

# A. Arthropoden als Überträger : VI. Zecken und Milben (Acarina)

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Acta Tropica**

Band (Jahr): **16 (1959)**

Heft (6): **Erreger und Überträger tropischer Krankheiten**

PDF erstellt am: **12.07.2024**

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## *VI. Zecken und Milben*

### *(Acarina)*

#### *Merkmale und medizinische Bedeutung*

Die Ordnung der *Acarina* umfaßt die Milben und Zecken. Diese gehören somit nicht zu den Insekten, sondern mit diesen in die große Gruppe der *Arthropoda*, denen allen ein mehr oder weniger gegliederter Panzer (chitinöses Außenskelett) eigen ist, dessen Teile durch innen ansetzende Muskeln gegeneinander bewegt werden. Der Bau der *Acarina* zeigt nicht nur darin, sondern auch sonst manche Ähnlichkeiten mit demjenigen der Insekten; so atmen in der Regel auch Zecken und Milben mittels eines Tracheensystems und geben ihre Sekretstoffe über *MALPIGHI'sche* Gefäße an den Enddarm ab. Im Unterschied zu den Insekten besitzen sie aber in den *Nymphen-* und *Adultstadien vier Beinpaare*, im *Larvenstadium* dagegen nur deren drei, wenn man von solchen Arten absieht, wo die Beinzahl besondere Reduktionen erleidet. Kopf, Brust und Hinterleib der *Acarina* sind zu einem einheitlichen, rundlichen Körper verschmolzen, dessen Wandung besonders bei den Weibchen ein großes Dehnungsvermögen besitzt, was den Tieren bei ihrer saugenden Ernährungsweise zustatten kommt. Am oder nahe beim Vorderpol sitzt das *Capitulum* (T. XXV c und d), das mit dem Kopf der Insekten nicht homolog ist, sondern lediglich ein die Mundwerkzeuge vereinigendes Organ darstellt. Auf ihm sitzen das zu einem Saugrohr verwachsene *Hypostom*, die paarigen, oft auch verschmolzenen *Cheliceren* und die mehrgliedrigen *Pedipalpen*. Die Geschlechtsöffnung liegt auf der Bauchseite, oft gleich hinter dem *Capitulum* und weit vor dem After. Die Befruchtung erfolgt in dieser archaischen Gruppe durch Spermatophoren.

Ganz allgemein gesagt lassen sich die Zecken von den Milben durch ihre bedeutendere Größe unterscheiden. Eine adulte Trom-

bicula-Milbe ist etwa um ein Drittel kleiner als eine frischgeschlüpfte Zeckenlarve, und adulte Zecken können in Millimetern bis Zentimetern gemessen werden, besonders wenn ihr Volumen infolge einer Blutmahlzeit um ein Vielfaches zugenommen hat. Während Zecken ausschließlich an Warmblütern saugen, ernähren sich viele Milbenarten von Pflanzensäften oder räuberisch durch Ausaugen anderer Insekten. Zuweilen findet auch während des Entwicklungszyklus ein Diätwechsel statt, indem z. B. die Larve blutsaugend ist, während Nymphen und Adultmilben eine andere Ernährungsart annehmen. Zecken können ihr Biotop ziemlich dicht besiedeln, so daß man je nach Umständen an bevorzugten Stellen sehr viele Individuen, besonders Jungzecken, treffen kann. Dies ist aber wenig im Vergleich zu den Milben, die ein Gebiet vielfach derart überschwemmen, daß auf einem einzigen Quadratmeter bis zu Millionen gezählt werden können.

Abgesehen von den später im Zusammenhang mit dem Tsutsugamushi-Fieber zu erwähnenden Trombiculiden (S. 357 f.) spielen die Milben im Vergleich zu den Zecken als Keimüberträger kaum eine Rolle. Dies zeigt schon ein Blick auf Tabelle 2, aus der die medizinische Bedeutung der Zecken für die Tropenzone deutlich hervorgeht. Die *I x o d i d e n* übertragen, von Ausnahmen abgesehen, Rickettsiosen und Piroplasmosen, die *A r g a s i d e n* dagegen Spirochaetosen. Es ist deshalb angezeigt, nachfolgend einige der wichtigsten Merkmale aufzuführen, an welchen die *S c h i l d z e c k e n* (Ixodinae) und die *L e d e r z e c k e n* (Argasinae) erkannt werden können.

#### I x o d i n a e

ca. 230 Arten  
mit folgenden Genera:  
Ixodes (ca. 55 Arten)  
Rhipicephalus (ca. 30 Arten)  
Dermacentor (ca. 20 Arten)  
Haemaphysalis  
(gegen 10 Arten)  
Amblyomma (ca. 90 Arten)  
Aponomma  
Hyalomma { wenige Arten  
Boophilus { (Aufteilung in  
Arten u. Unterarten z. T. umstritten)

(Vgl. auch Tab. 2.)

#### A r g a s i n a e

ca. 60 Arten  
mit folgenden Genera:  
Ornithodoros  
(gegen 50 Arten)  
Argas (ca. 5 Arten)  
Otobius (ca. 2 Arten)  
Antricola (ca. 2 Arten)

(Vgl. auch Tab. 2.)

(Fortsetzung.)

## Ixodinae

— Capitulum über den vorderen Körperrand hinausragend (Fig. 13).

Körper mit Chitinschildern bedeckt. Männchen mit Schild (Scutum), welcher den Großteil der Dorsalseite überdeckt, Weibchen mit kleinerem Scutum hinter dem Capitulum (Fig. 13).

Auffinden des Warmblüter-Wirtes (Vögel, Säuger, Mensch) in Feld und Wald dem Zufall überlassen. Langsamer Saugakt, tage- bis wochenlanges Festsitzen auf dem Wirt. Dort häufig auch langdauernde Paarung (Fig. 13). Fähigkeit, jahrelang ohne Nahrung auszukommen.

Weibchen produziert in einmaliger Ablage bis mehrere tausend Eier und verendet anschließend.

Entwicklungscyclus der Larven und Nymphen zu Adultzecken kann sich über zwei und mehr Jahre ausdehnen. Dabei werden mehrere Wirte angegangen.

## Argasinae

— Capitulum ventral hinter dem vorderen Körperrand (T. XXV c und d).

Körper mit papillösem Chitin bedeckt, was ihm ein «ledriges» Aussehen verleiht (T. XXV a und e).

Aufenthalt an Wohnplätzen von Warmblütern, Ernährung auf diesen, wenn sie sich zur Ruhe begeben. Relativ schneller Saugakt (kaum  $\frac{1}{2}$  Std.). Relativ kurze Paarung ( $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  Std. T. XXV e), die durch Blutmahrung nicht angeregt wird und nie auf dem Wirt stattfindet. Zweimalige Ernährung pro Jahr genügt.

Weibchen kann mehrmals zur Ablage schreiten (ca. 3—4mal pro Jahr), produziert jedoch pro Ablage in der Regel weniger als 100 Eier. (Photo 26.)

Entwicklungscyclus zur Adultzecke vollzieht sich innert Monaten. Infolge Lokalisierung an Warmblüter-Wohnplätzen meist Einwirtigkeit; oft strenge Wirtsgebundenheit.

Die folgenden Kapitel vermitteln Einzelheiten betreffend die Überträgerrolle einer Argaside (Zeckenrückfallfieber) und einer Ixodide (Hundepiroplasmose), sowie anschließend einer Milbe (Tsutsugamushi-Fieber).

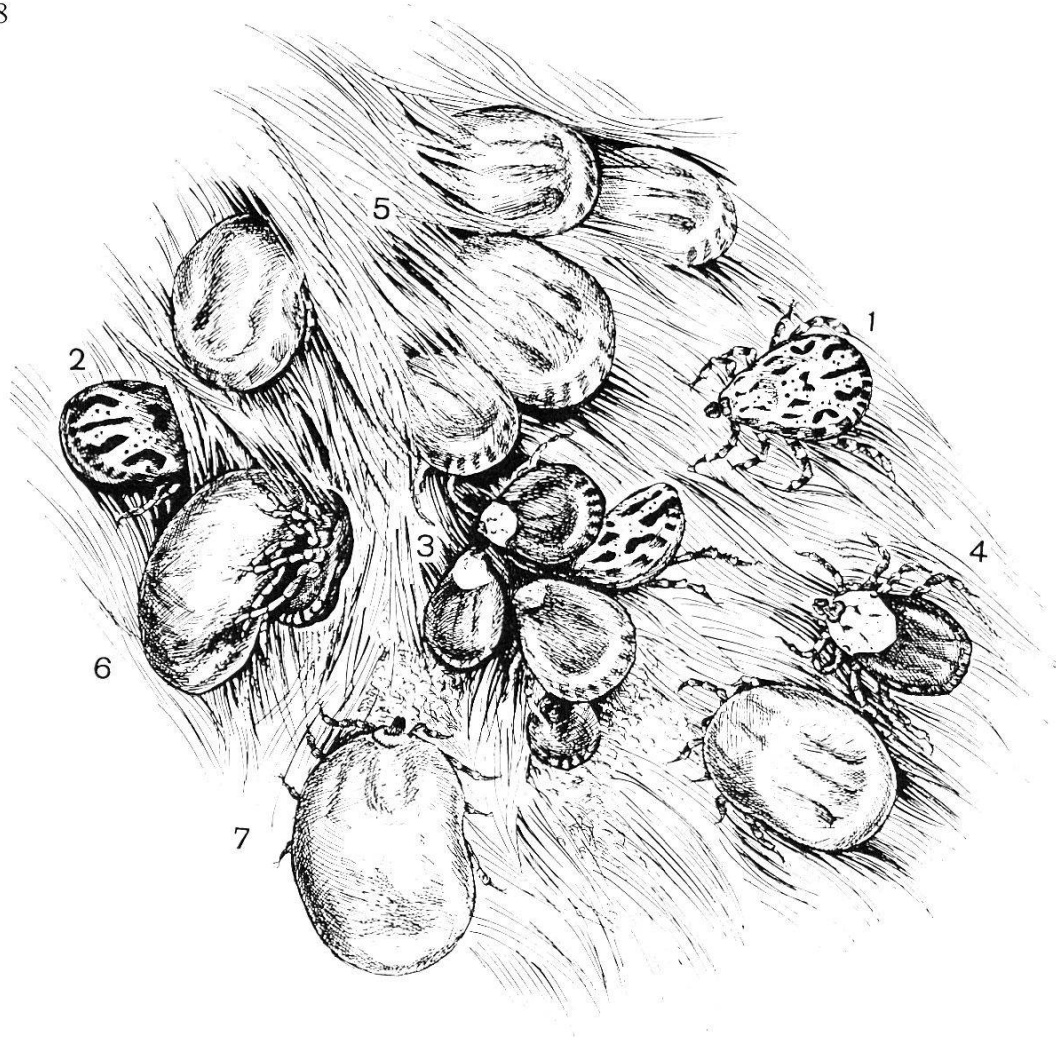


Fig. 13

*Dermacentor andersoni* im Fell eines Warmblüters

*Dermacentor andersoni* dans la fourrure d'un mammifère

*Dermacentor andersoni*, Ectoparasite on a Warmblooded Animal

- 1 Männliche Zecke in Bewegung  
Tique mâle en mouvement  
Male tick moving
- 2 Männliche Zecke beim Saugakt  
Tique mâle piquant  
Male tick piercing
- 3 Nymphen beim Saugakt  
Nymphes piquant  
Nymphs piercing
- 4 Weibliche Zecke in Bewegung  
Tique femelle en mouvement  
Female tick moving
- 5 Weibliche Zecken beim Saugakt  
Tiques femelles piquant  
Female ticks piercing
- 6 Männchen und Weibchen während des Saugaktes kopulierend  
Tiques mâle et femelle copulant pendant qu'ils se gorgent  
Male and female copulating during blood meal
- 7 Vollgesaugtes Weibchen läßt sich zu Boden fallen  
Femelle gorgée se laisse tomber par terre  
Engorged female dropping off

## DIE ZECKENRÜCKFALLFIEBER (SPIROCHAETOSEN)

Neben der Kleiderlaus, von der später noch einmal die Rede sein wird (S. 329 f.), übertragen unter den Zecken nur gewisse Argasiden, nie dagegen Ixodiden, in der westlichen und östlichen Hemisphäre verschiedene Sorten von Rückfallfieber-Erregern, nämlich Spirochaeten, die man heute ziemlich allgemein unter dem Gattungsnamen *Borrelia* zusammenfaßt. Als Überträger sind eine ganze Reihe von *Ornithodoros*-Arten bekannt: *O. moubata* (MURRAY) in Zentralafrika und Madagaskar, *O. erraticus* (LUCAS) in Nord- und Westafrika, *O. papillipes* (BIRULA) in Zentralasien und Palästina, *O. tholozani* (LABOULBÈNE et MÉGNIN) in Persien, *O. hermsi* (WHEELER) in Nordamerika, *O. venezuelensis* (BRUMPT) in Zentralamerika usw.

Auf Grund von Untersuchungen von BALTAZARD (1953), HEISCH (1952), DAVIS (1952) u. a. muß man heute annehmen, daß die einzelnen bisher isolierten *Borrelia*-Arten besonders in Amerika sehr exklusiv an bestimmte Zeckenarten adaptiert sind und nur in diesen gedeihen, bzw. nur von ihnen auf bestimmte Warmblüter übertragen werden können. Ja, man wurde zur Zuordnung gewisser *Borrelia*-«Varietäten» auf bestimmte geographisch limitierte *Ornithodoros*-Varietäten genötigt; in gewissen Fällen lokalisierte sich die Spezialisierung sogar innerhalb der Varietät auf bestimmte Fundorte, indem die *Ornithodoros*-Varietät eines Fundortes eine bestimmte *Borrelia*-Varietät beherbergte, welche in derselben *Ornithodoros*-Varietät von einem anderen Fundort nicht gedeihen wollte. Solche Feststellungen führen naturgemäß zu einer verwirrenden Aufspaltung in Varietäten und Lokalrassen von Erregern und Überträgern, und es sind, im Interesse der Übersichtlichkeit, nun wieder Bestrebungen zur Revision und Vereinheitlichung im Gange. Man möchte vor allem nomenklatorisch vereinfachen und z. B. alle durch *Ornithodoros erraticus* übertragenen Varietäten von *Borrelia crocidurae*, wie *B. microti*, *B. merionesi*, *B. dipodilli* u. a. (die für neugeborene Nager stark, für Mensch und Affe wechselnd pathogen sind) unter dem Namen *B. crocidurae* zusammenfassen. Dasselbe gilt für die Aufspaltung der Varietäten von *O. tholozani*, die unter den Bezeichnungen *O. papillipes*, *O.*

*pavlovskyi*, *O. crossi* usw. als Überträger von *Borrelia persica* bekannt sind. Es ist hier nicht der Ort, weiter auf Einzelheiten einzutreten, sondern es soll nur die Weitschichtigkeit des Borrelia-Zecken-Problems aufgezeigt werden, bevor wir zum viel einheitlicheren Fall des klassischen afrikanischen Rückfallfiebers übergehen, das hier als zentrales Beispiel behandelt werden soll.

## AFRIKANISCHES ZECKENRÜCKFALLFIEBER

*Überträger: Ornithodoros moubata* MURRAY

*Erreger: Borrelia duttoni* NOVY u. KNAPP (1906)  
(syn. *Spirochaeta*)

*Synonyme für das afrikanische Rückfallfieber:*

deutsch: mittelafrikanisches (äthiopisches), etwa auch südafrikanisches Rückfallfieber  
französisch: fièvre récurrente (à tiques)  
englisch: relapsing fever

*Befallene Organe:*

- a) *beim Überträger:* Mitteldarm, Haemolymph, Speicheldrüsen, Coxalorgane, Geschlechtsorgane, Zentralganglion, Wandung der MALPIGHI'schen Gefäße.  
b) *beim Träger:* Leber, Milz, Gehirn, Blut.

*Geographische Verbreitung:*

Teile von West- und ganz Ostafrika;  
große Gebiete von Zentral- und Südafrika;  
Teile von Madagaskar.

*Wichtige Entdeckungen zur Aetiologie.*

Wie oben bereits hervorgehoben wurde, macht es die spezifische Coaptation gewisser *Borrelia*- und *Ornithodoros*-Varietäten oft schwierig, die jeweils vorliegende Rückfallfieber-Art zu identifizieren. Deshalb fällt es auch nicht ganz leicht, historisch zu beurteilen, wann das hier interessierende Zeckenrückfallfieber erstmals festgestellt, bzw. in seiner Aetiologie erkannt worden ist.

LIVINGSTONE beschreibt schon 1857 in Angola eine von unregelmäßigen Fieberanfällen begleitete Krankheit, die er auf Zeckenbisse zurückführt. COOK beobachtet 1904 als erster die Spirochaeten im Blut von Recurrens-Erkrankten. ROSS und MILNE (1904) sowie NABARRO und GREIG (1905) präzisieren ähnliche mikroskopische Bilder im Blut von Eingeborenen Ugandas.

Wegweisend für die Entdeckung der Aetiologie waren bald darauf die Untersuchungen von KOCH (1905/06) sowie fast gleichzeitig diejenigen von DUTTON und TODD (1905 und 1907); die beiden letztgenannten Forscher sind am Rückfallfieber erkrankt, für DUTTON hatte das Leiden tödlichen Ausgang. Es entstand damals die sog. Granula-Theorie, nach welcher die Infektion der

Zeckenorgane sowie die Übertragung auf den Warmblüter mittels granulaförmiger Desintegrationsprodukte des Erregers stattfinden würde, welche letztere sich später wieder in Spirochaeten umwandeln könnten. LEISHMAN (1907/20), HINDLE (1911), FANTHAM (1911/16) waren u. a. Anhänger dieser Ansicht, die heute im allgemeinen aufgegeben worden ist. TODD hat 1913 erstmals gezeigt, daß weiße Mäuse durch Injektion von Coxalflüssigkeit befallener Zecken infiziert werden können. Weitere eingehende Studien über den Übertragungsmodus liegen u. a. vor von NICOLLE und seinen Mitarbeitern (1930), von KLEINE und KRAUSE (1932), FENG und CHUNG (1936/38), BONÉ (1938/39) sowie von GEIGY, BURGDORFER u. a. Mitarbeitern (1949/54). Besonders hervorzuheben ist auch eine auf vielen Feldbeobachtungen und Laboratoriumskontrollen beruhende Übersicht über das ostafrikanische Rückfallfieber von HEISCH (1950).

Heute dürfte die Aetiologie und Epidemiologie dieser Krankheit im Sinne der nachfolgenden Schilderungen weitgehend abgeklärt sein.

## 1. *Ornithodoros moubata*

### *Biologie und Entwicklung*

Aus früheren Erörterungen (S. 319) ergibt sich, daß die für alle Arten von Rückfallfieber typische enge Coaptation zwischen Erreger und Überträger auch für *Borrelia duttoni* gilt, die Spirochaete des weit verbreiteten afrikanischen Rückfallfiebers. Von einer noch zu besprechenden Ausnahme abgesehen (S. 334), wird sie in der Natur ausschließlich von *Ornithodoros moubata*<sup>1</sup> übertragen, einer Lederzecke, die auf Afrika beschränkt, dort aber sehr verbreitet ist. Sie kommt in der freien Natur relativ selten vor, obwohl sie im ostafrikanischen Busch auch in Erdhöhlen und Wohnröhren von Warzen- und Stachelschweinen, sowie von Hyänen angetroffen wird; vielmehr lebt sie als «Hauszecke» eingewühlt im feinen, sandig-lehmigen Boden von Eingeborenenhütten oder von Rasthäusern an vielbegangenen Pisten.

