

Über einen Massenbefall von *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera, Bovicolidae) auf einem Alpaka *Vicugna vicugna* forma *pacos* in Thüringen (Deutschland), mit Anmerkungen zur Parthenogenese bei Tierläusen

EBERHARD MEY* & DANIEL GONZÁLEZ-ACUÑA**

Mit 12 Abbildungen und 3 Tabellen

Zusammenfassung

Nach einem kurzen Abriss über die Läusefauna der Cameliden wird über folgende Gradation berichtet.

Eine Alpaka-Stute, die 2002 aus Nord-Chile nach Deutschland importiert wurde und in einer Freihaltung in Mankenbach im Thüringer Wald lebt, wies im Frühsommer desselben Jahres einen individuenreichen Befall des Haarlings *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW, 1866) auf. Auf dem Tier, das keine äußeren Anzeichen einer Erkrankung erkennen ließ, war es wenige Monate nach der Einfuhr in Deutschland zu einer extremen Massenvermehrung von *B. breviceps* gekommen, die die Besitzer veranlasste, das Alpaka vollkommen zu scheren. Eine Probe der Schur (eine Handvoll Haarbüschel) konnten wir genauer in Augenschein nehmen. Darauf konnten 231 Weibchen, nur 2 Männchen und 637 Larven aller Stadien sowie über 500 Nisse und Hülsen nachgewiesen werden. Auf das gesamte Haarkleid des Alpakas hochgerechnet, mochten sich im Höhepunkt der Massenvermehrung auf diesem Hunderttausende von Haarlingen befunden haben. Das ermittelte Geschlechterverhältnis weist erneut deutlich auf parthenogenetische Fortpflanzung von *B. (L.) breviceps* hin, von der bislang nur ein Männchen aus der PIAGET-Kollektion von 1885 bekannt war. Ein ähnlicher Fall einer Haarlings-Massenvermehrung auf einem Alpaka ist bisher weder aus Südamerika noch aus einem anderen Erdteil berichtet worden.

Aufgrund zahlreicher, sammelmethodeunbeeinflusster Befunde legt das Fehlen oder die relative Seltenheit von Männchen bisher nur bei 11 Arten der Trichodectocera (= 2,9 % der spp. & ssp.) thelytoke Parthenogenese als dominanten Fortpflanzungsmodus innerhalb der Phthiraptera mit hinreichender Sicherheit nahe. Neben *Bovicola (Lepikentron) breviceps* sind dies die auf Hornträgern (Bovidae) lebenden *Bovicola (Bovicola) bovis* (L.), die auf Hirschen (Cervidae) lebenden *B. (B.) concavifrons* (HOPKINS), *B. (B.) longicornis* (NITZSCH), *B. (B.) tarandi* (MJOBORG) und *B. (B.) tibialis* (PIAGET), die auf Pferden (Equidae) lebenden *Werneckiella equi* (DENNY) und *W. ocellata* (PIAGET), sowie die auf Taschenratten (Geomysidae) lebenden *Geomydoecus (Geomydoecus) mobilensis* PRICE und *G. (G.) scleritus* (MCGREGOR). Einige Aspekte der Parthenogenese bei den Phthiraptera werden diskutiert.

Resumen

Sobre un ataque masivo de *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera, Bovicolidae) sobre una alpaca *Vicugna vicugna* forma *pacos* en Thüringen (Alemania), con observaciones sobre la partenogénesis de los piojos

Después de un corto resumen sobre los piojos de los camélidos, se informa sobre las siguientes gradaciones.

Una alpaca hembra, la cual el año 2002 fue importada desde el norte de Chile hacia Alemania y mantenida en una granja al aire libre en el bosque de Thüringen, presentó en primavera del mismo año una intensa infestación del malófago *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW, 1866). Sobre la alpaca, la cual no mostraba signos de enfermedad, se observó pocos meses después de su introducción en Alemania, una masiva infestación con *B. breviceps*, lo que llevó al propietario a esquivarla completamente. Analizamos una prueba de vellón (mano llena de mechón), de la cual se pudieron aislar 231 hembras, sólo 2 machos, 637 larvas de distintos estadios y sobre 500 liendres. Sobre la totalidad del pelaje de la alpaca se calculó una población de unos 100 mil piojos. La relación machos/hembras nos indica claramente que las poblaciones de *B. (L.) breviceps* se están reproduciendo mediante partenogénesis. Hasta ahora, sólo un ejemplar macho de este piojo era conocido en la colección de PIAGET del año 1885. Casos similares de grandes infestaciones de piojos masticadores en alpacas no se han reportado ni en Sudamérica ni en otro lugar del mundo.

* Dr. E. Mey, Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum Heidecksburg, Schloßbezirk 1, D-07407 Rudolstadt, Alemania. mey-rudolstadt@t-online.de

** Dr. D. González-Acuña Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad de Concepción, Casilla 537, Chillán, Chile. danigonz@udec.cl

Los numerosos muestreos reportados en Phthiraptera dan cuenta de una ausencia o muy baja presencia de machos en el infraorden Trichodectocera, ya que hasta ahora sólo se han reportado en 11 especies (= 2,9 % de las especies y subespecies del infraorden), en los cuales pareciera que se produce como forma dominante de reproducción la partenogénesis telitóca. Junto a *Bovicola (Lepikentron) breviceps* se mencionan los parásitos de bovinos (Bovidae) *Bovicola (Bovicola) bovis* (L.), sobre los ciervos (Cervidae) *B. (B.) concavifrons* (HOPKINS), *B. (B.) longicornis* (NITZSCH), *B. (B.) tarandi* (MjöBERG) y *B. (B.) tibialis* (PIAGET), sobre los equinos (Equidae) *Werneckiella equi* (DENNY) y *W. ocellata* (PIAGET), así como también, sobre los roedores fosoriales (Geomyidae) *Geomydoecus (Geomydoecus) mobilensis* PRICE y *G. (G.) scleritus* (MCGREGOR).

Summary

On a mass infestation of *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) (Insecta, Phthiraptera, Ischnocera, Bovicolidae) on an alpaca *Vicugna vicugna* forma *pacos* in Thüringen (Germany), with remarks on parthenogenesis in animal lice

After a short review about the lice occurring on camelids a report is given about the following gradation.

A female alpaca which had been imported into Germany from northern Chile in 2002, living in an outdoor enclosure in Mankenbach in the Thüringer Wald area of central Germany, was, in the spring of the same year, found to be heavily infested with the biting louse *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW, 1866). The extremely heavy mass propagation of *B. breviceps* began a few months after the alpaca was imported; the animal showed no external signs of illness. The owner decided to shear the alpaca completely and we were able to carefully examine a handful of the tufts of hair. This was found to contain 231 female lice, only 2 males, 637 larvae of all stages, and over 500 nits and husks. Extrapolated to the entire pelage of the alpaca, this would mean that at the height of the infestation hundreds of thousands of this species of biting louse were present. The sex ratio discovered is a renewed indication of parthenogenic reproduction in *B. (L.) breviceps*, of which only a single male (from 1880, in the PIAGET collection) was known until now. No similar case of a mass infestation of biting lice on an alpaca has been reported, neither from South America nor from any other part of the world.

