

Die Evolution des Parasitismus in ihrer Widerspiegelung durch die parasitophyletischen Regeln¹

Wolfdietrich Eichler

Zusammenfassung

Wenn man als Evolutionsforscher das Wechselspiel zwischen Parasit und Wirt unter dem Gesichtspunkt der historisch gewordenen gemeinsamen Entwicklung beleuchtet und das Wesen des Parasitismus als kybernetisches System zwischen Wirt und Parasit erkennt, dann stößt man auf eine Reihe verschiedener „parasitophyletischer Regeln“, die in der vorliegenden Arbeit aufgezählt und in die beiden Regelgruppen der Parallelentwicklung und der Entfaltung zusammengefaßt werden. Die HARRISONsche Regel wird in dieser Hinsicht besonders eingehend diskutiert und ihre Zwischenstellung zwischen diesen beiden Regelgruppen begründet. Anschließend werden Wert und Bedeutung dieser gesamten Forschungseinrichtung dargestellt.

Der Parasitismus wird oft als Phänomen der Ökologie angesehen. Das erscheint zunächst plausibel, wenn man die Ökologie als Lehre von der Anpassung der Organismen an ihre Umwelt definiert. Bei der Umwelt der Organismen, wie sie von der Ökologie erforscht wird, wird aber in erster Linie die unbelebte Umwelt studiert. Zudem ist in den letzten Jahren der Begriff der Ökologie durch die von der Umweltschutzforschung stimulierte (die Umwelt des Menschen mehr und mehr vordergründig beanspruchende) moderne Umweltforschung in seiner Schwerpunktverlagerung so umfunktioniert worden, daß es der Bedeutung und den Belangen der Parasitologie² nicht gerecht würde, sie nur als Teil der Ökologie aufzufassen³. Die Argumentation, Anpassungen an die Umwelt zu studieren, könnten Morphologie und Physiologie mit gleichem Recht in Anspruch nehmen – wollte man sie deswegen in die Ökologie einbe-

¹ Nachträglich eingereichter Beitrag zum Symposium „Prinzipien und Probleme der Systematik und Evolution“.

² E. N. PAVLOVSKIJ hatte – nicht ganz ohne Berechtigung – vor Jahren einmal gefordert, die Parasitologie als gleichberechtigte Wissenschaft neben Botanik und Zoologie zu stellen. Inzwischen haben zumindest alle größeren zoologischen Forschungsmuseen eigene parasitologische Abteilungen.

³ Ich vertrete entschieden die Auffassung der Berechtigung pragmatisch begründeter Definitionen – unter Umständen sogar unter Hintanstellung logisch erscheinender Motivationen.

ziehen, bliebe dann von diesem Begriff nichts Sinnvolles mehr übrig. Zudem handelt es sich beim Schwerpunkt der Anpassung der Parasiten – faßt man den Begriff weit, so jedenfalls von denjenigen Aspekten, die vorrangiges Untersuchungsgebiet der Parasitologie⁴ sind – um Anpassungserscheinungen an eine belebte Umwelt, nämlich den Wirt.

Das Studium dieser Parasit-Wirt-Beziehungen wird von den Parasitologen meist vordergründig untersucht – je nach der Ausgangsposition des Untersuchers⁵ beispielsweise nach der Schädigung des Wirtes durch den Parasiten oder nach der Abwehrreaktion des Wirtes gegen den Parasiten. Der Systematiker und der Morphologe werden mit den Anpassungserscheinungen im Bauplan des Parasiten am oder im Wirt konfrontiert; für den Evolutionsforscher hingegen erscheint es besonders reizvoll, das Wechselspiel zwischen Parasit und Wirt unter dem Gesichtspunkt der historisch gewordenen gemeinsamen Entwicklung zu beleuchten. Dabei muß es als doppelt reizvoll erscheinen, daß wir – biologisch gesehen – im Parasitismus einem evolutionistischen Übergangsfeld begegnen, das nach oben abgegrenzt ist durch den Trennungsstrich zur Symbiose; wobei die Symbiose⁶ ein dahingehend vervollkommenes Gast-Wirt-System beinhaltet, daß auch der Wirt nicht mehr ohne den Gast leben kann.

