

## Parasitophyletische Probleme bei den Mallophagen von Passeres und Pici<sup>1)</sup>

Von JADWIGA ZŁOTORZYCKA (Wrocław)

Eingegangen: 2. Mai 1967. Korrigiert: Februar 1968

In früheren Arbeiten der Autorin waren die Mallophagen verschiedener mitteleuropäischer Passeriformes-Familien (*Oscines* und *Pici*) untersucht worden. Diese Befunde werden nunmehr auf parasitophyletische Hinweise über mögliche Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den entsprechenden Vogelfamilien analysiert. Die mallophagologischen Ergebnisse werden sodann mit den gängigen Klassifikationen der Aves (STRESEMANN, VAUGH, WETMORE, MAYR & AMADON, EICHLER) verglichen, wobei teilweise Übereinstimmungen unverkennbar sind und bestehende Lücken als Folge unserer unvollkommenen Kenntnisse gedeutet werden. Die Methodik wird kritisch besprochen, die Perspektive der vergleichenden Parasitologie hervorgehoben.

### A. Einführung

Die verschiedenen Wechselbeziehungen zwischen Parasiten und Wirten, sind in manchen Fällen so eng, daß man geradezu von „Wirt-Parasit-Beziehungen“<sup>2)</sup> sprechen kann. Diese Abhängigkeiten kann man unter dem Gesichtspunkt der Zeit und des Raumes untersuchen, also im phylogenetischen oder ontogenetischen Sinne. Im folgenden möchte ich zu einigen phylogenetischen Problemen über die Beziehungen zwischen den Mallophagen und den Passeres und Pici als ihren Wirten Stellung nehmen.

Untersuchungen über die Evolution der Mallophagen sind schwierig, denn wir verfügen über keine paläontologischen Daten. Daher kann man die einzelnen genealogischen Etappen bei diesen Parasiten nicht erforschen. Allenfalls kann man noch die Ergebnisse einiger Veränderungen, welche im Laufe der Zeit erfolgt sind, prüfen. Den Evolutionsprozeß selbst kann man auf Grund von indirekten Argumenten erschließen. Bei den evolutionistischen Untersuchungen über Mallophagen werden oft einige Verallgemeinerungen verwendet, welche als „parasitophyletische Regeln“ bekannt sind. Drei grundlegende Regeln waren durch Spezialisten auf den verschiedenen parasitologischen Gebieten erkundet worden (EICHLER 1942c, FAHRENHOLZ 1914, SZIDAT 1956a). EICHLER (1963B) bringt eine modifizierte Formulierung der parasitophyletischen Regeln im Hinblick auf die Beziehungen zwischen den Mallophagen und ihren Wirten.

Einige Autoren hatten die Richtigkeit der parasitophyletischen Regeln in Zweifel gezogen, besonders wenn die Autoren von anderen Grundsätzen ausgingen (KÉLER 1957c, 1959a) oder die Bedeutung der parasitophyletischen Regeln einschränken wollen (DOGEL, 1947, DURBIN 1951, 1958). Andere Autoren (z. B. EICHLER, TIMMERMANN) vertreten jedoch in zahlreichen Arbeiten mit Entschiedenheit den Standpunkt, daß die parasito-

1) Die folgenden Ausführungen fußen auf meinen vier Folgen „Mallophaga parasitizing Passeriformes and Pici“ (1964–1965) und sollten ursprünglich als deren V. Folge ebenfalls in den *Acta parasitologica polonica* erscheinen (vgl. die Fußnoten zu diesen einzelnen Folgen, siehe Literaturverzeichnis). Durch Hinzuziehung neuer Gesichtspunkte habe ich jedoch meine Schlußfolgerungen dergestalt erweitert, daß sie allgemeinere Gültigkeit und breiteres Interesse beanspruchen, so daß sie — nicht zuletzt im Hinblick auf die beachtlichen Ausführungen von MAKRAUER über die Wirt-Parasit-Beziehungen bei parasitoiden Hymenopteren auf S. 21 des 8. Jahrgangs dieser Zeitschrift — in der „Angewandten Parasitologie“ zur Diskussion gestellt werden sollen.

2) Nach MICHALOW 1960a ist die polnische Formulierung „układy pasożytów i żywicieli“. In englischer Sprache heißt es „host-parasite relationships“.

phyletischen Regeln die Evolutionsprozesse der Parasiten und ihrer Wirte richtig erklären. Im folgenden möchte ich die Brauchbarkeit der parasitophyletischen Regeln bei der Erforschung der Phylogenie einiger Mallophagengruppen in Verbindung mit den entsprechenden Wirten aufzeigen (Passeres und Pici aus Mitteleuropa). Hierbei beziehe ich mich auf meine eigenen Beobachtungen und das reiche Schrifttum, besonders auf die große kritische Arbeit, in der TIMMERMANN (1965) den Gegnern der Anwendbarkeit der parasitophyletischen Regeln bei den Untersuchungen über Mallophagen und ihren Wirten antwortet.

