

WOLFDIETRICH EICHLER

Kriterien für die Spezieszstufe bei Ektoparasiten (unter besonderer Berücksichtigung der Mallophagen)*

Kryteria gatunkowe u ektopasożytów
(ze szczególnym uwzględnieniem *Mallophaga*)

Abstract

EICHLER Wd. 1980. Kriterien für die Spezieszstufe bei Ektoparasiten (unter besonderer Berücksichtigung der Mallophagen). *Acta parasit. pol.*, 27, 409-414.

An allround modern animal species definition is defined and discussed. Basing on this, the special role of host specificity as a general trend in parasite evolution and its importance as isolating factor is emphasized. The problem of sibling species is documented also for parasites. Lice show special cases in sympatry and allopatry resp. in synhospitality and allohospitality. The host is a dubious criterion of isolation but nevertheless cannot be ignored for the scope of true understanding in this respect. The importance of the host in this respect depends always on the circumstances of the special case.

Das Wesen des Artbegriffes ist die morphologische und biologische Einheit einer Fortpflanzungsgemeinschaft. Nach der Definition von MAYR 1969 sind Spezies "Gruppen von sich paarenden natürlichen Populationen, die von anderen solchen Gruppen fortpflanzungsmäßig isoliert sind".

In meinem schon in meiner Arbeit 1977 U erwähnten Manuskript über "Grundlagen der zoologischen Systematik und Nomenklatur" habe ich verschiedene weitere Artdefinitionen verglichen und dabei die Artdefinition von MICHENER 1963: 168 als "besonders gut durchdacht" bewertet: "Die Art ist eine Gemeinschaft von Individuen, die sich von anderen solchen Arten durch folgende Merkmale abgrenzt: a) gemeinsamer Genbestand; b) fortpflanzungsmäßige Isolierung von anderen solchen Gemeinschaften in dem Maße, daß künftige Evolution zu einer weiteren Auseinanderentwicklung von den verwandten Gemeinschaften führen dürfte (und nicht etwa zu einer Verschmelzung mit ihnen); c) Abgrenzbarkeit durch Unterschiede zu anderen Arten (mögen diese Unterschiede auch geringfügig sein und sich auf gleich welche Merkmale auch immer beziehen)".

Für die Definition der Spezies finden wir bei AMADON 1970: "Eine Spezies ist eine uneingeschränkt in der gleichen Fortpflanzungsgemeinschaft lebende Population, deren Angehörige sich nicht mit denjenigen anderer Populationen ver-

* Im Zusammenhang mit Studienaufenthalten in der UdSSR habe ich mich in den letzten Jahren verschiedentlich mit den Kriterien für die unteren systematischen Kategorien bei Ektoparasiten beschäftigt und als ersten Beitrag einer Trilogie 1977 U in der Zeitschrift *Parazitologiya* (Leningrad), Bd. 11, H. 6, S. 467-473 den Beitrag "Kriterij podvida u ektoparazitov (na primere puchoedov)" publiziert. Dies ist der zweite Beitrag — der dritte hat die Kategorien der Gattung und der Untergattung behandeln und erschien 1979 G in *Folia Parasit.* (Praha) Bd. 26, s. 151-157.

mischen". — Der Begriff "Population" ist allerdings in diesem Zitat zu weit gefaßt — er sollte besser durch "Form" ersetzt werden.

Das wesentliche an der Art ist also die fortpflanzungsmäßige Isolierung in dem Sinne, daß (vulgär ausgedrückt) die Angehörigen der gleichen Art sich für dasselbe halten bzw. (wissenschaftlicher formuliert) die Angehörigen der gleichen Art "lebende Organismen sind, die unter natürlichen Verhältnissen in ihrem adäquaten Biotop ein erfolgreiches gemeinsames Paarungsverhalten realisieren können". Die Art ist aus diesem Grunde die einzige taxonomische Kategorie, die als ziemlich objektiv bestehend erkannt und nachgeprüft werden kann. Dieser Umstand findet seinen Ausdruck auch darin, daß hinsichtlich des Artbegriffes sehr viel weniger unterschiedliche Meinungen zwischen Spezialisten der jeweiligen Gruppe bestehen, als bei den übrigen Kategorien. Trotzdem heißt dies nicht, daß es nicht auch Grenzfälle gäbe.