In den Abendstunden und nachts krabbeln diese erdfarbenen Arthropoden mit emsigen Bewegungen ihrer feinen Beinchen hervor und suchen die auf dem Boden oder in Bodennähe<sup>2</sup> schlafen-

<sup>1</sup> Bei *O. savignyi*, einer ostafrikanischen Zecke, konnte experimentell ebenfalls Übertragung erzielt werden (HEISCH 1950).

<sup>2</sup> Wo in Eingeborenenhütten ausschließlich Schlafgestelle verwendet werden, sind im allgemeinen weniger Zecken vorhanden, da sie Mühe haben, an den glatten Holzstützen derselben emporzuklettern, und somit ihren Wirt nicht mehr erreichen können.



den Menschen auf, von deren Ausdünstungen und Wärmestrahlungen sie angezogen werden. Blutsaugend sind sowohl die 5 bis 6 Nymphenstadien als auch die ausgewachsenen männlichen und weiblichen Individuen, die man wie folgt unterscheidet: Die Männchen sind stets kleiner als die Weibchen (kaum größer als vorgeschrittene Nymphen), und ihre hinter dem Capitulum sichtbare Geschlechtsöffnung ist enger als der breite Querschlitz, der in die weibliche Vagina führt (T. XXV a—d). Im Gegensatz zu den Schildzecken, die meist tage- und wochenlang auf ihrem Wirt festgesaugt bleiben, nimmt ein *Ornithodoros* seine Blutmahlzeit relativ rasch auf und verläßt den Wirt schon wieder nach etwa 20—30 Minuten. In dieser Zeitspanne bläht sich das im Hungerzustand flache und runzlige Tierchen prall auf, etwa zum Umfang einer großen leicht ovalen Erbse, indem es seinen mehrzipfligen Mitteldarmsack ganz mit Blut vollpumpt (Fig. 14, T. XXV e). Dieses strömt durch das mit den Cheliceren unter der Haut verankerte Hypostom ein, wobei vom muskulösen Pharynx und wahrscheinlich auch von gewissen Magen-Dilatatoren Pumpbewegungen ausgeführt werden. Unmittelbar nach dem Einstich, und vielleicht auch periodisch während des Saugaktes, wird durch den Stechrüssel Speicheldrüsensekret eingespritzt. Die übrigen Organe der Leibeshöhle, sowie die dort frei zirkulierende Haemolymphe, werden vom sich mächtig ausdehnenden Darmsack gegen die ebenfalls elastisch zurückweichende Körperwand gedrängt. Diese Erhöhung des Binnendrucks gibt wohl auch den Anreiz zur Entleerung der wäßrigklaren Coxalflüssigkeit, welche die Zecke gegen Ende des Saugaktes aus zwei feinen zwischen den Coxen des ersten und zweiten Beinpaares gelegenen Poren ausscheidet (Photo 25, sowie T. XXV e), so daß die Haut um die Einstichstelle herum stark benetzt wird. Dieses Sekret stammt aus dem paarigen Coxalorgan (Fig. 14 und T. XXVI), bestehend aus Drüse und Filterorgan, welches letzteres etwa wie ein entlastendes Ventil die Coxalflüssigkeit aus der Haemolymphe aussondert (LEES, 1946). Es wird sich noch zeigen, daß diesem Vorgang bei der Spirochaetenübertragung große Bedeutung zukommt. Der *Ornithodoros* vermag die Blutmasse, welche im enddarmlosen, mit dem After (bzw. der Rektalampulle, Fig. 14) nicht in Verbindung stehenden Magensack enthalten ist, fast restlos zu assimilieren. Nach etwa drei Wochen bei den Nymphen, 6 Wochen bei den Adulten, ist die Zecke zu einer neuen Mahlzeit bereit, nachdem sie sich zwischendurch (etwa in der Mitte der Verdauungsperiode) gehäutet hat. Sie ist aber sehr genügsam, kann monatelang hungern und, wenn nötig, sogar mit zwei Mahlzeiten pro Jahr auskommen (für weitere Einzelheiten siehe auch Technik S. 336). Ob neben dem Menschen auch mit

ihm kohabitierende Tiere wie Nager, Katzen, Hunde, Schweine als Blutspender in Frage kommen, ist sehr ungewiß. Da das Adhäsionsvermögen von *Ornithodoros* auf dem Wirt gering ist und der Saugakt kurz, könnte er sich am ehesten an wenig bewegliche, neugeborene Nesthocker halten; die kleinen, aktiven Nymphen dürften dabei am erfolgreichsten sein.

Das von *Ornithodoros* bevorzugte Biotop findet sich also in primitiven menschlichen Behausungen, die auf Naturboden errichtet sind, wo sich die Zecke, einige Zentimeter unter der Oberfläche vergraben, die meiste Zeit über aufhält und auch fortpflanzt. Bei der Begattung preßt das Männchen seine Geschlechtsöffnung an die weibliche an und führt einen retortenförmigen Spermatophor ein, der die kompliziert gebauten Samenprodukte (Spermien-tragende Spermiphoren) in die weiblichen Geschlechtsgänge entleert. Das Weibchen kann mehrmals im Jahr (bis etwa dreimal) und zu jeder Jahreszeit zur Eiablage schreiten. Es gibt dann je 30 bis 80 runde Eier von ca. 0,6 mm Durchmesser ab, die frei, d. h. nicht zu einem Gelege verklebt, als orangefarbene, glänzende Perlchen im feinkörnigen Boden liegen (Photo 26). Bei Temperaturen um 25° C schlüpfen nach ca. 10 Tagen die noch sechsbeinigen Larven, um sich gleich darauf, oder höchstens innert weniger Tage, ohne eine Blutmahlzeit aufgenommen zu haben, zum ersten Nymphenstadium zu häuten; beim Schlüpfakt wird das in einer intravertierten Anlage vorbereitete vierte Beinpaar ausgestülpt (Photo 27). Bei regelmäßiger Fütterung — alle Nymphenstadien sind blutsaugend — werden innert minimal 8, meist aber mehr Monaten die restlichen fünf durch Häutungen getrennten, an Größe sukzessive zunehmenden Nymphenstadien bis zur Erreichung des Adultzustandes durchlaufen. Durchsucht man einen Hüttenboden, indem man die oberflächlichste Trockenerde wegkratzt, so kann man ein Durcheinander aller dieser Stadien finden. Bei einem nächtlichen Besuch sieht man besonders junge Zecken auf Nahrungssuche oft zahlreich an den Beinen oder am Rumpf der schlafenden Eingeborenen herumklettern. In gewissen Gegenden Afrikas hat sich die Bevölkerung schon derart an *Ornithodoros* gewöhnt, daß beim Beziehen einer neuen Hütte der Besitzer zuerst einige dieser Zecken im Boden vergräbt, da er sie als eine unerläßliche, zuweilen sogar glückbringende Zugabe zum Haushalt betrachtet.

## T. XXV

## Ornithodoros moubata

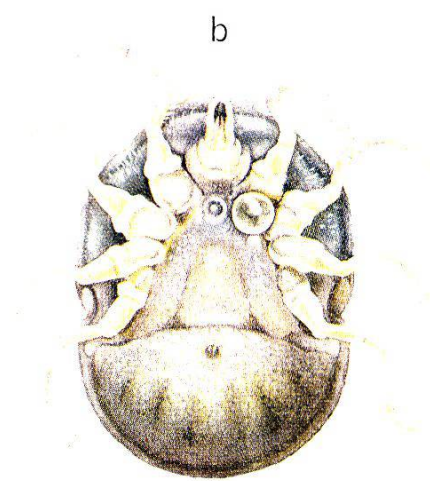
(Murray)

- a Dorsalansicht eines Weibchens  
Vue dorsale d'une femelle  
Dorsal view of a female
- b Ventralansicht eines Männchens. Zwischen der Basis des 1. und 2. linken Beines (im Bild rechts von der Geschlechtsöffnung) tritt ein Tropfen Coxalflüssigkeit aus. Hinter der ventralen Querfalte liegt der After  
Vue ventrale d'un mâle. Entre la base de la première et deuxième patte (à droite de l'orifice sexuel) est émise une goutte de liquide coxal. Derrière le pli transversal est situé l'anüs  
Ventral view of a male. Between the base of the first and second leg (to the right from the sexual orifice) a drop of coxal fluid is extruded. Anus situated behind the transversal, ventral fold
- c Weibliches Capitulum mit dahinterliegender Geschlechtsöffnung  
Capitulum d'une femelle, en arrière l'orifice sexuel  
Capitulum of a female and behind it the sexual orifice
- d Männliches Capitulum mit dahinterliegender Geschlechtsöffnung  
Capitulum d'un mâle, en arrière l'orifice sexuel  
Capitulum of a male and behind it the sexual orifice
- e Zecke auf menschlicher Haut gegen Ende des Saugaktes (Hypostom eingeführt!), während der Abgabe der Coxalflüssigkeit  
Tique se gorgeant sur la peau humaine (l'hypostome est introduit!) émet vers la fin du repas du liquide coxal  
Tick sucking on human skin (hypostome introduced!) extrudes coxal fluid at the end of the blood meal

a



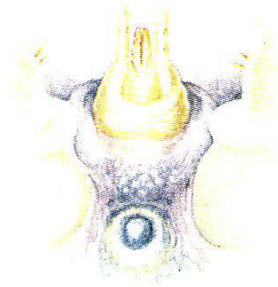
b



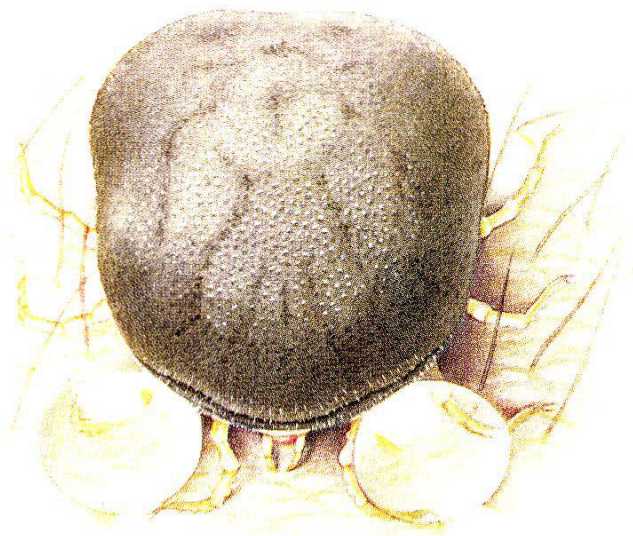
c



d



e





## 2. *Borrelia duttoni*

Alle Versuche, die verschiedenen Rückfallfieber erregenden Borrelien morphologisch in Arten zu sondern, haben auf die Dauer fehlgeschlagen. Wir möchten uns deshalb hier gar nicht auf diese Subtilitäten der Spezialisten einlassen, sondern lediglich *Borrelia duttoni* schildern, so wie sie sich im Warmblüter einerseits, in der Zecke andererseits darstellt.

In der Blutbahn des Warmblüters wie auch in der Zecke können die Erreger sehr verschieden lang sein, je nachdem es sich um ein «ausgewachsenes» Individuum handelt, oder um einen soeben aus einer Teilung hervorgegangenen kurzen Partner, oder auch um eine der häufigen im Auswachsen begriffenen Zwischenformen. Maximal werden 20 bis 25  $\mu$  gemessen, was etwa dem 4- bis 5-fachen Durchmesser eines roten Blutkörperchens entspricht. Die «Blutspirochaeten» sind etwa doppelt so dick wie die viel schlanker wirkenden «Zeckenspirochaeten» (Photo 29 a, b), ihre Windungen sind etwas weniger eng und zeigen bei Dunkelfeldbeobachtung vielfach eine Doppelkontur. Außer mit den typischen Zapfenzieher-Bewegungen winden sie sich zeitweise auch nach Art einer Mikrofilarie zwischen den Blutkörperchen hindurch, denn sie sind flexibler als die Zeckenspirochaeten. Die relative Starrheit dieser letzteren erklärt vielleicht auch ihr gutes Penetrationsvermögen, wenn sie sich z. B. unter ständigen Drehungen durch die Zeckenorgane hindurchschrauben. Jede Form kann sich in beiden Richtungen bewegen, d. h. es gibt am Körper der *Borrelia* scheinbar keinen speziellen Vorder- und Hinterpol. Wir möchten hier nicht näher auf neuere Resultate eingehen, die mit dem Elektronenmikroskop über die Spirochaeten-Morphologie erhalten worden sind, da sie nicht direkt *B. duttoni* gelten (HAMPP, SCOTT und WYKOFF 1948, BABUDIERI 1952).

Die einzige Vermehrungsart ist die Querteilung. Ein Zerfall in Granula, die sich wieder zu Spirochaeten zu regenerieren vermöchten (S. 320 f.), kommt, wie BURGDORFER (1951) überzeugend nachgewiesen hat, nicht vor. Sowohl im Blut wie in der Arthropoden-Haemolymphe können Querteilungen häufig beobachtet werden. Sie beginnen meist gegen die Mitte des Spirochaetenleibes zu (höchstens zwei Windungen davon entfernt), wo sich zunächst eine Einschnürung in der äußeren Plasmahülle zeigt (Photo 28). Durch zunehmendes Zurückweichen des Plasmas wird der Zentralfaden mehr und mehr entblößt. Unter zerrenden und knickenden Bewegungen zieht sich sodann auch dieser immer dünner aus und reißt schließlich entzwei. Die entstandenen beiden

Teilstücke haben die Fähigkeit, wieder auszuwachsen. Neben einfachen kommen seltener auch multiple Querteilungen vor.

Im peripheren Blut eines mit *B. duttoni* infizierten Menschen sind — im Gegensatz z. B. zu *B. recurrentis* — Erreger nicht in besonders großer Zahl vorhanden und können deshalb auf Ausstrichen nicht in allen Fällen oder doch nur spärlich nachgewiesen werden. Die Inkubationszeit beim Menschen beträgt 10 Tage.

### 3. Die Übertragung von *Borrelia duttoni* durch *Ornithodoros moubata*

(Unter Einschluß der genitalen Übertragung)

Wie dies für die meisten Infektionskrankheiten gilt, so wissen wir nichts über die historische oder praehistorische Aetiologie des afrikanischen Rückfallfiebers. Einmal ist schon unbekannt, wie *O. moubata* überhaupt zu einer «Hauszecke» geworden ist, denn es muß sich ja um einen sekundären Zustand handeln. Da man, wie erwähnt, *O. moubata* auch schon in Höhlen von kleinerem Buschwild angetroffen hat (S. 321), könnte daraus ein Hinweis auf das frühere Freiland-Biotop abgeleitet werden. Von dort hätte die Zecke zum Beispiel durch Jäger auf Wild in die Behausungen eingeschleppt werden können, wie man in der Tat ja schon *Ornithodori* auf erlegten Warzenschweinen entdeckt hat (WALTON 1953). Eine Adaptation von dermaßen in Hütten angesiedelten Zecken auf den Menschen läge durchaus im Bereiche des Möglichen. Um nun die Adaptation der *B. duttoni* auf *Ornithodoros* und von ihm wieder auf den Menschen zu verstehen, ließe sich die obige Spekulation weiter treiben. Man müßte etwa von der Annahme ausgehen, daß solches Kleinwild gleichzeitig auch der ursprüngliche Wirt von *B. duttoni* gewesen wäre, wofür jetzt allerdings noch jeglicher Hinweis fehlt. Bis heute hat noch kein Haus- und kein Wildtier als Reservoir dieses Erregers erkannt werden können, auch eingehende diesbezügliche Untersuchungen an Ratten (HEISCH, 1950, sowie GEIGY und MOOSER, 1954, unveröffentlicht) sind ergebnislos verlaufen.

Jedenfalls ist die Adaptation von *B. duttoni* an *O. moubata*, wie der sozusagen in allen Einzelheiten bekannte Übertragungsmodus zeigt, eine vollkommene. Wir finden den Weg, den die Spirochaeten im Zeckenkörper nehmen, in vier Schemata auf T. XXVI aufgezeichnet, wobei wir uns im besonderen auf die

Untersuchungen von BURGDORFER (1951) an insgesamt ca. 3000 Zecken stützen. Wenn ein *Ornithodoros* spirochaetenhaltiges Blut in den Mitteldarmsack aufnimmt, so degeneriert ein Teil der Erreger, während die anderen erhalten bleiben, und zwar sind es besonders die peripher gelegenen, die sich nun der Darmwand zuwenden und dank lebhafter Spiralbewegungen nach und nach durch diese hindurch in die Leibeshöhle vordringen. Dort treten sie in die Haemolymph ein, welche sämtliche inneren Organe bespült, und beginnen sich durch Teilung zu vermehren, während weitere Spirochaeten aus dem Darminnern nachrücken. Die Haemolymph ist die erste, aber nicht die einzige Sammelstelle der Borrelien, denn jetzt beginnen verschiedene Organe ihre Anziehungskraft auf sie auszuüben. So das Zentralganglion, die beiden Speicheldrüsen, Coxalorgane und MALPIGHI'schen Gefäße und der Genitalapparat in beiden Geschlechtern, wo nun am 5. oder 6. Infektionstag die Spirochaeten auch aktiv eindringen und sich vermehren. Alle hier nicht genannten Zeckenorgane (wie Muskeln, Rektalam-pulle usw.) sind für die Borrelien nicht rezeptiv, nur drei stehen direkt bzw. indirekt im Dienst der Übertragung: die Speicheldrüsen und die Coxalorgane einerseits und der weibliche Geschlechtsapparat andererseits.

Mit dem Speichel, der, wie S. 322 beschrieben, beim Saugakt abgegeben wird, werden auch Spirochaeten in die Blutbahn des Warmblüters eingeschwemmt. Desgleichen werden solche mit der Coxalflüssigkeit auf die Haut ausgeschüttet und können durch den Einstichkanal ebenfalls ins Wirtsblut gelangen, sobald der Stechrüssel zurückgezogen wird. Es ist zudem durch Versuche an Mäusen und gewissen Beobachtungen beim Menschen erwiesen, daß ein außergewöhnliches Penetrationsvermögen die Borrelien befähigt, direkt die intakte Haut zu durchdringen und auf diesem Wege das Blut zu erreichen. Eine einmal infizierte Zecke kann zeitlebens Spirochaeten abgeben, denn in der Haemolymph und den verschiedenen Organen geht die Vermehrung des Erregers weiter und wird durch jede Blutmahlzeit neu stimuliert (S. 338 f.). Bei einem hohen Infektionsalter von vielen Monaten kann allerdings beobachtet werden, daß ein Teil der Borrelien im Zeckenkörper eingeht und daß dann z. B. in der Coxalflüssigkeit Spirochaeten-«Leichen» ausgeschieden werden. Es ist auch bemerkenswert, daß die Nymphen und jungen Adultzecken vornehmlich über die Speicheldrüse und weniger via Coxalorgan infizieren, während die Rezeptivität des ersteren Organs bei älteren Zecken abnimmt, um mehr und mehr an das Coxalorgan überzugehen. Jungzecken sind ganz allgemein infektiöser als Altzecken.

