

## Zur Taxonomie, Lebensweise und parasitophyletischen Evidenz der Federlingsgattung *Struthiolipeurus* sensu lato (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)

Eberhard Mey<sup>1</sup>

Mit 58 Abbildungen und 7 Tabellen

### Abstract

On Taxonomy, Bionomic and Parasitophyletic Evidence of the Feather Louse Genus *Struthiolipeurus* sensu lato (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)

The c. 80 Mill. years old ischnoceran chewing louse genus *Struthiolipeurus* s. l. parasitizing both Struthionidae (Africa) and Rheidae (South America) only is revised. *Archolipeurus* nov. gen. and *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec. are described and illustrated. *A. nandu*, *A. renschi*, *St. andinus*, *St. stresemanni* and *St. struthionis* (incl. egg and larvae) are redescribed. Lectotypes are designated for both *A. nandu* and *St. andinus*. Except for the sibling species pair *St. struthionis* – *St. stresemanni*, all other species are clearly distinguished from each other by morphological characters.

An abdominal organ of unknown function (may be a sensillus) is situated on each side of segments ii to viii. Data are given about some details of life cycles of *St. struthionis*: the importance of the functional unit of mandibles and asymmetric ventral preantennal region for host attachment, mating sequence (copulatory posture is subfeminal, timing of mating occurs for up to 18 h), life expectation apart from the host (25–26 d) and hyperparasitism by a mite. *St. struthionis* is found as a secondary colonizer on captive *Rhea americana* only.

The hospital-geographical distribution is listed. Some problems regarding chewing lice material collected from wild versus captive birds are outlined. As indicated by two species of both *Struthiolipeurus* and *Meinertzhageniella*, *Pterocnemia* comprises two geographically isolated species: *penmata* in the southern area of South America, *tarapacensis* in the northern ones. *Struthiolipeurus* (and *Archolipeurus*) suggest a strong relationship between Struthionidae and Rheidae. This evidence is discussed in connection with the ostrich-rhea divergence (vicariant and dispersal hypothesis). *Struthiolipeurus*/*Archolipeurus* may have originated on a common palaeognathous ancestor in the mid-Cretaceous of the Southern Hemisphere. A key is provided for the identification of the species of *Archolipeurus* and *Struthiolipeurus* and for the genus *Meinertzhageniella*.

**Key words:** Ischnocera, Meinertzhageniellidae, *Archolipeurus* nov. gen., *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec.; South America, Africa; Struthionidae (*Struthio*), Rheidae (*Rhea*, *Pterocnemia*); life cycle, functional morphology, hyperparasitism, distribution, phyletodiagnostic, key.

### 1. Einleitung

Die Vogel-Ischnozere *Struthiolipeurus* sensu lato verdient besonderes Interesse. Nicht nur ihre außergewöhnlich erscheinende Morphologie, sondern auch die Tatsache, daß sie neben anderen Ekto- und auch Endoparasiten offenbar nur auf Strauß (in Afrika) und Nandus (in Südamerika) vorkommt, halten Indizien bereit, die Aufschluß sowohl über die Stammesgeschichte der Ischnocera als auch über die ihrer Wirtsgruppen zu versprechen scheinen. Diese Einsicht ist nicht neu, im Ansatz erstmals von Harrison (1914) vorgetragen. Doch den Versuch zu einer ihr ge-

bührend Rechnung tragenden Untersuchung hat seither noch niemand unternommen, wenn man von der eidionomischen Studie Stefan von Kélers 1960 absieht. So erweist sich der Kenntnisstand über die Taxonomie von *Struthiolipeurus* s. l. als erstaunlich mager. Vorliegender Studie ist daher zur Aufgabe gestellt, diese Gattung alter Auffassung zu revidieren, neue Beobachtungen über ihre Lebensweise vorzustellen und im Zusammenhang damit sowie ihrer hospital-geographischen Verbreitung parasitophyletische Überlegungen zu diskutieren. Daß bei all dem manche Kenntnislücke deutlich wird, liegt in Absicht und Natur der Sache.

<sup>1</sup> Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum Heidecksburg zu Rudolstadt, Schloßbezirk 1, D-07407 Rudolstadt.

Erhalten Frühjahr 1997, angenommen Herbst 1997; communicated by M. Uhlig

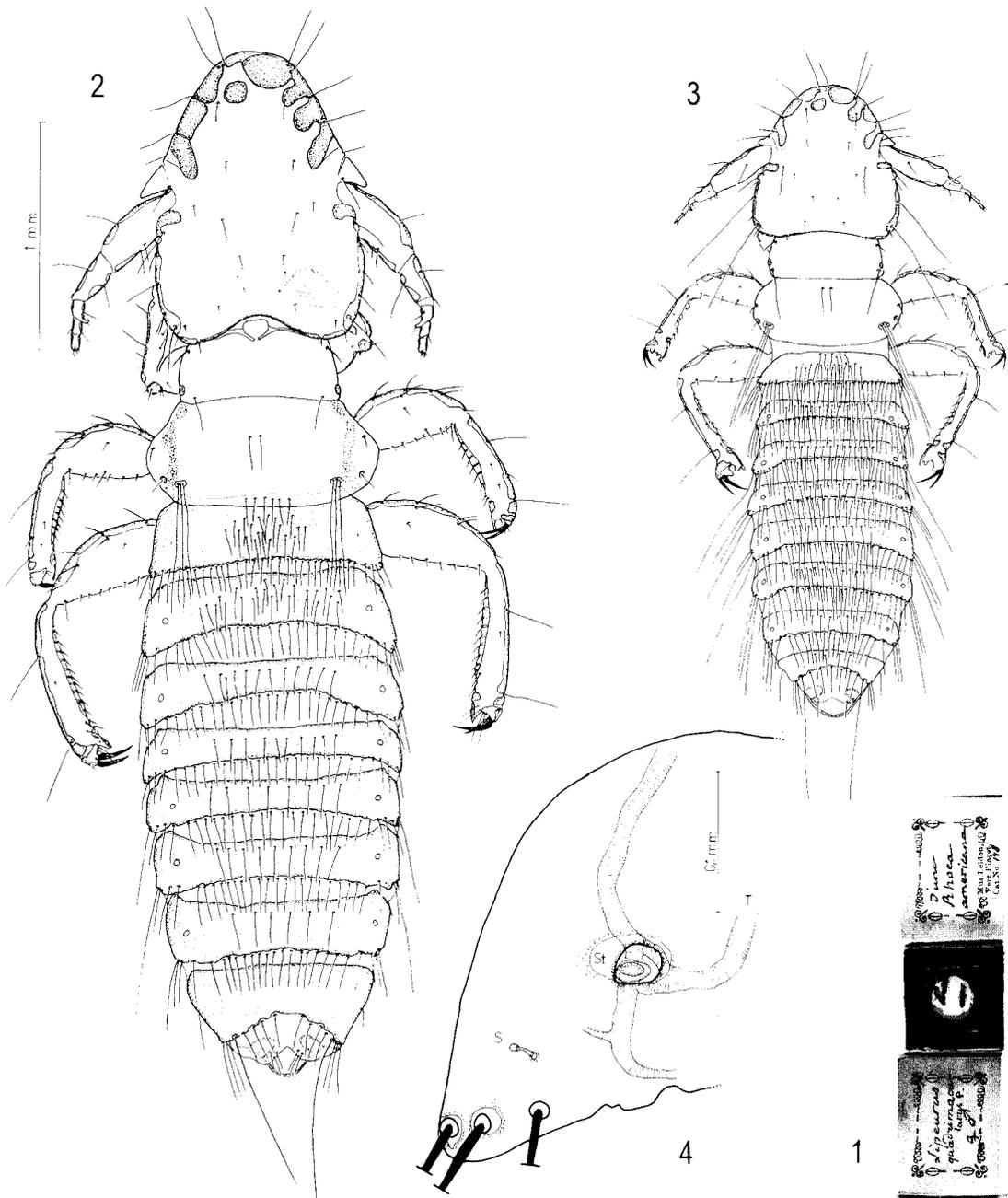


Abb. 1–4. **1** Originalpräparat ( $6,5 \times 2,4 \times 0,6$  mm) mit angeschliffenen Kanten aus der Kollektion Edouard Piaget (1817–1910) im Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden. Die im wasserlöslichen Medium eingeschlossenen Individuen von „*Lipeurus quadrimaculatus* P.“ = *Struthiolepeurus struthionis* (Gervais) waren (1993) nicht mehr transparent. Sie wurden in Kanadabalsam umgebettet. – Foto: Lösche. **2–3** Männchen (dorsal) von *Archolipeurus nandu* (2) und *Struthiolepeurus struthionis* (3). **4** In das Abdominaltergit (hier das iii. von *Archolipeurus nandu*) ein- und ausführendes röhrenartiges Sinnesorgan (S) zwischen Stigma (St; T, Trachee) und Segmentaußenecke. Bei allen *Archolipeurus*- und *Struthiolepeurus*-Arten (z. T. modifiziert) jederseits auf dem ii.–viii. Tergopleurit vorhanden.

## 2. Material und Methoden

Insgesamt konnten 294 Individuen aus sechs Arten auf Totalpräparaten untersucht werden. Bis auf zwei Arten (*Struthiolepeurus struthionis* und *St. stresemanni*) sind dabei alle

anderen nur mit wenigen Individuen vertreten. Bis auf *St. struthionis* lagen mir von allen Spezies Typen bzw. Typide vor (Abb. 1).

Von folgenden Institutionen (mit vorangestelltem Kürzel) stand mir Material zur Verfügung:

- ISZB – Institut für Systematische Zoologie im Museum für Naturkunde, Zentralinstitut der Humboldt-Universität zu Berlin  
 IPZW – Institut für Parasitologie und Zoologie der Veterinärmedizinischen Universität Wien  
 NHML – The Natural History Museum, London  
 NMNH – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.  
 NNML – Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden  
 NMR – Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum Heidecksburg, Rudolstadt  
 ZIMH – Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Beobachtungen über Lebensweise und Verhalten von *St. struthionis* waren im Frühjahr 1994 möglich, nachdem mir Herr U. Traxel aus adulten Nandus (= Sekundärwirt) aus dem Tierpark Altenholz bei Kiel mehrere Aufsammlungen zukommen ließ. Auch die Federn von anderen Ratiten sind jeweils aus den Flanken von lebenden Wirten entnommen. Federlinge mit Federn wurden in Gläser verbracht und regelmäßig (mehrmals tags und nachts) mit Lupe und/oder Binokular kontrolliert. Zwei Experimente zur Ermittlung der Überlebensdauer von *St. struthionis* absichts vom Wirt wurden durchgeführt:

Experiment 1 (Tab. 6): 17 Imagines (8 ♂, 9 ♀) und 7 Larven (1 L I, 5 L II, 1 L III) am 3. 5. 1994 von einem lebenden adulten Nandu (*Rhea americana*) mit drei Federn (ca. 18 cm lang, Fahne 3–4 cm breit) und einem dunigen Fahnenfragment aus dem Flankenbereich entnommen. Federlinge mit diesen Federn in opake Glaskrüge (8 × 9,5 × 9,5 cm) mit Schraubdeckel gegeben. Die Temperatur im Glas betrug ca. 20 °C und schwankte entsprechend der Umgebungstemperatur im Zimmer um ±5 Grad. Relative Luftfeuchte im Zimmer ca. 70%.

Experiment 2 (Tab. 7): 25 Imagines (14 ♂, 11 ♀) und 13 Larven (1 L I, 7 L II, 5 L III) am 11. 5. 1994 (15.00 Uhr) von einem Nandu auf drei zufällig aus dem Flankenbereich herausgezupften Federn (ca. 20 cm lang, Fahne ca. 4 cm breit). Die Federlinge wurden zwei Tage später auf vier gleichgroße Gläser (unter ähnlichen Bedingungen wie in Experiment 1) so verteilt:

- 2 ♂, 11 Larven verblieben auf den drei Federn von *Rhea americana*
- 5 ♂, 1 ♀ auf 8 (doppelfahnen) Federn (ca. 20 cm lang, Fahnen ca. 1,5 cm breit) von *Dromaius novaehollandiae*
- 1 ♂, 5 ♀ auf 6 (natürlicherweise sehr lichten) Federn (9 cm lang, Fahne ca. 2 cm breit) von *Casuaris* sp.
- 5 ♂, 3 ♀, 2 Larven auf 2 (sehr dichten) Federn (ca. 21 cm lang, Fahne ca. 9 cm breit) von *Struthio camelus*.

Die Beobachtungen wurden protokolliert.

Die Zeichnungen fertigte ich mittels Zeichenspiegel unter dem Durchlichtmikroskop an. Alle Messungen an den Kerfen erfolgten, bis auf eine Ausnahme (KLI, s. unten), nach Mey. Veröff. Naturkundemus. Erfurt 1985, 32–43.

Für die Körpermaße, alle in Millimeter (mm) angegeben, sind diese Abkürzungen verwendet:

- GL – Gesamtlänge
- KLm – Kopflänge (gemessen in der Medianen)
- KLI – Kopflänge (gemessen parallel zur Medianen von Vorderkopfspitze bis zum hinteren Schläfenrand = maximale Kopflänge)
- KB – Hinterkopfbreite (ohne Ommatidium)
- KI – Kopfindex (Quotient aus KLm:KB)
- PB – Prothoraxbreite
- MB – Mesometathoraxbreite
- AB – Abdomenbreite
- GL – maximale Länge des männlichen Genitale

### 3. Systematischer Teil

#### 3.1 *Struthiolepeurus sensu lato*

Cummings (1916) errichtete *Struthiolepeurus pro Lipeurus* (pro parte) der Struthioniden ausdrücklich nur auf die Piagetschen Formen *Lipeurus asymmetricus* (= Generotypus) und *L. quadrimaculatus*, die von Strauß und Nandus aus dem Zoologischen Garten von Rotterdam gesammelt und beschrieben worden waren. *L. asymmetricus* und *L. quadrimaculatus* erwiesen sich nach der subtilen Untersuchung von Kélers (1960) als Synonyme. Sie beziehen sich auf ein und dieselbe von Piaget übersehene Art (*L. struthionis* Gervais), während eine andere (*stresemanni*) bis dato noch ohne Namen geblieben war. Drei weitere, inzwischen namhaft gemachte *Struthiolepeurus*-Arten (*renschii*, *nandu* und *andinus*) konnte von Kéler mangels originalen Materials nicht revidieren. So blieb es bei der alten Cummingschen Gattungsbeschreibung, der folgende Merkmale seinerzeit zugrundegelegt worden waren: 1. schlank (lapeuroid), 2. Antennen sexualdimorph, 3. vorderer ventraler Rand des Kopfes asymmetrisch, 4. rechte Mandibel durch basalen Fortsatz viel größer als linke, 5. bestimmte Strukturen des Endothorax, 6. Abdomen mit schmalen transversalen Tergiten, 7. zwei Reihen Schwertborsten auf jedem Tergit, 8. Borsten an den Tergitseiten zahlreich und ziemlich lang und 9. männlicher Genitalapparat charakteristisch.

Alle 5 zu *Struthiolepeurus* gestellten Spezies beiderlei Geschlechts lassen sich m. E. auf den ersten Blick in kleine (KL < 4 mm) und große (KL > 4 mm) trennen. Beide Gruppierungen unterscheiden sich außerdem wesentlich u. a. an den Sklerotisationen des Abdomen und in manchen bedeutsamen chaetotaxischen Details. Danach ist zu erwarten, daß sie auf ihren Wirten getrennte ökologische Nischen einnehmen. Zumal für sie synhospitalen Vorkommen belegt ist. Somit ist eine generische Sonderung beider in Rede stehender Artengruppen nahegelegt. Andererseits verbindet beide der gemeinsame Besitz von einigen abgeleiteten Merkmalen. Seitenkonstante Kopfasymmetrie, grundsätzlich ähnliches Beborstungsmuster von Kopf, Thorax und Abdomen, mediade Makrochaete in Stachelreihe am Hinterrand des vi. abdominalen Lateralstermits der Weibchen (Abb. 42) und ähnliche männliche Genitalien bezeugen ihre enge verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit. Angesichts des enormen, aus ihrer geographisch-hospitalen Verbreitung extrapolierten phylogenetischen Alters

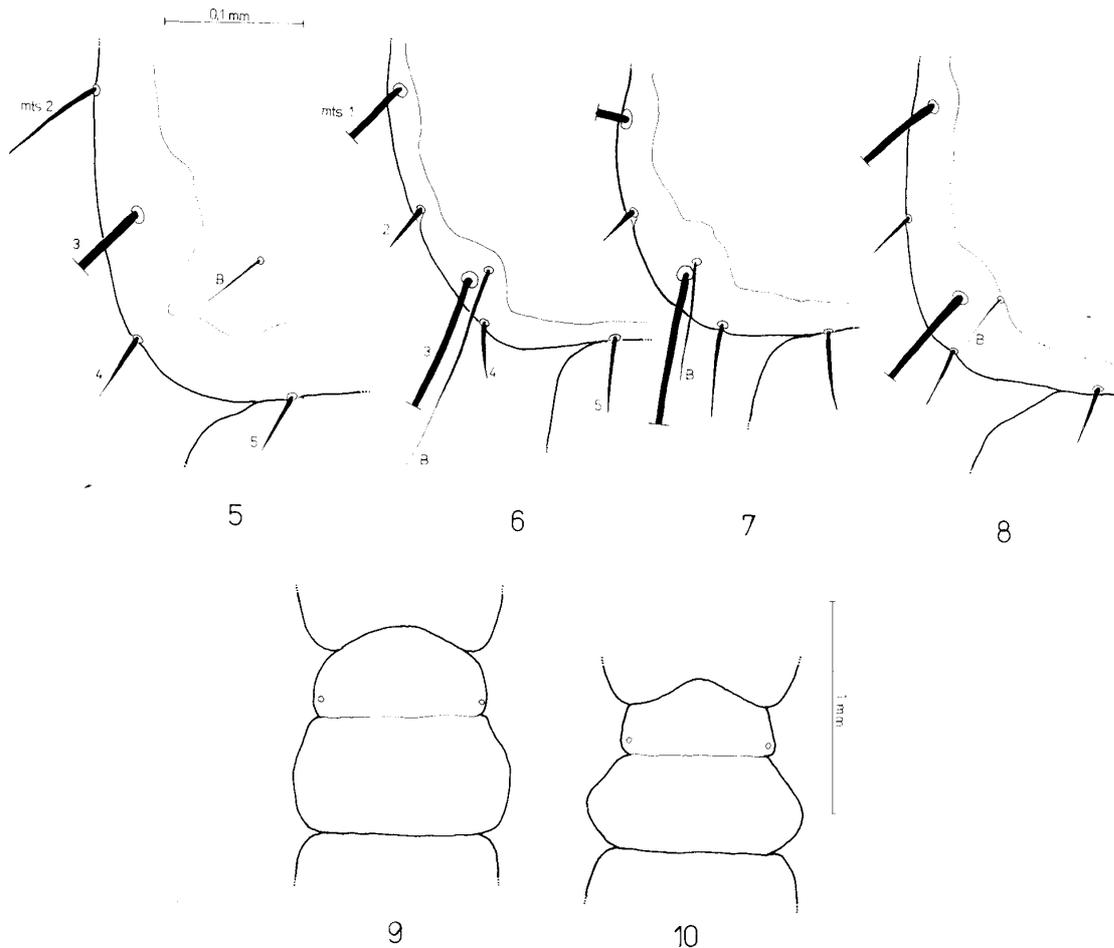


Abb. 5–10. 5 Schläfenbeborstung der Weibchen von *Archolipeurus nandu*, 6 *Struthiolipeurus andinus*, 7 *St. chilensis* n. sp. und 8 *St. struthionis*. – mts 1–5, Schläfenborsten 1–5; B, Beiborste von mts 3. 9–10 Thorax-Form von *Archolipeurus renshi* (9) und *A. nandu* (10), ♂.

von ca. 80 Mill. Jahren haben wir es aber bei beiden Artengruppen mit zwei lange getrennten Entwicklungslinien zu tun. Daher wird vorgeschlagen, *Archolipeurus* nov. gen. von *Struthiolipeurus* Cummings, 1916 auch nomenklatorisch zu scheiden.

Die Familien-Klassifikation bei den Vogel-Ischnocera befindet sich noch immer in einem recht frühen Stadium ihrer Entwicklung. Kladi-stische Analysen liegen nicht vor. Nach dem weitgefächerten empirischen System Eichlers (1963) gehört *Struthiolipeurus* s. l. nur neben *Meinertzhageniella* und *Falcolipeurus* (die jeweils eigene Unterfamilien bilden) zu den Meinertzhageniellidae (vgl. aber Mey 1994: 65). Dagegen *Struthiolipeurus* in die gewiß polyphyletische Familie Philopteridae sensu Hopkins & Clay (1952) einzuordnen, bietet keinen besseren Kompro-miß.

### 3.2 *Archolipeurus* nov. gen.

Abb. 2, 4–5, 9–19, 24–25, 57

Typusart: *Struthiolipeurus nandu* Eichler, 1950

Die Gattung umfaßt zwei deutlich getrennte Spezies mit unbestätigter Kennwirtzugehörigkeit, die bisher nur in Zoos auf *Rhea*, *Pterocnemia* und *Struthio* gefunden wurden.

Habitus (♂) s. Abb. 2, Körperlänge 4,0 bis 5,2 mm, Hinterkopfbreite >1 mm. ♂ gleichgroß oder kleiner als ♀. Antennen sexualdimorph (vgl. Abb. 2 und 57).

Schläfenborstengarnitur ähnlich der von *Struthiolipeurus*, jedoch sind Augenborste und Schläfenborsten (mts 1 und 3) als Makrochaeten nicht länger als die Antennen. Beiborste von mts 3 (Abb. 5) kurz und submarginal, den Schläfenrand nicht erreichend. Pronotum anterior-lateral

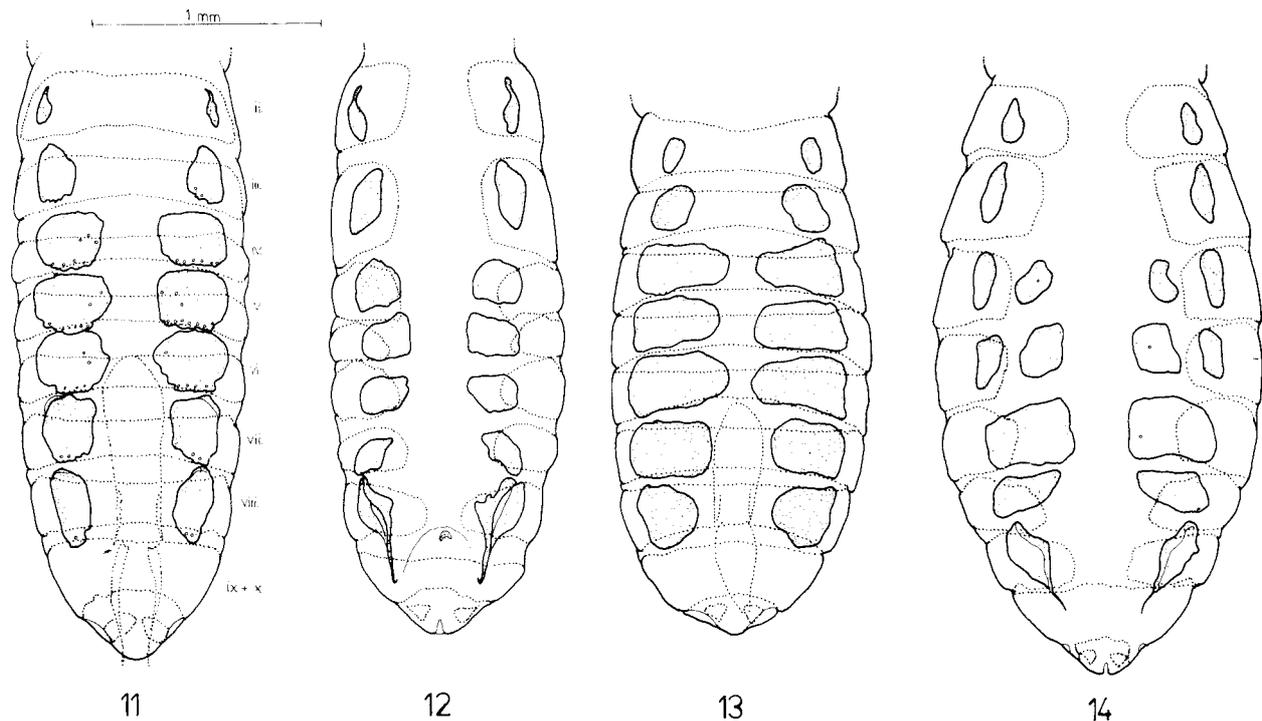


Abb. 11–14. Sternale und tergale (gestrichelt) Abdominalplatten von *Archolipeurus nandu* (♂, 11; ♀, 12) und *A. renschi* (♂, 13; ♀, 14). Umriß des männlichen Genitale jeweils gestrichelt.

jederseits mit einem kräftigen Stachel. Posterior-lateral am Mesometanotum jederseits von proximal zu distal eine Makrochaeten-Dreiergruppe, ein Trichobothrium und ein Stachel. Zentrales Borstenpaar auf dem Mesometanotum etwa in der Mitte desselben. Im Bau der Hüften gibt es deutliche (von mir nicht weiter untersuchte) Unterschiede zu *Struthiolipeurus*. Auffallend ist jederseits eine Chitinleiste, die fast waagrecht vom Episternum zwischen Mittel- und Hintercoxen bis zur Körpermitte reicht. Proximale Innenseite der Femora II und III mit jeweils in zwei Reihen stehenden kurzen hyalinen Stacheln (Femur II 4–10, Femur III 5–12). Auf ii. bis viii. Tergit stets posterior-distal vom Spiraculum (ii. Tergit mit Spiraculum-Rudiment) eine feine Röhre (Sinnesorgan !?) mit zwei dorsalen Öffnungen (Ein- und Ausgang) (Abb. 4). Bei *Struthiolipeurus* ist diese „Sinnesröhre“ nur auf dem ii. und/oder iii. Tergit in derselben Position zu finden, dagegen auf dem iii.–viii. stets proximal-lateral vom Spiraculum. Weibchen mit ungleichgroßen, z. T. geteilten Lateralsterniten auf dem ii.–vii. Abdominalsegment (Abb. 12 und 14). Terminalia s. Abb. 16 und 17. Tergopleurit ii und iii bei den ♀ annähernd gleichgroß, die folgenden jedoch deutlich kleiner (Abb. 12 und 14). Die miteinander vollständig verschmolzenen Tergite ix und x bilden beim ♂ eine breite Platte,

die bei *Struthiolipeurus* im Verhältnis bedeutend schmaler ist (vgl. Abb. 2 und 3). Abdomen (für Vogel-Ischnozeren ungewöhnlich) dicht mit kurzen Schwertborsten besetzt, noch zahlreicher als bei *Struthiolipeurus* (z. B. Tergite ii und iii der ♀ von *A. nandu* mit 80–100, bei *St. struthionis* und *stresemanni* 40–70). Makrochaeten sowie lange und kurze Stacheln sind auf die Körperseiten beschränkt, während sich die kurzen Schwertborsten (Abb. 15) auf den inneren Bereichen der Körperoberfläche konzentriert finden (ähnlich bei *Struthiolipeurus*).

**Derivatio nominis:** Kompositum aus dem griechischen *archaios* (= uralt, ursprünglich) und dem alten, gleichfalls aus dem Griechischen stammenden Nitzschen Gattungsnamen *Lipeurus*.

### 3.2.1 *Archolipeurus nandu* (Eichler, 1950)

Abb. 2, 4–5, 10–12, 15–16, 18, 24, 57

*Struthiolipeurus nandu* Eichler, 1950 (Zool. Gart., NF, 17, 258ff., Abb. 3–5).

*Struthiolipeurus nandu* Eichler fide Meister 1958 (Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg 1, 445ff., Abb. 4).

*Struthiolipeurus nandu* [sic!] Eichler fide Dominquez de Tena et al. 1976 (Rev. Ibér. Parasitol. 36, 167ff., Abb. 1–2) – Erster Fund von *nandu* auf *Struthio camelus* (von einem Individuum des Zoologischen Garten Córdoba, Spanien). Überläufer ex *Rhea americana*?

„*Struthiolipeurus*“ *renshi* Eichler fide Mey 1994 (Mitt. Zool. Mus. Berlin 70, 19–21, Abb. 6) – Fehlbestimmung.

Kennwirt: *Rhea americana* ssp.

Material: 6 ♂, 6 ♀, 4 Larven, davon 2 ♂, 3 ♀, 1 Larve („Typenserie“, WEC 2914; davon 1 ♀, 1 Larve in coll. ISZB, alle anderen in coll. ZIMH) 22. 8. 1948 Zoo Halle a. d. Saale, leg. R. Piechocki; 1 ♀ (ZIMH) Dezember 1956 Hagenbecks Tierpark Hamburg, leg. G. Meister; 4 ♂, 2 ♀, 2 Larven (NMR, M. 8091. a–g) 2. 12. 1980 Tierpark Berlin, leg. P. Sömmer. In der Originalbeschreibung von *St. nandu* ist kein Holotypus ausgewiesen. Die vier Exemplare (2 ♂ bzw. 2 ♀ auf je einem Objektträger, mit entfernter Originalbeschriftung!) des ZIMH bezeichnet Weidner (1966: 261) als „Paratypoid“, was offenbar auf die erst nach der Erstbeschreibung von Eichler vorgenommene Beschriftung der Präparate zurückzuführen ist. Es ergibt sich die Notwendigkeit, für *Struthiolipeurus nandu* Eichler, 1950 einen Lectotypus festzulegen, wozu ich das ♂ links auf dem Objektträger in coll. ZIMH bestimme. Das andere auf demselben Objektträger befindliche ♂ (rechts) wird hierdurch ebenso zum Paralectotypoid erklärt, wie die 2 ♀ in coll. ZIMH und 1 ♀ in coll. ISZB.

Beschreibung – ♂: Habitus und dorsale Beborstung wie in Abb. 2. Schläfenbeborstung von der des ♀ (Abb. 5) nicht verschieden. Körperlänge 4,1–4,38 mm (weitere Maße s. Tab. 1). Abdominalplatten wie in Abb. 11. Tibia II proximal mit insgesamt 5–6, Tibia III mit 9–10 kurzen dicken hyalinen Stacheln. Anzahl der Abdominalborsten (soweit nicht anders angegeben alles kurze Stacheln; n = 3): tergal (Anordnung wie in Abb. 2) – ii., 55–64 (5–6/18–22/29–37); iii., 48–71 (14–29/27–42); iv., 26–49 (10–12/24–37); v., 34–47 (8–10/24–34); vi., 33–46 (8–13/25–33); vii., 33–51 (9–18/24–33); viii., 24–34 (6–12/17–22 incl. 1 Trichobothrium eben-

so dünn, wie an Mesometathorax); ix., 4 (2–4); x., 11–13 (ix. und x. Tergit miteinander verschmolzen); xi., 6. Sternal – Borstenanordnung: ii.–viii. mit je zwei Borstengruppen, die anteriore stets median als Borstenfleck, die posteriore in Reihe von Außenrand zu Außenrand der Lateralsternite. Sternit ix. jederseits submarginal-lateral 2 Makrochaeten. Ab Hinterrand x. Segment und xi. dicht mit Borsten (meist Makrochaeten) besetzt. Anzahl (n = 3): ii., 2; iii., 47–52 (21–30/22–26); iv., 46–50 (17–26/20–31); v., 39–52 (14–22/23–33); vi., 36–43 (17–20/19–23); vii., 42–49 (19–25/16–24); viii., 20–31 (5–17/15–20); ix., jederseits 2; x. + xi., ca. 25–30. Pleural (jederseits) – ii., 2; iii.–iv., 3–5; v., 4–5; vi., 2–5 (incl. 1 Makrochaete); vii.–viii., 3–4 (incl. 2 Makrochaeten); ix., 2–4 (incl. 2 Makrochaeten); x., 3 (incl. 2 Makrochaeten). Genitale s. Abb. 18. Aedoeagus s. Abb. 24. In Seitenansicht sind die Parameren leicht dorsad gekrümmt und apikal mit zwei Hakenfortsätzen (wie bei *Struthiolipeurus* spp., s. Abb. 23) versehen.

Beschreibung – ♀: Durchschnittlich mit 4,12–4,78 mm Körperlänge größer als ♂ (vgl. Tab. 1). Kopf (dorsal) mit Chaetotaxie wie in Abb. 57 (beachte Antennen). Abdominalplatten wie in Abb. 12. Tibia II mit insgesamt 9–19, Tibia III mit 11–12 hyalinen Stacheln wie beim ♂. Abdominalborsten (soweit nicht anders angegeben nur kurze Stacheln) – Anordnung: tergal – ii.–viii., posterior eine Borstenreihe über gesamte Segmentbreite, davon anterior median, zwischen den Tergiten ein dichtes Borstenfeld; ix. (nicht geteilt wie die anderen Tergite) marginal-medial am Vorder- und Hinterrand je 1 Borstenpaar. Sternal – ii., borstenfrei!; iii., zwischen den Lateralsterniten 1 Borstenreihe; iv.–vi., 1 Borstenreihe über gesamte Segmentbreite, davon anterior ein medianes Borstenfeld. Termina-

Tabelle 1  
Körpermaße und Kopfindex von *Archolipeurus nandu* (Eichler).

	♂♂					♀♀						
	Lectotypus	Paralectotyp				Paralectotyp						
GL	4,24	4,12	4,10	4,19	4,15	4,38	4,45	4,78	–	4,12	4,54	4,56
KLm	1,11	1,11	1,12	1,14	1,12	1,19	1,15	1,20	1,22	1,10	1,26	1,23
KLI	1,21	1,23	1,24	1,25	1,22	1,28	1,31	1,33	–	1,21	1,22	1,23
KB	0,93	0,89	0,92	0,93	0,91	0,94	0,94	0,96	1,03	0,93	1,01	1,03
KI	1,19	1,25	1,22	1,23	1,23	1,27	1,22	1,25	1,18	1,18	1,25	1,19
PB	0,73	0,65	0,75	0,70	0,72	0,82	0,70	0,75	0,78	0,78	0,82	0,82
MB	0,96	0,85	0,98	1,00	1,00	–	0,93	–	1,03	0,97	1,07	1,10
AB	1,01	0,98	1,10	1,06	1,05	–	0,98	1,28	–	0,91	–	1,19
GE	1,19	1,08	1,21	1,19	1,18	1,21						

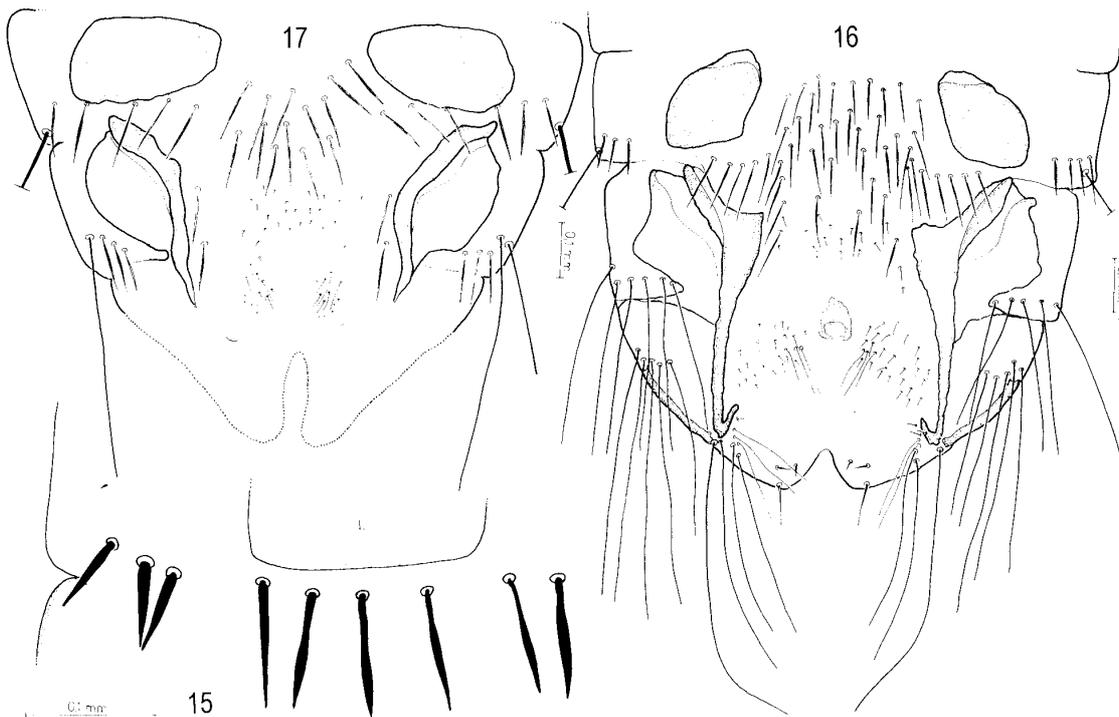


Abb. 15–17. **15** Beborstung des iv. Abdominalsegments am Lateralsternit (L) bei *Archolipeurus nandu*, ♀. Beachte rechts fettes Stachelpaar, langen Stachel und links Schwertborsten. **16** Terminalia (ventral; ab viii. Segment) von *Archolipeurus nandu*. **17** Terminalia (ventral, ab viii. Segment) von *Archolipeurus renschi*, ♀. – Beborstung und Strukturen im gestrichelten Bereich waren am vorliegenden Material nicht erkennbar

lia wie in Abb. 16. Anzahl ( $n = 1$ ): tergal – ii.–iii., ca. 80–100; iv., 49 (39/19); v., 39 (19/20); vi., 30 (13/17); vii., 30 (13/17); viii., 28 (13/15 incl. Trichobothrium); ix., 4; x., 2. Sternal – ii., 0; iii., 26; iv., 45 (17/28); v., 37 (12/25); vi., 27 (15/22 incl. 2 Makrochaeten); ab vii. s. Abb. 16. Pleural (jederseits) – ii., 1; iii., 4; iv., 1; v., 2; vi., 2 (incl. 1 Makrochaete); vii., 2 Makrochaeten; viii., 3 (incl. 1 Makrochaete); ix., 2 Makrochaeten.

Eine chaetotaxische Besonderheit findet sich auf dem ventralen Abdomen, und zwar auf dem iv. Segment fast pleural: ein fettes Stachelpaar (s. Abb. 15).

Differentialdiagnose: *Archolipeurus nandu* und *A. renschi* sind morphologisch so verschieden, daß sie wahrscheinlich nicht näher miteinander verwandt, d. h. keine Schwesterarten sind. Der etwa ebenso große *A. nandu* unterscheidet sich von dem gedrungenen wirkenden *A. renschi* in folgenden Merkmalen (wobei weitere insbesondere chaetotaxische an besseren Serien als den hier vorliegenden nachzuweisen sein werden):

- Hinterkopf- und Thoraxform (Abb. 9 und 10)
- abdominale Lateralsternite (Abb. 11–14)

- Stachelpaar am iv. Sternit der ♀ (Abb. 15), bei *A. renschi* fehlend
- männlicher Genitalapparat (Abb. 18 und 19) incl. Aedoeagus (Abb. 24 und 25)
- Terminalia der ♀ (Abb. 16 und 17)

Mit der Entdeckung weiterer *Archolipeurus*-Arten ist zu rechnen. Wenn es sich bestätigen sollte, daß tatsächlich *nandu* auf *Rhea* und *renschii* auf *Pterocnemia* leben, wäre eine auffällige Parallelität zu den *Struthiolipeurus*-Vorkommen (*andinus* und *chilensis* auf *Pterocnemia*, *stresmanni* auf *Rhea*) gegeben. Oder anders ausgedrückt unterscheiden sich die *Archolipeurus*- bzw. *Struthiolipeurus*-Arten von *Pterocnemia* gegenüber denen von *Rhea* viel deutlicher als die von *Rhea* gegenüber *Struthio*.

### 3.2.2 *Archolipeurus renschi* (Eichler, 1943)

Abb. 9, 13–14, 17, 19, 25

*Struthiolipeurus renschi* Eichler, 1943 (Zool. Anz. **141**, 61).

*Struthiolipeurus renschi* Eichler, 1950 (Zool. Gart., NF. **17**, 260, Abb. 1–2).

*Struthiolipeurus renschi* Eichler fide Meister 1958 (Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg **1**, 446ff., Abb. 3).

Tabelle 2  
Körpermaße und Kopfindex von *Archolipeurus renschi*  
(Eichler) ex *Pterocnemia pennata* ssp. und (nur Holotypus)  
ex *Rhea americana* ssp. aus Zoos.

	♂♂				♀♀			
	Holo- typus				Holo- typus			
GL	4,26	3,98	3,97	3,98	4,26	5,15	5,08	4,78
KLm	1,14	1,14	1,17	1,26	1,19	1,17	1,34	1,33
KLI	0,99	0,90	0,97	0,99	0,98	0,99	1,11	1,11
KB	1,28	1,23	1,29	1,37	1,30	1,26	1,47	1,50
KI	1,15	1,27	1,21	1,27	1,21	1,18	1,21	1,20
PB	0,85	0,79	0,86	0,84	0,84	0,82	0,93	0,96
MB	0,98	0,91	1,01	1,00	1,03	0,97	1,23	1,13
AB	1,12	1,03	1,14	1,11	1,04	1,42	1,38	1,31
GE	0,79	0,84	0,82	0,77	0,83	—	—	—

*Struthiolepeurus renschi* Eichler fide Ziegler 1971 (Ann. Naturhist. Mus. Wien 75, 560, Abb. 1–6) – ex *Pterocnemia pennata*! (wahrscheinlich aus Zoo).

Kennwirt: *Rhea americana* ssp.?

Material: 1 ♀ (Holotypus WEC 1200; coll. ZMH) 24. 6. 1925 Zoologischer Garten Hamburg und 5 ♂, 2 ♀ (VI/m/1, 4 Objektträger; VIII/d/1, 2 Objektträger – alle in coll. IPZW) 23. 12. 1933 von „Darwinstrauss“ (= *Pterocnemia pennata*; ohne Fundort).

Beschreibung – ♂: Körperlänge 3,97 bis 4,26 mm (weitere Maße s. Tab. 2). Hinterkopf- und Thoraxform wie in Abb. 9. Kopf- und Thoraxbeborstung nicht von der bei *A. nandu* verschieden. Abdominalplatten wie in Abb. 13. Genitale s. Abb. 19, Aedoeagus wie in Abb. 25.

Beschreibung – ♀: Mit 4,78–5,15 mm Körperlänge deutlich größer als das ♂ (s. Tab. 2). Ansonsten habituell ähnlich, in Kopf- und Thoraxbeborstung wie das ♂. Abdomen breitoval, tergale und sternale Abdominalplatten wie in Abb. 14. Terminalia (ventral) s. Abb. 17.

Differentialdiagnose: s. *A. nandu*.

### 3.3 *Struthiolepeurus* Cummings, 1916

Abb. 3, 6–8, 20–23, 26–55

Typusart: „*Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1880“ = „*Philo-  
lepterus struthionis* Gervais, 1844“

Die Gattung umfaßt 4 Spezies, die sich zu zwei Artengruppen ordnen lassen. Von allen Arten liegen Wildfunde auf *Pterocnemia*, *Rhea* bzw. *Struthio* vor.

Habitus (♂) s. Abb. 3. Körperlänge 2,42 bis 3,75 mm, Hinterkopfbreite <1 mm. Antennen sexualdimorph (Abb. 54) oder nicht sexualdimorph

Tabelle 3  
Körpermaße und Kopfindex von *Struthiolepeurus andinus*  
Carriker und *St. chilensis* n. sp. – \* Infolge Präparation sind  
die so gekennzeichneten Maße offenbar zu groß.

	<i>andinus</i>			<i>chilensis</i> n. sp.
	Lectotypus ♂	Paralectotypoide ♀	—	Holotypus ♀
GL	2,42	3,03*	—	2,57
KLm	0,65	0,77	0,88	0,66
KLI	0,65	0,76	0,77	0,75
KB	0,70	0,82	0,86	0,70
KI	1,00	1,01	1,04	0,88
PB	0,51	0,59*	—	0,56
MB	0,61	0,73*	—	0,70
AB	0,61*	0,90	—	0,91
GE	0,64	—	—	—

(Abb. 36–38). Zwei Schläfenborsten (mts 1 und 3) deutlich länger als die Fühler, die anderen Setae ebenda viel kürzer. Beiborste von mts 3 dicht proximad an derselben inserierend ± und weit über den Schläfenrand ragend. Thoraxbeborstung von ähnlichem Muster wie bei *Archolipeurus*, jedoch sitzt das mediane Borstenpaar auf dem Mesometathorax ± dicht am Hinterrand vom Pronotum. Proximale Makrochaeten-Gruppe am Hinterrand vom Mesometanotum jederseits mit 3 (manchmal auf einer Seite 2, auf der anderen 3) kräftigen Setae (eine kürzere, zwei längere) oder jederseits mit 2 gleichgroßen Setae und einer davon distad deutlich abgerückten, aber ebensolangen Makrochaete. Femora ohne hyaline Stacheln. Tibia und Tarsus II + III wie in Abb. 47 (darin nicht verschieden von *Archolipeurus* und *Meinertzhageniella*!). Feine „Sinnesröhre“ (vgl. Abb. 4) auf Abdominaltergiten ii–viii posterior-distal (ii. und/oder iii.) oder lateral-proximal (iii. bzw. iv.–viii.) vom Spiraculum. Bei den Weibchen außer in der Subgenitalregion nur auf vi. und vii. Abdominalsegment jederseits ein Lateralsternit (Abb. 44–45). Bei den Männchen fehlen Lateralsternite auf dem ii. Segment (auf iii.–viii. vorhanden) (Abb. 43).

#### *andinus*-Artengruppe

Die *andinus*-Artengruppe umfaßt zwei Arten, die hospital-geographisch disjunkt auf *Pterocnemia* parasitieren. Durch folgende, nur ihnen gemeinsame Merkmale (Synapomorphien) begründen sie ein Schwesterarten-Verhältnis.