On the basis of numerous findings (by their method of collection known to be uncontaminated), the lack or relative rarity of males in only 11 species of Trichodectocera (= 2.9 % of spp. & ssp.) almost certainly confirms thelytoky (obligatory parthenogenesis) as the dominant method of reproduction within the Phthiraptera. Apart from *Bovicola (Lepikentron) breviceps*, these are *Bovicola (Bovicola) bovis* (L.) living on cattle, goats, antelopes, etc. (Bovidae), *B. (B.) longicornis* (NITZSCH), *B. (B.) concavifrons* (HOPKINS), *B. (B.) tarandi* (MjöBERG) and *B. (B.) tibialis* (PIAGET) on deer (Cervidae), *Werneckiella equi* (DENNY) and *W. ocellata* (PIAGET) on horses (Equidae), and *Geomydoecus (Geomydoecus) mobilensis* PRICE and *G. (G.) scleritus* (MCGREGOR) living on pocket gophers (Geomyidae). Some aspects of parthenogenesis at the Phthiraptera are discussed.

Keywords: animal lice, Alpaca, gradation, parthenogenesis.

Zur Ordnung der Paarhufer (Artiodactyla) gehören die Kamele (Camelidae), von denen je zwei natürlich vorkommende Arten einerseits in Südamerika und andererseits in Afrika und Asien leben. Aus ihnen sind domestizierte Formen hervorgegangen, die man seit kurzem sogar als eigene Arten auffasst (DUFF & LAWSON 2004). In Südamerika ist das Alpaka (neben dem Lama *Lama guanicoe* forma *glama*) eines dieser Haustierformen. Es stammt vom Vikunja *Vicugna vicugna* (MOLINA, 1783) ab (CLUTTON-BROCK 1999),¹ das heute noch offenes Grasland auf dem Altiplano (> 3 500 m ü. NN) der Anden von Süd-Peru, West-Bolivien, Nord-Chile und NW-Argentinien besiedelt (EISENBERG & REDFORD 1999). Die Haltung der Alpakas (vor allem wegen ihrer Wolle) ist für die dort lebenden Menschen seit Alters her von großer Bedeutung. Auch

außerhalb Südamerikas werden Alpakas im zunehmenden Maße gehalten (Abb. 1). Deshalb genießt das Interesse an wachsender Kenntnis über seine Parasitenfauna besondere Beachtung (ANONYMUS 1997, CASTRO & CICCHINO 1998, GONZÁLEZ-ACUÑA et al. 2006, LEGUÍA 1991).

Die Urheimat der heutigen Cameliden ist Nordamerika, wo sich im Jung-Tertiär ihr Hauptstamm in Kamele und Lamas spaltete. Im

¹ Lange Zeit wurde die Auffassung vertreten, daß Alpaka (früher oft gebrauchter wissenschaftlicher Name »*Lama pacos*«) als auch Lama (»*Lama glama*«) domestizierte Formen des Guanakos *Lama guanicoe* seien. Eine andere Hypothese besagt, daß das Alpaka ein Kreuzungsprodukt aus Lama bzw. Guanako einerseits und aus Vikunja andererseits ist (BONACIC & FRANKLIN 2002).

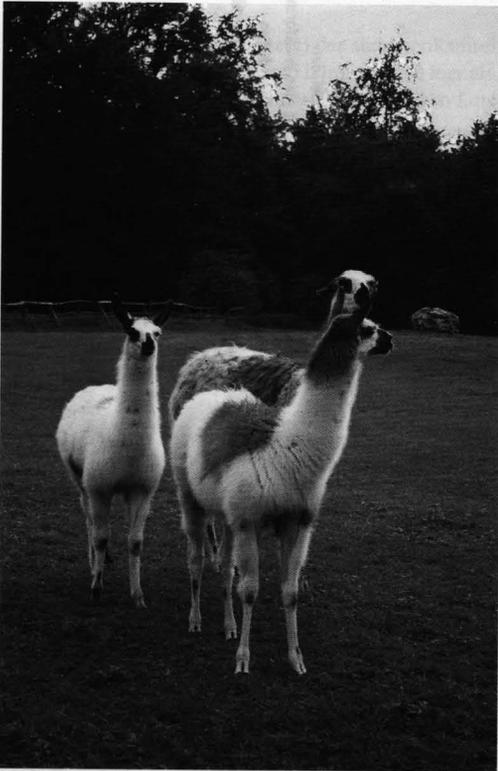


Abb. 1. Alpakas *Vicugna vicugna* forma *pacos* in einer Freihaltung an der Fasanerie bei Schwarzburg/Thüringer Wald (Deutschland). – Foto: FRANZISKA MEY, 2006.

Pliozän-Pleistozän gelangten die Kamele über die Beringstraße nach Eurasien und Afrika, die Lamas über den Isthmus von Panama nach Südamerika, während ihre Ahnen in Nordamerika wenig später ausstarben (THENIUS 1980, s. Abb. 2). Ein tertiäres Erbe ihrer gemeinsamen Abstammung ist die Läusegattung *Microthoracius* FAHRENHOLZ.²

Die südamerikanischen Cameliden beherbergen ein recht kleines, doch eigentümliches Ensemble von Tierläusen, und zwar – nach bisheriger Kenntnis – eine ischnozere Haarlingsart und drei Läusearten (Tab. 1). *Microthoracius* besitzt lediglich in *M. cameli* (L.) vom Dromedar *Camelus dromedarius* eine Art, die nur außerhalb der Neuen Welt vorkommt, und *Lepikentron*³ ist monotypisch.

Bovicola (Lepikentron) breviceps wurde zuerst in Deutschland bekannt, nachdem RUDOW (1866) Männchen und Weibchen von einem Lama aus dem Zoo Hamburg erhalten und erstmals beschrieben hatte. TASCHENBERG (1882) untersuchte zwei Weibchen dieser Herkunft und ein

weiteres aus der GURLT-Sammlung der »Berliner Thierarzeneischule«, die KÉLER (1938) für die Begründung seiner Gattung *Lepikentron* diente. Hier soll erneut über einen bemerkenswerten *breviceps*-Befund in Deutschland berichtet werden. Wir nehmen dies zum Anlaß, im weiteren der Arbeit auf das seltene Phänomen der Parthenogenese bei Tierläusen einzugehen.

Ein Fall von Massenvermehrung bei *Bovicola (Lepikentron) breviceps*

Am 23. 8. 2003 untersuchten wir in einer privaten Tierhaltung in Mankenbach (Landkreis Saalfeld-Rudolstadt) im Thüringer Wald eine Alpaka-Stute, die im Frühsommer desselben Jahres aus Nord-Chile importiert worden war. Auf Träger und Rücken des Tieres konnten wir ohne langes Suchen stichprobenartig Weibchen, Larven und Nisse von *Bovicola (Lepikentron) breviceps* nachweisen und einige davon sammeln (Abb. 3–4). Hintergrund für diese gezielte Aktion war die Information der Halterin, daß auf diesem Alpaka im Frühsommer eine Massenvermehrung offenbar dieser Haarlingsart stattgefunden hatte. Deshalb hatte man sich auch entschlossen, das traumatisiert wirkende, inzwischen aber wieder verhaltensnormale Tier vollkommen zu scheren, was mit einer chemischen Behandlung des Haarkleides verbunden wurde. Eine Handvoll der aufbewahrten Schur stellte uns die Alpaka-Halterin zur Verfügung. Nach Untersuchung der Schur-Probe wie auch kurzer Musterung der an Ort und Stelle verbliebenen Wolle konnten wir uns selbst ein ungefähres Bild vom Ausmaß dieser Gradation machen, die uns ohne Übertreibung geschildert worden war. Bei genauerer Betrachtung des Alpakas vor der Behandlung hatte es in und auf dessen Fell nur so von kleinen Tierchen gewimmelt. Die etwa 15 cm haarlängige Schur war mit unzähligen Nissen und Eihülsen

² Für *Bovicola (Lepikentron)* läßt sich ein solch altes Erbe nicht postulieren, da nur die südamerikanischen Cameliden von der offenbar einzigen Art dieser Untergattung besiedelt werden. Deshalb spekuliert KIM (1984 b), daß *Lepikentron* erst nach der Kolonisierung Südamerikas auf den »Lamas« heimisch wurde.