Im Gegensatz zu allen andern Übertragungsarten, die bisher in



diesem Buch zur Sprache gekommen sind, bringt die nun für *B. duttoni* zu schildernde ein seltenes Novum, nämlich die g e n i t a l e Ü b e r t r a g u n g<sup>1</sup>. Wir werden sie in etwas anderer Form beim Tsutsugamushi-Fieber wieder antreffen (S. 360). Unter genitaler Übertragung versteht man die Weitergabe eines Erregers durch die Geschlechtszellen auf die nächste Generation. Da bei *O. moubata*, wie bereits erwähnt, sowohl die weiblichen als die männlichen Geschlechtsorgane für Spirochaeten rezeptiv sind, lassen sich theoretisch zwei Möglichkeiten erwägen: 1. Das Eindringen der Borrelien in die Eier, was die Infektion der Nachkommenschaft zur Folge hätte. 2. Das Eindringen der Spirochaeten in die männlichen Geschlechtsprodukte (Spermatophor, Spermiphoren siehe S. 323) und durch diese ihre Übertragung beim Coitus auf ein reines Weibchen, dessen Eier bzw. Nachkommen damit infiziert würden. Beide Möglichkeiten sind eingehend experimentell geprüft worden (GEIGY, WAGNER und AESCHLIMANN, 1954), und

<sup>1</sup> Man spricht etwa auch von «erblicher» Übertragung (transmission héréditaire), aber es dürfte richtiger sein, diesen Ausdruck für rein genetische Vorgänge zu reservieren.

Fig. 14

Situs eines Weibchens von *Ornithodoros moubata*  
(nach Burgdorfer)

Anatomie d'une femelle d'*Ornithodoros moubata*

Anatomy of a Female *Ornithodoros moubata*

Ge	Géné'sches Organ Organe de Géné Géné's organ	Ov	Ovar Ovaire Ovary
Oe	Oesophagus	Od	Oviduct Oviducte
Ms	Magensack mit Blindsäcken Estomac avec diverticules Stomach with diverticula	U	Uterus
Ce	Zentralganglion Ganglion central Central ganglion	V	Vagina Vagin
Sp	Speicheldrüse Glande salivaire Salivary gland	R	Rektalampulle Ampoule rectale Rectal ampulla
Co	Coxalorgan Organe coxal Coxal organ	Mp	Malpighi'sche Gefäße Tubes de Malpighi Malpighian tubes

Phot. 25

25. *O. moubata*:

Ventralansicht, Abgabe der Coxalflüssigkeit

Vu par la face ventrale en train d'émettre le liquide coxal

Ventral view: secretion of coxal fluid

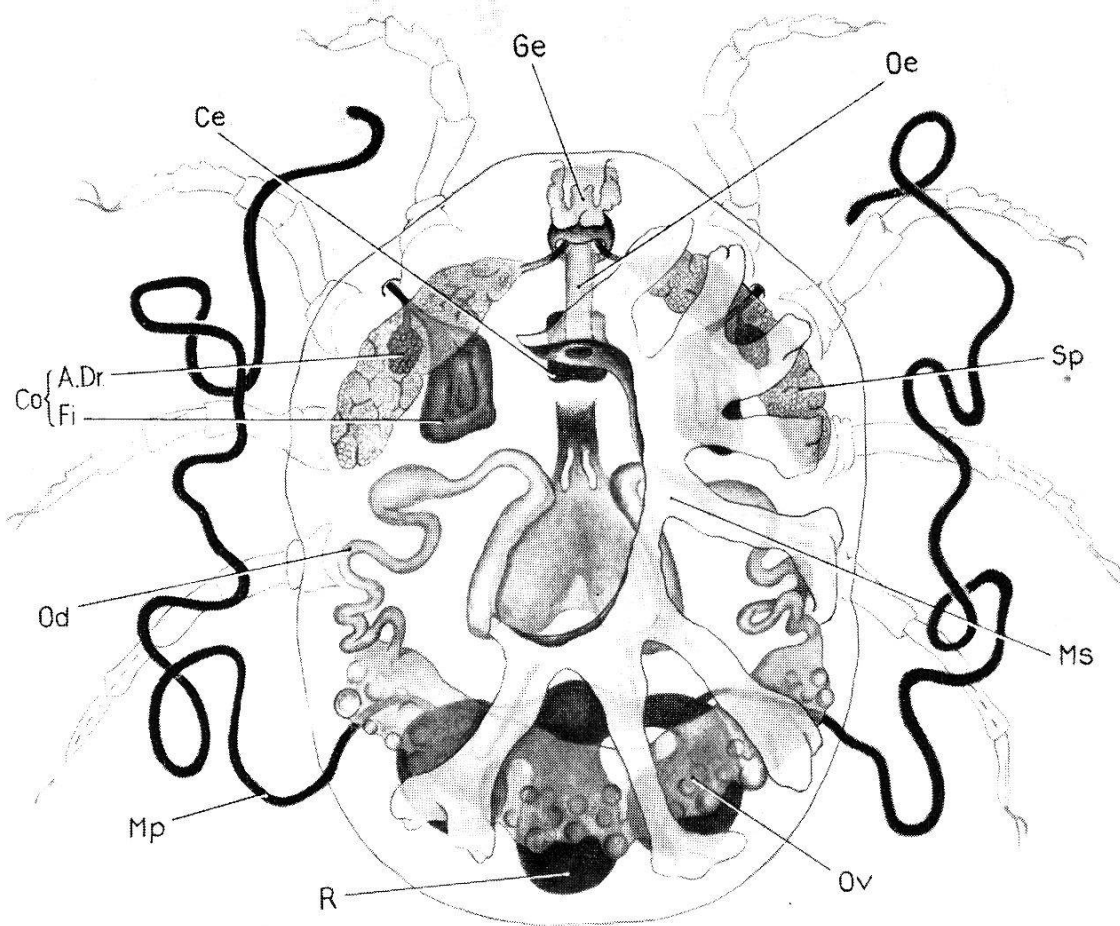
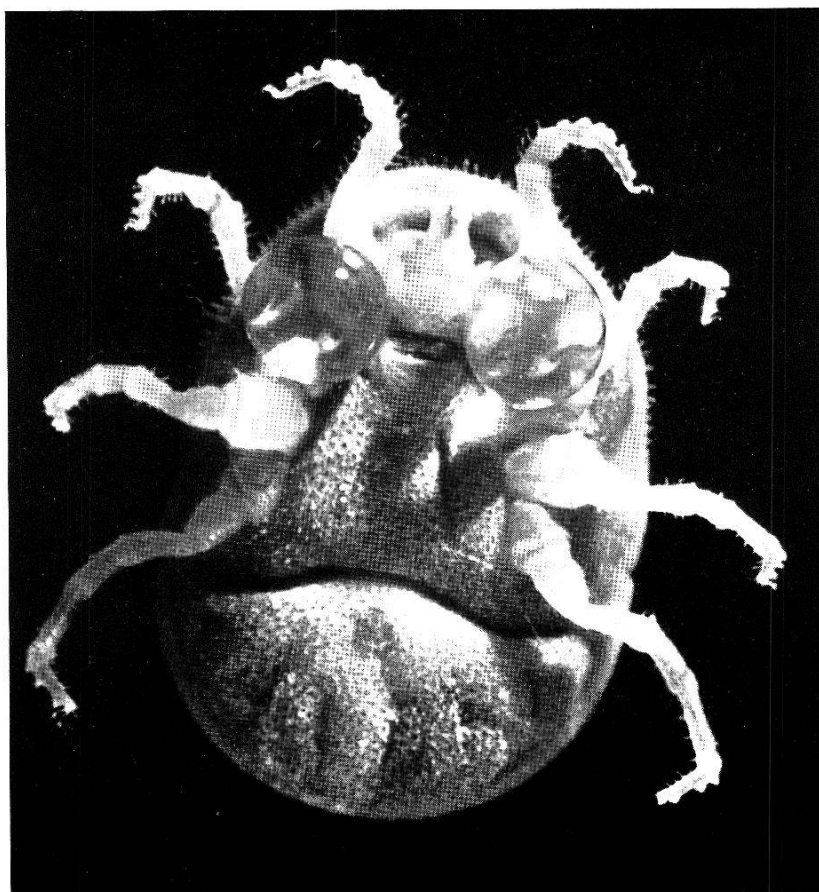


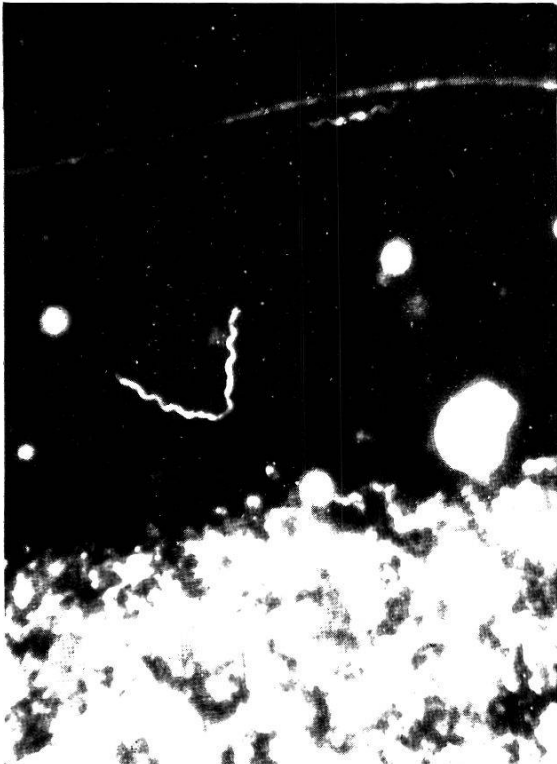
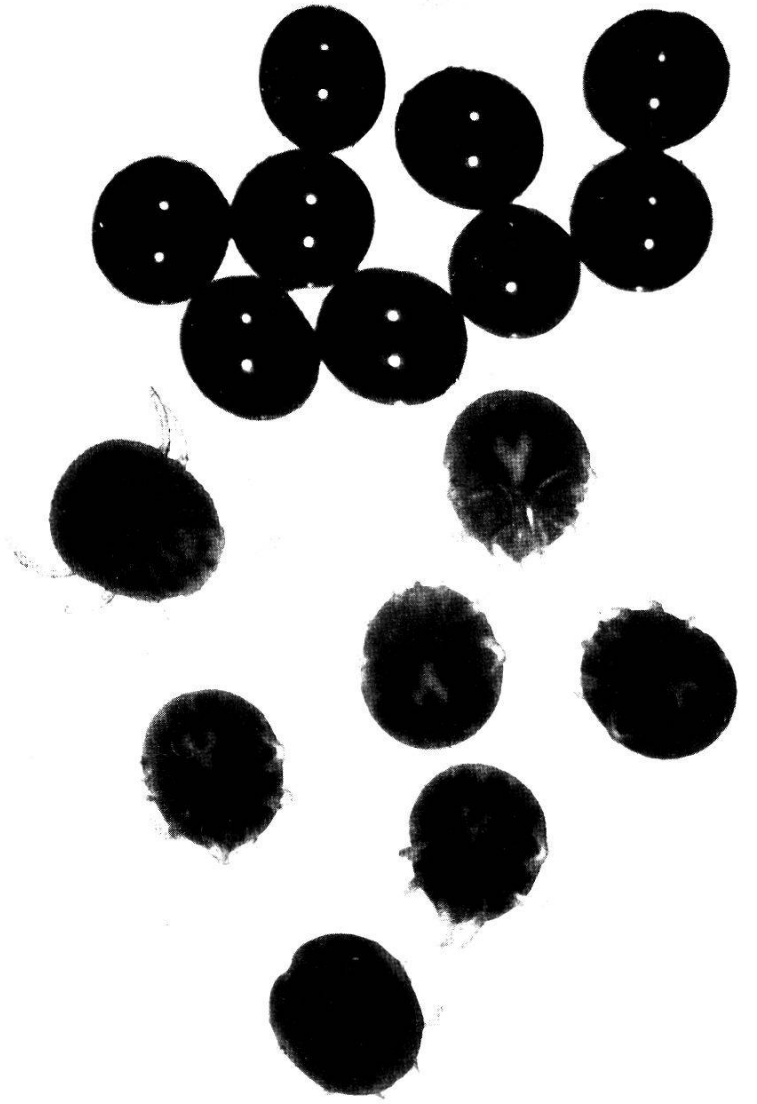
Fig. 14



Phot. 25 (Vergrößerung ca. 9×)



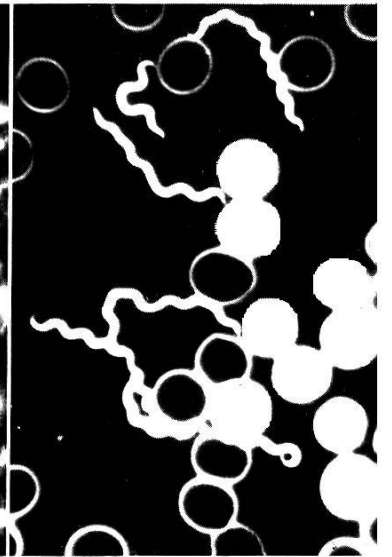
26



28



29a



29b

Vergrößerung: 26. ca. 6×  
27. ca. 20×  
28. bis 29 b. ca. 1000×

es sei gleich vorweggenommen, daß die zweite nicht bestätigt worden ist. Dagegen ist die transovariable Übertragung, d. h. die Infektion der im Eierstock reifenden weiblichen Geschlechtsprodukte nachgewiesen (Photo 28). Nach der Ovulation werden diese infizierten Eier normal befruchtet und abgelegt; die im Dotter enthaltenen Spirochaeten aber dringen später in die Organe des sich heranbildenden Embryos ein, und 40 bis 60% aller Nachkommen eines infizierten Weibchens erweisen sich schon vom Schlüpfmoment an als infektiös.

#### 4. Vergleich zwischen dem Zecken- und dem Läuserückfallfieber

*Borrelia recurrentis* (syn. *obermeieri*), der Erreger des im Mittelmeergebiet und im Nahen Orient vorkommenden Rückfallfiebers, der morphologisch von *B. duttoni* nicht zu unterscheiden ist, wird ausschließlich durch die Laus (*Pediculus vestimenti*, wohl auch

---

Phot. 26—29

26. *O. moubata*:

Weibchen bei der Eiablage  
Femelle en train de pondre  
Female, depositing eggs

27. *O. moubata*:

Eier, schlüpfende sechsbeinige Larven und jüngste achtbeinige Nymphen  
Œufs, larves hexapodes et jeunes nymphes octopodes  
Eggs, hatching 6-legged larvae and youngest 8-legged nymphs

28. *B. duttoni*:

Einzelspirochaete und Teilungsform in der Rinde eines unreifen Zeckeneies  
Spirochète isolé et une forme en division dans le cortex d'un œuf non fécondé de tique  
Single spirochete and dividing form in the cortex of an immature egg

29. *B. duttoni*:

- |   |  |
|---|--|
| a) im Zeckengewebe<br>dans les tissus de la tique<br>in tick tissue | b) in Mäuseblut<br>dans le sang d'une souris<br>in mouse blood |
|---|--|

Phot. 25, 28 mit Genehmigung von  
avec autorisation de  
by courtesy of

W. Burgdorfer  
(Acta Tropica 1951)

*P. capitis*) übertragen. Der Weg des Erregers im Überträger gestaltet sich wesentlich einfacher als derjenige von *B. duttoni* in *O. moubata*, indem sich *B. recurrentis* nach Durchdringen der Darmwand in der Haemolymphe des Insekts lokalisiert und rein intracoelomal vermehrt, ohne irgendein Organ zu besiedeln. Merkwürdig und unerklärlich ist einzig die sog. «negative Phase», welche *B. recurrentis* nach unabhängigen Feststellungen dreier Autoren-Gruppen (ED. SERGENT 1908 und 1914, NICOLLE 1926, BALTAZARD 1949 und Mitarbeiter) durchlaufen soll — während andere Autoren dies leugnen —, und zwar etwa 24 Stunden nachdem sie aus dem Darm in die Haemolymphe vorgedrungen ist. Die Spirochaeten, die eben noch in großer Zahl nachzuweisen waren, werden während 6 bis 8 Tagen unsichtbar, wobei sich aber Aufschwemmungen solcher Läuse durchaus virulent zeigen. Nach dieser negativen Phase sollen die Borrelien wiederum in der Läusehaemolymphe erscheinen, zuerst als kurze «metacyclische Formen». Da bei *Pediculus* weder die Speicheldrüsen noch andere Organe befallen werden, kann die Übertragung auf den Menschen nur durch Zerdrücken der Laus und Einkratzen in die Haut erfolgen (vgl. Flecktyphus, S. 307).

Was das Verhalten von *B. recurrentis* im Warmblüter anbelangt, so folgen wir den Angaben von BALTAZARD (1949 und 1954). Er hat in Iran im Jahr 1947 anlässlich einer Pandemie einen Stamm von *B. recurrentis* vom Menschen isoliert und jahrelang am PASTEUR-Institut in Teheran gehalten. Dieser Stamm ließ sich im Vergleich zu *B. duttoni* folgendermaßen charakterisieren: Er zeigte schwache Pathogenität für Maus und Ratte (*B. duttoni* = starke), keine Pathogenität für Meerschweinchen und Kaninchen (*B. duttoni* = ebenfalls keine), dagegen hohe Pathogenität für alle diese Nager, wenn es sich um neugeborene Individuen handelte (*B. duttoni* = soweit untersucht ebenfalls, außer für neugeborene Meerschweinchen, auf denen *B. duttoni* nicht angehen soll). Der Stamm von Teheran ist auf neugeborenen, nicht über 4 Tage alten Kaninchen gehalten worden. Er zeigte für den Affen etwa dieselbe Pathogenität wie für neugeborene Nager (ähnlich *B. duttoni*). Für den Menschen war er stark pathogen: Inkubationszeit 2 bis 10 Tage, d. h. oft kürzer als bei *B. duttoni*; heftige und langandauernde Fieberanfälle; mehr Spirochaeten im Blut als bei *B. duttoni*.

Nachdem man schon immer zwischen den beiden morphologisch nicht zu diagnostizierenden, sondern vor allem bezüglich ihres Überträgers und ihrer geographischen Verbreitung differierenden Rückfallfieber-Erreger *B. duttoni* und *recurrentis* Affinitäten, vielleicht phylogenetischer Art, vermutet hat, sind in letzter Zeit recht interessante Beobachtungen in dieser Richtung gemacht worden.

