

JADWIGA ZŁOTORZYCKA

### Problemy zoogeograficzne *Mallophaga*

Powszechność zjawiska pasożytnictwa wszołów (*Mallophaga*) na ptakach i określonych grupach ssaków jest związana z występowaniem tych owadów we wszystkich regionach zoogeograficznych<sup>1</sup>. W związku ze specyficznością wszołów, czyli wiernością wobec określonych grup żywicieli, jest oczywiste, że podobieństwa awifauny Palearktyki i Nearktyki mają swój odpowiednik w podobieństwach między populacjami pasożytów z tych obszarów. Liczne rodzaje wszołów charakterystyczne dla regionu palearktycznego występują także na obszarach ościennych, czyli w regionie etiopskim i orientalnym. W pewnym stopniu jest również porównywalna fauna wszołów z tych regionów, w których naturalne pomosty ułatwiały migracje żywicieli, jak np. między regionem nearktycznym i neotropikalnym lub orientalnym i australijskim. Tych uwarunkowań historycznych nie należy mylić z obecnymi przelotami ptaków lub sezonowymi wędrówkami ssaków, których wpływ na charakter zespołów wszołów jest zwykle niedostrzegalny. Na różnice jakościowe między populacjami wszołów wpływa przede wszystkim długotrwała izolacja geograficzna żywicieli.

Izolacja lub migracje żywicieli w dalekiej przeszłości wpłynęły na charakter rozmieszczenia wszołów i wszy (*Phthiraptera*) występujących na amerykańskich gryzoniach. Otóż Ameryka Południowa jest ojczyzną wszołów z grupy *Gyropiformia*, łączącej trzy rodziny: *Protogyropidae*, *Gyropidae* i *Gliricolidae*. Migracjom niektórych populacji żywicieli neotropikalnych w kierunku Nearktyki przypisuje się dzisiejszą obecność wszołów na północnoamerykańskich przedstawicielach rodziny *Erethizontidae* (Eichler 1963). Gryzonie z rodzin *Geomyidae* i *Heteromyidae*, pochodzące ze strefy granicznej (gdzie kształtowała się fauna mieszana — neotropikalna i nearktyczna), charakteryzują się infestacjami wyłącznie wszołów bądź tylko wszy albo zarówno wszołów, jak i wszy. Natomiast na innych gryzoniach, np. z rodzin *Cricetidae* i *Sciuridae*, które rozwi-

<sup>1</sup> Terminologia zoogeograficzna wg Udvardy M. D. F. (1978): Zoogeografia dynamiczna, PWN, Warszawa.

nęły się w Holarctyce, nie występują w ogóle wszóły, a tylko wszy. Na marginesie należy zaznaczyć, że sprowadzone ongiś z Ameryki Północnej do Europy świnki morskie [*Cavia porcellus* (L.)] i nutrie [*Myocastor coypus* (Mol.)] bywają zarażone tylko specyficznymi dla nich wszólami należącymi do *Gyropiformia*. Nigdy natomiast nie znaleziono na tych zwierzętach wszy pospolicie występujących na naszych gryzoniach.

Niekiedy zdarza się, że na tych samych, ale geograficznie izolowanych gatunkach ptaków, wykształciły się gatunki zastępujące (wikarianty) pokrewnych wszólów. Otóż według Clay (1976) na perkozach (*Podicipedidae*) w regionie nearktycznym dominują formy zbliżone do *Aquanirmus bahli* Tand. (*Aquanirminae*). Gatunek ten jest charakterystyczny dla żywicieli z regionów etiopskiego i orientalnego. Natomiast w Europie (region palearktyczny) spotyka się na perkozach przede wszystkim gatunki z kręgu *A. colymbinus* (Denny). Ten wikariant geograficzny dotyczy wszólów z perkoza rogatego [*Podiceps auritus* (L.)] i zausznika [*P. nigricollis* (Pall.)] zasiedlających Europę i Amerykę Północną, jak również z perkozka [*P. ruficollis* (Pall.)] z Europy, południowej Afryki i Indii. Wikariant wszólów na perkozach nie jest jednak powszechny, bo na całym areale występowania perkoza rdzawoszyjnego [*P. griseigena* (Bodd.)], czyli w Palearktyce i Nearktyce, stwierdzano tylko *Aquanirmus emersoni* Edw., należący do odrębnej grupy gatunków niż poprzednio wymienione *Aquanirminae* (tab. 1).

Tabela 1. Rozmieszczenie gatunków rodzaju *Aquanirmus* na perkozach (wg Clay 1976)

Rodzaj <i>Podiceps</i>	Rodzaj <i>Aquanirmus</i>	Regiony zoogeograficzne
<i>auritus</i>	<i>colymbinus</i> (c) <sup>1</sup>	palearktyczny
	<i>bucomfishi</i> (b)	nearktyczny
<i>nigricollis</i>	<i>colymbinus</i> (c)	palearktyczny
	<i>americanus</i> (b)	nearktyczny
<i>ruficollis</i>	<i>podicipis</i> (c)	palearktyczny
	<i>bahli</i> (b)	etiopski i orientalny
<i>cristatus</i>	<i>podicipis</i> (c)	palearktyczny
<i>griseigena</i>	<i>emersoni</i> (e)	palearktyczny i nearktyczny
<i>dominicus</i>	<i>chamberlini</i> (b)	nearktyczny

<sup>1</sup> b — grupa gatunków „bahli”, c — grupa gatunków „colymbinus”, e — grupa gatunków „emersoni”.