Natürlich brauche ich an dieser Stelle nicht zu betonen, daß die Art keine starre Einheit ist, sondern eine dynamische Phase während der Evolution. Dies ist bei vielen Parasiten im Zusammenhang mit der Wirtsspezifität zu sehen. Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß die weitere parasitäre Entwicklung auf eine immer stärkere Wirtsspezifität drängt; ebenso wie Freilandarten sich immer stärker ökologisch differenzieren, gilt dies bei Parasiten hinsichtlich der Wirtsspezifität.

Während die Art früher nur morphologisch aufgefaßt wurde, hat man in den letzten Jahrzehnten mehr und mehr Beispiele für Geschwisterarten (Zwillingsarten, sibling species, Dualspezies) gefunden, wobei es sich um morphologisch nicht (oder fast nicht) unterscheidbare Formen handelt, die aber verschiedene Fortpflanzungsgemeinschaften darstellen und biologisch unverkennbare Verschiedenheiten aufweisen. Nach dem Prinzip der Merkmalsversteifung (Character displacement) muß es auch stark morphologisch verschiedene Arten geben ohne eine besondere biologische Verschiedenheit. (Vielleicht gehören hierzu die *Eutrichophilus*-Arten von *Coendou villosus*?).

Solche Fragen müssen immer unter dem Gesichtspunkt betrachtet werden, daß Arten mehr oder weniger nahe verwandt sind und sich voneinander in irgendeinem Punkt deutlich unterscheiden müssen, damit sie sich als Arten selbständig erhalten können; aber daß es dabei nicht gleichzeitig auch notwendig ist, daß alle Aspekte (biologische, morphologische, ethologische) gleichermaßen divergieren.

In manchen Fällen müssen wir auch bei Ektoparasiten damit rechnen, daß Zwillingsarten bestehen, die morphologisch nicht erkennbar sind. (Ein Beispiel aus der Gruppe der freilebenden Blutsauger stellt der *Anopheles gambiae*-Komplex dar. Bei dieser afrikanischen Stechmückenart gibt es 5 verschiedene Typen, die sich — ohne morphologisch erkannt werden zu können — untereinander wie verschiedene Arten verhalten).

Auch für andere Gruppen gilt diese zwar unbequeme, aber notwendige Erkenntnis, daß Parasiten artverschieden sein können, ohne sich morphologisch erkennbar zu unterscheiden. Dieser Umstand kann zu erheblichen Schwierigkeiten führen, wenn beispielsweise bei Protozoenerkrankungen eine Diagnose des Erregers gestellt werden soll, wie es die Literatur über Trypanosomatosen und Plasmodiosen zeigt. Hier werden gerne klinische Argumente herangezogen; aber auch deren Berücksichtigung führt nicht immer zu eindeutigen Maßstäben. Wenn bei Laborstämmen Virulenzunterschiede nach unterschiedlichen Passagen beobachtet werden, so kann es sich um induzierte Modifikationen oder herausselektionierte Zuchtstämme handeln, ohne daß dies (selbst im Falle einer erblichen Fixierung) verschiedene Taxa sein müssen.

Wenn sich unter natürlichen Verhältnissen der morphologisch gleiche Parasit in verschiedenen Regionen einerseits in seinem klinischen Verhalten unterscheidet und andererseits gar noch einen anderen Vektor benützt, so ist hier wahrscheinlich eine echte evolutionistische Differenzierung erfolgt. Diese muß dann zu kleinsystematischen Konsequenzen führen: wobei die Frage zu untersuchen ist, ob wir es mit Unterarten oder Arten zu tun haben.