## T. XXVI

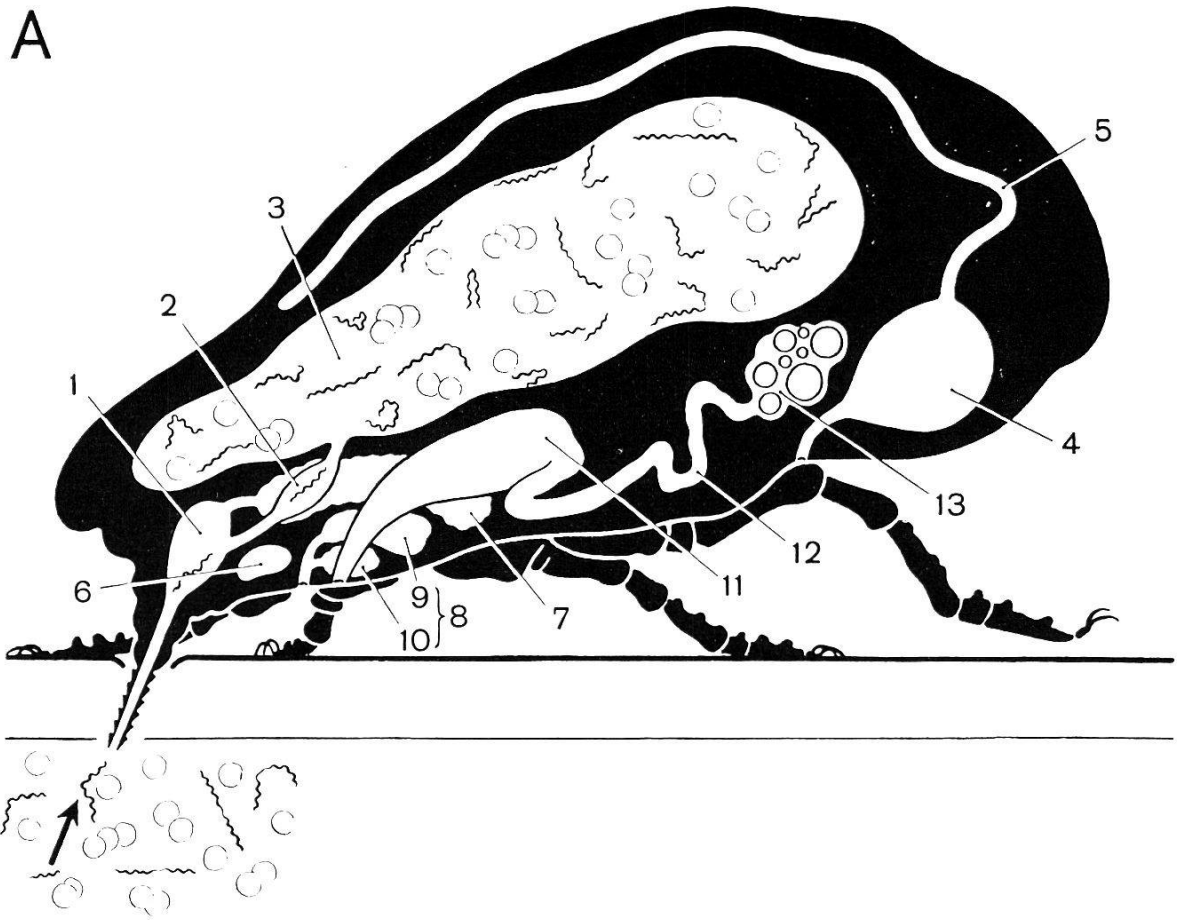
## Schema der Übertragung des afrikanischen Rückfallfiebers

## Diagramme montrant la transmission de la fièvre récurrente

## Diagram Showing the Transmission of Relapsing Fever

(Modif. Burgdorfer)

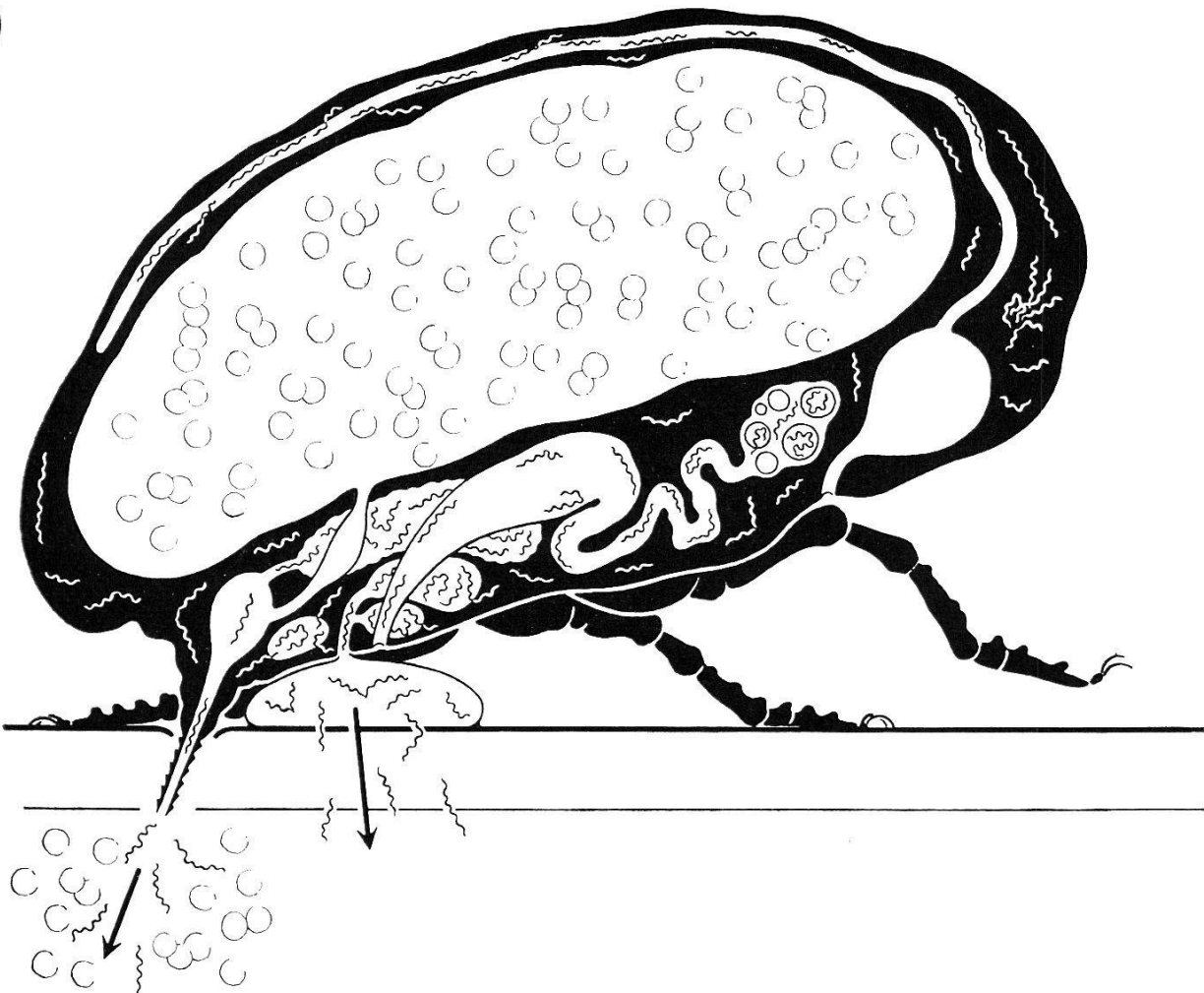
- A Zecke nimmt mit *Borrelia duttoni* infiziertes Blut auf  
 La tique se gorge de sang infecté de *Borrelia duttoni*  
 Tick sucking blood infected with *Borrelia duttoni*
- 1 Pharynx
  - 2 Oesophagus
  - 3 Mitteldarm — Intestin moyen — Midgut
  - 4 Rektalampulle — Rectum
  - 5 Malpighi'sche Gefäße — Tubes de Malpighi — Malpighian tubes
  - 6 Zentralganglion — Ganglion central — Central ganglion
  - 7 Speicheldrüse — Glande salivaire — Salivary gland
  - 8—10 Coxalorgan, bestehend aus dem Filterorgan (9) und der Drüse (10) —  
 Organe coxal, dont une partie fonctionne comme filtre (9), l'autre comme  
 glande (10) — Coxal organ, consisting of filter organ (9) and gland (10)
  - 11 Uterus                      12 Oviduct                      13 Ovarium
- B Einige Zeit nach dem Saugakt sind die Spirochaeten durch die Darmwand  
 in die Haemolymph vorgeedrungen  
 Quelque temps après l'absorption du repas sanguin les spirochètes ont  
 pénétré à travers la paroi intestinale jusque dans l'hémolymph  
 Some time after the blood meal the spirochaetes penetrate the gut wall and  
 invade the haemolymph
- C Eindringen der Spirochaeten in die Organe, Vermehrung daselbst sowie in  
 der Haemolymph  
 Les spirochètes envahissent les organes de la tique et s'y multiplient aussi  
 bien que dans l'hémolymph  
 Spirochaetes invading the organs, multiplying in them as well as in the  
 haemolymph.
- D Infizierte Zecke während einer Blutmahlzeit auf uninfiziertem Warmblüter.  
 Aus den infizierten Speicheldrüsen werden Spirochaeten direkt in die Blut-  
 bahn abgegeben. Das Coxalorgan scheidet infizierte Coxalflüssigkeit aus,  
 und die darin enthaltenen Spirochaeten können direkt durch die Haut ein-  
 dringen  
 Tique infectée se gorgeant sur un mammifère non infecté. Les glandes sali-  
 vaires émettent les spirochètes directement dans le sang. L'organe coxal  
 sécrète du liquide infecté dont les spirochètes peuvent passer directement  
 à travers la peau  
 Infected tick feeding on an uninfected warm-blooded animal. Spirochaetes  
 are transmitted from the infected salivary glands directly into the blood.  
 The coxal organ secretes infected coxal fluid. The spirochaetes in this  
 fluid can penetrate the skin directly



C



D





Während es trotz zahlreichen Versuchen (BALTAZARD u. a.) nie gelungen ist, *B. recurrentis* durch *O. moubata* oder andere Argasiden zu übertragen, entdeckt man für *B. duttoni* folgenden neuen Tatbestand. HEISCH und GARNHAM untersuchten 1948 in einem Verbreitungsgebiet des afrikanischen Rückfallfiebers in Kenya kranke Eingeborene und fanden in deren Hütten nicht nur entsprechend infizierte Zecken, sondern auf den Patienten Kleiderläuse (*Pediculus vestimenti*)<sup>1</sup>, die ebenfalls mit *B. duttoni* infiziert waren. Derselbe Erreger also — in dieser eigenartigen Hüttengemeinschaft — auf dem Menschen, auf seinem angestammten und einem bisher ungewohnten (oder noch nicht entdeckten) Überträger, und zwar ausgerechnet auf der Laus, die normalerweise *B. recurrentis* überträgt! 1953 ist es MOOSER und WEYER in Ergänzung dieses interessanten Fundes gelungen, *P. vestimenti* künstlich rectal und intra-coelomal, sowie auch durch Fütterung auf kranken Mäusen mit *B. duttoni* zu infizieren. Die Spirochaeten durchwanderten die Darmwand, vermehrten sich aktiv in der ihnen offenbar ebenso gut zusagenden Haemolymphe und konnten während 20 direkten Passagen in der Laus gehalten und dann wieder ohne Schwierigkeiten auf *O. moubata* rückinokuliert werden. Es ergibt sich somit die interessante Tatsache, daß sich *B. duttoni* natürlich und experimentell in der Laus entwickeln kann und daß die Laus zweifellos neben dem Ornithodoros als Überträger in Frage kommt, wenn auch nur als ein solcher zweiter Ordnung. Damit ist vielleicht eine erste Brücke geschlagen vom afrikanischen zum mediterranen Rückfallfieber.

Ohne auf die vielen Fragen, die sich hier noch stellen, eingehen und weiteren Untersuchungen, die sich aufdrängen, vorgreifen zu wollen, scheint doch durch diesen Tatbestand die Annahme phylogenetischer Zusammenhänge zwischen den beiden Rückfallfieber-Formen neue Stützen erhalten zu haben. Wie dies schon bei den Trypanosomen der *brucei*-Gruppe erörtert wurde, wo sich eine phylogenetische Entwicklung von *T. brucei* über *T. rhodesiense* zu *T. gambiense*, mit immer stärkerer Spezialisierung auf den menschlichen Wirt, abzuzeichnen scheint (S. 232 ff.), so könnte man auch hier z. B. an eine Ableitung von *B. recurrentis* aus *B. duttoni* denken.

---

<sup>1</sup> Auch auf einer Affenlaus (*Pedicinus longiceps*) kann sich nach HEISCH (1950) *B. duttoni* metacyclisch entwickeln.

## 5. Technik zum Studium des Zeckenrückfallfiebers

### HALTUNG UND PRÄPARATION VON ORNITHODORUS MOUBATA

#### a) Materialbeschaffung

In primitiven Behausungen mit Naturboden (S. 323) — vornehmlich in Rückfallfieber-Gebieten — die oberste Erdschicht sorgfältig wegkratzen, besonders in den Ecken, evtl. unter Geräten und gegen die Feuerstelle zu. Die Zecken aller Stadien sitzen nicht nur im lockeren, sondern zuweilen auch in ziemlich festgestampftem Boden, wie Rosinen im Kuchen. Sie heben sich in ihrer Farbe kaum von der Umgebung ab, und man muß deshalb mit einer guten Handlampe arbeiten und aufmerksam beobachten, um besonders auch die nur wenige Millimeter großen Nymphen zu entdecken. Nach Einbruch der Dunkelheit werden die Zecken in bewohnten Hütten aktiv und können am Boden, auf den Schlafmatten und den Menschen selbst herumlaufend gefunden werden. Sie klettern weniger den Wänden entlang, höchstens wenn sie an deren Basis mit Staub gefüllte Ritzen finden, wo sie sich verkriechen können. Auch in Höhlen und Wohnröhren von Kleinwild, wie Erdferkeln, Warzen- und Stachelschweinen, sollen sie angetroffen werden (S. 321, 326), doch ist *O. moubata* in erster Linie eine Hauszecke.

Die Zecken werden am besten mit einer Pinzette erfaßt und in gutschließende, mit feinen Ventilationsöffnungen versehene Gefäße auf ein leicht zerknülltes Fließ- oder Zeitungspapier gesetzt, in dessen Falten sie sich gerne verkriechen. Behälter nicht der Sonne aussetzen. Transport in Erde ist weniger günstig, da die jungen Stadien und Eier durch herumrollende spitze Sandkörner leicht verletzt werden können; füllt man aber das Gefäß bis zum Deckel mit Erde, so können die Tiere ersticken.

Auf Filterpapier in leichten Aluminiumkapseln ist auch Lufttransport auf langen Strecken ohne weiteres möglich, da die Zecken ja von Ernährung praktisch unabhängig sind.

Da stets ein gewisser Prozentsatz der Zecken infiziert sein kann, muß man beim Manipulieren darauf achten, daß man sich die Hände nicht mit Coxalflüssigkeit beschmutzt, denn die Spirochaeten können auch durch die intakte Haut eindringen (S. 327). Das ist mit ein Grund, das Halten auf Filterpapier zu empfehlen, denn dadurch wird die für den Menschen gefährliche Coxalflüssigkeit und die den Zecken nicht zuträgliche Feuchtigkeit aufgesogen.

#### b) Zucht

Zur Zucht werden 80 mm lange und 20 mm weite Glasröhrchen verwendet, die man mit modifizierten «Serumstopfen» verschließt. Jeder dieser Gummistopfen wird mit einer Öffnung von 10 mm Ø versehen, um einen freien Gasaustausch zu ermöglichen. Diese wird mit feinmaschiger Gaze bespannt, damit auch die kleinsten Larven nicht entweichen können (besonders wichtig bei infizierten Individuen!). Jeder Tube wird als Unterlage für die Zecken ein Streifen Filtrierpapier beigegeben, welcher gleichzeitig die nach dem Saugakt abgegebenen Exkrete und Coxalflüssigkeit aufsaugen kann.

Pro Zuchtglas können rund 15 adulte Zecken — 10 Weibchen und 5 Männchen — oder je nach Alter 20 bis 200 Nymphen angesetzt werden. Die Eier werden mit Vorteil vor dem Schlüpfen der jungen Larven gesondert untergebracht, und zwar bis zu 500 pro Tube.

Die optimalen Bedingungen zum Züchten (auch für die Entwicklung allfälliger in den Zecken enthaltener Borrelien) liegen bei einer Temperatur von 30° C und einer RLF von 70—85%; für die sehr empfindlichen Eier darf die RLF nie unter 60% absinken. Die Zeckentuben werden zweckmäßig in einer feuchten Kammer (z. B. Exsikkator-Gefäß) untergebracht, wo man bei 30° C durch eine Schicht heiß gesättigter Ammoniumchloridlösung die gewünschte konstante Feuchtigkeit erhält. Bei Zimmertemperaturen bis zu maximal 22° C können Zecken auch ohne feuchte Kammer gehalten werden.

Das Füttern von Zuchtzecken geschieht am besten auf Kaninchen. 40 Adultzecken<sup>1</sup> oder entsprechend mehr jüngere Stadien können gleichzeitig in einem mit Gaze an der Oberseite abgeschlossenen Metallrahmen (Höhe 3,5 cm, 6 × 8 cm) gefüttert werden. Das Kaninchen wird in Rückenlage aufgespannt, der Kopf in einem Ringhalter befestigt und das Tier am Bauch sorgfältig geschnitten. Auf Kaninchen saugen sich etwa 95% der Zecken innert einer Stunde voll. Die Fütterung kann auch auf neugeborenen Ratten erfolgen: man gibt mehrere junge Ratten mit den Zecken zusammen in eine kleine, zu einem Drittel mit Sand gefüllte Schale (pro Ratte rechnet man etwa 5—6 Adultzecken). Nach ungefähr 12 Stunden haben sich hier bis zu 60% der Zecken vollgesaugt. Die aufgenommene Blutmenge ist jedoch immer geringer als bei Fütterung auf Kaninchen.

Entwicklung und Reproduktionsgeschwindigkeit sind weitgehend von der Ernährung abhängig. Um Zecken über längere Zeit zu halten, genügen 4—5 Fütterungen pro Jahr. Möchte man dagegen eine Zucht aufbauen oder forcieren, muß viel häufiger gefüttert werden: das Intervall kann bei den Zeckenstadien I—IV auf 4—5 Wochen abgekürzt werden; von Stadium V an muß mindestens 6 Wochen gewartet werden.

Bei adulten Weibchen kann zu jeder Jahreszeit durch Blutmahlzeiten die Eiablage angeregt werden, da Eireifung und Ovulation von der Ernährung abhängen.

Will man, von unbekanntem Zeckenmaterial ausgehend, eine reine, d. h. spirochaetenfreie Zucht aufbauen, wie sie für einwandfreie diagnostische und Übertragungs-Versuche unentbehrlich ist, so isoliert man einzelne Weibchen und läßt sie mehrmals Eier legen. Daraufhin wird jedes Weibchen seziiert und auf Spirochaetenbefall kontrolliert (S. 338). Bei negativem Befund kann die Nachkommenschaft der Zucht einverleibt werden.

### c) Konservierung der Zecken

Trockenkonservierung ist hier nicht erforderlich, da alle einschlägigen Bestimmungsmerkmale bei Feuchtkonservierung in Formol (4%) oder einem Gemisch von Glycerin und Alkohol (85%) 1:10 erhalten bleiben. Für histologische Weiterverarbeitung eignet sich Fixierung nach DUBOSCQ: die Zecken werden mit einer Nadel angestochen, damit die Fixierflüssigkeit gut eindringen kann.

### d) Herstellen von Zeckenpräparaten

Von ganzen Zecken können (vgl. Reduviiden S. 192) für Demonstrationszwecke einfache Dauerpräparate angefertigt werden: lebende Zecken — mög-

<sup>1</sup> Werden mehr als 40 adulte Zecken angesetzt, so geht das Kaninchen an der Wirkung der Zecken-Toxine zugrunde. Will man ein Kaninchen nur einmal zur Fütterung verwenden, so können mehrere hundert Zecken gleichzeitig gefüttert werden. Bei Ansetzen von ca. 40 Zecken kann das Kaninchen mit Intervallen von etwa 3 Wochen immer wieder verwendet werden.

lichst Hungertiere — werden zwischen zwei Objektträger eingeklemmt und in absoluten Alkohol getaucht. Nach einer halben Stunde werden die Zecken herausgenommen und nach völligem Trocknen auf einem Leukoplaststreifen von etwas weniger als Objektträger-Breite in der gewünschten Lage angeordnet; sodann wird dieser sorgfältig auf einen Objektträger aufgeklebt; die der Glasseite zugekehrten Hälften der Zecken können nun bei Vergrößerung betrachtet werden.