Genezę obecnego rozmieszczenia na świecie przedstawicieli rodzaju *Aquanirmus* Clay et Mein. tłumaczy się dawnymi migracjami żywicieli. Przyjmując, że perkozy pochodzą z Ameryki Północnej, Clay (1976) sugeruje możliwość przedostania się do Europy tych ptaków, na których

żyły wszoły z pnia obecnej grupy „colymbinus”. Natomiast gatunki filogenetycznie młodsze, powstałe w obrębie pnia „bahli”, mogły w późniejszym czasie zasiedlić perkozy w regionie nearktycznym. Teoria ta nie tłumaczy jednak, jak ukształtował się wikariant geograficzny *Aquanirmus podicipis* (Denny) z *A. bahli* Tand. na perkozku z regionu palearktycznego oraz etiopskiego i orientalnego.

O uwarunkowaniach historycznych w rozmieszczeniu wszołów na oddzielonych kontynentach można snuć różne hipotezy, mniej lub bardziej wiarygodne. Łatwiej natomiast wytłumaczyć powstawanie różnic w rozprzestrzenieniu wszołów, do których przyczynił się człowiek. Ciekawym przykładem jest występowanie wszołów na szpaku (*Sturnus vulgaris* L.). Jest on w Europie i w Ameryce Północnej żywicielem trzech gatunków: *Menacanthus mutabilis* Blag., *Myrsidea cucullaris* (Nitzsch) i *Sturnidoecus sturni* (Schr.). Ponadto na naszych szpakach dość pospolicie występuje *Spironirmus nebulosus* (Burm.), którego brak w Nowym Świecie. Trzeba jednak pamiętać, że szpaki dopiero w niedawnych czasach, ściśle w 1890 r. zostały sprowadzone do Ameryki. Przypuszcza się, że na introdukowanych osobnikach akurat brak było gatunku *S. nebulosus*. Jednakże wg Eichlera (1963) wolna nisza ekologiczna na skutek braku tego komponentu w parazytofaunie szpaka została już w Ameryce Północnej zajęta przez *Brueelia ornatissima* (Gieb.), gatunek blisko spokrewniony ze *S. nebulosus*, bo należący do tego samego plemienia — *Brueeliini*. Żywicielem typowym dla *B. ornatissima* jest amerykański trupiał — *Agelaius phoeniceus* (L.). Tak więc w opisanym przypadku niemal „na naszych oczach” ukształtowały się nowe zależności między wszołami a żywicielami.

Rozczłonowanie systematyczne różnych grup zwierząt (np. ptaków) jest zwykle wynikiem allopatrycznej specjacji, której w dużym stopniu odpowiada specjacja pasożytujących wszołów na izolowanych populacjach żywicielskich. W efekcie rozmieszczenie geograficzne pokrewnych grup żywicielskich jest skorelowane z zasięgami geograficznymi spokrewnionych ze sobą wszołów. Ilustracją tych zależności są wyniki badań Klockenhoffa (1969a, 1969b), dotyczące wszołów z rodzaju *Myrsidea* Wat. na orientalnych ptakach krukowatych — *Corvus macrorhynchos* Wagl. Okazało się, że poszczególne podgatunki żywicielskie, występujące na oddzielnych obszarach Azji, są związane ze zróżnicowanymi, zwykle także podgatunkowo, wszołami. Co więcej, dywergencja systematyczna wszołów idzie w parze z rozerwanymi zasięgami geograficznymi niektórych podgatunków ptaków. Na przykład *C. m. macrorhynchos* z Malakki jest żywicielem *Myrsidea malayensis malayensis* Klock., z Tajlandii — *M. m. siamensis* Klock., a z wysp Flores — *M. tritorax* (Piag.) (tab. 2).

Również allopatrycznie zróżnicowane kruki, jak znany u nas *Corvus*

Tabela 2. Rozmieszczenie gatunków i podgatunków rodzaju *Myrsidea* na podgatunkach *Corvus macrorhynchos* (wg Klockenhoffa 1969a)

Podgatunki <i>C. macrorhynchos</i>	Gatunki i podgatunki rodzaju <i>Myrsidea</i>	Areał występowania
<i>colonus</i>	<i>shirakii shirakii</i>	Formoza
<i>intermedius</i>	<i>shirakii himalayensis</i>	Górne Indie i Bihar
<i>intermedius</i>	<i>shirakii nuristaniensis</i>	Afganistan (Nuristan)
<i>mandshuricus</i>	<i>shirakii</i> sensu lato	Korea
<i>culminatus</i>	<i>clayae clayae</i>	Cejlon i pld.-zach. Indie
<i>levaillantii</i>	<i>clayae birmensis</i>	Birma i Tajlandia
<i>hainanus</i>	<i>clayae</i> sensu lato	Hainan
<i>macrorhynchos</i>	<i>malayensis malayensis</i>	Malakka
<i>macrorhynchos</i>	<i>malayensis siamensis</i>	Tajlandia
<i>macrorhynchos</i>	<i>tritorax</i>	Flores
<i>hainanus</i>	<i>malayensis</i> sensu lato	Hainan
<i>philippinus</i>	<i>philippiensis</i>	Filipiny

Tabela 3. Rozmieszczenie gatunków i podgatunków rodzaju *Myrsidea* na podgatunkach *Corvus corax* i *C. ruficollis* (wg Klockenhoffa i Schirmersa 1976)

