

## Die Affenläuse der Gattung *Pedicinus*

VON HANS-JÜRIG KUHN & HERBERT W. LUDWIG

### Teil II

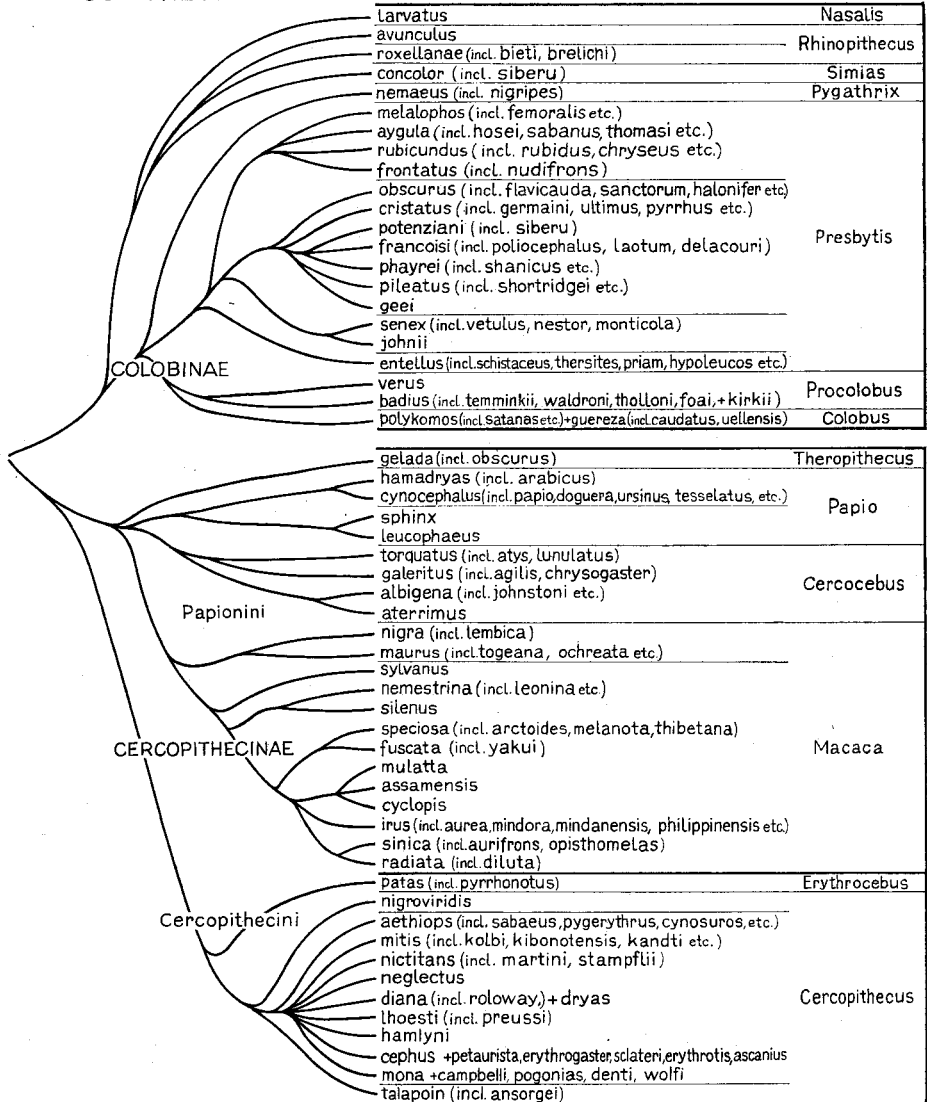
#### Kurze Übersicht über die Wirte von *Pedicinus*

Die Angehörigen der Gattung *Pedicinus* leben nur auf den meerkatzenartigen Affen (Cercopithecidae, Catarrhini, Primates), die in zahlreichen rezenten Arten über Afrika und Südasien verbreitet sind. Wir glauben, an dieser Stelle eine kurze Einführung in das System dieser Affen einflechten zu müssen, weil ohne sie manches in den folgenden Kapiteln schwer verständlich bleiben würde.

Das Stammbaumschema auf Seite 258 soll einen Überblick darüber geben, wie wir uns die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familie Cercopithecidae vorstellen. Wir sind uns über die hypothetische Natur dieses Schemas und über die vielen Möglichkeiten, einen zweidimensionalen Stammbaum falsch zu interpretieren, im klaren. So sagt nicht etwa die Nähe zweier Arten in der Artenliste rechts etwas darüber aus, für wie nahe verwandt wir die beiden halten, sondern nur die Entfernung der Aufspaltung der zu ihnen führenden Stammlinien. Diese Aufzweigungspunkte wiederum dürfen nicht als Festlegung eines geologischen Zeitpunktes der Trennung verstanden werden. Wir haben lediglich versucht, unserer gegenwärtigen Kenntnis über den Verwandtschaftsgrad Ausdruck zu geben. Alle fossilen Cercopithecidae wurden weggelassen. Sie tragen wenig zum Verständnis der Verwandtschaftsverhältnisse unter den rezenten Formen bei. Auf die vielen erst teilweise gelösten Probleme der systematischen Gliederung in Arten oder Unterarten beispielsweise bei manchen über weite Gebiete Afrikas verbreiteten Gruppen kann hier nicht näher eingegangen werden.

Die beiden Unterfamilien Colobinae und Cercopithecinae unterscheiden sich in vielen Merkmalen, erwähnt seien nur das Gebiß und der Bau des Magens; sie sind sicher seit langer Zeit getrennt. Sicher aber ist jede näher mit den anderen verwandt, als mit irgendeiner anderen bekannten Primatengruppe. Die Ursprünge beider sind unbekannt.

CERCOPITHECIDAE



Stammbaumschema 1

Deshalb sind auch die gelegentlich auftauchenden Spekulationen über die diphyletische Abstammung der Cercopithecidae irrelevant. Es müßte der Nachweis erbracht werden, daß die beiden heute lebenden Unterfamilien unabhängig voneinander außerhalb der Cercopithecidae wurzeln.

Angehörige der Colobinae (Schlankaffen) gelangen weniger häufig in Zoologische Gärten. Da aber alle vor 1934 beschriebenen *Pedicinus* von gefangengehaltenen Affen stammten, sind unter ihnen keine, die sicher von dieser artenreichen Affengruppe kommen. In den letzten Jahren wurden auf afrikanischen Colobinae systematisch Läuse gesammelt, nicht aber auf asiatischen. Deshalb steht einer großen Zahl bekannter *Pedicinus*-Formen von den wenigen afrikanischen Colobinae erst eine einzige Art gegenüber, die auf den vielen asiatischen Colobinae gefunden wurde. Wir werden unten diskutieren, ob für diese ungleiche Verteilung noch andere Faktoren verantwortlich gemacht werden können.

In der zweiten Unterfamilie (Cercopithecinae) unterscheiden wir die eigentlichen Meerkatzen aus Afrika südlich der Sahara (Tribus Cercopithecini) von einer zweiten Tribus (Papionini), die im gesamten Verbreitungsgebiet der Familie vorkommt.

Die Cercopithecini sind Tiere der Waldzone, eine Art ist aber auch in die Galeriewälder der Savanne (*Cercopithecus aethiops*), und eine zweite sogar bis in die Steppe vorgedrungen, wo sie zum Bodentier wurde (*Erythrocebus patas*).

Zur Tribus Papionini gehören die im wesentlichen afrikanischen Paviane, teils Hochgebirgstiere (*Theropithecus*), teils Savannen- und Steppenbewohner (*Papio hamadryas* und *Papio cynocephalus*), teils für den Regenwald charakteristische Affen (*Papio leucophaeus* und *Papio sphinx*). Ebenfalls den Regenwald bewohnen die afrikanischen Mangaben (*Cercocebus*). Die asiatischen und nordwestafrikanischen Makaken (*Macaca*) schließlich sind mit verschiedenen Formen vom Regenwald der Sundainseln bis zu den Höhenlagen Tibets in vielen Lebensräumen vertreten.

Wo im Stammbaumschema hinter einem Artnamen in Klammern ein zweiter steht, heißt das beispielsweise bei

*Erythrocebus patas* (incl. *pyrrhonotus*),

daß wir *pyrrhonotus* für eine Unterart von *patas* halten. Im Falle von

*Cercopithecus cephus* + *petaurista*

beispielsweise wollten wir zum Ausdruck bringen, daß *petaurista* eine sehr nahe verwandte Art ist, zu der wir aus Platzersparnisgründen keine eigene Linie geführt haben.

### Die Verbreitung von *Pedicinus* auf den Cercopithecidae

Im Stammbaum der Cercopithecidae auf Seite 258 sind 68 Arten der Familie Cercopithecidae aufgeführt. Wir nehmen an, daß Läuse auf allen vorkommen. Gefunden wurden Angehörige der Gattung *Pedicinus* aber erst auf 38 Arten. Wenn wir auch noch alle Funde weglassen, die möglicherweise auf eine Kontamination zurückgeführt werden können, so bleiben nur 17 Wirtsarten übrig, auf denen Formen von *Pedicinus* sicher nachgewiesen sind. Freilebende Affen wurden eben bisher nur selten systematisch nach Läusen abgesehen.

HOPKINS (1949) bezeichnet die Wirte der von ihm erwähnten Anoplura nur bis zur Art, das heißt er gibt nicht an, auf welcher Unterart eines Wirtes ein Parasit gefunden wurde, "since so far is known, host specificity in the Anoplura does not operate on the subspecific level of the mammalian host". Dem schließt sich JOHNSON (1960) an. Sie fügt aber hinzu, wegen der nomenklatorischen Instabilität bei den von ihr berücksichtigten afrikanischen Nagern, müsse auch der Subspezies-Name angegeben werden. Wir haben im systematischen Teil gezeigt, daß verschiedene Unterarten einer Art der Cercopithecidae verschiedene *Pedicinus* beherbergen können, und wir werden weiter unten auf die Möglichkeit eingehen, daß klimatisch-geographische Faktoren das heutige Verbreitungsmuster der Formen von *Pedicinus* auf den Cercopithecidae mit zustandegebracht haben. Aus diesen Gründen erscheint es uns dringend notwendig, in jedem Falle nicht nur die genaue Bestimmung des Wirtes bis zur Unterart, sondern auch den Herkunftsort jeden Wirtes anzugeben. Daneben gilt auch das von JOHNSON angeführte Argument: die Nomenklatur auch der Cercopithecidae ist längst nicht endgültig festgelegt.

Eine Überprüfung der Identität der Wirte war uns nur bei den von FERRIS angegebenen Museumsnummern und bei dem von uns in Liberia gesammelten Material möglich. In allen anderen Fällen sind wir auf die gewiß nicht immer völlig zuverlässigen Angaben angewiesen, welche wir auf den Etiketten der Präparate vorgefunden haben.



Von den 24 Arten der Colobinae sind die Läuse aller fünf afrikanischen Arten sehr gut durch Serien aus verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes vertreten. Alle diese Läuse gehören zur *P. pictus*-Gruppe der Untergattung *Neopedicinus*. Auf westafrikanischen *Procolobus badius* leben sicher zwei *Pedicinus*-Arten nebeneinander. Möglicherweise gibt es auf einem ostafrikanischen *Colobus* auch eine Laus (*P. hamadryas cercopithecici*), die sonst auf *Cercopithecus aethiops* verbreitet ist.

Von allen asiatischen Colobinae ist nur *Presbytis cristatus* als Wirt von *P. (Neopedicinus) ancoratus* sicher nachgewiesen. Von drei weiteren *Presbytis* liegt Material vor, das nicht ganz sicher bestimmt werden kann, bei dem es sich aber möglicherweise auch um *P. ancoratus* handelt. Vielleicht leben auf einigen *Presbytis* auch Läuse, die dem auf asiatischen Makaken parasitierenden *P. obtusus* nahe verwandt sind (S. 249).

Besonders interessant wäre es, etwas über die Läuse der Nasenaffen im weiteren Sinne (*Simias*, *Rhinopithecus*, *Nasalis*) zu wissen. Von *Simias concolor* liegt ein anscheinend zuverlässiger Fund von *P. eurygaster orientalis* vor, der aber etwas verdächtig ist, weil diese Laus normalerweise auf dem auf der gleichen Insel vorkommenden Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) lebt. Zwei Präparate von *Nasalis larvatus* können wir gar nicht beurteilen, es handelt sich wohl um *P. obtusus*. Alle anderen Läuse, die auf Colobinae gefunden wurden, sind offensichtlich durch Kontamination auf diese Affen gelangt.

Die 22 Arten der Tribus Papionini (Cercopithecinae) lassen sich in eine paläarktisch-orientalische (*Macaca*) und eine äthiopische Gruppe teilen. Leider sind bisher weder von *Theropithecus* noch von den waldbewohnenden Pavianen (*Papio sphinx* und *Papio leucophaeus*) irgendwelche Läuse bekannt. Sicher nachgewiesen ist *Pedicinus (Parapedicinus) hamadryas cynocephali* auf mehreren Unterarten von *Papio cynocephalus*, das Vorkommen der typischen Unterart von *Pedicinus hamadryas* auf dem Pavian *Papio hamadryas* ist nur durch Zoofunde belegt. Bei anderen für *Papio* angegebenen Läusen handelt es sich um Kontaminationen.

Von Mangaben (*Cercocebus*) liegen uns drei Funde von einem *Neopedicinus* vor, die zwar jeder für sich zweifelhaft sind, die zusammen aber doch wohl zeigen, daß *P. cercocebi* auf diesen Affen lebt.

Alle paläarktisch-orientalischen Vertreter der Papionini gehören zur Gattung *Macaca*. Von den Celebes-Makaken, dem Schopfpavian

*Macaca nigra* und dem Mohrenmakak *Macaca maurus*, haben wir nur aus Zoos stammende Parasiten gesehen. Es handelt sich um einige durch Kontamination auf diese Affen gelangten Läuse und um den sehr auffälligen *Pedicinus cynopithecii*.

Vom nordwestafrikanischen Magot (*Macaca sylvanus*) haben wir mehrere Serien von *Pedicinus albidus* gesehen.

Wahrscheinlich leben auf allen übrigen Makaken *Pedicinus eurygaster* und *P. obtusus* nebeneinander. Nachgewiesen wurden beide Arten freilich erst für wenige aus der Freiheit stammende Makaken. Es liegen aber von so vielen Individuen, besonders von Rhesusaffen (*Macaca mulatta*), Läuse beider Arten vor, die gleichzeitig von einem Affen abgesammelt wurden, daß an dem gemeinsamen Vorkommen nicht gezweifelt werden kann, auch wenn nur in wenigen Fällen eine Kontamination ausgeschlossen werden kann.