## METHODEN ZUR DARSTELLUNG VON *BORRELIA DUTTONI*

### A. Bei Mensch und Wirbeltier

#### a) *B. duttoni* im peripheren Blut

Die Spirochaeten sind im allgemeinen bei Kleinkindern häufiger anzutreffen als bei Erwachsenen; auch soll *B. duttoni* im peripheren Blut spärlicher vorhanden sein als *B. obermeieri (recurrentis)*. Für diesen Unterschied mag z. T. allerdings auch die Abwehrlage (Immunität) der befallenen Menschen in endemischen Gebieten maßgebend sein. Die größte Sicherheit in der Diagnose erreicht man in Nativpräparaten unter Verwendung eines Dunkelfeldkondensators, da die Erreger, auch wenn sie spärlich sind, dank ihrer Beweglichkeit fast unfehlbar entdeckt werden.

#### Nativpräparat.

Citratblut von Mensch oder Versuchstier wird im Dunkelfeld untersucht, wo Spirochaeten schon mit einer 50-fachen Ölimmersion leicht gefunden werden können. Die Spirochaeten können dabei, speziell für Auszählungen und Mikrophotographie, durch Zusatz von Thedanblau (Rezepte S. 403) immobilisiert werden. Das Auszählen aller Formen innert einer Zeiteinheit, z. B. 15 Minuten, ergibt einen Anhaltspunkt für den jeweiligen Infektionsgrad.

#### Ausstrich und dicker Tropfen.

Herstellung und Färben nach GIEMSA wie üblich (Rezepte S. 385 ff. und 400). Falls kein Dunkelfeld zur Verfügung steht, erweist sich die Tuschemethode nach BURRI als vorteilhaft (Rezepte S. 404).

#### Zentrifugationsanreicherung.

Bei schwacher Infektion, wenn auch im dicken Tropfen keine Spirochaeten gefunden werden, kann dreimaliges Zentrifugieren versucht werden. (Rezepte S. 389).

#### Xenodiagnose.

Ist der Erreger im peripheren Blut nicht direkt nachweisbar, kann eine Xenodiagnose, deren Erfolg allerdings unterschiedlich ausfällt, versucht werden. Da der Infektionsindex für *Ornithodoros moubata* etwa 95% beträgt, genügt das Ansetzen von 5 bis 10 Zecken. Die Kontrolle der inokulierten Zecken erfolgt nach Abschnitt B a) und b).

*Serologischer Test.*

Im Bestreben, verschiedene Stämme von *B. duttoni* physiologisch auseinanderzuhalten, ist z. B. von HEISCH (1950) und auch andern Autoren eine Agglutinations-Methode ausprobiert worden. Spirochaetenhaltiges Blut wird in verschiedenen Verdünnungen mit Immenserum verdünnt und unter dem Deckglas sofort im Dunkelfeld kontrolliert, um festzustellen, ob Verklumpung der Spirochaeten eintritt. Parallel werden Kontrollen mit salinem Serum (anstelle von Immenserum) durchgeführt. Wohl tritt in verschiedenen Fällen oft massive Agglutination der Erreger ein, jedoch konnte bisher aus solchen Resultaten keine für Differenzierungszwecke brauchbare Gesetzmäßigkeit abgeleitet werden.

b) *B. duttoni* in den Geweben

Darstellung des Erregers durch Stückimprägation nach LEVADITI (Rezepte S. 402) oder Schnittfärbung nach GIEMSA (Rezepte S. 400).

*B. Bei Ornithodoros moubata*

## a) Untersuchung der Zeckenorgane

Die Sektion wird in einer kleinen, mit Wachs ausgegossenen Schale unter Natriumcitratlösung oder Bouillon ausgeführt. Man löst die dorsale Körperdecke mit einem feinen Skalpell und schneidet sie ab. Nun wird der meist schon verletzte Darmsack mit einer Pinzette sorgfältig herausgezogen und der Situs mit Citratlösung gespült, bis das Blut völlig ausgewaschen ist. Die übrigen Organe sind jetzt deutlich sichtbar und können nacheinander herauspräpariert und weiterverarbeitet werden.

Für Quetschpräparate, welche nativ im Dunkelfeld untersucht werden, verwendet man möglichst kleine Organstückchen, da die Spirochaeten nur in ganz dünnen Präparaten sichtbar werden. Zur Herstellung von Schnittpräparaten werden die Organe nach CARNOY oder DUBOSCQ fixiert und später nach GIEMSA gefärbt (Rezepte S. 391, 400). Wie schon unter A b) erwähnt, eignet sich für Spirochaeten auch die Stückversilberung nach LEVADITI, wobei in diesem Fall die Fixierung nach REGAUD erfolgen muß (Rezepte S. 393, 402).

## b) Untersuchung von Haemolymphe oder Coxalflüssigkeit

Haemolymphe erhält man durch Abschneiden des letzten Beinsegmentes am 2. oder 3. Beinpaar. Es sollten in diesem Fall aber nur gefütterte Zecken verwendet werden, welche den Eingriff gut überstehen.

Coxalflüssigkeit gewinnt man jeweils nach erfolgter Blutmahlzeit, da vor allem die Weibchen nach Nahrungsaufnahme meist eine beträchtliche Menge sezernieren (Männchen weniger oder gar keine). Haemolymphe und Coxalflüssigkeit werden mit Pasteurpipette auf einen Objektträger verbracht, eingedeckt und sofort untersucht. Die Betrachtung erfolgt auch hier am günstigsten im Dunkelfeld, falls dieses fehlt, evtl. mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens.

Es können auch Ausstriche angefertigt, mit Methanol fixiert und später nach GIEMSA gefärbt werden.

Über Resultate, welche mit Hilfe des Elektronenmikroskopes gewonnen wurden, siehe HAMPP, SCOTT und WYCKOFF (1948), sowie BABUDIARI (1952),

## C. Zucht von *Borrelia duttoni*

### a) Auf *Ornithodoros moubata*

Da mit *B. duttoni* infizierte *Ornithodori* die Spirochaeten zeitlebens in sich tragen, eignen sich diese Zecken ausgezeichnet zur Aufbewahrung einzelner Borrelien-Stämme, mitunter über mehrere Jahre. Erfahrungsgemäß lassen sich 95% der Individuen infizieren. Worauf die Resistenz der restlichen 5% beruht, ist heute noch nicht abgeklärt.

Mit zunehmendem Alter der Infektion vermindert sich die Zahl der Spirochaeten im Zeckenkörper, manche Parasiten sterben wohl auch und werden mit der Coxalflüssigkeit ausgeschieden (S. 327). Durch jede Blutmahlzeit der infizierten Zecke wird jedoch die Spirochaeten-Population neu aktiviert und zu Teilungen angeregt.

Zur Kontrolle der Infektion kann eine Woche nach Inokulation die Haemolymph oder beim nächsten Saugakt die Coxalflüssigkeit untersucht werden (s. oben). Falls der Befund negativ ausfällt, müssen später die verschiedenen Organe einzeln durchgesehen werden (S. 327), da wie schon erwähnt vor allem die Speicheldrüsen bei Nymphen und jüngeren Adulttieren eine besondere Attraktion auf die Spirochaeten ausüben. Bei älteren Adultzecken sind die Coxalorgane stark befallen, ferner bei allen Stadien die Geschlechtsorgane — auch vor ihrer Reife — sowie Zentralganglion und MALPIGHI'sche Gefäße.

### b) Auf Kleinsäugetern

*B. duttoni* gedeiht gut auf weißen Mäusen, weniger gut auf weißen Ratten oder neugeborenen Kaninchen<sup>1</sup>. Sie geht auch auf anderen neugeborenen Nagern an, jedoch nach DAVIS (1950) nicht auf neugeborenen Meerschweinchen, was sich differentialdiagnostisch auswerten läßt.

#### *Stichinfektion.*

Kleinere Tiere, wie weiße Mäuse, werden in Rückenlage mit schmalen Leukoplaststreifen fixiert und auf der Bauchseite rasiert. Dann läßt man die Zecken unter Aufsicht stechen und saugen (z. B. ca. 5 Nymphen pro Maus). Wünscht man eine reine Speichelinfektion, so werden die Zecken vor Abgabe der Coxalflüssigkeit entfernt. Bei den Nymphen ist der Speichel meist gut infiziert, doch nimmt der Gehalt an Borrelien mit zunehmendem Alter der Zecken ab. Reine Speichelinfektion gibt bei Nymphen I etwa 80%, bei Nymphen IV nur noch 50% positive Infektionen. Bei Adultzecken erzielt man bessere Resultate, wenn man die Abgabe der Coxalflüssigkeit abwartet und die dabei reichlich austretenden Spirochaeten ebenfalls eindringen läßt, also auf eine reine Speichelinfektion verzichtet.

Das Blut der Versuchsmäuse wird vom 5. Tag der Infektion an jeden Tag kontrolliert. Tritt bis zum 15. Tag p. i. kein Spirochaetenbefall auf, so muß das Resultat als negativ bezeichnet werden.

#### *Infektion durch Infizieren.*

Subcutane, intramuskuläre oder intraperitoneale Verabreichung von Zeckenaufschwemmungen, wobei man jeweils 3 gut infizierte Zecken verwendet,

<sup>1</sup> HEISCH (1950) u. a. züchteten sie auf afrikanischen Affenarten (z. B. *Cercopithecus*).

liefern in nahezu 100% der Fälle positive Resultate, ebenso die s.c. Injektion von spirochaetenreicher Coxalflüssigkeit. Kontrolle wie oben.

Die beiden oben beschriebenen Arten der Infektion mit Borrelien werden auch zur Bestimmung der Rezeptivität von Wildsäugern gegenüber *B. duttoni* verwendet. Während die Injektionsmethode, die zwar häufiger positive Ergebnisse zeitigt, keine Rückschlüsse auf die natürlichen Verhältnisse zuläßt, ist die Stichinfektion eine zuverlässige Methode zur Ermittlung der natürlichen Rezeptivität.

#### *Verlauf der B. duttoni-Infektion bei der Maus.*

24—36 Stunden nach Inokulation lassen sich die Spirochaeten bereits in den inneren Organen (Milz, Leber, Gehirn) durch Überimpfen von Gewebebroyage indirekt nachweisen. Im peripheren Blut finden sich die Erreger bei Blutpassagen schon am 3. Tag p. i.; nach Inokulation mit Zeckenaufschwemmungen, Organbroyagen, Coxalflüssigkeit oder Stichinfektion erst vom 5. Tag p. i. an. Die Spirochaeten vermehren sich nun sehr rasch, und der Blutbefall erreicht je nach Inokulationsart am 3. (Blutpassagen) oder 6. bis 7. Tag sein Maximum. Bis etwa zum 24. Tag p. i. lassen sich «Vermehrungsschübe» feststellen, deren Gipfelpunkte aber zusehends absinken. Falls die Versuchstiere überleben — je nach Virulenz der Borrelia-Stämme in 30—40% der Fälle —, folgt nun eine negative Phase des Blutbefalles, wobei jedoch die inneren Organe infiziert bleiben. Die Mäuse weisen jetzt einen Zustand der Praemunität auf, zeigen aber keinerlei Symptome. Versucht man während dieser Praemunität die Maus mit einem homologen Spirochaetenstamm neu zu infizieren, so ist das Resultat negativ, d. h. die Tiere zeigen eine gekreuzte Immunität gegenüber homologen Spirochaetenstämmen. Heterologe Stämme dagegen zeigen keine gegenseitige oder eine areziproke Immunität (HEISCH, 1950; GEIGY, 1951). Die physiologischen Stammesmerkmale der Borrelien sind auffallend stabil und bleiben auch nach vielen Zecken-, bzw. Läuse-Passagen erhalten.

Bei immunologischen Untersuchungen sollte man mit höchstens 2—3 verschiedenen Stämmen gleichzeitig arbeiten, da sonst leicht eine akzidentelle Vermischung der Stämme vorkommt und die Resultate verwischt werden.

Es sei hier noch erwähnt, daß vereinzelte Stämme von Borrelia sich auf weißen Mäusen kaum oder gar nicht züchten lassen.

### c) In Kulturmedien

Man hat versucht, Spirochaeten in inaktiviertem Pferde- oder Kaninchenserum oder in Ascitesflüssigkeit, die mit physiologischer Kochsalzlösung verdünnt und mit Fragmenten von Hühnerembryonen oder lebenden Geweben (Hirn, Milz, Leber) versetzt wurden, zu züchten. Die Spirochaeten verlieren in solchen Kulturen jedoch bald ihre Virulenz für den Warmblüter und ihre Infektiosität für *O. moubata* (CONSTANTINESCO, 1931, CHORINE u. COLAS-BELCOUR, 1947).

Erfolgreicher waren HALLAUER und KUHN, denen es 1940 gelang, Rückfallfieber-Spirochaeten im befruchteten Hühnerei während mehr als 4 Monaten in über 35 Eipassagen zu halten. Während 7—12-tägig vorbebrütete Eier erfolgreich infiziert werden konnten, gelang die Anzüchtung der Spirochaeten auf jüngeren bzw. älteren Embryonen nicht, wohl weil entweder die Blutbildung noch unzureichend war, bzw. sich bereits die Speziesresistenz des Huhnes gegenüber dem säugetierpathogenen Erreger geltend machte. So gezüchtete Spirochaeten erlitten keine Formveränderung und auch keinerlei Einbuße an Infektiosität und Pathogenität für den Hühnerembryo und die weiße Maus.

## PIROPLASMOSEN UND THEILERIOSEN

(vgl. Tabelle 16)

### *Morphologie und Klassifikation der Babesidae*

Die erythrocytären Trophozoiten der *Babesidae* (auch Piroplasmen genannt) sind amöboid und können, ähnlich wie die Plasmodien, im roten Blutkörperchen die verschiedensten Gestalten annehmen. Im Unterschied zu den Plasmodien kommen jedoch eher geschlossene, rundliche und langgestreckte Formen und keine auffälligen Pseudopodien- oder Pigmentbildungen vor. Nach ROMANOWSKY-Färbung erkennt man, daß der Organismus aus einer dünnwandigen, blau angefärbten Cytoplasmahülle besteht, die eine Vakuole und eine rotgefärbte, randständige, unregelmäßig geformte Chromatinmasse einschließt, von welcher oft feine mit Chromatinkörnchen besetzte Fäden ins umgebende Cytoplasma ausstrahlen. Eine zweite, ebenfalls auf Chromatinfärbung ansprechende Masse, die gelegentlich neben dem eigentlichen FEULGEN-positiven Zellkern auftritt, soll nach RAY (1938) Glykogen enthalten.

Das charakteristische morphologische Merkmal der Babesidae ist die *Teilungsform*, bei welcher die Tochterzellen bereits durchgeteilt, aber noch nicht völlig voneinander isoliert sind. Es gibt Arten, deren Schizonten nur zwei birn- oder tropfenförmige Tochterindividuen bilden, die mit ihrem schmalen Körperende als Zwillingsform oft noch brillenartig miteinander verbunden oder wenigstens im spitzen Winkel<sup>1</sup> einander angenähert sind (vgl. T. I, 5). Außerdem finden sich in der Familie der Babesidae auch Arten, deren Teilungsformen sich in 4, und solche, die sich in mehr als 4 Tochterzellen aufteilen. Man hat deshalb diese Arten von den eigentlichen *Babesia* mit der Zwillingsform als Subgenera *Nuttallia* (4 Merozoiten) und *Aegyptianella* (mehr als 4 Merozoiten) abgegrenzt. Das charakteristische Merkmal der *Nuttallia* sind somit 4 tropfenförmige Merozoiten, die auch in diesem Falle mit ihren

---

<sup>1</sup> Es kommen unter dem Genus *Babesia* zwei deutlich abgrenzbare Gruppen von großen und kleinen Arten vor, wobei die Merozoiten der großen Arten ca.  $2\ \mu$  mal  $4\text{--}5\ \mu$ , die kleinen Formen ca.  $1,2\ \mu$  mal  $2\ \mu$  messen. Da die Länge der großen Merozoiten somit mehr als die Hälfte des Erythrocytendurchmessers ausmacht, ist der Winkel, den die beiden Merozoiten miteinander bilden, immer spitz, während die Merozoiten der kleinen *Babesia*-Arten oft in einem Winkel von  $180^\circ$  aneinander liegen.



spitz ausgezogenen Enden noch längere Zeit verbunden oder einander angenähert bleiben, so daß sich die typische Form des sogenannten Malteserkreuzes ergibt. Die Teilungsformen der *Aegyptianella* erinnern dagegen (abgesehen vom fehlenden Pigment) an Schizonten der Vogel malaria und teilen sich zu kleinen, birn- oder tropfenförmigen Merozoiten, die unregelmäßig angeordnet sind.

### *Lebenscyclus von Babesia canis*

Alle Babesien außer *Aegyptianella pullorum*, welche durch eine Lederzecke (*Argas persicus*) übertragen wird, haben Schild zecken als Zwischenwirte. Da der Entwicklungscyclus der meisten Piroplasmaarten noch schlecht bekannt ist, beschränken wir uns im folgenden auf das Beispiel von *B. canis*, das bisher am eingehendsten untersucht worden ist. Wir halten uns bei den auch hier noch recht widersprechenden Resultaten an die Schilderungen von REGENDANZ und REICHENOW (1933) sowie SHORTT (1936), wobei REGENDANZ und REICHENOW den Infektionsgang in der adulten Zecke (*Dermacentor reticulatus*), SHORTT dagegen hauptsächlich in Larven und Nymphen einer anderen Überträgerart (*Rhipicephalus sanguineus*) — in jedem Fall also bei dreiwirtigen Zecken — untersuchten, was gewisse Abweichungen in ihren Resultaten erklärt.

Als Fazit dieser beiden Monographien ergibt sich für die Übertragung von *B. canis* das folgende, zum Teil im Schema der Tafel XXVII wiedergegebene Bild. *B. canis* kann von der Zecke entweder durch Stadieninfektion, aber auch durch kongenitale (transovariale) Infektion übertragen werden. Unter Stadieninfektion bei dreiwirtigen Zecken verstehen wir die Möglichkeit, daß sich jeweils ein bestimmtes Entwicklungsstadium (Larve oder Nymphe) durch Blutaufnahme an einem kranken Wirt infiziert und diese Infektion nach der Häutung, also im darauffolgenden Entwicklungsstadium, bei einem weiteren Saugakt an seinen nächsten Blutspender weitergibt. Unter der kongenitalen Übertragung verstehen wir die für *Ornithodoros moubata* (S. 328 f.) und *Trombicula akamushi* (S. 360) ausführlich beschriebene Weitergabe des Erregers über das Genitalsystem der Imago, wobei die durch das weibliche Adulttier erworbene Infektion auf die reifenden Eier und somit auf die nächste Generation übertragen wird. Für *Babesia canis* wurden bei verschiedenen Zeckenarten die folgenden Übertragungsmöglichkeiten beobachtet:

Möglichkeiten der Übertragung von *B. canis* durch verschiedene Entwicklungsstadien dreiwirtiger Zecken

Übertragende Zecken	Imago	Larve	Nymphe	Imago
1. <i>Haemaphysalis leachi</i>	↓	—	—	+
2. <i>Dermacentor reticulatus</i>	↓	—	+	+
3. <i>Dermacentor venustus</i>	↓	—	—	+
4. <i>Rhipicephalus sanguineus</i> a)	↓	+	+	+
» » b)	↓	+	+	—
» » c)	↓	+	—	—
» » d)	↓	↓	+	—
» » e)			↓	+

1—4 a nach REICHENOW      ↓ infizierende Blutmahlzeit      — nicht infektiös  
4 b—e nach SHORTT      + infektiöses Stadium

Wir sehen, daß sozusagen alle Kombinationen möglich sind. So können bei der kongenitalen Übertragung (*Rhipicephalus sanguineus*) nur die Larven infektiös sein, aber auch Larven und Nymphen oder sogar alle drei Stadien der folgenden Generation. Bei anderen Zeckenarten können dagegen die Larve oder auch Larve und Nymphe als Überträger ausfallen und erst wieder die Imago der auf die Infektion folgenden Generation den Erreger auf einen neuen Wirt weitergeben.

