

ASPEKTE DER ABSEITSEVOLUTION VOM STANDPUNKT DER  
MALLOPHAGENFORSCHUNG<sup>1</sup>

WOLFDIETRICH EICHLER

Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin

Die Evolutionsforschung hat in den letzten Jahren eine Reihe beachtlicher Fortschritte erzielt<sup>2</sup>, aber nachwievor spielt die Suche nach neuen Evolutionsmechanismen (oder doch ihrem besseren Verständnis) eine zentrale Rolle. Diese Suche bedeutet keine Abkehr von der Anerkennung der Rolle von Selektionsmechanismen im Sinne von Darwin (einschliesslich der Rolle spontaner und induzierter Mutationen) oder der Bedeutung der Isolation und ihrer Mechanismen, sondern ist die zwangsläufige Folge der Erkenntnis, dass mit diesen allein nicht alle Evolutionserscheinungen erklärt bzw. erfasst werden können. Neben solchen Aspekten wie dem Lesrichtugsprinzip (vgl. dazu auch Orthogenese im Sinne von Ghtlarov), der inneren Selektion (die vielleicht noch grössere Bedeutung hat als die äussere) und dem Hydraulikprinzip (vgl. Gutmann und Bonik) hat gegenwärtig vor allem wieder der Aspekt der Abseitsentwicklung vielseitiges Interesse gewonnen.

Unter Abseitsentwicklung (engl. exgroup evolution; im Deutschen auch als „rapide evolutive Weiterentwicklung“ bezeichnet) versteht man (bildlich gesprochen) das Phaenomen, dass unter dem (zunächst noch fast parallelen) Bündel von Entwicklungslinien (die zum nächsthöheren Taxon hinführen, also Radiation darstellen) eine davon sich auffällig abseitig entwickelt. Auf diese Weise kann rasch eine neue Art entstehen — bzw. kommt es, wenn diese abseitige Entwicklung sich weiter

<sup>1</sup> Nach einem am 13. November 1985 auf der Regionalsitzung der „Polskie Towarzystwo Parazytologiczne“ in Wrocław gehaltenen Vortrag.

<sup>2</sup> Damit meine ich nicht die kladistische Analyse (von Hennig begriffsverwirrend als „phylogenetische Systematik“ bezeichnet, vgl. Eichler 1978), denn diese ist kein Beitrag zur Evolutionstheorie, sondern leistet nur Hilfsdienste zur Systematik bzw. Klassifikation.

fortsetzt, zu den sogenannten Sprüngen in der Evolution (oder eben auch zur Makroevolution).

Die Evolutionsmechanismen, die eine solche Abseitsevolution ermöglichen, beruhen nach unseren heutigen Vorstellungen (aber hier bewusst vereinfacht wiedergegeben) darauf, dass an der Arealgrenze eines Verbreitungsgebietes kleine (Rand- oder Rest-) Populationen unter starken Selektionsdruck geraten können, wobei sie durch die Notwendigkeit (oder Möglichkeit) der Anpassung an neue ökologische Nischen gezwungen werden, ihren (durch den Sewall-Wright-Effekt) verringerten Genpool (durch Rekombination sowie unterstützt durch neue Mutationen) neu aufzubauen und eine neue, abseitsentwickelte Entwicklungslinie zu begründen (Gründereffekt)<sup>3</sup>.

Zu diesem von mir hier (u.a. in Anlehnung an Mayr und andere) vorgestellten Theoriengebäude haben uns die Fakten gezwungen, die in der Feststellung der Ergebnisse einer Abseitsentwicklung bestehen, die wir zu erklären versuchen müssen. Die Lückenhaftigkeit der Funde (auch im paläontologischen Material!) bzw. das Fehlen von Bindegliedern lässt sich leicht erstens aus der Tatsache verständlich machen, dass die beschriebene Abseitsentwicklung in peripher isolierten, kleinen Populationen abläuft (bzw. nur in diesen ablaufen kann) wobei die Erhaltungswahrscheinlichkeit von Belegstücken minimal ist; und zweitens wissen wir, dass die Anpassung z. B. an einen ganz veränderten Nahrungserwerb sehr schnell (mit relativ wenigen Evolutionsschritten) erfolgen kann.