Der Wirt eines Parasiten kann wohl ohne den Parasiten leben – aber nicht umgekehrt der echte Parasit ohne seinen Wirt. Zwar studiert der Parasitologe auch die Grenzfälle des fakultativen Parasitismus⁷; aber die untere Grenze des echten Parasitismus liegt schon oberhalb davon (woraus sich ergibt, daß die Abgrenzung des Parasitismus nach unten nicht so deutlich gezogen werden kann wie diejenigen nach oben). Mag man sich streiten, ob ein temporärer Blutsauger, der – zumindest wenn er Eier legen will – Blut saugen muß, schon ein Parasit ist oder nicht: gewiß beginnt an dieser Schwelle der Parasitismus. Wenn ein solcher „Parasit in statu nascendi“⁸ im einfachsten Falle eigentlich völlig frei-

⁴ diese im engeren Sinne gemeint, also als Zooparasitologie (tierische Schmarotzer an Tieren).

⁵ Neben Genetik, Mikrobiologie, Molekularbiologie und Umweltschutzforschung gibt es kaum eine Disziplin der Biologie, die so sehr mit Nachbardisziplinen verhaftet ist wie gerade die Parasitologie; in ihr sind Biologen, Mediziner und Veterinärmediziner integriert.

⁶ ganz ausgeprägt gilt das für die strengen Symbiosen, zu denen vor allem die Endosymbiosen gehören.

⁷ sie haben oft erhebliche praktische Bedeutung – weil sie aber in der Regel auf Präadaptionen beruhen, gleichzeitig auch für die Evolutionsforschung.

⁸ Das Studium solcher Grenzsituationen auf dem Wege zum Parasitismus enthüllt dem aufmerksamen Beobachter eine reizvolle Fülle von Präadaptionen; in diesem Zusammenhang darf ich auch auf meine Marienkäferstudie (EICHLER 1971) verweisen, die ein besonders unerwartetes, weil außenseitiges Phä-

lebend ist und (nur zum Blutsaugen) hin und wieder irgend einen Blutsauger aufsucht, so finden sich doch unter solchen Beispielen schon zahlreiche Fälle, wo – lange bevor eine obligatorische Spezifität zu einem bestimmten Wirt vorliegt – die betreffende Art zum Ausruhen in der Nähe des Blutsaugers bleibt (dann hat sie es auch nicht weit, um ihn nötigenfalls wiederzufinden) oder ihre Eier in das Biotop eben dieses Blutsaugers (wenn nicht gar in sein Nest) legt; und in den letzten Jahren sind immer mehr Fälle analysiert worden, wo offensichtlich „mehrwirtige“ Blutsauger sich nur dann reproduzieren können, wenn sie mit dem Blute ihres Hauptwirtes auch dessen spezifisches Sexualhormon aufgenommen haben.

Eine Analyse aller Beobachtungen führt unweigerlich zu der Erkenntnis, daß mit fortschreitendem evolutionen Abstand eines Parasiten von seinen nichtparasitischen Ahnen sein Wirtskreis immer mehr einengt, seine Wirtsbindung immer enger, seine Abhängigkeit von seinem spezifischen Wirt⁹ immer größer wird. Der Parasitismus wird somit zu einer Erscheinung der Abhängigkeit eines Gastes von einem Wirt, die als dynamischer Evolutionsprozeß mit immer engerer Einengung des Wirtskreises einhergeht. Hierbei ist selbstverständlich der Wirt nicht unbeteiligt – und sollten wir ihm auch nur die Rolle der ökologischen Nische zugestehen, „an die sich der Parasit immer besser anpaßt“ oder „auf die er sich immer stärker spezialisiert“.