Bei der Stadien-Infektion stellt SHORTT bei *Rhipicephalus* zwei Möglichkeiten fest: Wird die Larve infiziert, so gibt die Nymphe den Erreger an einen Blutspender ab. Infiziert sich dagegen die Nymphe, dann ist die Imago infektiös.

Wenn wir zunächst die Stadien-Infektion betrachten, so spielen sich im Innern der Zecke (Nymphenstadium) folgende interessante Entwicklungsvorgänge des Parasiten ab (vgl. dazu T. XXVII), die SHORTT (1936) in seiner reich illustrierten Monographie über den Lebenszyclus von *Babesia canis* in *Rhipicephalus sanguineus* beschrieben hat.

Unmittelbar nach der Blutmahlzeit auf einem infizierten Wirt finden sich im frisch eingesaugten Blut unveränderte, oft noch in Erythrocyten eingeschlossene *Babesia*-Trophozoiten, die erst nach mehreren Stunden durch die Verdauung im Zeckendarm aus den Blutkörperchen befreit und offenbar zum großen Teil zerstört werden. Die Zahl der Überlebenden ist relativ gering. Die ersten Veränderungen der Parasiten beobachtet man 4—5 Tage nach der Blutmahlzeit. Zu diesem Zeitpunkt finden sich die Parasiten als rundliche Körperchen mit kleinem Kern in großen Phagocyten, die unter der Hypodermis liegen. (Es besteht die Vorstellung, daß die

Schema der Übertragung von *Babesia canis*  
 durch *Rhipicephalus sanguineus*  
 im Falle der Infektion im Nymphenstadium  
 (zusammengestellt nach Angaben von H. E. Shortt 1935)

Diagramme montrant la transmission de  
*Babesia canis* par *Rhipicephalus sanguineus*  
 lorsque l'infection a lieu au stade nymphal  
 (d'après des indications de H. E. Shortt 1935)

Diagram Showing the Transmission of  
*Babesia canis* by *Rhipicephalus sanguineus*  
 when the Infection Takes Place in the Nymphal Stage  
 (Based on a publication of H. E. Shortt 1935.)

- A. Nympe saugt Blut auf krankem Hund und nimmt von *Babesia canis* befallene Blutkörperchen auf. Im Darm werden die Erythrocyten verdaut und die Parasiten frei.

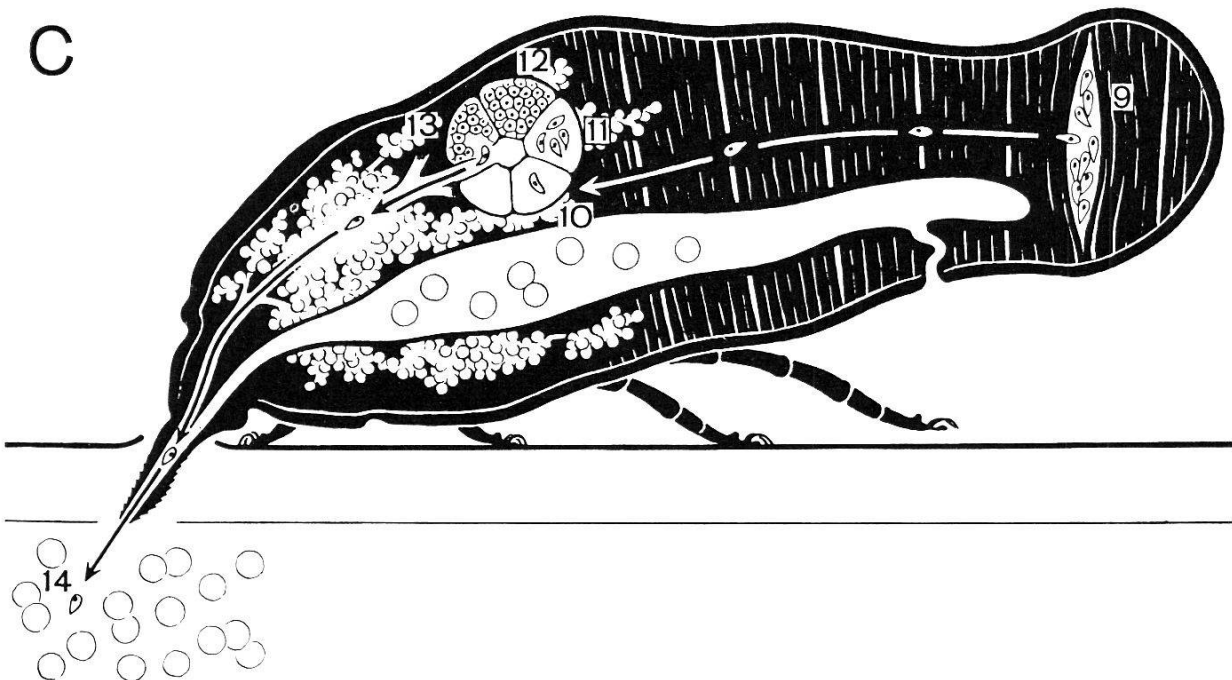
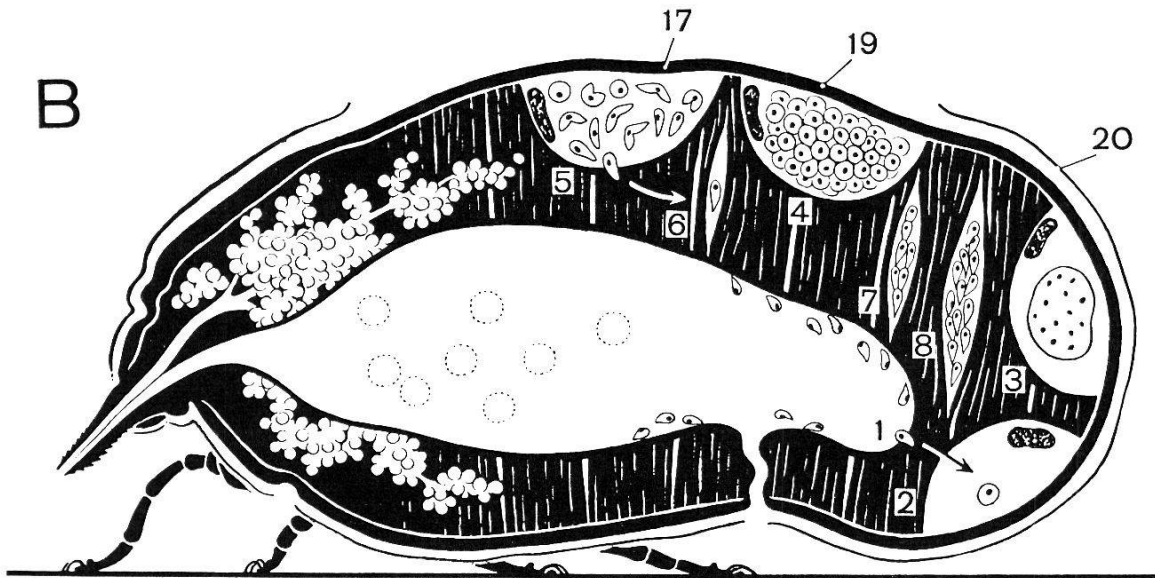
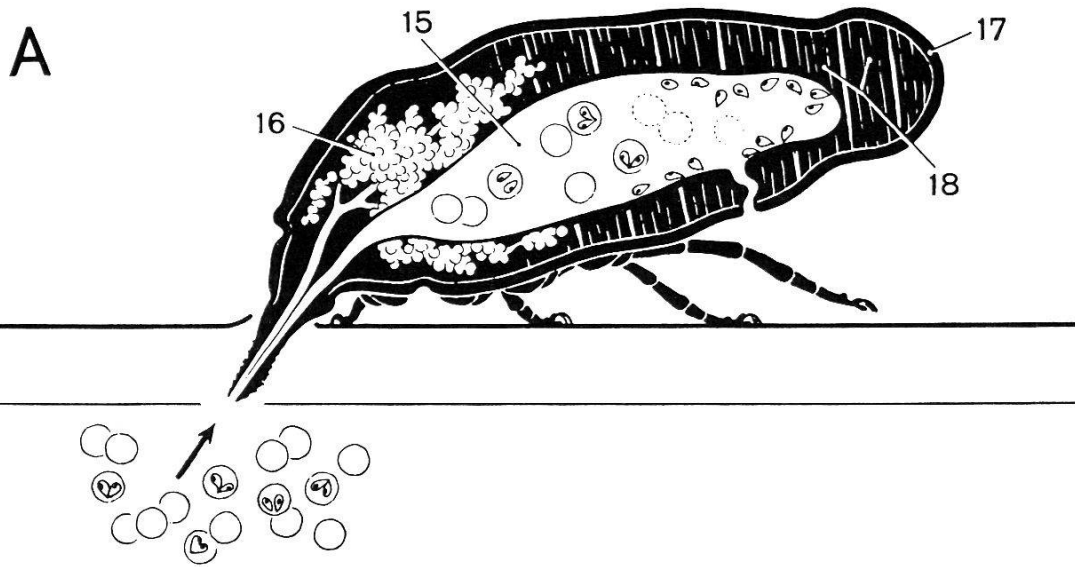
Nympe se gorgeant sur chien malade absorbe des érythrocytes infectés de *Babesia canis*. Ceux-ci sont digérés dans l'intestin et les parasites deviennent libres.

Nymph feeding on infected dog absorbs erythrocytes containing *Babesia canis*. These are digested in the midgut and the parasites liberated.

- B. Nach beendeter Blutmahlzeit fällt die Zeckennympe vom Wirt ab, verdaut und bereitet sich zur Häutung vor. Gleichzeitig wird der Parasit im Darm-lumen aktiviert. Er durchdringt die Darmwand (1) und findet sich später in großen Phagocyten, die unter der Hypodermis liegen (2). Dort rundet er sich ab, wächst und vermehrt sich als Pseudozygote durch Schizogonie zu zahlreichen primären Sporoblasten (3 und 4), die sich zu keulenförmigen Körperchen umwandeln (5) und in die Muskulatur auswandern (6). Hier teilen sie sich zu den kleineren sekundären Sporoblasten (7 und 8), währenddem die Nympe sich häutet (20 = alte Haut in Ablösung) und zur adulten Zecke wird.

Le repas terminé, la tique se laisse tomber, digère et se prépare à la mue. En même temps le parasite est activé, traverse la paroi intestinale (1) et on le rencontre plus tard dans de gros phagocytes localisés sous l'hypoderme (2). Le parasite s'y arrondit, s'accroît et se multiplie par schizogonie sous le nom de pseudozygote pour donner naissance à de nombreux sporoblastes dits primaires (3 et 4). Ceux-ci se transforment en corpuscules piriformes (5) et émigrent dans la musculature (6). Là ils se divisent en sporoblastes secondaires plus petits (7 et 8), pendant que la nymphe se mue en tique adulte (20 = ancienne peau en train de se détacher).

After the blood meal the tick drops off; while digestion takes place it prepares the next moulting. At the same time the activated parasites penetrate the gut wall (1) and are found later in big phagocytes below the hypodermis (2). They become globular bodies, grow and divide schizogonically as pseudozygotes into numerous primary sporoblastes (3 and 4). These change into club-shaped corpuscules (5), enter the muscles (6), where they divide into smaller secondary sporoblastes (7 and 8). Meanwhile the tick moults and takes the adult form (20 = old skin being detached).



## Legende zu T. XXVII (Fortsetzung)

C. Die Blutaufnahme der adulten Zecke stimuliert die ruhenden sekundären Sporoblasten in der Rumpfmuskulatur (9), die nun auswandern und die Speicheldrüsen befallen, wo sie sich durch Teilung zur infektiösen Endform entwickeln (10—12). Durch Platzen der zerstörten Acini-Zellen (13) gelangen diese sog. Sporozoiten in den Speicheldrüsendgang und werden mit dem Speichel in das Gewebe des Wirtes gespritzt (14).

- 15 = Darm
- 16 = Speicheldrüse
- 17 = Hypodermis
- 18 = Dorso-ventrale Muskulatur
- 19 = neue Chitinschicht (Haut der adulten Zecke)
- 20 = alte Chitinschicht (Haut der Nymphe).

Le repas de sang de la tique adulte stimule les sporoblastes secondaires dans la musculature (9) et les incite à émigrer et à pénétrer dans les glandes salivaires où ils évoluent par division en formes métacycliques (10—12). Ces dits sporozoïtes parviennent par l'éclatement des cellules glandulaires (13) dans le canal sécréteur et sont injectés avec la salive dans les tissus de l'hôte (14).

- 15 = intestin
- 16 = glande salivaire
- 17 = hypoderme
- 18 = musculature dorso-ventrale
- 19 = nouvelle couche chitineuse (peau de la tique adulte)
- 20 = ancienne peau de la nymphe.

The blood absorption by the adult tick activates the secondary sporoblastes in the muscles (9), causing them to attack the salivary glands, where they divide into metacyclic forms (10-12). These so-called sporozoites get into the salivary duct where the distended glandular cells (13) burst and are then injected with the saliva into the host tissue (14).

- 15 = intestine
- 16 = salivary gland
- 17 = hypodermis
- 18 = dorso-ventral muscles
- 19 = new cuticle (skin of the adult tick)
- 20 = former nymphal skin.

Parasiten die Darmwand durchdringen und dort von großen Phagocyten aufgenommen und passiv zur Hypodermis getragen würden. Jedoch ist ein Beweis dieser Hypothese anhand von Schnittpräparaten kaum möglich.) Da bisher nicht sicher bekannt ist, ob diesem Stadium in den unter der Hypodermis liegenden Phagocyten sexuelle Vorgänge vorausgehen, wurde der rundliche, einkernige Parasit als *Pseudozygote* bezeichnet. Durch zahlreiche Kern- und nachfolgende Plasmateilungen wird diese Pseudozygote bis zum 7. Tag nach der Infektion zu einer sogenannten *Pseudocyste*, die bis 200 Parasiten enthalten kann, die *primäre Sporoblasten* getauft wurden. Zwischen dem 8. und 15. Tage nach der infizierenden Blutmahlzeit haben sich sämtliche primären Sporoblasten der Pseudocysten in keulenförmige Körperchen verwandelt, die nun in die Fasern und Hüllen der Zeckenrumpfmuskulatur einwandern. Dort teilen sie sich bis zum 20. Tag p.i. zu kleineren *sekundären Sporoblasten*. Ausgewählte Muskelgruppen oft nur einer Körperseite, aber bei starken Infektionen auch alle Muskeln, werden dicht mit Cysten von sekundären Sporoblasten infiltriert, während sich die Nymphe zum Adulttier häutet. Von diesem Zeitpunkt an läßt sich keine Veränderung der Parasiten mehr feststellen, bis sich die Imago zur ersten Blutmahlzeit auf einem neuen Wirt festsetzt. Durch das Blutsaugen der Zecke werden die sekundären Sporoblasten aktiviert und wandern zu den Speicheldrüsen. Das stimulierende Agens ist bisher noch unbekannt, doch muß man annehmen, daß es über die Haemolymphe wahrgenommen wird. Ebenso wenig ist auch die Wanderung der sekundären Sporoblasten beobachtet worden, sondern ist lediglich eine Vermutung, da man dieselben, keulenförmigen Parasiten, die sich in den ruhenden Muskelcysten finden, wenige Stunden nach Beginn des Blutsaugens in den Acini der Speicheldrüse der Zecke feststellte, wo sie sich intensiv zu teilen beginnen, so daß die befallenen Zellen mit einer dichten Masse von kleinen, abgerundeten oder polyedrischen Parasiten vollgepackt sind. Sie können so nah beieinander liegen, daß sie als Individuen voneinander nur durch den zugehörigen Kern zu unterscheiden sind. Diese Endformen der Entwicklung sind die bei *B. canis* für den Hund infektiösen *Sporozoit*en. Die sezernierenden Zellen solcher stark infizierter Acini werden zerstört, die Parasiten gelangen in das Lumen der Speichelgänge und werden während der ganzen Dauer der Blutmahlzeit mit dem Speichel in das Gewebe des Säugetierwirts geschwemmt, solange die Zecke festgesaugt ist.

Nachdem der Infektionsgang der Stadienübertragung bekannt ist, kann nun auch der Vorgang der *kongenitalen Übertragung* leicht verstanden werden. Nach den Angaben von

REICHENOW, die an adulten Zecken von *Dermacentor reticulatus* gewonnen wurden, dringen die von der weiblichen Imago an einem erkrankten Hund aufgenommenen Babesien in die Zellen der Darmwand ein, wo sie sich durch zahlreiche Zweiteilungen vermehren. Hierauf verwandeln sie sich zu größeren, länglichen Formen, die in Gestalt und Bewegungsweise den Ookineten der Malariaparasiten gleichen. Diese treten aus den Darmepithelien in die Leibeshöhle aus und gelangen durch die Haemolymphe zum Ovar, wo sie sich in die reifenden Eier einbohren und durch wenige Teilungen zu kleinen, abgerundeten Formen verwandeln. In diesem Stadium wird der Parasit an die nächste Generation weitergegeben, denn man findet dieselben abgerundeten Stadien auch im Darm der jungen Larven, die aus den infizierten Eiern ausschlüpfen. Die Entwicklungsvorgänge in den jungen, kongenital infizierten Larven sind bisher immer noch ungenügend bekannt. Doch muß man annehmen, daß die abgerundeten Parasitenstadien aus dem Darm in die Speicheldrüse gelangen, wo sie sich in der selben Weise zu infektiösen Sporozoiten entwickeln mögen, wie sie von SHORTT für die Stadieninfektion Nymphen-Imago beschrieben wurde. Der Befall der Speicheldrüse erfolgt nach REICHENOW kaum vor dem ersten Saugakt der infizierten Larve, häufiger im Nymphenstadium, aber regelmäßig bei der Imago. Allgemein wird heute angenommen, daß die kongenitale Übertragung bei der Verbreitung der Babesien eine viel größere Rolle spielt als die Stadieninfektion. Man nimmt sogar an, daß auch die zweite, kongenital infizierte Generation, sofern das Adultstadium noch Parasiten enthält, seine Infektion an die nächste Generation weitergeben kann, indem die in der Speicheldrüse konservierten Babesien wiederum das Ovar befallen können. So hat BRUMPT (1937) *Babesia*-Infektionen beobachtet, die durch fünf Zeckengenerationen weitergegeben wurden.

Die Vorgänge der *Babesia*-Entwicklung im Säugetierwirt sind, soweit bekannt, sehr einfacher Art. Die Sporozoiten, die mit dem Zeckenspeichel unter die Haut des Wirtes gespritzt werden, gelangen auf noch unbekannte Weise in die Blutbahn und befallen die roten Blutkörperchen, wo sie heranwachsen und sich zu den charakteristischen birnenförmigen Zwillingsbildungen teilen. Während die meisten Arten des Genus *Babesia* nicht mehr als ein Paar von Trophozoiten pro Blutkörperchen aufweisen, können sich dagegen bei *B. canis* die Tochterorganismen noch ein- bis zweimal weiterteilen, so daß 4 bis 8, seltener auch 16 Individuen in einem Erythrocyten vorkommen. Die befallene Blutzelle wird, wie bei der Malaria, nach und nach zerstört und aufgelöst, wobei die Parasiten frei werden und neue gesunde Erythrocyten befallen, wo sie sich weiter vermehren.