Das haben uns nicht nur die Darwinfinken gelehrt; wir sehen es auch am Beispiel der *Phtiraptera*, wo die Nutzung von Blut zur Nahrung mehrfach auf verschiedene Weise versucht wurde. Vollen Erfolg hatten dabei die Anopluren (und die ihnen nahestehenden *Rhyncophytirina*) — aber ein solcher Wechsel in der Nahrungsaufnahme bedeutet ein „Entweder/Oder“ und erlaubt keine Zwischenglieder. Deswegen erwecken ja auch die Anopluren einen so einheitlichen Eindruck (als seien sie nicht den ischnozeren Mallophagen relativ nahe verwandt). Dass eine solche Entwicklung sich auch in der morphologischen Komponente relativ

<sup>3</sup> Randpopulationen insbesondere sich ausbreitender Arten besitzen einen „ins Wanken geratenen“ Genpool, der eine derartige Abseitsentwicklung erleichtert; während es unter anderem die Aufgabe des festgefügtten „stabilen“ Genpools im Verbreitungszentrum einer gut angepassten Art ist, deren Stabilität zu erhalten und sie vor abseitigen Entwicklungen zu bewahren; denn die Mehrzahl der abweichend entwickelten Populationen ist zum Untergang verurteilt, nur einem kleinen Teil gelingt es, in Form der Abseitsentwicklung zu überleben (und eben eine neue Entwicklungslinie zu begründen). Dass die Variationsbreite einer Art vom Ausbreitungszentrum zur Arealgrenze hin abnimmt, hat schon Reinig 1938 betont und ausführlich besprochen.

schnell fixieren kann, z. B. beim Mallophagen *Trochilodius* ein Stilett, um in die Nahrung zu nehmen zu können).

Immerhin darf hier die Nahrungsaufnahme nicht als primäre Mundteilen interpretiert werden und das sind die *Phtiraptera* (Vogelfedern oder vom Blut) ihre eigenen Endosymbionten zu helfen; es genügt also nicht, sondern gleichzeitig ihre Ernährung.

Prüfen wir die Mallophagen, so finden wir auch Beispiele, die sich nur durch herausragendste Beispiele (z. B. die lopterine, die sich von den Mallophagen das apomorphe Merkmal der Gruppe unerwartet durch ein festes auszeichnet (abgerufen von Zlotorzyska und Eichler).

Gerade von der Klypeus sind sie besonders evolutiv, was zeigt, dass eine sich aus dem primären entwickelnde Evolution (z. B. der Kopfes von *Prunellidius*) nicht zu wundern, wenn sie den.

Damit ist die Frage, ob die des *Prunellidius*-Vorderbein geben muss, liegt auf der Hand, zu wenig von den Lebewesen Mallophagen, um hierauf eine Antwort geben zu können. Die entwickelte Mallophagen (Chitinbildungen); oder so liegt die Vermutung.

<sup>4</sup> Das ist nun nicht ein Linienvergleich sichergestellt an der Stichhaltigkeit der (oder Fossilien) nicht auf

schnell fixieren kann, zeigt schliesslich die Entwicklungslinie der Kolibrimallopagen *Trochiloecetes* zum *Trochiliphagus* (dessen Arten besitzen ein Stilet, um in die Haut ihres Wirtes einstechen und dann Blut aufnehmen zu können).

Immerhin darf hier nicht übersehen werden, dass ein Wechsel in der Nahrungsaufnahme nicht nur rein morphologisch als Anpassung in den Mundteilen interpretiert werden kann. Extreme Nahrungsspezialisten — und das sind die *Phthiraptera* nun einmal, ob sie nun vom Keratin der Vogelfedern oder vom Blut der Säugetiere leben — haben immer auch ihre eigenen Endosymbionten, die ihnen beim Aufschliessen der Nahrung helfen; es genügt also nicht, wenn sie ihre Mundteile umbauen, sie müssen gleichzeitig ihre Endosymbiose korrigieren.

Prüfen wir die Mallophagen weiter auf Beispiele für Abseitsentwicklung, so finden wir auch in dieser Insektengruppe eine Reihe von Beispielen, die sich nur unter diesem Aspekt interpretieren lassen. Das herausragendste Beispiel ist vielleicht *Prunellides annae*, eine echte Philopterine, die sich von allen anderen tausenden von Arten dieser durch das apomorphe Merkmal der Trabekeln gekennzeichneten Mallophagen-Gruppe unerwartet durch einen völlig abweichenden Bau des Vorderkopfes auszeichnet (abgerundet spatelförmig ohne hyalinen Randsaum; vgl. Zlotorzycza und Eichler, 1984).

Gerade von der Klypealregion der Mallophagen wissen wir aber, dass sie besonders evolutiv plastisch ist<sup>4</sup>. Deshalb ist es durchaus vorstellbar, dass eine sich aus dem Bauplan des Philopterus-Kopfes heraus abseitsentwickelnde Evolutionslinie evolutiv sehr rasch die Gestalt des Vorderkopfes von *Prunellides* erreicht hätte; und wir brauchten uns dann nicht zu wundern, wenn wir keine Zwischenformen (mehr) finden würden.

