

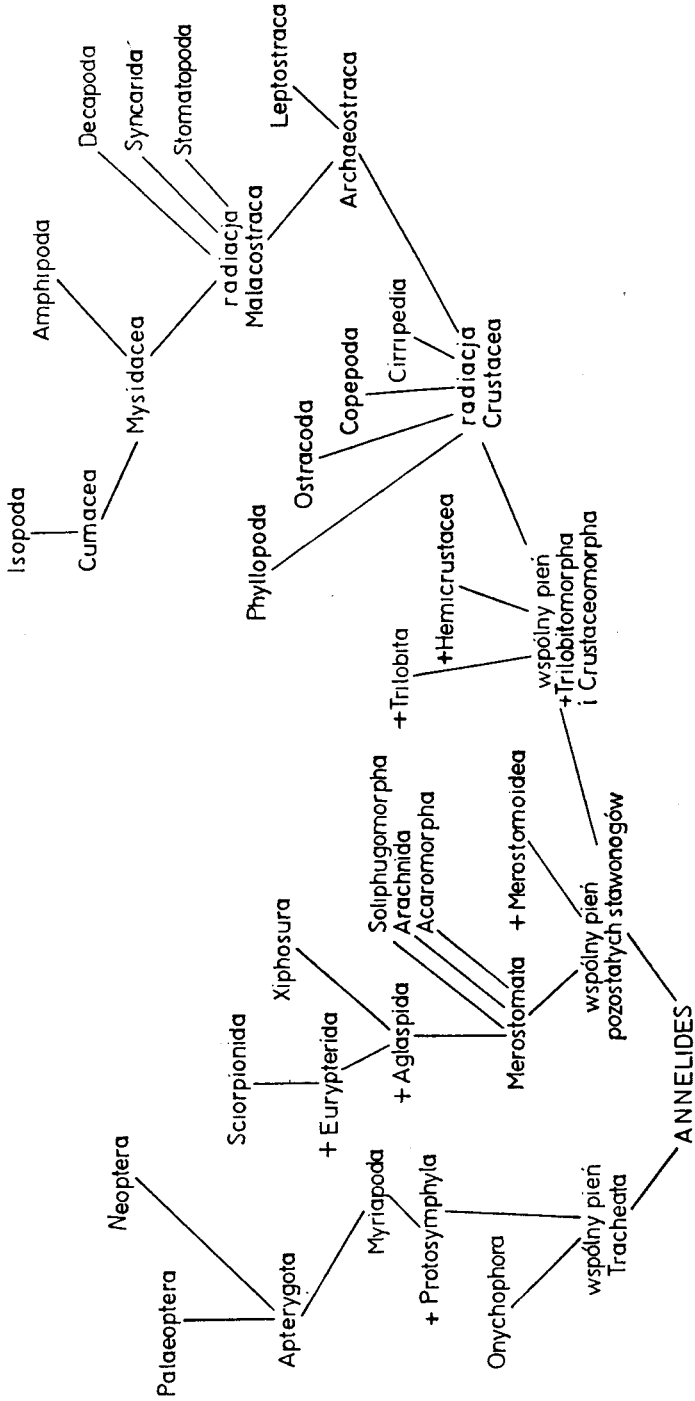
PROBLEMY WSPÓLZALEŻNOŚCI EWOLUCJI ARTHROPODA I ICH ŻYWCIELI

JADWIGA ZŁOTORZYCKA

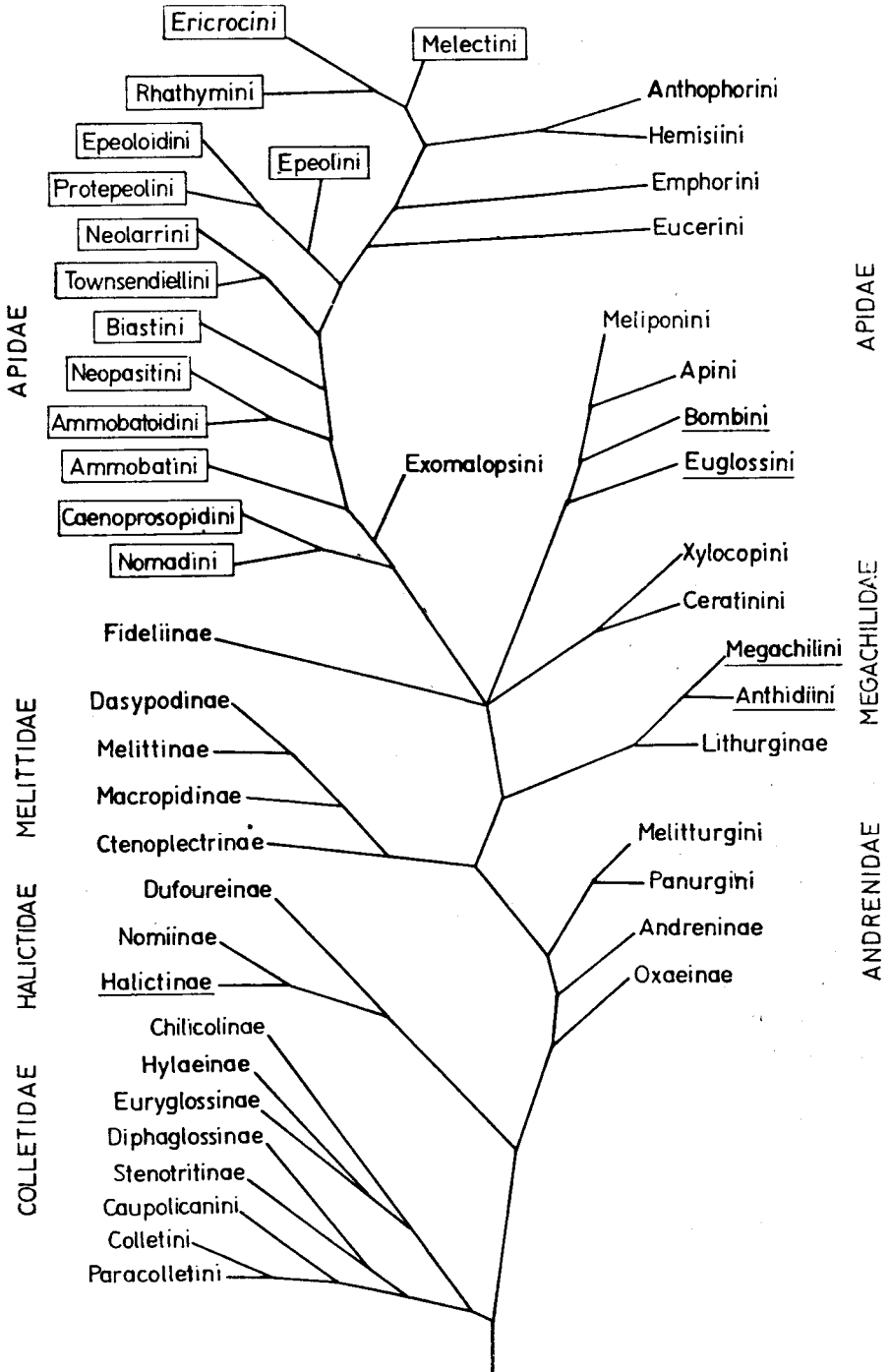
Zakład Parazytologii Ogólnej UW., Wrocław