- Antennen nicht sexualdimorph (Abb. 36–38)
- Beiborste von mts 3 relativ groß und weit über den Schläfenrand reichend (Abb. 6–7)

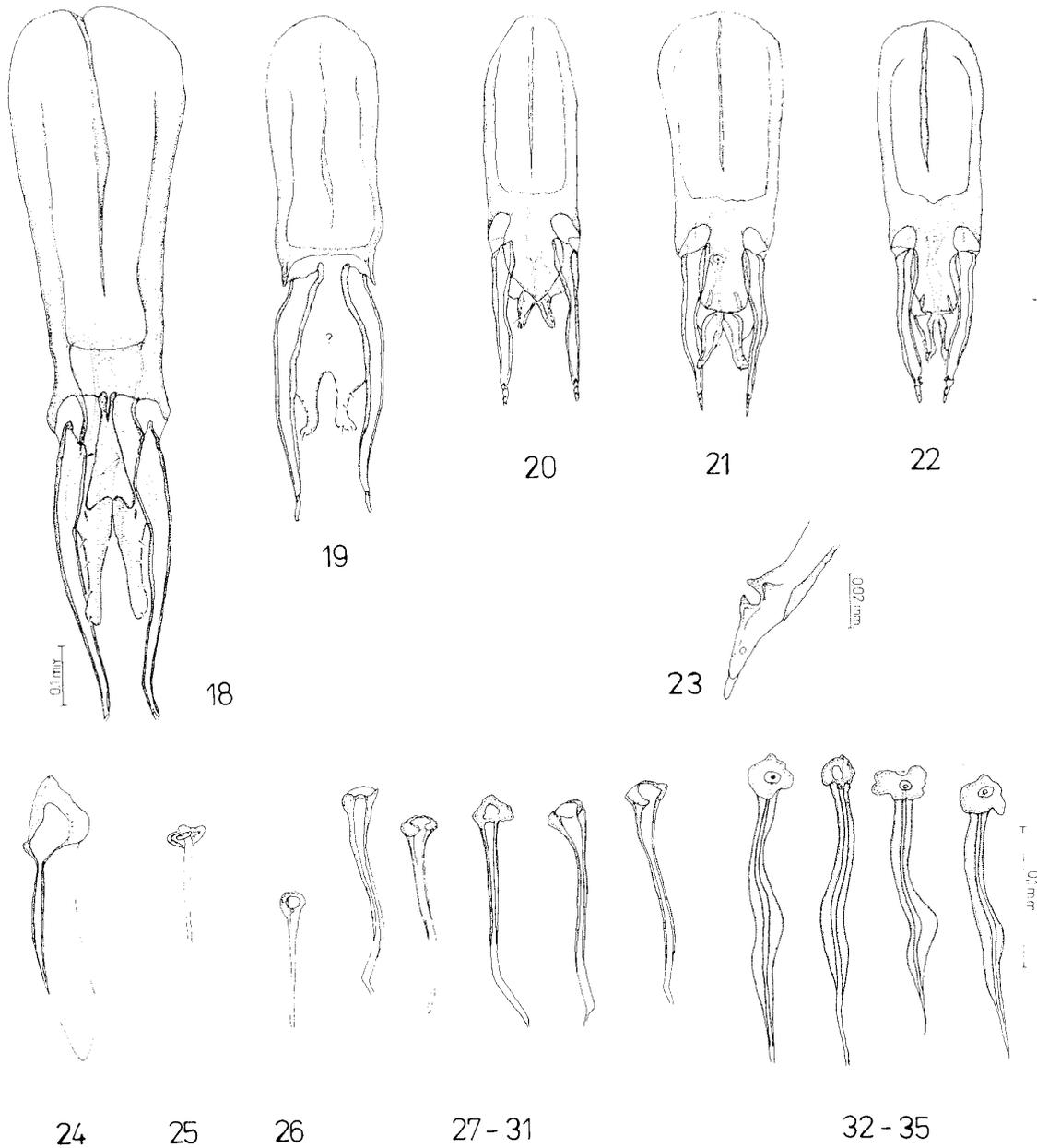


Abb. 18–35. Männliche Genitalapparate und Aedeagi von *Archolipeurus* spp. und *Struthiolepeurus* spp. – 18–23 Männliche Genitalapparate von 18 *A. nandu*; 19 *A. renschi* (endomereale Strukturen unklar); 20 *St. andinus*; 21 *St. struthionis*; 22 *St. stresemanni*; 23 apikaler Teil einer Paramere von *St. struthionis* in Seitenansicht. In sehr ähnlicher Form sind die Parameren-spitzen aller *Archolipeurus*- und *Struthiolepeurus*-Arten ausgebildet. 24–35 Aedeagus von 24 *A. nandu*; 25 *A. renschi*; 26 *St. andinus*; 27–31 *St. struthionis*; 32–35 *St. stresemanni*.

- hinterer Seitenrand des Mesometanotum jederseits mit dieser proximaden, durch Lücken getrennten Borstenfolge: 1 Stachel, 1 dünnes Trichobothrium, 1 Makrochaete, 2 ebensogroße Makrochaeten (Abb. 41)
- Abdominaltergite iii–viii der Weibchen in Größe und Form kaum verschieden voneinander (Abb. 41 und 45)
- Abdominaltergite ii–vii pleural zwischen Stigma und Außenrand mit zahlreichen Stacheln (Abdomen insgesamt stark beborstet) (Abb. 41)

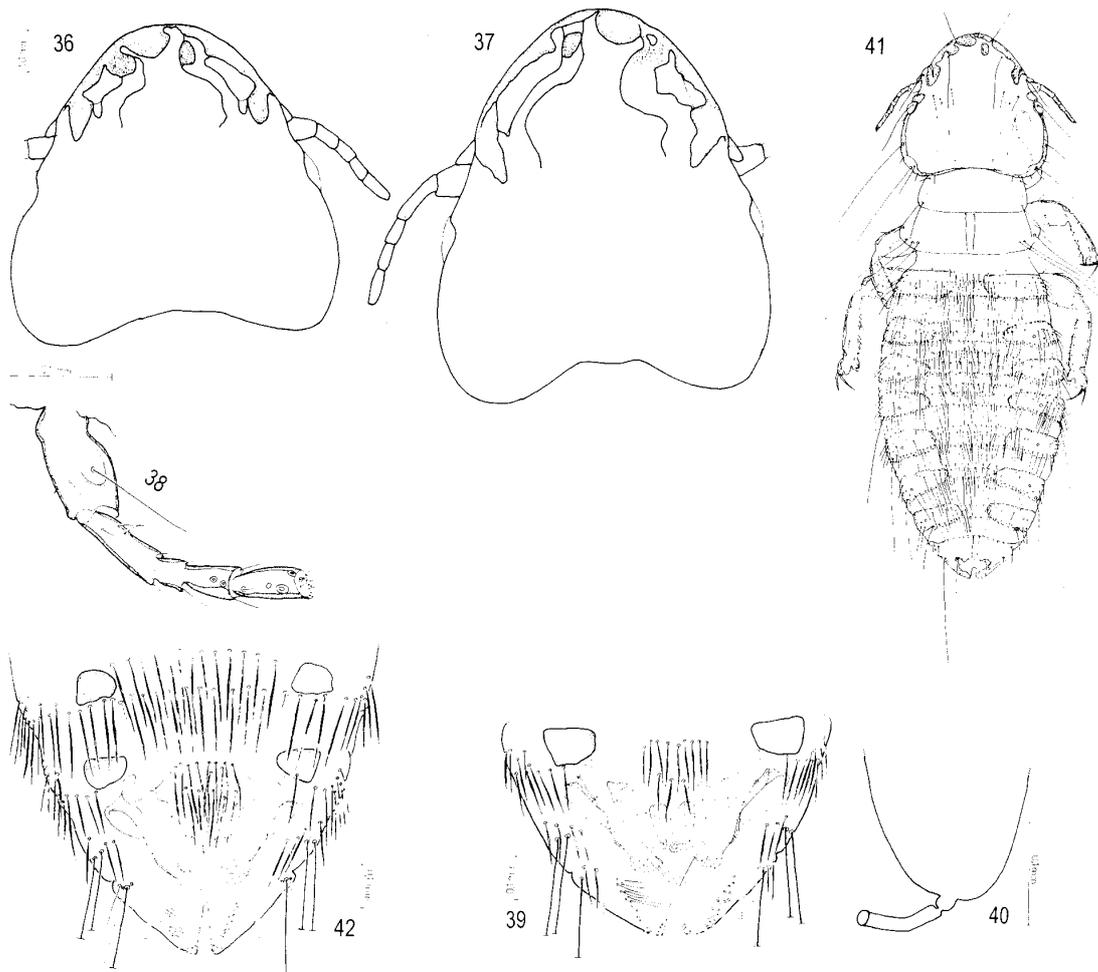


Abb. 36–42. 36–37 Kopfform und Praecantennale mit Clypealcarina (stark schattiert) und Ventralcarina (schwächer schattiert) von 36 *Struthiolipeurus chilensis* n. sp. und 37 *St. andinus*. . . 38 Fühler des ♂ von *Struthiolipeurus andinus*. . . 39–40 *Struthiolipeurus andinus*. . . – 39 Terminalia (ventral, ab viii. Segment); 40 Receptaculum seminis (nur zur Hälfte gezeichnet) mit Ductus receptaculi (Lage in Abb. 39 eingezeichnet). 41 *Struthiolipeurus chilensis* n. sp. (dorsal). . . Gesamtlänge 2,6 mm. 42 Terminalia (ventral, ab vii. Segment) von *Struthiolipeurus chilensis* n. sp.. . . Beachte Makrochaete in posteriorer Stachelreihe des vii. Segments.

### 3.3.1 *Struthiolipeurus andinus* Carriker, 1945

Abb. 6, 20, 26, 37–40

Kennwirt: *Pterocnemia pennata garleppi* Chubb, 1913

Material: 1 ♂, 2 ♀ („types“) von einem Wirtsindividuum, 23. 2. 1938 Cerdas, Bolivien, leg. M. A. Carriker jr. Je ein ♂ und ♀ befinden sich gemeinsam auf einem, ein ♀ neben dem Typus (= Holotypus) von „*Struthiolipeurus chocayoensis* Carriker, 1945“ auf einem anderen Objektträger. Da Carriker (1945) aus der Typenserie von *St. andinus* keinen Holotypus ausgewiesen hat, bestimme ich hiermit das ♂ zum Lectotypus, das ♀ zum Paralectotypoid. Beide befinden sich auf

dem Präparat U. S. N. M. 68471. — Auf dem Objektträger mit „*St. chocayoensis*“ befindet sich ein ♀ von *St. andinus*, das weder auf diesem Mikropräparat noch in der Originalbeschreibung erwähnt wird. Da es aber wie die anderen Exemplare sicher von ein und demselben Wirtsindividuum stammt, kann kein Zweifel daran bestehen, daß es zur Typenserie von *St. andinus* gehört. Darum wird dieses ♀ (auf Präp. U. S. N. M. 68470) hiermit als Paralectotypoid designiert.

Beschreibung — ♂: Maße wie in Tab. 3. Beborste von mts 3 als Makrochaete ausgebildet (vgl. Abb. 6). Fühler (Abb. 38) kaum in Größe von dem des ♀ verschieden. Anstelle der Makrochaete auf dem Scapus des ♂ inseriert beim ♀

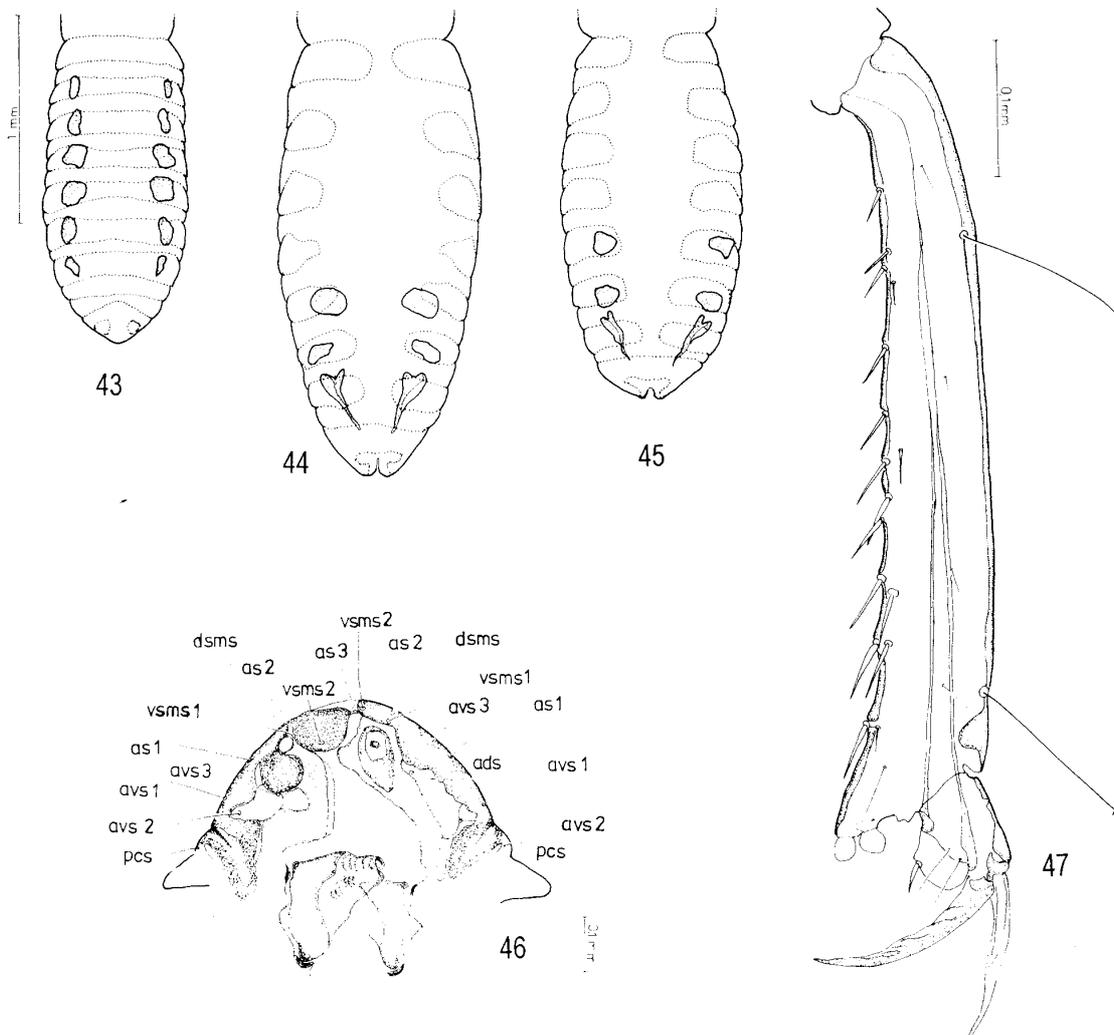


Abb. 43–47. **43–45** Sternale und tergale (gestrichelt) Abdominalplatten von **43** *Struthiolipeurus stresemanni* (♂), **44** *St. struthionis* (♀) und **45** *St. andinus* (♀). **46** *Struthiolipeurus struthionis*, ♂. – Mandibeln und ventrales Praeantennale mit Beborstung (dorsale Setae gestrichelt; Borstenlänge entspricht nicht genau der tatsächlichen). – ads, Gesichtsborste; as 1–3, hintere (1), mittlere (2) und vordere (3) Saumborste; avs 1–3, basale Clypeusborsten; dsms, dorsale Submarginalborste; pcs, Zapfenborste; vsms 1–2, Chomaborste (1) und Ocularis (2). Beachte asymmetrische Lage von rechter zu linker vsms 2. Die vordere Saumborste (as 3) ist auf der rechten Seite nicht mehr vorhanden. Innenladen der Mandibeln dorsal (gestrichelt). **47** Tibia und Tarsus III von *Struthiolipeurus struthionis*, ♂. – Die sich im oberen Teil der Tibia teilende Sehne ermöglicht die Bewegung des Tarsus.

ein viel kürzerer Stachel. Abdominalplatten ähnlich denen von *stresemanni* (vgl. Abb. 43). Genitale wie in Abb. 20, Aedoeagus wie in Abb. 26.

**Beschreibung** – ♀: Maße s. Tab. 3. Kopfform mit Clypeal- und Ventralcarina wie in Abb. 37. Terminalia ventral mit Receptaculum seminis wie in Abb. 39–40. Abdominalplatten wie in Abb. 45.

**Differentialdiagnose:** Die Weibchen von *St. chilensis* n. sp. und *St. andinus* sind sich morphologisch sehr ähnlich, jedoch in folgenden

Merkmale deutlich voneinander getrennt. (Das Männchen von *chilensis* ist noch unbekannt.)

– Kopfform (Abb. 36–37). Kopf insbesondere Praeantennale bei *chilensis* kürzer als bei *andinus*. Dadurch sind auch Clypeal- und Ventralcarina auffällig verschieden bei beiden Arten.

– Beiborste von mts 3 (Abb. 6–7). Bei *andinus* als Makrochaete entwickelt, bei *chilensis* deutlich kleiner. Der Schläfenstachel mts 4 (Abb.

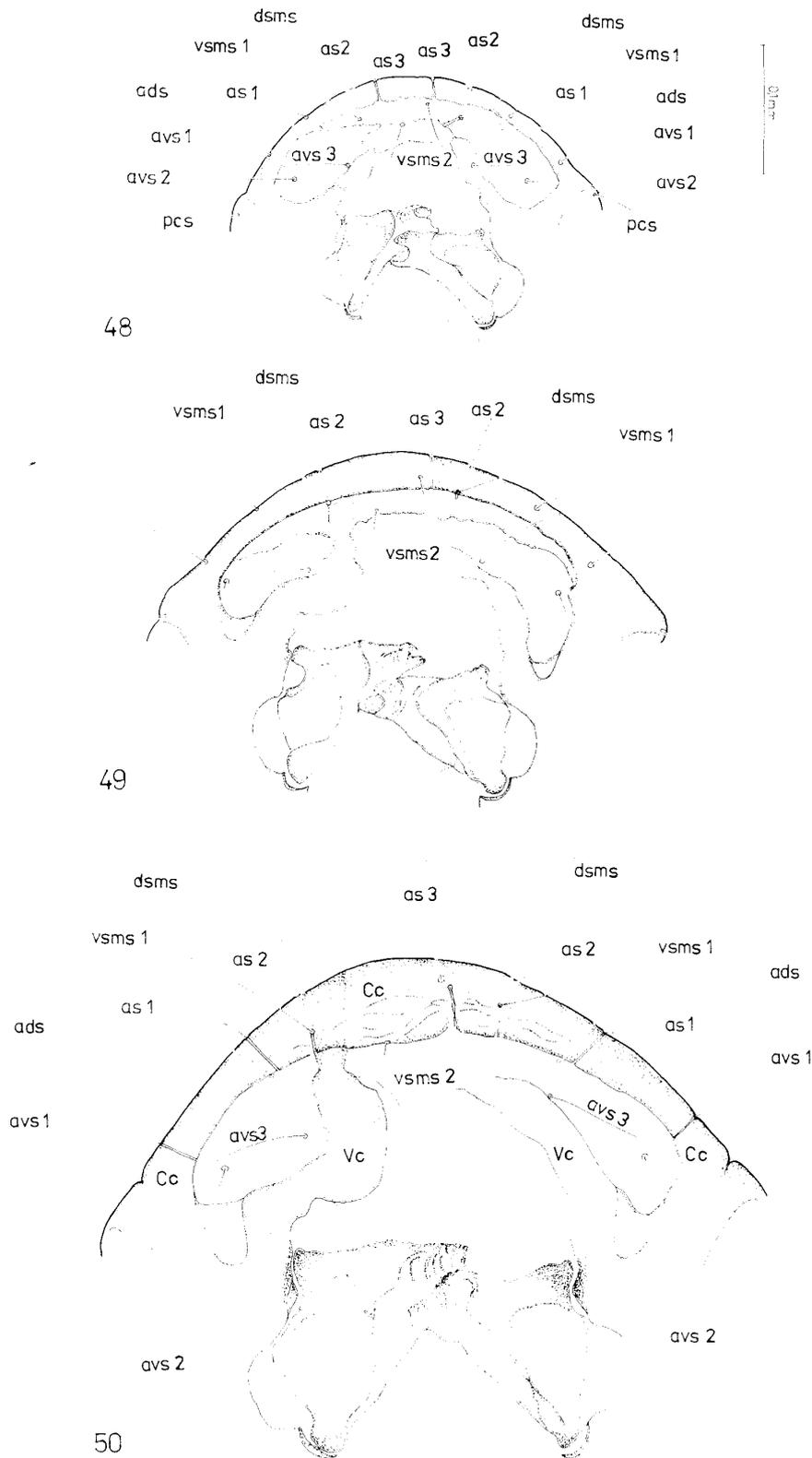


Abb. 48–50. Postembryonale Entwicklung des ventralen Praecantale von *Struthiolipeurus struthionis*. – 48 Erstlarve; 49 Zweitlarve; 50 Drittlarve. – Erläuterung der Abkürzungen für die Borsten s. Abb. 46. – Cc. Clypealcarina; Vc. Ventralcarina.

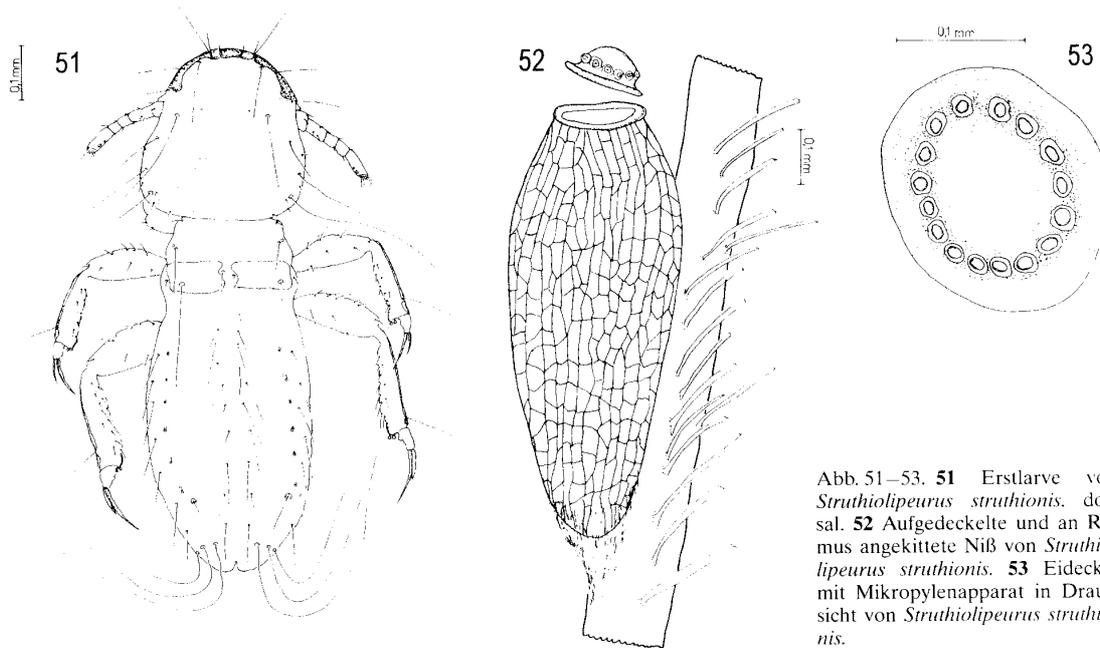


Abb. 51–53. **51** Erstlarve von *Struthiolipeurus struthionis*, dorsal. **52** Aufgedeckelte und an Ramus ange kittete Niß von *Struthiolipeurus struthionis*. **53** Eideckel mit Mikropylenapparat in Draufsicht von *Struthiolipeurus struthionis*.

6–7) ist dagegen bei *andinus* kürzer als bei *chilensis* (woraus sich eventuell ein funktioneller Zusammenhang zwischen mts 3, Beiborste und mts 4 ergibt).

- Unterschiede in Form und Struktur (incl. Chaetotaxie) der ventralen Terminalia (Subgenitalregion) zwischen *andinus* und *chilensis* offenbart der Vergleich von Abb. 39 mit Abb. 42.

### 3.3.2 *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec.

Abb. 7, 36, 41–42

Kennwirt: *Pterocnemia p. pennata* (d'Orbigny, 1834)

Material: 1 ♀ (Holotypus), 31. 7. 1972 Magallanes, Chile, leg. J. Texera. Holotypus im NMNW, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Beschreibung – ♀ (♂ unbekannt): Habitus (dorsal) wie in Abb. 41, Körpermaße wie in Tab. 3. Kopf gedrunken (Abb. 36). Rechte Mandibel nicht wesentlich größer als linke. Schläfenbeborstung s. Abb. 7. Terminalia (ventral) s. Abb. 42. Beborstung des Abdomen (vgl. Abb. 41) – Anordnung: tergal – ii.–viii. mit je 3 Borstenreihen, davon die anteriore nur median, die mittlere (mit Lücke beim Stigma) und die posteriore

über die gesamte Segmentbreite reichend. Sternal – ii.–vi. mit je 2 Borstenreihen, die anteriore nur median, die posteriore über gesamte Segmentbreite. Pleural (Abb. 41) – nur am vi.–ix. jederseits 1–2 (3) Makrochaeten, an den anderen Segmenten in der posterioren Hälfte ansonsten nur Stacheln. Anzahl: tergal (incl. der pleuralen Stacheln) – ii., 92 (6/42/44); iii., 102 (24/33/45); iv., 85 (17/26/42); v., 89 (17/32/40); vi., 78 (17/25/36); vii., 59 (11/24/24); viii., 29 (4/10/15); ix., 4 (2/2). Sternal – ii., 16 (2/14); iii., 14 (2/12); iv., 21 (9/12); v., 35 (11/24); vi., 37 (12/25). Subgenitalregion s. Abb. 42.

Differentialdiagnose: s. *St. andinus*.

Derivatio nominis: Benannt nach der geographischen Herkunft von Wirt und Parasit, Chile.

### *struthionis*-Artengruppe

Die *struthionis*-Artengruppe umfaßt zwei morphologisch schwer unterscheidbare Arten, die in freier Wildbahn einerseits auf *Rhea*, andererseits auf *Struthio* vorkommen. Die auf *Struthio* schmarotzende Art hat sich sekundär auf in Gefangenschaft gehaltenen *Rhea americana* angesiedelt, dagegen ist auf *Struthio* in Zoos die wirtsspezifische

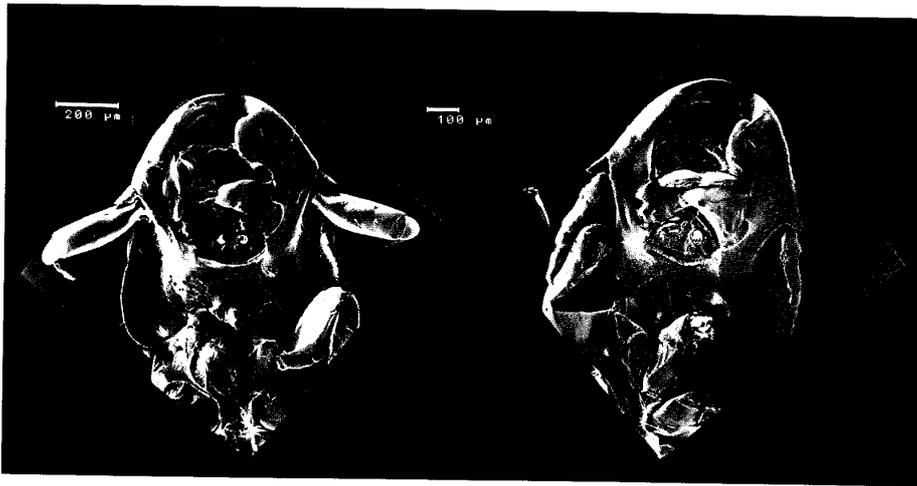


Abb. 54

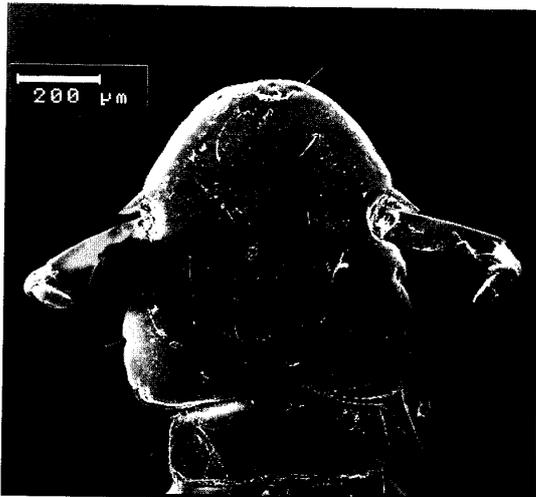


Abb. 54–55. **54** Kopf und Prothorax (ventral) von *Struthiolipeurus struthionis*. Links ♂, rechts ♀. – REM-Aufnahmen: U. Waldeck. **55** Kopf und Prothorax (dorsal) von *Struthiolipeurus struthionis*. ♂. – Fühler in Klammerhaltung (s. Kopulation). Beachte fingerförmigen Auswuchs am dritten Antennenglied.

sche *Struthiolipeurus*-Art von *Rhea americana* noch nicht gefunden worden!

Folgende Merkmale kennzeichnen die *struthionis*-Gruppe:

- Antennen sexualdimorph (Abb. 54)
- Beiborste von mts 3 klein, gar nicht oder nur wenig über den Schläfenrand reichend (Abb. 8)
- hinterer Seitenrand des Mesometanotum jederseits mit dieser proximaden, durch Lücken getrennten Borstenfolge: 1 Stachel, 1 dünnes Trichobothrium und 3 in einem kleinen unsklerotisierten rundlichen Feld dicht an dicht stehenden Makrochaeten, wovon die proximale etwa nur halb so lang ist wie die zwei anderen gleichgroßen (Abb. 3)
- Abdominaltergite iii–viii der Weibchen ungleich in der Form, besonders v. Tergit als relativ kleine charakteristisch geformte Platte (Abb. 44)

- Abdominaltergite ii–vii pleural zwischen Stigma und Außenrand borstenfrei, nur jeweils in unterer Außenecke der Segmente einige Stacheln (gegenüber der *andinus*-Gruppe abdominal deutlich weniger beborstet).

### 3.3.3 *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais, 1844)

Abb. 3, 8, 21, 23, 27–31, 44, 46–55

*Docophorus struthionis* Gervais, 1842 (Ann. Soc. Entomol. France **11**, 47) = nomen nudum.

*Philopterus struthionis* Gervais, 1844.

*Lipeurus struthionis* (Gervais) fide Lucas 1849 (Expl. scient. Algérie. Zool. **1**, Paris) – kurze Erwähnung.

*Lipeurus aetheronomus* Nitzsch in Giebel, 1861 (Z. ges. Nat.-Wiss. **17**, 517) = subjektives Synonym.

*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget, 1880 (Pédiculines: 298, pl. 24, fig. 8) = subjektives Synonym.

*Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1885 (Pédiculines Suppl.: 54, pl. 6, fig. 2) = subjektives Synonym.

*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget fide Johnston & Harrison 1912 (Proc. Roy. Soc. Queensland **24**, 20) – Funde auf

eingeführten *Struthio camelus* in Richmond in New South Wales (Australien).  
*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget fide Harrison (1914) (Austral. Zoologist 1, 9f., fig. 1).  
*Lipeurus asymmetricus* Piaget fide Harrison (1914) (pro parte) (Austral. Zoologist 1, 9f., fig. 3).  
*Struthiolipeurus asymmetricus* (Piaget) fide Cummings 1916 (Proc. zool. Soc. London, 679f., fig. 25).  
*Esthiopterum rhaeae* Harrison, 1916 (Parasitology 9, 141) = nomen novum pro *Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1885 (pro parte) wegen Synonomie mit *Lipeurus asymmetricus* Rudow, 1869. Dieser jedoch identisch mit *Anaticola asymmetricus* (Rudow, 1869).  
*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) fide Bedford 1919 (Repts. Dir. Vet. Res., Un. South Afr. 5/6, 7) – erster Fund auf *Struthio camelus australis*.  
*Struthiolipeurus rhaeae* (Harrison) fide Meister 1958 (Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg 1, 448 + 451, Abb. 2).  
*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) fide Tendeiro 1958 (Garcia de Orta 6, 17, phot. 19–20).  
*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) fide v. Kéler 1960 (Zool. Anz. 165, 248ff., Abb. 3, 6 und 9).  
 Kennwirt: *Struthio camelus camelus* Linnaeus, 1758.

Material: 104 ♂, 91 ♀, 35 Larven aus 16 Herkünften (4 Wildbahn, 12 Zoos; ohne Piaget-Präp.). – Aus Originalserie 7 ♂, 7 ♀ „*Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1880“ auf 9 Objektträgern (1 ZIMH, 8 NHML): Piaget coll. Nr. 416 (Lectotypus) bis 418 + 2 ohne originale Nr. mit insgesamt 5 ♂, 5 ♀ ex „*Rhea macrorhyncha*“, [Zoologischer Garten Rotterdam] und Piaget coll. Nr. 419–420 mit 2 ♂, 2 ♀ ex „*Rhea Darwinii*“, [Zoologischer Garten Rotterdam]. Aus Originalserie 12 ♂, 16 ♀, 2 Larven „*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget, 1880“ auf 14 Objektträgern (1 NNML, 13 NHML): Piaget coll. Nr. 148, 350–352, 354–355, 358 mit 7 ♂, 9 ♀, 2 Larven ex „*Rhea americana*“, Piaget coll. Nr. 353, 356 („Lectotypus ♂“), 357, 360 mit 4 ♂, 6 ♀ ex „*Struthio camelus*“ und Piaget coll. Nr. 359 mit 1 ♂, 1 ♀ ex „*Aquila fulva*“, [alle Zoologischer Garten Rotterdam]. 3 ♀ (NHML) ex *Struthio camelus [camelus]*, Marrakech, Marokko; 9 ♂, 1 ♀ (ISZB 1423/1–5; 1 ♂, 1 ♀ NHML 1956–561) ex *St. camelus* ssp., 18. 1. 1956 Lehpepe, Bechuana, Südafrika; 17 ♂, 13 ♀, 10 Larven (ISZB 1431/1 bis 5; 2 ♂, 2 ♀, 3 Larven NHML 1955–457) ex *St. camelus australis*, 11. 1. 1955 Ngami, Bechuana, leg. Fr. Zumpt; 4 ♀ (coll. Meinertzhagen 3971., NHML) ex *St. camelus australis*, Transvaal, 1899 Herts, Tring; 3 ♂, 1 ♀ (NHML 1930–232) ex *R. americana* ssp., 20. 4. 1911 Zoo Königsberg i. Pr., leg. A. Dampf; 12 ♂, 11 ♀ (coll. Meinertzhagen 11671., NHML) ex *R. americana albescens*, August 1938 „Zoo (S. America)“; 4 ♂, 5 ♀ (coll. Meinertzhagen 13315., NHML) ex *R. americana intermedia*, 1939 „S. Brazil Zoo“; 15 ♂, 10 ♀ (coll. Meinertzhagen

15327., NHML) ex *R. a. intermedia*, Dezember 1944 Zoo; 3 ♂, 2 ♀ (NHML, det. L. Harrison) ex *Rhea americana* ssp., L[ondon] Zoo; 5 ♀ (coll. Meinertzhagen 13321., NHML) ex *Struthio camelus australis*, „S. Africa (Zoo)“; 5 ♂, 4 ♀ (coll. Hopkins, NHML) ex „*Rhea*, no data, probably captive in England“; 1 ♂, 1 ♀ (ZIMH) ex *Rhea americana* ssp. (Küken), Dezember 1956 Hagenbecks Tierpark Hamburg, leg. G. Meister; 1 ♂, 1 ♀ (coll. S. Brelih, NHML 1970.574) ex *Rhea americana* ssp., 1965 Zoo Frankfurt a. M.; 2 ♂, 1 ♀, 1 Larve (NHML 1967–142) ex *Dromaius novaehollandiae*, 25. 10. 1966 Zoo London; 10 ♂, 3 ♀, 12 Larven (NMR M. 4017. a–h) ex *Rhea americana* ssp., Mai 1994 Zoo Altenholz, leg. U. Traxel.

Typusmaterial von „*Philopterus struthionis* Gervais, 1844“ existiert sehr wahrscheinlich nicht mehr, so daß die Festlegung eines Neotypus angezeigt wäre. Da aber aus der nordafrikanischen Kennwirtsart kein *struthionis*-♂ zur Verfügung steht, muß darauf verzichtet werden.

Beschreibung – ♂: Habitus und dorsale Chaetotaxie wie in Abb. 3 (vgl. auch REM-Aufnahmen Abb. 54–55). Maße wie in Tab. 4. Mandibeln und ventrales Praeantennale sowie Beborstung s. Abb. 46. Tibia und Tarsus II und III weitgehend identisch (Abb. 47). Erstes Beinpaar besonders an Tibia stark verkürzt, deren Tarsus aber ähnlich wie von Mittel- und Hinterbeinen. Abdominalborsten – Anordnung: tergal – nur auf ii. drei (ähnlich beim ♀), ansonsten stets zwei Borstenreihen (s. Abb. 3). Sternal – ii., eine zentrale Borstenreihe, iii.–viii., zwei Borstenreihen, die anteriore stets zentral, die posteriore über gesamte Segmentbreite reichend. Pleural (jederseits) – iv.–v., 1, vi.–ix., 2–3 Makrochaeten; ii.–ix., mehrere Stacheln nur in hinterer Außenecke der Segmente. Anzahl (n = 3): tergal incl. pleural – ii., 49–55 (6–7/10–13/32–34); iii., 49–53 (13–16/35–40); iv., 43–48 (11–15/31–33); v., 40–49 (12–14/28–37); vi., 34–38 (8–11/25–27); vii., 34–37 (10–11/24–26); viii., 21 (7–8/13–14); ix. + x., 19–21 (2/17–19). Sternal – ii., 9–13; iii., 14–28 (14/21–28); iv., 54–61 (23–27/31–34); v., 47–48 (17–19/29–30); vi., 38–45 (10–17/28); vii., 33–38 (12–14/21–24); viii., 25–28 (7–9/18–19); ix., ca. 20–30. Genitale wie in Abb. 21 bzw. 23. Aedoeagus s. Abb. 27–31.

Beschreibung – ♀: Schläfenbeborstung wie in Abb. 8. Beiborste von mts 3 fein, manchmal auch über Schläfenrand reichend. Maße wie in Tab. 4. Abdominalplatten s. Abb. 44. Abdomi-

Tabelle 4  
Körpermaße und Kopfindex von jeweils 10 Männchen und Weibchen aus zwei Herkunftsfunkten von *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) ex *Struthio camelus australis*.

	33									
GL	3,19	3,19	3,33	2,89	3,04	3,05	3,18	3,03	2,94	3,00
KLm	0,79	0,82	0,83	0,73	0,76	0,75	0,80	0,76	0,75	0,78
KLI	0,86	0,86	0,85	0,92	0,83	0,80	0,84	0,84	0,80	0,84
KB	0,79	0,79	0,80	0,73	0,79	0,79	0,80	0,78	0,76	0,78
KI	1,00	1,04	1,04	1,00	0,96	0,95	1,00	0,97	0,99	1,00
PB	0,58	0,61	0,62	0,51	0,57	0,57	0,59	0,56	0,55	0,57
MB	0,77	0,78	0,79	0,69	0,73	0,76	0,78	0,72	0,69	0,73
AB	0,91	0,85	0,86	0,78	0,80	0,84	0,87	0,84	0,80	0,79
GE	0,71	0,69	–	0,62	0,64	0,62	0,69	0,65	0,64	0,65

	34									
GL	3,75	3,63	3,59	3,31	3,46	3,36	3,47	3,37	3,40	3,47
KLm	0,89	0,89	0,89	0,84	0,86	0,84	0,89	0,86	0,83	0,86
KLI	0,96	0,92	0,91	0,92	0,93	0,91	0,93	0,93	0,91	0,98
KB	0,86	0,86	0,86	0,82	0,86	0,87	0,87	0,85	0,82	0,87
KI	1,03	1,03	1,03	1,02	1,00	0,97	1,02	1,01	1,01	0,99
PB	0,68	0,68	0,69	0,66	0,68	0,66	0,66	0,65	0,65	0,69
MB	0,87	0,89	0,89	0,84	0,85	0,84	0,86	0,84	0,83	0,85
AB	0,99	1,04	1,05	0,97	1,07	1,07	1,07	1,04	0,94	1,06

nalborsten – Anordnung: tergal – ii.–vii. drei, viii.–ix. + x. zwei Borstenreihen, die anterioren stets zentral, die posteriore über gesamte Segmentbreite mit nahtlosem Übergang zu den pleuralen Borsten. Sternal – ii.–iii. und vii.–viii. mit einer, iv.–vi. mit zwei Borstenreihen. Anzahl (n = 4): tergal – ii., 46–56 (5–6/8–12/33–38); iii., 56–68 (14–16/16–18/35–36); iv., 63–70 (15–18/15–22/32–35); v., 57–68 (13–16/12–15/26–30); vi., 43–50 (10–14/8–11/23–28); vii., 34–40 (9–10/4–8/21–24); viii., 18–23 (4–8/13–19); ix. + x., 8 (2/6). Sternal – ii., 8–12; iii., 14–16; iv., 31–36 (8–10/23–26); v., 27–36 (7–8/19–28); vi., 31–35 (7–8/24–27); vii., 13–16; viii., 4–6.

Ei: An Ramus ange kittete Niß wie in Abb. 52. Ei (n = 2) (ohne Deckel) 0,79–0,94 mm lang, 0,24 bis 0,33 mm breit. Eideckelbreite 0,16–0,17 mm. Exochorion unregelmäßig gefeldert (Abb. 52). Eideckel mit Mikropylenkranz (Abb. 53).

Larven: Erstlarve (dorsal) wie in Abb. 51. Die Postembryonalentwicklung des Praeantennale ist in Abb. 48–50 dargestellt. Die praecantennale Asymmetrie tritt bei der Erstlarve noch kaum in Erscheinung. Sie ist jedoch durch die asymmetrische Stellung der linken zur rechten Ocularis (vsms 2) deutlich angezeigt, und auch die Ventralcarinae lassen diese im Ansatz erkennen. Ab dem zweiten Larvenstadium wird diese Kopfasymmetrie immer augenfälliger. Die Erstlarve trägt das vollständige Kopfborstenmuster (Abb. 48). Bei allen folgenden Stadien fehlt auf der linken Kopfhälfte die vordere Saumborste (as 3). Sie ist

infolge fortschreitender Ausformung der Vorderkopfasymmetrie eingeschmolzen worden. Der circumfasciate Kopftyp bleibt bei allen Entwicklungsstadien im wesentlichen bewahrt, obgleich bei den adulti eine Modifizierung der Clypealcarina eingetreten ist. Ab dem zweiten Larvenstadium ist das gruppenspezifische Borstenmuster des Mesometanotum „Stachel-Trichobothrium-Dreiermakrochaetengruppe“ nachzuweisen. Gegenüber den adulti ist jedoch bei der Zweit- als auch bei der Drittlarve nur die mittlere Borste (diese bei der Erstlarve allein angelegt) der Dreiergruppe als Makrochaete ausgebildet, während die zwei anderen dünner und um mehr als die Hälfte kürzer sind. Die innere bewegliche Krallen der Tarsen II und III ist vor allem bei der Erstlarve (Abb. 51) unverhältnismäßig lang, die äußere starre dagegen nur halb so groß. Erst nach der Imaginalhäutung verschwindet dieser krasse Größenunterschied (vgl. Abb. 47). Zwei Trichobothrien (je eine feine, mittellange, in einen gerillten Trichter eingelenkte Borste) besitzt *Struthiolipeurus* (wie viele andere Vogel-Ischnozeren). Das eine befindet sich lateral am Mesometathorax, das andere dorsal am viii. Abdominalsegment. Letzteres ist schon bei der Erstlarve ausgebildet (Abb. 51), während ersteres zuerst bei der Zweitlarve auftritt. Die dichte Abdominalbeborstung (dorsal und ventral) zeigt sich bereits bei der Zweitlarve. So finden sich dorsal bei einem näher untersuchten Individuum auf dem ii. Segment 41 (4/10/27), auf dem iii. 38 (12/26) Stacheln. Danach besitzt diese Larve das männliche Borstenmuster, d. h. man kann zweites und

Tabelle 5

Körpermaße und Kopfindex von jeweils 10 Männchen und Weibchen (alles Paratypoide) aus drei Herkunftf von *Struthiolipeurus stresemanni* ex *Rhea americana albescens* (Zoo; 1–4, 11–13) und *R. a. intermedia* (Wildbahn; 5–10, 14–20).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GL	2,52	2,82	2,54	2,71	2,59	2,59	2,61	2,62	2,56	2,56
KLm	0,65	0,69	0,70	0,71	0,69	0,66	0,68	0,69	0,68	0,68
KLl	0,70	0,72	0,71	0,73	0,71	0,68	0,70	0,71	0,70	0,71
KB	0,70	0,73	0,73	0,72	0,68	0,65	0,70	0,70	0,69	0,69
KI	0,93	0,94	0,96	0,99	1,01	1,02	0,97	0,99	0,99	0,99
PB	0,55	0,56	0,54	0,56	0,52	0,54	0,54	0,54	0,52	0,52
MB	0,68	0,72	0,70	0,72	0,66	0,69	0,70	0,70	0,68	0,69
AB	0,76	0,73	0,75	0,78	0,70	0,75	0,69	0,72	0,68	0,68
GE	0,65	0,68	0,65	0,68	0,63	0,65	0,63	0,68	0,63	0,64

	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
GL	3,17	2,87	2,94	3,05	2,98	2,89	2,94	3,03	3,02	2,77
KLm	0,77	0,75	0,72	0,77	0,75	0,75	0,77	0,76	0,75	0,70
KLl	0,78	0,78	0,76	0,78	0,78	0,77	0,79	0,79	0,80	0,76
KB	0,77	0,77	0,71	0,75	0,73	0,72	0,73	0,76	0,77	0,69
KI	1,00	0,97	1,01	1,03	1,03	1,04	1,05	1,00	0,97	1,01
PB	0,63	0,61	0,59	0,61	0,61	0,61	0,62	0,61	0,61	0,56
MB	0,82	0,79	0,73	0,79	0,79	0,78	0,79	0,78	0,78	0,75
AB	0,93	0,86	0,83	0,82	0,86	0,86	0,84	0,79	0,79	0,85

folgende Stadien sicher „männlich“ und „weiblich“ zuordnen. Abdominalplatten sind bei allen Larvenstadien nicht nachzuweisen.

Differentialdiagnose: s. auch *St. stresemanni*. Nach v. Kéler (1960) ist *struthionis* gegenüber *stresemanni* in allen Körpermaßen durchschnittlich größer. In Ergänzung zu v. Kélers l. c. Minima-Maxima-Angaben sind in Tab. 4 und 5 jeweils von 10 Individuen beiderlei Geschlechts beider Arten die Körpermaße angegeben. Danach bestätigt sich die v. Kélersche Feststellung. Bei folgenden Maßen überlappen die Variationsbreiten jedoch nicht (*struthionis* gegenüber *stresemanni*):

GL	2,89–3,33 gegenüber 2,52–2,82 (♂)
KLm	0,73–0,83 gegenüber 0,65–0,71 (♂)
KLm	0,83–0,89 gegenüber 0,72–0,79 (♀)
KLl	0,80–0,92 gegenüber 0,68–0,73 (♂)
KLl	0,91–0,98 gegenüber 0,76–0,80 (♀)
KB	0,73–0,80 gegenüber 0,65–0,73 (♂)
KB	0,82–0,87 gegenüber 0,69–0,76 (♀).