³ *Lepikentron* KÉLER ist als Synonym von *Damalinea* Mjöberg oder *Bovicola* Ewing betrachtet, aber von LYAL (1985) als Subgenus von *Bovicola* revalidiert worden. Möglicherweise kommt *Lepikentron* aber doch Gattungsstatus zu, den ihr KÉLER (1938) ursprünglich eingeräumt hatte.

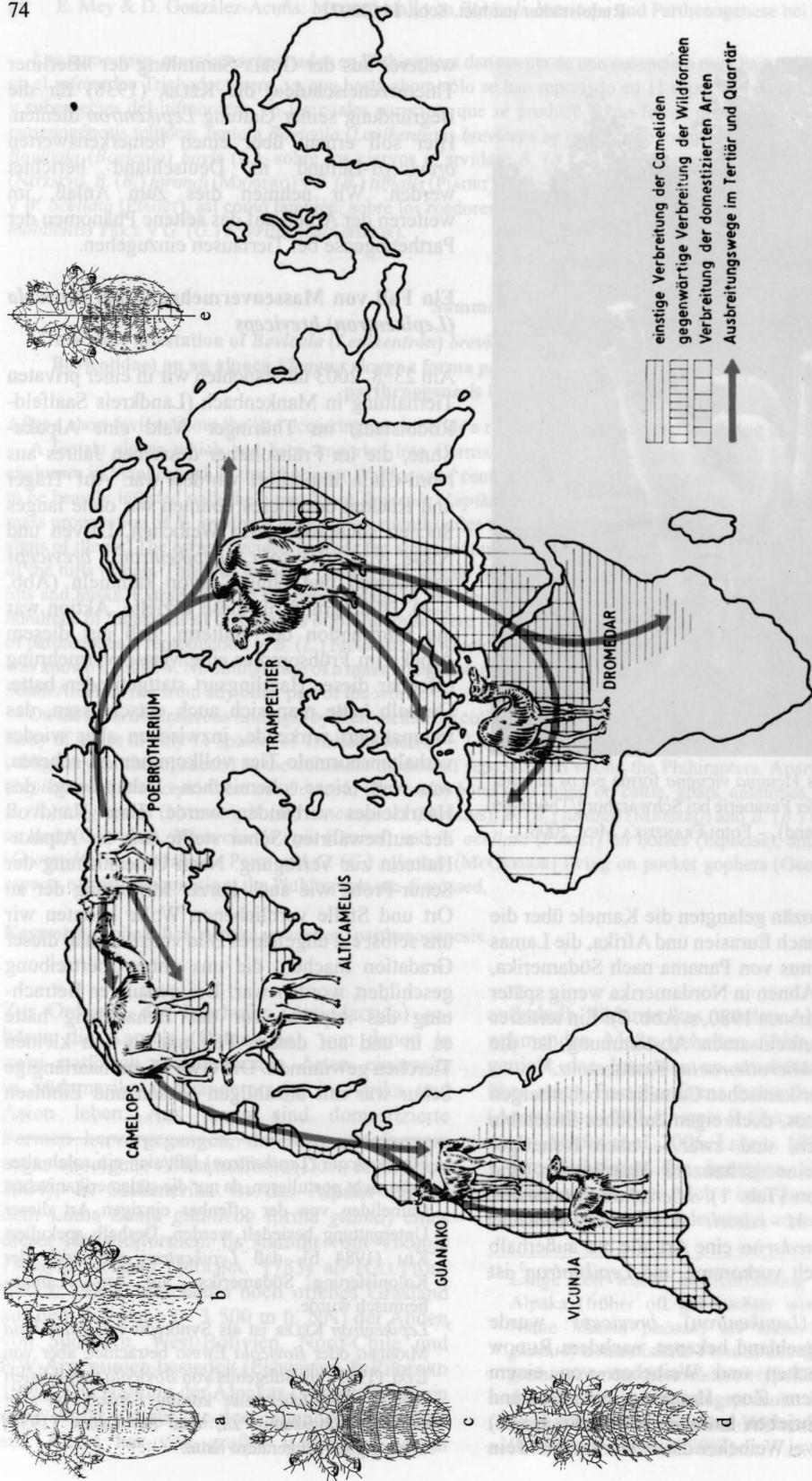


Abb. 2. Vorkommen und Ausbreitung vor 2–3 Millionen Jahren und gegenwärtige Verbreitung der Cameliden. Das Dromedar *Camelus dromedarius*, von dem keine Wildform bekannt ist, ist inzwischen auch in Australien heimisch. Aus THENIUS 1980: Abb. 93. Von den südamerikanischen Vertretern sind bisher vier, von den altweltlichen nur eine Tierlaus-Art bekannt (vgl. Tab. 1). A: *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (1,6 mm), b: *Microthoracius minor* (1,2 mm), c: *M. praelongiceps* (3,1 mm), d: *M. mazzai* (3,2 mm), e: *M. cameli* (2,8 mm). Alles ♂ mit Angabe der Körpergröße (a–e aus WERNECK 1933, 1934, 1935, 1936).

Tabelle 1.

Die Tierlaus-Arten (Phthiraptera) der südamerikanischen Cameliden und Meldungen über ihr Vorkommen. Die domestizierten Formen Alpaka und Lama werden hier als forma ihren (nach DUFF & LAWSON 2004) wildlebenden Ahnen Vikunja *Vicugna vicugna* (MOLINA) und Guanako *Lama guanicoe* (MULLER) zugeordnet.

Spezies	Wirt (* = Kennwirt)	Geographisches Vorkommen (Quelle)
Ischnocera, Bovicolidae		
1. <i>Bovicola (Lepikentron) breviceps</i> (Rudow, 1866)	* <i>Lama guanicoe</i> f. <i>glama</i>	Deutschland: Zoo Hamburg, Berlin (Rudow 1866, Taschenberg 1882, Kéler 1938)
	<i>Vicugna vicugna</i> f. <i>pacos</i>	Peru: Pachacayo (Werneck 1950), USA: Zoological Park Washington (Werneck 1950) Argentinien: Jujuy Prov., Abra Pampa (Werneck 1950)
	<i>Lama guanicoe</i>	Deutschland: Thüringen, Mankenbach (Mey & González-Acuña 2007) Chile: Visviri (González-Acuña et al. 2007) Niederlande: Zoo Rotterdam (Piaget 1885);
Anoplura, Microthoraciidae		
2. <i>Microthoracius praelongiceps</i> (Neumann, 1909)	* <i>Lama guanicoe</i>	Bolivien: Choquecomato (Neumann 1909)
	<i>Lama guanicoe</i> f. <i>glama</i>	Argentinien: Jujuy Prov., Catalina (Werneck 1933) Südafrika: Zoological Garden of Onderstepoort (Ferris 1951)
	<i>Vicugna vicugna</i> f. <i>pacos</i>	Chile (Alcaíno & Gorman 1999) Peru: Puno (Büttiker 1967)
3. <i>Microthoracius mazzai</i> Werneck, 1932	* <i>Lama guanicoe</i> f. <i>glama</i>	Peru (zit. nach Durden & Musser 1994)
	<i>Vicugna vicugna</i> f. <i>pacos</i>	Argentinien: Jujuy Prov., Catalina (Werneck 1932, 1933) Bolivien: Choquecomato (Neumann 1909, siehe Ferris 1951) USA: Zoological Park Washington (Ferris 1935)
	<i>Vicugna vicugna</i>	Peru: Puno (Büttiker 1967) Chile: Visviri (González-Acuña et al. 2007)
4. <i>Microthoracius minor</i> Werneck, 1935	* <i>Vicugna vicugna</i> f. <i>pacos</i>	Argentinien: Jujuy Prov., Abra Pampa (Werneck 1935)
	<i>Lama guanicoe</i> f. <i>glama</i>	Argentinien: Jujuy Prov., Abra Pampa (Werneck 1935)
	<i>Vicugna vicugna</i>	Peru (zit. nach Durden & Musser 1994)