Arthropoda są wysoko wyspecjalizowanymi bezkręgowcami. Przyjmuje się (Kuźnicki i Urbanek, 1967), że stanowią one końcowe odgałęzienia rozwojowe, biorące swój początek od przodków pierścienic (*Annelida*) (ryc. 1). Budowa ciała, jego funkcjonalność i fizjologia u *Arthropoda* wykazuje wiele różnokierunkowych przystosowań. W związku z tym ich przedstawiciele opanowali środowisko wodne, lądowe i powietrzne. Wśród *Arthropoda* przeważają formy wolno żyjące, a te które przystosowały się do pasożytnictwa, osiągnęły to różnymi sposobami, co w konsekwencji wywołało u nich rozmaite modyfikacje morfologiczne i fizjologiczne. Na wtórne przystosowanie się wielu stawonogów do pasożytniczego trybu życia wskazują stosunki filogenetyczne, śledzone w obrębie niektórych grup systematycznych, które zawierają zarówno formy wolno żyjące jak i pasożytnicze. Na przykład u społecznie żyjących lub samotnych pszczołowatych (Michener, 1944) najprymitywniejsze rodziny *Colletidae* i *Andrenidae* są wyłącznie formami wolno żyjącymi. Wyżej uorganizowane rodziny *Halticidae*, *Megachilidae* są w małym stopniu reprezentowane przez formy pasożytnicze, które przeważają u szczytowo rozwiniętych *Apidae* (ryc. 2). Innym przykładem jest rozwój filogenetyczny *Parametabola* (ryc. 3) (Koenigsmann, 1960). Autor uważa, że grupą wyjściową były wolno żyjące *pra-Psocoptera*. Od nich oddzieliły się w Permie 3 gałęzie, z których wywodzą się obecne *Zoraptera*, *Hemiptera* i *Thysanoptera*. Są to w większej części zwierzęta wolno żyjące. Dopiero z młodszych odgałęzień z okresu kredowego powstały wyłącznie pasożytnicze *Phthiraptera*, do których należą wszystkie wszoły, wszy i „wszy słonowe”.

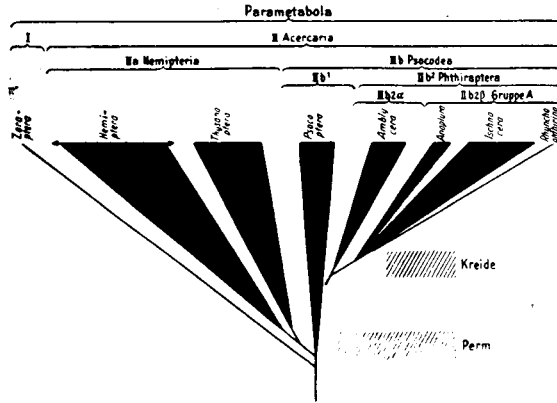
Pasożytnictwo u *Arthropoda* pojawić się mogło w okresie, kiedy już były wykształcone wszystkie typy zwierząt bezkręgowych i co najmniej niższe kręgowce (ryby). W związku z tym pasożytnicze *Arthropoda* opanowały wszelkie dostępne im grupy żywicieli. Wykształcenie się u niektórych stawonogów drapieżnictwa lub komensalizmu sprzyjało ich rozwojowi w kierunku pasożytnictwa. U *Crustacea* można przy tym obser-



Ryc. 1. Przypuszczalne stosunki rodowe głównych pni rozwojowych stawonogów. (Wg Kuźnickiego i Urbanka)



Ryc. 2. Filogenetyczna klasyfikacja pschołowatych. Podkreślone podrodziny i plemiona są częściowo pasożytnicze, w ramach — w całości pasożytnicze. (Wg Michenera)



Ryc. 3. Przymyślne stosunki rodowe u *Parametabola*. (Wg Koenigsmanna)

wować rozmaite zaangażowanie się obu płci lub niektórych stadiów rozwojowych w pasożytniczym trybie życia. Powstanie tych przystosowań mogło być moim zdaniem dwutorowe. W pierwszym szeregu rozwojowym najprymitywniejsze pasożytnictwo wykazywałyby te skorupiaki, gdzie pasożytują tylko samice, a samce są wolno żyjące (np. niektóre *Caligoida*). W tym przypadku często daleko posunięta specjalizacja objęła tylko samice, które przystosowały się maksymalnie do funkcji rozrodczych. Bardziej zaawansowane w swoim rozwoju są *Lernaepodoida*, u których wprowadzicie tak samo tylko samice pasożytują, natomiast samce są uwstecznione i dla lepszego zagwarantowania rozrodu utrzymują mniej lub więcej ścisły kontakt z samicami. Obie wymienione grupy pasożytują na rybach i są prawdopodobnie młodsze filogenetycznie od krańcowo przystosowanych do pasożytniczego trybu życia niektórych *Cirripedia*, które jako hermafrodyty żyją u bezkręgowców. Przyjmuję, że w drugim szeregu rozwojowym najprymitywniejsze są te skorupiaki, u których obie płcie stosunkowo mało zmienione przez pasożytniczy tryb życia występują na kręgowcach. (*Branchiura* u ryb, *Malacostraca* i *Amphipoda* u ssaków). Bardziej zaawansowane pasożytnictwo zdają się wykazywać *Monstrilloidea*, występujące u bezkręgowców. Pasożytują tu larwy, niemniej wolno żyjące dojrzałe formy są też często morfologicznie uproszczone. Podane tu przykłady mogą wskazywać na starszy wiek pasożytów bezkręgowców w porównaniu z pasożytami kręgowców. Ponadto czasem rzeczywiste pasożyty bezkręgowców — nie komensale — bywają wysoko wyspecjalizowane (np. *Sacculina* Del. z rzędu *Cirripedia*), co zdaje się wskazywać na ich szybszy rozwój filogenetyczny niż u żywicieli (kraby).

Rozszyfrowanie zależności między ewolucją pasożytów i żywicieli jest szczególnie trudne u skorupiaków, które są starożytną grupą *Arthropoda*,

związaną ze specyficznymi środowiskami, jakimi są obszary wodne. W wodzie może być zdobywany pokarm czynnie, na przykład przez drapieżnictwo, lub biernie poprzez wykorzystywanie prądów wody, naganających pokarm do nieruchomego organizmu. W ten sposób u *Crustacea* — sedentaria mogło się drogą komensalizmu wykształcić pasożytnictwo. Tak mogło być w obrębie *Cirripedia*, które dzielą się na podrzędy: *Thoracica* — pąkle (nie pasożytnicze), *Acrothoracica* — wierzące w muszlach mięczaków morskich i w koralach (przejście do komensalizmu), *Rhizocephala* — pasożyty *Decapoda* i *Tunicata* mających pancerze i *Ascothoracica* — pasożyty szkarłupni i koralu nieopancerzonych. Również u *Amphipoda* są wolno żyjące kielże, komensale jak *Phronima sedentaria* żyjąca w domkach osłonnic, lub pasożyty, z których bardziej wyspecjalizowane funkcjonalnie żyją na bezkręgowcach, np. *Hyperia* i *Caprella* u *Hydrozoa*, natomiast mało zmienione przez pasożytniczy tryb życia skorupiaki z rodzaju *Cyamus* żyją na wielorybach. Zresztą te ssaki morskie wtórnie zasiedliły wody i w związku z tym *Cyamidae* stosunkowo późno mogły przejść do pasożytniczego trybu życia.