Die parasitophyletischen Regeln waren auf der Grundlage verschiedener Fakten errichtet worden, welche auf eine „verzögerte Evolution“<sup>3)</sup> bei Parasiten und Wirten hinweisen. Dieses Problem ist eng verbunden mit der Wirtsspezifität der Parasiten. Bei verschiedenen Wirt-Parasit-Systemen ist jedoch der Spezifitätsgrad unterschiedlich. Nach Ansicht von EICHLER (1963 B) sind die Mallophagen besonders hoch spezialisiert betreffs ihrer Wirte; denn diese Insekten bilden eine alte, obligatorische Parasitengruppe und sind durch eine einfache ontogenetische Entwicklung charakterisiert. Dementsprechend sind die Mallophagen ihr ganzes Leben hindurch den Einflüssen derselben Wirtsart unterworfen (sowohl im ontogenetischen Sinn wie auch in den nachfolgenden Generationen)<sup>4)</sup>. Man kann diese Beschränkung des Lebensareals jeder Mallophagenart mit dem Endemismus bei freilebenden Tieren vergleichen. Unter diesen Umständen besteht bei den Mallophagen sicherlich eine engere Spezifität gegenüber den Wirten, als bei solchen Parasiten, welche in ihrer ontogenetischen Entwicklung über zwei oder mehr Wirte laufen. In letzteren Fällen kann man mit einer kleineren oder größeren Plastizität bei der Auswahl der mittelbaren Wirte durch die freilebenden Larven rechnen.

Diejenigen Tiere, welche nahe an der Grenze des Parasitismus stehen (Ixodidae, Aphaniptera, Hemiptera) erreichen keine so große Wirtsspezifität wie die Mallophagen. Diese breitere Spezifität kommt meiner Meinung nach daher, daß die äußere Umwelt, mit welcher diese verschiedenen Parasiten verbunden sind, einen direkten Einfluß auf die Biologie der Parasiten ausübt. Auch die mit der Existenz der Arten verbundenen Probleme sind von der Plastizität der Parasiten bei der Auswahl der Wirte abhängig. Im Ergebnis kann man feststellen, daß bei größerer Abschwächung der Wirtsspezifität sich auch der Einfluß aus der äußeren Umwelt auf gewisse Entwicklungsstadien der Parasiten vergrößert.

Eine verhältnismäßig hohe Spezifität zeigen manche Acarina (bei den Passeres die Analgesoidea). Hier ist jedoch diese Spezifität breiter als bei den Mallophagen. Beispielsweise kommen auf *Cuculus canorus* nur spezifische Mallophagen vor, welche zu ganz anderen Arten und Gattungen gehören, als die Mallophagen aus solchen Vögeln, welche junge Kuckucke aufziehen. Dagegen ist die Milbenfauna des Kuckucks mit dem Nest seiner Jugendzeit verbunden (DUBININ 1951). Ich glaube, daß hier dieser Mangel an Spezifität zwischen Parasiten und Wirten mit der Biologie der Milben der Überfamilie Analgesoidea verbunden sein kann. Diese Milben sind nämlich nicht besonders beweglich und leben auf den Federn. Bei der Mauser können sie sehr leicht vom Wirt abfallen. Für solche Parasiten ist also eine dahingehende Lebensanpassung günstig, welche für ein weiteres parasitisches Leben sorgt. Eine breitere Wirtsspezifität wäre hier für die Milben günstig. Die Mallophagen sind dagegen normalerweise beweglicher als die Milben, auch leben sie am Federgrund oder auf der Haut des Wirtes. So ist es also wahrscheinlich, daß die Mallophagen eine verhältnismäßig größere Chance für das weitere Überleben

<sup>3)</sup> KELLOGGSche (1913a) Formulierung.

<sup>4)</sup> Ich habe hier die Irrläufer nicht berücksichtigt, denn im allgemeinen finden diese Mallophagen auf fremden Wirten keine sichere Basis für ihre Existenz. Die darüber bekannten Ausnahmen (z. B. die Vermehrung von Mallophagen auf nicht-typischen Wirten) bilden keinen Beweis gegen die Regel über die Spezifität bei den Mallophagen.

auf demselben Wirt (als die Milben) haben, wenn sich die Wirtsvögel mausern. Die enge Spezifität bei den Mallophagen hat daher wahrscheinlich keinen negativen Einfluß auf die Existenz der Arten.

Die Wirtsspezifität bei Parasiten kann man mit dem Wort „Wirtstreue“<sup>5)</sup> ausdrücken. Dieses Wort bedeutet bei den Mallophagen eine solche Verbindung, wo jede Mallophagenart auf einer bestimmten Wirtsart vorkommt. Diese Regel ist nicht immer zutreffend für den Fall einzelner Mallophagen- und Wirtsindividuen. Es hat sich herausgestellt, daß die auf dem einzelnen Vogel normalerweise anzutreffenden Mallophagen nur einen Teil derjenigen Arten darstellen, welche von der Vogelart im ganzen bekannt sind. Quantitative und qualitative Schwankungen der Mallophagenindividuen auf den einzelnen Wirtsvögeln sind wahrscheinlich mit der Biologie der Wirte verbunden. Ich gelangte zu der Auffassung, daß die verschiedene Quantität und Qualität der auf den einzelnen Vogelindividuen lebenden Mallophagen abhängig ist von solchen verschiedenen Faktoren, wie der geographischen Verbreitung der Wirte, klimatischen Veränderungen, den Wanderungen der Vögel, physiologischen Zustandsänderungen (z. B. Befiederung, Gesundheitszustand), der Vermehrung, den Kontakten zwischen kopulierenden Individuen, der Aufzucht junger Vögel im Nest, dem Übergehen der Mallophagen auf junge Vögel, der Abwehr der Vögel gegen eine zu große Vermehrung der Mallophagen usw.