*St. struthionis* ist auf allen Abdominalsegmenten durchschnittlich stärker beborstet als *stresemanni*. Bei den ♂ tritt dies besonders sternal auf dem iv. und v. Segment so in Erscheinung (*struthionis* gegenüber *stresemanni*): iv., 54–61 gegenüber 28–36 und v., 47–48 gegenüber 32–36 Setae.

### 3.3.4 *Struthiolipeurus stresemanni* von Kéler, 1960

Abb. 22, 32–35, 43

*Struthiolipeurus rheae* (Harrison) fide Eichler 1950 (Zool. Gart., NF. 17, 259).

„*Struthiolipeurus ophiodes* n. sp. v. Kéler“ – ungültiger Manuscriptname auf einigen Mikropräparaten der Typusserie von *St. stresemanni*.

*Struthiolipeurus rheae* (Harrison) fide Weisbroth & Seelig jr. 1974 (J. Parasitol. 60, 892 ff., fig. 1–5 (pro parte?)).

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler fide Zlotorzycza 1983 (Angew. Parasitol. 24, 167 + 174, Abb. 2).

Kennwirt: *Rhea americana intermedia* Rothschild & Chubb, 1914

Material: 16 ♂, 20 ♀ (Typusserie) aus 5 Herkunftf (3 Wildbahn, 2 Zoos), davon 1 ♂ (Paratypus; WEC 200 l; ISZB) ex *Rhea a. [americana]*, 20. 8. 1937 Rio Branco, Brasilien, leg. O. Schubart; 2 ♂, 2 ♀ (Holotypus ♂, Allotypoide, Paratypoide; NHML 1952–620) ex *R. americana [intermedia]*, Maracaju, Mato Grosso, Brasilien; 6 ♂, 8 ♀ (Paratypoide; NHML 1462/4) ex *R. americana intermedia*, 20. 5. 1937 Maracaju, Mato Grosso, Brasilien, leg. F. L. Werneck; 1 ♂, 1 ♀ (Paratypoide; WEC 794 he + hh; ISZB) ex *R. americana* ssp., Zoo Schönbrunn; 6 ♂, 9 ♀ (Paratypoide; coll. Meinertzhagen 14781; NHML 1462/2) ex *R. americana albescens*, Februar 1942 Zoo London.



Abb. 56. Geographische Verbreitung der rezenten Struthionidae (*Struthio camelus*: 4 ssp.) und Rheidae (*Pterocnemia pennata*: 3 ssp.; schraffiert – *Rhea americana*: 5 ssp.; schattiert). Nach Folch 1992.

Beschreibung – ♂: Habituell und in vielen Details *struthionis* täuschend ähnlich. Maße wie in Tab. 5. Abdominalplatten s. Abb. 43. Abdominalborsten – Anordnung wie bei *struthionis*, jedoch durchschnittlich mit geringerer Borstenan-

zahl ( $n = 3$ ): tergal (incl. pleural) – ii., 45–50 (6–7/8–11/30–33); iii., 40–45 (9–14/30–32); iv., 36–47 (8–17/26–30); v., 35–42 (9–14/26–28); vi., 30–35 (7–11/23–24); vii., 26–31 (4–8/22–23); viii., 16–23 (5–9/11–14); ix. + x.,

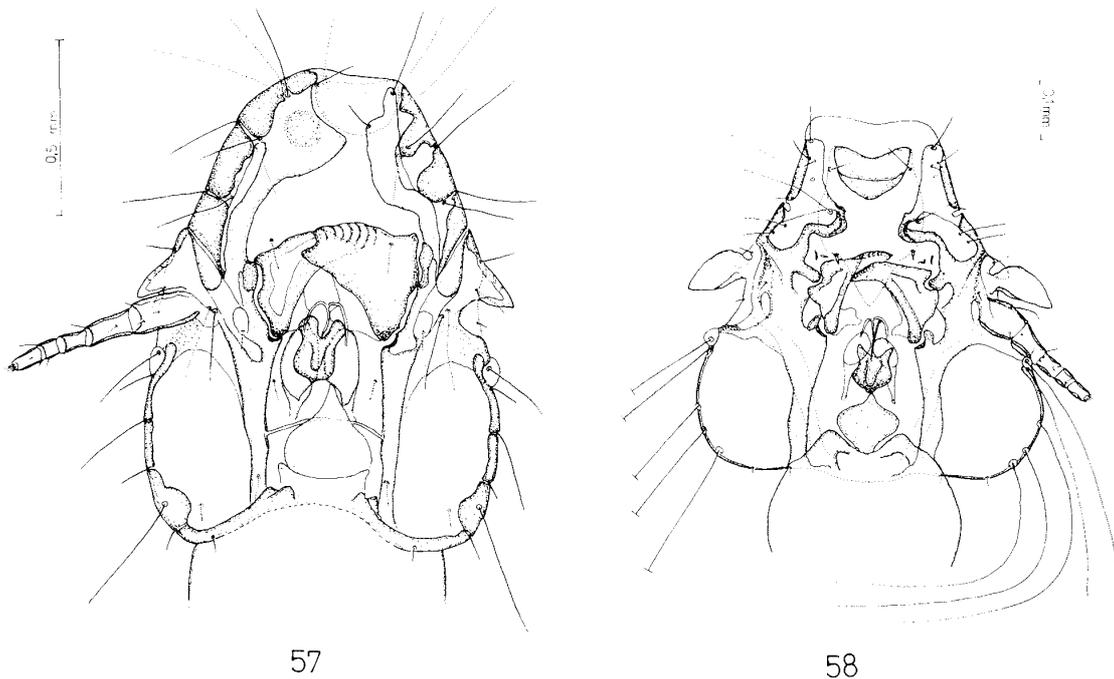


Abb. 57–58. Gegenüberstellung der ventralen Kopfmorphologie (incl. Beborstung) von **57** *Archolipeurus nandu* (.) und **58** *Philopterus fringillae* (.) ex *Passer domesticus*. Der Nandu-Federling verkörpert den circumfasciaten, der Haussperlings-Federling den noncircumfasciaten Kopftyp. Beide besitzen aber ein gemeinsames Kopfborstenmuster, das nur im Detail modifiziert ist.

13–16 (2/11–14). Sternal – ii., 9–11; iii., 15–22 (2–4/13–18); iv., 28–36 (6–13/20–25); v., 32–36 (8–13/21–28); vi., 34–39 (9–14/25); vii., 30–34 (10–14/20–22); viii., 21–23 (5–8/15–17). Genitale wie in Abb. 22. Aedoeagus s. Abb. 32–35.

Beschreibung – ♀: Noch täuschend ähnlicher *struthionis* als das ♂. Maße s. Tab. 5. Abdominalbeborstung wie bei *struthionis*, jedoch durchschnittlich geringer beborstet. Anzahl (n = 3): tergal – ii., 44–51 (4–8/8–10/32–33); iii., 55–60 (13–15/11–14/30–34); iv., 48–65 (13–20/10–15/25–30); v., 46–49 (12–14/10–11/23–24); vi., 42–46 (9–12/7–10/24–25); vii., 31–41 (7–10/2–7/21–26); viii., 23–25 (5–6/2/15–18).

Differentialdiagnose: *St. stresemanni* und *St. struthionis* sind morphologisch schwer unterscheidbar. Die meisten Funde von beiden Arten stammen von in Gefangenschaft gehaltenen Wirtsindividuen. Das hat Anlaß zu zahlreichen taxonomischen Verwirrungen gegeben. Besonders oft ist *St. struthionis* auf den Nandus gefunden worden, dagegen *St. stresemanni* noch nicht auf dem Strauß. *St. struthionis* und *St. stresemanni* lassen sich im männlichen Geschlecht nach der Gestalt des Aedoeagus (Abb. 27–35) sicher voneinander trennen. Schwieriger ist die Unterscheidung beider Formen anhand der Ventralplatte im männlichen Genitale (Abb. 21–22). Noch problematischer (da an Totalpräparaten selten feststellbar) dürfte die Differenzierung der Weibchen sein, die nach v. Kéler (1960) nur an jungen, noch nicht Eier tragenden Individuen am Bau der Spermatheka möglich ist. Der Calyx fehlt offenbar bei *struthionis*, während er bei *stresemanni* halbkugelförmig dem Receptaculum seminis aufsitzt. Der Eideckel von *struthionis* ist von einem Kranz dicht nebeneinander stehender Mikropylen besetzt (Abb. 53), während er bei *stresemanni* mit denselben unregelmäßig (und in geringerer Anzahl?) versehen ist. Diese minutiösen, *struthionis* und *stresemanni* trennenden Merkmale konnte ich an dem von mir untersuchten Material bestätigt finden. Eine Nachuntersuchung an frischen und vor allem authentischen Wirtsherkünften halte ich allerdings für dringend geboten.

#### 4. Zur Lebensweise von *Struthiolipeurus struthionis*

##### 4.1 Fortbewegung, Festbeißen, Kopfasymmetrie

Während des Laufens halten die Imagines ihre Antennen in ständig vibrierender Bewegung etwa waagrecht zur Körperachse. Beim Männchen wird allerdings nur der mächtige Scapus so gehalten, während ab dem Pedicellus die Antenne im schrägen Winkel nach oben weist. Diese Haltung behalten sie selbst im Tode bei (Abb. 55). Die Fühler werden bei Gefahr unter das Kopfdach in die beim Männchen mehr als beim Weibchen gewölbten Wangen (= Fühlergruben) gelegt (Abb. 54). Um sie dort ganz unterzubringen, müssen sie beim Männchen ab dem Pedicellus mediad leicht eingewinkelt werden, so daß sie scheinbar auf Femur und Tibia der Vorderbeine zu liegen kommen.

*St. struthionis* klettert ebenso rasch auf Federn wie er sich auf glatter horizontaler Fläche (z. B. Papier) fortbewegen kann. Das ermöglichen ihm offenbar die weichhäutigen Blasen (neben den zwei Euplantulae am Tarsus) auf proximaler Tibiaspitze, wo sich bei vielen anderen Vogel-Ischnozeren Stacheln (Daumensporne) befinden, die ein ebenso behendes Fortkommen nicht erlauben.

Die Kerfe halten sich in der Regel nicht auf der Ober- oder Unterseite des Vexillum auf, sondern zwischen den relativ breiten Rami (diese sowohl bei Strauß als auch bei Nandus), also quasi im Querschnitt der Federfahne, wo sie schwer oder gar nicht auf den ersten und zweiten Blick ausgemacht werden. Sie laufen nach allen Seiten (auch rückwärts) recht geschwind und „tauchen“ in das Vexillum stets zuerst mit dem Kopf ein.

Die Asymmetrie des Praeantennale von *Struthiolipeurus* ist nur ventral ausgebildet. Dorsal ist es bilateral symmetrisch (Abb. 55), was an Totalpräparaten infolge der Herstellungsprozedur oftmals nicht so deutlich werden kann. Diese Asymmetrie ist zweifellos eine Anpassung an die Federstruktur von *Struthio*, *Rhea* und *Pterocnemia*. Die Federäste (Rami), nur auf denen die Kerfe gewohnt sind, sich mit den Mandibeln festzuhalten, sind lamellenartig ausgebildet. Sie werden mit der großen Mandibel erfaßt und auf die Kopfunterseite herangezogen, wo sie mit ihrer breiten Seite, etwas angeschrägt, zu liegen kommen.

Neben der großen linken Mandibel wird der Ramus an mindestens drei weiteren Punkten un-

ter dem Praeantennale gewissermaßen fixiert. Oberhalb der großen Mandibel bildet die umgestaltete Ventralcarina einen Vorsprung (Abb. 54), in den der Ramus „einrastet“, während auf der rechten Kopfseite kleine Mandibel und wahrscheinlich Pulvinus gegen den Ramus (vom Kopfdach nach unten) drücken. Durch diese Vierpunkt-Fixierung durch drei aktive muskelbewegte und einem passiven Element kann der Ramus sehr wirkungsvoll festgehalten werden. Große Mandibel und Ventralcarina-Vorsprung links wirken antagonistisch zu kleiner Mandibel und Pulvinus rechts. Da sich auf der rechten Kopfseite nicht ebenso ein Halt bietender Vorsprung entwickelte wie auf der linken, mußten dort Ventral- und Clypealcarina (mit großem frontalem Nodus) in anderer, aber ergänzender Form und Funktionalität ausgebildet werden, wodurch die Asymmetrie wahrscheinlich entstand.

Der Ramus, der das wohl für Vogel-Ischnozeren entscheidende Federstrukturelement zum Festhalten und damit Verbleib auf dem Wirt darstellen dürfte, ist bei allen Vögeln zumindest im Rumpffieder als zweizeilig befiederte Lamelle ausgebildet. Diese Struktur allein kann also nicht maßgeblich Ursache sein, daß sich unter allen bekannten Vogel-Ischnozeren mit dem ursprünglichen circumfasciaten Kopftyp nur bei *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* n. g. eine ventrale Vorderkopfasymmetrie herausbildete. Strenggenommen ist sie im Ansatz bei vielen Gruppen von Vogel-Ischnozeren durch die  $\pm$  ungleiche Ausbildung der Mandibeln manifest. So hat auch die mit *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* synhospital vorkommende *Meinertzhageniella* symmetrische Kopfstrukturen bewahrt.

In diesem Lichte manifestiert die partielle Kopfasymmetrie bei *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* eine von zwei uns bekannten realisierten Möglichkeiten, den Kopfbau funktionsmorphologisch zu optimieren. Daß diese Asymmetrie bereits bei der Erstlarve von *St. struthionis* sichtbar ist (vgl. S. 80), werte ich als deutlichen Fingerzeig auf eine alte, schon früh in ihrer Stammesgeschichte in Erscheinung getretene Erwerbung. Partielle Vorderkopfasymmetrie ist in mehreren Entwicklungslinien unabhängig voneinander und auf verschiedenem systematischen Niveau entstanden (und im Detail bisher nicht untersucht): unter den Vogel-Ischnozeren bei der monotypischen *Dahlehornia* (auf *Dromaius novaehollandiae*) und bei *Bizarrifrons* mit mehreren Arten, die nur auf Icteriden der Neuen Welt leben. Bei den Säugetier-Ischnozeren (Trichodectidae) tritt die Kopfasymmetrie in

verblüffender Ähnlichkeit zu der von *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* nur bei zwei von 18 bislang bekannten Arten der Gattung *Eutrichophilus* in Erscheinung: bei *E. guyanensis* und *E. exiguus* (Timm & Price 1994). *Eutrichophilus* parasitiert nur Greifstachler (Erethizontidae) Süd- und Nordamerikas.

Dorsale Kopf- und Thoraxmakrochaeten (Tastsinneshaare) stehen scheinbar starr im rechten oder spitzen Winkel (nicht  $<45^\circ$ ) caudad vom Körper ab, während die dichten Reihen der abdominalen Schwertborsten auf den Segmenten anliegen. Sobald auf einen Federling Druck ausgeübt wird, beißt er sich mit seinen Mandibeln an einem Ramus fest. Die Beine bzw. Tarsi nehmen dann zwar auch scheinbar Klammerhaltung ein, werden aber nicht auf der Feder arretiert, sondern locker zwischen die Federstrahlen gehalten, so daß sie bei seitlichem Schub sofort nachgeben können. Im wesentlichen erfüllen also die Mandibeln im Ernstfall und bei der Kopula die Festhaltungsfunktion auf der Feder.

Beim Weiden fungieren die Vorderbeine als Widerlager zum Abbeißen der Radii. Das verdaute Keratin wird in Form heller Kotklümpchen ausgeschieden (Anus subterminal dorsal). Diese nehmen nach kurzer Zeit pechschwarze Färbung an.

## 4.2 Kopulation

Die Kopulation von *St. struthionis* war von mir mehrfach zu beobachten. Die Stellung ist subfeminal, wie dies vor allem für Ischnocera zutreffen mag, bei denen die Männchen Greifantennen besitzen (vgl. Abb. 55). Die Kopulation von *struthionis* dauert offenbar im Regelfalle mehrere Stunden. Ein Pärchen blieb mindestens 18 Stunden zusammen, wobei es dreimal ihren Standort auf der Feder nur geringfügig wechselte. In anderen Fällen währte die Begattung einmal mindestens 35 Minuten und zweimal je mindestens drei Stunden. Die Weibchen von *struthionis* halten sich bei der Begattung nicht mit den Beinen am Männchen fest, wie das von Pflieger (1927) für *Ibidocerus platatae* geschildert wird. Nur von dieser Art ist auch eine noch länger dauernde Kopulation als die bei *Struthiolipeurus* beobachtete bekannt. Lucas berichtet von einem Pärchen, das 40 h, Pflieger von je einem, das 31 bzw. 34 Stunden vereint blieb. Bei anderen Ischnozeren werden Zeiten zwischen 10 und 75 Minuten (nach Martin) bzw. nur 2,5 Minuten (nach Schmutz), beide bei *Columbicola c. columbae*,

und bei *Bovicola caprae* sogar nur 10–15 Sekunden (nach Schmutz) angegeben (fide Eichler 1963).

Offenbar reicht bei *struthionis* eine zufällige Partnerbegegnung aus, um nach dem Prinzip „Versuch und Irrtum“ zur Kopulation zu kommen.

Ein Männchen hatte ein Weibchen rücklings zu dessen Rücken mit seinen Antennen am zweiten oder dritten Abdominalsegment festumgriffen, so daß es am Weiterlaufen gehindert wurde. Daraufhin krümmte das Männchen sein Abdomenende zu dem des Weibchens. Doch letzteres blieb unruhig, so daß es bei dieser ungewöhnlichen Stellung (Rücken an Rücken) zu keiner Vereinigung kommen konnte. Nachdem das Männchen seinen Klammergriff löste, lief das Weibchen davon. Danach erfolgte erneut ein Kopulationsversuch, der wieder am Unvermögen desselben Männchens scheiterte. Das Männchen erfaßte mit seinen Antennen das Weibchen von unten zuerst am Abdomenende und griff dann rasch ruckweise zwei- bis dreimal bis zum zweiten Abdominalsegment nach (Rücken ♂ an Bauch ♀). Dann versuchte das Männchen dreimal erfolglos, mit seinen Terminalia (der Genitalapparat war nicht erigiert) die Genitalöffnung des Weibchens zu berühren. Das Weibchen schien von Anbeginn willig. Es verharrete und richtete ihren Hinterleib soweit auf, daß das Männchen seinen Kopf ungehindert zu dessen Basalsegmenten führen konnte und dort schließlich mit demselben am Bauch der Partnerin anlag.

Ein anderes Männchen umklammerte nach einer plötzlichen Begegnung einen Geschlechts-genossen am dritten oder vierten Abdominalsegment, bemerkte aber nach Berührung mit den Hinterleibsenden seinen Irrtum und ließ vom Partner ab.

**4.3 Überlebensdauer abseits vom Wirt, Übertragungsmöglichkeiten, Sekundärbefall**

*Struthiolipeurus struthionis* macht keine Ausnahme darin, für längere Zeit abseits vom Wirt leben zu können. Maximal 25–26 Tage konnten in zwei Experimenten ermittelt werden (s. Material und Methoden). Dabei fraßen die Kerfe über diese Zeitdauer regelmäßig an den Federn, wie es die immer neu anfallenden Kotkrümchen verrieten. Ja, die Vitalität der Federlinge schien so ungetrübt zu sein, daß es zu mehreren Begattungen und zur Eiablage (auf je einer Strauß- und Emu-Feder) kam.

Tabelle 6  
Überlebensdauer von *Struthiolipeurus struthionis* abseits vom Wirt (*Rhea americana*) auf dessen Federn.  
(= Experiment 1, s. S. 67)

Datum	Anzahl der verstorbenen Individuen	nach n Tagen
9. 5.	1 L II	6
10. 5.	1 ♂, 1 L II	7
12. 5.	1 ♂, 1 L I	9
13. 5.	1 ♂, 1 ♀	10
14. 5.	3 ♂, 2 ♀, 1 L II	11
15. 5.	1 ♂, 2 ♀, 1 L III	12
16. 5.	1 L II	13
18. 5.	1 ♂, 1 ♀	15
22. 5.	1 ♀	19
25. 5.	1 ♀	22
26. 5.	1 ♀	23
29. 5.	1 L II	26

Experiment 1 (Tab. 6): Von den insgesamt 17 Imagines und 7 Larven auf Nandufedern war jeweils das erste Individuum (1 ♂, 1 L II) nach 7 d tot, dagegen die letzte Imago (♀) nach 23 d und die letzte Larve (L II) nach 26 d. Etwa die Hälfte der Imagines (9 Indiv.) waren nach 11 d verschieden, das letzte ♂ nach 15 d, das erste ♀ nach 10 d. Bis auf zwei waren die ♂ nach 11 d tot, während zu dieser Zeit erst zwei von 9 ♀ verstorben waren. Von 7 Larven waren 6 nach 13 d tot. Demzufolge haben die Weibchen eine höhere Lebenserwartung.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt Experiment 2 (Tab. 7). Bei diesem wurde deutlich, daß

Tabelle 7  
Überlebensdauer (Anzahl verstorbenen Individuen nach n Tagen) von *Struthiolipeurus struthionis* abseits vom Wirt auf „frischen“ Federn aus Flankenregion von *Rhea americana* (Nandu), *Dromaius novaehollandiae* (Emu), *Struthio camelus* (Strauß) und *Casuarus* sp. (Kasuar).  
(= Experiment 2, s. S. 67)

	Nandu	Emu	Strauß	Kasuar	nach n Tagen
18. 5.	2 LII	—	3 ♂	1 ♂, 1 ♀	7
20. 5.	—	1 ♂	1 ♂	1 ♀	9
21. 5.	—	—	—	2 ♀	10
22. 5.	—	—	—	1 ♀	11
23. 5.	1 L I, 1 L III	—	1 L III	—	12
24. 5.	—	—	1 L II	—	13
25. 5.	1 L III	1 ♂	—	—	14
26. 5.	1 ♂	—	—	—	15
27. 5.	—	1 ♀	2 ♀	—	16
29. 5.	—	1 ♂	—	—	18
30. 5.	—	—	1 ♂	—	19
31. 5.	1 ♂	—	1 ♀	—	20
1. 6.	1 L II	1 ♂	—	—	21
2. 6.	—	1 ♂	—	—	22
4. 6.	2 L II	—	—	—	24
5. 6.	2 L III	—	—	—	25
Σ Imag.	2 ♂	5 ♂, 1 ♀	5 ♂, 3 ♀	1 ♂, 5 ♀	
Σ Larv.	11	0	2	0	

*struthionis* fast ebenso lange auf Strauß- und auf Emu-Federn fressen und leben kann, wie auf denen vom Nandu, auf Kasuarfedern aber etwa nur die Hälfte der Lebensdauer erreicht. U. Traxel bestätigte diese Erfahrung mit einem von ihm durchgeführten Versuch, wo jeweils ein halbes Dutzend *struthionis*-Imagines auf Kasuarfedern bereits nach 24 h tot waren, während etwa dieselbe Anzahl auf Nandu-Federn 2–3 d länger am Leben blieb.

Alle bisher untersuchten Vogel-Ischnozeren vermögen mehrere Tage bis Wochen abseits von ihrem Wirt zu überleben. Diese Fähigkeit sichert ihnen eine Überlebenschance nach dem (meist erzwungenen) Verlassen des Wirtes oder dessen Tod. Bei *Struthiolipeurus* ist zu erwarten, daß er bei gefangengehaltenen, oft stark vom ihm befallenen Wirten auch eine extrahospitale Übertragung zum nächsten zu nutzen weiß. Und zwar über dem Boden laufend, um (zufällig?) einen anderen in der Nähe gehaltenen Wirt zu erreichen. So berichtet schon Piaget (1880) von *St. struthionis*, der sich im Zoologischen Garten Rotterdam nicht nur auf Strauß und Nandu „par milliers“ vermehrte, sondern sich auch in ebensogroßer Anzahl auf einem Steinadler fand. Dieser war im Zoo in Nähe einer Rhea plaziert gewesen. Eine Kontaktübertragung von *Struthiolipeurus*, wie sie allgemein von Individuum zu Individuum einer Wirtsart die Regel ist, kommt wegen des antagonistischen Verhaltens zwischen Altvögeln von Strauß und Nandu (Dr. W. Grummt mündl.) kaum in Frage. Doch in Zoos etc. sind für Federlinge unter dem meist unbewußten Einfluß des Menschen viele Übertragungsmöglichkeiten denkbar. Wie sie im konkreten Ablauf verwirklicht sind, ist unbekannt.

Nach den zahlreichen Funden von *Struthiolipeurus struthionis* auf *Rhea americana* ist anzunehmen, daß er sich auf diesem Wirt bei jahrelang in Zoos etc. gehaltenen Exemplaren sekundär angesiedelt hat. Auf diesen neigt er offenbar zu Massenvermehrungen. Lakshminarayana (1971) hat die Hypothese aufgestellt, *Struthio* und *Rhea* seien (in freier Wildbahn) sekundär von *Struthiolipeurus* besiedelt worden. Er geht aber von zwei unzutreffenden Voraussetzungen aus, die seine Auffassung ad absurdum führen. Erstens ist es naiv, die Harrisonsche Regel in Bezug auf *Struthiolipeurus* in Frage zu stellen, weil auf dem größten Vogel, dem Strauß, nicht die größte Mallophage lebt. Innerhalb der vier bekannten *Struthiolipeurus*-Arten findet sich die Harrisonsche Regel durchaus bestätigt. Auf der

kleineren *Pterocnemia pennata* leben die kleinen, auf den größeren *Rhea americana* und *Struthio camelus* die jeweils größeren *Struthiolipeurus*-Arten (wobei bei letzteren zwei die Größenunterschiede nur gering sind).

In einer Gruppe über näher miteinander verwandter Vögel verbreiteten Ischnozeren-Gattung ist die Körpergröße der Ischnozeren-Art der der Wirtsart annähernd proportional. Diese von Günter Timmermann so benannte Harrisonsche Regel ist hier von mir bewußt auf die Vogel-Ischnozeren eingeschränkt, wo sie m. E. weite Gültigkeit besitzt. So, wie es Lakshminarayana (1971) in lauterer Absicht versuchte, kann die Harrisonsche Regel für das Erkennen von Sekundärbesiedlungen nützlich sein.

Zweitens ist die Angabe Cummings (1916) falsch, wonach die Kopfasymmetrie von *Struthiolipeurus* bei den Larven nicht in Erscheinung trete. Das Gegenteil ist schon bei der Erstlarve der Fall (s. S. 80), und es spricht gegen die Annahme, diese Asymmetrie sei ein in der Phylogenese relativ spät erworbenes Merkmal.

#### 4.4 Hyperparasitismus

Auf einem eben verstorbenen *struthionis*-♂ bemerkte ich am 1. 6. 1994 auf der rechten dorsalen Kopfseite (Wange) eine winzige, 0,12 mm große Milbe, bei der nur zwei Beinpaare unter dem glockenartig gewölbten Körper hervorragten. Das Tierchen hatte 24 h später immer noch dieselbe Position inne. Nach weiteren 24 h fand ich es ebenso reglos angehaftet wie bisher auf dem Pronotum desselben *struthionis*-♂. Weitere Beobachtungen schlugen fehl. Vielleicht handelte es sich um ein Entwicklungsstadium von einer *Myialges*-Art (zwei sind bekannt). Von Graf Vitzthum (1943) werden sie als Superparasiten bezeichnet. Während die eine Art, *M. auchora*, am Körper von Lausfliegen parasitiert, hält sich die andere, *M. caulotoon*, auf Anatiden, denen Lausfliegen meist fehlen, „ausnahmsweise an Mallophagen. In diesem Zusammenhange ist die Art in Uganda als Parasit von *Trinoton aculeatum* auf *Dendrocygna fulva* und *Sarkidiornis melanotus* und an *Trinoton anserinum* auf *Plectropterus gambiensis* bekannt“ (Vitzthum 1943: 645). Eichler (1963: 119) kompiliert ähnliche Feststellungen von *Myialges*, deren Aufenthalt auf Hippobosciden und Mallophagen (*Trinoton lituratum* und *Ancistrona*) er aber als Phoresie interpretiert (so auch Eichler & Vasjukova 1981: 54).

### 5. Hospital-geographische Verbreitung von *Archolipeurus* spp. und *Struthiolipeurus* spp.

Das Bild, das uns die Funde auf in Gefangenschaft gehaltenen Strauen und Nandus ber Wirtsspezifitt bzw. Verbreitung ihrer Federlinge (*Archolipeurus* und *Struthiolipeurus*) vermittelt, widerspiegelt verzerrt die tatschlichen Verhltnisse (s. nachfolgende Wirts-Parasitenliste). Oft haben wir es mit berlufern zu tun, wie es uns zahlreiche Nachweise vom Straufederling *Struthiolipeurus struthionis* auf beiden Nandu-Arten und sogar dem Emu (alle aus Zoos) eindrcklich lehren. So mssen sich alle Entscheidungen ber Primr- und Sekundrbefall an bei wildlebenden Vgeln ermittelten Befunden messen lassen. Auf diesen Prfstand gehren unbedingt *Archolipeurus renschi* und *A. nandu* (von beiden bisher kein Wildfund).

*Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* parasitieren natrlicherweise nur auf *Struthio*, *Rhea* und *Pterocnemia*. Es ist zu erwarten, da alle Arten dieser Wirtsgattungen synhospital von *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* bewohnt sind. Das betrifft sowohl die Wirtsart als auch das Wirtsindividuum. Das legen Nachweise auf *Rhea americana* nahe (s. S. 90), und auch die auf *Pterocnemia pennata* gefundenen Arten weisen darauf hin. Dagegen wirft der *Archolipeurus*-Fund auf *Struthio camelus* (Dominguez de Tena et al. 1976) mehrere Fragen auf. Wenn er tatschlich *A. nandu* betrifft, handelt es sich dann dabei um berlufer von *Rhea americana* oder um eine wirtsechte Herkunft von *Struthio camelus*? Beides besitzt fr sich hohe Wahrscheinlichkeit, hat man das Zwillingarten-Paar *Struthiolipeurus struthionis* – *St. stresemanni* vor Augen. Letztere Spezies ist aber bisher noch nie auf *Struthio camelus* (in Gefangenschaft) gefunden worden, dagegen *St. struthionis* besonders oft auf *Rhea americana* und ferner *Pterocnemia pennata* (s. S. 90).

Wenn es so etwas wie eine Duplizitt dieses Falles in der Gattung *Archolipeurus* gbe, wrde hier die Ausnahme, also der umgekehrte Fall angezeigt sein. Ich bin davon berzeugt, da wir hier vor der Aufklrung spannender Zusammenhnge stehen.

*Struthiolipeurus struthionis* ist zuerst auf *Struthio c. camelus* aus Nordafrika beschrieben worden. Das Typenmaterial existiert vermutlich nicht mehr. Drei *struthionis*-♀ vom Kennwirt aus Marokko (s. S. 79) sind konspezifisch mit Herknften aus der (einst) im Sden Afrikas isoliert verbreiteten *Struthio camelus australis* (s. Abb. 56), die als Wildpopulation nur noch im NW des Ge-

bietes vorkommt, ansonsten aber mit der eingefhrten Nominatform vermischt wurde (Folch 1992). ber die wahrscheinlich auch auf *St. c. massaicus* und *St. c. molybdophanes* lebenden *Struthiolipeurus*-Sippen lassen sich keine Aussagen treffen. Letztere wird zuweilen als eigene Art aufgefat (Folch 1992, Mayr 1979, Sibley & Monroe 1990). Im Nairobi National Park, wo sie eingebrgert wurde, paart sie sich mit *massaicus* (Brown 1982). Ob das von *massaicus* und *molybdophanes* zu erwartende Federlingsmaterial hnliche Befunde bereithlt, wie das ausgewertete von *Pterocnemia pennata* zeigt, steht dahin. Auch diese Art hat ein disjunktes Areal: *P. p. garleppi* und *P. p. tarapacensis* bewohnen die hohen Anden, in S Peru, SW Bolivien und NW Argentinien bzw. in N Chile, whrend die Nominatform im chilenischen und argentinischen Patagonien beheimatet ist. Aus beiden Teilarealen liegt je ein authentischer Nachweis von zwei nicht konspezifischen *Struthiolipeurus*-Sippen vor. *St. andinus* und *St. chilensis* n. sp. deuten es an und sttzen die von Systematikern geuserte Ansicht (s. Mayr 1979), da die Nord- von der Sdpopulation nicht nur subspezifisch, sondern spezifisch getrennt ist.

*Meinertzhageniella schubarti* Eichler ex *Pterocnemia p. pennata* und *Meinertzhageniella chocayoensis* (Carriker) ex *Pterocnemia pennata garleppi* scheinen dieses Bild zu vervollstndigen. Die Untersuchung der (schlechterhaltenen) Typen von beiden Ischnozeren zeigte mir (besonders an der Kopfform), da sie sehr wahrscheinlich nicht zu ein und derselben Art gehren, wie das Hopkins & Clay (1952) angeben.

### 6. Parasitophyletische Anmerkungen

Erstmals wurde von Harrison (1914) das Vorkommen von *Struthiolipeurus* (olim *Lipeurus* pro parte) als Indiz fr gemeinsame stammesgeschichtliche Abkunft von Strau und Nandu (und Emu) in Erwgung gezogen. Cummings (1916) bezieht „*Degeriella asymmetrica*“ ex *Dromaius novaehollandiae* entgegen der von Harrison (1914, 1916) vertretenen Ansicht, diese und „*Lipeurus asymmetricus* Piaget“ und „*L. quadrimaculatus* Piaget“ seien nahe miteinander verwandt, nicht in seine Gattung *Struthiolipeurus* mit ein, sondern weist ihr einen eigenen Platz zu, den von Kler (1936) mit „*Dahlehornia*“ nomenklatorisch bestimmt. Eine vergleichende Untersuchung zwischen *Struthiolipeurus* bzw. *Archolipeurus* und *Dahlehornia* steht noch aus.

Das Beispiel ist mehrfach aufgegriffen und z. T. mit Angaben über andere gemeinsame Parasiten erweitert worden (Harrison 1916, 1928, Eichler 1948, Clay 1950, 1957, Rothschild & Clay 1952, Sibley & Ahlquist 1972, 1990, Timmermann 1964, Traub 1980, Henning 1982, u. a. – Eine moderne revidierte Gesamtübersicht über alle auf Straußenvögeln nachgewiesenen Parasiten fehlt jedoch noch). Harrisons Idee stand im Widerspruch zu der seinerzeit herrschenden Auffassung, wonach Strauß und Nandus zu verschiedenen Ordnungen gestellt wurden (Struthionales und Rheae bzw. Struthioniformes und Rheiformes). Erwin Stresemann (1959), der sich auf v. Kéler (1957) beruft, „ein im Studium der Mallophagen ergrauter Entomologe, dessen meisterliche Beherrschung und scharfsinnige Durchdringung des Stoffes aus jeder Zeile hervorleuchtet“ (Stresemann 1958), erklärte 1958 vor den amerikanischen Ornithologen:

“Some taxonomists have recently considered it possible that *Struthio* and *Rhea* might form a phylogenetic group because a genus of bird-lice, *Struthiolipeurus*, has been found on both. Von Kéler, however, informs me that close relationship of the mallophagan species found on *Rhea* with that found on *Struthio* has not yet been proved, for their anatomical investigation is still lacking. He is inclined to believe that the superficial similarity between Mallophaga on these birds is due to convergence caused by the similarity of feather structure.”

Von Kéler (1960) versuchte, diese Interpretation durch eine gründliche taxonomische Untersuchung zu fundieren. Die gedachte Konvergenz konnte er damit freilich nicht bestätigen, aber seine Meinung erneut artikulieren, daß auch hier ein Ausbreitungssprung der Mallophagen über systematisch weit entfernte Vogelgruppen infolge ökologischer Annäherung der Vögel vorläge. Die Umsiedlung der *Struthiolipeurus*-Vorfahren konnte also ohne Rücksicht auf die Verwandtschaft der Wirte erfolgen. Daß ein solcher Fall möglich ist, ist unbestreitbar. Ihn aber zu einem Grundsatz zu erheben und ihn auch in Fällen wie dem vorliegenden, wo eine andere Erklärung die wahrscheinlichere ist, anzuwenden, geht an den herrschenden Verbreitungsverhältnissen der Federlinge entschieden vorbei (s. dazu die Diskussionen bei Mauersberger & Mey 1993, Timmermann 1965). Dabei war zu dieser Zeit bereits bekannt, daß *Struthio camelus* und *Rhea americana* noch Vertreter aus anderen Parasitengruppen teilen, wie die Acari *Pterolichus pachynemus* Trouessart, 1885 und *Gabucinia* (olim

*Pterolichus*; auch *Struthiopterolichus*) *bicaudata* (Gervais, 1844) (André 1960, Anonymus 1957, Rothschild & Clay 1952, Vitzthum 1940: 562). Diese Formen weisen ebenso wie *Struthiolipeurus* auf nahe Verwandtschaft zwischen ihren Wirtsarten. Sibley & Ahlquist (1972) haben diese Tatsache berücksichtigt, wenn sie schreiben:

“the relationship of the large ratites to one another is suggested by considerable body of evidence ... from morphological, parasitological, ethological, and biochemical studies” (zit. nach Sibley & Ahlquist 1990).

Weitere molekularbiologische Untersuchungen, aber auch morphologische Studien (s. Sibley & Ahlquist 1990: 274ff.) bestätigten die Hypothese von der Monophylie der Ratiten (*Struthio*, *Rhea*, *Pterocnemia*, *Dromaius*, *Casuarius* und *Apteryx*) und ihres gondwanischen Ursprungs. Sie fand adäquat Niederschlag im System, in dem Struthionidae und Rheidae als Schwestergruppen gelten (Cracraft 1974, Mayr 1978, Sibley & Ahlquist 1990).

Infolge der Kontinentaldrift war Südamerika von Afrika am Ende der Kreide, vor ca. 95 bis 80 Mill. Jahren, getrennt worden (Hallam 1994). Demzufolge verlief seither die Entwicklung der Struthionidae und Rheidae, und damit auch ihrer obligaten Parasiten, isoliert voneinander. (Auf dieses Ereignis gründen Sibley & Ahlquist, 1990 die Kalibrierung ihrer Daten der DNS-Hybridisation.) Dieser Vikarianz-Theorie steht die Dispersion-Theorie gegenüber. Olson (1985) und Houde (1986, 1988) fide Vuilleumier & Andors (1993) nehmen an, daß die Struthionidae lange vor dem Auseinanderbrechen Gondwanas in der nördlichen Hemisphäre (Eurasien) evolvierten und von dort mehrfach im frühen und mittleren Tertiär nach Afrika immigrierten. Die flugtüchtigen palaeognathen Lithornithidae aus dem Palaeogen Nordamerikas und Europas belegen weite nördliche Verbreitung. Gestützt von diesen Vorstellungen zeigt sich das Szenario über die Evolution der Struthioniformes (= Palaeognathae), das Bock & Bühler (1990) nach eigenen Befunden an deren Cranium (Zungenapparat) entwerfen. Danach gäbe es keine Evidenz für eine gemeinsame Afrika und Südamerika einschließende Verbreitung palaeognather Vögel vor dem Auseinanderdriften der Südkontinente. Ihre rezente Verbreitung sei das Ergebnis tertiärer Ausbreitungsvorgänge. Vor allem sprechen ihre Befunde klar gegen ein Schwesterngruppenverhältnis zwischen Struthionidae und Rheidae.

*Palaeotis weigelti*, eine flugunfähige Ratite aus dem mittleren Eozän Deutschlands (Geiseltal, Messel) zeigt deutliche Beziehungen nicht zu den Struthionidae, wie Houde & Haubold (1987) annehmen, sondern zu den Rheidae (Peters 1988), deren ältester Ahnenvertreter aus dem mittleren Palaeozän Brasiliens (Itaborai) und Argentinens (Las Flores) stammt (Tambussi 1995). Im Zusammenhang mit Funden anderer Wirbeltiere kreidezeitlichen Ursprungs aus dem Eozän der Grube Messel favorisieren Peters & Storch (1993) bzw. Storch (1993) die Möglichkeit, daß rheaähnliche Formen Europa direkt von Afrika aus erreichten, das zum gondwanischen Areal dieser Gruppe gehörte (vgl. auch Mabesoone & Stinnesbeck 1993). Eine holarktische Verbreitung derselben halten sie für wenig wahrscheinlich. Mangels entsprechender Fossilfunde in Nordamerika kommt auch die Ausbreitungsrouten der in Rede stehenden Gruppe von Süd- über Nordamerika nach Eurasien (und umgekehrt) kaum in Betracht.

Welche Aussagen erlauben *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* in Bezug auf Phylogenie und (Palae-)Biogeographie ihrer Wirte?

Beide artenarme Gattungen repräsentieren zweifellos je eine Reliktgruppe. Ihr wirtsspezifisches Vorkommen ist auf Struthionidae (mit *Struthiolipeurus struthios*) und Rheidae (mit *St. stresemanni*, *St. andinus*, *St. chilensis*, *Archolipeurus nandu* und *A. renschi*), beide mit größerer Diversität im Tertiär, beschränkt. Die einander sehr ähnlichen morphologischen Charaktere von *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* beruhen nicht auf Konvergenz. Sie bezeugen vielmehr nicht nur gemeinsame Abstammung, sondern auch enge Verwandtschaft. Es gibt keinen Anhaltspunkt dafür, daß ihr Vorkommen einem Sekundärbefall (host switching) zu verdanken ist. Nach diesen Feststellungen ist fast zwingend auf Kospeziation der *Archolipeurus*- und *Struthiolipeurus*-Arten mit ihren Wirten zu schließen. Dieses Phänomen erhält indirekt durch gesicherte Erkenntnisse über die Plattentektonik für uns eine ziemlich konkret faßbare zeitliche Dimension – ein Glücksfall für Versuche, stammesgeschichtliche Abläufe zu erhellen, zumal für Phthiraptera, von denen keine Fossilien zu Gebote stehen. Einerseits Strauß, andererseits Rheas oder ihre unmittelbaren Vorfahren waren schon vor 80 Mill. Jahren von *Struthiolipeurus* spp. (und *Archolipeurus*?) bewohnt, und sie haben sich in diesem gewaltigen Zeitraum offenbar im scharfen Kontrast zu ihren Wirten morphologisch kaum verändert! Das Zwillingartenpaar

*St. struthionis* und *St. stresemanni* läßt sich schwer nur nach wenigen Merkmalen (Penis, Ei, Calyx am Receptaculum seminis) voneinander trennen. Dagegen hat bei den zwei auf *Pterocnemia pennata* geographisch-hospital isoliert lebenden *Struthiolipeurus*-Spezies *andinus* und *chilensis* eine deutlichere Differenzierung stattgefunden. Noch eine andere Tatsache weist daraufhin, daß die stammesgeschichtlichen Wurzeln von *Struthiolipeurus/Archolipeurus* und die Herausbildung ihrer Wirtsspezifität weit ins Mesozoikum zurückreichen (vielleicht noch weiter als Kim & Ludwig 1982 für die Ischnocera annehmen). Beide Genera verkörpern keinen archaischen Typ einer Vogel-Ischnozere, wie man ihn bei Wirten erwarten könnte, deren Parasiten sich funktionsmorphologisch noch in einem Übergangsstadium vom fakultativen zum obligatorischen Parasitismus befinden. Im Gegenteil sind beide offenbar optimal im Federkleid ihrer homiothermen Wirte adaptiert, und sie unterscheiden sich darin nicht grundsätzlich von allen anderen der weltweit verbreiteten Vogel-Ischnozeren, die ein hohes Maß an Wirtsspezifität auszeichnet. Im Mosaik der Merkmale, in der Evolution bei Parasiten besonders verwirrend variiert, teilen sie z. B. die apomorphe Kopfborstengarnitur mit dem Gros der Vogel-Ischnozeren (Abb. 57–58). Unter anderem ventrale Vorderkopfasymmetrie, dicke Körperbedeckung mit kurzen Schwertborsten und „vollständige“ Tergopleurite bei den Männchen tragen aber offenbar noch die Züge ihrer Ahnen. Wenn wir also von diesem Stand an die Beantwortung der oben gestellten Frage gehen, erscheint es aus mallophagologischer Sicht als problematisch, Struthionidae und Rheidae im System weit auseinander zu rücken (z. B. Cooper 1993, Cooper et al. 1992, vgl. auch Caspers et al. 1994). In das von Kurochkin (1995a, b) gezeichnete Bild einer pachyphyletischen Stammesgeschichte der Palaeognathae würde sich dagegen der mallophagologische Befund zwanglos einfügen lassen. Mehr kann man auch gar nicht erwarten.

Affinitäten zwischen Struthionidae/Rheidae und Tinamidae sind nach ihren Federlingen überhaupt nicht gegeben. Bezeichnenderweise ist die Federlingsfauna der Steißhühner unter allen rezenten Vogelgruppen die an Gattungen (32) und Arten (c. 140–200) reichhaltigste. Unklar, weil bisher nicht untersucht, ist die Beziehung zwischen *Dahlehornia* (auch mit Vorderkopfsymmetrie!) ex *Dromaius novaehollandiae* und *Archolipeurus/Struthiolipeurus*. Ebenso im Nebel muß ein Vergleich mit den Casuariidae bleiben. *Casuaris casuarius sclateri* ist von einer Kängu-

ruh-Boopide, *Therodoxus oweni* Clay, 1971, offenbar sekundär kolonisiert worden. Die Apterygidae, besiedelt von der Amblyzere *Apterygon* und der Ischnozere *Aptericola*, liefern auch keinen Hinweis auf Verwandtschaft mit ihren großen Vettern.

Das rezente Vorkommen von *Archolipeurus/Struthiolipeurus* läßt sich am zwanglosesten mit dem gondwanischen Ursprung ihrer Wirte in Einklang bringen. Fossilnachweise von Rheidae in Nordamerika, die ihre Ausbreitung von Südamerika nach Eurasien oder umgekehrt wahrscheinlich machen würden, fehlen. Angesichts des Alters und der Organisationshöhe von *Archolipeurus/Struthiolipeurus* kann bei den Lithornithidae spekuliert werden, daß sich auf ihnen bereits wirtsspezifische Ischnozeren etabliert hatten, die nicht mehr als Ahnformen für jene in Frage kommen können.

Nach der in den letzten Jahren rasch gewachsenen Zahl von Nachweisen mesozoischer Vögel wird Entstehung und erste Radiation dieser Klasse in die Trias verlegt (Elzanowski 1995, Kurochkin 1995b, Peters 1994, 1996). *Archaeopteryx* ist Vertreter schon eines Seitenzweiges in dieser Entwicklung, und seine modern anmutende Befiederung mochte schon längst die Herberge von Federlingen gewesen sein, die den rezenten vermutlich nicht unähnlich waren.