(Abb. 5) und Kerfen (Abb. 6) besetzt. Auf der genauer untersuchten Handvoll Fell konnten 231 Weibchen, nur 2 Männchen und 637 Larven aller Stadien sowie über 500 Nisse (Abb. 7) und Hülsen (= Eier ohne Deckel) nachgewiesen werden. Auf das gesamte Haarkleid des Alpakas hochgerechnet, mochten sich auf dem Höhepunkt der Massenvermehrung einige Hundert Tausend Haarlinge auf diesem Tier befunden haben! Andere Ektoparasiten wurden nicht festgestellt. Ein ähnlicher Fall einer Massenvermehrung von *breviceps* auf einem Alpaka ist uns nicht bekannt.

Das bei dieser Gradation nach einer Stichprobe festgestellte Geschlechterverhältnis bei *breviceps*

von 1 : 115,5 weist deutlich darauf hin, daß das zur Entfaltung gekommene Vermehrungspotential in erster Linie über parthenogenisierende Weibchen erreicht worden ist. Welche Bedeutung den Männchen bei der Massenvermehrung beizumessen ist, läßt sich ohne authentische Beobachtungen nicht einschätzen. Unklar bleibt, ob die Männchen die Fähigkeit besitzen, sich bisexuell fortzupflanzen.

Unter Berücksichtigung von RUDOWS (1866) und PIAGETS (1885) Angaben wäre der hier vorgestellte Neufund nach über 150 Jahren offenbar der dritte Nachweis von *breviceps*-Männchen.

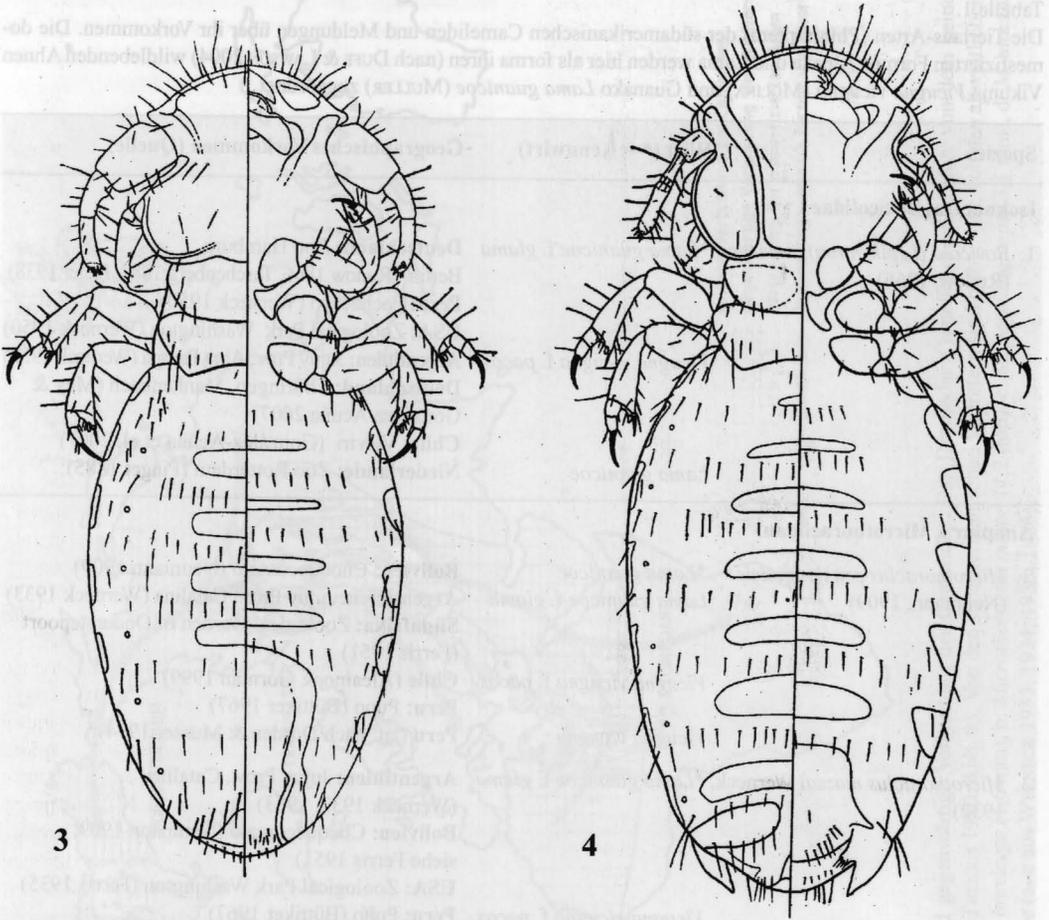


Abb. 3–4. *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) ex *Lama guanicoe*. Aus WERNECK (1936). 3: ♂ (nach typischen ♂ von »*Trichodectes inaequalemaculatus* PIAGET, 1885«). 4: ♀.



Abb. 5–6. Schur-Probe mit zahlreichen Eiern und Eihülsen (5) und Larven und vor allem Imagines (6) von einer *Bovicola (Lepikentron) breviceps*-Gradation auf einem Alpaka *Vicugna vicugna* forma *pacos* in Mankenbach/Thüringer Wald (Deutschland) im Sommer 2003. – Fotos: D. GONZÁLEZ-ACUÑA, 23. 8. 2003.

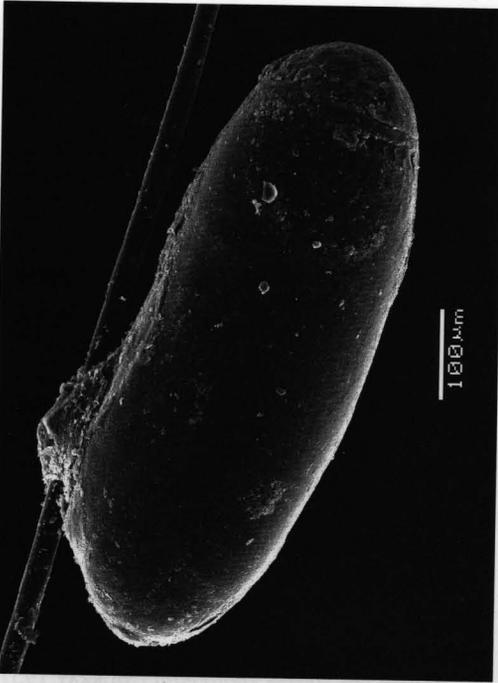


Abb. 7. Ei (Niß) von *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) ex *Vicugna vicugna forma pacos* von Mankenbach/Thüringer Wald (Deutschland) im Sommer 2003. Auffallend ist, daß dem Ei offenbar erhebliche Strukturen des Mikropylapparates fehlen, wenn sie nicht durch die Insektizid-Behandlung zerstört wurden. – REM-Aufnahme: RAUL ALARCON (Universidad de Concepción, Chile).