Forschungen über diese Abhängigkeiten sind sehr wichtig bei ökologischen und biologischen Studien über Mallophagen und ihre Wirte. Diese Probleme gehören aber nicht zum Thema meiner Arbeit, wo ich nicht über die Spezifität im Rahmen einzelner Individuen forsche, sondern mich interessiert die Spezifität bei den Arten und höheren systematischen Gruppen, welche durch evolutionistische Faktoren geformt wird.

Der lange evolutionistische Prozeß ist nach FAURENHOLZ (1914) durch folgendes Merkmal charakterisiert, daß nämlich Veränderungen bei den Parasiten und den Wirten einen parallelen Verlauf haben. KÉLER (1957c, 1959a) schreibt als Gegner dieser Regel, daß die evolutionistischen Veränderungen bei Mallophagen mit chromosomalen Mutationen verbunden seien, welche zwar verschiedene Entwicklungsrichtungen, aber keine Verbindung mit der äußeren Umwelt haben. Diese These schränkt die Wahrscheinlichkeit, daß eine Korrelation zwischen evolutionistischen Veränderungen bei Parasiten und Wirten existiert, auf ein Minimum ein. Die KÉLERSche Ansicht ist sehr spekulativ, und im sonstigen mallophagologischen Schrifttum ist sie im allgemeinen nicht besonders geschätzt.

Jetzt verfügt dagegen die Wissenschaft über wesentliche Argumente, daß nämlich die Einflüsse der Umwelt, welche sich immer verändert, einen Einfluß auf die erblichen Merkmale der Tiere ausüben. Ich bin der Meinung, daß evolutionistische Veränderungen bei Parasiten in demselben Zeitraum geringer als bei den Wirten sein dürften, weil nur die freilebenden Wirte unter dem direktwirkenden Einfluß der äußeren Umwelt bleiben. Deshalb veranlassen nach meiner Meinung die eventuell durch die Umwelt bei den Wirten bewirkten Veränderungen für die Parasiten erst verzögerte Evolutionsprozesse im Verhältnis zu den Evolutionsprozessen bei den Wirten. Eine solche Hypothese steht nicht im Widerspruch zur FAURENHOLZSchen Regel. Man kann sich den Entwicklungsparallelismus zwischen Mallophagen und Wirten vorstellen als sukzessive Fortsetzungen der Veränderungen bei Mallophagen im Gefolge der schnelleren Evolution der Wirte.

Nach KÉLERS (1957c) Meinung beweist das verschiedene Tempo bei der Evolution der Mallophagen und ihrer Wirte, daß die FAURENHOLZSche Regel nicht richtig ist. Außerdem schreibt KÉLER, daß die Mallophagen bei ihrer Phylogenese sich schneller entwickeln als die Wirte. Die Beweise, welche dieser Autor vorstellt, stützen sich auf Angaben über den Grad der Spezifität zwischen Mallophagen und Wirten. Nach unserer

<sup>5)</sup> So verwendet in der Terminologie des Wirt-Parasit-Verhältnisses von EICHLER. Bei MICHAŁOW (1960a) steht in polnischer Sprache das Wort „wierność“.

heutigen Mallophagenkenntnis ist die Situation, daß jede Vogelart ihre spezifischen Mallophagenarten hat, eine ideale Abstraktion, welcher sich die wirkliche Mallophagenspezifität allerdings mehr oder weniger nähert. Auf dieser Basis führt KÉLER den sogenannten „Differenzierungsindex — DI“ ein, welcher als konstante Zahl mathematisch die Differenz gegenüber der engen Spezifität bei Mallophagen anzeigt; welche nur in diesem Fall bestehen soll, falls die Mallophagen und Wirte das gleiche Evolutionstempo hätten. Die KÉLERSche Beweisführung ist nach meiner Meinung nicht richtig. Die Feststellung durch KÉLER, daß die Verbreitung der Mallophagen auf den Wirten ein verschiedenes evolutionistisches Tempo anzeigt, kann auch für langsamere evolutionistische Veränderungen bei Mallophagen im Gegensatz zu den Wirten sprechen. Außerdem ist es viel zu früh, schon jetzt konstante Werte über das Evolutions-Tempo der Mallophagen und Wirte nur auf statistischer Basis festzustellen, während die Kenntnisse über diese Parasiten und ihre Wirte recht ungleich sind.

