

Ein Phänomen besonders bei Vögeln: Trinken von Tränenflüssigkeit (Lachrymophagie) durch Tierläuse (Insecta, Phthiraptera)*

Eberhard Mey

Mey E 2013: A phenomenon noted particularly in birds: drinking of eye secretion (lachrymophagy) by lice (Insecta, Phthiraptera). *Vogelwarte* 51: 15-23.

The new observation documented here from Myall Lakes National Park, New South Wales (Australia) on 8.9.2011 of a *Myrsidea* species drinking eye secretion on a Superb Fairy-wren *Malurus cyaneus cyanochlamys* Sharpe, which was behaving unusually, provides an opportunity for an updated general review of all currently known cases of lachrymophagy (or alternatively ophthalmotropism) in amblyceran and ischnoceran chewing lice (Phthiraptera). This surprising phenomenon – first mentioned in 1734 – in lice that generally avoid the light appears to be more widespread than indicated by the records known until now (at least 18 in Amblycera, 2 in Ischnocera). These records involve 12 amblyceran and 2 ischnoceran species belonging to 9 genera parasitizing 10 host families: 1 *Menacanthus* (Alaudidae?), 1 *Gallacanthus* (Phasianidae), 2 *Dennyus* (Apodidae), 4 *Myrsidea* (Furnariidae, Corvidae, Maluridae), 1 *Heteromenopon* (Psittacidae), 2 *Neocolpocephalum* (Accipitridae), and 1 *Laemobothrion* (Accipitridae), as well as 1 *Bovicola* (Bovidae) and 1 *Trichodectes* (Mustelidae). Lachrymophagy has not only been observed on living but also on freshly dead host individuals. The liquid secreted by the lacrimal glands must be an important food resource for those lice in particular that do not live exclusively or mainly on a diet of blood and that mostly possess biting-chewing mouth parts. Whether this assumption also applies to the most species-rich group of Phthiraptera, the mainly keratin-eating Ischnocera that parasitize birds, remains to be seen. Lachrymophagy also remains unknown among both the sucking lice (suborder Anoplura) and proboscidean lice (suborder Rhynchophthirina). Ophthalmotropism in chewing lice, and especially in the Amblycera, contradicts the general belief that the behavior of these insects is fundamentally negatively photophilic. Further observations are urgently required.

✉ EM: Naturhistorisches Museum im Thüringer Landesmuseum Heidecksburg zu Rudolstadt, Schlossbezirk 1, D-07407 Rudolstadt. E-Mail: mey-rudolstadt@t-online.de

Einleitung

Eine bisher erstaunlich wenig beachtete physiologische Eigentümlichkeit der auf Vögeln und Säugetieren lebenden Tierläuse (Phthiraptera) ist die Aufnahme von Augensekret oder Tränenflüssigkeit. Sie ist bislang aus Europa, Asien und Südamerika von elf Federlings-Arten aus der Unterordnung Amblycera (Haftfußläuslinge) und von zwei Haarlings-Arten aus der Unterordnung Ischnocera (Kletterfußläuslinge) berichtet worden. Dass dieses Phänomen bei mancher Tierlaus-Gruppe weiter verbreitet ist als bisher bekannt, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Erstmals gelang es nun auch in Australien, Augensekret trinkende Federlinge zu beobachten. Dieser hier dokumentierte Nachweis wird zum Anlass genommen, die früher beschriebenen Fälle von Lachrymophagie bei Tierläusen (Mey et al. 2006) zu aktualisieren und zu diskutieren.

Lachrymophagie/Ophthalmotropismus

Die in der Augenhöhle von Reptilien (außer Schlangen), Vögeln und Säugetieren liegenden Tränenrüsen (Glandulae lacrimales) sondern regelmäßig Flüssigkeit ab, mit der das Auge funktionstüchtig gehalten wird. Das Sekret ist wässrig, schwach salzig und eiweißhaltig. Es dient manchen Insekten als Nahrung. Den Verzehr von Tränenflüssigkeit kann man als Lachrymophagie (von altlat. lachrymo = tränen und griech. phagein = verzehren), das Aufsuchen der Augen(lidränner) zu diesem Zweck als Ophthalmotropismus (von griech. ophthalmos = das Auge und tropos = Richtung [zur Reizquelle]) bezeichnen. Beide Begriffe sind zumindest in der entomologischen Literatur bisher wenig gebräuchlich (u. a. Hilgartner et al. 2007).

Lachrymophagie respektive Ophthalmotropismus sind weltweit u. a. nicht nur von bestimmten Fliegen (Cryptochetidae, Chloropidae und Muscidae; Ziegler 2005), sondern auch von verschiedenen Schmetterlingen (Nymphalidae, Noctuidae, Notodontidae, Pyralidae, Geometridae, Lymantridae und Sphingidae) auf Säugetieren und Reptilien bekannt (Büttiker 1993, 1997; Hilgartner et al. 2007; Turner et al. 1986). Neuerdings gelang es, dieses Phänomen von Schmetterlingen auch

* Meinem Lehrer in mallophagiosis Prof. Dr. Wolf-dietrich Eichler (* 22.12.1912 Ravensburg/Württemberg, † 7.2.1994 Berlin) zum 100. Geburtstag.

bei Vögeln auf Madagaskar nachzuweisen: Der 26 mm lange und in der Flügelspanne 47 mm große Nachtschmetterling *Hemiceratoides hieroglyphica* (Saalmüller, 1891) aus der Familie der Eulen (Noctuidae) saugte des Nachts jeweils über eine halbe Stunde lang Tränenflüssigkeit von Rostbauch-Newtonie *Newtonia brunneicauda* und Malegassendajal *Copsychus albospecularis* (Hilgartner et al. 2007). Unbemerkt von den schlafenden Wirtsindividuen saß jeweils dieser Schmetterling auf deren Rücken und hatte seinen langen Saugrüssel in den Augenlidspalt eingeführt (von den Autoren eindrucksvoll im Bild dokumentiert).

Tränenflüssigkeit trinkende Tierläuse

Während man lachrymophage Zweiflügler und Schmetterlinge bestenfalls als Temporärparasiten bezeichnen kann, sind alle Tierläuse permanent-stationär, also echte Parasiten, die ihr gesamtes Leben ohne stundenlange Außenweltphasen ganz auf Kosten ihrer Wirte verbringen. Darin sind sie einzigartig unter den Insekten, denn bei keiner anderen Ordnung leben alle Arten in all ihren Entwicklungsphasen parasitisch (Mey 2005). Entwicklungsgeschichtlich leiten sich die Phthiraptera von freilebenden, nicht parasitischen, als Flechtlinge, Rinden-, Staub- oder auch Bücherläuse bezeichnete Psocopteren ab. Mit diesen bilden sie eine Abstammungsgemeinschaft: die Psocodea mit den beiden Ordnungen Psocoptera und Phthiraptera. Die ektoparasitische Lebensweise haben Tierläuse während ihrer Jahrtausende dauernden Evolution, wahrscheinlich seit der Kreidezeit, optimiert. Ihr Körperbau unterlag in diesem Prozess reich variierten angepassten morphologischen und physiologischen Abänderungen (Körper dorso-ventral abgeplattet, Reduktion der Facettenaugen, Entwicklung von beißend-kauenden zu stechend-saugenden Mundwerkzeugen usw.). Wahrscheinlich steht Blut bei allen Tierläusen auf dem Speisezettel. Doch ist der größere Teil von ihnen nicht in der Lage, sich überwiegend oder gar ausschließlich vom Wirtsblut zu ernähren, wie die Echten Läuse (Anoplura) und die Rüsselläuse (Rhynchophthirina) sowie unter den Haftfußläuslingen die Ricinoidea und wahrscheinlich die Laemobothriidae. Eine nicht zu versiegende Quelle flüssiger Nahrung resp. Wasser ist für manche Tierlaus-Gruppe anscheinend auch Augensekret. Bei aller Zufälligkeit, die bisherigen authentischen Augenzeugenberichten über Tränenflüssigkeit trinkende Tierläuse anhaftet, zeichnet sich ab, dass dieser zur Lachrymophagie führende Ophthalmotropismus immanenter Bestandteil der Lebensweise mancher Phthiraptera, besonders der auf Vögeln lebenden Amblyzeren, ist.