Mutationsforscher und Populationsgenetiker verfügen über Modellvorstellungen, wie sich solche Wechselverhältnisse einpendeln. Dieser Aspekt soll uns hier nicht beschäftigen – wichtig ist jedoch, daß wir in diesem Zusammenhang das Wesen des Parasitismus als kybernetisches System zwischen Wirt und Parasit erkennen, bei dem vom Beginn seines Übergangs zur parasitischen Lebensweise an die Aktivität des Parasiten zu einer Rückkopplung von Seiten des Wirtes führt. Diese Rückkopplung zwingt einerseits den Parasiten zu verstärkter Anpassung in Richtung auf die Einengung seiner Wirtsspezifität, während sie gleichzeitig den Wirt vor der Bedrohung durch andere, nichtspezifische Parasiten schützt. So reguliert sich ein biologisches Gleichgewicht in Form des Spezialfalles der Wirt-Parasit-Beziehung ein, die sowohl dem Parasiten wie dem Wirt die Erhaltung der Art ermöglicht.

Diese Entwicklung zur Einengung der Wirtsspezifität ist nicht umkehrbar (4) und sie verläuft – wie jeder biologische Prozeß – nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten, die dabei den Evolutionsprozeß widerspiegeln. Weil diese Gesetzmäßigkeiten nicht so streng gefaßt werden können,

nomen enthüllte, wie sie als Präadaption zum Parasitismus mindestens theoretisches Interesse verdient.

⁹ hierbei gibt es durchaus Fälle, wo bei Parasiten mit kompliziertem Entwicklungszyklus die strenge Wirtsspezifität nur für eine bestimmte Entwicklungsphase gilt.

daß es nicht auch Ausnahmen gäbe, bietet sich ihre Einordnung als „biologische Regeln“ an – in unserem speziellen Falle als „parasitophyletische Regeln“, weil sie die Entwicklung des Parasitismus aus der Phylogenese her verfolgen¹⁰.

Als parasitophyletische Regeln fasse ich demgemäß diejenigen im Wirt-Parasit-Verhältnis erkennbaren Gesetzmäßigkeiten zusammen, die Ausdruck der gemeinsamen Evolution von Wirt und Parasit sind – die also diese gemeinsame Evolution in ihrem Wechselspiel geradezu dokumentieren bzw. reflektieren. Sie sind also alle Ausdruck des gleichen Phänomens, nämlich der immer engeren Anpassung des Parasiten an den Wirt und gleichzeitig der immer stärkeren Einschränkung der Wirtsspezifität – wobei auch hier das entsprechende Verhalten des Parasiten gewiß nicht immer ohne deutliche Gegenreaktion von Seiten des Wirtes ist (man denke nur an die Thylazien!); doch soll uns an dieser Stelle nur das Verhalten des Parasiten (also die Vorderseite des Spiegels) interessieren.

Im Grunde lassen sich alle im folgenden detaillierten Erscheinungen unter einem einzigen Gesichtspunkt zusammenfassen: „Der Vorfahr des heutigen Parasiten war schon Parasit vom Vorfahr des heutigen Wirtes, und die Radiation und Differenzierung des Wirtes ist vom Parasiten nachvollzogen worden, so daß die heutige systematische Gliederung der (miteinander nächstverwandten) Parasiten die systematisch-evolutive Gliederung ihrer Wirte widerspiegelt“. Diese Formulierung entspricht auch dem Grundgedanken der FAHRENHOLZschen Regel¹¹ im weiteren Sinne, wobei deren spezielle Aussage aber dahin geht, daß infolge der Entwicklungsverzögerung beim Parasiten¹² die systematische

¹⁰ C. BÖRNER bestätigte mir, daß sich auch bei den Blattläusen (wenn auch manchmal nur in einer bestimmten Phase) wirtsspezifischen „Phytoparasiten“ gleichfalls eine Unzahl solcher (und ähnlicher) Regeln feststellen ließen, „die man aber nicht unbedingt zu benennen brauche“. Demgegenüber schließe ich mich jedoch KÉLERS Meinung an, der die Formulierung solcher Regeln schon deshalb ausdrücklich begrüßte, „weil sie zur Nachprüfung und Kritik anregen, die vielfach neue und unerwartete, wertvolle Erkenntnisse bringen“.