Die Szidatsche Regel über die parallele Organisationshöhe zwischen Parasiten und Wirten ist auch kritisch diskutiert worden. Nach KÉLER (1957c), welcher die Mallophagenevolution als endogene Prozesse auffaßt, ist diese Regel falsch. Einige Autoren (DOGEL 1947) schreiben über diese Regel mit großer Reserve. Natürlich ist es richtig, wenn man diese Regel nicht zu schnell generalisiert. Diese Vorsicht muß sein, weil auch die parasitophyletische Anwendung der Szidatschen Regel bei den Untersuchungen über Mallophagen und Wirten nicht einfach ist, denn auf einzelnen Vogelarten kommen verschiedene Mallophagenarten vor (meistens einige), welche morphologisch verschieden spezialisiert sind<sup>6)</sup>. Man kann sich aber vorstellen, daß verschiedene Mallophagengruppen aus demselben Wirtstamm nicht gleichzeitig ihre parasitische Lebensweise begonnen haben. Diese Hypothese gibt eine Erklärung dafür, warum heute auf denselben Vogelarten Mallophagen verschiedenen Grades der morphologischen Spezialisierung vorkommen. TIMMERMANX (1965) ist ein Anhänger der Theorie über den Heterochronismus bei der Abstammung der Mallophagen als Parasiten. Er vermutet, daß die Ur-Mallophagen längst ursprüngliche und schwach differenzierte Vögel beherrscht hatten. Später, bei der Differenzierung der Wirte in neue Gruppen, erlebten auch die Mallophagen eine parallele Entwicklung, aber von langsamerem Tempo. Im Ergebnis kommen die Nachkommen der ältesten Mallophagengruppen jetzt auch auf systematisch auseinanderentwickelten Vogelgruppen vor. Bei diesen Mallophagen sind die Verwandtschaftsbeziehungen verhältnismäßig nahe. Diejenigen Mallophagengruppen, welche auf zahlreichen und verschiedenen Vogelfamilien vorkommen, sind nicht eng spezifisch für diese Vögel. Dagegen besiedelten diejenigen Mallophagengruppen, welche erst in späteren Zeiten erschienen waren, höher spezialisierte Vogelgruppen, und so kommen heute auf systematisch engeren Wirtseinheiten jüngere Mallophagengruppen vor. Somit kommen also auf einzelnen Vogelarten Mallophagen verschiedenen phylogenetischen Alters vor, welche infolgedessen ungleich spezialisiert sind. Diese Situation kann auch von der parallelen, aber nicht gleichzeitigen Evolution bei den Parasiten und Wirten herrühren. In diesem Licht läßt sich die Szidatsche Regel bei der Evolution der Mallophagen und Wirte anwenden.

Die EICHLERSche Regel über die parallele Verzweigung der Parasiten und Wirte entsteht logisch aus den früheren zwei Regeln und ist ebenfalls kritisiert worden (KÉLER 1957c). KÉLER brachte ein Gegenargument, welchem damals schwierig zu entgegen war. KÉLER erinnert nämlich daran, daß die Passeres die reichste und stärkste systematisch gegliederte Artengruppe der Vögel darstellen. Diese Tatsache steht den damaligen Kenntnissen über Mallophagen entgegen. KÉLER stellt nämlich fest, daß aus den Passeres nicht besonders viele Mallophagenarten bekannt sind, und diese Arten gehören zu nicht zahlreichen Gattungen und Familien. Aus diesem Grund bemerkt KÉLER keine Kor-

<sup>6)</sup> CLAY (1951a) hat die Spezialisationsstufe der Mallophagen nach dem Grad einiger morphologischen Komplikationen, besonders im Kopfbau, bestimmt.

relation zwischen der reichen systematischen Gliederung der Vögel und andererseits zwischen der einfachen und nicht reichen Mallophagengliederung. Leider verschweigt dieser Autor, daß die Mallophagen aus Passeres sehr schwach bekannt sind. Diese Mallophagen waren sogar auch aus den paläarktischen Wirten nur teilweise erforscht, und aus exotischen Vögeln (welche so zahlreich sind) sind sie fast völlig unbekannt. Deshalb kann man nicht vernünftig schlußfolgern durch einen Vergleich zwischen Tiergruppen, welche ungleich bekannt sind, besonders wenn hier eine so große Disproportion besteht, wie bei der Kenntnis der Mallophagen im Vergleich mit den Kenntnissen der Wirten aus den Passeres.

Meine Ergebnisse über mitteleuropäische Mallophagen aus den Passeres und Pici (ZLOTORZYCKA 1964a, b, c und 1965) verneinen die KÉLERSche These. Ich habe auf der Basis von morphologischen Differenzen 30 neue Mallophagenarten von Passeres beschrieben. Außerdem habe ich 17 neue Gattungen und eine neue Untergattung errichtet. Diese neuen Taxa sind ganz normal mit nahe verwandten Wirten verbunden. Also habe ich auf der Basis der Untersuchungen über Mallophagen, welche nur auf einem Teil der Passeres und Pici<sup>7)</sup> vorkommen, einige Tatsachen erhalten, daß die Mallophagen aus den Passeres viel reichlicher an Zahl der Arten und mehr systematisch gegliedert sind, als KÉLER und andere Mallophagologen meinten (EICHLER 1963 B, HOPKINS & CLAY 1952a).

Mir scheint, daß die Forschungen über Mallophagen auf der ganzen Ordnung Passeriformes sehr erfolgreich für die Systematik sein können. Ich habe diese Hoffnung nicht nur wegen der heutigen Fortschritte der Mallophagenwissenschaft, sondern ich versuche auch auf der Basis verschiedener Regelmäßigkeiten vorauszu sehen, welche von den parasitophyletischen Regeln beinhaltet werden. So habe ich bemerkt, daß auf systematisch zusammengehörigen Vogelgruppen solche Mallophagen vorkommen, welche miteinander verwandt sind<sup>8)</sup>.