Hier ist weitere empirische Forschung dringend notwendig, die durch geglückte, genau wiedergegebene Naturbeobachtung und sorgfältiges Experiment vorangebracht werden kann. Im Zusammenhang mit Lachrymophagie werden Tierläuse auch als Vektoren von

anderen Parasiten (z. B. Nematoden) stärker in den Fokus zu rücken sein (siehe u. a. Dutton 1905; Bartlett 1993).

Das Phänomen ist bisher von 14 zum Teil nicht sicher bestimmten oder noch unbeschriebenen Arten bekannt geworden; eine nicht spezifizierte Angabe (von O. Heinrich; s. Eichler 1937) bezieht sich darauf. Alle mir bekannt gewordenen Fälle sind in Tab. 1 zusammengestellt. Bei gebührender Aufmerksamkeit wird sich die Anzahl lachrymophager Tierläuse in den nächsten Jahren wohl rasch erhöhen lassen. Hierzu könnten vor allem die Beobachtungen von Vogelberingern beitragen.

Beim Augensekret-Trinken sind bisher vor allem amblyzere Federlinge beobachtet worden. Sie gehören zwei Familien an: den über den weitaus größten Teil aller Vogelgruppen verbreiteten, meist nur zwei bis drei Millimeter großen Menoponidae sensu lato (einer wahrscheinlich paraphyletischen Gruppierung) und den, bis zu über einen Zentimeter groß werdenden Laemobothriidae, die ihren Verbreitungsschwerpunkt auf Greifvögeln und ferner Rallen haben, aber auch vereinzelt auf Störchen, Reiher, Sichlern, Eulen und dem Hoatzin nachgewiesen wurden. Dem stehen bisher nicht wieder bestätigte Zufallsbeobachtungen von zwei ischnozeren Haarlingsarten gegenüber. Von der mit Abstand artenreichsten Tierlaus-Gruppe, den Vogelischnozeren, fehlt gar ein Nachweis für Lachrymophagie. Dass es Ophthalmotropismus bei den Arten der Anoplura und Rhynchophthirina vielleicht gar nicht gibt, ließe sich mit ihrer ganz auf Blut spezialisierten Ernährungsweise bzw. dem Bau ihrer Mundwerkzeuge erklären.

Soweit es dem Verständnis und der Präzisierung des Themas dient, wird im Folgenden auf einige der in Tab. 1 zusammengestellten Fälle näher eingegangen.

Der offenbar erste Hinweis auf Lachrymophagie bei Tierläusen stammt von Cuno (1734). Cosmos Conrad Cuno (* 27.9.1652 Hamburg, † 31.8.1745 Augsburg) war ein seit 1683 in Augsburg lebender deutscher Instrumentenmacher (u. a. Mikroskope), Naturforscher und Dichter (www.stadtlexikon-augsburg.de). Er bildet einen mit Blut voll gefressenen Federling aus der Familie der Menoponiden (Abb. 1) ab, der sehr wahrscheinlich, nach Form von Kopf und Thorax, zur Gattung *Menacanthus* gehört (vgl. Mey 2004). Cuno schreibt dazu: „Ist ein Insect, deren etliche an den Augen einer Lerche gefunden / wenn selbe überhand nehmen / denselben die Augen ausfressen / und also nothwendig verblinden und davon crepiren müssen / ihr circulirendes Geblüth / gieng vom Kopff biß in Bauch / war wie der schönste Carmin so roth / auch in steter Bewegung / was die drey Particulas anbelanget / ob es der Magen / Lung und Leber / will ich / wie oben gedacht / dem berühmten Observatori, Herrn Löwenhock / wenn er noch leben sollte / überlassen / mit mehrerm / als einem accuraten Abriß / kann ich denen respective Herrn Liebhabern nicht dienen.“ Die Beschreibung lässt sich heute ohne weiteres als ein Beispiel für Augensekret

Tab. 1: Nachweise Augensekret trinkender (lachrymophager) Phthiraptera. Systematik der Tierläuse nach Mey (2005), der Vögel nach Dickinson (2001) und der Säugetiere nach Duff & Lawson (2004). Den Nachweisen 3. und 8. lagen jeweils mehrere, aber nicht genau angegebene Beobachtungen zugrunde. * = neuer oder bisher nicht berücksichtigter Nachweis. – *Records of (lachrymophagic) Phthiraptera drinking eye secretion. Systematics of chewing lice from Mey (2005), of birds from Dickinson (2001), and of mammals from Duff & Lawson (2004). Records 3 and 8 are based on several observations which were not exactly indicated. * = new or not previously noted record.*

