



Gruppen-Revisionen bei Mallophagen. IX. Versuch über den *Cummingsiella*-Komplex

1. Teil:

Die Entwicklung des Systems

VON GÜNTER TIMMERMANN¹⁾

Abstract

A short survey on the development of the system of Quadrateptinae (Mallophaga Ischnocera) is given. In future, the Quadrateptinae should be called Cummingsiellinae, because *Quadrateps* and *Cummingsiella* cannot be separated morphologically and *Cummingsiella* has been described nine years earlier than *Quadrateps*. It is tried to substitute the generic division of the subfamily used up to now by a new classification, which is better suited to the natural conditions and keeps the middle between the extreme suggestions of TENDEIRO and ZLOTORZYCKA (both in 1967). Accordingly within the discussed relationship three genera (*Cummingsiella* [hitherto *Cummingsiella*, *Quadrateps* and closest related groups], *Saemundssonina* and *Lunaceps*), as well as eight subgenera (*Alcedoffula* [part.], *Cirrothirus*, *Cistellatrix*, *Proneptis*, *Peripetasma*, *Carriericeps*, *Rotundiceps* and *Puffinoecus*) are distinguished. For the present, the genus *Incidifrons*, probably also belonging to the Cummingsiellinae, is not taken into account, since that genus has not been revised recently.

a. Vorbemerkung

Im Jahre 1967 erschienen zwei größere Arbeiten von JOÃO TENDEIRO und JADWIGA ZLOTORZYCKA, die die taxonomischen und nomenklatorischen Verhältnisse der vornehmlich bei Laro-Limicolen schmarotzenden Federlingsgattung *Quadrateps* CLAY & MEINERTZHAGEN und einiger ihr benachbart stehender Derivatgenera zum Gegenstande haben oder doch unmittelbar berühren. Hierin nehmen beide Autoren insofern einander diametral entgegengesetzte Standpunkte ein, als die zuletztgenannte innerhalb der „Gruppe *Quadrateps* s. l.“ nicht weniger als 16 Gattungen und eine Untergattung erkennen möchte, während TENDEIRO alle gedachten Genera, soweit wie er sie schon berücksichtigen konnte, einschließlich *Quadrateps* unterdrückt und als Synonyme zu *Alcedoffula*, einer bei Eisvögeln (!) schmarotzenden Gattung, führt. Diese neu entstandene Situa-

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Professor Dr. GÜNTER TIMMERMANN, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Von-Melle-Park 10.

tion muß jemandem, der, wie der Verfasser dieser Zeilen, seit mehr als 30 Jahren um eine natürliche Gliederung der „Quadraceptinae sensu EICHLER 1963“ bemüht ist, in hohem Maße unbefriedigend erscheinen, weil das angestrebte Ziel einer einheitlichen, durch den Consensus aller Fachgenossen als verbindlich anerkannten Systematik dadurch erneut in weite Ferne gerückt wird. Der gekennzeichnete Zustand ist um so beklagenswerter, als wir ein fest umrissenes Gattungskonzept, das vorschreiben würde, wie groß oder wie klein eine Gattung sein darf bzw. was im Einzelfalle als Gattung zu gelten hätte, nicht besitzen und damit auch ein objektiver Maßstab für die Beurteilung der Kontroverse TENDEIRO/ZLOTORZYCKA fehlt. Diese prinzipielle Beschränkung schließt indessen nicht aus, daß eine Diskussion der vorstehend skizzierten Sachlage in mancher Hinsicht nützlich sein und eine willkommene Gelegenheit bieten könnte, die Abgrenzungen und Zuordnungen innerhalb des in Rede stehenden Verwandtschaftskreises neu zu überdenken, wobei ich außer *Alcedoffula* und *Quadriceps* mit einigen nächstverwandten Gruppen auch die Genera *Cummingsiella*, *Saemundssonina*, *Luniceps* und *Rotundiceps* in die Überlegung einbeziehe.

Um auch die mit der Klassifikation der Mallophagen nicht näher vertrauten Fachgenossen über die wichtigsten taxonomischen Entscheidungen und die sie bestimmenden Beweggründe zu orientieren und damit zugleich eine Grundlage für die Bewertung weiterer Veränderungen und Umgruppierungen, insbesondere im Bereiche der Gattungssystematik, zu schaffen, gebe ich im folgenden zunächst eine kurzgefaßte Übersicht über die geschichtliche Entwicklung des Systems.

b. Die Entwicklung des Systems

In der „Decima“ des LINNAEUS (Syst. Nat. Ed. X, 1758) werden erstmals vier von charadriiformen Wirten kommende „*Pediculus*“-Arten in nomenklatorisch gültiger Form aufgezählt, die heute in der Interpretation von CLAY (1949) bzw. CLAY & HOPKINS (1950) in den Gattungen *Quadriceps* (*charadrii*), *Saemundssonina* (*sternae*, *haematopi*) und *Cirrothirus* (*recurvirostrae*) stehen. Die nächstfolgenden Jahrzehnte brachten dann insofern einen Fortschritt, als zunächst die echten Läuse (Anopluren) von den Mallophagen getrennt und die letzteren wiederum in Kletterfederlinge und Kletterhaarlinge (Mallophaga *Ischnocera*) und Haftfußfederlinge und Haftfußhaarlinge (Mallophaga *Amblycera*), in damaliger Schreibweise Philopteridae und Liotheidae, geschieden wurden. Die uns hier allein interessierenden Kletterfederlinge stellte NITZSCH 1818 in eine einzige Gattung (*Philopterus*), innerhalb der er fünf Untergattungen erkannte, von denen zwei, *Docophorus* und *Nirmus*, von späteren Autoren im allgemeinen als Gattungen geführt, die Gesamtheit der Formen einschließen, die uns in der Folge zu beschäftigen haben. Nun waren aber *Docophorus* und *Nirmus* oder *Philopterus* und *Degeeriella*, wie sie späterhin auch genannt wurden, alles andere als stammesgeschichtlich einheitliche Gruppen, sondern bunt zusammengewürfelte Vereinigungen habituell ähnlicher, auf nahezu allen Vogelordnungen schmarotzender „Ökotypen“. Dabei diente *Docophorus* oder *Philopterus* als Sammelbecken für die breiten und gedrungeneren, meist im Kopfgefieder ihrer Wirte lebenden „Kneifer“, während *Nirmus* oder *Degeeriella* die schlanken,