Zum besseren Verständnis dieser Regelmäßigkeiten habe ich 11 Tabellen aufgestellt, worin die vertikalen Spalten auf der linken Seite systematisch geordnet die Vogelarten<sup>9)</sup> erfassen, und weitere Spalten auf der rechten Seite die entsprechenden Mallophagenarten. Für jede Mallophagengattung habe ich eine einzelne Spalte reserviert. Diese einzelnen Spalten sind durch die verschiedene Anzahl der Mallophagenarten ausgefüllt. Besonders viele Mallophagenarten sind mit häufigen Vögeln verbunden. Diese Vögel waren also wahrscheinlich öfter auf Mallophagen untersucht worden, als die anderen. Auf sogenannten „seltenen“ Vogelarten sind weniger Mallophagenarten bekannt<sup>10)</sup>. Diese Disproportionen weisen wahrscheinlich auf ungleiche Mallophagenkenntnis, aber nicht auf wirkliche Besiedlung der Vögel durch Mallophagen hin. Man kann auf der Basis der Entwicklungs-Regelmäßigkeiten bei Mallophagen und Wirten (nach den parasitophyletischen Regeln) vermuten, daß auf denjenigen Vögeln, bei welchen nur einzelne oder keine Mallophagenarten bekannt sind, in Wirklichkeit auch so zahlreiche Arten vorkommen mögen, wie bei anderen, nahe verwandten Wirten. Außerdem sollen diese Arten zu derselben oder nahe stehenden Gattungen gehören, wie die entsprechenden Mallophagen bei anderen, aber nahe verwandten Wirten. Man kann also fast voraussehen, in welcher Richtung in Zukunft die Kenntnis der Mallophagen gehen wird.

<sup>7)</sup> EICHLER (1963 B) stellt die Pici zu den Passeriformes.

<sup>8)</sup> Ich vermute, daß diejenigen Mallophagen, welche ähnliche morphologische Merkmale zeigen, miteinander verwandt sind. Bis heute existieren in der Systematik keine besseren Kriterien für die Bestimmung des Verwandtschaftsgrades. Übrigens weisen nach der Ansicht der entomologischen Systematiker äußere Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Insekten öfter auf verwandtschaftliche Beziehungen hin, als etwa auf eine Konvergenz der Merkmale.

<sup>9)</sup> Ich wende hier die Vogelsystematik nach SOKOLOWSKI (1958) an, welche auf der Vogelsystematik nach STRESEMANN (1934) basiert.

<sup>10)</sup> Meine Tabellen VI—XVI erfassen nur die mitteleuropäischen Vogelarten, aus welchen schon Mallophagen beschrieben sind. Solche Vogelarten, von welchen noch keine Mallophagen beschrieben sind, stehen nicht in den Tabellen.

Tabelle I Stufenfolge der Aufspaltung der Gattung *Bruceia*

nach HOPKINS & CLAY (1952a)	nach EICHLER (1963 B)	nach meinen Untersuchungen (1964b)	Vorkommen auf den Wirten
<i>Bruceia</i>	<i>Corvonirmus</i>	<i>Corvonirmus</i>	Corvidae
	<i>Bruceia</i>	<i>Olivinirmus</i>	Sturnidae
		<i>Spironirmus</i>	Laniidae
		<i>Maculinirmus</i>	Oriolidae
		<i>Nigrinirmus</i>	Motacillidae
		<i>Bruceia</i>	Fringillidae (p. p.)
			Fringillidae (p. p.)
			Bombycillidae
			Picidae
			Sittidae
			Sylviidae
			Prunellidae
			Alaudidae
	<i>Allobruceia</i>	<i>Allonirmus</i>	Turdidae (p. p.)
	<i>Turdinirmus</i>	<i>Allobruceia</i>	Turdidae (p. p.)
	<i>Aeronirmus</i> nom. nud.	<i>Turdinirmus</i>	
		<i>Hirundiniella</i>	Hirundinidae

Tabelle II Stufenfolge der Aufspaltung der Gattung *Penenirmus*

nach HOPKINS & CLAY (1952a) und EICHLER (1963 B)	nach meinen Untersuchungen (1964b)	Vorkommen auf den Wirten
<i>Penenirmus</i> und <i>Sturnidoccus</i>	<i>Penenirmus</i>	Troglodytidae
		Certhiidae
		Turdidae
	<i>Paranirmus</i>	Picidae (ohne <i>Dryocopus</i> )
	<i>Pleurinirmus</i>	Picidae (nur <i>Dryocopus</i> )
	<i>Alaudinirmus</i>	Paridae
		Alaudidae
		Motacillidae
	<i>Rostrinirmus</i>	Fringillidae

Tabelle III Stufenfolge der Aufspaltung der Gattung *Philopterus*

nach HOPKINS und CLAY (1952a)	nach EICHLER (1963 B) und nach meinen Untersuchungen (1964c)	Vorkommen auf den Wirten
<i>Philopterus</i>	<i>Philopterus</i>	Corvidae
	<i>Docophorulus</i>	Oriolidae
		Fringillidae
		Alaudidae
		Sylviidae
		Certhiidae
		Laniidae
		Muscicapidae
		Paridae
		Sittidae
		Turdidae
		Bombycillidae
	<i>Cineloecus</i>	Cinclidae
	<i>Cypseloecus</i>	Hirundinidae

Tabelle IV Stufenfolge der Aufspaltung der Gattung *Myrsidea*

nach HOPKINS & CLAY (1952a) und CLAY (1966)	nach EICHLER (1963 B)	nach meinen Untersuchungen (1964a)	Vorkommen auf den Wirten
<i>Myrsidea</i>	<i>Australmenopon</i>	<i>Neomyrsidella</i>	Corvidae (ohne <i>Corvus</i> )
		<i>Eichlerinopon</i>	Corvidae (nur <i>Corvus</i> )
	<i>Myrsidella</i>	<i>Myrsidella</i>	Sturnidae
	<i>Myrsidea</i>	<i>Vulgidea</i>	Paridae
		<i>Liquidea</i>	Muscicapidae
			Turdidae
			Cinclidae
			Fringillidae
			Troglodytidae
		<i>Densidea</i>	Hirundinidae
		<i>Myrsidea</i>	Rhamphastidae (Pici)

