

Aus dem Institut für Tierphysiologie und Angewandte Zoologie
der Freien Universität Berlin — Angewandte Zoologie

Die Rassen des Flohs *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896) in Deutschland, mit Bemerkungen zur selektionsfreien Evolution (Insecta, Siphonaptera)

von

F. PEUS †

Kein anderer Floh ist so vielfach in Subspezies (geographische Rassen) aufgegliedert wie *Ctenophthalmus (Ctenophthalmus) agyrtes* (Heller 1896). In dieser Eigenschaft läßt er in seinem auf Europa beschränkten Areal alle anderen Flöhe weit hinter sich zurück.

Meine siphonapterologischen Fahrten nach dem letzten Krieg waren im wesentlichen von der Erkundung der *agyrtes*-Rassen und ihrer Areale in Deutschland (Territorien der Deutschen Demokratischen Republik und der Bundesrepublik Deutschland) bestimmt. Was dabei an Flöhen überhaupt herausgekommen ist, hat in vier Beiträgen „Zur Kenntnis der Flöhe Deutschlands“ (Peus 1967, 1968, 1970, 1972) seinen Niederschlag gefunden. Hier wird nun über den *agyrtes* speziell berichtet.

Material und Methoden

Die Fundorte sind mit Nummern versehen, die mit den Verbreitungskarten korrelieren. Zur Information über die sicher nicht immer gleich offenkundige Lage der Orte sind hier hinter den Ortsnamen in () die Nummern der betreffenden Fänge in den Beiträgen III (beachte dort auch die Seiten 3—4) und IV der soeben zitierten Serie hinzugefügt; die Lage wenig bekannter Orte ist dort erläutert.

Über die Methoden und Techniken des Fangens gibt der Beitrag III, Seite 2—3, Auskunft. In der Präparation bin ich leider erst später darauf verfallen, den Aedoeagus und das Sternum 9 durch Entfernung des Sternums 8, dessen große Borsten im Präparat die Lamelle meist verdecken, freizulegen.

Die Kartierung der Fundorte beruht ausschließlich auf Kanadabalsam-Präparaten in meiner Sammlung. Etliche Fänge sind nach der Spezies-Bestimmung ganz oder teilweise in Alkohol konserviert oder gar vernichtet worden, da zur Sicherung der Rassenzugehörigkeit einer Population nicht alle aus ihr stammenden Individuen geprüft zu werden brauchen.

Ctenophthalmus agyrtes (Heller, 1896)

Die Spezies *Ct. agyrtes* ist innerhalb des Subgenus *Ctenophthalmus* s. str. durch die Kombination folgender Strukturen des Aedoeagus gekennzeichnet (Abb. 1):

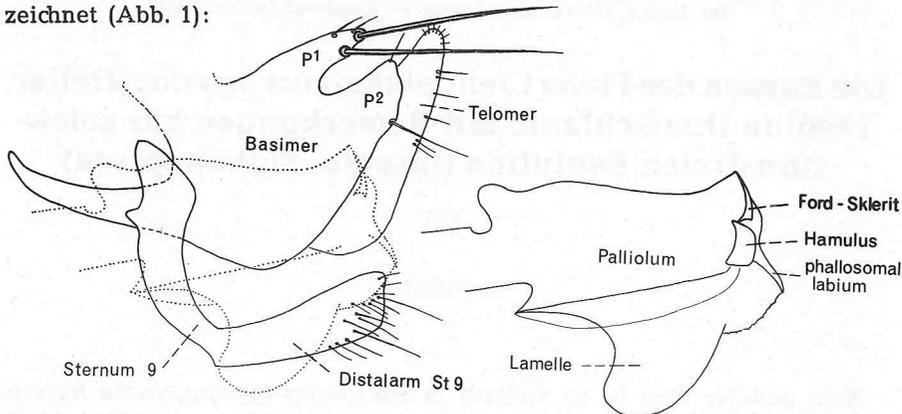
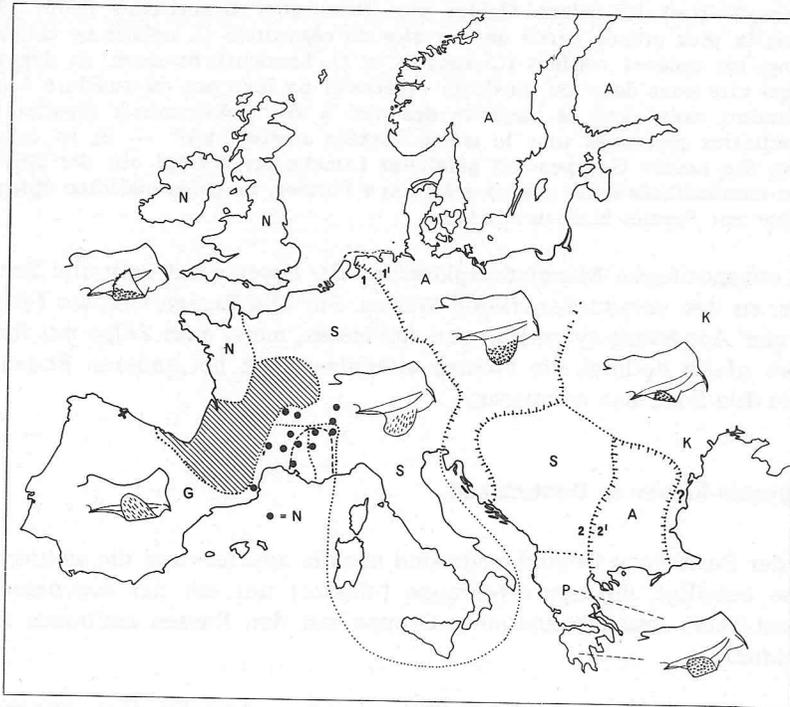


Abb. 1. *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896), ssp. ♂. Segment 9 und Aedoeagus. Schema

Palliolum (Außenhülle des Aedoeagus) jederseits ventro-lateral mit einem winklig angesetzten großen Lappen („Lamelle“), der primär senkrecht hinabhängt (Abb. 1—15, Karte I: A, S) oder sekundär über seine Außenseite in scharfer Kante aufwärts gefaltet ist (Karte I: N, G, P, K). Apex des Palliolums mit paarigem Ford-Sklerit und darunter, ohne Verbindung mit ihm, jederseits mit einer schwach gekrümmten, dornförmigen Spange, die am Apikalrand des Palliolums entlang senkrecht nach unten gerichtet ist. Traub (1963: 268, 277) nennt diese Strukturen „phallosomal labia“ und beschreibt sie als „thickened flaps overhanging ventral portion of aedeagal endchamber in certain *Ctenophthalmus*“. Hopkins und M. Rothschild (1966: Fig. 5) nennen diese Spangen „bandlike sclerotization“. Ende der Lamelle vom phallosomalen Labium weit entfernt.