Die wenigen noch lebenden Arten des uralten Vogelgeschlechts der Ratiten einer intensiven Untersuchung ihres Parasitenbesatzes zu unterziehen, würde nicht nur, aber vor allem in parasitophyletischer Hinsicht eine äußerst fesselnde Aufgabe sein.

### 7. Wirts-Parasitenliste der auf Straußen (Struthionidae) und Nandus (Rheidae) nachgewiesenen Federlingsarten (Ischnocera)

Aus der Unterordnung Amblycera ist bisher kein authentischer Federlingsnachweis von beiden Wirtsfamilien bekannt. Bei „*Ratitiphagus batocina* Eichler, 1949“ (Boll. Soc. entomol. Ital.

79, 13), nach nur einem aus *Pterocnemis p. pennata* stammenden höchst unzureichend beschriebenen ♀, handelt es sich offenbar um eine irreführende Colpocephalide (s. Hopkins & Clay 1952: 321).

### Wirtssystematik nach Mayr (1979)

Abkürzungen:

\* Ein Sternchen hinter dem Federlingsnamen bedeutet, daß der darüberstehende Vogelname dem Kennwirt (type host) entspricht.

G – Funde auf in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln

W – Funde auf Vögeln in freier Wildbahn

? – bisher kein Federlingsnachweis bekannt

#### Struthionidae

*Struthio camelus camelus* L., 1758

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais)\* – G, W

*Struthio camelus molybdophanes* Reichenow, 1883 – ?

*Struthio camelus massaicus* Neumann, 1898 – ?

*Struthio camelus australis* Gurney, 1868

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – W

*Struthio camelus* ssp.

*Archolipeurus nandu* (Eichler) ? – G

#### Rheidae

*Rhea americana americana* (L., 1758)

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler – W

*Rhea americana intermedia* Rothschild & Chubb, 1914

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler\* – W

(Der Holotypus von *St. stresemanni* stammt von dieser Wirtssubspezies. Zur Typenserie gehören aber auch Herkünfte aus *Rhea a. americana*, *R. a. albescens* und *R. americana* ssp. ?)

*Rhea americana nobilis* Brodkorb, 1939 – ?

*Rhea americana araneipes* Brodkorb, 1938 – ?

*Rhea americana albescens* Lynch Aribálzaga & Holmberg, 1878

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler – W, G

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – G

*Rhea americana* ssp.

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler – G

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – G

*Archolipeurus nandu* (Eichler)\* – G

*Archolipeurus renschi* (Eichler)\* – G

*Meinertzhageniella latus* (Piaget)\* – G

*Pterocnemis pennata pennata* (d'Orbigny, 1834)

*Struthiolipeurus chilensis* n. sp.\* – W

*Meinertzhageniella schubarti* Eichler\* – W

*Pterocnemis pennata garleppi* Chubb, 1913

*Struthiolipeurus andinus* Carriker\* – W

*Meinertzhageniella chocayoensis* Carriker\* – W

*Pterocnemis pennata tarapacensis* Chubb, 1913 – ?

*Pterocnemis pennata* ssp.

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – G

*Archolipeurus renschi* (Eichler) – G

### 8. Bestimmungsschlüssel für die Ischnocera der Struthionidae und Rheidae

- 1 Ventrale Vorderkopfstrukturen (Nodi, Clypeal- und Ventralcarina) deutlich asymmetrisch. Mandibeln in Kopfmittle. Stets linke Mandibel deutlich größer als rechte. Am Hinterkopfrand nur Augenborste und zwei von 5 (!) Schläfenborsten als Makrochaeten ausgebildet. Laterale Ventralplatten (außer Terminalia) auf allen oder nur auf iii.–viii. (♂) bzw. vi.–vii. (♀) Abdominalsegment . . . . . 3
- 2 Ventrale Vorderkopfstrukturen symmetrisch. Mandibeln nahe dem Vorderkopfrand und etwa gleichgroß. Am Hinterkopfrand Augenborste, Praeokularborste und 6 (!) Schläfenborsten sehr lang (= lange, dicke Makrochaeten). Alle Abdominalsegmente (außer Terminalia) ohne Ventralplatten. . . . . *Meinertzhageniella* spp.

- 3 Körperlänge  $\geq 4$  mm. Hinterkopfbreite  $>1$  mm. Nur kurze Schläfenborsten, kaum länger als die Fühler. Beiborste mts 3 (Abb. 5) deutlich submarginal auf Schläfe (dorsal). Alle Abdominalsegmente mit lateralen Ventralplatten. Femur II und III jeweils mit 4–12 (oder mehr?) kurzen dicken hyalinen Stacheln ..... *Archolipeurus* 5
- 4 Körperlänge  $<4$  mm. Hinterkopfbreite  $<1$  mm. Jederseits 2 Schläfenborsten deutlich länger als Fühler. Beiborste mts 3 marginal dicht neben der mts 3 (Abb. 6–8). Nur auf den Abdominalsegmenten iii–viii ( $\sigma$ ) bzw. vi–vii ( $\varphi$ ) laterale Ventralplatten (außer Terminalia). Femur II und III ohne dicke hyaline Stacheln ..... *Struthiolipeurus* 7
- 5 Beim  $\sigma$  laterale Ventralplatten der Abdominalsegmente iv–vi groß, deutlich breiter als lang (Abb. 13), beim  $\varphi$  von denselben auf den Segmenten iv und v jederseits zwei (Abb. 14). Genitalapparat-Länge des  $\sigma$  0,9 mm (Abb. 19) ..... *Archolipeurus renschi* (Eichler)
- 6 Beim  $\sigma$  laterale Ventralplatten der Abdominalsegmente iv–vi mittelgroß, etwa so breit wie lang (Abb. 11), beim  $\varphi$  von denselben auf den Segmenten iv und v jederseits nur eine (Abb. 12). Genitalapparat-Länge des  $\sigma$  1 mm (Abb. 18). ..... *Archolipeurus nandu* (Eichler)
- 7 Beiborste mts 3 klein, nicht oder kaum über den Schläfenrand reichend. Mesometanotum posterior-marginal mit 3 dicht nebeneinander stehenden langen Borsten. Tergopleurite ii–vii nur am Hinterrand mit zahlreichen kurzen Schwertborsten ..... 9
- 8 Beiborste mts 3 über den Schläfenrand reichend. Mesometanotum posterior-marginal mit 2 dicht nebeneinander stehenden langen Borsten. Tergopleurite ii–vii am Seiten- und Hinterrand sowie median mit zahlreichen kurzen Schwertborsten ..... 11
- 9 Aedeoagagus relativ breit, wellig (Abb. 32–35). Eideckel mit unregelmäßig verteilten Mikropylen ..... *Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler
- 10 Aedeoagagus schmal, leicht gebogen bis fast gerade (Abb. 27–31). Eideckel mit einem Kranz von Mikropylen (Abb. 53) ..... *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais)
- 11 Kopf etwa so breit wie lang (Abb. 36). Beiborste mts 3 kaum über den Schläfenrand reichend (Abb. 7). Subgenitalregion des  $\sigma$  wie in Abb. 42 ..... *Struthiolipeurus chilensis* n. sp.
- 12 Kopf deutlich breiter als lang (Abb. 37). Beiborste mts 3 weit über den Schläfenrand reichend (Abb. 6). Subgenitalregion des  $\sigma$  wie in Abb. 39 ..... *Struthiolipeurus andinus* Carriker

## 9. Zusammenfassung

*Struthiolipeurus* s. l. (Meinertzhageniellidae) wird neu definiert: *Archolipeurus* nov. gen. umfaßt *A. nandu* (Eichler) (= Typusart) und *A. renschi* (Eichler), dagegen *Struthiolipeurus* Cummings das Zwillingartenpaar *St. struthionis* (Gervais)/*St. stresemanni* v. Kéler und die diesem deutlich ferner stehenden *St. andinus* Carriker und *St. chilensis* nov. spec. (= *andinus*-Artengruppe). Für *A. nandu* und *St. andinus* wird jeweils ein Lectotypus designiert.

Auf den Tergiten ii–viii befindet sich jederseits nahe dem Stigma ein bislang nicht beschriebenes Sinnesorgan (?) unbekannter Funktion. Dieses besitzen in unterschiedlicher Ausprägung nur *Archolipeurus*, *Struthiolipeurus* und *Meinertzhageniella*.

Niß und Postembryogenese einiger Merkmale (Kopfasymmetrie, Beborstung) von *St. struthionis* werden beschrieben.

*Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* leben auf Rheidae synhospital (bei *Struthio* steht dieser Nachweis noch aus). Ihre Morphologie läßt erwarten, daß sie verschiedene Nischen einnehmen.

Während mehrwöchiger Haltung von *Struthiolipeurus struthionis* (ex *Rhea americana*) gelangen Beobachtungen über seine Lebensweise. Er ist in der Lage, auch auf „glatten Flächen“ (z. B. auf dem Boden) sich relativ rasch fortzubewegen.

Die Kopfasymmetrie ist (auch bei *Archolipeurus*) auf das ventrale Praeantennale beschränkt und wird als die Realisierung von einer Möglichkeit angesehen, den Kopf funktionsmorphologisch zu optimieren. Aus der Federstruktur der Struthionidae und Rheidae ergibt sich nicht zwingend diese Asymmetrie, die z. B. bei *Meinertzhageniella* fehlt. Da sie bei allen *struthionis*-Larvenstadien  $\pm$  in Erscheinung tritt, kann sie als alte stammesgeschichtliche Erwerbung angesehen werden.

Die Begattung ist subfeminal. Sie hält über mehrere Minuten (31–34) bis Stunden (3, max. 18 h, vermutlich in Einzelfällen noch länger) an. Abseits vom Wirt lebten Larven und Imagines 25–26 Tage. Offenbar haben die Weibchen eine höhere Lebenserwartung als die Männchen.

*St. struthionis* (Kennwirt: *Struthio camelus*) hat sich auf in Zoos etc. gehaltenen Nandus (*Rhea americana*) sekundär angesiedelt.

Vermutlich ein Entwicklungsstadium von *Myialges* sp. (Acari) hielt sich zwei Tage auf einem frischtoten Männchen auf. Literaturangaben zeigen, daß *Myialges* Hyperparasit auch bei Federlingen ist.

Die bisher eruierte hospital-geographische Verbreitung ist im Detail lückenhaft und muß besonders bei *Archolipeurus* spp. an Wildvögeln nachgeprüft werden. Auf der geographisch isolierten Nord- und Südpopulation von *Pterocnemia pennata* lebt jeweils eine *Struthiolipeurus*- und eine *Meinertzhageniella*-Spezies. Das legt nahe, daß *Pterocnemia* zwei Arten (*tarapacensis* und *pennata*) umfaßt. *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* stützen die Auffassung von enger Verwandtschaft zwischen Struthionidae und Rheidae. Für sie kann eine Wirt-Parasit-Kospeziation angenommen werden. Wie alle rezenten Vogel-Ischnozeren (fossile sind unbekannt) sind *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* an das Leben im Gefieder hochgradig adaptiert. Nach ihrer Verbreitung im Zusammenhang mit Tatsachen der Plattentektonik reicht ihr Ursprung weit in das Mesozoikum zurück (>80 Mill. Jahre).

Ein Bestimmungsschlüssel ist gegeben für alle *Archolipeurus*- und *Struthiolipeurus*-Arten sowie für die Gattung *Meinertzhageniella*.

## Dank

Für die Ausleihe der Mikropräparate danke ich herzlich: Nancy Adams & Gary F. Hevel (Washington), Dr. Jürgen Deckert (Berlin), Dr. Christopher H. Lyal (London), Prof. Dr. H. Prosl (Wien), Prof. Dr. Hans Strümpel (Hamburg) und Dr. Jan van Tol (Leiden). Herr Prof. Dr. Eberhard Curio (Bochum) unterstützte die Arbeit insbesondere dadurch, daß er die Anfertigung von REM-Aufnahmen veranlaßte, für die ich Herrn U. Waldeck (Lehrstuhl für Zellmorphologie der Ruhr-Universität Bochum) vielmals danke. Herr Prof. Dr. Dietrich Mossakowski (Bremen) gab mir diverse Literaturhinweise. Herrn Ulli Traxel (Altenholz) verdanke ich Lebmateriale von *Struthiolipeurus struthionis* und sein Interesse an Mallophagenökologie. Meinem Freund Dr. Michael Gutheil (Rudolstadt) danke ich für Hinweise zum Manuskript.

## Literatur

- André, M. 1960. Sarcoptides plumicoles parasites des Autruches. – *Acarologia* **2**, 556–567.
- Anonymus. 1957. Summary of parasites reported from the ostrich and the rhea. – Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés (Neuchâtel), 157–158.
- Bock, W. J. & Bühler, P. 1988. The evolution and biogeographical history of the palaeognathous birds. In Van den Elzen, R., Schuchmann, K. L. & Schmidt-Koenig, K. (eds.): Proc. Int. 100. DO-G Meeting, current topics avian biol. (Bonn), 31–36.
- Carriker jr., M. A. 1945. Neotropical Mallophaga miscellany no. 1. New species of *Struthiolipeurus*, *Multicola*, *Microtenia* and *Pseudocophorus*. – *Bol. Entomol. Venezolana* **4** (4), 165–189.
- Caspers, G.-J., Wattel, J. & Jong, W. W. de. 1994.  $\alpha$ A-crystallin sequences group Tinamou with Ratites. – *Mol. Biol. Evol.* (Chicago) **11** (4), 711–713.
- Clay, Th. 1950. A preliminary survey of the distribution of the Mallophaga ('feather lice') on the class Aves. – *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **49**, 430–443.
- 1957. The mallophaga of birds. – Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés (Neuchâtel), 120–157 (incl. discussion).
- Cooper, A. 1993. Dried samples: soft tissues 10 DNA from museum specimens. In Hermann, B. & Hummel, S. (eds.): Ancient DNA. – Berlin usw. (Springer Verl.), 149–165.
- Cooper, A., Mourez-Chauvire, C., Chambers, G. K., Haeseler, A. von, Wilson, A. C. & Pääbo, S. 1992. Independent origins of New Zealand moas and kiwis. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **89**, 8741–8744.
- Cracraft, J. 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. – *Ibis* **116**, 494–521.
- Cummings, B. F. 1916. Studies on the Anoplura and Mallophaga, being a report upon a collection from mammals and birds in the Society's Gardens. Part II. – *Proc. zool. Soc. London*, 643–693.
- Dominguez de Tena, M., Hernandez-Rodríguez, S., Becerra-Martell, C., Calero-Carretero, R., Moreno-Montañez, T. & Martínez-Gómez, F. 1976. *Struthiolipeurus Zandu* 1950 (Mallophaga: Philopteridae) parasito del avestruz (*Struthio camelus*) en el parque zoológico de Córdoba. – *Rev. Iber. Parasitol. (Granada)* **36**, 167–173.
- Eichler, Wd. 1940. Notulae Mallophagologicae. IV. Neue Gattungen und höhere Einheiten von Kletterfederlingen. – *Zool. Anz.* **130**, 97–103.
- 1943. Notulae Mallophagologicae. VII. *Oedienemiceps* nov. gen. und andere Federlinge von bemerkenswerten Wirten. – *Zool. Anz.* **141**, 57–61.
- 1948. Evolutionsfragen der Wirtsspezifität. – *Biol. Zbl.* **67**, 373–406.
- 1950. Ektoparasiten von Zoo-Tieren. I. Mallophagen vom Nandu. – *Zool. Garten (NF)* **17**, 258–261.
- 1963. Mallophaga. – Bronns Kl. Ordn. (Leipzig), Fünfter Band, III. Abtlg., 7. Buch, b) Phthiraptera, 1. Teil.
- Eichler, Wd. & Vasjukova, T. T. 1981. Die Mallophagengattung *Trinoton*. – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **57**, 23–62 + Taf. I–IX.
- Elzanowski, A. 1995. Cretaceous birds and avian phylogeny. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt a. M.)* **181**, 37–53.
- Folch, A. 1992. Order Struthioniformes, p. 76–138. – In Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (eds.): Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. – Barcelona (Lynx Edicions).
- Hallam, A. 1994. An outline of phanerozoic biogeography. – Oxford/New York/Tokyo.
- Harrison, L. 1914. The mallophaga as a possible clue to bird phylogeny. – *Austral. Zool. (Sydney)* **1**, 7–11.
- 1916. Bird-parasites and bird-phylogeny. – *Ibis* **X**, **4**, 254–263.
- 1928. Host and parasite. – *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales (Sydney)* **35**, IX–XXXI.
- Henning, W. 1982. Phylogenetische Systematik. – Pareys Studentexte (Berlin/Hamburg) Nr. 34, 246 pp.
- Hopkins, G. H. E. 1949. The Host-Associations of the Lice of Mammals. – *Proc. Zool. Soc. London* **119**, 387–604.
- Hopkins, G. H. E. & Clay, Th. 1952. A check list of the genera & species of Mallophaga. – London.
- Kéler, St. v. 1936. Über die neue Mallophagengattung, *Dahlehornia* nov. gen. – *Bull. Acad. polon. Sci. Lett. (B)*, **2**, 163–166 + Taf. 7.
- 1957. Über die Deszendenz und die Differenzierung der Mallophagen. – *Z. Parasitenkde.* **18**, 55–160.
- 1960. Zur Kenntnis von Mallophagen des Straußes und des Nandu. – *Zool. Anz.* **165**, 448–462.
- Kim, K. C. & Ludwig, H. W. 1982. Parallel evolution, cladistics, and classification of parasitic Psocodea. – *Ann. entomol. Soc. Am.* **75**, 537–548.
- Kurochkin, E. N. 1995a. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt a. M.)* **181**, 79–88.
- 1995b. Synopsis of mesozoic birds and early evolution of class Aves. – *Archaeopteryx (München)* **13**, 47–66.
- Lakshminarayana, K. V. 1973. Mallophaga Indica VIII. Harrison's law versus *Struthiolipeurus* with remarks on host relationships. – *Angew. Parasitol.* **14**, 227–231.
- Mabesoone, J. M. & Stinnesbeck, W. 1993. Did South American Elements of the Messel Fauna Migrate Via Africa? – *Kaupia Darmstädter Beitr. Naturgesch. H. 3*, 257–262.
- Mauersberger, G. & Mey, E. 1993. Mallophagen und Vogelsystem – Beitrag zur Diskussion der „Parasitophyletik“. – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **69**, Suppl.: *Ann. Ornithol.* **17**, 3–30.
- Mayr, E. 1979. Order Struthioniformes, p. 3–11. – In Mayr, E. & Cottrell, G. W. (eds.): Check-list of birds of the world. Volume 1, second edition. Revision of the work of James L. Peters. – Cambridge/Mass.
- Meister, G. 1958. Mallophagenfunde beim Nandu. – *Entomol. Mitt. (Hamburg)* Nr. 15, 445–451.
- Mey, E. 1994. Beziehungen zwischen Larvenmorphologie und Systematik der Adulti bei den Vogel-Ischnozeren (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera). – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **70**, 3–84.
- Peters, D. S. 1988. Ein vollständiges Exemplar von *Palucotis weigelti* (Aves, Palaeognathae). – *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt a. M.)* **107**, 223–233.
- 1994. Die Entstehung der Vögel. – Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? p. 403–423. – In Gutmann, W. F., Mollenhauer, D. & Peters, D. S. (Hrsg.): Morphologie und Evolution. – Frankfurt a. M.
- 1996. Ein nahezu vollständiges Skelett eines urtümlichen Vogels aus China. – *Natur Museum* **126**, 298–302.
- Peters, D. S. & Storeh, G. 1993. South american relationships of Messel birds and mammals. – *Kaupia Darmstädter Beitr. Naturgesch. Heft 3*, 263–269.
- Pfleger, K. 1929. Biologie der Mallophagen. – [Ungedruckte] Diss. rer. nat. dtsh. Univ. Prag (304).
- Piaget, E. 1880. Les Pédiculines. Essai monographique. – Leide.
- Rothschild, M. & Clay, Th. 1952. Fleas, Flukes & Cuckoos: a study of bird parasites. – London.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1990. Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. – New Haven/London.
- Storeh, G. 1993. 'Grube Messel' and African-south American faunal connections. – In George, W. & Lavocat, R. (eds.): The Africa-South America connection. – Oxford.
- Stresemann, E. 1958. Mallophagen und Vogelsystem. – *J. Ornithol.* **99**, 380–381.
- 1959. The status of avian systematics and its unsolved problems. – *Auk* **76**, 269–280.
- Tambussi, C. P. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* **181**, 121–129.

- Tendeiro, J. 1958. Etudes sur les mallophages. Sur une petite collection de mallophages prélevée au Mozambique. – Garcia de Orta (Lisboa) **6**, 223–240 + Plan. I–X.
- Timm, R. M. & Price, R. D. 1994. Revision of the chewing louse genus *Eutrichophilus* (Phthiraptera: Trichodectidae) from the New world porcupines (Rodentia: Erethizontidae). – Fieldiana: Zool. (Chicago), n. s., No. 76, 35 pp.
- Timmermann, G. 1965. Die Federlingsfauna der Sturmvögel und die Phylogenese des procellariiformen Vogelstammes. – Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg N. F. **8** (Suppl.).
- Traub, R. 1980. The zoogeography and evolution of some fleas, lice and mammals. In Traub, R. & Starcke, H.: Fleas. – Proc. Int. Conf. Fleas Ashton/Peterborough/UK 21–25 June 1977 (Rotterdam), 93–172.
- Weidner, H. 1966. Die entomologischen Sammlungen des Zoologischen Staatsinstituts und Zoologischen Museums Hamburg VI. Teil Insecta III. – Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **63**, 209–264.
- Weisbroth, St. H. & Seelig jr., A. W. 1974. *Struthiolipeurus rheae* (Mallophaga: Philopteridae), an ectoparasite of the Common Rhea (*Rhea americana*). – J. Parasitol. **60**, 892–894.
- Vitzthum, Graf H. 1940–43. Acarina. – Bronns Kl. Ordn. (Leipzig) 5. Band, IV. Abtlg., 5. Buch., 1.–7. Lfg.
- Vuilleumier, F. & Andors, A. V. 1993. Avian Biological Relationships between Africa and South America. – p. 289–328. In Goldblatt, P. (ed.): Biological Relationships between Africa and South America. – New Haven/London.
- Ziegler, H. 1971. Die Federlingssammlung (Mallophaga) des parasitologischen Instituts der tierärztlichen Hochschule in Wien. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **75**, 553–564.
- Zlotorzycza, J. 1983. Mallophagenfunde aus Vögeln und Säugetieren in zoologischen Gärten. – Angew. Parasitol. **24**, 166–178.

## Zur Taxonomie, Lebensweise und parasitophyletischen Evidenz der Federlingsgattung *Struthiolipeurus* sensu lato (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)

Eberhard Mey<sup>1</sup>

Mit 58 Abbildungen und 7 Tabellen

### Abstract

On Taxonomy, Bionomic and Parasitophyletic Evidence of the Feather Louse Genus *Struthiolipeurus* sensu lato (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)

The c. 80 Mill. years old ischnoceran chewing louse genus *Struthiolipeurus* s. l. parasitizing both Struthionidae (Africa) and Rheidae (South America) only is revised. *Archolipeurus* nov. gen. and *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec. are described and illustrated. *A. nandu*, *A. renschi*, *St. andinus*, *St. stresemanni* and *St. struthionis* (incl. egg and larvae) are redescribed. Lectotypes are designated for both *A. nandu* and *St. andinus*. Except for the sibling species pair *St. struthionis* – *St. stresemanni*, all other species are clearly distinguished from each other by morphological characters.

An abdominal organ of unknown function (may be a sensillus) is situated on each side of segments ii to viii. Data are given about some details of life cycles of *St. struthionis*: the importance of the functional unit of mandibles and asymmetric ventral preantennal region for host attachment, mating sequence (copulatory posture is subfeminal, timing of mating occurs for up to 18 h), life expectation apart from the host (25–26 d) and hyperparasitism by a mite. *St. struthionis* is found as a secondary colonizer on captive *Rhea americana* only.

The hospital-geographical distribution is listed. Some problems regarding chewing lice material collected from wild versus captive birds are outlined. As indicated by two species of both *Struthiolipeurus* and *Meinertzhageniella*, *Pterocnemia* comprises two geographically isolated species: *pennata* in the southern area of South America, *tarapacensis* in the northern ones. *Struthiolipeurus* (and *Archolipeurus*) suggest a strong relationship between Struthionidae and Rheidae. This evidence is discussed in connection with the ostrich-rhea divergence (vicariant and dispersal hypothesis). *Struthiolipeurus/Archolipeurus* may have originated on a common palaeognathous ancestor in the mid-Cretaceous of the Southern Hemisphere. A key is provided for the identification of the species of *Archolipeurus* and *Struthiolipeurus* and for the genus *Meinertzhageniella*.

**Key words:** Ischnocera, Meinertzhageniellidae, *Archolipeurus* nov. gen., *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec.; South America, Africa; Struthionidae (*Struthio*), Rheidae (*Rhea*, *Pterocnemia*); life cycle, functional morphology, hyperparasitism, distribution, phyletodiagnostic, key.

### 1. Einleitung

Die Vogel-Ischnozere *Struthiolipeurus* sensu lato verdient besonderes Interesse. Nicht nur ihre außergewöhnlich erscheinende Morphologie, sondern auch die Tatsache, daß sie neben anderen Ekto- und auch Endoparasiten offenbar nur auf Strauß (in Afrika) und Nandus (in Südamerika) vorkommt, halten Indizien bereit, die Aufschluß sowohl über die Stammesgeschichte der Ischnocera als auch über die ihrer Wirtsgruppen zu versprechen scheinen. Diese Einsicht ist nicht neu, im Ansatz erstmals von Harrison (1914) vorgetragen. Doch den Versuch zu einer ihr ge-

bührend Rechnung tragenden Untersuchung hat seither noch niemand unternommen, wenn man von der eidionomischen Studie Stefan von Kélers 1960 absieht. So erweist sich der Kenntnisstand über die Taxonomie von *Struthiolipeurus* s. l. als erstaunlich mager. Vorliegender Studie ist daher zur Aufgabe gestellt, diese Gattung alter Auffassung zu revidieren, neue Beobachtungen über ihre Lebensweise vorzustellen und im Zusammenhang damit sowie ihrer hospital-geographischen Verbreitung parasitophyletische Überlegungen zu diskutieren. Daß bei all dem manche Kenntnislücke deutlich wird, liegt in Absicht und Natur der Sache.

<sup>1</sup> Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum Heidecksburg zu Rudolstadt, Schloßbezirk 1, D-07407 Rudolstadt.

Erhalten Frühjahr 1997, angenommen Herbst 1997; communicated by M. Uhlig

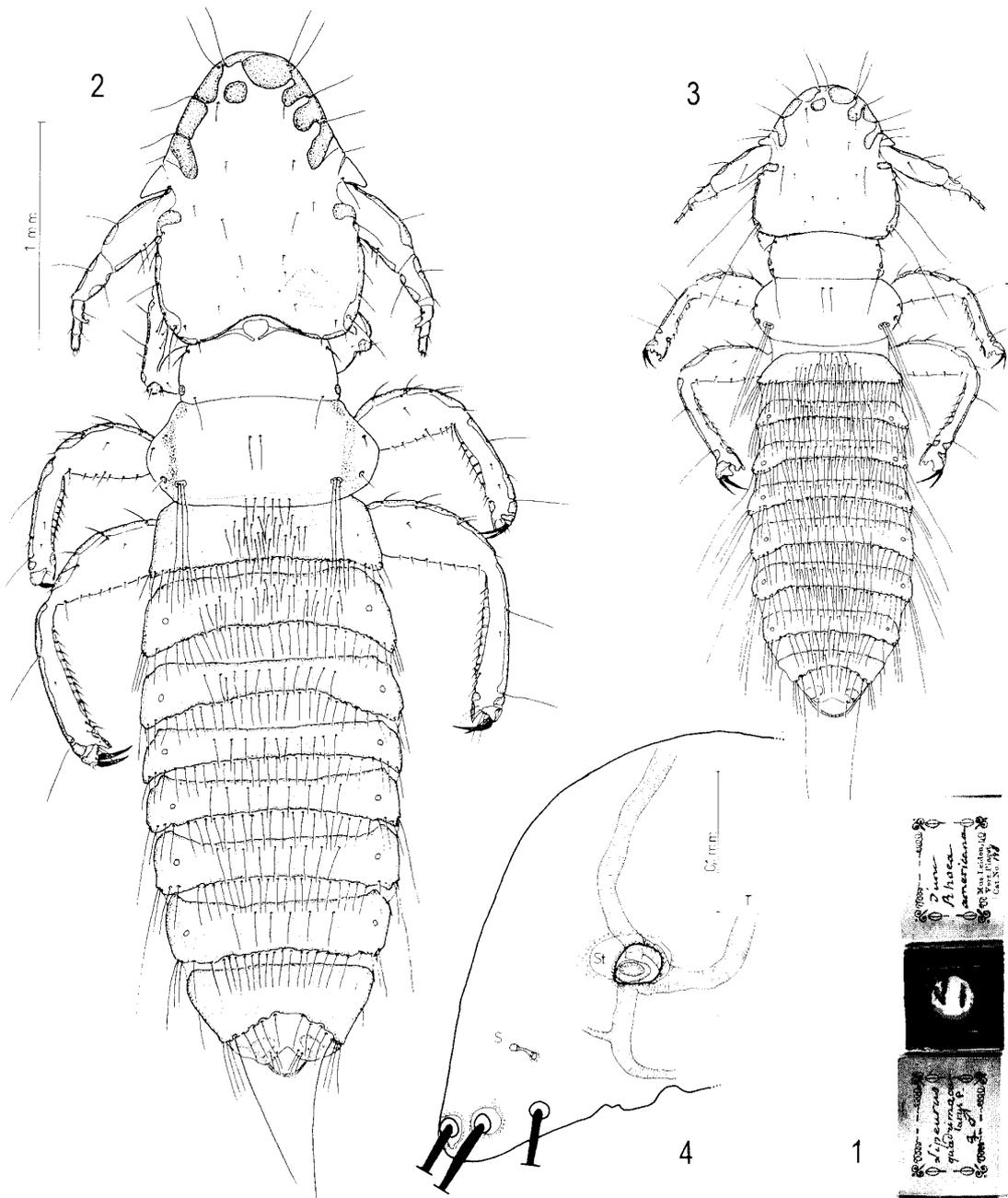


Abb. 1–4. 1 Originalpräparat ( $6,5 \times 2,4 \times 0,6$  mm) mit angeschliffenen Kanten aus der Kollektion Edouard Piaget (1817–1910) im Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden. Die im wasserlöslichen Medium eingeschlossenen Individuen von „*Lipeurus quadrimaculatus* P.“ = *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) waren (1993) nicht mehr transparent. Sie wurden in Kanadabalsam umgebettet. – Foto: Lösche. 2–3 Männchen (dorsal) von *Archolipeurus nandu* (2) und *Struthiolipeurus struthionis* (3). 4 In das Abdominaltergit (hier das iii. von *Archolipeurus nandu*) ein- und ausführendes röhrenartiges Sinnesorgan (S) zwischen Stigma (St; T, Trachee) und Segmentaußenecke. Bei allen *Archolipeurus*- und *Struthiolipeurus*-Arten (z. T. modifiziert) jederseits auf dem ii.–viii. Tergopleurit vorhanden.

## 2. Material und Methoden

Insgesamt konnten 294 Individuen aus sechs Arten auf Totalpräparaten untersucht werden. Bis auf zwei Arten (*Struthiolipeurus struthionis* und *St. stresemanni*) sind dabei alle

anderen nur mit wenigen Individuen vertreten. Bis auf *St. struthionis* lagen mir von allen Spezies Typen bzw. Typide vor (Abb. 1).

Von folgenden Institutionen (mit vorangestelltem Kürzel) stand mir Material zur Verfügung:

- ISZB – Institut für Systematische Zoologie im Museum für Naturkunde, Zentralinstitut der Humboldt-Universität zu Berlin  
 IPZW – Institut für Parasitologie und Zoologie der Veterinärmedizinischen Universität Wien  
 NHML – The Natural History Museum, London  
 NMNH – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.  
 NNML – Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden  
 NMR – Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum Heidecksburg, Rudolstadt  
 ZIMH – Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Beobachtungen über Lebensweise und Verhalten von *St. struthionis* waren im Frühjahr 1994 möglich, nachdem mir Herr U. Traxel aus adulten Nandus (= Sekundärwirt) aus dem Tierpark Altenholz bei Kiel mehrere Aufsammlungen zukommen ließ. Auch die Federn von anderen Ratiten sind jeweils aus den Flanken von lebenden Wirten entnommen. Federlinge mit Federn wurden in Gläser verbracht und regelmäßig (mehrmals tags und nachts) mit Lupe und/oder Binokular kontrolliert. Zwei Experimente zur Ermittlung der Überlebensdauer von *St. struthionis* absichts vom Wirt wurden durchgeführt:

Experiment 1 (Tab. 6): 17 Imagines (8 ♂, 9 ♀) und 7 Larven (1 L I, 5 L II, 1 L III) am 3. 5. 1994 von einem lebenden adulten Nandu (*Rhea americana*) mit drei Federn (ca. 18 cm lang, Fahne 3–4 cm breit) und einem dunigen Fahnenfragment aus dem Flankenbereich entnommen. Federlinge mit diesen Federn in opake Glaskrüge (8 × 9,5 × 9,5 cm) mit Schraubdeckel gegeben. Die Temperatur im Glas betrug ca. 20 °C und schwankte entsprechend der Umgebungstemperatur im Zimmer um ±5 Grad. Relative Luftfeuchte im Zimmer ca. 70%.

Experiment 2 (Tab. 7): 25 Imagines (14 ♂, 11 ♀) und 13 Larven (1 L I, 7 L II, 5 L III) am 11. 5. 1994 (15.00 Uhr) von einem Nandu auf drei zufällig aus dem Flankenbereich herausgezupften Federn (ca. 20 cm lang, Fahne ca. 4 cm breit). Die Federlinge wurden zwei Tage später auf vier gleichgroße Gläser (unter ähnlichen Bedingungen wie in Experiment 1) so verteilt:

- 2 ♂, 11 Larven verblieben auf den drei Federn von *Rhea americana*
- 5 ♂, 1 ♀ auf 8 (doppelfahnen) Federn (ca. 20 cm lang, Fahnen ca. 1,5 cm breit) von *Dromaius novaehollandiae*
- 1 ♂, 5 ♀ auf 6 (natürlicherweise sehr lichten) Federn (9 cm lang, Fahne ca. 2 cm breit) von *Casuaris* sp.
- 5 ♂, 3 ♀, 2 Larven auf 2 (sehr dichten) Federn (ca. 21 cm lang, Fahne ca. 9 cm breit) von *Struthio camelus*.

Die Beobachtungen wurden protokolliert.

Die Zeichnungen fertigte ich mittels Zeichenspiegel unter dem Durchlichtmikroskop an. Alle Messungen an den Kerfen erfolgten, bis auf eine Ausnahme (KLI, s. unten), nach Mey. Veröff. Naturkundemus. Erfurt 1985, 32–43.

Für die Körpermaße, alle in Millimeter (mm) angegeben, sind diese Abkürzungen verwendet:

- GL – Gesamtlänge
- KLm – Kopflänge (gemessen in der Medianen)
- KLI – Kopflänge (gemessen parallel zur Medianen von Vorderkopfspitze bis zum hinteren Schläfenrand = maximale Kopflänge)
- KB – Hinterkopfbreite (ohne Ommatidium)
- KI – Kopfindex (Quotient aus KLm:KB)
- PB – Prothoraxbreite
- MB – Mesometathoraxbreite
- AB – Abdomenbreite
- GL – maximale Länge des männlichen Genitale

### 3. Systematischer Teil

#### 3.1 *Struthiolepeurus sensu lato*

Cummings (1916) errichtete *Struthiolepeurus pro Lipeurus* (pro parte) der Struthioniden ausdrücklich nur auf die Piagetschen Formen *Lipeurus asymmetricus* (= Generotypus) und *L. quadrimaculatus*, die von Strauß und Nandus aus dem Zoologischen Garten von Rotterdam gesammelt und beschrieben worden waren. *L. asymmetricus* und *L. quadrimaculatus* erwiesen sich nach der subtilen Untersuchung von Kélers (1960) als Synonyme. Sie beziehen sich auf ein und dieselbe von Piaget übersehene Art (*L. struthionis* Gervais), während eine andere (*stresemanni*) bis dato noch ohne Namen geblieben war. Drei weitere, inzwischen namhaft gemachte *Struthiolepeurus*-Arten (*renschii*, *nandu* und *andinus*) konnte von Kéler mangels originalen Materials nicht revidieren. So blieb es bei der alten Cummingschen Gattungsbeschreibung, der folgende Merkmale seinerzeit zugrundegelegt worden waren: 1. schlank (lipeuroid), 2. Antennen sexualdimorph, 3. vorderer ventraler Rand des Kopfes asymmetrisch, 4. rechte Mandibel durch basalen Fortsatz viel größer als linke, 5. bestimmte Strukturen des Endothorax, 6. Abdomen mit schmalen transversalen Tergiten, 7. zwei Reihen Schwertborsten auf jedem Tergit, 8. Borsten an den Tergitseiten zahlreich und ziemlich lang und 9. männlicher Genitalapparat charakteristisch.

Alle 5 zu *Struthiolepeurus* gestellten Spezies beiderlei Geschlechts lassen sich m. E. auf den ersten Blick in kleine (KL < 4 mm) und große (KL > 4 mm) trennen. Beide Gruppierungen unterscheiden sich außerdem wesentlich u. a. an den Sklerotisationen des Abdomen und in manchen bedeutsamen chaetotaxischen Details. Danach ist zu erwarten, daß sie auf ihren Wirten getrennte ökologische Nischen einnehmen. Zumal für sie synhospitalen Vorkommen belegt ist. Somit ist eine generische Sonderung beider in Rede stehender Artengruppen nahegelegt. Andererseits verbindet beide der gemeinsame Besitz von einigen abgeleiteten Merkmalen. Seitenkonstante Kopfasymmetrie, grundsätzlich ähnliches Beborstungsmuster von Kopf, Thorax und Abdomen, mediade Makrochaete in Stachelreihe am Hinterrand des vi. abdominalen Lateralstermits der Weibchen (Abb. 42) und ähnliche männliche Genitalien bezeugen ihre enge verwandtschaftliche Zusammengehörigkeit. Angesichts des enormen, aus ihrer geographisch-hospitalen Verbreitung extrapolierten phylogenetischen Alters

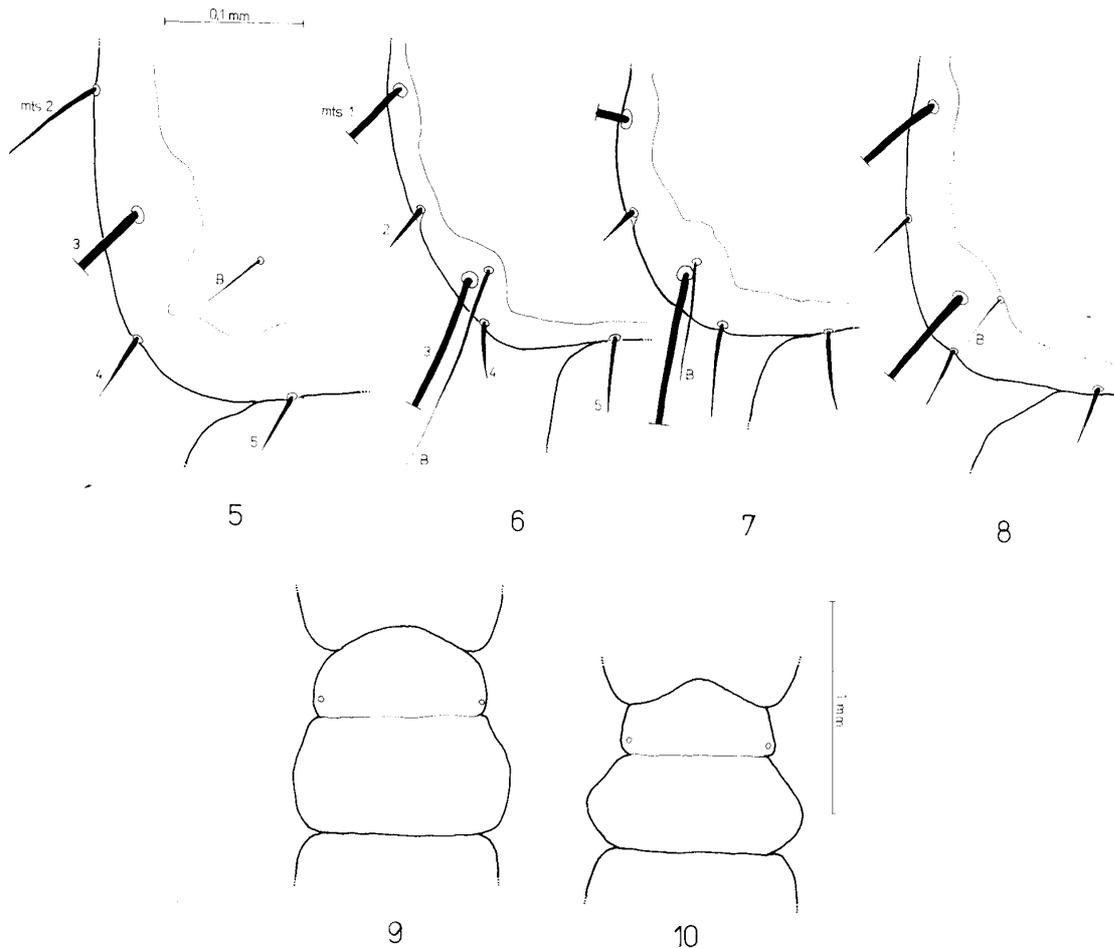


Abb. 5–10. 5 Schläfenbeborstung der Weibchen von *Archolipeurus nandu*, 6 *Struthiolepeurus andinus*, 7 *St. chilensis* n. sp. und 8 *St. struthionis*. – mts 1–5, Schläfenborsten 1–5; B, Beiborste von mts 3. 9–10 Thorax-Form von *Archolipeurus renschi* (9) und *A. nandu* (10), ♂.

von ca. 80 Mill. Jahren haben wir es aber bei beiden Artengruppen mit zwei lange getrennten Entwicklungslinien zu tun. Daher wird vorgeschlagen, *Archolipeurus* nov. gen. von *Struthiolepeurus* Cummings, 1916 auch nomenklatorisch zu scheiden.

Die Familien-Klassifikation bei den Vogel-Ischnocera befindet sich noch immer in einem recht frühen Stadium ihrer Entwicklung. Kladi-stische Analysen liegen nicht vor. Nach dem weitgefächerten empirischen System Eichlers (1963) gehört *Struthiolepeurus* s. l. nur neben *Meinertzhageniella* und *Falcolipeurus* (die jeweils eigene Unterfamilien bilden) zu den Meinertzhageniellidae (vgl. aber Mey 1994: 65). Dagegen *Struthiolepeurus* in die gewiß polyphyletische Familie Philopteridae sensu Hopkins & Clay (1952) einzuordnen, bietet keinen besseren Kompromiß.

### 3.2 *Archolipeurus* nov. gen.

Abb. 2, 4–5, 9–19, 24–25, 57

Typusart: *Struthiolepeurus nandu* Eichler, 1950

Die Gattung umfaßt zwei deutlich getrennte Spezies mit unbestätigter Kennwirtzugehörigkeit, die bisher nur in Zoos auf *Rhea*, *Pterocnemia* und *Struthio* gefunden wurden.

Habitus (♂) s. Abb. 2, Körperlänge 4,0 bis 5,2 mm, Hinterkopfbreite >1 mm. ♂ gleichgroß oder kleiner als ♀. Antennen sexualdimorph (vgl. Abb. 2 und 57).

Schläfenborstengarnitur ähnlich der von *Struthiolepeurus*, jedoch sind Augenborste und Schläfenborsten (mts 1 und 3) als Makrochaeten nicht länger als die Antennen. Beiborste von mts 3 (Abb. 5) kurz und submarginal, den Schläfenrand nicht erreichend. Pronotum anterior-lateral

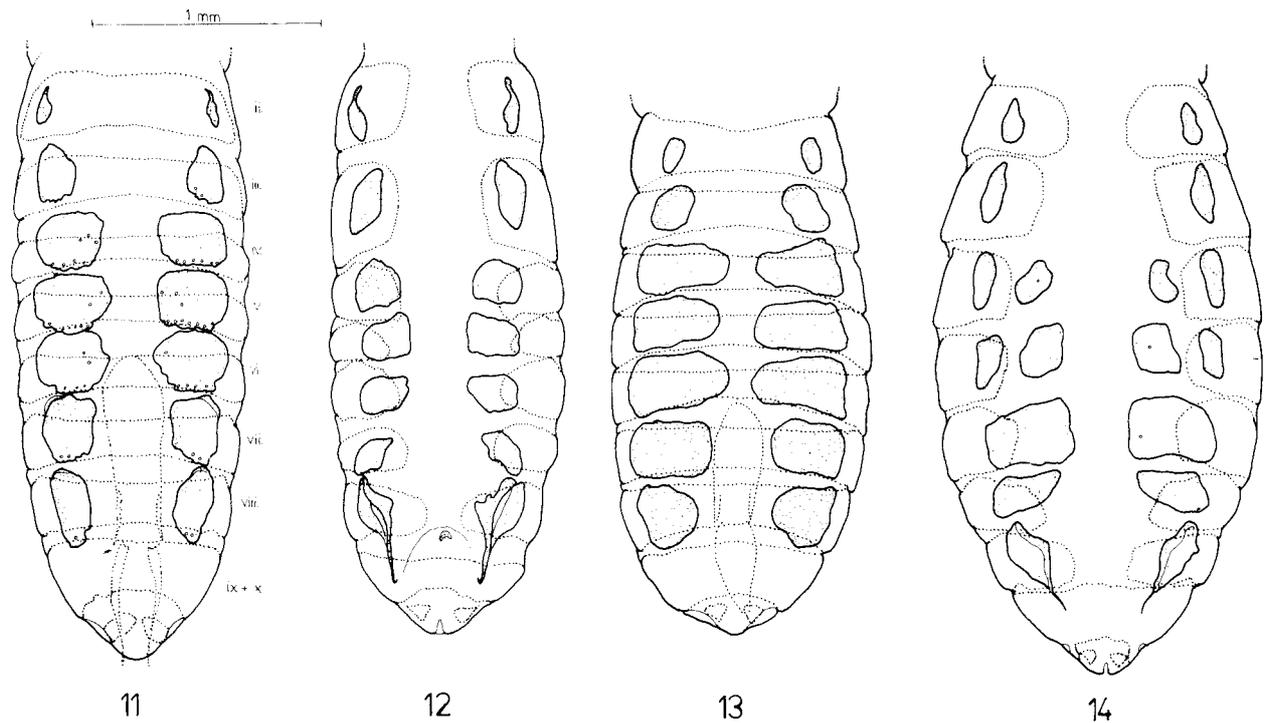


Abb. 11–14. Sternale und tergale (gestrichelt) Abdominalplatten von *Archolipeurus nandu* (♂, 11; ♀, 12) und *A. renschi* (♂, 13; ♀, 14). Umriß des männlichen Genitale jeweils gestrichelt.

jederseits mit einem kräftigen Stachel. Posterior-lateral am Mesometanotum jederseits von proximal zu distal eine Makrochaeten-Dreiergruppe, ein Trichobothrium und ein Stachel. Zentrales Borstenpaar auf dem Mesometanotum etwa in der Mitte desselben. Im Bau der Hüften gibt es deutliche (von mir nicht weiter untersuchte) Unterschiede zu *Struthiolipeurus*. Auffallend ist jederseits eine Chitinleiste, die fast waagrecht vom Episternum zwischen Mittel- und Hintercoxen bis zur Körpermitte reicht. Proximale Innenseite der Femora II und III mit jeweils in zwei Reihen stehenden kurzen hyalinen Stacheln (Femur II 4–10, Femur III 5–12). Auf ii. bis viii. Tergit stets posterior-distal vom Spiraculum (ii. Tergit mit Spiraculum-Rudiment) eine feine Röhre (Sinnesorgan !?) mit zwei dorsalen Öffnungen (Ein- und Ausgang) (Abb. 4). Bei *Struthiolipeurus* ist diese „Sinnesröhre“ nur auf dem ii. und/oder iii. Tergit in derselben Position zu finden, dagegen auf dem iii.–viii. stets proximal-lateral vom Spiraculum. Weibchen mit ungleichgroßen, z. T. geteilten Lateralsterniten auf dem ii.–vii. Abdominalsegment (Abb. 12 und 14). Terminalia s. Abb. 16 und 17. Tergopleurit ii und iii bei den ♀ annähernd gleichgroß, die folgenden jedoch deutlich kleiner (Abb. 12 und 14). Die miteinander vollständig verschmolzenen Tergite ix und x bilden beim ♂ eine breite Platte,

die bei *Struthiolipeurus* im Verhältnis bedeutend schmaler ist (vgl. Abb. 2 und 3). Abdomen (für Vogel-Ischnozeren ungewöhnlich) dicht mit kurzen Schwertborsten besetzt, noch zahlreicher als bei *Struthiolipeurus* (z. B. Tergite ii und iii der ♀ von *A. nandu* mit 80–100, bei *St. struthionis* und *stresemanni* 40–70). Makrochaeten sowie lange und kurze Stacheln sind auf die Körperseiten beschränkt, während sich die kurzen Schwertborsten (Abb. 15) auf den inneren Bereichen der Körperoberfläche konzentriert finden (ähnlich bei *Struthiolipeurus*).

