Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 14 (1957)

Heft: 1

Artikel: Versuch einer morphologischen und neurophysiologischen Analyse des Stechaktes von Rhodnius prolixus Stål 1858

Autor: Kraus, Carola

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-310675

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Zoologische Anstalt der Universität Basel.

Versuch einer morphologischen und neurophysiologischen Analyse des Stechaktes von Rhodnius prolixus Stål 1858.

Von Carola Kraus.

Inhaltsverzeichnis

1. *Einleitung:*
a) Versuchstier und Zielsetzung 36
b) Material und Technik 40
c) Stechakt 42

2. *Versuche über die am Stechakt beteiligten Organe:*
a) Antennen, Tarsen, Facettenaugen 46
b) Labium 48
c) Maxillen und Mandibeln 49
d) Speichelapparat 50
e) Saugapparat 51

3. *Bau der nervösen Kopfzentren* 52

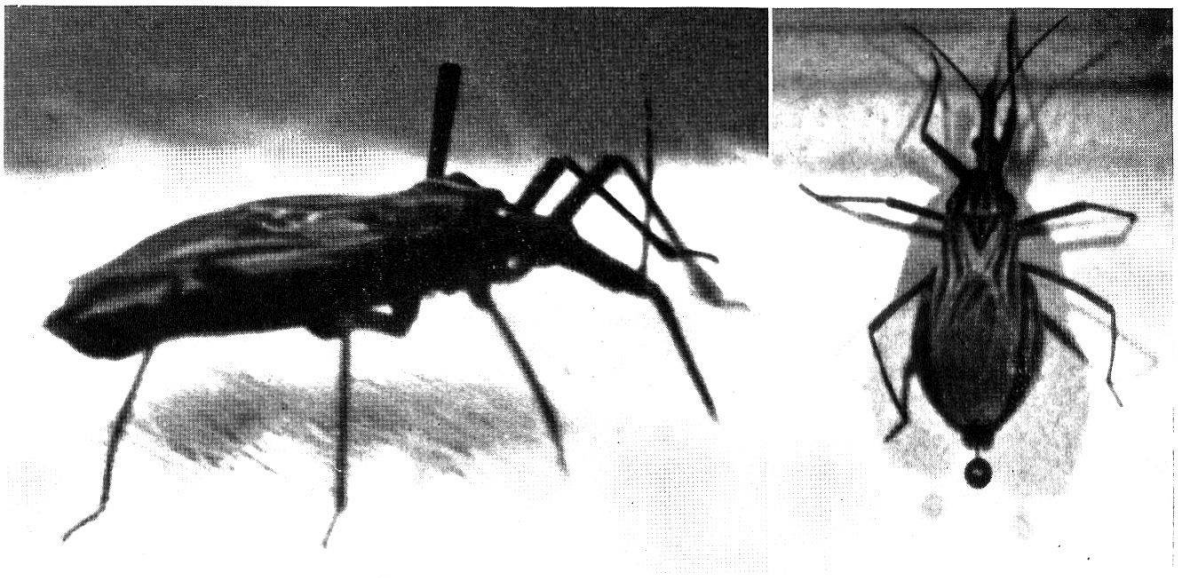
4. *Analyse des Stech- und Saugaktes:*
a) Analyse durch pharmazeutische Präparate 62
b) Analyse durch Ausschaltung der Innervierung: 64
I. Einseitige Durchtrennung des Antennennerven . . . 65
II. Beidseitige Durchtrennung der Antennennerven . . . 67
III. Einseitige Durchtrennung des Labialnerven 68
IV. Beidseitige Durchtrennung der Labialnerven . . . 70
V. Durchtrennung des Frontalnerven 72
VI. Einseitige Durchtrennung des Labralnerven 72
VII. Beidseitige Durchtrennung der Labralnerven 74
VIII. Einseitige Durchtrennung des Lobus opticus 75
IX. Beidseitige Durchtrennung der Lobi optici 75
X. Exstirpation des Oberschlundganglions 76

Literatur 80
Zusammenfassung 82

1. Einleitung.

a) Versuchstier und Zielsetzung.

Rhodnius prolixus Stål 1858 zählt zur Ordnung der Rhynchota, zur Unterordnung der Heteroptera und gehört in die Familie der Reduviidae. Die Reduviidae, besonders der Gattung *Triatoma, Eratyrus, Panstrongylus, Eutriatoma* und *Rhodnius*, spielen als Überträger von *Trypanosoma cruzi* (C. Chagas



1 2

Abb. 1. Saugakt von *Rhodnius prolixus.*

Abb. 2. Kotabgabe eines vollgesogenen ♂ von *Rhodnius prolixus* unmittelbar nach dem Stechakt.

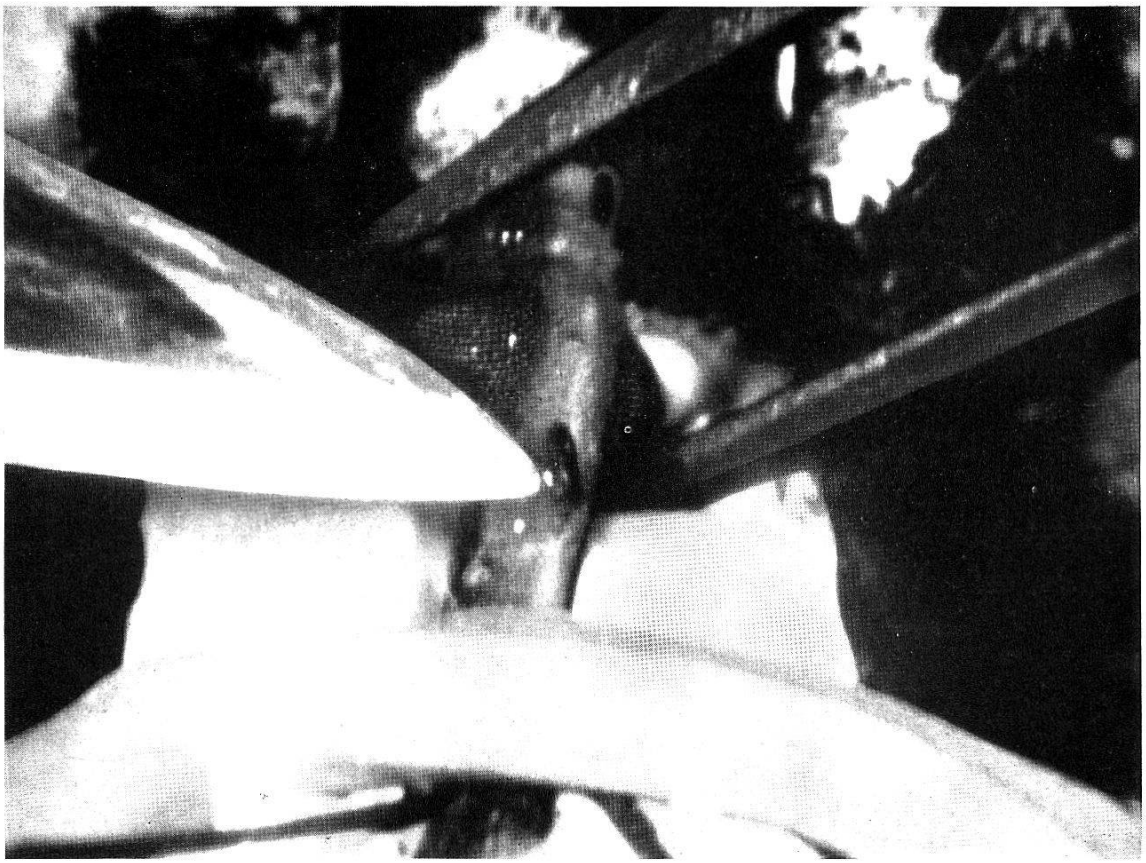


Abb. 3. Operationstechnik. Abheben des Deckels; Haemolymphe quillt heraus.

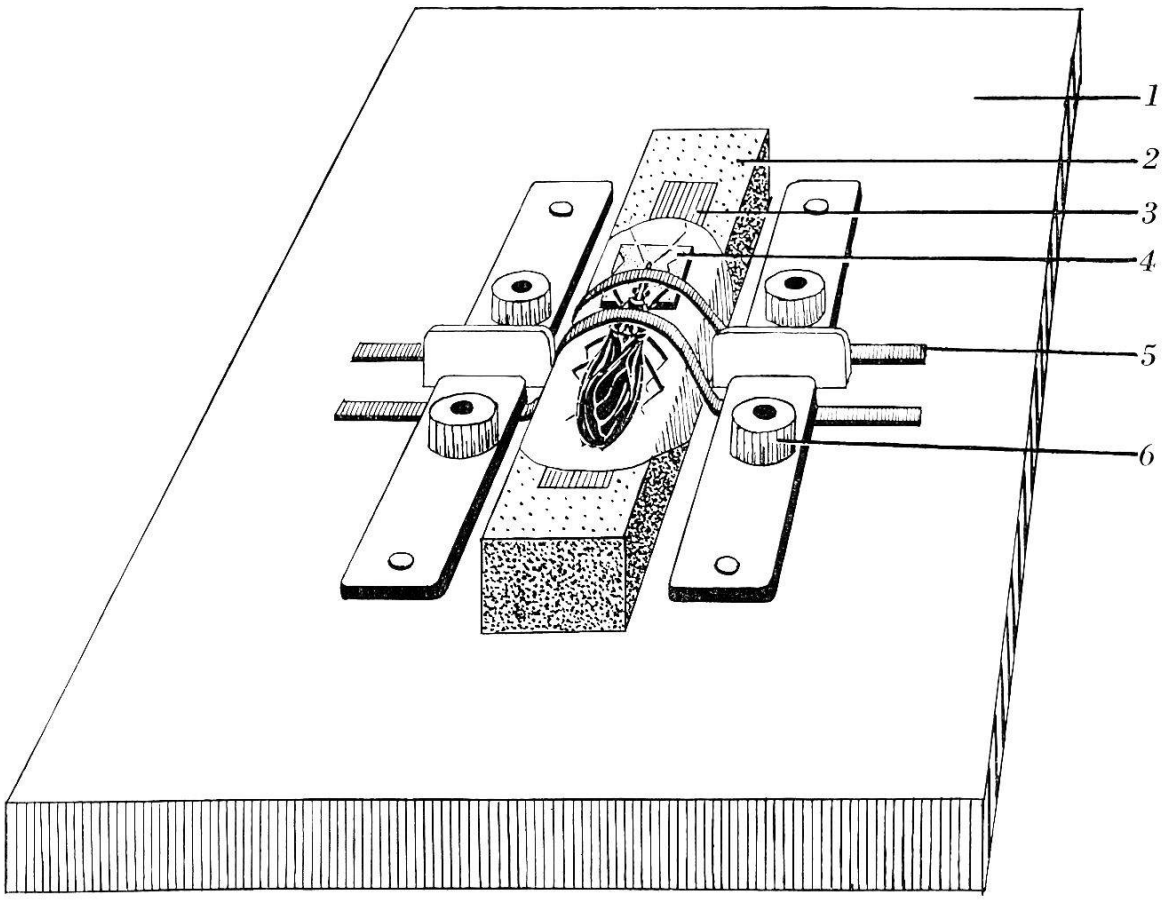
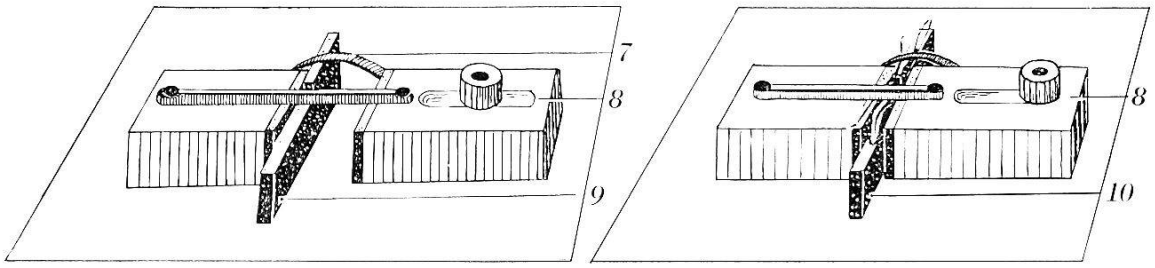


Abb. 4. Operationstisch zur ventralen und dorsalen Öffnung der Kopfkapsel (ca. ¾ nat. Gr.).



5a 5b

Abb. 5a. Operationstisch zur lateralen Öffnung der Kopfkapsel (½ nat. Gr.).

Abb. 5b. Operationstisch zur lateralen Öffnung der Kopfkapsel mit eingespannter Wanze (½ nat. Gr.).

1 Holztisch.
2 Schwammgummi.
3 Stahlfeder.
4 Gummikissen.
5 Gummibänder zum Fixieren der Wanze.
6 Schrauben zum Festhalten der Gummibänder.
7 Gummibänder zum Fixieren der Wanze.
8 Verstellbarer Holzblock.
9 Gummistück zum Auflegen der Wanze.
10 Gummistück mit eingespannter Wanze.

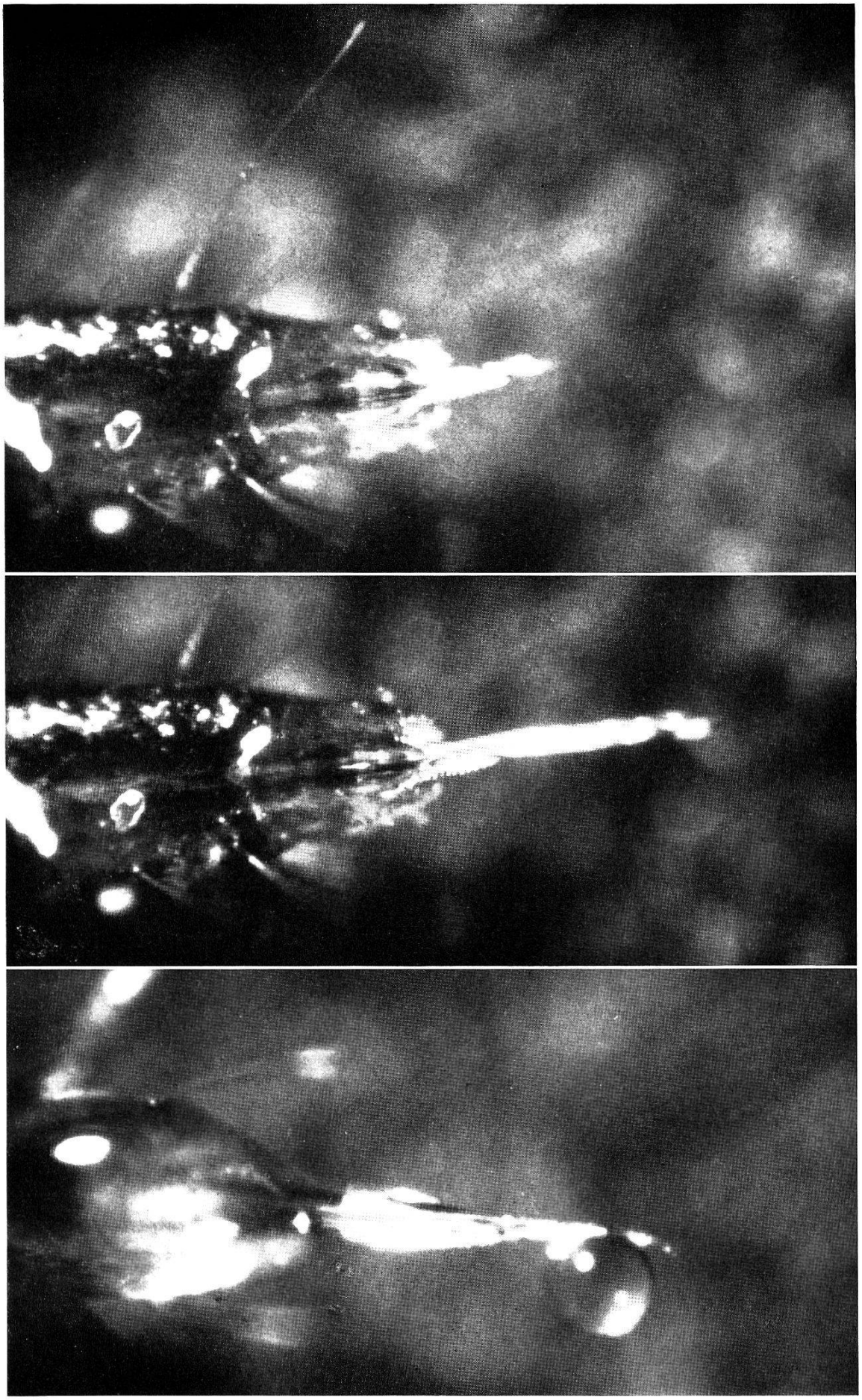


Abb. 6a—c. a) Rüsselendglied mit hervorgestoßenen Mandibeln (gezahnt) und Maxillen. b) Maxillen werden aus dem Labium weiter hervorgestoßen. c) Speichelabgabe.

1909) in Südamerika eine bedeutende medizinische Rolle. Sie kommen nachts aus den Ritzen der Lehmhütten und gehen den schlafenden Menschen an. Unmittelbar nach dem Stech- und Saugakt wird flüssiger Kot abgegeben (vgl. Abb. 2) und die eingeriebenen trypanosomenhaltigen Kotmassen verursachen dann die Infektion (E. CHAGAS 1935 und BRUMPT 1939). *Trypanosoma cruzi* ist aber auch befähigt, selbst durch die gesunde Conjunctiva einzudringen und ruft dann eine typische Augenentzündung hervor. PICK (1954) nimmt einen anderen Übertragungsmodus an und unterstützt damit die Hypothese von CARDOSO (1938), der annimmt, daß es sich um ein Auswürgen der Trypanosomen handle und daß die Infektion durch den Stich übertragen werde. PICK (1954) fand sowohl im Speichel wie auch im Darminhalt dieselben Streptokokkenarten, was auf ein mögliches Auswürgen auch der Trypanosomen hinweist. Auf ein Auswürgen und damit auf eine Übertragung durch den Stich weist auch LIEM (1940/41) hin. Neuerdings wird auch die Frage nach der Übertragungsmöglichkeit von *Pasteurella pestis* durch die Reduviiden aufgeworfen (AMES, QUAN u. RYCKMAN 1954). Diese Hinweise genügen schon, um zu zeigen, daß die genaue Kenntnis des Stech- und Saugaktes auch für die Abklärung der Überträger-Rolle der Reduviiden von Bedeutung ist.

In der Literatur finden sich nur wenige Studien über die Morphologie und Anatomie des Stech- und Blutsaugvorganges der Reduviidae, nämlich zwei Publikationen von BARRETO 1919, in welchen aber der Autor, nach Angaben von BARTH, nicht auf Einzelheiten eingeht. 1952 und 1953 hat BARTH anatomische und histologische Studien über die Unterfamilie der Triatominae (Heteroptera-Reduviidae) angestellt. Ihm verdanken wir die ersten genaueren Untersuchungen über den Kopf von *Triatoma infestans* und Untersuchungen über den Stechakt der Triatominae.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. RUDOLF GEIGY. Es ist mir eine besondere Freude, ihm an dieser Stelle für die stets hilfsbereite Unterstützung und für das lebhafte Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Die Abbildungen 1, 2, 3, 7, 18, 19, 20, 21, 22 wurden von Herrn H. A. TRABER (Zürich) hergestellt. Ich möchte Herrn Prof. Dr. R. GEIGY für die freundliche Überlassung dieser Photos, die aus dem Film «Mechanismus des Blutsaugaktes bei Triatomiden» stammen, herzlich danken.

b) Material und Technik.

Die Tiere, die ich zu meinen Beobachtungen und Untersuchungen benötigte, stammten aus Zuchten des Schweizerischen Tropeninstituts. Die Zuchtbedingungen waren folgende: Die Wanzen befanden sich in Glaszylindern, die mit Gaze verschlossen wurden, wodurch ein genügender Luftwechsel gewährleistet war. Zusammengefaltetes Filtrierpapier in den Zuchtgläsern sog die abgegebenen Kotmassen auf, erleichterte die Eiablage und diente zum Festhalten der Tiere. Die Zuchtgläser wurden in einem Thermostaten bei einer Durchschnittstemperatur von $\pm 27^\circ$ Celsius und bei einer fünfzig- bis sechzigprozentigen relativen Luftfeuchtigkeit aufbewahrt. Die Wanzen wurden ca. alle 14 Tage an Meerschweinchen gefüttert. Die Saugdauer betrug etwa 10—15 Minuten bei den Adulttieren und 3—5 Minuten bei Larven- und Nymphenstadien. Detaillierte Angaben über die Aufzuchtbedingungen von Reduviiden finden sich bei GEIGY und HERBIG 1955.

Zur Herstellung von histologischen Präparaten wurden die Wanzen in Äther getötet, in Petrunkewitsch, Bouin-Duboscq, Susa und Carnoy fixiert und mit

Haematoxylin Heidenhain, Haematoxylin Delafield oder Azan gefärbt. Zum Erweichen des Chitins ließ man Chlordioxydsalpetersäure ca. 4 Tage einwirken, nachdem die Objekte nach ihrer Fixierung bis in 96prozentigen Alkohol und dann wieder in 65prozentigen verbracht worden waren. Beim Einbetten und Schneiden der Objekte war sehr darauf zu achten, daß das Chitin langsam und vollständig vom Paraffin durchdrungen war (8—14 Tage). Die Paraffineinbettung wurde jedoch nur für Übersichtspräparate angewandt; für genauere histologische Untersuchungen mußte zum zeitraubenden Einbettungsverfahren über Celloidin-Paraffin gegriffen werden.

Die Sektion der Tiere gab einen groben Einblick in die Morphologie des Stech- und Saugapparates. Zur Darstellung des Nervensystems wurde mit Methylenblau «Geigy» angefärbt.