Lfd. Nrn. Art / Nachweis	Phthiraptera	Wirtsart (Familie)	Geographische Herkunft, Datum und Beobachter	Quelle
	Unterordnung Amblycera			
	Menoponidae sensu lato			
1. / 1.	<i>Menacanthus</i> sp. I	"Lerche" (Alaudidae ?)	Deutschland: Augsburg, Württemberg Anfang 18. Jh., C. C. Cuno	*Cuno 1734
2. / 2.	<i>Gallacanthus kaddoui</i> Eichler & Mey, 1978	<i>Pavo cristatus</i> forma domestica (Phasianidae)	Irak: Bagdad, vor 1978, I. K. Kaddou	Mey 1978
3. / 3.	<i>Dennyus hirundinis</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Apus a. apus</i> (Apodidae)	Deutschland: Hamburg, A 19. Jh., H. Sikora;	Sikora 1922
3. / 4.	<i>Dennyus hirundinis</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Apus a. apus</i> (Apodidae)	Schleswig-Holstein, Sande b. Wil- helmshaven, 1968 oder früher, F. Siedel	Büttiker & Eichler 1969, Eichler 1973
3. / 5.	<i>Dennyus hirundinis</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Apus a. apus</i> (Apodidae)	Eisenach, Thüringen, 20.5.1975, E. Mey	Mey 1978
3. / 6.	<i>Dennyus hirundinis</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Apus a. apus</i> (Apodidae)	Rudolstadt, Thüringen, 29.5.1987, E. Mey	*
3. / 7.	<i>Dennyus hirundinis</i> (Linnaeus, 1761)	<i>Apus a. apus</i> (Apodidae)	Schweiz: Aarau, 24.6.1942, F. Stirne- mann	Büttiker 1944, 1945
4. / 8.	<i>Dennyus vornarxi</i> Büttiker, 1954	<i>Tachymarptis m. melba</i> (Apodidae)	Schweiz: Solothurn und Zürich, 1937-1945, W. Büttiker	Büttiker 1945,
5. / 9.	<i>Myrsidea cornicis</i> (De Geer, 1778)	<i>Corvus c. corone</i> (Corvi- dae)	Deutschland: Schwarzburg, Thüringen 1.6.1976, E. Mey	Mey 1978
6. / 10.	<i>Myrsidea</i> sp. I	<i>Cinclodes f. fuscus</i> (Furnariidae)	Argentinien: La Balandra bei La Plata, Provincia Buenos Aires, 7.11.1998, A. Cicchino	Mey et al. 2006
7. / 11.	<i>Myrsidea</i> sp. II	<i>Cinclodes patagonicus</i> <i>chilensis</i> (Furnariidae)	Chile: "El Faro", Rio Temuco, 1.2.2001, E. Mey & D. González-Acuña	Mey et al. 2006
7. / 12.	<i>Myrsidea</i> sp. II	<i>Cinclodes patagonicus</i> <i>chilensis</i> (Furnariidae)	Chile: "El Faro", Rio Temuco, 2.2.2001, E. Mey & D. González-Acuña	Mey et al. 2006
8. / 13.	<i>Myrsidea</i> sp. III	<i>Malurus cyaneus cya- nochlamys</i> (Maluridae)	Australien: Myall Lakes NP, New South Wales, 8.9.2011, E. Mey	*
9. / 14.	<i>Heteromenopon macrurum</i> (Eichler, 1952)	<i>Enicognathus leptorhyn- chus</i> (Psittacidae)	Chile: Chillán, 9.9.2006, D. González- Acuña	Mey et al. 2006
10. / 15.	<i>Neocolpocephalum</i> sp. ?	<i>Buteo rufinus</i> (Accipitri- dae)	Jemen: bei Lahadsch (Lahaj), N Aden, 1899, O. Neumann	Eichler 1937, 1972
11. / 16.	<i>Neocolpocephalum turbinatum</i> (Denny, 1842) sensu lato	<i>Geranoaetus melanoleu- cus</i> (Acciptridae)	Argentinien: La Plata, Provincia Buenos Aires, 12.10.1996, A. Cicchino	Mey et al. 2006
	Laemobothriidae			
12. / 17.	<i>Laemobothrion maximum</i> (Scopoli, 1763)	<i>Geranoaetus melanoleu- cus</i> (Acciptridae)	Argentinien: La Plata, Provincia Buenos Aires, 12.10.1996, A. Cicchino	Mey et al. 2006
	Unterordnung Ischnocera			
	Infraordnung Trichodectocera			
	Bovicolidae			
13. / 18.	<i>Bovicola bovis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Bos taurus</i> (Bovidae)	Deutschland: Berlin, vor 1939, W. Eichler	Eichler 1940
	Trichodectidae			
14. / 19.	<i>Trichodectes melis</i> (J. C. Fabricius, 1805)	<i>Meles meles</i> (Mustelidae)	Deutschland: Rostock, Mecklenburg, vor 1941, P. Schulze	*Eichler 1941

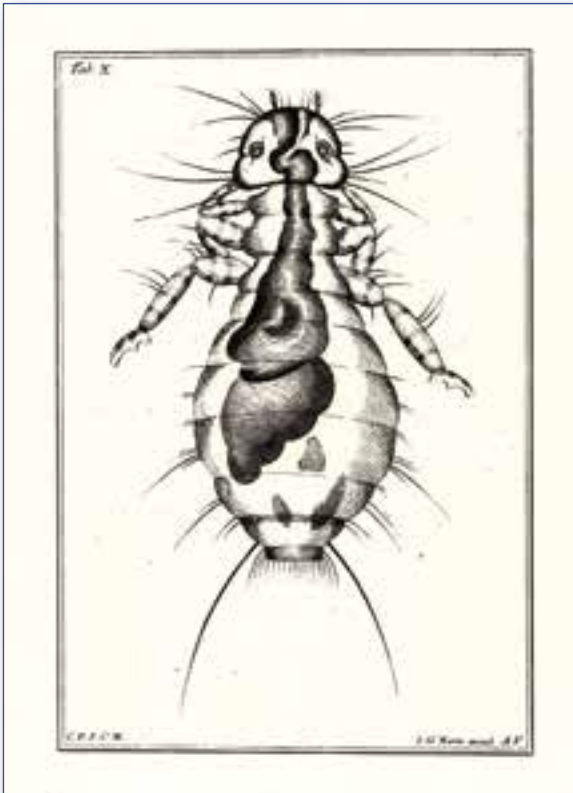


Abb. 1: An den Augen einer „Lerche“ zahlreich festgestellter Federling (*Menacanthus* sp.), hier Adultus mit blutgefülltem Kropf und Darmtrakt. Gezeichnet von Johann Georg Merz (1694 bis 1762), in Kupfer gestochen von Elias Baeck, gen. Heldenmuth (1681 bis 1748). Verändert, aus Cuno (1734). - *Many feather lice (Menacanthus sp.), here adult with blood-filled crop and intestinal tract, around the eyes of a "lark". Drawn by Johann Georg Merz (1694-1762), engraved on copper by Elias Baeck, aka. Heldenmuth (1681-1748). Altered, from Cuno (1734).*

trinkende Federlinge interpretieren. Das Blut dürfte m. E. kaum an den Augenlidern selbst, sondern an anderer Stelle vom Federling aufgenommen worden sein. Diesen bei massiven Auftreten die Fähigkeit zuzuschreiben, die Augen des Wirtes „ausfressen“ zu können, ist freilich nach bisheriger Erfahrung eine völlig haltlose Spekulation geblieben.

Dass bestimmte Federlinge die Augenlider ihrer Wirte aufsuchen, um dort Augensekret zu trinken, ist erst viel später von Sikora (1922) erkannt worden: „Die erwachsenen Schwalbenläuse nehmen gewohnheitsmäßig Blut auf; die Larven hingegen befriedigen ihr Flüssigkeitsbedürfnis, indem sie am Rand des Auges sitzend dessen Flüssigkeit saugen, um sich dann sogleich wieder im Gefieder zu verstecken. Selten enthält der Larvenmagen Blut.“ Eichler (1936) hat die angegebenen „Schwalbenläuse“ zunächst als „*Hirundoecus* sp.“ gedeutet, doch handelte es sich dabei nicht um Federlinge von Schwal-

ben, sondern von Mauerseglern *Apus apus*, wie sich bald herausstellte (Eichler 1937). *Dennyus hirundinis* ist auch späterhin mehrfach als Augensekrettrinker beobachtet worden (Tab. 1). Gemeldet wurden vorwiegend Larven, aber auch Imagines. Wer schon einmal mit jungen und/oder verletzten Mauerseglern näher zu tun hatte, dem dürfte dieses anscheinend ungewöhnliche Verhalten nicht verborgen geblieben sein. Nachdem es auch von weiteren Arten anderer Gattungen bekannt geworden ist (Mey 1978), wurde klar, dass es sich dabei nicht, wie angenommen, um eine vor allem den *Dennyus*-Arten zukommende Eigentümlichkeit handelt (Büttiker & Eichler 1969; Eichler 1963, 1973), sondern unter Tierläusen allgemeiner verbreitet ist.