In der Gliederung des *Ct. agyrtes* in Rassen gibt es hauptsächlich zwei Merkmals-Ebenen von verschiedenem taxonomischem Rang. Von übergeordnetem Rang sind die Abwandlungen im Grundschema der Lamelle. Danach zerfällt die Spezies in sechs Rassen-Gruppen („Rassen-Sektoren“). Innerhalb dieser Sektoren manifestieren sich die Rassen (Subspezies) in subtileren Ausformungen der Lamelle, hauptsächlich aber in den Formen des 2. Zapfens (P²) am Basimer und des Sternums 9, zusätzlich manchmal auch in der Form des Telomers. Unter Hinweis auf die früher schon gegebene morphologische Charakterisierung der Rassen-Sektoren und Rassen

(Peus 1950, 1966 — vgl. auch Karte I) kann hier auf eine Wiederholung verzichtet werden. Dagegen bietet die Geographie der Rassen-Sektoren, nachdem inzwischen die beiden siphonaptero-chorologisch wichtigsten Gebiete Europas — der Westen (Beaucournu 1976) und der Südosten (Bartkowska 1973, Smit 1966, 1967 a, 1967 b, Suciú 1973 a, 1973 b, 1975) — auf ihre Flöhe und damit auch auf die *agyrtes*-Rassen eingehend untersucht worden sind, teilweise ein neues Bild (Karte I). Bemerkenswert sind die Disjunktionen innerhalb der (morphologisch definierten) *agyrtes*- und *smitianus*-Sektoren. Während die *nobilis*- und die *agyrtes*-Exklaven in SO-Frankreich schon bekannt waren, sind nun die beträchtlichen Disjunktionen der Areale des *agyrtes*- und des *smitianus*-Sektors in SO-Europa präzisiert ans Licht gekommen (Karte I).



Karte I. Die Rassen-Gruppen (Rassen-Sektoren des *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller 1896) und ihre Areale. Die Grenzen sind stellenweise nur annähernd genau. — A *agyrtes*-Sektor — G *gillcoladoi*-Sektor — K *kleinschidtianus*-Sektor — N *nobilis*-Sektor — P *prothelenus*-Sektor — S *smitianus*-Sektor — Gestrichelte Linie in SO-Frankreich: Areal des *Ct. a. provincialis* Rothschild, 1910 (*agyrtes*-Sektor, Exklave) — X: Fundort des bisher einzigen Exemplares des *Ct. a. hispanicus* Jordan, 1938 (*agyrtes*-Sektor, Exklave) — Schraffiert: von *Ct. agyrtes* nicht besiedeltes Gebiet in Mittel-Frankreich — 1,1' und 2,2': siehe Text (Evolution)

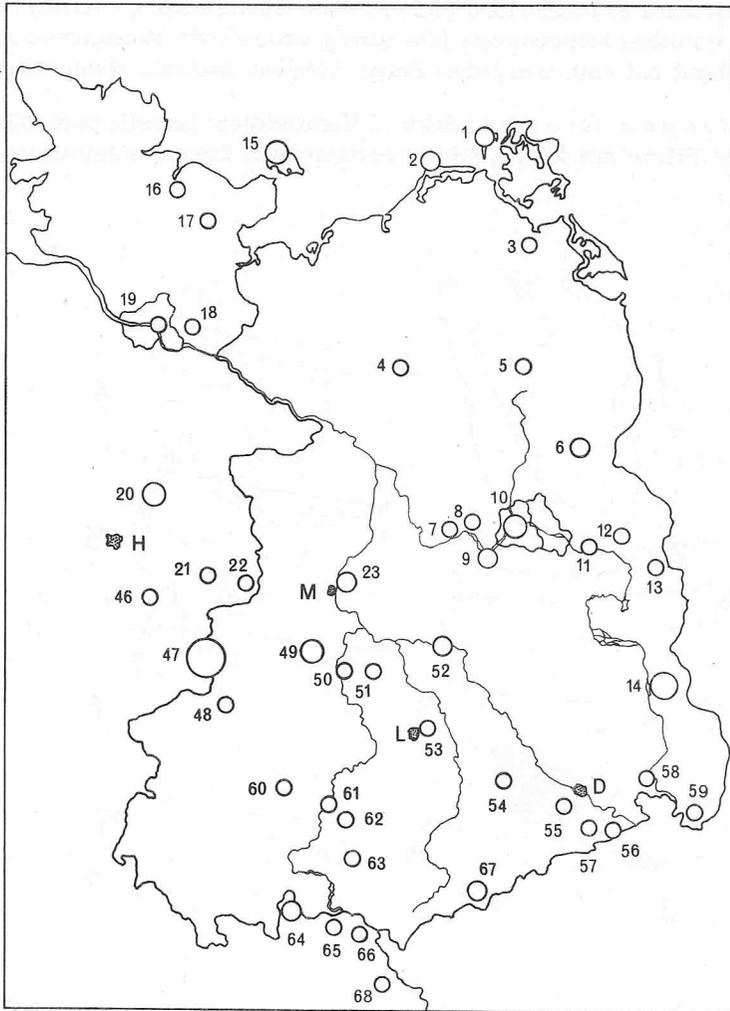
Die Siphonapterologen rechnen, im Gegensatz zu mir, den *nobilis*- und den *gilcolladoi*-Sektor nicht der Spezies *agyrtes* zu, sondern fassen sie als species propriae auf. In der Tat sind einige ihrer Merkmale eigenwillig. Nun wohnen alle Formen mit aufgefalteter Lamelle ausschließlich an der westlichen und östlichen Peripherie des Gesamtareals. Das läßt sich mit der Annahme deuten, daß sie als ältere Evolutions-Schübe von den jüngeren Formen mit einfach hinabhängender Lamelle seitwärts abgedrängt worden sind. Mit anderen Worten, die peripheren Formen haben zeitlich einen längeren Evolutions-Weg hinter sich, wobei die *nobilis*- und die *gilcolladoi*-Formen ihrerseits wieder die ältesten und daher am stärksten differenzierten Bildungen sein dürften. Geographisch ist nur die Situation in SO-Frankreich problematisch. Während *nobilis* (Rasse *vulgaris* Smit, 1955) und *smitianus* (Rasse *impavidus* Jordan, 1928) in N-Frankreich streng vikariieren, kommt *nobilis* (Rasse *nobilis* Rothschild, 1898) in SO-Frankreich mit der Rasse *apertus* Jordan und Rothschild, 1921 (*gilcolladoi*-Sektor), mit *Ct. a. provincialis* Rothschild, 1910 (*agyrtes*-Sektor, Exklave) und mit *Ct. a. impavidus* (*smitianus*-Sektor) im selben Gebiet vor. Dazu aber Beaucournu (1976: 137): "... dans la plus grande partie de son aire de répartition *C. nobilis* ne cohabite pas avec les espèces voisines (*C. agyrtes* et *C. baeticus*). Si, donc, un département est cité pour deux ou plusieurs espèces il ne faut pas en conclure à une cohabitation mais, dans la majorité des cas, à des prélèvements répartis sur des territoires regroupés sous le même vocable administratif". — Es ist inkonsequent, die beiden Gruppen mit gefalteter Lamelle im Westen aus der Spezies *agyrtes* auszuschließen, die analogen östlichen Formen, im geographischen Spiegelbild, aber zur Spezies hinzuzurechnen.

Die subspezifische Mannigfaltigkeit des *Ct. agyrtes* hat keinerlei Beziehungen zu den verschiedenartigen Wirten. Für alle Rassen sind die Microtidae und *Apodemus sylvaticus* und *flavicollis*, meist auch *Talpa* mit ihren Nestern gleich optimal, sie können außerdem auch bei anderen Rodentia und bei den Soricinae existieren.

Die *agyrtes*-Rassen in Deutschland

An der Besiedlung Deutschlands sind nur die *agyrtes*- und die *smitianus*-Gruppe beteiligt, die *agyrtes*-Gruppe (-Sektor) nur mit der sogenannten Nominat-Rasse und die *smitianus*-Gruppe mit den Rassen *smitianus* und *impavidus*.