Tabelle V Stufenfolge der Aufspaltung der Gattung *Menacanthus*

nach HOPKINS & CLAY (1952a)	nach EICHLER (1963 B)	nach meinen Untersuchungen (1965)	Vorkommen auf den Wirten
<i>Menacanthus</i>	<i>Menacanthus</i>	<i>Lanicanthus</i>	Laniidae
		<i>Menacanthus</i>	Sturnidae
			Oriolidae
			Fringillidae
			Alaudidae
			Motacillidae
			Paridae
			Turdidae
			Sylviidae
			Prunellidae
			Troglodytidae
			Sittidae
			Cinclidae
			Corvidae
	<i>Picacanthus</i>	<i>Picacanthus</i>	Picidae

Das Vorkommen von verwandten Mallophagen auf miteinander verwandten Wirten beruht wahrscheinlich auf gegenseitiger Abhängigkeit. Dieses einfache Prinzip kann, sogar wenn einige Ausnahmen bestehen, behilflich sein nicht nur bei der Lösung solcher Probleme, welche zur Mallophagen-Phylogenie gehören, sondern auch bei evolutionistischen Fragen der Wirte. Dieses Problem ist nicht neu, sondern in folgenden Arbeiten mehr oder weniger bearbeitet: BLAGOVESČENSKIJ (1959a), BOETTIGER & EICHLER (1952A, 1954Q), CLAY (1949d, 1950a), EICHLER (1941c, 1941f, 1942c, 1946a, 1948t, 1949R, 1952M, 1956U, 1956W, 1962P), EWING (1933a), HARRISON (1914a, 1916a), KELLOGG (1913), MAYR & BAER (1957a), STAMMER (1961), TIMMERMANN (1952a, 1953c, 1955a, 1957S, 1957a, 1958a, 1960a, 1962, 1965), ZLOTORZYCKA (1961a, 1961b, 1962a, 1964a, b, c, 1965).

Besonders bemerkenswert ist die TIMMERMANNsche (1965) Bearbeitung, in welcher dieser Autor eine kritische Einschätzung der Systematik der Procellariiformes auf der Basis der Forschungen über Mallophagen vornimmt. Diese Arbeit hat besondere Bedeutung, denn der Autor behandelt die „verzögerte Evolution“ bei Mallophagen und Vögeln und faßt diesen Zweig der Wissenschaft als einen Teil der „Ornithoparasitologie“ auf<sup>1)</sup>. Dieses neue Gebiet der Wissenschaft verbindet die Parasitologie mit der Ornithologie.

<sup>1)</sup> Synonym zu „Aviparasitologie“ bei EICHLER 1943e (Zool. Anz. 141: 53—54).

Tabelle VI Mallophagen-

Wirtsvogelart	<i>Philopterus</i>	<i>Corvonirmus</i>	<i>Olivinirmus</i>	<i>Menacanthus</i>
<i>Corvus corax</i>	<i>Ph. corvi</i> (L.)	<i>C. argulus</i> (BRM.)		<i>M. gonophacus</i> (BRM.)
<i>C. corone corone</i>	<i>Ph. ocellatus</i> (SCOP.)	<i>C. rotundatus</i> (OSB.)		<i>M. cornicis</i> (BLAG.)
<i>C. corone cornix</i>	<i>Ph. ocellatus</i> (SCOP.)	<i>C. uncinosus</i> (BRM.)		
<i>C. frugilegus</i>	<i>Ph. atratus</i> NTZ.	<i>C. perforatus</i> ZLOT.		<i>M. laticeps</i> (BLAG.)
<i>Pyrhocorax graculus</i>	<i>Ph. thryptoccephalus</i> (KELL. & PAINE)	<i>C. biguttatus</i> (KELL. & PAINE)		<i>M. spec. aff. monochromatus</i> (KELL. & PAINE)
<i>Coloeus monedula</i>	<i>Ph. guttatus</i> (DEN.)	<i>C. varius</i> (BRM.)		<i>M. monedulae</i> (BLAG.)
<i>Pica pica</i>	<i>Ph. picae</i> (DEN.)	<i>C. biocellatus</i> (PIAG.)		<i>M. eury sternum</i> (BRM.)
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	<i>Ph. crassipes</i> (BRM.)	<i>C. (?) multipunctatus</i> (CLAY)	<i>O. olivaceus</i> (BRM.)	<i>M. merisui</i> (Wd. EICHL.)
<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Ph. garruli</i> BOIS. & LAC.		<i>O. glandarii</i> (DEN.)	<i>M. monochromateus</i> (KELL. & PAINE)

In dieser Bearbeitung möchte ich von der modernen mallophagologischen Evolutionslehre ausgehen, welche durch die Formulierung der parasitophyletischen Regeln begründet und seither vervollkommen wurde. Dabei will ich versuchen, auf der Basis der Mallophagenforschung zu Fragen über die Verwandtschaft zwischen einigen Familien aus der Unterordnung Passeres, Stellung zu nehmen. Solche Forschungen sind nach meiner Meinung auch aus dem Grunde nötig, weil zur Systematik der Passeres noch nicht das letzte Wort gesagt worden ist. Bei den verschiedenen Ordnungen der Vögel bestehen nämlich sehr ungleich-rangige Verwandtschaftsverhältnisse (siehe Tabelle XVI).

