



## ÜBER DIE WIRTSTREUE UND DIE VERBREITUNG DER MALLOPHAGEN

Von

STEFAN V. KÉLER

(Eingegangen am 27. Juli 1959)

Inhalt	Seite
A. Einleitung . . . . .	375
B. Formen der hospitalen Verbreitung der Mallophagen . . . . .	386
I. Verbreitung von Mallophagen-Arten . . . . .	387
1. Monohospitale Verbreitung S. 387. — 2. Bi- und oligohospitale Verbreitung S. 388. — 3. Parökische Verbreitung S. 389.	
II. Verbreitung von Mallophagen-Gattungen . . . . .	391
1. Monogenerische Verbreitung S. 391. — 2. Polygenerische Ver- breitung S. 392. — a) Auf mehreren Gattungen einer Familie S. 392. — b) Auf mehreren Familien einer Ordnung S. 392. — c) Auf mehreren Ordnungen einer Klasse S. 392.	
III. Verbreitung von Mallophagen-Familien . . . . .	392
1. Monogenerische Verbreitung S. 392. — 2. Oligogenerische Ver- breitung S. 392. — 3. Monofamiliäre Verbreitung S. 393. — 4. Poly- ordinale Verbreitung S. 393.	
C. Geographische Verbreitung der Mallophagen und ihrer Wirte . . . . .	393
D. Theorie der verzögerten Evolution der Mallophagen . . . . .	398
E. Verbreitung von Mallophagen als Indikator der Verwandtschaft ihrer Wirte	404
Literatur . . . . .	407

### A. Einleitung

Läuslinge (*Mallophaga*) sind obligate, in allen Entwicklungsstadien ihrer Ontogenie auf ihren Wirten, den Vögeln und Säugetieren, lebende Insekten. Infolge der Anpassung an hohe Körpertemperatur und konstante Luftfeuchtigkeit des Hautkleides ihrer Wirtstiere, sowie zum Teil (*Ischnocera*) durch einseitige Anpassung ihrer Beine an das Festklammern im Gefieder oder im Haarkleid, haben die Mallophagen die Fähigkeit aktiver Wirtswahl verloren. Sie sind in der Regel sehr streng, im Durchschnitt bihospital<sup>1</sup>, wirtstreu, und wenn sie weiter verbreitet sind, halten sie sich an bestimmte Verwandtschaftskreise ihrer Wirtstiere. Diese Einschränkung der hospitalen Verbreitung der Mallophagen hat Forscher schon frühzeitig auf den Gedanken gebracht, diese Insekten

<sup>1</sup> Der Fachausdruck „hospital“ (von KÉLER 1957) leitet sich aus dem lat. Adj. *hospitalis* = gastfreundlich ab. Die Lehnform „hospital“ bedeutet „auf den Wirt bezogen“, z. B. parasito-hospitale oder kurz hospitale Verbreitung = „Verbreitung der Parasiten auf ihren Wirten“ im Gegensatz zu geographische Verbreitung = „Verbreitung der Tiere auf der Erde“. Das lat. Subst. *hospes* bedeutet sowohl Gast als auch Wirt.

als Leitformen für die Verwandtschaftsgrade ihrer Wirtstiere zu betrachten und die verschiedenen Ausdehnungsgrade ihrer hospitalen Verbreitung für die Verwandtschaftsforschung der Vögel und Säugetiere auszuwerten. Man hat aus der Beschränkung ähnlicher Mallophagenformen auf bestimmte Verwandtschaftsgruppen dieser Tiere gefolgert, daß die Vorfahren der Mallophagen bereits auf den Vorfahren ihrer heutigen Wirte gelebt und sich mit ihnen im gleichen (monohospitale Arten) oder verzögerten (bi- und oligohospitale Arten) Tempo differenziert haben.

Die mannigfaltigen, im Bereich eines jeden Faktors in bestimmten Grenzen der individuellen Reaktionsnorm veränderlichen Beziehungen der Mallophagen zur Umwelt stellen den erblichen artspezifischen Bestandteil der physiologischen Konstitution der Tiere dar. Die ökologischen Beziehungen gehören zum Artbild der Tiere und unterliegen, wie alle erblichen Eigenschaften, dem phylogenetischen Differenzierungsprozeß. Naturgemäß, je enger diese Beziehungen werden, um so enger wird die Abhängigkeit der Tiere von den Faktoren ihrer Umwelt und um so kleiner der Bereich der individuellen Reaktionsnorm. Die Auswirkung des ökologischen Spiegels eines Tieres auf seine phylogenetische Differenzierung und auf die Differenzierungsrichtung des aus der Stammart hervorgehenden Stammes wird um so deutlicher sein, je enger die Stammart und ihre artlichen Epigonen an die jeweilige Umwelt angepaßt und je kleiner der Bereich der jeweiligen Reaktionsnorm ist.

Die Anpassung geht immer zunächst in der Richtung der für das Tier lebenswichtigsten und kann erst nachher auf andere Umweltfaktoren ausgedehnt werden. Für die Auswertung der aus der Umwelt zu beziehenden Nahrung, an die das Tier bereits physiologisch präadaptiert sein muß, ist es unbedingt notwendig, die Nahrungsquelle mit Hilfe geeigneter Ortswechselorgane erreichen zu können. Wie bei allen Insekten, so finden wir auch bei Mallophagen eine Spezialisierung ihrer Entwicklungsstadien in die *Ernährungsstadien* (Larven) und die *Vermehrungsstadien* (Imagines, Geschlechtstiere). Die Weibchen aller Insekten legen ihre Eier in, auf oder in der Nähe der für die Larven passendsten Nahrung, die Wirtswahl wird also schon vor der Eiablage vom Weibchen der P-Generation für die Larven der F<sub>1</sub>-Generation getroffen. Bei den meisten Insekten ist durch Flügel oder Laufbeine der Imagines dafür gesorgt, daß die Vermehrung möglichst weit vom Geburtsort stattfindet und nicht durch Inzucht in eine Sackgasse zu enger Anpassung hineingeleitet wird. Diese Sackgasse konnte bei den Mallophagen nicht vermieden werden.

Für den Verwandtschaftsforscher, sog. Systematiker oder Taxonomen, ist es wichtig zu wissen, welche Erbanlagen die Tiere in ihre Biotope mitgebracht, welche Anpassungsrichtungen sie nach und nach einge-

schlagen haben und in welcher Reihenfolge diese in der Stammesgeschichte abgelaufen sind. Denn erhalten bleiben ja nur anpassungsfähige, lebensfähige Formen, welche mit ihrer Umwelt in jeder Hinsicht oder zumindest in jeder lebenswichtigen Eigenschaft harmonieren. Je enger die Anpassung des Tieres an die Umwelt, um so deutlicher wird der Einfluß dieser auf das Tier sein. Es ist also klar, daß zwischen den Mallophagen und ihren Wirten harmonische Beziehungen zustande kommen mußten, die sich in der Differenzierungsrichtung der ersteren wahrnehmen lassen. In dem Satz, daß *ähnliche Mallophagen auf verwandten Wirtstieren leben*, ist die morphologische Komponente (ähnlicher Körperbau) der parasito-hospitalen Beziehungen mit der biologischen (Verbreitung auf verwandten Wirtstieren) untrennbar vereinigt. Wirtstreue war zweifelsohne zunächst ein physiologisches Problem der Anpassung an die chemischen Faktoren des Wirtskörpers und erst nach dieser Präadaptation (nidicole Stufe der Mallophagen-Evolution, vgl. v. KÉLER 1957) erfolgte die morphologische Adaptation.

Eine phylogenetische Auswirkung der ökologischen (parasito-hospitalen) Beziehungen der Mallophagen zu ihren Wirten unterliegt für einen Evolutionisten keinem Zweifel. Das Phänomen ist durchaus nicht auf Mallophagen oder Läuse beschränkt, sondern tritt bei freilebenden Insekten oft nicht weniger deutlich zum Vorschein. Borkenkäfer z.B. sind im Imaginalstadium freilebende und im Larvenstadium parasitische Pflanzenfresser. Innerhalb der Holzgewächse sind bestimmte Verwandtschaftsgruppen dieser Insekten nur innerhalb bestimmter Verwandtschaftsgruppen der Pflanzen verbreitet, so daß man bei ihnen, genau wie bei den Mallophagen, aus der Form (meist Gattung) des Körpers die Wirtspflanze erraten kann. Man kann sogar mit ziemlicher Sicherheit voraussagen, ob es sich um einen Wurzel-, Stamm- oder Zweigbewohner handelt, ähnlich wie man auch bei Mallophagen ohne Schwierigkeit die Kopf-, Rumpf- und Flügelbewohner unterscheiden kann ohne die Arten selbst zu kennen. Diese allgemeine *Wirtstreue*, der man die engere phagische Bedeutung einer *Nahrungstreue* unterordnen muß, ist ein für alle Tiere (und Menschen<sup>1</sup>) gültiges Gesetz. Allesfresser gibt es in der Natur nicht, die höchste Form der Euryphagie ist die Polyphagie, die meisten Tiere sind aber oligophag. Jede ökologische, wie phagische, lokomotorische usw. Spezialisierung muß sich bei langer Dauer phylogenetisch, d. h. in der Differenzierungsrichtung auswirken, denn die richtunggebenden Umweltfaktoren sind, bildlich gesagt, Mitglieder der Selektionskommission, welche die endogene Mutabilität in adaptive Bahnen der teleologischen (adaptiven) Körperorganisation leitet.

Die Mallophagen werden allgemein für Ektoparasiten der Vögel und Säugetiere gehalten. Parasitismus ist aber eine derart vielfältige

<sup>1</sup> Erinnert sei an nationale Küchen.

Beziehungsform der Tiere zu ihren Wirten, daß er nicht immer befriedigend definiert werden kann. Als Parasiten werden ganz allgemein Tiere (und Pflanzen) bezeichnet, welche „von anderen noch lebenden Wesen (Wirtstier oder Wirtspflanze) ihre Nahrung beziehen, sich also „auf Kosten der Wirte ernähren“ und sich zwecks Nahrungsgewinnung dauernd oder vorübergehend, in oder auf dem Wirte aufhalten“ (HASE 1932). Fraß an toten Produkten lebender Tiere, wie Koprophagie, Keratophagie und Mallophagie wird nur zum Parasitismus gerechnet, wenn sich die Tiere während des Fressens auf dem Produzenten dieser Stoffe aufhalten<sup>1</sup>.

Alle Mallophagen sind wie gesagt zeitlebens an ihren Wirt gebunden und können außerhalb desselben nicht gedeihen. Sie können auf verendeten Wirten oder außerhalb dieser unter normalen Umweltbedingungen höchstens einige Tage<sup>2</sup> am Leben bleiben. Die meisten Mallophagen ernähren sich nicht von der lebenden sondern von der toten Substanz ihrer lebenden Wirte, nämlich von Federn, Epidermisschuppen, Ausscheidungen der Hautdrüsen (bei Säugetieren) und organischem Detritus (Abnutzungsprodukte der Haut und organischer „Staub“ aus der Umwelt), dem gewöhnlich auch mineralische Staubpartikel beigemischt zu sein pflegen. In phagischer Hinsicht sind sie also keine Parasiten, sondern, wie sie NITZSCH richtig genannt hat, Epizoen. Federn und Haare bilden allerdings einen wichtigen Bestandteil des Wirtskörpers, dem sie seine Körperwärme konstant zu erhalten helfen. Die Schädigung des Hautkleides der Tiere durch die Mallophagen kann ihr Wohlbefinden indirekt beeinträchtigen. Ein direkter Gesundheitsschaden kann durch die Aktivität der Mallophagen verursacht werden, welche die Tiere in einen nervösen, manchmal mit dem Tode endigenden Reizungszustand versetzen. Übrigens trinken die meisten, vielleicht sogar alle Mallophagen, gern Blut aus zufälligen Hautwunden ihrer Wirte. Aber nur wenige unter ihnen sind befähigt selbst Hautwunden ihren Wirten anzubringen um zur Blutquelle zu gelangen.

Es ist bekannt, daß Mallophagen auf ganz gesunden, lebensfrohen und kräftigen Tieren entweder ganz fehlen oder nur vereinzelt auftreten, während sie auf schwächeren Stücken besser gedeihen und es oft zu einer Massenvermehrung bringen. Dasselbe gilt auch für Läuse und scheint überhaupt ein für alle Parasiten gültiges Gesetz zu sein, welches für die Pflanzenparasiten der Direktor des Gymnasiums zum Grauen Kloster in Berlin, JOHANN LEONHARD FRISCH, entdeckt und in seiner „Beschreibung von allerley Insecten in Teutsch-Land“ (Teil I, S. 20, 1720, neue Auflage S. 21, 1766) wie folgt formuliert hatte: „Dann je gesünder der Baum, und je mehr Safft ein solches Gewächs hat, je

<sup>1</sup> Koprophagie allerdings auch dann nicht.

<sup>2</sup> 7 Tage nach KELLOGG 1896, S. 48.

weniger beschädigt es das Ungeziefer. Und im Gegenteil ist es ein unfehlbares Zeichen, wann sie es beschädigen, daß das Gewächs Mangel hat, es sey im gantzen oder in Theilen davon.“ Diese Definition bezieht sich nicht nur auf den heutigen Begriff der Sekundärschädlinge des Pflanzenschutzes, sondern umfaßt auch die sog. primären Schädlinge, deren Wirte nach menschlicher Beurteilung ganz gesund sind. Zwischen dem lebensfrohen, nicht anfälligen und dem matten, für den primären Parasitenbefall geeigneten Zustand des Wirtes läßt sich keine äußerlich sichtbare Grenze ziehen.

Dieses kurze und durchaus nicht vollständige parasitologische Bild der Aktivität der Mallophagen macht es klar, daß der Parasitismus dieser Insekten noch keine vollendete Form erreicht hat.

Über die genetische Struktur der Mallophagen ist nichts bekannt. Wir können nur auf Grund der hypothetischen Stammesgeschichte dieser Insekten vermuten, daß sie von ihrer ursprünglichen Freibeweglichkeit und freien Bastardierung eine hochgradige Heterozygotie in ihre wirtstreuen Populationen mitgebracht haben. Der ausgesprochen adaptive Körperbau der Mallophagen, an dem beinahe nichts selektiv Neutrales zu finden ist, berechtigt weiterhin zur Annahme einer hochgradigen Heterosie, die wahrscheinlich erst in der phylogenetischen Neuzeit der Mallophagen-Evolution abzuklingen begonnen hat.