### *Morphologie und Infektionsgang von Theileria parva*

Als Beispiel des Infektionsgangs einer *Theileria* wählen wir den Entwicklungscyclus von *Th. parva*, über welchen bis heute die vollständigsten Kenntnisse vorliegen. Wir halten uns hier u. a. an die wertvollen Angaben von RICHARDSON (1948). Vorausgenommen sei, daß sich der Übertragungsmodus der *Babesidae* und *Theileridae* grundsätzlich dadurch unterscheidet, daß die *Babesia*-Infektion an die Nachkommenschaft der Zecken weitergegeben wird, während die *Theileridae*-Infektion innerhalb einer Zeckengeneration erlischt. Nachfolgendes Schema gibt die Übertragungsmöglichkeiten von *Th. parva* durch eine 3-wirtige und eine 2-wirtige Zecke.

	Larve	Nymphe	Imago
<i>Rhipicephalus appendiculatus</i> (3-wirtig)	↓	+ ↓	- +
<i>Rhipicephalus evertsi</i> (2-wirtig)	↓	↓	+

Das infektiöse Stadium von *Th. parva* ist ein kleiner, einkerniger Sporozoit, der mit dem Speichel einer infizierten Schildzecke (*Rhipicephalus appendiculatus*) während der Blutmahlzeit unter die Haut des Wirbeltierwirtes (Rind) gelangt. Über das lymphatische System erreichen diese Sporozoiten die Lymphknoten und andere Zentren des lymphatischen Gewebes (z. B. Milz), wo sie in Lymphocyten, gelegentlich auch in Endothelzellen, eindringen. Im Cytoplasma dieser Wirtszellen finden sie ein günstiges Nährmilieu, in welchem sie heranwachsen und sich durch zahlreiche Kernteilungen zu den typischen kugeligen oder unregelmäßig geformten Schizonten entwickeln, welche nach GIEMSA gefärbt rote Kerne in tiefblauem Cytoplasma zeigen und als «blue bodies» oder KOCH'sche Körperchen bekannt sind. Alle diese Schizonten entstehen intrazellulär, doch können sie in Ausstrich- oder Quetschpräparaten von Lymphknoten- oder Milzpunktaten durch das Platzen der Zellen auch als freiliegende Körperchen vorkommen. Es gibt zwei Arten von Schizonten, solche mit großen Chromatinkörnern, welche als Agamonten bezeichnet werden, und solche mit kleinen Chromatingranula, die man Gamonten nennt, da die Merozoiten dieser beiden Schizontenarten verschiedene Cyclen durchlaufen. Die großkernigen Merozoiten der Agamonten befallen wiederum Lymphocyten und Endothelzellen und



Krankheit	Erreger	Geographische Verbreitung
Texas-Fieber (black water)	<i>Babesia bigemina</i> (SMITH u. KILBORNE 1893)	Tropen und Subtropen Südliches Europa Australien
Haemoglobinurie der Rinder (Weiderot, Rotwasser, mal de bois, mal de brou, redwater)	<i>Babesia bovis</i> (STARCOVICI 1893)	Europa (England, Rußland) Australien Südamerika
Gelbsucht oder Piroplasmose des Schafes	<i>Babesia ovis</i> (STARCOVICI 1893)	Tropen und in einigen subtropischen Ländern (Frankreich)
Hundepiroplasmose (Gallenfieber, jaunisse maligne)	<i>Babesia canis</i> (PIANA u. GALLI- VALERIO 1895)	Tropen und Subtropen Süd-Europa und südliche USA.
Pferdepiroplasmose (Pferdemalaria, biliary fever of horses)	<i>Babesia caballi</i> (NUTTALL u. STRICK- LAND 1910)  <i>Nuttallia equi</i> (LAVERAN 1901)	Tropen und Subtropen Frankreich, Italien, Rußland bis Moskau USA.
Geflügel- piroplasmose	<i>Aegyptianella pullorum</i> (CARPANO 1928)	Tropen und Subtropen

<sup>1</sup> Systematische Stellung dieser Gruppen siehe allg. Teil: Tabelle 1: «Systematische Ordnung der Erreger und der ihnen zugeordneten Krankheiten».

Träger	Befallenes Organsystem	Überträger
Rind	Erythrocyten	Nordamerika: <i>Boophilus annulatus</i> Südamerika: <i>Boophilus microplus</i> <i>Boophilus argentinus</i> Nordafrika: <i>Boophilus calcaratus</i> <i>Rhipicephalus bursa</i> Südafrika: <i>Boophilus decoloratus</i> <i>Rhipicephalus appendiculatus</i> <i>Rhipicephalus evertsi</i> Australien: <i>Boophilus microplus</i> Europa: <i>Haemaphysalis cinnabarina</i> <i>punctata</i>
Rind	Erythrocyten	Europa: <i>Ixodes ricinus (reduvius)</i> ( <i>Haemaphysalis punctata</i> ) Rußland: <i>Ixodes persulcatus</i> Australien: <i>Boophilus microplus</i> Südamerika: <i>Boophilus microplus</i>
Schaf	Erythrocyten	<i>Rhipicephalus bursa</i>
Hund	Erythrocyten	Afrika: <i>Haemaphysalis leachi</i> <i>Rhipicephalus sanguineus</i> Indien: <i>Rhipicephalus sanguineus</i> Frankreich: <i>Dermacentor reticulatus</i> ( <i>Rhipicephalus sanguineus</i> ) Balkan: <i>Dermacentor reticulatus</i> Amerika: <i>Rhipicephalus sanguineus</i>
Pferd	Erythrocyten	Frankreich: <i>Dermacentor reticulatus</i> (B) <sup>2</sup> Italien: <i>Boophilus calcaratus</i> (B) Rußland: <i>Dermacentor reticulatus</i> (B) <i>Hyalomma volgense</i> (B) Süd/Ost-Europa: <i>Boophilus annulatus</i> (B) <i>Dermacentor silvarum</i> (N) <i>Hyalomma aegyptium</i> (N) <i>Hyalomma marginatum</i> (N) <i>Rhipicephalus bursa</i> (B + N) <i>Rhipicephalus sanguineus</i> (N) Asien: <i>Dermacentor silvarum</i> (B) <i>Hyalomma marginatum</i> (N) <i>Rhipicephalus sanguineus</i> (N) Afrika: <i>Dermacentor reticulatus</i> (B) <i>Rhipicephalus evertsi</i> (N)
Geflügel	Erythrocyten	<i>Argas persicus</i>

<sup>2</sup> B = *Babesia caballi*; N = *Nuttallia equi*.

Krankheit	Erreger	Geographische Verbreitung
Ostküstenfieber (Rhodesian redwater)	<i>Theileria parva</i> (THEILER 1904)	Süd- und Ostafrika
Tropische, mittelöstliche oder ostasiatische Theileriose (Transkaukasisches Fieber)	<i>Theileria annulata</i> (DSCHUNKOWSKY u. LUHS 1904) (syn. <i>Th. dispar</i> )	Tropisches und subtropisches Afrika Transkaukasien Südeuropa Asien
Pseudoküstenfieber	<i>Theileria mutans</i> (THEILER 1906)	Afrika Südeuropa Asien
Theileriose von Ziege und Schaf	<i>Theileria hirci</i> (DSCHUNKOWSKY u. URODSCHEVICH 1914)	Ägypten, Sudan Algerien, Serbien

wiederholen den Schizogonieprozeß, während die kleinkernigen Merozoiten der Gamonten rote Blutkörperchen befallen. Dort wachsen sie zu kleinen, ring-, stäbchen- oder kommaförmigen Körperchen aus (ca. 0,5 bis 1  $\mu$  breit und 1,5 bis 2  $\mu$  lang), die nach GIEMSA gefärbt ein rotes Chromatinkorn aufweisen, das immer an einem Ende des länglichen, blaugefärbten Cytoplasmakörpers liegt. Die Erythrocyten zeigen meist einen multiplen Befall, doch kann dies nicht mit einer Vermehrung dieser erythrocytären Parasitenstadien erklärt werden, sondern sie werden als *G a m e t o c y t e n* interpretiert. Man weiß, daß sich diese Parasitenform im Erythrocyten nicht weiterentwickelt, sondern wie der Malariagametocyt mit der Zeit in der Blutbahn degeneriert, es sei denn, sie gelange mit der Blutmahlzeit einer Larve oder Nymphe von *Rh. appendiculatus* oder einer andern übertragungsfähigen Zecke (vgl. Tab. 16) in den Zeckendarm. Zunächst werden dort die erythrocytären Parasitenstadien aus den Blutkörperchen befreit und sammeln sich an der Darmwand. Als nächste Entwicklungsstufe hat GONDER (1911) einen Syngamievorgang dieser Gametocyten beschrieben, was aber später von COWDRY und HAM (1932), sowie SERGENT (1936) nicht bestätigt werden konnte.

Träger	Befallenes Organsystem	Überträger
Rind	Lymphatisches System und Erythrocyten	<i>Rhipicephalus appendiculatus</i> ( <i>Rhipicephalus bursa</i> <i>Rhipicephalus capensis</i> <i>Rhipicephalus evertsi</i> <i>Rhipicephalus simus</i> )
Rind	Lymphatisches System und Erythrocyten	Afrika: <i>Boophilus annulatus</i> Algier: <i>Hyalomma mauretanicum</i> Süd/Ost-Europa: <i>Boophilus annulatus</i> Vorderasien: <i>Hyalomma mauretanicum</i> <i>Boophilus calcaratus</i> <i>Hyalomma mauretanicum</i>
Rind	Lymphatisches System und Erythrocyten	<i>Rhipicephalus appendiculatus</i> und viele andere <i>Rhipicephalus</i> -Arten <i>Boophilus</i> -Arten <i>Dermacentor</i> -Arten <i>Haemaphysalis</i> -Arten
Ziegen u. Schafe	Lymphatisches System und Erythrocyten	<i>Rhipicephalus bursa</i> <i>Ornithodoros lahorensis</i>

Die erste klar definierbare Erscheinung einer Weiterentwicklung der *Theileria* im Darm von *Rhipicephalus appendiculatus* ist ein voluminöser, kernloser Cytoplasmakörper, der als *Zygote* bezeichnet wird und dessen Bildung ungefähr mit dem Zeitpunkt zusammenfällt, zu welchem die Zecke ihre Mahlzeit beendet und vom Wirt abfällt. Bald danach wird ein Kern in der Zygote sichtbar und sie teilt sich zu einem vielkernigen Organismus, dem *Ookineten*, welcher beweglich ist, die Darmwand durchbohrt und sich im Haemocoel der Zecke festsetzt. Erst nachdem sich die Zeckenlarve zur Nymphe gehäutet hat, wandert der große Ookinet in der Haemolymph bis zur Speicheldrüse, wo er durch eine Art Knospung vielkernige Massen, die *Sporoblasten*, bildet. Sobald sich die Nymphe zu ihrer ersten Blutmahlzeit festsaugt, zerfallen die Sporoblasten in kleine einkernige Sporozoiten, welche in den Speicheldrüsengang eindringen und mit dem Speichel einem neuen Wirt injiziert werden.

Eine Zusammenstellung der wichtigsten Piroplasmosen und Theileriosen, ihrer Erreger, Überträger und geographischen Verbreitung findet sich in Tabelle 16.

## ANAPLASMOSEN

(vgl. Tabelle 17)

### *Morphologie und Infektionsgang der Anaplasmen*

Den meisten Lehrwerken folgend, behandeln wir auch hier die Anaplasmosen im Anschluß an Piroplasmosen und Theileriosen, da sie wie jene durch Zecken übertragen werden, möchten es aber nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die systematische Stellung der *Anaplasmen* bisher noch in keiner Weise abgeklärt ist, und daß vor allem morphologisch nichts vorliegt, was eine Verwandtschaft zu den Protozoen rechtfertigte. Dagegen scheint die Parasitennatur der *Anaplasmen* heute endgültig durch Inokulations- und Immunitätsversuche bewiesen.

Morphologisch sind die kugeligen, kokkenartigen Chromatinkörperchen, die meist einzeln oder höchstens zu zweien in den roten Blutkörperchen von Rindern und Schafen auftreten (bei *A. marginale* randständig, bei *A. centrale* weiter im Innern des Erythrocyten), von den sogenannten JOLLY-Körperchen, welche bei Anämien in den Erythrocyten von Mensch und Tier vorkommen, schwer zu unterscheiden. Im Elektronenmikroskop konnte dagegen ihr spezifischer Charakter sichtbar gemacht werden, indem nach LOTZE und YIENGST (1942) drei Erscheinungsformen des Parasiten vorkommen. 1. Ein längliches exoerythrocytäres Körperchen, ca.  $1 \mu$  lang und  $0,1$  bis  $0,2 \mu$  breit mit einer knotenförmigen Verdickung an einem Ende. 2. Endoerythrocytäre Formen mit glatter Oberfläche und einem Durchmesser von  $0,2$  bis  $0,5 \mu$ . 3. Endoerythrocytäre Formen mit rauher Oberfläche, Durchmesser  $0,6$  bis  $0,9 \mu$ , welche je 8 sporenartige Körperchen enthalten.

TABELLE 17

*Die wichtigsten Ar*

Krankheit	Erreger	Geographische Verbreitung
Anaplasmosose des Rindes (Gallsickness)	<i>Anaplasma marginale</i> <sup>1</sup> (THEILER, 1910)  <i>Anaplasma centrale</i> (THEILER, 1911)	Tropen USA. Frankreich
Anaplasmosose des Schafes	<i>Anaplasma ovis</i> (LESTOQUARD, 1924)	Südafrika Palästina

<sup>1</sup> oft assoziiert mit *Theileria parva* und *Babesia bigemina*.

Außer der Tatsache, daß die *Anaplasmen* normalerweise durch Zecken übertragen werden, weiß man nicht viel von ihrem Lebenscyclus. So ist z. B. nicht bekannt, ob es sich um eine echte cyclische oder nur um eine mechanische Übertragung durch die Zecken handelt. Es wurde der Beweis erbracht, daß *A. marginale* durch *Rhipicephalus simus* und *Boophilus decoloratus* übertragen wird und auch kongenital über die Eier an die nächste Zeckengeneration weitergeht. Außerdem kommen als Überträger noch ca. 11 andere auf 5 verschiedene Gattungen verteilte Zeckenarten (vgl. Tab. 17) als Überträger in Frage. Auch haben Versuche über die Übertragung durch *Tabaniden* und *Stomoxys* in Nordamerika positive Resultate ergeben.

## METHODEN ZUR DARSTELLUNG DER BABESIEN, THEILERIEN und ANAPLASMEN

### A. Beim Wirbeltier

Im peripheren Blut können alle drei Arten (*Babesien* vor allem bei akuten Erkrankungen) in Ausstrich und dicken Tropfen (nach GIEMSA gefärbt) dargestellt werden (Rezepte S. 400). Im Blutausstrich finden sich bei stärkeren Infektionen mit *Theilerien* oft, wenn auch in geringer Zahl, KOCH'sche Körperchen. Bei den Theileriosen sind die Schizonten der lymphatischen Organe im Lymphknoten- oder Milzpunktat nachweisbar. Das Punktat kann zu Ausstrichen verarbeitet und diese nach GIEMSA gefärbt werden (Rezepte S. 387 f.).

### B. In der Zecke

Zur Darstellung der *Babesien* und *Theilerien* im Überträger können die Zecken entweder in toto histologisch verarbeitet oder von einzelnen Organen Quetsch-, Ausstrich- oder Tupfpräparate hergestellt werden (Rezepte S. 387). *Anaplasmen* konnten bisher in der Zecke noch nicht sichtbar gemacht werden. Die einzige, umstrittene Darstellung stammt von REGENDANZ (1933).

*plasmosen der Haustiere*

TABELLE 17

Träger	Befallenes Organsystem	Überträger
Rind	Erythrocyten	<i>Rhipicephalus simus</i> <i>Boophilus decoloratus</i>
Schaf	Erythrocyten	ferner verschiedene Arten von <i>Hyalomma</i> <i>Dermacentor</i> <i>Ixodes</i>

## RICKETTSIOSE

### TSUTSUGAMUSHI-FIEBER

*Synonyme*<sup>1</sup>:

deutsch: Japanisches Flußfieber; Kedani-Fieber; Pseudotyphus (SCHÜFFNER, Sumatra); Landtyphus von Malakka.

französisch: Fièvre fluviale du Japon; maladie de Kedani; typhus des broussailles.

englisch: Japanese river fever, japanese flood fever; Kedani fever; mite typhus, scrub typhus, Mossman fever.

*Überträger*: *Trombicula akamushi*<sup>2</sup>, BRUMPT = Kedani<sup>3</sup>.

*Trombicula deliensis*

auch andere *Trombicula*-, sowie einige *Schöngastia*-Arten sind als weniger wichtige Überträger gemeldet worden.

*Erreger*: *Rickettsia orientalis*, NAGAYO (1930)  
(syn. *R. nipponica*, *R. tsutsugamushi*).

*Befallene Organe*

- a) *beim Überträger*: Soweit bekannt, generelle Invasion des Milbenkörpers durch die Rickettsien. Lokalisation bei der Imago speziell im Ovar und bei der Larve der nächsten Generation in der Speicheldrüse.
- b) *beim Träger (Mensch)*: Nekrotischer Herd in der Haut um die Einstichstelle. Affektion des Gefäßsystems, wahrscheinlich der Kapillarwandungen: Peripher als Hautausschlag in Form von roten Flecken, die sich später zu Papeln erheben (papulo-maculöses Exanthem); in Lunge, Leber, Niere, Herz, Gehirn in Form haemorrhagischer Herde.

*Reservoir-Tiere*:

Als Träger von *R. orientalis* und gleichzeitig als Wirte der *Trombicula*-Larven kommen gewisse Nagetiere, Insektivoren und wohl auch Vögel in Betracht, worunter nachgewiesenermaßen z. B. folgende Arten: *Microtus arvalis*, *Microtus montebelloi* (Japan); *Rattus losea* (Formosa); *Rattus mülleri*, *Rattus edwardsi*, *Rattus rattus argentiventer*, Baum- und Boden-Spitzmausarten (*Tupaia*, *Crocidura*), Wachtel-Arten (Malaya); *Rattus thai*, *Bandicota*-Arten (Thailand); *Rattus flavipectus yunnanensis*, *Bandicota bengalensis* (Assam und Burma).

*Geographische Verbreitung.*

Japan, Formosa, Korea, Malaya, Sumatra, Kambodscha, Indochina, Indien, Ceylon, Nord-Queensland, Neu-Guinea, verschiedene südwestliche Inseln im Pazifischen Ozean.

<sup>1</sup> Vgl. hierzu auch FARNER (1944), wo auf S. 823 ff. gegen 50 Bezeichnungen dieser Krankheit kommentiert werden.

<sup>2</sup> Akamushi japanisch = «rote Milbe».

<sup>3</sup> Kedani japanisch = «haarige Milbe».

### Wichtige Entdeckungen zur Aetiologie.

Der von *Rickettsia orientalis* hervorgerufene «Milbentyphus» ist in verschiedenen Gebieten des Fernen Ostens gesondert entdeckt und jeweils als eigene Krankheit beschrieben worden. So in Japan als Tsutsugamushi-Fieber, in Malaya als Scrub typhus, in Sumatra als Pseudotyphus, in Nord-Queensland als Mossman fever. Bald wurden ähnliche Krankheitsformen auch aus anderen Gegenden bekannt, z. B. aus Formosa, Korea, Indochina, Indien, Ceylon usw. Heute herrscht die Ansicht vor, alle diese Varianten seien zu einer einzigen Krankheitsgruppe zu vereinigen, auch wenn gewisse Unterschiede bezüglich ihrer Virulenz und Symptomatologie bestehen (vgl. z. B. KOUWENAAR und WOLFF 1936, LEWTHWAITE und SAVOOR 1940).