**Derivatio nominis:** Kompositum aus dem griechischen *archaios* (= uralt, ursprünglich) und dem alten, gleichfalls aus dem Griechischen stammenden Nitzschen Gattungsnamen *Lipeurus*.

### 3.2.1 *Archolipeurus nandu* (Eichler, 1950)

Abb. 2, 4–5, 10–12, 15–16, 18, 24, 57

*Struthiolipeurus nandu* Eichler, 1950 (Zool. Gart., NF, 17, 258ff., Abb. 3–5).

*Struthiolipeurus nandu* Eichler fide Meister 1958 (Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg 1, 445ff., Abb. 4).

*Struthiolipeurus nandu* [sic!] Eichler fide Dominquez de Tena et al. 1976 (Rev. Ibér. Parasitol. 36, 167ff., Abb. 1–2) – Erster Fund von *nandu* auf *Struthio camelus* (von einem Individuum des Zoologischen Garten Córdoba, Spanien). Überläufer ex *Rhea americana*?

„*Struthiolipeurus*“ *renshi* Eichler fide Mey 1994 (Mitt. Zool. Mus. Berlin 70, 19–21, Abb. 6) – Fehlbestimmung.

Kennwirt: *Rhea americana* ssp.

Material: 6 ♂, 6 ♀, 4 Larven, davon 2 ♂, 3 ♀, 1 Larve („Typenserie“, WEC 2914; davon 1 ♀, 1 Larve in coll. ISZB, alle anderen in coll. ZIMH) 22. 8. 1948 Zoo Halle a. d. Saale, leg. R. Piechocki; 1 ♀ (ZIMH) Dezember 1956 Hagenbecks Tierpark Hamburg, leg. G. Meister; 4 ♂, 2 ♀, 2 Larven (NMR, M. 8091. a–g) 2. 12. 1980 Tierpark Berlin, leg. P. Sömmer. In der Originalbeschreibung von *St. nandu* ist kein Holotypus ausgewiesen. Die vier Exemplare (2 ♂ bzw. 2 ♀ auf je einem Objektträger, mit entfernter Originalbeschriftung!) des ZIMH bezeichnet Weidner (1966: 261) als „Paratypoid“, was offenbar auf die erst nach der Erstbeschreibung von Eichler vorgenommene Beschriftung der Präparate zurückzuführen ist. Es ergibt sich die Notwendigkeit, für *Struthiolipeurus nandu* Eichler, 1950 einen Lectotypus festzulegen, wozu ich das ♂ links auf dem Objektträger in coll. ZIMH bestimme. Das andere auf demselben Objektträger befindliche ♂ (rechts) wird hierdurch ebenso zum Paralectotypoid erklärt, wie die 2 ♀ in coll. ZIMH und 1 ♀ in coll. ISZB.

Beschreibung – ♂: Habitus und dorsale Beborstung wie in Abb. 2. Schläfenbeborstung von der des ♀ (Abb. 5) nicht verschieden. Körperlänge 4,1–4,38 mm (weitere Maße s. Tab. 1). Abdominalplatten wie in Abb. 11. Tibia II proximal mit insgesamt 5–6, Tibia III mit 9–10 kurzen dicken hyalinen Stacheln. Anzahl der Abdominalborsten (soweit nicht anders angegeben alles kurze Stacheln; n = 3): tergal (Anordnung wie in Abb. 2) – ii., 55–64 (5–6/18–22/29–37); iii., 48–71 (14–29/27–42); iv., 26–49 (10–12/24–37); v., 34–47 (8–10/24–34); vi., 33–46 (8–13/25–33); vii., 33–51 (9–18/24–33); viii., 24–34 (6–12/17–22 incl. 1 Trichobothrium eben-

so dünn, wie an Mesometathorax); ix., 4 (2–4); x., 11–13 (ix. und x. Tergit miteinander verschmolzen); xi., 6. Sternal – Borstenanordnung: ii.–viii. mit je zwei Borstengruppen, die anteriore stets median als Borstenfleck, die posteriore in Reihe von Außenrand zu Außenrand der Lateralsternite. Sternit ix. jederseits submarginal-lateral 2 Makrochaeten. Ab Hinterrand x. Segment und xi. dicht mit Borsten (meist Makrochaeten) besetzt. Anzahl (n = 3): ii., 2; iii., 47–52 (21–30/22–26); iv., 46–50 (17–26/20–31); v., 39–52 (14–22/23–33); vi., 36–43 (17–20/19–23); vii., 42–49 (19–25/16–24); viii., 20–31 (5–17/15–20); ix., jederseits 2; x. + xi., ca. 25–30. Pleural (jederseits) – ii., 2; iii.–iv., 3–5; v., 4–5; vi., 2–5 (incl. 1 Makrochaete); vii.–viii., 3–4 (incl. 2 Makrochaeten); ix., 2–4 (incl. 2 Makrochaeten); x., 3 (incl. 2 Makrochaeten). Genitale s. Abb. 18. Aedoeagus s. Abb. 24. In Seitenansicht sind die Parameren leicht dorsad gekrümmt und apikal mit zwei Hakenfortsätzen (wie bei *Struthiolipeurus* spp., s. Abb. 23) versehen.

Beschreibung – ♀: Durchschnittlich mit 4,12–4,78 mm Körperlänge größer als ♂ (vgl. Tab. 1). Kopf (dorsal) mit Chaetotaxie wie in Abb. 57 (beachte Antennen). Abdominalplatten wie in Abb. 12. Tibia II mit insgesamt 9–19, Tibia III mit 11–12 hyalinen Stacheln wie beim ♂. Abdominalborsten (soweit nicht anders angegeben nur kurze Stacheln) – Anordnung: tergal – ii.–viii., posterior eine Borstenreihe über gesamte Segmentbreite, davon anterior median, zwischen den Tergiten ein dichtes Borstenfeld; ix. (nicht geteilt wie die anderen Tergite) marginal-median am Vorder- und Hinterrand je 1 Borstenpaar. Sternal – ii., borstenfrei!; iii., zwischen den Lateralsterniten 1 Borstenreihe; iv.–vi., 1 Borstenreihe über gesamte Segmentbreite, davon anterior ein medianes Borstenfeld. Termina-

Tabelle 1  
Körpermaße und Kopfindex von *Archolipeurus nandu* (Eichler).

	♂♂					♀♀						
	Lecto- typus	Paralectotyp				Paralectotyp						
GL	4,24	4,12	4,10	4,19	4,15	4,38	4,45	4,78	–	4,12	4,54	4,56
KLm	1,11	1,11	1,12	1,14	1,12	1,19	1,15	1,20	1,22	1,10	1,26	1,23
KLI	1,21	1,23	1,24	1,25	1,22	1,28	1,31	1,33	–	1,21	1,22	1,23
KB	0,93	0,89	0,92	0,93	0,91	0,94	0,94	0,96	1,03	0,93	1,01	1,03
KI	1,19	1,25	1,22	1,23	1,23	1,27	1,22	1,25	1,18	1,18	1,25	1,19
PB	0,73	0,65	0,75	0,70	0,72	0,82	0,70	0,75	0,78	0,78	0,82	0,82
MB	0,96	0,85	0,98	1,00	1,00	–	0,93	–	1,03	0,97	1,07	1,10
AB	1,01	0,98	1,10	1,06	1,05	–	0,98	1,28	–	0,91	–	1,19
GE	1,19	1,08	1,21	1,19	1,18	1,21						

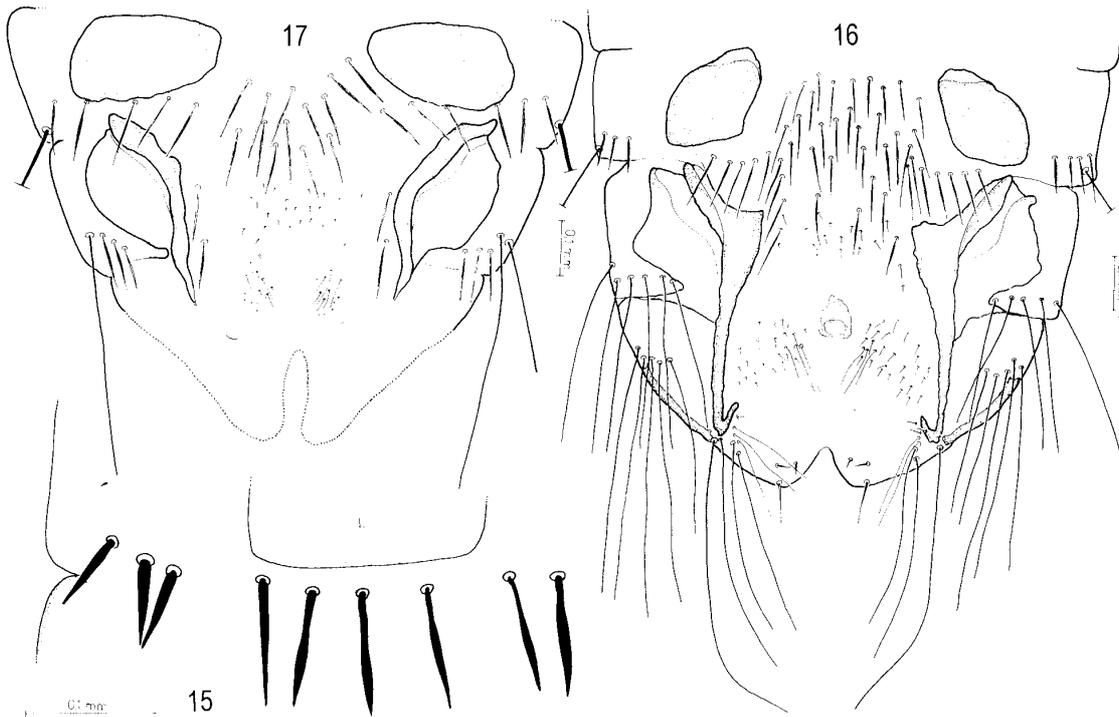


Abb. 15–17. **15** Beborstung des iv. Abdominalsegment am Lateralsternit (L) bei *Archolipeurus nandu*, ♀. Beachte rechts fettes Stachelpaar, langen Stachel und links Schwertborsten. **16** Terminalia (ventral; ab viii. Segment) von *Archolipeurus nandu*. **17** Terminalia (ventral, ab viii. Segment) von *Archolipeurus renschi*, ♀. – Beborstung und Strukturen im gestrichelten Bereich waren am vorliegenden Material nicht erkennbar

lia wie in Abb. 16. Anzahl ( $n = 1$ ): tergal – ii.–iii., ca. 80–100; iv., 49 (39/19); v., 39 (19/20); vi., 30 (13/17); vii., 30 (13/17); viii., 28 (13/15 incl. Trichobothrium); ix., 4; x., 2. Sternal – ii., 0; iii., 26; iv., 45 (17/28); v., 37 (12/25); vi., 27 (15/22 incl. 2 Makrochaeten); ab vii. s. Abb. 16. Pleural (jederseits) – ii., 1; iii., 4; iv., 1; v., 2; vi., 2 (incl. 1 Makrochaete); vii., 2 Makrochaeten; viii., 3 (incl. 1 Makrochaete); ix., 2 Makrochaeten.

Eine chaetotaxische Besonderheit findet sich auf dem ventralen Abdomen, und zwar auf dem iv. Segment fast pleural: ein fettes Stachelpaar (s. Abb. 15).

Differentialdiagnose: *Archolipeurus nandu* und *A. renschi* sind morphologisch so verschieden, daß sie wahrscheinlich nicht näher miteinander verwandt, d. h. keine Schwesterarten sind. Der etwa ebenso große *A. nandu* unterscheidet sich von dem gedrungenen wirkenden *A. renschi* in folgenden Merkmalen (wobei weitere insbesondere chaetotaxische an besseren Serien als den hier vorliegenden nachzuweisen sein werden):

- Hinterkopf- und Thoraxform (Abb. 9 und 10)
- abdominale Lateralsternite (Abb. 11–14)

- Stachelpaar am iv. Sternit der ♀ (Abb. 15), bei *A. renschi* fehlend
- männlicher Genitalapparat (Abb. 18 und 19) incl. Aedoeagus (Abb. 24 und 25)
- Terminalia der ♀ (Abb. 16 und 17)

Mit der Entdeckung weiterer *Archolipeurus*-Arten ist zu rechnen. Wenn es sich bestätigen sollte, daß tatsächlich *nandu* auf *Rhea* und *renschii* auf *Pterocnemia* leben, wäre eine auffällige Parallelität zu den *Struthiolipeurus*-Vorkommen (*andinus* und *chilensis* auf *Pterocnemia*, *stresmanni* auf *Rhea*) gegeben. Oder anders ausgedrückt unterscheiden sich die *Archolipeurus*- bzw. *Struthiolipeurus*-Arten von *Pterocnemia* gegenüber denen von *Rhea* viel deutlicher als die von *Rhea* gegenüber *Struthio*.

### 3.2.2 *Archolipeurus renschi* (Eichler, 1943)

Abb. 9, 13–14, 17, 19, 25

*Struthiolipeurus renschi* Eichler, 1943 (Zool. Anz. **141**, 61).

*Struthiolipeurus renschi* Eichler, 1950 (Zool. Gart., NF. **17**, 260, Abb. 1–2).

*Struthiolipeurus renschi* Eichler fide Meister 1958 (Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg **1**, 446ff., Abb. 3).

Tabelle 2  
Körpermaße und Kopfindex von *Archolipeurus renschi* (Eichler) ex *Pterocnemia pennata* ssp. und (nur Holotypus) ex *Rhea americana* ssp. aus Zoos.

	♂♂				♀♀			
	Holotypus				Holotypus			
GL	4,26	3,98	3,97	3,98	4,26	5,15	5,08	4,78
KLm	1,14	1,14	1,17	1,26	1,19	1,17	1,34	1,33
KLI	0,99	0,90	0,97	0,99	0,98	0,99	1,11	1,11
KB	1,28	1,23	1,29	1,37	1,30	1,26	1,47	1,50
KI	1,15	1,27	1,21	1,27	1,21	1,18	1,21	1,20
PB	0,85	0,79	0,86	0,84	0,84	0,82	0,93	0,96
MB	0,98	0,91	1,01	1,00	1,03	0,97	1,23	1,13
AB	1,12	1,03	1,14	1,11	1,04	1,42	1,38	1,31
GE	0,79	0,84	0,82	0,77	0,83	—	—	—

*Struthiolipeurus renschi* Eichler fide Ziegler 1971 (Ann. Naturhist. Mus. Wien 75, 560, Abb. 1–6) – ex *Pterocnemia pennata*! (wahrscheinlich aus Zoo).

Kennwirt: *Rhea americana* ssp.?

Material: 1 ♀ (Holotypus WEC 1200; coll. ZMH) 24. 6. 1925 Zoologischer Garten Hamburg und 5 ♂, 2 ♀ (VI/m/1, 4 Objektträger; VIII/d/1, 2 Objektträger – alle in coll. IPZW) 23. 12. 1933 von „Darwinstrauss“ (= *Pterocnemia pennata*; ohne Fundort).

Beschreibung – ♂: Körperlänge 3,97 bis 4,26 mm (weitere Maße s. Tab. 2). Hinterkopf- und Thoraxform wie in Abb. 9. Kopf- und Thoraxbeborstung nicht von der bei *A. nandu* verschieden. Abdominalplatten wie in Abb. 13. Genitale s. Abb. 19, Aedoeagus wie in Abb. 25.

Beschreibung – ♀: Mit 4,78–5,15 mm Körperlänge deutlich größer als das ♂ (s. Tab. 2). Ansonsten habituell ähnlich, in Kopf- und Thoraxbeborstung wie das ♂. Abdomen breitoval, tergale und sternale Abdominalplatten wie in Abb. 14. Terminalia (ventral) s. Abb. 17.

Differentialdiagnose: s. *A. nandu*.

### 3.3 *Struthiolipeurus* Cummings, 1916

Abb. 3, 6–8, 20–23, 26–55

Typusart: „*Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1880“ = „*Philoapterus struthionis* Gervais, 1844“

Die Gattung umfaßt 4 Spezies, die sich zu zwei Artengruppen ordnen lassen. Von allen Arten liegen Wildfunde auf *Pterocnemia*, *Rhea* bzw. *Struthio* vor.

Habitus (♂) s. Abb. 3. Körperlänge 2,42 bis 3,75 mm, Hinterkopfbreite <1 mm. Antennen sexualdimorph (Abb. 54) oder nicht sexualdimorph

Tabelle 3  
Körpermaße und Kopfindex von *Struthiolipeurus andinus* Carriker und *St. chilensis* n. sp. – \* Infolge Präparation sind die so gekennzeichneten Maße offenbar zu groß.

	<i>andinus</i>			<i>chilensis</i> n. sp.
	Lectotypus ♂	Paralectotypoide ♀	—	Holotypus ♀
GL	2,42	3,03*	—	2,57
KLm	0,65	0,77	0,88	0,66
KLI	0,65	0,76	0,77	0,75
KB	0,70	0,82	0,86	0,70
KI	1,00	1,01	1,04	0,88
PB	0,51	0,59*	—	0,56
MB	0,61	0,73*	—	0,70
AB	0,61*	0,90	—	0,91
GE	0,64	—	—	—

(Abb. 36–38). Zwei Schläfenborsten (mts 1 und 3) deutlich länger als die Fühler, die anderen Setae ebenda viel kürzer. Beiborste von mts 3 dicht proximad an derselben inserierend ± und weit über den Schläfenrand ragend. Thoraxbeborstung von ähnlichem Muster wie bei *Archolipeurus*, jedoch sitzt das mediane Borstenpaar auf dem Mesometathorax ± dicht am Hinterrand vom Pronotum. Proximale Makrochaeten-Gruppe am Hinterrand vom Mesometanotum jederseits mit 3 (manchmal auf einer Seite 2, auf der anderen 3) kräftigen Setae (eine kürzere, zwei längere) oder jederseits mit 2 gleichgroßen Setae und einer davon distad deutlich abgerückten, aber ebensolangen Makrochaete. Femora ohne hyaline Stacheln. Tibia und Tarsus II + III wie in Abb. 47 (darin nicht verschieden von *Archolipeurus* und *Meinertzhageniella*!). Feine „Sinnesröhre“ (vgl. Abb. 4) auf Abdominaltergiten ii–viii posterior-distal (ii. und/oder iii.) oder lateral-proximal (iii. bzw. iv.–viii.) vom Spiraculum. Bei den Weibchen außer in der Subgenitalregion nur auf vi. und vii. Abdominalsegment jederseits ein Lateralsternit (Abb. 44–45). Bei den Männchen fehlen Lateralsternite auf dem ii. Segment (auf iii.–viii. vorhanden) (Abb. 43).

#### *andinus*-Artengruppe

Die *andinus*-Artengruppe umfaßt zwei Arten, die hospital-geographisch disjunkt auf *Pterocnemia* parasitieren. Durch folgende, nur ihnen gemeinsame Merkmale (Synapomorphien) begründen sie ein Schwesterarten-Verhältnis.

- Antennen nicht sexualdimorph (Abb. 36–38)
- Beiborste von mts 3 relativ groß und weit über den Schläfenrand reichend (Abb. 6–7)

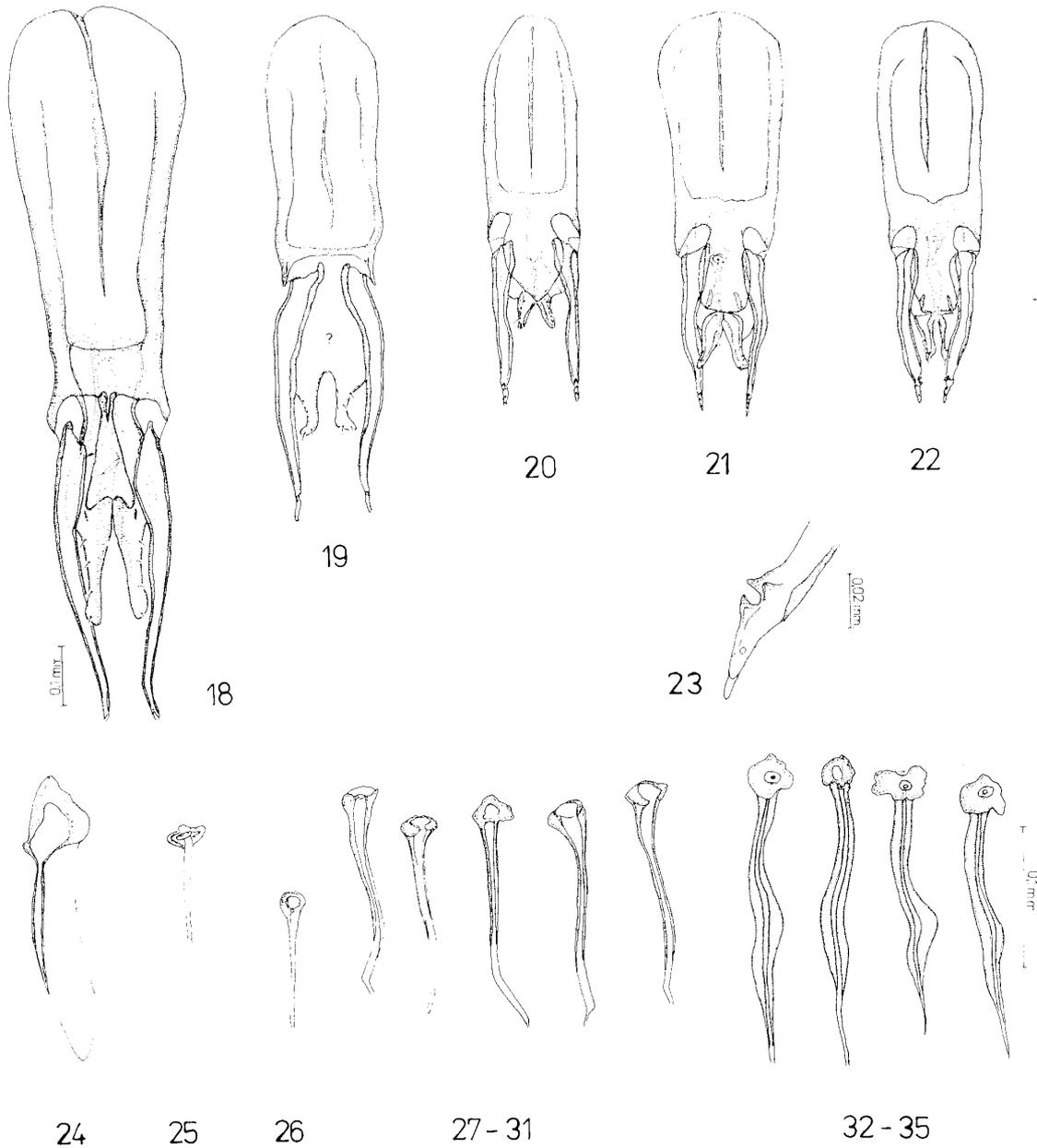


Abb. 18–35. Männliche Genitalapparate und Aedocagi von *Archolipeurus* spp. und *Struthiolepeurus* spp. – 18–23 Männliche Genitalapparate von 18 *A. nandu*; 19 *A. renschi* (endomerale Strukturen unklar); 20 *St. andinus*; 21 *St. struthionis*; 22 *St. stresemanni*; 23 apikaler Teil einer Paramere von *St. struthionis* in Seitenansicht. In sehr ähnlicher Form sind die Paramerenspitzen aller *Archolipeurus*- und *Struthiolepeurus*-Arten ausgebildet. 24–35 Aedocagus von 24 *A. nandu*; 25 *A. renschi*; 26 *St. andinus*; 27–31 *St. struthionis*; 32–35 *St. stresemanni*.

- hinterer Seitenrand des Mesometanotum jederseits mit dieser proximaden, durch Lücken getrennten Borstenfolge: 1 Stachel, 1 dünnes Trichobothrium, 1 Makrochaete, 2 ebensogroße Makrochaeten (Abb. 41)
- Abdominaltergite iii–viii der Weibchen in Größe und Form kaum verschieden voneinander (Abb. 41 und 45)
- Abdominaltergite ii–vii pleural zwischen Stigma und Außenrand mit zahlreichen Stacheln (Abdomen insgesamt stark beborstet) (Abb. 41)

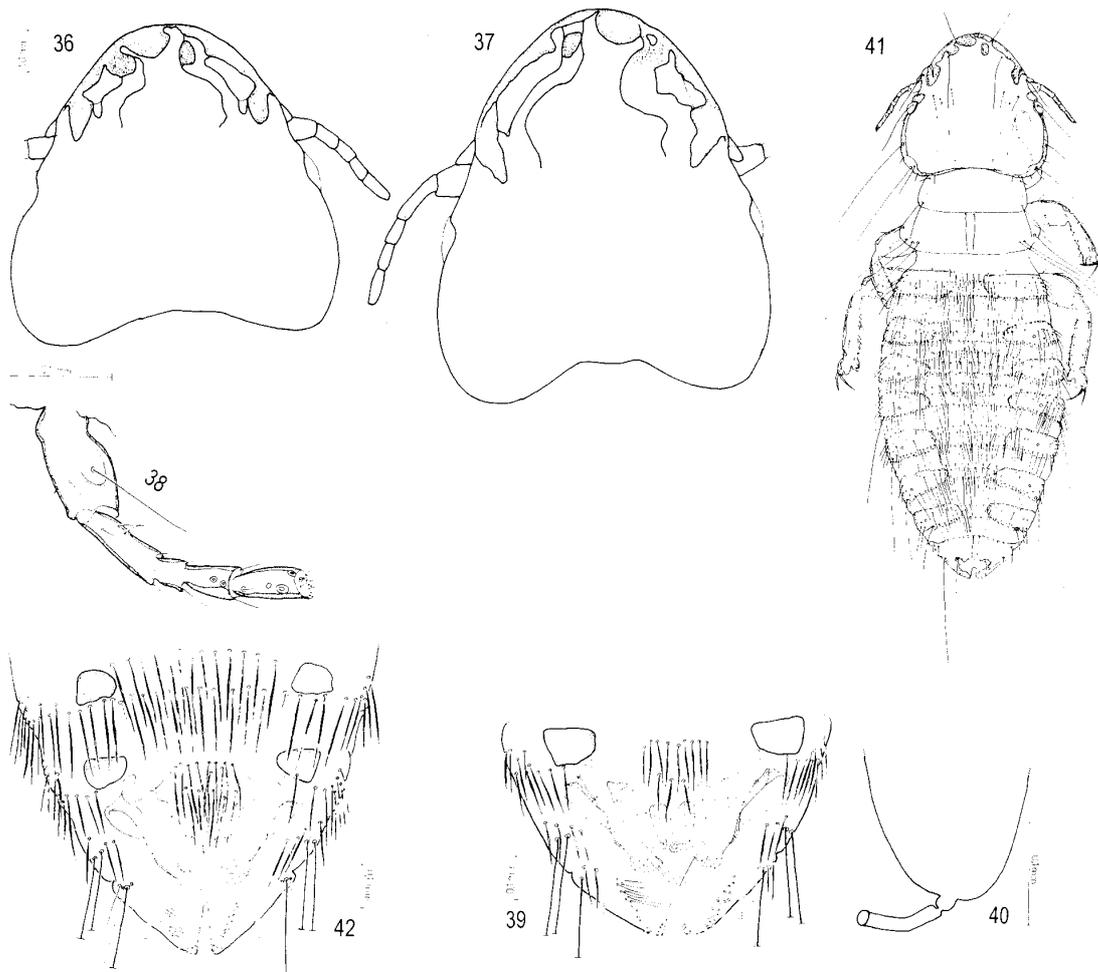


Abb. 36–42. 36–37 Kopfform und Praecantennale mit Clypealcarina (stark schattiert) und Ventralcarina (schwächer schattiert) von 36 *Struthiolipeurus chilensis* n. sp. und 37 *St. andinus*. . . 38 Fühler des ♂ von *Struthiolipeurus andinus*. . . 39–40 *Struthiolipeurus andinus*. . . – 39 Terminalia (ventral, ab viii. Segment); 40 Receptaculum seminis (nur zur Hälfte gezeichnet) mit Ductus receptaculi (Lage in Abb. 39 eingezeichnet). 41 *Struthiolipeurus chilensis* n. sp. (dorsal). . . Gesamtlänge 2,6 mm. 42 Terminalia (ventral, ab vii. Segment) von *Struthiolipeurus chilensis* n. sp.. . . Beachte Makrochaete in posteriorer Stachelreihe des vii. Segments.

### 3.3.1 *Struthiolipeurus andinus* Carriker, 1945

Abb. 6, 20, 26, 37–40

Kennwirt: *Pterocnemia pennata garleppi* Chubb, 1913

Material: 1 ♂, 2 ♀ („types“) von einem Wirtsindividuum, 23. 2. 1938 Cerdas, Bolivien, leg. M. A. Carriker jr. Je ein ♂ und ♀ befinden sich gemeinsam auf einem, ein ♀ neben dem Typus (= Holotypus) von „*Struthiolipeurus chocayoensis* Carriker, 1945“ auf einem anderen Objektträger. Da Carriker (1945) aus der Typenserie von *St. andinus* keinen Holotypus ausgewiesen hat, bestimme ich hiermit das ♂ zum Lectotypus, das ♀ zum Paralectotypoid. Beide befinden sich auf

dem Präparat U. S. N. M. 68471. — Auf dem Objektträger mit „*St. chocayoensis*“ befindet sich ein ♀ von *St. andinus*, das weder auf diesem Mikropräparat noch in der Originalbeschreibung erwähnt wird. Da es aber wie die anderen Exemplare sicher von ein und demselben Wirtsindividuum stammt, kann kein Zweifel daran bestehen, daß es zur Typenserie von *St. andinus* gehört. Darum wird dieses ♀ (auf Präp. U. S. N. M. 68470) hiermit als Paralectotypoid designiert.

Beschreibung — ♂: Maße wie in Tab. 3. Beiborste von mts 3 als Makrochaete ausgebildet (vgl. Abb. 6). Fühler (Abb. 38) kaum in Größe von dem des ♀ verschieden. Anstelle der Makrochaete auf dem Scapus des ♂ inseriert beim ♀

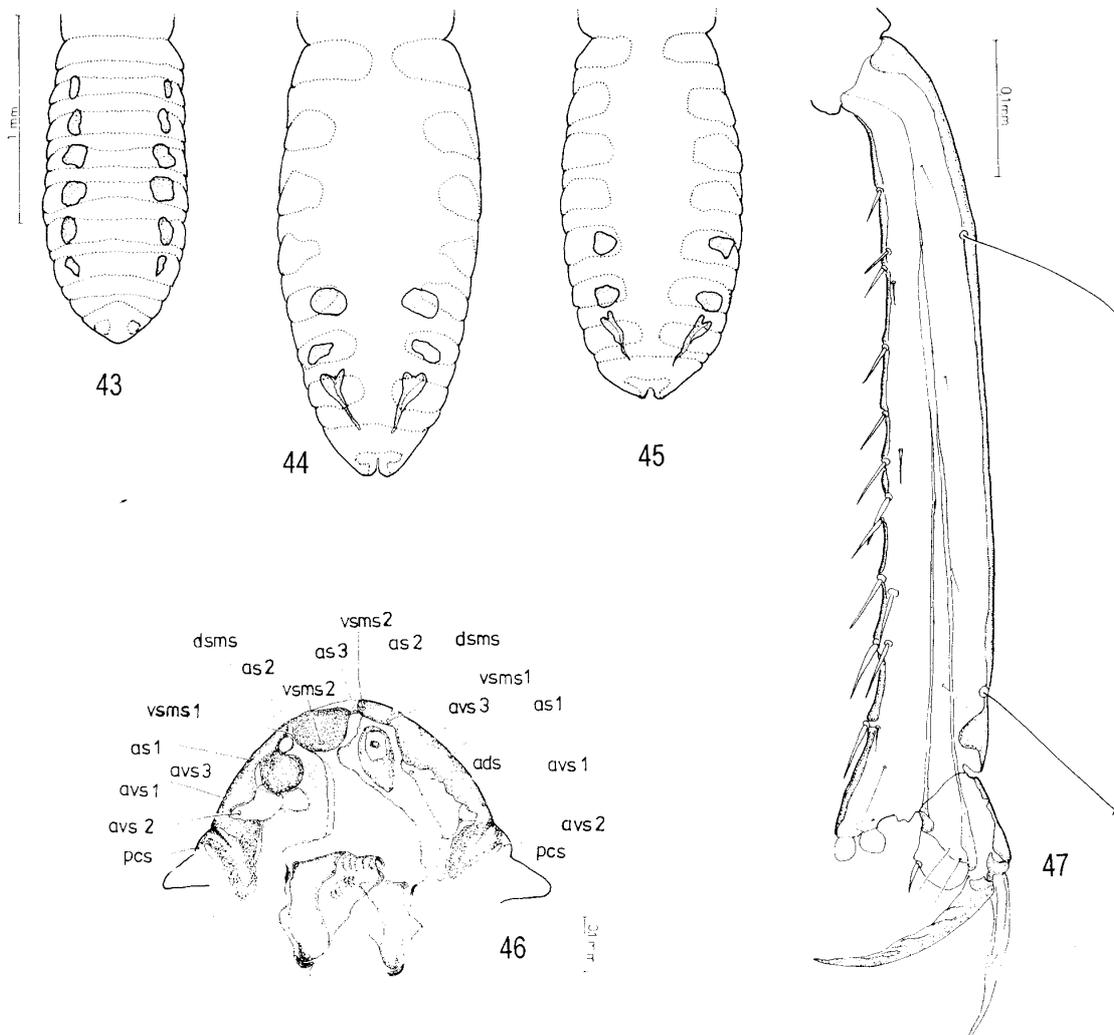


Abb. 43–47. **43–45** Sternale und tergale (gestrichelt) Abdominalplatten von **43** *Struthiolipeurus stresemanni* (♂), **44** *St. struthionis* (♀) und **45** *St. andinus* (♀). **46** *Struthiolipeurus struthionis*, ♂. – Mandibeln und ventrales Praeantennale mit Beborstung (dorsale Setae gestrichelt; Borstenlänge entspricht nicht genau der tatsächlichen). – ads, Gesichtsborste; as 1–3, hintere (1), mittlere (2) und vordere (3) Saumborste; avs 1–3, basale Clypeusborsten; dsms, dorsale Submarginalborste; pcs, Zapfenborste; vsms 1–2, Chomaborste (1) und Ocularis (2). Beachte asymmetrische Lage von rechter zu linker vsms 2. Die vordere Saumborste (as 3) ist auf der rechten Seite nicht mehr vorhanden. Innenladen der Mandibeln dorsal (gestrichelt). **47** Tibia und Tarsus III von *Struthiolipeurus struthionis*, ♂. – Die sich im oberen Teil der Tibia teilende Sehne ermöglicht die Bewegung des Tarsus.

ein viel kürzerer Stachel. Abdominalplatten ähnlich denen von *stresemanni* (vgl. Abb. 43). Genitale wie in Abb. 20, Aedoeagus wie in Abb. 26.

**Beschreibung** – ♀: Maße s. Tab. 3. Kopfform mit Clypeal- und Ventralcarina wie in Abb. 37. Terminalia ventral mit Receptaculum seminis wie in Abb. 39–40. Abdominalplatten wie in Abb. 45.

**Differentialdiagnose:** Die Weibchen von *St. chilensis* n. sp. und *St. andinus* sind sich morphologisch sehr ähnlich, jedoch in folgenden

Merkmale deutlich voneinander getrennt. (Das Männchen von *chilensis* ist noch unbekannt.)

– Kopfform (Abb. 36–37). Kopf insbesondere Praeantennale bei *chilensis* kürzer als bei *andinus*. Dadurch sind auch Clypeal- und Ventralcarina auffällig verschieden bei beiden Arten.

– Beiborste von mts 3 (Abb. 6–7). Bei *andinus* als Makrochaete entwickelt, bei *chilensis* deutlich kleiner. Der Schläfenstachel mts 4 (Abb.

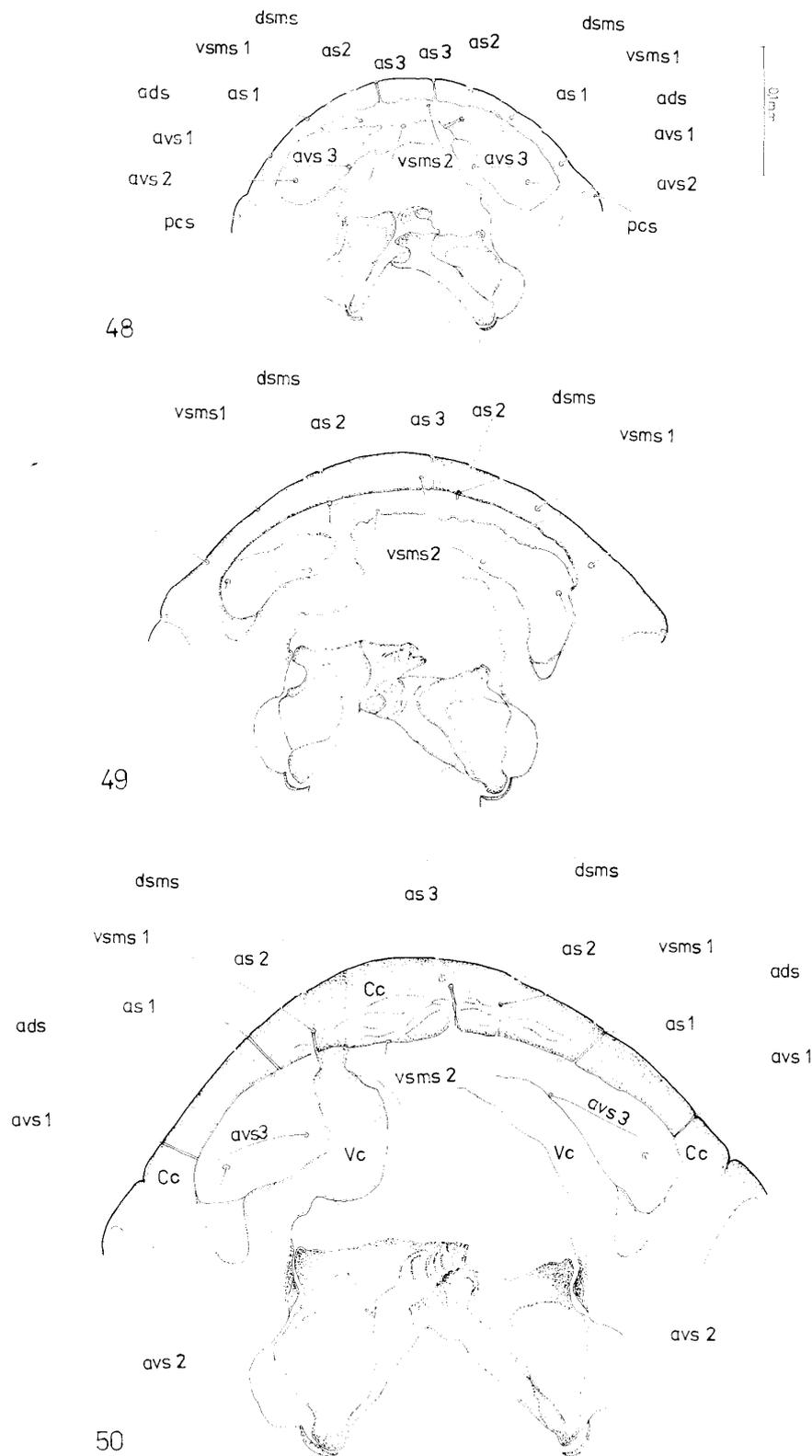


Abb. 48–50. Postembryonale Entwicklung des ventralen Praecantale von *Struthiolipeurus struthionis*. – 48 Erstarve; 49 Zweitlarve; 50 Drittlarve. – Erläuterung der Abkürzungen für die Borsten s. Abb. 46. – Cc. Clypealcarina; Vc. Ventralcarina.

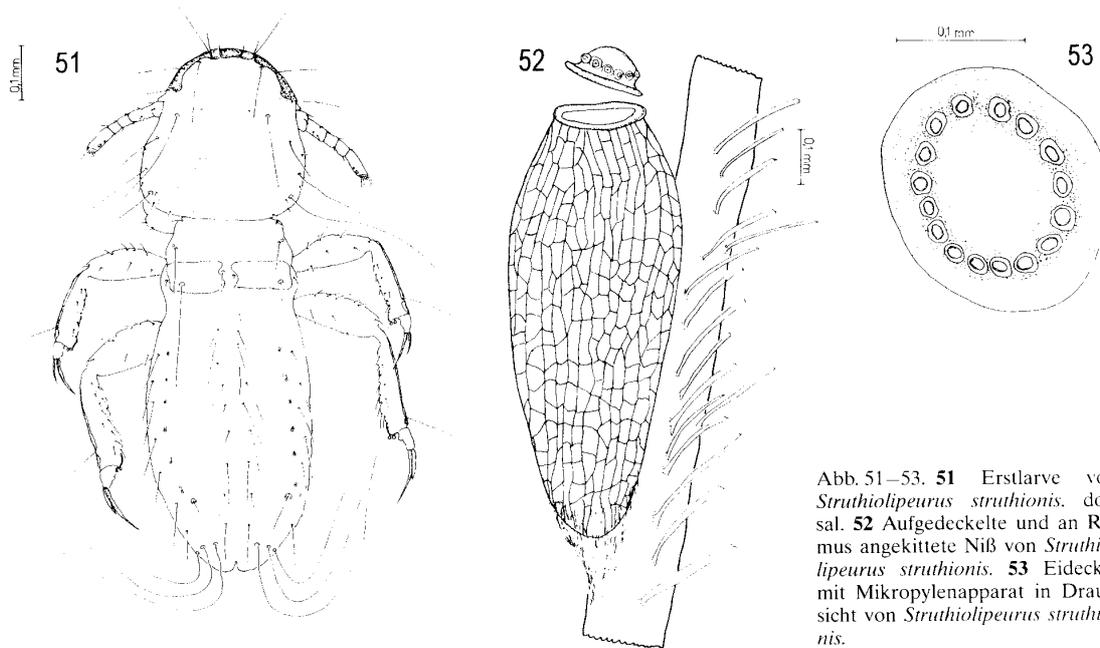


Abb. 51–53. **51** Erstlarve von *Struthiolipeurus struthionis*, dorsal. **52** Aufgedeckelte und an Ramus ange kittete Niß von *Struthiolipeurus struthionis*. **53** Eideckel mit Mikropylenapparat in Draufsicht von *Struthiolipeurus struthionis*.

6–7) ist dagegen bei *andinus* kürzer als bei *chilensis* (woraus sich eventuell ein funktioneller Zusammenhang zwischen mts 3, Beiborste und mts 4 ergibt).

- Unterschiede in Form und Struktur (incl. Chaetotaxie) der ventralen Terminalia (Subgenitalregion) zwischen *andinus* und *chilensis* offenbart der Vergleich von Abb. 39 mit Abb. 42.

### 3.3.2 *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec.

Abb. 7, 36, 41–42

Kennwirt: *Pterocnemia p. pennata* (d'Orbigny, 1834)

Material: 1 ♀ (Holotypus), 31. 7. 1972 Magallanes, Chile, leg. J. Texera. Holotypus im NMNW, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Beschreibung – ♀ (♂ unbekannt): Habitus (dorsal) wie in Abb. 41, Körpermaße wie in Tab. 3. Kopf gedrunken (Abb. 36). Rechte Mandibel nicht wesentlich größer als linke. Schläfenbeborstung s. Abb. 7. Terminalia (ventral) s. Abb. 42. Beborstung des Abdomen (vgl. Abb. 41) – Anordnung: tergal – ii.–viii. mit je 3 Borstenreihen, davon die anteriore nur median, die mittlere (mit Lücke beim Stigma) und die posteriore

über die gesamte Segmentbreite reichend. Sternal – ii.–vi. mit je 2 Borstenreihen, die anteriore nur median, die posteriore über gesamte Segmentbreite. Pleural (Abb. 41) – nur am vi.–ix. jederseits 1–2 (3) Makrochaeten, an den anderen Segmenten in der posterioren Hälfte ansonsten nur Stacheln. Anzahl: tergal (incl. der pleuralen Stacheln) – ii., 92 (6/42/44); iii., 102 (24/33/45); iv., 85 (17/26/42); v., 89 (17/32/40); vi., 78 (17/25/36); vii., 59 (11/24/24); viii., 29 (4/10/15); ix., 4 (2/2). Sternal – ii., 16 (2/14); iii., 14 (2/12); iv., 21 (9/12); v., 35 (11/24); vi., 37 (12/25). Subgenitalregion s. Abb. 42.

