Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 21 (1964)

Heft: 3

Artikel: Biologie von "Echidnophaga gallinacea" (Westw.) und Vergleich mit andern Verhaltenstypen bei Flöhen

Autor: Suter, Peter Rudolf

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-311190

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 02.07.2025

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

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel.

Biologie von *Echidnophaga gallinacea* (Westw.) und Vergleich mit andern Verhaltenstypen bei Flöhen.

Von Peter Rudolf Suter.

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung
1. Problemstellung 194
2. Material und Technik 196
a) *Echidnophaga*zucht 196
b) *Xenopsylla*zucht 198
c) Technik 199

II. Entwicklung und Morphologie
1. Eier 200
2. Larven 200
3. Puppen 202
4. Imagines 203
a) Weibchen 203
b) Männchen 203
c) Vergleich der stechendsaugenden Mundwerkzeuge 204
Epipharynx 204
Lacinien 204
Labialpalpen 206
Maxillarloben 206
Maxillarpalpen 206

III. Biologie
1. Eier 207
2. Larven 208
a) Schlüpfakt 208
b) Ernährung 208
c) Oekologische Faktoren 210
d) Schädigende Faktoren 211
3. Imagines 212
a) Schlüpfakt 212
b) Ernährung 213
c) Oekologische Faktoren 214
d) Reaktion auf optische, seismische und olfaktorische Reize . 214
e) Copulation und Eiablage 215

IV. Verhalten
1. Larven 218
2. Imagines 219
a) Verhalten im Kokon 219
b) Angehen des Wirtes 219
c) Bevorzugte Wirte 221
d) Präferierte Zonen an den Wirten 221
e) Verhalten auf dem Wirt 226
f) Blutmahlzeiten 227

g) Copulation 228
h) Eiabgabe 228
i) Tod 228

V. Bewertung des Ektoparasitismus von Echidnophaga
1. Entwicklung und Wirtsbefall als Kreislauf 229
2. Reaktion des Wirtes 232
3. Möglichkeit als Krankheitsüberträger zu wirken 232
4. Vergleich mit *Xenopsylla* und *Tunga* 233
a) Morphologie 233
b) Biologie 234
c) Verhaltensweise 234

Literatur 236
Résumé 237
Summary 238

I. Einleitung.

1. Problemstellung.

Alle bis heute beschriebenen Siphonapterenarten leben als blutsaugende Parasiten der Vögel und Säuger. Ob man nun den Menschen-, Hunde-, Katzen-, Rattenfloh usw. betrachtet, die meisten Arten gleichen sich fast vollkommen in ihrer Lebensweise.

Die Imagines sind nur bis zu einem gewissen Grad an ihren Wirt gebunden. Sie befallen ihn zur Aufnahme der Blutmahlzeiten. Er bildet für sie auch ein Transportmittel zu Verbreitung der Art, und sie finden in seinem Gefieder, seinem Pelz, oder seiner Kleidung einen gut klimatisierten Aufenthaltsort. Auf dem Wirt vollzieht sich auch die Copulation, seltener die Eiablage. In der Regel verlassen die gesättigten Flöhe für eine gewisse Zeit ihre Wirte, verbergen sich, vor dem Licht geschützt, in deren Nest oder Lager, copulieren und legen die Eier ab. In allen Fällen entwickeln sich die Eier auf dem Boden, unter oder im Lager des Wirtes, jedoch nie auf ihm selbst. Die Larven — meistens durchlaufen sie innert ca. 3—4 Wochen drei Stadien — durchwühlen die lockere Erde sowie den sich in den Nestern ansammelnden Staub und Schmutz auf der Suche nach gewissen organischen Substanzen und vor allem nach den sich hier ansammelnden Faeces der Altflöhe, welche ihnen als Nahrung dienen. Im letzten Stadium spinnt sich die Larve nach vollständiger Entleerung ihres Darmes in einen Kokon ein, in dessen Wand sie Sandkörner oder Detritusteilchen eingebaut hat. In dieser undurchsichtigen Hülle häutet sie sich wieder zur Nymphe, aus der dann die Imago hervorgeht. Der junge Floh durchbricht das Kokongewebe und ist nun bereit, einen passenden Wirt zu befallen. Fakultativ kann eine Ruhezeit auftreten, welche bei gewissen Arten bis zu einem Jahr dauert (PEUS in MARTINI, 1952). Wenn schon die Gebundenheit an den Wirt relativ locker ist, indem sich die Flöhe fern von ihm in seinem Lager aufhalten und sich dort vermehren, so gilt diese relative Unabhängigkeit auch hinsichtlich der Wirtsart. Bekanntlich können Hundeflöhe und auch Katzenflöhe auf dem Menschen, Hundeflöhe auf Katzen, Katzenflöhe auf Hunden vikarieren. Die Übertragungsmöglichkeit von Pestbazillen durch *Xenopsylla cheopis* ist ein bekanntes Beispiel sowohl für die natürliche als auch für die experimentell mögliche Anpassungsfähigkeit eines Rattenflohs auf verschiedensten Rattenarten sowie auf den Menschen.