Gatunki i podgatunki rodzaju <i>Corvus</i>	Gatunki i podgatunki rodzaju <i>Myrsidea</i>	Areał występowania
<i>corax principalis</i>	<i>vinlandica vinlandica</i>	Kanada, Grenlandia
<i>corax sinuatus</i>	<i>vinlandica vinlandica</i>	Kordyliery
<i>corax varius</i>	<i>vinlandica vinlandica</i>	Islandia
<i>corax tibetanus</i>	<i>tibetana</i>	Tybet
<i>corax corax</i>	<i>anaspila</i>	Europa
<i>corax tingitanus</i>	<i>anaspila</i>	Płd. wybrzeże Morza Śródziemnego
<i>corax subcorax</i>	<i>subcoracis subcoracis</i>	Azja Mniejsza, Afganistan
<i>ruficollis ruficollis</i>	<i>subcoracis subcoracis</i>	Płn. Afryka, Półwysep
	<i>subcoracis eremialis</i>	Arabski oraz Irak
<i>ruficollis edithae</i>	<i>obovata obovata</i>	Somali
	<i>obovata somaliensis</i>	

*corax* L. oraz rozprzestrzeniony bardziej na południe *Corvus ruficollis* Less., są żywicielami charakterystycznie zróżnicowanych wsołków z rodzaju *Myrsidea* (tab. 3).

Okazuje się, że północnoamerykańskie, grenlandzkie i częściowo islandzkie populacje (podgatunki) *Corvus corax* są żywicielami dla *Myrsidea vinlandica vinlandica* Klock. et Schirm. W Islandii, gdzie przebiega wschodnia granica tegoż podgatunku, pojawia się na *C. corax varius* Brünn. nieco inny podgatunek — *M. v. islandica* Klock. et Schirm. Podgatunki kruków, *C. corax*, rozmieszczone wokół Morza Śródziemnego

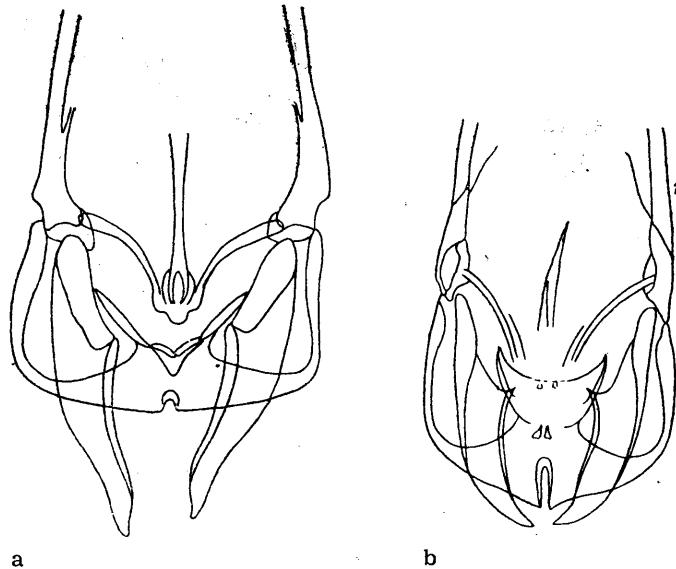
graniczą od południa z terenami zasiedlonymi przez *C. ruficollis*. Sąsiedztwo i przenikanie wzajemne areałów tych żywicieli ma swój wyraz w obecności *M. subcoracis subcoracis* Klock. et Schirm. zarówno na *C. corax subcorax* Severtz., jak i *C. ruficollis ruficollis*. Natomiast na somalijskim, czyli izolowanym geograficznie podgatunku *C. r. edithae* Phill., występuje *M. obovata* (Piag.) należąca do odrębnej grupy gatunkowej. U nas, tak jak w całej Europie, na krukowi właściwym, *C. c. corax*, występują wszosły z gatunku *M. anaspila* (Nitzsch). Są one znane także z *C. c. tingitanus* Irby z południowego obrzeża Morza Śródziemnego. *M. anaspila* związana jest pokrewieństwem z afrykańskim kręgiem podgatunków — *M. subcoracis*. Zdaje się to świadczyć o wspólnym pochodzeniu nie tylko wymienionych wszosłów, ale także europejskich oraz afrykańskich kruków. Tybetański kruk, *C. c. tibetanus* Hodg., jest żywicielem dla *M. tibetana* Klock. et Schirm., która morfologicznie nawiązuje do północnoamerykańskich populacji *M. vinlandica*, a nie, czego należałoby się bardziej spodziewać, do euroazjatyckich przedstawicieli rodzaju *Myrsidea*. Niestety nie znamy jeszcze żadnych przedstawicieli z *Myrsidea*, które byłyby związane z *C. corax kamtschaticus* Dyb. Kruki te, żyjące na ogromnych połaciach środkowej i północnej Azji, według przypuszczeń Klockenhoffa i Schirmersa (1976), mogą okazać się żywicielami takich populacji, których cechy morfologiczne stanowiłyby pomost łączący *M. tibetana* z kręgiem podgatunków *M. vinlandica*.