¹¹ Die exakte Formulierung der im folgenden zitierten Regeln bitte ich im einzelnen an folgender Stelle nachzulesen: FAHRENHOLZsche Regel: (2), 203; SZIDATsche Regel: (2), 206; TIMMERMANNsche Regel: (2), 208; HARRISONsche Regel: (2), 151; EICHLERSche Regel: (2), 208; ZŁOTORZYKASCHE Regel: (6) H; zur JANISZEWSKAschen Regel vgl. Fußnote 17.

In meiner Arbeit (5) sind die noch folgenden weiteren Regeln definiert und kurz erläutert, die vorliegend nicht näher zu analysiert werden brauchen: ASSKNORREsche Regel; RUBCOV-ASSsche Regel; MAYRsche Regel; DUBININsche Regel; Macronectes-Regel.

¹² Die Generationsfolge der Parasiten ist kürzer als die ihrer Wirte, und das haben Kritiker der „parasitophyletischen Analyse“ oder auch, wie man diese Forschungsrichtung bezeichnen könnte, der parasitologischen Phyletodiag-

Gliederung der Parasiten Rückschlüsse erlaubt auf die verwandtschaftliche Gliederung der Wirte auch dort, wo durch eine progressive Entwicklung bei den Wirten (oder einem Teil von ihnen) deren Verwandtschaftsbeziehungen (ganz oder teilweise) verdeckt oder verschleiert erscheinen. Über dieses Phänomen gibt es nicht nur handfeste Beispiele aus der Aviparasitologie bzw. der ornithologischen Systematik¹³, sondern auch in den letzten Jahren unzählige Literatur aus den verschiedensten Parasitengruppen (soweit es sich um Buchpublikationen handelt, ist letztere in der Regel in der Zeitschrift „Angewandte Parasitologie“ besprochen).

Bei der gemeinsamen Wurzel dieser verschiedenen Regeln wäre es einleuchtend, wollte man sie alle in die FAHRENHOLZsche Regel integrieren. Ebenso aber, wie die Evolution nicht eindimensional verläuft, sondern die verschiedensten Aspekte präsentiert – die jeweils als solche studiert zu werden verdienen – ebenso formulieren die verschiedenen parasitophyletischen Regeln unterschiedliche Aspekte und Phänomene der parasitischen Evolution, die jeweils für sich besonders reizvoll sind und deshalb gewiß eigenständige Beachtung verdienen (und sei es schließlich auch nur, „weil sie zur Nachprüfung und Kritik anregen, die vielfach neue und unerwartete, wertvolle Erkenntnisse bringen“¹⁴). So betrifft die SZIDATsche Regel die Widerspiegelung der verschiedenen Organisationshöhe der Wirte bei ihren Parasiten¹⁵, und die TIMMERMANNsche Regel bezieht sich auf die Erscheinung, daß „aberrante Wirte oft entsprechend aberrante Parasiten ihr eigen nennen“.

Diese drei bisher genannten Regeln gehören eng zusammen und können in die „Regelgruppe der Parallelentwicklung“ um die FAHRENHOLZsche Regel einbezogen werden. Demgegenüber nimmt die HARRI-

nostik, zu der Argumentation benutzt, die Evolution der Parasiten könne im Verhältnis zu derjenigen ihrer Wirte nicht „verzögert“ abgelaufen sein. Demgegenüber muß aber betont werden, daß für die Einschätzung als beschleunigte oder verzögerte Entwicklung nicht die Anzahl der aufeinanderfolgenden Generationen entscheidend ist, sondern die Anzahl der Evolutionsschritte. Diese, also das tatsächliche Ausmaß der evolutiven Veränderung, ist aber durchaus nicht regelmäßig korreliert mit der Anzahl der aufeinanderfolgenden Generationen!

¹³ speziell möchte ich hierzu noch auf meine Erwiderung auf MAYRs Kritik am Flamingobeispiel hinweisen ((6) Kap. 3).

¹⁴ vgl. Fußnote 10.