In der Absicht, Ausfallserscheinungen in der Reaktionskette des Stechaktes von *Rhodnius prolixus* zu provozieren, wurden an vom Gehirn abgehenden Nerven Resektionen vorgenommen. Für die Eingriffe am Gehirn und für die Durchtrennung der Nerven wurden die Wanzen leicht mit Äther betäubt und auf besonders konstruierte Operationstische aufgeschnallt. Mit einem fein geschliffenen Skalpell (vgl. Abb. 3) wurden dann 1—2 Chitinfenster aus der etwa 0,8 mm breiten Kopfkapsel herausgeschnitten und dann versucht, die betreffenden Nerven mit 0,05 mm dicken Drahthäkchen zu durchtrennen. Zur ventralen und dorsalen Öffnung der Kopfkapsel wurde der auf Abb. 4 dargestellte Operationstisch verwendet. Auf einer Holzplatte, die man mit einer Klammer am Binokular befestigen konnte, wurde ein Schwammgummistück angebracht (Abb. 4, 2). Auf dieses kam eine Stahlfeder (Abb. 4, 3), über welche ein dünner Gummibelag gelegt wurde. Die Stahlfeder gewährleistete einerseits eine gewisse Elastizität und kompensierte gleichzeitig die zu große Nachgiebigkeit des Schwammgummis. Auf den Gummibelag wurde ein Gummikissen geklebt (Abb. 4,4), worauf bei den Operationen der Kopf der Wanze gebettet wurde. Zur Operation wurden dann Kopf und Thorax mit Gummibändern (Abb. 4, 5), die durch Schrauben (Abb. 4, 6) festgehalten wurden, fixiert.

Zur lateralen Öffnung der Kopfkapsel wurde der Operationstisch auf Abb. 5, a und b, verwendet. Wir hatten der Holzplatte (Abb. 5a, 9) ein Gummistück aufgeklebt, das so zugeschnitten wurde, daß der Kopf in etwas erhöhter Lage aufgelegt werden konnte (Abb. 5a, 9). Von der einen Seite her wurde das Gummistück durch einen kleinen festen Holzblock gehalten, auf der anderen Seite befand sich ein nach allen Seiten drehbarer und beliebig verstellbarer Holzblock (Abb. 5a, 8). Zwischen diesen beiden Holzstücken, die jeweils wieder mit Gummi abgefüttert waren, wurde die Wanze gespannt und mit Gummiringen (Abb. 5a, 7) noch weiter befestigt. Durch die Verstellbarkeit des einen Holzstückes war es möglich, verschieden große und dicke Tiere zu operieren, ohne daß sie beim Befestigen zerdrückt wurden. Gummi erwies sich bei diesen Operationstischen auch sonst als sehr vorteilhaft, da man ihn beliebig abwaschen und desinfizieren konnte.

Im allgemeinen war bei den Operationen darauf zu achten, daß die Temperatur nicht über 22° Celsius stieg, da sonst die Haemolymphe zu rasch koagulierte und die Tiere bald nach der Operation starben. Die an den Chitinrändern koagulierende Haemolymphe garantierte im übrigen einen guten Wundverschluß (Abb. 18). Wählte man für die Operationen Hungertiere von 7—8 Tagen, so war Haemolymphe nicht im Übermaß vorhanden, und die Tiere erholten sich fast unmittelbar nach der Operation.

Da sich die Wanzen Infektionen gegenüber als wenig anfällig erwiesen, konnten Sterilitätsmaßnahmen bei unseren Versuchen weitgehend vernachlässigt werden. Vor und nach der Durchtrennung der Nerven wurden die dazu

benützten Häkchen lediglich in einer Flamme ausgeglüht. Eine besondere Paraffinierung der Wundränder erwies sich als unnötig, da eben die Haemolymphe einen genügenden Wundverschluß garantierte. Schon WIGGLESWORTH 1937 weist auf die gute Wundheilung bei *Rhodnius prolixus* hin. Nach dem Eingriff, der etwa eine Minute dauerte, wurde das herausgeschnittene Chitinstück wieder der Operationsstelle angepreßt, und bereits nach wenigen Minuten kam die Fusion zustande. Die operierten Tiere blieben je nach dem Eingriff 1—21 Tage am Leben und konnten in ihren spezifischen Reaktionen beobachtet und z. T. auch gefilmt werden.

Um die bei der Präparation gefundenen Ergebnisse des Nervenverlaufs zu kontrollieren, wurde mit Hilfe des Zeiß'schen Zeichenapparates eine Rekonstruktion der Verhältnisse auf Grund von 7 μ dicken Schnittserien hergestellt. Diese Rekonstruktion war ebenfalls wegleitend für die Operationsschemata, indem wir die einzelnen Querschnittszeichnungen auf Karton hintereinander in eine mit Rillen versehene Leiste steckten und den Verlauf der Nerven mit verschiedenfarbigen durch diese Querschnitte gezogene Fäden markierten.

Es wurden auch noch Amputationen an Antennen, Tarsen und am Rüssel vorgenommen, um Ausfallserscheinungen in der Reaktionskette zu erwirken, und schließlich wurde noch versucht, den Ablauf des Stech- und Saugaktes durch pharmazeutische Präparate zu beeinflussen.

Es wurden ausschließlich Adulttiere verwendet, da sich dieselben wegen ihrer Größe und Widerstandsfähigkeit am besten für die Operationen eigneten.

c) Stechakt.

Der Stechakt dient neben der Ernährung noch in einem weiteren Sinn der Arterhaltung. Es kann nämlich eine Copulation der geschlechtsreifen Wanzen und eine Häutung bei den physiologisch dazu bereiten Larven- und Nymphenstadien nur dann eintreten, wenn eine reichliche Blutmahlzeit vorausgegangen ist. In diesem Zusammenhang sei auch auf den für die Reduviiden nötigen Begleitcyclus der Darmsymbionten hingewiesen. Für die normale postembryonale Entwicklung der 4 Larvenstadien über das Nymphenstadium hinaus zum Adulttier ist das Vorhandensein einer besonderen Symbiontenflora im Mitteldarm nötig (BRECHER u. WIGGLESWORTH 1944). Im Kot werden immer wieder solche Symbionten ausgeschieden, und man nimmt an, daß frischgeschlüpfte Reduviidenlarven durch Beschmutzung des Rüssels am Kot sich mit Symbionten infizieren, und dieselben durch die Maxillen über den Pharynx in den Mitteldarm pumpen (GEIGY, HALFF u. KOCHER 1953). Auch die Eiablage kann weitgehend durch eine öfters gegebene Blutnahrung gefördert werden (BUXTON 1930). Die medizinisch wichtige Bedeutung des Stechaktes für die Übertragung von *Trypanosoma cruzi* ist bereits erwähnt worden (s. Seite 36). Die maßgebenden Faktoren zur Anlockung der Wanzen auf den Warmblüter sind nach HASE (1932) WIGGLESWORTH u. GILLETT (1934), NICOLLE u. MATHIS (1941) und HERTER (1933) die Wärme sowie nach HASE (1932) Schweiß. WIGGLESWORTH bezeichnet den Duft-Wärme-Reiz als stechreflexauslösend. MARX (1955) fand für *Cimex lectularius,* daß eine kombinierte Reizquelle Wärme und CO_2 stark anlockend wirkt. WIESINGER 1956 untersuchte die Wirkung von CO_2 bei *Triatoma infestans* und erzielte mit einem Gemisch von 1 Teil CO_2 und 1 Teil Luft bei 36—40° C einen 80prozentig anlockenden Effekt. Außerdem ist der Stechakt natürlich auch vom Hungerzustand der Wanze, d. h. von der allgemeinen Stech- und Saugbereitschaft sowie von der Häutung abhängig; denn die für den Stechakt nötigen Organe werden bei jeder Häutung erneuert und müssen vor Gebrauch erst wieder die erforderliche Härte erreichen.

Sind alle die obenerwähnten Faktoren, die zum Stechakt führen, erfüllt, so kommt es zu einer typischen Reaktionskette, die wir in folgende Etappen gliedern:

1. Orientierung zum Wirt.
2. Wittern mit den Antennen.
3. Rüsselausschwenken.
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut.
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen.
6. Duckreaktion.
7. Einstich.
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen.
9. Speichelabgabe.
10. Saugen.

Bevor wir nun etwas eingehender den Ablauf des Stechaktes schildern, möchten wir einige morphologische Einzelheiten vorausschicken. Im übrigen sei hier nochmals auf die Arbeit von GEIGY u. KRAUS 1952 hingewiesen.

Bei der Betrachtung von *Rhodnius prolixus* fällt uns der lange, schlanke Kopf auf, der hinten halsartig eingeschnürt ist und im Prothorax artikuliert. Zwei große Facettenaugen, die auf der Unterseite des Kopfes eng zusammentreten, wölben sich seitlich vor. Hinter den Facettenaugen sitzen beidseitig die schimmernden Ocellen. Nach vorne ist die Kopfkapsel schnauzenartig verlängert, dort inserieren beidseitig die viergliedrigen Antennen und ganz terminal der sich nach dem Ende zu verjüngende dreigliedrige Rüssel. Der Rüssel wird in Ruhelage auf die Kopfunterseite untergeklappt, wobei seine Spitze bis vor die Coxen des ersten Thoracalbeinpaares reicht (Abb. 7a). Der Kopf wird in seiner ganzen Länge von der Pharynxpumpe durchzogen. Im vorderen Kopfabschnitt liegt unter dem Pharynx die kleine Speichelpumpe, die einerseits in den Speichelgang des Maxillenrohrs mündet und andererseits durch Speicheldrüsenausführgänge mit den im hinteren Thoraxbereich liegenden Speicheldrüsen in Verbindung steht.

Der Rüssel setzt sich aus der konisch zugespitzten zweigliedrigen Oberlippe (Labrum), der dreigliedrigen Unterlippe (Labium) sowie den im Inneren verlaufenden Mandibeln und Maxillen zusammen. Das Labium bildet die Borstenscheide, in welcher die Mandibeln und Maxillen hin- und hergleiten.

Schickt sich eine Wanze zum Stechen an, so wittert sie zunächst mit ihren Fühlern die Umgebung des Wirtstieres ab. Oft nimmt sie dann plötzlich eine deutliche Angriffsstellung ein, wo sie sich mit den Vorderbeinen aufrichtet, ihre Hinterbeine streckt und den Kopf nach oben hebt. Der Rüssel wird langsam nach vorne ausgeschwenkt. Das Endglied des nun bereits gestreckten Rüssels bewegt sich suchend über der Hautoberfläche des Wirtes hin und her. Scheint die passende Einstichstelle gefunden zu sein, so hebt sich das Abdomen der Wanze, die Hinterbeine stellen sich auf, der Kopf senkt sich nach unten, und dann erfolgt ein ruckartiges Einstoßen der aus der aufgesetzten Labiumspitze dringenden Mundwerkzeuge, wobei es zu einer typischen Duckreaktion kommt (vgl. S. 68 u. Abb. 22). Haben erst die Mandibeln eine Hautläsion verursacht, dann treten aus dem Labium die Maxillen in die bereits eröffnete Wunde, geben Speichel ab (vgl. Abb. 6c) und leiten das Blut durch den Saugkanal dem Pharynx zu. Speichelabgabe und Blutaufnahme erfolgen alternierend. Durch die Tätigkeit der Pharynxmuskulatur wird die Nahrung zuerst in den Oesophag und dann in den Mitteldarm gepumpt.

Beim Saugakt kann der Rüssel verschiedene Stellungen einnehmen, senkrecht zum Kopf, oder in schräger bis waagrechter Richtung. Selbst bei unter-

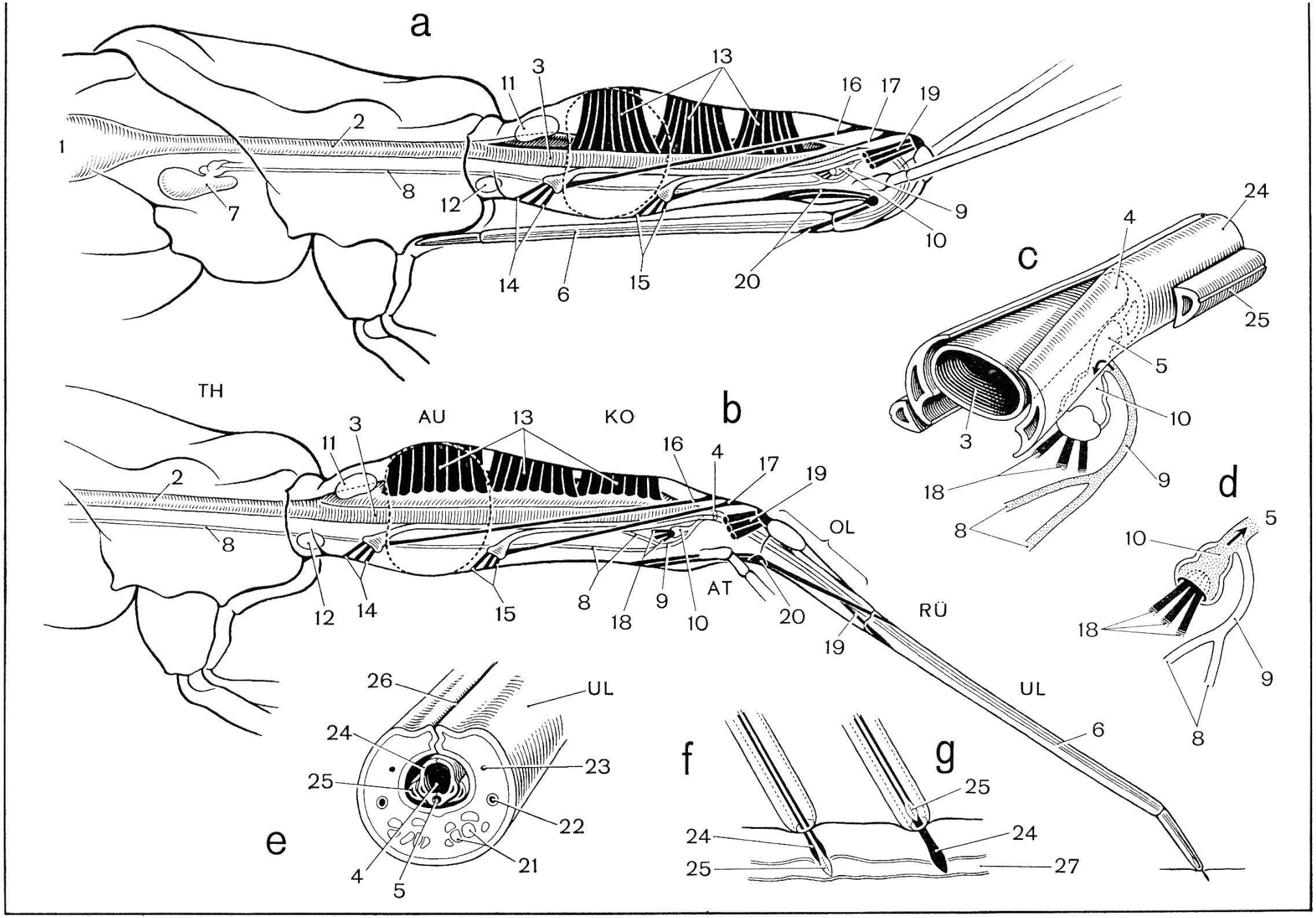

a
b
c
d
e
f
g
TH
AU
KO
OL
AT
RÜ
UL
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

Abb. 7.

Morphologie des Stechapparates von *Rhodnius prolixus.*

(Abb. aus Acta trop., Vol. 9, Nr. 3, 1952, GEIGY, R. und KRAUS, C.: Rüssel und Stechakt von *Rhodnius prolixus.*)

Legenden der Abbildungen

Abb. a. Kopf und Brust eines *Rhodnius prolixus* bei untergeklapptem Rüssel in Ruhelage

Abb. b. Rhodnius-Kopf mit ausgestrecktem Rüssel während des Stechakts
Th = Thorax, Ko = Kopf, Au = Augenareal, Rü = Rüssel (dreigliedrig), bestehend aus: OL = Oberlippe (Labrum), und UL = Unterlippe (Labium), At = Antennenbasis

Abb. c. Partie aus dem Vorderkopf, wo der Pharynx in das Blutsaugrohr und der Speichelpumpengang in das Speichelspritzrohr der Maxillen einmünden. Membran der Speichelpumpe ausgezogen: Ansaugwirkung

Abb. d. Speichelpumpe mit erschlaffter Membran = Spritzwirkung

Abb. e. Querschnitt aus dem mittleren Rüsselsegment

Abb. f. Rüsselende beim Stechakt

Abb. g. Rüsselende beim Saugakt

Erklärung der Zahlen

1 = Mitteldarm
2 = Oesophag
3 = Pharynx
4 = Blutsaugrohr in der Maxille
5 = Speichelspritzrohr in der Maxille
6 = Verlauf von Maxillen und Mandibeln im Innern des Rüssels
7 = Speicheldrüse
8 = Paariger Speicheldrüsengang
9 = Unpaariger Speicheldrüsengang
10 = Speichelpumpe
11 = Cerebralganglion
12 = Unterschlundganglion
13 = Muskulatur der dorsalen Pharynxmembran
14 = Insertion der Retraktoren an der verbreiterten Maxillenbasis
15 = Retraktoren der Mandibeln
16 = Protraktoren der Maxillen
17 = Protraktoren der Mandibeln
18 = Speichelpumpenmuskel
19 = Rüsselheber (Musculus levator labii)
20 = Rüsselsenker (Musculus depressor labii)
21 = Muskulatur der Rüsselsegmente
22 = Rüsseltracheen
23 = Rüsselnerven
24 = Maxillen
25 = Mandibeln
26 = Verwachsungsnaht der Unterlippe
27 = Oberflächliche Hautkapillare

geschlagenem Rüssel ist noch ein Saugakt möglich. Wir haben dies experimentell mit Pilocarpin (vgl. Seite 64) und mit dem nun zu schildernden Versuch nachgewiesen. Der untergeklappte Rüssel wurde in eine unten zugeschmolzene, mit annähernd 0,2 mm Serum + etwas Glukose gefüllte Glaskapillare gesteckt. Letztere war etwa 0,02 g schwer, 2,5 mm lang und 0,9 mm breit. Der Rüssel selbst weist eine Länge von 4,3 mm und eine Breite von 0,3 mm auf. Um eine Verdunstung zu verhüten, wurde die Kapillare oben mit Paraffin verdichtet und dann mit einem dünnen Faden an die Kopfkapsel gebunden. So konnte der Rüssel nicht mehr gestreckt werden. Die Versuchstiere kamen in einen der Körpertemperatur der Warmblüter (37° C) entsprechenden Thermostaten, und nach minimal 20 Minuten wurden sie kontrolliert. Die normale Saugdauer einer Wanze beträgt etwa 10—20 Minuten. Von 26 Versuchstieren zeigten 17 Wanzen noch eine volle Kapillare, während 9 Tiere die Kapillare zum Teil oder auch ganz leergesogen hatten.

Die Haltung der Fühler während des Saugens ist variabel. Es können entweder beide gemeinsam nach vorne oder schräg nach hinten gestreckt werden, oder der eine Fühler weist nach vorne und der andere nach hinten. Letzteres ist aber nicht zu verwechseln mit dem Operationseffekt nach Antennennerv-Resektion (vgl. Seite 65), wo die Antennen nach hinten «wittern». Eine seitliche Fühlerhaltung ist auch etwa zu beobachten. Nach dem Saugen zieht die Wanze ihre Stechborsten aus der Stichwunde zurück, schlägt das Labium wieder nach unten ein und richtet sich gleichzeitig auf.

Die Reaktion des Menschen auf den Stich ist individuell sehr verschieden. Der Einstich selber ist kaum spürbar; doch etwa nach 15 Minuten macht sich ein Jucken und evtl. auch eine Anschwellung der Einstichstelle bemerkbar. In manchen Fällen kann es sogar nach 24 Stunden zu einer heftigen Hautreaktion kommen.

Wie sind nun alle diese einzelnen Vorgänge miteinander verkoppelt, und von welchen perzipierenden Sinnesorganen und Nervenzentren sind sie abhängig? Geht der Reiz von einer initialen Erregung aus, sind die einzelnen Reaktionen so aufeinander eingespielt, daß sie automatisch die ganze Reaktionskette nach sich ziehen oder sind auch Einzelreaktionen möglich (vgl. Seite 82).

Sehr wichtig scheint uns die Abklärung dieser Fragen auch für die Prüfung der Wirksamkeit von Insekticiden und Repellentsubstanzen auf die Wanzen (SMYTH, jr., THOMAS u. ROYS CHESTER 1955).

2. Versuche über die am Stechakt beteiligten Organe.

a) Antennen, Tarsen, Facettenaugen.

Schon WIGGLESWORTH u. GILLETT (1934) und HERTER (1953) haben Amputationen der Antennen vorgenommen und kamen zu dem Ergebnis, daß einseitig amputierte Tiere noch eine deutliche Reaktion zeigten, während Tiere, denen beide Antennen amputiert wurden, nur noch dann den Rüssel ausschwenkten, wenn ihnen ein heftig bewegter Gegenstand (z. B. Bleistift) vorgehalten wurde (= optischer und Vibrationsreiz, vgl. S. 67).

WIESINGER 1956 amputierte Antennen und Tarsen. Wurden den Wanzen nur die Tarsen amputiert, so kam es noch zu einer Reaktion, schnitt man aber gleichzeitig Antennen und Tarsen ab,

so kam es wie bei WIGGLESWORTH u. GILLETT nur durch einen sich bewegenden Bleistift zu einem Ausschwenken des Rüssels.

In den hier zu schildernden vier Versuchsserien A-D (mit je 12 amputierten Tieren) ist speziell auch der Rüsselspitze als perzipierendem Organ Beachtung geschenkt worden. Da Rüsselamputationen allein das Ausschwenken des Rüssels nicht blockierten (vgl. S. 49), wurde weiter geprüft, ob nicht eine Koppelung Antennen-Tarsen-Rüsselspitze besteht (vgl. Tabelle 1). Das Verhalten der amputierten Tiere führt zu folgenden Schlüssen:

TABELLE 1.