Der Kennwirt von *B. breviceps* (RUDOW) ist *Lama guanicoe forma glama* (= *Lama glama* nach DUFF & LAWSON 2004). Auf RUDOWSchen Typus- und weiterem Kennwirtmaterial, leider alles nur weibchen, gründen sich TASCHENBERGS (1882) und KÉLERS (1938) Beschreibungen. WERNECK (1936) gibt die bisher ausführlichste, das Männchen mit einschließende Beschreibung von *B. breviceps* (s. Abb. 2–3, 8–9), wobei ihm die Typen von »*Trichodectes inaequalemaculatus* PIAGET, 1885« ex *Lama guanicoe* zur Verfügung standen. Obwohl PIAGET (1885: 89) ausdrücklich hervorhebt, daß »*T. inaequalemaculatus*« mehr als eine Varietät von *breviceps* sei, kommt WERNECK (1936) nicht umhin, jene mit dieser zu synonymisieren und auch argentinische Funde auf *Vicugna vicugna forma pacos* zu *breviceps* zu stellen.⁴ Nach dem

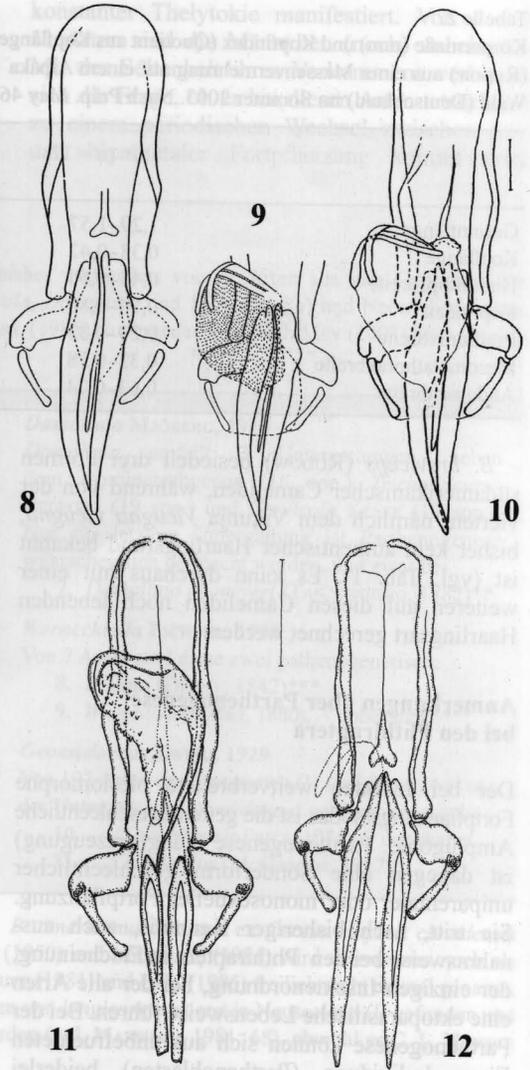


Abb. 8–12. Männliches Genitale von *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) von ein und demselben in Abb. 3 gezeigten Individuum (8–10) ex *Lama guanicoe* und von zwei anderen (11–12) ex *Vicugna vicugna forma pacos*. 8–9: Aus WERNECK (1936). 10: Aus LYAL (1985). 11: dorsal, Präputialsack deutlich ausgebildet, Mesomeren spitzen abgebrochen, nach Präp. M. 4672. e 12: ventral, Präputialsack im Präparat kaum sichtbar, nach Präp. M. 4672. f; original, del. E. MEY (Maßstab 0,1 mm).

Vergleich mit den ausführlichen morphologischen Beschreibungen von WERNECK (1936), KÉLER (1938) und LYAL (1985) handelt es sich auch im hier vorgestellten Fall um *B. breviceps* (s. Abb. 3–4, 8–12, Tab. 2).

⁴ Zur vollständigen Synonymie von *B. breviceps* (RUDOW, 1866) siehe WERNECK (1950) und ferner LYAL (1985).

Tabelle 2.

Körpermaße (mm) und Kopfindex (Quotient aus Kopflänge : Hinterkopfbreite) von *Bovicola (Lepikentron) breviceps* (RUDOW) aus einer Massenvermehrung auf einem Alpaka *Vicugna vicugna* forma *pacos* in Mankenbach/Thüringer Wald (Deutschland) im Sommer 2003. Nach Präp. Mey 4672. a-f. - \bar{x} = arithmetisches Mittel.

	♀♀ (n = 12)	\bar{x}	♂, e	♂, f
Gesamtlänge	1,29–1,57	1,45	1,35	1,35
Kopflänge	0,38–0,42	0,40	0,39	0,38
Hinterkopfbreite	0,45–0,50	0,48	0,48	0,45
Kopfindex	0,76–0,88	0,83	0,81	0,84
Prothoraxbreite	0,29–0,33	0,31	0,30	0,30
Mesometathoraxbreite	0,33–0,38	0,36	0,35	0,33
Abdomenbreite	0,63–0,74	0,68	0,63	0,62

B. breviceps (RUDOW) besiedelt drei Formen südamerikanischer Cameliden, während von der vierten, nämlich dem Vikunja *Vicugna vicugna*, bisher kein authentischer Haarlingsfund bekannt ist (vgl. Tab. 1). Es kann durchaus mit einer weiteren auf diesen Cameliden noch lebenden Haarlingsart gerechnet werden.

Anmerkungen über Parthenogenese bei den Phthiraptera

Der bei Insekten weitverbreitete plesiomorphe Fortpflanzungsmodus ist die getrenntgeschlechtliche Amphigonie. Parthenogenese (Jungfernzeugung) ist dagegen eine Sonderform geschlechtlicher uniparentaler oder monosexueller Fortpflanzung. Sie tritt, nach bisheriger Kenntnis, auch ausnahmsweise bei den Phthiraptera in Erscheinung, der einzigen Insektenordnung, bei der alle Arten eine ektoparasitische Lebensweise führen. Bei der Parthenogenese können sich aus unbefruchteten Eiern Individuen (Parthenoblasten) beiderlei Geschlechts entwickeln. Nach dem Fehlen oder der außerordentlichen Seltenheit von Männchen mancher Tierlaus-Arten tritt offenbar bei ihnen nur die Thelytokie auf. Bei dieser Form der Jungfernzeugung entstehen aus unbefruchteten Eiern stets oder fast nur Weibchen. Thelytoke Parthenogenese ist innerhalb der Phthiraptera bisher nur für die Trichodectocera (Haarlinge) belegt und dort als phylogenetisch junge Erwerbung in mindestens 6 Artengruppen unabhängig voneinander entstanden (Tab. 3).

KIM (1985 a: 43) erwähnt mutmaßlich Arrhenotokie als biologisch vorteilhafte Fortpflanzungsform für die Trichodectocera. Bei diesem Modus ergeben sämtliche Parthenoblasten Männchen, während aus den befruchteten Eiern Weibchen entstehen. Für das Auftreten

arrhenotoker Parthenogenese bei den Phthiraptera gibt es allerdings keinen stichhaltigen Hinweis. Der entsprechende Nachweis wird sich wohl ohne zielgerichtete Untersuchung schwer erbringen lassen.

Experimentell wurde Jungfernzeugung bei Phthiraptera zuerst von MATTHYSSE (1944) beim Rinderhaarling *Bovicola bovis* nachgewiesen, später auch bei *Werneckiella equi* (MURRAY 1957, 1963). Jedoch schon WEBER (1954) führt beide Arten als Beispiele für Parthenogenese bei den Mallophagen an.