Podobnie jak u skorupiaków można też u stawonogów lądowych, lub pierwotnie lądowych, śledzić gradację pasożytnictwa, które i tutaj mogło mieć źródło w drapieżnictwie lub komensalizmie. Na przykład wśród pasożytów stałych i okresowych u *Arachnoidea* najprymitywniejszymi zdają się być *Ixodidae*, u których przeważa pasożytnictwo samic nad pasożytnictwem samców. Wyższy stopień pasożytnictwa wykazują *Argasidae*, u których w równym stopniu pasożytują samice, samce i larwy.

Wśród owadów znamy wiele grup stojących na pograniczu drapieżnictwa i pasożytnictwa, na przykład komary, u których skłonności pasożytnicze wykazują tylko samice. Wyższy szczebel pasożytnictwa osiągają te owady, u których tylko niektóre stadia rozwojowe są związane z żywicielami. Może to być pasożytnictwo larw u *Oestridae* (*Diptera*) lub form dojrzałych obu płci, jak u *Aphaniptera*. Najwyżej wyspecjalizowane jest pasożytnictwo permanentne u *Phthiraptera*.

U lądowych *Arthropoda*, szczególnie u *Phthiraptera* można łatwo dostrzec się istnienia zależności między rozwojem filogenetycznym pasożytów a rozwojem ich żywicieli. *Phthiraptera* występują tylko na ssakach i ptakach, a więc na najwyżej uorganizowanych zwierzętach. Drogą drapieżnictwa powstało prawdopodobnie pasożytnictwo *Anoplura*, które oparowały niektóre grupy ssaków, w tym ssaki naczelne (*Primates*). *Ischnocera* i być może *Rhynchophthirina* oraz przynajmniej częściowo *Amblycera* mogły mieć przodków wśród komensali. Byłyby to *pra-Psocoptera* zamieszkujące gniazda i legowiska ptaków i ssaków.

Końcowym ogniwem rozwojowym zdają się być *Ischnocera*, które są bardzo ściśle morfologicznie i fizjologicznie przystosowane do życia na

żywicielach, wobec których, szczególnie gdy są to ptaki, wykazują daleko idącą wierność (specyficzność). Vercammen-Grandjean (1966) uważa, że pasożyt tym ściślej jest wraz z żywicielem równolegle rozwinięty, im większe jest jego fizjologiczne przystosowanie i specyficzność. Owo przystosowanie i specyficzność wykształciło się w dążności do stabilizacji wzajemnych wpływów pasożytów i żywicieli, czyli dynamiczny związek „pasożyt-żywiciel” jest, według określenia Eichlera (1970) układem cybernetycznym. Szczytową pozycję w tymże cybernetycznym układzie mają wśród *Arthropoda*, jak już wspomniałam, *Ischnocera* jako pasożyty i ptaki jako żywiele. Zarówno bowiem weszły te, jak i żywiele, każde z nich na swój sposób wykazują wysoką organizację morfologiczną i fizjologiczną, bogate rozczłonowanie systematyczne i stenobiontyczny tryb życia. Poza tym *Mallophaga-Ischnocera* zdają się zatracać swój szkodliwy wpływ na żywicieli. Odżywiają się przecież substancjami keratynowymi, a nie krwią ptaków. Jest to możliwe dzięki symbiontom (ricketsje i bakterie), których obecność w przewodzie pokarmowym u wesołów ma swoją genezę sprzężoną ściśle z ewolucją wymogów przystosowawczych u *Ischnocera*.

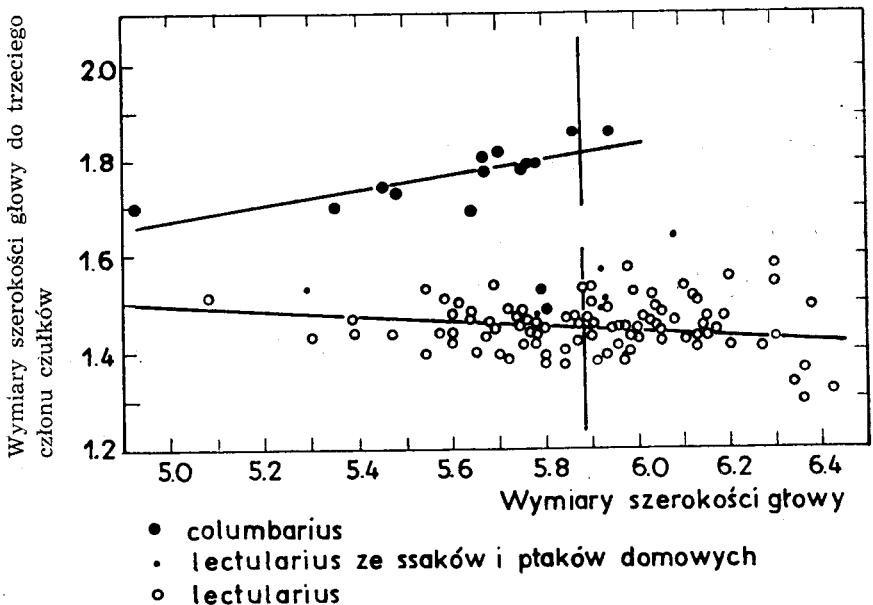
Wracając do definicji Vercammen-Grandjeana, dotyczącej równoległości, czyli sprzężenia rozwoju rodowego pasożytów i żywicieli, poświęcę nieco uwagi problemom specyficzności wśród pasożytniczych *Arthropoda*.

Wierność w występowaniu pasożytów na określonych gatunkach lub na grupach spokrewnionych gatunków lub rodzajów, daje się stwierdzić u wielu skorupiaków. U *Cirripedia* nawet niektóre komensale wykazują taką wybiórczość. Dalej splewki (*Branchiura*), występujące w kilkudziesięciu gatunkach na rybach słodkowodnych i morskich wykazują ściśłą na ogół specyficzność względem żywicieli.

Kleszcze i roztocze pasożytnicze z reguły też wykazują węższą lub szerszą specyficzność względem żywicieli. Dotyczy to również rodziny *Ixodidae* z wyjątkiem *Ixodes ricinus* L., który pasożytuje na różnych ssakach, nie wyłączając człowieka, na ptakach i jako larwy także na gadach. *Ixodes ricinus* zresztą nie tylko wyróżnia się od innych gatunków tego rodzaju brakiem specyficzności względem żywicieli, ale także, według Jakoba (1924) jego stanowisko systematyczne w obrębie *Ixodidae* jest peryferyczne. Inne gatunki z rodzaju *Ixodes*, szczególnie formy dojrzałe, wykazują zawsze pewien stopień specyficzności, nawet względem biotopu, w którym występują w czasie braku kontaktu z żywicielami. Na przykład *Ixodes vulpinus* P. Schulze i *Ixodes vulpis* Pag. pasożytują tylko na lisach i znaleźć je można tylko w obrębie nor tych zwierząt. Podobnie *Ixodes vespertilionis* Koch lub *Ixodes chiropterorum* Bab. & Jan. pasożytują na nietoperzach i nie rozprzestrzeniają się poza miejsca występowania swych żywicieli. Natomiast *Ixodes frontalis* Panz. ma szersze rozprzestrzenienie, występuje bowiem na wielu ptakach. Przy badaniu specyficzności u roz-

toczy potrzebna jest także znajomość wymogów życiowych tych pasożytów. Dotyczy to na przykład *Argasidae*, gdzie rodzaj *Argas* Latr. występuje przede wszystkim na ptakach, a rodzaj *Ornithodoros* Koch przede wszystkim na ssakach. Jednak według Babosa (1964) *Ornithodoros coriaceus* ssie krew ptaków i ssaków, ale według pojedynczych obserwacji może tylko wtedy złożyć jaja, jeśli pobierze krew z kury. W przypadku pobrania krwi ze świnki morskiej lub z gołębia jaja nie były składane. Innym przykładem może być odżywanie się *Ornithodoros moubata* (Murr.). Pasożyt ten może ssać także krew gadów, ale często po takim posiłku ginie.