Serie	Anzahl der Tiere	Amputation von	Orientierung zum Wirt	Rüsselausschwenken		Rüsselausschwenken bis zur Hälfte	Absuchen einer geeigneten Einstichstelle
				spontan	orientiert		
A	12	Antennen Tarsen Rüsselsp.		+		+++	
B	12	Antennen — Rüsselsp.				++	
C	12	— Tarsen Rüsselsp.	+++ +++ +++		+++++++		+++
D	12	Antennen Tarsen —		+++		+	

Nur noch die antennennormalen Tiere der Serie C zeigen ein koordiniertes Orientierungsvermögen und schwenken den Rüssel als Antwortreaktion auf die Reizleitung der Antennen aus. Diese übernehmen also die Hauptfunktion bei der Orientierung zum Wirt. Sie dienen zur olfaktorischen und thermalen Sinneswahrnehmung (vgl. S. 65 und S. 67). Schon WIGGLESWORTH u. GILLETT 1934 und HERTER 1953 haben bei *Rhodnius prolixus* Temperatur-Sinnesorgane auf den Antennen beschrieben. BARTH hat bei *Triatoma* nahe der Spitze des zweiten Antennengliedes ein Sinnesorgan beschrieben und es als Rezeptionsorgan für Wärme gedeutet.

Antennenamputierte, aber tarsen- und rüsselspitzennormale Wanzen dagegen verhalten sich ganz indifferent. Sie bleiben oft auf einem Fleck stehen und laufen dann plötzlich ohne ersicht-

lichen Grund wieder weg (vgl. S. 67). Dabei zeigt sich oft ein Kopfnicken, das heißt, der Kopf bewegt sich mehrmals auf und ab. Vielleicht bildet diese Kopfbewegung eine Art Kompensation der Antennenwitterung. Der Rüssel wird oft zögernd bis zur Hälfte ausgeschwenkt und dann aber gleich wieder untergeklappt. Er kann aber auch ganz horizontal in die Luft oder gegen das Fütterungsglas hin gerichtet werden. Dieses Rüsselausschwenken ist aber nicht als eine Orientierung zur Nahrungsquelle hin aufzufassen, d. h. als eine Antwortreaktion auf erfolgte Perzeption. Sie ist vielmehr eine spontane Reaktion, die vielleicht durch optische oder Vibrationsreize ausgelöst wird (vgl. S. 46 und 67 u. 76). Man kann sich im Zusammenhang der eben genannten Faktoren die Frage stellen, ob nicht allein schon die Pulsation der Blutgefäße stechaktauslösend wirkt. Wir kommen auf Seite 49 wieder auf diesen Punkt zurück.

Eine Kontakt-Wärme-rezeptorische Wirkung der Tarsen konnte, entgegen den Befunden von WIESINGER 1956 bei *Triatoma infestans,* bei *Rhodnius prolixus,* nicht nachgewiesen werden. Die tarsenamputierten Tiere zeigten lediglich eine weniger behende Fortbewegung, was verständlich ist, indem ja die speziell ausgebildeten Tarsenpolster, welche *Rhodnius prolixus* als guten Läufer und Kletterer auszeichnen, nunmehr ausgeschaltet waren.

Als letztes war nun noch abzuklären, was für eine Rolle die Facettenaugen bei der Orientierung zum Wirt hin spielen, und so wurden 5 Wanzen die Facettenaugen beidseitig exstirpiert, und alle zeigten noch ein normales Rüsselausschwenken, Einstechen und Saugen. WIGGLESWORTH u. GILLETT 1934 haben die Facettenaugen mit schwarzer Farbe bestrichen und kamen zu demselben Ergebnis.

b) Labium.

Von 287 beobachteten Einstichen zeichneten sich 136 Wanzen durch ein zielsicheres Auffinden und Anstechen unter der Haut versteckter Blutgefäße aus, indem sie gleich beim ersten Anhieb den Saugakt erfolgreich durchführen konnten. 151 Wanzen mußten mit ihrem Rüsselende wiederholt nach einer geeigneten Einstichstelle, d. h. nach einem Blutgefäß suchen. Bei diesen Beobachtungen wurden den Wanzen stets stark durchblutete Hautstellen auf rasierten Bauchflanken von Meerschweinchen geboten, da es sich bei anderen Beobachtungen gezeigt hatte, daß die treffsichersten Einstiche stets an solchen Stellen stattfinden. In der Kopfregion des Wirtes nahm die Zielsicherheit merklich ab, und an den Vorder- und Hinterbeinen tasteten die Wanzen stets lange und erfolglos.

1888 hat VON RATH bei *Pyrrhocoris apterus* an der Rüsselspitze Sinnesorgane beschrieben und dieselben als Chemorezeptoren aufgefaßt. WEBER 1929 und 1930 schreibt den Sinnesorganen an der Rüsselspitze von Hemipteren eine taktile und chemorezeptorische Rolle zu. Bei *Triatoma* wurden von BARTH 1952—1953 am Rüsselendglied kuppelförmige, dünnwandige Sinneskörper beschrieben, die für die Perzeption chemischer Reize verantwortlich sein sollten. In den Borsten des Rüsselend- und -mittelgliedes sieht der Autor Organe für mechanische, taktile Wahrnehmung.

Auf den mit Haematoxylin Heidenhain gefärbten Celloidinschnitten des Rüsselendgliedes von *Rhodnius prolixus* ließen sich keine besonders strukturierten Sinnesorgane feststellen. Doch ist es durchaus denkbar, daß die langen Haare und dornartigen Borsten, die jene Region auszeichnen, mechanische Reize, die etwa durch eine pulsierende Kapillare erzeugt werden (vgl. S. 48), wahrnehmen und zentral weiterleiten können (vgl. Abb. 6). Damit wäre auch die Treffsicherheit auf gut durchbluteter und die relative Hilflosigkeit auf schwach kapillarisierter Haut erklärt. Diese Annahme wird noch durch folgenden Versuch bestätigt. Es wurden bei 14 Tieren die Rüsselspitzen amputiert, wonach noch alle den Rüssel normal ausschwenkten; jedoch vermochten 11 derselben trotz starker Durchblutung des Substrates keine passende Einstichstelle mehr zu finden und stachen trotz langem Suchen nicht mehr ein. Die Rüsselspitze ist also für die Reizperzeption auf der Haut des Wirtes und nicht, wie BARTH 1952 und WIESINGER 1956 es vermuten, für das Rüsselausschwenken schlechthin verantwortlich. Denn von weiteren 30 Wanzen, denen etwa ein Drittel des Rüsselendgliedes amputiert wurde, zeigten wiederum 24 Tiere ein normales und nicht, wie WIGGLESWORTH 1934 es beschreibt, ein gehemmtes Ausschwenken des Rüssels.

c) Maxillen und Mandibeln.

Wie schon WEBER 1930 für Heteroptera allgemein festgestellt hat, werden die Maxillen und Mandibeln schon beim Ausschwenken des Rüssels so weit nach vorwärts bewegt, daß die Kontraktion der Protraktoren zur vollen Wirkung kommt. Die Borsten stehen auch in Ruhe ständig unter einem gewissen Druck, der durch den normalen Muskeltonus der Protraktoren hervorgerufen wird (vgl. auch BARTH 1953).

Die Maxillen werden auf der Innenseite von einer weiten und einer schmalen Rinne durchzogen, deren Ränder zahnartig ineinandergreifen und so ein Doppelrohr mit einem großen dorsalen Blutsaugkanal und einem kleinen ventralen Speichelkanal bilden

(vgl. Abb. 7 c, 4, 5). Sie besitzen starke Eigenbeweglichkeit und können bis über 1 mm aus dem Labium hervorgeschoben werden und sich suchend hin- und herbewegen, was von großer Bedeutung ist in Anbetracht ihrer Aufgabe, die Kapillaren unter der menschlichen Haut zu erreichen. Sie laufen in einer lanzettförmigen Spitze aus, welche beim Saugakt (vgl. Abb. 7 g 24) in die von den Mandibeln vorgebohrte Hautläsion eingeführt wird (vgl. Abb. 6 b).

Die Protraktionsfähigkeit der Mandibeln ist viel geringer. Die Mandibeln liegen mit ihren konkaven Seiten den Maxillen an und laufen in einer scharfen, klingenförmigen, mit einem Zahnkamm besetzten Spitze aus (vgl. Abb. 6 a u. 7 f, 25).

Die Stechborsten sind reine Chitinbildungen und frei von Sinneszellen. Es stellt sich nun die Frage, von welchen Reizen die Maxillen und Mandibeln bei der Erschließung der Nahrungsquellen dann aber beeinflußt werden. WEBER 1930 und BARTH 1953 nehmen an, daß die Mandibeln beim Eindringen in das Wirtsgewebe in der Hauptsache mechanischen Reizen folgen. WEBER 1930 vermutet in den «retortenförmigen Organen», die die Stechborsten ausziehen, die entsprechenden Sinnesorgane, und BARTH 1953 beschreibt für die Mandibeln ein kompliziert gebautes Kontrollorgan, das in der vorderen Kopfkapsel liegt. Eine besondere Innervierung dieser Organe konnten wir nicht beobachten. Wir vertreten die Meinung, daß die Wirkung dieser Stilette rein mechanisch ist, nachdem sie durch die Rüsselspitze an eine geeignete Einstichstelle geführt wurden (vgl. S. 49).

Selbst bei untergeklapptem Rüssel können die Mandibeln und Maxillen aus dem Labium hervorgestoßen werden.

d) Speichelapparat.

Unter der mächtigen Thoraxmuskulatur zu beiden Seiten des Vorderdarms liegen die paarigen Speicheldrüsen. Jede Speicheldrüse ist in eine längliche keulenförmige Haupt- und in eine kugelige Nebendrüse gegliedert, die beide mit einem roten Sekret angefüllt sind und einen gemeinsamen Drüsenausführgang besitzen. Die Nebenspeicheldrüse ist durch Tracheen fest mit der Hauptdrüse verbunden. Die paarigen Drüsenausführgänge ziehen im Kopf unter dem Pharynx entlang zur Kopfspitze und vereinigen sich dort zu einem unpaaren Gang, der in die Speichelpumpe mündet. Die Speichelpumpe selbst steht mit dem Speichelgang der Maxillen in Verbindung (vgl. Abb. 7 c, 10). Die Speichelabgabe erfolgt wohl alternierend mit der Blutaufnahme, d. h. wir nehmen an, daß zuerst ein rötlicher Speicheltropfen durch den Speichel-

kanal der Maxille ausgeschieden und dann erst über den Blutkanal die Nahrung durch die Pharynxpumpe in den Mitteldarm gepumpt wird, und daß sich dieser Vorgang wiederholt.

Über die Wirkung des Speichels ist man verschiedener Meinung. So betrachtet BAPTIST 1942 den Speichel als Antikoagulationsmittel. PICK 1954 nimmt an, daß das im Speichel der Reduviiden enthaltene Histamin bei intradermaler Injektion durch die Maxillen einen Juckreiz bewirkt, der zum Kratzen und somit zur mechanischen Inokulation von *Trypanosoma cruzi* führt. Bei subcutaner Injektion wirkt das Histamin kapillarenerweiternd und nicht mehr juckend (PICK 1954).

Die rote Farbe des Speichels stammt letztlich vom Blut des Warmblüters. Denn das mit jeder Blutmahlzeit aufgenommene Haemoglobin wird im Lumen des Mitteldarms zu Protohaematin umgebaut. Letzteres wird nach einiger Zeit ausgeschieden und zirkuliert als Kathaemoglobin (Parahaematin) in der Haemolymphe der Wanze. Von den Speicheldrüsen wird dann dieses Pigment aus der Haemolymphe aufgenommen und erscheint dort als eine dem Haemalbumin ähnliche Substanz, die dem Speichelsekret die charakteristische rote Farbe gibt (WIGGGLESWORTH 1942).

Die Speichelabgabe selbst ist von der Bewegung der Maxillen abhängig. Es spielt dabei keine Rolle, ob der Rüssel ausgeschwenkt ist oder nicht, oder ob die Maxillen ganz aus dem Labium herausgestreckt werden oder sich nur in der Scheide bewegen. Anderseits braucht nicht auf jede Borstenbewegung Speichelabgabe zu folgen. Dies zeigt folgendes Versuchsergebnis: Von 132 Wanzen mit passiv gestrecktem Rüssel und aktiver Borstenbewegung gaben 100 Tiere Speichel ab, während 32 Tiere keine Speichelabgabe zeigten.

e) Saugapparat.

Wurde von den Mandibeln der Zugang zum Blutstrom erschlossen, so wird über das von den Maxillen gebildete feine Blutrohr (vgl. Abb. 7 e, 4) durch die Pharynxmuskulatur über das pharyngeale Sinnesorgan die Nahrung in den Mitteldarm gepumpt. Man nimmt an, daß das pharyngeale Sinnesorgan ein Perzeptionsorgan für chemische Reize ist, und zur qualitativen Kontrolle des aufgenommenen Nahrungsstromes dient.

Dieses Perzeptionsorgan wurde bei Hemipteren zuerst von WEDDE 1885 bei *Pyrrhocorus apterus* beschrieben. WEBER 1930 nimmt es dann für die Hemipteren allgemein an. BARTH 1952 beschrieb es dann bei den Triatominae. Bei *Rhodnius prolixus* ist es ebenfalls deutlich ausgebildet. Unmittelbar vor Beginn der

Pharynxmuskulatur liegen diese Chemorezeptoren. Sie durchbrechen die mit Eisenhaematoxylin rot angefärbte, stark verdickte Cuticula, indem sie von Sinneszellen ausgehen und in einem über die Cuticula hinausragenden, nicht anfärbbaren Stift endigen. Dieser hervorstehende Stift wird von einem schwarz angefärbten Ring umschlossen.

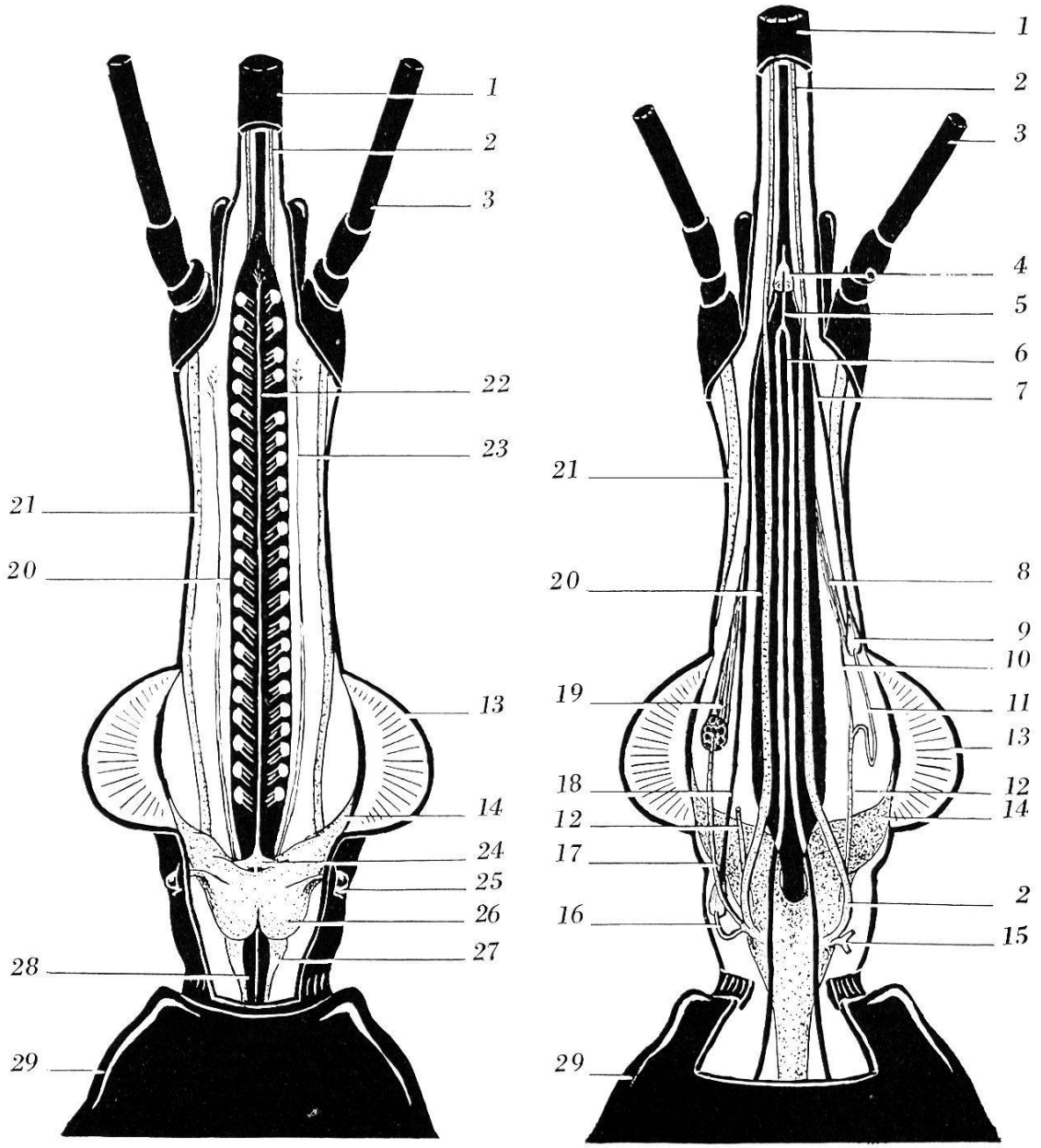
Schon NICOLLE u. LWOFF (1943) haben auf die qualitative Auslese der Nahrung bei *Triatoma infestans* hingewiesen. Boten sie den Tieren als Nahrungsquelle erwärmtes Pferdeserum, so wurde das Serum als Nahrung angenommen, und die frisch geschlüpften Wanzen entwickelten sich bis zum dritten Larvenstadium. Mit erwärmtem Pferdeserum und 1% Glukose erzielten sie sogar eine Entwicklung bis zum Nymphenstadium. Erwärmtes Wasser dagegen wird nicht aufgenommen. KOEGEL-BERR 1930 (zit. von MARX) haben bei *Cimex lectularius* künstliche Saugversuche angestellt und fanden, daß Cimex alle, selbst für sie schädliche Stoffe aufnimmt.

In diesem Zusammenhang sei auch darauf hingewiesen, daß die aufgenommene Blutmenge (nach BUXTON 1930) bei der Larve ungefähr dem 10fachen, bei der Nymphe ungefähr dem 6fachen, beim Adulttier ungefähr dem 1—1,5fachen des Normalgewichtes entspricht.

3. Bau der nervösen Kopfzentren.

Über das Nervensystem der Insekten gibt es schon zahlreiche Studien. Die erste umfassendere Untersuchung über den feineren Bau des Nervensystems bei Rhynchoten wurde 1937 von PFLUGFELDER durchgeführt. Es ist uns aber keine eingehende Beschreibung der Verhältnisse bei den Reduviiden bekannt, und so mußten wir für unsere experimentelle Analyse erst selber die morphologische Grundlage schaffen, d. h. zu einer Darstellung der Zentralorgane des Kopfes und ihrer abgehenden Nerven gelangen. *Rhodnius prolixus* zeichnet sich wie alle Rhynchoten durch die starke Konzentration des Nervensystems aus, welches aus Oberschlundganglion, Unterschlundganglion, Thoracalganglion und Abdominalganglion besteht. Schon BRANDT wies 1878 auf diese Verhältnisse bei den Hemipteren hin. PFLUGFELDER 1937 sieht in dieser Konzentration ein Zeichen höheren Differenzierungsgrades.

Das Ober- und Unterschlundganglion liegt in der Kopfkapsel hinter der mächtig entwickelten Pharynxmuskulatur (vgl. Abb. 8a, 26 u. 27). Vom Unterschlundganglion führen zwei lange Konnek-



a) dorsal b) ventral

Abb. 8. Darstellung des Gehirns mit den abgehenden Nerven und den innervierten Organen:

1 Rüssel.
2 Labialnerv.
3 Antenne.
4 Speichelpumpe.
5 Unpaarer Speicheldrüsenausführgang.
6 Paariger Speicheldrüsenausführgang.
7 Mandibel.
8 Protraktor der Mandibel.
9 Retraktor der Mandibel.
10 Mandibelnerv für den Protraktor.
11 Mandibelnerv für den Retraktor.
12 Gemeinsamer Ast des Mandibelnerven (auf der linken Seite angeschnitten).
13 Facettenaugen.
14 Lobus opticus.
15 Angeschnittener gemeinsamer Ast des Mandibelnerven mit der Gabelungsstelle in den Protraktor- und Retraktornerv.
16 Maxillennerv für den Retraktor.
17 Maxillennerv für den Protraktor.
18 Maxille.
19 Protraktor der Maxille.
20 Pharynx mit der V-förmig angeordneten Muskulatur.
21 Antennennerv.
22 Frontalnerv.
23 Labralnerv.
24 Frontalganglion.
25 Ocellen.
26 Oberschlundganglion.
27 Unterschlundganglion.
28 Oesophag.
29 Thorax.