Agyrtes-Gruppe (-Sektor). Kennzeichen: Lamelle plan, hängend, auf ihrer Fläche mit feiner, schuppenartiger Skulptur; die untersten Schuppen ragen über den Ventralrand der Lamelle hinaus, der dadurch stumpf gezähnt ist. (Da die Lamelle farblos membranös ist, wird ihre Skulptur im Mikroskop nur durch die Lichtbrechung sichtbar; zeichnerisch läßt sich das nicht anders wiedergeben als in der Abb. 2, in der somit die Skulptur viel zu kräftig erscheint.) — Zahlreiche Rassen, vor allem im Südosten. Einzige Rasse in Deutschland:



Karte II. *Ctenophthalmus agyrtes agyrtes* (Heller, 1896). Die Fundorte in der Deutschen Demokratischen Republik und im Nordosten der Bundesrepublik Deutschland

Ctenophthalmus agyrtes agyrtes (Heller, 1896) (Abb. 2, 3). Kennzeichen innerhalb des Sektors: Lamelle nicht sehr breit, an der Basis selten so breit wie lang, meist schmaler; Ventralrand horizontal (vorn und hinten abgerundet), Umriß im ganzen daher nicht gleichmäßig rund; P² des Basimers stark asymmetrisch, einfach, ohne Einkerbung. — Areal: Skandinavien, östliches Mitteleuropa (die schräg verlaufende Westgrenze schließt NO-Holland mit ein), westliches Polen, Böhmen, Mähren, Niederösterreich.

Smitianus-Gruppe (-Sektor). Kennzeichen: Lamelle plan, hängend, auf ihrer Fläche mit feinen, schräg verlaufenden Riefen; Ventralrand glatt.

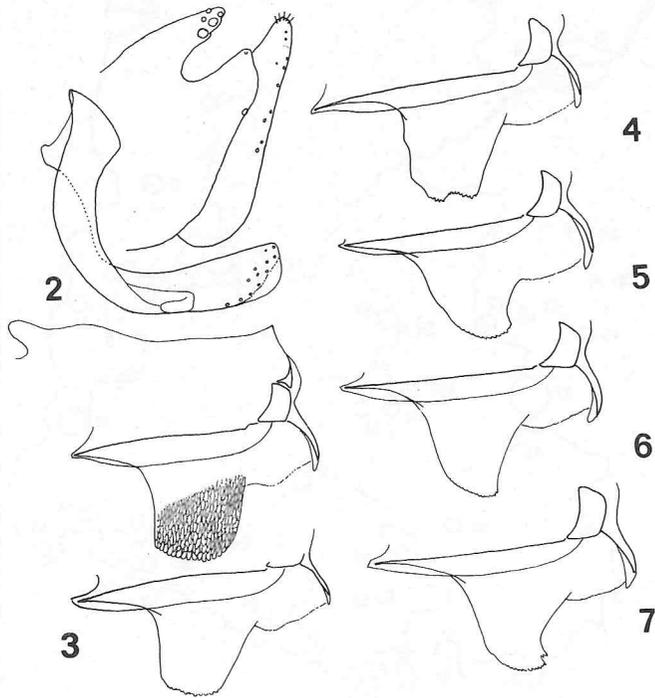


Abb. 2—7. *Ctenophthalmus agyrtes agyrtes* (Heller, 1896), ♂♂. — 2 aus 40 Billebeck (1240), Segment 9 und Aedoeagus — 3 aus 70 Adorf (439). Lamelle — 4 aus 39 Berlebeck (821), aberrante Lamelle — 5—7 Varianten der Lamelle, 5 aus 1 Hiddensee (1131) — 6 aus 66 Münchenreuth (968) — 7 aus 13 Guldendorf (484)

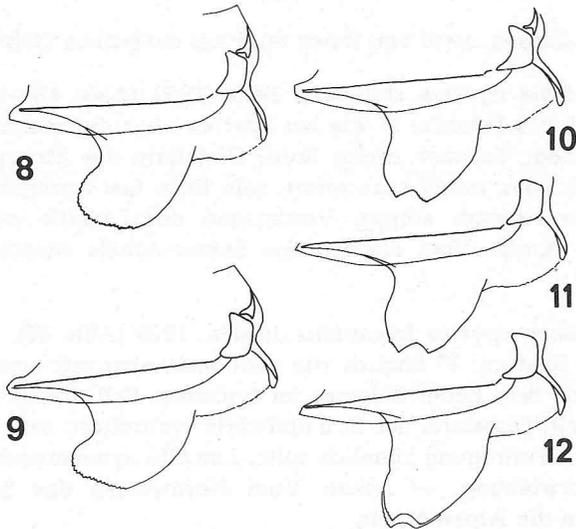


Abb. 8—12. *Ctenophthalmus a. agyrtes* (Heller, 1896) *Ct. a. smitianus* Peus, 1950, ♂ ♂. — 8—9 Varianten der Lamellen-Form — 8 aus 93 Ober-Waldbehrungen (972) — 9 aus 84 Thüle (825) — 10—12 aberrante Lamellen-Formen, 10 aus 85 Schwaney (824) — 11 aus 92 Rhön (967) — 12 aus 84 Thühle (825)

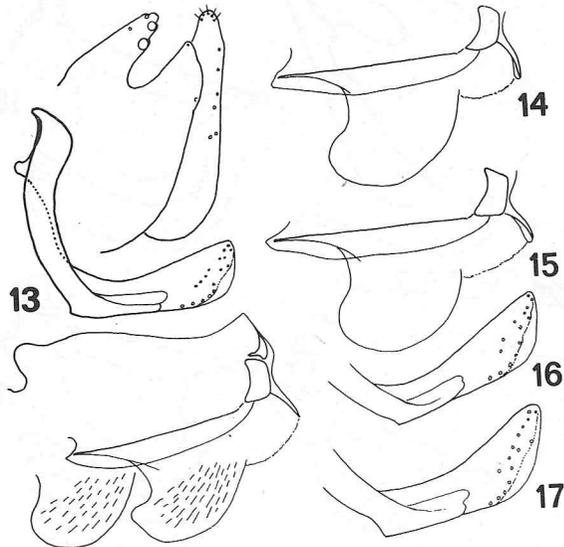


Abb. 13—17. *Ctenophthalmus agyrtes smitianus* Peus, 1950, ♂ ♂. — 13 Holotypus aus 107 Davensberg (839). Segment 9 und Aedoeagus; beachte die Asymmetrie der Lamelle (Nebenfigur: rechte Lamelle) — 14—15 Varianten der Lamellen-Form, 14 aus 116 Aremberg (1262) — 15 aus 104 Münster (835) — 16—17 Distal-Arme des Sternums 9, 16 aus 109 Nixhütte (1338) — 17 aus 112 Pulheim (1340)

— Zahlreiche Rassen, zwei von ihnen auch auf deutschem Gebiet:

Ctenophthalmus agyrtes smitianus Peus, 1950 (Abb. 13—15). Kennzeichen innerhalb des Sektors: P² wie bei *agyrtes* stark asymmetrisch, einfach, ohne Einkerbung; Telomer mäßig breit; Distalarm des Sternums 9 gegen das Ende nicht oder wenig verbreitert, sein Ende fast senkrecht abgestutzt oder nur sehr schwach schräg; Vorderrand der Lamelle cephalad vorspringend. — Areal: Vom Norden des Sektor-Areals südwärts bis nach S-Deutschland.