über die verschiedensten Gefiederbiotope verbreiteten „Schmalinge“ zusammenfaßte. Verleitete die Ähnlichkeit solcher auf dem Wege gleichgerichteter Nischen-einpassung entstandener Formen einerseits zur Bildung heterogen zusammengesetzter Scheingenera, konnte in anderen Fällen auch die unterschiedliche Ausprägung eines Merkmals in Trends ohne ersichtlichen Anpassungscharakter, wie der fehlende, schwach oder stark entwickelte Geschlechtsdimorphismus der Antennen, zu irrümlichen Kombinationen oder Gattungsabtrennungen Anlaß geben. Taxonomische Fehlentscheidungen dieser Art haben sowohl zur generischen Aufspaltung natürlicher Verwandtschaftsreihen (*Otidocerus/Otilipeurus*, *Giebelia/Trabeculus*), als auch zur Begründung artifizieller Kollektivgenera (*Lipeurus*) geführt, von denen noch nach hundert Jahren eine ganze Anzahl in Gültigkeit war.

Für den stammesgeschichtlich orientierten Systematiker ergab sich aus dieser Sachlage eine zweifache Aufgabe, nämlich einmal die Zerlegung der alten künstlichen Großgattungen in natürliche Taxa und zum anderen der erneute Zusammenbau der so gewonnenen Einzelelemente zu größeren phylogenetischen Einheiten. Dieser Prozeß schritt, wie vorstehend angedeutet, relativ langsam voran. Die drei großen Monographien des vergangenen Jahrhunderts, DENNYS „*Monographia Anoplurorum Britanniae*“ (1842), GIEBELS „*Insecta Epizoa*“ (1874) und PIAGETS „*Les Pédiculines*“ (1880), kamen hierin zu keinen nennenswerten Änderungen bzw. wesentlichen neuen Einsichten, und HARRISON (1916), der die Situation klar erkannte und treffend charakterisierte, wenn er schrieb: „The present large genera of Mallophaga are absurd accumulations of heterogeneous forms. A species is a *Lipeurus* or a *Degeeriella*, simply because it is just so long and just so broad, and has, or has not, a crotchet upon some segment of the male antenna!“, ging aber in seiner eigenen Gattungssystematik keinen Schritt über die herkömmliche Einteilung hinaus. Seine Gattungen *Philopterus* und *Degeeriella*, deren Wirtskreise sich beinahe über alle Vögel erstrecken, bieten in ihrer Zusammensetzung das gleiche phylogenetisch uneinheitliche Bild, wie es die Klassifikationsversuche früherer Autoren kennzeichnet. Mit zunehmender Artenkenntnis und einem vertieften Studium der vergleichenden Anatomie, das insbesondere die taxonomische Bedeutung des männlichen Kopulationsapparates der Mallophagen herausstellte, begann das System sich jedoch zu Beginn unseres Jahrhunderts allmählich in Richtung auf eine natürliche Gruppierung abzuwandeln und modernere Konturen zu gewinnen. Den ersten Schritt tat CUMMINGS (1916), als er die generische Verschiedenheit der beiden „Philopteri“ der Brachvögel (*Numenius*) erkannte und für „*Philopterus testudinarius*“ sein neues Genus *Dollabella* (später *Cummingsiella*) errichtete. 1935 trennte THOMPSON die „*Lipeurus*“-Arten der Schnepfen als Gattung *Rhynonirmus* ab; 1936 folgte ich mit der Aufstellung der Gattung *Saemundssonina* für die „Kneifer“ der Watvögel und Möwen, wobei ich zugleich darauf hinwies, daß ein weiteres Belassen der genannten Arten in der Gattung *Philopterus* sich verbiete, weil zahlreiche „*Degeeriella*“-Arten, also „Schmalinge“, dem Genotypus meiner neuen Gattung verwandtschaftlich viel näher stünden, als dieser den auf Singvögeln lebenden (bisher als kongenerisch betrachteten) *Philopterus*-Arten. Damit war zugleich auch eine engere systematische Vereinigung zweier, nach ihrer äußeren Gestalt sehr unterschiedlicher Anpassungstypen, einer breiten und einer schmalen Form, eingeleitet. Mit der Beschreibung dreier weiterer, bisher als „*Degeeriella*“ eingereicherter Verwandtschaftsgruppen von Kletterfederlingen, nämlich der Gattungen, *Luniceps*, *Carduiceps* und *Quadriceps* durch CLAY & MEINERTZHAGEN im

Jahre 1939 gewann dann die kritische Analyse des Systems einen vorläufigen Abschluß, wensschon manche Frage, wie das Verhältnis der Gattungen *Cummingsiella* und *Quadriceps* zueinander, vorerst offen blieb (die „Abgrenzung [der Gattung *Cummingsiella*] gegen das . . . Genus *Quadriceps* ist unsicher“, TIMMERMANN 1957).