Neben dieser relativen biologischen Uniformität, wie sie für ca. 1300 Floharten gilt, zeichnen sich nun zwei Gruppen mit ca. 70 Arten durch eine beson-

dere Form des Parasitismus aus. Nämlich einerseits der *Tunga*-Typ mit 6 Arten, andererseits mehrere Gattungen vom sog. Sticktight-Typus (vgl. Tab. 1) [1].

In erster Linie sind es die Arten vom *Tunga*-Typ (Beispiel: Sandfloh des Menschen *Tunga penetrans*), bei welchen die Männchen sich gleich verhalten wie alle Flohmännchen, d. h. sie saugen periodisch auf ihren spezifischen Wirten Blut, während sich die Weibchen nach einer ersten Blutmahlzeit an bevorzugten Stellen in die Hornhaut einbohren. Dabei spielt der Stechrüssel keine Rolle. Die Weibchen zwängen sich mit ihrer spitzen, kantigen Stirne voran unter stemmenden und rudernden Bewegungen der Extremitäten, vor allem des 3. Beinpaares, vorzugsweise in Falten der Lederhaut ein. Mit dem Eindringen in die Haut beginnt gleichzeitig die, als Physogastrie bezeichnete, bekannte Anschwellung des Körpers bis zur erbsengroßen Kugelform, an der auch innere Organe wie Darm, Muskeln, Ovar teilnehmen, indem sie stark hypertrophieren (GEIGY und HERBIG 1949).

Die Copulae finden auf dem Wirt statt, nachdem die Weibchen ein gewisses Reifestadium erreicht haben (GEIGY 1953).

Die Entwicklung der Eier, Larven und Puppen vollzieht sich auf die übliche Weise. Die Eier werden vom in der Haut vollständig verborgenen Weibchen durch den Eindringungsporus herausgestoßen und auf den Boden zerstreut. Es schlüpfen Larven, welche sich in die lockere Erde einwühlen, dort verpuppen und zu Imagines weiterentwickeln.

Den zweiten Spezialfall bilden die Flöhe vom Sticktight-Typ oder Stickfast-Typ, wie dies in englisch bezeichnet wird, d. h. vom «festsitzenden» Typus, dessen wohl bekanntester Vertreter der in den Tropen und Subtropen verbreitete Hühnerkammfloh (*Echidnophaga gallinacea* Westw.) ist. Auch hier werden die Weibchen zu stationären Hautparasiten, allerdings nicht zu «Endo»-Parasiten, da sie nicht unter die Hornhaut dringen, sondern mit dem Rüssel verankert außen haften bleiben, ähnlich etwa wie die Schildzecken *(Ixodidae)*. Im Gegensatz zu diesen Ektoparasiten geben die *Echidnophaga*weibchen kontinuierlich Faeces und Eier ab, welche wahllos auf den Boden gestreut werden. Die Entwicklung vollzieht sich wie beim *Tunga*-Typ am Boden, in der für alle Siphonapteren gültigen Weise. Die Copulationen finden immer auf dem Wirt statt, wo die fixierten Weibchen, nachdem sie eine gewisse Reife erreicht haben, von den Männchen aufgesucht werden.

Es ist sehr bestechend, den *Tunga*- und den Sticktight-Typ, z. B. *Tunga penetrans* und *Echidnophaga gallinacea,* miteinander zu vergleichen und zu sehen, ob vielleicht die durch schwächeres Haften in der Wirtshaut gekennzeichneten *Echidnophagae* als Vorstufen zu *Tunga* zu betrachten sind. Ein Blick auf die Systematik der Siphonapteren, wie HOPKINS & ROTHSCHILD (1953) sie darstellen, läßt zum mindesten für gewisse Arten das Bestehen eines phylogenetischen Zusammenhangs möglich erscheinen, indem die schon erwähnten *Echidnophaga, Spilopsyllus* und *Cediopsylla* als Vertreter der Puliciden im System den Tungiden, zu welchen die *Hectopsylla* und *Tunga* gezählt werden, nahestehen. Die *Chimaeropsylla*- und *Vermipsylla*-Arten stehen jedoch als Vertreter der *Hypsophthalmidae* bzw. der *Vermipsyllidae* in systematischer Hinsicht abseits von Tungiden und Puliciden (vgl. Tab. 1).

Die *Echidnophaga* sind in bezug auf ihre Biologie und morphologischen Veränderungen durch ihre besondere Weise zu parasitieren bedeutend weniger untersucht worden als *Tunga*. Es soll daher die erste Aufgabe dieser Arbeit sein, die Morphologie und Biologie sowie die Verhaltensweise von *Echidnophaga gallinacea* gegenüber verschiedenen Reizen und Umweltseinflüssen zu untersuchen. Auf Grund dieser Ergebnisse kann dann ein Vergleich zwischen *Tunga* und *Echidnophaga* angestellt werden.