Damit ist die Frage nach dem Anpassungswert bzw. Selektionsvorteil des *Prunellides*-Vorderkopfes noch nicht beantwortet. Dass es so etwas geben muss, liegt auf der Hand. Aber schliesslich wissen wir noch viel zu wenig von den Lebensgewohnheiten bzw. Nischenanforderungen der Mallophagen, um hierauf eine auch nur im entferntesten wahrscheinliche Antwort geben zu können. Denken wir an andere offensichtlich abseitsentwickelte Mallophagen wie z. B. *Ctenigosus* (durch einige aberranten Chitinbildungen; oder auch die *Heptapsogasteridae*, zumindest manche) so liegt die Vermutung nahe, dass etliche morphologische Extravaganzen

<sup>4</sup> Das ist nun nicht etwa experimentell bewiesen, aber durch Entwicklungslinienvergleich sichergestellt (vgl. Eichler und Vasjukova, 1980). Ich zweifle sowieso an der Stichhaltigkeit der Legende, man könne aus dem Vergleich der Organismen (oder Fossilien) nicht auf den Ablauf der Evolution schliessen.

ihre Existenz mehr Luxurieren als einer direkten zweckmässigen Anpassung verdanken; und dass Erscheinungen wie die Merkmalsversteifung (character displacement) dabei eine erstrangige Rolle spielten.

Die von mir vorstehend beleuchteten Phaenomeene lassen sich auch in anderen Tiergruppen beobachten, umsomehr als das Interesse an Beispielen für die Abseitsentwicklung allgemein zunimmt. Mir als Mallophagenforscher lag aber daran, auch die beiden Unterordnungen der Mallophagen mit dieser Fragestellung zu beleuchten. Gewissermassen als Nebenbefund bestätigte sich dabei, dass die Mallophagen infolge der Einengung und Abgeschlossenheit ihres Lebensraumes eine besonders günstige Dimension für die Prüfung bestimmter Evolutionsphaenomeene bieten. Das liegt für das Phaenomen der Abseitsentwicklung auf der Hand — gilt aber auch für gewisse Bereiche der Synphylogenese (die parasitophyletischen Regeln!) und der Kleinsystematik (die Hospitosubspecies!). Mayr (zit. bei Česnova, 1978) hat also zweifellos recht, wenn er formuliert, die Parasitologie sei eine wehre Goldmine für den Evolutionsforscher.

Im Zusammenhang mit dem heute drohenden Aussterben vieler Tierarten wird die Notwendigkeit des Artenschutzes mit allerlei Argumenten zu begründen versucht wie Erhaltung der Vielfalt der in der Natur vorkommenden Gene, Erhaltung seltener Tierarten in und für zoologische Gärten, Erhaltung von Wildformen für die Haustierzüchtung, Erhaltung von Versuchstiermodellen, Erhaltung von Evolutionsmodellen, Erhaltung genetischer Modelle. In diesem Sinne könnte man auch die Mallophagen als schutzbedürftig loben — wegen ihrer besonderen Eignung zum Studium bestimmter Evolutionsprobleme. Ich halte alle derartigen Argumentationen — auch wenn die angesprochenen Aspekte zutreffen — für reinen Opportunismus. Es würde dem Menschen besser anstehen, wenn ihm das Argument „Ehrfurcht vor dem Leben“ genügte<sup>5</sup>.

Otrzymano: 10 XII 1985

Adresse des Verfassers:  
DDR-1040 Berlin, Invalidenstr. 43

#### LITERATUR

1. Česnova, L. V.: Evoljucionnaja koncepcija v parazitologii. — Izd. Nauka, Moskva 1978.

<sup>5</sup> Dem könnte der religiös motivierte Mensch ebenso zustimmen (Achtung vor Gottes Schöpfung) wie der marxistische Atheist (Erhaltung der Vielfalt der Natur für den ästhetischen Genuss in der Freizeit des Kommunismus).

2. Eichler, Wd: M des Tierreichs, 5. II
3. Eichler, Wd: E matik. — Biol. Rd
4. Eichler, Wd, Va raptera, Mallophaga
5. Gutmann, W. F. Überwindung altda 1981.
6. Lyal, C.: Phylogen ference to the lice
7. Mayr, E.: Animal 1963.
8. Michener, Ch. I (Lawrence), 12, 151-
9. Reinig, W. F.: E malsprogressionen k rologischer Grundla
10. Ziotorzycka, J. lides annae nov. ge 115-116, 1984.

#### ASPECTS OF EVOL OF VII

The progress of ev significance of chosen hydraulics. However, th lution of side-branch g -living organisms, of in ations. The scarcity of also genetical changes for the lack of interme of this are provided Phthiraptera. The latter satisfactorily explained discussed in detail in t pogus show that Mallo some evolutionary phe branch groups the aut the so called hospitosu the protection against claim-esteem for life.