Differentialdiagnose: s. *St. andinus*.

Derivatio nominis: Benannt nach der geographischen Herkunft von Wirt und Parasit, Chile.

### *struthionis*-Artengruppe

Die *struthionis*-Artengruppe umfaßt zwei morphologisch schwer unterscheidbare Arten, die in freier Wildbahn einerseits auf *Rhea*, andererseits auf *Struthio* vorkommen. Die auf *Struthio* schmarotzende Art hat sich sekundär auf in Gefangenschaft gehaltenen *Rhea americana* angesiedelt, dagegen ist auf *Struthio* in Zoos die wirtsspezifische

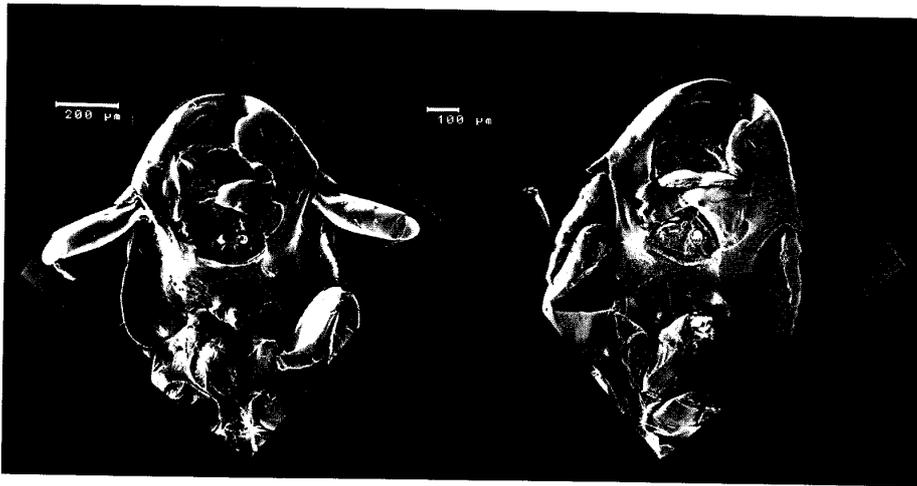


Abb. 54

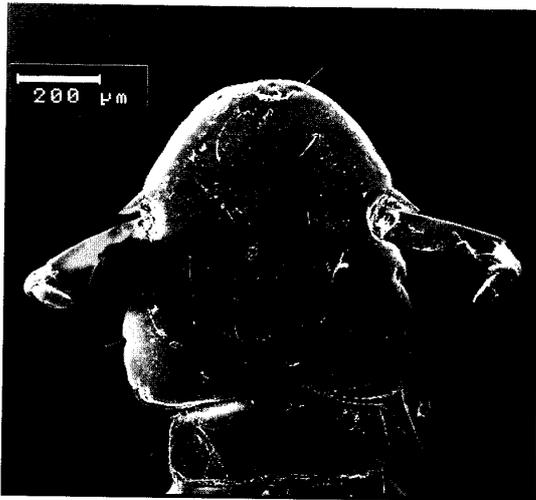


Abb. 54–55. **54** Kopf und Prothorax (ventral) von *Struthiolipeurus struthionis*. Links ♂, rechts ♀. – REM-Aufnahmen: U. Waldeck. **55** Kopf und Prothorax (dorsal) von *Struthiolipeurus struthionis*. ♂. – Fühler in Klammerhaltung (s. Kopulation). Beachte fingerförmigen Auswuchs am dritten Antennenglied.

sche *Struthiolipeurus*-Art von *Rhea americana* noch nicht gefunden worden!

Folgende Merkmale kennzeichnen die *struthionis*-Gruppe:

- Antennen sexualdimorph (Abb. 54)
- Beiborste von mts 3 klein, gar nicht oder nur wenig über den Schläfenrand reichend (Abb. 8)
- hinterer Seitenrand des Mesometanotum jederseits mit dieser proximaden, durch Lücken getrennten Borstenfolge: 1 Stachel, 1 dünnes Trichobothrium und 3 in einem kleinen unsklerotisierten rundlichen Feld dicht an dicht stehenden Makrochaeten, wovon die proximale etwa nur halb so lang ist wie die zwei anderen gleichgroßen (Abb. 3)
- Abdominaltergite iii–viii der Weibchen ungleich in der Form, besonders v. Tergit als relativ kleine charakteristisch geformte Platte (Abb. 44)

- Abdominaltergite ii–vii pleural zwischen Stigma und Außenrand borstenfrei, nur jeweils in unterer Außenecke der Segmente einige Stacheln (gegenüber der *andinus*-Gruppe abdominal deutlich weniger beborstet).

### 3.3.3 *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais, 1844)

Abb. 3, 8, 21, 23, 27–31, 44, 46–55

*Docophorus struthionis* Gervais, 1842 (Ann. Soc. Entomol. France **11**, 47) = nomen nudum.

*Philopterus struthionis* Gervais, 1844.

*Lipeurus struthionis* (Gervais) fide Lucas 1849 (Expl. scient. Algérie. Zool. **1**, Paris) – kurze Erwähnung.

*Lipeurus aetheronomus* Nitzsch in Giebel, 1861 (Z. ges. Nat.-Wiss. **17**, 517) = subjektives Synonym.

*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget, 1880 (Pédiculines: 298, pl. 24, fig. 8) = subjektives Synonym.

*Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1885 (Pédiculines Suppl.: 54, pl. 6, fig. 2) = subjektives Synonym.

*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget fide Johnston & Harrison 1912 (Proc. Roy. Soc. Queensland **24**, 20) – Funde auf

eingeführten *Struthio camelus* in Richmond in New South Wales (Australien).  
*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget fide Harrison (1914) (Austral. Zoologist 1, 9f., fig. 1).  
*Lipeurus asymmetricus* Piaget fide Harrison (1914) (pro parte) (Austral. Zoologist 1, 9f., fig. 3).  
*Struthiolipeurus asymmetricus* (Piaget) fide Cummings 1916 (Proc. zool. Soc. London, 679f., fig. 25).  
*Esthiopterum rhaeae* Harrison, 1916 (Parasitology 9, 141) = nomen novum pro *Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1885 (pro parte) wegen Synonomie mit *Lipeurus asymmetricus* Rudow, 1869. Dieser jedoch identisch mit *Anaticola asymmetricus* (Rudow, 1869).  
*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) fide Bedford 1919 (Repts. Dir. Vet. Res., Un. South Afr. 5/6, 7) – erster Fund auf *Struthio camelus australis*.  
*Struthiolipeurus rhaeae* (Harrison) fide Meister 1958 (Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg 1, 448 + 451, Abb. 2).  
*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) fide Tendeiro 1958 (Garcia de Orta 6, 17, phot. 19–20).  
*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) fide v. Kéler 1960 (Zool. Anz. 165, 248ff., Abb. 3, 6 und 9).  
 Kennwirt: *Struthio camelus camelus* Linnaeus, 1758.

Material: 104 ♂, 91 ♀, 35 Larven aus 16 Herkünften (4 Wildbahn, 12 Zoos; ohne Piaget-Präp.). – Aus Originalserie 7 ♂, 7 ♀ „*Lipeurus asymmetricus* Piaget, 1880“ auf 9 Objektträgern (1 ZIMH, 8 NHML): Piaget coll. Nr. 416 (Lectotypus) bis 418 + 2 ohne originale Nr. mit insgesamt 5 ♂, 5 ♀ ex „*Rhea macrorhyncha*“, [Zoologischer Garten Rotterdam] und Piaget coll. Nr. 419–420 mit 2 ♂, 2 ♀ ex „*Rhea Darwinii*“, [Zoologischer Garten Rotterdam]. Aus Originalserie 12 ♂, 16 ♀, 2 Larven „*Lipeurus quadrimaculatus* Piaget, 1880“ auf 14 Objektträgern (1 NNML, 13 NHML): Piaget coll. Nr. 148, 350–352, 354–355, 358 mit 7 ♂, 9 ♀, 2 Larven ex „*Rhea americana*“, Piaget coll. Nr. 353, 356 („Lectotypus ♂“), 357, 360 mit 4 ♂, 6 ♀ ex „*Struthio camelus*“ und Piaget coll. Nr. 359 mit 1 ♂, 1 ♀ ex „*Aquila fulva*“, [alle Zoologischer Garten Rotterdam]. 3 ♀ (NHML) ex *Struthio camelus [camelus]*, Marrakech, Marokko; 9 ♂, 1 ♀ (ISZB 1423/1–5; 1 ♂, 1 ♀ NHML 1956–561) ex *St. camelus* ssp., 18. 1. 1956 Lehpepe, Bechuana, Südafrika; 17 ♂, 13 ♀, 10 Larven (ISZB 1431/1 bis 5; 2 ♂, 2 ♀, 3 Larven NHML 1955–457) ex *St. camelus australis*, 11. 1. 1955 Ngami, Bechuana, leg. Fr. Zumpt; 4 ♀ (coll. Meinertzhagen 3971., NHML) ex *St. camelus australis*, Transvaal, 1899 Herts, Tring; 3 ♂, 1 ♀ (NHML 1930–232) ex *R. americana* ssp., 20. 4. 1911 Zoo Königsberg i. Pr., leg. A. Dampf; 12 ♂, 11 ♀ (coll. Meinertzhagen 11671., NHML) ex *R. americana albescens*, August 1938 „Zoo (S. America)“; 4 ♂, 5 ♀ (coll. Meinertzhagen 13315., NHML) ex *R. americana intermedia*, 1939 „S. Brazil Zoo“; 15 ♂, 10 ♀ (coll. Meinertzhagen

15327., NHML) ex *R. a. intermedia*, Dezember 1944 Zoo; 3 ♂, 2 ♀ (NHML, det. L. Harrison) ex *Rhea americana* ssp., L[ondon] Zoo; 5 ♀ (coll. Meinertzhagen 13321., NHML) ex *Struthio camelus australis*, „S. Africa (Zoo)“; 5 ♂, 4 ♀ (coll. Hopkins, NHML) ex „*Rhea*, no data, probably captive in England“; 1 ♂, 1 ♀ (ZIMH) ex *Rhea americana* ssp. (Küken), Dezember 1956 Hagenbecks Tierpark Hamburg, leg. G. Meister; 1 ♂, 1 ♀ (coll. S. Brelih, NHML 1970.574) ex *Rhea americana* ssp., 1965 Zoo Frankfurt a. M.; 2 ♂, 1 ♀, 1 Larve (NHML 1967–142) ex *Dromaius novaehollandiae*, 25. 10. 1966 Zoo London; 10 ♂, 3 ♀, 12 Larven (NMR M. 4017. a–h) ex *Rhea americana* ssp., Mai 1994 Zoo Altenholz, leg. U. Traxel.

Typusmaterial von „*Philopterus struthionis* Gervais, 1844“ existiert sehr wahrscheinlich nicht mehr, so daß die Festlegung eines Neotypus angezeigt wäre. Da aber aus der nordafrikanischen Kennwirtsart kein *struthionis*-♂ zur Verfügung steht, muß darauf verzichtet werden.

Beschreibung – ♂: Habitus und dorsale Chaetotaxie wie in Abb. 3 (vgl. auch REM-Aufnahmen Abb. 54–55). Maße wie in Tab. 4. Mandibeln und ventrales Praeantennale sowie Beborstung s. Abb. 46. Tibia und Tarsus II und III weitgehend identisch (Abb. 47). Erstes Beinpaar besonders an Tibia stark verkürzt, deren Tarsus aber ähnlich wie von Mittel- und Hinterbeinen. Abdominalborsten – Anordnung: tergal – nur auf ii. drei (ähnlich beim ♀), ansonsten stets zwei Borstenreihen (s. Abb. 3). Sternal – ii., eine zentrale Borstenreihe, iii.–viii., zwei Borstenreihen, die anteriore stets zentral, die posteriore über gesamte Segmentbreite reichend. Pleural (jederseits) – iv.–v., 1, vi.–ix., 2–3 Makrochaeten; ii.–ix., mehrere Stacheln nur in hinterer Außenecke der Segmente. Anzahl (n = 3): tergal incl. pleural – ii., 49–55 (6–7/10–13/32–34); iii., 49–53 (13–16/35–40); iv., 43–48 (11–15/31–33); v., 40–49 (12–14/28–37); vi., 34–38 (8–11/25–27); vii., 34–37 (10–11/24–26); viii., 21 (7–8/13–14); ix. + x., 19–21 (2/17–19). Sternal – ii., 9–13; iii., 14–28 (14/21–28); iv., 54–61 (23–27/31–34); v., 47–48 (17–19/29–30); vi., 38–45 (10–17/28); vii., 33–38 (12–14/21–24); viii., 25–28 (7–9/18–19); ix., ca. 20–30. Genitale wie in Abb. 21 bzw. 23. Aedoeagus s. Abb. 27–31.

Beschreibung – ♀: Schläfenbeborstung wie in Abb. 8. Beiborste von mts 3 fein, manchmal auch über Schläfenrand reichend. Maße wie in Tab. 4. Abdominalplatten s. Abb. 44. Abdomi-

Tabelle 4  
Körpermaße und Kopfindex von jeweils 10 Männchen und Weibchen aus zwei Herkunftsfunkten von *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) ex *Struthio camelus australis*.

	33									
GL	3,19	3,19	3,33	2,89	3,04	3,05	3,18	3,03	2,94	3,00
KLm	0,79	0,82	0,83	0,73	0,76	0,75	0,80	0,76	0,75	0,78
KLI	0,86	0,86	0,85	0,92	0,83	0,80	0,84	0,84	0,80	0,84
KB	0,79	0,79	0,80	0,73	0,79	0,79	0,80	0,78	0,76	0,78
KI	1,00	1,04	1,04	1,00	0,96	0,95	1,00	0,97	0,99	1,00
PB	0,58	0,61	0,62	0,51	0,57	0,57	0,59	0,56	0,55	0,57
MB	0,77	0,78	0,79	0,69	0,73	0,76	0,78	0,72	0,69	0,73
AB	0,91	0,85	0,86	0,78	0,80	0,84	0,87	0,84	0,80	0,79
GE	0,71	0,69	–	0,62	0,64	0,62	0,69	0,65	0,64	0,65

	34									
GL	3,75	3,63	3,59	3,31	3,46	3,36	3,47	3,37	3,40	3,47
KLm	0,89	0,89	0,89	0,84	0,86	0,84	0,89	0,86	0,83	0,86
KLI	0,96	0,92	0,91	0,92	0,93	0,91	0,93	0,93	0,91	0,98
KB	0,86	0,86	0,86	0,82	0,86	0,87	0,87	0,85	0,82	0,87
KI	1,03	1,03	1,03	1,02	1,00	0,97	1,02	1,01	1,01	0,99
PB	0,68	0,68	0,69	0,66	0,68	0,66	0,66	0,65	0,65	0,69
MB	0,87	0,89	0,89	0,84	0,85	0,84	0,86	0,84	0,83	0,85
AB	0,99	1,04	1,05	0,97	1,07	1,07	1,07	1,04	0,94	1,06

nalborsten – Anordnung: tergal – ii.–vii. drei, viii.–ix. + x. zwei Borstenreihen, die anterioren stets zentral, die posteriore über gesamte Segmentbreite mit nahtlosem Übergang zu den pleuralen Borsten. Sternal – ii.–iii. und vii.–viii. mit einer, iv.–vi. mit zwei Borstenreihen. Anzahl (n = 4): tergal – ii., 46–56 (5–6/8–12/33–38); iii., 56–68 (14–16/16–18/35–36); iv., 63–70 (15–18/15–22/32–35); v., 57–68 (13–16/12–15/26–30); vi., 43–50 (10–14/8–11/23–28); vii., 34–40 (9–10/4–8/21–24); viii., 18–23 (4–8/13–19); ix. + x., 8 (2/6). Sternal – ii., 8–12; iii., 14–16; iv., 31–36 (8–10/23–26); v., 27–36 (7–8/19–28); vi., 31–35 (7–8/24–27); vii., 13–16; viii., 4–6.

Ei: An Ramus ange kittete Niß wie in Abb. 52. Ei (n = 2) (ohne Deckel) 0,79–0,94 mm lang, 0,24 bis 0,33 mm breit. Eideckelbreite 0,16–0,17 mm. Exochorion unregelmäßig gefeldert (Abb. 52). Eideckel mit Mikropylenkranz (Abb. 53).

Larven: Erstlarve (dorsal) wie in Abb. 51. Die Postembryonalentwicklung des Praeantennale ist in Abb. 48–50 dargestellt. Die praecantennale Asymmetrie tritt bei der Erstlarve noch kaum in Erscheinung. Sie ist jedoch durch die asymmetrische Stellung der linken zur rechten Ocularis (vsms 2) deutlich angezeigt, und auch die Ventralcarinae lassen diese im Ansatz erkennen. Ab dem zweiten Larvenstadium wird diese Kopfasymmetrie immer augenfälliger. Die Erstlarve trägt das vollständige Kopfborstenmuster (Abb. 48). Bei allen folgenden Stadien fehlt auf der linken Kopfhälfte die vordere Saumborste (as 3). Sie ist

infolge fortschreitender Ausformung der Vorderkopfasymmetrie eingeschmolzen worden. Der circumfasciate Kopftyp bleibt bei allen Entwicklungsstadien im wesentlichen bewahrt, obgleich bei den adulti eine Modifizierung der Clypealcarina eingetreten ist. Ab dem zweiten Larvenstadium ist das gruppenspezifische Borstenmuster des Mesometanotum „Stachel-Trichobothrium-Dreiermakrochaetengruppe“ nachzuweisen. Gegenüber den adulti ist jedoch bei der Zweit- als auch bei der Drittlarve nur die mittlere Borste (diese bei der Erstlarve allein angelegt) der Dreiergruppe als Makrochaete ausgebildet, während die zwei anderen dünner und um mehr als die Hälfte kürzer sind. Die innere bewegliche Krallen der Tarsen II und III ist vor allem bei der Erstlarve (Abb. 51) unverhältnismäßig lang, die äußere starre dagegen nur halb so groß. Erst nach der Imaginalhäutung verschwindet dieser krasse Größenunterschied (vgl. Abb. 47). Zwei Trichobothrien (je eine feine, mittellange, in einen gerillten Trichter eingelenkte Borste) besitzt *Struthiolipeurus* (wie viele andere Vogel-Ischnozeren). Das eine befindet sich lateral am Mesometathorax, das andere dorsal am viii. Abdominalsegment. Letzteres ist schon bei der Erstlarve ausgebildet (Abb. 51), während ersteres zuerst bei der Zweitlarve auftritt. Die dichte Abdominalbeborstung (dorsal und ventral) zeigt sich bereits bei der Zweitlarve. So finden sich dorsal bei einem näher untersuchten Individuum auf dem ii. Segment 41 (4/10/27), auf dem iii. 38 (12/26) Stacheln. Danach besitzt diese Larve das männliche Borstenmuster, d. h. man kann zweites und

Tabelle 5

Körpermaße und Kopfindex von jeweils 10 Männchen und Weibchen (alles Paratypoide) aus drei Herkunftf von *Struthiolipeurus stresemanni* ex *Rhea americana albescens* (Zoo; 1–4, 11–13) und *R. a. intermedia* (Wildbahn; 5–10, 14–20).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GL	2,52	2,82	2,54	2,71	2,59	2,59	2,61	2,62	2,56	2,56
KLm	0,65	0,69	0,70	0,71	0,69	0,66	0,68	0,69	0,68	0,68
KLl	0,70	0,72	0,71	0,73	0,71	0,68	0,70	0,71	0,70	0,71
KB	0,70	0,73	0,73	0,72	0,68	0,65	0,70	0,70	0,69	0,69
KI	0,93	0,94	0,96	0,99	1,01	1,02	0,97	0,99	0,99	0,99
PB	0,55	0,56	0,54	0,56	0,52	0,54	0,54	0,54	0,52	0,52
MB	0,68	0,72	0,70	0,72	0,66	0,69	0,70	0,70	0,68	0,69
AB	0,76	0,73	0,75	0,78	0,70	0,75	0,69	0,72	0,68	0,68
GE	0,65	0,68	0,65	0,68	0,63	0,65	0,63	0,68	0,63	0,64

	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
GL	3,17	2,87	2,94	3,05	2,98	2,89	2,94	3,03	3,02	2,77
KLm	0,77	0,75	0,72	0,77	0,75	0,75	0,77	0,76	0,75	0,70
KLl	0,78	0,78	0,76	0,78	0,78	0,77	0,79	0,79	0,80	0,76
KB	0,77	0,77	0,71	0,75	0,73	0,72	0,73	0,76	0,77	0,69
KI	1,00	0,97	1,01	1,03	1,03	1,04	1,05	1,00	0,97	1,01
PB	0,63	0,61	0,59	0,61	0,61	0,61	0,62	0,61	0,61	0,56
MB	0,82	0,79	0,73	0,79	0,79	0,78	0,79	0,78	0,78	0,75
AB	0,93	0,86	0,83	0,82	0,86	0,86	0,84	0,79	0,79	0,85

folgende Stadien sicher „männlich“ und „weiblich“ zuordnen. Abdominalplatten sind bei allen Larvenstadien nicht nachzuweisen.

Differentialdiagnose: s. auch *St. stresemanni*. Nach v. Kéler (1960) ist *struthionis* gegenüber *stresemanni* in allen Körpermaßen durchschnittlich größer. In Ergänzung zu v. Kélers l. c. Minima-Maxima-Angaben sind in Tab. 4 und 5 jeweils von 10 Individuen beiderlei Geschlechts beider Arten die Körpermaße angegeben. Danach bestätigt sich die v. Kélersche Feststellung. Bei folgenden Maßen überlappen die Variationsbreiten jedoch nicht (*struthionis* gegenüber *stresemanni*):

GL	2,89–3,33 gegenüber 2,52–2,82 (♂)
KLm	0,73–0,83 gegenüber 0,65–0,71 (♂)
KLm	0,83–0,89 gegenüber 0,72–0,79 (♀)
KLl	0,80–0,92 gegenüber 0,68–0,73 (♂)
KLl	0,91–0,98 gegenüber 0,76–0,80 (♀)
KB	0,73–0,80 gegenüber 0,65–0,73 (♂)
KB	0,82–0,87 gegenüber 0,69–0,76 (♀).

*St. struthionis* ist auf allen Abdominalsegmenten durchschnittlich stärker beborstet als *stresemanni*. Bei den ♂ tritt dies besonders sternal auf dem iv. und v. Segment so in Erscheinung (*struthionis* gegenüber *stresemanni*): iv., 54–61 gegenüber 28–36 und v., 47–48 gegenüber 32–36 Setae.

### 3.3.4 *Struthiolipeurus stresemanni* von Kéler, 1960

Abb. 22. 32–35, 43

*Struthiolipeurus rheae* (Harrison) fide Eichler 1950 (Zool. Gart., NF. 17. 259).

„*Struthiolipeurus ophiodes* n. sp. v. Kéler“ – ungültiger Manuscriptname auf einigen Mikropräparaten der Typusserie von *St. stresemanni*.

*Struthiolipeurus rheae* (Harrison) fide Weisbroth & Seelig jr. 1974 (J. Parasitol. 60, 892 ff., fig. 1–5 (pro parte?)).

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler fide Zlotorzycza 1983 (Angew. Parasitol. 24. 167 + 174, Abb. 2).

Kennwirt: *Rhea americana intermedia* Rothschild & Chubb, 1914

Material: 16 ♂, 20 ♀ (Typusserie) aus 5 Herkunftf (3 Wildbahn, 2 Zoos), davon 1 ♂ (Paratypus; WEC 200 l; ISZB) ex *Rhea a. [americana]*, 20. 8. 1937 Rio Branco, Brasilien, leg. O. Schubart; 2 ♂, 2 ♀ (Holotypus ♂, Allotypoide, Paratypoide; NHML 1952–620) ex *R. americana [intermedia]*, Maracaju, Mato Grosso, Brasilien; 6 ♂, 8 ♀ (Paratypoide; NHML 1462/4) ex *R. americana intermedia*, 20. 5. 1937 Maracaju, Mato Grosso, Brasilien, leg. F. L. Werneck; 1 ♂, 1 ♀ (Paratypoide; WEC 794 he + hh; ISZB) ex *R. americana* ssp., Zoo Schönbrunn; 6 ♂, 9 ♀ (Paratypoide; coll. Meinertzhagen 14781.; NHML 1462/2) ex *R. americana albescens*, Februar 1942 Zoo London.

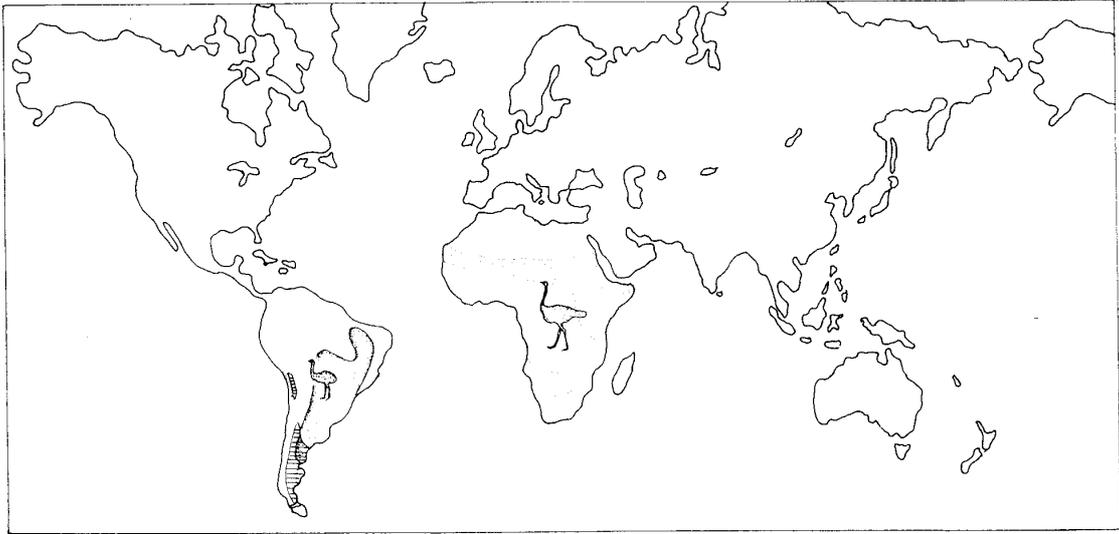


Abb. 56. Geographische Verbreitung der rezenten Struthionidae (*Struthio camelus*: 4 ssp.) und Rheidae (*Pterocnemia pennata*: 3 ssp.; schraffiert – *Rhea americana*: 5 ssp.; schattiert). Nach Folch 1992.

Beschreibung – ♂: Habituell und in vielen Details *struthionis* täuschend ähnlich. Maße wie in Tab. 5. Abdominalplatten s. Abb. 43. Abdominalborsten – Anordnung wie bei *struthionis*, jedoch durchschnittlich mit geringerer Borstenan-

zahl ( $n = 3$ ): tergal (incl. pleural) – ii., 45–50 (6–7/8–11/30–33); iii., 40–45 (9–14/30–32); iv., 36–47 (8–17/26–30); v., 35–42 (9–14/26–28); vi., 30–35 (7–11/23–24); vii., 26–31 (4–8/22–23); viii., 16–23 (5–9/11–14); ix. + x.,

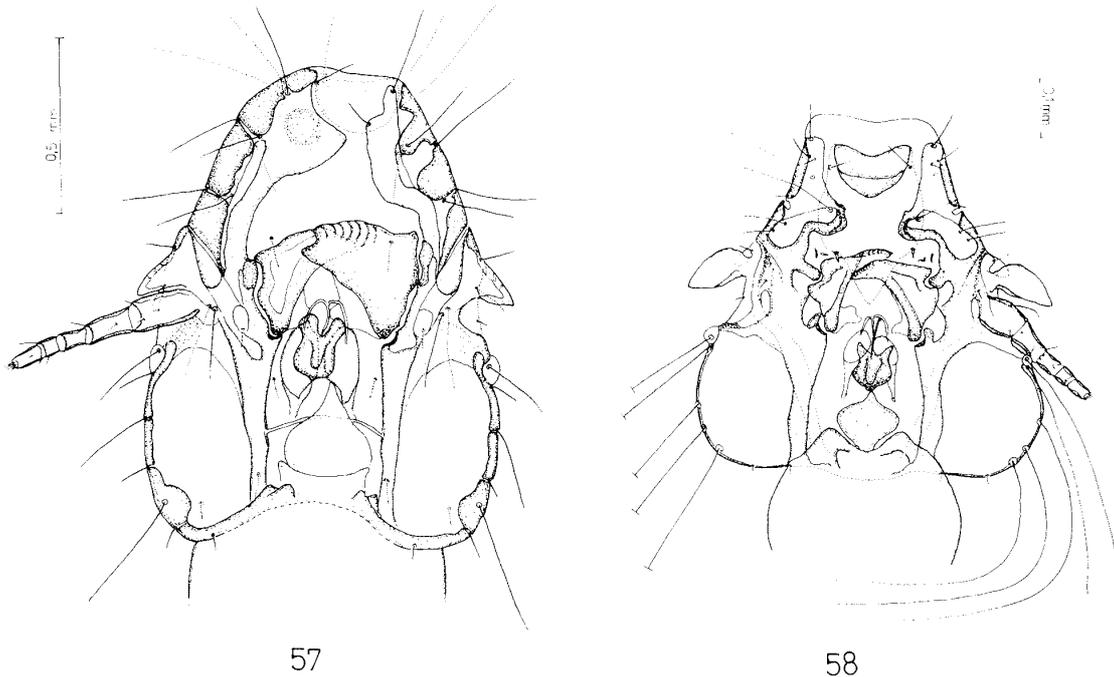


Abb. 57–58. Gegenüberstellung der ventralen Kopfmorphologie (incl. Beborstung) von **57** *Archolipeurus nandu* (.) und **58** *Philopterus fringillae* (.) ex *Passer domesticus*. Der Nandu-Federling verkörpert den circumfasciati, der Haussperlings-Federling den noncircumfasciati Kopftyp. Beide besitzen aber ein gemeinsames Kopfborstenmuster, das nur im Detail modifiziert ist.

13–16 (2/11–14). Sternal – ii., 9–11; iii., 15–22 (2–4/13–18); iv., 28–36 (6–13/20–25); v., 32–36 (8–13/21–28); vi., 34–39 (9–14/25); vii., 30–34 (10–14/20–22); viii., 21–23 (5–8/15–17). Genitale wie in Abb. 22. Aedoeagus s. Abb. 32–35.

Beschreibung – ♀: Noch täuschend ähnlicher *struthionis* als das ♂. Maße s. Tab. 5. Abdominalbeborstung wie bei *struthionis*, jedoch durchschnittlich geringer beborstet. Anzahl (n = 3): tergal – ii., 44–51 (4–8/8–10/32–33); iii., 55–60 (13–15/11–14/30–34); iv., 48–65 (13–20/10–15/25–30); v., 46–49 (12–14/10–11/23–24); vi., 42–46 (9–12/7–10/24–25); vii., 31–41 (7–10/2–7/21–26); viii., 23–25 (5–6/2/15–18).

Differentialdiagnose: *St. stresemanni* und *St. struthionis* sind morphologisch schwer unterscheidbar. Die meisten Funde von beiden Arten stammen von in Gefangenschaft gehaltenen Wirtsindividuen. Das hat Anlaß zu zahlreichen taxonomischen Verwirrungen gegeben. Besonders oft ist *St. struthionis* auf den Nandus gefunden worden, dagegen *St. stresemanni* noch nicht auf dem Strauß. *St. struthionis* und *St. stresemanni* lassen sich im männlichen Geschlecht nach der Gestalt des Aedoeagus (Abb. 27–35) sicher voneinander trennen. Schwieriger ist die Unterscheidung beider Formen anhand der Ventralplatte im männlichen Genitale (Abb. 21–22). Noch problematischer (da an Totalpräparaten selten feststellbar) dürfte die Differenzierung der Weibchen sein, die nach v. Kéler (1960) nur an jungen, noch nicht Eier tragenden Individuen am Bau der Spermatheka möglich ist. Der Calyx fehlt offenbar bei *struthionis*, während er bei *stresemanni* halbkugelförmig dem Receptaculum seminis aufsitzt. Der Eideckel von *struthionis* ist von einem Kranz dicht nebeneinander stehender Mikropylen besetzt (Abb. 53), während er bei *stresemanni* mit denselben unregelmäßig (und in geringerer Anzahl?) versehen ist. Diese minutiösen, *struthionis* und *stresemanni* trennenden Merkmale konnte ich an dem von mir untersuchten Material bestätigt finden. Eine Nachuntersuchung an frischen und vor allem authentischen Wirtsherkünften halte ich allerdings für dringend geboten.

#### 4. Zur Lebensweise von *Struthiolipeurus struthionis*

##### 4.1 Fortbewegung, Festbeißen, Kopfasymmetrie

Während des Laufens halten die Imagines ihre Antennen in ständig vibrierender Bewegung etwa waagrecht zur Körperachse. Beim Männchen wird allerdings nur der mächtige Scapus so gehalten, während ab dem Pedicellus die Antenne im schrägen Winkel nach oben weist. Diese Haltung behalten sie selbst im Tode bei (Abb. 55). Die Fühler werden bei Gefahr unter das Kopfdach in die beim Männchen mehr als beim Weibchen gewölbten Wangen (= Fühlergruben) gelegt (Abb. 54). Um sie dort ganz unterzubringen, müssen sie beim Männchen ab dem Pedicellus mediad leicht eingewinkelt werden, so daß sie scheinbar auf Femur und Tibia der Vorderbeine zu liegen kommen.

*St. struthionis* klettert ebenso rasch auf Federn wie er sich auf glatter horizontaler Fläche (z. B. Papier) fortbewegen kann. Das ermöglichen ihm offenbar die weichhäutigen Blasen (neben den zwei Euplantulae am Tarsus) auf proximaler Tibiaspitze, wo sich bei vielen anderen Vogel-Ischnozeren Stacheln (Daumensporne) befinden, die ein ebenso behendes Fortkommen nicht erlauben.

Die Kerfe halten sich in der Regel nicht auf der Ober- oder Unterseite des Vexillum auf, sondern zwischen den relativ breiten Rami (diese sowohl bei Strauß als auch bei Nandus), also quasi im Querschnitt der Federfahne, wo sie schwer oder gar nicht auf den ersten und zweiten Blick ausgemacht werden. Sie laufen nach allen Seiten (auch rückwärts) recht geschwind und „tauchen“ in das Vexillum stets zuerst mit dem Kopf ein.

Die Asymmetrie des Praeantennale von *Struthiolipeurus* ist nur ventral ausgebildet. Dorsal ist es bilateral symmetrisch (Abb. 55), was an Totalpräparaten infolge der Herstellungsprozedur oftmals nicht so deutlich werden kann. Diese Asymmetrie ist zweifellos eine Anpassung an die Federstruktur von *Struthio*, *Rhea* und *Pterocnemia*. Die Federäste (Rami), nur auf denen die Kerfe gewohnt sind, sich mit den Mandibeln festzuhalten, sind lamellenartig ausgebildet. Sie werden mit der großen Mandibel erfaßt und auf die Kopfunterseite herangezogen, wo sie mit ihrer breiten Seite, etwas angeschrägt, zu liegen kommen.

Neben der großen linken Mandibel wird der Ramus an mindestens drei weiteren Punkten un-

ter dem Praeantennale gewissermaßen fixiert. Oberhalb der großen Mandibel bildet die umgestaltete Ventralcarina einen Vorsprung (Abb. 54), in den der Ramus „einrastet“, während auf der rechten Kopfseite kleine Mandibel und wahrscheinlich Pulvinus gegen den Ramus (vom Kopfdach nach unten) drücken. Durch diese Vierpunkt-Fixierung durch drei aktive muskelbewegte und einem passiven Element kann der Ramus sehr wirkungsvoll festgehalten werden. Große Mandibel und Ventralcarina-Vorsprung links wirken antagonistisch zu kleiner Mandibel und Pulvinus rechts. Da sich auf der rechten Kopfseite nicht ebenso ein Halt bietender Vorsprung entwickelte wie auf der linken, mußten dort Ventral- und Clypealcarina (mit großem frontalem Nodus) in anderer, aber ergänzender Form und Funktionalität ausgebildet werden, wodurch die Asymmetrie wahrscheinlich entstand.

Der Ramus, der das wohl für Vogel-Ischnozeren entscheidende Federstrukturelement zum Festhalten und damit Verbleib auf dem Wirt darstellen dürfte, ist bei allen Vögeln zumindest im Rumpffieder als zweizeilig befiederte Lamelle ausgebildet. Diese Struktur allein kann also nicht maßgeblich Ursache sein, daß sich unter allen bekannten Vogel-Ischnozeren mit dem ursprünglichen circumfasciaten Kopftyp nur bei *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* n. g. eine ventrale Vorderkopfasymmetrie herausbildete. Strenggenommen ist sie im Ansatz bei vielen Gruppen von Vogel-Ischnozeren durch die  $\pm$  ungleiche Ausbildung der Mandibeln manifest. So hat auch die mit *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* synhospital vorkommende *Meinertzhageniella* symmetrische Kopfstrukturen bewahrt.

In diesem Lichte manifestiert die partielle Kopfasymmetrie bei *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* eine von zwei uns bekannten realisierten Möglichkeiten, den Kopfbau funktionsmorphologisch zu optimieren. Daß diese Asymmetrie bereits bei der Erstlarve von *St. struthionis* sichtbar ist (vgl. S. 80), werte ich als deutlichen Fingerzeig auf eine alte, schon früh in ihrer Stammesgeschichte in Erscheinung getretene Erwerbung. Partielle Vorderkopfasymmetrie ist in mehreren Entwicklungslinien unabhängig voneinander und auf verschiedenem systematischen Niveau entstanden (und im Detail bisher nicht untersucht): unter den Vogel-Ischnozeren bei der monotypischen *Dahlehornia* (auf *Dromaius novaehollandiae*) und bei *Bizarrifrons* mit mehreren Arten, die nur auf Icteriden der Neuen Welt leben. Bei den Säugetier-Ischnozeren (Trichodectidae) tritt die Kopfasymmetrie in

verblüffender Ähnlichkeit zu der von *Struthiolipeurus* und *Archolipeurus* nur bei zwei von 18 bislang bekannten Arten der Gattung *Eutrichophilus* in Erscheinung: bei *E. guyanensis* und *E. exiguus* (Timm & Price 1994). *Eutrichophilus* parasitiert nur Greifstachler (Erethizontidae) Süd- und Nordamerikas.

Dorsale Kopf- und Thoraxmakrochaeten (Tastsinneshaare) stehen scheinbar starr im rechten oder spitzen Winkel (nicht  $<45^\circ$ ) caudad vom Körper ab, während die dichten Reihen der abdominalen Schwertborsten auf den Segmenten anliegen. Sobald auf einen Federling Druck ausgeübt wird, beißt er sich mit seinen Mandibeln an einem Ramus fest. Die Beine bzw. Tarsi nehmen dann zwar auch scheinbar Klammerhaltung ein, werden aber nicht auf der Feder arretiert, sondern locker zwischen die Federstrahlen gehalten, so daß sie bei seitlichem Schub sofort nachgeben können. Im wesentlichen erfüllen also die Mandibeln im Ernstfall und bei der Kopula die Festhaltungsfunktion auf der Feder.

Beim Weiden fungieren die Vorderbeine als Widerlager zum Abbeißen der Radii. Das verdaute Keratin wird in Form heller Kotklümpchen ausgeschieden (Anus subterminal dorsal). Diese nehmen nach kurzer Zeit pechschwarze Färbung an.

## 4.2 Kopulation

Die Kopulation von *St. struthionis* war von mir mehrfach zu beobachten. Die Stellung ist subfeminal, wie dies vor allem für Ischnocera zutreffen mag, bei denen die Männchen Greifantennen besitzen (vgl. Abb. 55). Die Kopulation von *struthionis* dauert offenbar im Regelfalle mehrere Stunden. Ein Pärchen blieb mindestens 18 Stunden zusammen, wobei es dreimal ihren Standort auf der Feder nur geringfügig wechselte. In anderen Fällen währte die Begattung einmal mindestens 35 Minuten und zweimal je mindestens drei Stunden. Die Weibchen von *struthionis* halten sich bei der Begattung nicht mit den Beinen am Männchen fest, wie das von Pflieger (1927) für *Ibidocerus platatae* geschildert wird. Nur von dieser Art ist auch eine noch länger dauernde Kopulation als die bei *Struthiolipeurus* beobachtete bekannt. Lucas berichtet von einem Pärchen, das 40 h, Pflieger von je einem, das 31 bzw. 34 Stunden vereint blieb. Bei anderen Ischnozeren werden Zeiten zwischen 10 und 75 Minuten (nach Martin) bzw. nur 2,5 Minuten (nach Schmutz), beide bei *Columbicola c. columbae*,

und bei *Bovicola caprae* sogar nur 10–15 Sekunden (nach Schmutz) angegeben (fide Eichler 1963).

Offenbar reicht bei *struthionis* eine zufällige Partnerbegegnung aus, um nach dem Prinzip „Versuch und Irrtum“ zur Kopulation zu kommen.

Ein Männchen hatte ein Weibchen rücklings zu dessen Rücken mit seinen Antennen am zweiten oder dritten Abdominalsegment festumgriffen, so daß es am Weiterlaufen gehindert wurde. Daraufhin krümmte das Männchen sein Abdomenende zu dem des Weibchens. Doch letzteres blieb unruhig, so daß es bei dieser ungewöhnlichen Stellung (Rücken an Rücken) zu keiner Vereinigung kommen konnte. Nachdem das Männchen seinen Klammergriff löste, lief das Weibchen davon. Danach erfolgte erneut ein Kopulationsversuch, der wieder am Unvermögen desselben Männchens scheiterte. Das Männchen erfaßte mit seinen Antennen das Weibchen von unten zuerst am Abdomenende und griff dann rasch ruckweise zwei- bis dreimal bis zum zweiten Abdominalsegment nach (Rücken ♂ an Bauch ♀). Dann versuchte das Männchen dreimal erfolglos, mit seinen Terminalia (der Genitalapparat war nicht erigiert) die Genitalöffnung des Weibchens zu berühren. Das Weibchen schien von Anbeginn willig. Es verharrete und richtete ihren Hinterleib soweit auf, daß das Männchen seinen Kopf ungehindert zu dessen Basalsegmenten führen konnte und dort schließlich mit demselben am Bauch der Partnerin anlag.

Ein anderes Männchen umklammerte nach einer plötzlichen Begegnung einen Geschlechts-genossen am dritten oder vierten Abdominalsegment, bemerkte aber nach Berührung mit den Hinterleibsenden seinen Irrtum und ließ vom Partner ab.

**4.3 Überlebensdauer abseits vom Wirt, Übertragungsmöglichkeiten, Sekundärbefall**

*Struthiolipeurus struthionis* macht keine Ausnahme darin, für längere Zeit abseits vom Wirt leben zu können. Maximal 25–26 Tage konnten in zwei Experimenten ermittelt werden (s. Material und Methoden). Dabei fraßen die Kerfe über diese Zeitdauer regelmäßig an den Federn, wie es die immer neu anfallenden Kotkrümchen verrieten. Ja, die Vitalität der Federlinge schien so ungetrübt zu sein, daß es zu mehreren Begattungen und zur Eiablage (auf je einer Strauß- und Emu-Feder) kam.

Tabelle 6  
Überlebensdauer von *Struthiolipeurus struthionis* abseits vom Wirt (*Rhea americana*) auf dessen Federn.  
(= Experiment 1, s. S. 67)

Datum	Anzahl der verstorbenen Individuen	nach n Tagen
9. 5.	1 L II	6
10. 5.	1 ♂, 1 L II	7
12. 5.	1 ♂, 1 L I	9
13. 5.	1 ♂, 1 ♀	10
14. 5.	3 ♂, 2 ♀, 1 L II	11
15. 5.	1 ♂, 2 ♀, 1 L III	12
16. 5.	1 L II	13
18. 5.	1 ♂, 1 ♀	15
22. 5.	1 ♀	19
25. 5.	1 ♀	22
26. 5.	1 ♀	23
29. 5.	1 L II	26

Experiment 1 (Tab. 6): Von den insgesamt 17 Imagines und 7 Larven auf Nandufedern war jeweils das erste Individuum (1 ♂, 1 L II) nach 7 d tot, dagegen die letzte Imago (♀) nach 23 d und die letzte Larve (L II) nach 26 d. Etwa die Hälfte der Imagines (9 Individ.) waren nach 11 d verschieden, das letzte ♂ nach 15 d, das erste ♀ nach 10 d. Bis auf zwei waren die ♂ nach 11 d tot, während zu dieser Zeit erst zwei von 9 ♀ verstorben waren. Von 7 Larven waren 6 nach 13 d tot. Demzufolge haben die Weibchen eine höhere Lebenserwartung.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt Experiment 2 (Tab. 7). Bei diesem wurde deutlich, daß

Tabelle 7  
Überlebensdauer (Anzahl verstorbenen Individuen nach n Tagen) von *Struthiolipeurus struthionis* abseits vom Wirt auf „frischen“ Federn aus Flankenregion von *Rhea americana* (Nandu), *Dromaius novaehollandiae* (Emu), *Struthio camelus* (Strauß) und *Casuaris* sp. (Kasuar).  
(= Experiment 2, s. S. 67)

	Nandu	Emu	Strauß	Kasuar	nach n Tagen
18. 5.	2 LII	—	3 ♂	1 ♂, 1 ♀	7
20. 5.	—	1 ♂	1 ♂	1 ♀	9
21. 5.	—	—	—	2 ♀	10
22. 5.	—	—	—	1 ♀	11
23. 5.	1 L I, 1 L III	—	1 L III	—	12
24. 5.	—	—	1 L II	—	13
25. 5.	1 L III	1 ♂	—	—	14
26. 5.	1 ♂	—	—	—	15
27. 5.	—	1 ♀	2 ♀	—	16
29. 5.	—	1 ♂	—	—	18
30. 5.	—	—	1 ♂	—	19
31. 5.	1 ♂	—	1 ♀	—	20
1. 6.	1 L II	1 ♂	—	—	21
2. 6.	—	1 ♂	—	—	22
4. 6.	2 L II	—	—	—	24
5. 6.	2 L III	—	—	—	25
Σ Imag.	2 ♂	5 ♂, 1 ♀	5 ♂, 3 ♀	1 ♂, 5 ♀	
Σ Larv.	11	0	2	0	

*struthionis* fast ebenso lange auf Strauß- und auf Emu-Federn fressen und leben kann, wie auf denen vom Nandu, auf Kasuarfedern aber etwa nur die Hälfte der Lebensdauer erreicht. U. Traxel bestätigte diese Erfahrung mit einem von ihm durchgeführten Versuch, wo jeweils ein halbes Dutzend *struthionis*-Imagines auf Kasuarfedern bereits nach 24 h tot waren, während etwa dieselbe Anzahl auf Nandu-Federn 2–3 d länger am Leben blieb.