[1] Diese Angaben verdanken wir Hr. Dr. SMIT, Brit. Mus. Tring. Herts.

TABELLE 1.

Übersicht über die systematische Verteilung der Vertreter des «Tunga-Typs» und des «Sticktight-Typs».

Familien	Arten vom «Tunga-Typ»	Arten vom «Sticktight-Typ»
Tungidae	6 Tunga	11 Hectopsyllae
Pulicidae		18 Echidnophagae 1 Spilopsyllus 4 Cediopsyllae
Rhopalopsyllidae Malacopsyllidae		
Vermipsyllidae		27 Vermipsyllae
Pygiopsyllidae Xiphiopsyllidae Coptopsyllidae Hystrichopsyllidae Stephanocircidae Macropsyllidae Ischnopsyllidae Leptopsyllidae Amphipsyllidae Ceratophyllidae		
Hypsophthalmidae		3 Chimaeropsyllae

2. *Material und Technik.*

Aus der Problemstellung geht hervor, daß zur Ausführung der vorliegenden Arbeit die Möglichkeit bestehen mußte, *Echidnophaga gallinacea* in allen Entwicklungsstadien zu beobachten. Es stellte sich daher die Aufgabe, lebendes Material zu beziehen und dieses in geeigneter Weise zu züchten. Für den Vergleich mit den relativ wenig wirtsgebundenen Flöhen und dem stark vom Wirt abhängigen *Tunga*-Typ standen die am Schweizerischen Tropeninstitut schon existierenden Zuchten von *Xenopsylla cheopis* und das gesamte *Tunga*-Material, das Grundlage war für die Arbeit von GEIGY und HERBIG (1949), zur Verfügung.

In den folgenden Kapiteln soll zunächst das Prinzip unserer neu eingerichteten *Echidnophaga*zucht sowie deren Pflege erläutert werden. Anschließend wird die *Xenopsylla*zucht beschrieben, welche auf Grund der Erfahrungen bei *Echidnophaga* organisiert worden ist. Schließlich soll die für unsere histologischen Untersuchungen verwendete Technik beschrieben werden.

a) Echidnophagazucht.

Im Spätherbst 1958 brachte mein verehrter Lehrer, Herr Prof. Dr. R. GEIGY, dem an dieser Stelle mein herzlichster Dank für seine großzügige materielle und wissenschaftliche Hilfe ausgesprochen sei, lebende *Echidnophaga*-Larven und -Puppen von Tanganyika nach Basel. Es war ihm gelungen, im dortigen

Feldlaboratorium des Tropeninstitutes eine erste Zucht in Gang zu bringen. Dieses Material diente uns als Ausgangspunkt für die eigene Zucht, wobei es in erster Linie darum ging, bis zum Schlüpfen der Imagines geeignete Wirte zu finden. Aus verschiedenen Gründen haben wir uns entschlossen, Nackthalszwerghühner zu verwenden, eine Geflügelrasse, die häufig auch in tropischen Gebieten gehalten wird. Bekanntlich bevorzugt *Echidnophaga gallinacea* als Hauptwirt Geflügel und fixiert sich hauptsächlich an den Kämmen. Da Nackthalszwerghühner am Hals und an der Brustpartie unbefiedert sind, konnte bei dieser Haltungsweise gleichzeitig die Frage abgeklärt werden, ob sich *Echidnophaga* wirklich nur auf den Kämmen, in der Augenregion und auf den Kehllappen ansiedelt oder ob noch andere unbefiederte Körperstellen befallen werden. Welche Rolle bei der Auswahl dieser bevorzugten Stellen die Beblutungsintensität der Haut spielt, ließ sich ebenfalls entscheiden, weil bei den Nackthalshennen die Haut am Hals und an der Brustpartie weiß, d. h. normal durchblutet, bei den Hähnen dagegen durch intensivere Durchblutung rot gefärbt ist. Für unsere Wahl ausschlaggebend waren ferner die geringe Größe der Nackthalshühner sowie deren gute Anpassungsfähigkeit an feucht-warmes Klima, welches für die optimale Entwicklung der *Echidnophaga* erforderlich ist.

Für die Untersuchung der Biologie mußten jederzeit genügend Exemplare aller Entwicklungsstadien zur Verfügung stehen, deshalb wurde die Zucht zweiteilig aufgebaut.

In einer ersten Abteilung befinden sich in Spezialkäfigen die mit Flöhen infestierten Hähne. Hier können jederzeit Floheier und die für die Larvenernährung wichtigen Flohfaeces gewonnen werden. In der zweiten Abteilung werden die in Abständen von 24 Stunden gesammelten Floheier in 20 × 80 mm großen Zuchttuben zur Entwicklung gebracht.