Die zweite Tribus der Cercopithecinae, die Cercopithecini, wird von den 22 Arten der äthiopischen Meerkatzen gebildet. Die artenreiche Gattung *Cercopithecus* ist unter den uns bekannten Wirten von *Pedicinus* schlecht vertreten. Sicher nachgewiesen sind lediglich *Pedicinus ferrisi* auf *Cercopithecus mitis*, *P. patas* auf *Cercopithecus neglectus* und *P. hamadryas cercopithecii* auf *Cercopithecus aethiops*. Auf weiteren Angehörigen der Gattung *Cercopithecus* wurden *P. patas* und *P. ferrisi* in Gefangenschaft gefunden. Bei den vielen von gefangengehaltenen Meerkatzen gesammelten *P. eurygaster* und *P. obtusus* handelt es sich ganz bestimmt durchweg um Kontaminationen. Von den beiden abweichenden Arten der Gattung *Cercopithecus*, nämlich *C. talapoin* und *C. nigroviridis*, wurden bisher überhaupt keine Läuse bekannt. Auf dem Husarenaffen (*Erythrocebus patas*) lebt ein großer *Neopedicinus*, den wir beschrieben, aber noch nicht benannt haben. *Erythrocebus* ist sicher kein natürlicher Wirt anderer auf ihm in Zoos gefundener Läuse, einschließlich der von FAHRENHOLZ *P. patas* genannten.

### Alphabetische Wirtsliste

In der folgenden Liste sind die Wirte von *Pedicinus*, so wie wir sie in der Literatur oder auf Etiketten von Präparaten gefunden haben, alphabetisch zusammengestellt. Wo es sich um heute nicht mehr gebräuchliche Synonyme handelt, oder wo nach Angaben über den Herkunftsort eine Fehlbestimmung wahrscheinlich oder (nach uns von einem Museum zugegangener zusätzlicher Information über einen Wirt)

sicher ist, verweisen wir auf den uns besser begründet erscheinenden Namen. Dort finden sich dann alle auf diesem Wirt gefundenen *Pedicinus*-Formen mit den Materialnummern verzeichnet. Die Materialnummern entsprechen denen des systematischen Teiles. Soweit die Funde von gefangengehaltenen Affen stammen oder sonst eine Kontamination sehr wahrscheinlich ist, haben wir die Namen der *Pedicinus*-Formen eingeklammert.

Campbell's Monkey (*P. patas* 5 & 6) = *Cercopithecus campbelli*

*Cercocebus* sp. (*P. cercocebi* 4) = *Cercocebus albigena johnstoni*

***Cercocebus albigena johnstoni* (LYDEKKER, 1900):**

*P. cercocebi* 3 & ? 4 . . . . . S. 190

***Cercocebus torquatus atys* (AUDEBERT, 1797):**

(*P. cercocebi* 1) . . . . . S. 189

(*P. eurygaster?* *breviceps* 3) . . . . . S. 180

***Cercopithecus* sp.:**

(*P. patas* 4) . . . . . S. 193

(*P.?* *ferrisi*) . . . . . S. 186

(*P. obtusus* ssp.) . . . . . S. 252

*Cercopithecus* sp. (*P. ferrisi* 6) = ? *Cercopithecus aethiops*

***Cercopithecus aethiops* (LINNAEUS, 1758) (ssp.):**

(*P. ferrisi* 6) . . . . . S. 186

(*P. obtusus obtusus* 24 & 25) . . . . . S. 237

*Cercopithecus aethiops* (*P. ferrisi* 7) = *Cercopithecus aethiops cloetei*

***Cercopithecus aethiops cloetei* ROBERTS, 1931:**

*P. hamadryas cercopitheci* 3-6 . . . . . S. 227

(*P. ferrisi* 7) . . . . . S. 186

***Cercopithecus aethiops pygerythrus* (CUVIER, 1821):**

*P. hamadryas cercopitheci* 1 & 2 . . . . . S. 227

***Cercopithecus ascanius mpangae* MATSCHIE, 1913:**

*P. ? ferrisi* 8 . . . . . S. 186

***Cercopithecus campbelli* WATERHOUSE, 1838 (ssp.):**

(*P. patas* 5 & 6) . . . . . S. 193

***Cercopithecus cephus* (LINNAEUS, 1758):**

(*P. ? ferrisi*) . . . . . S. 186

*Cercopithecus cephus cephus* (S. 186) = *Cercopithecus cephus*

*Cercopithecus cynomolchus* (*P. eurygaster ?breviceps* 2) = *Macaca irus? pumila*

(*P. obtusus longiceps* 3 & 4) = *Macaca irus? mordax*

***Cercopithecus diana* (LINNAEUS, 1758) (ssp.):**

(*P. obtusus* ssp. 8) . . . . . S. 251

*Cercopithecus fuliginosus* (*P. eurygaster orientalis* 3, *P. cercocebi* 1) = *Cercocebus torquatus atys*

*Cercopithecus griseo-viridis* (*P. obtusus obtusus* 24 & 25) = *Cercopithecus aethiops* ssp.

- Cercopithecus lhoesti preussi* MATSCHIE, 1898:**  
*(P. obtusus* ssp. 9) . . . . . S. 251
- Cercopithecus mitis kandti* MATSCHIE, 1905:**  
*P. ferrisi* 5 . . . . . S. 186
- Cercopithecus mitis kibonotensis* LÖNNBERG, 1908:**  
*P. ferrisi* 1 . . . . . S. 186
- Cercopithecus mitis kolbi* NEUMANN, 1902:**  
*P. ferrisi* 2-4 . . . . . S. 186
- Cercopithecus mona* (SCHREBER, 1775):**  
*(P. eurygaster* ? *breviceps* 1) . . . . . S. 180  
*(P. obtusus* ssp. 1 & 2) . . . . . S. 251
- Cercopithecus neglectus* SCHLEGEL, 1876:**  
*P. patas* 2 & 3 . . . . . S. 193
- Cercopithecus nictitans* = *Cercopithecus nictitans martini*
- Cercopithecus nictitans martini* WATERHOUSE, 1838:**  
*(P. ? eurygaster)* . . . . . S. 181  
*(P. ? obtusus)* . . . . . S. 252
- Cercopithecus nictitans mpangae* (*P. ? ferrisi* 8) = *Cercopithecus ascanius mpangae*
- Cercopithecus patas* (*P. patas* 1) = *Erythrocebus patas*
- Cercopithecus preussi* (*P. obtusus* ssp. 9, S. 251) = *Cercopithecus lhoesti preussi*
- Cercopithecus pygerythraeus* (*P. hamadryas cercopitheci* 3) = *Cercopithecus aethiops pygerythrus*
- Cercopithecus pygerythrus* (*P. hamadryas cercopitheci* 1) = *Cercopithecus aethiops pygerythrus*  
*(P. hamadryas cercopitheci* 6) = *Cercopithecus aethiops cloetei*
- Colobus* sp. (S. 203) = *Procolobus kirki*
- Colobus badius* (*P. badii* 13) = *Procolobus badius foai*
- Colobus badius* (S. 206) = *Procolobus badius* ssp.
- Colobus badius temminckii* (*P. badii* 9 & 10, *P. pictus gambiensis* 1 & 2) = *Procolobus badius temminckii*
- Colobus caudatus* (*P. pictus pictus* 1-3) = *Colobus guereza kikuyuensis*
- Colobus guereza* RÜPPELL, 1835 (ssp.):**  
*(P. pictus ethiopicus* 3 & 4) . . . . . S. 211  
*(P. ? colobi)* . . . . . S. 252  
*(P. obtusus* ssp. 20) . . . . . S. 252
- Colobus guereza caudatus* THOMAS, 1885:**  
*P. hamadryas cercopitheci* 7 . . . . . S. 227
- Colobus guereza guereza* RÜPPELL, 1835:**  
*P. pictus ethiopicus* 1 & 2 . . . . . S. 211
- Colobus guereza kikuyuensis* LÖNNBERG, 1912:**  
*P. pictus pictus* 1-3 . . . . . S. 214

***Colobus guereza uellensis* MATSCHIE, 1913:**

- P. pictus ethiopicus* 5-7 . . . . . S. 211  
*Colobus kirkii* = *Procolobus kirkii*  
*Colobus polycomus* (*P. pictus polykomi* 5 & 6) = *Colobus polykomos satanas*

***Colobus polykomos polykomos* (ZIMMERMANN, 1780):**

- P. pictus polykomi* 1-4 . . . . . S. 208  
(*P. pictus fastigatus* 7) . . . . . S. 206  
(*P. badii* 8 & 11) . . . . . S. 200

***Colobus polykomos satanas* WATERHOUSE, 1838:**

- P. pictus polykomi* 5 & 6 . . . . . S. 208  
*Colobus polykomos uellensis* (*P. pictus ethiopicus* 5-7) = *Colobus guereza uellensis*  
*Colobus polykomos varudatus* (*P. hamadryas cercopithecii* 7) = *Colobus guereza caudatus*  
*Colobus verus* (*P. veri* 6) = *Procolobus verus*  
*Comopithecus hamadryas* = *Papio hamadryas*  
„Cynocéphale“ (S. 252) = ? *Papio* sp.  
*Cynocephalus* sp. (*P. eurygaster orientalis* 16) = ? *Papio hamadryas*  
*Cynocephalus anubis* (*P. obtusus obtusus* 26 & 27, S. 237) = *Papio cynocephalus* ssp.  
*Cynomolgus cynomolgus* (*P. eurygaster eurygaster* 5 & 11) = *Macaca irus* ssp.  
*Cynomolgus pileatus* (*P. eurygaster orientalis* 15) = *Macaca sinica*  
*Cynopithecus niger* (*P. obtusus obtusus* 18 & 19) = *Macaca nigra*

***Erythrocebus patas* (SCHREBER, 1774) (ssp.):**

- (*P. patas* 1) . . . . . S. 193  
(*P. obtusus* ssp. 11) . . . . . S. 251

***Erythrocebus patas pyrrhonotus* (HEMPRICH und EHRENBERG, 1832):**

- P. sp. 1 & 2* . . . . . S. 189

- Erythrocebus whitei* (*P. sp. 1 & 2*, S. 189) = *Erythrocebus patas pyrrhonotus*  
„green monkey“ (*P. ferrisi* 6) = *Cercopithecus aethiops*  
„guenon“ (*P. obtusus* ssp. ? S. 252) = *Cercopithecus* sp.  
*Hamadryas* sp. (*P. hamadryas hamadryas* 1-5; *P. eurygaster orientalis* 16) = *Papio hamadryas*

***Hylobates lar* (LINNAEUS, 1771):**

- (*P. eurygaster orientalis* 5) . . . . . S. 176

- „Indian monkey“ = *Macaca mulatta*  
*Inuus nemestrinus* (*P. albidus* 5; *P. obtusus* ssp. 5, S. 251) = *Macaca nemestrina*  
*Inuus silvanus* = *Macaca sylvanus*  
*Inuus sinicus* (S. 173) = *Macaca radiata*  
*Inuus sylvanus* = *Macaca sylvanus*  
„Java-monkey“ (*P. eurygaster orientalis* 14; *P. obtusus* ssp. 6, S. 251) = *Macaca irus* ssp.  
*Lasiopyga* sp. (*P. hamadryas cercopithecii* 4 & 5) = *Cercopithecus aethiops cloetei*  
*Lasiopyga albogularis kibonotensis* (*P. ferrisi* 1) = *Cercopithecus mitis kibonotensis*  
*Lasiopyga kolbi* (*P. ferrisi* 2 & 3) = *Cercopithecus mitis kolbi*  
*Lasiopyga kolbi kolbi* (*P. ferrisi* 4) = *Cercopithecus mitis kolbi*  
*Macaca* sp. (*P. obtusus* ssp., S. 252) . . . . . S. 252

*Macaca albibarbata* = *Macaca silenus*

*Macaca andamanensis* (*P. obtusus obtusus* 21) = *Macaca nemestrina leonina*

*Macaca arctoides* (*P. obtusus obtusus* 22 & 23) = *Macaca speciosa arctoides*

***Macaca cyclopis* (SWINHOE, 1862):**

*P. eurygaster eurygaster* 8 . . . . . S. 173

*P. obtusus* ssp. 13 . . . . . S. 252

*Macaca cyclopsis* = *Macaca cyclopis*

*Macaca cyclopus* = *Macaca cyclopis*

*Macaca fascicularis* = *Macaca irus* ? *aurea*

*Macaca fuscata* (*P. obtusus japonicus* 2) = *Macaca f. fuscata*

***Macaca fuscata fuscata* (BLYTH, 1875):**

*P. obtusus japonicus* 1-3 . . . . . S. 248

*Macaca hecki* (*P. cynopithecus*) = *Macaca nigra nigra*

*Macaca insulana* = *Macaca nemestrina leonina*

*Macaca ira* = *Macaca irus*

***Macaca irus* (CUVIER, 1818) (ssp.):**

(*P. eurygaster eurygaster* 5 & 11) . . . . . S. 173

(*P. eurygaster orientalis* 14) . . . . . S. 176

(*P. eurygaster* ? *breviceps* 4) . . . . . S. 180

(*P. eurygaster*) . . . . . S. 181

(*P. obtusus* ssp. 5) . . . . . S. 251

***Macaca irus* ? *aurea* (GEOFFROY, 1831):**

(*P. eurygaster* ? *breviceps* 5) . . . . . S. 180

***Macaca irus irus* (CUVIER, 1818):**

*P. obtusus longiceps* 11 . . . . . S. 241

***Macaca irus mindanensis* (MEARNS, 1905)**

*P. obtusus longiceps* 6 . . . . . S. 240

***Macaca irus mindora* (HOLLISTER, 1913)**

*P. eurygaster orientalis* 10 . . . . . S. 176

*P. obtusus longiceps* 7 & 8 . . . . . S. 240

***Macaca irus* ? *mordax* THOMAS & WROUGHTON, 1909:**

(*P. obtusus longiceps* 3-5) . . . . . S. 240

***Macaca irus philippinensis* (J. GEOFFROY, 1843)**

*P. eurygaster orientalis* 11-13 . . . . . S. 176

*P. obtusus longiceps* 9 . . . . . S. 240

***Macaca irus* ? *pumila* (MILLER, 1900):**

(*P. eurygaster* ? *breviceps* 2) . . . . . S. 180

*Macaca mansularis* (*P. obtusus longiceps* 11) = *Macaca irus irus*

***Macaca maurus* (CUVIER, 1823) (ssp.):**

(*P. obtusus* ssp. 17) . . . . . S. 252

***Macaca mulatta* (ZIMMERMANN, 1780) (ssp.):**

(*P. eurygaster eurygaster* 1, 2, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 15) . . . . . S. 172