Alle bisher untersuchten Vogel-Ischnozeren vermögen mehrere Tage bis Wochen abseits von ihrem Wirt zu überleben. Diese Fähigkeit sichert ihnen eine Überlebenschance nach dem (meist erzwungenen) Verlassen des Wirtes oder dessen Tod. Bei *Struthiolipeurus* ist zu erwarten, daß er bei gefangengehaltenen, oft stark vom ihm befallenen Wirten auch eine extrahospitale Übertragung zum nächsten zu nutzen weiß. Und zwar über dem Boden laufend, um (zufällig?) einen anderen in der Nähe gehaltenen Wirt zu erreichen. So berichtet schon Piaget (1880) von *St. struthionis*, der sich im Zoologischen Garten Rotterdam nicht nur auf Strauß und Nandu „par milliers“ vermehrte, sondern sich auch in ebensogroßer Anzahl auf einem Steinadler fand. Dieser war im Zoo in Nähe einer Rhea plaziert gewesen. Eine Kontaktübertragung von *Struthiolipeurus*, wie sie allgemein von Individuum zu Individuum einer Wirtsart die Regel ist, kommt wegen des antagonistischen Verhaltens zwischen Altvögeln von Strauß und Nandu (Dr. W. Grummt mündl.) kaum in Frage. Doch in Zoos etc. sind für Federlinge unter dem meist unbewußten Einfluß des Menschen viele Übertragungsmöglichkeiten denkbar. Wie sie im konkreten Ablauf verwirklicht sind, ist unbekannt.

Nach den zahlreichen Funden von *Struthiolipeurus struthionis* auf *Rhea americana* ist anzunehmen, daß er sich auf diesem Wirt bei jahrelang in Zoos etc. gehaltenen Exemplaren sekundär angesiedelt hat. Auf diesen neigt er offenbar zu Massenvermehrungen. Lakshminarayana (1971) hat die Hypothese aufgestellt, *Struthio* und *Rhea* seien (in freier Wildbahn) sekundär von *Struthiolipeurus* besiedelt worden. Er geht aber von zwei unzutreffenden Voraussetzungen aus, die seine Auffassung ad absurdum führen. Erstens ist es naiv, die Harrisonsche Regel in Bezug auf *Struthiolipeurus* in Frage zu stellen, weil auf dem größten Vogel, dem Strauß, nicht die größte Mallophage lebt. Innerhalb der vier bekannten *Struthiolipeurus*-Arten findet sich die Harrisonsche Regel durchaus bestätigt. Auf der

kleineren *Pterocnemia pennata* leben die kleinen, auf den größeren *Rhea americana* und *Struthio camelus* die jeweils größeren *Struthiolipeurus*-Arten (wobei bei letzteren zwei die Größenunterschiede nur gering sind).

In einer Gruppe über näher miteinander verwandter Vögel verbreiteten Ischnozeren-Gattung ist die Körpergröße der Ischnozeren-Art der der Wirtsart annähernd proportional. Diese von Günter Timmermann so benannte Harrisonsche Regel ist hier von mir bewußt auf die Vogel-Ischnozeren eingeschränkt, wo sie m. E. weite Gültigkeit besitzt. So, wie es Lakshminarayana (1971) in lauterer Absicht versuchte, kann die Harrisonsche Regel für das Erkennen von Sekundärbesiedlungen nützlich sein.

Zweitens ist die Angabe Cummings (1916) falsch, wonach die Kopfasymmetrie von *Struthiolipeurus* bei den Larven nicht in Erscheinung trete. Das Gegenteil ist schon bei der Erstlarve der Fall (s. S. 80), und es spricht gegen die Annahme, diese Asymmetrie sei ein in der Phylogenese relativ spät erworbenes Merkmal.

#### 4.4 Hyperparasitismus

Auf einem eben verstorbenen *struthionis*-♂ bemerkte ich am 1. 6. 1994 auf der rechten dorsalen Kopfseite (Wange) eine winzige, 0,12 mm große Milbe, bei der nur zwei Beinpaare unter dem glockenartig gewölbten Körper hervorragten. Das Tierchen hatte 24 h später immer noch dieselbe Position inne. Nach weiteren 24 h fand ich es ebenso reglos angehaftet wie bisher auf dem Pronotum desselben *struthionis*-♂. Weitere Beobachtungen schlugen fehl. Vielleicht handelte es sich um ein Entwicklungsstadium von einer *Myialges*-Art (zwei sind bekannt). Von Graf Vitzthum (1943) werden sie als Superparasiten bezeichnet. Während die eine Art, *M. auchora*, am Körper von Lausfliegen parasitiert, hält sich die andere, *M. caulotoon*, auf Anatiden, denen Lausfliegen meist fehlen, „ausnahmsweise an Mallophagen. In diesem Zusammenhange ist die Art in Uganda als Parasit von *Trinoton aculeatum* auf *Dendrocygna fulva* und *Sarkidiornis melanotus* und an *Trinoton anserinum* auf *Plectropterus gambiensis* bekannt“ (Vitzthum 1943: 645). Eichler (1963: 119) kompiliert ähnliche Feststellungen von *Myialges*, deren Aufenthalt auf Hippobosciden und Mallophagen (*Trinoton lituratum* und *Ancistrona*) er aber als Phoresie interpretiert (so auch Eichler & Vasjukova 1981: 54).

### 5. Hospital-geographische Verbreitung von *Archolipeurus* spp. und *Struthiolipeurus* spp.

Das Bild, das uns die Funde auf in Gefangenschaft gehaltenen Strauen und Nandus ber Wirtsspezifitt bzw. Verbreitung ihrer Federlinge (*Archolipeurus* und *Struthiolipeurus*) vermittelt, widerspiegelt verzerrt die tatschlichen Verhltnisse (s. nachfolgende Wirts-Parasitenliste). Oft haben wir es mit berlufern zu tun, wie es uns zahlreiche Nachweise vom Straufederling *Struthiolipeurus struthionis* auf beiden Nandu-Arten und sogar dem Emu (alle aus Zoos) eindrcklich lehren. So mssen sich alle Entscheidungen ber Primr- und Sekundrbefall an bei wildlebenden Vgeln ermittelten Befunden messen lassen. Auf diesen Prfstand gehren unbedingt *Archolipeurus renschi* und *A. nandu* (von beiden bisher kein Wildfund).

*Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* parasitieren natrlicherweise nur auf *Struthio*, *Rhea* und *Pterocnemia*. Es ist zu erwarten, da alle Arten dieser Wirtsgattungen synhospital von *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* bewohnt sind. Das betrifft sowohl die Wirtsart als auch das Wirtsindividuum. Das legen Nachweise auf *Rhea americana* nahe (s. S. 90), und auch die auf *Pterocnemia pennata* gefundenen Arten weisen darauf hin. Dagegen wirft der *Archolipeurus*-Fund auf *Struthio camelus* (Dominguez de Tena et al. 1976) mehrere Fragen auf. Wenn er tatschlich *A. nandu* betrifft, handelt es sich dann dabei um berlufer von *Rhea americana* oder um eine wirtsechte Herkunft von *Struthio camelus*? Beides besitzt fr sich hohe Wahrscheinlichkeit, hat man das Zwillingarten-Paar *Struthiolipeurus struthionis* – *St. stresemanni* vor Augen. Letztere Spezies ist aber bisher noch nie auf *Struthio camelus* (in Gefangenschaft) gefunden worden, dagegen *St. struthionis* besonders oft auf *Rhea americana* und ferner *Pterocnemia pennata* (s. S. 90).

Wenn es so etwas wie eine Duplizitt dieses Falles in der Gattung *Archolipeurus* gbe, wrde hier die Ausnahme, also der umgekehrte Fall angezeigt sein. Ich bin davon berzeugt, da wir hier vor der Aufklrung spannender Zusammenhnge stehen.

*Struthiolipeurus struthionis* ist zuerst auf *Struthio c. camelus* aus Nordafrika beschrieben worden. Das Typenmaterial existiert vermutlich nicht mehr. Drei *struthionis*-♀ vom Kennwirt aus Marokko (s. S. 79) sind konspezifisch mit Herknften aus der (einst) im Sden Afrikas isoliert verbreiteten *Struthio camelus australis* (s. Abb. 56), die als Wildpopulation nur noch im NW des Ge-

bietes vorkommt, ansonsten aber mit der eingefhrten Nominatform vermischt wurde (Folch 1992). ber die wahrscheinlich auch auf *St. c. massaicus* und *St. c. molybdophanes* lebenden *Struthiolipeurus*-Sippen lassen sich keine Aussagen treffen. Letztere wird zuweilen als eigene Art aufgefat (Folch 1992, Mayr 1979, Sibley & Monroe 1990). Im Nairobi National Park, wo sie eingebrgert wurde, paart sie sich mit *massaicus* (Brown 1982). Ob das von *massaicus* und *molybdophanes* zu erwartende Federlingsmaterial hnliche Befunde bereithlt, wie das ausgewertete von *Pterocnemia pennata* zeigt, steht dahin. Auch diese Art hat ein disjunktes Areal: *P. p. garleppi* und *P. p. tarapacensis* bewohnen die hohen Anden, in S Peru, SW Bolivien und NW Argentinien bzw. in N Chile, whrend die Nominatform im chilenischen und argentinischen Patagonien beheimatet ist. Aus beiden Teilarealen liegt je ein authentischer Nachweis von zwei nicht konspezifischen *Struthiolipeurus*-Sippen vor. *St. andinus* und *St. chilensis* n. sp. deuten es an und sttzen die von Systematikern geuserte Ansicht (s. Mayr 1979), da die Nord- von der Sdpopulation nicht nur subspezifisch, sondern spezifisch getrennt ist.

*Meinertzhageniella schubarti* Eichler ex *Pterocnemia p. pennata* und *Meinertzhageniella chocayoensis* (Carriker) ex *Pterocnemia pennata garleppi* scheinen dieses Bild zu vervollstndigen. Die Untersuchung der (schlechterhaltenen) Typen von beiden Ischnozeren zeigte mir (besonders an der Kopfform), da sie sehr wahrscheinlich nicht zu ein und derselben Art gehren, wie das Hopkins & Clay (1952) angeben.

### 6. Parasitophyletische Anmerkungen

Erstmals wurde von Harrison (1914) das Vorkommen von *Struthiolipeurus* (olim *Lipeurus* pro parte) als Indiz fr gemeinsame stammesgeschichtliche Abkunft von Strau und Nandu (und Emu) in Erwgung gezogen. Cummings (1916) bezieht „*Degeriella asymmetrica*“ ex *Dromaius novaehollandiae* entgegen der von Harrison (1914, 1916) vertretenen Ansicht, diese und „*Lipeurus asymmetricus* Piaget“ und „*L. quadrimaculatus* Piaget“ seien nahe miteinander verwandt, nicht in seine Gattung *Struthiolipeurus* mit ein, sondern weist ihr einen eigenen Platz zu, den von Kler (1936) mit „*Dahlehornia*“ nomenklatorisch bestimmt. Eine vergleichende Untersuchung zwischen *Struthiolipeurus* bzw. *Archolipeurus* und *Dahlehornia* steht noch aus.

Das Beispiel ist mehrfach aufgegriffen und z. T. mit Angaben über andere gemeinsame Parasiten erweitert worden (Harrison 1916, 1928, Eichler 1948, Clay 1950, 1957, Rothschild & Clay 1952, Sibley & Ahlquist 1972, 1990, Timmermann 1964, Traub 1980, Henning 1982, u. a. – Eine moderne revidierte Gesamtübersicht über alle auf Straußenvögeln nachgewiesenen Parasiten fehlt jedoch noch). Harrisons Idee stand im Widerspruch zu der seinerzeit herrschenden Auffassung, wonach Strauß und Nandus zu verschiedenen Ordnungen gestellt wurden (Struthionidae und Rheidae bzw. Struthioniformes und Rheiformes). Erwin Stresemann (1959), der sich auf v. Kéler (1957) beruft, „ein im Studium der Mallophagen ergrauter Entomologe, dessen meisterliche Beherrschung und scharfsinnige Durchdringung des Stoffes aus jeder Zeile hervorleuchtet“ (Stresemann 1958), erklärte 1958 vor den amerikanischen Ornithologen:

“Some taxonomists have recently considered it possible that *Struthio* and *Rhea* might form a phylogenetic group because a genus of bird-lice, *Struthiolipeurus*, has been found on both. Von Kéler, however, informs me that close relationship of the mallophagan species found on *Rhea* with that found on *Struthio* has not yet been proved, for their anatomical investigation is still lacking. He is inclined to believe that the superficial similarity between Mallophaga on these birds is due to convergence caused by the similarity of feather structure.”

Von Kéler (1960) versuchte, diese Interpretation durch eine gründliche taxonomische Untersuchung zu fundieren. Die gedachte Konvergenz konnte er damit freilich nicht bestätigen, aber seine Meinung erneut artikulieren, daß auch hier ein Ausbreitungssprung der Mallophagen über systematisch weit entfernte Vogelgruppen infolge ökologischer Annäherung der Vögel vorläge. Die Umsiedlung der *Struthiolipeurus*-Vorfahren konnte also ohne Rücksicht auf die Verwandtschaft der Wirte erfolgen. Daß ein solcher Fall möglich ist, ist unbestreitbar. Ihn aber zu einem Grundsatz zu erheben und ihn auch in Fällen wie dem vorliegenden, wo eine andere Erklärung die wahrscheinlichere ist, anzuwenden, geht an den herrschenden Verbreitungsverhältnissen der Federlinge entschieden vorbei (s. dazu die Diskussionen bei Mauersberger & Mey 1993, Timmermann 1965). Dabei war zu dieser Zeit bereits bekannt, daß *Struthio camelus* und *Rhea americana* noch Vertreter aus anderen Parasitengruppen teilen, wie die Acari *Pterolichus pachynemus* Trouessart, 1885 und *Gabucinia* (olim

*Pterolichus*; auch *Struthiopterolichus*) *bicaudata* (Gervais, 1844) (André 1960, Anonymus 1957, Rothschild & Clay 1952, Vitzthum 1940: 562). Diese Formen weisen ebenso wie *Struthiolipeurus* auf nahe Verwandtschaft zwischen ihren Wirtsarten. Sibley & Ahlquist (1972) haben diese Tatsache berücksichtigt, wenn sie schreiben:

“the relationship of the large ratites to one another is suggested by considerable body of evidence ... from morphological, parasitological, ethological, and biochemical studies” (zit. nach Sibley & Ahlquist 1990).

Weitere molekularbiologische Untersuchungen, aber auch morphologische Studien (s. Sibley & Ahlquist 1990: 274ff.) bestätigten die Hypothese von der Monophylie der Ratiten (*Struthio*, *Rhea*, *Pterocnemia*, *Dromaius*, *Casuarius* und *Apteryx*) und ihres gondwanischen Ursprungs. Sie fand adäquat Niederschlag im System, in dem Struthionidae und Rheidae als Schwestergruppen gelten (Cracraft 1974, Mayr 1978, Sibley & Ahlquist 1990).

Infolge der Kontinentaldrift war Südamerika von Afrika am Ende der Kreide, vor ca. 95 bis 80 Mill. Jahren, getrennt worden (Hallam 1994). Demzufolge verlief seither die Entwicklung der Struthionidae und Rheidae, und damit auch ihrer obligaten Parasiten, isoliert voneinander. (Auf dieses Ereignis gründen Sibley & Ahlquist, 1990 die Kalibrierung ihrer Daten der DNS-Hybridisation.) Dieser Vikarianz-Theorie steht die Dispersion-Theorie gegenüber. Olson (1985) und Houde (1986, 1988) fide Vuilleumier & Andors (1993) nehmen an, daß die Struthionidae lange vor dem Auseinanderbrechen Gondwanas in der nördlichen Hemisphäre (Eurasien) evolvierten und von dort mehrfach im frühen und mittleren Tertiär nach Afrika immigrierten. Die flugtüchtigen palaeognathen Lithornithidae aus dem Palaeogen Nordamerikas und Europas belegen weite nördliche Verbreitung. Gestützt von diesen Vorstellungen zeigt sich das Szenario über die Evolution der Struthioniformes (= Palaeognathae), das Bock & Bühler (1990) nach eigenen Befunden an deren Cranium (Zungenapparat) entwerfen. Danach gäbe es keine Evidenz für eine gemeinsame Afrika und Südamerika einschließende Verbreitung palaeognather Vögel vor dem Auseinanderdriften der Südkontinente. Ihre rezente Verbreitung sei das Ergebnis tertiärer Ausbreitungsvorgänge. Vor allem sprechen ihre Befunde klar gegen ein Schwesterngruppenverhältnis zwischen Struthionidae und Rheidae.

*Palaeotis weigelti*, eine flugunfähige Ratite aus dem mittleren Eozän Deutschlands (Geiseltal, Messel) zeigt deutliche Beziehungen nicht zu den Struthionidae, wie Houde & Haubold (1987) annehmen, sondern zu den Rheidae (Peters 1988), deren ältester Ahnenvertreter aus dem mittleren Palaeozän Brasiliens (Itaborai) und Argentinens (Las Flores) stammt (Tambussi 1995). Im Zusammenhang mit Funden anderer Wirbeltiere kreidezeitlichen Ursprungs aus dem Eozän der Grube Messel favorisieren Peters & Storch (1993) bzw. Storch (1993) die Möglichkeit, daß rheaähnliche Formen Europa direkt von Afrika aus erreichten, das zum gondwanischen Areal dieser Gruppe gehörte (vgl. auch Mabesoone & Stinnesbeck 1993). Eine holarktische Verbreitung derselben halten sie für wenig wahrscheinlich. Mangels entsprechender Fossilfunde in Nordamerika kommt auch die Ausbreitungsrouten der in Rede stehenden Gruppe von Süd- über Nordamerika nach Eurasien (und umgekehrt) kaum in Betracht.

Welche Aussagen erlauben *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* in Bezug auf Phylogenie und (Palae-)Biogeographie ihrer Wirte?

Beide artenarme Gattungen repräsentieren zweifellos je eine Reliktgruppe. Ihr wirtsspezifisches Vorkommen ist auf Struthionidae (mit *Struthiolipeurus struthios*) und Rheidae (mit *St. stresemanni*, *St. andinus*, *St. chilensis*, *Archolipeurus nandu* und *A. renschi*), beide mit größerer Diversität im Tertiär, beschränkt. Die einander sehr ähnlichen morphologischen Charaktere von *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* beruhen nicht auf Konvergenz. Sie bezeugen vielmehr nicht nur gemeinsame Abstammung, sondern auch enge Verwandtschaft. Es gibt keinen Anhaltspunkt dafür, daß ihr Vorkommen einem Sekundärbefall (host switching) zu verdanken ist. Nach diesen Feststellungen ist fast zwingend auf Kospeziation der *Archolipeurus*- und *Struthiolipeurus*-Arten mit ihren Wirten zu schließen. Dieses Phänomen erhält indirekt durch gesicherte Erkenntnisse über die Plattentektonik für uns eine ziemlich konkret faßbare zeitliche Dimension – ein Glücksfall für Versuche, stammesgeschichtliche Abläufe zu erhellen, zumal für Phthiraptera, von denen keine Fossilien zu Gebote stehen. Einerseits Strauß, andererseits Rheas oder ihre unmittelbaren Vorfahren waren schon vor 80 Mill. Jahren von *Struthiolipeurus* spp. (und *Archolipeurus*?) bewohnt, und sie haben sich in diesem gewaltigen Zeitraum offenbar im scharfen Kontrast zu ihren Wirten morphologisch kaum verändert! Das Zwillingartenpaar

*St. struthionis* und *St. stresemanni* läßt sich schwer nur nach wenigen Merkmalen (Penis, Ei, Calyx am Receptaculum seminis) voneinander trennen. Dagegen hat bei den zwei auf *Pterocnemia pennata* geographisch-hospital isoliert lebenden *Struthiolipeurus*-Spezies *andinus* und *chilensis* eine deutlichere Differenzierung stattgefunden. Noch eine andere Tatsache weist daraufhin, daß die stammesgeschichtlichen Wurzeln von *Struthiolipeurus/Archolipeurus* und die Herausbildung ihrer Wirtsspezifität weit ins Mesozoikum zurückreichen (vielleicht noch weiter als Kim & Ludwig 1982 für die Ischnocera annehmen). Beide Genera verkörpern keinen archaischen Typ einer Vogel-Ischnozere, wie man ihn bei Wirten erwarten könnte, deren Parasiten sich funktionsmorphologisch noch in einem Übergangsstadium vom fakultativen zum obligatorischen Parasitismus befinden. Im Gegenteil sind beide offenbar optimal im Federkleid ihrer homiothermen Wirte adaptiert, und sie unterscheiden sich darin nicht grundsätzlich von allen anderen der weltweit verbreiteten Vogel-Ischnozeren, die ein hohes Maß an Wirtsspezifität auszeichnet. Im Mosaik der Merkmale, in der Evolution bei Parasiten besonders verwirrend variiert, teilen sie z. B. die apomorphe Kopfborstengarnitur mit dem Gros der Vogel-Ischnozeren (Abb. 57–58). Unter anderem ventrale Vorderkopfasymmetrie, dicke Körperbedeckung mit kurzen Schwertborsten und „vollständige“ Tergopleurite bei den Männchen tragen aber offenbar noch die Züge ihrer Ahnen. Wenn wir also von diesem Stand an die Beantwortung der oben gestellten Frage gehen, erscheint es aus mallophagologischer Sicht als problematisch, Struthionidae und Rheidae im System weit auseinander zu rücken (z. B. Cooper 1993, Cooper et al. 1992, vgl. auch Caspers et al. 1994). In das von Kurochkin (1995a, b) gezeichnete Bild einer pachyphyletischen Stammesgeschichte der Palaeognathae würde sich dagegen der mallophagologische Befund zwanglos einfügen lassen. Mehr kann man auch gar nicht erwarten.

Affinitäten zwischen Struthionidae/Rheidae und Tinamidae sind nach ihren Federlingen überhaupt nicht gegeben. Bezeichnenderweise ist die Federlingsfauna der Steißhühner unter allen rezenten Vogelgruppen die an Gattungen (32) und Arten (c. 140–200) reichhaltigste. Unklar, weil bisher nicht untersucht, ist die Beziehung zwischen *Dahlehornia* (auch mit Vorderkopfsymmetrie!) ex *Dromaius novaehollandiae* und *Archolipeurus/Struthiolipeurus*. Ebenso im Nebel muß ein Vergleich mit den Casuariidae bleiben. *Casuaris casuarius sclateri* ist von einer Kängu-

ruh-Boopide, *Therodoxus oweni* Clay, 1971, offenbar sekundär kolonisiert worden. Die Apterygidae, besiedelt von der Amblyzere *Apterygon* und der Ischnozere *Aptericola*, liefern auch keinen Hinweis auf Verwandtschaft mit ihren großen Vettern.

Das rezente Vorkommen von *Archolipeurus/Struthiolipeurus* läßt sich am zwanglosesten mit dem gondwanischen Ursprung ihrer Wirte in Einklang bringen. Fossilnachweise von Rheidae in Nordamerika, die ihre Ausbreitung von Südamerika nach Eurasien oder umgekehrt wahrscheinlich machen würden, fehlen. Angesichts des Alters und der Organisationshöhe von *Archolipeurus/Struthiolipeurus* kann bei den Lithornithidae spekuliert werden, daß sich auf ihnen bereits wirtsspezifische Ischnozeren etabliert hatten, die nicht mehr als Ahnformen für jene in Frage kommen können.

Nach der in den letzten Jahren rasch gewachsenen Zahl von Nachweisen mesozoischer Vögel wird Entstehung und erste Radiation dieser Klasse in die Trias verlegt (Elzanowski 1995, Kurochkin 1995b, Peters 1994, 1996). *Archaeopteryx* ist Vertreter schon eines Seitenzweiges in dieser Entwicklung, und seine modern anmutende Befiederung mochte schon längst die Herberge von Federlingen gewesen sein, die den rezenten vermutlich nicht unähnlich waren.

Die wenigen noch lebenden Arten des uralten Vogelgeschlechts der Ratiten einer intensiven Untersuchung ihres Parasitenbesatzes zu unterziehen, würde nicht nur, aber vor allem in parasitophyletischer Hinsicht eine äußerst fesselnde Aufgabe sein.

### 7. Wirts-Parasitenliste der auf Straußen (Struthionidae) und Nandus (Rheidae) nachgewiesenen Federlingsarten (Ischnocera)

Aus der Unterordnung Amblycera ist bisher kein authentischer Federlingsnachweis von beiden Wirtsfamilien bekannt. Bei „*Ratitiphagus batocina* Eichler, 1949“ (Boll. Soc. entomol. Ital.

79, 13), nach nur einem aus *Pterocnemis p. pennata* stammenden höchst unzureichend beschriebenen ♀, handelt es sich offenbar um eine irreführende Colpocephalide (s. Hopkins & Clay 1952: 321).

### Wirtssystematik nach Mayr (1979)

Abkürzungen:

\* Ein Sternchen hinter dem Federlingsnamen bedeutet, daß der darüberstehende Vogelname dem Kennwirt (type host) entspricht.

G – Funde auf in Gefangenschaft gehaltenen Vögeln

W – Funde auf Vögeln in freier Wildbahn

? – bisher kein Federlingsnachweis bekannt

#### Struthionidae

*Struthio camelus camelus* L., 1758

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais)\* – G, W

*Struthio camelus molybdophanes* Reichenow, 1883 – ?

*Struthio camelus massaicus* Neumann, 1898 – ?

*Struthio camelus australis* Gurney, 1868

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – W

*Struthio camelus* ssp.

*Archolipeurus nandu* (Eichler) ? – G

#### Rheidae

*Rhea americana americana* (L., 1758)

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler – W

*Rhea americana intermedia* Rothschild & Chubb, 1914

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler\* – W

(Der Holotypus von *St. stresemanni* stammt von dieser Wirtssubspezies. Zur Typenserie gehören aber auch Herkünfte aus *Rhea a. americana*, *R. a. albescens* und *R. americana* ssp. ?)

*Rhea americana nobilis* Brodkorb, 1939 – ?

*Rhea americana araneipes* Brodkorb, 1938 – ?

*Rhea americana albescens* Lynch Aribálzaga & Holmberg, 1878

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler – W, G

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – G

*Rhea americana* ssp.

*Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler – G

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – G

*Archolipeurus nandu* (Eichler)\* – G

*Archolipeurus renschi* (Eichler)\* – G

*Meinertzhageniella latus* (Piaget)\* – G

*Pterocnemis pennata pennata* (d'Orbigny, 1834)

*Struthiolipeurus chilensis* n. sp.\* – W

*Meinertzhageniella schubarti* Eichler\* – W

*Pterocnemis pennata garleppi* Chubb, 1913

*Struthiolipeurus andinus* Carriker\* – W

*Meinertzhageniella chocayoensis* Carriker\* – W

*Pterocnemis pennata tarapacensis* Chubb, 1913 – ?

*Pterocnemis pennata* ssp.

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) – G

*Archolipeurus renschi* (Eichler) – G

### 8. Bestimmungsschlüssel für die Ischnocera der Struthionidae und Rheidae

- 1 Ventrale Vorderkopfstrukturen (Nodi, Clypeal- und Ventralcarina) deutlich asymmetrisch. Mandibeln in Kopfmittle. Stets linke Mandibel deutlich größer als rechte. Am Hinterkopfrand nur Augenborste und zwei von 5 (!) Schläfenborsten als Makrochaeten ausgebildet. Laterale Ventralplatten (außer Terminalia) auf allen oder nur auf iii.–viii. (♂) bzw. vi.–vii. (♀) Abdominalsegmente ..... 3
- 2 Ventrale Vorderkopfstrukturen symmetrisch. Mandibeln nahe dem Vorderkopfrand und etwa gleichgroß. Am Hinterkopfrand Augenborste, Praeokularborste und 6 (!) Schläfenborsten sehr lang (= lange, dicke Makrochaeten). Alle Abdominalsegmente (außer Terminalia) ohne Ventralplatten. .... *Meinertzhageniella* spp.

- 3 Körperlänge  $\geq 4$  mm. Hinterkopfbreite  $>1$  mm. Nur kurze Schläfenborsten, kaum länger als die Fühler. Beiborste mts 3 (Abb. 5) deutlich submarginal auf Schläfe (dorsal). Alle Abdominalsegmente mit lateralen Ventralplatten. Femur II und III jeweils mit 4–12 (oder mehr?) kurzen dicken hyalinen Stacheln ..... *Archolipeurus* 5
- 4 Körperlänge  $<4$  mm. Hinterkopfbreite  $<1$  mm. Jederseits 2 Schläfenborsten deutlich länger als Fühler. Beiborste mts 3 marginal dicht neben der mts 3 (Abb. 6–8). Nur auf den Abdominalsegmenten iii–viii ( $\sigma$ ) bzw. vi–vii ( $\varphi$ ) laterale Ventralplatten (außer Terminalia). Femur II und III ohne dicke hyaline Stacheln ..... *Struthiolipeurus* 7
- 5 Beim  $\sigma$  laterale Ventralplatten der Abdominalsegmente iv–vi groß, deutlich breiter als lang (Abb. 13), beim  $\varphi$  von denselben auf den Segmenten iv und v jederseits zwei (Abb. 14). Genitalapparat-Länge des  $\sigma$  0,9 mm (Abb. 19) ..... *Archolipeurus renschi* (Eichler)
- 6 Beim  $\sigma$  laterale Ventralplatten der Abdominalsegmente iv–vi mittelgroß, etwa so breit wie lang (Abb. 11), beim  $\varphi$  von denselben auf den Segmenten iv und v jederseits nur eine (Abb. 12). Genitalapparat-Länge des  $\sigma$  1 mm (Abb. 18). ..... *Archolipeurus nandu* (Eichler)
- 7 Beiborste mts 3 klein, nicht oder kaum über den Schläfenrand reichend. Mesometanotum posterior-marginal mit 3 dicht nebeneinander stehenden langen Borsten. Tergopleurite ii–vii nur am Hinterrand mit zahlreichen kurzen Schwertborsten ..... 9
- 8 Beiborste mts 3 über den Schläfenrand reichend. Mesometanotum posterior-marginal mit 2 dicht nebeneinander stehenden langen Borsten. Tergopleurite ii–vii am Seiten- und Hinterrand sowie median mit zahlreichen kurzen Schwertborsten ..... 11
- 9 Aedeoagagus relativ breit, wellig (Abb. 32–35). Eideckel mit unregelmäßig verteilten Mikropylen ..... *Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler
- 10 Aedeoagagus schmal, leicht gebogen bis fast gerade (Abb. 27–31). Eideckel mit einem Kranz von Mikropylen (Abb. 53) ..... *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais)
- 11 Kopf etwa so breit wie lang (Abb. 36). Beiborste mts 3 kaum über den Schläfenrand reichend (Abb. 7). Subgenitalregion des  $\sigma$  wie in Abb. 42 ..... *Struthiolipeurus chilensis* n. sp.
- 12 Kopf deutlich breiter als lang (Abb. 37). Beiborste mts 3 weit über den Schläfenrand reichend (Abb. 6). Subgenitalregion des  $\sigma$  wie in Abb. 39 ..... *Struthiolipeurus andinus* Carriker

## 9. Zusammenfassung

*Struthiolipeurus* s. l. (Meinertzhageniellidae) wird neu definiert: *Archolipeurus* nov. gen. umfaßt *A. nandu* (Eichler) (= Typusart) und *A. renschi* (Eichler), dagegen *Struthiolipeurus* Cummings das Zwillingartenpaar *St. struthionis* (Gervais)/*St. stresemanni* v. Kéler und die diesem deutlich ferner stehenden *St. andinus* Carriker und *St. chilensis* nov. spec. (= *andinus*-Artengruppe). Für *A. nandu* und *St. andinus* wird jeweils ein Lectotypus designiert.

Auf den Tergiten ii–viii befindet sich jederseits nahe dem Stigma ein bislang nicht beschriebenes Sinnesorgan (?) unbekannter Funktion. Dieses besitzen in unterschiedlicher Ausprägung nur *Archolipeurus*, *Struthiolipeurus* und *Meinertzhageniella*.

Niß und Postembryogenese einiger Merkmale (Kopfasymmetrie, Beborstung) von *St. struthionis* werden beschrieben.

*Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* leben auf Rheidae synhospital (bei *Struthio* steht dieser Nachweis noch aus). Ihre Morphologie läßt erwarten, daß sie verschiedene Nischen einnehmen.

Während mehrwöchiger Haltung von *Struthiolipeurus struthionis* (ex *Rhea americana*) gelangen Beobachtungen über seine Lebensweise. Er ist in der Lage, auch auf „glatten Flächen“ (z. B. auf dem Boden) sich relativ rasch fortzubewegen.

Die Kopfasymmetrie ist (auch bei *Archolipeurus*) auf das ventrale Praeantennale beschränkt und wird als die Realisierung von einer Möglichkeit angesehen, den Kopf funktionsmorphologisch zu optimieren. Aus der Federstruktur der Struthionidae und Rheidae ergibt sich nicht zwingend diese Asymmetrie, die z. B. bei *Meinertzhageniella* fehlt. Da sie bei allen *struthionis*-Larvenstadien  $\pm$  in Erscheinung tritt, kann sie als alte stammesgeschichtliche Erwerbung angesehen werden.

Die Begattung ist subfeminal. Sie hält über mehrere Minuten (31–34) bis Stunden (3, max. 18 h, vermutlich in Einzelfällen noch länger) an. Abseits vom Wirt lebten Larven und Imagines 25–26 Tage. Offenbar haben die Weibchen eine höhere Lebenserwartung als die Männchen.

*St. struthionis* (Kennwirt: *Struthio camelus*) hat sich auf in Zoos etc. gehaltenen Nandus (*Rhea americana*) sekundär angesiedelt.

Vermutlich ein Entwicklungsstadium von *Myialges* sp. (Acari) hielt sich zwei Tage auf einem frischtoten Männchen auf. Literaturangaben zeigen, daß *Myialges* Hyperparasit auch bei Federlingen ist.

Die bisher eruierte hospital-geographische Verbreitung ist im Detail lückenhaft und muß besonders bei *Archolipeurus* spp. an Wildvögeln nachgeprüft werden. Auf der geographisch isolierten Nord- und Südpopulation von *Pterocnemia pennata* lebt jeweils eine *Struthiolipeurus*- und eine *Meinertzhageniella*-Spezies. Das legt nahe, daß *Pterocnemia* zwei Arten (*tarapacensis* und *pennata*) umfaßt. *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* stützen die Auffassung von enger Verwandtschaft zwischen Struthionidae und Rheidae. Für sie kann eine Wirt-Parasit-Kospeziation angenommen werden. Wie alle rezenten Vogel-Ischnozeren (fossile sind unbekannt) sind *Archolipeurus* und *Struthiolipeurus* an das Leben im Gefieder hochgradig adaptiert. Nach ihrer Verbreitung im Zusammenhang mit Tatsachen der Plattentektonik reicht ihr Ursprung weit in das Mesozoikum zurück ( $>80$  Mill. Jahre).

Ein Bestimmungsschlüssel ist gegeben für alle *Archolipeurus*- und *Struthiolipeurus*-Arten sowie für die Gattung *Meinertzhageniella*.

## Dank

Für die Ausleihe der Mikropräparate danke ich herzlich: Nancy Adams & Gary F. Hevel (Washington), Dr. Jürgen Deckert (Berlin), Dr. Christopher H. Lyal (London), Prof. Dr. H. Prosl (Wien), Prof. Dr. Hans Strümpel (Hamburg) und Dr. Jan van Tol (Leiden). Herr Prof. Dr. Eberhard Curio (Bochum) unterstützte die Arbeit insbesondere dadurch, daß er die Anfertigung von REM-Aufnahmen veranlaßte, für die ich Herrn U. Waldeck (Lehrstuhl für Zellmorphologie der Ruhr-Universität Bochum) vielmals danke. Herr Prof. Dr. Dietrich Mossakowski (Bremen) gab mir diverse Literaturhinweise. Herrn Ulli Traxel (Altenholz) verdanke ich Lebmateriale von *Struthiolipeurus struthionis* und sein Interesse an Mallophagenökologie. Meinem Freund Dr. Michael Gutheil (Rudolstadt) danke ich für Hinweise zum Manuskript.

## Literatur

- André, M. 1960. Sarcoptides plumicoles parasites des Autruches. – *Acarologia* **2**, 556–567.
- Anonymus. 1957. Summary of parasites reported from the ostrich and the rhea. – Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés (Neuchâtel), 157–158.
- Bock, W. J. & Bühler, P. 1988. The evolution and biogeographical history of the palaeognathous birds. In Van den Elzen, R., Schuchmann, K. L. & Schmidt-Koenig, K. (eds.): Proc. Int. 100. DO-G Meeting, current topics avian biol. (Bonn), 31–36.
- Carriker jr., M. A. 1945. Neotropical Mallophaga miscellany no. 1. New species of *Struthiolipeurus*, *Multicola*, *Microtenia* and *Pseudocophorus*. – *Bol. Entomol. Venezolana* **4** (4), 165–189.
- Caspers, G.-J., Wattel, J. & Jong, W. W. de. 1994.  $\alpha$ A-crystallin sequences group Tinamou with Ratites. – *Mol. Biol. Evol.* (Chicago) **11** (4), 711–713.
- Clay, Th. 1950. A preliminary survey of the distribution of the Mallophaga ('feather lice') on the class Aves. – *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **49**, 430–443.
- 1957. The mallophaga of birds. – Premier symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés (Neuchâtel), 120–157 (incl. discussion).
- Cooper, A. 1993. Dried samples: soft tissues 10 DNA from museum specimens. In Hermann, B. & Hummel, S. (eds.): Ancient DNA. – Berlin usw. (Springer Verl.), 149–165.
- Cooper, A., Mourez-Chauvire, C., Chambers, G. K., Haeseler, A. von, Wilson, A. C. & Pääbo, S. 1992. Independent origins of New Zealand moas and kiwis. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **89**, 8741–8744.
- Cracraft, J. 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. – *Ibis* **116**, 494–521.
- Cummings, B. F. 1916. Studies on the Anoplura and Mallophaga, being a report upon a collection from mammals and birds in the Society's Gardens. Part II. – *Proc. zool. Soc. London*, 643–693.
- Dominguez de Tena, M., Hernandez-Rodríguez, S., Becerra-Martell, C., Calero-Carretero, R., Moreno-Montañez, T. & Martínez-Gómez, F. 1976. *Struthiolipeurus Zandu* 1950 (Mallophaga: Philopteridae) parasito del avestruz (*Struthio camelus*) en el parque zoológico de Córdoba. – *Rev. Iber. Parasitol. (Granada)* **36**, 167–173.
- Eichler, Wd. 1940. Notulae Mallophagologicae. IV. Neue Gattungen und höhere Einheiten von Kletterfederlingen. – *Zool. Anz.* **130**, 97–103.
- 1943. Notulae Mallophagologicae. VII. *Oedienemiceps* nov. gen. und andere Federlinge von bemerkenswerten Wirten. – *Zool. Anz.* **141**, 57–61.
- 1948. Evolutionsfragen der Wirtsspezifität. – *Biol. Zbl.* **67**, 373–406.
- 1950. Ektoparasiten von Zoo-Tieren. I. Mallophagen vom Nandu. – *Zool. Garten (NF)* **17**, 258–261.
- 1963. Mallophaga. – Bronns Kl. Ordn. (Leipzig), Fünfter Band, III. Abtlg., 7. Buch, b) Phthiraptera, 1. Teil.
- Eichler, Wd. & Vasjukova, T. T. 1981. Die Mallophagengattung *Trinoton*. – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **57**, 23–62 + Taf. I–IX.
- Elzanowski, A. 1995. Cretaceous birds and avian phylogeny. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt a. M.)* **181**, 37–53.
- Folch, A. 1992. Order Struthioniformes, p. 76–138. – In Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (eds.): Handbook of the Birds of the World. Vol. 1. – Barcelona (Lynx Edicions).
- Hallam, A. 1994. An outline of phanerozoic biogeography. – Oxford/New York/Tokyo.
- Harrison, L. 1914. The mallophaga as a possible clue to bird phylogeny. – *Austral. Zool. (Sydney)* **1**, 7–11.
- 1916. Bird-parasites and bird-phylogeny. – *Ibis* **X**, **4**, 254–263.
- 1928. Host and parasite. – *Proc. Linn. Soc. N.S. Wales (Sydney)* **35**, IX–XXXI.
- Henning, W. 1982. Phylogenetische Systematik. – Pareys Studentexte (Berlin/Hamburg) Nr. 34, 246 pp.
- Hopkins, G. H. E. 1949. The Host-Associations of the Lice of Mammals. – *Proc. Zool. Soc. London* **119**, 387–604.
- Hopkins, G. H. E. & Clay, Th. 1952. A check list of the genera & species of Mallophaga. – London.
- Kéler, St. v. 1936. Über die neue Mallophagengattung, *Dahlehornia* nov. gen. – *Bull. Acad. polon. Sci. Lett. (B)*, **2**, 163–166 + Taf. 7.
- 1957. Über die Deszendenz und die Differenzierung der Mallophagen. – *Z. Parasitenkde.* **18**, 55–160.
- 1960. Zur Kenntnis von Mallophagen des Straußes und des Nandu. – *Zool. Anz.* **165**, 448–462.
- Kim, K. C. & Ludwig, H. W. 1982. Parallel evolution, cladistics, and classification of parasitic Psocodea. – *Ann. entomol. Soc. Am.* **75**, 537–548.
- Kurochkin, E. N. 1995a. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt a. M.)* **181**, 79–88.
- 1995b. Synopsis of mesozoic birds and early evolution of class Aves. – *Archaeopteryx (München)* **13**, 47–66.
- Lakshminarayana, K. V. 1973. Mallophaga Indica VIII. Harrison's law versus *Struthiolipeurus* with remarks on host relationships. – *Angew. Parasitol.* **14**, 227–231.
- Mabesoone, J. M. & Stinnesbeck, W. 1993. Did South American Elements of the Messel Fauna Migrate Via Africa? – *Kaupia Darmstädter Beitr. Naturgesch. H. 3*, 257–262.
- Mauersberger, G. & Mey, E. 1993. Mallophagen und Vogelsystem – Beitrag zur Diskussion der „Parasitophyletik“. – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **69**, Suppl.: *Ann. Ornithol.* **17**, 3–30.
- Mayr, E. 1979. Order Struthioniformes, p. 3–11. – In Mayr, E. & Cottrell, G. W. (eds.): Check-list of birds of the world. Volume 1, second edition. Revision of the work of James L. Peters. – Cambridge/Mass.
- Meister, G. 1958. Mallophagenfunde beim Nandu. – *Entomol. Mitt. (Hamburg)* Nr. 15, 445–451.
- Mey, E. 1994. Beziehungen zwischen Larvenmorphologie und Systematik der Adulti bei den Vogel-Ischnozeren (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera). – *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **70**, 3–84.
- Peters, D. S. 1988. Ein vollständiges Exemplar von *Palucotis weigelti* (Aves, Palaeognathae). – *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg (Frankfurt a. M.)* **107**, 223–233.
- 1994. Die Entstehung der Vögel. – Verändern die jüngsten Fossilfunde das Modell? p. 403–423. – In Gutmann, W. F., Mollenhauer, D. & Peters, D. S. (Hrsg.): Morphologie und Evolution. – Frankfurt a. M.
- 1996. Ein nahezu vollständiges Skelett eines urtümlichen Vogels aus China. – *Natur Museum* **126**, 298–302.
- Peters, D. S. & Storeh, G. 1993. South american relationships of Messel birds and mammals. – *Kaupia Darmstädter Beitr. Naturgesch. Heft 3*, 263–269.
- Pfleger, K. 1929. Biologie der Mallophagen. – [Ungedruckte] Diss. rer. nat. dtsh. Univ. Prag (304).
- Piaget, E. 1880. Les Pédiculines. Essai monographique. – Leide.
- Rothschild, M. & Clay, Th. 1952. Fleas, Flukes & Cuckoos: a study of bird parasites. – London.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1990. Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution. – New Haven/London.
- Storeh, G. 1993. 'Grube Messel' and African-south American faunal connections. – In George, W. & Lavocat, R. (eds.): The Africa-South America connection. – Oxford.
- Stresemann, E. 1958. Mallophagen und Vogelsystem. – *J. Ornithol.* **99**, 380–381.
- 1959. The status of avian systematics and its unsolved problems. – *Auk* **76**, 269–280.
- Tambussi, C. P. 1995. The fossil Rheiformes from Argentina. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* **181**, 121–129.

- Tendeiro, J. 1958. Etudes sur les mallophages. Sur une petite collection de mallophages prélevée au Mozambique. – Garcia de Orta (Lisboa) **6**, 223–240 + Plan. I–X.
- Timm, R. M. & Price, R. D. 1994. Revision of the chewing louse genus *Eutrichophilus* (Phthiraptera: Trichodectidae) from the New world porcupines (Rodentia: Erethizontidae). – Fieldiana: Zool. (Chicago), n. s., No. 76, 35 pp.
- Timmermann, G. 1965. Die Federlingsfauna der Sturmvögel und die Phylogenie des procellariiformen Vogelstammes. – Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg N. F. **8** (Suppl.).
- Traub, R. 1980. The zoogeography and evolution of some fleas, lice and mammals. In Traub, R. & Starcke, H.: Fleas. – Proc. Int. Conf. Fleas Ashton/Peterborough/UK 21–25 June 1977 (Rotterdam), 93–172.
- Weidner, H. 1966. Die entomologischen Sammlungen des Zoologischen Staatsinstituts und Zoologischen Museums Hamburg VI. Teil Insecta III. – Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **63**, 209–264.
- Weisbroth, St. H. & Seelig jr., A. W. 1974. *Struthiolipeurus rheae* (Mallophaga: Philopteridae), an ectoparasite of the Common Rhea (*Rhea americana*). – J. Parasitol. **60**, 892–894.
- Vitzthum, Graf H. 1940–43. Acarina. – Bronns Kl. Ordn. (Leipzig) 5. Band, IV. Abtlg., 5. Buch., 1.–7. Lfg.
- Vuilleumier, F. & Andors, A. V. 1993. Avian Biological Relationships between Africa and South America. – p. 289–328. In Goldblatt, P. (ed.): Biological Relationships between Africa and South America. – New Haven/London.
- Ziegler, H. 1971. Die Federlingssammlung (Mallophaga) des parasitologischen Instituts der tierärztlichen Hochschule in Wien. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **75**, 553–564.
- Zlotorzycza, J. 1983. Mallophagenfunde aus Vögeln und Säugetieren in zoologischen Gärten. – Angew. Parasitol. **24**, 166–178.