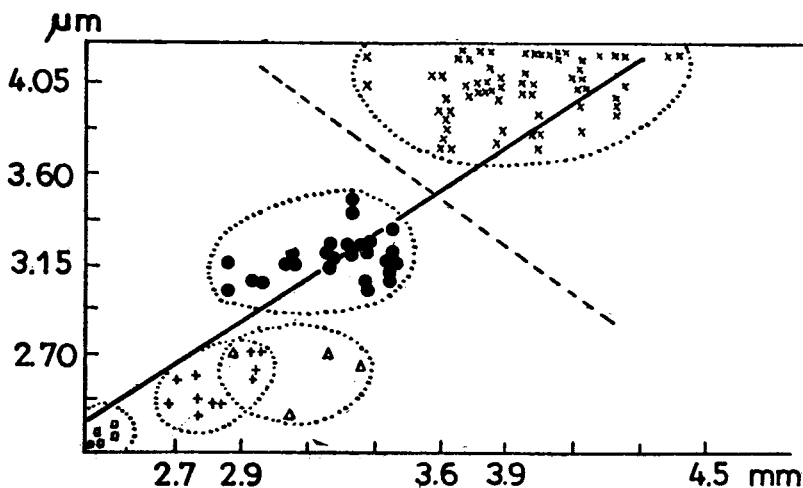
Kleszcze i roztocze wykazują często wyższą specyficzną ekologiczną niż w stosunku do określonych żywicieli. Taką specyficzną wykazuje nawet *Ixodes ricinus*, który osiedla się u ssaków głównie w okolicach wewnętrznych części ud i między przednimi nogami. Na tych samych częściach ciała żyje u bydła *Dermacentor marginatus* Schulz., ale u koni ten sam pasożyt występuje także na grzywie. Inne gatunki, jak *Haemaphysalis concinna* Koch, występuje na okolicy żebrowej żywicieli, a *H. inermis* Bir. na grzbiecie i na zewnętrznych powierzchniach kończyn. U ptaków kleszcze żyją zwykle na głowie, około oczu, na podniebieniu i w kątach dzioba, rzadziej przyodbytowo. Na małych ssakach pasożytnicze larwy siedzą zwykle za uszami, około oczu i na udach. Są to miejsca,



Ryc. 4. Diagram korelacyjny dla proporcji szerokości głowy w stosunku do tego samego wymiaru do trzeciego członka czułków w populacjach *Cimex columbarius* i *Cimex lectularius*. (Wg Mayra, Linsleya i Usingera)

których żywicieli nie mogą obronić przed pasożytami. Należy więc sądzić, że specyficzność ekologiczna u pasożytów zewnętrznych może mieć często inne podłoże niż historyczne sprzężenie rozwoju pasożytów i żywicieli.

Często spotykamy się z rozbieżnością zdań na temat specyficzności pasożytów. Nieporozumienia te wynikają niejednokrotnie z różnych metod badawczych. Na przykład pluskwa *Cimex columbarius* Jen. jest prawie identycznie ukształtowana jak *Cimex lectularius* L. i nie wszyscy autorzy uznają odrębność tych gatunków. Jednak, jak to pokazują Mayr & Linsley & Usinger (1953) według Johnsona (1939), stosunki wymiarowe szerokości głowy w proporcji tego samego wymiaru do trzeciego członka czułków, obliczone dla dużych populacji, okazują się odrębne dla *Cimex columbarius* i *C. lectularius* (ryc. 4). Szeroki rozrzut cech na diagramie ilustruje zmienność geograficzną u obu gatunków, względnie podgatunków pluskw. Z diagramu można też wyczytać, że *Cimex lectularius* napotkany wśród domowych ptaków i zwierząt ssących zdaje się odbiegać wymienionymi proporcjami od form typowych, związanych z człowiekiem i nieco zbliża się do żyjącego na gołębiach *Cimex columbarius*.

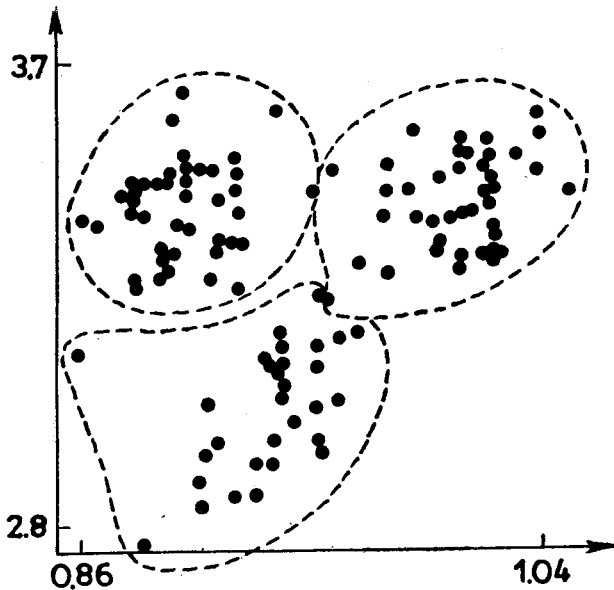


Ryc. 5. Diagram korelacyjny dla stosunków długości goleni I pary odnóży (w μm) do długości ciała (w mm) u wszy ludzkich. x = *Pediculus humanus*, ● = *P. capitis samarai*, Δ = *P. capitis bataviensis*, + = *P. capitis maculatus*, □ = *P. capitis kalahari*. (Wg Eichlera)

Liczne kontrowersje wzbudza problem specyficzności wszy ludzkich. *Pediculus capitis* De Geer bywa nawet identyfikowany z *P. humanus* L. Tymczasem Eichler (1956) przedstawia diagram (ryc. 5), z którego wynika, że oba gatunki mają całkiem inne proporcje długości goleni I pary odnóży do długości ciała, z czego wynika, że wesz głowowa jednak wyraźnie różni

się od wszy odzieżowej. Mało tego, proporcje tych samych części ciała u podgatunków wszy głowowej, *P. capitis kalahari* Eichl. z Buszmenów i *P. capitis samarai* Eichl. z Papuasów są zupełnie różne. Jedynie wartości te dla *P. capitis maculatus* Eichl. z murzynów afrykańskich i *P. capitis bataviensis* Eichl. z indonezyjczyków z Jawy u pewnej części mierzonych wszy są te same. Niemniej autor tych podgatunków spostrzegł u nich pewne różnice morfologiczne. Podany przykład może stanowić dobrą ilustrację wyników badań mikrosystematycznych, świadczących o sprzężonej ewolucji pasożytów i żywicieli.