Der gegenwärtige Zustand einer mit der hochgradigen Wirtstreue zusammenhängenden strengen, räumlichen Isolation der einzelnen Mallophagen-Populationen, konnte natürlich nicht ohne Einfluß des genetischen Geschehens in der Evolution dieser Insekten bleiben. Es ist anzunehmen, daß im heutigen Zustand Homozygotie vorherrscht, weil die meisten gegenwärtig lebenden Populationen in der Fortpflanzung hauptsächlich auf Inzucht angewiesen sind und ihre Differenzierung auf eigene Mutabilität unter Ausschluß des Gene-Flusses beschränkt bleibt. Der Grad der Homozygotie wird natürlich jeweils unter anderem von der Zeit abhängen, welche seit dem Beginn der Isolation und Inzucht verflossen ist, wie auch von der Zahl der aus der freien Kreuzungsperiode übernommenen mutierten Gene und sonstiger Erbanlagen (Chromosomenmutationen, Genkombinationen usw.). Wir können uns natürlich hier in keine genetischen Überlegungen vertiefen, weil eine reale Basis dafür fehlt, wir müssen uns aber zumindest auf Grund der allgemeinen genetischen Erfahrung ein Bild von der genetischen Struktur der Mallophagen machen, denn das bringt uns dem Verständnis des morphologischen Aufbaues dieser Tiere näher und ist geeignet ihre Verwandtschaftsverhältnisse in einem klareren Lichte erscheinen zu lassen. Wir müssen vor allem stets im Auge behalten, daß bei den Mallophagen 1. mit verschieden langer Dauer der Isolation einzelner Arten, 2. mit verschieden großen Vorräten an mutierten Anlagen im Genom und 3. mit

verschieden hohen Relationen der Homo- und Heterozygotie innerhalb einer jeden Art und einer jeden Population zu rechnen ist. Wenn man sich bei der systematischen Arbeit diese drei Punkte stets klar vor Augen hält, wird manches in der recht verwirrend erscheinenden Morphologie der Mallophagen viel verständlicher sein. Systematik und erst recht phylogenetische Verwandtschaftsforschung sind keine angewandte Geometrie, wo sich alles mit Linien und Zahlen beweisen läßt, sondern eher angewandte Genetik.

Um den weiteren Überlegungen eine feste Stütze zu geben, stellen wir fest (s. v. KÉLER 1957)

1. daß die Mallophagen von den Psocopteren (Corrodentien) abstammen,
2. daß sie ursprünglich freilebende und frei bewegliche nidicole, später epizoische, zunächst auf den Vögeln, später auch auf den Säugetieren lebende Insekten waren,
3. daß ihre gegenwärtige im Durchschnitt hochgradige Wirtstreue und strenge Isolation ihrer Populationen erst in der jüngsten Evolutionsperiode (Ende Tertiär oder Anfang Quartär) entstanden ist,
4. daß ihre gegenwärtige wirtstreue Verbreitung eine junge Erwerbung ist,
5. daß ihre aus der älteren Zeit ihrer Phylogenie in die stammesgeschichtliche Neuzeit mitgebrachten Merkmale und Gewohnheiten stark von adaptiven Neuerwerbungen unterdrückt, sich nur noch selten dem Verwandtschaftsforscher offenbaren dürften,
6. daß ihre adaptiv gerichtete Differenzierungsperiode wahrscheinlich noch nichts von der ursprünglichen Regsamkeit verloren hat und
7. daß ihr immanenter Ausbreitungsdruck, der die Inzucht unschädlich machen soll, der steigenden Wirtstreue entgegenwirkt und sie stellenweise zu durchbrechen imstande ist.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wollen wir uns kurz die Geschichte der aus der Wirtstreue der Mallophagen (und anderer Parasiten) deduzierten Methode der Verwandtschaftsforschung der Wirtstiere rekapitulieren.

NITZSCH (1818, S. 237) schlug die Einrichtung von Mallophagengruppen vor, welche seinen „Untergattungen“ (heute Familien oder Unterfamilien) untergeordnet „durch gewisse Verhältnisse der Zeichnung, Farbe oder Behaarung und selbst auch der Bildung charakterisiert sind und welche zugleich in einer sehr interessanten gegenseitigen Beziehung mit den sippschaftlichen Verschiedenheiten und Ähnlichkeiten ihrer Heimathtiere stehen“. Dieses „merkwürdige Gesetz“ wollte NITZSCH laut Fußnote (l. c.) später näher erläutern, kam aber zeit seines Lebens nicht mehr dazu. Was er meinte, wissen wir nur aus seinem handschriftlichen Nachlaß, aus dem ich schon 1938 wesentliche

Sätze zitiert habe. NITZSCH sah, was wir täglich auch sehen, daß Mallophagen von verwandten Vögeln und Säugetieren ähnlich aussehen und daß diese Ähnlichkeiten stets in mehreren parallelen Linien auftreten, mit anderen Worten, daß die parökischen Arten heterogenerisch und gewöhnlich auch heterofamiliär, während die heterökischen ein und desselben Wirtsverwandtschaftskreises kongenerisch zu sein pflegen. In seinem handschriftlichen Nachlaß, dessen Original sich im Zoologischen Institut der Universität in Halle und ein Mikrofilm im Zoologischen Museum der Humboldt-Universität in Berlin befindet, kommt NITZSCH öfters auf diesen auffallenden Parallelismus zu sprechen und weist immer auf die Tatsache hin, daß ähnliche Mallophagen auf verwandten Vögeln auftreten und daß z. B. die Mallophagen des Stars „die ohnehin in tausend anderen Punkten erkennbare Verwandtschaft des Stars mit den Krähen noch mehr bestätigten“. NITZSCH ist also der Schöpfer der Methode, Parasiten als *Indikatoren der Verwandtschaftsgrade ihrer Wirtstiere* zu benutzen. Daß man aus der wirtstreuen Verbreitung der Mallophagen nicht nur auf die Verwandtschaft der Wirte schließen sondern auch umgekehrt, aus der Wirtsangabe den Parasiten bestimmen kann, ist ihm natürlich ebensowenig entgangen wie die praktische Erkenntnis, daß man aus der Körperform (meist der Gattung) der Mallophagen ziemlich genau ihren Wirt erraten kann. NITZSCH machte keinen Versuch die wirtstreue Verbreitungsform der Mallophagen ursächlich zu erklären.

KELLOGG (1896) bemerkte, daß Mallophagen der beiderseits des Nordatlantik auftretenden verwandten Vögel miteinander verwandt oder sogar konspezifisch sind. BURNETT (1851) behauptete im Gegenteil, daß die Läuse von Europa und Nordamerika „present differences greater than those of the animals on which they live“, womit er unter anderem seine Theorie der lokalen Schöpfungsakte zu beweisen versuchte. Wahrscheinlich hat diese irrtümliche Behauptung BURNETTS KELLOGG auf den richtigen Gedanken gebracht. Seine Beobachtung liegt im Rahmen der von NITZSCH festgestellten wirtstreuen Verbreitung der Mallophagen, bezieht sich aber auf die Wirtstreue der transozeanisch diskontinuierlichen Verbreitung, erweitert also die Beobachtung NITZSCHs wesentlich. KELLOGG beschränkte sich nicht auf die Feststellung der Vikarianz der Mallophagen, sondern versuchte sie zu erklären. Er nahm an, daß die im Vergleich mit ihren Wirten unter sehr ausgeglichenen Umweltbedingungen lebenden Mallophagen sich langsamer als ihre Wirte differenzieren und infolgedessen in ihrer Artbildung derjenigen ihrer Wirte nachhinken. Mit anderen Worten, während aus einer Wirtsart längst zwei geographisch getrennte Arten geworden sind, ist die ursprüngliche Mallophagenart die gleiche geblieben. Diese Theorie der verzögerten Evolution der Mallophagen (retarded evolution, HARRISON 1914, S. 8)

bildete die Grundlage der gegenwärtig von verschiedenen Autoren vertretenen Ansicht, daß die hospitale Verbreitung der Mallophagen eine unumstößliche Beweiskraft für die oft äußerlich nicht wahrnehmbare Verwandtschaft der Wirtstiere besitzt.

ZSCHOKKE (1898) hat den Wert der Cestoden als Leitformen der Verwandtschaft ihrer Wirte erkannt.

v. IHERING (1902) fand, „daß die Landthiere . . . durch ihre Wanderungen . . . von ihren Helminthen nicht befreit“ werden und „wenn auch in den neuen Wohngebieten zum Teil andere Parasiten hinzukommen, bleiben doch die alten . . . zum großen Theil . . . bestehen, wie dies besonders in Südamerika auffällig ist, wo die holarktischen Helminthen nicht bei den autochthonen, sondern nur bei den heterochthonen, spät eingewanderten Säugethieren und Vögeln angetroffen werden“ . . . „Unter diesen Umständen gestaltet sich die Helminthologie zu einem wertvollen *Hilfsmittel . . . der Zoogeographie*“<sup>1</sup> und der Phylogenie. Und weiter „Die Beziehungen der Helminthen zu ihren Wirten, zu deren Wanderungen und zu ihrem geologischen Alter“ gestatten es „über das Alter der einzelnen größeren Gruppen, ja selbst Gattungen und Arten, exakten Aufschluß zu gewinnen“.

Das Prinzip ist also bei v. IHERING das gleiche wie bei NITZSCH, nämlich die von den Veränderungen des Biotops ihrer Wirte unabhängige Wirtstreue. Während aber NITZSCH die Verwandtschaftsverhältnisse der Wirte und ihrer Mallophagen in Erwägung zieht, richtet v. IHERING das Hauptaugenmerk auf die zoogeographischen Fragen der Wirtsverbreitung und betrachtet die phylogenetischen Fragen (Alter, Abstammung) an zweiter Stelle.

FUHRMANN (1908) fand, daß jede Cestodenart auf eine Vogelgruppe beschränkt und für diese so charakteristisch ist, daß man sie leichter nach der Wirtsart als nach den Körpermerkmalen bestimmen kann. Er hat, wie NITZSCH, erkannt, daß man aus der hospitalen Verbreitung der Parasiten Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen ihrer Wirte ziehen kann. Die später von ASS (1938) als „FUHRMANNs Regel“ bezeichnete Methode der Verwandtschaftsforschung der Wirtstiere war, wie wir gesehen haben, nicht neu in der Wissenschaft. Es ist auch verkehrt, eine Arbeitsmethode als biologische Regel hinzustellen. Diesen Fehler haben außer ASS noch mehrere Autoren begangen.

FAHRENHOLZ (1908) hat wie NITZSCH erkannt, daß sich „aus dem Vorkommen gleicher oder verwandter Schmarotzer auf verschiedenen Wirten Rückschlüsse auf die Verwandtschaft letzterer machen“ lassen (FAHRENHOLZ 1913). Zu dieser Erkenntnis kam er zunächst 1908 auf Grund seiner Studien an parasitischen Milben. Mehr aus theoretischen Überlegungen als aus Autopsie schrieb er (1913): „Es ist also nicht anders

<sup>1</sup> Kursiv von mir.

denkbar, daß Außenschmarotzer auf den Arten einer Wirtsgattung in dem Grade verschieden sind, wie die bezeichneten Faktoren es sind. Umgekehrt müssen wir dann aus dem Grade der Abweichung der Ektoparasiten einzelner Tierarten oder Tiergattungen untereinander den Grad der Verwandtschaft der letzteren feststellen können.“ Dieser Satz wurde ihm bei seinen Studien an Läusen noch klarer und es galt für ihn „die nahe Verwandtschaft zwischen Mensch und Menschenaffen auch auf Grund der parasitologischen Tatsachen als erwiesen“<sup>1</sup>. . . . FAHRENHOLZ geriet damit in das Extrem, welches ALEXEIEFF bereits ein Jahr vor ihm als «*idée malencontreuse de spécificité parasitaire absolue*» bezeichnet und nachgewiesen hat, daß bei den Protozoen (*Opalinidae*) einerseits ein «*parallélisme entre l'évolution des hôtes (poissons et batraciens) et celle de leurs parasites (O. saturnalis d'une part, les opalines des batraciens d'autre part) est évident*», daß aber andererseits «*une même espèce parasitaire peut être hébergée par des hôtes différents et parfois très éloignés l'un de l'autre dans l'échelle zoologique*», und «*un même hôte peut héberger deux ou plusieurs espèces voisines de parasites*». ALEXEIEFF hat völlig recht, wenn er (l. c.) weiter schreibt, . . . «*cette idée de spécificité parasitaire absolue est non seulement inexacte (je le démontrerai ailleurs par de très nombreux exemples), mais encore est extrêmement nuisible et contraire au développement de la parasitologie comparée, puisqu'elle en stérilise l'effort et la prive de toute base concrète et raisonnée*»<sup>2</sup>.

HARRISON (1911—1928) hat in mehreren Arbeiten die Verwandtschaftsforschung der Wirte auf Grund der hospitalen Verbreitung ihrer Mallophagen eingehend diskutiert und an Beispielen erörtert. v. IHERING folgend versuchte er mit Hilfe der Mallophagenverbreitung paläozoogeographische Fragen ihrer Wirte zu lösen. Den Schluß von der Verwandtschaft der, verwandte Mallophagen beherbergenden Vögel übertrug HARRISON auf Vögel, welche verwandte oder scheinbar verwandte (z. B. *Osculotes* von HARRISON als Gonioidide aufgefaßt) Mallophagen besitzen, selbst aber keine nähere Verwandtschaft an den Tag legen. Diese „wirtsuntreue“ Verbreitung der Mallophagen machte er zum eigentlichen Kern seiner Methode des „*possible clue to bird phylogeny*“ in dem vorsichtigen Sinne, daß das Auftreten von verwandten Mallophagen auf scheinbar nicht miteinander verwandten Vögeln zwar keineswegs allein als Verwandtschaftsbeweis betrachtet werden, dem Ornithologen aber einen Fingerzeig geben kann, nach versteckten Verwandtschaftsmerkmalen zu suchen. HARRISON hat selbst auf Grund eigener Erfahrungen mit Mallophagen vorgeschlagen unter anderem z. B. die

<sup>1</sup> Sperrungen original.

<sup>2</sup> Sperrungen original.

Kiwis mit den Rallen und die Pinguine mit den *Galliformes* zu verbinden.

METCALF (1920—1929) diskutierte besonders die Ausbreitungswege der Frösche und Kröten (frogs and toads) an Hand der hospitalen Verbreitung der Opaliniden, vor allem derjenigen aus der Gattung *Zelleriella*, und kam zum Schluß, "that host-parasite data may be applied to a great range of problems. This . . . gives decisive results in many cases, while in the other instances it furnishes merely corroborative evidence or evidence to be joined with that from other sources."