Anfängliche Schwierigkeiten bot insbesondere auch die Bündelung der neu gewonnenen Gattungen zu übergeordneten Einheiten, so daß sich EICHLERS Systemversuch von 1941 noch mit bedeutenden Mängeln behaftet zeigte und in mancher Hinsicht nicht über die Systeme des 19. Jahrhunderts hinauskam. Erst 1963 präsentieren sich dann alle Hauptabteilungen der bei Regenpfeifervögeln schmarotzenden Mallophaga Ischnocera, ohne Rücksicht auf Größe und Körpergestalt, in EICHLERS Unterfamilie *Quadraceptinae* (BRONNS Klassen u. Ordnungen, S. 176) vollständig und in richtiger Zuordnung; die fremden Verwandtschaftskreisen angehörenden Genera *Rhynonirmus* und *Carduiceps* sind ausgeschieden.

Während nun die meisten Autoren nach 1939 in der Begründung neuer Gattungen eine starke Zurückhaltung übten, bekundeten Wd. EICHLER und in späteren Jahren die mit ihm durch Zusammenarbeit verbundene J. ZLOTORZYCKA eine ausgesprochene Vorliebe für kleine Genera, was zwischen 1940 und 1944 zur Definition von sechs neuen EICHLERSchen Gattungen führte, von denen *Koeniginirmus* die *Quadriceps*-Arten der Möwen und Seeschwalben, *Oedicnemiceps* die der Triele, *Glareolites* die der Brachschwalben und *Mjöberginirmus* die der Alken einschließt; *Nirmoides* hat den bei *Dromas* schmarotzenden *Quadriceps brunneus* und *Szidatiella* den bei *Rhynchops* lebenden *Quadriceps elongatus* zum Genotypus. Alle sechs Genera sind 1952 von HOPKINS & CLAY (Check List) verworfen bzw. als Synonyme zu *Quadriceps* gestellt worden; diesem Verfahren habe ich mich 1957 angeschlossen, weil mir die unterscheidenden morphologischen Kriterien nicht signifikant genug erschienen. 1953/54 war ich dann selber mit der Abspaltung bzw. Neuaufstellung der bei den Recurvirostridae parasitierenden Gattungen *Cirrothirus* (*Rhombiceps* EICHLER), *Cistellatrix*, *Proneptis* und *Peripetasma* auf dem von EICHLER eingeschlagenen Wege der Abtrennung natürlicher Formengruppen aus dem alten *Nirmus*-Komplex weiter vorangeschritten, doch fand nur das erstgenannte Genus allgemeine Anerkennung, während HOPKINS & CLAY (1955) *Cistellatrix* und *Proneptis* zu Untergattungen abwerteten und *Peripetasma* in die Synonymie von *Quadriceps* verwiesen. *Carrikericeps*, *Timmermanniceps* und *Scolopiceps* EICHLER & ZLOTORZYCKA, 1964, aufgestellt für die *Quadriceps*- bzw. *Cummingsiella*-Arten der Höhenläufer, des Thorshühnchens und der Gemeinen Sumpfschnepfe, und *Chadriceps*, *Anousceps* und *Himantophagus* ZLOTORZYCKA, 1967, von Teilen der Charadriidae und Phalaropodidae sowie den Genera *Anous* und *Himantopus* beschrieben, sind zu neu, als daß seitens führender Spezialisten bereits Stellung zu ihnen genommen worden wäre, doch möchte es mir schon jetzt sehr fraglich erscheinen, ob man ihnen, sofern man sie überhaupt am Leben erhalten will und kann, den Rang als Gattung belassen wird.

Etwa gleichzeitig mit der Publikation der zuletzt aufgeführten Genera erschien dann der zweite Teil der eingangs erwähnten Revision von TENDEIRO über die Arten der Gattung *Alcedoffula*. In dieser Arbeit bestätigte der genannte Autor die seit Jahren von Dr. THERESA CLAY und mir getroffene Feststellung, daß sich zwischen *Alcedoffula* und *Quadriceps* keine morphologischen Unterschei-

dungsmerkmale finden ließen, die eine generische Separierung der beiden Artengruppen wissenschaftlich überzeugend begründen könnten. Die Beibehaltung beider Gattungsnamen nebeneinander sei mehr eine Frage der Gewohnheit und stillschweigenden Übereinkunft und habe wohl vor allem deswegen bislang noch nicht zu Beanstandungen und Schwierigkeiten geführt, weil *Alcedoffula* und *Quadra-ceps* auf systematisch weit von einander getrennt stehenden Wirtsgruppen schmarotzen. TENDEIRO zog nun in seiner Arbeit auch die taxonomischen und nomenklatorischen Konsequenzen, auf die man, um nichts zu übereilen, geglaubt hatte, vorläufig verzichten zu sollen, und vereinigte beide Gattungen zu einer einzigen, die nach der Prioritätsregel den Namen der älteren, *Alcedoffula*, tragen muß. Zugleich erwies sich TENDEIRO bei dieser Gelegenheit dadurch als ein Freund großer – um nicht zu sagen übergroßer – Gattungen, daß er praktisch alle bisher aus diesem Verwandtschaftskreis beschriebenen nirmoiden Genera als Synonyme zu *Alcedoffula* stellte. Bei diesem Schritt übersah er freilich, daß die Konzipierung einer so umfassenden Großgattung unter allen Umständen die Einbeziehung der Gattung *Cummingsiella* erfordert hätte und die von ihm geschaffene neue Einheit (Genus *Alcedoffula* sensu TENDEIRO 1967) richtig *Cummingsiella* heißen müßte, weil *Cummingsiella* neun Jahre früher als *Alcedoffula* beschrieben worden ist.