173

(*P. cercocæbi* 2) . . . . . S. 189

(*P. obtusus obtusus* 6-10, 11-17, 28) . . . . . S. 236

237

- (*P. obtusus* ssp. 7, 16, 19, 22) . . . . . S. 251  
252
- Macaca mulatta villosa* (TRUE, 1894):**  
*P. eurygaster eurygaster* 4 . . . . . S. 172  
*P. obtusus obtusus* 2-5 . . . . . S. 236
- Macaca nemestrina* (LINNAEUS, 1766) (ssp.):**  
(*P. albidus* 5) . . . . . S. 219  
(*P. obtusus* ssp. 5) . . . . . S. 251
- Macaca nemestrina leonina* (BLYTH, 1863):**  
*P. eurygaster orientalis* 1, 2, 3, 9 . . . . . S. 175  
*P. obtusus obtusus* 20 & 21 . . . . . S. 237  
*P. obtusus* ssp. 18 . . . . . S. 252
- Macaca nemestrina nemestrina* (LINNAEUS, 1766):**  
*P. eurygaster orientalis* 4 . . . . . S. 176  
*P. obtusus* ? *graciliceps* 2, 3 . . . . . S. 242
- Macaca niger* = *Macaca nigra*
- Macaca nigra* (DESMAREST, 1822) (ssp.):**  
(*P. obtusus obtusus* 18, 19) . . . . . S. 237
- Macaca nigra nigra* (DESMAREST, 1822):**  
(*P. cynopithecii*) . . . . . S. 232
- Macaca philippensis* (*P. eurygaster orientalis* 11) = *Macaca irus philippinensis*  
*Macaca philippinensis* (*P. eurygaster orientalis* 13) = *Macaca irus philippinensis*
- Macaca radiata* (GEOFFROY, 1812) (ssp.):**  
(*P. eurygaster eurygaster*) . . . . . S. 173
- Macaca silenus* (LINNAEUS, 1758):**  
(*P. eurygaster eurygaster* 3) . . . . . S. 172  
(*P. obtusus longiceps* 12) . . . . . S. 241  
(*P. obtusus* ? *paralleliceps* 1-4) . . . . . S. 246
- Macaca sinica* (LINNAEUS, 1771) (ssp.):**  
(*P. eurygaster orientalis* 15) . . . . . S. 176  
(? *P. hamadryas hamadryas* 8) . . . . . S. 223
- Macaca speciosus* (s. HOPKINS, 1949) = *Macaca speciosa arctoides*
- Macaca speciosa arctoides* (GEOFFROY, 1831):**  
(*P. obtusus obtusus* 22 & 23) . . . . . S. 237
- Macaca sylvanus* (LINNAEUS, 1758):**  
*P. albidus* 1-4 . . . . . S. 218
- Macaca velata* (*P. cercocebi* 2) = *Macaca mulatta*  
*Macacus* sp. (*P. obtusus japonicus* 3) = *Macaca fuscata fuscata*  
*Macacus arctoides* (*P. obtusus obtusus* 22 & 23) = *Macaca speciosa arctoides*  
*Macacus cyclopis* (*P. obtusus* ssp. S. 252) = *Macaca cyclopis*  
*Macacus cynomolgus* (*P. eurygaster* ? *breviceps* 4) = *Macaca irus*  
*Macacus cynomolgus* (*P. obtusus longiceps* 3 & 5) = *Macaca irus* ? *mordax*  
*Macacus fascicularis* (*P. eurygaster* ? *breviceps* 5) = *Macaca irus*  
*Macacus inuus* (*P. albidus* 1) = *Macaca sylvanus*  
*Macacus rhesus* [*P. eurygaster eurygaster* 1, 2, 6, 7, 12, 14; *P. obtusus obtusus* 6, 7, 11, 12, 13, 15, 17, 28; *P. obtusus* ssp. 7, 10, 19, 22 (S. 251-252)] = *Macaca mulatta*

- Macacus silenus* (*P. obtusus* ? *paralleliceps* 1-4; *P. eurygaster eurygaster* 3) = *Macaca silenus*
- Macacus* ? *sinicus* (*P.* ? *hamadryas hamadryas* 8) = *Macaca* ? *sinica*
- Macacus speciosus* (*P. obtusus japonicus* 1) = *Macaca fuscata fuscata*  
„Macaque“ (S. 252) = *Macaca* sp.
- Magus* sp. (*P. obtusus* ssp. 17, S. 252) = *Macaca maurus* ssp.
- Martin's *Cercopithecus* = *Cercopithecus nictitans martini*  
„monkey“ (*P. obtusus longiceps* 10) = *Macaca irus*
- Nasalis larvalis* (*P. obtusus* ssp. 4, S. 251) = *Nasalis larvatus*
- Nasalis larvatus* (VAN WURMB, 1781):**  
(*P. obtusus* ssp. 4) . . . . . S. 251
- Nemestrinus nemestrinus* (*P. obtusus* ? *graciliceps* 3) = *Macaca nemestrina nemestrina*
- Oryctolagus cuniculus* (LINNAEUS, 1758) (Hauskaninchen):**  
(*P.* ? *obtusus*) . . . . . S. 252
- ? ***Papio* sp.:**  
(*P.* ? *obtusus*) . . . . . S. 252
- Papio anubis* (*P. hamadryas cynocephali* 9) = *Papio cynocephalus* ssp.
- Papio cynocephalus* (LINNAEUS, 1766) (ssp.):**  
*P. hamadryas cynocephali* 1, 2, 3, 9 . . . . . S. 225  
(*P. obtusus obtusus* 26 & 27) . . . . . S. 237
- Papio cynocephalus griseipes* POCOCK, 1911:**  
*P. hamadryas cynocephali* 4, 6 . . . . . S. 225
- Papio cynocephalus occidentalis* GOLDBLATT, 1926:**  
*P. hamadryas cynocephali* 5 . . . . . S. 225
- Papio cynocephalus tessellatus* ELLIOTT, 1909:**  
*P. hamadryas cynocephali* 7, 8, 10 . . . . . S. 225
- Papio doguera* (*P. hamadryas cynocephali* 10) = *Papio cynocephalus tessellatus*
- Papio doguera tessellatus* (*P. hamadryas cynocephali* 8) = *Papio cynocephalus tessellatus*
- Papio hamadryas* (LINNAEUS, 1758) (ssp.):**  
(*P. hamadryas hamadryas* 1-6) . . . . . S. 223  
(*P. eurygaster orientalis* 16) . . . . . S. 177
- Papio porcarius* (*P. hamadryas cynocephali* 4) = *Papio cynocephalus griseipes*
- Papio tessellatus* (*P. hamadryas cynocephali* 7) = *Papio cynocephalus tessellatus*
- Papio ursinus* (*P. hamadryas cynocephali* 1-3) = *Papio cynocephalus* ssp.  
(*P. hamadryas cynocephali* 5) = *Papio cynocephalus occidentalis*  
(*P. hamadryas cynocephali* 6) = *Papio cynocephalus griseipes*
- Papio ursinus occidentalis* (*P. hamadryas cynocephali* 5) = *Papio cynocephalus occidentalis*
- Pithecus* (*P. eurygaster orientalis* 1-3) = *Macaca nemestrina leonina*  
(*P. obtusus obtusus* 2 & 3) = *Macaca mulatta villosa*  
(*P. obtusus obtusus* 20 & 21) = *Macaca nemestrina leonina*  
(*P. obtusus longiceps* 11) = *Macaca irus irus*
- Pithecus adustus* (*P. eurygaster orientalis* 9; *P. obtusus* ssp. 18, S. 252) = *Macaca nemestrina leonina*
- Pithecus brevicaudatus* = *Macaca mulatta*
- Pithecus entellus* (*P. obtusus* ssp. S. 249) = *Presbytis entellus*



- Pithecus fascicularis* (S. 181) = *Macaca irus*  
*Pithecus mansularis* = *Macaca irus irus*  
*Pithecus martini* (S. 252) = *Cercopithecus nictitans martini*  
*Pithecus mindanensis* (*P. obtusus longiceps* 6) = *Macaca irus mindanensis*  
*Pithecus mindorus* (*P. obtusus longiceps* 7 & 8; *P. eurygaster orientalis* 10) = *Macaca irus mindora*  
*Pithecus mulatta* = *Macaca mulatta*  
*Pithecus patas* (*P. obtusus* ssp. 11, S. 251) = *Erythrocebus patas*  
*Pithecus rhesus* (*P. eurygaster eurygaster* 4; *P. obtusus obtusus* 4 & 5) = *Macaca mulatta villosa*  
(*P. ? obtusus* S. 252; *P. ? eurygaster* S. 181) = *Macaca mulatta*  
*Presbytis* sp. (*P. eurygaster orientalis* 12, *P. obtusus longiceps* 9) = *Macaca irus philippinensis*  
*Presbytis aurata* = *Presbytis cristatus pyrrhus* oder *P. c. sondaicus*  
*Presbytis cristata* (*P. ancoratus* 3-6) = *Presbytis cristatus cristatus*  
***Presbytis cristatus* (RAFFLES, 1821) (ssp.):**  
(*P. obtusus obtusus* 1) . . . . . S. 236  
(*P. obtusus longiceps* 1 & 2) . . . . . S. 240  
*Presbytis cristatus* (*P. ancoratus* 12) = *Presbytis cristatus ? ultimus*  
***Presbytis cristatus cristatus* (RAFFLES, 1821):**  
*P. ancoratus* 1-6 . . . . . S. 182  
***Presbytis cristatus germaini* (MILNE-EDWARDS, 1876):**  
*P. ancoratus* 7 & 8 . . . . . S. 183  
***Presbytis cristatus ultimus* (ELLIOTT, 1910):**  
(*P. ancoratus* 12) . . . . . S. 183  
***Presbytis entellus* (DUFRESNE, 1797) (ssp.):**  
[*P. (Neopedicinus)* sp.] . . . . . S. 214  
(*P. ? eurygaster*) . . . . . S. 181  
(*P. obtusus* ssp.) . . . . . S. 249  
***Presbytis entellus schistaceus* (HODGSON, 1840):**  
*P. ancoratus* 9 . . . . . S. 183  
***Presbytis entellus thersites* BLYTH, 1847:**  
*P. ancoratus* 11 . . . . . S. 183  
*Presbytis germaini mandibularis* (*P. ancoratus* 7 & 8) = *Presbytis cristatus germaini*  
*Presbytis obscura* = *Presbytis obscurus sanctorum*  
***Presbytis obscurus sanctorum* (ELLIOTT, 1910):**  
*P. obtusus* ssp. . . . . S. 249  
(*P. obtusus obtusus*) . . . . . S. 249  
*Presbytis pullata* (*P. ancoratus* 1 & 2) = *Presbytis cristatus cristatus*  
*Presbytis pyrrhus* (bei HOPKINS, 1949) = *Presbytis cristatus germaini*  
*Presbytis rubicunda rubida* (*P. ancoratus* 10) = *Presbytis rubicundus rubidus*  
*Presbytis rubicundus* (bei HOPKINS, 1949) = *Presbytis rubicundus rubidus*  
***Presbytis rubicundus rubidus* (LYON, 1911):**  
*P. ancoratus* 10 . . . . . S. 183  
*Presbytis sanctorum* (*P. obtusus* ssp. 8, S. 249) = *Presbytis obscurus sanctorum*  
*Presbytis schistacea* (*P. ancoratus* 9) = *Presbytis entellus schistaceus*

***Procolobus badius badius* (KERR, 1792):**

<i>P. badius</i> 1-7 . . . . .	S. 199
<i>P. pictus fastigatus</i> 1-6 . . . . .	S. 205
( <i>P. veri</i> 7) . . . . .	S. 197
( <i>P. patas</i> 7) . . . . .	S. 193

***Procolobus badius foai* (POUSARGUES, 1899):**

<i>P. badius</i> 13 . . . . .	S. 200
-------------------------------	--------

***Procolobus badius temminkii* (KUHLE, 1820):**

<i>P. badius</i> 9 & 10 . . . . .	S. 200
<i>P. pictus gambiensis</i> 1 & 2 . . . . .	S. 206

***Procolobus badius waldroni* (HAYMAN, 1936):**

<i>P. badius</i> 12 . . . . .	S. 200
-------------------------------	--------

***Procolobus kirkii* (GRAY, 1868):**

<i>P. (Neopedicinus)</i> sp. . . . .	S. 203
--------------------------------------	--------

***Procolobus verus* (VAN BENEDEEN, 1838):**

<i>P. veri</i> 1-6, 8 . . . . .	S. 196
---------------------------------	--------

*Pygathrix entellus* [*P. (Neopedicinus)* sp. S. 79] = *Presbytis entellus*

*Pygathrix priamus* (*P. ancoratus* 11) = *Presbytis entellus thersites*

„rhesus-monkey“ (*P. obtusus* ssp. 16, S. 252) = *Macaca mulatta*

*Rhinopithecus concolor* (*P. eurygaster orientalis* 7 & 8) = *Simias concolor concolor*

*Semnopithecus entellus* (*P. ? eurygaster*, S. 181) = *Presbytis entellus*

*Semnopithecus maurus* (*P. obtusus obtusus* 1.) = *Presbytis cristatus*

*Semnopithecus pruinus* (*P. obtusus longiceps*) = *Presbytis cristatus*

*Simia inuus* (*P. albidus* 4) = *Macaca sylvanus*

*Simia sylvana* (*P. albidus* 3) = *Macaca sylvanus*

*Simia sylvanus* (*P. albidus* 2) = *Macaca sylvanus*

***Simias concolor concolor* MILLER, 1903:**

<i>P. eurygaster orientalis</i> 7 & 8 . . . . .	S. 176
---	--------

„singe“ = ? Cercopithecidae

*Trachypithecus maurus* (S. 238) = *Presbytis cristatus*

### Die Stellung von *Pedicinus* im System der Anoplura

Von manchen Autoren (ENDERLEIN, 1904; EWING, 1929; FAHRENHOLZ, 1936; EICHLER, 1941) wird die Gattung *Pedicinus* in die Familie Pediculidae gestellt und in dieser als eigene Unterfamilie Pedicininae von den Gattungen *Pthirus* und *Pediculus* getrennt. Den Ausschlag für diese Gruppierung der Läuse mag die nahe Verwandtschaft der Wirte gegeben haben. *Pediculus* und *Pedicinus* haben zwar beide Augen mit Linsen, wie übrigens auch andere Läuse, die sicher mit keinem von beiden irgendwie näher verwandt sind, im Bau des männlichen Genitale beispielsweise unterscheiden sie sich aber grundsätzlich, weshalb FERRIS (1951, S. 69) *Pedicinus* als Unterfamilie Pedicininae in die Familie Hoplopleuridae stellt.

Die Auffassung von FERRIS scheint uns besser begründet zu sein. Wir können hier aber noch nicht kritisch zur Frage Stellung nehmen, wo *Pedicinus* im System der Anoplura steht, weil die meisten der etwa 45 Läusegattungen viel zu unvollkommen bekannt sind. Auch ein genauer Vergleich der acht auf Primates parasitierenden Läusegattungen würde uns noch nicht viel weiter bringen. *Docophthirus* und *Sathrax* leben mit je einer Art auf Tupaiidae, *Lemurpediculus* mit zwei bekannten Arten auf Lemuridae, *Phthirpediculus* mit zwei Arten auf Indriidae und *Lemurphthirus* mit ein oder zwei Arten auf Lorisidae. Diese fünf Gattungen stellt FERRIS (1951) in die Unterfamilie Polyplacinae der Hoplopleuridae. Sie sind untereinander nicht näher verwandt, als jede es mit irgendwelchen anderen Polyplacinae ist. Allenfalls noch zwischen *Docophthirus* und *Sathrax* besteht eine nähere Verwandtschaft. Keine dieser Gattungen hat irgend etwas mit *Pedicinus* zu tun.