¹⁵ Daß alle diese Regeln jeweils nur im Rahmen einer engeren Gruppe nächstverwandter Parasiten Gültigkeit erwarten lassen dürfen, ist nicht nur für jeden Evolutionsforscher eigentlich eine Selbstverständlichkeit, sondern dieses Kriterium ist in der einschlägigen Literatur der letzten Jahre so oft hervorgehoben worden, daß ich hier nur den mit der Materie nicht Vertrauten noch ausdrücklich darauf hingewiesen haben möchte.

SONsche Regel eine gewisse Zwitterstellung ein. Ich hatte mich anfänglich gesträubt, sie als echte parasitophyletische Regel anzuerkennen (ausgesprochen (2), aber auch noch (5)), weil die reine Größenbeziehung – größere Wirte haben größere Parasiten – eine ökologische Entsprechung ist, die offenbar nichts für den Parasitismus Spezifisches enthält. Aber im Lichte der COPEschen Regel – die größeren Wirte sind die spezialisierten – bekommt auch die HARRISONsche Regel neue Akzente: sind dann auch die größeren Parasiten die spezialisierten? Ist das mit zu verstehen als Parallelentwicklung im Sinne der SZIDATschen Regel? Hier bleiben noch Fragen, die zu untersuchen lohnte – denn unter diesem Gesichtswinkel ist das wohl noch nie ernsthaft angegangen worden – wobei die Ergebnisse mit Sicherheit erwarten lassen, uns neue Einblicke in die Evolutionsbedingungen der Parasiten zu vermitteln.

Man gestatte mir, an dieser Stelle eine Klarstellung zur jüngsten Diskussion der HARRISONschen Regel durch LAKSHMINARAYANA einzustreuen, welcher Autor folgenden originalen Wortlaut der zugrundeliegenden Überlegungen von HARRISON formuliert: „Im allgemeinen werden große Mallophagen auf großen Vögeln gefunden. Das ist aber nicht in allen Fällen zutreffend. Wenn es (so) wäre, müßten wir erwarten, die größte Mallophagenart auf dem Strauß zu finden, während sie auf einem Kondor vorkommt . . . aber im allgemeinen, wenn eine Gattung über eine beträchtliche Anzahl von nahe verwandten Wirten gut verbreitet ist, ist die Größe des Parasiten ungefähr proportional der Größe des Wirtes.“ Die Interpretation der HARRISONschen Regel nach dem ersten Teil dieser Formulierungen ist zweifellos verfehlt und wir können diejenigen Arbeiten übergehen, in welchen spätere Kommentatoren die gleiche Auffassung vertreten haben. In Wirklichkeit sehe ich einen sinnvollen und realen Inhalt der HARRISONschen Regel nur in dem zweiten Teil bzw. dem letzten Satz – also die Einschränkung dieser Formel auf die Gültigkeit innerhalb nahe verwandter Wirtsarten für nahe verwandte Mallophagenarten – und ihre Anwendbarkeit nur dort, wo nahe verwandte Mallophagenarten bei nahe verwandten Wirtsarten allgemein (durchgängig) verbreitet sind (das heißt also, beispielsweise jede Wirtsart einer bestimmten höheren Einheit wie Familie oder wenigstens Unterfamilie von einer Mallophagenart innerhalb einer engeren Verwandtschaftsgruppe dieser Parasiten bewohnt wird). In diesem Sinne ist die HARRISONsche Regel auch regelmäßig von TIMMERMANN (der wohl die meisten Beispiele dafür gesammelt hat) und EICHLER angewandt worden.

Den Versuch der Deutung der HARRISONschen Regel durch CLAY, daß größere Wirte mit relativ niedrigeren Körpertemperaturen größere Parasiten bewohnen würden – wie dies für die BERGMANNsche Regel allgemein angegeben ist – halte ich für abwegig. Ich möchte die Größenbeziehung der HARRISONschen Regel vielmehr in Beziehung setzen

zur absoluten Wirtsgröße an sich und den (wenn auch zum Teil noch wenig geklärten) Beziehungen der topographischen Spezialisierung, wie ich sie seinerzeit (1) anhand der Eigröße und der Federmaße des Taubenfederlings und seines Wirtes zu begründen versucht habe.