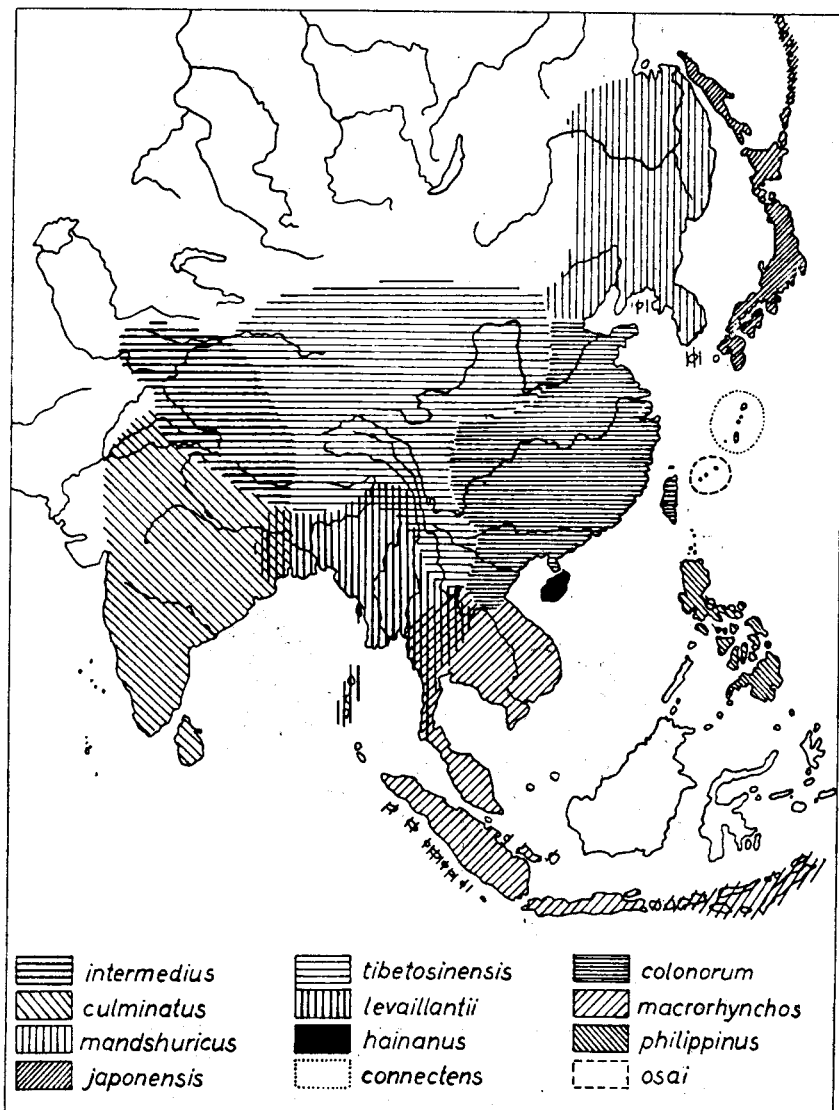
Najwęższą specyficzność wśród *Arthropoda* zdają się wykazywać wszoły. Jednak i tutaj nawet wytrawni specjaliści nie wyrażają zgodnych opinii, czy rzeczywiście niemal każdy gatunek żywicielski ma „swoje” specyficzne wszoły. Na przykład Rheinwald (1968) uważa, że na ptakach z gatunków *Anthus spinoletta* (L.), *Anthus pratensis* (L.), *Emberiza citrinella* L. i *Fringilla coelebs* L. występują identyczne, czyli w tych samych granicach zmienności morfologicznej populacje gatunku *Ricinus fringillae* De Geer. Wywody swoje autor ilustruje diagramem rozrzutu wartości proporcji długości całkowitej do indeksu głowy dla wszołów z wymienionych żywicieli. Tymczasem Eichler jako zwolennik wąskiej specyficzności wszołów względem żywicieli publikuje w 1970 r. wartości z diagramu Rheinwalda (1968, Abb. 4) stosując inne ujęcie graficzne (ryc. 6). Okazuje się tutaj, że zgod-



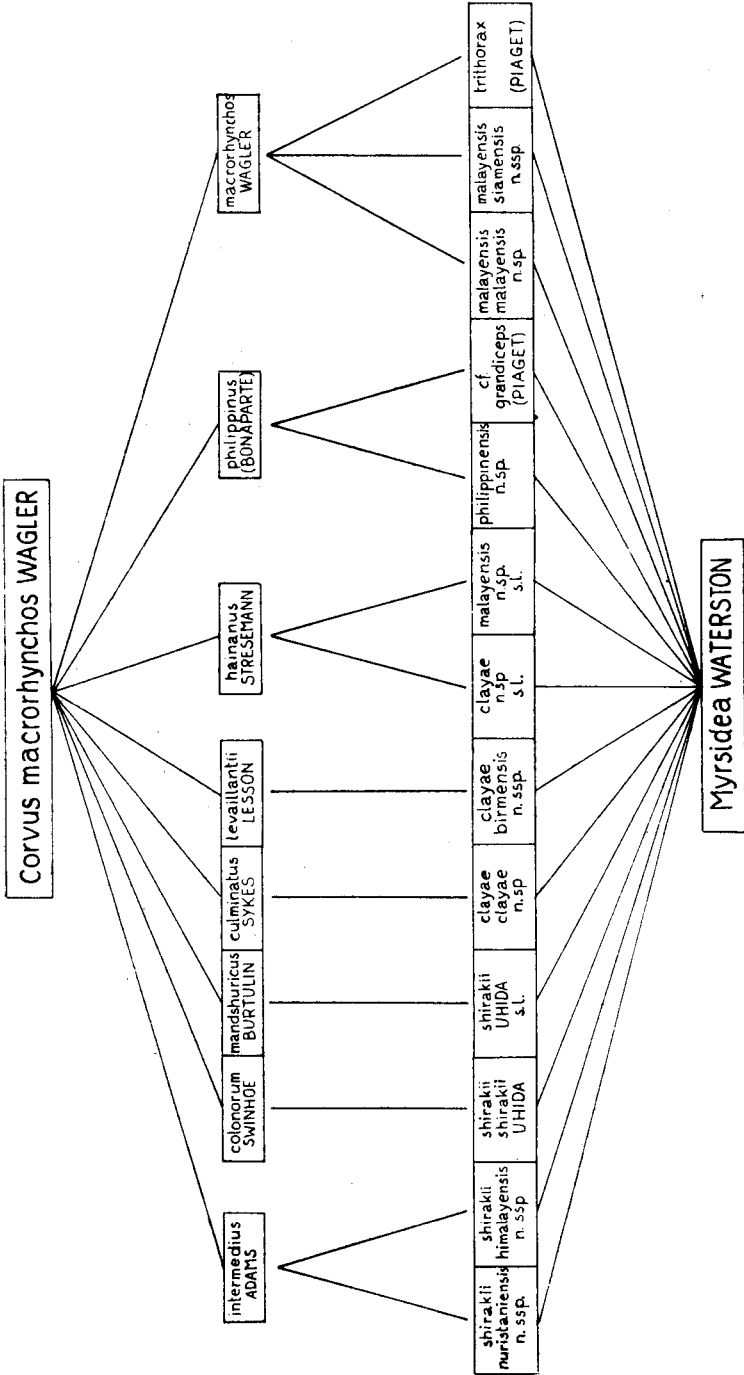
Ryc. 6. Zasięgi zmienności proporcji długości ciała do wielkości głowy u samic *Ricinus fringillae* subspp. z *Anthus spinoletta* i *Anthus pratensis* (górne, lewe pole), z *Emberiza citrinella* (górne, prawe pole) i *Fringilla coelebs* (dolne pole). (Wg Eichlera)

ność w proporcjach długości ciała do indeksu głowy zachodzi tylko w klonach *Ricinus* z *Anthus spinoletta* i *A. pratensis*. Natomiast rozrzut tych wartości jest różny dla wszołów z *Emberiza citrinella* i z *Fringilla coelebs*. Wynika z tego, że mamy tu do czynienia z dobrze wyodrębnionymi trzema podgatunkami *Ricinus fringillae*.