c. Erwägungen und Vorschläge zur Gattungssystematik

Im Anschluß an unseren historischen Rückblick mögen hier noch ein paar Bemerkungen über die taxonomischen Ordnungsprinzipien angeschlossen werden, nach denen m. E. bei einer Neugruppierung der Gattungen verfahren werden sollte und insbesondere auch die eingangs angezogenen Klassifikationsvorschläge TENDEIROS und ZLOTORZYCKAS zu beurteilen sein würden. Zunächst hat die Übersicht über die Entwicklung des Systems mit Eindeutigkeit gezeigt, daß alle moderne Systematik grundsätzlich phylogenetisch orientiert sein muß, was den Gruppierungsmöglichkeiten von vornherein engere Grenzen setzt, weil andere als phylogenetische Systeme zwar denkbar, aber heute nicht mehr praktikabel sind. Gewiß wird man einwenden können, daß auch innerhalb des so fixierten Rahmens ein weiter Spielraum für die taxonomische Entscheidung bleibt, die in extremer Konsequenz sowohl nach der Seite der großen, als auch nach der Seite der kleinen Genera zur Aufhebung jeglicher Systematik führen kann. Aber dies aus der Natur der Sache sich ergebende unvermeidbare Risiko stellt doch wohl mehr theoretisch eine Gefahr für das System dar; praktisch werden sich solche radikalen, den „goldenen Mittelweg“ verfehlenden Entwürfe allenfalls für die Dauer kurzer Modeströmungen durchsetzen, sich aber kaum allgemein oder auf lange Zeit am Leben erhalten, wenn man bei den Beurteilern ausreichende wissenschaftliche Erfahrung und ein entwickeltes Verantwortungsgefühl als gegeben voraussetzen darf. Sofern sich die wissenschaftlichen Voraussetzungen und damit die Einteilungsprinzipien nicht grundsätzlich ändern, sollte man infolgedessen getrost darauf vertrauen, daß auch in der zoologischen Systematik schließlich diejenige unter den zur Diskussion gestellten bzw. zur Auswahl angebotenen Lösungen im Selektionsprozeß überleben wird, die das natürliche Verwandtschaftsverhältnis der gedachten Formen am zutreffendsten und zugleich am übersichtlichsten nachzeichnet.

Im übrigen sollte jeder taxonomischen Arbeit zunächst einmal das derzeit „gültige“, von den führenden Fachgenossen im engeren Sinne angenommene System zugrunde gelegt werden, das freilich durch die Erhebungen des jeweiligen Untersuchers ergänzt und modifiziert werden kann. So ist es z. B. eine gewöhnliche Erfahrung, daß manche anfänglich für trennbar gehaltene und als „gute“ Genera beschriebene Artengruppen mit Zunahme der Formenkenntnis nicht mehr als selbständige Gattungen geführt werden können, weil neu entdeckte (oder genauer untersuchte) Spezies die Abstände zwischen den Gruppen schließen. Umgekehrt kann eine sich mehr und mehr vervollständigende Artenübersicht auch Anlaß für die Begründung neuer Genera sein, falls einzelne Formengruppen sich als eigenständige Taxa herauschälen, deren Verbleib im alten Verbände das Gattungskonzept sprengen würde. In jedem Falle muß die Neubeschreibung, und zwar insbesondere die Neuaufstellung eines Genus, aber von einer Aufzählung von Merkmalen begleitet sein, in denen sich das neue Taxon nach Ansicht des betr. Autors von den benachbart stehenden Einheiten unterscheidet bzw. auf die dieser seine neue Einheit gründet. Solche Änderungen oder Ergänzungen des Systems sollten mindestens dann, wenn Genera oder höhere Taxa betroffen sind, allemal erst nach gründlicher Absicherung bzw. nach erfolgter Rückfrage bei den erfahrensten Spezialbearbeitern vorgenommen werden.

Nicht zu loben ist schließlich die hin und wieder bei einzelnen Kollegen sichtbar werdende Neigung, die Veröffentlichungen anderer Fachgenossen durchzustöbern und sozusagen „aus der Literatur“ neue Gattungen zu beschreiben, ohne daß der Betreffende die seiner neuen Einheit zugrunde gelegten Tiere überhaupt gesehen hätte oder auch nur die notwendigsten Vergleiche anzustellen vermöchte. Es kann besonders gelagerte Einzelfälle geben, in denen ein solches Verfahren sich rechtfertigen läßt, im allgemeinen verdient es scharfe Verurteilung, weil es um der „Ehre der Autorschaft“ willen Sachverhalte nomenklatorisch fixiert, die der vorsichtiger (und nicht selten sachverständigere) Voruntersucher einstweilen noch in der Schwebe belassen wollte. Das reihenweise Publizieren neuer „Gattungen“ läuft jedenfalls in den meisten Fällen auf bloße Namenmacherei bzw. auf eine wissenschaftlich bedeutungslose und die Nomenklatur unnötig belastende Spielerei hinaus, weil die neu ins Leben gerufenen, meist monotypischen Gattungen „bei Licht besehen“ gewöhnlich nichts anderes als ganz normale gute Arten sind.