Die Eigenheit der *Echidnophaga*weibchen, an einer einmal gewählten Stelle des Wirtskörpers sitzen zu bleiben, erleichtert wesentlich die Konstruktion der zur Gewinnung der Floheier bestimmten Hühnerkäfige. Es müssen keine besonderen Vorkehrungen getroffen werden, um das Entweichen der Flöhe zu verhindern. So bauten wir leichte Doppelkäfige aus Antikorrodal mit einer Trennwand aus Zinkblech. Die Käfigdecke, die Seiten- und Rückwände wurden durch eine zur Reinigung abnehmbare Plastikhülle geschlossen. Als Türen können am Rahmen der Vorderseite weitmaschige Drahtgitter eingehängt werden. Der Käfigboden besteht aus einem herausziehbaren Gitter von 25 mm Maschenweite. Auf diesem können die Hühner gehen, ohne sich zu beschmutzen, da ihre Exkremente hindurchfallen und erst 3 cm tiefer von einem eingeschobenen Netz von Plastikkanevas aufgefangen werden. Dieses Netz läßt nur die ständig vom Huhn abfallenden Floheier und Faeces passieren, welche sich auf einem unter dem Käfig liegenden Bogen Papier ansammeln. Die Eier lassen sich leicht in die Zuchttuben verteilen. Es empfiehlt sich, das Einsammeln der Eier am frühen Vormittag zu besorgen, da sich die Wirtstiere über Nacht ruhig verhalten. Tagsüber bewegen sich die Hühner in ihren Käfigen, und es läßt sich nicht vermeiden, daß vereinzelte Floheier und Faeces verlorengehen. Unsere Hühner wurden ausschließlich mit Junghennenwürfeln gefüttert. Diese Nahrung hat sich für unseren Zweck vorzüglich geeignet. Sie wird recht gerne gefressen und enthält alle für die Hühner notwendigen Nährstoffe. Die im Käfig zerstreuten Reste werden von Plastikkanevas aufgefangen. Die Eier und Faeces werden daher nicht verunreinigt. Den Hühnern muß stets frisches Wasser zur Verfügung stehen. Es ist besonders darauf zu achten, daß die Trinkgefäße in den Käfigen gut befestigt werden, da diese sonst von den Hühnern beim Scharren ausgeleert werden könnten, wobei die unter dem Käfig liegenden Floheier und Faeces unbrauchbar würden.

Die Zuchttuben mit den *Echidnophaga*eiern werden in einem klimatisierten

Raum aufbewahrt. Bei einer Temperatur von 26° Celsius und 85% rel. Luftfeuchtigkeit dauert die Entwicklung vom Ei bis zur Imago ca. 3 Wochen. Es werden 45 Zuchttuben verwendet. In den ersten 24 stehen alle Entwicklungsstadien nebeneinander zur Verfügung. In den restlichen Tuben befinden sich ausschließlich Imagines, die zu Versuchen und als Zuchtreserve dienen. Nach ca. 3 Tagen schlüpfen die Larven und beginnen sich von den Faeces der adulten Flöhe zu ernähren. Besonders wenn viele Larven (mehr als 50) in einer Tube zusammen leben, muß Sand, Erde oder Sägemehl dazugegeben werden. Die Larven können sich in dieses Material hineinwühlen, und sie spinnen sich zwischen dem 10. und 14. Tag in ihre Kokons ein. Müssen Larven für histologische Untersuchungen geschnitten werden, so vermeide man Erde oder Sand, da das Mikrotommesser durch evtl. anhaftende Sandkörner beschädigt werden könnte. Als zusätzliche Nahrung geben wir in jede Zuchttube eine Messerspitze Hühnertrockenblut-Pulver, welches auf einfache Weise hergestellt werden kann:

Frisches Hühnerblut wird in einem Becken ½—1 cm hoch ausgegossen und im Ofen bei 65° Celsius getrocknet. Die entstandene spröde, dunkelbraune Kruste wird fein gemahlen. Auf solche Weise hergestelltes Trockenblut ist gut haltbar. Es ist im Gegensatz zu den Faeces der adulten Flöhe oder zu dem im Vacuum getrockneten Blut sehr schlecht wasserlöslich. Bei zu hoher rel. Luftfeuchtigkeit verflüssigt es sich weniger und widersteht daher der bakteriellen Zersetzung besser.

Anfänglich haben wir die Beobachtung machen müssen, daß gewisse Milben (*Hypoaspis* spec., *Tyrophagus* spec.) in die Zuchttuben gelangen und sich dort stark vermehren. Die Flohlarven werden durch diese Eindringlinge beim Bauen ihrer Kokons gestört und entwickeln sich nicht mehr weiter. Um diese Schädlinge möglichst rasch zu eliminieren, wurde folgende Methode angewandt. 1—2 Tage nach dem Schlüpfen der Larven wurde der Inhalt der Zuchttuben auf einem Bogen Papier verteilt und ca. 10 Minuten mit einer 75 Watt-Lampe aus 30 cm Entfernung bestrahlt. Nun konnten die Flohlarven mit dem übrigen lockeren Material wieder vorsichtig in die gereinigten Zuchttuben gefüllt werden. Die Milben hatten sich unter dem Einfluß des Lichtes auf dem Papier angesammelt und konnten nun mit diesem zusammen vernichtet werden. Während der Zeit, in der sich die reifen Larven verspinnen, 9.—12. Tag nach der Eiablage, sollten die Zuchttuben nach Möglichkeit nicht gewendet werden, da Larven, die in dieser Entwicklungsphase gestört werden, in den meisten Fällen eingehen. Wenn die Imagines, am 21. Tag die Weibchen und 3 Tage später die Männchen, ihre Kokons verlassen, können sie mit Hilfe von Licht aus der Zuchttube herausgelockt werden. Das Zuchtglas wird zu diesem Zweck mit einem zweiten solchen verbunden und mit Hilfe einer Kartonmanschette verdunkelt. Es dauert nur wenige Minuten, bis die Flöhe von der abgeschirmten Seite in die dem Licht ausgesetzte Tube hinübergewandert sind. Sollen für bestimmte Versuche Männchen und Weibchen getrennt werden, so kann man dies sehr leicht unter der Binokularlupe tun, wenn die Flöhe mit CO_2 narkotisiert werden.