2. Eichler, Wd.: *Mallophaga*. — In: H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5. III. Abt., 7. Buch, b (*Phtiraptera*). — Leipzig 1963.
3. Eichler, Wd.: Kritische Einwände gegen die Hennigsche kladistische Systematik. — *Biol. Rdsch.*, 16, 175-185, 1978.
4. Eichler, Wd., Vasjukova, T. T.: Die Mallophagengattung *Anaticola* (*Phtiraptera, Mallophaga*). — *Dtsch. entomol. Ztschr. N. F.*, 27, 335-375, 1980.
5. Gutmann, W. F., Bonik, K.: Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen. — Verlag Gerstenberg, Hildesheim 1981.
6. Lyal, C.: Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference to the lice (*Psocodea: Phtiraptera*). — *Syst. Entomol.*, 10, 145-165 1985.
7. Mayr, E.: Animal species and evolution. — Belknap Press, Cambridge/Mass. 1963.
8. Michener, Ch. D.: Some future developments in taxonomy. — *Syst. Zool.* (Lawrence), 12, 151-172, 1963.
9. Reinig, W. F.: Elimination and Selektion. Eine Untersuchung über Merkmalsprogressionen bei Tieren und Pflanzen auf genetisch- und historisch-chorologischer Grundlage. — Verlag Gustav Fischer, Jena 1938.
10. Zlotorzyska, J., Eichler, Wd.: Notulae Mallophagologicae. XIV. *Prunellides annae* nov. gen. et spec. von *Prunella modularis*. — *Angew. Parasitol.*, 26, 115-116, 1984.

ASPECTS OF EVOLUTION OF SIDE-BRANCH GROUPS FROM THE POINT  
OF VIEW OF THE STUDIES ON MALLOPHAGA

by

WD. EICHLER

The progress of evolutionary studies in last years, concerns among others, the significance of chosen principles of intrapopulation selection based on the laws of hydraulics. However, there is also an increase in interest for the aspects of evolution of side-branch groups. Such an evolution has been traced mostly in free-living organisms, of improverished gene pool in isolated, small, peripheral populations. The scarcity of such populations and the high rate of morphological, and also genetical changes in the course of adapting to new ecological niches, account for the lack of intermediate stages, especially in fossil material. Excellent examples of this are provided by Darwin's finches, and among parasites — 4 suborders of *Phtiraptera*. The latter show numerous evolutionary phenomena which can be satisfactorily explained only in view of side-branch group evolution. The examples discussed in detail in the paper: *Trochiloecetes*, *Trochiliphagus*, *Prunellides*, *Ctenigogus* show that *Mallophaga* provide particularly good models for the study of some evolutionary phenomena. Beside the peculiarities of the evolution of side-branch groups the author presents the synphylogenesis and the phenomenon of the so called hospitosubspecies, and — in contrast to the opportunistic view on the protection against extinction of threatened species — puts forward an ethical claim-esteem for life.

... des Verfassers:  
Berlin, Invalidenstr. 43

...itologii. — Izd. Nauka,

...zustimmen (Achtung vor  
g der Vielfalt der Natur  
...ismus).

ASPEKTY EWOLUCJI GRUP Z POBOCZA Z PUNKTU WIDZENIA BADAŃ  
MALLOPHAGA

WD. EICHLER

Postępy badań ewolucyjnych w ostatnich latach dotyczą m. in. znaczenia wybranych zasad selekcji wewnątrzpopulacyjnej i opartej na prawach hydrauliki. Jednakże ostatnie czasy przynoszą także wzrost zainteresowania aspektem ewolucji grup z pobocza. Została ona prześledzona głównie na organizmach wolnożyjących, u których — w oddzielonych od siebie, małych, peryferyjnych populacjach dochodzi do zubożenia puli genowej. Szczupłość takich populacji i szybkość przemian morfologicznych, w tym także genetycznych, w czasie dostosowywania się do nowych nisz ekologicznych, tłumaczą niemożność ujawniania się stadiów pośrednich (ogniw łączących) zwłaszcza w materiale paleontologicznym. W tym względzie znakomitych przykładów dostarczają zięby Darwina, a wśród pasożytów 4 podrzędy *Phthiraptera*. Te ostatnie z powodu całego szeregu zjawisk z zakresu ewolucji, dających się zadawałająco wytłumaczyć tylko w aspekcie ewolucji grup z pobocza. Bardziej szczegółowo omówione w artykule przykłady: *Trochiloecetes*, *Trochiliphagus*, *Prunellides*, *Ctenigogus* — świadczą o tym, że *Mallophaga* dostarczają szczególnie dogodnych modeli do badań określonych zjawisk ewolucyjnych. Oprócz osobliwości rozwoju z pobocza autor przedstawił synfilogenezę i fenomen tzw. hospito-subspecies, a w zakończeniu oportunistycznym stanowisku na rzecz ochrony przed wymarciem zagrożonych gatunków przeciwstawił postulat etyczny (szacunek dla życia).