Während der Untersuchung (!) eines gesunden adulten Mauerseglers (Tab. 1, Nr. 3./6.) waren zeitgleich eine Larve und ein Weibchen von *Dennyus hirundinis* für etwa 30 Sekunden zum Trinken an einem Auge erschienen. Auf der Haut der Kopfplatte, wo auch ca. 20 einzelne Nisse (darunter einige Hülsen) basal an den Federchen ange kittet waren, liefen zwei Imagines herum. Im Kehlfieder konnten ca. 50 meist neue Nisse ausgezählt werden. Dieses *hirundinis*-Xenodem mochte schätzungsweise 10 bis 20 Individuen umfasst haben. (Xenodem = Teil einer lokalen Fortpflanzungsgemeinschaft auf einem Wirtsindividuum, s. Mey 1982.) Das Kopfgefieder des Mauerseglers ist also für *Dennyus hirundinis* (bevorzugter) Wohnbezirk und Kinderstube zugleich, in deren „Mitte“ die Augen eine Nahrungsquelle bieten. Es ist darum gar nicht so verwunderlich, dass vor allem Larven an den Augenlidern beobachtet wurden und den Eindruck erweckten, als seien vor allem sie auf die Tränenflüssigkeit fixiert. Dass gerade der Kopf des Wirtes den hauptsächlichsten Eiablageort für die meisten amblyzeren Federlingsarten darstellt, könnte mit der permanent verfügbaren Nahrungsquelle „Auge“ ursächlich zusammenhängen, auch wenn man eher geneigt ist anzunehmen, dass Federlinge in ihrer „Kopfnische“ am besten vor Gegenwehr ihres Wirtes geschützt seien.

Ob die *Dennyus*-Arten auch während des Fluges ihrer Wirte deren Augen zum Sekrettrinken aufsuchen, ist unbekannt, aber m. E. nicht unwahrscheinlich. Andernfalls müsste man eine saisonale Lachrymophagie auf diesen überwiegend im Luftraum lebenden Vögeln erwarten. Dafür gibt es aber keinen plausiblen Anhalt.

An den Augenrändern frischtotter Wirte (längere Zeit tote kommen nicht in Frage) sind Federlinge wiederholt festgestellt worden. Das war zuerst von Oscar Neumann zu erfahren, der 1899 im Süd-Jemen auf einem eben geschossenen Adlerbussard *Buteo rufinus* „um die Augenränder eine Menge von Tieren beobachtete, die dort die Augenflüssigkeit aufsaugten“, wie er Wolfdietrich Eichler (Eichler 1937) berichtet hatte. Letzterer hielt diese zunächst für Vertreter einer *Laemobothrion*-Art, später aber (Eichler 1973) für eine *Neocolpocephalum*-Art, was in diesem Falle m. E. wahrscheinlicher ist

(Tab. 1, Nr. 10./15.). Oskar Heinroth konnte dazu aus seiner Erfahrung mitteilen, dass er „auch schon Federlinge am Auge des [toten] Vogels“ (von im Zoo gehaltenen großen Greifvögeln, besonders Adlern) angetroffen hat (Eichler 1937). Eine Bestätigung dieser Angaben über Federlinge, die Augen von frischtoten Wirten aufsuchen, ist Armando Cicchino bei einem Aguja *Geranoaetus melanoleucos* mit *Laemobothrion maximum* s. l. und *Neocolpocephalum turbinatum* s. l. (Tab. 1, Nr. 12./17. und 11./16.) und Daniel González-Acuña beim Langschnabelsittich *Enicognathus leptorhynchus* mit *Heteromenopon macrurum* s. l. (Tab. 1, Nr. 9./14.) gelungen.

Die beiden nachstehenden Fälle von Lachrymophagie sind die bisher einzigen von auf Säugetieren lebenden Tierläusen (vgl. Tab. 1, Nr. 13./18. und 14./19.).

Eichler (1940) beschreibt den Parasitenbefall eines jungen Hausrindes: „So konnte ich anlässlich der Untersuchung eines stark dasselbefallenen Kalbes kürzlich feststellen, dass dasselbe auch Zehntausende von Haarlingen (*Bovicola bovis* Linnaeus) hatte (WEC 800). Hunderte von Haarlingen hielten sich an den Augenrändern auf, wo sie anscheinend nicht nur vielleicht Augenflüssigkeit aufnahmen, sondern offenbar auch die Augenlider selbst benagten. [...] Um ihr Flüssigkeitsbedarf zu stillen, benützen die Haarlinge auch die ihnen durch die Dasselbeulen gebotene Gelegenheit und besuchten deren Sekretabscheidungen. Ja, ich konnte sogar beobachten, wie einzelne Haarlinge in die Öffnung der Dasselbeule hineindringen und sich auf das Analende der nahezu reifen Dassel (*Hypoderma* sp.) begaben, wo sie längere Zeit verweilten und ebenfalls Flüssigkeit aufzunehmen schienen.“ Ob man deshalb *Bovicola bovis* zu den regelmäßigen Augensekret-Trinkern rechnen kann, bleibt zunächst unentschieden. Bei diesem Beispiel mag eher der Ausnahmezustand eines Massenbefalls (von *B. bovis*) zur Lachrymophagie geführt haben.

Die folgende Mitteilung von Eichler (1941) über den Dachshaarling ist bei Besprechungen dieses Themas leider bislang unberücksichtigt geblieben: „Einige Beobachtungen über die Lieblingssitze des Dachshaarlings (*Trichodectes melis* Fabr.) teilte mir kürzlich P. Schulze (brieflich) mit. An einem im Zoologischen Institut Rostock lebend gehaltenen jungen Dachs sitzen diese blut-saugenden Mallophagen dicht nebeneinander an den Augenlidern, in Mundwinkeln und besonders auf der Bauchseite.“ Mit den „Mundwinkeln“ ist indirekt auch die Schnabelbasis als eine potentielle Flüssigkeitsquelle für Federlinge zu erwägen.

Wenn man von Irritationen absieht, die Augensekret trinkende Tierläuse bei ihren Wirten eventuell auslösen könnten, sollten letztere dabei keinen unmittelbaren Schaden nehmen.

In keinem der von mir beobachteten Fälle (insbesondere auch in dem folgenden) zeigte das jeweilige Wirtsindividuum irgendeine Abwehrreaktion (Kopfschütteln, Augenschließen) oder Aufregung wegen der am Augenlid sitzenden Federlinge.

Prachtstaffelschwanz mit Augensekret-Trinkern

Am Morgen des 8. September 2011 machte unweit des Bombah Point Ferry im Myall Lakes National Park von New South Wales (Australia) ein Männchen vom Prachtstaffelschwanz *Malurus cyaneus cyanochlamys* durch ungewöhnliches Verhalten auf sich aufmerksam. Es „bekämpfte“ fast 20 Minuten lang sein Spiegelbild an Außenspiegel und benachbarter Türscheibe unseres geparkten Autos (Abb. 2).