# On Taxonomy, Bionomic and Parasitophyletic Evidence of the Feather Louse Genus *Struthiolipeurus sensu lato* (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera)

Eberhard Mey

(1998, Mitt. Mus. Nat.kd. Berl. Zool. Reihe, 74, pp. 64-93)  
(Rough translation by V. Smith, 30 Oct. '98)

## Abstract

The c. 80 Mill. years old Ischnoceran chewing louse genus *Struthiolipeurus* s. l. parasitizing both Struthionidae (Africa) and Rheidae (South America) only is revised. *Archolipeurus* nov. gen. and *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec. are described and illustrated. *A. nandu*, *A. renschi*, *St. andinus*, *St. stresemanni* and *St. struthionis* (incl. egg and larvae) are redescribed. Lecto-types are designated for both *A. nandu* and *St. andinus*. Except for the sibling species pair *St. struthionis* - *St. stresemanni*, all other species are clearly distinguished from each other by morphological characters.

An abdominal organ of unknown function (may be a sensillus) is situated on each side of segments II to VIII. Data are given about some details of life cycles of *St. struthionis*: the importance of the functional unit of mandibles and asymmetric ventral preantennal region for host attachment, mating sequence (copulatory posture is subfeminal, timing of mating occurs for up to 18 h), life expectation apart from the host (25-26 days) and hyperparasitism by a mite. *St. struthionis* is found as a secondary colonizer on captive *Rhea americana* only.

The hospital-geographical distribution is listed. Some problems regarding chewing lice material collected from wild versus captive birds are outlined. As indicated by two species of both *Struthiolipeurus* and *Meinertzhageniella*, *Pterocnemia* comprises two geographically isolated species: *pennata* in the southern area of South America, *tarapacensis* in the northern ones. *Struthiolipeurus* (and *Archolipeurus*) suggest a strong relationship between Struthionidae and Rheidae. This evidence is discussed in connection with the ostrich-rhea divergence (vicariant and dispersal hypothesis). *Struthiolipeurus/Archolipeurus* may have originated on a common palaeognathous ancestor in the mid-Cretaceous of the Southern Hemisphere. A key is provided for the identification of the species of *Archolipeurus* and *Struthiolipeurus* and for the genus *Meinertzhageniella*.

**Key words:** Ischnocera, Meinertzhageniellidae, *Archolipeurus* nov. gen., *Struthiolipeurus chilensis* nov. spec.; South America, Africa: Struthionidae (Struthio), Rheidae (*Rhea*, *Pterocnemia*); life cycle, functional morphology, hyperparasitism, distribution, phyletodiagnostic, key.

## 1. Prelude

The avian Ischnocera *Struthiolipeurus* sensu lato earns particular interest. Not only because of their exceptionally appearing morphology but also the fact, that only apparently they beside other Eco- and also Endoparasites on ostrichs (in Africa) and Rheas (in South America) occurs, signs, that seem to promise information both over the deep history of the Ischnocera as well as over that of their host-groups, have ready. This insight is not new, in the base for the first time from Harrison (1914) recited. However the attempt to one it properly bill of fundamental examination has still undertaken nobody since then, if one copies of study Stefan Kéler from the eidionomischen [?] 1960. So the knowledge-stand proves over the taxonomy of *Struthiolipeurus* s.l. as astonishingly meager. Present study is put to the task, to revise this type of old opinion therefore, to introduce new observations over their way of life and in the context with it as well as their hosts-geographical spread parasitophyletic, to discuss considerations. That much knowledge-gap becomes clear with all that, lies in intent and nature of the matter.

## 2. Material and Methods

Altogether 294 individuals could be examined preparations from six types for total. Until on two types (*Struthiolipeurus struthionis* and *St. stresemanni*) is only represented all others with it with few individuals. Until on *St. struthionis* was available me from all species types as well as Typoi de (fig. 1).

Material from following institutions (with preceding abbreviation) was at my disposal:

ISZB - Institute for Systematic Zoology in the museum for nature-tidings, central-institute of the Humboldt Universität to Berlin,

IPZW - Institute for Parasitology and Zoology of the Veterinärmedizinischen university Vienna

NHML - The Natural History Museum, London

NMNH - National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

NNML - National Natural History Museum, Leiden

NMR - Natural History Museum in the Thuringian land-mass museum Heidecksburg, Rudolstadt.

ZIMH - Zoological institute and Zoological museum of the University Hamburg.

Observations over way of life and behavior of *i. struthionis* was possible 1994 in the spring, after me Mister U. Traxel from adult Rheas (= secondarily-host) from the zoo elderly-wood at Kiel several Aufsammlungen left come. Also the feathers of other Ratites are taken from the flanks of living hosts in each case. Feather lice with feathers were spent into glasses and regularly examined (several times day and at night) with magnifying glass and / or binocular microscope controls. Two experiments to the investigation of the survival-duration of *St. struthionis* away from the host was enforced:

Experiment 1 (table. 6): 17 Imagos (8 ♂ 9 ♀) and 7 larvae (1 L I, 5 L II, 1 L III) at the 3. 5. 1994 of a living adult Rhae (*Rhea americana*) with three feathers (approximately 18 cm long, flag 3-4 cm wide) and a dunigen flag-fragment from the flank-area taken. Faether lice with these feathers in opaque glass containers (8 x 9.5 x 9.5 cm) with Schraub cover given. The temperature in the glass amounted to 20 °C approximately and fluctuated the environment-temperature in the room about ±5 degrees accordingly. Relative humidity in the room approximately 70%.

Experiment 2 (table 7): 25 Imagos (14 ♂ 11 ♀) and 13 larvae (1 L I, 7 L II, 5 L III) at the 11. 5. 1994 (15.00 o'clock) from a Rhea on three by chance from the flank-area out-plucked feathers (approximately 20 cm long, flag approximately 4 cm wide). the feather lice became two days on four equally-big glasses later (under similar conditions like in experiment 1) were distributed as follows:

- 2 ♂, 11 larvae remained on the three feathers of *Rhea americana*.
- 5 ♂, 1 ♀, on 8 (doppelfahningen) feathers (approximately 20 cm long, flags approximately 1,5 cm wide) from *Dromaius novaehollandiae*.
- 1 ♂, 5 ♀ on 6 (of course-proves very much thins) feathers (9 cm long, flag approximately 2 cm wide) from *Casuaris* sp.
- 5 ♂, 3 ♀, 2 larvae on 2 (very much writes) feathers (approximately 21 cm long, flag approximately 9 cm wide) from *Struthio cammelus*.

The observations were recorded.

I prepared the drawings by means of sign-mirrors under the Durch ? light microscope. All measurements at the Kerfen took place, until on an exception (KLI, s. below), after Mey, Veröff. Naturkundemus. Erfurt 1985, 32-43.

For the measurements, all in millimeters (mm) declared, these abbreviations are used:

- GL - Total-length
- KLm - Head-length (measured at the Median)
- KLI - Head-length (measured to the Medianen of front-head-top up to the rear temple-edge parallel = maximum head-length)
- KB - Behind-Head-width (without Ommatidium)
- KI - Head-Index (quotient from KLm: KB)
- PB - Prothoracic width
- MB - Mesometathorax (pterothorax) width
- AB - Abdomen-width
- GL - Maximum length of the male genitalia

### 3. Systematic Section

#### 3.1 *Struthiolipeurus sensu lato*

Cummings (1916) erected *Struthiolipeurus* per *Lipeurus* (per part) the Struthioniden specifically only on the Piagets collection forms *Lipeurus asymmetricus* (= Genotype) and *L. quadrimaculatus*, that collected from ostriches and Rheas from the zoological garden of Rotterdam and had been described. *L. asymmetricus* and *L.*

*quadrimalaculatus* proved after the careful examination of Kélers (1960) as synonyms. They refer to one and the same of Piaget übersehene type [morphotypes?] (*L. struthionis* Gervais), while another (*stresemanni*) until dato [the present day] are still without names had remained. Three further, meanwhile by name done *Struthiolipeurus* types (*renschii*, *nandu* and *andinus*) could not revise from Kéler for lack of original material. So its type description was stuck with the old Cummings description. The tracing [key] characteristics at that time had been taken as a basis: 1. slim (lipeuroid), 2. antennas sexually dimorphic, 3. fore ventral edge of the head asymmetric, 4. right mandible through basally set much bigger than left, 5. certain structures of the Endothorax, 6. abdomens with narrow transverse tergites, 7. two rows sword-setae on each tergite, 8. bristles at the tergite seiten in large numbers and rather long and 9. male genital-apparatus characteristic.

All 5 to *Struthiolipeurus* put species both sex leaves itself m. E. on the first look into small (KL <4 mm) and big (KL > 4 mm) separates. Both groupings essentially differ furthermore and u. a. in the sclerotization of the abdomens and in much significant chelotaxy differences. After it is to be expected, that they earn separate ecological niches on their hosts, especially as synhosts [both hosts] is covered occurrences for them. Consequently a generic separation is suggested standing type groups both in speech. On the other hand the common property of some derived characteristics connects both. Side-constant head-asymmetry, in principle similar setal pattern of head, thorax and abdomens, median macro setae in thorn-row at the behind-edge of the VI abdominal, lateral sternites of the females (fig. 42) and similar male genitals testify to their narrow relational solidarity. Countenance of the enormous, from its geographical-old persons' home spread extrapolated phylogenetic age of approximately 80 Mill. We have years to do it with both type groups with two long separate development-lines however. Therefore one proposes, *Archolipeurus* Nov towards. from *Struthiolipeurus* Cummings, 1916, also to part nomenclature.

The familial classification of the avian Ischnocera is still in a quite early stage of their development. Cladistic analyses are not available. After the weitgefächerten empirical system Eichlers (1963) is only part of *Struthiolipeurus* s. l. beside *Meinertzhageniella* and *Falcolipeurus* (the in each case proper subfamily forms) to the *Meinertzhageniellidae*s (vgl. however Mey 1994: 65). against it *Struthiolipeurus* into that certainly polyphyletic family *Philopteridae* sensu Hopkins & Clay (1952), to classify, offers no better compromise.

### **3.2 *Archolipeurus* nov. gen.**

Figs. 2, 4-5, 9-19, 24-25, 57

Type species: *Struthiolipeurus nandu* Eichler, 1950.

The type includes two clearly separate species with unconfirmed Kenn host-affiliation, that was only found in zoos on Rhea, *Pterocnemia* and *Struthio* until now.

Habitus (♂) s. fig. 2, length 4.0 to 5.2 mm, behind-head-width >1 mm. ♂ equally-big or small than and following antennas sexually dimorphic (vgl. fig. 2 and 57).

Temple-setal-set like that of *Struthiolipeurus*, however is ocular setae and temple setae (mts 1 and 3) are macrosetae not longer than the antennae. With setae of mts 3 (fig. 5) short and submarginal, not reaching the temple-edge. Pronotum anterior lateral both-sides with a powerful thorn. Posterior lateral at the mesometanotum [=pterothorax] both-sides of proximal to distal a macrosetae-threesome, a trichobothrium [= trichoid seta sensu V. Smith] and a thorn. Central setal-pair on the mesometanotum approximately in the middle of the same. In the construction of the hips, there is clear (from me not further examined) differences to *Struthiolipeurus*. Conspicuous, both-sides is a chitinous strip, that extends from the episternum between methods and rear coxa to the body-middle almost horizontally. Proximally inside of the femora II and III which in each case in two rows standing short hyaline thorns (Femur II 4-10, Femur III 5-12). On segments II until VIII tergites always posterior-distal of the spiracle (II. tergite with spiraculum-rudiment) a fine tube (Sinnesorgan!?) [SCORE THIS CHARACTER] with two dorsal openings (one - -und exit) (fig. 4). with *Struthiolipeurus* is only this Sinnesröhre [possibly an additional aperture close to the spiracle?] on the II and / or III segment. To find tergite in the same position, against it on the III - VIII always proximal - lateral of the spiraculum. Females with un-equally-big, z. T. of divided Lateral sternites on the II. - VII. abdominal-segment (fig. 12 and 14). Terminalia s. [segments] fig. 16 and 17. Tergopleurites II and III with the ♀ approximately equally-large, that clearly however following smaller (fig. 12 and 14). The tergites completely coalesced together IX and X forms with the ♂ a wide plate, that is significantly narrower with *Struthiolipeurus* in the relationship, (text fig. 2 and 3). abdomens (for avian-Ischnocera unusually) densely with short sword-bristles occupies, even more numerous than with *Struthiolipeurus* (for example tergite II and III of the ♀ of *A. nandu* with 80-100, with *St. struthionis* and *stresemanni* 40-70). Macrosetae as well as long and short thorns is limited on the body-sides, while itself the short sword setae (fig. 15) on the inner areas of the body-surface concentrates finds (similarly with *Struthiolipeurus*).

*Derivatio nominis*: Compound from the Greek archaios (= ancient, originally) and the old, likewise from the Greek descendant Nitzschen generic name *Lipeurus*.

Taxonomic sections 3.2.1 - 3.3.4 not translated

## 4. The way of life of *Struthiolipeurus struthionis*

### 4.1 Locomotion, Festbeißen [Attachment?], and Head-asymmetry

During the Laufens [movement], that of Imago stand their antennae in continually vibrating movement by the body-axis horizontally approximately. Only the mighty scape is held with the male so indeed, while the antenna points from the pedicel in the slanted angle upward. They themselves retain this position in the death (fig. 55). The antennae becomes more with fear under the head-roof into that with the male than with the female curved cheeks (= tentacle-pits) put (fig. 54). About them there, to accommodate completely, they must become mediads with the male from the pedicel built in easily, so that they come to lie seemingly on Femur and tibia of the front-legs. *St. struthionis* climbs itself on feathers on smooth horizontal surface just as quickly as it (for example paper) can move. The weichhäutigen [?] apparently enable that it blisters (beside the two Euplantulae at the Tarsus) on proximal tibia-top, where itself with many other avian Ischnocera thorns (thumb-spurs) decides that doesn't allow a just as nimble progress.

The Kerfes don't last normally on the upper - or underside of the Vexillum [feather shaft ?] on but between the relatively wide Rami [barbules?] (these both with ostriches as well as with Rheas), therefore quasi in the cross-section of the feather-flag, where they are amounted heavily or not at all on the first and second gaze. They run after all sides (also backwards) quite fast and, dive into the Vexillum [barbules?] always head first.

The asymmetry of the preantennal region of *Struthiolipeurus* is developed only ventrally. The dorsal surface is symmetrically bilateral (fig. 55) something at total-preparations because of the manufacture-procedure often not so clearly can become. This asymmetry is undoubtedly an adaptation to the feather-structure of *Struthio*, *Rhea* and *Pterocnemia*. The feather-branches (rami), only on those the kerfe, to hold with the mandibles, has lived, is developed commutator bar-nicely. They are grasped with the big mandible and are drawn near on the head-underside, where they come to lie with their wide side, some angeschrägt.

Beside the big left mandible, the ramus [barbule] is fixed at least three further points under the preantennal region. Above the big mandible, the altered ventral carina forms a projection (fig. 54), in which the ramus, [barbules] lock, while on the right head-side small the small mandible and probably the pulvinus against the ramus [barbule] (from the head-roof downward) presses. Through this four-point-fixation through three active the ramus muscle-moved and can be held on a passive element very effectively. The big mandible and ventral carina- projection left appears to small mandible and pulvinus right antagonistically. Since a hold didn't develop on the right head-side offering projection as well like on the left, had to ventral there - and marginal carina (with big frontal nodus) in other, but complementary form and functionality, through which the asymmetry probably originated, is developed.

The ramus, that the feather-structure-element is crucial for the adherence of avian Ischnocera and so affects its position on the host, be positioned is developed commutator bar with all birds in the torso-plumage as double-spaced at least. This structure alone can not be cause decisive therefore, that head type is only itself under

all known avian Ischnocera with the original circumfasciate head with with *Struthiolipeurus* and *Archolipeurus* nov. gen. a ventral front-head-asymmetry developed. Strictly speaking it in the base with many groups of avian-Ischnocera through that & unequal development of the mandibles manifests. So the *Meinertzhageniella* occurring with *Struthiolipeurus* and *Archolipeurus* synhospital [with the same host distribution] has also protected symmetrical head-structures.

In this light the partial head-asymmetry with *Struthiolipeurus* and *Archolipeurus* one of two us known realized possibilities to optimize the head-construction function-morphological. That this asymmetry within the first-larva of *St. struthionis* is already visible (vgl. s. 80). I assess this as a clear hint on an old acquisition, already appeared early in their deep history. Partial front-head-asymmetry originated in several development-lines independently of each other and on different systematic levels (and in the detail until now doesn't examine): under the avian-Ischnocera with the monotypic *Dahlehornia* (on *Dromaius novaehollandiae*) and with *Bizarrifrons* with several types, that only live on Icteriden of the new world. With the mammalian Ischnocera (Trichodectidae) only kicks the head-asymmetry in stunning similar to that of *Struthiolipeurus* and *Archolipeurus* with two of 18 up to now known types of the type *Eutrichophilus* in appearance: with *E. guyanensis* and *E. exiguus* (Timm & Price 1994). *Eutrichophilus* parasites only Greifstachler [gripping?] (Erethizontidae) South and North America.

The dorsal head - and thoracic-macrosetae (Tastsinneshaare) seemingly stands rigid in the right or pointed angle (not  $<45^\circ$ ) caudally of the body from, during the dense rows of the abdominal sword-setae on the segments is to be done. As soon as pressure is exerted on a feather louse it bites itself with its mandibles on a Ramus [barbule] solidly. The legs as well as tarsi also take clamp-stand seemingly in fact then, is not arrested on the feather however but is held loosely between the feather-rays, so that they can immediately give in with lateral thrust. Essentially the mandibles fill the party-hold-function on the feather in the emergency and with the copulative therefore.

When grazing, the front-legs function as supports to biting off of the radii [barbules?]. The digested keratin is eliminated in form of light coloured lumps [?] (anus subterminal dorsal). These assumes jet black coloring after short time.

## 4.2 Copulation

The copulation of *St. struthionis* was to be observed by me many times. The position is sub-female, how this may apply to Ischnocera, with which the males possess gripping-antennas, above all else (vgl. fig. 55). The copulation of *struthionis* apparently lasts several hours as a rule. A pair stayed together at least 18 minutes [?], with which it changed their location on the feather only negligibly three times. In other cases, the mating lasted at least 35 minutes once or twice even as much as three hours. The females of *struthionis* don't hold on with the mating with the legs to the male, as that from Pflieger (1927) for *Ibidoecus platalae* is portrayed. Only from this type an even longer permanent copulation also be observe as that with *Struthiolipeurus* known. Lucas tells about a pair, that remained 40 hs [minutes?], Pflieger of ever one, that 31 as well as 34 hours unite. With other Ischnocera, times vary between 10 and 75 minutes (according to Martin) as well as only 2.5 minutes

(after filth), both with *Columbicola c. columbae*, and with *Bovicola caprae* even only 10 - 15 seconds (after filth) declared (fide Eichler 1963).

Apparently an accidental partner-meeting is enough with *struthionis*, about after the principle attempt and error, to come to the copulation.

A male had a female to his back with his antennas at the second or third abdominal-segment clearly grasped backwards, so that it was prevented from the walking further. As a result the male bent his abdomen-end to that of the female. However more final remained restless, so that it with this uncommon position (backs at backs) to no union come-could. After the male solved its clamp-grip, the female ran off [with the male attached]. After it took place a copulation-attempt, that failed because of the incapability of the same male again, renews. The male first grasped the female at the abdomen-end with his antennas from below and grasped two sporadically quickly then - until three times up to according to the second abdominal-segment (backs ♂ at stomach ♀). then tried the male three times unsuccessfully, with his terminalias (the genital-apparatus was not everted) the genital-opening of the female, to touch. The female seemed willing from outset. It paused and raised her behind-body generally, that the male could lead his head to his basal segment unhindered and finally lay flat there with the same on the stomach of the partner.

Each of the males embraced a sex-comrade at the third or fourth abdominal-segment after a sudden meeting, behind-body-dispatch noticed his error after touch with that however and emptied from the partner.

#### **4.3 Survival-lengths away from from the host, Transfer-possibilities, Secondly-attack**

*Struthiolipeurus struthionis* is no exception in that for longer periods of time away from, to can live on the host. At most 25-26 days could be investigated two experiments (S. material and methods). with it ate the kerfe over this term at the feathers regularly, how the kotkrümchens again attacking always betrayed. Yes, the vitality of the feather louse seemed so untarnished to be, that it to several matings and to the egg-storage space (on ever one ostrich and emu-feather) came.

Experiment 1 (Tab. 6): from that altogether 17 Imagos and the first individual was 7 larvae on Rhea feathers in each case (1 ♂, 1 LS 11) after 7 days dead, against it the last Imago (♀) after 23 days and the last larva (L 11) after 26 days. approximately the half of that of Imago (9 individuals) had deceased after 11 days, that last ♂ after 15 days, that first ♀ after 10 days. until on two was that ♂ after 11 days dead, while two of 9 ♀ had died at this time first. From 7 larvae, 6 were dead after 13 days. Therefore the females have a higher life expectancy.

To a similar result, experiment comes 2 (Tab. 7). with this became clear, that just as for a long time almost *struthionis* on ostrich - and on emu-being springy eats and can live, as on those of the Rhea, on cassowaries feathers however approximately only the half of the lifespan reaches. AND Traxel confirmed this experience with an attempt enforced by him, where in each case a half dozen of *struthionis* - Imago on cassowary

feathers already after 24 hrs dead was, while the same number on Rhea feathers remained 2-3 days at the life longer approximately.

All until now examined avian Ischnocera are able to survive several days or weeks away from, from their host. This ability secures them a survival-chance after that (usually forced) abandoned of the host or his death. With *Struthiolipeurus* it is to be expected, that it with imprisoned, often strongly from the it befallenen hosts also one extra-host transfer, to use zumnächsten, knows. In fact over the ground continuously, about (by chance?) one other nins of the proximity, to reach held host. So Piaget already reports (1880) from *St. struthionis*, that not only itself in the zoological garden Rotterdam on ostriches and Rheas, „par milliers" increase but itself also in just as-big number on a stone-eagle found. This had been placed in the zoo in proximity of a Rhea. A contact-transfer of *Struthiolipeurus*, as broadly it from individual to individual of a host-type the rule is come because of the antagonistic behavior between birds of ostriches and Rheas (Dr. W. Grummt mündl.) hardly in question. However in zoos etc is possible many transfer-possibilities for feather lice under most unconscious influence of the person. How they are realized in the concrete course, is unknown.

After the numerous findings of *Struthiolipeurus struthionis* on *Rhea americana*, to assume, is, that it itself on this host with years-long in zoos etc held copies secondarily has settled. On this, it is apparently inclined to mass vermehrigen. Lakshminarayana (1971) has put the hypothesis, Ostriches and Rhea are (in free game-track) secondarily from *Struthiolipeurus* been populated. He starts from two inappropriate prerequisites, that make his opinion absurd, however. Firstly it is naive, the Harrisons rule, to put in reference on *Struthiolipeurus* in question, because the biggest Mallophaga doesn't live on the biggest bird, the ostrich. Within the four known *Struthiolipeurus*- Artens [species?], the Harrisons rule is present throughout confirms. On the smaller *Pterocnemia pennata* lives the small, on the bigger *Rhea americana* and *Struthio camelus* the in each case bigger *Struthiolipeurus* Artens [species?] (with something with more final two the size-differences only low is).

In a group over nearer together relatives birds of spread Ischnoceran groups is the height of the Ischnoceran -type of that of the host-type proportional approximately. These of Günter Timmermann so named Harrisons rule is restricted here of me on the avian-Ischnocera consciously, where it possesses n. E. wide validity. So, as it Lakshminarayana (1971) in louder intent tried, the Harrisons rule can be useful for recognizing of secondary infestation..

Secondly the statement of Cummings (1916) incorrectly, after what the head- asymmetry of *Struthiolipeurus* doesn't step with the larvae in appearance. The opposite is already the case with the first-larva (s. S. 80), and it speaks against the assumption, this asymmetry is one in the phylogenetically relatively late acquired characteristic.

#### 4.4 Hyperparasites

On a just deceased *struthionis*-♂, I noticed at the 1.6.1994 on the right dorsal side of the head (cheek) a tiny, 0.12 mm big mite, with whom only two leg-pairs jutted out

under the bell-nicely curved body. That animal-marriages still occupied 24 hs the same position later. After further 24 hs, I found it just as motionless as attached on the Pronotum of the same struthionism until now. Further observations went wrong. Maybe it was about a development-stage of a *Myialges* -type (two is known). from Count Vitzthum (1943) is marked them as a super parasite. While the one type, *O. auchora*, at the body of louse-flying parasitic, lasts the other, IN THE. caulotoon, on Anatiden, that louse-flying usually lack, , as an exception Mallophaga. In this context, the type is aculeaturn in Uganda as parasite of *Trinoton* on *Dendrocygna fulva* and *Sarkidiornis melanotus* and at *Trinoton anserinum* on *Plectropterus gambiensis* known (Vitzthum 1943: 645). Eichler (1963: 119) compiles similar establishments of *Myialges*, their stay on Hippoboscid flies and Mallophagen (*Trinoton lituratum* and *Ancistrona*) he however interprets it as phoresy (see also Eichler & Vasjukova 1981: 54).

### 5. Hosts geographic Spread of *Archolipeurus* spp. and *Struthiolipeurus* spp.

The picture, that us the findings on ostriches held in captivity and Rheas over host specificity as well as spread of their feather lice (*Archolipeurus* and *Struthiolipeurus*) mediates, reflects distorts the actual circumstances (s. following host - parasite list). often has we, to do it with turncoats, as it us numerous proof of the ostrich feather lice *Struthiolipeurus struthionis* on both Rhea types and even the emu (all from zoos) pressed in teaches. So all decisions must themselves over primary - and secondarily-attack at results determined with wild birds leaves measure. On this Prüfstand, *Archolipeuruses* necessarily belong *nandu* to *renschii* and A. (from both until now no game-finding).

Only of course-proves *Archolipeurus* and *Struthiolipeurus* parasities on *Struthio*, *Rhea* and *Pterocnemia*. It is to be expected, that all types of these host-types are lived in synhospital [sympatric?] of *Archolipeurus* and *Struthiolipeurus*. That involves both the host-type as well as the host-individual. Proof suggest that on *Rhea americana* (S. S. 90) and also that on *Pterocnemin pennata* of found types reminds on it. Against it, the discovery of *Archolipeurus* throws *camelus* on *Struthio* (Dominguez de Tena et al. 1976) several questions on. If it actually involves A. *nandu*, is it turncoats of *Rhea americana* then or about a host-real ancestry of *Struthio camelus*? Both possesses high likelihood for itself, one has the twin type pair *Struthiolipeurus struthionis* - *St. stresemanni* vorAugen [before eye?]. More final species is never on *Struthio camelus* until now however (in captivity) been found, against it *St. struthionis* particularly often on *Rhea americana* and distant *Pterocnemia pennata* (S. S. 90).

*Struthionis*-f of the Kennwirt from Morocco (S. S. 79) is conspecific with ancestries from that (once) in the south of Africa insulates *Struthios* spread *camelus australis* (S. fig. 56) that only occurs as game-population in the NW of the region, otherwise however with the introduced normal form was mixed (Folch 1992). over that probably also on St. *C. massaicus* and St. *C. molybdophanes* of living *Struthiolipeurus*- species leaves meet no statements. More final is understood as own type occasionally (Folch 1992, Mayr 1979, Sibley & Monroe 1990). in the Nairobi nationally park, where it was naturalized, it mates itself with *massaicus* (Brown 1982). if has ready the from *massaicus* and *molybdophanes* to expecting feather louse material analogical result, how the appraised of *Pterocnemia* shows *pennata*, stands there. Also this type has a

disjunktes [disjunct?] Areal: *P. p. garleppi* and *P. p. tarapacensis* lives in the high Andes, in S Peru, SW Bolivia and NW Argentina as well as in N Chile, while the Nominatform is given a home in the Chilean and Argentinian Patagonia. From both Teilarealen, konspezifischen is not available per an authentic proof of two *Struthiolipeurus* Sippen. *St. andinus* and *St. chilensis* n. sp. indicates and supports the opinion expressed by Systematikern (S. Mayr 1979) that that North - from the South-population not only subspezifisch but specifically is separated.

*Meinertzhageniella schubarti* Eichler ex *Pterocnemia p. pennata* and *Meinertzhageniella chocayoensis* (Carriker) ex *Pterocnemia pennata garleppi*, to complete this picture, seems. The examination of that (schlechterhaltenen) types of both Ischnocera showed me (particularly at the head-form), that not very probably it to one and the same type belongs, as the Hopkins & Clay (1952) declares.

## 6. Parasitophyletic comments

Became from Harrison for the first time (1914) the occurrence of *Struthiolipeurus* (olim *Lipeurus* per part) as sign for common historical stem descent of ostriches and *Rhea* (and emu) in consideration pulled. Cummings (1916) covers, *Degeriella asymmetrica* ex *Dromaius novaehollandiae* contrary to that of Harrison (1914, 1916) support opinion, these and, *Lipeurus asymmetricus* Piaget and, *L. quadrimaculatus* Piaget"seien draws near together used, not into its type *Struthiolipeurus* with one but assigns them an own place, that from Kéler (1936) with, *Dahlehornia* nomenklatorisch decides. A comparative examination between *Struthiolipeurus* as well as *Archolipeurus* and *Dahlehornia* still endures.

The example is taken up many times and Z. T. been widened with statements over other common parasites (Harrison 1916, 1928, Eichler 1948, Clay 1950, 1957, Rothschild & Clay 1952, Sibley & Ahlquist 1972, 1990, Timmermann 1964, Traub 1980, Henning 1982, and A. - a modern revised total-overview over all parasites proven on ostriches is still missing however). Harrison's idea stood in the contradiction to the at that time ruling opinion, after which ostriches and Rheas were put to different order, (Struthionidae and Rheidae as well as Struthioniformes and Rheiformes). Erwin Stresemann (1959) that itself on V. Kéler (1957) appoints, in the study of the Mallophagen grey entomologist, whose master-like mastery and astute penetration of the material forth-shines from each line, (Stresemann 1958) explained 1958 before that American Ornithologen:

“Some taxonomists have recently considered it possible that Struthio and Rhea might form a phylogenetic group because a genus of birdlice, *Struthiolipeurus*, has been found on both. Von Kéler, however, informs me that close relationship of the mallophagan species found on *Rhea* with that found on *Struthio* has not yet been proved, for their anatomical investigation is still lacking. He is inclined to believe that the superficial similarity between Mallophaga on these birds is due to convergence caused by the similarity of feather structure.”

From Kéler (1960) tried, this interpretation through a thorough taxonomic examination to find. He could not admittedly confirm the thought convergence with it, but his opinion renews articulates, that a spread-jump of the Mallophagen was also

available here over systematic far distant bird-groups because of ecological approach of the birds. The resettlement of the *Struthiolipeurus*- ancestor could take place regardless of the relationship of the hosts therefore. That such a case is possible, is indisputable. , To make it a principle however, and it also in cases like the present, where another explanation is that of likely, to apply, go adjudicate at the ruling spread-circumstances of the feather lice (S. to it the discussions with Mausberger & Mey 1993, Timmermann 1965). with it was already known at this time, since that divide *Struthio camelus* and *Rhea americana* at still representatives from other parasite groups, like the Acari *Pterolichus pachycnemis* Trouessart, 1885 and *Gabucinia* (Olim *Pterolichus*; also *Struthiopterolichus*) *bicaudata* (Gervais, 1844) (André 1960, Anonymus 1957, Rothschild & Clay 1952, Vitzthum 1940.: 562). These forms points out us like *Struthiolipeurus* on near relationship between their hosts. Sibley & Ahlquist (1972) has considered this fact, and they write:

"the relationship of the large ratites to one another is suggested by considerable body of evidence. . . . from morphological, parasitological, ethological, and biochemical study (cited after Sibley & Ahlquist 1990).

Further molecular-biological examinations, but also morphological studies (S. Sibley & Ahlquist 1990: 274ff.) confirmed the hypothesis of the monophyly of the Ratites (*Struthio*, *Rhea*, *Pterocnemis*, *Dromaius*, *Casuarius* and *Apteryx*) and their Gondwanaland of origin. It is found precipitation in the system adequately, in the Struthionidae and Rheidae as sister-groups is valid (Cracraft 1974, Mayr 1978, Sibley & Ahlquist 1990).

Because of the continental drift, South America from Africa was the chalk, before approximately 95 to 80 Mill, in the end. Years, become separately (Hallam 1994). therefore got lost the development of the Struthionidae and Rheidae since then, and so that of each other also their obligatory parasites isolated. (On this event establishes Sibley & Ahlquist, 1990 the calibration of their data of the DNA Hybridisation.) this Vikarianz theory stands the dispersion - with respect to theory. Olson (1985) and Houde (1986, 1988) fide Vuilleumier & Andors (1993) assumes, that for a long time the Struthionidae before the breakup of Gondwanas in the northern hemisphere (Eurasia) evolved and from there many times in the early and middle tertiary to Africa immigrated. The airworthy Palaeognathens Lithornithidae from the Palaeogen of North America and Europe covers northern spread widens. Supported from these ideas the scenario appears over the evolution of the Struthioniformes (= Palaeognathae), that buck & Bühler (1990) after own results at their Cranium (tongue-apparatus) drafts. After it, there was no evidence for a joined Africa and South America locking up spread palaeognathen birds before the drifting apart of the South-continent. Their living spread is the result of tertiary spread-processes. Above all else the results speak plainly against [CAN ALSO BE TRANSLATED AS TOWARDS!] a sister-group-relationship between Struthionidae and Rheidae.

*Palaeotis weigelti*, an unairworthy Ratite from the middle Eozän of Germany (hostage-valley, Messel) doesn't show clear relationships to the Struthionidae, as Houde & Haubold (1987) assumes, but, on the contrary to the Rheidae (Peter's 1988) their eldest suspect-representative from the middle Palaeozän of Brazil (Itaborai) and Argentina (Las Flores) comes (Tambussi 1995). In the context with findings of other

vertebrates of chalk-temporal origin from the Eozän of the pit Messel favorisierens [?] of Peter & stork (1993) as well as stork (1993) the possibility, that from Africa from directly rhea similar forms Europe reached that was part of Areal of this group to the gondwanaland (vgl. also Mabesoone & Stinnesbeck 1993). A holoarctic spread of the same probably holds them for little. For lack of corresponding fossil-findings in North America, the spread-route of the group standing in speech of south also gets over North America to Eurasia (and turned back) hardly in consideration.

Which statements do *Archolipeurus* and *Struthiolepeurus* allow in reference on phylogeny and (Palae - )Biogeography of their hosts?

Both artenarmes [?] types represent undoubtedly a relic-group. Their host-specific occurrence is on Struthionidae (with *Struthiolepeurus struthios*) and Rheidae (with *St. stresemanni*, *St. andinus*, *St. chilensis*, *Archolipeurus nandu* and *A. renschi*), both with bigger Diversität [diversity?] in the tertiary, limits. That each other of very similar morphological characters of *Archolipeurus* and *Struthiolepeurus* is not founded on convergence. This rather attests not only to common descent but also a ~~narrow~~ <sup>close</sup> relationship. There is no clue for it, that their occurrence a secondarily-attack (host switching), to owe, is. Is almost necessarily after these establishments on cospeciation of the *Archolipeurus* - and *Struthiolepeurus* - types, to close with their hosts. This phenomenon gets through secured realizations over the plate tectonic ~~for~~ <sup>as</sup> a rather concretely tangible temporal dimension - a stroke of luck for attempts indirectly, ~~historical stem, to lighten~~ <sup>courses</sup>, especially as for Phthiraptera, from which no fossils stand by commandment. On the one hand ostriches, on the other hand Rheas or their immediate predecessors was already before 80 Mill. Years ~~of~~ *Struthiolepeurus* spp. (and *Archolipeurus*?) lives in, and they have apparently hardly changed in this huge time period in the sharp contrast to their hosts morphology! The Zwillingssartenpaar [twin survival?] *St. struthionis* and *St. stresemanni* ~~leave~~ <sup>can only be separated from each other</sup> themselves ~~by~~ <sup>by</sup> few characteristics (penis, egg, calyx at the receptaculum seminis) of each other separates. ~~Against~~ <sup>whereas</sup> *penicillata* has geographical-hospital [host distribution] with the two on *Pterocnemia* living *Struthiolepeurus*-species insulate *andinus* and *chilensis* a clearer differentiation taken place. Another other fact points as ~~a result~~ <sup>as</sup>, that the stem history ~~reach back~~ <sup>reach back</sup> roots of *Struthiolepeurus*/*Archolipeurus* and the outward form of their host specificity into the Mesozoikum [Mesozoic era] far (maybe even further than Kim & Ludwig 1982 for the Ischnocera assume). Both genera embodies no archaic type of a avian Ischnocera, how one could expect it with hosts, whose parasites whose functional morphology is still in limbo of the optional to the obligatory parasitism. ~~In the end~~ <sup>in the end</sup>, hosts are apparently adapted both in their plumage of their homiothermen optimally, and they don't differ in it from all others of the world-wide spread avian Ischnocera, that a high measurement marks at host specificity, in principle. In the mosaic of the characteristics, in the evolution ~~with~~ <sup>in</sup> parasites, particularly confusing varies, they differ in their apomorphic head-setal-set with the bulk of the avian Ischnocera for example (fig. 57-58). Sub different ventral front-head-asymmetry, dense body-overlay with short sword bursts [setae?] and, complete Tergopleurites with the males still carry the traits [movement] of their ancestors apparently however. If we go from this stand to the reply of the above put question therefore, it appears ~~view from mallophagologischer~~ <sup>view from mallophagologischer</sup> [Mallophagan evidence?] ~~as problematic~~ <sup>as problematic</sup>, to move Struthionidae and Rheidae in the system far apart (for example Cooper 1993, Cooper Et al. 1992, vgl. also Caspers et al. 1994). into that of Kurochkin (1995a, b) drawn picture of a pachyphyletischen [paraphyletic?] stem

history of the Palaeognathae would leave insert itself against it the mallophagologische [Mallophagan evidence?] result informally. One can not at all expect more ~~also~~.

Affinities between Struthionidae/Rheidae and Tinamidae are not given after their feather lice at all. Characteristically the feather louse fauna of the tail-chickens [?] is that under all living bird-groups at genera (32) and species (c. 140-200) most extensive. Unclearly, because doesn't examine until now, the relationship is between *Dahlehornia* (also with front-head-symmetry!) ex *Dromaius novaehollandiae* and *Archolipeurus/Struthiolipeurus*. as well in the fog must remain a comparison with the Casuariidae. *Casuarius casuarius sclateri* is from a Känguruh-Boopide, *Therodocus oweni* Clay, 1971, apparently secondarily been colonized. The Apterygidae, *Aptericola* populates Apterygon and the Ischnocera from the Amblycera, also delivers no hint on relationship with its deep n cousins.

The living occurrence of *Archolipeurus/Struthiolipeurus* leaves entail with the gondwanaland origin of their hosts in unison the most informally. Fossil-proof of Rheidae in North America, that their spread from South America after Eurasia or probably turned back would do, is missing. In view of the age and the organization-height of *Archolipeurus / Struthiolipeurus*, one can speculate with the Lithornithidae, that host-specific Ischnocera, that no longer than Ahnformen can be possible for those, had already established themselves on them.

After the number of proof quickly grown in the last years mesozoischer [Mesozoic] birds is transferred formation and first radiation of this class into the triad (Elzanowski 1995, Kurochkin 1995b, Peter's 1994, 1996). *Archaeopteryx* is already representative of a side-branch in this development, and its modern appearing Befiederung [?] might have been the inn of feather lice long ago that was not the living dissimilar presumably.

Subjecting the few still living types of the ancient bird-sex of the Ratites of an intensive examination of their parasites facing would become not only, but above all else in parasitophyletic sense an extremely fascinating task is.

## **7. Host - parasite list on ostriches (Struthionidae) and Rheas (Rheidae) proven feather-louse type (Ischnocera)**

From the suborder Amblycera is no authentic proof of feather lice of both host-families known until now. With *Ratitiphagus batocina* Eichler, 1949 (Boll. Soc. entomol. Ital. 79, 13), after only a from *Pterocnemia p. pennata* of descendant extremely insufficiently described ♀, it is apparently about a crazy-run Colpocephalide (S. Hopkins & Clay 1952: 321).

Host-system after Mayr (1979)

Abbreviations:

\* A asterisk behind the feather louse name means, that the over it-standing bird-name the Kennwirt [knowable host?] (character host) corresponds to.

G - Found on birds held in captivity

W - Found on birds in free wild  
? - Until now no feather lice known

#### Struthionidae

*Struthio camelus camelus* L., 1758  
    *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais)\* - G, W  
*Struthio camelus molybdophanes* Reichenow, 1883 - ?  
*Struthio camelus massaicus* Neumann, 1898 - ?  
*Struthio camelus australis* Gurney, 1868  
    *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) - W  
*Struthio camelus* ssp.  
    *Archolipeurus nandu* (Eichler) ? - G

#### Rheidae

*Rhea americana americana* (L., 1758)  
    *Struthiolipeurus stresemanni* v. Keler - W  
*Rhea americana intermedia* Rothschild & Chubb, 1914  
    *Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler\* - W  
    (The holotype of *St. stresemanni* comes from the host subspecies. To the character-series, ancestries also belong from *Rhea a. americana* however, *R. a. alhescens* and *R. americana* ssp. ?)  
*Rhea americana nobilis* Brodkorb, 1939 - ?  
*Rhea americana araneipes* Brodkorb, 1938 - ?  
*Rhea americana albescens* Lynch Aribalzaga & Holmberg, 1878  
    *Struthiolipeurus stresemanni* v. Keler - W, G  
    *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) - G  
*Rhea americana* ssp.  
    *Struthiolipeurus stresemanni* v. Keler - G  
    *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) - G  
    *Archolipeurus nandu* (Eichler)\* - G  
    *Archolipeurus renschi* (Eichler)\* - G  
    *Meinertzhageniella latus* (Piaget)\* - G  
*Pterocnemia pennata pennata* (d'orbigny, 1834)  
    *Struthiolipeurus chilensis* n. sp.\* - W  
    *Meinertzhageniella schubarti* Eichler\* - W  
*Pterocnemia pennata garleppi* Chubb, 1913  
    *Struthiolipeurus andinus* Carriker\* - W  
    *Meinertzhageniella chocayoensis* Carriker\* - W  
*Pterocnemia pennata tarapacensis* Chubb, 1913 - ?  
*Pterocnemia pennata* ssp.  
    *Struthiolipeurus struthionis* (Gervais) - G  
    *Archolipeurus renschi* (Eichler) - G

## 8. Recognition keys for Ischnocera of the Struthionidae and Rheidae

- 1 Ventral front-head-formations (Nodi, marginal and ventral carina) clearly asymmetric. Mandibles set into the middle of the head. Always left mandible clearly bigger than the right. At the posterior edge of the head only eye-bristle and two of the five (!) temple setae are developed macro setae. Lateral ventral-plates (besides the terminalia) on all or only on III - VIII (♂) as well as VI - VII (♀) abdominal segment. 3
- 2 Ventral front-head-structures symmetrical. Mandibles close to the front-head-edge and approximately equally-large. At the posterior edge of the head the ocular setae, postocular seta and six (!) temple setae very long (= long, fat macro setae). Universe abdominal-segments [perhaps same in both sexes?] (besides terminalia) without ventral-plates. *Meinertzhageniella* spp.
- 3 Length  $\geq 4$  mm. Temple head width  $>1$  mm. Only short temple setae, hardly longer than the antennae. With the thin seta closely associated with mts 3 (fig. 5) distinctly submarginal on temple (dorsal) [i.e. not well associated with mts 3]. Universal abdominal-segments with lateral ventral plates. Femur II and III in each case with 4-12 (or more?) short fat hyaline thorns. *Archolipeurus* 5
- 4 Length  $<4$  mm. Temple head width  $<1$  mm. On both sides 2 temple setae clearly longer than the antennae. With the thin seta close to mts 3 not submarginal and clearly very close, just behind mts 3 (fig. 6-8). Only on abdominal-segments III - VIII (♂) as well as VI - VII (♀) lateral ventral plates (besides Terminalia). Femur II and III without fat hyaline thorns. *Struthiolipeurus* 7
- 5 ♂ lateral ventral plates of the abdominal segments IV - VI big, clearly wider than long (fig. 13), the ♀ has additional pair of plates inside the outer pair both sides on segments IV and V (fig. 14). Genital-apparatus-length of the ♂ 0.9 mm (fig. 19). *Archolipeurus renschi* (Eichler)
- 6 ♂ lateral ventral plates of the abdominal-segments IV - VI moderate-sized, roughly broadly like long (fig. 11) with the ♀ similar to the ♂ with just a single plate both sides on segments IV and V (fig. 12). Genital apparatus length of the ♂ 1 mm (fig. 18). *Archolipeurus nandu* (Eichler)
- 7 The thin seta closely associated with mts 3 is small and either not or only just extends over the temple edge. Pterothorax posterior margin with 3 dense long setae standing side by side. Tergopleurite II - VII only at the posterior edge with numerous short sword-like setae. 9
- 8 The thin seta closely associated with mts 3 extends over the edge of the temple margin. Pterothorax posterior-margin with 2 dense long setae standing side by side. Tergopleurite II - VII at the side and median posterior edge with numerous short sword-like setae. 11
- 9 Aedeagus [=penis] relatively wide, wavy (fig. 32-35). Eideckel [? =operculum of egg] with irregularly distributed micropylen [? micro pores over operculum]. *Struthiolipeurus stresemanni* v. Kéler

- 10 Aedeagus [=penis] narrow, bent easily (fig. 27-31). Eideckel [? =operculum of egg] with a wreath of micropylen (fig. 53) [? micro pores over operculum].

*Struthiolipeurus struthionis* (Gervais)

- 11 Head roughly as broad as long (fig. 36). The thin seta closely associated with mts 3 just extends over the edge of the temple margin (fig. 7). The subgenital region of the ♀ as in fig. 42.

*Struthiolipeurus chilensis* n. sp.

- 12 Head clearly wider than long (fig. 37). The thin seta closely associated with mts 3 extends far over the edge of the temple margin (fig. 6). The subgenital region of the ♀ as in fig. 39.

*Struthiolipeurus andinus* Carriker