Zuvor war Parthenogenese bereits von PFLEGER (1929) wegen der häufig festgestellten Seltenheit der Männchen bei der Singvogel-Federlingsgattung *Ricinus* in Erwägung gezogen worden.⁵ Dieser Auffassung schließt sich nach Zusammenstellung weiterer Befunde EICHLER (1963) an und vermutet für *Ricinus* (und die Verwandten *Trochiliphagus* und *Trochiloecetes* auf Kolibris) fakultativen Parthenogenismus. BAUM (1968) bestätigt zwar grundsätzlich das von den Weibchen deutlich dominierte Geschlechterverhältnis auch bei *Ricinus elongatus ernstlangi* (mit 1 : 6,23), sieht es darin aber, wie später auch NELSON (1972), nicht mit Parthenogenese in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Für das Auftreten von Parthenogenese bei *Ricinus* gibt es in der Tat bis heute außer schwachen Indizien keinen schlüssigen Beweis.⁶

⁵ In der Zusammenstellung von EICHLER (1936) über die Biologie der Federlinge ist noch nirgends von Parthenogenese die Rede.

⁶ Nach BAUM (1968) scheint die postembryonale Entwicklung der Männchen von *Ricinus elongatus ernstlangi* EICHLER etwa zwei Tage eher zum Abschluß zu kommen als bei den Weibchen, deren Lebenserwartung um 100 Tage liegt, während die der Männchen mit ca. 76 Tagen deutlich kürzer ist.

Die Beweislast für die 11 in Tabelle 3 aufgeführten Arten ist allerdings so groß, daß an ihrer uniparentalen Fortpflanzung nicht zu zweifeln ist (so PRICE 1975 und PRICE & TIMM 1979 für *Geomydoecus*). Offenbar handelt es sich dabei um obligatorische Parthenogenese, die sich in

konstanter Thelytokie manifestiert. Von 4 der 11 Arten sind die Männchen (noch) unbekannt. Mit der Seltenheit ihres Vorkommens verbindet sich die Frage, ob es bei diesen Arten tatsächlich zu einem periodischen Wechsel zwischen uni- und biparentaler Fortpflanzung kommt oder

Tabelle 3.

Parthenogenetische Fortpflanzung bei Phthiraptera ist bisher wenigstens von 11 Arten aus vier Gattungen der Trichodectocera bekannt, die zu den Bovicolidae (*Bovicola*, *Damalinia* und *Werneckiella*) und Neotrichodectidae (*Geomydoecus*) gehören. Generische Gliederung nach LYAL (1985), supergenerische nach MEY (2003). Von welcher Art das Männchen (noch) unbekannt ist, ist angegeben.

***Bovicola* EWING, 1929**

Bovicola wird in 5 Untergattungen geschieden. Davon sind drei ohne eine parthenogenisierende Art, nämlich *Holakartikos* KÉLER (1 sp.), *Spinibovicola* LYAL (2 spp.) und *Bisonicola* LYAL (2 ssp.).

Dagegen vermehren sich die einzige Art der Untergattung *Lepikentron* KÉLER,

1. *Bovicola breviceps* (RUDOW, 1866), und von 11 Arten der Untergattung *Bovicola* die folgenden 5 vorwiegend parthenogenetisch:
2. *Bovicola bovis* (LINNAEUS, 1758)
3. *Bovicola concavifrons* (HOPKINS, 1960)
4. *Bovicola longicornis* (NITZSCH, 1818)*
5. *Bovicola tarandi* (MJÖBERG, 1910). ♂ unbekannt.
6. *Bovicola tibialis* (PIAGET, 1880). ♂ unbekannt.

***Damalinia* MJÖBERG, 1910**

Damalinia umfaßt 3 Untergattungen, neben dem Nominatsubgenus (16 spp.) *Tricholipeurus* BEDFORD (19 spp.) und *Cervicola* KÉLER (13 spp.). Nur für letztere Untergattung ist Parthenogenese wahrscheinlich gemacht worden, und zwar bei

7. *Damalinia m. meyeri* (TASCHENBERG, 1882)**

***Werneckiella* EICHLER, 1940**

Von 7 Arten sind diese zwei parthenogenetisch:

8. *W. equi* (DENNY, 1842)***
9. *W. ocellata* (PIAGET, 1880). ♂ unbekannt.****

***Geomydoecus* EWING, 1929**

Von 102 Arten und Unterarten (!) sind diese zwei aus der Untergattung *Geomydoecus* parthenogenetisch:

10. *G. mobilensis* PRICE, 1975. ♂ unbekannt.
11. *G. scleritus* (MCGREGOR, 1917)

* In *Bovicola longicornis* ex *Cervus* [e.] *elaphus* ist *B. americanus* JELLISSON ex *Cervus elaphus canadensis* als Synonym einbezogen. Von HOPKINS (1949), WERNECK (1950) und MARSHALL (1981) wird *americanus* noch als selbständige Art geführt, aber als solche von EMERSON & PRICE (1981) und LYAL (1985) freilich nicht einmal genannt, nachdem sie HOPKINS (1960) synonymisierte. Das Männchen von *longicornis* ist erst in Neuseeland (!) gefunden und von ANDREWS (1972) erstmals ausführlich beschrieben worden (vgl. MARSHALL 1981: 68), obwohl es C. L. NITZSCH schon gekannt haben dürfte (s. GIEBEL 1874: 61).

** LYAL (1985) erwähnt nicht für die Gattung *Damalinia* parthenogenetische Vermehrung. Diese ist aber zumindest für den Rehhaarling sehr wahrscheinlich. So fand KÉLER (1941) unter einer Aufsammlung von 22 ♀ das bis dato unbekanntes ♂, das er nach einem Individuum aus Pommern als erster beschrieb und dabei anmerkt: »... obgleich ich die mir vorgekommenen Weibchen schon nach Hunderten zähle« (l. c., p. 167). Von einem am 20. 5. 1983 bei Wittersroda (Jena/Thüringen) geschossenen Reh sammelte Prof. Dr. K. HELMECKE neben 60 ♀ und 2 Larven nur 2 ♂ (nach Präp. Mey 3066. a-o).

*** MOREBY (1978) synonymisiert *Bovicola hemioni* BLAGOVESHCHENSKY, 1967 mit *Werneckiella equi* (DENNY), betont aber »a greater proportion of males on *Equus hemionus kulan* (18.75 %) indicates that lice populations on *E. caballus* and *E. hemionus kulan* are genetically distinct to some extent« (l. c., p. 401). Das deutet darauf hin, daß der Kulanhaarling sich nicht parthenogenetisch vermehrt und sich darin vom Pferdehaarling unterscheidet. Auch wenn MOREBY (1978) betont, die »statistical data« zeigten, daß *hemioni* von *equi* morphologisch nicht zu unterscheiden sei (ihm standen ein paratypisches ♂ und 6 paratypische ♀ von *hemioni* zur Verfügung), dürften damit Zweifel an der Richtigkeit seiner Entscheidung angebracht sein, beide Formen für konspezifisch zu halten.

**** HOPKINS (1949: 412) erwähnt in Table III bei »*Damalinia ocellata*« ein Geschlechterverhältnis von 25 ♂ zu 62 ♀. Nach MOREBY (1978) und LYAL (1985) ist aber das Männchen von *Werneckiella ocellata* (PIAGET) unbekannt. Daher beruht die Angabe von HOPKINS l. c. (die von EICHLER 1963: 13 übernommen wurde) möglicherweise auf einem Irrtum (Druckfehler?). Wie MOREBY (1978) nachweisen konnte, handelt es sich bei *W. ocellata* um den Eselhaarling.

beide Vermehrungsformen in ein und derselben Generation auftreten. In diesen Fällen müsste man von fakultativer Parthenogenese sprechen. Offenbar können die Männchen wie die Weibchen Parthenoblasten sein, die ihre Fähigkeit zur fruchtbaren Kopulation nicht verloren haben. Ein anderer Weg würde zur Eliminierung der Männchen führen. Welcher Mechanismus dies verhindert, daß Männchen schließlich vollkommen entbehrlich werden, ist unbekannt.