Abb. 2: Das sein Spiegelbild bekämpfende Männchen von einem Prachtstaffelschwanz *Malurus cyaneus cyanochlamys* beherbergte wahrscheinlich weitaus mehr als 30 Individuen einer amblyzeren Federlingsart, die erst bei der Untersuchung des Wirtes auffällig wurden. Einen Zusammenhang zwischen dem ungewöhnlichen Verhalten des Wirtes und seinem Federlingsbefall bestand sehr wahrscheinlich nicht, 8.9.2011, Myall Lakes National Park, New South Wales, Australia. – *This male Superb Fairy-wren Malurus cyaneus cyanochlamys, attacking his reflection in a mirror, harboured probably many more than 30 individuals of an amblyceran feather louse species, which were discovered only during examination of the host bird. There is most likely no connection between the unusual behavior of the host and its feather louse infestation.*

Foto: E. Mey

In unmittelbarer Nähe sang ein anderes Männchen, ein Weibchen zeigte sich am Buschrand. Sein „Spiegelgefecht“ stritt der Staffelschwanz mit einer solchen Inbrunst aus, und zwar wechselweise an beiden Autoseiten, dass er dabei meine langsame Annäherung bis auf nur knapp einen Meter überhaupt nicht scheute. So war es ein Leichtes, ihn schließlich in einem günstigen Moment am Spiegel mit der Hand zu fangen. Bevor er wieder in Freiheit kam, wurde er etwa eine halbe Stunde lang intensiv auf Ektoparasiten-Befall gemustert. Der Vogel war in bester körperlicher Verfassung. Sichtbaren Schaden hatte er durch seine zahllosen Anflüge - von der Oberkante des Spiegels bzw. der Unterkante des Fensterrahmens war es eher ein Anspringen - nicht genom-



Abb. 3: Vier am Auge des verhaltensauffälligen Prachtstaffelschwanzes *Malurus cyaneus cyanocephalus* sitzende Federlingslarven (*Myrsidea* sp., Menoponidae s. l.). Zwei trinken am Lidrand Augensekret, die anderen sind auf dem Weg dahin. Alle Larven weisen schwarzen Darm- und/oder Kropfinhalt auf, der von gefressenen Federteilchen herrührt. 8.9.2011, Myall Lakes National Park, New South Wales, Australia. – *Four feather louse larvae* (*Myrsidea* sp., *Menoponidae* s.l.) sitting at the eye of the Superb Fairy-wren *Malurus cyaneus cyanocephalus*. Two are drinking eye secretion at the edge of the eyelid, the others are on their way there. All larvae show black intestinal and/or crop contents, which are consumed feather fragments. Foto: F. Mey

men. In der Hand gehalten, zeigte sich rasch ein Befall mit Federlingen. Von der Ohrgegend her waren auf der einen Seite zwölf, auf der anderen ca. acht Larven von wahrscheinlich allen drei Stadien einer *Myrsidea*-Art aus dem Federkleid aufgetaucht und krabbelten flink zu den Augen hin. An den Lidrändern labten sie sich für ca. 10 bis 40 Sekunden an der Tränenflüssigkeit (Abb. 3).

Ihr etwa maximal zwei Zentimeter langer „Rückweg“ führte sie wieder auf dem Federkleid in dieselbe Richtung, wo sie hergekommen waren, um dann in einer raschen Kehrtwendung zum Federstrich im Gefieder zu verschwinden. Dieser Vorgang wiederholte sich mit einigen Individuen. Dabei gelang es, wenigstens eines der geschwind laufenden Tierchen mit der Pinzette zu fangen. Die Untersuchung des Kopfgefieders hatte aber das Verhalten der Larven beeinflusst, denn danach zeigte sich keine mehr am Auge. Erstaunlicherweise fanden sich nur im Kehlfieder des Vogels kaum mehr als etwa 15 vereinzelte Nisse. Die kurzzeitige Suche nach den Kerfen im gesamten Gefieder blieb erfolglos: keines der Tierchen ließ sich erblicken. Sie waren sehr wahrscheinlich über die Federkiele auf die Wirtshaut geflüchtet, wo sie sich gewöhnlich aufhalten und ihren Stand-

ort auch rasch wechseln können. Selbst das geschulte menschliche Auge ist also nicht in der Lage, einer solchen Anzahl von Federlingen gewahr zu werden, wenn sie sich nicht schon vorher so zahlreich auf Gefieder und an Augen gezeigt hätten. Abschließende Versuche, einige von ihnen zum Überlaufen auf die warme Hand zu bewegen oder ihren Wirt im weißen Stoffbeutel zu verlassen, schlugen fehl.

Die geringe Anzahl der festgestellten Nisse, das offensichtliche Fehlen von Eihüllen und, dass nur Larven in größerer Anzahl bemerkt wurden, könnte darauf hinweisen, dass der Wirt diesen Ektoparasiten-Besatz erst „vor kurzem“ von einem Artgenossen erworben hatte. Staffelschwänze (*Maluridae*) sind wegen ihres sozialen, mit häufigeren intraspezifischen Körperkontakten (immanent für Wirtswechsel) verbundenen Verhaltens in territorialen Gruppenverbänden bekannt.

Die meisten Larven ließen durch die Haut schwarzen Darminhalt erkennen (Abb. 3), der sicher nicht vom Augensekret, sondern von gefressenen Federteilchen herrührte. Im Kropf der präparierten Larve waren Federteilchen nachzuweisen. Die Ernährung aller *Myrsidea*- und *Dennyus*-Arten und auch der in Tab. 1 zusammengestellten Federlinge dürfte zumindest aus diesen drei Hauptkomponenten - Augensekret, Blut und Federn - bestehen.

Anhand der präparierten 1,29 mm langen Larve (M. 5082.) lässt sich nicht sicher sagen, um welche *Myrsidea*-Art es sich handelt. Von den in der Australis endemischen *Maluridae* (28 bis 29 Arten) sind bisher erst zwei *Myrsidea*-Arten bekannt: *M. pectinata* Clay, 1965 ex *Malurus alboscapulatus* (aus Neuguinea) und *M. strangeri* Clay, 1970 ex *Malurus s. splendens* (aus West-Australien). Letztere ist auch auf der tasmanischen Subspezies des Prachtstaffelschwanzes *Malurus cyaneus samueli* auf Flinders Island gefunden worden (Clay 1970; Subspezies-Angaben nach Schodde & Mason 1999). Beide mir vorliegenden *Myrsidea*-Arten (*M. strangeri* stammt von *Malurus cyaneus leggei* aus Victoria, *M. pectinata* von *Malurus alboscapulatus kutubu* [nach Dickinson 2001] aus den Eastern Highlands; Mey 2001) unterscheiden sich augenfällig in folgendem Merkmal: Das ii. Abdominalsternit von *M. pectinata* ist jederseits posterior-lateral mit einem langen kräftigen Stachel ausgestattet, während an dieser Stelle bei *M. strangeri* nur eine kurze feine Borste (Mikrochaete) sitzt (Abb. 4).