EWING (1924—1933) teilt die Ansicht, daß "parasites usually evolve with their hosts", was er als "paralleled phylogeny" bezeichnet. Er weiß aber auch Beispiele für Kolonisierung fremder Wirte anzuführen, welche den Parasiten ähnliche ökologische Lebensbedingungen bieten wie ihre angeborenen Wirte. Gerade diese letztgenannten Fälle sind nach ihm lehrreich für Zoogeographie und Paläogeographie. *Pediculus*-Arten der *Cebidae*, welche EWING auf eigenen Arm setzte, nahmen den fremden Wirt sofort an, starben aber kurz nach der Mahlzeit. *Heterodoxus longitarsus* vom Känguruh lebt nach EWING auch auf dem Haushund (es handelte sich dabei vielleicht um *H. spiniger* ENDERLEIN), auf dem er zahlreicher auftritt als der gewöhnliche Hundehaarling (*Trichodectes canis*). "Paralleled phylogeny" liegt nach EWING im Fall des *Phthirus pubis* und *Ph. gorillae* vor, sowie in dem von HARRISON zitierten Beispiel der Mallophagen des Straußes, des Nandu und des Emu. Strauß und Nandu teilen eine Milbe, *Eupterolichus bicaudatus* (GERVAIS). Kuhstärlinge (*Molothrus*, *Icteridae*), die ähnlich wie der Kuckuck ihre Eier in fremde Nester legen, haben im Gegensatz zum Kuckuck Mallophagen ihrer Pflegeeltern.

SZIDAT (1940—1956) bestätigte für die Trematoden die schon von STUNKARD (1932) gemachte Beobachtung, „daß primitiven Vertebraten (Fischen) primitive Blutparasiten entsprechen und umgekehrt, worauf schon ODHNER (1912) und STUNKARD (1923) aufmerksam gemacht haben“. SZIDAT weiß sowohl aus eigener Erfahrung als auch aus der Literatur über Fälle einer Wirtstreue und auch über solche zu berichten, bei denen die Wirtstreue keine Rolle zu spielen scheint. So ist z. B. bei Acanthocephalen (nach FUHRMANN 1908) keine Wirtstreue zu bemerken und es auch unter Trematoden Arten gibt, welche sowohl bei Falconiden als auch bei Ardeiden leben (SZIDAT 1956).

EICHLER (1939—1956) gab sich in zahlreichen Arbeiten viel Mühe um die von ihm sog. „parasitogenetischen“ Beziehungen zwischen den Mallophagen und ihren Wirten zu klären und an Beispielen zu erörtern. Die von ihm, oft ohne gründliche Literatur-Vorstudien aufgestellten und mutmaßlichen Schöpfern zugeordneten Regeln haben die Sachlage nicht wesentlich geklärt. Die unter anderem von ihm aufgestellte Regel,

nach welcher auf formenreichen Wirtsgruppen auch die Parasiten formenreich sind, ist eine längst bekannte und als selbstverständlich von Biologen betrachtete Erscheinung, daß reich gegliederte Biotope reich gegliederte Faunen beherbergen. Formenreich sind ja die Faunen der Wälder und Wiesen und nicht etwa die der Sandwüsten. Diese von BENTON als „Entfaltungsregel“ und von HOPKINS zu Ehren EICHLERS als Eichlersche Regel benannte Gesetzmäßigkeit müßte, falls nötig, als ein biologisches Gesetz betrachtet werden, von dem keine Ausnahmen möglich sind.

Die vorstehenden Ausführungen, welche die Grundlage für die moderne parasitologische Methode der ornithologischen Systematik geliefert haben, beruhen auf einigen Beobachtungen und einer Reihe aus ihnen gezogenen logischen Schlüssen (Deduktionen), die im folgenden übersichtlich zusammengefaßt sein mögen.

*I. Beobachtung.* Mallophagen nahe verwandter Wirtstiere sind gewöhnlich einander so ähnlich ( $\approx$  verwandt), daß ihre Unterscheidung nicht selten Schwierigkeiten bereitet (NITZSCH MS).

*II. Beobachtung.* Vögel, welche verwandte Mallophagen beherbergen, sind gewöhnlich offensichtlich miteinander verwandt (NITZSCH MS).

*1. Deduktion.* Außerordentlich ähnliche oder artgleiche Mallophagen nahe verwandter Vögel zeugen von einer verzögerten Evolution der Parasiten im Vergleich mit derjenigen ihrer Wirte (KELLOGG 1896).

*2. Deduktion.* Die Vorfahren der heutigen Mallophagenwirte beherbergten die Vorfahren ihrer heutigen Mallophagen (HARRISON 1914, S. 9).

*3. Deduktion.* Vögel, welche verwandte Mallophagen beherbergen, selbst aber miteinander nicht offensichtlich nahe verwandt sind, müßten auf ihren mutmaßlichen Verwandtschaftsstatus und ihre systematische Stellung überprüft werden (HARRISON 1914, S. 9—10).

*4. Deduktion.* Aus der Körperform (Gattungshabitus) der Mallophagen läßt sich ihr Wirt zumindest annähernd bestimmen (NITZSCH MS).

*5. Deduktion.* Aus der Körperform (Familienhabitus) der Mallophagen läßt sich der Körperteil des Wirtes (Nische), den sie bewohnen, gewöhnlich zumindest annähernd bestimmen (NITZSCH MS).

*III. Beobachtung.* Wirtstiere schleppen auf ihren (historischen) Wanderwegen ihre endemischen Parasiten mit und bekommen häufig die autochthonen hinzu (v. IHERING 1889—1902).

*6. Deduktion.* Die hospitale Verbreitung der Parasiten läßt die Ausbreitungswege ihrer Wirte rekonstruieren (v. IHERING 1889—1902).

*IV. Beobachtung.* Primitive Parasiten leben auf primitiven Wirten und umgekehrt. Diese an Trematoden gemachte Beobachtung gilt für die Mallophagen höchstens im Bereich kleinerer Wirtstiergruppen (SZIDAT, BÖTTICHER und EICHLER).

### B. Formen der hospitalen Verbreitung von Mallophagen

Mittel und Wege, welche rezenten Mallophagen zu Gebote stehen ihre angeborene Wirtsart zu wechseln, sind gegeben, wenn ökologische Berührungspunkte der beiden Wirtsarten vorhanden sind und wenn ihre Blutsverwandtschaft nicht zu weit entfernt ist. Unter ökologischen Berührungspunkten ist der direkte oder indirekte Kontakt von zwei Wirtsarten zu verstehen, welche den gleichen Lebensraum bewohnen. Er entsteht zwischen Streitern um Nist- oder Ruheplätze (direkter Kontakt), zwischen Tieren, welche verlassene Nester anderer Tierarten beziehen, ausgetauschte Federn oder Haare für ihren Nestbau benutzen oder an denselben Stellen Sand- oder Wasserbäder nehmen (indirekte Kontakte). Zwischen Jägern und ihrer Beute sind die Unterschiede der Blutsverwandtschaft meist viel zu groß um von den gegenwärtig weitgehend wirtstreuen Mallophagen überbrückt werden zu können. Es ist aber durchaus denkbar, daß in einer früheren Epoche der Mallophagenevolution, die ja in den ersten Anfängen ihrer Entwicklungsgeschichte hospital nicht spezialisiert waren (V. KÉLER 1957, obligat-epizoische Stufe) auch größere blutsverwandtschaftliche Unterschiede zwischen den Wirten überwunden werden konnten. Einige gegenwärtige Formen der hospitalen Verbreitung von Mallophagen können auf diese Weise erklärt werden.

Bei jedem der indirekten Berührungspunkte der Wirte bietet sich für die vom angeborenen Wirt verlorenen Mallophagen eine Gelegenheit, durch Überkriechen auf den Kontaktwirt, d. h. in den präferent warmen Lebensraum, dem Tode zu entgehen. Es wirkt also hier im Grunde der Selbsterhaltungstrieb, welcher die gegebene Reaktionsnorm steuert. Freilich wird bei zu großer verwandtschaftlicher Entfernung der Kontaktwirte eine Dauerbesiedlung und Gründung einer Population für eine im gegenwärtigen Maße wirtstreu Art nur selten oder gar nicht mehr möglich sein. Nach unserer bisherigen, recht kargen Kenntnis der hospitalen Verbreitung der Mallophagen, ist ihre Wirtstreue im Durchschnitt recht eng und beträgt annähernd zwei Wirtsarten für eine theoretische Durchschnittsmallophage.

Zu den mittelbaren ökologischen Berührungspunkten verschiedener Wirtsarten gehört auch die Phoresie. Sie ist nach meiner Meinung durchaus nicht so sehr dem Zufall unterworfen wie das oft angenommen wird. Abgesehen von Odonaten, Hummeln und anderen Insekten, die sich tatsächlich rein zufällig einmal auf einen frischen Kadaver mit oberflächlich darauf sitzenden Mallophagen niedergelassen haben mochten oder mögen, sind die meisten Fälle der Phoresie von Mallophagen auf Lausfliegen festgestellt worden. Diese Fliegen sind meist nicht streng monohospital, verschiedene ihrer Arten machen oft auch zwischen verwandtschaftlich weit voneinander entfernten Wirten keinen Unterschied (z. B.

*Hippobosca equina* auf Pferd, Rind, Schwein, Kamel, Hund, Hase, Mensch), die meisten sind aber doch in ihrer Wirtswahl an bestimmte Verwandtschaftsgruppen beschränkt, welche gewöhnlich die Gattungsgrenze nicht überschreitet. Die Verbreitung der Lausfliegen richtet sich nämlich nicht so sehr nach der Blutsverwandtschaft der Wirte, sondern vielmehr nach den Eigenschaften ihrer Nester. So lebt z. B. *Stenopteryx hirundinis* auf Schwalben, *Crataerhina pallida* auf Schwalben und Mauerseglern, *Lynchia maura* auf Haustauben, während *Ornithomyia auricularia* Vögel aus verschiedenen Ordnungen (Tauben, Rebhuhn, Singvögel, Falken, Eulen) besucht. Bei der Beurteilung der Rolle, welche die Phoresie durch Lausfliegen für die hospitalen Verbreitung und Differenzierung (Artbildung) der Mallophagen gespielt hat, muß nicht nur die Tatsache erwogen werden, daß die zahlreichen Funde von Mallophagen auf Lausfliegen (THOMPSON 1933, 1935, 1936, 1937, 1939, 1947; COOPER 1956) nur einen Bruchteil der in der Natur tatsächlich stattfindenden Transporte darstellt, sondern es müssen auch die Veränderungen der hospitalen Präferenda sowohl der Mallophagen als auch der Lausfliegen im Laufe ihrer Phylogenie berücksichtigt werden. Jede allopatrisch weite Übertragung konnte potentiell den Ursprung einer neuen Entwicklungsrichtung, Gattung oder Familie, bedeuten.

Für die Mallophagen habe ich (l. c.) wahrscheinlich gemacht, daß ihre Wirtstreue nicht immer so streng wie heute gewesen sein konnte. Dazu ist noch hinzuzufügen, daß die Präferenda der heute lebenden, d. h. etwa seit dem Pleistozän entstandenen Arten, auch nicht immer die gleichen waren und sind.

Wir können heute folgende Formen der hospitalen Verbreitung von Mallophagen unterscheiden.

#### I. Verbreitung von Arten der Mallophagen

1. **Monohospitale**, d. h. auf eine Art oder Unterart des Wirtes beschränkte Arten von Mallophagen sind recht häufig, obwohl sich ein Teil von ihnen bei späteren Untersuchungen noch als oligohospital herausstellen kann. Zu den mit großer Wahrscheinlichkeit monohospitalen Arten gehören z. B. *Bovicola bovis* vom Hausrind, *Lutridia exilis* vom Fischotter, *Dahlehornia asymmetrica* vom Emu, *Struthiolipeurus struthionis* vom Strauß, *Numidicola antennatus* vom Perlhuhn usw. Schon aus diesen wenigen Beispielen ist ersichtlich, daß die Monohospitalität nicht auf fortschrittliche Formen beschränkt ist, sondern auch primitivere<sup>1</sup> diese Verbreitungsform aufweisen können. Daraus

<sup>1</sup> „Primitiv“ und „fortschrittlich“ drücken nur den allgemeinen Zustand der Differenzierung aus und enthalten keine Altersbegriffe, sind also nicht phylogenetisch zu verstehen. Rezente Arten sind phylogenetisch gleichaltrige, seit dem Pleistozän oder Tertiär entstandene jüngste Glieder sowohl primitiver als auch fortschrittlicher Differenzierungslinien. Daß die primitivere Linie phylogenetisch älter ist als die fortschrittliche, ist selbstverständlich.

ergibt sich der Schluß, daß die Ausdehnung der hospitalen Verbreitung nicht nur Frage der Zeit ist.

Auf eine Subspezies beschränkte Arten von Mallophagen sind bei polytypischen Wirtsarten selten, sie belegen gewöhnlich zumindest einen Teil des gesamten Artareals, oder sind über alle Subspezies der Wirtsart verbreitet. *Eurytrichodectes paradoxus* ist bisher nur von *Dendrohyrax adolfi-friederici* bekannt, es wäre aber verfrüht zu behaupten, daß diese Art nicht weiter verbreitet ist.