Fakultative und obligatorische thelythoke Parthenogenese tritt bei den verwandten, sämtlich freilebenden Psocoptera offenbar häufiger auf und ist von Arten aus allen drei Unterordnungen (Trogimorpha, Troctomorpha und Psocomorpha) bekannt (GÜNTHER 1974, 2003, v. KÉLER 1953).

Bei sieben, vermutlich aber allen 11 parthenogenisierenden Trichodectocera-Arten besitzen die Männchen kräftige Klammerantennen, die ihre Form der Funktion des Festhaltens des Weibchens vor und während der Kopulation verdankt. Weil Klammerantennen bei den Ischnozera geradezu ein Merkmal für biparentale Fortpflanzung sind, kann sich Parthenogenese nur sekundär bei ihnen entwickelt haben. Der Selektionsdruck auf das Merkmal »Greif- und Klammerantenne« wird unter dieser Bedingung allerdings erheblich abgeschwächt und könnte in der Evolution morphologische Veränderungen an diesem nach sich ziehen. Jedenfalls muß man sich die Frage stellen, was mit der Greif- und Klammerantenne der Männchen in der weiteren Entwicklung geschieht, wenn bei ihnen der ursprüngliche Zusammenhang zwischen Form und Funktion infolge vorwiegend parthenogenetischer Fortpflanzung bedeutungslos geworden ist.

Auf noch ein anderes Phänomen soll hier hingewiesen werden. Von zwei sich uniparental fortpflanzenden Artenpaaren ist bekannt, daß sie ein und dieselbe Wirtart besiedeln. Im ersten Fall handelt es sich um *Bovicola (Bovicola) longicornis* und *B. (B.) concavifrons*, die vom holarktischen Rothirsch *Cervus elaphus* L. bekannt sind. Sie kommen synhospital, aber (bisher) nicht auf ein und dem selben Wirtsindividuum vor (HOPKINS 1960). *B. concavifrons* lebt auf dem Wapiti, den man heute meist nicht mehr als eigene polymorphe

Art (*Cervus canadensis* spp.), sondern nur als Form vom paläarktischen Rothirsch auffaßt,⁷ und ist bisher in freier Wildbahn nur in Nordamerika nachgewiesen. In Europa, und zwar im Zoo von Amsterdam, ist *concavifrons* nur einmal auf *C. elaphus* festgestellt worden (HOPKINS 1960, WERNECK 1950). Dagegen sind zahlreiche Funde von *longifrons* sowohl aus Nordamerika als auch Europa bekannt. Aus dieser Konstellation scheinen interessante zoogeographische, taxonomische und entwicklungsgeschichtliche Fragestellungen über beide Haarlingsarten zu erwachsen, die deutlicher werden würden, wenn sie sich auf umfassenderes als bisheriges Tatsachenmaterial (z. B. auch aus Asien) gründeten.

In einem viel kleineren Areal, nämlich dem Südosten der USA, in den Bundesstaaten Florida, Georgia und Alabama, lebt die polymorphe Taschenratte *Geomys pinetis* RAFINESQUE, die synhospital von den zwei sich parthenogenetisch vermehrenden Haarlingen *Geomydoecus (Geomydoecus) scleritus* und *G. (G.) mobilensis* besiedelt wird. Beide Arten kommen auf der Wirtsspezies *mobilensis* gemeinsam vor, während auf sieben anderen bisher nur *G. scleritus* nachgewiesen wurde (PRICE 1975, PRICE et al. 2003). Dieser Fall ist auch deshalb so bemerkenswert, weil er eine absolute Ausnahme unter den bestens untersuchten artenreichen Haarlingen der Taschenratten darstellt (s. Tab. 3).

Daß Parthenogenese innerhalb der Tierläuse nur bei Haarlingen auftritt, bedeutet vielleicht eine systematische Besonderheit der Trichodectocera. Bei der »Schwestergruppe« der Phthiraptera, die Psocoptera, scheint sie jedenfalls nicht auf eine bestimmte systematische Gruppierung beschränkt geblieben zu sein. Auf die Entdeckung weiterer Fälle von Parthenogenese bei den Tierläusen dürfen wir gespannt sein.

Dank

Für die Übersetzung der Zusammenfassung ins Englische danken wir BRIAN HILLCOAT (Neuss). Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) danken wir für die Unterstützung unserer Arbeit.

Literatur

- ⁷ Während DUFF & LAWSON (2004) dieser Meinung sind, die an der von WILSON & REEDER (1993) festhält und auch von CORBET & HILL (1991) und NOWAK (1990) vertreten wird, fassen COCKERILL & GEIST (2002) den in Nordamerika und Zentral- und Ostasien vorkommenden Wapiti als eigene in 13 Unterarten gegliederte Art (*Cervus canadensis*) auf.
- ALCAÍNO, H. & T. GORMAN (1999): Parasitos de los animales domesticos en Chile. – Parasitol. día. 23 (1–2), 33–41.
- ANDREWS, J. R. H. (1971): Description of the hitherto unknown males of *Damalinea longicornis* (NITZSCH, 1818) and *Damalinea hemitragi* (CUMMINGS, 1916)