Innym przykładem allopatrycznej specjacji żywicieli wraz z skorelowaną z nią allohospitalną specjacją wszosłów są stosunki między płomykówkami (*Tytonidae*) a wszosłami z rodzaju *Tytoniella* Eichl. Rozsiedlenie gatunku *Tyto alba* (Scop.) jest bardzo szerokie. W różnych podgatunkach występuje na południu Holarctyki, w regionie neotropikalnym, etiopskim, orientalnym i australijskim. Stwierdzono, że populacje *T. alba* z Europy, Afryki i Półwyspu Arabskiego są żywicielami gatunku *Tytoniella rostrata* (Burm.), opisanego z występującej u nas *T. alba guttata* (C. L. Brehm) (Clay 1966). Natomiast w innych okolicach na *T. alba hellmayri* Grisc. et Green. pasożytuje *Tytoniella aitkeni* Clay (ryc. 1). Wszosły te charakterystyczne także dla płomykówki amerykańskiej znane są nawet w Tasmanii z *Tyto novaehollandiae castanops* (Gould.). Somatycznie oba gatunki, *Tytoniella rostrata* i *T. aitkeni*, są dość zbliżone. Istotne różnice zaznaczają się zasadniczo tylko w budowie aparatu genitalnego u samca (ryc. 2 a, b). Kształtowanie się takich różnic u wszosłów jest typowe dla ich specjacji synhospitalnej<sup>2</sup>. Jednorodne populacje występujące na tym samym żywicielu mogą wtedy ulec dywergencji

<sup>2</sup> Synhospitalna i allohospitalna specjacja pasożytów jest odpowiednikiem sympatrii i allopatrii u zwierząt wolno żyjących.



Ryc. 1. Rozmieszczenie w świecie *Tytoniella* sp. (wg Clay 1966, z uzupełnieniami własnymi); kółka — *T. rostrata*; trójkąty — *T. aitkeni*

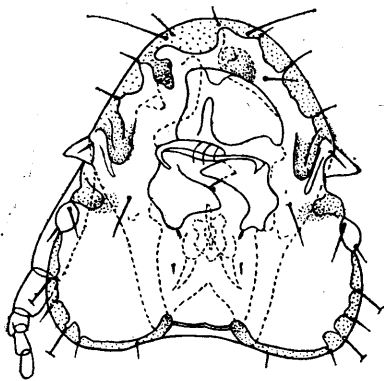


Ryc. 2. Aparat genitalny samca; a — u *Tytoniella rostrata*, b — u *Tytoniella aitkeni* (oba na podstawie fotografii u Clay 1966)

systematycznej, jeśli zaistnieją skuteczne bariery seksualne. Być może takie bariery wykształciły się u przodków *T. rostrata* i *T. aitkeni* zanim doszło do geograficznej izolacji.

Znamy jeszcze wiele przykładów dotyczących występowania pokrewnych wszołów na zbliżonych systematycznie, ale izolowanych geograficz-

nie gatunkach żywicieli. Regułą jest, że na żywicielach znacznie oddalonych od siebie systematycznie i filogenetycznie wszoły też znacznie różnią się od siebie. Jednakże występowanie zbliżonych gatunków z rodzaju *Struthiolipeurus* Cum. zarówno na afrykańskich strusiach i amerykańskich nandu stwarza duże trudności interpretacyjne. Różnice między tymi ptakami są tak istotne, że zostały one zaliczone do odrębnych rzędów — *Struthioness* i *Rheae*. Tymczasem nie dostrzega się adekwatnych różnic między wszołami, chociaż ich ewolucja sprzężona z rozwojem rodowym i zaistniała bardzo dawno izolacją geograficzną żywicieli powinna mieć swoje odzwierciedlenie. Niektórzy autorzy przyjmują, że po allopatrycznej dywergencji przodków bezgrzebieniowców (*Ratitae*) populacje wszołów z pnia *Struthiolipeurus* rozdzieliwszy się geograficznie wraz ze swymi żywicielami podlegały opóźnionej ewolucji, czyli retardacji, w stosunku do przemian u żywicieli (Kéler 1960, Eichler 1963). Takie różnice w tempie przemian ewolucyjnych zdarzają się u pasożytów, u których presja zmian środowiska zewnętrznego odbija się nikłym echem za pośrednictwem organizmu żywicielskiego. W omawianym przypadku retardacja filogenetyczna u wszołów strusia i nandu musiałaby być wyjątkowo duża. Okazuje się też, że na tych ptakach nie tylko występują podobne wszoły, ale także i inne pasożyty. Na strusiu przedstawicielem roztoczy jest *Pterolichus bicaudatus* (Gerv.), a na nandu blisko spokrewniony *Paralges pachycnemis* Trt. Wspólnymi gatunkami pasożytniczymi u obu grup ptaków są tasiemce, *Houttuynia struthionis* (Hout.), i nicienie, *Dicheilonema rheae* (Oven) [= *Contortospiculum horrida* (Dies.)]. Dowody na opóźnioną ewolucję wszołów na tak starej filogenetycznie gałęzi ptaków jak *Ratitae* byłyby w pełni przekonujące, gdyby *Struthiolipeurus* charakteryzował się prymitywnymi cechami. Tymczasem jest odwrotnie. Skomplikowana budowa, a w szczególności asymetria sklierytów nadustka (ryc. 3), u wszystkich przedstawicieli tego rodzaju



Ryc. 3. Głowa u samca *Struthiolipeurus stresemani* (wg Kélera 1959)

świadczą o wyspecjalizowaniu, które według Lakshminarayany (1973) jest typu adaptacyjnego. Podobieństwa tych struktur u wszołów ze strusia i nandu są tłumaczone przystosowaniem morfologicznym pasożytów do specyficznego typu upierzenia u bezgrzebieniowców. Jednakże udało mi się dostrzec obecność bardzo prymitywnych cech u *Struthiolipeurus* w aparacie gębowym, gdzie wykształcone są nawet głaszczki wargowe (palpi labiales) (ryc. 4), które u innych wszołów zwykle są zredukowane. W związku z wykryciem tego „drobiazgu” hipoteza Eichlera



Ryc. 4. Wygląd i topografia głaszczków wargowych u samicy *Struthiolipeurus nandu* (oryg.)

o retardacji w rozwoju filogenetycznym pnia *Struthiolipeurus* nie jest sprzeczna z poglądem Lakshminarayany o analogii w adaptatywnej specjalizacji niektórych cech u gatunków występujących wraz z żywicielami na odrębnych kontynentach.