**2. Bi- und oligohospitale**, d. h. auf zwei oder einigen wenigen Wirtsarten einer Gattung oder Unterarten einer Wirtsart lebende Mallophagen bilden die Hauptmasse dieser Insekten. Sie können in folgende Gruppen eingeteilt werden.

a) Die meisten Mallophagen leben auf mehreren Unterarten einer Wirtsart. Auf *Dendrohyrax arborea* lebende Arten weisen folgende Verbreitungsareale auf:

2 Arten	auf je 6 ssp.	der Wirtsart
2 Arten	auf je 5 ssp.	der Wirtsart
1 Art	auf 4 ssp.	der Wirtsart
1 Art	auf 3 ssp.	der Wirtsart
1 Art	auf 2 ssp.	der Wirtsart
2 Arten	auf je 1 ssp.	der Wirtsart

Das relative phylogenetische Alter von Insektenarten wird wohl kaum mit Sicherheit feststellbar sein. Bei Mallophagen ist das auch nicht anders, obwohl hier eine Parallele zu dem vielleicht leichter ermittelbaren phylogenetischen Alter der Wirtstiere gezogen werden könnte. Eine solche Parallele würde die Erklärung der Ausbreitung durch ökologische Kontakte nicht ausschließen.

b) Auf mehreren Arten einer Wirtsgattung leben viele Arten von Mallophagen, z. B. *Trichodectes canis* auf dem Wolf und Haushund, *Harrisoniella diomedae* auf *Diomedea melanophrys*, *exulans*, *chlororhyncha* u. a. usw. Für diese Verbreitungsform gilt das gleiche wie für die vorige. Es läßt sich auch hier nicht mit Sicherheit sagen, daß die Ausbreitung von einer ursprünglichen Stammart des Wirtes ausging und ihrer Differenzierung unverändert, d. h. durch verzögerte Evolution folgte. Die Ausbreitung durch ökologische Kontakte ist ebenso annehmbar wie im vorigen Fall.

c) Auf mehreren Gattungen einer Familie leben sehr zahlreiche Mallophagen, z. B. *Anatoecus dentatus* auf mehreren Gattungen der *Anatidae*, *Trichodectes canis* auf verschiedenen Gattungen der *Canidae*, *Haematomyzus elephantis* auf *Loxodonta* und *Elephas* usw. In allen diesen Fällen liegt es am nächsten die Ausbreitung durch ökologische Kontakte anzunehmen, welche unter den Vertretern jeder Wirtsfamilie von Natur aus gegeben sind. Dafür spricht die Tatsache, daß Mallophagen der Wasservögel stets weitere Grenzen der Verbreitung innerhalb

einer Vogelgruppe aufweisen als die der Landvögel oder der Landsäugetiere. Über das Verbindende der Wasserbiotope und das Trennende der Landbiotope vgl. im folgenden Absatz.

d) Auf mehreren Familien einer Ordnung leben nur vereinzelte Arten von Mallophagen. Zu diesen gehört z. B. *Perineus nigrolimbatus* von *Fulmarus glacialis*, *Priocella antarctica*, *Daption capensis* (Procellariidae), *Oceanodroma furcata* (Hydrobatidae), *Sula bassana* (Sulidae) und *Phalacrocorax olivaceus* (Phalacrocoracidae). Die beiden ersten Familien gehören zur Ordnung Procellariiformes, die beiden letzteren zur Ordnung Steganopodes.

e) Auf mehreren Ordnungen einer Klasse leben nur wenige Arten von Mallophagen, darunter die schon oben erwähnte, *Perineus nigrolimbatus*. Diese und die vorige Verbreitungsform ist auf Wasservögel beschränkt und weist in unwiderlegbarer Weise auf die verbindende Wirkung der Wasserbiotope hin, welche die ökologischen Kontakte im Gegensatz zu Landbiotopen fördern. Das Wasser hat für die auf ihm lebenden Lufttiere nicht die gleiche trennende und isolierende Wirkung auf ihre Lebenswelt wie das Land, im Gegenteil, es verbindet die einzelnen Tiergesellschaften, insbesondere die der Vögel und verwischt die Grenzen ihrer Verbreitungsareale. Darum sind die ökologischen Berührungspunkte der Wasservögel viel ausgedehnter und zahlreicher als die der Landvögel oder der Landsäugetiere. Es ist also ökologisch erklärlich, daß gerade die Mallophagen der Wasservögel die weiteste hospitalen Verbreitung zeigen, welche mitunter die Grenzen der Familien und Ordnungen überschreitet. Unter den Mallophagen der Landvögel findet sich keine einzige Art, welche auf Vertretern von zwei Ordnungen lebte.

**3. Parökische Verbreitung.** Zwei oder mehrere kongenerische Arten leben auf einer Wirtsart. Sie können gelegentlich auch sympatrisch, d. h. auf ein und demselben Exemplar der Wirtsart auftreten. Eine sehr häufige Verbreitungsform, welche nach CLAY (1949) durch Spaltung und spätere Wiedervereinigung des Areals einer während der Isolation differenzierten Wirtsart zustande gekommen sein kann. Wenn auch diese Erklärung der Entstehung parökischer Verbreitung von Mallophagen im Wege verzögerter Evolution theoretisch, wie ich schon sagte, möglich ist, so scheint die relativ unabhängige Differenzierung der Mallophagen doch viel natürlicher zu sein und darum näherzuliegen. Es liegt doch kein Grund vor, den Mallophagen mit Hilfe der Theorie der verzögerten Evolution, welche, wie ich a. a. O. gezeigt habe, zumindest keine allgemeine Geltung für die Mallophagen haben kann, ihre eigene endogene Mutabilität und Differenzierungsfähigkeit streitig zu machen. In der Differenzierung der Mallophagen ist keine Verzögerung im Vergleich mit ihren Wirtstieren zu beobachten. Die Systeme

matiker stehen ja oft ratlos eben vor dem überraschenden Formenreichtum der Mallophagen, die vielfach äußerlich einander sehr ähnlich sehen, trotzdem aber verborgene Unterschiede aufweisen, welche ihre kategorielle Trennung erforderlich machen.

Die parökische Verbreitung von Mallophagen spricht ein wichtiges Wort gegen die Theorie der verzögerten Evolution. Die Spaltung und spätere Wiedervereinigung des Wirtsareals kann ein vielleicht nicht einmal ganz seltener Fall der Entstehung parökischer Arten gewesen sein, kann aber doch nicht als die einzige Art und Weise des Zustandekommens dieser Verbreitungsform gelten. Es ist doch unmöglich anzunehmen, daß z. B. die 2—4 parökischen *Procavicola*-Arten des *Dendrohyrax arboreus* durch eine Serie von Arealpaltungen und nachträglichen Arealvereinigungen entstanden sind. Arealpaltungen sind eben nicht als eine alltägliche Erscheinung anzusehen, insbesondere wenn sie notwendig mit anschließenden Wiedervereinigungen verknüpft gedacht sein müssen. Mit hoher Mutationsrate und großen Mutationsschritten, die bei der erhöhten Umgebungstemperatur der Mallophagen durchaus erklärlich sind (v. KÉLER 1957) können parökische Arten von Mallophagen viel einfacher und natürlicher erklärt werden. Die Isolation sympatrischer Populationen unterliegt natürlich keinem Zweifel, denn wenn auch verschiedene Populationen miteinander im Genaustausch stehen werden, so finden sich deren genug, die miteinander in keinen Kontakt kommen und ihre Mutanten in perfekter Isolation hochzüchten und zu Arten werden lassen können.

Die Theorie der verzögerten Evolution entstand aus der bloßen Annahme, das Leben der Mallophagen im Gefieder der Vögel sei eintöniger, abwechslungsärmer als das der Vögel in ihrer geographischen Umwelt. Das mag für nahe verwandte Wirtsarten stimmen, hat aber keine überragende Bedeutung als Faktorenkomplex der Mutabilität, welche bei den Mallophagen viel kleinere, oft völlig unscheinbare Klippen der Umwelt umschiffen muß um Selektionsvorteil zu erreichen, als dies bei den Wirten in bezug auf ihre geographische Umgebung notwendig oder möglich ist. Von dieser Seite her betrachtet erscheint die Umwelt der Mallophagen viel komplizierter und detailreicher als die der Vögel oder Säugetiere. Dem Vogel ist es beispielsweise egal ob er sich auf einen Buchen- oder Eichenast setzt, die Beschaffenheit der Sitzgelegenheit spielt hier bei weitem nicht eine so wichtige, ja lebenswichtige Rolle, wie bei den Mallophagen.

Wie ich (1957) nachgewiesen habe, beträgt der DI der Mallophagen 1,5, ist also um 50% höher als der der Vögel (= 1). Die Mallophagen wurden also in der Tat nicht gehemmt in ihrer Differenzierung, sondern im Gegenteil gefördert. Diese hohe Differenzierungsrate ist einerseits

(v. KÉLER 1957) durch die hohe Temperatur des Wirtskörpers zu erklären, andererseits aber auch durch die schon oben erwähnte Notwendigkeit der Anpassung an die kleinsten Einzelheiten der Umwelt. Wie ich a. a. O. des näheren auseinandergesetzt habe, war die Differenzierung der Mallophagen im Zusammenhang mit dem Ortswechsel im höchsten Grade lebenswichtig.

Wir können heute mit Bestimmtheit sagen, daß die parökische Verbreitung der Mallophagen, welche mehrere kongenerische Arten auf einer Wirtart vereinigen kann, keine seltene Verbreitungsform der Mallophagen ist und wahrscheinlich hauptsächlich auf der autochthonen Differenzierung innerhalb isolierter Populationen beruht. Fälle von sekundärem Zusammentreffen von Epigonen einer ursprünglichen Stammart sind nicht ausgeschlossen, dürfen aber auf Einzelfälle beschränkt bleiben.

## II. Die Verbreitung von Gattungen

Bei der Verbreitung der Gattungen von Mallophagen müssen wir stets beachten, daß ihre gegenwärtige Begrenzung vielfach noch sehr künstlich ist, weil die diesbezüglichen Ansichten verschiedener Systematiker mehr oder weniger weit auseinandergehen. Eine richtige Reproduktion des Naturzustandes der Verwandtschaftsgrade ist bei den Mallophagen schwieriger als in vielen anderen Tiergruppen, worauf ich schon an anderer Stelle hingewiesen habe. Trotzdem müssen wir den Versuch wagen, aus der Verbreitung der Gattungen von Mallophagen so viel wie möglich für die Klärung des uns interessierenden Fragenkomplexes herauszuholen.

1. **Monogenerisch verbreitete Mallophagen-Gattungen** sind sehr zahlreich, wie z. B. *Latumcephalum*, *Loricicola*, *Craspedonirmus*, *Colilipeurus*, *Colimnophon* usw. Die meisten dieser Gattungen leben auf Landvögeln und sind ein Beispiel für die trennende, ökologisch isolierende Wirkung des Landes auf seine Fauna. Von den Mallophagen der Wasservögel gehört hierher z. B. *Episbates* auf *Diomedea*.

Die nahe phylogenetische Verwandtschaft der Tiere einer Gattung schließt zwar ökologische Seitensprünge nicht aus, gewöhnlich ist aber diese Verwandtschaftsstufe ökologisch betont, indem die kongenerischen Arten die gleichen oder annähernd gleichen Biotope bewohnen. Es hat absolut nichts mit der Verzögerung der Evolution zu tun, wenn verwandte Tiere nicht nur morphologisch sondern auch biologisch (ökologisch) ähnliches Verhalten zeigen. Es ist ja nur unsere subjektive Eigenart der Auffassung, daß wir die Systematik hauptsächlich mit Hilfe der Morphologie betreiben, die uns, da wir ja ganz ausgeprägte Augentiere sind, besser zum Bewußtsein dringen als biologische oder

physiologische Eigenschaften der von uns untersuchten Tiere. Wenn also Mallophagen einer Gattung mit „Vorliebe“ auf Vögeln einer Gattung leben, so geschieht das nicht infolge verzögerter Evolution sondern darum, weil ihre bevorzugten Biotope, die Wirtsarten, öfters zusammen-treffen und in ökologische Kontakte geraten. Es wird doch öfters vor-kommen, daß ein überbrückender Kontakt zwischen zwei Arten der Gattung *Parus* stattfindet als zwischen *Parus* und beispielsweise *Remiz*. Ökologische Sprünge werden von allen Tieren gemieden. Auch der Mensch siedelt sich ja am liebsten in einer Gegend an, welche derjenigen seiner Heimat am ähnlichsten ist, zumindest klimatisch.

2. Polygenerisch verbreitete Mallophagen müssen in drei Gruppen besprochen werden.

a) Monofamiliär polygenerisch auf mehreren Gattungen ein und der-selben Familie der Wirtstiere leben zahlreiche Gattungen von Mallo-phagen, wie z.B. *Degeeriella* (Falconidae), *Falcolipeurus* (Falconidae), *Bovicola* (Bovidae), *Goniodes* (Phasianidae), *Gonicotes* (Phasianidae) usw. Von Mallophagen der Wasservögel können als Beispiele die Gat-tungen *Austrogoniodes* der Spheniscidae, *Anatoecus*, *Anaticola* und *Tri-noton* der Anatidae, *Carduiceps* und *Rhynonirmus* der Scolopacidae usw. angeführt werden.

b) Polyfamiliär polygenerisch leben unter anderen die Gattungen *Ricinus* und *Brüelia* auf Oscines, *Actornithophilus* auf den Laro-Limi-colae, *Ardeicola* auf den Ciconiiformes, *Lipeurus*, *Oxylipeurus* u. a. auf den Galliformes, *Gliricola* und *Gyropus* auf den Rodentien, *Felicola* auf den Carnivoren usw.

c) Polyordinal polygenerisch sind unter anderen die Gattungen *Saemundssonina* (Charadriiformes, Gruiformes, Pelecaniformes, Procel-lariiformes), *Laemobothrion* (Falconiformes, Ciconiiformes, Opisthocomi, Gruiformes), *Rallicola* (Apteryges, Ralli, Passeres, Opisthocomi), *Pseudo-menopon* (Podicipes, Ralli), *Struthiolipeurus* (Struthioniformes, Rhei-formes), *Austromenopon* (Charadriiformes, Procellariiformes), *Cuculicola* und *Cuculiphilus* (Cuculidae, Falconidae), *Kurodaia* (Falconiformes, Strigiformes), *Macrogyropus* (Rodentia, Ungulata), *Heterodoxus* (Cani-dae, Marsupialia) usw. verbreitet.

### III. Die Verbreitung der Mallophagenfamilien

1. Monogenerische Verbreitung ist von keiner Familie der Mallophagen bekannt.

2. Oligogenerische Verbreitung ist von zwei Familien von Mallo-phagen, den *Haematomyzidae* und *Trichophilopteridae* bekannt. Die erstere lebt in einer Art auf zwei Gattungen der *Elephantidae*, nämlich

auf *Loxodonta africana* und *Elephas maximus*. Die monotypische (mono-generische und monospezifische) Familie *Trichophilopteridae* lebt auf den Gattungen *Lemur*, *Propithecus* und *Indri*, die auf zwei Familien, *Lemuridae* und *Indridae*, verteilt sind.

Während die Verbreitung der *Haematomyzidae* geographisch Teile von zwei Kontinenten umfaßt, ist die der *Trichophilopteridae* geographisch auf Madagaskar beschränkt. Die geographische Verbreitung beider Fa-milien läuft streng mit der ihrer Wirtstiere zusammen.

3. Auf eine Familie der Wirtstiere sind *Gliricolidae*, *Haematomyzidae* (s. oben) und *Heptapsogastridae* beschränkt. Die letztere Familie ist wie ihre Wirtsfamilie auf Südamerika beschränkt und hat sich dort zu einer beachtenswert artenreichen Gruppe differenziert.