Also, entgegen der Erwartung teilt die vorliegende Larve (sehr wahrscheinlich im zweiten Larvenstadium) dieses Merkmal mit *M. pectinata*, mit der sie aber allein deshalb nicht konspezifisch ist. Bei den Imagines von *M. strangeri* tragen sternopleural nur drei (ii. bis iv.), bei *M. pectinata* nur vier (ii. bis v.), aber bei der Zweitlarve von *Myrsidea* sp. fünf (ii. bis vi.) Abdominalsegmente jeweils mehr als einen kurzen Stachel. Auch dieser Unterschied (wenn er nicht von imaginifugalem Charakter ist, also bei der Imago nicht mehr auftritt) könnte darauf hinweisen, dass die vorliegende Larve

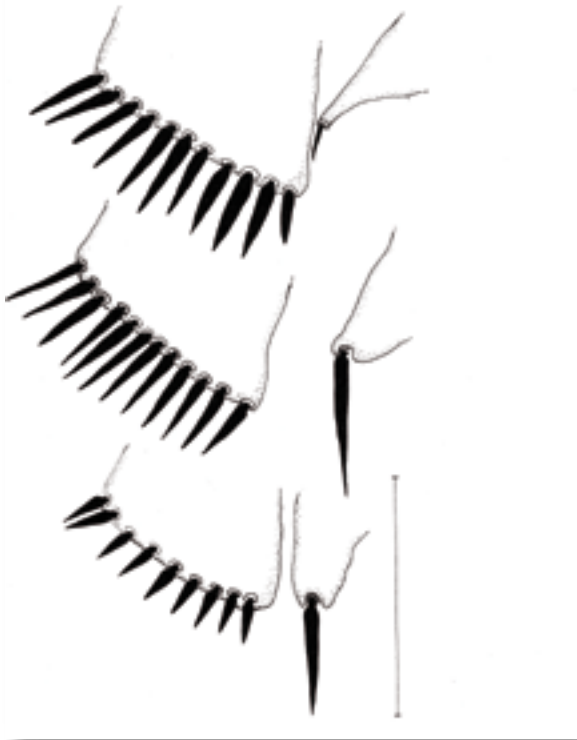


Abb. 4: Sternopleuraler Hinterrand (links) und posteriorer Sternit-Zipfel (rechts) des jeweils ii. Abdominalsegments von *Myrsidea strangeri* (oben; Weibchen M. 4248.), *Myrsidea pectinata* (Mitte; Weibchen M. 4293. b) und *Myrsidea* sp. (unten; Larve M. 5082.). Maßstab 0,1 mm. – *Sternopleural posterior margin (left) and posterior sternite tip (right) of abdominal segment ii of Myrsidea strangeri (top; female M. 4248.), Myrsidea pectinata (center; female M. 4293. b), and Myrsidea sp. (bottom; larva M. 5082.).* Scale 0.1 mm.

Zeichnung: E. Mey

einer noch unbeschriebenen Art angehört. Zumindest bei den Phthiraptera lässt sich eine neue Spezies aber nicht nach einem Larvenstadium zuverlässig diagnostizieren.

Funktionsmorphologische Aspekte

Das zielgerichtete Aufsuchen der Augenlidränder ihrer Wirte ist für Tierläuse ein erstaunlicher Vorgang, wenn man bedenkt, dass sie sonst ihr ganzes Leben im Schatten oder im Dunkeln des Feder- oder Haarkleides zubringen. Es erscheint zwangsläufig, dass Tierläuse unter diesen Bedingungen im Laufe der Evolution die Facettenaugen ihrer Ahnen erheblich reduziert oder ganz verloren haben. Sie sind nicht mehr zu Bildsehen in der Lage, sondern besitzen, soweit sie nicht ganz au-

genlos (blind) sind, nur die Fähigkeit zum Hell-Dunkel- und Richtungssehen. Sie sind grundsätzlich (aber nicht immer, wie im hier besprochenen Verhalten) negativ fototaktisch (Wundrig 1936). Im Gegensatz zu allen anderen Tierlausgruppen mit einem Ommatidium (Einzelauge) besitzen die Amblycera jederseits zwei Ommatidien und haben damit ein größeres Gesamt Gesichtsfeld, was aber grundsätzlich nichts an ihrer Sehschwäche ändert. Trotzdem mag dieser feingraduelle Unterschied ausreichend für den Ophthalmotropismus („Augenbesuch“) der Amblycera sein (Tab. 1). Möglicherweise liegen ihm kombinierte optische und olfaktorische Reize zugrunde, die das alte stammesgeschichtliche Erbe (Lachrymophagie) noch aktiv sein lassen. Und nicht Außeracht bleiben sollte, dass auf den Federchen und Haarfedern um Augen und Ohren oftmals einzelne Nisse und/oder Nisse-Gelege von Amblyzieren oder Ischnozieren angelegt sind. Im Verständnis dieser Vorgänge stehen wir noch am Anfang.

Aus dem vorliegenden Material (Tab. 1) ergibt sich, dass Lachrymophagie bei bestimmten Tierläusen kein zufälliges, nur gelegentlich festzustellendes Verhalten ist. Die Tränenflüssigkeit ihrer Wirte enthält attraktive Substanzen: Wasser, anorganische Ionen, Proteine (darunter Enzyme) und Kohlenhydrate. Von welcher physiologischen Bedeutung sie im Einzelnen für die Tierläuse sind, ist bisher nicht untersucht worden. Es dürfte wohl außer Zweifel stehen, dass dabei das Wasser die Hauptrolle spielt.

Eine weitere Fähigkeit, nämlich der Luft Wasser zu entziehen, haben die Psocodea (Psocoptera und Phthiraptera) durch eine einzigartige (autapomorphe) Vorrichtung am Hypopharynx entwickelt. Auf den Ovalen Skleriten (oval lingual sklerites) kondensiert das Wasser, das von dort jeweils über ein Chitinröhrchen, welche vor dem Schlund (mit Cibarialklerit) zu einem einzigen verschmelzen, durch einen cibarialen Pump-Saugapparat in den Ösophagus geleitet wird (Rudolph 1983; s. a. Williams 1971). In allen vier Unterordnungen der Phthiraptera hat dieses „Wasserdampf-Aufnahme-System“ funktionsmorphologische Reduktionen in reicher Variation erfahren. Es fällt auf, dass davon besonders die obligatorischen Blutsauger, wie Anoplura und Rhynchophthirina, betroffen sind. Über ihre Nahrung scheinen sie hinreichend Wasser zu beziehen. Um über diese Fähigkeit verfügen zu können - so lässt sich denken -, haben sie in einem evolutionären Optimierungsprozess ihre ursprünglich beißend-kauenden zu stechend-saugenden (bei Rüsselläusen zu grabend-saugenden) Mundwerkzeugen innerhalb der Phthiraptera am weitesten umfunktioniert. Für sie dürfte Tränenflüssigkeit völlig entbehrlich geworden sein. Das ist auch von den beiden einzigen auf Vögeln (nur Kolibris !) anzutreffenden Gruppen mit stechend-saugenden Mundwerkzeugen zu erwarten, und zwar von *Trochiliphagus* und *Trochiloecetes* (Haub 1983). Wegen ihrer in Bezug auf die Wirte bemerkenswerten Körpergröße von ca. drei