Niektóre gatunki wszołów o znacznym zasięgu występowania są geograficznie zróżnicowane pod względem zmienności cech morfologicznych. Populacje charakteryzujące się cechami najprymitywniejszymi zajmują centralne obszary historii ich rozwoju. Im dalej od takiego „centrum”, tym bardziej zaznaczają się modyfikacje określonych struktur morfologicznych w populacjach należących do tego samego lub do blisko spokrewnionych gatunków. Taką zmienność międzypopulacyjną opisał Timmermann (1971) u *Scolopaceps aureus* (Hopk.) (*Quadraceptinae*), który pasożytuje na słońce — *Scolopax rusticola* L. Okazuje się, że wszoły z tego gatunku pochodzące z zachodnich krańców Europy (np. z Wysp Kanaryjskich lub Irlandii) mają głowę bardzo nieznacznie wydłużoną. Natomiast posuwając się coraz dalej na wschód, aż do Tajlandii w Azji, obserwuje się w populacjach *S. aureus* coraz to wyraźniejsze wydłużenie nadustka, a więc i całej głowy. Wszoły krótkogłowe ze słabo rozwiniętym nadustkiem uważane są za prymitywniejsze od tych, które mają bardziej rozrośnięty wzdłuż nadustek. Toteż u *S. aureus* na podstawie wydłuża-



nia się głowy (czyli postępującej specjalizacji morfologicznej) można przypuszczać, że ekspansja terytorialna w historii rozwoju tego gatunku wiodła od zachodu Europy ku wschodowi. Godne uwagi jest także występowanie na słońce drugiego gatunku z rodzaju *Scolopaceps* Eichl. et Złot., *S. brelihi* Timm., który ma znacznie bardziej wydłużony nadustek niż *S. aureus*. Te blisko spokrewnione wszoły występują czasem wspólnie na tych samych osobnikach żywicielskich, co zdaje się wskazywać na ich synhospitalną specjację. Jednakże Timmermann (1971) gotów był sądzić, że filogenetycznie młody gatunek, jakim jest *S. brelihi*, ukształtował się we wschodnim areale palearktycznych słonek, który jest ojczyzną „długogłowych” populacji z tamtejszego pnia *Scolopaceps*. Według tej hipotezy *S. brelihi* podlega także specjacji allopatrycznej, podobnie jak *S. aureus*.

Trendy rozwojowe wśród szeroko rozprzestrzenionych rodzajów są dobrze widoczne wśród niektórych *Colpocephalidae*. Przykładem może być zmienność morfologiczna w obrębie *Neocolpocephalum* Ewing. Są to wszoły występujące z reguły na ptakach drapieżnych (*Accipitres*). Różnice między populacjami z poszczególnych regionów geograficznych są tak znaczne, że znajduje to odzwierciedlenie w podziale rodzaju *Neocolpocephalum* na trzy podrodzaje. Eichler i Złotorzycka (1971) stwierdzili (tab. 4), że morfologicznie najbardziej prymitywny jest *Neocolpocephalum* s. str. występujący w Holarktyce. Należące tu wszoły charakteryzują się dość smukłym odwłokiem, na którym brak wyraźnych płytek i większych różnicowań w chetotaksji. Stopniowe różnicowanie i specjalizacja, czyli modyfikacja takich cech, jak kształt odwłoka, sklerotyzacje i modyfikacje niektórych grup włosków, zaznacza się w pod-

Tabela 4. Rozsiedlenie i trendy specjalizacyjne u rodzaju *Neocolpocephalum* s. l. (na podstawie Eichlera i Złotorzyckiej 1971)

Rozsiedlenie i cechy	Podrodzaje		
	<i>Neocolpocephalum</i> s. str.	<i>Pricebeeria</i>	<i>Vulturigogus</i>
Regiony	holarktyczny	etiopski i orientalny	neotropikalny
Taksony żywicieli	<i>Accipitridae</i> i gołąb domowy	Sępy Starego Świata	Sępy Nowego Świata
Wielkość żywicieli	coraz to większe ptaki		
Kształt odwłoka	coraz to bardziej pękaty u obu płci		
Barwa środkowej części odwłoka	od ciemnożółtej, rozjaśniająca się do bezbarwności		
Płytki pleurytowe odwłoka	coraz ciemniejsze i u samca zwiększające się		
Chetotaksacja okolicy genitalnej u samicy	coraz to grubsze szczecinki z bocznych szczoteczek oraz stopniowa redukcja ich liczby		

rodzaju *Pricebeeria* Eichl. et Złot. z regionu etiopskiego i orientalnego, a najlepiej wykształca się u *Vulturigogus* Eichl. et Złot. z regionu neotropikalnego. Również zróżnicowanie systematyczne żywicieli z wymienionych regionów jest znaczne.