Während *Heptapsogastridae* mit ihren Wirten auf Südamerika be-schränkt sind, leben *Gliricolidae* auf Nagetieren und stellen in ihrer geo-graphischen, von der geographischen Verbreitung der Rodentien unab-hängigen Beschränkung auf den südamerikanischen Kontinent eine Aus-nahme. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Gliricoliden in Südamerika entstanden sind und, da die Ausbreitungswege der Rodentien nicht aus Südamerika nach außen sondern umgekehrt von auswärts nach Süd-amerika strahlen, haben sie keine Möglichkeit gehabt, sich gegen den Wanderungsstrom ihrer Wirtsordnung auszubreiten. Die endemisch südamerikanisch reiche Differenzierung der Familie beruht wahrschein-lich darauf, daß der Differenzierungsdruck keine geographische Aus-weichmöglichkeit hatte und sich innerhalb südamerikanischer Rodentien entfalten mußte.

4. Auf mehrere Ordnungen der Wirtstiere sind die *Gyropidae*, *Tri-menoponidae*, *Trichodectidae*, *Philopteridae*, *Menoponidae* und *Laemo-bothriidae* verbreitet. Die Gyropiden leben wie die Gliricoliden in Süd-amerika, haben sich aber auf Rodentien, *Primates* und Ungulaten (*Suidae*) verbreitet. Auch die Trimenoponiden sind auf Südamerika beschränkt, wo sie auf Rodentien und Marsupialien leben. Die *Menoponidae*, *Philopteridae*, *Trichodectidae* und *Laemobothriidae* sowie einige andere kleine Familien (*Ricinidae*) haben eine beinahe weltweite Ver-breitung und sind offenbar in keiner Sackgasse der geographischen Ver-breitung entstanden, sondern haben die Möglichkeit gehabt mit ihren Wirtstieren über die ganze Welt zu ziehen.

### C. Geographische Verbreitung der Mallophagen und ihrer Wirte

Gelegenheit zum Ortswechsel fehlt keinem lebenden Wesen. Der Drang der Nachkommen, sich von ihrem Geburtsort, gewöhnlich dem Aufenthaltsort ihrer Eltern, möglichst weit zu entfernen, wohnt jedem Lebewesen inne und war wahrscheinlich schon im Plasma vorhanden.

Man spricht von der geographischen Verbreitung als dem räumlichen Effekt der Ausbreitung von Individuen. Das Zustandekommen der geographischen Verbreitung von Arten und Gruppen ist ein Ergebnis der ökologischen Ausbreitung von Einzelwesen. Es sind ökologische, biozönotische Faktoren, welche die Ausbreitung der Tiere in geographische Räume steuern, die den Reaktionsnormen und somit den ökologischen Valenzen der Tiere zusagen. Die geographischen Faktoren stellen gewöhnlich in ihrem meist großräumigen Maßstab nur Hindernisse einer räumlich unbegrenzten Ausbreitung der Tiere in den Weg, sei es durch Klimazonen, Verteilung von Land- und Wassermassen, sei es durch orographische Konfiguration der Erdoberfläche usw. Bei der Ausbreitung werden die Tiere dauernd vor die Wahl der ökologischen Faktorenkomplexe ihrer unmittelbaren Umwelt gestellt, die sich praktisch mit jedem Schritt der Entfernung eines Tieres von seinem Geburtsort ändern. Die Ausbreitung erfolgt in der Regel schrittweise unter vorsichtigem Abtasten und sinnesphysiologischem Erforschen eines jeden kleinsten neuen Lebensraumes. Tiere haben nur selten die dem Menschen in hohem Maße zukommende Gelegenheit, ausgedehnte Gebiete ungünstiger Lebensbedingungen zu überqueren um zu entlegenen günstigen Biotopen zu gelangen, es sei, daß ihnen der Mensch mit seinen technischen Mitteln dazu verhilft oder daß sie durch Naturgewalten, wie Luft- oder Wasserströmungen, Kontinentaldriften u. dgl., in solche Gebiete übertragen werden, wozu allerdings eine bedeutende Fähigkeit gehört, den Begleiterscheinungen dieser Gewalttransportmittel standzuhalten.

Der Ausbreitungs- und Wandertrieb ist also jedem Tier eigen und wird sinnesphysiologisch vom Tier selbst in Biotope mit geringstem Widerstand, d. h. mit dem Minimum oder Maximum, am besten mit dem Optimum derjenigen Außenfaktoren gesteuert, welche innerhalb der Grenzen seiner Reaktionsnorm liegen, mit anderen Worten, welche dem Tier gewohnt und bekömmlich sind. Es kommt dabei nicht unbedingt auf die Ortswechselorgane an, wir wissen ja, daß viele Tiere auch ohne besondere Ortswechselorgane ganz beträchtliche Entfernungen überwältigt und entlegene Räume erobert haben, sondern vielmehr auf die artspezifische Höhe des Ausbreitungsdruckes an (VON KÉLER 1957, S. 141). Flügel- und beinlose Tiere (z. B. Würmer) können über größere Räume verbreitet sein als hervorragende Flieger oder gute Läufer. Die Entwicklung besonderer Ausbreitungsmethoden gehört in das Gebiet der Adaptation der Tiere. Der Verlust wirkungsvoller Ortswechselorgane wird durch andere Einrichtungen kompensiert, mit deren Hilfe zumindest der lebenswichtige Aus- und Verbreitungsradius erreicht wird.

Bestimmte Gruppen von Mallophagen stecken offenbar in Sackgassen ihrer geographischen Verbreitung, während andere über die ganze Welt zerstreut sind. Die großen geographischen Sackgassen sind Südamerika und Australien, während alle übrigen Kontinente eine im großen ganzen einheitliche Mallophagenfauna haben. Wenden wir uns den Sackgassen der Verbreitung der Mallophagen zu.

Südamerika und Australien besitzen keine gemeinsamen Arten von Mallophagen. In Südamerika leben endemisch die Familien *Trimenoponidae*, *Gyropidae* und *Glicricolidae* der Unterordnung *Amblycera* und *Heptapsogastridae* der Unterordnung *Ischnocera*, in Australien die endemische Familie *Boopidae* der Unterordnung *Amblycera*. Die Boopiiden sind auf 23% aller Marsupialien Australiens verbreitet und relativ reich (über 20 Arten in 8 Gattungen) differenziert. Eine von diesen Arten, *Heterodoxus spiniger* (Enderlein), hat sich wahrscheinlich erst in der allerjüngsten Zeit der menschlichen Geschichte mit dem Haushund über die ganze Welt verbreitet und wurde auch schon auf dem Schakal in Afrika und dem Präriewolf in Nordamerika gefunden. Dieser Sprung von den Beuteltieren auf Hundartige kann vielleicht als ein Zufall erscheinen, er wäre aber allerdings stark durch Fehlen einer endogenen Abneigung des *Heterodoxus spiniger* gegen einen weit stehenden Wirt bedingt. *H. spiniger* wurde bisher weder auf Beuteltieren noch überhaupt in Australien gefunden, wo die anderen Vertreter dieser Gattung auf Beuteltieren leben. Im vorliegenden wie in mehreren ähnlichen Fällen einer heterogenen Wirtsverbreitung der Mallophagen kann die aus der Zeit der Wirtsfreiheit ererbte hospitale Indifferenz als Erklärung herangezogen werden. Wie ich nämlich (1957) ausgeführt und eingehend begründet habe, sind die Mallophagen nicht mit einem Mutationsprung wirtstreue Epizoen geworden, sondern verbreiteten sich zunächst mehrere Jahrtausende lang als freibewegliche Nestbewohner, die sich allmählich immer mehr an die Vögel selbst und an das ausschließliche Leben in ihrem Gefieder angepaßt haben. Die Urahnen der Mallophagen, die Stammformen ihrer heutigen Gruppen, trugen ihre Gene in die verwandtschaftlich beliebig weit stehenden Wirtsgruppen. Aus dieser Zeit haben sich bis zur Gegenwart mehrere Merkmalspermutationen erhalten, welche der moderne Systematiker gewöhnlich zu den Konvergenzen rechnet, obwohl er es fühlt, daß sie nicht auf Konvergenzen, d. h. konvergent gerichteter Selektion, beruhen können.

Ob der Sprung der Boopiiden in die weite Welt aus der australischen Sackgasse mit oder ohne Vermittlung des Dingo, von dem bisher nur *Trichodectes canis* (s. STEEL 1919) bekanntgeworden ist, wiegt wenig angesichts der Tatsache, daß *Heterodoxus spiniger* mehrfach auf den oben genannten Tieren auf weit entlegenen Kontinenten gefunden worden

ist. Der Sprung ist biologisch hochinteressant. Wir wissen, daß die experimentell auf verwandtschaftlich entfernt stehende Fremdwirte gesetzten Mallophagen nach kurzer Zeit eingehen und daß auch Läuse von Affen nach einer Mahlzeit auf dem Menschen sterben. Versuche, Mallophagen mit fremden Federn zu füttern, schlugen bei verwandtschaftlich weit entfernten Wirten fehl und waren auf nahe verwandten Wirten gewöhnlich erfolgreich. In ihrer alimentären Konstitution unterscheiden sich also die Mallophagen nicht von anderen Insekten, deren Speisezettel in der Regel an bestimmte Verwandtschaftsgruppen von Nährstoffen gebunden ist. Es sind immer nur vereinzelt Arten oder kleinere Gruppen (*Blattaria*, *Dermaptera*), welche auf Grund einer erweiterten Euryphagie ursprüngliche Wirts- oder, allgemein gesagt, Nahrungs-Treue durchbrechen und auf eine ganz andere Kost, auf einen verwandtschaftlich weit entfernten Wirt übergehen.

Atavistische Neigung zur Euryphagie oder richtiger euryphager Konstitution ist hier natürlich nicht als die einzige, sondern als eine der möglichen Erklärungen der weiten Sprünge in der hospitalen Verbreitung gemeint. Man darf ja nichts verallgemeinern, bevor jeder Einzelfall dieser Verbreitungsform untersucht und kritisch geprüft worden ist.

Die australischen *Boopiidae* sind morphologisch zweifellos mit den südamerikanischen Trimenoponiden verwandt, und ich glaube nicht, daß jemand die Übereinstimmungen im Bau dieser beiden Familien auf Konvergenzen zurückführen könnte. Die beiden Familien stammen entweder von einem gemeinsamen Ahnen, oder die eine ist von der anderen abzuleiten. Es ist dabei unwichtig, ob sie künftig als getrennte Familien oder als Unterfamilien einer Familie oder sonstwie geführt werden. Die taxonomische Auffassung der Systematiker ist, wie ich es (1957, 1958) näher erläutert habe, nicht deswegen schwankend, weil die Gruppen als solche künstlich seien, sondern weil unsere Arbeitsmethoden für richtige Rekonstruktion verwandtschaftlicher Beziehungen der Tiere unzulänglich sind. Der Typus der australischen *Boopiidae* wird immer von dem Typus der südamerikanischen *Trimenoponidae* so verschieden sein, wie ihn die Evolution bis heute geprägt hat, ganz gleich, wie wir diese Unterschiede klassifizieren. Die künftige Aufgabe der Systematiker wird es sein, zu klären, wie die Deszendenz der beiden Gruppen stattgefunden hat.

Während *Boopiidae* einen Ausbruch aus ihrer geographischen und hospitalen Sackgasse realisiert und zumindest mit einer Art eine weltweite Verbreitung erreicht haben, blieben die *Trimenoponidae* auf Südamerika beschränkt, wo sie auf Rodentien und Marsupialien leben. Ob ihnen durch die weltweite Verschleppung des Meerschweinchens nicht ein ähnlicher Sprung in die weite Welt gelingen wird wie den Boopiiden,

wird die Zukunft zeigen, bis zur Gegenwart sind die drei auf dem Meer-schweinchen lebenden Mallophagen, eine Gyropide, eine Gliricolide und eine Trimenoponide, auf keiner außersüdamerikanischen Wirtsart heimisch geworden.

Die meisten Trimenoponiden leben auf Rodentien, nur die Gattung *Cummingsia* lebt mit drei Arten auf Vertretern der Familien *Didelphidae* und *Caenolestidae* der südamerikanischen Beuteltiere

*Gliricolidae* leben nur in Südamerika und sind auf Rodentien beschränkt. Die andere rein südamerikanische Familie, die Gyropiden, lebt vorzugsweise auf Rodentien. Eine monotypische Gattung, *Macrogypopus dicotylis* (Macalister), lebt auf zwei Arten von Nabelschweinen (*Tayassuinae*) und eine Art der auf Rodentien reich differenzierten Gattung *Gypopus*, nämlich *G. aotophilus*, lebt auf drei Arten der auf Mittel- und Südamerika beschränkten Gattung der Nachtaffen *Aotes* (Fam. *Cebidae*).

Im südamerikanischen Kontinent fanden die Mallophagen eine ähnliche Sackgasse ihrer Verbreitung wie ihre Vetter in Australien. Sie fanden aber aus der südamerikanischen Sackgasse keinen Ausgang, vielleicht weil ihr Ausbreitungsdruck genug Gelegenheit fand, auf andere einheimische Tiere zu übersatteln. Der Fall *Macrogypopus dicotylis*, welcher bereits mit einem seiner Wirte, *Tayassu tajacu*, aus dem südamerikanischen Kontinent bis zu den südlichen Vereinigten Staaten Nordamerikas (Arkansas am unteren Mississippi) reicht, erscheint durchaus geeignet, dem Fall *Heterodoxus spiniger* ebenbürtig zu werden.

Die nahe Verwandtschaft der südamerikanischen *Trimenoponidae* mit den australischen *Boopiidae* wurde schon von HARRISON (1926) im Zusammenhang mit der Theorie der antarktischen Faunenbrücke erwähnt, aber nicht beweiskräftig genug gefunden. Das Vorkommen fossiler Beuteltiere in Europa legt natürlich auch andere Ausbreitungswege nahe.

Die Verbreitung der rezenten Mallophagen auf Vögeln spricht gegen eine streng parallele Differenzierung dieser Insekten und ihrer Wirte in dem Sinne, daß beide Stämme vom Urvogel und der Urmallophage streng zusammengehalten hätten und die Differenzierung der Mallophagen ursächlich mit derjenigen ihrer Wirte verbunden wäre. Eine derartig strenge Parallelie der Differenzierung der Mallophagen ist schon rein theoretisch nicht denkbar, wenn wir den Standpunkt ihrer Abstammung von Corrodentien nicht verlassen wollen. Die Mallophagen konnten natürlich nicht mit einem Mutationsschritt aus den freilebenden Corrodentien zu streng wirtstreuem Epizoen geworden sein. Übrigens sprechen zahlreiche Beispiele der Wirtsverbreitung der Mallophagen gegen eine derartige Parallelie der Differenzierung, denn z. B. die Mallo-

phagen der *Struthionidae* und *Rheidae*, welche für die phylogenetisch ältesten Vertreter der Vögel gehalten werden, gehören durchaus nicht zu den primitiveren, sondern zu den hochdifferenzierten Mallophagen. Ähnlich verhält es sich mit den Mallophagen der *Apterygidae*, von welchen bisher nur einige wenige Arten der hoch differenzierten Unterordnung *Ischnocera* bekanntgeworden sind.