Solche Probleme stellen uns beispielsweise die humanpathogenen Leishmanien, über deren Bewertung Moškovskij Pionierarbeit geleistet und neuerdings HOOGSTRAAL und HEYNEMAN 1969 eine eingehende Analyse gebracht haben.

Der Begriff der Fortpflanzungsgemeinschaft für die Art ist bei den freilebenden Arten auch in der geographischen Dimension in der Regel aufrechtzuerhalten und nachzuprüfen. Wo geographisch vikariierende Unterarten sich an ihrer Berührungszone vermischen, handelt es sich um Unterarten einer Art.

Wo diese Prüfung nicht möglich ist, weil z. B. durch Verbreitung auf Inseln eine echte Berührungszone nicht vorliegt (das gleiche gilt für isolierte Vorkommen), muß man zu Analogieschlüssen greifen an Hand der in der betreffenden Gruppe vorhandenen spezifischen bzw. subspezifischen Unterschiede bei in ihrer Berührungszone sich vermischenden Arten.

Wo eine Berührungszone nicht zur Vermischung führt, sondern eine strenge Isolation bestehen bleibt, handelt es sich um Allospezies bzw., wenn eine teilweise Überlappung ohne Vermischung stattfindet, um Semispezies.

Bei der wirtlichen Verbreitung vieler Ektoparasiten fehlt ein derartiges leicht faßbares Kriterium. Andererseits entspricht — evolutionistisch gesehen — die geographische Isolierung der freilebenden Arten der wirtlichen Isolierung bei parasitischen Arten. Deshalb müssen hier andere Kriterien herangezogen werden: gleiche Genitalien und gleiche Größe können dafür sprechen, daß es sich um die gleiche Art handelt und wirtliche Vikarianten dann als wirtliche Unterarten zu bezeichnen wären.

Bei seiner monographischen Bearbeitung der Mallophagengattung *Ricinus* ist Nelson so vorgegangen, daß er bei grundsätzlich gleicher Morphologie (z. B. gleicher Chaetotaxie) die sich beispielsweise in den Größenmaßen (nach der Harrisonschen Regel) unterscheidenden Sippen von Mallophagen verschiedener Wirte zur gleichen Art gerechnet hat*.

Bis vor kurzem wurde von den klassischen Evolutionssystematikern eine sympatrische Artentstehung nicht für möglich oder doch für äußerst unwahrscheinlich gehalten. Alle Vorkommen von nächstverwandten sympatrischen Arten sind allopatrisch in der Form erklärt worden, daß geographische Unterarten der Elternart sich ökologisch soweit differenziert hätten, daß ihre Verbreitungsschranke zusammengebrochen sei und die Gebiete der inzwischen zu verschiedenen Arten gewordenen einstigen nächsten Verwandten sich dann zu überlappen begannen, und nunmehr beide jetzige Arten im gleichen Gebiet nebeneinander leben können.

Inzwischen ist vielfach erkannt worden, daß offenbar auch eine sympatrische Artentstehung möglich ist. Befunde bei Mallophagen sprechen dafür, wenn wir z. B. an den Fall von *Scolopiceps aureus/brelihi* denken. Allerdings kann die Möglichkeit oder sogar Wahrscheinlichkeit nicht von der Hand gewiesen werden, daß im Falle einer synhospitalen Artendifferenzierung (also dem Entstehen zweier

* Nelson hat allerdings im übrigen meine kleinsystematischen Auffassungen kritisiert — offenbar muß ihm aber eine fehlerhafte Übersetzung meines deutschen Textes vorgelegen haben oder er hat denselben falsch verstanden (da er mir Behauptungen unterstellt, die von mir nie aufgestellt worden sind).

nächstverwandten Mallophagenarten auf der gleichen Wirtsspezies) diese dennoch allopatrisch erfolgt sein mag. Viele Mallophagen sind mehr oder weniger sporadisch verbreitet, d. h. sie kommen entweder nicht im ganzen Verbreitungsgebiet der Wirtsvogelart vor, oder doch nicht auf allen ihren Individuen. So mag es durchaus vorstellbar sein, daß eine isolierte Population der Mallophagen eines bestimmten Wirtstieres sich soweit differenzierte, daß beim Wiederkommen mit der "Ausgangsart" eine Fortpflanzungsschranke zumindest de facto entstanden war.