Die beiden Gattungen *Pthirus* und *Pediculus* leben mit je einer Art auf Pongidae und auf Hominidae. Die beiden von Pongidae stammenden Arten sind zwar schlecht bekannt, es ist aber nicht zu erwarten, daß sich eine nähere Beziehung zu *Pedicinus* noch herausstellen wird.

### Die Evolution einiger Merkmale innerhalb der Gattung *Pedicinus*

Im systematischen Teil dieser Arbeit haben wir die verschiedenen Formen von *Pedicinus* beschrieben, ohne die Frage zu diskutieren, ob ihre Merkmale primitiv oder abgeleitet sind, oder ob es sich bei übereinstimmenden Merkmalen um Konvergenzen oder um Hinweise auf eine natürliche Verwandtschaft handelt. Um diese Fragen zu klären, wollen wir einzelne Organe durch das System der Gattung verfolgen. Da wir keine fossilen *Pedicinus* kennen, müssen wir versuchen, aus dem Muster, in dem uns ein Merkmal heute bei den verschiedenen Formen von *Pedicinus* begegnet, Rückschlüsse auf seine Evolution zu ziehen.

Zweifellos besteht in der Gattung *Pedicinus* eine Tendenz zur Verminderung der Zahl der Paratergalplatten. Die meisten Hoplopleuridae tragen solche bis zum achten Abdominalsegment. In der Regel (*Parapedicinus* und die meisten *Neopedicinus*) sind sie in der Gattung *Pedicinus* auf die Abdominalsegmente 4–6 beschränkt. Bei *Pedicinus eurygaster eurygaster* sind auch die Paratergalplatten des vierten Segmentes weggefallen und bei *Pedicinus eurygaster orientalis* fehlen den Männchen die Platten des fünften Segmentes auch schon weitgehend (S. 177).

Ob es sich andererseits bei den paratergalen Sklerotisationen am siebten und achten Abdominalsegment von *Pedicinus pictus* um phylogenetische Reste von Paratergalplatten handelt, die sich früher an dieser Stelle befunden haben, wagen wir nicht zu sagen. Die zipfelförmig abstehenden Paratergalplatten von *Pedicinus eurygaster* mit ihren weit kranial liegenden Borsten können wir uns von den „normalen“ der Untergattungen *Neopedicinus* und *Parapedicinus* abgeleitet vorstellen (Abb. 7, 8, 9).

Wahrscheinlich ist ursprünglich nur ein Paar Borsten ventral am Thorax vorhanden gewesen. Unabhängig voneinander muß es dann bei *Pedicinus obtusus* (jedenfalls bei den meisten Unterarten) und bei *Pedicinus hamadryas cercopitheci* zum Auftreten eines zweiten Paares medio-kaudal von den prothorakalen Coxae gekommen sein. Die große Variabilität dieses Merkmals innerhalb einer einzelnen Population von *Pedicinus patas* (S. 196) könnte man als Modell für einen Schritt auf diesem Wege auffassen.

Auch die Vermehrung der Zahl der verlängerten Marginalborsten an den Abdominalsegmenten sieben und acht ist bei *Pedicinus eurygaster breviceps* und bei der *Pedicinus patas*-Gruppe unabhängig voneinander erfolgt.

Das männliche Genitale aller *Pedicinus* können wir uns von einem Modell abgeleitet vorstellen, das dem Genitale von *P. cynopitheci* sehr ähnlich ist (Abb. 138). Bei *P. hamadryas* und *P. obtusus* kam es zu einer Verkürzung des Proximalteils des Penis, der bei allen anderen *Pedicinus* etwa gleichgestaltet lang ist. Der proximale Penisteil von *P. hamadryas* ist aber so verschieden von dem von *P. obtusus*, daß die Verkürzung sehr wohl unabhängig in den beiden Arten aufgetreten sein könnte. Der distale Teil des Penis wurde in der Untergattung *Neopedicinus* unterschiedlich weit verkürzt und umgestaltet, das Extrem ist bei *Pedicinus patas* erreicht. In der Untergattung *Parapedicinus* können wir im allgemeinen eine Verlängerung des distalen Penisteils feststellen. Die Evolution dieses Organs muß aber einerseits über *P. obtusus obtusus* zu *P. o. longiceps* und zu *P. obtusus* von *Presbytis* und andererseits zu *P. hamadryas* verschiedene Wege gegangen sein, wobei wir die heute lebenden Formen natürlich nicht als unveränderte Zwischen- oder Ausgangsformen ansehen dürfen. Eine bizarre Endform, die sich nirgends direkt anschließen läßt, stellt der Penis von *P. albidus* dar. Wenig umgestaltet wurde der distale Penisteil in der Untergattung *Pedicinus*.

Der Pseudopenis weicht nur bei *P. hamadryas* deutlich ab. Im Fehlen seiner beiden latero-kaudalen Fortsätze sehen wir ein sekundäres Merkmal.

Bei allen *Pedicinus* besteht eine Tendenz zur Verschmelzung der drei distalen Antennenglieder. Die Antennen der männlichen Tiere werden wahrscheinlich bei der Kopulation nach oben geschlagen und umgreifen das Weibchen, wobei die kurzen, dicken Borsten Nr. 35, 39 und 41 zusätzlichen Halt geben. Im Zusammenhang mit diesem Verhaltensmerkmal muß das Zusammenrücken der distalen Antennenglieder gesehen werden, auch wenn es bei den Weibchen ganz allgemein weiter fortgeschritten ist als bei den Männchen. Die scharfe Trennung der Sklerotisationen der drei distalen Antennenglieder, wie wir sie bei der *Pedicinus pictus*-Gruppe kennengelernt haben, ist wohl der primäre Zustand. Freilich ist auch hier schon, wie bei allen anderen *Pedicinus*, der sklerotisierte Ring des fünften Antennensegmentes zu einer nach hinten offenen Spange reduziert, die grubenförmigen sensorischen Organe am distalen Hinterrand des vierten und des fünften Antennensegmentes sind unmittelbar zusammengedrückt.

*Pedicinus badii* und *Pedicinus eurygaster* ähneln sich in der Kopfform. Es handelt sich um eine Konvergenz bei zwei Formen, die beide neben einem langköpfigen *Pedicinus* auf demselben Wirt leben.

Das sklerotisierte Längsband seitlich am Thorax von allen Angehörigen der Untergattung *Parapedicinus* (s. S. 217) dürfte einen Rest von ausgedehnteren Sklerotisationen auf dem Thorax darstellen, wie wir sie beispielsweise bei der Gattung *Pediculus* finden. Das Vorhandensein bei *Parapedicinus* ist daher ein primitives Merkmal, ob es einem gemeinsamen Vorfahren der beiden anderen Untergattungen verlorengegangen ist oder jeder von ihnen unabhängig, können wir nicht sagen.

Wenn wir die Verhältnisse bei anderen Anoplura zum Vergleich heranziehen, so kommen wir zum Schluß, daß die untereinander gleich dünnen Beine von *Parapedicinus* wahrscheinlich den in der Gattung *Pedicinus* ursprünglichen Zustand repräsentieren. Die beiden anderen Untergattungen haben sehr dicke meso- und metathorakale Beine. Die von *Pedicinus* weichen aber immerhin so stark von denjenigen von *Neopedicinus* ab (Abb. 5 & 6), daß wir nicht sicher sind, ob die Dicke der Krallen und Beine ein *Neopedicinus* und *Pedicinus* verbindendes Merkmal ist, oder ob sie in beiden Gruppen unabhängig erworben wurde.

Die einzelnen Formen von *Pedicinus* zeigen in wechselnder Kombination abgeleitete und primitive Merkmale. Die meisten abgeleiteten

finden wir bei *Pedicinus eurygaster*, die meisten ursprünglichen bei *Pedicinus cynopitheci*. Diesen halten wir deshalb unter den bekannten *Pedicinus* für den „primitivsten“.

#### Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Formen von *Pedicinus*

Die Zugehörigkeit irgend eines bekannten *Pedicinus* zu einer der drei Untergattungen kann man auf den ersten Blick feststellen. So grundlegende Unterschiede wie sie beispielsweise im Bau der Mittel- und Hinterbeine zwischen *Parapedicinus* einerseits und *Pedicinus* oder *Neopedicinus* andererseits bestehen, zieht FERRIS (1951) in seinem Schlüssel zur Trennung verschiedener Unterfamilien der Hoplopleuridae heran. Trotzdem dürfen wir davon ausgehen, daß die drei Untergattungen von *Pedicinus* nahe miteinander verwandt sind, und die Gattung eine natürliche systematische Einheit ist. In der Chaetotaxie stimmen die drei Untergattungen bis in die erstaunlichsten Details miteinander überein. Wir haben unter allen *Pedicinus* nur zwei Beispiele dafür gefunden, daß eine systematische Einheit durch konstantes Fehlen oder Hinzukommen auch nur einer einzigen Borste an Kopf oder Beinen gekennzeichnet ist (*P. obtusus japonicus* und die *P. pictus*-Gruppe). Was diese Gleichförmigkeit in der Chaetotaxie der Affenläuse allerdings systematisch bedeutet, können wir noch nicht sagen, weil die Chaetotaxie fast aller anderen Anoplura erst sehr bruchstückhaft bekannt ist. Gar nicht so selten ist übrigens bei einzelnen Individuen eine Borste einseitig verdoppelt, in seltenen Fällen fehlt auch einmal eine Kopf- oder Beinborste.

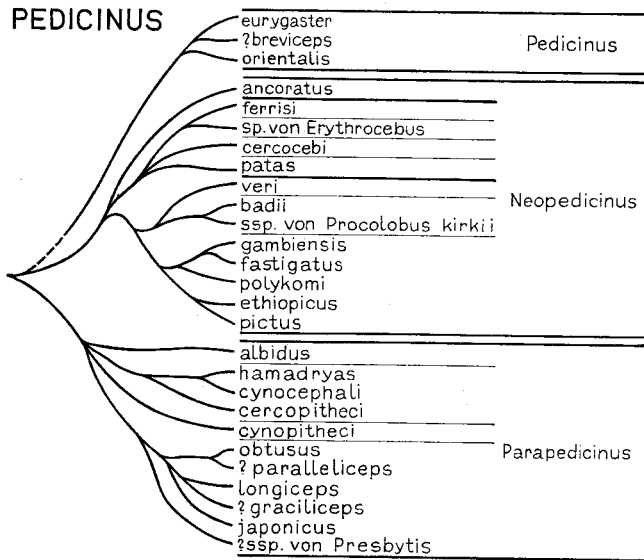
Jede der drei Untergattungen ist durch eine Reihe voneinander unabhängiger Merkmale charakterisiert, es handelt sich deshalb wohl auch bei den Untergattungen um natürliche systematische Einheiten.

Das sklerotisierte Längsband jederseits am Thorax aller *Parapedicinus* (S. 217) haben wir bei keiner anderen Affenlaus gesehen. Auch der Haftapparat distal an der Tibia der Mittel- und der Hinterbeine von *Parapedicinus* ist grundsätzlich anders gebaut als bei den beiden anderen Untergattungen.

Die Untergattung *Pedicinus* ist durch das Fehlen der dreieckigen Sklerotisationen ventral am Hinterkopf (S. 171), durch den gerundeten Tibiotarsus, durch das breit am Thorax ansetzende Abdomen und durch die sonderbare Form der mit ihrem dorsokaudalen Zipfel ab-

stehenden Paratergalplatten, welche zudem nur an einem oder zwei statt wie sonst an drei Abdominalsegmenten gefunden werden, klar von den anderen abgesetzt.

Das Stammbaumschema 2 soll eine Übersicht darüber ermöglichen, wie wir uns die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung *Pedicinus* vorstellen. Über die Beziehungen der drei Untergattungen zueinander können wir nichts sagen.



Stammbaumschema 2

Die Arten von *Neopedicinus* zerfallen in drei Gruppen, 1. den asiatischen *P. ancoratus* mit stark abweichendem Genitale, 2. die afrikanische *P. patas*-Gruppe, die mit *ancoratus* die engverschmolzenen Sklerotisationen des dritten und vierten Antennensegmentes gemeinsam hat, aber durch das Auftreten zusätzlicher paratergaler verlängerter Borsten am achten Abdominalsegment gekennzeichnet ist und 3. die *P. pictus*-Gruppe, deren Antennensklerotisationen voneinander getrennt sind, der die Borste Nr. 13 (Abb. 3) am prothorakalen Trochanter fehlt, und die auch durch einen gesonderten Typ des männlichen Genitale charakterisiert ist.

Die vier Arten der *P. patas*-Gruppe könnte man alle als Angehörige einer Art betrachten, wenn das männliche Genitale der einzelnen For-

men nicht so verschieden wäre. Von den drei Arten der *P. pictus*-Gruppe sind *P. veri* und *P. badii* näher miteinander verwandt als mit *P. pictus*, der als einziger adulter *Pedicinus* paratergale Sklerotisationen an den Abdominalsegmenten sieben und acht besitzt. Die Unterarten von *P. pictus* zerfallen in eine westliche (*gambiensis*, *fastigatus*, *polykomi*) und eine östliche (*ethiopicus*, *pictus*) Gruppe, die sich in der Kopfform und im männlichen Genitale klar unterscheiden.

Es ist schwierig, ein Stammbaumschema für die Formen der Unterart *Parapedicinus* zu konstruieren. Je nach der Wertung verschiedener Merkmalskombinationen kommt man zu verschiedenen Ansichten über die Verwandtschaft der vier Arten. Die Larven von *P. albidus* und *P. hamadryas* haben dickere meso- und metathorakale als prothorakale Tarsalkrallen, während bei den Larven von *P. cynopithecii* und *P. obtusus* alle Krallen gleichmäßig dünn sind. Der proximale Teil des Penis ist nur bei *P. obtusus* und *P. hamadryas* verkürzt. Der distale Teil des Penis ist bei *P. obtusus* und *P. cynopithecii* ganz ähnlich, während die beiden anderen Arten in verschiedener Weise stark abweichen. Im Stammbaumschema haben wir die vier Arten nebeneinander gestellt, ohne zu versuchen, sie weiter zu gruppieren.

### Zur Phylogenese von *Pedicinus*

Im vorstehenden haben wir die Systematik der Gattung *Pedicinus* erörtert, ohne uns von der Identität und der systematischen Stellung der Wirte beeinflussen zu lassen, und wir haben das Verbreitungsmuster der Formen der Gattung *Pedicinus* auf den Cercopithecidae beschrieben. Nun wollen wir diskutieren, wie dieses heutige Verbreitungsmuster entstanden sein könnte, und ob sich durch einen Vergleich des Systems der Cercopithecidae mit dem der Gattung *Pedicinus* irgendwelche Einsichten in die Phylogenie von einer der beiden Gruppen gewinnen lassen.