Bei allen meinen Schlußfolgerungen aus der Interpretation der Mallophagensystematik bemühe ich mich, diese zur Diskussion zu stellen, denn ich fühle mich zu keiner definitiven Entscheidung in der Lage, wie die Systematik einiger Gruppen des Passeres tatsächlich zu lösen ist. Es scheint mir aber, daß auch die Veröffentlichung noch nicht sicher begründeter Vermutungen wichtig ist als Basis für weitere Untersuchungen und schöpferische Diskussionen über ornithoparasitologische Probleme, welche mit den Mallophagen und ihren Wirten (Passeres) verbunden sind.

TIMMERMANN (1965) prüft die Verwandtschaft zwischen den Wirten, indem er die verwandten Mallophagen untersucht, welche engere systematische Einheiten bei Vögeln (z. B. Gattungen und Arten) charakterisieren. Solche Mallophagen sind nach seiner Meinung die phylogenetisch jüngsten. Die Interpretation der Reichweite des Vorkommens bei diesen Mallophagen kann viele Argumente liefern für Feststellungen der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Wirten. Es scheint mir, daß ein solcher logischer Schluß richtig ist, und aus diesem Grund betone ich im weiteren Teil meiner Arbeit solche Fälle, wo abgesonderte Mallophagen Gruppen auch auf abgesonderten Gattungen und Familien der Wirtsvögel vorkommen. Ich glaube dennoch, daß die Untersuchung von auf mehreren

Komplexe der Corvidae

<i>Eichlerinopon</i>	<i>Neomyrsidella</i>	<i>Myrsidella</i>	<i>Allocolpocephalum</i>
<i>E. anaspilum</i> (NTZ.)			
<i>E. cornicis</i> (DE GEER)		<i>M. consimilis</i> (PIAG.)	
<i>E. celeripes</i> (ZLOT.)		<i>M. isostoma</i> (NTZ.)	<i>A. frugilegi</i> ZLOT.
			<i>A. elongatum</i> (PIAG.)
	<i>N. anathorax</i> (NTZ.)		
	<i>N. picae</i> L.		
	<i>N. brunnea</i> (NTZ.)		
	<i>N. indivisa</i> (NTZ.)		

Vogelfamilien vorkommenden Mallophagen<sup>12)</sup> ebenfalls zweckmäßig ist, obgleich man hier die Beziehungen interpretieren kann, welche bei phylogenetisch alten Mallophagen Gruppen herrschen. Die Anwesenheit solcher Mallophagen Gruppen auf verschiedenen Vögeln muß nichts über die Verwandtschaft der Wirte beweisen. Der Vergleich einzelner Vogelgruppen, bei denen eine phylogenetisch alte Mallophagen Gruppe vorkommt, zeigt dagegen wahrscheinlich, daß diese Differenzen gegen eine Verwandtschaft mit solchen Vögeln sprechen, welche andere „alte“ Mallophagen haben.

Daher vergleiche ich das Vorkommen bei allen Mallophagen aus verschiedenen Vogelarten. Ich gehe davon aus, daß wenn mehrere gemeinsame oder sich nahestehende (also verwandte) Mallophagengattungen bei zwei oder mehr Vogelfamilien leben, dies ein stärkeres Argument dafür ist, daß diese Vögel miteinander verwandt sind. HOPKINS (1942a) meint, daß eine Gemeinsamkeit der Mallophagen die nahe Verwandtschaft von Vögeln möglich, zwei Gemeinsamkeiten wahrscheinlich erscheinen läßt, aber wenn zwei Vogelgruppen drei Mallophagengattungen gemeinsam haben, ihre nahe Verwandtschaft sicher sei. In meiner folgenden Arbeit untersuche ich zwar nicht den Verwandtschaftsgrad zwischen den Wirten. Es scheint mir aber, daß die HOPKINSsche These richtig ist, daneben allerdings die Interpretation der phylogenetisch „jungen“ Mallophagengattungen, welche von TIMMERMANN angewandt wird, wahrscheinlich ebenfalls ihre Richtigkeit hat.

(Fortsetzung folgt)

<sup>12)</sup> Die Feststellungen über die Verbreitung irgendwelcher Taxa der Mallophagen auf Taxa der Vögel ist immer mit dem Einfluß der Subjektivität der Forscher behaftet. Diese Subjektivität ist nötig, weil das Errichten von Taxa als Abstraktion (konkret sind nur die Individuen) immer etwas subjektiv ist.

## Rezensionen

**Filippova, N. A.** (1966): Argasovyje klešči (Argasidae). — Fauna SSSR (Moskva + Leningrad) n. s. 96 [= Paukoobraznye Tom. IV, vyp. 3]; 256 S. + 1 eingeklebter Druckfehlerberichtigungs-zettel, 540 Abb. + 2 Farbtaf., 39 Tab., 20 S. Lit.; geb. Rub. 1,84. — Wer nur an die europäischen Argasiden denkt, ist zunächst überrascht über den großen Umfang dieses Bandes; aber in der UdSSR spielen ja nicht nur 8 *Argas*-Arten eine Rolle, sondern noch an weiteren Argasiden 1 *Alveonanus*-Art und 8 *Ornithodoros*-Arten, von denen manche doch auch erhebliche medizinische Bedeutung haben. Die Bearbeitung ist wiederum, wie wir das von der berühmten Reihe dieser „Fauna der UdSSR“ nicht anders gewohnt sind, ganz ausgezeichnet. Allein 104 Seiten sind dem allgemeinen Teil gewidmet. Vom Standpunkt der Systematik und Nomenklatur enthält der Band allerdings einige bedauerliche Inkongruenzen. So ist z. B. *Ornithodoros tartakovskyi* in seiner Titelzeile nicht als zur Untergattung *Pavlovskyella* gehörig ausgezeichnet. Ferner wird ein 1961 a von der Verfasserin beschriebener „*Argas hermanni macrostigmatus*“ hier zur Art erhoben. Das geschieht nun mit der Formel „*Argas* (s. str.) *macrostigmatus* sp. nov.“, als ob es sich um die Aufstellung einer neuen Art handelte. Das aber ist ja eben nicht der Fall, vielmehr ist ja nur eine einst als Unterart aufgestellte Form nun zur Art erhoben worden. Deshalb hätte die Formel richtig heißen müssen „*Argas* (*Argas*) *macrostigmatus* FILIPPOVA 1961 a“. Es ist gerade bei einem sonst so beispielhaften Werke bedauerlich, wenn es durch solche elementaren Verstöße gegen die Nomenklaturregeln etwas stockfleckig wird. Wd. EICHLER (Kleinmachnow).