Das alles schließt natürlich nicht aus, daß sich in der geologisch jüngeren Zeit eine parallele Entwicklungsrichtung zwischen den Mallophagen und den jüngeren Ästen der Vögel und Säugetiere angebahnt hat. Denn man muß sich denken, daß mit dem Fortschreiten der Wirtstreue die Möglichkeit des Umsatteln auf Fremdwirte verringert wurde, daß also die jungen und jüngsten Mallophagen, Arten wie Artengruppen, mehr und mehr an ihre Wirte oder Wirtsgruppen gebunden werden.

#### D. Die Theorie der verzögerten Evolution der Mallophagen

Den bisher einzigen Versuch, die wirtstreue Verbreitung von Mallophagen ursächlich zu erklären, hat KELLOGG (1896) gemacht. Seine Theorie der im Vergleich mit ihren Wirten verzögerten Evolution (= Differenzierung) der Mallophagen wurde später auf *wirtsuntreue* Verbreitung dieser Insekten ausgedehnt und zu einem "clue to bird phylogeny" ausgebaut.

Daß dieser Theorie zumindest für den Durchschnitt der Mallophagen keine Geltung zukommt, habe ich an Hand des errechneten, auf die Vögel bezogenen Differenzierungsindex nachgewiesen (v. KÉLER 1957). Wenn nämlich die Evolution der Mallophagen langsamer als diejenige der Vögel vor sich gehen würde, müßte die Zahl der Mallophagenarten kleiner sein als die der von ihnen bewohnten Vögel. Es sind aber rund um 50% mehr Arten von Mallophagen als von Vögeln (Wirtsvögeln) bekannt. Der Differenzierungsindex der Vogelmallophagen, auf Wirtsvögel = 1,0 bezogen, beträgt 1,5 und beweist, daß die Vogelmallophagen im Durchschnitt eine um 50% höhere Differenzierungsrate hatten als die Vögel.

Evolution oder richtiger stammesgeschichtliche Differenzierung der Organismen ist ein biologischer Vorgang, dessen Ausgangspunkt in der Mutabilität des Genotyps liegt. Es ist bewiesen, daß die Mutabilität, karyosomale oder plasmatische, die einzige reale Ursache der ganzen Differenzierung der organischen Welt ist. Alle anderen Faktoren, sowohl exo- als auch endogene, die häufig als Ursachen der Differenzierung betrachtet werden, können die Mutabilität nur sekundär beeinflussen, indem sie entweder die Mutationsrate verändern (z.B. Temperaturschocks, Röntgenstrahlen) oder eine Auswahl unter den bereits

fertigen Mutanten treffen, mit anderen Worten, die an sich richtungslose Mutabilität in bestimmte, vom Zusammenspiel der Außenfaktoren mit der Reaktionsnorm der Tiere diktierte morphologische und physiologische Richtung lenken. Da es also völlig gleich ist, ob ein Organismus ein Bacillus oder ein Vogel ist, denn alle Tiere (und Pflanzen) unterliegen ja demselben genetischen Differenzierungs- (Evolutions-) Gesetz, sind die Differenzierungsgeschwindigkeiten von Mallophagen und ihren Wirten durchaus adäquat und vergleichbar. Rein theoretisch ist also eine Verzögerung oder Beschleunigung der Differenzierung der einen Tiergruppe im Vergleich mit einer anderen möglich und wäre auch mathematisch zu berechnen. Eine exakte Methode für die Berechnung der Differenzierungsgeschwindigkeit, die ja im Grunde auf der Höhe der in gewissen Fällen schon exakt bestimmbarer Mutabilitätsrate beruht, ist Frage der Zeit. Der von mir (1957) eingeführte Differenzierungsindex (DI) mißt nicht die Mutationsrate, sondern den rezenten Enderfolg der stammesgeschichtlichen Differenzierung und vergleicht diese Enderfolge bei Mallophagen und ihren Wirtstieren. Im DI ist also das ganze vergangene Schicksal der Mutanten, ihr gutes Gedeihen wie ihr Aussterben, mit einbegriffen. Daß das Gedeihen und Sterben der Mutanten in beiden Tiergruppen verschiedene und auch zeitlich wechselnde Werte haben konnte, hat auf die Vergleichbarkeit der beiden DI keinen oder zumindest praktisch keinen Einfluß.

Die Theorie der verzögerten Evolution der Mallophagen ist, wie wir gesehen haben, auf der Annahme begründet worden, daß die Umwelt der Mallophagen, d.h. die Faktoren des Feder- und Haarkleides, bei allen Vögeln und Säugetieren annähernd gleich sind. Ob das für alle Eigenschaften dieser Umwelt zutrifft, wissen wir nicht, es ist aber bekannt, daß die Temperatur, einer der wichtigsten Faktoren dieser Lebensräume, sowohl bei Vögeln als auch bei Säugern annähernd konstant ist und bei Vögeln zwischen 39° und 45°C, bei Säugetieren zwischen 25° und 41°C schwankt. Diese Schwankung bewegt sich bei Vögeln in den Grenzen der jährlichen Amplitude des Tropengürtels (5°C), bei Säugetieren in den Grenzen der jährlichen Amplitude des südlichen gemäßigten Klimagürtels (15°C, z. B. im Mittelmeergebiet). Es ist durchaus möglich, daß auch andere Faktoren des Gefieders und des Haarkleides der Wirtstiere von Mallophagen in ähnlich engen Grenzen variieren und somit tatsächlich als sehr eintönig betrachtet werden können. Die geringe Amplitude der Faktoren des Hautkleides müßte auch für die stammesgeschichtliche Vergangenheit der Vögel und Säugetiere in dem Sinne gelten, daß sich diese Faktoren nicht parallel mit der fortschreitenden Differenzierung der Tiere geändert haben, sondern im heutigen Hautkleid annähernd die gleichen geblieben sind wie sie zur Kreidezeit waren.

STRESEMANN (1933) schreibt, daß im Gefieder der mesozoischen Vögel „wohl grundsätzlich dieselben Verhältnisse wie bei den rezenten Flugvögeln“ geherrscht haben. Das bekräftigt die obige Ansicht von der Konstanz der Grundeigenschaften des Hautkleides der Vögel (und wahrscheinlich auch der Säugetiere) sowohl im gegenwärtigen Zustande der Evolution als auch im zeitlichen Verlauf des stammesgeschichtlichen Differenzierungsgeschehens.

Wenn wir nun diese Grundforderung der Theorie der verzögerten Evolution der Mallophagen als bestätigt finden und annehmen müssen, daß sich die Umwelt der Mallophagen seit Kreide nicht grundsätzlich geändert hat, müssen wir uns fragen, wie der hohe Differenzierungsindex der Vogelmallophagen zu erklären ist. Vielleicht reagieren die Mallophagen auf viel geringere Unterschiede in der arteigenen Beschaffenheit des Hautkleides ihrer Wirte, als wir sie wahrzunehmen imstande sind? Die phänotypisch realisierte, gegenwärtig tatsächlich vorhandene Differenzierung der Mallophagen mit ihrem  $DI = 1,5$  ist eine reale Tatsache und Erfolg der Zusammenwirkung in erster Linie zweier Evolutionsfaktoren, nämlich der endogenen Mutabilität und der exogenen Selektion. Da die Mallophagen im Hautkleid ihrer Wirte leben und sterben, müssen wir in diesem nach den Selektionsfaktoren suchen, auch wenn sie uns, einschließlich der arteigenen Unterschiede des Hautkleides, so geringfügig erscheinen. Oder wir müßten annehmen, daß die Mallophagen auf andere Faktoren des Wirtskörpers als die ihres Hautkleides ansprechen, was sehr unwahrscheinlich erscheint, weil die Mallophagen mit wenigen Ausnahmen außerhalb des eigentlichen Wirtskörpers, dicht an der Oberfläche seiner Haut oder in einiger Entfernung von der Haut, im Gefieder oder im Haar leben. Außerdem sitzen doch die Hauptunterschiede der Arten von Vögeln in der Beschaffenheit und Färbung des Gefieders, was auch dafür spricht, daß zumindest bei Vogelmallophagen der Sitz ihrer Selektionsfaktoren im Gefieder zu suchen ist. Bei Säugetieren ist das nun etwas anders, weil hier die Artunterschiede nicht vornehmlich in der Behaarung liegen, welche bei verwandten Arten oft kaum zu unterscheiden ist, sondern mehr auf die inneren Organe, vor allem auf das Knochen skelet (Zähne) verlagert worden ist. Bei Säugetiermallophagen könnte man also noch eher eine durch die Gleichförmigkeit des Haares verzögerte Evolution erwarten. Der von mir (1957) berechnete empirische Differenzierungsindex der Säugetiermallophagen  $DI = 0,8$  würde damit in Einklang stehen und für eine um etwa  $\frac{1}{5}$  verzögerte Evolution dieser Parasiten im Vergleich mit ihren Wirtssäugetieren sprechen.

Verzögerte Evolution der Mallophagen müssen wir jedenfalls auf die jüngste Zeit der Stammesgeschichte beschränken, weil sie ja erst

einsetzen konnte, wenn diese Insekten phagisch oder lokomotorisch oder beiderseits bis zur monohospitalen Verbreitung eingeschränkt worden sind. Solange ihnen nämlich noch irgend ein Mittel oder die Fähigkeit zur Ausbreitung auf andere Wirte zur Verfügung stand, waren sie ja nicht auf passive Ausbreitung im Wege der verzögerten Evolution angewiesen, obwohl es theoretisch denkbar ist, daß beide Ausbreitungswege nebeneinander benutzt werden konnten. Es konnte ja innerhalb einer Wirtsart Populationen gegeben haben, die viel miteinander und mit verwandten Arten verkehrten, neben solchen, die in völliger Isolation mutativ gespalten, dann räumlich getrennt und zu zwei Arten geworden sind. Ein und dieselbe Mallophagenart konnte sich im ersten Fall auf andere Arten aktiv ausbreiten, während sie im zweiten Fall durch verzögerte Evolution auf eine verwandte Art gekommen ist.

A. a. O. (1957) habe ich bereits darauf aufmerksam gemacht, daß die Mallophagen in einem Biotop leben, dessen Temperatur rund doppelt so hoch ist wie die mittlere Jahrestemperatur des Tropengürtels. Die induktive Wirkung der veränderten Umgebungstemperatur, vor allem die der Temperaturschocks auf die Mutationsrate und den Mutationsmodus (mehr Chromosomen- als Genmutationen), ist genetisch bewiesen. Im Falle der Biotopänderung der Mallophagen haben wir kaum mit dauernden Temperaturschocks zu rechnen, obwohl diese in den Einzelfällen der Stammesgeschichte der Mallophagen durchaus denkbar sind, sondern wir müssen eher eine allmähliche Umstellung der Organismen auf die höhere Umgebungstemperatur annehmen. Dabei ist die Zeitdauer der höheren Temperaturwirkung wahrscheinlich dem Temperaturschock an Mutationseffekt gleichzusetzen. Jedenfalls liegt es nahe, anzunehmen, daß die Umstellung der Mallophagen auf viel höhere Umgebungstemperatur die erste Ursache der erhöhten Differenzierungsrate gewesen ist. Der hohe absolute Wert der Temperatur regt die Mutabilität an, seine Amplitude selektioniert.

Die von der Theorie der verzögerten Evolution vorausgesetzte gleichmäßige Umwelt aller Mallophagen wird durch die Annahme des obigen auf einen bestimmten Evolutionsabschnitt ausgedehnten Temperaturschocks nicht berührt, denn die rezenten Mallophagen sind bestimmt zum Teil in den neuen, auf höhere Temperatur bereits umgestellten und in dieser und jeder anderen Hinsicht ausgeglichenen Biotopen entstanden. So ist es also durchaus möglich, daß wir es je nach dem phylogenetischen Alter der uns gegenwärtig vorliegenden Arten hinsichtlich ihrer Differenzierungsrate mit unterschiedlichen Formen zu tun haben in dem Sinne, daß die einen die hohe Differenzierungsrate ihrer Vorfahren bis heute behalten, die anderen aber diese bereits unter der Wirkung der gleichmäßigen Lebensbedingungen herabgesetzt haben.

Eine monotone Umwelt, wie die des Gefieders verwandter Vögel (in ein und derselben Nische), gibt bestimmt ebensowenig Anreiz zur Differenzierung wie alle anderen eintönigen Biotope des freien Lebensraumes, wie z.B. Wüsten, Steppen, Polargebiete usw. Wie ist also anders als durch verzögerte Evolution zu erklären, daß eine Mallophagenart oft bi- oder oligohospital in einem bestimmten Wirtsverwandtschaftskreis verbreitet ist? Wir finden, daß die Mallophagen gegenwärtig nicht gern auf Fremdwirte übergehen, wenn das einige Arten zweifellos, sei es in der künstlichen Übertragung, sei es in Zwingern (z.B. *Struthiolipeurus struthionis* auf *Rhea*, aber nicht umgekehrt), tun. Wir müssen annehmen, daß die Mallophagen nicht immer so streng wirtstreu gewesen waren, sondern in früheren Zeitaltern ihrer Stammesgeschichte mehr Freiheit in der Wirtswahl besaßen. Ich habe schon früher (1957) darauf hingewiesen, daß die Wirtstreu der Mallophagen verhältnismäßig jungen Alters ist und daß diese Insekten wahrscheinlich noch tief in das Tertiär hinein, zum Teil vielleicht noch länger, recht große Bewegungsfreiheit in der Wirtswahl hatten und daß sich ihre Populationen miteinander frei oder zumindest freier als heute kreuzen konnten. Es ist durchaus möglich, daß der Übergang ein und derselben Mallophagenart auf zwei oder mehrere Wirtsarten in einer mehr oder weniger weit zurückliegenden Zeit erfolgt ist, in welcher die betreffende Art biologisch besser als heute für Überwanderungen und für das Umpassen an Fremdwirte ausgerüstet war.