In der klassischen Mallophagenliteratur ist es immer abgelehnt worden, daß Wirte als Kriterium für die Trennung zweier Formen herangezogen werden könnten. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß die vielfältige Erfahrung über die Wirtsspezifität der Mallophagen uns gelehrt hat, daß in der Regel eine Mallophagenart nur auf einem bestimmten Wirt lebt. Es besteht also ebenso Veranlassung, eine Verschiedenheit der Formen beim Vorliegen verschiedener Wirte anzunehmen, wie etwa bei der Verbreitung einer freilebenden Tierart auf verschiedenen Kontinenten. Timmermann hat deshalb auch (neulich) das Kriterium des Wirtes in dieser Richtung wieder etwas aufgewertet, und ich selbst bin der Meinung, daß man auf dieses Kriterium größten Wert legen sollte. Wenn sich zwei Herkünfte von verschiedenen Wirten doch morphologisch unterscheiden — und wenn auch nur gering — so besteht gewiß Veranlassung zu der Vermutung, daß es tatsächlich zwei verschiedene taxonomische Formen sind. Jedenfalls ist der Wirt bei permanenten Ektoparasiten ein Isolationsmoment, das demjenigen freilebender Tiere bezüglich der geographischen Subspeziation durchaus vergleichbar ist. Mallophagen, die sich auf verschiedene Wirte isoliert haben, leben in der Regel in mindestens ebenso großer Isolation wie freilebende Tiere in verschiedenen geographischen Arealen oder auf Inseln.

Andererseits darf man diese Arbeitshypothese doch nicht so übertreiben, daß man von nahe verwandten, aber verschiedenen Wirten stammende Herkünfte um jeden Preis als verschieden betrachten will, auch wenn sich bei sorgfältigster Untersuchung zweier Serien keine faßbaren morphologischen Unterschiede erkennen lassen. Immerhin könnte es ja auch dann sein, daß eine spätere Nachprüfung doch morphologische Unterschiede nachweist.

Über die Nasenmilben berichtet Strandtmann, daß diejenigen Vogelgruppen, bei denen die einzelnen Arten gelegentlich in Scharen zusammenkommen, wie insbesondere Wasservögel (Enten sowohl wie Limikolen) jeweils für ihre Vogelordnung (oder doch Familie) nur eine einzelne *Rhinonyssus*-Art aufzuweisen hätten, also keine wirtsartige Spezifität vorliege, sondern nur eine Gruppenspezifität. Im Gegensatz dazu stünden die Eulen, bei denen keine Gelegenheit zur Übertragung vom Wirt zum Wirt besteht; weil verschiedenartige Eulen sich nicht versammeln, habe jede Eulenart ihre eigene Nasenmilbenart. Es sei eben bei den Eulen der Isolierungsgrad soweit vorangeschritten, daß sich dort die Nasenmilben zu eigenen Arten bei jeder Wirtsart entwickelt hätten!

Diese Strandmannsche Hypothese ist zwar plausibel, aber durchaus nicht unbestritten. Eyndhoven (mündlich) ist hierzu der Ansicht, daß jedenfalls bei den Entenvögeln wahrscheinlich doch jede Wirtsart ihre eigene Nasenmilbenart besitze. Diese Arten seien vielleicht nicht so leicht zu unterscheiden oder eben bisher noch nicht genügend unterschieden worden.