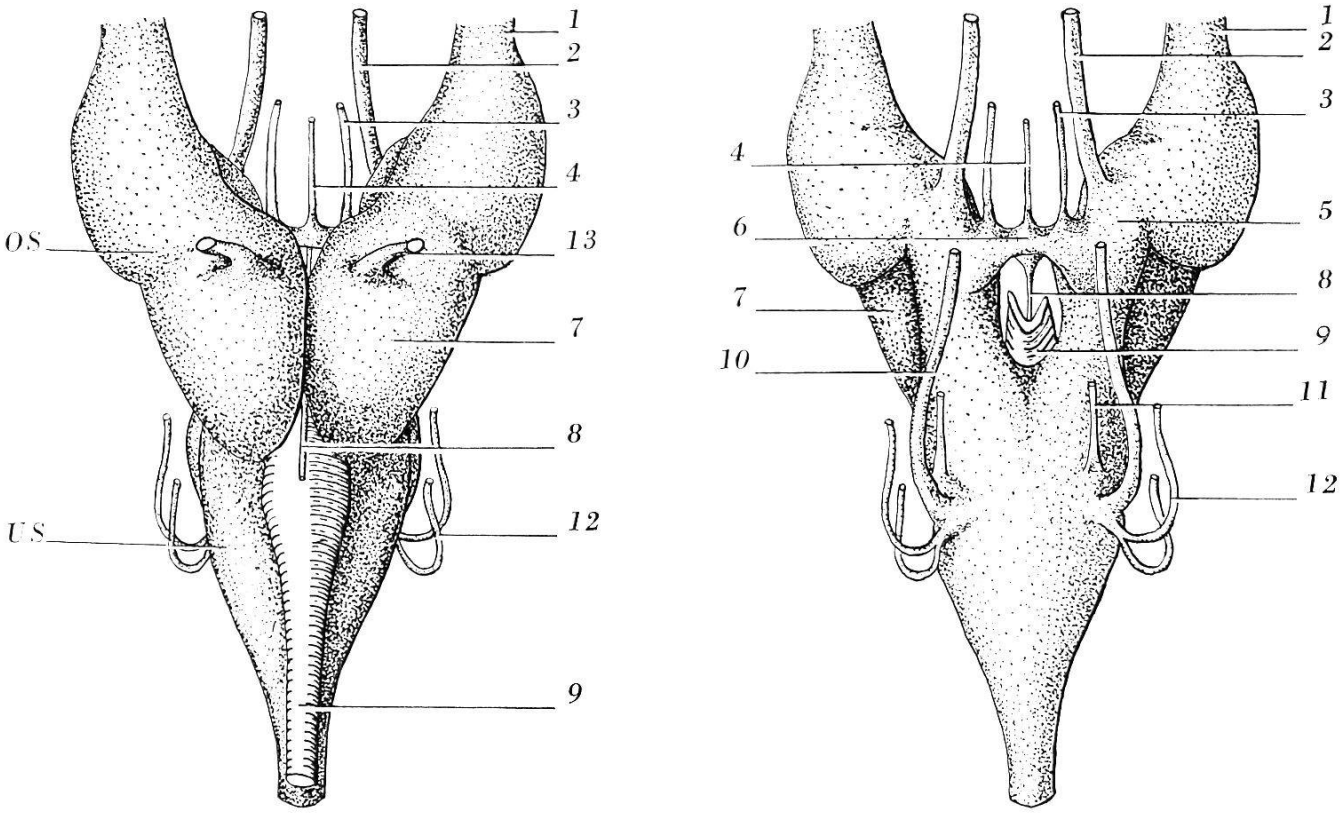


Abb. 9. Rekonstruktion des Oberschlund- und Unterschlundganglions von *Rhodnius prolixus*
(rekonstruiert nach Sagittalschnitt-Serien, 53mal vergr.).

OS = Oberschlundganglion.
US = Unterschlundganglion.
1 Lobus opticus.
2 Antennennerv.
3 Labralnerv.
4 Frontalnerv.
5 Deuterocerebrum.
6 Frontalganglion.
7 Protocerebrum.
8 Nervus recurrens.
9 Pharynx (angeschnitten).
10 Labialnerv.
11 Mandibelnerv.
12 Maxillennerven für Retraktor und Protraktor.
13 Ocellennerv.

tive zu dem im Thorax gelegenen ersten Thoracalganglion. Das zweite und dritte Thoracalganglion sowie das Abdominalganglion sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, deren Verschmelzungsgrenzen äußerlich gut sichtbar sind. Dieser Ganglienkomplex wird mit dem ersten Thoracalganglion durch ein kurzes Konnektiv verbunden.

Die Ganglien von *Rhodnius prolixus* bauen sich histologisch wie diejenigen der anderen Insekten, aus dem peripheren Rindenbelag von Ganglienzellen und dem inneren Neuripilem, d. h. Fasersubstanz, auf. Das Neuripilem besteht aus Neuriten und Dendriten der Ganglienzellen, die zusammen mit den sensiblen Fasern ein enges Geflecht bilden.

Zur histologischen Untersuchung der Ganglien wurde mit

Eisenhaematoxylin Heidenhain gefärbt. Vor der Beizung kamen die Schnitte, zur deutlicheren Anfärbung der Nervenfibrillen, in 5%ige Phosphor-Wolfram-Säure. In der Beziehung der Gehirnzentren schließe ich mich der von PFLUGFELDER 1937 verwendeten Nomenklatur an.

Die Thoracalganglien und das Abdominalganglion werden in unserer Darstellung nicht berücksichtigt, da sich unsere Untersuchungen naturgemäß auf das Ober- und Unterschlundganglion beschränkten.

Die allgemeine Gliederung der Gehirnteile ist folgende:

Oberschlundganglion:
- *Protocerebrum:*
  - Lobi optici (mit Augennerven)
  - Protocerebralloben
  - Corpora pedunculata
  - Protocerebralbrücke
  - Zentralkörper
  - Pars intercerebralis (mit Ocellennerven).
- *Deuterocerebrum:*
  - Sensibler Teil (mit sensiblen Fasern der Antennennerven).
  - Motorischer Teil (mit motorischen Fasern der Antennennerven).
- *Tritocerebrum:*
  - Ganglion frontale
  - Frontolabralnerven (Frontalnerv und Labralnerven).
  - Nervus recurrens.

Unterschlundganglion:
- Labialnerven
- Maxillennerven
- Mandibelnerven.

Das *Oberschlundganglion* (vgl. Abb. 9a, OS) gliedert sich wie bei allen Insekten in Proto-, Deutero- und Tritocerebrum. Die Lagebeziehung dieser Gehirnteile zueinander kann man sehr gut auf Querschnittserien beobachten (vgl. Abb. 11).

Das Protocerebrum nimmt den größten Teil des Gehirns ein. Es überdeckt das Deutero- und Tritocerebrum vollkommen (vgl. Abb. 9a, 7) und gliedert sich in die Lobi optici (Abb. 10, 5), die Protocerebralloben, die Corpora pedunculata (Abb. 11, 8, 7), die Protocerebralbrücke, den Zentralkörper und die Pars intercerebralis (Abb. 12, 12). Die Lobi optici sind stark entwickelt. Sie bauen sich aus den ersten, zweiten und dritten optischen Ganglien auf und bilden die Verbindung zu den Facettenaugen. Die

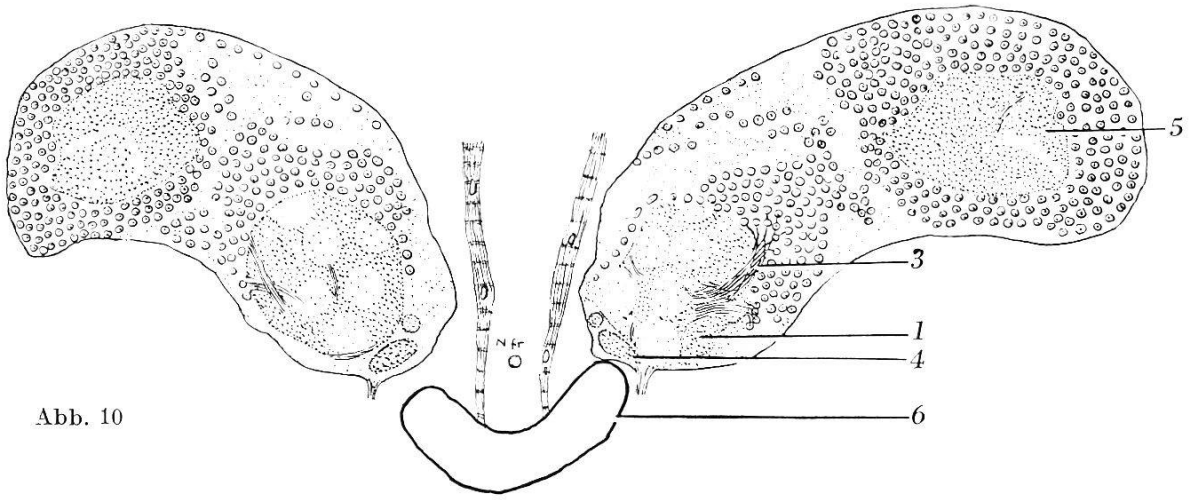


Abb. 10

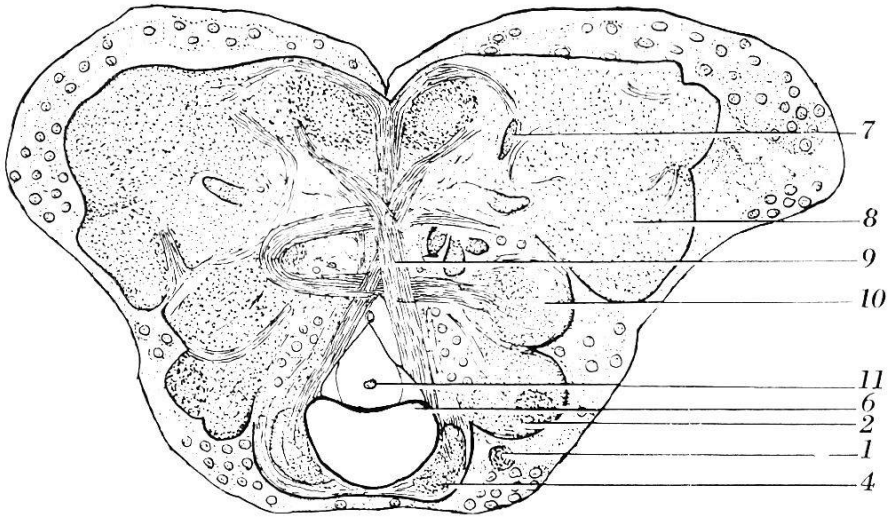


Abb. 11

Abb. 10. Querschnitt durch den vorderen Teil des Oberschlundganglions mit Lobi optici und Deuterocerebrum.

Abb. 11. Querschnitt durch den mittleren Teil des Oberschlundganglions.

Abb. 10—13. 53mal vergr., mit Zeiß'schem Zeichenapparat gezeichnet.

1 Deuterocerebrum (motorischer Teil).
2 Deuterocerebrum (sensorischer Teil).
3 Zellen, die Faserzüge in den sensorischen Teil des Deuterocerebrums senden.
4 Tritocerebrum.
5 Lobus opticus.
6 Oesophag.
7 Corpora pedunculata.
8 Hauptlappen der Protocerebralloben mit Faserzügen.
9 Tractus chiasmaticus (der Tritocerebrum mit dem Protocerebrum verbindet).
10 Nebenlappen der Protocerebralloben mit Faserzügen.
11 Nervus recurrens.
12 Pars intercerebralis des Protocerebrums.
13 Intercerebralkommissur.
14 Glomerulus.
15 Tractus olfactorius.
16 Protocerebrum.
17 Deuterocerebrum.
18 Unterschlundganglion.
10 Faserzug, der Tritocerebrum mit dem Deuterocerebrum verbindet.

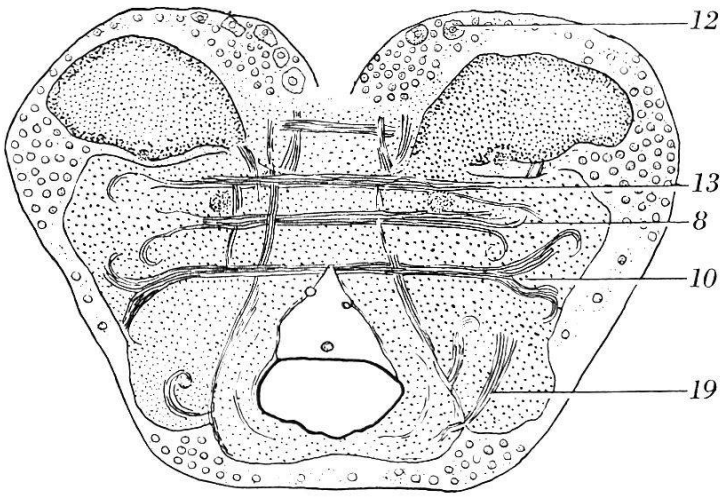


Abb. 12

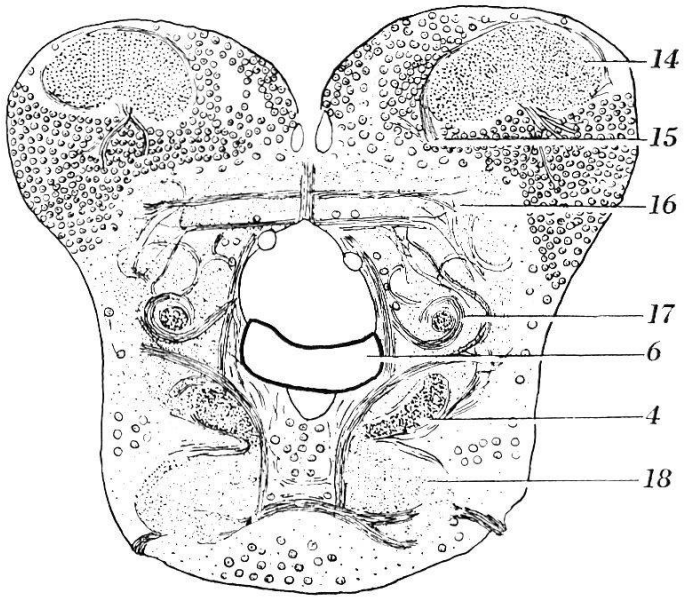


Abb. 13

Abb. 12. Querschnitt durch die mittlere Partie des Oberschlundganglions mit Faserzügen.

Abb. 13. Querschnitt durch die hintere Partie des Oberschlundganglions mit angeschnittenem Unterschlundganglion.

Protocerebralloben, bei denen man Haupt- und Nebenlappen unterscheidet, sind ebenfalls stark ausgeprägt (vgl. Abb. 11, 8 u. 10). Die undifferenzierte Masse der Protocerebralloben umschließt mit den Hauptlappen die Fasermasse des Zentralkörpers, die Protocerebralbrücke und die Pilzkörper. Die Stiele der Corpora pedunculata werden vom Nebenlappen umschlossen. Die Corpora pedunculata sind bei *Rhodnius prolixus* sehr stark ausgebildet. Sie werden seit ihrer Entdeckung von DUJARDIN 1850 als «Intelligenzzonen» angesehen. BRETSCHNEIDER 1913 stellt eine Entwicklungsreihe über die Ausbildung der Corpora pedunculata in den verschiedenen Insektenordnungen auf und fand, daß die Größe der Pilzkörper bei höher entwickelten Insekten zunimmt, während das Volumen der Zentralkörper abnimmt. Er kam zur Auffassung, daß die Pilzkörper ein Assoziationsorgan darstellen, von welchem aus kompliziertere Instinkthandlungen gelenkt werden. Als Pars intercerebralis (vgl. Abb. 12, 12) wird ein Teil des Protocerebrums abgegrenzt, der aus großen Ganglienzellen besteht und oberhalb des Zentralkörpers liegt. Von der Pars intercerebralis gehen die Ocellennerven ab (Abb. 9 a, 13), und ein weiteres Nervenpaar zieht nach hinten und innerviert die im Kopf liegenden Corpora allata. Besonders zu erwähnen sind die neurosekretorischen Zellen in der Pars intercerebralis (Abb. 12, 12), die von HANSTRÖM 1938 und WIGGLESWORTH 1940 schon beschrieben wurden. Die Corpora

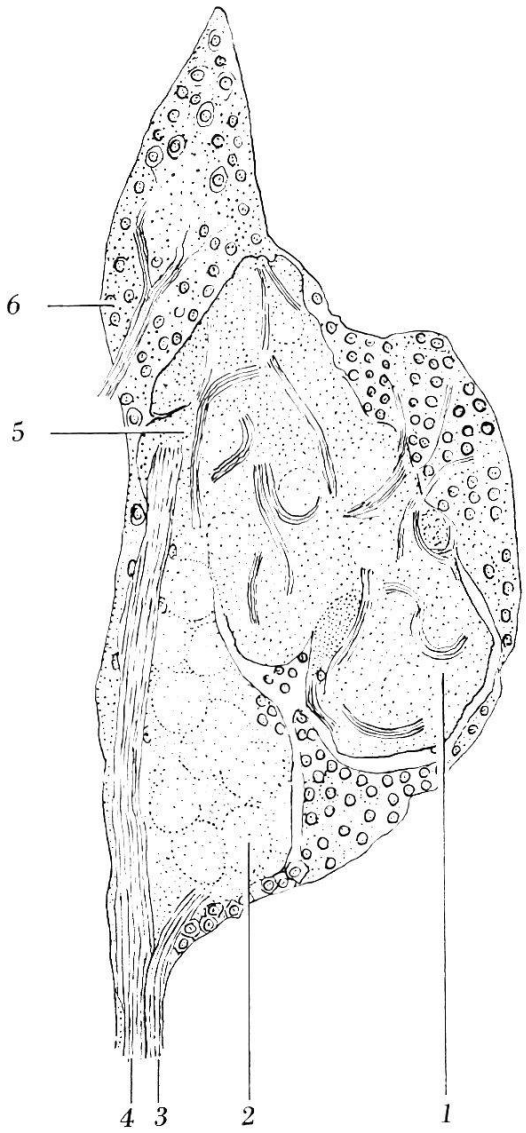


Abb. 14

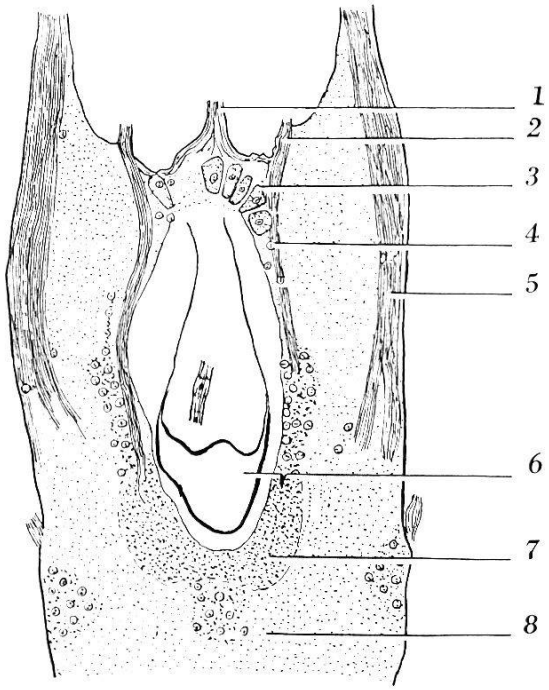


Abb. 15

Abb. 14. Längsschnitt durch das Oberschlundganglion. 53mal vergr., mit dem Zeiß'schen Zeichenapparat gezeichnet.

1 Protocerebrum.
2 Deuterocerebrum (sensorischer Teil)
3 Sensorische Faser des Antennennerven.
4 Motorische Faser des Antennennerven.
5 Motorischer Teil des Deuterocerebrums.
6 Unterschlundganglion.

Abb. 15. Frontalschnitt durch das Oberschlundganglion mit angrenzendem Unterschlundganglion. 53mal vergr., mit dem Zeiß'schen Zeichenapparat gezeichnet.

1 Frontalnerv.
2 Labralnerv.
3 Frontalganglion.
4 Labrofrontalnerv.
5 Antennennerv.
6 Oesophag.
7 Tritocerebrum.
8 Unterschlundganglion.

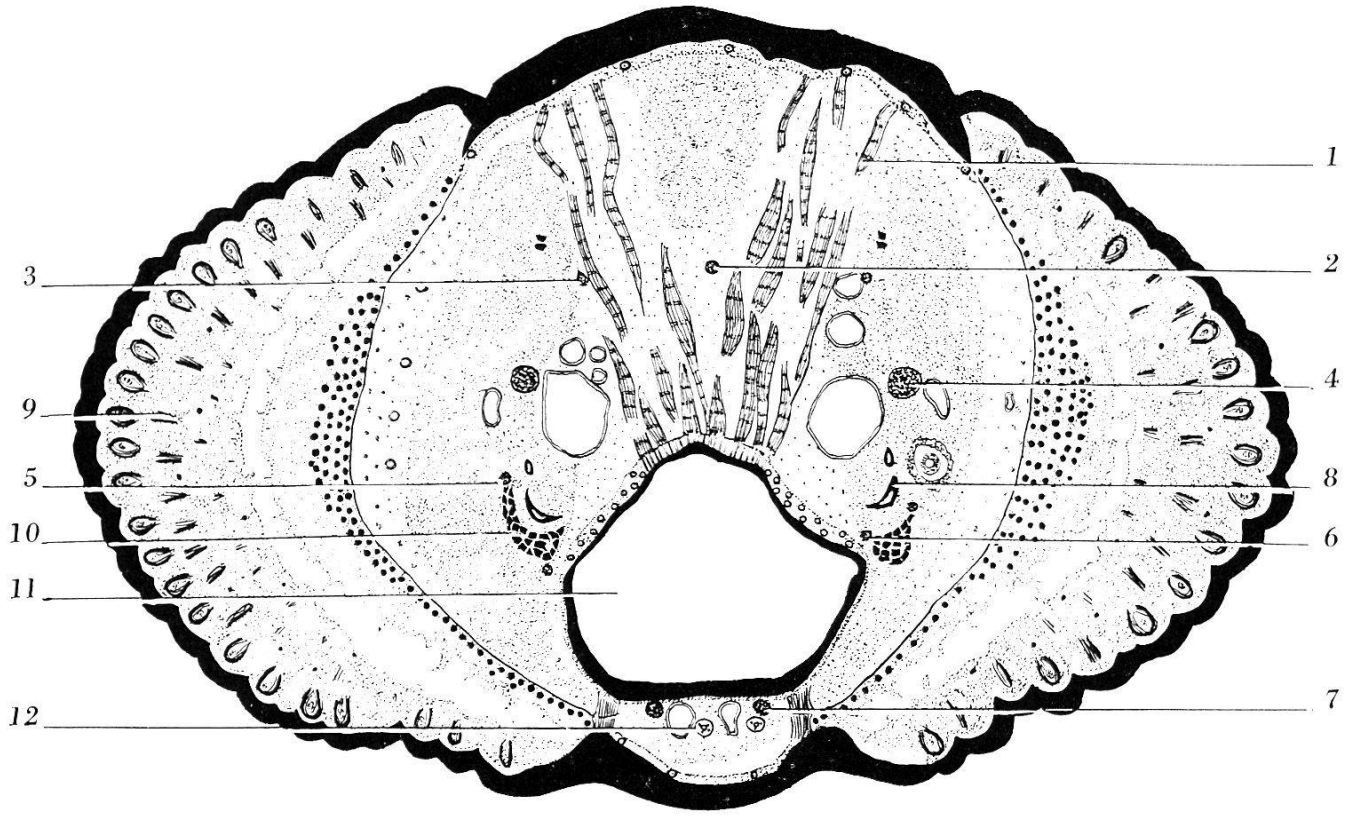


Abb. 16. Querschnitt des Kopfes in der Augenregion. 70mal vergr., mit dem Zeiß'schen Zeichenapparat gezeichnet.