bis fünf mm und ebenso ausschließlicher Blutnahrung muss in diesen Kreis auch *Ricinus*, weit verbreitet auf den Passeriformes, einbezogen werden, obgleich er noch über (reduzierte) beißend-kauende Mundwerkzeuge (aber auch schon ohne Ovale Sklerite) verfügt. Haematophag und lachrymophag sind die Laemobothriidae (Tab. 1), doch anscheinend noch im „Vollbesitz“ des „Wasserdampf-Aufnahme-System“, wie ihre relativ großen ovalen Sklerite nahe legen. Dagegen ist es bei *Piagetiella*, die sich im Kehlsack von Pelikanen und Kormoranen (also endoparasitisch!) von Blut ernährt, und von *Trinoton*, der nur auf Entenvögeln als Blutsauger zu finden ist, erheblich reduziert, was man insbesondere von *Piagetiella* erwarten konnte. Bei *Trinoton querquedulae ludwigfreundi* (Eichler) ließ sich keine Wasserdampfaufnahme nachweisen (Rudolph 1983). Unter anderen Menoponidae s. l., bei denen regelmäßig Keratin, aber auch Blut auf dem Speisezettel stehen, werden sich in Zukunft wohl die meisten Arten als (nicht nur fakultativ) lachrymophag erweisen lassen.

Warum sich beim Meerschweinchen-Haarling *Gliricicola porcelli* (Schränk) (Gliricolidae) keine Wasserdampfaufnahme feststellen ließ (Rudolph 1983), obwohl er ein auffälliges Cibarium mit gut entwickelten Ovalen Skleriten besitzt (Risler & Geisinger 1965), ist ungeklärt.

Die im Dienste des Transportes von fester und flüssiger Nahrung stehende hypopharyngeale Funktionseinheit aus Ovalen Skleriten, Epipharyngealsklerit (Pistill) und Cibarium findet sich bei den meisten Ischnozeren in prototypischer Ausprägung (Haub 1972, 1973). Ihnen ist Tränenflüssigkeit als Wasser- und Nahrungsquelle offensichtlich nicht zwingend notwendig und aus verhaltensmorphologischen Gründen (gegenüber Amblyceren langsamere und nur auf Federn kletternde Fortbewegung) vielleicht gar nicht zugänglich. Doch noch sind diese Annahmen nicht ausreichend durch empirische Daten gestützt (Tab. 1). Besondere Beachtung verdient in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass es auch unter den durchweg beißend-kauenden Ischnozeren einige Gruppen gibt, wie *Anatoecus*, *Ornithobius*, *Acidoproctus*, *Bothriometopus*, *Neophilopterus* und *Ibidoecus*, die ihr Cibarium incl. ovaler Sklerite fast bis zur Unkenntlichkeit reduziert haben und damit Fragen aufwerfen, wie sich funktionsmorphologisch diese Umkonstruktionen erklären lassen. Beim Stockenten-Federling *Anatoecus d. dentatus* (Scopoli) konnte Wasserdampf-Aufnahme (erwartungsgemäß) nicht nachgewiesen werden (Rudolph 1983). Bei allen zuletzt genannten ischnozeren Gattungen fällt auf, dass sie auf Wirten vorkommen, die zu den Wasservögeln im weiteren Sinne gehören (also Enten, Gänse, Schwäne, Hornwehrvögel, Störche und Ibisse). Der erste Blick trägt aber. Auf denselben Wirtsgruppen siedeln z. T. synhospital auch andere Gattungen mit zur Wasserdampfaufnahme prototypischen Strukturen (wie im Falle von *Anaticola* [Wasserdampf-Aufnahme bei *A. c. crassicornis* (Scopoli) ist nachgewiesen, Rudolph 1983] oder

Ardeicola). Beispielsweise sind auch alle Watvögel-Federlinge damit ausgestattet; einen ursächlichen Zusammenhang mit dem mikroklimatischen Milieu der Wirte gibt es also anscheinend nicht. Soweit bisher bekannt, lebt keine Ischnozere ausschließlich von Blut, fakultative Haematophagie wurde jedoch bei vielen der typischerweise vor allem Keratin fressenden Arten festgestellt.

Dass auch Wassertröpfchen auf dem oder im Gefieder eine von Federlingen genutzte Ressource darstellen, ist nahe liegend, aber nicht bekannt und wohl auch in direkter Beobachtung schwer nachzuweisen.

Ob Ophthalmotropismus respektive Lachrymophagie tatsächlich nur den Amblycera eigen sind, wie sich nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand mutmaßen lässt, und als systematisches Merkmal innerhalb der Phthiraptera Gewicht erhalten könnte, wird von weiteren Lebendbeobachtungen und Untersuchungen abhängig sein.

Dank

Dankbar bin ich Dr. Michael Gutheil und Dr. Ommo Hüppop für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Brian Hillcoat für die Übersetzungen ins Englische.

Zusammenfassung

Die hier dokumentierte neue Beobachtung einer Augensekret trinkenden *Myrsidea*-Art auf einem verhaltensauffälligen Prachtstaffelschwanz *Malurus cyaneus cyanocephalus* in New South Wales (Australia) wird zum Anlass genommen, alle bisher bekannten Fälle von Lachrymophagie respektive Ophthalmotropismus bei amblyzeren und ischnozeren Tierläusen (Phthiraptera) zu neuer Übersicht zu bringen. Das für die zumeist lichtscheuen Tierläuse bemerkenswerte Phänomen (erstmalig 1734 erwähnt) ist anscheinend weiter verbreitet, als es bisherige Nachweise (mindestens 18 von Amblyzeren, zwei von Ischnozeren) nahe legen. Dabei handelt es sich um zwölf amblyzere und zwei ischnozere Spezies aus neun Gattungen, die auf zehn Wirtsfamilien schmarotzen: 1 *Menacanthus* (Alaudidae?), 1 *Gallacanthus* (Phasianidae), 2 *Dennyus* (Apo-didae), 4 *Myrsidea* (Furnariidae, Corvidae, Maluridae), 1 *Heteromenopon* (Psittacidae), 2 *Neocolpocephalum* (Accipitridae) und 1 *Laemobothrion* (Accipitridae) sowie je 1 *Bovicola* (Bovidae) und *Trichodectes* (Mustelidae).

Lachrymophagie ist nicht nur an lebenden, sondern auch an frischtoten Wirtsindividuen beobachtet worden. Tränenflüssigkeit dürfte vor allem für Tierläuse, die nicht ausschließlich oder überwiegend Blutnahrung zu sich nehmen und zumeist über beißend-kauende Mundwerkzeuge verfügen, eine wichtige Nahrungsressource darstellen. Ob diese Annahme auch für die mit Abstand artenreichste Gruppe der Phthiraptera, nämlich die vorwiegend Keratin fressenden Vogel-Ischnozeren, zutreffen mag, steht dahin. Auch von Echten Läusen (Unterordnung Anoplura) und Rüsselläusen (Unterordnung Rhynchophthirina) ist Lachrymophagie nicht bekannt. Der Ophthalmotropismus der Tierläuse (im Besonderen der der Amblycera) widerspricht der Auffassung, sie seien grundsätzlich von negativ fototaktischem Verhalten. Weitere Beobachtungen erscheinen dringend notwendig.