Eine klassische Hypothese der Parasitologie (VON IHERING, 1891; KELLOGG, 1896; FAHRENHOLZ, 1913) besagt, daß die Phylogenese wirtsspezifischer Parasiten derjenigen ihrer Wirte parallel verläuft. Besonders prägnant hat MAYR (1957) dieser Hypothese Ausdruck gegeben: "The evident interpretation is that the association between parasite and host goes far back into geological history, the evolution of the parasite being as closely correlated with that of the host as if it were an organ of the host". Wenn die phylogenetische Aufspaltung bei den



Wirten schneller verlief als bei den Parasiten, müßten sich also bei diesen verwandtschaftliche Beziehungen noch nachweisen lassen, wo sie bei jenen nicht mehr deutlich zu erkennen sind, und umgekehrt. Es könnten also in bestimmten Fällen die Parasiten als systematisches Kriterium der Wirte herangezogen werden.

Diese Hypothese setzt voraus, daß der Parasit einer Wirtsart A nicht in der Lage ist, eine zweite Wirtsart B erfolgreich zu besiedeln, sondern nur an eine oder mehrere neue Arten ( $A_1, A_2, \dots$ ) weitergegeben werden kann, die im Laufe der Stammesgeschichte aus A hervorgehen (primäre Wirtsbesiedlung), daß es sich mit anderen Worten um einen sehr wirtsspezifischen Parasiten handelt.

Weniger wirtsspezifischen Parasiten müßte es demgegenüber möglich sein, sekundär neue Wirte zu besiedeln. Es müßte sich ein Verbreitungsmuster ergeben, das nicht nur von phylogenetischen, sondern auch von geographischen Faktoren bestimmt ist. Je weiter entfernt sich ursprünglicher und neuer Wirt im System stehen, desto geringer ist die Wirtsspezifität des Parasiten.

Im allgemeinen werden die Phthiraptera für sehr wirtsspezifisch gehalten (EICHLER, 1963; DUNN, 1964). HOPKINS (1949) schreibt von ihnen, sie könnten sich einen hohen Grad an Wirtsspezifität leisten, weil sie im Gegensatz etwa zu Flöhen oder Zecken ihren gesamten Entwicklungszyklus unmittelbar am Körper desselben Wirtes durchlaufen, und weiter: "It is rarely the case that geography plays any direct part in determining the distribution of lice, this being by far more dependent on the ancestry of the host than on any other factor". Sekundären Wirtewechsel hält HOPKINS auch schon deshalb für schwierig, weil der dazu notwendige Körperkontakt zwischen verschiedenartigen Wirten unter natürlichen Bedingungen sehr selten sei und eigentlich unter Säugern nur zwischen Raub- und Beutetier regelmäßig zustande komme. Die Beispiele dafür, daß nahe verwandte Parasiten nur auf einander systematisch fernstehenden Wirten gefunden werden, sollen im wesentlichen durch „secondary absence“ auf denjenigen Wirten erklärt werden können, die im System zwischen den beiden noch besiedelten stehen.

Als Beispiel für das konsequente Festhalten an diesen Hypothesen möchten wir WEIDNER (1953) zitieren, der die heutige Verbreitung der Gattung *Pediculus* folgendermaßen historisch erklärt: „Die Pediculiden sind wohl . . . noch ziemlich unverändert seit dem Tertiär bis auf den heutigen Tag geblieben. Damals bewohnten sie die Ahnen der Primaten,

blieben aber nur drei Gattungen treu, dem Schimpansen, dem *Ateles* und dem Menschen.“

Es gibt jedoch für die Phthiraptera einige krasse Beispiele dafür, daß eine sekundäre Wirtsbesiedelung zwischen systematisch weit getrennten Wirten stattgefunden hat. Als Beispiele möchten wir das Vorkommen von *Trichophilopterus babakatophilus* auf madegassischen Halbaffen erwähnen (PAULIAN, 1961). Die nächsten Verwandten dieses Mallophagen leben auf Vögeln. [Bezüglich der systematischen Stellung von *Trichophilopterus* können wir uns KELER (1944) und EICHLER (1963) nicht anschließen.] Ferner gehört hierher das Vorkommen von *Haematomyzus* auf Elefanten und Warzenschweinen (CLAY, 1963), das von *Procavicola* auf Procaviidae und *Colobus* (KUHN & LUDWIG, 1964c), und schließlich das der Gattung *Pediculus* auf *Homo* und neuweltlichen Affen, welches wir nicht im Sinne WEIDNERS deuten. VANZOLINI & GUIMARÃES (1955) haben überzeugend dargelegt, daß das heutige Verbreitungsmuster der Anoplura auf südamerikanischen Säugern nur durch vielfältige und ausgedehnte sekundäre Wirtsbesiedlungen erklärt werden kann. – In diesen Fällen ist es ganz evident, daß sekundäre Wirtsbesiedlungen zwischen einander systematisch fernstehenden Wirtsgruppen stattgefunden haben. Gerade wenn man aber mit einer gewissen Wirtsspezifität rechnet, wird man dann sekundäre Wirtsbesiedlungen zwischen nahe verwandten Wirtsarten noch viel häufiger erwarten müssen. Nur wird es viel schwieriger sein, sie zu erkennen, besonders wenn man der vorgefaßten Meinung ist, daß alle Phthiraptera streng wirtsspezifisch sind.

CLAY (1949) zeigt, daß verschiedene Mallophagenarten, die auf einem Wirte verschiedene ökologische Nischen bewohnen, nur dann auftreten können, wenn die Möglichkeit sekundärer Wirtsbesiedlung gegeben war. Wir möchten zwei weitere Möglichkeiten hierzu zur Diskussion stellen.

Erstens wäre es denkbar, daß die Parasitenpopulationen zweier erst geographisch getrennter und dann wieder miteinander verschmolzener Wirtspopulationen in der Zeit der Trennung Isolationsmechanismen entwickelt haben. Falls auch ihre ökologischen Ansprüche oder Valenzen geringfügig different geworden sind, könnten sie nebeneinander leben und würden sich dann schnell in ihre Nischen weiter einfügen, um der Zone gegenseitiger Konkurrenz möglichst zu entgehen. Praktisch wird dieses Modell wohl wenig Bedeutung haben. Es ist sicher selten, daß auf zeitweise getrennten Wirtspopulationen, die in der Lage

sind, später wieder zu verschmelzen, für die Parasiten so unterschiedliche Selektionsbedingungen herrschen, daß der Anfang einer Anpassung in verschiedene Nischen unternommen wird. Falls dies aber nicht der Fall ist, und während der geographischen Trennung nur zufällig ein gut funktionierender, etwa gametischer, Isolationsmechanismus ausgebildet wurde, wird eine der beiden Parasitengruppen aussterben müssen, wenn die beiden Wirtspopulationen wieder miteinander verschmelzen.

Zweitens wäre es denkbar, daß sich an ökologisch verschiedenen Körperregionen eines Wirtstieres Läuse mit einem für die jeweilige Nische disponierenden Genbestand durch „preferential mating“ anreichern, eine kurzfristige räumliche Trennung – etwa eine für beide Gruppen unbewohnbaren Zwischenzone – könnte dann auch wirksame Isolationsmechanismen entstehen lassen. Für die Anoplura, bestimmt aber für die Gattung *Pedicinus*, können wir sagen, daß auf diese Weise das Entstehen von auf einer Wirtsart nebeneinander lebenden Läusearten nicht erklärt werden kann. Da ein Wirtsindividuum eigentlich immer nur kurzfristig, d. h. für wenige Läusegenerationen, besiedelt bleibt (siehe unten), die Gesamtzahl der auf ihm gleichzeitig lebenden Läuse klein ist, und die Infektion neuer Wirtsindividuen auch immer nur auf wenige Läuse zurückgeht, wird der Prozeß der Anreicherung von Genmaterial in einer bestimmten ökologischen Nische durch „preferential mating“ immer wieder unterbrochen und damit unwirksam gemacht werden.

Wir schließen uns deshalb CLAY an und meinen, daß eine von zwei Anoplura-Arten, die auf demselben Wirt leben, in der Regel durch sekundäre Besiedelung auf diesen gelangt ist.

In der von uns bearbeiteten Gruppe ist ein sekundärer Wirtwechsel sicher gar nicht so schwierig, wie HOPKINS meint. Das nicht ganz geklärte Problem der Phoresie brauchen wir nicht zu berühren, weil im Zusammenhang mit *Pedicinus* nichts darüber bekannt ist; immerhin möchten wir erwähnen, daß MITZMAIN (1912) an den Beinen von 1800 Fliegen der Gattung *Lyperosia* auf den Philippinen 620 Larven von *Haematopinus tuberculatus* angeheftet fand. – Unter freilebenden Cercopithecidae verschiedener Arten ist direkter körperlicher Kontakt vielleicht gar nicht so selten. Einer von uns (K.) sah in Liberia je eine Herde von *Procolobus badius badius* und von *Cercopithecus diana diana* unmittelbar vergesellschaftet, wobei Jungtiere miteinander spielten, und JAY (1965) veröffentlicht Bilder freilebender

*Presbytis entellus* in Kontakt mit *Macaca mulatta* und *Macaca radiata*. Situationen, die eine Infektion ermöglichen, werden sich zwischen im gleichen Biotop lebenden Affenarten immer einmal finden. – Daß ein Raubtier von einem Beutetier aus mit Phthiraptera erfolgreich besiedelt wurde, dafür kennen wir nur das Beispiel des Haushundes, der von *Linognathus setosus* und von *Heterodoxus spiniger* besiedelt wurde. Bei den beiden *Enderleinellus euxeri*, die JOHNSOHN (1960b) von einem Schakal beschreibt, handelt es sich wohl um „Vagismus“ im Sinne KELERS (1938).

In Gefangenschaft kann unter Umständen jeder *Pedicinus* auf jedem Angehörigen der Familie Cercopithecidae leben, ja WERNECK (1932b) fand eine Art sogar einmal auf einem Hauskaninchen. Wie die Wirtsliste im vorstehenden Kapitel zeigt, wurden die beiden normalerweise auf den asiatischen Makaken lebenden Läuse, *Pedicinus obtusus* und *P. eurygaster*, in Gefangenschaft schon auf sehr vielen anderen Cercopithecidae gefunden.

Die Fähigkeit, sich unter günstigen Umständen auf einem fremdartigen Wirt vermehren zu können, ist aber für eine Laus nur eine von vielen Voraussetzungen für eine erfolgreiche sekundäre Wirtsbesiedelung unter natürlichen Bedingungen. Das Verhältnis von Parasit und Wirt ist ein empfindliches Gleichgewicht, das von jedem der Partner eine differenzierte Anpassung verlangt. Wir wollen hier einige Beispiele dafür anführen, weshalb unter Umständen ein solches Gleichgewicht nach einem sekundären Wirtewechsel nicht erreicht werden kann.

In freilebenden Populationen von Meerkatzen der Gattung *Cercopithecus* ist nur ein sehr kleiner Teil der Individuen von *Pedicinus* befallen. W. C. OSMAN HILL, der über viele Jahre eine große Zahl asiatischer *Presbytis* beobachtet und gehalten hat, schreibt uns, daß er auf diesen Affen nie eine Laus gefunden hat. BUXTON (1941) und McLEOD & CRAUFORD-BENSON (1941) weisen darauf hin, daß manche Menschen von *Pediculus humanus* ohne ersichtlichen Grund als Nahrungsquelle abgelehnt werden. Bei den liberianischen Colobinae ist normalerweise der Anteil von Individuen hoch, die mit *Pedicinus* behaftet sind. Besonders stark verlaust sind hier jugendliche und senile Individuen. Daß eine Schwächung der Abwehrlage etwa im Gefolge von Vitaminmangelzuständen zu starker Verlaustung führen kann, ist oft beobachtet worden (GYÖRGY, 1938; KARTMAN, 1942). Diese Beispiele sollen zeigen, daß „konstitutionelle“ und immunologische Faktoren dafür mitverantwortlich gemacht werden müssen, daß sich Läuse immer nur

auf einem kleinen Teil selbst der „arteigenen“ Wirte halten können. Wenn sie sekundär auf einen neuen Wirt gelangen, wird sich in der Regel dieses Gleichgewicht noch zu ihren Ungunsten verschieben.

Es kann aber auch das Gegenteil zu den für den Erfolg eines sekundären Wirtswechsels gleich nachteiligen Folgen führen. Vom Menschen stammende Läuse der Gattung *Pediculus* können sich beispielsweise auf Gibbons (*Hylobates*) und neuweltlichen Affen (besonders *Ateles*) sehr gut fortpflanzen. In Gefangenschaft pflegen sie sich auf diesen Affen so stark zu vermehren (WEIDNER, 1953; WERNECK, 1937), daß sie ihren neuen Wirt umbringen können, welcher weder über ein Verhaltensinventar verfügt, mit dem er sich ihrer erwehren könnte, noch offenbar über genügende immunologische Abwehrmechanismen. Unter natürlichen Verhältnissen wird ein sekundärer Wirtswechsel nicht zu einer dauerhaften Besiedelung führen können, wenn ein Parasit die von ihm befallenen Individuen der neuen Wirtsart so stark schädigt.

Auch das Verhalten des Wirtes könnte eine sekundäre Wirtsbesiedlung unmöglich machen. *Pedicinus pictus polykomi*, eine große und stark pigmentierte Laus, könnte sicher auf einzelnen, in Gefangenschaft gehaltenen Rhesusaffen leben. In einer freilebenden Horde von Rhesusaffen hätte sie jedoch kaum eine Chance, sich halten zu können. Im hellen Haarkleid des neuen Wirtes würde sie so stark auffallen, daß sie wohl sehr bald durch die intensive soziale Hautpflege der Rhesusaffen eliminiert würde.

Schließlich wird eine Laus, die sekundär einen neuen Wirt besiedeln will, auch noch in Konkurrenz mit der auf diesem Wirt heimischen und meist besser angepaßten Art treten müssen. "A louse arriving on a new host, if it is unable to compete with the established population, must either occupy an empty ecological niche or face extinction" (CLAY, 1949).

Wir fassen das bisher Vorgebrachte für die Gattung *Pedicinus* so zusammen: es muß damit gerechnet werden, daß auch unter natürlichen Bedingungen gelegentlich Läuse von einer auf eine andere im gleichen Gebiet lebende Affenart übertragen werden. Unter günstigen Bedingungen, beispielsweise in Gefangenschaft, kann auch wohl jeder *Pedicinus* auf jedem Angehörigen der Cercopithecidae zumindest zeitweise leben. Es gibt aber so viele Schwierigkeiten, die den Erfolg eines sekundären Wirtwechsels unter natürlichen Bedingungen in Frage stellen, daß wir in der folgenden Analyse des Verbreitungsmusters der

Affenläuse sorgfältig abwägen müssen, wo wir eher mit einem alten Erbe und wo mit einer sekundären Besiedelung rechnen müssen.