Ctenophthalmus agyrtes impavidus Jordan, 1928 (Abb. 20). Kennzeichen innerhalb des Sektors: P² ähnlich wie *smitianus*, aber mit einer deutlichen Einkerbung vor dem Ende; Telomer im typischen Fall distad verschmälert (etwas variabel); Distalarm des St 9 endwärts verbreitert, sein Ende wegen meist starker Abschrägung ziemlich spitz; Lamelle symmetrisch rund, ohne proximale Vorwölbung. — Areal: Vom Nordwesten des Sektor-Areals südwärts bis in die Alpen hinein.

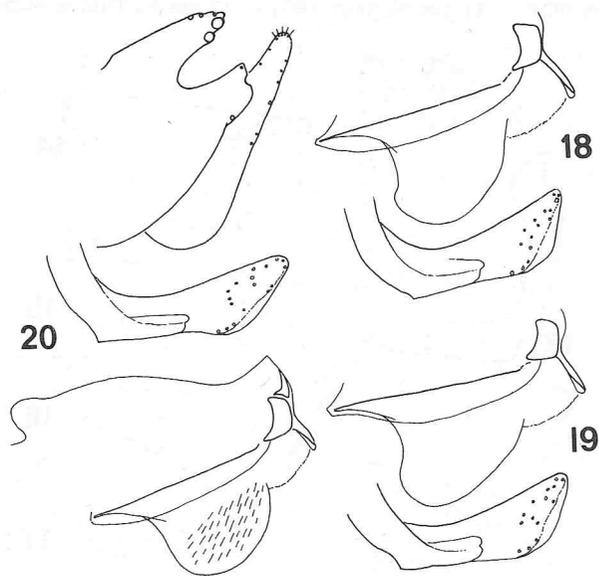
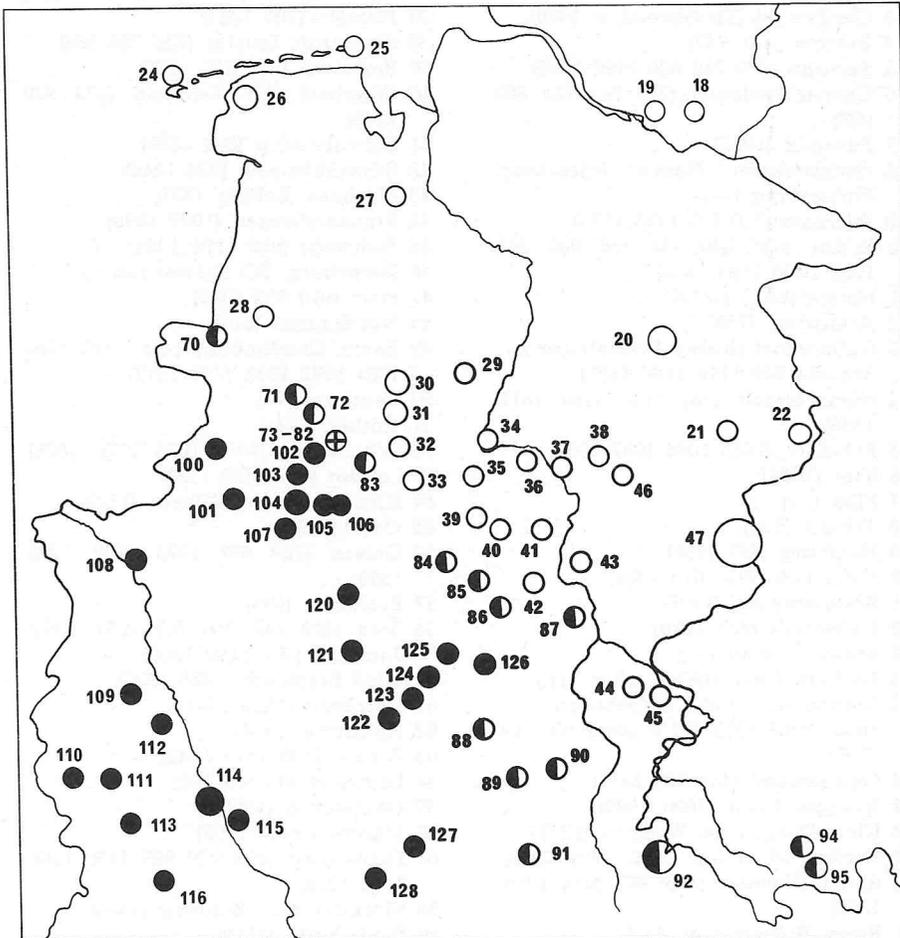


Abb. 18—20. — 18—19 *Ctenophthalmus agyrtes smitianus* Peus, 1950, *Ct. a. impavidus* Jordan, 1928, ♂♂ — 18 aus 146 Ludwigsburg (475) — 19 aus 148 Wiesensteig (915). — 20 *Ctenophthalmus agyrtes impavidus* Jordan, 1928, ♂, Segment 9 und Aedoeagus aus 156 Garmisch-Partenkirchen (1175)



Karte III. *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896). Die Fundorte in NW-Deutschland. : Raum Lengerich-Georgsmarienhütte (siehe Karte IV), sonst Zeichen wie in Karte V

Fundorte und Diskussion des untersuchten Materials*Ctenophthalmus agyrtes agyrtes* (Heller, 1896)

- | | |
|---|---|
| 1 Hiddensee (916 982 984 1051 1131
1276 1278 1279 1418 1454 1464 1471) | 33 Isingdorf (820 965) |
| 2 Darß (738 985 1055 1177 1178 1280
1414) | 34 Hausberge bei Porta (444) |
| 3 Greifswald (Stadtgebiet u. 1466) | 35 Talle (819 940) |
| 4 Retzow (481 742) | 36 Friedrichswald, Forst Rumbeck (911) |
| 5 Serrahn (479 739 920 1182 1395) | 37 Hameln (796 1223) |
| 6 Chorin/Brodowin (743 744 745 908
992) | 38 Steinkrug, Deister (726 795 936) |
| 7 Pāwesin (1065) | 39 Berlebeck (614 821 1165) |
| 8 Osthavelland: Nauen, Brieselang,
Finkenkrug (—) | 40 Billerbeck, Kr. Detmold (823 939
1240) |
| 9 Potsdam (758 759 1118 1120) | 41 Schwalenberg (822 1239) |
| 10 Berlin (636 640 754 756 989 991
1059 1060 1193 1456) | 42 Schweckhausen (828 1242) |
| 11 Hangelsberg (1117) | 43 Neuhaus, Solling (797) |
| 12 Arensdorf (750) | 44 Frankershausen (1097 1098) |
| 13 Güldendorf (früher Tzschetzschnow,
376 484 749 1116 1156 1157) | 45 Eschwege (865 1099 1255) |
| 14 Niederlausitz (761 1196 1197 1411
1480) | 46 Derneburg, SO Hildesheim (—) |
| 15 Fehmarn (1085 1086 1087 1088) | 47 Harz (910 963 1084) |
| 16 Kiel (1594) | 48 Nordhausen (613) |
| 17 Plön (—) | 49 Raum Quedlinburg (425 1079 1080
1081 1082 1083 1151 1212) |
| 18 Tritttau (934) | 50 Bernburg (—) |
| 19 Hamburg (783 1298) | 51 Köthen (—) |
| 20 Celle (791 792 1013 1302) | 52 Wittenberg (1075 1076 1077 1078) |
| 21 Braunschweig (1307) | 53 Leipzig (422 1588 1592) |
| 22 Helmstedt (798 1220) | 54 Klosterbuch bei Döbeln (1513) |
| 23 Möser, LOSTAU (—) | 55 Oelsa (1583) |
| 24 Borkum (1092 1093 u. ohne Nr.) | 56 Oelsen (769 997 1070 1207 1208
1393) |
| 25 Wangeooge (nicht aufgehoben:
1016, 1017 1312 1313; ohne Nr.: 19
♂ ♂) | 57 Breitenau (694) |
| 26 Ostfriesland (437 799 1314) | 58 Sora (490 765 766 767 1067 1068) |
| 27 Ipweger Moor (1020 1089) | 59 Jonsdorf (492 1199 1200) |
| 28 Klein-Dörge bei Meppen (1317) | 60 Groß Brembach (1485 1532) |
| 29 Großes Moor bei Uchte (794 1308) | 61 Dornburg (1530 1541) |
| 30 Raum Dümmer (436 793 1014 1310
1311) | 62 Hainspitz (1514) |
| 31 Raum Bohmte (441 442) | 63 Auma (1498 1515 1543) |
| 32 Eicken-Bruche bei Melle (443) | 64 Ludwigstadt (549 969) |
| | 65 Obersteben (466) |
| | 66 Münchenreuth (968) |
| | 67 Fichtelberg (496 929 999 1160 1161
1162 1210) |
| | 68 Marktredwitz, Ruhberg (1476) |
| | 69 Riedelhütte (1519) |