Literatur

- Bänzinger H & Büttiker W 1969: Records of Eye-frequenting Lepidoptera from Man. J. Med. Entomol. 6: 53-58.
- Bartlett CM 1993: Lice (Ambycera and Ischnocera) as vectors of *Eulimdana* spp. (Nematoda: Filarioidea) in charradriiform birds and the necessity of short reproductive periods in adult worms. J. Parasitol. 79: 85-91.
- Büttiker W 1944: Die Parasiten und Nestgäste des Mauerseglers (*Micropus apus* L.). Ornithol. Beob. 41: 25-35.
- Büttiker W 1945: Parasiten des Alpenseglers. In: Arn H: Zur Biologie des Alpenseglers *Micropus melba melba* (L.). Schweiz. Arch. Ornithol. 2: 148-149.
- Büttiker W 1946: Die Parasiten und Nestbewohner des Alpenseglers (*Micropus melba* L.). Vögel der Heimat 16: 218-231.
- Büttiker W 1993: Domestic and wild mammalian hosts of ophthalmotropic Lepidoptera in Africa. In: Coetzee M (ed.) Entomologist extraordinary. A Festschrift in honour of Botha de Meillon: 5-9. South African Institute for Medical Research, Johannesburg: 5-9.
- Büttiker W 1997: Midgut Structure and Contents in some Higher Moths, specially in Eye-frequenting Taxa. Entomologica Basiliensia 20: 57-80.
- Büttiker W & Eichler W 1969: Federlinge trinken Augenflüssigkeit. Angew. Parasitol. 10: 242-243.
- Clay T 1965: Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston II. Proc. R. Entomol. Soc. London (B) 34: 117-122.
- Clay T 1970: A new species of *Myrsidea* (Mallophaga: Insecta). Western Austral. Naturalist 11 (6): 135-137.
- Cuno CC 1734: Observationes durch dessen verfertigte Microscopia Deren unterschiedlichen Insecten nebst andern unsichtbaren Kleinigkeiten der Natur Welche er nach dem Leben accurat abzeichnen und auf Verlangen Hoher Liebhaber in Kupffer stechen lassen. Samuel Fincke, Augspurg. [Reprint 1976, mit Einführung von Armin Geus, Basilisken-Druck 1, Marburg a. d. Lahn].
- Dickinson EC ed. 2001: The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. Revised and enlarged 3rd edition. Christopher Helm, London.
- Duff A & Lawson A 2004: Mammals of the world. A checklist. A & C Black, London.
- Dutton JE 1905: The intermediary host of *Filaria cypseli* (Annett, Dutton, Elliott) The Filaria of the African swift *Cypselus affinis*. The Thompson Yates and Johnston Laboratories Report, New Series 6: 139-147, plate 5.
- Eichler W 1936: Die Biologie der Federlinge. J. Ornithol. 84: 471-505.
- Eichler W 1937: Einige Bemerkungen zur Ernährung und Eiablage der Mallophagen. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1937: 80-111.
- Eichler W 1940: Topographische Spezialisierung bei Ektoparasiten. Z. Parasitenkd. 11: 205-214.
- Eichler W 1941: Untersuchungen zur Epidemiologie der Außenparasiten. III. Außenwelteinflüsse und Epiklima in ihrer Wirkung auf die Verbreitung von Ektoparasiten. Archiv für wissenschaftliche und praktische Tierheilkd. 77: 45-51.
- Eichler W 1963: b) Phthiraptera, 1. Mallophaga. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs Fünfter Band III. Abteilung 7. Buch. Geest & Portig, Leipzig.
- Eichler W 1972: Vogelläuse naschen an den Augenlidern. Falke 20: 231-232.
- Haub F 1972: Das Cibarialsklerit der Mallophaga-Amblycera und der Mallophaga-Ischnocera (Kellogg) (Insecta). Z. Morphol. Tiere 73: 249-261.
- Haub F 1973: Das Cibarium der Mallophagen Untersuchungen zur morphologischen Differenzierung. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere 90: 483-525.
- Haub F 1983: Untersuchungen zum Bau des Kopfes bei blut-saugenden Mallophagen der Gattung *Trochiloecetes* Paine und Mann, 1913. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere 109: 237-275.
- Hilgartner R, Raoilson M, Büttiker W, Lees DC & Krenn HW 2007: Malagasy birds as hosts for eye-frequenting moths. Biol. Lett. 3: 117-120.
- Mey E 1978: Augensekret-Trinken bei Mallophagen. Angew. Parasitol. 19: 19-20.
- Mey E 1982: Mallophagen-Befall bei mongolischen Vögeln. Ergebnisse der 1. mongolischen Gemeinschaftsreise von Ornithologen aus der DDR. X. Mitt. Zool. Mus. Berlin 58, Suppl.: Ann. Ornithol. 6: 55-75.
- Mey E 2001: "Little Desert" und Rongo: Stationen einer zoologischen Forschungsreise in Australien und Papua Neuguinea. Rudolstädter naturhist. Schriften 10: 185-200.
- Mey E 2004: On the development of animal louse systematics (Insecta, Phthiraptera) up to the present day. Rudolstädter naturhist. Schriften 11: 115-134.
- Mey E 2005: 20. Ordnung Phthiraptera, Tierläuse, Lauskerfe. In: Kaestner A & Gruner H-E (Hrsg) Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta (hrsg. von HH Dathe), 2. Auflage, Korrigierter Nachdruck: 308-330, 880 - 881. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg/Berlin.
- Mey E, Cicchino AC & González-Acuña D 2006: Consumo de secreción ocular de aves por piojos Amblycera en Chile y Argentina. Boletín Chileno de Ornitología 12: 30-35.
- Risler H & Geisinger K 1965: Die Mundwerkzeuge von *Glicicola gracilis* N. (Mallophaga-Amblycera), ein Beitrag zur Kopfmorphologie der Tierläuse (Phthiraptera). Zool. Jahrb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere 82: 532-546.
- Rudolph D 1983: The water-vapour uptake system of the Phthiraptera. J. Insect Physiol. 29: 15-25.
- Schodde R & Mason IJ 1999: The Directory of Australian birds. A taxonomic and zoogeographic atlas of the biodiversity of birds in Australia and its territories. Passerines. CSIRO, Canberra.
- Sikora H 1922: Neue Rickettsien bei Vogelläusen. Vorläufige Mitteilung. Arch. Schiffs- und Tropen-Hygiene 26: 271-272.
- Turner JRG, Andrews M & McGregor A 1986: Drinking crocodile tears: the only use for a butterfly? Antenna, Bull. R. Entomol. Soc. Lond. 10: 119-120.
- Williams RT 1971: In vitro studies on the environmental biology of *Goniodes colchici* (Denny) (Mallophaga: Ischnocera). III. The effect of temperature and humidity on the uptake of water vapour. J. Exp. Biol. 55: 553-568.
- Ziegler J 2005: 36. Ordnung Diptera, Zweiflügler (Fliegen und Mücken). In: Kaestner A & Gruner H-E (Hrsg) Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 5. Teil: Insecta (hrsg. von HH Dathe), 2. Auflage, Korrigierter Nachdruck: 756-860, 898-902. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg/Berlin.