1 V-förmig angeordnete Pharynxmuskulatur.
2 Frontalnerv.
3 Labralnerv.
4 Antennennerv.
5 Maxillennerv.
6 Mandibelnerv.
7 Labialnerv.
8 Maxille.
9 Facettenauge.
10 Protraktor der Maxille.
11 Pharynx.
12 Speicheldrüsenausführgang.

pedunculata, der Zentralkörper und die Protocerebralbrücke setzen sich im Gegensatz zur Pars intercerebralis nicht aus Ganglienzellen, sondern aus dem Neuripilem zusammen, das sich durch Faserzüge auszeichnet, die in bestimmten, verschiedenen Richtungen verlaufen.

Aus dem Deuterocerebrum entspringen die Antennennerven, die einen stärkeren Durchmesser aufweisen als alle andern Nerven. Sie ziehen lateral der Pharynxmuskulatur dicht der Kopfkapsel entlang in die Antennenbasis (vgl. Abb. 8a, 21 u. 8b, 21). Sie erscheinen äußerlich als einheitliche Stränge, gliedern sich aber innerlich, wie das histologische Bild zeigt, in 2 Faserbündel. Im Gehirn haben diese Bündel getrennten Ursprung, verschmelzen dann aber und trennen sich erst wieder in der Antennenbasis. Das dorsale sensible Bündel tritt in den Lobus olfactorius (sensibler Teil des Deuterocerebrums) und das motorische Bündel in den caudal gelegenen motorischen Teil des Deuterocerebrums. Die

motorischen Faserbündel sind dicker als die sensiblen (Abb. 14, 3 u. 4). Dorsal vom Lobus olfactorius liegt eine Gruppe von Zellen, die Fasern in das Innere des Lobus olfactorius senden (vgl. Abb. 10, 3). Der Lobus olfactorius ist weitaus stärker ausgebildet als der motorische Teil, was auf eine starke Differenzierung des Geruchsinnes schließen läßt. Er baut sich aus vielen Riechglomeruli (dichtes Geflecht von Nervenfasern) auf (vgl. Abb. 11, 1 u. 2). Der motorische und der sensible Teil werden durch ein Faserbündel verbunden.

Das Tritocerebrum ist dem motorischen Teil des Deutocerebrums ventral angelagert (vgl. Abb. 11, 4). In ventro-caudaler Richtung schließt es sich dem Unterschlundganglion an (vgl. Abb. 13, 4 u. 15, 7). Die Tritocerebralkommissur verläuft ventral vom Oesophag (vgl. Abb. 11, 4 u. 15, 7). Das Tritocerebrum ist sehr schwach entwickelt; es tritt äußerlich kaum in Erscheinung, und man erkennt es nur an den von ihm abgehenden Nerven (vgl. 15, 7). Aus dem Tritocerebrum entspringt der paarige Doppelnerv Frontolabralis, der sich dann in der Höhe des Frontalganglions teilt (vgl. Abb. 15, 3 u. Abb. 9 b, 6) und die paarigen Labralnerven (vgl. Abb. 15, 2 u. Abb. 9 a, 3) sowie den unpaaren Frontalnerven (vgl. Abb. 15, 1 u. Abb. 9 a, 4) aus sich hervorgehen läßt. Die Doppelnatur des Frontolabralnerven kann man auf Querschnitten recht deutlich erkennen, die ventrale Hälfte des Nerven ist von kräftigen, die dorsale Hälfte dagegen nur aus sehr feinen Nervenfasern zusammengesetzt. Der Frontalnerv und die Labralnerven ziehen in die Kopfspitze (vgl. Abb. 8 a, 22 u. 23), während ein zweiter unpaarer Nerv vom Ganglion frontale aus in caudaler Richtung nach hinten zieht (vgl. Abb. 9 a, 8 u. 9 b, 8). Die Labralnerven verlaufen etwas oberhalb und medianwärts der Antennennerven (vgl. Abb. 16, 3 u. 8 a, 23) beidseitig der Pharynxmuskulatur und enden in der Kopfspitze etwas weiter hinten als der Nervus frontalis (vgl. Abb. 8 a, 22 u. 23). Der sehr feine unpaare Frontalnerv zieht median durch die V-förmig angeordnete Pharynxmuskulatur und verästelt sich in diesen Muskelpaketen kurz vor der Speichelpumpe (vgl. Abb. 8 a, 22).

Das *Unterschlundganglion* erscheint äußerlich einheitlich (vgl. Abb. 9 a, US); nur die abgehenden Nerven deuten auf die Verschmelzung der ursprünglich getrennten Labial-Maxillar- und Mandibularganglien hin (vgl. Abb. 9 b, 10, 11 u. 12). Die Labialnerven sind etwas dicker als die Maxillen- und Mandibelnerven. Sie verlaufen in der Höhe des Oberschlundganglions medianwärts und ziehen dann zu beiden Seiten der parallel liegenden Speicheldrüsenausfuhrgänge, unterhalb des chitinösen Pharynxbodens, in den Rüssel (vgl. Abb. 8 b, 2).

Die paarigen Maxillennerven entspringen jeweils als einheitlicher Stamm, der sich aber bald gabelt; der eine Ast zieht in die Protraktoren der Maxillen (vgl. Abb. 8b, 17), der andere innerviert den Retraktor der Maxillen (vgl. Abb. 8b, 16), wobei der Protraktornerv länger ist als der Retraktornerv (vgl. Abb. 9b, 12 und Abb. 8b, 16 u. 17).

Die Mandibelnerven entspringen ebenfalls gemeinsam beidseitig am Unterschlundganglion und ziehen lateral der chitinösen Pharynxwand nach vorne in die Augenregion. Dort beschreiben sie einen schleifenförmigen Bogen (vgl. Abb. 8b, 10, 11 u. 12) und teilen sich in einen Ast, der die Protraktoren, und in einen, der die Retraktoren der Mandibeln innerviert.

Einen guten Überblick über die Lagebeziehung der genannten Nerven im Kopf gibt Abb. 16, die einen Querschnitt durch die Augenregion darstellt.

Proto-, Deutero-, Tritocerebrum und Unterschlundganglion stehen miteinander durch Faserzüge in Verbindung (vgl. Abb. 12). Eine genaue Analyse des Faserverlaufes wurde aber in dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Im folgenden sei nur auf einige Verbindungen hingewiesen, die sich besonders hervorheben und für die Analyse des Stechaktes von Bedeutung sind.

Von den optischen Ganglien ziehen mehrere Fasersträge ins Protocerebrum. Besonders deutlich sind die Verbindungen der Protocerebralloben. Die beiden Hauptlappen werden durch Faserzüge verbunden, die ventral vom Zentralkörper verlaufen (vgl. Abb. 11, 8 u. Abb. 12, 8). Über dem Zentralkörper liegt die sog. Intercerebralkommissur (vgl. Abb. 12, 13). Die beiden Nebenlappen zeigen eine Verbindung, die zwischen den Pilzwurzeln und dem Oesophag verläuft (vgl. Abb. 11, 10 und Abb. 12, 10). Der Zentralkörper wird von einem dichten Geflecht von Faserzügen umwoben, die von allen Gehirnteilen kommen.

Besonders zu erwähnen sei auch die Kommissur, die die beiden Hälften des Deuterocerebrums miteinander verbindet. Auch der sensorische Teil und der motorische Teil des Deuterocerebrums stehen miteinander durch Faserzüge in Verbindung. Vom Lobus olfactorius (sensorischer Teil des Deuterocerebrums) ziehen auch Faserzüge ins Unterschlundganglion. Der Tractus olfactorius stellt die Verbindung des sensiblen Teils des Deuterocerebrums mit dem Protocerebrum her, indem er in die Pilzglomeruli eintritt (vgl. Abb. 13, 14).

Die Kommissur des Tritocerebrums verläuft, wie schon oben erwähnt, ventral vom Oesophag. Ein Faserzug zieht vom Tritocerebrum in den sensorischen Teil des Deuterocerebrums (vgl. Abb. 12, 19). Sehr deutlich sind auch die verbindenden Faserzüge

zwischen Tritocerebrum und Unterschlundganglion zu erkennen. Der Tractus chiasmaticus (vgl. Abb. 11, 9) stellt die Verbindung der Pars intercerebralis (Protocerebrum) mit dem Tritocerebrum her.

Die obige Darstellung der Zentralorgane des Kopfes, speziell mit ihren Faserverbindungen und abgehenden Nerven, wird zum Verständnis der nun folgenden experimentellen Ergebnisse dienen. Wir möchten hier schon auf die auf Seite 83 beschriebene Reizleitung des Stech- und Saugaktes hinweisen.

4. Analyse des Stech- und Saugaktes.

a) Analyse durch pharmazeutische Präparate.

Es ist schon verschiedentlich versucht worden, bei Insekten die Funktion des Nervensystems auf Grund seiner Reaktionen auf bestimmte Pharmaka zu beurteilen. So hat FRIEDRICH 1933 versucht, das Beuger-Strecker-System im Femur von *Dixippus morosus* mit Phenol, Strychnin und Nikotin zu beeinflussen. Die beste Wirkung erzielte er mit Phenol, die geringste mit Nikotin. ROEDER hat 1939 bei *Mantis religiosa* und *Periplaneta americana* die Einwirkung von Strychnin, Pilocarpin und Acetylcholin auf das Zentralnervensystem studiert. Auch wir haben in einigen Experimenten zu dieser Methode gegriffen und versucht, die Reflexkette des Stech- und Saugaktes durch die spezifischen Ganglienzellgifte Nikotin, Strychnin und Phenol sowie mit Pilocarpin und Acetylcholin zu beeinflussen. Die Lösungen, die kurz vor Gebrauch mit der entsprechenden Menge physiologischer Kochsalzlösung verdünnt wurden (vgl. Tab. 2), sind in die Thoraxmuskulatur gespritzt worden. Thoraxmuskulatur wurde als Injektionsstelle gewählt, da man leicht den ihr dorsal aufliegenden, losen chitinösen Thoraxteil aufheben konnte und so das Chitin der Wanze nicht zu durchstechen brauchte.

Zur Bestätigung, daß die eintretenden Reaktionen wirklich auf Giftwirkung beruhten, wurden jeweils zuvor 0,01 ccm bis 0,02 ccm Insektenringer injiziert, worauf sich nie ein abnormes Verhalten zeigte. Durch die erwähnten Versuche FRIEDRICHS 1933 ist bekanntgeworden, daß die verwendeten Gifte nur zentral, nicht aber auf Leitungsbahnen und Muskelendplatten wirken.

Nikotin: 21 Wanzen wurden mit 0,01 bis 0,02 ccm einer 1 : 3000 verdünnten Nikotinlösung gespritzt, was bei allen innert etwa 1—14 Minuten sukzessive Lähmungserscheinungen zur Folge hatte. Zuerst wurden die Beine gelähmt, dann die Antennen und später das

TABELLE 2.

Verdünnung der Pharmaka.

Pharmakon	Verdünnung	inj. Menge in ccm	Wirkung
Nikotin	1:1000	0,05	letal
		0,025	
		0,02	
	1:2000	0,05	letal
		0,025	
		0,02	
	1:3000	0,01	gut
		0,02	
Strychnin	1:1000	0,01	gut
		0,02	
Pilocarpin	1:1000	0,01	gut
		0,02	

erste, das zweite und schließlich auch das dritte Labialglied. Der Speichelapparat blieb stets länger aktiv, setzte dann aber aus, bevor die Stechborsten erlahmten. Bei diesen wurden die Retraktoren vor den Protraktoren betroffen, d. h. die Mandibeln und Maxillen konnten noch aus dem Labium hervorgestoßen, aber nicht mehr zurückgezogen werden. Es ergibt sich somit, daß die Zentren der Beinbewegung, der Antennenwitterung, des Labial- und des Speichelapparates sowie der Maxillen- und Mandibelmuskelinnervation von der Nikotinwirkung nicht simultan betroffen werden, somit in verschiedenen Ganglien oder Ganglienstellen lokalisiert sein müssen. Es bestätigt aber auch den bereits erwähnten Befund (s. S. 51), daß die Borsten- und Speicheltätigkeit nicht direkt vom Rüsselausschwenken abhängig, d. h. damit gekoppelt ist. Denn obwohl das Labium schon lahmgelegt war, konnte man immer noch eine rege Funktion des Speichelapparates und der Borsten verzeichnen. Die Maxillen wurden immer sehr weit aus der Borstenscheide gestreckt und suchten schlängelnd hin und her. Diese Resultate stehen im Gegensatz zu FRIEDRICH 1933, der mit Nikotin keine Beeinflussung der Femur-Muskulatur von *Dixippus morosus* erhalten hat.

Strychnin: Durch die Injektion einer 1 : 1000 verdünnten Strychninlösung in die Thoraxmuskulatur von 20 Wanzen entstanden ähnliche, wenn auch weniger vollständige Effekte wie mit Nikotin. Der Rüssel wurde mehrmals hintereinander ausgeschwenkt und dann wieder schnell untergeklappt. Die Antennen wurden zuerst gelähmt, dann das erste und zweite Labialglied, während sich das dritte Labialglied (Rüsselendglied) noch lange

suchend hin- und herbewegte. Zuletzt zeigten die Beine Lähmungserscheinungen. Die Borstentätigkeit und Speichelabgabe konnte beim Strychninversuch nicht beobachtet werden, da die Mandibeln und Maxillen selten aus dem Labium hervorgestoßen wurden, sondern sich fast ausschließlich nur in der Borstenscheide hin- und herbewegten. Der Strychninversuch weist wieder auf die verschiedenen Zentren für Antennen, Labium und Beine hin.

Pilocarpin: Pilocarpin wurde wiederum 1 : 1000 verdünnt. Von den 21 injizierten Wanzen schwenkten nur 11 Tiere den Rüssel aus und dann nur sehr kurz. Die übrigen 10 Tiere ließen den Rüssel auf der Kopfunterseite untergeklappt. Auch in dieser Lage wurden aber die Maxillen sehr weit aus dem Labium hervorgestoßen. Die Speichelabgabe war besonders stark. Pilocarpin wird ja für die Reizung der Enden sekretorischer Nervenfasern verantwortlich gemacht (Compendium Roche 1948). Mit Pilocarpin wurden keine eigentlichen Lähmungserscheinungen hervorgerufen. Es ist ja auch kein spezifisches Ganglienzellgift. Die Mandibeln wurden nur sehr wenig aus der Borstenscheide hervorgestreckt. Die Wirkung des Pilocarpins führt zu einer Trennung von Stech- und Saugakt und zeigt jedenfalls, daß der letztere auch bei untergeschlagenem Rüssel ablaufen kann (vgl. S. 46). Pilocarpin beeinflußte bei *Rhodnius prolixus,* wie ROEDER 1939 es für *Mantis religiosa und Periplaneta americana* beschrieben hat, besonders die Bewegung der Mundteile.

Mit Phenol und Acetylcholin ließ sich der Stech- und Saugakt von *Rhodnius prolixus* nicht beeinflussen. Diese Stoffe verursachten eine allgemeine Schwächung des Reflexvorganges.

b) Analyse des Stech- und Saugaktes durch Ausschaltung der Innervierung.

Wie bereits erwähnt (s. S. 43), setzt sich der Stech- und Saugakt aus folgenden Teilreaktionen zusammen:

1. Orientierung zum Wirt.
2. Wittern mit den Antennen.
3. Rüsselausschwenken.
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut.
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen.
6. Duckreaktion.
7. Einstich.
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen.
9. Speichelabgabe.
10. Saugen.

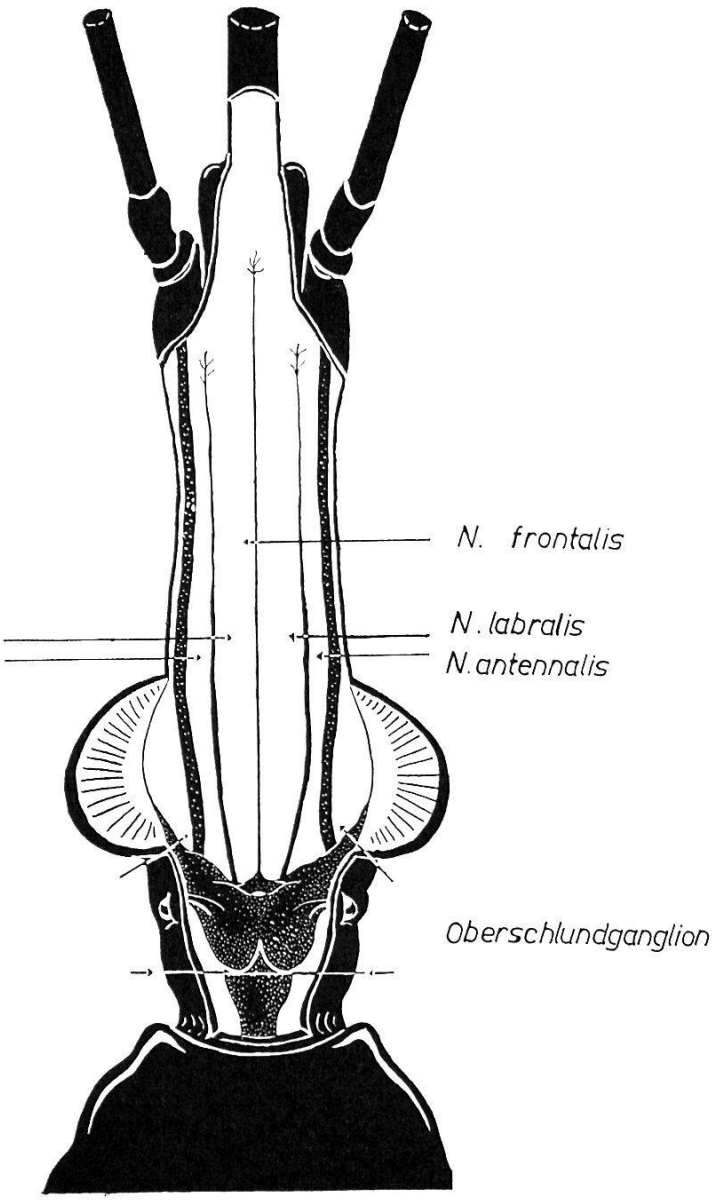


Abb. 17a. Schema der Nervenresektionen (dorsal).

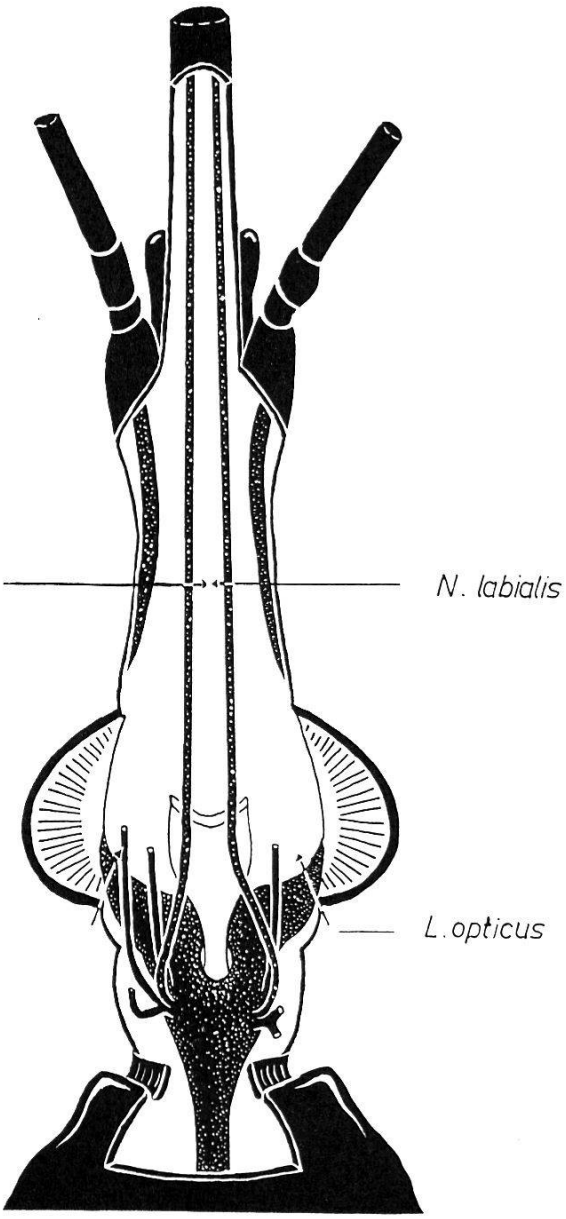


Abb. 17b. Schema der Nervenresektionen (ventral).