b) Xenopsyllazucht.

Xenopsylla cheopis kann auf Ratten oder auf Goldhamstern sehr leicht im Laboratorium gehalten werden. Die übliche Weise, diese Flohart zu züchten, ist die folgende:

In ein 30—40 cm hohes Glasgefäß gibt man eine 5 cm hohe Lage Sägemehl oder Sand und setzt einen mit Flöhen gut infestierten Wirt (Ratte oder Hamster) hinein. Beim Füttern dieses Tieres muß darauf geachtet werden, daß keine Nahrungsreste übrigbleiben, da diese sonst schimmeln könnten. Nach ca. 3—4 Wo-

chen muß der Wirt in ein neues Glasgefäß umgesetzt werden, da von diesem Zeitpunkt an neue Flohgenerationen zu erwarten sind. Es soll dadurch vermieden werden, daß der Wirt von zu vielen Parasiten geschädigt wird. Diese Zuchtmethode zeigt jedoch einen Nachteil. Obschon zeitweise viel Material zur Verfügung steht, kann das Alter der Puppen, Larven und adulten Flöhe nicht genau bestimmt werden. Auch ist es schwierig, die verschiedenen Stadien aus dem Sägemehl oder dem Sand herauszusuchen. Wir haben aus diesem Grund die *Xenopsylla*zucht auf ähnliche Weise wie diejenige der *Echidnophaga* eingerichtet.

In einem würfelförmigen Blechhäuschen wird 2 cm über dem Boden ein Drahtgitter eingeschoben. Die Kantenlänge mißt 12 cm. Eine Öffnung von 4 × 4 cm, welche oberhalb des Gitterrostes liegt, erlaubt dem Wirtstier in diese Behausung hinein- und wieder hinauszuschlüpfen. Zur Reinigung des Kistchens läßt sich die Rückwand herausziehen. Das Innere wird mit Roßhaar ausgepolstert. Diese Behausung muß in ein Glasaquarium hineingestellt werden, um ein Entweichen der Flöhe zu verhindern. Setzt man nun einen mit *Xenopsylla* infestierten Wirt (Goldhamster) dazu, so wird dieser sehr bald den Blechbehälter als Nest akzeptieren. Selbst die gesättigten Flöhe, welche den Wirt öfters verlassen, halten sich im Dunkeln der Kiste unter dem Rost oder im Roßhaar auf und legen dort ihre Eier ab. Ratten sind bei dieser Zuchtmethode als Wirtstiere ungeeignet. Diese Tiere beziehen im Unterschied zum Hamster das Nest nicht und geben den Harn an jeder beliebigen Stelle ab. Im Gegensatz dazu verlassen die Hamster zur Harnabgabe ihre Behausung, wodurch zu große, den Flöhen schädliche Feuchtigkeit vermieden wird. Die Eier von *Xenopsylla cheopis* haben im Gegensatz zu *Echidnophaga* eine klebrige Hülle und fallen daher nicht ohne weiteres durch den Gitterrost. Sie bleiben dort, wo sie abgelegt wurden, im Roßhaar des Wirtsnestes, kleben. Deshalb können nicht jeden Tag Floheier gesammelt werden, wie dies bei der *Echidnophaga*zucht möglich ist. Wir warten daher stets eine Woche ab und entnehmen dann der Kiste die bereits geschlüpften Larven, die auf ein unterhalb des Gitterrostes eingeschobenes Papier gefallen sind und dort leicht gesammelt werden können. Sie werden vom Papier in eine Tube geschüttelt, wo ihnen etwas Sägemehl und Trockenblut als zusätzliche Nahrung beigegeben wird, damit sie sich in diesem Gemisch einwühlen und vor Licht schützen können. Die Zuchtgläser werden ebenfalls im klimatisierten Raum bei 26° Celsius und 85% rel. Luftfeuchtigkeit gelagert. Da die Entwicklung der *Xenopsylla* 5—11 Tage länger dauert als bei den *Echidnophaga,* ist es hier besonders wichtig, das Hinüberwandern der schon erwähnten Raubmilben von einer Tube in die andere zu verhindern. Daher ruhen die Zuchtgläser auf einem Gestell, das in einer mit Öl gefüllten Wanne steht. Verlassen Milben eine Tube, so fallen sie in das Öl und können keine Tube mehr befallen. Das Sammeln und Abfangen der Imagines aus den Zuchttuben läßt sich am besten durch Einblasen von Atemluft bewerkstelligen. Die adulten Flöhe werden dadurch aktiviert und streben auf die Reizquelle zu. In einer geeigneten Falle können sie dann gesammelt werden. Diese hat die Form einer Reuse und wird auf das Zuchtglas aufgesteckt.