Da es für ausgeschlossen gelten kann, die Art der stammesgeschichtlichen Verknüpfung einander verwandtschaftlich näher stehender Formen in unseren üblichen linearen Systemen präzise zur Anschauung zu bringen und – wie schon gesagt – die Entscheidung darüber, wie die Grenzen einer Gattung zu ziehen sind, stets bis zu einem gewissen Grade dem persönlichen Ermessen des einzelnen Spezialisten anheimgegeben bleibt, erscheint es mir untunlich, zu viel Kraft und Scharfsinn auf eine ständige Neugruppierung und Umbenennung bereits hinlänglich bekannter Formen zu verwenden. Vielmehr sollte man eine relative Stabilisierung des Systems einmal durch Absprachen unter den Fachgenossen, sodann aber auch dadurch zu erreichen suchen, daß man System und stammesgeschichtliche Vorstellungen in einem gewissen Abstand von einander hält, so daß nicht jede Schwankung in der Beurteilung verwandtschaftlicher Affinitäten systematische und nomenklatorische Konsequenzen haben muß.

Wie hätte nun, um mich konkret auszudrücken, die systematische Gliederung der von uns ins Auge gefaßten Formen, also der EICHLERSchen Quadraceptinae,

etwa auszusehen? Ich meine, daß man zunächst *Saemundssonina* und *Lunaceps* beiseite stellen bzw. als selbständige Genera auch dann belassen sollte, wenn man den Gattungsbegriff weit fassen will. Für ein solches Verfahren sprechen sowohl morphologische Gründe als auch solche der hospitalen Verbreitung. Im Hinblick auf körperliche Baueigentümlichkeiten haben u. a. CLAY & MOREBY (1967) kürzlich auf Unterscheidungsmerkmale (Mandibelform, dorsale Körperbeborstung, Gestalt der Clypealsignatur) hingewiesen, nach denen sich *Saemundssonina* von den Arten der nahe verwandten Gattungen *Quadriceps* (in herkömmlichem Sinne) und *Cummingsiella* trennen läßt. Ein weiteres, wichtiges Kriterium für die generische Selbständigkeit der Gattung *Saemundssonina* scheint mir aber in der Tatsache vorzuliegen, daß dies Kopflausgenus mit den zwei vorgenannten Artengruppen verbreitungsmäßig nicht „auf einer Linie“ steht, sondern n e b e n *Quadriceps* und *Cummingsiella* auf den gleichen Wirten vorkommt. Während die beiden letzteren als unmittelbare Abkömmlinge des gleichen Grundstocks einander hospital v e r t r e t e n, schmarotzt *Saemundssonina* z u s ä t z l i c h auf den bereits von *Quadriceps* und *Cummingsiella* befallenen Vögeln. Wahrscheinlich entstammt *Saemundssonina* phylogenetisch der gleichen Wurzel wie *Quadriceps* und *Cummingsiella*, hat sich aber in der Folge viel spezieller (in die Kopfnische) eingepaßt als diese beiden und das begehrte Biotop nach und nach bei einer großen Zahl von Vogelarten im Wege „sekundärer Wirtskreiserweiterung“ in Besitz genommen. Erwägungen ausbreitungsgeschichtlicher Natur könnten übrigens zu überlegen geben, auch das Genus *Lunaceps* als Subgenus an der Seite von *Quadriceps* und *Cummingsiella* einzureihen, die es auf den Strandläuferartigen vertritt, aber der in beiden Geschlechtern ausgebildete, eigentümliche Kopfbau der Gattung läßt m. E. eine derartige Abwertung nicht zu.

Der im Zuge unserer Untersuchung nomenklatorisch folgenschwerste Schritt betrifft die Synonymisierung der großen Gattung *Quadriceps* CLAY & MEINERTZ-HAGEN, 1939, zugunsten von *Cummingsiella* EWING, 1930, doch finde ich auch nach einem brieflichen Meinungsaustausch, den ich mit den Kollegen T. CLAY (London) und K. C. EMERSON (Washington) über diesen Gegenstand führte, keine wissenschaftlich vertretbare andere Lösung, mit deren Hilfe sich der seit über 30 Jahren eingeführte Name *Quadriceps* erhalten ließe. Wie ich schon oben sagte, sind *Quadriceps* und *Cummingsiella* wie alle übrigen in der nachfolgenden Liste aufgeführten Artengruppen Derivate eines wohl ursprünglich einheitlichen, vorzugsweise bei Regenpfeifervögeln schmarotzenden Komplexes nirmoider Formen, der sich im Laufe der Stammesgeschichte auf den verschiedenen Wirtsvogelgruppen recht unterschiedlich differenziert hat. Bei der Aufstellung der Gattungen *Cummingsiella* und *Quadriceps* bestand zunächst keinerlei Anlaß, die generische Verschiedenheit der beiden Gruppen zu bezweifeln, obwohl ihre nahe Verwandtschaft auf der Hand lag: die Genotypen der beiden Gattungen leben nicht nur bei ganz verschiedenen Vögeln (Brachvögeln und Regenpfeifern), sondern sehen auch sehr verschieden aus. Aber mit Zunahme der Artenkenntnis schloß sich die zunächst breite Kluft zwischen den Gruppen zusehends. Als HOPKINS 1949 eine Nachbeschreibung von *Cummingsiella ambigua* gab, stellte er fest, daß selbst innerhalb der Gattung *Cummingsiella* s. str. „sehr eng verwandte“ Arten „of strikingly different appearance“ (nirmoid-docophoroid) nebeneinanderstehen, und schloß mit den Worten: „it seems improbable that *Quadriceps* can now be separated from *Cummingsiella*“. Da wir schlecht einen generischen Trennungsstrich zwischen die beiden zweifellos „sehr eng verwandten“ Arten *Cummingsiella ambigua* (nirmoid) und *Cummingsiella aurea* (docophoroid) ziehen können, von denen dann