Wyjaśnienia wymaga jeszcze występowanie jednego z gatunków, mianowicie *N. (Neocolpocephalum) turbinatum* (Denny), właśnie na gołębiu domowym (*Columba livia domestica* Gm.), skoro wszystkie inne wszoły z rodzaju *Neocolpocephalum* są związane z ptakami drapieżnymi. Z pewnością obecność na gołębiu przedstawiciela rodzaju tak nieoczekiwanego jest wynikiem wtórnej infestacji w nie znanych nam okolicznościach i adaptacji utrwalonej jeszcze w przeszłości. Przemawia za tym specyficzność *N. (N.) turbinatum*, który był stwierdzany tylko na *Columba livia domestica*.

Przypadki nieoczekiwanego rozmieszczenia wszołów na niektórych żywicielach zdarzają się bardzo rzadko. Klasycznym przykładem, dyskutowanym przez Hopkinsa (1957), Kélera (1959) i Eichlera (1963), jest obecność *Heterodoxus spiniger* (End.) (*Mallophaga Amblycera, Boopidae*) na niektórych ssakach drapieżnych (*Carnivora*). Wszystkie inne gatunki z rodzaju *Heterodoxus* Le Souëf et Bull., a także z pozostałych rodzajów należących do *Boopidae*, występują na torbaczach (*Marsupialia*). Wyjątkowo *H. spiniger* nie jest znany z torbaczy. Był natomiast stwierdzany na psie domowym w strefie międzyzwrotnikowej, na szakalu i niektórych kotowatych w Afryce oraz na wilku preriowym w Ameryce Północnej. Jest znamienne, że *H. spiniger*, występując na różnych kontynentach, ograniczony jest swoim zasięgiem tylko do strefy o gorącym klimacie. U nas oraz na innych obszarach stref umiarkowanych i zimnych ssaki drapieżne bywają żywicielami wszołów wyłącznie z rodziny *Trichodectidae* (*Mallophaga Ischnocera*). Fakty te świadczą o wtórnym przystosowaniu się wszołów z australijskiego pnia *Heterodoxus* na psie domowym i niektórych innych *Carnivora*. Niestety nie wiemy, jak przebiegały etapy tej adaptacji. Przypuszczano najpierw, że protoplaści *H. spiniger* opanowali psa domowego za pośrednictwem australijskiego psa dingo. Jednak brak jest potwierdzenia tej hipotezy, bowiem zarówno na dingo, jak i na naszych psach występują tylko wszoły z gatunku *Trichodectes canis* (de Geer). Jest to kosmopolityczny pasożyt występujący także na wilkach i niektórych innych *Canidae*.

Niektórzy autorzy, jak Eichler i Abul-Hab (1974), dopatrują się zjawisk wtórnej infestacji nawet wśród wszołów nie całkiem „obcych” dla nowego żywiciela. Przykładem byłyby takie związki uwarunkowane rozmieszczeniem terytorialnym *Columbicola columbae* (L.) i *C. montschadskyi* Blag. Pierwszy z nich, w podgatunku nominatywnym, występuje

niemal kosmopolitycznie na gołębiu domowym (*Columbia livia domestica*), drugi znany jest z niektórych stanowisk w Azji i północnej Afryce zarówno z tychże ptaków, jak i niektórych odmian dzikich gołębi. Szczegóły przedstawia następujące zestawienie:

Tadżykistan: na *C. livia neglecta* Hume — *C. montschadskyi*;

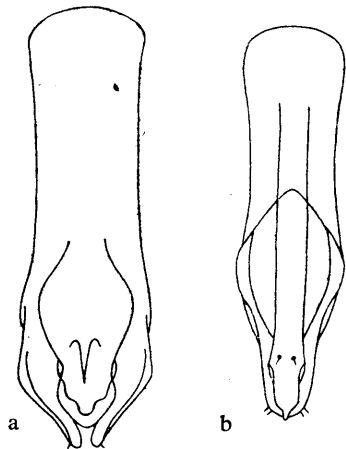
Kirgizja i Kazachstan: na *C. livia domestica* — *C. montschadskyi* i *C. c. columbae*;

Irak: na *C. livia gaddi* Zar. et Loud. i na *C. livia domestica* — *C. montschadskyi*;

Egipt: na *C. livia domestica* — *C. c. columbae* (pospolicie) i *C. montschadskyi* (bardzo rzadko);

Ogólnie na świecie: na *C. livia domestica* — *C. c. columbae* (pospolicie).

Według Eichlera i Abul-Haba (1974) przytoczone dane wskazują, że na niektórych obszarach *C. montschadskyi* zastępuje *C. columbae*, a czasem zaznaczają się tendencje do wspólnego występowania obu gatunków. Wówczas, przy braku barier geograficznych, odrębność tych taksonów jest zagwarantowana przez izolację seksualną poprzez różnice w budowie aparatu genitalnego samca (ryc. 5 a, b). *C. montschadskyi* występuje



Ryc. 5. Aparat genitalny samca; a — u *Columbicola columbae*, b — u *Columbicola montschadskyi* (oba wg Ziótorzyckiej 1972)

z reguły na azjatyckich dzikich gołębiach, skąd prawdopodobnie się wywodzi. W takim przypadku gołąb domowy byłby na tych terenach wtórnie zasiedlony przez *C. montschadskyi*. Gołąb domowy jest z reguły związany z *C. c. columbae*, z wyjątkiem Azji. Być może w pewnych okolicznościach doszło do wyparcia przez *C. montschadskyi* rodzimych populacji *C. columbae*, na co zdają się wskazywać dane z Iraku.