Diese Zuchtmethode auf dem Hamster hat sich übrigens, wie spätere Erfahrungen zeigten, auch auf *Echidnophaga* anwenden lassen, die sich beim Hamster relativ leicht auf dem Nasenrücken und den Ohrmuscheln ansiedeln.

c) Technik.

Durch histologische Untersuchungen sollte abgeklärt werden, wie weit die *Echidnophaga* in das Gewebe des Wirtes eindringen und ob dieses in irgendeiner Weise auf die Parasiten reagiert.

Es wurden 4 × 4 mm große Hautstücke mit darauf verankerten Flöhen ausgeschnitten und in Bouin-Duboscq fixiert. Diese Präparate wurden über Butylalkohol geführt, in Paraffin eingebettet und dann 7 μ dick geschnitten. Zum Färben wurde Haematoxylin-Delafield und Erythrosin verwendet. Mit dieser Methode erzielten wir, auch bei den sonst schwierig zu schneidenden Chitinteilen der Flöhe, gute Resultate. Durch die kombinierte Färbung mit Haematoxylin und Erythrosin erscheinen die Kerne und basophile Substanz blau, Chitin gelb, das Zellplasma und Bindegewebe rot und die Erythrocyten orange.

II. Entwicklung und Morphologie.

1. Eier.

Schon ROESEL VON ROSENHOF widmete 1749 in seinen Insekten-Belustigungen dem Floh einen größeren Abschnitt. Er beschrieb schon damals den Bau des Floheies. Von den neueren Arbeiten über Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Flöhe seien an dieser Stelle diejenigen von HARVEY, 1941; WEYER, 1946; ROTHSCHILD & CLAY, 1952, und PEUS, 1953, erwähnt.

Die Eier von *Echidnophaga gallinacea* sind ellipsoide Körper. Die Länge beträgt 325 μ, die Breite 215 μ und das Gewicht 5 bis 8,5 × 10^{-6} g. Ihre Oberfläche zeigt perlmuttartigen Glanz und ist im Gegensatz zu den Eiern vieler wenig wirtsgebundener Floharten, wie z. B. *Xenopsylla cheopis,* nicht klebrig. Dies scheint übrigens ein besonderes Merkmal der Eier von festsitzenden Flöhen zu sein. Diese verlassen ja den Wirt zur Eiabgabe nicht, sondern müssen ihre Eier direkt auf den Boden abwerfen. Dazu eignet sich eine trockene Außenfläche besser, weil kein Hängenbleiben im Gefieder oder Pelz zu befürchten ist. Gerade diese Eigenschaft ist auch von Vorteil für die Laboratoriumszucht und die Beobachtung; die Eier lassen sich sehr leicht vom Papier in die Zuchtgläser verteilen, und es bildet sich keine Schmutzkruste, welche das Auffinden und Untersuchen erschwert.

In unserer Zucht dauert die Embryonalentwicklung von *Echidnophaga gallinacea* 3—4 Tage bei 26° Celsius und 85% rel. Luftfeuchtigkeit. WEYER fand für dieselbe Flohart Werte von 6 bis 8 Tagen bei 21° und 27° Celsius. Diese Differenz beruht wahrscheinlich auf einer niedrigeren rel. Luftfeuchtigkeit. Die Eier von *Xenopsylla* entwickeln sich bei uns innert 6 Tagen.

2. Larven.

Die Larven von *Echidnophaga* sind wurmähnliche, mit wenigen Borsten bedeckte Maden. Ihre Farbe variiert zwischen weiß und gelblich, die jedoch rötlich-braun erscheint, sobald der Darm Nah-

Abb. 1. Echidnophaga gallinacea Westw. Links das Weibchen, rechts das Männchen.