Einen ersten Hinweis darauf, daß auch in der Gattung *Pedicinus* sekundäre Wirtsbesiedlungen vorgekommen sind, gibt uns die Tatsache, daß auf verschiedenen Arten der Cercopithecidae zwei *Pedicinus*-Arten nebeneinander leben. Auf westafrikanischen *Procolobus badius* sind dies *Pedicinus pictus fastigatus* bzw. *gambiensis* und *Pedicinus badii*. Es handelt sich um eine kurzköpfige und eine langköpfige Form. Wir können also annehmen, daß sie in irgendeiner uns noch unbekanntem Weise verschiedene ökologische Nischen auf den Affen einnehmen (siehe auch HOPKINS, 1949; JOHNSON, 1960; KUHN & LUDWIG, 1964). Weil die nächsten Verwandten von *Pedicinus badii* auf *Procolobus verus* und *Procolobus kirkii* leben, und zwar jeweils als einzige *Pedicinus*, vermuten wir, daß es sich bei *Pedicinus badii* um den ursprünglich auf *Procolobus badius* heimischen Parasiten handelt. *Pedicinus pictus fastigatus* hingegen ist nur eine Unterart des quer durch Afrika auf der Gattung *Colobus* verbreiteten *Pedicinus pictus*. Er ist erst sekundär auf *Procolobus badius* gelangt. Da er dem auf westafrikanischen *Colobus* lebenden *Pedicinus pictus polykomi* näher steht als den auf ostafrikanischen *Colobus* lebenden Unterarten *pictus* und *ethiopicus*, dürfen wir annehmen, daß diese sekundäre Besiedelung vor relativ kurzer Zeit erfolgt ist. Interessant ist nun, daß der neben *Pedicinus pictus* auf westafrikanischen *Procolobus badius* lebende *Pedicinus badii* einen sehr kurzen Kopf hat, seine nächsten Verwandten auf anderen *Procolobus* aber, die alleine auf diesen Wirten leben, nicht. Offenbar mußte sich *Pedicinus badii* vor dem neu eintreffenden *Pedicinus pictus* in eine gesonderte ökologische Nische zurückziehen, was mit einer Verkürzung des Kopfes einherging.

Auch auf manchen asiatischen Makaken leben eine langköpfige (*Pedicinus obtusus*) und eine kurzköpfige (*P. eurygaster*) Laus nebeneinander. Primär war wohl *P. obtusus* da, denn die geographisch isolierten Arten von *Macaca* (*M. sylvanus* in Nordwestafrika, *M. nigra* auf Celebes, vielleicht auch *M. fuscata* in Japan) werden von nur je einem *Pedicinus* bewohnt, der in allen Fällen ein Verwandter von *P. obtusus* ist. Woher *Pedicinus eurygaster* gekommen ist, wissen wir nicht. Es könnte sich um einen sehr stark veränderten *Neopedicinus* handeln.

Der zweite Hinweis darauf, daß in der Stammesgeschichte der Gattung *Pedicinus* sekundäre Wirtsbesiedlungen vorgekommen sind,

ergibt sich aus der Kombination von Wirtsarten, die von einzelnen *Pedicinus* bewohnt werden.

*Pedicinus hamadryas* ist von verschiedenen Affen der ost- und südostafrikanischen Savannen- und Buschwaldgebiete bekannt. Er lebt hier auf *Papio cynocephalus*, auf *Cercopithecus aethiops* und möglicherweise auch auf *Colobus guereza*. Ein Blick auf das Stammbaumschema der Seite 258 zeigt, daß sich diese Wirte im System der Cercopithecidae sehr fern stehen.

Falls *Pedicinus obtusus* neben Makaken auch asiatische *Presbytis*-Arten bewohnt (S. 249), könnte auch diese Wirte-Kombination nicht primär sein.

Von allen Cercopithecidae des afrikanischen Regenwaldes sind bisher nur Angehörige der Untergattung *Neopedicinus* bekannt. Diese bewohnen hier sowohl Angehörige des Colobinae wie auch der Papionini und der Cercopithecini. Anderswo kommt die Untergattung *Neopedicinus* nirgends auf Cercopithecinae vor.

Als Einwand dagegen, daß die hier geschilderten Wirtekombinationen durch sekundäre Wirtsbesiedlungen zustande gekommen sind, ließe sich vorbringen, daß die Ahnen der von uns untersuchten Affen mehrere *Pedicinus*-Formen beherbergt haben könnten, von denen dann einmal diese, einmal jene im Laufe der Phylogenese ausgestorben ist („secondary absence“). So erklärt ja auch WEIDNER, daß die Gattung *Pediculus* nur auf *Homo*, *Pan* und *Ateles* vorkommt. Im Falle der Cercopithecidae würde das heißen, daß die an der gemeinsamen Wurzel von Colobinae und Cercopithecinae stehenden Affen sowohl einen *Neopedicinus* besessen haben müßten, der sich dann im Laufe der Stammesgeschichte in verschiedene Formen aufgespalten hat, wie auch *Pedicinus hamadryas*, der kaum verändert bis auf den heutigen Tag bei ostafrikanischen Savannen-Affen erhalten geblieben ist, sonst aber ausgestorben ist oder auch der Ahne der vielen *Parapedicinus*-Formen von *Macaca* sein könnte. Falls die asiatischen Colobinae aber auch eine Unterart des sonst auf Makaken verbreiteten *Pedicinus obtusus* beherbergen (S. 249), müßte ein *Pedicinus obtusus* ebenfalls schon bei den gemeinsamen Ahnen von Colobinae und Cercopithecinae vorhanden gewesen sein, der dann später bei den allermeisten Cercopithecidae wieder ausgestorben sein müßte.

Diese Argumentation erscheint uns reichlich vage. Erstens, weil es sich gerade bei den *Pedicinus*, die der hypothetische „Uraffe“ besessen haben müßte, bei den Angehörigen der *P. patas*-Gruppe und *P. hamadryas*, nicht um primitive Formen handelt.

Zweitens, weil wir gesehen haben, daß sich *Pedicinus*-Arten recht schnell in verschiedene Unterarten aufspalten. Daß sich so ähnliche Formen wie *P. cercocebi* und *P. ferrisi* in den beiden Tribus der Cercopithecinae, die sicher seit vergleichsweise sehr langer Zeit getrennt sind, unabhängig voneinander fast unverändert erhalten haben sollten, erscheint uns deshalb sehr unwahrscheinlich.

Drittens ist es auffällig, daß die nahe verwandten Arten- oder Unterartenpaare von *Pedicinus*, die einander systematisch fernstehende Affen bewohnen, jeweils im gleichen geographischen Gebiet auf diesen Wirten leben. Wenn je eine Unterart von *Pedicinus hamadryas* auf einer westafrikanischen Meerkatze und einem ostasiatischen Makaken gefunden worden wäre, könnten wir noch an ein gemeinsames Erbe denken. Wenn die Wirte aber zusammen in der ostafrikanischen Savanne leben, wird dies unwahrscheinlich.

Viertens halten wir es für unmöglich, daß beispielsweise ein *Neopedicinus*, *Pedicinus obtusus* und *Pedicinus hamadryas* zusammen auf einer Wirtsart hätten existieren können. Diese *Pedicinus*-Arten hätten dann nämlich höher spezialisiert sein müssen, als irgend ein heutiger *Pedicinus*.

Fünftens würde die Hypothese, daß die primitivsten Cercopithecidae mehrere *Pedicinus*-Formen besessen haben, überhaupt nichts erklären. Das Problem, wie es dazu gekommen sein könnte, daß auf einigen Cercopithecidae mehr als eine *Pedicinus*-Art lebt, würde nur auf einen ferner liegenden zeitlichen Horizont zurückverlegt.

Einzelne der vorgebrachten Argumente mögen anfechtbar sein. Zusammen zeigen sie aber wohl doch, daß im Laufe der Phylogenese der Gattung *Pedicinus* sekundäre Wirtsbesiedlungen erfolgt sein müssen.

Wir haben oben mehrere Faktoren angeführt, die sicherlich eine sekundäre Wirtsbesiedlung erschweren. Warum sie aber doch vorkommen kann, und warum gerade in den aufgezählten Fällen, können wir nicht sagen. Es ist aber möglich, daß auch das Klima, in dem die Wirte leben, für das Verbreitungsmuster der Affenläuse mitverantwortlich ist. Es ist doch auffällig, daß ganz unabhängig von ihrer systematischen Stellung Affen der ostafrikanischen Savanne von *Parapedicinus*, diejenigen des afrikanischen Regenwaldes aber von Angehörigen der Untergattung *Neopedicinus* bewohnt werden. Als weiteres Argument dafür, daß die klimatische Umwelt, wahrscheinlich Temperatur und Luftfeuchtigkeit, einen unterschiedlichen Einfluß auf ver-



schiedene Angehörige der Gattung *Pedicinus* hat, können wir anführen, daß, wie die Wirtsliste zeigt, eine große Zahl normalerweise makakenbewohnende *Pedicinus obtusus* und *P. eurygaster* auf in Europa gefangengehaltenen Meerkatzen und Colobinae festgestellt worden ist, umgekehrt aber nur ein einziger Fund eines *Neopedicinus* von einem Makaken vorliegt. Auch von ihren natürlichen Wirten sind *Neopedicinus* in Gefangenschaft ausgesprochen selten gesammelt worden, die wenigen stammen sicher (teilweise sogar nachweisbar) von frisch importierten Affen. Es ist also denkbar, daß die in tropischen Regenwäldern lebenden *Neopedicinus* wesentlich empfindlicher gegen Temperaturschwankungen und verminderte Luftfeuchtigkeit sind als *Pedicinus obtusus* und *Pedicinus eurygaster*, die schon normalerweise zum Teil in sehr rauhen Klimaten (Kaschmir, Japan) leben. Immerhin liegt aber ein Fund von *Pedicinus (Neopedicinus) ancoratus* von *Presbytis entellus schistaceus* aus Kaschmir vor.

Aus dem bisher Gesagten könnte der Eindruck entstehen, daß die gemeinsame Stammesgeschichte von Cercopithecidae und *Pedicinus*-Formen in untergeordnetem Maße das heutige Verbreitungsmuster von *Pedicinus* auf seinen Wirten zustandegebracht hat. Dieser Eindruck wäre falsch.

Die Tatsache, daß sowohl die afrikanischen wie die asiatischen Colobinae fast nur, vielleicht auch ausschließlich, von Angehörigen der Untergattung *Neopedicinus* bewohnt werden, zeigt, daß die Verbindung von *Neopedicinus* und den Colobinae eine alte ist. Genau so alt ist wohl die Bindung der Untergattung *Parapedicinus* an die Papionini, auch wenn im afrikanischen Walde *Neopedicinus* die Vertreter von *Parapedicinus* verdrängt hat, und in Asien die Untergattung *Pedicinus* auf einigen Cercopithecinae sekundär neben *Parapedicinus* vorkommt.

Im einzelnen gibt es eine ganze Reihe von Beispielen dafür, daß das Vorkommen einer Laus auf einem Affen nur als altes Erbe verstanden werden kann.

Vom ostafrikanischen *Erythrocebus patas pyrrhonotus*, welcher noch viel mehr als der oben erwähnte *Cercopithecus aethiops* dem Leben in der trockenen Savanne angepaßt ist, liegt uns ein *Neopedicinus* vor (S. 189), der zur sonst „waldbewohnenden“ *P. patas*-Gruppe gehört. Wir haben Grund zur Annahme, daß *Erythrocebus* eine sekundär boden- und savannenbewohnende Meerkatze ist. Deshalb dürfen wir vermuten, daß er seine Laus von waldbewohnenden Ahnen übernommen hat. Sie konnte sich offenbar den veränderten klimatischen Bedingungen anpassen.

Auch die nicht mehr im Regenwald lebenden Randpopulationen von *Procolobus badius*, nämlich *temminkii* in Gambia und *kirkii* auf Sansibar, sind von Läusen der *P. pictus*-Gruppe besiedelt.

Innerhalb des afrikanischen Regenwaldes kommt die *P. pictus*-Gruppe nur auf Colobinae, die *P. patas*-Gruppe nur auf Cercopithecinae vor. Auch wenn die *P. patas*-Gruppe, wie oben erwähnt, wohl erst sekundär auf diese Wirte gelangt ist, so spricht doch die klare Trennung der beiden Gruppen dafür, daß die Grenze zwischen Colobinae und Cercopithecinae seit langem nicht mehr von einem *Neopedicinus* überschritten wurde.

Die beiden am meisten abweichenden Gruppen der Makaken (*Macaca nigra* und *maurus* in Celebes, *Macaca sylvanus* in Nordwestafrika) werden von je einem ganz abweichenden *Parapedicinus* bewohnt (*P. cynopithecii* und *P. albidus*). Da die beiden Wirte geographisch sicher seit sehr langer Zeit isoliert sind, müssen ihre Parasiten ein altes Erbe sein. In *P. cynopithecii* hat sich in der Isolation der primitivste *Parapedicinus* erhalten, in *P. albidus* haben wir einen der in mancher Beziehung spezialisiertesten kennengelernt.

Unsere Diskussion ist voreilig, weil wir sicher erst einen Teil der Formen von *Pedicinus* kennen. Es ist beispielsweise schade, daß wir die Läuse der waldbewohnenden Paviane nicht kennen. Falls klimatisch-geographische Faktoren bestimmend dafür sind, welche *Pedicinus* auf ihnen leben, müßten *Papio sphinx* und *Papio leucophaeus* von Angehörigen der *Pedicinus patas*-Gruppe besiedelt sein; falls aber die Stammesgeschichte ausschlaggebend dafür war, müßte auf ihnen *Pedicinus hamadryas* oder ein Verwandter leben.

Im Laufe der Phylogenese der Angehörigen der Gattung *Pedicinus* sind sekundäre Wirtsbesiedlungen vorgekommen, und zwar auch zwischen einander systematisch fernstehenden Arten aus der Familie Cercopithecidae. Trotzdem können viele Eigentümlichkeiten im Verbreitungsmuster der *Pedicinus*-Formen mit der Annahme besser erklärt werden, daß die Phylogenie der Affen und der Läuse über weite Strecken parallel verlaufen ist. Nur wenn man vorurteilslos alle möglichen Faktoren in Betracht zieht, kann man dem Einzelfall annäherungsweise gerecht werden. Wenn für eine Parasitengruppe sekundäre Wirtsbesiedlungen angenommen werden müssen, lassen sich keine parasitophyletischen Überlegungen mehr innerhalb einer engeren systematischen Einheit der Wirte anstellen. Es wäre beispielsweise unsinnig, sich über die Stammesgeschichte der Cercopithecinae und ihrer

Läuse Gedanken zu machen, ohne die Colobinae mit ihren Parasiten einzubeziehen. Ähnliches gilt sicher auch für viele Vogelgruppen und ihre Mallophagen.