Die verzögerte Evolution ist in Einzelfällen durchaus möglich, muß aber auf jüngste Arten beschränkt werden, deren Wirtstreu so hochgradig geworden ist, daß sie weder morphologisch noch physiologisch mehr befähigt sind, sich auf Fremdwirten anzusiedeln. In diesen Fällen ist es möglich, daß eine Art in den gleichförmigen Umweltbedingungen des Hautkleides ihres Wirtes keinen äußeren Anreiz zur erhöhten Mutabilitätsrate bekommt und durch Inzucht so weit homozygot wird, daß sie über die Spaltung ihrer Wirtspopulation hinaus spezifisch unverändert bleibt und sich passiv bi- oder oligohospital verbreitet. Bei dem allgemein hohen Grad der Differenzierung der Mallophagen, den wir oben und a. a. O. (1957) kennengelernt haben, kann keine Rede von einer ausgedehnteren Wirkung der Monotonie (kleine Amplitude) des Hautkleides der Wirte auf die Differenzierung der Mallophagen sein.

KELLOGG begründete übrigens seine Hypothese der verzögerten Evolution der Mallophagen sehr schwach, wenn er annahm, daß z.B. *Fulica americana* und *F. atra* artgleiche Mallophagen beherbergen. Ihre konzeptionspezifische Natur ist bis heute nicht eindeutig bewiesen. KELLOGG hat zwar mehrere amerikanische Exemplare dieser und anderer Mallophagen,

die er auf Grund von Beschreibungen und Abbildungen (NITZSCH-GIEBEL 1874 und PIAGET 1880 und 1885) zu europäischen Arten bestimmt hatte, mit nach Europa genommen und sie hier, vermutlich im British Museum und im Leydener Museum, mit den Typen verglichen (KELLOGG 1899, S. 39), weil ihm ganz richtig die einwandfreie Feststellung der Artgleichheit dieser Vikarianten sehr wichtig erschien, aber wir wissen heute, was man von einem flüchtigen Typenvergleich in schwierigen Fragen der nahen Verwandtschaft von Mallophagen halten muß.

Wenn wir also bis heute keine absolut sicheren Beweise für eine diskontinuierlich bi- oder oligohospitale Verbreitung der Mallophagen-Arten beiderseits des Nordatlantik besitzen, so können wir doch an Hand unserer Erfahrung die Möglichkeit einer verzögerten Evolution in kontinuierlicher Form annehmen. Die von KELLOGG (1896) aufgezählten Beispiele der transatlantischen Verbreitung von Mallophagen beziehen sich übrigens auf 8 Arten, nämlich *Docophorus pertusus* N., *Nirmus signatus* Pg., *N. pileus* N., *Lipeurus forficulatus* N., *L. toxoceros* N., *Laemobothrion atrum* N., *Menopon titan* Pg. und *M. tridens* N., welche alle auf weltweit verbreiteten Wasservögeln leben. Die übrigen von KELLOGG in Nordamerika gefundenen europäischen Arten von Mallophagen stammen von Vögeln, die auf beiden Kontinenten vertreten sind und die KELLOGG vielleicht nur zufällig mal auf anderen, rein amerikanischen Vogelarten angetroffen hat. Ob es sich damit so oder anders verhält, müssen eingehende zukünftige Studien erweisen. Das Grundproblem der verzögerten Evolution ist von dem Ausgang dieser Studien allein nicht abhängig, es muß vielmehr auf einer breiteren Basis des eingehenden Studiums bi- und oligohospital verbreiteter Mallophagen erörtert werden.

Zum Schluß dieses Kapitels wäre noch notwendig, auf die reziproke Variabilität der Mutationsraten der Mallophagen und ihrer Wirte hinzuweisen, die ich (1957) erörtert habe. Es ist außerordentlich wichtig, daß sich der Systematiker diese Möglichkeit immer vor Augen hält. Eine hochmutable Mallophagenart auf einer wenig mutablen Wirtsart oder Wirtsgruppe bringt es bald zu einer Sättigung der Wirtsart mit zahlreichen Arten von Mallophagen, wie das z.B. bei den Tinamiden der Fall ist, wo nicht selten ein Dutzend Arten auf einer Vogelart leben. Der dabei steigende Dispersionsdruck fördert die Umsiedlung auf andere Wirtspopulationen und Wirtsarten. Andererseits wird eine Mallophagenart mit niedrigem Mutationsdruck auf einer hochmutablen Wirtsart unter der Wirkung des Unterdruckes noch sessiler, isolierter werden, während der Vogel nach und nach in Arten spaltet, die alle die gleiche Mallophagenart sozusagen erben werden.

### E. Verbreitung von Mallophagen als Indikator der Verwandtschaft ihrer Wirtstiere

Es ist nun die Frage zu beantworten, ob und inwiefern aus der hospitalen und geographischen Verbreitung von Mallophagen Rückschlüsse auf die Verwandtschaftsbeziehungen ihrer Wirte gezogen werden können.

Es muß zunächst vorausgeschickt werden, daß diese Frage nicht so zu verstehen ist, daß die Mallophagen im Sinne der Theorie der verzögerten Evolution an die stammesgeschichtliche Differenzierung ihrer Wirte gebunden wären und daß ihre gegenwärtig im Grunde wirtstreue Verbreitung als Folge einer absoluten phylogenetischen Parallele mit dem  $DI = 1$  zu verstehen sei. Die von der Theorie der verzögerten Evolution geforderte Bindung der Mallophagen an ihre Wirte konnte erst im Endstadium der hospitalen Spezialisierung, also erst bei den etwa Ende Tertiär oder im Diluvium entstandenen gegenwärtig lebenden Arten, begonnen haben. Bei vielen gegenwärtig lebenden Arten ist diese Bindung bisher entweder noch nicht eingetreten, oder sie beginnt sich erst durchzusetzen. Es gibt noch heute Amblyceren, die, aktiv von Nest zu Nest über das Geäst der Bäume wandernd, ihren neuen Wirt aufsuchen. Und es gab in der frühen Stammesgeschichte der Mallophagen einmal nur Formen, die, frei und quer durch den interhospitalen Raum der geographischen Umwelt wandernd, ihren neuen Wirt aktiv suchten. Die verzögerte Evolution ist eine notwendige Konsequenz der monohospitalen Spezialisierung, bei der eine Mallophagenart überhaupt nicht mehr befähigt ist, ihr Leben auf einer anderen als der angeborenen Wirtsart zu fristen. Erst wenn dieses Stadium der höchstgradigen Spezialisierung erreicht ist, ist die Mallophagenart so an den Wirt gebunden, daß sie keine andere Möglichkeit hat, auf eine andere Wirtsart zu geraten und sich dort zu behaupten, als im Wege der Aufteilung der eigenen Wirtsart in zwei oder mehrere neue Arten. Bei dieser *automatischen*<sup>1</sup> Ausbreitung wird die Mallophagenart wahrscheinlich noch lange nach der spezifischen Trennung der Wirtspopulationen unverändert bleiben, so daß man in diesem Fall mit Recht von einer verzögerten Evolution sprechen kann. Mir ist im Augenblick keine Mallophagenart bekannt, von der ich mit einiger Wahrscheinlichkeit sagen könnte, sie stünde unter der Wirkung der verzögerten Evolution. Wir haben bisher keine Methode, die uns Fälle der oligohospitalen Verbreitung nach ihrem

<sup>1</sup> Die Wirtswahl (Wohnortswahl) erfolgt bei den Mallophagen *passiv* durch direkten oder indirekten Kontakt der Wirte, seltener *aktiv*, durch Aufsuchen des neuen Wirtes auf dem Wege über den interhospitalen Raum. Zum Unterschied von diesen beiden instinktmäßigen, vom Tier selbst ausgehenden Handlungen, bezeichne ich den vom Tier unabhängigen, auf dem Wege der Wirtsspaltung erfolgten Wirtswechsel als *automatisch*.

Zustandekommen durch Umsiedlung oder durch verzögerte Evolution zu trennen erlaubte.

Die Mallophagen haben sich im Grunde nie anders verhalten als andere Tiere. Sie fraßen und fressen immer das, was ihnen ihre Sinne als bekömmlich signalisieren, sie liefen und laufen immer auf dem Boden, welcher ihren Ortswechselorganen am besten entsprach und entspricht, d. h. auf dem sie sich sicher bewegen und erfolgreich festhalten können. Sie haben ihre eigene endogene Mutabilität. Ihre Mutanten werden von den Faktoren des Hautkleides ihrer Wirte selektioniert, d. h. in adaptive Richtung geleitet oder gezüchtet. In dieser adaptiven Selektionierung durch die wirtseigenen Faktoren des Hautkleides liegt die Wurzel der bekannten (s. oben) Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den Mallophagen bestimmter Wirte oder Wirtsgruppen. Bei den gegenwärtig lebenden Mallophagen, die ja zum Teil bereits im Zustande einer hochgradigen Wirtstreue entstanden sind, wird die Ähnlichkeit der Mallophagen verschiedener Wirte gewöhnlich für die nähere Verwandtschaft dieser sprechen oder diese sogar beweisen, und zwar aus oben diskutierten biologischen und nicht phylogenetischen Gründen einer Wohnortswahl innerhalb nächster Verwandter des angeborenen Wirtes. Die Ähnlichkeit der Mallophagen verschiedener Wirte kann aber sehr häufig täuschen, weil ja ihre Mutanten von den Faktoren des Hautkleides des Wirtes in die adaptive Richtung selektioniert werden. Es kann leicht vorkommen, daß äußerlich sehr ähnliche, auf den ersten Blick kongenerische Arten auf gleichen oder gänzlich verschiedenen Vögeln wohnen. So hat sich z. B. *Splendoroffula theresae* von *Corythairoides concolor* (*Musophagidae*) nach genauer Gegenüberstellung mit ihren auf derselben Vogelfamilie parasitierenden Gattungsgenossen als ein Zuzügler von den Phasianiden herausgestellt, der sich adaptiv so stark an *Splendoroffula* genähert hat, daß seine fremde Herkunft nur noch am Penis und einigen anderen versteckten Merkmalen erkannt werden konnte. Die Art ist vom Verfasser generisch trotz der großen äußerlichen Ähnlichkeit mit *Splendoroffula* als *Splendopeurus* abgetrennt worden. Ähnliche, wahrscheinlich nicht so leicht festzustellende Fälle einer adaptiven Anähnlichung der Zuwanderer an generisch nächstverwandte Autochthonen sind bei den Mallophagen wahrscheinlich häufiger, werden aber gewöhnlich als kongenerisch aufgefaßt. Eine vom Verfasser neulich durchgeführte Untersuchung der *Anatoecus*-Arten von Anatiden und Phoenicopteriden hat gezeigt, daß die auf Flamingos lebenden Arten mit denen der *Anatidae* trotz ihrer großen Ähnlichkeit nicht kongenerisch sind. Ähnliches ist von den *Rallicola*-Arten der Kiwis, Rallen usw. zu erwarten. Eines geht daraus mit Sicherheit hervor, daß wir noch lange nicht so weit mit der Morphologie und Systematik der Mallophagen vertraut sind, um

daraus gewagte Schlüsse auf die Systematik ihrer Wirtstiere zu ziehen und diese zu korrigieren.

Viel Kopfzerbrechen bereitete die geographische Verbreitung der *Boopiidae*, *Trimenoponidae*, *Gyropidae* und *Gliricolidae*, die ich schon oben gestreift habe. Es ist höchst wahrscheinlich, daß diese Gruppen in Südamerika entstanden sind und sich dort aus einem gemeinsamen Stamm herausdifferenziert haben. Die Boopiiden sind vielleicht in statu nascendi nach Australien gekommen, während ihre amerikanischen oder unterwegs gewesenen Stammeltern, die vielleicht noch Nagerbewohner auf dem antarktischen Kontinent waren, ausgestorben sind, ohne ihren potentiell vielgestaltigen Genotypus weiter fortgepflanzt zu haben. Daß die Trimenoponiden heute Nagerparasiten mit Neigung für Beuteltiere sind, spricht dafür, daß ihre Ahnen reine Nagetierbewohner waren und daß sich die Gyropiden und Gliricoliden aus ihrem Stamm abgezweigt haben, noch ehe in ihm die voradaptive Neigung für die Beuteltiere genotypisch fixiert worden ist, sonst hätten *Gyropidae* und *Gliricolidae* diese Neigung auch geerbt. Sie haben aber neue, ganz andere Neigungen entwickelt, nämlich die Gyropiden für Affen und Schweine, während die Gliricoliden den Nagern, soweit bisher bekannt, treu geblieben sind. Eine Verbindung zwischen Südamerika und Australien, für deren Existenz nicht nur die Verbreitung der Beuteltiere, sondern auch die gewisser Frösche (*Leptodactylidae*) und ihrer Infusorien (*Zelleriella*) sowie einiger Fische und Insekten (Käfer usw.) sprechen, ist bis heute hypothetisch.

Die Verbreitung der Gattung *Struthiolipeurus*, welche in Afrika auf dem Strauß mit einer Art und in Südamerika auf dem Nandu und dem Darwinstrauß mit vier Arten lebt, wird an anderer Stelle im Zusammenhang mit taxonomischen Fragen erörtert. Hier möchte ich nur bemerken, daß alle fünf Arten bestimmt kongenerisch sind und sich zum Teil so wenig voneinander unterscheiden, daß zwei von ihnen in den bisherigen Literaturberichten stets miteinander verwechselt wurden. Die australische, monotypisch auf Emu lebende Gattung *Dahlehornia* ist von *Struthiolipeurus* jedenfalls generisch verschieden.

Da also die Mallophagen in ihrer Differenzierung von den Faktoren des Hautkleides ihrer Wirte selektioniert werden, was zu einer deutlichen phylogenetischen Parallelie führen mußte, so lassen sich aus der Ähnlichkeit (= Verwandtschaft) der Mallophagen zweifellos Schlüsse auf die Verwandtschaft der Wirte ziehen. Das allerdings nur unter der Voraussetzung einer genauen und allseitigen Kenntnis der in Frage kommenden Mallophagen, welche heute noch viel zu wünschen übrig läßt.

Während die Verbreitung der Mallophagen innerhalb offensichtlich verwandter Wirtskreise nach den vorstehenden Bemerkungen ziemlich

verständlich sein dürfte, erscheint es völlig ausgeschlossen, aus der wirtsuntreuen, heterohospitalen Verbreitung dieser Insekten irgendwelche Schlüsse auf, geschweige denn Beweise für bestimmte verborgene Verwandtschaftsbeziehungen der Wirtstiere ziehen oder aufstellen zu wollen. Es ist dabei völlig unwichtig, ob eine, zwei, drei oder mehrere parallele Gattungsformen dieser Insekten auf den zur Debatte stehenden Wirtsarten auftreten. Die wirtsuntreue Verbreitung der Mallophagen ist auf keinen Fall ein "clue to bird phylogeny", sie kann höchstens im Sinne HARRISON'S als unverbindlicher Wink dienen, entweder bei den Wirten oder bei den Mallophagen nach der Ursache dieser Parallelität zu suchen.