die erstere zu „*Quadriceps*“ geschlagen werden und die letztere bei *Cummingsiella* bleiben müßte, bleibt m. E. nur die Alternative, den natürlichen Verhältnissen Rechnung zu tragen und der engen verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit der beiden Formengruppen dadurch Ausdruck zu geben, daß man sie unter dem älteren Namen miteinander vereinigt. Dieses Verfahren bleibt durch die Inkorporierung einer bekannten, artenreichen Gattung in eine kleine, relativ unbekannte und durch die Schaffung einer sehr großen Gattung *Cummingsiella* zwar mißlich, läßt sich aber m. E. nicht umgehen; eine gewisse Auflockerung des Verwandtschaftsverbandes ließe sich allenfalls durch die Anwendung von Subgenus-Namen für die morphologisch am markantesten gekennzeichneten Formen erreichen, wie ich dies weiter unten in meiner systematischen Übersicht versucht habe. *Cummingsiella ambigua* und *aurea* sind übrigens ein weiterer wichtiger Hinweis darauf, daß Unterschiede in Körperform und Größe für eine generische Sonderung nicht ausreichen, wenn nicht durchgreifende strukturelle Abweichungen hinzutreten. Daß das große docophoroide Insekt *C. aurea* auch auf dem größeren Wirt (*Scolopax rusticola*), die schlanke, nirmoide *C. ambigua* dagegen bei der kleineren *Gallinago gallinago* schmarotzt, entspricht der HARRISONschen Regel.

Vielleicht sollten hier abschließend noch ein paar Beispiele angefügt werden, aus denen ersichtlich wird, nach welchen Gesichtspunkten das der nachstehenden Übersicht zugrunde liegende taxonomische Konzept entworfen worden ist, anders gesagt, welche Bewertungsskala ich an die verschiedenen Merkmale angelegt habe, um die angestrebte hierarchische Gliederung der Cummingsiellinae zu gewinnen. Hierbei muß allerdings sogleich einschränkend daran erinnert werden, daß die Bewertung der einzelnen Kriterien nur mit Vorbehalt, d. h. auf Grund des Standes unserer derzeitigen Einsichten, erfolgt und keineswegs als „gesichert“ anzusehen ist und daß das, was in einer Gruppe für ein zuverlässiges Gattungsmerkmal gilt, in einer anderen u. U. nur spezifische Bedeutung haben kann. Im übrigen bin ich von der Vorstellung ausgegangen, daß morphologische Eigentümlichkeiten, wenn sie durchgreifend in beiden Geschlechtern auftreten (z. B. Kopfbau der Gattung *Luniceps*), taxonomisch höher zu bewerten sind, als wenn sie sich nur bei Männchen oder Weibchen manifestieren. Da die Konstruktion des männlichen Kopulationsapparates bei den Cummingsiellinae insbesondere durch die Art der gelenkigen Verbindung zwischen den säbelförmigen Parameren und der zungenförmigen Basalplatte einem sehr einheitlichen Bauplan folgt, sollten die Träger der wenigen deutlichen Abweichungen von diesem Schema (*Pro-neptis*, *Peripetasma*) m. E. auch im System durch eine separate Stellung gekennzeichnet werden, und zwar besonders dann, wenn sie der Norm zusätzlich auch in weiteren Merkmalen (z. B. Geschlechtsdimorphismus der Antennen) nicht entsprechen (*Peripetasma*). Ob der Besitz geschlechtlich differenzierter Fühler, der bei „*Quadriceps* s. str.“ zugegebenermaßen bislang erst einmal nachgewiesen worden ist (bei *Qu. phalaropi*), aber im weiteren Verwandtschaftskreise nicht allzu selten vorkommt, allein ausreicht, um die betreffende Art generisch oder auch nur subgenerisch abzutrennen, erscheint mir zweifelhaft; ich habe mich deshalb auch nicht entschließen können, den mir freundlichst zugeeigneten „*Timmermanniceps* EICHLER & ZLOTORZYCKA“ als selbständige generische Einheit anzuerkennen, sondern ihn in die Synonymie von *Quadriceps* verwiesen. Den durch ihren langen, schmalen Clypeus und die eigentümlichen „bäumchen- bzw. kakteenförmigen“ Sklerotisationen des männlichen Genitalapparates ausgezeichneten *Saemundssonina*-Arten der Sturmvögel meine ich dagegen auf Grund der vorerwähnten Merkmalskombination den Rang als Untergattung einräumen zu sollen, und das gleiche