### Die Subspezies-Frage

Im systematischen Teil dieser Arbeit haben wir Gruppen von *Pedicinus*-Formen als Subspezies einer Art zusammengefaßt, ohne die Problematik dieses Vorgehens zu diskutieren. Von den Systematikern, die Phthiraptera bearbeitet haben, wird die Subspezies-Kategorie nur selten gebraucht; meist wird eine Vielzahl monotypischer Spezies angenommen. Daß diese Auffassung nicht alle Autoren völlig zufriedenstellt, geht daraus hervor, daß die Diskussion um die Subspezies-Kategorie in der Systematik der Phthiraptera immer wieder auflebt.

Bevor wir die für oder gegen den Gebrauch der Subspezies als Einheit in der Taxonomie der Phthiraptera vorgebrachten Argumente anführen und besprechen, müssen wir noch einige Termini definieren.

Die Population ist eine Gruppe von Individuen, die über viele Generationen eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden. Für die Phthiraptera wird dieser Begriff in ganz verschiedenem Sinne gebraucht, tatsächlich ist er kaum allgemeingültig zu definieren. Die auf einem Wirtsindividuum lebenden *Pedicinus* einer Art sollte man noch nicht als Population bezeichnen. Meist handelt es sich um wenige Läuse, die man eine Sippe nennen könnte. Um fortzubestehen, müssen sie immer wieder neue Wirtsindividuen kolonisieren. Dabei werden sie oft mit Mitgliedern anderer Sippen zusammentreffen und mit ihnen dann eine neue Fortpflanzungsgemeinschaft für wenige Generationen bilden. Falls ein solches neues Wirtsindividuum verhältnismäßig häufig einen zweiten Wirtsart angehört, könnte eine *Pedicinus*-Population durchaus gleichzeitig auf zwei nebeneinander lebenden Wirtsarten vorkommen, Wir kennen aber nur ein Beispiel bei *Pedicinus hamadryas cercopithecii*, in dem die Verhältnisse möglicherweise so liegen. Im allgemeinen werden wohl die Individuen einer *Pedicinus*-Art nicht so regelmäßig zwischen zwei Wirtsarten überwechseln, daß sie auf beiden eine einzige Population aufrechterhalten können.

Auch die Gesamtheit der auf einer Wirtsart lebenden Läuse darf man nicht als Population bezeichnen. In der Regel besteht eine Wirtsart selbst aus mehreren Populationen, sie bildet also nicht eine gleichmäßige große Fortpflanzungsgemeinschaft. Naturgemäß wird es dann

den Läusen auch nicht möglich sein, eine tatsächliche Fortpflanzungsgemeinschaft aufrecht zu erhalten.

Eine Population von Läusen der Gattung *Pedicinus* wird also in der Regel aus denjenigen Individuen bestehen, die auf einer Wirtspopulation leben.

Eine Subspezies ist nach MAYR, LINSLEY & USINGER (1953) "a geographically defined aggregate of local populations which differs taxonomically from other such subdivisions of the species", sie kann natürlich auch aus nur einer einzigen lokalen Population bestehen.

Die Art schließlich ist eine Gruppe von Populationen, die tatsächlich oder potentiell eine Fortpflanzungsgemeinschaft bilden. Sie ist unter natürlichen Bedingungen von anderen solchen Gruppen fortpflanzungsmäßig isoliert.

Die Varietät ist für uns keine taxonomische Einheit. Wenn überhaupt etwas, verstehen wir darunter eine diskontinuierliche Variante, die deutlich außerhalb der die Population kennzeichnenden Verteilungskurve liegt, aber gehäuft auftreten kann.

FAHRENHOLZ (1916), FERRIS (1921), EICHLER (1952) und WEBB (1948) beispielsweise haben Läuse aus verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes einer Wirtsart oder von verschiedenen Wirtsarten stammende Läuse, die sich morphologisch nur wenig unterscheiden, als „Varietäten“ oder Unterarten beschrieben. FERRIS (1951) selbst aber betrachtet später die von ihm ursprünglich als Unterarten von *Hoplopleura enormis* beschriebenen Formen als selbständige Arten.

EICHLER (1963) sagt von Mallophagen „... auf verschiedenen, aber nahe verwandten Wirten kann man nächstverwandte Parasiten als Unterarten registrieren, weil hier eine der geographischen Vikarianz entsprechende wirtliche Vikarianz vorliegt“. Heute (1965, mündlich) neigt er zu der Ansicht, daß man nur solche nahe verwandte Läuse als Subspezies einer einzigen Art betrachten sollte, die auf derselben Wirtsart natürlicherweise leben.

JOHNSON (1960) diskutiert die Frage, ob verschiedene Formen der Anoplura als Unterarten einer Art betrachtet werden könnten, eingehend und kommt zu dem Schluß, daß "as a matter of logic and convenience it would be desirable so treat all stable recognizable forms of Anoplura and Mallophaga as species, and varieties . . . as categories below the 'subspecies' and thus of no concern in nomenclature", und weiter "I am unaware of any instance in which 'subspecies' are based on geographical variation or of the description of a geographical zone

of intergradation (or good evidence of any other kind of intergradation) between 'subspecies' of lice", . . . "we must subjectively decide whether two or more louse populations would interbreed, if given a chance".

Eingeführt und gebraucht wurden die Begriffe Art und Unterart lange bevor einzelne Arten im obigen Sinne fortpflanzungsphysiologisch definiert werden konnten, oder man über die geographische Vikarianz der einzelnen Formen genau Bescheid wußte. Tatsächlich wurde das System der Vögel oder das der Säuger weitgehend aufgrund morphologischer Merkmale aufgestellt. Später ergab sich dann, daß es ganz überraschend gut auch einer Überprüfung nach physiologischen Gesichtspunkten standhält.

Die Systematik der Anoplura befindet sich gegenüber derjenigen der Vögel oder der Säuger etwa hundert Jahre im Rückstand. Es ist noch weitgehend unbekannt, welche Merkmale systematisch wirklich bedeutungsvoll sind; nur ein kleiner Bruchteil der existierenden lokalen Populationen der einzelnen Arten ist untersucht, mit ein oder zwei Ausnahmen wissen wir nichts über die eventuelle Kreuzbarkeit verschiedener Populationen. Wir haben also wirklich rein subjektiv entschieden, daß wir verschiedene Formen von *Pedicinus* für untereinander uneingeschränkt fortpflanzungsfähig halten, wenn wir sie als Unterarten in dieselbe Art gestellt haben. JOHNSONS Einwand ist in dieser Beziehung also voll berechtigt. Tatsächlich muß sie selbst aber die gleiche rein subjektive Entscheidung treffen, sooft sie verschiedene Populationen, die sie für morphologisch identisch hält, in eine Art stellt.

Der zweite Einwand JOHNSONS, daß nämlich „zones of intergradation“ zwischen verschiedenen angenommenen Subspezies nicht bekannt seien, war sicher ebenfalls berechtigt. Hauptsächlich ist dies aber wohl darauf zurückzuführen, daß wir wie oben erwähnt eben erst einen kleinen Bruchteil der existierenden Anoplura-Populationen kennen. Die einzige *Pedicinus*-Art, von der uns viele nach Wirt und Lokalität genau bestimmte Funde vorliegen, ist *Pedicinus pictus*. Sie zeigt uns sehr schön, wie weit einzelne Populationen einer Anoplura-Art voneinander abweichen können. Aus Ostafrika sind uns *Pedicinus pictus* von drei Populationen des schwarzweißen Stummelaffen (*Colobus guereza*) bekannt. Die Läuse aus Äthiopien (*Pedicinus pictus ethiopicus*, Material Nr. 1 & 2) unterscheiden sich deutlich von denen aus Kenia (*Pedicinus pictus pictus*, Material Nr. 1, 2 & 3); wie ein Vergleich von Abb. 102 mit Abb. 104 zeigt. Die *Pedicinus pictus* aus

Uganda stehen zwar den äthiopischen näher, zeigen aber deutliche Anklänge an diejenigen aus Kenia (Abb. 103). Uganda liegt also in der „geographical zone of intergradation“.

Schwieriger wird die Situation, wenn wir auch die westafrikanischen Vertreter von *Pedicinus pictus* in die Diskussion mit einbeziehen. *Pedicinus pictus polykomi* lebt auf Wirten (*Colobus polykomos*), die denen der oben erwähnten ostafrikanischen *Pedicinus pictus* nächst verwandt sind. Viele Mammalogen halten sie für konspezifisch. Morphologisch steht *P. pictus polykomi* aber den beiden auf westafrikanischen *Procolobus badius* lebenden Unterarten von *P. pictus* (*gambiensis* und *fastigatus*) näher als den ostafrikanischen. Nach allem, was wir von diesen Läusen wissen, ist es unmöglich, sie in ein System zu pressen, das der verwandtschaftlichen Beziehung zwischen ihren Wirten entspricht. Wenn wir die Unterarten von *Pedicinus pictus* nach ihren Wirtsarten in zwei oder drei Arten aufteilen würden, würde ein unserer Meinung nach ganz unnatürliches System resultieren.

Der Verwandtschaftsgrad zweier Unterarten hängt unter anderem davon ab, in welchem Maße gelegentlich noch ein Genaustausch zwischen den beiden stattfindet. Unter natürlichen Bedingungen kann ein solcher Austausch zwischen Populationen von Läusen, die auf verschiedenen lokalen Populationen einer Wirtsart leben, mehr oder weniger häufig sein als zwischen Populationen, die im gleichen geographischen Gebiete auf verschiedenen Wirtsarten leben. Die Verhältnisse werden je nach Wirts- und Parasitenart variieren können. Daraus folgt aber, daß für die Beurteilung der Frage, ob es sich bei verschiedenen Formen von *Pedicinus* um Unterarten einer Art oder um selbständige Arten handelt, das bei freilebenden Tieren so überaus wertvolle Kriterium der geographischen Vikarianz entfallen kann. An die Stelle der übersichtlichen, zweidimensionalen geographischen Verteilung freilebender Tiere tritt ein kompliziertes, je nach der Zahl der beteiligten Wirtsarten mehrdimensionales Gitterwerk, in dessen Maschen die Populationen einer *Pedicinus*-Art vikariierend leben können; wir schließen uns hier also EICHLER (1963) an, meinen aber, daß der Verwandtschaftsgrad der Wirte nicht zur Beurteilung des Verwandtschaftsgrades zwischen ihren Parasiten herangezogen werden darf, solange in einer Gruppe die Möglichkeit sekundärer Wirtsbesiedlungen nicht ausgeschlossen ist.

Obwohl wir erstens nicht wissen, ob sich verschiedene *Pedicinus*-Populationen uneingeschränkt fertil vermischen können, obwohl wir

zweitens gesehen haben, daß das Kriterium der geographischen Vikarianz für die Subspezies-Frage wegfallen kann, und obwohl wir drittens sicher sind, daß wegen der Möglichkeit sekundärer Wirtsbesiedlungen der Verwandtschaftsgrad der Wirte nichts über den der Läuse zu besagen braucht, halten wir doch am Konzept der polytypischen Spezies fest. In der Regel entstehen zwischen separierten und sich getrennt entwickelnden Populationen morphologische oder andere physiologische Unterschiede vor einer Fortpflanzungsschranke. Dies folgt ganz einfach daraus, daß nur ein kleiner Teil aller Mutationen am Aufbau einer Fortpflanzungsschranke beteiligt ist, ein viel größerer aber sich in durch den Systematiker feststellbaren morphologischen Veränderungen manifestiert, was wir nach den Erfahrungen an anderen Tiergruppen auch für die Angehörigen der Gattung *Pedicinus* annehmen zu dürfen glauben. Der statistischen Natur dieser Vorstellung entsprechend, muß es natürlich Ausnahmen von dieser Regel geben, ein Teil der sogenannten Zwillingsarten kam wohl durch sie zustande. Sobald 75 Prozent der Individuen einer Population sich in einem Merkmal von einer anderen Population unterscheiden, ohne daß potentiell die Fertilität zwischen diesen beiden herabgesetzt ist, können wir davon sprechen, daß sie zwei verschiedenen Subspezies angehören.

Für uns folgt aus all dem, daß die Vorstellung von der Evolution eng an die Vorstellung von der polytypischen Spezies gebunden ist. Wir werden also auch bei den Anoplura und den Mallophaga polytypische Spezies erwarten.

Die Entscheidung darüber, ob eine zu unterscheidende Population auch als Subspezies benannt werden soll, ist in Grenzfällen eine ganz und gar subjektive. Wir haben gesehen, daß sich die Populationen von *Pedicinus veri* aus der Central Province von Liberia deutlich von denjenigen aus der Eastern Province von Liberia unterscheiden. Die Kurven der Kopflängen (siehe S. 255) überschneiden sich nicht. Da wir zwischen den beiden keine anderen Unterschiede feststellen können, und die Zahl der uns bekannten Individuen noch verhältnismäßig klein ist, benennen wir die Population aus Ostliberia nicht neu. Bei den einzelnen Populationen von *Pedicinus pictus*, die jeweils durch größere Merkmalskomplexe voneinander zu unterscheiden sind, sind wir weniger zurückhaltend.

Die Entscheidung darüber, welche Formen wir als Subspezies einer Art zusammenfassen, erfolgte lediglich nach uns zugänglichen Merkmalen des Chitinskelets. Wenn einmal die Gattung *Pedicinus* mit

anderen Methoden systematisch bearbeitet wird, und mehr Material von ihr vorhanden sein wird, werden sich vielleicht noch Veränderungen ergeben. Möglicherweise wird man *Pedicinus hamadryas cercopitheci* oder die auf *Presbytis* lebende Unterart von *Pedicinus obtusus* zu eigenen Arten machen. Unabhängig davon aber glauben wir, daß es sich bei den Arten, wie wir sie im systematischen Teil dargestellt haben, um natürliche systematische Einheiten handelt.

Kurz erwähnen müssen wir noch die sogenannte ökologische Unterart. HOPKINS (1949), kann sich nicht vorstellen, wie ökologische Subspezies auf einem Wirte entstanden sein sollen: "In my opinion one must here assume mutations adaptive to a particular ecological niche together with either concurrent or subsequent reproductive-isolating mutations, and this is not the situation which (theoretically) leads to the formation of subspecies". Wir stimmen HOPKINS darin zu, daß es sich bei den sogenannten ökologischen „Subspezies“ der Phthiraptera nicht um Subspezies sondern um Arten handelt, selbst wenn sich Formen, die verschiedene Körperregionen eines Wirtes bewohnen, morphologisch sehr nahe stehen. Sie bilden keine Fortpflanzungsgemeinschaft, obwohl sie auf dem verhältnismäßig kleinen Körper eines Vogels oder eines Säugers wohl immer in direkten Kontakt miteinander kommen können. Anderer Meinung als HOPKINS sind wir darüber, wie Arten, die auf einem Wirte verschiedene ökologische Nischen bewohnen, entstanden sind. Wie wir im vorigen Kapitel dargelegt haben, sind in der Regel von solchen Arten alle bis auf eine durch sekundäre Wirtsbesiedelung auf diesen Wirt oder seine Vorfahren gelangt.