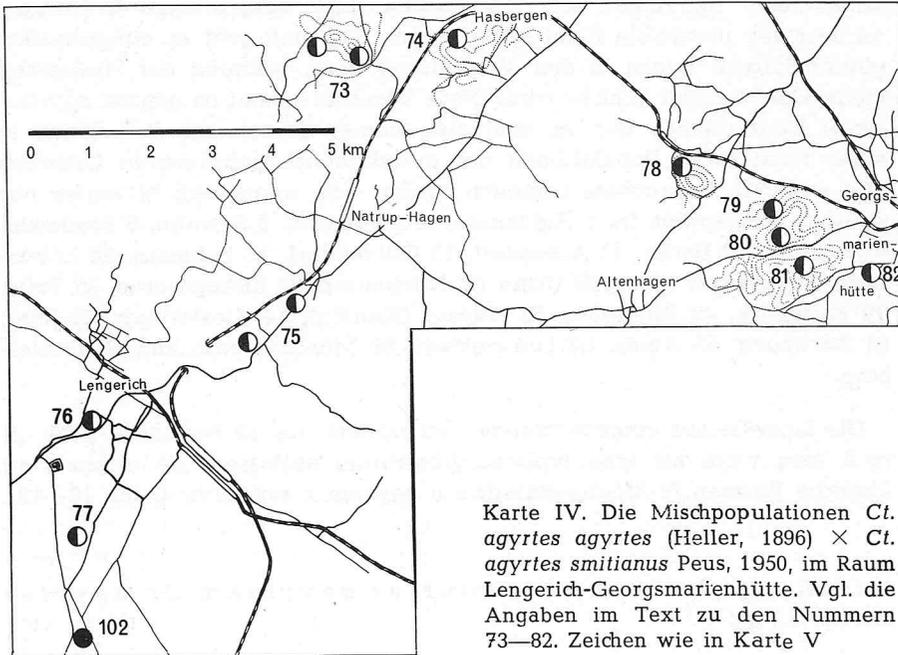
Die Lamelle ist in der Form ihres Umrisses in zweierlei Richtungen variabel. Einmal in ihrer Breite, indem sie sich nach unten nicht oder schwach oder deutlich verjüngen kann (Abb. 2, 3), zum anderen in der Tendenz zur

Krümmung ihres postero-ventralen Endes nach hinten (Abb. 5—7). Im Zuge dieser individuell sehr verschieden stark ausgeprägten Krümmung verliert der proximale Rand seine untere Ecke und geht in einigermaßen gleichmäßigem Bogen in den Ventralrand über, während der Hinterrand mehr oder weniger konkav wird. Diese Variante kommt im ganzen *agyrtes*-Areal Deutschlands vor; es sind aber immer nur wenige Individuen in einer Population; Populationen mit ausschließlich gekrümmten Lamellen gibt es nicht. Gekrümmte Lamellen fanden sich, wenngleich bisweilen nur schwach ausgeprägt, in: 1 Hiddensee, 3 Greifswald, 5 Serrahn, 6 Brodowin, 9 Potsdam, 10 Berlin, 12 Arensdorf, 13 Güldendorf, 15 Fehmarn, 26 Lütetsburg, 27 Ipweger Moor, 29 Uchte, 31 Hitzhausen, 32 Eickenbruche, 35 Talle, 39 Berlebeck, 40 Billerbeck, 53 Leipzig (Plaußig), 54 Klosterbuch, 58 Sora, 61 Dornburg, 63 Auma, 64 Ludwigstadt, 66 Münchenreuth und 67 Fichtelberg.

Die Lamelle mit eingebuchtetem Ventralrand aus 39 Berlebeck (Abb. 4) muß man wohl als eine typische Aberration auffassen, sie erinnert an ähnliche Formen in Mischpopulationen *agyrtes* x *smitianus* (Abb. 10—12).

Mischpopulationen *Ct. agyrtes agyrtes* x *Ct. agyrtes smitianus*

- 70 Adorf (439 801 1315 1316), 24 ♂♂: 9 rein *agyrtes*, 3 fast rein *agyrtes*, 3 *agyrtes* mit schwachem *smitianus*-Einfluß, 8 intermediär, 1 *smitianus* mit schwachem *agyrtes*-Einfluß.
- 71 Hopsten (521 522 579 829 830 831 1023 1325 1326 1327 1328), 33 ♂♂: 18 rein *smitianus*, 14 intermediär, 1 rein *agyrtes*
- 72 Steinbeck (445), 9 ♂♂, sämtlich intermediär
- 73—82 Raum Lengerich-Georgsmarienhütte (s. Karte IV)
- 73 Loser Berg (—), 3 ♂♂: *smitianus* mit schwachem *agyrtes*-Einfluß
- 74 Dickner Berg (802 803 1235 1323 1324), 10 ♂♂: 1 *agyrtes* mit schwachem *smitianus*-Einfluß, 6 intermediär, 3 rein *smitianus*
- 75 Schollbruch (446 448), 21 ♂♂, sämtlich intermediär
- 76 Lengerich, Südrand der Stadt (449), 24 ♂♂: 19 intermediär, 5 rein *smitianus*
- 77 Wallbaum, SSO Haus Vortlage (450), 12 ♂♂: 1 intermediär, 7 *smitianus* mit sehr schwachem *agyrtes*-Einfluß, 4 rein *smitianus*
- 78 Domprobst-Sundern (805), 1 ♂ intermediär
- 79 Holzhauser Berg, NW-Hang (811 1229 1231), 15 ♂♂: 2 *agyrtes* mit sehr schwachem *smitianus*-Einfluß, 10 intermediär, 3 rein *smitianus*
- 80 Halzhauser Berg, Kuppe (813 814 815), 14 ♂♂: 3 fast rein *agyrtes*, 1 *agyrtes* mit sehr schwachem *smitianus*-Einfluß, 7 intermediär, 2 *smitianus* mit sehr schwachem *agyrtes*-Einfluß, 1 fast rein *smitianus*