gilt für die merkwürdigen „*Quadriceps*“-Arten der neotropischen Höhenläufer (Thinocoridae), die durch ihre Kopfform und die schmalen, stark chitinisierten Bänder zwischen den Rückenplatten einen sehr prägnanten, in dieser Form nicht wiederkehrenden Typus verkörpern. Generische Bedeutung kann auch einer ganz aus dem Rahmen des üblichen fallenden Beborstung zukommen, wie sie sich bei *Cirrophthirius* im Bereiche der letzten Abdominalsegmente findet. *Rotundiceps* kann ohne Zwang bei *Luniceps* angeschlossen werden und ist wohl auch trotz seiner bedeutenderen Größe und gewisser struktureller Unterschiede nicht mehr als ein Subgenus des letzteren. Alle übrigen „Genera“ zeigen entweder keine auffällig hervortretenden, über das Maß „guter Arten“ hinausgehende morphologische Eigenstrukturen, die ihre taxonomische Aufwertung rechtfertigen könnten, oder die kennzeichnenden Merkmale finden sich – nur quantitativ unterschieden – auch in benachbarten Formengruppen, so daß eine reinliche Trennung und Begrenzung unmöglich ist (Aufhellung bzw. Hell-Dunkel-Zeichnung bei „*Koeniginirmus*“).

Zusammenfassend bzw. unter Berücksichtigung aller vorgetragenen Gesichtspunkte möchte ich für eine künftige generische Klassifikation des *Cummingsiella*-Komplexes die nachstehende Aufgliederung vorschlagen:

Subfamilia Cummingsiellinae (W.D. EICHLER 1963) nom. nov.

1. Genus *Cummingsiella* EWING 1930, Proc. biol. Soc. Wash., 42:125.

a. Subgenus *Cummingsiella* EWING 1930, Proc. biol. Soc. Wash., 42:125.

- 1818 *Philopterus* NITZSCH, Mag. Ent. Germar, 3:281, 288 (part.).
 1818 *Docophorus* NITZSCH, Mag. Ent. Germar, 3:289 (part.).
 1818 *Nirmus* NITZSCH, Mag. Ent. Germar, 3:291 (part.).
 1906 *Degeeriella* NEUMANN, Bull. Soc. Ent. France, 20:60 (part.).
 1939 *Alcedoffula* CLAY & MEINERTZHAGEN, Entomologist, 72:161 (part.). Hierher die auf *Ceryle* schmarotzenden Arten der *duplicata*-Gruppe.
 1939 *Quadriceps* CLAY & MEINERTZHAGEN, Ann. Mag. Nat. Hist. (11) 4:453.
 1940 *Koeniginirmus* EICHLER, Zool. Anz., 130:101.
 1943 *Oedicnemiceps* EICHLER, Zool. Anz., 141:59.
 1944 *Glareolites* EICHLER, Stettin. ent. Z., 105:80.
 1944 *Mjoeberginirmus* EICHLER, Stettin. ent. Z., 105:81.
 1944 *Nirmoides* EICHLER, Stettin. ent. Z., 105:81.
 1944 *Szidatiella* EICHLER, Stettin. ent. Z., 105:81.
 1950 *Haematophagus* TIMMERMANN, Fauna Islandica, 2:1—2.
 1964 *Scolopiceps* EICHLER & ZLOTORZYCKA, Deutsche Ent. Z., N.F. 11 (4—5):321.
 1964 *Timmermanniceps* EICHLER & ZLOTORZYCKA, Deutsche Ent. Z., N.F. 11 (4—5):322.
 1967 *Chadriceps* ZLOTORZYCKA, Bull. Ent. Pologne, 37 (4):728.
 1967 *Anouseps* ZLOTORZYCKA, Bull. Ent. Pologne, 37 (4):730.
 1967 *Himantophagus* ZLOTORZYCKA, Bull. Ent. Pologne, 37 (4):733—34.

b. Subgenus *Alcedoffula* CLAY & MEINERTZHAGEN 1939, Entomologist, 72:161 (part.). Hierher die Arten der *alcedinis*-Gruppe.

c. Subgenus *Cirrophthirius* TIMMERMANN 1953, Bombus, 78/79:330.
 1952 *Rhombiceps* EICHLER, Zool. Anz., 149:77 (nomen nudum).

d. Subgenus *Proneptis* TIMMERMANN 1953, Bombus, 78/79:331.

e. Subgenus *Cistellatrix* TIMMERMANN 1953, Bombus, 78/79:331.

f. Subgenus *Peripetasma* TIMMERMANN 1954, Zool. Anz., 152:167.

g. Subgenus *Carrikericeps* EICHLER & ZLOTORZYCKA 1964, Deutsche Ent. Z., N.F. 11 (4—5):320.

2. Genus *Saemundssonina* TIMMERMANN 1936, Zool. Anz., 114:97.
 1936 *Hastaephorus* v. KÉLER 1936, Arb. morph. taxon. Ent. Berlin-Dahlem, 3 (4):261.
 a. Subgenus *Puffinoecus* EICHLER 1949, Boll. Soc. Ent. Ital., 79:12.
3. Genus *Lunaceps* CLAY & MEINERTZHAGEN 1939, Ann. Mag. Nat. Hist. (11) 4:450.
 a. Subgenus *Rotundiceps* EDWARDS 1952, Psyche, 59:28.