Interesujące jest także rozmieszczenie w świecie gatunków z rodzaju

*Piagetiella* Neum. (*Piagetiellidae*). Według Clay (1976) odrębność morfologiczna populacji wsołów z pelikanów (*Pelecanidae*) i kormoranów (*Phalacrocoracidae*) dowodzi bardzo dawnego zasiedlenia obu rodzin ptaków przez przodków z pnia *Piagetiella*. Dotychczasowe dane wskazują, że występowanie specyficznych gatunków z rodzaju *Piagetiella* na kormoranach, z wyjątkiem populacji pasożytujących na *Phalacrocorax auritus* (Less.) i *Ph. penicillatus* (Brandt), ogranicza się do obszarów między szerokością geograficzną 0°–70°S a długością geograficzną 80°W–20°E, na których przypuszczalnie miało miejsce pierwotne zasiedlenie przodków omawianych wsołów. Obecność przedstawicieli *Piagetiella* w regionie nearktycznym byłaby wobec tego wtórna. Jednakże fakt, że *Ph. neglectus* Wahlb. z regionu etiopskiego oraz nearktyczne kormorany *Ph. auritus* i *Ph. penicillatus* są żywicielami tego samego gatunku — *Piagetiella incomposita* (Kell. et Champ.), zdaje się wskazywać na dawne związki terytorialne w układach pasożyt—żywiciel. Na europejskich kormoranach, kormoranie czarnym [*Phalacrocorax carbo* (L.)] i kormoranie czubatym [*Ph. aristotelis* (L.)] wsoły z rodzaju *Piagetiella* nie były stwierdzone. Nieobecność ta może być typu pierwotnego, zależna od izolacji przestrzennej północnych kormoranów, która istniała także w okresie specjacji rodziny *Piagetiellidae*.

Zjawiska braku wsołów z niektórymi gatunkami w zależności od izolacji geograficznej żywicieli są dość często stwierdzane. Dalsze przykłady dyskutowane są przez Clay (1976). Otóż rodzaje *Cuclotogaster* Carr. i *Lipeurus* Nitzsch (oba z rodziny *Lipeuridae*) reprezentowane przez liczne gatunki pasożytujące na kurakach (*Galliformes*) z regionu palearktycznego nie zostały w Nearktyce stwierdzone na żadnym z dziko żyjących przedstawicieli tego rzędu. W regionie nearktycznym również brak jest na dziko żyjących gołębiowatych (*Columbidae*) wsołów z rodzaju *Coloceras* Tasch., a w Etiopii nie stwierdza się rodzaju *Campanulotes* Kél. Zarówno *Coloceras*, jak i *Campanulotes*, oba z rodziny *Goniodidae* i podrodziny *Physconelloidinae*, są znane z dzikich i domowych gołębi w regionie palearktycznym, orientalnym i australijskim. Przypuszczalnie ich nieobecność na niektórych terenach jest typu pierwotnego. Innym przykładem jest brak na palearktycznych ostrygojadach (*Haematopus ostralegus* L.) wsołów z gatunku *Quadriceps ridgwayi* (Kell.), które występują na tym samym gatunku żywicielskim w południowej strefie jego występowania, czyli w regionie neotropikalnym, orientalnym i australijskim. Clay (1976) jest zdania, że *Q. ridgwayi* wywodzi się z tego pnia *Quadraceptini*, który był związany z przodkami siewkowatych (*Charadriiformes*) o południowym zasięgu. Według tej autorki absencja *Q. ridgwayi* na naszych ostrygojadach byłaby również pierwotna.

Przykłady zebrane w tym artykule stanowią zaczątek danych do studiów na temat rozmieszczenia wszołów w świecie, nie tylko z tego względu, że ich zagadnienia zoogeograficzne nie doczekały się jeszcze wszechstronnych i syntetycznych ujęć, ale także z racji niedostatecznej znajomości wszołów w ujęciu faunistyczno-fizjograficznym na wielu obszarach. W związku z tym hipotezy o przyczynach takiego, a nie innego, rozsielenia wszołów bywały z reguły poparte nielicznymi materiałami faunistycznymi. Ogarnięcie problematyki zoogeograficznej *Mallophaga* długo nie okaże się łatwe z wielu względów. Wszoły bowiem stanowią ogromną grupę owadów. Hopkins i Clay (1952) w swoim wykazie wszołów wymieniili 2666 ich nazw gatunkowych, łącznie z podgatunkami. Jednakże wobec ciągle opisywanych nowych gatunków, Timmermann (1957) szacował ich realny stan na 4000–5000, a Rothschild i Clay (1957) były zdania, że ogólna liczba gatunków wszołów może przekroczyć 25 tysięcy.