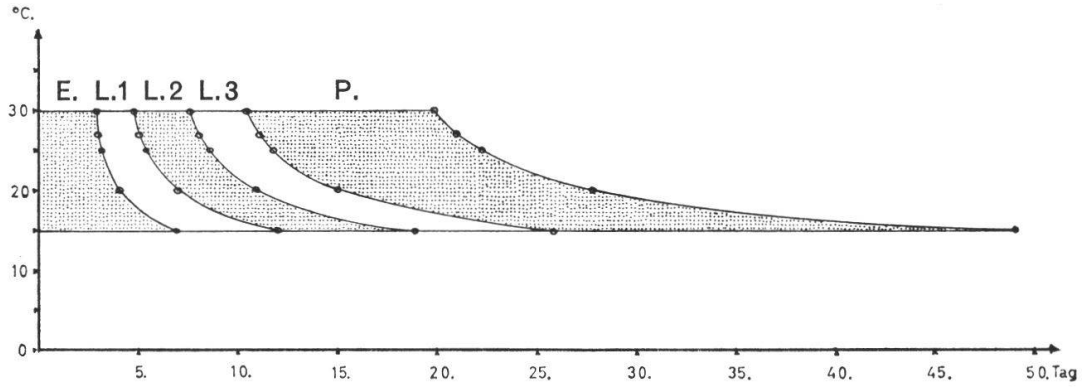


Abb. 1a. Dauer der Entwicklung von *Echidnophaga gallinacea* bei 85% RLF und verschiedenen Temperaturen. Über 30° C und unter 15° C stockt die Entwicklung. E = Embryonalentwicklung; L 1, L 2, L 3 = Larvenstadien 1—3; P = Puppe.

rung enthält. Der kleine augenlose Kopf trägt zwei Antennen, und deutlich erkennt man die starken Kauwerkzeuge. Der Eizahn, mit welchem die junge Larve ihre Eihülle durchbricht, läßt sich bei schwacher Vergrößerung im Mikroskop als nach vorne gerichtetes, spitzes, seitlich bezahntes Dreieck erkennen. An den Kopf schließen ohne besonderen Übergang die Brust- und zehn Abdominalsegmente an. Der letzte Abschnitt trägt zwei kegelförmige Nachschieber.

Wie die meisten Floharten durchlaufen die *Echidnophaga* drei larvale Stadien. Morphologisch lassen sie sich nur durch die zunehmende verschiedene Größe unterscheiden. Bei *Tunga penetrans* fanden GEIGY & HERBIG (1955) nur zwei Larvenstadien.

Es ist schon bei der Beschreibung der Eier gezeigt worden, daß sich die *Echidnophaga* verhältnismäßig rasch entwickeln. Ein Blick auf Tab. 2 zeigt, daß dies auch für die Larvalzeit zutrifft. Die kurze Entwicklungszeit mag einer der Gründe sein, daß diese Flöhe oft so zahlreich an Geflügel gefunden werden. Der Kamm und die Augengegenden erscheinen dann von einer braunen Kruste überdeckt (vgl. Photos). Meistens sind mehrere Flohgenerationen nebeneinander auf einem Wirt fixiert.

TABELLE 2.

Entwicklungsdauer der Larven verschiedener Floharten.

	Echidnophaga gallinacea	*Xenopsylla cheopis*	*Pulex irritans*	*Tunga penetrans*
Larvenstadien I	2 Tage	5-6 Tage	2-7 Tage	5-8 Tage
II	2-3 Tage	5-6 Tage	2-7 Tage	8 Tage
III	2-3 Tage	5-6 Tage	ca. 5 Tage	—
Entwicklungszeit	6-8 Tage	15-18 Tage	9-18 Tage	13-16 Tage

3. Puppen.

Ein bis zwei Tage vor ihrer Verpuppung, d. h. ungefähr 10 Tage nach der Eiablage, ändern die Larven Verhalten und Aussehen. Sie nehmen keine Nahrung mehr auf. Die rötlich-braunen Larven erscheinen nun matt elfenbeinfarben. Sie krümmen sich U-förmig ein und spinnen sich mit Hilfe ihres Speicheldrüsensekretes und Fasern oder Schmutzpartikeln des Biotops in den Kokon ein. Während etwa 2 Tagen liegen die Larven als sog. Praepuppen in dieser Hülle, bis sie sich zur Puppe häuten.

In Größe und Gestalt sind die Puppen den Imagines ähnlich. Nach einer Dauer von 3 Tagen beginnen sich die anfänglich elfenbeinfarbenen Formen zu bräunen. Die Puppenruhe dauert bei den Weibchen 10 Tage, bei den Männchen etwa 13 Tage. Diese Protogynie wurde auch bei *Tunga penetrans* beobachtet. Sie tritt dort aber nicht in so ausgeprägter Weise auf. Nach GEIGY & HERBIG (1955) beträgt dort die Differenz nur 1 Tag.

4. Imagines.

Da die Morphologie der *Echidnophaga* allgemein bekannt ist, möchte ich hier auf die Arbeiten von HOPKINS & ROTHSCHILD, 1953; WEYER, 1942; PATTON & EVANS, 1929, verweisen. Es seien nur wenige charakteristische Merkmale zum Unterscheiden von anderen Floharten erwähnt.

Ctenidien fehlen. Der Kopf trägt eine Chitinleiste, die ihn in zwei Abschnitte teilt. Die «Stirne» ist in charakteristischer Weise abgewinkelt, so daß eine Kopfkante entsteht. Alle Glieder der Fühlerkeule sind am unteren Ende verwachsen. Die drei Thorakalsegmente sind zusammen schmäler als das erste Abdominalsegment. Die Innenseite der Hintercoxen trägt ein Dornenfeld.

a) Weibchen.