LAKSHMINARAYANA versucht schließlich, die Parasitierung der Wirte der Gattung *Struthiolipeurus* unter dem Gesichtspunkt der HARRISONschen Regel dahingehend zu deuten, daß es sich dabei um Sekundärinfestationen gehandelt habe. Ich halte zwar LAKSHMINARAYANAS Interpretation für einen interessanten Gedanken, kann mich aber seinen Überlegungen nicht anschließen, sondern möchte das Vorkommen der *Struthiolipeurus*arten weder vom Standpunkt der HARRISONschen Regel aus noch von dem einer Sekundärbesiedlung betrachtet wissen.

Mit den oben aus der COPEschen Regel abgeleiteten neuen Aspekten der HARRISONschen Regeln haben wir die Grenze zur zweiten Gruppe parasitophyletischer Regeln im weiteren Sinne überschritten, nämlich zur „Regelgruppe der Entfaltung“ um die EICHLERsche Regel. Bei diesem Komplex steht nicht mehr die Parallelentwicklung von Wirt und Parasit im Vordergrund, sondern die Radiation der Parasiten auf dem Territorium Wirt als systematische Gruppe. Auch hier dominiert die historisch gewordene Evolution des Parasiten bei seinem Wirt – und auch hier erlauben die Feststellungen an den Parasiten (mit gebotener Reserve) eine Aussage in Bezug auf ihre Wirte.

Dies wird zunächst bei der EICHLERschen Regel deutlich, indem das von ihr gezeigte Phänomen „größerer Formenreichtum der Parasiten auf formenreicheren Parasitentaxa“ populationsgenetisch sofort verständlich wird, wenn wir mit der für freilebende Tierarten formulierte MUNROEsche Regel¹⁶ vergleichen und den Formenreichtum der Wirtsgruppe jeweils als Areal interpretieren, das – je größer, desto reichhaltiger – die Radiation der Parasiten begünstigte. In diesem Sinne wäre dann ein geringer Formenreichtum der Wirtsgruppe einer kleinen Insel als Arealbasis für die Radiation der Parasiten äquivalent; und – um auf die Umkehrbarkeit zu verweisen – bei einem isoliert erscheinenden Wirtstaxon mit relativ reichlichem Parasitenpiegel läge die Vermutung nahe, daß dieser gar nicht so isoliert ist, wie es bisher den Anschein hatte.

¹⁶ Ich zitiere nach der Originalarbeit von MUNROE (8): „Large continuous areas, such as continents, have more species in their biotas than small ones, such as small islands. Up to a certain order of size this increase is strictly related to area. However, in larger continuous habitats the number of species (even more) greater than we would expect from extrapolation from small islands. It seems likely that this break in the species-area relationship is caused by the relatively higher importance of speciation in large areas where both per saltum speciation and speciation by geographic differentiation can be expected to take place at higher rates.“ (Hervorhebungen von mir ausgewählt).

Hier schließt sich die JANISZEWSKAsche Regel¹⁷ unmittelbar an, die als Ausdehnung der in der EICHLER Regel zum Ausdruck kommenden Beziehung in eine andere Ebene aufgefaßt werden kann: anstelle des Formenreichtums von Wirtsgruppen vergleichen wir jetzt absolute Populationsgrößen verschiedener Wirtsarten; die Arealbeziehung zur Parasitenradiation ist dabei (auch hier im übertragenen Sinne) geblieben.

Als weitere Regel im Rahmen der „Regelgruppe der Entfaltung“ wäre schließlich noch die ZŁOTORZYCKAsche Regel anzuschließen, die als „Vogelgrößen-Nischen-Regel“ die Arealbeziehung (absolute Wirtsgröße) noch näher an die konkreten geographischen Areale heranbringt und damit gewissermaßen vom anderen Ufer her eine Brücke zur HARRISONschen Regel schlägt – und, wenn man die Reichhaltigkeit der Mallophagenformen von *Recurvirostra* unter diesem Blickwinkel beleuchtet, sogar eine Querverbindung zur TIMMERMANNschen Regel öffnet!