Sei es, wie dem auch sei: die Isolierung der Eulen allein ist vermutlich nicht der einzige Faktor, der zur Erklärung der Artdifferenzierung der Nasenmilben herangezogen werden kann. Wir müssen gerade bei dem Vergleich dieser Gruppen beachten, daß die Möwen und Regenpfeifervögel jüngere Vogelgruppen sind, bei denen sich die Wirte noch nicht so lange zu verschiedenen Arten entwickelt haben, wie bei den Eulen, die eine viel ältere Wirtsgruppe darstellen. Infolgedessen haben wohl die

Nasenmilben der Eulen schon viel länger Zeit gehabt, sich zu eigenen (wirtsspezifischen) Arten zu differenzieren — bei den Möwen und Regenpfeifervögeln haben sie das möglicherweise noch nicht gekonnt.

Müller hat bei Aphiden eine "ökologische" Differenzierung nach den Wirtspflanzen festgestellt, die mit der hospitalen Differenzierung der Mallophagen (allohospitalen Speziation) verglichen werden kann. Müller will allerdings diese Formen auch dann, wenn sie fortpflanzungsmäßig isoliert sind (was bei Aphiden für die allohospitalen Differenzierung fast notwendig ist, weil hier die Isolierung nicht obligatorisch ist wie bei den Mallophagen), nur als "Biotypen" anerkennen wissen, wenn noch keine morphologisch eindeutige Differenzierung erfolgt ist; erst dann gestattet er eine Artenabtrennung "als taxonomisch vertretbar".

Er erwähnt, daß mit der Spezialisierung auf Monophagie eine erhebliche Einnengung der Futterbasis der Blattläuse erfolgt sei — wobei nicht einzusehen sei, daß eine solche Spezialisierung dem Insekt Vorteile gebracht habe (und durch Selektion von Muttertieren Veränderungen des Insekts entstanden sind). Demgegenüber möchte ich doch die Auffassung vertreten, daß eine solche Spezialisierung zweifellos dem Parasiten Vorteile gebracht hat; diese Auffassung läßt sich m. E. auch dann vertreten, wenn man die im zweiten Nebensatz von Müller erwähnte Frage der Entstehung dieser Spezialisierung offen läßt. (Ich halte es für gefährlich, durch Spekulationen das Bild, das wir uns von der Natur machen müssen, beeinflussen zu wollen — sondern halte es zunächst für richtiger, vor allem die Tatsachen zu konstatieren).

Für die beiden *Myzus*-Arten *persicae* und *myosotidis* hat MÜLLER 1960 an Hand der Biologie dieser beiden Arten klargestellt, daß deren Bastardierung im Insektarium zwar leicht zu erreichen sei, in der natürlichen Umwelt aber nur äußerst selten vorkommen dürfte, weil infolge des Wirtswechsels von *Myzus persicae* die Wahrscheinlichkeit, daß Sexuales beider Arten auf derselben Pflanze zusammentreffen, ziemlich gering ist. Es besteht also eine ausgesprochene tatsächliche Isolierung, die es erleichtert hat, daß beide Arten sich unabhängig voneinander differenziert haben. Wegen der auch beträchtlichen morphologischen Unterschiede (beide Arten sind mit Hilfe guter mikroskopischer Präparate morphologisch sicher zu unterscheiden) halte ich dafür, beide Formen als gute Arten weiterhin gelten zu lassen. — Müller gibt zwar an, wie sich die F_2 dieser Bastardpopulation biologisch und morphologisch verhält, hat aber leider eine weitere Analyse der späteren Generationen unterlassen.

Die Argumentation von Müller, daß die gelungene Bastardierung von *Myzus persicae* und *Myzus myosotidis* ein Argument dafür sei, daß es sich nicht um (wie allgemein angenommen wird) gute Arten handle, kann ich nicht akzeptieren. Laborversuche können allenfalls gewisse Hinweise geben, sind aber gerade bezüglich von Artbastardierungen nicht ohne weiteres beweiskräftig. Sollte Müller die Artselbständigkeit der beiden Blattlausarten anzweifeln, so wären nur Freilandbeobachtungen in dieser Beziehung aussagekräftig.