### Zusammenfassung

Die Gattung *Pedicinus* (Hoplopleuridae, Anoplura) wird monographisch bearbeitet. In dieser Gattung unterscheiden wir drei Untergattungen, von denen *Parapedicinus* [Typusart: *Pedicinus obtusus* (RUDOW, 1869)] neu aufgestellt wird. *Pedicinus eurygaster orientalis*, *P. cercocebi*, *P. pictus gambiensis*, *P. pictus ethiopicus*, *P. hamadryas cynocephali*, *P. hamadryas cercopitheci*, *P. cynopitheci* und *P. obtusus japonicus* werden neu beschrieben.

Die Verbreitung von Angehörigen der Gattung *Pedicinus* auf den Cercopithecidae wird diskutiert, in einer alphabetischen Liste (S. 263) werden die bekannten Wirtsformen zusammengefaßt. Das gegen-



wärtige Verbreitungsmuster kann nur mit der Annahme befriedigend erklärt werden, daß während der Phylogenese von *Pedicinus* sekundäre Wirtsbesiedlungen vorgekommen sind.

Die für den Gebrauch der Subspezies-Kategorie sprechenden Argumente werden zusammengestellt.

### Summary

The genus *Pedicinus* (Hopleuridae, Anoplura) is revised. Three subgenera are recognized of which *Parapedicinus* [type species: *Pedicinus obtusus* (RUDOW, 1869)] is new. The following species and subspecies are described and named for the first time: *Pedicinus eurygaster orientalis*, *P. cercocebi*, *P. pictus gambiensis*, *P. pictus ethiopicus*, *P. hamadryas cynocephali*, *P. hamadryas cercopithecii*, *P. cynopithecii*, and *P. obtusus japonicus*.

An alphabetical list of the known hosts is included. The distribution of the members of the genus *Pedicinus* on the Cercopithecidae is discussed. In part, the present pattern of distribution of these lice on their hosts is the result of secondary host-changes during their phylogeny.

The subspecies-category is used, and arguments for this are given.

### Literaturverzeichnis

- ASARI, M. A. R. 1958: Liste alphabétique des hôtes de Phthiraptera de la collection de l'Institut de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris. – Ann. Parasit. hum. et comp. **33**, 267–283.
- BEDFORD, G. A. H. 1932: A synoptic check-list and host-list of the ectoparasites found on South African Mammalia, Aves and Reptilia (Second Edition). – Rep. vet. Res. S.Afr. **18**, 223–523.
- BENOIT, P. L. G. 1959: Anoplura du Congo belge et du Ruanda-Urundi. – Rev. Zool. Bot. afr. **59**, 114–117.
- 1962: *Pedicinus bilobatus* n. sp. parasite sur *Cercopithecus neglectus* Schlegel. – Rev. Zool. Bot. afr. **65**, 62–64.
- 1964: Mission de Zoologie médicale au Maniema (Congo, Léopoldville). 11 – Anoplura. – Ann. Mus. roy. Afr. centr., in-8°, Zool., **132**, 153–157.
- BLANC, G. & T. E. WOODWARD. 1945: The infection of *Pedicinus albidus* RUDOW, the magot's louse on typhus carrying monkeys (*Macacus sylvanus*). – Amer. J. trop. Med. **25**, 33–34.
- BURMEISTER, H. 1838: Genera quaedam insectorum. Vol. 1, Ordo I, Rhynchota, Trib. I, Fam. I, Pediculina, Spezies 21. Berlin.
- BUXTON, P. A. 1941: Some recent work on the louse. – Proc. roy. Soc. Med. **34**, 193–195.
- CANSDALE, G. S. 1950: Recent additions to the zoo. – Zoo Life **5**, 116–117.

- CLAY, TH. 1949: Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. – *Evolution* **3** (4), 279–299.
- 1963: A new species of *Haematomyzus* PIAGET. – *Proc. zool. Soc. London* **141** (1): 153–161.
- COOREMAN, J. 1952: Anoplura des faunes de Belgique et du Congo belge. – *Inst. roy. Sci. nat. Belg.* **28** (64), 1–7.
- DALLA TORRE, K. 1908: Anoplura. in WYTSMAN, P.: *Genera Insectorum*. fasc. **81**, 1–22.
- DENNY, H. 1842: *Monographia Anoplurorum Britanniae*. – London, Henry G. Bohn, 263 + 10 S., 26 Tafeln.
- DUNN, F. L. (Manuskript): Patterns of parasitism in primates: phylogenetic interpretations, with particular reference to the Hominoidea. – *Folia primatolog.* (im Druck)
- EICHLER, WD. 1941: Zur Klassifikation der Lauskerfe (Phthiraptera Haeckel: Rhynchophthirina, Mallophaga und Anoplura). *Arch. f. Naturgesch. B, N. F.* **10** (3), 345–398.
- 1952: *Behandlungstechnik parasitärer Insekten*. – Leipzig.
- 1963: Mallophaga. – *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs* **5**. III. Abt., 7. Buch, b) Phthiraptera, 1: 1–290.
- ENDERLEIN, G. 1904: Läuse-Studien. Über die Morphologie, Klassifikation und systematische Stellung der Anopluren nebst Bemerkungen zur Systematik der Insektenordnungen. – *Zool. Anz.* **28**, 121–147.
- EWING, H. E. 1929: *A manual of external parasites*. – Baillière, Tindall and Cox, London, 225 S.
- 1932: The male genital armature in the order Anoplura, or sucking lice. – *Ann. ent. Soc. Amer.* **25**, 657–669.
- FAHRENHOLZ, H. 1912a: Diagnosen neuer Anopluren. – *Zool. Anz.* **39**, 54–56.
- 1912b: Beiträge zur Kenntnis der Anopluren. – 60. und 61. Jber. naturhist. Ges. Hannover 1909/10 und 1910/11, D., 2., 3. und 4. Jber. niedersächs. zool. Vereins, Hannover 1912: 1–60, Tafel I–III.
- 1913: Ectoparasiten und Abstammungslehre. – *Zool. Anz.* **41** (8), 371–374.
- 1916: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Anopluren. – *Arch. Naturgesch.* **81**; Abt. A, II. Heft: 1–34.
- 1917: Anopluren des Zoologischen Museums zu Hamburg. – *Jb. hamburg. wiss. Anstalten* **34**; 2. Beiheft, 1916, 1–22.
- 1936: Zur Systematik der Anopluren. – *Z. Parasitenk.* **9**, 50–56.
- FERRIS, G. F. 1916: A catalogue and host list of the Anoplura. – *Proc. Calif. Acad. Sci.* (4) **6**, 129–213.
- 1921: Contributions toward a monograph of the sucking lice. Part II. – *Stanf. Univ. Public., Univ. Sci., Biol. Ser.* **2** (2), 53–133.
- 1934: Contributions toward a monograph of the sucking lice. Part VII. – *Stanford Univ. Public., Univ. Ser., Biol. Sci.* **2** (7), 473–526.
- 1951: The sucking lice. – *Mem. Pacific Coast entom. Soc.* **1**, 1–320.
- GERVAIS, P. 1844: Aptères III., in WALCKENAER, *Histoire naturelle des insectes*. – Paris, Librairie Encyclopédique de Roret, VIII + 476 S.

- GERVAIS, P. 1847: Aptères IV., in WALCKENAER, Histoire naturelle des insectes. – Paris, Librairie Encyclopédique de Roret, XVI + 623 S., Atlas, 52 Tafeln.
- GIEBEL, C. G. 1874: Insecta Epizoa. – Leipzig, Otto Wigand, XXV + 308 S., 20 Tafeln.
- GYÖRGY, P. 1938: Pediculosis in rats kept on a riboflavin-deficient diet. – Proc. Soc. exp. Biol. Med. **38**, 383–385.
- HASE, A. 1954: Über Menschenläuse (Anoplura). Bibliographien, Geschichte der Forschungen, Eier und Mikropylarapparat. – Z. f. Parasitenkd. **16**, 145–190.
- HOPKINS, G. H. E. 1945: Stray notes on Anoplura. The hosts of some species described and recorded by FERRIS. – Ann. Mag. nat. Hist. (11) **12**, 561–567.
- 1949: The host-associations of the lice of mammals. – Proc. zool. Soc. London **119**, 387–604.
- IHERING, V. H. 1891: On the ancient relations between New Zealand and South America. Trans Proc. New Zeald. Inst. **24**, 431–445.
- JAY, PH. 1965: Field studies. – in SCHRIER, HARLOW & STOLLNITZ, Behavior in nonhuman primates. Academic Press, New York, London, vol. II (15), 525–591.
- JOHNSON, PH. T. 1960a: List of the named specimens of Anoplura in Museums (October 1960). Manuskript.
- 1960b: The Anoplura of African rodents and insectivores. – United States Departm. Agriculture, Techn. Bull. **1211**, 1–116.
- KARTMAN, L. 1942: A note on vitamins in relation to parasite resistance. – J. Parasit. **28**, 170–171.
- KELER, ST. V. 1938: Zur Geschichte der Mallophagenforschung. – Z. Parasitenkd. **10**, 31–66.
- 1944: Bestimmungstabelle der Überfamilie Trichodectoidea. – Stett. ent. Ztg. **105**, 167–191.
- 1962: Entomologisches Wörterbuch. 3. Aufl., Berlin, Akademie-Verlag.
- KELLOGG, V. L. 1896: New Mallophaga I. – Proc. California Acad. Sci. **6**, 31–168.
- KIM, K. C., B. W. BROWN & E. F. COOK 1963: A quantitative taxonomic study of the *Enderleinellus suturalis* complex. – Syst. Zool. **12**, 134–148
- KUHN, H.-J. & H. W. LUDWIG 1963: *Pedicinus veri* n. sp., eine Laus des Stummelaffen *Procolobus verus*. – Senck. biol. **44**, 213–222.
- & – 1964a: *Pedicinus badii* n. sp., eine Laus des Stummelaffen *Procolobus badius*. – Senck. biol. **45**, 145–149.
- & – 1964b: *Pedicinus polykomi* n. sp. und *Pedicinus fastigatus* n. sp., zwei weitere Läuse liberianischer Colobinae. – Senck. biol. **45**, 653–660.
- & – 1964c: Mallophaga on catarrhine monkeys: *Colobus guereza*, a natural host of *Procavicola colobi*. – Nature (London) **203**, 424–425.
- & – 1965: *Pedicinus patas* (FAHRENHOLZ) and other lice of the Cercopithecini. – Ann. Mag. nat. Hist. (13) **7**, 513–522 (1964).
- LUCK, C. R. 1957: The vervet monkey (*Cercopithecus aethiops*, numerous varieties). – in THE U. F. A. W. handbook on the care and management of laboratory animals, WORDEN & LANE-PETTER (eds.), London: Universities Federation for Animal Welfare. Chap. 56, 675–679.

- LUDWIG, H. W. & B. SCHMIDBAUER (MS): Chitinfärbung für Mikropräparate von Anoplura und anderen Kleinarthropoda.
- MCLEOD, J. & H. J. CRAUFORD-BENSON 1941: Observations on natural populations of the body louse. – *Parasitology* **33**, 278–299.
- MAYR, E. 1957: Evolutionary aspects of host specificity among parasites of vertebrates. – First symposium on host specificity among parasites of vertebrates. Neuchâtel, 7–14.
- 1963: Animal species and evolution. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 1–797.
- MAYR, E., E. G. LINSLEY & R. L. USINGER 1953: Methods and principles of systematic zoology. – McGraw Hill Book Co., New York, X + 336 S.
- MILLER, G. S. 1906: The monkeys of the *Macaca nemestrina* group. – Proc. U. S. Nation. Mus. **29** (1436): 555–563, Tafel 13–20.
- MJÖBERG, E. 1910: Studien über Mallophagen und Anopluren. – Ark. Zool. **6**, 1–296.
- MITZMAIN, M. B. 1912: Collected notes on the insect transmission of surra in carabaos. – Philippine agric. Rev. (Vet.) **5**, 670–681.
- NEUMANN, L. G. 1913: H. Sauter's Formosa-Ausbeute: Pediculidae, Siphonaptera, Ixodidae. – Suppl. ent. Berlin No. 2, 134–137.
- NITZSCH, CH. L. – C. G. GIEBEL 1864: Beobachtungen der Arten von *Pediculus*. – Z. ges. Naturwiss. **23**, 21–32.
- PATERSON, H. E. 1954: A new record of *Pedicinus hamadryas* MJÖBERG (Phthiraptera, Anoplura) from the chacma baboon in South Africa. – J. ent. Soc. South Africa **17**, 139.
- PAULIAN, R. 1961: Deux nouveaux Anoploures de Rongeurs malgache et un Mallophage de Lémuriens. – Bull. Soc. entom. France **66**, 122–125.
- PIAGET, E. 1880: Les pédiculines. – Leiden, J. Brill.
- 1885: Les pédiculines. Supplément. – Leiden, J. Brill.
- RUDOW, F. 1869: Einige neue Pediculinen. – Z. ges. Naturwiss. **34**, 167–171.
- SCHÖLZEL, G. 1937: Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. – Z. f. Parasitenkd. **9**, 730–770.
- STILES, C. W., A. HASSALL & M. O. NOLAN 1929: Key catalogue of parasites reported for primates (monkeys and lemurs) with their possible public health importance, and key-catalogue of primates for which parasites are reported. – Hyg. Lab. Bull. No. 152, U. S. Treasury Dept., Public Health Service, Washington.
- STROEBELT, O. 1881: *Pedicinus Piageti* n. sp., eine neue Affenlaus. – 9. Jber. westfäl. Prov.-Ver. Wiss. Kunst pro 1880, 82–83, Tafel Abb. B 1–3.
- VANZOLINI, P. E. & L. R. GUIMARÃES 1955: Lice and the history of South American land mammals. Rev. brasil. Ent. **3**, 13–46.
- VILLIERS, A. 1948: Note sur quelques Insectes parasites des Vertébrés rencontrés en Afrique occidentale française. – Bull. Serv. Elev. Ind. anim. A. O. F. **1** (nouvelle série), 49–57.

- WEBB, J. E. 1948: Siphunculata of the genus *Haematopinus* LEACH infesting Equidae, with a description of a new subspecies of *Haematopinus asini* (L.) from a zebra. – Proc. zool. Soc. London **118**, 578–581.
- WEIDNER, H. 1953: Gibt es eine Gibbonlaus? – Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst. **52**, 61–76.
- WERNECK, F. L. 1932a: Considerações sobre o genero „*Phthirpedicinus*“ e sua especie typo. – Ann. Acad. brasil. Scienc. **4**, 161–164, Tafel Fig. 1, 2, 4, 5.
- 1932b: Sobre as especies do genero *Pedicinus*. – Ann. Acad. brasil. Scienc. **4**, 179–184, 2 Tafeln, Fig. 1–6.
- 1937: Nota sobre *Pediculus mjobergi* FERRIS. – Mem. Inst. Osw. Cruz **32**, 161–163.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1941: The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* de Geer (Anoplura). – Parasitology **33**, 67–109.