Es muß sich beim Tsutsugamushi-Fieber um eine sehr alte Krankheit handeln, denn sie wird schon in frühen chinesischen und japanischen Schriften erwähnt. Die erste wissenschaftliche Beschreibung stammt von PALM (1878) sowie von BAELZ und KAWAKAMI (1879). Von zahlreichen Autoren ist später der Erreger dieser Krankheit, deren Aetiologie und Übertragung durch *Trombicula* sowie die Existenz von Reserviertieren untersucht worden. Aus der Fülle der Publikationen seien hier nur einige wenige erwähnt, so diejenigen von HAYASHI (1907 und 1920), MIYAJIMA und OKUMURA (1917), KITASHIMA und MIYAJIMA (1918), HATORI (1919), NAGAYO (1930/31) und KATO (1933).

Während und nach dem letzten Weltkrieg hat man sich aus truppenhygienischen Gründen wieder vermehrt mit dieser durch Milben übertragenen fernöstlichen Rickettsiose befassen müssen. Im Zusammenhang damit sind auch zahlreiche neuere Publikationen und zusammenfassende Darstellungen entstanden, so diejenigen von FARNER (1944), MACKIE u. a. (1944) und PHILIP (1948, 1949); dort finden sich auch umfangreiche Literaturangaben.

## 1. Biologie und Entwicklung von *Trombicula*

Über die systematische Stellung und die allgemeinen Merkmale der Milben ist auf S. 315 ff. berichtet worden.

Die beiden hier interessierenden, in morphologischer und biologischer Hinsicht einander sehr ähnlichen Laufmilben-Arten *Trombicula akamushi* und *deliensis* leben in Grasland und mit besonderer Vorliebe in der Nähe von Flußufern oder in Zonen, die periodisch überschwemmt werden. Dort halten sie sich am Boden oder an Gräsern, Blumen und Gesträuch auf. Die achtbeinigen Nymphen und Imagines (Fig. 15 A), welche letztere kaum die Größe eines metallenen Stecknadelkopfes erreichen, ernähren sich nicht von Blut, sondern praedatorisch, indem sie weichhäutige Insekten wie Blattläuse, Fliegenlarven usw., sowie Spinnen- und Insekten-eier aussaugen.

Die Weibchen legen ihre Eier einzeln in den Sand. Die Legeperiode erstreckt sich etwa von Ende Mai bis in den September hinein. Die ersten Larven (Fig. 15 B) schlüpfen bereits in der



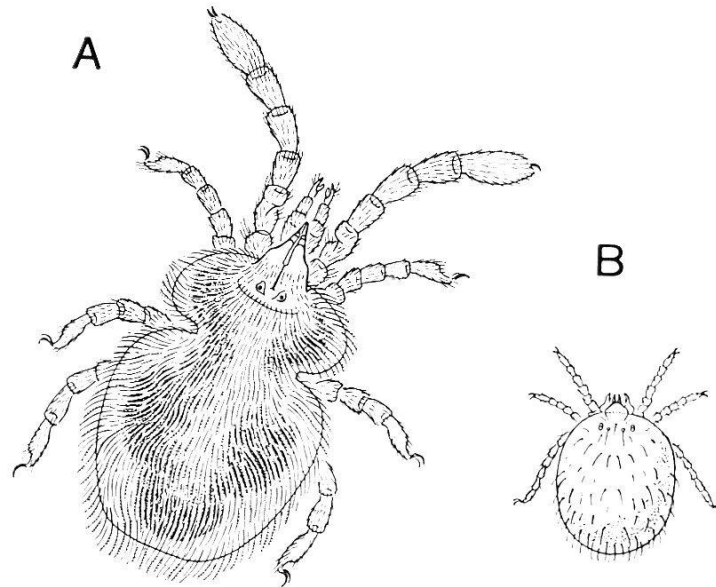


Fig. 15

*Trombicula akamushi*

A Imago B Larve — Larva

(ca. 50×)

zweiten Junihälfte. Diese fast mikroskopisch kleinen, sechsbeinigen Lebewesen ernähren sich von Gewebslymphe, und zwar benötigen sie in der Regel eine einzige Mahlzeit. Um dieses Bedürfnis zu befriedigen, gehen sie Feldmäuse, Ratten oder Spitzmäuse in ihren Löchern und auf ihren Wechsellern an, befallen aber auch den Menschen; wenn er im Gras lagert oder sich zum Baden oder Waschen am Flußufer einfindet, können die *Trombicula*-Larven leicht auf seinen Körper gelangen, aber auch indem sie, nach Art der Zecken, auf einem Grashalm lauern und sich blitzschnell dem vorbeistreichenden Bein anheften. Sie sind besonders in den Morgenstunden aktiv, wenn der Tau an den Gräsern trocknet. Mit den klauenbewehrten Extremitäten klettern sie behende auf der Haut oder im Haarpelz der Warmblüter herum und suchen sich eine geeignete Einstichstelle. Ein bis drei Tage lang bleibt die Larve festgesaugt, wobei sich in Verlängerung des kurzen unter die Haut eingeführten Hypostoms oder Rostrums eine hyaline Röhre in das Wirtsgewebe hinein ausbildet (ANDRÉ 1930). Dieser «Histosiphon» ist auf eine lokale nekrotische Reaktion gegenüber dem von der Larve abgegebenen Speichel zurückzuführen und für *Trombicula* charakteristisch. Die europäische, mit *T. akamushi* verwandte *T. autumnale*, die berühmte rote Herbstmilbe, welche periodisch in großen Invasionen auftritt und z. B. nach dem Baden das arge Jucken verursacht, erzeugt ganz analoge Phänomene. Durch die-

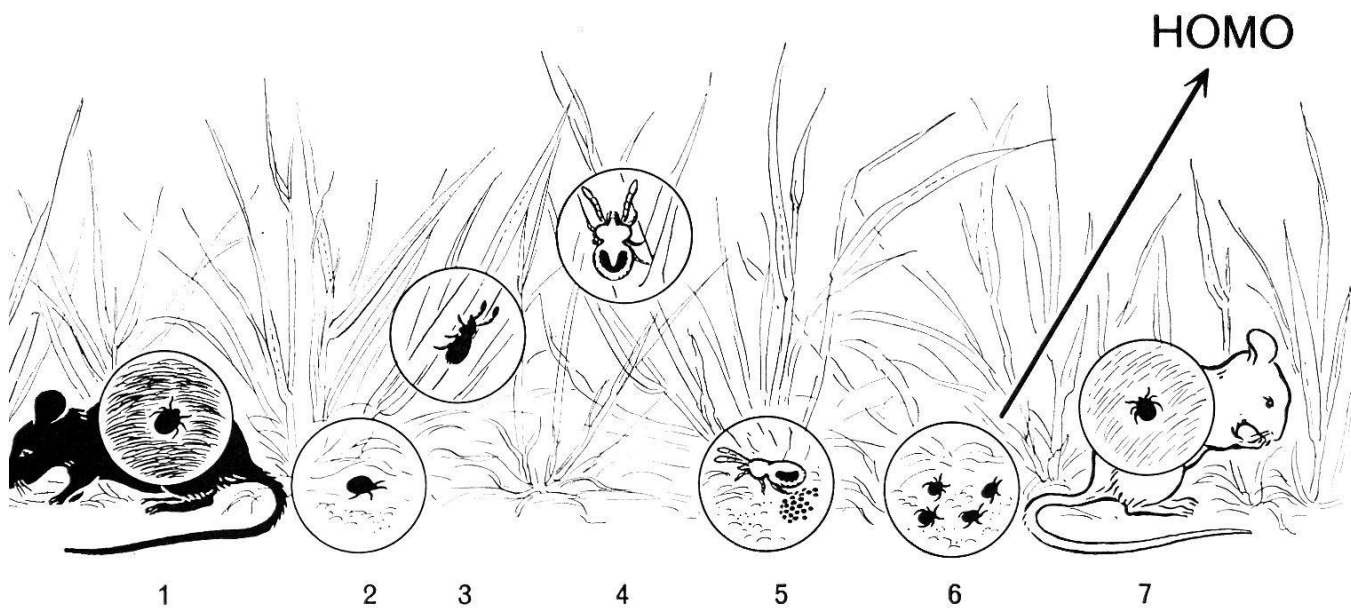


Fig. 16

Schema der Übertragung des Tsutsugamushi-Fiebers durch  
Trombicula

Diagramme montrant la transmission de la fièvre tsutsugamushi  
par Trombicula

Diagram Showing the Transmission of Tsutsugamushi Fever  
(Scrub Typhus) by Trombicula

- 1 Trombicula-Larve beim infizierenden Saugakt auf einer Feldmaus, Trägerin von *Rickettsia orientalis*  
Larve de la trombicule s'infectant en se gorgeant sur une souris sauvage, porteuse de *Rickettsia orientalis*  
Larva of Trombicula, becoming infected through sucking blood on a field mouse which carries *Rickettsia orientalis*
- 2, 3 Infizierte Larve und Nymphe  
Larve et nymphe infectées  
Infected larva and nymph
- 4 Trombicula-Imago mit infizierten Ovarien  
Trombicule adulte avec ovaires infectés  
Adult Trombicula with infected ovaries
- 5 Ablage infizierter Eier, aus denen (6) infizierte Larven schlüpfen, die *Rickettsia orientalis* auf eine reine Maus (7) bzw. auf den Menschen übertragen  
Déposition d'œufs infectés qui donnent naissance à des larves infectées (6), capables de transmettre *Rickettsia orientalis* à une nouvelle souris saine (7) ou à l'homme  
Depositing infected eggs from which hatch infected larvae (6) capable of transmitting *Rickettsia orientalis* to an uninfected field mouse (7) or to man

sen, ins Innere des Wirtes verlängerten Gewebekanal saugt sich die Larve unter starker Volumenvergrößerung innert 10 und mehr Stunden voll. Wird ein Saugakt unvollendet abgebrochen, so muß er wiederholt werden, sonst reicht die Nahrungsreserve bis zur Verwandlung nicht aus, und die Larve geht ein. Nach einer der Verdauung gewidmeten Ruheperiode erfolgt die Häutung zum einzigen, bereits erwähnten, prädatorisch lebenden *Nymphens Stadium*, welches sich, ebenfalls nach einer Ernährungs- und Ruheperiode, zur *Imago* häutet. Je nach der geographischen Lage bzw. dem Klima des Biotops überwintert diese und schreitet erst im Mai des nächsten Jahres zur Eiablage.

## 2. Die transovariale Übertragung von *Rickettsia orientalis*

Der Umstand, daß im Lebenscyclus der *Trombicula* nur eine blutsaugende Phase eingeschaltet ist, bringt es mit sich, daß eine anlässlich des larvalen Saugaktes infizierte Milbe den Krankheitskeim nicht selber an einen neuen Warmblüter, bzw. an den Menschen weitergeben kann. Die Rickettsien müssen vielmehr den Umweg über den Eierstock nehmen, wie dies in Fig. 16 schematisch dargestellt ist. Das Tsutsugamushi-Fieber stellt den in der Epidemiologie bisher einzig bekannten Fall *exklusiv transovarialer Übertragung* dar. Damit sich die Krankheit endemisch halten kann, ist die Gegenwart eines Reservoirs unerlässlich. Auf Seite 356 sind einige der wichtigsten Reservoir-Tiere aufgeführt, an denen die Milbenlarven immer wieder *R. orientalis* aufnehmen können. So fand z. B. TRAUB (1949) im Ledo-Gebiet (Assam), daß 60 bis 96% der Larven von *Trombicula deliensis*, die an Wildratten gewonnen wurden, infiziert waren.

Die Wanderungen der Rickettsien im Milbenkörper sind im einzelnen noch nicht studiert, doch findet sicher bei der Imago eine Lokalisierung in den heranreifenden Eiern des Ovars statt, ähnlich wie dies für *Borrelia duttoni* bei der Übertragung durch *O. moubata* — dort allerdings als zusätzliche Möglichkeit — beschrieben worden ist (S. 328/329). Voraussichtlich ist auch bei *Trombicula* der Dotter das Milieu, auf dem sich die Rickettsien entwickeln und von wo aus sie die Organe der sich entwickelnden Larve wieder besiedeln, vor allem die Speicheldrüse, deren Sekret beim Saugakt der nächsten Larvengeneration für die Stichinfektion verantwortlich ist.

Im letzten Weltkrieg hat das Tsutsugamushi-Fieber den Truppen auf den verschiedenen Kriegsschauplätzen des Fernen Ostens

zum Teil empfindlich zugesetzt. Es bot sich da auch erstmals Gelegenheit, Krankheitsfälle in großer Zahl zu beobachten und miteinander zu vergleichen. Die Inkubationszeit schwankte zwischen 6 und 21 (häufig 10—12) Tagen. Die Erkrankungen massierten sich in den Monaten Juli bis Oktober (Regenzeit), was saisonmäßig also etwa dem Vorhandensein blutsaugender Larven entspricht.

### 3. Technik zum Studium des Tsutsugamushi-Fiebers

#### HALTUNG UND PRÄPARATION VON TROMBICULA<sup>1</sup>

##### a) Materialbeschaffung

Die Larven von *Trombicula akamushi* und *T. deliensis* geben, wie schon erwähnt, je nach Verbreitungsgebiet verschiedene Warmblüter an, in der indomalayischen Region vornehmlich Ratten und Spitzmäuse, in Japan in erster Linie die Mäuseart *Microtus montebelloi* (S. 356). Man findet sie in der Regel an den Ohren ihrer Wirtstiere in oft beträchtlicher Zahl festgesaugt, auch an Scrotum und Bauchseite, besonders bei *Tupaia*. Will man sich Milben beschaffen, so muß man die erwähnten Kleinsäuger fangen, wofür Käfig- oder Schnapp-Fallen verwendet werden. Im ersteren Fall wird das Wirtstier lebend erbeutet; man stellt es nun während 2—3 Tagen in einem relativ grobmaschigen Käfig über ein Wasserbad. Die vollgesaugten Milbenlarven lassen sich fallen und werden an der Wasseroberfläche gesammelt. Werden die Kleinsäuger in einer Schnappfalle tot gefangen, abgeschossen oder nach dem Fang in einer Käfigfalle abgetötet, so verläßt die Mehrzahl der Milbenlarven den erkaltenden Wirt in den Tropen meist erst nach 24 Stunden. Das Abtöten mit Aether oder Chloroform ist nicht zu empfehlen, da die Milben dabei ebenfalls eingehen können. Frisch abgetötete Wirte werden in einem dicht verschlossenen Papier- oder Plastiksack über Nacht in den Kühlschrank gebracht (falls kein solcher vorhanden ist, können sie für 12—24 Stunden in einer Plastikhülle in einen kühlen Bach oder Fluß gehängt werden), wobei sich die meisten Milben von selbst loslösen und eingesammelt werden können. Noch schneller kommt man zum Ziel, wenn man den toten Kleinsäuger in ein Netzmittel untertaucht und während mindestens  $\frac{1}{2}$  bis 1 Stunde gut auswäscht (verdünnte Lösung von Aerosol O.T. oder Vatsol O.T., siehe LIPOVSKY 1951 b). Die Larven lösen sich unter der Wirkung des Netzmittels vom Wirt los und sammeln sich auf dem Boden des Gefäßes. Sie ertragen diese Prozedur ohne Schaden und bleiben sogar 1—2 Wochen untergetaucht am Leben, wenn die Lösung kühl gehalten wird. — Es ist auch versucht worden, *Trombicula*-Larven auf weiße Mäuse und Ratten zu locken, die man in Milben-infiziertem Freiland in Käfigen ausgesetzt hat. Der Erfolg ist jedoch gering, solange die Tiere nicht direkt mit dem

<sup>1</sup> Die folgenden Angaben stützen sich auf ausführliche persönliche Mitteilungen von Dr. A. TRAUB (Dept. of Entomology, Walter Reed Army Medical Centre, Washington), einem angesehenen Fachmann auf diesem Gebiet. Wir möchten seine lebenswürdige Hilfsbereitschaft hier aufs beste verdanken.

Boden und der Vegetation in Berührung kommen, so daß das Fangen, bzw. der Abschluß der natürlichen Wirte immer noch die beste Methode darstellt.

### b) Zucht

Sind vollgesaugte Milbenlarven, die also keine weitere Blutmahlzeit mehr benötigen, auf die eben beschriebene Art gewonnen worden, so ist es relativ einfach, sie zu Nymphen und Imagines weiterzuzüchten. (Für Einzelheiten der hier kurz skizzierten Zuchttechnik siehe LIPOVSKY, 1953). Man setzt die Larven zu je 25 bis 50 Stück in kleine PETRI-Schalen, bzw. zu je 10 Stück in eine Spezialzuchttube mit Plastikpfropf. Diese Behälter sind mit einer hygroskopischen Masse ausgestrichen, welche aus einer Mischung von feinem chirurgischem Gips und Holzkohlenpulver besteht, die man fest werden läßt. Das Mikroklima in den Zuchtgefäßen soll 80 bis 100% RLF und 26 bis 30° C betragen; die Temperatur kann auch ohne Schaden für die Milben temporär herabgesetzt werden (Eisschrank!), wenn man die Entwicklung eines Stadiums aus bestimmten Gründen hemmen möchte. — Wenn sich die Larven zu Nymphen gehäutet haben, beginnt man mit der Fütterung. Hierzu werden Insekteneier verwendet, die man sich durch Sezieren im Freiland gefangener oder gezüchteter gravider Weibchen von Dipteren oder Homopteren, auch kleinerer Hemipteren und Lepidopteren in größerer Quantität beschaffen kann. Die Eier werden frisch aus den Eiröhren herauspräpariert dargeboten (die Ovarien können aber auch in Insekten-Ringer tagelang im Eisschrank aufbewahrt werden) und von den Nymphen und Imagines ausgesaugt. Eine ausgezeichnete Milbennahrung bilden auch gewisse Collembolen und deren Eier (speziell *Sinella curviseta*, *Entomobryidae*), die ihrerseits auf gärender Hefe gezüchtet werden können (LIPOVSKY, 1951 a). Frisch gehäutete, verletzte oder künstlich zerquetschte Collembolen werden von den Milben besonders gerne angegangen. Da die Trombiculiden kannibalistisch veranlagt sind, müssen sie reichlich gefüttert werden; aber auch dann ist es nicht ganz zu vermeiden, daß sie ihre eigenen Eier aussaugen. — Die Weiterzucht der aus einer solchen Aufzucht resultierenden Larvengenerationen, die für ihre Warmblütermahlzeit auf Mäuse oder Ratten gebracht werden müssen, geht nicht ohne Schwierigkeiten, besonders wenn es gilt, für epidemiologische Untersuchungen eine Massenzucht anzulegen.

### c) Konservierung und Präparation der Milben

Milben werden in Alkohol (95%) feucht fixiert. Für Totalpräparate werden die fixierten Milben gut gewässert und anschließend in FAURE oder PURI eingeschlossen (Rezepte S. 404, 405).

## METHODEN ZUR DARSTELLUNG VON RICKETTSSIA ORIENTALIS

Wir verweisen hier auf die «Methoden zur Darstellung der Rickettsien» S. 311 ff. — Wie man sich in der Natur infizierte Trombicula-Larven für Laboratoriumsversuche beschafft, ist unter a) Materialbeschaffung beschrieben. Zum Nachweis von *R. orientalis* in Kleinsäufern untersucht man vor allem die Milz der Reservoirtiere.