Wir haben nun versucht, diese Reaktionskette durch Ausschaltung verschiedener Innervierungen zu überprüfen.

I. Einseitige Durchtrennung des Antennennerven.

Die Orientierung der Reduviiden zum Wirt, d. h. zur Nahrungsquelle hin, wird durch bestimmte Reize wie CO_2, Wärme etc. gelenkt. Die Antennen sind die Perzeptoren dieser Reize (s. S. 47). Bei diesem sog. «Wittern» sind sie meist nach vorne gerichtet. Wir haben nun versucht, diese Funktion der Antennen durch Durchtrennung ihrer Nerven zu unterbinden. Die allgemeine Operationstechnik wurde auf Seite 41 schon ausführlich beschrieben; hier sei nur nochmals auf einige Details hingewiesen. Um die Antennen-

nerven einseitig, wie beidseitig, zu durchtrennen, schnallten wir die narkotisierten Wanzen auf den in Abb. 5 dargestellten Operationstisch. Mit einem fein geschliffenen Skalpell schnitt man lateral aus der Kopfkapsel kurz vor den Facettenaugen (vgl. Abb. 17 a), etwas gegen das Kopfdach zu, ein Chitinfenster heraus und versuchte, die Antennennerven zu durchtrennen. Amputiert man nun einseitig die Antennennerven, so wittert die betreffende Antenne nicht mehr, sondern sie wird vorzugsweise zurückgelegt oder bewegt sich immer wieder nach hinten (vgl. Abb. 19). Es handelt sich dabei aber nicht um eine Lähmung; eine solche tritt z. B. auf, wenn man die Antennensehne durchschneidet, dann ist meistens das erste und zweite Flagellarsegment vom Pedicellus an abgebogen und die Antenne wird nachgeschleppt oder hängt inert herunter. Die neurosektionierte hat dagegen ihre Witterungsfunktion eingebüßt. Die allgemeine Orientierung des einseitig amputierten Tieres zum Wirt hin ist deutlich verlangsamt, d. h. es verstreicht eine geraume Zeit, bis die Nahrungsquelle überhaupt gefunden wird, und dann bleiben die Wanzen oft längere Zeit an Ort und Stelle stehen, bis sie schließlich den Rüssel ausschwenken, einstechen und saugen. Manchmal wird der Rüssel in die Luft gestreckt, als ob es für die Wanze schwierig wäre, die Rüsselspitze richtig auf die Nahrungsquelle aufzusetzen. Meist kommt es dann aber gleich darauf zu einem Einstich. Sehr oft versuchen die so operierten Wanzen auch zu fliegen.

Antennennerv einseitig durchgetrennt.

Von 35 operierten Wanzen zeigten:

1. Verlangsamte Orientierung zum Wirt	35	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen (operierte Antenne wird nach hinten gelegt):	35	»
3. Normales Rüsselausschwenken	21	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	21	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	18	»
6. Duckreaktion	35	»
7. Einstich	17	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	35	»
9. Speichelabgabe	30	»
10. Saugen	8	»

II. Beidseitige Durchtrennung der Antennennerven.

Um die Antennennerven beidseitig zu durchtrennen, wurde zuerst vorgegangen wie bei der einseitigen Antennennerv-Durchtrennung (vgl. S. 65). Man schnitt vor den Facettenaugen, etwas gegen das Kopfdach zu, ein Chitinfenster heraus (vgl. Abb. 8b, 21 und Abb. 17a u. Abb. 18), suchte dann den Antennennerven zu durchtrennen, legte das Chitinfenster wieder auf und wartete einen Tag mit dem zweiten Eingriff, um zu großen Haemolympheverlust zu vermeiden. Am dritten Tag wurde dann an der entsprechenden Stelle der gegenüberliegenden Seite die gleiche Operation wiederholt. Auch so noch war dieser doppelte Eingriff für das Tier so schwerwiegend, daß 50% starben oder den Eingriff selten länger als 4 Tage überlebten. Die beidseitig antennenamputierten Tiere konnten sich nicht mehr zum Wirt hin orientieren und zeigten auch sonst ein abnormes Verhalten: Oft blieben sie an einem Fleck stehen, dann eilten sie plötzlich ohne ersichtlichen Grund weg, um dann bald wieder scheinbar indifferent zu verharren. Der Muskeltonus der Antennen war nicht erschlafft. Diese konnten sich deshalb bewegen, aber nur unkoordiniert; sie «witterten» nicht nach vorne, sondern legten bald die eine, bald die andere, bald beide nach hinten (vgl. Abb. 20). Manchmal wurden sie auch senkrecht nach oben gestellt. Durch Vibrationsreize von außen ließen sich die Tiere nicht beeinflussen. WIGGLESWORTH u. GILLETT 1934, HERTER 1953, WIESINGER 1956 haben bei beidseitig antennenamputierten Wanzen feststellen können, daß durch Vibrationsreize oder durch einen visuellen Stimulus manchmal ein Rüsselausschwenken provoziert werden konnte. Bei einem meiner operierten Tiere konnte ich beobachten, wie der Rüssel ganz langsam ausgeschwenkt wurde, jedoch ohne daß ein Vibrationsreiz gegeben worden war. Es scheint, daß hier ein visueller Reiz auslösend wirkte, oder vielleicht genügten schon die pulsierenden Gefäße in der Wirtshaut. Art und Geschwindigkeit der Fortbewegung sowie das Spiel der Stechborsten und die Speichelabgabe wurden bei den Operierten nicht beeinträchtigt. Die verhältnismäßig geringe Zahl der operierten Tiere, die eine Borstenbewegung und Speichelabgabe zeigten, ist in unserem Fall auf eine allgemeine Schwächung der operierten Tiere zurückzuführen und nicht als eine generelle, durch Antennennervresektion verursachte Ausfallserscheinung zu betrachten. Der Effekt der Doppelresektion scheint sich also rein auf eine Aufhebung des Orientierungsvermögens zu beschränken. Im allgemeinen stimmen die Ergebnisse der einseitigen und beidseitigen Nervendurchtrennungen mit den Befunden der Antennenamputationen von WIGGLESWORTH u. GILLETT 1934, WIESINGER 1956 und den eigenen überein (vgl. S. 46).

Antennennerven beidseitig durchtrennt.

Von 12 operierten Wanzen zeigten:

1. Orientierung zum Wirt	0	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen (beide Antennen nach hinten gelegt)	0	»
3. Normales Rüsselausschwenken	0	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	0	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	0	»
6. Duckreaktion	0	»
7. Einstich	0	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	6	»
9. Speichelabgabe	5	»
10. Saugen	0	»

III. Einseitige Durchtrennung des Labialnerven.

Hierzu schnitt man aus der Ventralseite des Kopfes ein kleines Chitinfenster heraus (vgl. Abb. 17 b). Dadurch wurde Einblick in die Kopfkapsel, speziell auf die median nach der Kopfspitze ziehenden Speicheldrüsenausführgänge, gewonnen, die beidseitig von den dünnen Labialnerven begleitet werden (vgl. Abb. 8 b, 2 u. 6). 41 Tieren wurde entweder der rechte oder der linke Labialnerv durchtrennt, mit folgendem Versuchsergebnis:

1. Orientierung zum Wirt	41	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	41	»
3. Normales Rüsselausschwenken	33	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	16	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	16	»
6. Spezielle Duckreaktion	6	»
7. Einstich	8	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	40	»
9. Speichelabgabe (reduziert)	28	»
10. Saugen	4	»

Die Erscheinung der Duckreaktion, die auch den Normalfall (vgl. S. 43) auszeichnet, kommt in dieser Operationsserie zum erstenmal in übertriebener Weise (= spezielle Duckreaktion) zum Ausdruck. Ist die Wanze durch diese Operation nicht fähig, den Rüssel auszuschwenken, so nimmt sie zwar dem Wirt gegen-

über die normale Angriffsstellung ein (vgl. S. 43), geht dann aber immer wieder mit der Kopfspitze der Nahrungsquelle zu und versucht so, den Rüssel auf der Unterlage auszuziehen (vgl. Abb. 22). Jedoch etwa nach 1—2 Tagen konnten diese 6 Tiere den Rüssel, im Unterschied zu den beidseitig labialnervresezierten Tieren, wieder normal ausschwenken. Beim Absuchen der Wirtshaut nach einer geeigneten Einstichstelle wird der Rüssel jeweils nach der intakten Seite gebogen. Wird z. B. der linke Labialnerv durchtrennt, so wird der Rüssel auf die rechte Seite gebogen, und wird der rechte Labialnerv durchtrennt, so ist die Reaktion umgekehrt (vgl. Abb. 21). Der nichtdurchtrennte Nerv sorgt also allein schon für eine ausreichende Innervierung der Rüsselprotraktoren, so daß der Rüssel noch normal, d. h. sofort und nicht verzögert, ausgeschwenkt wird. Bei den einseitig antennennervresezierten Tieren dagegen geht es sehr lange, bis der Rüssel ausgeschwenkt wird. Diese Tatsache versuchen wir so zu erklären, daß bei den einseitig antennennervdurchtrennten Tieren nur noch von der intakten Antenne ein Reiz perzipiert werden kann und somit die Fähigkeit zur Reizaufnahme weitgehend geschmälert ist. Bei den einseitig labialnervdurchtrennten Tieren dagegen sind die Antennen zu einer normalen und vollständigen Reizperzeption befähigt, d. h. die Reize müssen bei den letzteren nicht erst noch gespeichert werden, bis sie einen gewissen Schwellenwert erreichen, sondern sie können gleich an den Effektor (Rüssel) weitergeleitet werden und rufen so ein normales Rüsselausschwenken hervor. Die Abknickung nach der intakten Seite erfolgt, weil die beidseitig an der Kopfkapsel inserierenden Rüsselprotraktoren nur noch auf einer Seite innerviert werden und die labialnervdurchtrennte Seite somit lahmgelgt ist.

Die verhältnismäßig geringe Zahl der Einstiche läßt sich erklären, wenn man betrachtet, daß das Labium außer der mechanischen Reizperzeption (vgl. S. 49) den Mandibeln und Maxillen ja weitgehend als Stütz- und Führungsrinne für das Eindringen in das Wirtsgewebe dient. Durch die Abknickung des Rüssels wird diese Funktion aber weitgehend gestört, und die Borsten können so nur seitlich und oberflächlich in das Wirtsgewebe eindringen. Die anderen, nicht besonders erklärten Zahlendifferenzen sind als normal zu betrachten, da auch bei einer gewissen Anzahl von Normaltieren nie alle zu einer bestimmten Zeit die normale Reaktionskette von der Witterung bis zum Saugakt zeigen. Diese Tatsache gilt auch für alle andern ausgeführten Operationen.

Die Tätigkeit der Mandibeln und Maxillen wurde durch diese Operation nicht beeinflußt. Letztere wurden oft sehr weit aus dem Labium gestreckt und suchten schlängelnd hin und her.

Die Speichelabgabe war immer schwächer als bei Normaltieren, d. h. während einer bestimmten Zeit wurde von Normaltieren eine größere Tropfenzahl abgegeben als von den operierten. Es war nun nach dem letzten Ergebnis noch zu prüfen, ob vielleicht durch die Durchtrennung des rechten oder linken Labialnerven die Funktion der betreffenden Speicheldrüse beeinträchtigt wurde. Die Wanzen wurden zu dieser Untersuchung nach erfolgter Speichelabgabe getötet, der Thorax lateral aufgetrennt, die Thoraxmuskulatur abgehoben, und dann sah man zu beiden Seiten des Vorderdarms die roten Speicheldrüsen liegen. Diese wurden dann mit einem Meßokular nach ihrer Länge und Breite abgemessen und nach ihrer Farbintensität beurteilt und die so erhaltenen Werte miteinander verglichen. Bei 27 so untersuchten Tieren konnte aber kein Funktionsunterschied beobachtet werden. Wir kommen im folgenden Abschnitt wieder auf diesen Punkt zurück.

IV. Beidseitige Durchtrennung der Labialnerven.

Bei diesen Operationen wurde technisch vorgegangen wie bei den einseitig labialnervdurchtrennten Tieren (vgl. Abb. 17 b). Die 19 beidseitig labialnervdurchtrennten Tiere zeigten folgendes Ergebnis :

1. Orientierung zum Wirt	19	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	19	»
3. Normales Rüsselausschwenken	0	»
4. Rüsselausziehen auf Unterlage	14	»
5. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	3	»
6. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	2	»
7. Spezielle Duckreaktion	15	»
8. Einstich	0	»
9. Spiel der Mandibeln und Maxillen	19	»
10. Speichelabgabe	0	»
11. Saugen	0	»

Schon bei den einseitig labialnervdurchtrennten Tieren wurde auf die hier besonders ausgeprägte Duckreaktion hingewiesen, die als Ersatzmechanismus für das normale Rüsselausschwenken anzusehen ist. Bei der Angriffsstellung dem Wirt gegenüber stellt sich das Tier mit den Hinterbeinen auf, schiebt die Vorderbeine etwas nach vorne, so daß der Thorax auf die Gaze zu liegen kommt. Nun wird der Kopf etwas nach oben abgewinkelt, und die

Wanze versucht (vgl. Abb. 22), durch Vor- und Rückwärtsbewegen des Körpers den untergeschlagenen Rüssel passiv hervorzuziehen. Sehr oft wurde auch eine Abart dieser Duckreaktion beobachtet. Der Kopf wird dabei nach unten gesenkt, so daß die Kopfspitze mit der Antennenbasis der Gaze aufzuliegen kommt. Die Wanze kann in dieser Stellung einige Sekunden verharren. Dann plötzlich wird der Körper mit den Vorderbeinen zurückgeschoben, und die Wanze versucht so, den untergeschlagenen Rüssel von der Kopfunterseite hervorzuziehen. Wurde der Rüssel auf die oben geschilderte Weise ausgezogen, so suchten 3 Wanzen die Haut des Wirtstieres nach einer geeigneten Einstichstelle ab, und 2 Tiere blieben eine Zeitlang an dieser Stelle. Zu einem eigentlichen Einstich und zu einem Saugakt kam es nicht, da die Funktion des Labiums als Stütz- und Führungsrinne für die Borstenbündel unterbunden wurde und auch die Sinnesorgane an der Rüsselspitze durch diese Nervenresektion keinen Reiz mehr perzipieren konnten.

Ein aktives Rüsselausschwenken wurde nie beobachtet. Dies zeigt, daß die Protraktoren des Rüssels durch die Unterbindung der Innervierung eben lahmgelegt werden und so das Tier den Rüssel nicht mehr aktiv ausschwenken kann.

Das Spiel der Mandibeln und Maxillen wurde durch diese Nervenresektion nicht beeinflußt.

Nachdem bei den beidseitig labialnervdurchtrennten Tieren keine Speichelabgabe, bei den einseitig labialnervdurchtrennten eine reduzierte Speichelabgabe zu verzeichnen war, stellte sich nun die Frage, ob die Labialnerven eine Einwirkung auf die Speicheldrüsen oder auf die Speichelpumpe ausüben. Nach den Speicheldrüsensektionen (vgl. S. 70) bei den einseitig labialnervdurchtrennten Tieren ließ sich ja vermuten, daß der Labialnerv eher auf die Speichelpumpe einwirkt. Diese Vermutung mußte jedoch durch einige Experimente bestätigt werden. Wir schnitten die Labialnerven nun nicht wie im vorigen Experiment hinter, sondern vor der Speichelpumpe ab, indem wir einfach das Labium in der Mitte des zweiten Gliedes amputierten. Dadurch wurden die beiden Labialnerven durchtrennt, die Innervierung der Speichelpumpe wurde aber nicht unterbunden. Von 17 so untersuchten Tieren gaben 15 Speichel ab. Es ist dies ein indirekter Beweis, der aber doch den Schluß zuläßt, daß die Labialnerven mit der Speichelpumpe in Beziehung stehen müssen. 12 Wanzen zeigten auch ein aktives Rüsselausschwenken. Dies zeigt, daß die Innervierung der Protraktoren des Rüssels im Innern der Kopfkapsel liegt.

V. Durchtrennung des Frontalnerven.

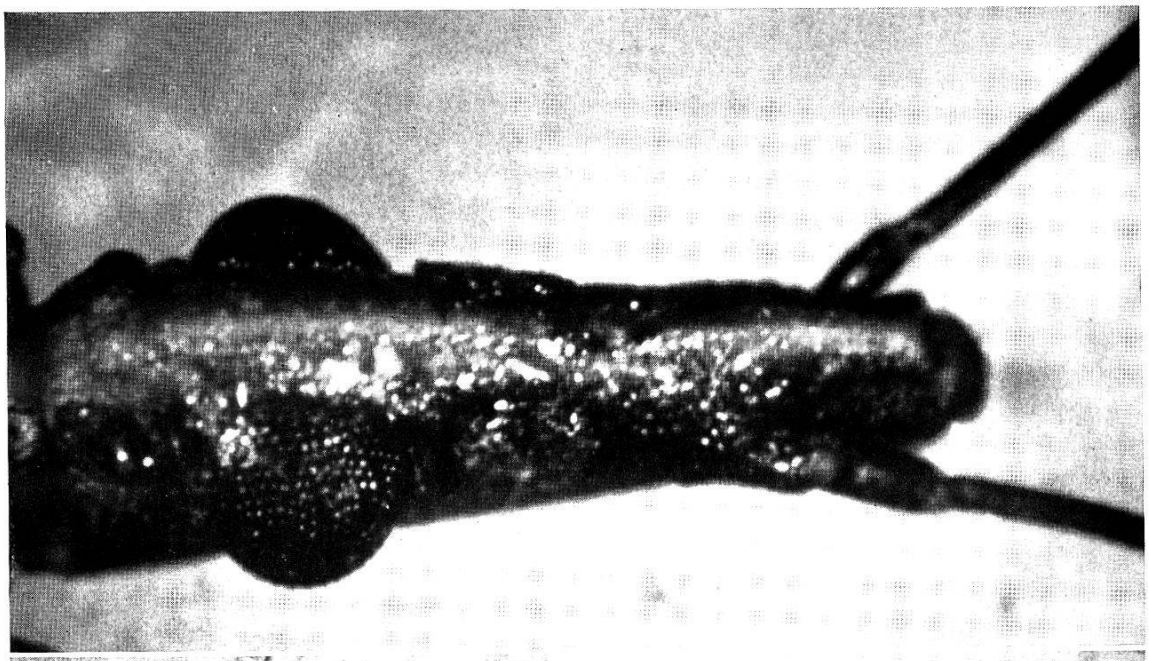
Bei diesen Operationen wurde dorsal aus der Kopfkapsel ein kleines Chitinfenster herausgeschnitten und der äußerst dünne unpaare Nerv aus der V-förmig angeordneten Pharynxmuskulatur herausgeangelt und durchtrennt (vgl. Abb. 16, 2 u. Abb. 17 a). Es war nun zuerst zu untersuchen, ob durch das Abheben des Chitindeckels die Pharynxmuskulatur nicht so sehr beschädigt wurde, daß die Wanze allein durch diese Verletzung unfähig gewesen wäre, zu saugen. So wurde einer Wanze ein Chitinfenster herausgeschnitten und abgehoben, ohne aber den Frontalnerv zu durchtrennen, und diese Wanze nahm schon nach 3 Tagen ihre Blutmahlzeit wieder auf, während die frontalnervdurchtrennten Tiere auch nach 3, 4, 5 bis 11 Tagen keine Nahrung mehr aufnahmen. Von den 10 frontalnervresezierten Wanzen zeigten alle ein normales Rüsselausschwenken, stachen ein, aber saugen konnten sie nicht mehr. Die Speichelabgabe und das Spiel der Maxillen und Mandibeln wurde durch diese Operation nicht unterbunden. Der Frontalnerv scheint nach diesem Versuchsergebnis die Pharynxmuskulatur und vermutlich auch das pharyngeale Sinnesorgan zu beeinflussen. Letzteres wurde zwar experimentell noch nicht bestätigt.

Von 10 operierten Wanzen zeigten:

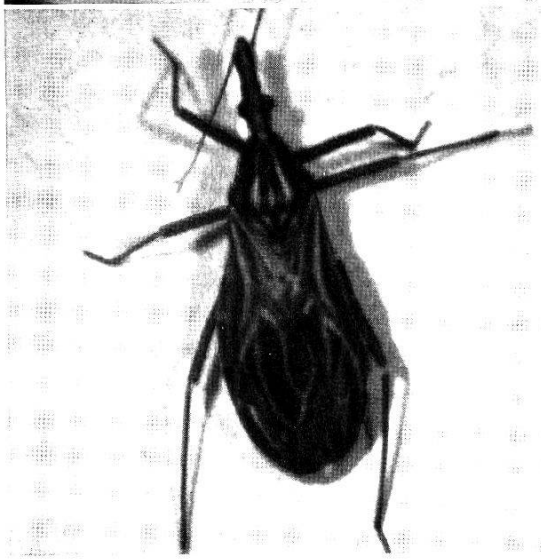
1. Orientierung zum Wirt	10	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	10	»
3. Normales Rüsselausschwenken	10	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	10	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	10	»
6. Duckreaktion	10	»
7. Einstich	10	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	10	»
9. Speichelabgabe	10	»
10. Saugen	0	»

VI. Einseitige Durchtrennung des Labralnerven.

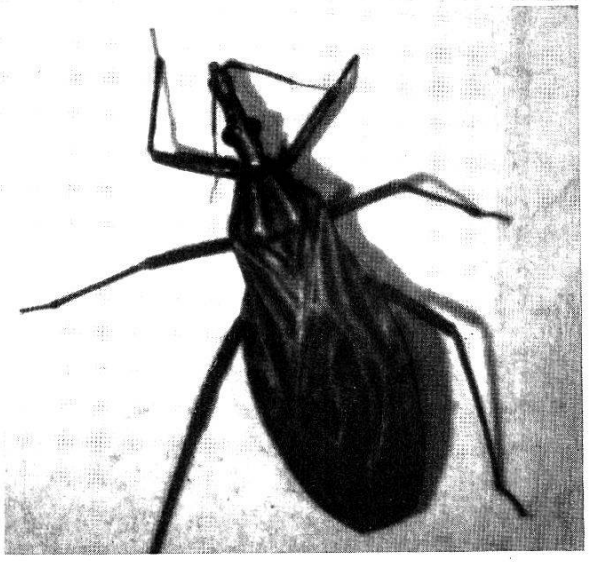
Die Kopfkapsel wurde für diese Operation lateral geöffnet. Es war darauf zu achten, daß das Chitinfenster kurz vor den Facettenaugen, und zwar gegen das Kopfdach zu, herausgeschnitten wurde (vgl. Abb. 17 a), so sah man dann bei günstiger Haemolymphedurchspülung den sehr dünnen Labralnerven lateral der Pharynxmuskulatur an einer großen Trachee liegen (vgl. Abb. 16, 3).