Badania nad mikrosystematyką pasożytów, tak owocne w rozwiązywaniu zagadnień współzależności ich ewolucji z ewolucją żywicieli mogą



Ryc. 7. Mapa rozszedlenia podgatunków *Corvus macrorhynchos*. (Wg Klockenhoffa)



Ryc. 8. Diagram korelacji między rozczłonowaniem mikrosystematycznym *Corvus macrorhynchos* a rozmieszczeniem podgatunków wszołó z rodzaju *Myrsidea*. (Wg Klockenhoffa)

mieć inny charakter. Śledzenie związków między siostrzanymi, synhospitalnymi lub wikarjującymi, allohospitalnymi gatunkami pasożytów dostarcza też ważnych dowodów ewolucyjnych. Na przykład na poszczególnych gatunkach, a także na wspólnych osobnikach kaczek i gęsi występuje zwykle siostrzana para gatunków z rodzaju *Anatoecus* Cumm., z których jeden zalicza się (Złotorzycka, 1970) do podrodzaju nominatywnego, a drugi do podrodzaju *Benatoecus* Złot. Tak więc w tym układzie pojedyncze gatunki lub podgatunki każdego z obu podrodzajów są specyficzne dla poszczególnych gatunków żywicielskich. Ten stan rzeczy można by następująco tłumaczyć. Możliwe, że na przodkach *Anseriformes*, zanim nastąpiła ich radiacja prowadząca do wyłonienia dzisiejszych gatunków, rodzaj *Anatoecus* uległ dywergencji na dwie siostrzane formy. Potem radiacja owej pary gatunków wszołów była sprzężona z radiacją żywicieli. W rezultacie na każdym gatunku żywicielskim występuje para siostrzanych wszołów ściśle specyficzna dla poszczególnych gatunków ptaków.

Bardzo interesujące badania nad mikrosystematyką wszołów z rodzaju *Myrsidea* Wat., pasożytujących na różnych podgatunkach *Corvus macrorhynchos* Wagl. przeprowadził Klockenhoff (1969a, b). Mapa zasięgów geograficznych różnych podgatunków *C. macrorhynchos* sugeruje, że powstały one drogą radiacji adaptatywnej (ryc. 7). Tym zmianom ewolucyjnym towarzyszył rozwój ewolucyjny lub radiacja wszołów z rodzaju *Myrsidea* (ryc. 8). W efekcie tej radiacji na niektórych podgatunkach *C. macrorhynchos* występują, według Klockenhoffa, dwa lub trzy gatunki lub podgatunki wszołów z rodzaju *Myrsidea*. Taka radiacja wszołów, wyprzedzająca radiację żywicieli wskazuje według Timmermanna (1971) na szybsze tempo ewolucji pasożytów w porównaniu z ewolucją żywicieli.

Jednak w większości przypadków wszoły, tak jak i inne stawonogi pasożytnicze wykazują opóźnioną ewolucję w stosunku do tempa przemian żywicieli. Ma to miejsce wtedy, kiedy radiacja pasożytów nie nadąza za radiacją żywicieli. Jako przykład podaje Timmermann (1971) stosunki między rozczłonowaniem systematycznym niektórych grup wszołów i ich żywicieli z rzędu *Passeriformes*.

Badanie tempa ewolucji jest równie trudne w odniesieniu do pasożytów, jak i ich żywicieli. Na przykład strusie afrykańskie i nandu amerykańskie występują nie tylko na odległych kontynentach, ale także na tyle oddaliły się od siebie w miarę upływu czasu, że zaliczane są obecnie do oddzielnych rzędów: *Struthioniformes* i *Rheiformes*. Tymczasem zarówno na nandu, czyli emu, jak i na strusiu występują te same roztocze z gatunków *Pterolichus bicaudatus* i *Paralges pachycnemis*, dalej wszoły z rodzaju *Struthiolipeurus* Cumm., a nawet bardzo zbliżone formy tasiemców. Taki układ może być wynikiem bardzo opóźnionej lub, w pewnym okresie, wręcz zahamowanej ewolucji pasożytów i dzięki temu wyraźnie wskazuje

na wspólne pochodzenie strusi afrykańskich i amerykańskich. Rodzaj *Struthiolipeurus* zawiera bardzo podobne gatunki. Przekonałam się nawet podczas polowu wesołów we wrocławskim zoo, że na emu może doskonale rozwijać się gatunek *Struthiolipeurus struthionis* (Gerv.), znany dotychczas ze strusia afrykańskiego. Poza tym wesoły z rodzaju *Struthiolipeurus* wykazuje szczególnie wysoki stopień specjalizacji morfologicznej, co manifestuje się między innymi asymetrią w sklerotyzacji pancerza oskórkowego. Takie wyspecjalizowanie mogło tu nastąpić w okresie poprzedzającym rozłączenie terytorialne pra-strusiowatych i być może wówczas wesoły z obecnego rodzaju *Struthiolipeurus* przeżywały okres intensywnych zmian ewolucyjnych.

Podane tutaj przeze mnie fakty i wnioski nie stoją w sprzeczności z regułami parazytogenetycznymi. Zastrzeżenia tylko może budzić stosowanie ich, szczególnie w dosłownym rozumieniu pojęcia równoległości, w makroewolucji pasożytów i żywicieli, gdzie owa „równoległość” przemian bywa zakłócana przez opóźnione, przyspieszone lub nieregularne tempo ewolucji pasożytów.

W związku z tym najnowsze prace ornitoparazytologiczne, według terminologii Timmermanna, lub aviparazytologiczne, według Eichlera, oparte są głównie na studiach nad mikrosystematyką pasożytów. Na przykład Rheinwald (1968) przedstawia układ stosunków pokrewieństwa wśród *Passeriformes* na podstawie specyficzności wśród wesołów z rodzaju *Ricinus* (Tab. 1). Timmermann (1965) posuwa się jeszcze dalej. Na podstawie rozszedlenia różnych gatunków wesołów koryguje układ systematyczny żywicieli z rzędu *Procellariiformes*. Kreśli on, na poparcie swoich wnio-

TABELA 1

Poglądowe przedstawienie pokrewieństw między niektórymi rodzinami ptaków wróblowatych wg występowania wesołów z różnych gatunków rodzaju *Ricinus* (wg Rheinwalda)

Grupa „krukowatych”	Grupa „łuszczaków”
<i>Paradisaeidae</i>	<i>Fringillidae</i>
<i>Oriolidae</i>	<i>Motacillidae</i>
<i>Nectariniidae</i>	<i>Pycnonotidae</i>
<i>Meliphagidae</i>	<i>Dicruridae</i>
<i>Dicaeidae</i>	<i>Pachycephalidae</i>
<i>Muscicapinae</i>	<i>Monarchidae</i>
<i>Acanthizinae</i>	<i>Turdidae</i>
Grupa „skowronkowatych”	<i>Sylviidae</i>
<i>Alaudidae</i>	<i>Regulidae</i>
<i>Erythropygiidae</i>	

TABELA 2

Przegląd wszołów wraz z żywicielami z rzędu *Procellariiformes*, ze szczególnym uwzględnieniem ich specyficzności. x = wszoły od dawna ściśle związane z żywicielami, (x) = wszoły, które w pewnym etapie rozwojowym wtórnie opanowały obecnych żywicieli. (wg Timmermanna).