Karte IV. Die Mischpopulationen *Ct. agyrtes agyrtes* (Heller, 1896) \times *Ct. agyrtes smitianus* Peus, 1950, im Raum Lengerich-Georgsmarienhütte. Vgl. die Angaben im Text zu den Nummern 73—82. Zeichen wie in Karte V

- 81 südlich der Straße nach Altenhagen (807 808 1225 1319), 7 ♂♂: sämtlich intermediär
- 82 Stadtgebiet Georgsmarienhütte (806), 5 ♂♂: 1 *agyrtes* mit sehr schwachem *smitianus*-Einfluß, 1 intermediär, 3 *smitianus* mit sehr schwachem *agyrtes*-Einfluß
- 83 Bad Rothenfelde (818 912), 17 ♂♂: 4 rein *agyrtes*, 13 intermediär
- 84 Thüle (825 1243), 26 ♂♂: 9 *agyrtes* mit schwachem *smitianus*-Einfluß (darunter das Exemplar Abb. 12), 14 intermediär, 3 *smitianus* mit schwachem *agyrtes*-Einfluß
- 85 Schwaney (824), 1 ♂, siehe Abb. 10
- 86 Blankenrode (827 1244), 6 ♂♂: 5 intermediär, 1 *smitianus* mit sehr schwachem *agyrtes*-Einfluß
- 87 Sababurg (863), 5 ♂♂: 3 intermediär, 2 rein *agyrtes*
- 88 Löhlbach (868), 5 ♂♂: 4 intermediär, 1 rein *agyrtes*
- 89 Frankenhain (867), 2 ♂♂ intermediär
- 90 Schwarzenborn (947), 1 ♂ intermediär

- 91 Vogelsberg (870), 9 ♂♂, sämtlich intermediär
92 Rhön — Dammersbach (966), 12 ♂♂: 10 intermediär, 2 rein *smitianus* — Poppenhausen (460 461 967), 40 ♂♂, sämtlich intermediär — Simmelsberg bei Gersfeld (1101), 5 ♂♂ intermediär — Oberweid (779 780 1007 1008 1009 1217 1296 1297), 13 ♂♂: 12 intermediär, 1 fast rein *agyrtes*
93 Ober-Waldbehrungen (972), 15 ♂♂: 9 intermediär, 6 fast rein *smitianus*
94 Goldisthal (933), 1 ♂ intermediär
95 Scheibe-Alsbach (1496), 1 ♂ intermediär
96 Lempertshausen (970), 18 ♂♂: 6 *smitianus* mit schwachem *agyrtes*-Einfluß, 12 rein *smitianus*
97 Ottinghausen bei Rodach (469), 7 ♂♂: 5 intermediär, 2 rein *smitianus*
98 Gleißenberg (976) 6 ♂♂: 2 fast rein *agyrtes*, 2 intermediär, 2 fast rein *smitianus*
99 Bodenmais (956), 3 ♂♂: 2 intermediär, 1 rein *smitianus*

Von Mischpopulationen spreche ich auch dann, wenn sich in ihnen nur wenige oder nur vereinzelte Mischlinge mit vielleicht nur schwachem Einfluß der anderen Rasse befinden. — Die Mischlinge sind in diesem Fall durch die nach vorn vorgewölbte Lamelle des *smitianus* mit der Skulptur des *agyrtes* gekennzeichnet (Abb. 8, 9). Beiderlei Charaktere, die immer gegeben sind, können in verschiedenen Graden ausgeprägt sein, je nach der Entfernung des Standortes von den beiderseitigen reinrassigen Arealen: Intermediäres Verhalten in der Mitte der Mischzone (Mitte der Breite der Mischzone), schwächere Vorwölbung mit deutlicherer Zähnelung in Richtung zum *agyrtes*-Areal, stärkere Vorwölbung mit schwächerer Zähnelung in Richtung zum *smitianus*-Areal. Gleichzeitig nimmt außerdem der Anteil phänotypisch reinrassiger Individuen zu, je mehr die Population sich von der Mittellinie der Mischzone entfernt und sich dem einen oder dem anderen reinrassigen Areal nähert. — Die umgekehrte Kombination der Rassen-Charaktere, nämlich Lamelle ohne proximale Vorwölbung mit geriefter Fläche und glattem Rand habe ich nirgends angetroffen.

Die schon bei *a. agyrtes* erwähnte Aberration mit eingebuchtetem Ventralrand der Lamelle tritt im vorliegenden Material in gleicher Ausprägung in drei Populationen auf: 84 Thüle, 85 Schwaney und 92 Rhön, Poppenhausen (Abb. 10—12). Ist es Zufall, daß es sich in diesen drei Fällen um Mischpopulationen handelt? Das entsprechende *agyrtes*-Individuum (Abb. 4) stammt aus der Nähe der Grenze des *agyrtes*-Areal (39 Berlebeck, 821).

Die vorliegenden Befunde lassen den Verlauf der Grenze zwischen *s. agyrtes* und *a. smitianus* auf deutschem Gebiet einigermaßen genau erkennen.

Ctenophthalmus agyrtes smitianus Peus, 1955

- | | |
|--|---|
| 100 Ochtrup (1329) | 122 Albaum (844 944 1337) |
| 101 Baumberge, nahe Longinus-Turm
(838 1026) | 123 Alt-Astenberg (1095) |
| 102 Höhner Mark, zwischen Lengerich
und Kattenvenne (451) | 124 Niedersfeld (842 843 942 943 1094
1336) |
| 103 Gimble, Bockholter Berge (833
1330) | 125 Diemeltalsperre (1096) |
| 104 Münster (836 1331 1332 1333) | 126 Flechtdorf (864 1254) |
| 105 Telgte (454 455) | 127 Wetzlar (1365) |
| 106 Everswinkel (—) | 128 Diez a. Lahn (883 1261) |
| 107 Davensberg (839 1335) | 129 Wispental 546 880 1374) |
| 108 Wesel (1518) | 130 Bad Nauheim (871 872 948 1259) |
| 109 Nixhütte bei Neuss (845 846 1338
1339) | 131 Frankfurt (874 876 877 949 1137
1367 1368 1369 1372 1373 1462
1467) |
| 110 Eschweiler bei Aachen (946 1028) | 132 Heppenheim (601 950 1375) |
| 111 Düren, Birkeshof (1535) | 133 Ernsttal (1389) |
| 112 Pulheim bei Köln (1340) | 134 Spessart (952 1264) |
| 113 Kahlenbusch bei Kommern (1475) | 135 Gramschatz (884 1263) |
| 114 Bonn (389 848 850 852 855 1345
1348 1350 1357 1359) | 136 Oberlauringen (470) |
| 115 Siebengebirge (1248 1249 1250) | 137 Birnfeld (973) |
| 116 Aremberg, Eifel (951 1262) | 138 Wiesenfeld bei Coburg (467) |
| 117 Langenfeld, Kreis Mayen (465) | 139 Rentweinsdorf (975) |
| 118 Nieder-Ingelheim (—) | 140 Ebrach (971) |
| 119 Laubenheim bei Mainz (1102 1394) | 141 Erlangen (629 889 955 1140 1379) |
| 120 Werl (840 841) | 142 Schabach (1042) |
| 121 Hönnetal, Sauerland (1604) | 143 Eschenbach, Opf. (472 892) |
| | 144 Panholz bei Thyrnau (979) |
| | 145 Kößlarn, Grafenwald (978) |

Hopkins und M. Rothschild (1966) weisen darauf hin, daß die proximale Projektion der Lamelle nicht immer so stark entwickelt ist wie beim Holotypus (nach meiner Zeichnung 1950). Das ist richtig. Die Vorwölbung kann selbst bei den beiden Lamellen desselben Individuums verschieden entwickelt sein. Das ist — bei der Beschreibung und Abbildung des *smitianus* habe ich das übersehen — sogar beim Holotypus der Fall: Die linke Lamelle ist sehr stark, die rechte nur wenig vorgewölbt (Abb. 13).