18



19



20

Abb. 18. Kopf von *Rhodnius prolixus* nach beidseitiger Durchtrennung der Antennennerven (man achte auf die beiden Operationsstellen vor den Facettenaugen).

Abb. 19. Reaktion nach einseitiger Durchtrennung des Antennennerven. Die betreffende Antenne wird zurückgelegt.

Abb. 20. Reaktion nach beidseitiger Durchtrennung der Antennennerven. Beide Antennen werden nach hinten gelegt.

Wurde dann den Wanzen der Labralnerv einseitig durchtrennt, so zeigten alle eine normale Reaktion. Nur die aufgenommene Blutmenge schien im Verhältnis zur Zeit etwas gering, d. h. Normaltiere saugten während derselben Zeitdauer etwas mehr Blut als die operierten. Letzteres ist aber eher als Operationsschock denn als ein Operationseffekt aufzufassen.

Von 19 operierten Wanzen zeigten:

1. Orientierung zum Wirt	19	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	19	»
3. Normales Rüsselausschwenken	19	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	19	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	19	»
6. Duckreaktion	19	»
7. Einstich	17	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	19	»
9. Speichelabgabe	19	»
10. Saugen	16	»

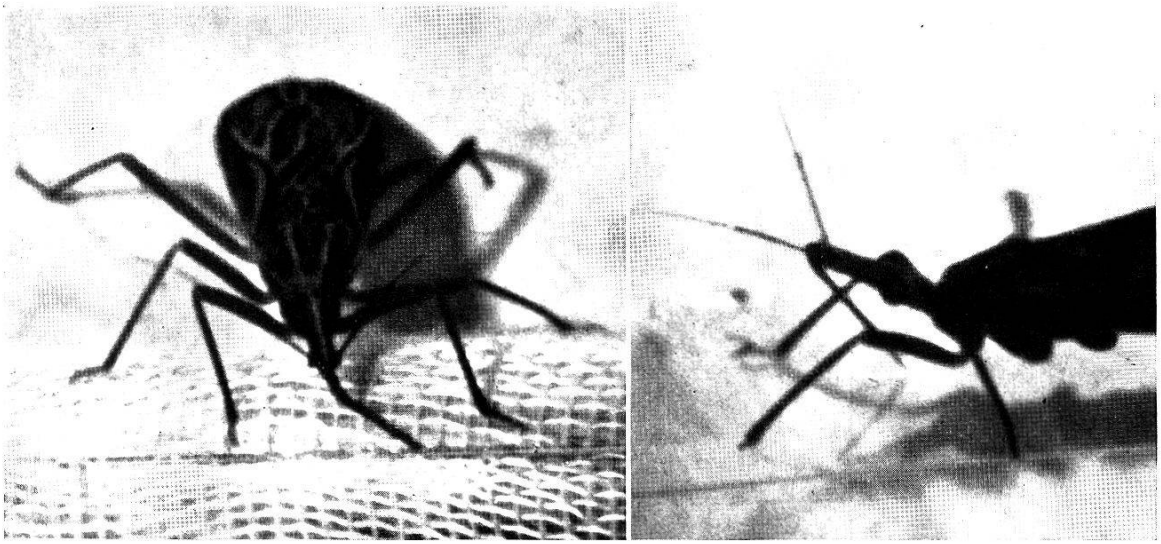
VII. Beidseitige Durchtrennung der Labralnerven.

Es war sehr schwierig, die Labralnerven beidseitig zu durchtrennen, da man die schmale Kopfkapsel an zwei eng begrenzten Stellen öffnen mußte. Nur selten gelang dieser Eingriff, und wenn, so starben die meisten Tiere unmittelbar nach dieser Operation durch einen zu großen Haemolympheverlust, obwohl man immer einige Tage zwischen dem ersten und zweiten Eingriff wartete. Diese Operation gelang nur bei 6 Wanzen, die alle eine normale Reaktion zeigten. Die aufgenommene Blutnahrung schien aber, wie bei den einseitig labralnervresezierten Tieren, im Verhältnis zur Zeit gering.

Die Labralnerven haben also nach diesen Versuchsergebnissen keinen Einfluß auf den Stech- und Saugakt. Sie scheinen funktionslos geworden zu sein, da ja bei den Hemipteren auch dem Labrum selbst keine funktionelle Bedeutung mehr zugemessen werden kann.

Von 6 operierten Wanzen zeigten:

1. Orientierung zum Wirt	6	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	6	»
3. Normales Rüsselausschwenken	6	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstellen auf der Wirtshaut	6	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	6	»
6. Duckreaktion	4	»
7. Einstich	4	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	6	»
9. Speichelabgabe	4	»
10. Saugen	6	»



21 22

Abb. 21. Reaktion nach einseitiger Durchtrennung des Labialnerven. Der Rüssel wird von der operierten rechten nach der intakten linken Seite abgebogen.

Abb. 22. Reaktion nach beidseitiger Durchtrennung der Labialnerven. Die Wanze kann den Rüssel nicht mehr ausschwenken und versucht, ihn passiv auf einer Unterlage auszuziehen.

VIII. Einseitige Durchtrennung des Lobus opticus.

Wie wir schon auf Seite 19 darauf hinwiesen, haben die Facettenaugen auf den Stech- und Saugakt keinen Einfluß. Um diese Annahme aber weiterhin noch zu bestätigen, haben wir die Lobi optici zerstört. Bei einseitiger Durchtrennung der Lobi optici sprachen die Wanzen sofort auf den Wirt an, haben eingestochen und gesogen.

Von 19 operierten Wanzen zeigten

1. Orientierung zum Wirt	16	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	16	»
3. Normales Rüsselausschwenken	16	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	16	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	16	»
6. Duckreaktion	16	»
7. Einstich	16	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	16	»
9. Speichelabgabe	16	»
10. Saugen	16	»

IX. Beidseitige Durchtrennung der Lobi optici:

Für diese Operation wie auch für die einseitige Durchtrennung des Lobus opticus wurden die Facettenaugen exstirpiert und dann

der Lobus opticus der entsprechenden Seite durchtrennt (vgl. Abb. 17 b). Der Gang wurde durch diesen Eingriff nicht beeinflußt. Es ist eigentlich verwunderlich, was für einen geringen Einfluß die Facettenaugen auf den Stech- und Saugakt haben, wenn man die stark ausgebildeten Lobi optici in Betracht zieht. Aber es ist folgendes zu beachten: Wir haben den Wanzen die Nahrung direkt geboten. Vielleicht spielen aber bei einer Fernattraktion der Wanze durch den Wirt und bei der ausgeprägten Nachtaktivität die Facettenaugen doch eine nicht zu unterschätzende Rolle. Auf eine mögliche stechaktauslösende Wirkung der Facettenaugen haben wir schon auf Seite 48 hingewiesen.

Von 12 operierten Wanzen zeigten:

1. Orientierung zum Wirt	12	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	12	»
3. Normales Rüsselausschwenken	12	»
4. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	12	»
5. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	12	»
6. Duckreaktion	12	»
7. Einstich	12	»
8. Spiel der Mandibeln und Maxillen	12	»
9. Speichelabgabe	12	»
10. Saugen	12	»

X. Exstirpation des Oberschlundganglions.

Exstirpierte man das Oberschlundganglion (vgl. Abb. 17 a), so zeigten die Tiere noch einen koordinierten Gang, aber meistens eine Tendenz zur Kreisbewegung. Da das Gehirn als Sammelstelle der Impulse, die von Augen und Antennen kommen, ausgeschaltet war, fehlte den Wanzen ein allgemeines Orientierungsvermögen. Sie blieben immer wieder stehen und rannten dann plötzlich ohne ersichtlichen Grund wieder weg. Von 20 Wanzen, denen das Oberschlundganglion exstirpiert wurde, schwenkten 8 Tiere den Rüssel aus. Dieses Rüsselausschwenken ist wiederum, wie bei den antennenamputierten und den antennennervdurchtrennten Tieren, als eine spontane Reaktion aufzufassen, die wahrscheinlich durch Vibrationsreize ausgelöst wird (vgl. S. 48). Bei einer Wanze konnte ich nämlich ein mehrmaliges Rüsselausschwenken provozieren, indem ich auf die lahmen Antennen klopfte. Nach einer geeigneten Einstichstelle wurde aber nie gesucht, und zu einem Einstich und einer Saugreaktion kam es natürlich auch nicht.

Es stellt sich nun die Frage, durch was die Wanze zur Kreis-

TABELLE 3.

Übersicht über die verschiedenen spezifischen Reaktionen nach Nervenresektion.

	Reaktion der											
	Normale Wanzen	operierten Wanzen										
		Resektion von										Exstirpation des Oberschlundganglions
		Nervus antennalis		Nervus labialis		Nervus front.	Nervus labralis		Lobus opticus			
		1	2	1	2		1	2	1	2		
Orientierung zum Wirt	Normal-attraktion	verzögert +++	○	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		○ Tendenz zur Kreis-bewegung
Wittern mit den Antennen	wittern nach vorne	operierte Antenne wittert nach hinten	beide Ant. wittern n. hinten	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		○
Rüsselaus-schwenken	normal +++	verzögert ++ (+)	○	+++	a. Unter-lage ○	+++	+++	+++	+++	+++		spontan ++
Tasten mit der Rüsselspitze n. geeigneter Unterlage	kurz	verzögert ++ (+)	○	++ (+)	(+)	+++	+++	+++	+++	+++		○
Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen		lang +++	○	++ (+)	(+)	+++	+++	+++	+++	+++		○
Duckreaktion	unmittelbar sehr kurz	++ (+)	○	speziell		+++	+++	++ (+)	+++	+++		○
Einstich	normal	++ (+)	○	Deviation nach intakt. Seite	○	+++	+++	++ (+)	+++	+++		○
Spiel der Mandibeln u. Maxillen	normal +++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++
Speichelabgabe	normal +++	+++	+++	reduz. +++	○	+++	+++	+++	+++	+++		+++
Saugen	↑alternierend↓ normal	++ (+)	○	+	○	○	++ (+)	++ (+)	+++	+++		○

1 = einseitig. 2 = beidseitig. +++ = mehr als 90%. ++ = zwischen 90% und 20%. + = weniger als 20%.

TABELLE 4.

Zusammenfassende Darstellung der Gehirnteile mit den abgehenden Nerven, deren Erfolgsorgane und mit den spezifischen Reaktionen nach Nervenresektion.

Gehirnteil	*Abgehende Nerven* (× = reseziert; siehe letzte Kolonne)	*Erfolgsorgane*	*Stechakt nach Durchtrennung der Nerven* einseitig	beidseitig
Oberschlundganglion: Protocerebrum	× Augennerven (paarig) Ocellennerven (paarig)	Facettenaugen Ocellen	Normale Reaktion wurde nicht durchtrennt	
Deutocerebrum	× Antennennerven (paarig)	Antennen	Rüsselausschwenken verzögert. Antenne wittert nach hinten	Kein Stechakt Beide Antennen wittern nach hinten
Tritocerebrum	× Frontalnerv (unpaar)	Pharynxmuskulatur und pharyngeales Sinnesorgan (?)	Kein Saugen mehr	—
	× Labralnerven (paarig)	?	Normale Reaktion	
Oberschlundganglion (ganz exstirpiert)	Augennerven Ocellennerven Antennennerven Labralnerven Frontalnerv	Augen Ocellen Antennen ? Pharynxmuskulatur und (?) pharyngeales Sinnesorgan	Tendenz zur Kreisbewegung. Rüssel kann spontan gestreckt werden. Borstentätigkeit und Speichelabgabe normal	
Unterschlundganglion:	× Labialnerven (paarig)	Rüssel	*Proximal der Speichelpumpe:* Rüsselausschwenken normal, beim Einstich nach der intakten Seite abbiegend. Spezielle Duckreaktion *distal der Speichelpumpe:* Rüsselausschwenken. Speichelabgabe	Kein Rüsselausschwenken. Spezielle Duckreaktion. Keine Speichelabgabe
	Maxillennerven (paarig)	Protraktor und Retraktor der Maxillen	wurde nicht durchtrennt	
	Mandibelnerven (paarig)	Protraktor und Retraktor der Mandibeln	wurde nicht durchtrennt	

bewegung gezwungen wird. Schon BETHE 1897 macht auf dieses Problem aufmerksam. Er exstirpierte einseitig Oberschlundganglien von Krebsen und Insekten und beschrieb, wie die Tiere Kreisbewegungen nach der intakten Seite hin ausführen. Er führt diese Erscheinung auf die einseitige Exstirpation zurück und glaubt, daß jede Gehirnhälfte auf die Muskulatur der entsprechenden Seite eine Tonuswirkung ausübe.

ALVERDES 1925 und BALDUS 1927 nehmen an, daß durch die einseitige Enthirnung ein Reizausfall und eine rezeptorische Asymmetrie bewirkt wird und daß der Kreisgang als Folge tonischer wie motorischer Asymmetrie aufzufassen ist. Diese Asymmetrie wird durch die verschiedene Innervierung der beiden Körperhälften hervorgerufen. Die Kreisbewegung beruht nach BALDUS 1927 nicht nur auf peripherer Einwirkung, sondern ist Ausdruck einer Reihe von Reflexen, die auf dem Zustand der einseitigen Enthirnung des Zentralnervensystems und der Reaktion des ganzen Organismus beruhen.

VOWLES 1954 zerstörte Teile der Pilzkörper bei Ameisen und Bienen und erzwang so auch ein fortwährendes Kreisen zur intakten Seite hin.

Bei Exstirpation des ganzen Oberschlundganglions konnten wir auch eine Kreisbewegung beobachten. Wir ordnen dem Oberschlundganglion, wie es schon BETHE 1897 tat, eine allgemein koordinierende Rolle und eine reflexhemmende Funktion zu. Durch die Enthirnung wurde der Wanze das ganze Orientierungsvermögen geraubt, da die reizperzipierende Fähigkeit unterbunden wurde. Das Tier gewinnt eine Hemmungslosigkeit und verliert das Zweckmäßige. Es kann so ruhelos umherwandern und bevorzugt dabei den Kreisgang. Wir glauben sagen zu können, wie es ja auch ALVERDES 1925, BALDUS 1927 fordern, daß der Kreisgang sowohl eine Ausfallserscheinung tonischer wie rezeptorischer Art ist und durch den ganzen Organismus bewirkt wird.

Das Spiel der Maxillen und Mandibeln wie auch die Speichelabgabe wurde durch die Exstirpation des Oberschlundganglions nicht beeinflußt.

Von 20 operierten Wanzen zeigten:

1. Orientierung zum Wirt	0	Wanzen
2. Wittern mit den Antennen	0	»
3. Tendenz zum Kreisgang	16	»
4. Spontanes Rüsselausschwenken	8	»
5. Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut	0	»
6. Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen	0	»

7. Duckreaktion	0	Wanzen
8. Einstich	0	»
9. Spiel der Mandibeln und Maxillen	19	»
10. Speichelabgabe	16	»
11. Saugen	0	»

Die durch Ausschaltung der betreffenden Innervierung erhaltenen Ergebnisse werden in folgenden Tabellen noch einmal kurz zusammengestellt.

Literatur.

ALVERDES, F. (1925). Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gehirn. — Biol. Zbl., *45*, 353-364.

AMES, CH. T., QUAN, ST. F. & RYCKMAN, R. E. (1954). Triatominae in experimental Transmission of Plague. — Amer. J. Trop. Med. & Hyg., *3*, 890-896.

BALDUS, K. (1927). Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen bei Insekten. — Zschr. vergl. Physiol., *6*, 99-149.

BAPTIST, B. A. (1942). The morphology and physiology of the salivary glands of Hemiptera-Heteroptera.— Quart. J. Microscop. Sci. NS, *83*, 91-139.

BARTH, R. (1952). Anatomische und histologische Studien über die Unterfamilie Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). I. Teil. Kopf von *Triatoma infestans*. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, *50*, 156-196.

BARTH, R. (1952). Estudos anatômicos e histológicos sôbre a subfamília Triatominae (Hemiptera-Reduviidae). II. Parte: Um novo orgão sensível das Triatominae. — Manguinhos, Bol. Inst. Oswaldo Cruz, *1*, 1-6.

BARTH, R. (1953). Anatomische und histologische Studien über die Unterfamilie Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). III. Teil. Untersuchungen über den Stechvorgang bei Triatominae. — Mem. Inst. Oswaldo Cruz, *51*, 69-94.

BARRETO, A. L. DE. (1919). Notas entomológicas II. Estudos sôbre a anatomia do gênero Triatoma. Proboscida e tubo digestivo. — Brasil Médico, *33*, 127-130 ests: 8-12. (Zit. v. BARTH, R. 1952).

BARRETO, A. L. DE. (1919). Notas entomológicas II. Estudos sôbre a anatomia do gênero Triatoma. Proboscida e tubo digestivo. — Brasil Médico, *33*, 161-162. (Zit. v. BARTH, R. 1952).

BETHE, A. (1897). Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems der Arthropoden. — Pflügers Arch. ges. Physiol., *68*, 449-545.

BRANDT, E. (1878). Vergleichende anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hemipteren. — Hor. Soc. Ent. Ross, *14*, 496-505.

BRECHER, G. & WIGGLESWORTH, V. B. (1944). The transmission of *Actinomyces rhodnii* Erikson in *Rhodnius prolixus* Stål (Hemiptera) and its influence on the growth of the host. — Parasitology, *35*, 220-224.

BRETSCHNEIDER, F. (1913). Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. — Zool. Anz., *41*, 560-569.

BRUMPT, E. (1939). Quelques faits épidémiologiques concernant la maladie de C. Chagas. — Presse méd., *54*, 1081-1085.

BUXTON, P. A. (1930). The biology of a blood-sucking bug: *Rhodnius prolixus*. — Trans. ent. Soc. London, *78*, 227-234.

CARDOSO, F. A. (1938). Sur le mécanisme de la Transmission de la Maladie de Chagas. — Ann. Parasitol., *16*, 341-349.

CHAGAS, C. (1909). Nouvelle espèce de trypanosomiase humaine. — Bull. Soc. Path. exot., *2*, 304-307.

CHAGAS, E. (1935). Infection expérimentale par le *Schizotrypanum cruzi* chez l'homme. — C. R. Soc. Biol., *118,* 718.

COMPENDIUM ROCHE. (1948). Hrsg. F. Hoffmann-La Roche & Co. AG. Basel.

DUJARDIN, M. F. (1850). Mémoire sur le système nerveux des insectes. — Ann. Sci. Nat., Série 3, *14,* 195-205.

FRIEDRICH, H. (1933). Nervenphysiologische Studien an Insekten. 1. Untersuchungen über das reizphysiologische Verhalten der Extremitäten von *Dixippus morosus.* — Zschr. vergl. Physiol., *18,* 536-561.

GEIGY, R. & HERBIG, A. (1955). Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. — Basel.

GEIGY, R. & KRAUS, C. (1952). Rüssel und Stechakt von *Rhodnius prolixus.* — Acta tropica, *9,* 272-276.

GEIGY, R., HALFF, L. A. & KOCHER, V. (1953). Untersuchungen über die physiologischen Beziehungen zwischen einem Überträger der Chagaskrankheit *Triatoma infestans* und dessen Darmsymbionten. — Schweiz. med. Wschr., *83,* 928.

HANSTRÖM, B. (1938). Zwei Probleme betreffs der hormonalen Lokalisation im Insektenkopf. — Lunds Universitets Årsskrift N.F. Avd. 2, *34,* 1-17.

HASE, A. (1932). Beobachtungen an venezolanischen Triatomaarten, sowie zur allgemeinen Kenntnis der Familie der Triatomidae (Hemiptera-Heteroptera). — Zschr. Parasitenk., *4,* 585-652.

HERTER, K. (1953). Der Temperatursinn der Insekten. — Berlin.

HOLST, E. (1934). Zwei Versuche zum Hirnproblem der Arthropoden. — Pflügers Arch. ges. Physiol., *234,* 114-123.

LIEM, S. D. (1940). Experiments on the behaviour of a paratyphus strain in *Triatoma infestans* Klug. — Acta Leidensia, *15,* 215-247.

MARX, R. (1955). Über die Wirtsfindung und die Bedeutung des artspezifischen Duftstoffes bei *Cimex lectularius* Linné. — Zschr. Parasitenk., *17,* 41-73.

NICOLLE, P. & LWOFF, M. (1942). Recherches sur la nutrition des réduvidés hémophages. 1. Développement des stades larvaires de *Triatoma infestans* Klug, dans les conditions habituelles d'élevage. — Bull. Soc. Path. exot., *35,* 219-232.

NICOLLE, P. & LWOFF, M. (1943). Recherches sur la nutrition des réduvidés hémophages. 3. Alimentation artificielle de *Triatoma infestans* Klug au moyen de sang défibriné hémolysé. — Bull. Soc. Path. exot., *36,* 154-167.

NICOLLE, P. & MATHIS, M. (1941). Le thermotropisme, facteur déterminant primordial pour la piqûre des réduvidés hématophages. — C. R. Soc. Biol., *135,* 25-28.

PFLUGFELDER, O. (1937). Vergleichend anatomische-experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. — Zoologica, *34,* 1-102.