Zum Schluß dieser Abhandlung sei es mir erlaubt, zu bemerken, daß sich nach meiner Ansicht die Mallophagen im Grunde an die Verwandtschaftsgruppen ihrer Wirte halten und in ihrer ganzen Stammesgeschichte auch hielten, genau wie es ihre frei lebenden pflanzenfressenden Genossen aus anderen Insektenordnungen tun und immer taten. Aus dieser allgemeinen und phylogenetisch fundierten Wirtstreue ergab sich die bekannte Parallelität zwischen den Mallophagen und ihren Wirten. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß sich die Ausbreitungswege der Mallophagen während ihrer ganzen Stammesgeschichte nicht selten mit den Verwandtschaftslinien ihrer Wirte kreuzten. Es ist grundverkehrt, die Endergebnisse dieser Kreuzungen voreilig für die Verwandtschaftsforschung der Wirtstiere oder der Mallophagen auszuwerten.

#### Literatur

- ALEXEIEFF, A.: Quelques remarques à propos de la spécificité parasitaire. Zool. Anz. **41**, 17—20 (1912). — ASS, M. JA.: FUHRMANN'S Regel (phylogenetische Beziehungen zwischen den Parasiten und ihren Wirten). Tr. Leningr. Obsč. Estestvoisp. **67**, 8—17 (1938). — BOETTICHER, V. V., u. WD. EICHLER: Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik. I. Die *Acidoproctidae* der *Anseres*. Zool. Garten, N.F. **19**, 121—126 (1952). — Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik. II. Die Verteilung der *Degeeriellidae* und *Falcolipeuridae* bei den *Accipitres*. Biol. Zbl. **73**, 212—221 (1954). — BURNETT, W. J.: On the relation of the distribution of lice to the different faunas. Proc. Amer. Ass. Adv. Sci. **4**, 133—138 (1850). — The external parasites of warm-blooded animals. Proc. Boston Soc. nat. Hist. **3**, 240 (1851). — Observations on the relations of the order of parasites (lice) to the different faunas. Proc. Boston Soc. nat. Hist. **3**, 324—326 (1851). CLAY, TH.: Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. Evolution **3**, 279—299 (1949). — CORBET, G. B.: The phoresy of Mallophaga in a population of *Ornithomyia fringillina* Curtis. Ent. mo. Mag., IV. ser. Nr 198, 207—211 (1957). — EICHLER, WD.: Ausgewählte Beispiele über die verschiedenen Beziehungen zwischen Vögeln und ihren Außenparasiten. J. Ornith. **87**, 184—185 (1939). — Geographische und ökologische Probleme bei ektoparasitischen Insekten. Verh. 7. Internat. Kongr. Entom. **2**, 1086—1096 (1939). — Wirtsspezifität und stammesgeschichtliche Gleichläufigkeit (Fahrenholzsche Regel) bei Parasiten im allgemeinen und bei Mallophagen im besonderen. Zool. Anz. **132**, 254—262 (1940). —

Korrelation in der Stammesentwicklung von Wirten und Parasiten. Z. Parasitenk. **12**, 94 (1941). — Ektoparasiten bei Wirbeltieren. Biologie **10**, 49—56 (1941). — Untersuchungen zur Epidemiologie von Außenparasiten. III. Außenwelteinflüsse und Epiklima in ihrer Wirkung auf die Verbreitung von Ektoparasiten. Arch. Tierheilk. **77**, 45—51 (1941). — Die Entfaltungsregel und andere Gesetzmäßigkeiten in den parasito-genetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten. Zool. Anz. **137**, 77—83 (1942). — Kurzer Beitrag zur Terminologie des Wirt-Parasit-Verhältnisses, insbesondere der Wirtsspezifität. Zool. Anz. **140**, 32 (1942). — Untersuchungen zur Epidemiologie der Außenparasiten. V. Übertragungsmöglichkeiten für flugunfähige Ektoparasiten. Arch. wiss. prakt. Tierheilk. **79**, 309—319 (1944). — Probleme der Mallophagenforschung. Vögel der Heimat **16**, 205—217 (1946). — In memoriam HEINRICH FAHRENHOLZ — dem verdienten deutschen Läusepezialisten zur Erinnerung. Anz. Schädlingsk. **21**, 78—79 (1948). — „Artspezifität“ bei Rändemilben und anderen Ektoparasiten. Zbl. Bakt., I. Abt. Orig. **152**, 599—604 (1948). — Evolutionsfragen der Wirtsspezifität. Biol. Zbl. **67**, 373—406 (1948). — Some rules in ectoparasitism. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. XII **1**, 588—598 (1949). — Die Bedeutung von H. FAHRENHOLZ (+) für die Läuseforschung. Z. hyg. Zool. **38**, 326—337 (1950). — Entwicklung der Fragestellung in der Parasitologie. Mh. Vet.-Med. **6**, 478—482 (1951). — Die Bedeutung der Mallophagenforschung für die Ornithologie unter dem Gesichtspunkte einer Kriterienkritik der aviparasitologischen Phyleto-diagnostik. Wiss. Z. Univ. Leipzig 1951/52, S. 77—80 (1952). — Grenzfälle der Parasitendifferenzierung. III. Klippschliefer-Haarlinge. Mh. Vet.-Med. **7**, 35—36 (1952). — Ein Haarling mit eigenartiger wirtlicher und geographischer Verbreitung. Z. Säugetierk. **17**, 171 (1953). — Mallophagen in Vogelnestern. Vogelwarte **16**, 170—173 (1953). — Wirtsspezifität der Parasiten und Evolution der Wirte. Acta XI. Congr. Internat. Ornith. 1954, S. 303—308. 1955. — Federlinge. Neue Brehm-Bücherei Nr 186, 1956. — Wirtsspezifität und Evolution. Vortr. der 2. Parasit. Arbeitstag. 1954, Berlin. 1956. — EWING, H. E.: On the taxonomy, biology and distribution of the biting lice of the family *Gyropidae*. Proc. U.S. nat. Mus. **63**, Art. 24, 1—42 (1924). — Lice from human mummies. Science **9**, 389—390 (1924). — A revision of the american lice of the genus *Pediculus*, together with a consideration of the significance of their geographical and host distribution. Proc. U.S. nat. Mus. **68**, Art. 19, 1—30 (1926). — The taxonomy and host-relationship of the biting lice of the genera *Dennyus* and *Eureum*, including the descriptions of a new genus, subgenus and four new species. Proc. U.S. nat. Mus. **77**, Art. 20, 1—16 (1930). — Some peculiar relationship between ectoparasites and their hosts. Amer. Naturalist **77**, 365—373 (1933). — FAHRENHOLZ, H.: Aus dem Myobien-Nachlaß des Herrn POPPE-VEGESACK. Abh. nat. Ver. Bremen **19**, 359—370 (1908). — Ektoparasiten und Abstammungslehre. Zool. Anz. **41**, 371—374 (1913). — FUHRMANN, O.: Die Cestoden der Vögel. Zool. Jb., Abt. Suppl. **10**, 1908. — HARRISON, L.: The taxonomic value of certain parasites. Ann. Rep. Sydney Univ. Sec. Soc. 1911/1912 (1911). — The *Mallophaga* as a possible clue to bird phylogeny. Aust. Zool. **1**, 7—11 (1914). — *Mallophaga* from *Apteryx*, and their significance, with a note on the genus *Rallicola*. Parasitology **8**, 88—100 (1915). — The relation of the phylogeny of the parasite to that of the host. Rep. Brit. Ass. Adv. Sec., Abstract (1915). — Bird parasites and bird phylogeny. Ibis, Ser. X **4**, 254—263 (1916). — On the mallophagan family *Trimenoponidae*; with a description of a new genus and species from an american marsupial. Aust. Zool. **2**, 154—158 (1922). — The migration route of the australian marsupial fauna. Aust. Zool. **3**, 247—263 (1924). — Crucial evidence for antarctic radiation. Amer. Naturalist **60**, 374—383 (1926). — The composition and origin of the australian

fauna, with special reference to the WEGENER hypothesis. Rep. Aust. Ass. Adv. Sec. **18**, 332—396 (1926). — Host and parasite. Presidential address. Proc. linn. Soc. N.S. Wales **35**, IX—XXXI (1928). — HARRISON, L., and T. H. JOHNSTON: *Mallophaga* from Marsupials. I. Parasitology **8**, 338—358 (1916). — HASE, A.: Parasitismus der Tiere. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 7, S. 733—750. 1932. — HOPKINS, G. H. E.: The *Mallophaga* as an aid to the classification of birds. Ibis **6**, 94—106 (1942). — The host-associations of the lice of mammals. Proc. zool. Soc. Lond. **119**, 387—604 (1949). — IHERING, H. v.: On the ancient relations between New Zealand and South America. Trans. Proc. N. Z. Inst. **24**, 431—445 (1892). — Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung. Zool. Anz. **26**, 42—51 (1902). — KÉLER, St. v.: Zur Geschichte der Mallophagenforschung. Professor Dr. CHRISTIAN LUDWIG NITZSCH zum 100jährigen Sterbetage gewidmet. Z. Parasitenk. **10**, 31—66 (1938). — Über die Deszendenz und die Differenzierung der Mallophagen. Z. Parasitenk. **18**, 55 bis 160 (1957). — KELLOGG, V. L.: New Mallophaga. I. With special reference to a collection made from maritime birds of the Bay of Monterey, California. Proc. Calif. Acad. Sces., II. ser. **6**, 31—168 (1886). — A list of the biting lice (*Mallophaga*) taken from birds and mammals of North America. Proc. U.S. nat. Mus. **22**, 39—100 (1899). — A problem in distribution. Psyche (Cambridge, Mass.) **8**, 243—247 (1898). — Are the *Mallophaga* degenerate psocids? Psyche (Cambridge, Mass.) **9**, 339—343 (1902). — MERCALF, M. M.: Upon an important method of studying problems of relationship and of geographical distribution. Proc. nat. Acad. Sces. (Wash.) **6**, 432—433 (1920). — The host-parasite method and problems in which it is useful. Anat. Rec. **26**, No 5 (1923) Abstract. — Parasites and the aid they give in problems of taxonomy, geographical distribution, and paleogeography. Smiths. Misc. Coll. **81**, 1—36 (1929). — NITZSCH, Ch. L.: Die Familien und Gattungen der Tierinsekten als ein Prodnomus der Naturgeschichte derselben. Mag. Ent. **3**, 261—316 (1818). — NITZSCH, Ch. L., u. C. G. GIEBEL: Insecta Epizoa. (1874). — ODHNER, Th.: Zum natürlichen System der digenen Trematoden. VI. Zool. Anz. **42**, 289—318 (1913). — PRAGET, E.: Les Pediculines. 1880, Suppl. 1885. — STRESEMANN, E.: Aves in KÜKENTHAL-KRUMBACH. In Handbuch der Zoologie, Bd. 7. 1933. — STUNKARD, H. W.: Parasitism as a biological phenomenon. Sci. Mo. (N.Y.) **28**, 349—362 (1929). — SZIDAT, L.: Beiträge zum Aufbau eines natürlichen Systems der Trematoden. I. Die Entwicklung von *Echinocercaria choanophila* U. SZIDAT zu *Cathaemasia hians* und die Ableitung der *Fasciolidae* von *Echinostomidae*. Z. Parasitenk. **11**, 239—283 (1939). — Die Parasitenfauna des weißen Storches und ihre Beziehungen zu Fragen der Ökologie, Phylogenie und der Urheimat der Störche. Z. Parasitenk. **11**, 563—592 (1940). — Über die Beziehungen zwischen Parasitologie und Ornithologie. Vogelzug **12**, 17—35 (1942). Geschichte, Anwendung und einige Folgerungen aus den parasitogenetischen Regeln. Z. Parasitenk. **17**, 237—268 (1956). — THOMPSON, G. B.: Some additional records of an association between *Hippoboscidae* and *Mallophaga*, together with a bibliography of the previous records. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. X **18**, 309—312 (1936). — Mallophaga on sickly birds. Brit. Birds **29**, 356 (1936). — Further notes on the association of *Hippoboscidae* and *Mallophaga*. II. *Mallophaga* associated with insects other than *Hippoboscidae*. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. X, **20**, 441—444 (1937). — Association of *Hippoboscidae* and *Mallophaga*. Further notes and records. Ent. mo. Mag. **83**, 212—214 (1947). — THOMPSON, W.: Sur la spécificité des insectes entomophages. C. R. Soc. Biol. (Paris) **75** (1913). — TIMMERMANN, G.: Die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Watvögelgruppen im Lichte der vergleichenden Parasitologie. Acta XI. Congr. Internat. Ornith., Basel, 1954, S. 356—361 (1955). — Studien zu einer vergleichenden Parasitologie der *Charadrii-*

*formes* oder Regenpfeifervögel. Teil I: *Mallophaga*. Parasitologische Schriftenreihe, Bd. 8, VIII u. 204 S., 95 Abb. u. 15 Taf. Jena 1957. — VANZOLINI, P. E., and L. R. GUIMARÃES: Lice and the history of South American mammals. Rev. bras. Entom. 3, 13—45 (1955). — South American land mammals and their lice. Evolution 9, 345—347 (1955). — WARD, R. A.: *Boopiinae Mallophaga (Heterodoxus longitarsus* Piaget) collected from Oklahoma city dogs. Proc. Okla. Acad. Sci. 14, 22—23 (1934). — A study of the host distribution and some relationships of *Mallophaga* parasitic on birds of the order *Tinamiformes*. I. Ann. ent. Soc. Amer. 50, 335—353 (1957). — II. Ann. ent. Soc. Amer. 50, 452—459 (1957). — Host-parasite relations to the *Mallophaga* (biting lice) of Pocket Gophers. Bull. ent. Soc. Amer. 3, 22 (1957) (Abstract). — Preliminary observations of the origin of some nearctic bird lice (*Mallophaga*). Proc. 10. Internat. Congr. Entom. 1956 1, 745—749 (1958). — ZSCHOKKE, F.: Die Cestoden der *Marsupialia* und *Monotremata*. Denkschr. med. Ges. Jena 8 (1898).

Dr. STEFAN V. KÉLER, Berlin-Zehlendorf, Beerenstraße 51