In den linksrheinischen Populationen befinden sich relativ zahlreiche Individuen, bei denen das Ende des Sternums 9 deutlich abgeschrägt ist (Abb. 16, 17); bei einigen Individuen ist auch das Ende des Telomers schmaler als im typischen Fall. Beide Merkmale tendieren zum *impavidus* hin; da aber die Lamelle in der für *smitianus* typischen Weise immer weit vorgewölbt ist, möchte ich diese Populationen für Varianten des *smitianus*, nicht für *impavidus*-Mischlinge halten.

Mischpopulationen *Ctenophthalmus agyrtes*

smitianus x *Ct. agyrtes impavidus*

- 146 Ludwigsburg, Favorite-Park (475 1144), 18 ♂♂
147 Stuttgart (896 897 1044 1272 1386), 12 ♂♂
148 Wiesensteig (915), 4 ♂♂: 2 fast rein *impavidus*, nur Lamelle sehr schwach vorgewölbt
149 Ulm, Forst Oberthalfingen (1275), 11 ♂♂ mit nur schwach vorgewölbter Lamelle
150 Haag a. Amper (1385), 1 ♂
151 Berchtesgaden (960 1107 1141 1142 1167 1170), 24 ♂♂: Telomer immer nur schwach verschmälert, St 9 manchmal nur wenig schräg, Lamelle immer nur mehr oder weniger schwach vorgewölbt

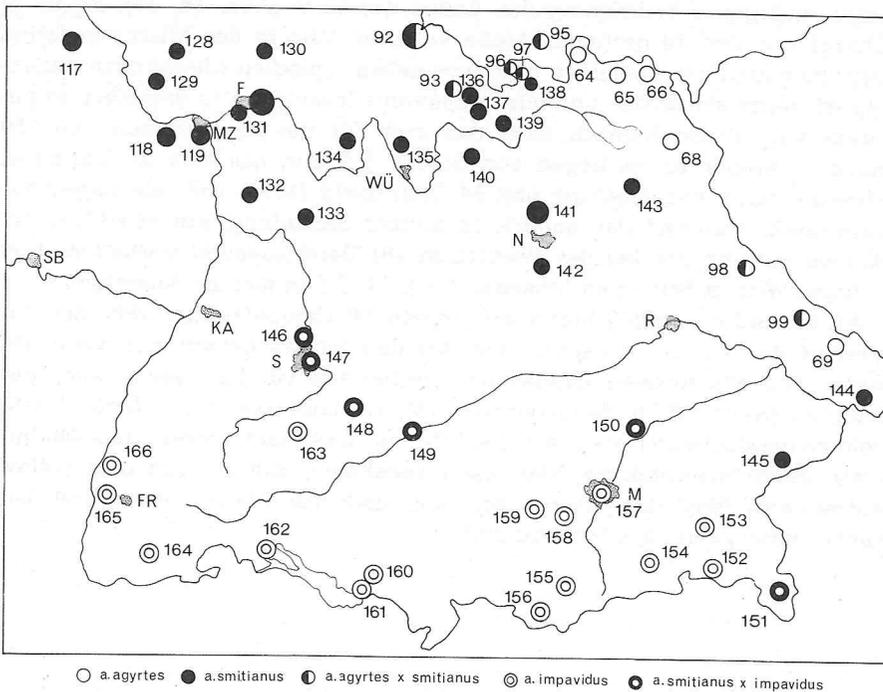
Die Vermischung dieser beiden Rassen manifestiert sich in einer mäßigen oder schwachen Vorwölbung des proximalen Lamellen-Randes und in einer mäßigen Abschrägung des Endes des St 9 (Abb. 18, 19). Beiderlei Charaktere sind in geringem Maße variabel. Wie in der Mischpopulation *agyrtes* x *smitianus* kommen auch hier neben typischen Mischlingen phänotypisch reine *smitianus*- und/oder *impavidus*-Individuen in derselben Population vor. Wahrscheinlich trifft das auch für die Populationen von 150 Haag a. Amper zu; es liegen von dort 2 ♂♂ vor, das eine im Britischen Museum wird von Hopkins und M. Rothschild (1966: 397) als *impavidus* bezeichnet, während das andere, in meiner Sammlung, ein Mischling ist. Analog mag es sich bei der Population 151 Berchtesgaden verhalten: 1 ♂ *a. impavidus* im Britischen Museum (l. c.), 24 ♂♂ in meiner Sammlung.

An den sehr wenigen hier vorliegenden Mischpopulationen läßt sich der Verlauf der Grenze zwischen den Arealen beider Rassen nur vage ablesen. Jenseits unseres Landes im Nordwesten ist die Grenze aber gut ermittelt (Smit 1967 b, Beaucournu 1976); sie läuft von der Atlantik-Küste Belgiens südostwärts etwa auf die Eifel zu, unterhalb unserer linksrheinischen *smitianus*-Fundorte. Man kann annehmen, daß sie von dort weiter südostwärts über das Pfälzer Bergland und den Pfälzer Wald auf den Raum Ludwigsburg-Stuttgart zuläuft.

Ctenophthalmus agyrtes impavidus Jordan, 1928

- | | |
|---|---|
| 152 Kampenwand (1110) | 162 Stahringen, N Radolfzell (1520) |
| 153 Eggstätter Seen (1511 1512) | 163 Undingen (1045 1046 1047 1048
1387 1388) |
| 154 Aiplspitze bei Schliersee (1111) | 164 Dachsberg, S-Schwarzwald (899 900
901 902 904 1104 1145 1146 1273
1477) |
| 155 Heimgarten (1114) | 165 Gottenheim (1522) |
| 156 Garmisch-Partenkirchen (980 1174
1175) | 166 Wyhl (1521) |
| 157 München (563 893 957 1536 1538
1546) | 160 Heimenkirch (473) |
| 158 am Maisinger See (1551) | 161 Bösenreutin bei Lindau (474) |
| 159 Sixenried bei Schöffelding (—) | |

Beachtlich ist die Ausdehnung des Areals dieser Subspezies: Dolomiten (bis 2400 m Höhe), Tirol, S- und SW-Deutschland, Schweiz, SO- und N-Frankreich und S-Belgien.



Karte V. *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896). Die Fundorte in S-Deutschland

Aus gesundheitlichen Gründen habe ich meine *agyrtes*-Fahrten abbrechen müssen, bevor der süddeutsche Raum vollständiger erkundet war als er es jetzt ist. Immerhin dürfte das für den größeren, nördlichen Bereich des frei gebliebenen Gebietes kein Verlust sein, weil dort sicher nichts anderes als *smitianus* zu erwarten ist. Wünschenswert ist es aber, im mittleren Bereich den Verlauf der *smitianus-impavidus*-Grenze näher zu bestimmen.