Stopniowe wypełnianie luk w faunistyce wszołów czasami koryguje nawet, zdawałoby się, ugruntowane poglądy na rozmieszczenie tych pasożytów w świecie. Na przykład zestaw gatunkowy i rozprzestrzenienie na różnych kontynentach wszołów z tak pospolitego ptaka, jak gołąb domowy, uważano od dawna za dobrze poznane. Tymczasem Emerson (1957) opisał z północnoamerykańskich gołębi domowych nowy gatunek — *Bonomiella columbae* Emers. (*Somaphantidae*). Przez kilka następnych lat brak było sygnałów o powtórnym znalezieniu tego gatunku. Dopiero doniesienie o wykryciu przez Złotorzycką i Lucińską (1967) na polskich gołębiach paru okazów *B. columbae* pobudziło badaczy do starannych poszukiwań tych wszołów, o których wcześniej sądzono, że występują tylko w regionie nearktycznym. Wkrótce stwierdzono *B. columbae* w Egipcie, Nowej Zelandii, NRD, Azji i powtórnie w Polsce. Dane na ten temat zebrały Rem i Złotorzycka (1976). Przykład nieoczekiwanie szerokiego rozprzestrzenienia *B. columbae* nie świadczy jeszcze o tym, że wszystkie dane z literatury o braku pewnych gatunków na określonych terenach są nieprawdziwe. *B. columbae* jest wyjątkowo trudna do wykrycia. Są to bardzo ruchliwe i stosunkowo małe oraz prawie bezbarwne wszoły, rzadko i nielicznie pojawiające się na gołębiach.

Na zakończenie chciałabym podkreślić, że mimo niepełnej znajomości szczegółów, dzisiejsze geograficzne rozmieszczenie wszołów jest przede wszystkim związane z ich historycznymi związkami z żywicielami, a więc z dziejami rozprzestrzeniania się żywicieli, jak i z procesami warunkującymi powstawanie izolacji między populacjami. Wśród wchodzących tu w grę różnych czynników, obecnie najbardziej uchwytna jest rola człowieka w rozprzestrzenianiu wszołów poprzez zamierzoną lub nie zamierzoną introdukcję żywicieli na nowe tereny.

## PISMIENNICTWO

- Clay T. 1966. The species of *Strigiphilus* (Mallophaga: Philopteridae) parasitic on the barn owls *Tyto* (Tytonidae). Journ. Entomol. Soc. of Queensland, 5: 10-17.
- Clay T. 1976. Geographical distribution of the avian lice (Phthiraptera): J. Bombay nat. Hist. Soc., 71: 536-547.
- Eichler W. 1963. Mallophaga. Bronns Kl. Ord. Tierreichs, Leipzig, 5, 7b, 290 ss. + errata.
- Eichler W., Abul-Hab J. 1974. Neue und wenig bekannte Haustierparasiten. V. *Columbicola montschadskyi* als Haustaubenparasit. Angew. Parasitol., Jena, 15: 184-200.
- Eichler W., Złotorzycka J. 1971. Studien über Raubvogelfederlinge VII. Die *Neocolpocephalum*-Gruppe und ihre Wirt-Parasit-Beziehungen. Angew. Parasitol., Jena, 12: 19-33.
- Emerson K. C. 1957. A new species of *Mallophaga* from the Pigeon. The Florida Entomologist, 40: 63-64.
- Hopkins G. H. E. 1957. The distribution of *Phthiraptera* on Mammals. Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, Neuchatel 1957: 88-119.
- Hopkins G. H. E., Clay T. 1952. A check list of the genera et species of *Mallophaga*, London, pp. [5] + 362.
- Kéler von S. 1959. Über die Wirtstreue und die Verbreitung der Mallophagen. Z. f. Parasitenkunde, Berlin, 19: 375-410.
- Kéler von S. 1960. Zur Kenntnis von Mallophagen des Strausses und des Nandus. Zool. Anz., Leipzig, 165: 448-462.
- Klockenhoff H. 1969a. Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen. (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; *Menoponidae*: *Mallophaga*) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler, 1827. Zool. Anz., Leipzig, 183: 379-442.
- Klockenhoff H. 1969b. Zur Verbreitung der Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston auf der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler. Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforsch. Hamburg, 7: 53-58.
- Klockenhoff H., Schirmers G. 1976. Zur Taxonomie der Myrsideen (*Myrsidea* Waterston, 1915; *Menoponidae*: *Phthiraptera*) von *Corvus corax* und *Corvus ruficollis*. Bonn. zool. Beitr., Bonn, 27: 300-335.
- Lakshminarayana K. V. 1973. *Mallophaga Indica* VIII. Harrison's law versus *Struthiolipeurus* with remarks on host relationships. Angew. Parasitol., Jena, 14: 227-231.
- Rem R., Złotorzycka J. 1976. Zur Lebensweise des blassen Haustaubenfederlings *Bonomiella columbae*. Angew. Parasitol., Jena, 17: 215-217.
- Rothschild M., Clay T. 1952. Fleas, flukes and cuckoos. A study of bird parasites. London, pp [14] + 305.
- Timmermann G. 1957. Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der *Charadriiformes* oder Regenpfeifervögel, Teil 1: Mallophaga. Parasitolog. SchrReihe, Jena, ss. [8] + 204 + 152.
- Timmermann G. 1971. „Regelwidrigkeiten“ im Ausbreitungsbild bei Vogelmallophagen (erläutert an den Kletterfederlingen der Watvögel und Möwen). Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., Hamburg, 67: 135-174.

- Złotorzycka J. 1972. Wszóły (*Mallophaga*) ptaków i ssaków udomowionych. Monogr. parazytol. 7, PWN, Warszawa—Wrocław, ss. 136.
- Złotorzycka J., Lucińska A. 1967. Über den Federling *Bonomiella columbae* Emers. (*Mallophaga*, *Somaphantidae*) aus Polen. Pol. Pismo Entomol., Wrocław, 37: 341-344.

Zakład Parazytologii Ogólnej  
Instytut Mikrobiologii UWr  
ul. Przybyszewskiego 63, 51-148 Wrocław