PICK, F. (1954). Sur le «Signe de Romaña». — Acta tropica, *11,* 105-138.

RATH, O. VON. (1888). Über die Hautsinnesorgane der Insekten. — Zschr. wiss. Zool., *46,* 413-454.

ROEDER, K. D. (1939). Drugs and the Insect nervous system. — Biol. Bull., *76,* 183-189.

SMYTH, TH., jr., & ROYS, C. (1955). Chemoreception in insects and the actions of DDT. — Biol. Bull., *108,* 66-76.

VOWLES, D. M. (1954). The orientation of ants. — J. exper. Biol., *31,* 341-375.

WEBER, H. (1929). Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren. Mit besonderer Berücksichtigung der Pflanzenläuse. — Zschr. vergl. Physiol., *8.*

WEBER, H. (1930). Biologie der Hemipteren. — Berlin.

WEDDE, H. (1885). Beiträge zur Kenntnis des Rhynchotenrüssels. — Arch. Naturgesch., *51*, Bd. 1.

WIESINGER, D. (1956). Die Bedeutung der Umweltfaktoren für den Saugakt von *Triatoma infestans*. — Acta tropica, *13*, 97-141.

WIGGLESWORTH, V. B. & GILLETT, J. D. (1934). The function of the antenne in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host. — J. exper. Biol., *11*, 120-139 & 408.

WIGGLESWORTH, V. B. (1937). Wound healing in an Insect (*Rhodnius prolixus*, Hemiptera). — J. exper. Biol., *14*, 364-381.

WIGGLESWORTH, V. B. (1940). The Determination of Characters at Metamorphoses in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). — J. exper. Biol., *17*, 201-222.

WIGGLESWORTH, V. B. (1942). The fate of haemoglobin in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and other blood-sucking arthropods. — Proc. Roy. Soc., Ser. B, *131*, 331-339.

Zusammenfassung.

Es wurde der Versuch unternommen, auf Grund einer morphologischen Studie der nervösen Kopfzentren und der abgehenden Nerven, sowie mittels verschiedener Resektionen dieser Nerven, den Stech- und Saugakt von *Rhodnius prolixus* zu analysieren.

1. Der Bau und die Lage der nervösen Kopfzentren und der genaue Verlauf der abgehenden Nerven werden beschrieben sowie die Innervierungsverhältnisse der am Stech- und Saugakt beteiligten Organe dargelegt.

2. Durch Ausschaltung der betreffenden Innervierungen und durch Beeinflussung der nervösen Kopfzentren mit spezifischen Pharmaka sowie auch durch Exstirpation des Oberschlundganglions konnten typische Ausfallserscheinungen in der Reaktionskette des Stech- und Saugaktes erzielt werden, die Rückschlüsse auf den Normalablauf desselben zulassen.

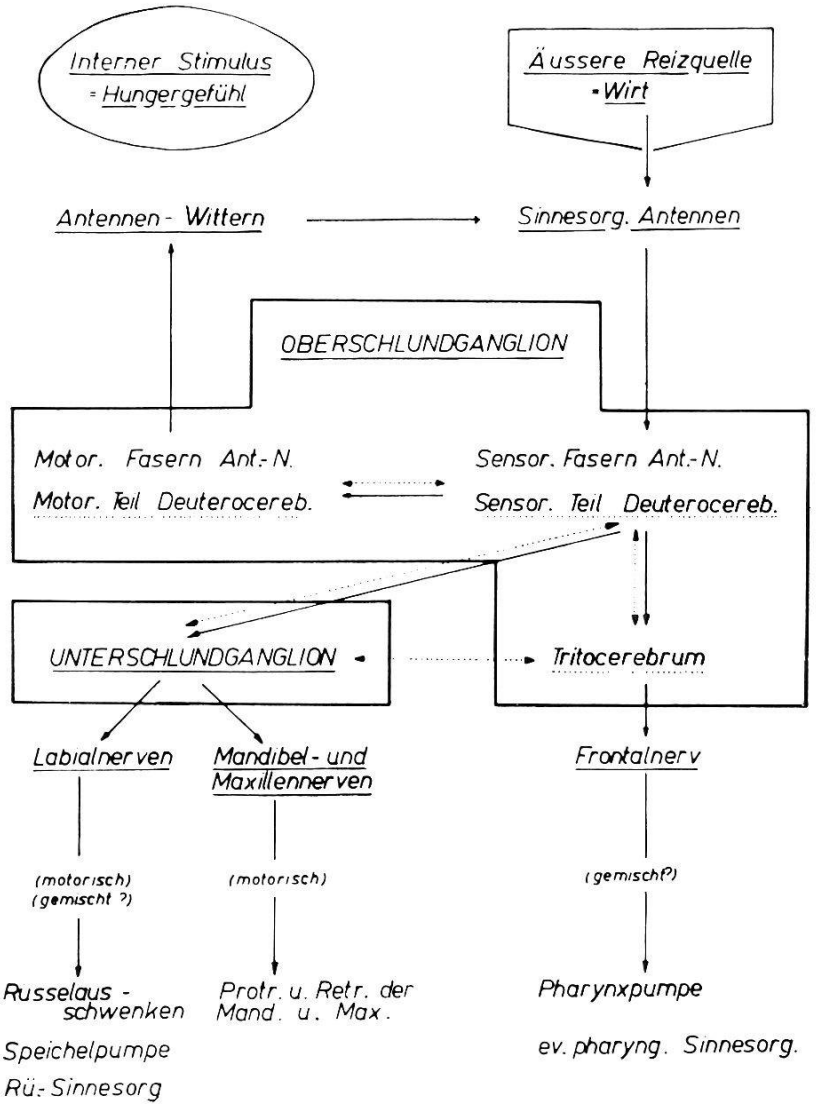
3. Das Oberschlundganglion übernimmt eine allgemeine ordnende Funktion, während das Unterschlundganglion etwa als Haupt-«Schaltstelle» für den Stechreflex bezeichnet werden könnte. Denn nach Exstirpation des Oberschlundganglions kann der Rüssel noch ausgeschwenkt werden, die Mandibeln und Maxillen sind noch in Funktion, und eine Speichelabgabe kann auch erfolgen.

4. Der Stech- und Saugakt von *Rhodnius prolixus* setzt sich aus der folgenden Reihe von Reaktionen zusammen, die im Normalfall koordiniert ablaufen:

a) Orientierung zum Wirt aus Distanz.
b) Wittern mit den Antennen.
c) Rüsselausschwenken.
d) Tasten mit der Rüsselspitze nach einer geeigneten Einstichstelle auf der Wirtshaut.
e) Verharren an gewählter Stelle, ohne zu stechen.
f) Duckreaktion.
g) Einstich.
h) Spiel der Mandibeln und Maxillen.
i) Speichelabgabe, und damit alternierend.
k) Saugen.

Experimentell konnte dieser Ablauf gestört werden, und es zeigte sich, daß die Einzelreaktionen weitgehend unabhängig voneinander ablaufen können.

5. Die Hauptfunktion bei der Orientierung zum Wirt aus Distanz übernehmen die Antennen. Nach einseitiger Durchtrennung der Antennennerven ist diese Orientierung weitgehend verlangsamt, und nach beidseitiger Durchtrennung zeigen die Tiere nur noch ein indifferentes Verhalten dem Wirt gegenüber.



6. Der durch die Antennen perzipierte Reiz wird in nervöse Erregung umgeleitet, zentralwärts ins Deuterocerebrum und Unterschlundganglion geleitet. Im letzteren werden die Labialnerven aktiviert und rufen ein Ausschwenken des Rüssels hervor. Selbst bei untergeklapptem Rüssel kann noch ein Saugakt erfolgen. Nach einseitiger Durchtrennung der Labialnerven wird der Rüssel beim Einstich nach der intakten Seite abgebogen.

Nach beidseitiger Durchtrennung erfolgt kein Rüsselausschwenken mehr. Als Ersatz dafür wird eine spezielle Duckreaktion ausgebildet. Da ja die Antennen zu einer vollständigen Reizperzeption befähigt sind, bemühen sich die Wanzen immer wieder, den untergeschlagenen Rüssel passiv auszuziehen. Kopf und Thorax werden dabei auf die Wirtshaut gelegt und nun versuchen die Thoracalbeine, die durch obige Operation nicht beeinflußt wurden, durch Vor- und Rückwärtsschieben des Wanzenkörpers den Rüssel auszuziehen.

Nach Ausschaltung der Antennen, sei es durch Amputation oder Unterbindung der Innervierung, können Vibrations- und optische Reize eine gewisse Rolle spielen und ein spontanes Rüsselausschwenken hervorrufen.

7. Rüsselspitze, Tarsen und Facettenaugen spielen bei der Fernorientierung zum Wirt keine Rolle.

8. Was nun die lokale Orientierung auf dem Wirt anbelangt, so scheinen die langen Haare und dornartigen Borsten am Rüsselendglied taktile Reize perzipieren und so eine relativ große Treffsicherheit beim Erreichen der unter der Haut versteckten Kapillaren garantieren zu können.

9. Die Mandibeln, die in der Rüsselscheide vor- und zurückgeschoben werden, verursachen mit ihrer gezähnten Spitze eine Hautläsion und Zerreißen die Wandung der Blutkapillaren.

Dann geben die Maxillen durch den Speichelkanal Speichel ab und saugen durch den Blutkanal, wohl alternierend mit dem Speichel, das Blut in den Mitteldarm. Der aufgenommene Nahrungsstrom dürfte qualitativ durch das pharyngeale Sinnesorgan kontrolliert werden.

10. Durch den Frontalnerven wird die Pharynxmuskulatur, die die Pumpbewegungen des Vorderdarmdaches erzeugt und wahrscheinlich auch das pharyngeale Sinnesorgan innerviert. Wird dieser Nerv durchtrennt, so erfolgt zwar noch ein Einstich, aber kein Saugen mehr.

11. Verzweigungen der Labialnerven bedienen die Speichelpumpe. Nach einseitiger Durchtrennung des Labialnerven erfolgt eine reduzierte Speichelabgabe und nach beidseitiger Durchtrennung wird sie ganz unterbunden.

12. Die Labialnerven haben auf den Stech- und Saugakt keinen Einfluß.

13. Die Speichelabgabe ist von der Bewegung der Maxillen abhängig, jedoch braucht nicht auf jede Maxillenbewegung im Gleichtakt eine Speichelabgabe zu erfolgen.

14. Zum Abschluß verweisen wir auf das beigefügte Schema hin, welches einen Versuch darstellt, die nervösen Beziehungen beim Ablauf des Stech- und Saugaktes auf Grund der experimentellen Resultate zu rekonstruieren.

Nach WIESINGER 1956 zeigen die *Triatomiden* eine ausgeprägte Nachtaktivität. Diese ist weitgehend vom Fütterungszustand abhängig, indem die Wanzen vor allem durch inneren Antrieb (Hungergefühl) veranlaßt werden, ihre Schlupfwinkel zu verlassen. Geht nun von einer bestimmten Quelle ein Reiz (Kohlensäure, Wärme usw.) aus, so perzipieren ihn die Sinnesorgane der Antennen und leiten ihn durch den sensorischen Ast der Antennennerven über den Tractus olfactorius zentralwärts in den sensorischen Teil des Deuterocerebrums (Lobus olfactorius).

Durch diese zufällige Perzeption wird der Reiz durch verbindende Fasern vom sensorischen Teil des Deuterocerebrums in den motorischen weitergeleitet. Die motorischen Fasern regen von hier aus das Spiel der Antennen an, und es erfolgt ein gezieltes Wittern. Der nun perzipierte Reiz wird durch die Sinnesorgane der Antennen ins Deuterocerebrum geleitet. Durch die Fasern, die den sensorischen Teil des Deuterocerebrums mit dem Unterschlundganglion verbinden, werden die Labialnerven aktiviert, und der Rüssel wird ausgeschwenkt.

Ebenfalls über das Unterschlundganglion werden die Mandibeln und Maxillen über die ihnen zugeordneten Nerven aktiviert und die Speichelpumpe zur Funktion angeregt.

Im Oberschlundganglion geht der Reiz auf das Tritocerebrum über, und der Frontalnerv setzt von hier aus die Pharynxpumpe in Betrieb. Der passierende Blutstrom wird wohl durch das pharyngeale Sinnesorgan olfaktorisch kontrolliert.

Résumé.

Ces études ont été faites afin d'obtenir des précisions sur le mécanisme intérieur, voire neuro-physiologique, de l'acte hématophage. L'auteur a essayé d'analyser cette chaîne de réactions chez *Rhodnius prolixus* qui, à cause de sa grandeur relative, se prête plus facilement à des interventions chirurgicales. Il fut nécessaire de faire d'une part une étude morphologique et histologique des centres nerveux, ainsi que des nerfs desservant les organes qui prennent part à l'acte hématophage. D'autre part, il a fallu développer une méthode micro-chirurgicale, permettant la résection systématique de ces nerfs, sans que

les punaises succombent à l'opération. En observant les aberrations et les inhibitions qu'entraînaient ces diverses interventions chez les animaux opérés, on a pu alors imaginer un schéma de l'enchaînement neuro-physiologique dans le cas normal.

Les données observées se résument comme suit :

a) Après *résection des deux nerfs antennaires*, l'orientation vers l'hôte se trouve être complètement inhibée, aucun stimulus extérieur ne pouvant être transmis par l'intermédiaire des antennes au centre nerveux correspondant. En plus, toute la chaîne consécutive des réactions est par ce fait interrompue. L'animal ne cherche pas d'endroit pour piquer sur la peau de l'hôte, la trompe n'est pas projetée et ni la piqûre, ni l'aspiration du sang ne peuvent avoir lieu ; seules les mandibules et les maxilles ont conservé une mobilité autonome à l'intérieur de la gaine de la trompe.

b) Après la *résection des deux nerfs labiaux*, l'animal peut encore « flairer » son hôte, l'innervation antennaire étant intacte, mais les muscles de la trompe, ainsi que la pompe salivaire, sont paralysés. Puisque les stimuli extérieurs restent perceptibles, l'individu opéré sent la proximité de l'hôte et fait des efforts pour utiliser sa trompe, en fléchissant l'avant du corps à maintes reprises. Si ces essais peuvent parfois conduire à une projection artificielle de la trompe, celle-ci ne peut pourtant pas être correctement apposée sur la peau et la piqûre est impossible, malgré que la mobilité des mandibules et des maxilles est conservée comme dans le cas précédent.

c) Après la *résection de l'unique nerf frontal* qui dessert les muscles de la pompe pharyngienne, toutes les réactions s'enchaînent normalement jusqu'à la suction qui, elle, reste impossible. Ces opérés peuvent alors rester fixés longtemps, les maxilles et les mandibules insérées dans la peau à un endroit propice et la salive étant évacuée, sans que pourtant l'aspiration du sang puisse avoir lieu. Ceci est en même temps une nouvelle preuve de l'autonomie relative du nerf frontal.

d) La *résection des nerfs labiaux et des lobes optiques* n'a aucun effet, l'acte hématophage pouvant se dérouler normalement. Il est intéressant de noter que l'orientation vers l'hôte est possible même si la vue fait entièrement défaut.

e) Après *ablation complète du ganglion cérébroïde* on obtient environ le même résultat qu'après résection des nerfs antennaires. Ceci est compréhensible, puisque les centres des nerfs antennaires sont localisés dans cette portion cérébrale. En plus, les opérés montrent une désorientation générale et une hésitation dans leur démarche : ils tournent en rond sur place ou marchent en cercles.

L'ensemble de ces observations permet un essai de reconstitution du mécanisme neuro-physiologique responsable pour l'acte hématophage chez Rhodnius.

On voit (cf. schéma page 83) que le stimulus émanant de l'hôte (Aeussere Reizquelle = Wirt) — probablement sous forme d'un lent courant d'air chaud enrichi de CO_2 — agit sur les organes sensoriels des antennes (Sinnesorg. Antennen) qui, par les fibres sensorielles des nerfs antennaires (Sensor. Fasern Ant.-N.), sont reliées à la partie sensorielle du deuterocerebrum (Sensor. Teil Deuterocereb.). De là l'impulsion nerveuse est dirigée d'une part sur la partie motrice du deuterocerebrum (Motor. Teil Deuterocereb.) qui agit par les fibres motrices des nerfs antennaires (Motor. Fasern Ant.-N.) sur les muscles des antennes et les incite à « flairer » l'atmosphère (Antennen-Wittern) jusqu'à ce que l'hôte soit trouvé. D'autre part il y a coordination avec le ganglion sous-œsophagien (Unterschlundganglion) et excitation des nerfs labiaux (Labialnerven), mandibulaires et maxillaires (Mandibel- und Maxillennerven) qui déclenchent respectivement la projection de la trompe (Rüsselausschwenken)

et les mouvements de la pompe salivaire (Speichelpumpe), ainsi que la protraction et la rétraction des soies piquantes (Prot. u. Retr. der Mand. u. Max.). Par l'intermédiaire du tritocerebrum le nerf frontal (Frontalnerv) est appelé à mettre en fonction la pompe pharyngienne (Pharynxpumpe).

Ce schéma est, bien entendu, encore très simpliste. En réalité bien d'autres coordinations et corrélations sont probablement en jeu. Ainsi par exemple il est vraisemblable que la pointe de la trompe porte des organes sensoriels tactiles (Rü.-Sinnesorg.) qui percevraient les pulsations des vaisseaux capillaires sous la peau, communiqueraient avec le ganglion par les nerfs labiaux (motorisch) qui seraient mixtes (gemischt), et permettraient à l'insecte de viser avec tant de précision lorsqu'il pique. Il a également été signalé un organe sensoriel du pharynx (ev. pharyng. Sinnesorg.) qui serait capable de renseigner l'insecte sur la qualité du sang absorbé. Il est probablement également relié au tritocerebrum par le nerf frontal.

Summary.

Experiments were carried out to elucidate the internal, i.e., neuro-physiological mechanism of the blood meal of a hematophagous insect. The author tried to analyse this chain of reactions in *Rhodnius prolixus*, the size of which makes surgical interventions relatively easy. It was necessary to study on one side the morphology and histology of the nervous centres and of the nerve tracts which act on the organs involved in the feeding process. On the other side a micro-surgical method had to be developed which would allow systematic resections of the nerves without the bugs succumbing. By the study of aberrations and inhibitions, provoked by the various interventions, it was possible to form an idea of the neuro-physiological chain as it may function in a normal insect. The observations made can be summarized as follows:

a) After *resection of both antennary nerves*, orientation towards the host is completely inhibited, no external stimulus being transmitted through the antennae to the corresponding ganglion. Thus the whole chain of reactions is interrupted. The insect does not search for a piercing place on the host's skin: the proboscis is not thrust out: neither piercing or uptake of blood is any longer possible: only the mandibles and maxillae have preserved their mobility inside the sheath of the proboscis.

b) After *resection of both labial nerves* the bug can still detect its host, the nerves of the antennae being unimpaired, but the muscles of the proboscis and the salivary pump are paralysed. External stimuli still being perceptible, the operated bug feels the vicinity of the host. It tries hard to use the proboscis by bending repeatedly the forebody. These efforts can sometimes lead to an "artificial" projection of the proboscis, but the latter can never be appropriately set on the skin, and piercing is impossible, although the mandibles and maxillae have preserved their mobility as in the previous case.

c) After *resection of the frontal nerve* which innervates the muscles of the pharyngeal pump, the whole chain of reactions is normal except the sucking act which is rendered impossible. The operated bugs can remain fixed for a long time on the host, their maxillae and mandibles inserted in the skin at a suitable place; saliva is secreted, but the uptake of blood is not possible. This is at the same time another proof of the relative autonomy of the frontal nerve.

d) *Resection of the labial nerves and lobi optici* has no effect: the feeding act proceeds normally. It is interesting to note that the orientation towards the host is possible even if the organ of sight is eliminated.

e) *Complete amputation of the cerebral ganglion* has about the same effect as resection of the antennary nerves. This is easily explained, as the centres of

the antennary nerves are localized in this part of the nervous system. The operated insects lose their sense of orientation and move hesitatingly: they turn round and round or move in circles.

All these observations make it possible to trace the neurophysiological mechanism which is responsible for the feeding act of Rhodnius (see diagram, page 83):

The stimulus emanating from the host (Aeussere Reizquelle = Wirt)—probably as a slow hot air stream enriched with CO_2—acts on the sensorial organs of the antennae (Sinnesorg. Antennen) which are connected by sensorial fibres of the antennary nerves (Sensor. Fasern Ant.-N.) with the sensorial part of the deuterocerebrum (Sensor. Teil Deuterocereb.). From there the nervous impulse is directed on one side to the motor elements of the deuterocerebrum (Motor. Teil Deuterocereb.) which act through the motor fibres of the antennary nerves (Motor. Fasern Ant. N.) on the antennary muscles, enticing the antennae to grope about (Antennen-Wittern) until the host is found. On the other side a coordination exists with the suboesophageal ganglion (Unterschlundganglion) and the labial, mandibular and maxillary nerves are excited so that the proboscis is thrust forward (Rüsselausschwenken), the salivary pump is set in motion (Speichelpumpe), and the mandibles and maxillae are pro- and retracted (Protr. u. Retr. der Mand. u. Max.). By means of the tritocerebrum the frontal nerve (Frontalnerv) sets the pharyngeal pump (Pharynxpumpe) in motion.

It is not claimed that this diagram is in its complete and final form. In reality many other coordinations and correlations must exist. It is likely, for instance, that the tip of the proboscis contains sensorial organs (Rü.-Sinnesorg.) probably with tactile functions, with which the pulsations of the capillary vessels under the skin are perceived, and which seem connected with the ganglion through the labial nerves (motorisch)—presumably mixed (gemischt)—, thus enabling the insect to pierce just at the right place. In the pharynx a sensorial organ (ev. pharyng. Sinnesorg.) has been described which may inform the insect of the quality of the blood consumed and which may also be connected with the tritocerebrum through the frontal nerve.