Wahrscheinlich trifft EICHLER (1963) das rechte, wenn er auch das auf Rallen verbreitete Genus *Incidifrons* in diese Unterfamilie führt. Da wir jedoch keine neuere Bearbeitung der Gattung besitzen, lasse ich die Gruppe an dieser Stelle unberücksichtigt.

d. Zusammenfassung

Es wird eine kurze Übersicht über die Entwicklung des Systems der Quadrateptinae (Mallophaga Ischnocera) gegeben, die in Zukunft Cummingsiellinae heißen sollten, weil die Gattungen *Quadriceps* und *Cummingsiella* nach morphologischen Kriterien nicht trennbar sind und *Cummingsiella* neun Jahre früher als *Quadriceps* beschrieben worden ist. Es wird versucht, die bisherige generische Aufgliederung der Unterfamilie durch eine den natürlichen Verhältnissen besser gerecht werdende neue Klassifikation zu ersetzen, die zwischen den beiden extremen Vorschlägen von TENDEIRO und ZLOTORZYCKA (beide 1967) vermittelt. Danach werden innerhalb des in Rede stehenden Verwandtschaftskreises drei Genera (*Cummingsiella* [bisher *Cummingsiella*, *Quadriceps* und nächst verwandte Gruppen], *Saemundssonina* und *Lunaceps*) sowie acht Subgenera (*Alcedoffula* [part.], *Cirrothirus*, *Cistellatrix*, *Proneptis*, *Peripetasma*, *Carrikericeps*, *Rotundiceps* und *Puffinoecus*) unterschieden. Das wahrscheinlich ebenfalls zu den Cummingsiellinae gehörige Genus *Incidifrons* bleibt vorläufig unberücksichtigt, weil eine neuere Bearbeitung der Gattung fehlt.

e. Literaturverzeichnis

- CLAY, T., 1949: Species of the Genus *Saemundssonina* (Mallophaga) from the Sterninae. Amer. Mus. Novit. **1409**, 1—25.
- CLAY, T. & G. H. E. HOPKINS, 1950: The early Literature of Mallophaga (Part IV). Bull. Brit. Mus. (N. H.), Ent. **1** (3), London.
- CLAY, T. & R. MEINERTZHAGEN, 1939: Three new Genera of Mallophaga from Charadriiformes. Ann. Mag. Nat. Hist. (11) **4**, 450—454.
- CLAY, T. & CHR. MOREBY, 1967: Mallophaga (Biting Lice) and Anoplura (Sucking Lice). Part II: Keys and Locality Lists of Mallophaga and Anoplura. Antarctic Research Series Vol. 10, Entomology of Antarctica, Washington, D. C.
- CUMMINGS, B. F., 1916: Studies on the Anoplura and Mallophaga being a Report upon a Collection from the Mammals and Birds in the Society's Gardens. Part II. Proc. zool. Soc. London, 643—693.
- EICHLER, WD., 1940: Notulae Mallophagologicae. IV. Zool. Anz., **130**, 5/6, 97—103.
- EICHLER, WD., 1941: Zur Klassifikation der Lauskerfe (Phthiraptera Haeckel: Rhynchophthirina, Mallophaga und Anoplura). — Arch. Naturg. (Leipzig) N. F. **10**, 345—398.
- EICHLER, WD., 1943: Notulae Mallophagologicae. IX. Zool. Anz., **141**, 3/4, 57—61.
- EICHLER, WD., 1944: Notulae Mallophagologicae. XI. Stettin. Ent. Z., **105**, 80—82.
- EICHLER, WD., 1963: Mallophaga in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5. Bd., III. Abt., 7. Buch, b) Phthiraptera. Akad. Verlagsanst. Leipzig.
- EICHLER, WD. & J. ZLOTORZYCKA, 1964: Drei neue Mallophagengattungen der Quadraceptinae. Deutsche Ent. Z., N. F., **11**, IV/V, 319—325.
- HARRISON, L., 1916: The Genera and Species of Mallophaga. Parasitology **9**, 1—154.
- HOPKINS, G. H. E., 1949: Stray Notes on Mallophaga-IX. Ann. Mag. Nat. Hist. (12) **2**, 29—54.
- HOPKINS, G. H. E. & T. CLAY, 1952: A Check List of the Genera & Species of Mallophaga. London.
- HOPKINS, G. H. E. & T. CLAY, 1955: Additions and Corrections to the Check List of Mallophaga. — II. Ann. Mag. Nat. Hist. (12) **8**, 177—190.
- TENDEIRO, J., 1967: Études sur les Mallophages Parasites des Alcédinidés. II. Genre *Alcedoffula* TH. CLAY et MEINERTZHAGEN, 1939. Considerations Finales. Estud. Ger. Univers. Moçambique, Lourenco Marques.
- THOMPSON, G. B., 1935: New Genera of Mallophaga. I. Parasitology **27**, 281—287.
- TIMMERMANN, G., 1936: *Saemundssonina* nov. gen., ein neues Mallophagengenus, aufgestellt für *Philopterus gonothorax* (GIEBEL) und verwandte Arten. Zool. Anz. **114**, 97—100.
- TIMMERMANN, G., 1953: Die Federläuse des Säbelschnäblers. Bombus, 78/79, 630, 329—333.
- TIMMERMANN, G., 1954: Neue und wenig bekannte Kletterfederlinge von charadriiformen Wirten. Zool. Anz. **152**, 7/8, 163—177.
- TIMMERMANN, G., 1957: Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der Charadriiformes oder Regenpfeifervögel, Teil I: Mallophaga. Parasitologische Schriftenreihe, Heft 8, 1—204, Jena (VEB Gustav Fischer Verlag).
- ZLOTORZYCKA, J., 1967: Studien über *Quadriceps* s. l. (Mallophaga, Quadraceptinae). Übersicht der Arten und systematische Revision mit besonderer Berücksichtigung der synhospitalen und allohospitalen Arten. Bull. Ent. Pologne, **37** (4), 705—785.