei *Sphaerolophus* ein saurer Schleimfilm im Ductus ejaculatorius, der die Härtung von Sekretresten im Ductus verhindern könnte (Alcianblau-Nachweis).

### 2.2.2. Progenitale Kammer und akzessorische Drüsen

Die progenitale Kammer von *Sphaerolophus* zeigt deutliche Unterschiede gegenüber der bisher untersuchten Erythraeiden.

Die *vordere akzessorische Drüse* (vD) mündet unmittelbar vor dem anterioren Ende der Eugenitalöffnung in die progenitale Kammer. Sie ist aus 3 Tubuli zusammengesetzt, die sich erst kurz vor der Ausmündung der Drüse vereinigen. Histologisch ist das Drüsenepithel durch eine dünne kutikuläre Intima ausgezeichnet, die mit kurzen Stacheln besetzt ist. Das ölartige Sekret der Drüse (Sudanschwarz B) wird hauptsächlich in dem zwischen den Amphiodskleriten (Am) liegenden Raum angetroffen, der distal der Eugenitallippen liegt und nach unten durch die Borsten der Amphiodsklerite begrenzt wird. (Funktion der Drüse siehe Kap. 2.2.1.).

Im anterioren bzw. im posterioren Winkel der progenitalen Kammer münden das zweilappige *anteriore Organum membranoideum* (aOm) BZW. das unpaare *posteriore Organum membranoideum* (pOm). Diese Drüsen ähneln einander in ihrer Histologie, ihrem lipidartigen Sekret, das eine Proteinkomponente enthält (Bromphenolblau-Nachweis) und auf Grund der von den Zellapices losgelösten kutikulären Intima. Ich halte beide Drüsen den Organa membranoidea der übrigen Erythraeiden für homolog. Wahrscheinlich ist die wenig ins Körperinnere verlagerte Anordnung dieser Drüsen, wie sie z.B. bei *Erythraeus* vorliegt, ein phylogenetisch ursprünglicher Zustand (vgl. Remane, 1956, p. 222 ff). Aus ihm könnte durch stärkere Internation und Einingung des drüsig differenzierten Epithels auf begrenzte Bereiche die Drüsenanordnung von *Abrolophus* (vgl. WITTE, 1975) und *Sphaerolophus* entstanden sein.

Das Sekret der Organa wirkt sicherlich beim Schutz des Genitaltraktes gegen Feuchtigkeitsverluste mit.

*Sphaerolophus* weist außerhalb der Progenitallippen wie alle Erythraeiden ein Paar Genital-

näpfe auf. Ob das schmale, kleinzellige Drüsenband (*Progenitaldrüsen*, PD), das die Progenitallippen innerhalb der progenitalen Kammer begleitet, den inneren Genitalnäpfen der ♀♀ homolog ist, bleibt ungeklärt.

#### DISKUSSION

Bei der Diskussion will ich mich auf 2 Punkte beschränken : Auf die Bedeutung des Hodensekrets III für die Spermatophorenbildung und auf die Bedeutung meiner Befunde für die systematische Einordnung von *Sphaerolophus*.

1. Das Hodensekret III ist ein charakteristisches Sekret der terrestrischen Prostigmata-Parasitengona. Es findet sich — außer bei Erythraeiden — nach THEIS (1974) auch bei *Calyptostoma velutinus* und nach meinen Untersuchungen bei *Allothrombium fuliginosum*. Die Funktion des Sekrets ist zwar erst für *Erythraeus*, *Sphaerolophus* und *Abrolophus* bekannt (vgl. Kap. 1), doch ist es sehr wahrscheinlich, daß die Umhüllung des Spermatröpfchens, die sicherlich dem Schutz gegen Austrocknung dient, die ursprünglichere Funktion des Sekrets ist, die bei *Abrolophus* sekundär durch eine Lipidhülle ersetzt ist.

Der Beweis, daß die Hüllfunktion des Sekrets die phylogenetisch ältere ist, kann allerdings erst durch eine histologische Untersuchung der Spermatophoren der Calyptostomiden und Trombidiiden erbracht werden. Da diese nach THEIS und SCHUSTER (1974) bzw. nach ANDRÉ (1953) jedoch keine membranöse Krone aufweisen, Sekret III aber auch bei ihnen vorkommt, ist anzunehmen, daß es auch bei ihnen das Spermatröpfchen einhüllt.