Zum Schluß meiner Ausführungen ist es wohl angebracht, einmal Rechenschaft abzulegen über Wert und Bedeutung unserer Forschungsrichtung. Ich sehe diese in folgenden Punkten:

- I. Stütze des Entwicklungsgedankens und der Evolutionslehre.
- II. Vertiefung des Einblicks in die Naturgesetzlichkeit.
- III. Gründlichere Kenntnis von Lebensweise und Lebensbedingungen der Parasiten.
- IV. Damit nicht zuletzt auch Verbesserung der Bekämpfungsmöglichkeiten der Parasiten.

¹⁷ Die „JANISZEWSKAsche Regel“ habe ich (6) aufgestellt, aber dabei nicht deutlich formuliert, was ich hiermit wie folgt expressiv verbis nachhole: „Häufigere Wirtsarten (Arten mit großer absoluter Individuenzahl) besitzen in der Regel eine stärker entfaltete Parasitenfauna (einen breiteren Parasiten Spiegel) als seltener Wirtsarten (Arten mit kleiner absoluter Individuenzahl).“ – Bei in ihrem Individuenbestand erst kürzlich zurückgedrängten Wirtsarten dürfte der erweiterte Parasiten Spiegel zunächst noch als Reliktfauna erhalten bleiben. Wie sich bei gleicher absoluter Wirtsindividuenzahl die unterschiedliche Größe des Verbreitungsareals bzw. ihr reziproker Wert, die Besiedlungsdichte, in der Parasitenfauna auswirkt, wäre gewiß ein reizvolles evolutionistisches Forschungsthema.

Literaturverzeichnis

- (1) EICHLER, WD.: Topographische Spezialisierung bei Ektoparasiten. Berlin: Z. Parasitenkde 11 (1940 e), S. 205–214.
- (2) EICHLER, WD.: Mallophaga. Bronns Kl. Ord. Leipzig 1963 B. (Dort auch Hinweise auf gesamte wichtigste Mallophagenliteratur und ältere Studien zur evolutionistischen Wirtsspezifität).
- (3) EICHLER, WD.: Wirtsspezifität und nichtgeographische Subspezies-Differenzierung bei parasitischen Insekten. Wrocław: Wiad. parazytol. 13 (1967), S. 379–391.
- (4) EICHLER, WD.: Evolutionistische Aspekte des Wirt-Parasit-Verhältnisses. Jen: Angew. Parasitol. 11 (1970 R), S. 134–140.
- (5) EICHLER, WD.: Der Parasitismus als dialektischer Indikator der Evolution ... Berlin: Biol. i. d. Schule (1974 D, im Druck).
- (6) EICHLER, WD.: Neuere Überlegungen zu den parasitophyletischen Regeln. *Studia helminthologica* (1975 N, im Druck).
- (7) LAKSHMINARAYANA, K. V.: Mallophaga Indica VIII. HARRISON'S law versus *Struthiolipeurus* with remarks on host relationships. Jena: Angew. Parasitol. 14 (1973), S. 227–231.
- (8) MUNROE, E. (G.): Biosystematics and dynamik ecology. Toronto: Life Sci. Contrib. (Roy. Ontario Mus. Univ. Toronto) 59 (1964), 17 S.
- (9) ODENING, K.: Parasitismus. Grundfragen und Grundbegriffe. Berlin: Wiss. Taschb. 112 (1974 a).
- (10) ODENING, K.: Ontogenese und Lebenszyklus bei Helminthen und ihre Widerspiegelung in der Wirtsklassifikation. Jen: Zool. Anz. 192 (1974 c), H. 1–2, S. 43–55.
- (11) TIMMERMANN, G.: „Regelwidrigkeiten“ im Ausbreitungsbild bei Vogelmallophagen (erläutert an den Kletterfederlingen der Watvögel und Möwen). Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst. 67 (1971 b), S. 135–174).

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. WOLFDIETRICH EICHLER, Bereich Zoologisches Museum des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität, 104 Berlin, Invalidenstraße 43, DDR.