EICHLER und ZŁOTORZYCKA 1971 kommen in ihren grundsätzlichen Ausführungen zur Methodologie der Mallophagenforschung hinsichtlich der Artkategorie u.a. zu folgender Auffassung: "Wirtsherkünfte von anderen Wirten als dem Kennwirt sind in der Regel (Irrläufer oder) andere Taxa. Sind verschiedene wirtliche Sippen deutlich morphologisch verschieden, so sollten sie als verschiedene Arten betrachtet werden; das gilt vor allem dann, wenn die Wirtsarten zu verschiedenen Wirtsgattungen gehören. Das Kriterium der Kreuzbarkeit für Unterarten bzw. als Ausschluß der Arten-trennung erweist sich bei Mallophagen als unpraktisch. Da das Kreuzungskriterium zwar ein Anhaltspunkt, aber nicht absolut anwendbar ist, empfehlen wir auch für Mallophagen die Anerkennung der Simpsonschen Artdefinition: Eine evolutionistische Art ist eine Entwicklungsreihe (Aufeinanderfolge von Populationen), die sich getrennt von anderen entfaltet und ihre eigene und besondere evolutionäre Rolle besitzt und Entwicklungstendenzen zeigt".

LITERATUR

Die bereits bei EICHLER 1977 U (vgl. Fußnote auf der Seite 409) zitierten Arbeiten wurden hier nicht wiederholt.

- AMADON D. 1970. Taxonomic categories below the level of genus: Theoretical and practical aspects. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, 67, 1-13.
- EICHLER Wd. 1972. Fragen der Kleinsystematik bei Helminthen unter besonderer Berücksichtigung der Cercarien. *Parasit. SchrReihe*, 21, 95-102.
- HOOGSTRAAL H., HEYNEMAN D. 1969. Leishmaniasis in the Sudan Republic. 30. Final epidemiologic report. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 18, 1091-1210.
- KUTZER E. 1970. *Sarcoptes*-Milben und *Sarcoptes*räude der Haustiere. — *Merkbl. Angew. Parasitenk. u. Schädlingsbkämpf.* 17. Beilage zu *Angew. Parasit.*, 11, 2.
- MÜLLER F.P. 1960. Die Wirtspflanzenwahl phytophager Insekten in Beziehung zur Artenbildung. *Arbeitstagung zu Fragen der Evolution* (Jena), 159-165.
- NELSON B.C. 1972. A revision of the New World species of *Ricinus* (Mallophaga) occurring on *Passeriformes* (Aves). *Univ. Calif. Publ. Ent.*, 68.
- ODENING K. 1968. Obligate und additional Wirt der Helminthen. *Angew. Parasit.*, 9, 196-203.
- ODENING K. 1969. Obligate und additional Wirt der Helminthen. *Angew. Parasit.*, 10, 21-36.
- RAMSDALE C.D., LEPORT G.H. 1966. Studies of the *Anopheles gambiae* complex in West Africa. I. Assortative mating in a mixed population of the *Anopheles gambiae* complex. *Wld Hlth, Inf. Mal.* 66.585.

STRESZCZENIE

Autor przedstawił i przedyskutował powszechnie przyjętą współczesną definicję gatunku, odnoszącą się do świata zwierzęcego. Na tej podstawie uwypatnił szczególną rolę specyficzności żywicielskiej jako głównego kierunku ewolucji pasożyta oraz znaczenie specyficzności jako czynnika izolującego. Wykazał również, że problem gatunków bliźniaczych występuje wśród pasożytów. U wszy można wykazać szczególne przypadki sympatrii i allopatrii odpowiadające pojęciom synhospitalności lub allohospitalności. Żywiciel jest jednak niepewnym kryterium izolacji choć nie można go lekceważyć przy ustalaniu prawidłowego zakresu tych pojęć. Znaczenie żywiciela pod tym względem należy rozpatrywać w każdym przypadku osobno.