Rodzaje wszołów Rodzaje żywicieli ⁱ	<i>Saemundssonina</i>	<i>Docophoroidea</i>	<i>Harrisoniella</i>	<i>Paracelis</i>	<i>Episbates</i>	<i>Perineus</i>	<i>Pseudonirmis</i>	<i>Naubates</i>	<i>Bedfordiella</i>	<i>Trabeculus</i>	<i>Halipeurus</i>	<i>Philoceanus</i>	<i>Pelmatocerandra</i>
<i>Diomedea</i> s. l.		x	x	x	x	x		(x)					
<i>Phoebetria</i>				x	x			(x)					
<i>Macronectes</i>	x	(x)		(x)		(x)				(x)			
<i>Fulmarus (Priocella)</i>	x					(x)							
<i>Thalassoica</i>	x						x						
<i>Daption</i>	x						x						
<i>Pagodroma</i>	x						x						
<i>Halobaena</i>	x							x					
<i>Pachyptila</i>	x							x	x				
<i>Bulweria</i>												x	
<i>Pterodroma</i> s. l.	x							x	x	x	x		
<i>Procellaria</i>								x		x			
<i>Adamastor</i>								x		x	x		
<i>Puffinus</i> s. l.	x							x		x	x		
<i>Hydrobates</i>	x										x		
<i>Oceanodroma</i>	x										x	x	
<i>Halocyptena</i>											x		
<i>Oceanites</i>	x										x	x	
<i>Pelagodroma</i>	x										x		
<i>Garrodia</i>	x											x	
<i>Fregetta</i>											x	x	
<i>Nesofregetta</i>											x		
<i>Pelecanoides</i>											x		x

sków bardzo przekonujący diagram (Tab. 2), przedstawiający charakterystyczne rozmieszczenie różnych rodzajów wszołów na licznych rodzajach ptaków żywicielskich. Wyróżnia on 6 grup żywicielskich. Z każdą z nich związany jest określony zespół pasożytujących wszołów, oznaczanych symbolem „x”. Niektóre rodzaje wszołów zaznaczone są iksem w nawiasie „(x)”. W ten sposób Timmermann wyłącza z rozważań filogenetycznych, te pasożyty, które wtórnie opanowały niektórych żywicieli. Autor ten,

szczególnie ostatnio (1971) wyraża i stara się uzasadnić pogląd, że rozwój niektórych wszołów nie był sprzężony z ewolucją tych samych żywicieli. Uważa on, że radiacja adaptacyjna żywicieli może czasem stwarzać inadaptatywne warunki dla wszołów, nie mogących przystosować się do nowych warunków geograficznych żywicieli. Wówczas nieprzystosowane wszoły wymierając zwalniają nisze ekologiczne, gotowe do przyjęcia pokrewnych wszołów, występujących na miejscowych ptakach.

Adres autorki:

Wrocław, Sienkiewicza 21

LITERATURA

1. Babos, S.: Die Zeckenfauna Mitteleuropas. — Budapest, 1964.
2. Cameron, T.: Parasites and Parasitism. — London, 1958.
3. Eichler, W.: Drei neue Kopflausformen aus Neuguinea, Java, und Südwestafrika. — *Dermatol. Wschr.*, 133, 657-660, 1956.
4. Eichler, W.: Evolutionistische Aspekte des Wirt-Parasit-Verhältnisses. — *Angew. Parasitol.*, 11, 3: 134-139, 1970.
5. Jakob, E.: Die Verwandtschaft der Zeckengattungen. Versuch eines natürlichen Systems auf vergleichend-morphologischer Grundlage. — *Z. Morphol. Ökol. der Tiere*, 1: 309-372, 1924.
6. Klockenhoff, H.: Zur Verbreitung der Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston auf der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler. — *Z. f. Zool. Systematik Evolutionsforschung*, 7, 1: 53-58, 1969.
7. Klockenhoff, H.: Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; *Menoponidae*: *Mallophaga*) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler, 1827. — *Zool. Anz.*, 183, 5/6: 379-442, 1969.
8. Koenigsmann, E.: Zur Phylogenie der Parametabola unter besonderer Berücksichtigung der *Phthiraptera*. — *Beitr. zur Entomologie*, 10, 7/8: 705-744, 1960.
9. Kuźnicki, L., Urbanek, A.: Zasady nauki o ewolucji. T. I. — PWN, 1967.
10. Mayr, E., Linsley, E. G., Usinger, R. L.: *Methods and Principles of systematic Zoology*. — New York, Toronto, London, 1953.
11. Michener, C. D.: Comparative external morphology, phylogeny, and classification of the bees (*Hymenoptera*). — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 82: 157-326, 1968.
12. Rheinwald, G.: Die Mallophagengattung *Ricinus* De Geer, 1778. — *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.*, 65: 181-326, 1968.
13. Timmermann, G.: Die Federlingsfauna der Sturmvögel und die Phylogenese des procellariiformen Vogelstammes. — *Abhand. u. Verhandl. des Nat. wiss. Vereins in Hamburg, N. F.*, 8, Supplement, 1965.
14. Timmermann, G.: „Regelwidrigkeiten“ im Ausbreitungsbild bei Vogelmallophagen. — *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 67: 135-174, 1971.
15. Vercammen-Grandjean, P. H.: Evolutionary problems of mitehost spe-

- cifity and its relevance to studies on Galapagos organisms. — In R. J. Bowman "The Galapagos" (Berkeley + Los Angeles): 236-239, 1966.
16. Złotorzycka, J.: Studien an den mitteleuropäischen Arten der Gattung *Ana-toecus* Cumm. (*Esthiopteridae*, *Mallophaga*). — *Pol. Pismo Ent.*, 40, 1: 7-65, 1970.

DYSKUSJA

Prof. T. Jaczewski

Przy rozważaniach jednostek taksonomicznych wewnątrzgatunkowych nie można poprzestawać tylko na kryteriach morfologicznych, choćby to były kryteria ujęte w sposób biometryczny. Są one zawodne, zwłaszcza gdy chodzi o minimalne różnice w proporcjach i wymiarach. Zasadniczą sprawą jest tu kryterium biotyczne tzn. badania, czy dane formy krzyżują się i czy dają płodne mieszańce, a tym samym czy istnieją warunki, aby powstała jednolita populacja ze skrzyżowania jednostek wewnątrzgatunkowych. Wiąże się to z biologiczną definicją gatunku (jednostka biologicznie stosunkowo trwała, powtarzająca się w kolejnych pokoleniach w danym środowisku).