2. Die systematische Stellung von *Sphaerolophus* ist umstritten. GRANDJEAN (1947, p. 12) stellt die Gattung bei seiner Aufteilung der Erythraeiden in Erythraeidae s. s. und Balaustiidae, die er im wesentlichen auf Grund von Larvalmerkmalen durchführt (1947, p. 12-13), zu den Erythraeidae s. s. Die systematische Stellung von *Sphaerolophus* muß jedoch auch nach dieser Arbeit als offen angesehen werden, da GRANDJEAN keine Larven der Gattung in seine Untersuchung einbezog.

SOUTHCOTT (1961) gliedert die Erythraeiden dagegen in 5 Unterfamilien. Besonders stark gewichtet er dabei die relative Lage der Augen zur Crista (Callidosomatinae, Leptinae und Myrmicothrombiinae sind nach diesem Merkmal definiert, lediglich Erythraeinae und Balaustiinae nach anderen). *Sphaerolophus* wird zusammen mit *Abrolophus* wegen der Lage der Augen hinter der Crista-Mitte zu den Callidosomatinae gestellt. Ich fand allerdings bei *Abrolophus* (WITTE, 1975) und *Sphaerolophus* über diese Ähnlichkeit hinaus keine nur diesen beiden Gattungen gemeinsamen Merkmale, die eine Monophylie der Callidosomatinae beweisen könnten. Hingegen läßt sich *sphaerolophus* durch eine Reihe von Merkmalen gegen *abrolophus* abgrenzen, die eine nähere Verwandtschaft bezweifeln lassen : die Form der Spermatophore, den Ductus ejaculatorius ohne Ausgußform für eine Spermatophorenkrone, die anterioren und posterioren Organa membranoidea, die Pharynxkonstriktoren, die bei *Abrolophus* fehlen. Allerdings wurden noch keine Merkmale gefunden, die *Sphaerolophus* ausschließlich mit den Vertretern einer anderen Unterfamilie teilt, die also eine eindeutige Zuordnung ermöglichen würden.

Die geringe Korrelation zwischen der inneren Organisation und der relativen Lage der Augen läßt über die Callidosomatinae hinaus daran zweifeln, daß das Merkmal der Lage der Augen zu Errichtung monophyletischer Unterfamilien innerhalb der Erythraeidae geeignet ist.

#### LITERATUR

- ALBERTI (G.) und STORCH (V.), 1976. — Spermiocytogenese, Spermien und Spermatophoren von Schnabelmilben (Bdellidae, Acari). — Acta Zoologica (im Druck).
- ANDRÉ (M.), 1953. — Observations sur la fécondation chez *Allothrombium fuliginosum* Herm. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 2<sup>e</sup> sér., 25 : 383-386.
- FRANKE (A.), 1940. — Parasitengona (Trombidiformes, Acari) aus dem Gimmlitzquellmoor bei Hermsdorf (Erzgebirge). — Zool. Anz., 129 : 153-158.

- GRANDJEAN (F.), 1947. — Étude sur les Smarisidae et quelques autres Erythroïdes (Acariens). — Arch. Zool. exp. gén., **85** : 1-26.
- LIPOVSKY (L. J.), BYERS (G. W.) und KARDOS (E. H.), 1957. — Spermatophores. The mode of insemination of chiggers (Acarina : Trombiculidae). — J. Parasit., **43** : 256-262.
- PEARSE (A. G. E.), 1968. — Histochemistry : theoretical and applied, vol. I, 3rd ed., 759 S. London : Churchill.
- PUTMAN (W. L.), 1966. — Insemination in *Balaustium* sp. (Erythraeidae). — Acarologia, **8** : 424-426.
- REMANE (A.), 1956. — Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, 2. Aufl., 364 S. Leipzig : Akad. Verlagsgesellschaft.
- SOUTHCOTT (R. V.), 1961. — Studies on the systematics and biology of the Erythraeoidea (Acarina), with a critical revision of the genera and subfamilies. — Aust. J. Zool., **9** : 367-610.
- THEIS (G.), 1974. — Monographische Bearbeitung der Milbenfamilie Calyptostomidae (Trombidiformes). — Unveröffentlichte Dissertation, Graz, 106 S.
- THEIS (G.) und SCHUSTER (R.), 1974. — Gestielte Tröpfchenspermatophoren bei Calyptostomiden (Acari, Trombidiformes). — Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark, **104** : 183-185.
- WITTE (H.), 1975. — Funktionsanatomie der Genitalorgane und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes). — Z. Morph. Tiere, **80** : 137-180.
- WITTE (H.) und STORCH (V.), 1973. — Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Hodensekreten und Spermien der trombidiformen Milbe *Abrolophus rubipes* (Trouessart, 1888). — Acarologia, **15** : 441-450.

Paru en Septembre 1977.