Auch sollte man ausfindig machen, wie nahe die reinen *agyrtes*-Populationen von Nordosten her an die Mischzone Hasbergen-Georgsmarienhütte heranreichen, und wie weit sich die reinen *smitianus*-Populationen von Südwesten her der Mischpopulation 83 Bad Rothenfelde nähern. Man gewänne dann ein präzises Bild von der Breite der Mischzone in diesen Abschnitten. Die Mischzone braucht theoretisch nicht überall gleich breit zu sein.

Die hier mitgeteilten Befunde sind nachprüfbar, in meiner Sammlung und in der Natur. Am sinnvollsten wäre es, später einmal in der Natur nachzuschauen, ob die Arealgrenzen über die Zeiten hin stabil geblieben sind. Dabei liegen die Fragen nahe, in welchen Zeiträumen sich Verschiebungen, wenn überhaupt, vollziehen, und ob bei einem solchen Prozeß die Breite der Mischzone am gegebenen Ort unverändert bleibt.

Selektionsfreie Evolution

Die sechs Rassengruppen (Rassen-Sektoren) sind durch die verschiedenen Typen der Lamelle, eines Anhangs des Aedoeagus, prägnant charakterisiert und scharf gegeneinander differenziert. Innerhalb eines jeden Sektors bleibt die Grundform, der Typ, der Lamelle konstant. Die Areale der Sektoren haben, vom *prothelenus*-Sektor abgesehen, geographisch eine weite Ausdehnung. Beim *agyrtes*- und beim *smitianus*-Sektor sind sie besonders groß (Karte I): Der Lamellen-Typ „hängend, beschuppt, mit gezähneltem Rand“ (*agyrtes*-Sektor) reicht von Fennoskandien und NW-Deutschland bis zur Ägäis, der Typ „hängend, gerieft, glattrandig“ (*smitianus*-Sektor) von NW-Europa über die Alpen nach Italien samt den dort benachbarten Inseln. Mit solchen Arealen überbrückt jeder der beiden Lamellen-Typen die heterogensten ökologischen Situationen, ohne daß diese seine Gestalt beeinflussen. Das heißt gleichermaßen auch für die Vergangenheit, daß die Evolution dieser Rassen-Charaktere umwelt-unabhängig abgelaufen ist. Das ist so evident, daß man der Frage entgehen ist, ob und wie denn auch eine solche aedoeagale Struktur einer umwelt-bezogenen Selektion zugänglich und ihrer bedürftig sein sollte. Wären die Formen der Lamellen umwelt-beeinflußt oder -abhängig, so müßten

sie beispielsweise an den einander so nahe benachbarten, d. h. ökologisch gleichartigen Orten 1 und 1' (NW-Deutschland) und 2 und 2' (Balkanhalbinsel) einander gleich sein (siehe Karte I). Vorläufig scheint sich keine andere Deutung anzubieten als daß die Lamellen und damit die Rassen überhaupt durch „neutrale Evolution“ entstanden sind. Obwohl ich darauf früher (1950, 1966) schon hingewiesen habe, wiederhole ich es hier, weil ich meine, daß die Wissenschaft in ihrer Ablehnung einer selektionsfreien Evolution an Fällen wie hier doch nicht vorbegehen sollte.

Danksagung

Meinen Dank an alle, die Belegmaterial zur Verbreitung der *agyrtes*-Rassen in Deutschland beigesteuert oder sonstwie geholfen haben — in den Beiträgen III und IV (Peus, 1970, 1972) sind sie genannt — wiederhole ich hier nachdrücklich.

Zusammenfassung

Nach den verschiedenen Formen der „Lamelle“, eines Anhangs des Aedoeagus, ist der Floh *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896) auf superiorer Merkmalsebene in acht Rassen-Gruppen (Rassen-Sektoren) aufgegliedert. Der weitere Zerfall in Rassen (Subspezies) spielt sich in jedem Sektor auf inferiorer Ebene in subtileren Merkmalen ab. Deutschland ist, cum grano salis, im Norden und Osten vom *agyrtes*-Sektor mit der Rasse *Ct. a. agyrtes* und im Westen und im Süden vom *smitianus*-Sektor mit den Rassen *Ct. a. smitianus* und *Ct. a. impavidus* besiedelt. Es werden die Areale und ihre Grenzen dargestellt, soweit heute möglich. — Die Formen der Lamellen sind umwelt-unabhängig, sie können nur durch selektionsfreie Evolution entstanden sein.

Literatur

- Bartkowska, Klara (1973): Siphonaptera Tatr Polskich. — Fragmenta Faun., 19 (10): 227—283, Warszawa
- Beaucournu, J.-C. (1976): Contribution à l'étude des Siphonaptères de Mammifères du Nord-Ouest de la région méditerranéenne (France, Italie, Péninsule Ibérique) — Thèse présentée devant l'université de Rennes pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles. Rennes
- Hopkins, G. H. E., und Miriam Rothschild (1966): An illustrated catalogue of the Rothschild collection of Fleas, Siphonaptera) in the British Museum (Natural History), Vol. IV. London
- Kleinschmidt, O. (1926): Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle a. Saale (und viele andere Schriften)

- Peus, F. (1950): Der Formenkreis des *Ctenophthalmus agyrtes* Heller — In: von Jordans, A., und F. Peus, Syllogomena biologica, Festschr. Kleinschmidt p. 286—318. Halle a. Saale
- (1966): Intraspezifische Evolution und Randverbreitung bei Flöhen — Zool. Anz., 177 (1): 50—82
- Zur Kenntnis der Flöhe Deutschlands
(1967): I. Zur Taxonomie der Vogelflöhe. — Dtsch. Ent. Z., N. F., 14 (I/II): 81—108
(1968): II. Faunistik und Ökologie der Vogelflöhe. — Zool. Jahrb., Syst., 95: 571—633
(1970): III. Faunistik und Ökologie der Säugetierflöhe. — Ibidem, 97: 1—54
(1972): IV. Faunistik und Ökologie der Säugetierflöhe. — Ibidem, 99: 408—504
- Rosický, B. (1957): Blechy — Aphaniptera. — Fauna ČSR, 10. Praha
- Smit, F. G. A. M. (1966): Distribution of subspecies of the flea *Ctenophthalmus agyrtes* in and around Austria — Ent. Berichten 26: 216—221
- (1967 a): New data concerning Siphonaptera in Austria — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 70: 255—275
- (1967 b): De Vlooien (Siphonaptera) van de Benelux-Landen. — Wetensch. Med. Kon. Nederl. Natuurhist. Vereniging, 72. Hoogwoud NH
- , und I. Szabó (1967): The distribution of Subspecies of *Ctenophthalmus agyrtes* in Hungary. — Ann. Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici, Pars Zoologica, 59: 345—351
- Suciu, Maria (1973 a): Catalogue of the Siphonaptera from Rumania — Muzeul de Științele Naturii Bacău, Studii și comunicări, 6: 47—72
- (1973 b): *Ctenophthalmus agyrtes* Heller in România — Studii și cercetări de Biologie, Ser. Zoologie, 25(4): 311—321
- (1975): Particulars concerning the *Ctenophthalmus* occurring in Romania — Muz. Științ. Nat. Bacău, Studii și comunicări, 1975: 153—160
- Traub, R. (1963): Two New African *Ctenophthalmus* (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Collected by the U.S. Naval Medical Research Unit No. 3 — Proc. Helmintholog. Soc. Washington 30: 266—280