Zagadnieniem dyskusyjnym jest sprawa samodzielności gatunków pluskiew *Cimex lectularius* i *C. columbarius*. Hase stwierdził, że dają się one krzyżować, a ich potomstwo jest nieograniczenie płodne i można wyhodować jednolitą mieszaną populację. Te wyniki zakwestionowali później entomolodzy amerykańscy, którzy powtórzyli doświadczenia Hasego na populacjach amerykańskich. *C. columbarius* i europejskich *C. lectularius*. Okazało się, że między tymi formami istnieje jakaś bariera. Dalszych badań nad tym problemem nie prowadzono. Na to, że zagłębianie się w samą biometrię nie jest celowe wskazuje też przykład żubra i bizona, wyraźnie różniących się pokrojem. Tymczasem są to jednostki wewnątrzgatunkowe, doskonale krzyżujące się i nie wykazujące heterozji mieszańców. Dane te wyraźnie wskazują na konieczność badań eksperymentalnych dla stwierdzenia czy obserwowane różnice są rangi gatunkowej, czy też mamy do czynienia z jednostkami wewnątrzgatunkowymi.

Przy rozpatrywaniu równoległości ewolucji żywicieli i ich pasożytów bardzo istotne są warunki ekologiczne, w jakich znajdują się żywicieli. Rodzina *Cimicidae* liczy na całym świecie około 100 gatunków, z których 90% pasożytuje na nietoperzach. Nietoperze są najprawdopodobniej pierwotną grupą żywicielską dla *Cimicidae*. Niektóre gatunki z tej rodziny przeszły wtórnie na pewne gatunki ptaków gnieźdzących się w pobliżu siedlisk nietoperzy, jak jaskółki, jerzyki, lelki i gołębie. Ciekawe jest, że *Cimicidae* nie występują na małpach, prawdopodobnie więc człowiek nabył swój gatunek pluskwy w okresie kiedy zamieszkiwał jaskinie.

Doc. F. Piotrowski

Z przedstawionych referatów wynika wyraźnie, że tam, gdzie stwierdza się „równoległą” ewolucję żywicieli pasożytów, ewolucja pasożytów jest opóźniona. Skutkiem tego jeden gatunek pasożyta potrafi żyć na wielu, na ogół ze sobą spokrewnionych gatunkach żywicieli. Zjawisko opóźnienia w ewolucji dotyczy układów żywiciel-pasożyt filogenetycznie starszych, za jakie Hopkins uważa też np. układy żywiciel-wesz. W systematyce grupy *Anoplura*, a częściowo i *Mallophaga* obserwuje się rozdrabnianie gatunków, tj. opisywanie coraz to nowych, drobnych gatunków jednożywicielskich. Kontynuacja tego postępowania prowadzi do sytuacji, w której każdemu gatunkowi żywiciela odpowiadać będzie odrębny gatunek pasożyta. Gdyby to dotyczyło niektó-

rych tylko gatunków np. wszy, byłoby przysłowiowym wyjątkiem potwierdzającym regułę. Jako zjawisko nagminne zaczyna jednak budzić niepokój. Teoretyczna konsekwencja, a mianowicie niestwierdzenie opóźnienia w ewolucji *Anoplura* w stosunku do ich żywicieli, wynika w opisywanym przypadku, jak się wydaje, ze słabej znajomości materiału, brak bowiem badań nad zmiennością osobniczą. Także i przykład *Pediculus humanus* cytowany przez p. doc. Złotorzycką może budzić wątpliwości: reprezentowany pogląd o odrębności *P. capitis* i *P. corporis* nie znajduje potwierdzenia ani w monografii *Anoplura* świata (Ferris), ani w doświadczeniu 50-letniej pracy z wszami jako wektorami riketsji (H. Sikora), ani wreszcie w specjalnych badaniach poświęconych problemowi wszy głowowej i odzieżowej (Schöll). W każdym razie wynika potrzeba badań nad zmiennością w obrębie poszczególnych gatunków *Anoplura*, możliwie z uwzględnieniem materiału z różnych żywicieli.

Druga sprawa. Uważa się na ogół, że tempo ewolucji maleje od momentu różnicowania się większej grupy taksonomicznej. Zagadnienie to wcale nie jest proste. Zwracam się przeto z pytaniem, jak ono wygląda u grup szczególnie Pani Docent bliskich?

Doc. J. Złotorzycka

Nawiązując do poruszonej przez prof. Jaczewskiego sprawy biometrii jako kryterium taksonomicznego wyjaśniam, że przytoczone w referacie przykłady ujęć biometrycznych są stosowane coraz częściej i to przez poważnych autorów w nowszych pracach systematycznych. Moim zdaniem cechy oparte na wymiarach części ciała u owadów ujawniają różnice między populacjami nawet w tych przypadkach, gdy pewne zróżnicowania populacyjne bywają niejasno dostrzegalne przy badaniach morfologicznych. Poza tym określenia liczbowe chyba najbardziej obiektywnie określają niektóre cechy populacji. Na podstawie badań biomerycznych rejestruje się tylko stopień niektórych różnic morfologicznych między populacjami. Zaszeregowanie natomiast różniących się populacji do właściwych taksonów wymaga często zastosowania dodatkowych kryteriów opartych na morfologii lub na właściwościach biologicznych większej ilości badanych zwierząt.

Zgadzam się z wyrażoną przez doc. Piotrowskiego opinią, że badania nad systematyką wszy wymagają wnikliwszych niż dotychczas studiów nad różnicami między populacjami jak i nad zmiennością śródgatunkową. Natomiast co do drugiego poruszonego przez doc. Piotrowskiego problemu to trzeba stwierdzić, że zagadnienie tempa ewolucji u wszołów nie jest ani proste, ani też nie nadaje się do generalizowania. Toteż nie zawsze można wnioskować o malejącym tempie ewolucji u wszołów. Na przykład badania Klockenhoffa (1969) nad dywergencją rodzaju *Myrsidea* zdają się przeczyć tej prawidłowości.

Prof. W. Skuratowicz

Przy opracowywaniu wszołów *Mallophaga* dużą trudność stanowi brak danych dotyczących ich rozmieszczenia geograficznego. Wszoły występują na ptakach, z których liczne to gatunki przelotne, toteż zebranie dokładnych informacji dotyczących pochodzenia posiadanych materiałów nie jest możliwe. Przy rozpatrywaniu więc kwestii gatunkowych w tej grupie stawonogów odpada czynnik geograficznej lokalizacji materiału. Poza tym wszoły w całości nie mogą być traktowane jako właściwe pasożyty. Chociaż żyją na skórze żywicieli tylko nieliczne odżywiają się krwią, trudno więc porównywać je z innymi grupami pasożytów.

Prof. W. Stefański

W trakcie dyskusji wyłoniło się wiele ciekawych zagadnień teoretycznych. Między innymi prof. Jaczewski podkreślił znaczenie czynników ekologicznych przy

kształtowaniu się układu pasożyt-żywiciel. *Arthropoda* stanowią bardzo obszerną i zróżnicowaną grupę toteż problem specyficzności w poszczególnych grupach stawonogów pasożytniczych może się przedstawiać zupełnie inaczej. Na przykład skorupiak *Sacculina* występuje na wielu gatunkach krabów żyjących w różnych warunkach ekologicznych. Z drugiej strony wiadomo, że cała grupa norników, żyjących w jednakowych warunkach, ma zróżnicowaną faunę wszy. Każdemu gatunkowi żywiciela odpowiada specyficzny dla niego gatunek pasożyta.