**François, J.** (1963): La toxoplasmose et ses manifestations oculaires. — Paris (Masson et Cie.); 613 S., 286 Abb., 102 Tab., 132 S. Lit.; geb. 92 frs. — Einleitend weist der Autor auf den Charakter der Toxoplasmose als Zoonose, auf die Bedeutung der Tiere als Erregerreservoir der Toxoplasmen und auf die Identität aller bei den verschiedenen Tierarten bisher isolierten Toxoplasmen mit dem bei dem Gundi gefundenen *Toxoplasma gondii* hin. Dann behandelt er eingehend die Morphologie des Erregers, seine Resistenz, seine Vermehrung (binäre Fission, Endodyogenie), seine Züchtung im Tierreich, im bebrüteten Hühnerrei und auf Geweben, die Symptomatologie der Toxoplasmose bei verschiedenen empfänglichen Tierarten sowie den Übertragungsmodus der Toxoplasmen auf den Menschen, der noch nicht für alle Fälle eindeutig bekannt ist. Der Autor geht dann auf die direkten und indirekten Methoden der Diagnose ein. Als Methode der Wahl für den Erregernachweis bezeichnet er die Übertragung des Untersuchungsmaterials auf weiße Mäuse (nach den Erfahrungen des Rezensenten hat sich der Goldhamster besser bewährt). Auf Abb. 41 sind in Mehrfarbendruck mehrere Toxoplasmen, Sarcocysten und Leishmanien dargestellt, um vergleichen zu können, wie die genannten Protozoen bei mikroskopischer Betrachtung im gefärbten Präparat aussehen. Von den indirekten Nachweisverfahren wird vor allem der SFT hervorgehoben und sein Wert für die klinische Diagnose kritisch eingeschätzt. Von den weiteren indirekten Testen werden noch die KBR, der Hämagglutinationstest nach der Technik von MALONEY und KAUFMAN und der Technik von KARP sowie der Hämagglutinationshemmungstest, die verschiedenen Agglutinationsteste und der Intradermaltest beschrieben. — Im klinischen Teil schildert der Verfasser sehr eingehend die konnatale Toxoplasmose, die sich hauptsächlich an den Augen manifestiert, und ihre Symptomatik. Die postnatale Toxoplasmose wird vom Autor ihrer geringeren Bedeutung wegen weit kürzer behandelt als die angeborene. Mit Recht weist er darauf hin, daß, je älter der Mensch wird, um so unwahrscheinlicher das Auftreten einer erworbenen aktiven Toxoplasmose ist. Tabellarisch wird die Symptomatologie der postnatalen Toxoplasmose an Hand von 15 Fällen dargestellt. Aus Abb. 238 ist der durchschnittliche zeitliche Verlauf der KBR-Titerkurve der erworbenen Toxoplasmose zu ershen. Daß der Autor bei der Bearbeitung der toxoplasmotisch bedingten Organschädigungen am ausführlichsten auf die okulären Schädigungen eingeht, ist selbstverständlich, da das Buch von ihm als Ophthalmologie unter dieser Thematik geschrieben ist. Es folgen noch Vorschläge für Therapie und Prophylaxe. In diesem Werk ist auch die deutsche Literatur weitgehend berücksichtigt worden. Obwohl, wie erwähnt, die okulären Manifestationen vorrangig besprochen werden, ist die Besprechung aller anderen Probleme der Toxoplasmose und ihres Erregers so ausführlich, daß das Studium des Buches auch für den Parasitologen von großem Wert ist. Im Vergleich mit manchen anderen französischen wissenschaftlichen Werken ist das Buch in einem recht leicht verständlichen Stil geschrieben. Es enthält eine sehr ausführliche Bibliographie, zahlreiche Tabellen und ausgezeichnete Abbildungen, die außerordentlich instruktiv sind. G. WILDFRÜH sen. (Leipzig).

**Goertler, V.** (1965): Vom literarischen Handwerk der Wissenschaft. Eine Plauderei mit Zitaten und Aphorismen. — Berlin + Hamburg (Verlag Paul Parey); 284 S.; Ganzl. DM 26,00. — Der jetzt emeritierte Verfasser genießt als namhafter Veterinärmediziner guten Ruf, aber da er als ausgezeichnete Organisator von Seuchenbekämpfungsmaßnahmen und Meister des Labor-experimentes bekannt ist, hätte auch der, der ihn näher kennt, von ihm eher ein neues Lehrbuch