- Trichodectidae; Mallophaga. - Journal of Natural History 6, 153-157.
- ANONYMUS (1997): V Censo Nacional Agropecuario. 1975-1976. - Instituto Nacional de Estadística (Santiago, Chile); 14 V. Aprox. 2657 pp.
- BAUM, H. (1968): Biologie und Ökologie der Amsel-federläuse. - Angewandte Parasitologie 9, 129-175 + 1 Tafel.
- BONACIC, C. & W. L. FRANKLIN (2002): Camels and Llamas. Pp. 496-499. - In: MACDONALD, D. (ed.): The New Encyclopedia of Mammals. - Oxford.
- BÜTTIKER, W. (1967): Nova descoberta de *Microthoracius mazzai* WERNECK (Haematopinidea, Anoplura) na Alpaca (*Lama pacos* L.). - Revista Brasileira de Entomologia 12, 159-162 + 1 Tab.
- CASTRO, D. del C. & A. C. CICCHINO (1998): Anoplura. Pp. 125-139. - En: MORRONE, J. J. & S. COSCARON (eds.): Biodiversidad de artrópodos Argentinos. - La Plata.
- CLUTTON-BROCK, J. (1999): A Natural History of Domesticated Mammals. 2nd edition. - Cambridge.
- COCKERILL, R. A. & V. GEIST: Deer species. Pp. 512-513. - In: MACDONALD, D. (ed.): The New Encyclopedia of Mammals. - Oxford.
- CORBET, G. B. & J. E. HILL (1991): A World List of Mammalian Species Third edition. - London.
- DUFF, A. & A. LAWSON (2004): Mammals of the World A Checklist. - London.
- DURDEN, L. A. & G. G. MUSSER (1994): The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distributions. - Bulletin of the American Museum of Natural History No. 218; 90 pp.
- EICHLER, W. D. (1936): Die Biologie der Federlinge. - Journal für Ornithologie 84, 471-505.
- (1963): Mallophaga. - Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Fünfter Band, III. Abteilung, 7. Buch, b) Phthiraptera. - Leipzig.
- EISENBERG, J. F. & K. H. REDFORD (1999): Mammals of the neotropics The central neotropics Volume 3 Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. - Chicago & London.
- EMERSON, K. C. & R. D. PRICE (1981): A host-parasite list of the Mallophaga on mammals. - Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America 12 (1); 72 pp.
- FERRIS, G. F. (1935): Contributions toward a Monograph of the Sucking Lice. Part VIII. - Stanford University Publications, University Series, Biological Sciences 2, 529-634 + 3 Plates.
- (& C. J. STOJANOVICH) (1951): The sucking lice. - Memoirs of the Pacific Coast Entomological Society (San Francisco) 1; X + 320 pp.
- GIEBEL, C. G. (1874): Insecta Epizoa. Die auf Säug-thieren und Vögeln schmarotzenden Insecten nach Chr. L. Nitzsch's Nachlass bearbeitet. - Leipzig.
- GONZÁLEZ-ACUÑA, D., I. CABEZAS, L. MORENO, D. DEL C. CASTRO (2007): Nuevos registros de Phthiraptera en *Lama pacos* Linnaeus, 1758 en Chile. - Archivos de Medicina Veterinaria (in press).
- GÜNTHER, K. K. (1974): Staubläuse, Psocoptera. 314 pp. - In: Dahl, F. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands, 61. Teil. - Jena.
- (2003): 19. Ordnung Psocoptera (Copeognatha, Corrodentia), Staubläuse und Flechtlinge. Pp. 296-308. - In: In: DATHE, H. H. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta, 2. Auflage. - Heidelberg/Berlin.
- HOPKINS, G. H. E. (1949): The host-associations of the lice of mammals. - Proceedings of the Zoological Society of London 119, 387-604.
- (1960): Notes on some Mallophaga from mammals. - Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology 10, 75-95.
- KÉLER, S. (1938): Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen I. Teil: Überfamilie der Trichodectoidea. - Nova Acta Leopoldina, Abhandlungen der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinisch Deutschen Akademie der Naturforscher, Neue Folge 5, 395-467.
- (1941): Ein Beitrag zur Kenntnis der Mallophagen und Anopluren nach einem Material des Naturkundemuseums der Stadt Stettin. - Stettiner entomologische Zeitung 102 (2), 165-176.
- KÉLER, S. VON (1953): Staubläuse. - Die Neue Brehm-Bücherei (Leipzig) 110; 48 pp.
- KIM, K. C. (1985 a): Evolutionary Relationships of Parasitic Arthropods and Mammals. Pp. 3-82. - In: KIM, K. C. (ed.): Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals. - New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- (1985 b): Parasitism and Coevolution Epilogue. Pp. 661-682. - In: KIM, K. C. (ed.): Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals. - New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- LEGUÍA, G. (1991): The Epidemiology and Economic Impact of Llama Parasites. - Parasitology Today 7, 54-56.
- LYAL, C. H. C. (1985): A cladistic analysis and classification of trichodectid mammal lice (Phthiraptera: Ischnocera). - Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology) 51 (3), 187-346.
- MARSHALL, A. G. (1981): The Ecology of Ectoparasitic Insects. - London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- MATTHYSSE, J. G. (1944): Biology of the Cattle Biting Louse and Notes on Cattle Sucking Lice. - Journal of Economic Entomology 37, 436-442.
- MEY, E. (2003): Ordnung Phthiraptera, Tierläuse, Lauskerfe. Pp. 308-330. - In: DATHE, H. H. (Hrsg.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta, 2. Auflage. - Heidelberg/Berlin.

- MOREBY, C. (1978): The biting louse genus *Werneckiella* (Phthiraptera: Trichodectidae) ectoparasitic on the horse family Equidae (Mammalia: Perissodactyla). – *Journal of Natural History* **12**, 395–412.
- MURRAY, M. D. (1957): The distribution of the eggs of mammalian lice on their hosts IV. The distribution of the eggs of *Damalinea equi* (DENNY) and *Haematopinus asini* (L.) on the horse. – *Australian Journal of Zoology* **5**, 183–187 + Plate I.
- (1963): Influence of temperature on the reproduction of *Damalinea equi* (Denny). – *Australian Journal of Zoology* **12**, 183–189.
- NELSON, B. C. (1972): A revision of the New World species of *Ricinus* (Mallophaga) occurring on Passeriformes (Aves). – University of California Publications in Entomology (Berkeley & Los Angeles) **68**; 175 pp.
- NEUMANN, L. G. (1909): Notes sur les Pédiculines. – *Archives de Parasitologie (Paris)* **13**, 497–537.
- NOWAK, R. M. (1991): Walker's Mammals of the World Fifth Edition Volume II. – Baltimore and London.
- PLEGER, K. (1929): Biologie der Mallophagen. – [Ungedruckte] Dissertation rer. nat. der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Deutschen Karls-Universität in Prag (304).
- PIAGET, E. (1885): Les Pédiculines. Essai Monographique, Supplement. – Leide.
- PRICE, R. D. (1975): The *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) of the southeastern USA pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). – *Proceedings of the Entomological Society Washington* **77**, 61–65.
- & K. C. EMERSON (1971): A revision of the genus *Geomydoecus* (Mallophaga: Trichodectidae) of the New World Pocket Gophers (Rodentia: Geomyidae). – *Journal of Medical Entomology* **8** (3), 228–257.
- , R. A. HELLENTHAL & R. L. PALMA (2003): World checklist of chewing lice with host associations and keys to families and genera. Pp 1–448. – In: PRICE, R. D., R. A. HELLENTHAL, R. L. PALMA, K. P. JOHNSON & D. H. CLAYTON (eds): The chewing lice: word checklist and biological overview. – Illinois Natural History Survey Special Publication **24**; x + 501 pp.
- & R. M. TIMM (1979): Description of the male of *Geomydoecus scleritus* (Mallophaga: Trichodectidae) from the Southeastern Pocket Gopher. – *Journal of Georgia Entomological Society* **14** (2), 162–165.
- RUDOW, F. (1866): Sechs neue Haarlinge. – *Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften* **27**, 109–112 + Taf. 5–7.
- TASCHENBERG, O. (1882): Die Mallophagen mit besonderer Berücksichtigung der von Dr. Meyer gesammelten Arten. – *Nova Acta der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinisch Deutschen Akademie der Naturforscher* **44**; 244 pp. + 7 Taf.
- THENIUS, E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere Eine historische Tiergeographie. 2., völlig neubearbeitete Auflage. – Jena.
- WEBER, H. (1954): Grundriss der Insektenkunde. 3., überarbeitete Auflage. – Stuttgart.
- WERNECK, F. L. (1932): Sbre uma nova especie de anoplura parasita da lhama. – *Revista Medico-Cirurgica do Brasil* **40**, 346–348.
- (1933): Sobre as especies de Anoplura parasitas da lhama. – *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* **27**, 21–32.
- (1935): *Microthoracius minor* e demais especies do mesmo genero (Anoplura, Haematopinidae). – *Revista de Entomologia (Rio de Janeiro)* **5**, 107–116.
- (1936): Contribuição ao conhecimento dos Mallophagos encontrados nos mamíferos sul-americanos. – *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro)* **31** (3), 391–590 + Est. 1.
- (1950): Os Malófagos de Mamíferos. Parte II: Ischnocera. (continuação de Trichodectidae) e Rhynchophthirina. – *Rio de Janeiro*; [vi] + 207 pp.
- WILSON, D. E. & D. M. REEDER (eds., 1993): *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. 2nd edition. – Washington and London.