Die *Echidnophaga* sind, verglichen mit anderen Floharten, kleine Tiere. Ihre Körperlänge beträgt unmittelbar nach dem Schlüpfen ca. 0,8 mm. Erst nach mehreren Blutmahlzeiten werden durch die heranreifenden Ovariolen die Abdominalsegmente teleskopartig auseinandergeschoben. Solche legereifen Weibchen erreichen dann eine maximale Länge von 1,4 mm. Diese Werte konnten mit denjenigen von Weibchen der Gattung *Tunga penetrans* verglichen werden, die zwischen 1,2 und 1,4 mm maßen. Demnach dürften die Weibchen beider Floharten in ihrer Größe übereinstimmen. Die Vertreter der wenig wirtsgebundenen Arten erreichen fast durchwegs die doppelte Größe (vgl. Tab. 3).

Von bloßem Auge können die weiblichen *Echidnophaga* an ihren oval-symmetrischen Abdomen und an der helleren (gelblichbraunen) Färbung erkannt werden. Bei den reifen Weibchen lassen sich die Panzerzwischenhäute als feine, gelbe Ringe am gedehnten Hinterleib deutlich feststellen. Durch das Mikroskop kann man leicht die Spermatheke auf der rechten Seite, in der Gegend des 5. Sternites, durchscheinen sehen.

b) Männchen.

Es fällt sofort auf, daß die Männchen durchwegs kleiner sind als die Weibchen. Diese Größendifferenz ist auf das kleinere Abdomen der Männchen zurückzuführen. Kopf und Thorax stimmen in Größe und Form bei beiden Geschlechtern überein. Die Messungen haben gezeigt, daß die Länge der charakteristischen Stirnkante bei Männchen und Weibchen gleichmäßig um den Durchschnitt von 0,12 mm schwankt.

Makroskopisch lassen sich die männlichen Flöhe leicht an dem braun-schwarz pigmentierten Abdomen erkennen. Ihr Hinterleib ist in lateraler Ansicht nicht oval wie bei den weiblichen Tieren, sondern asymmetrisch. Die ventrale Seite ist stärker gebogen als die dorsale. Der Hinterleib ist halbmondförmig nach oben gekrümmt und paßt sich der ventralen Biegung des weiblichen Hinterleibes an, wodurch das Aneinanderschmiegen der beiden Körper zur Copulationsstellung erleichtert wird. Bei der Beobachtung im Mikroskop kann das Copulationsorgan, welches sichelförmig im Hinterleib verborgen ist, erkannt werden.

c) Vergleich der stechend-saugenden Mundwerkzeuge bei Männchen und Weibchen verschiedener Floharten.

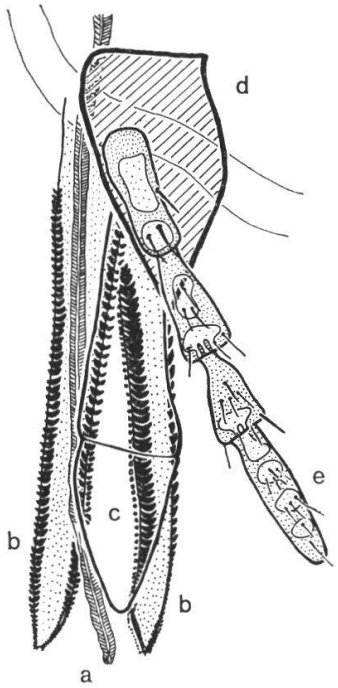
Zum Verständnis der Sessilität von *Echidnophaga gallinacea* müssen die Mundwerkzeuge untersucht werden. Diese allein sind für die langdauernde feste Verankerung des Parasiten in der Wirtshaut verantwortlich. Der Rüssel, welcher neben der Nahrungsaufnahme vor allem einer wirksamen Befestigung am Wirt dient, ist stark vergrößert. Die Dimensionen sind so groß, daß sie selbst von Floharten von mehr als doppelter Körpergröße nicht erreicht werden.

Epipharynx.

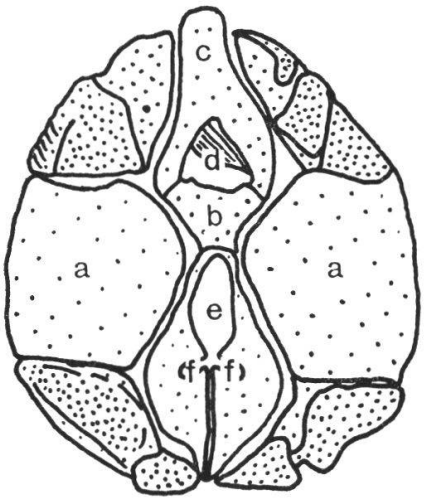
Der Epipharynx bildet eine unpaare Stechborste. Terminal trägt er über die ganze Länge einen medianen Kamm, dessen Rücken einige Erhebungen aufweist. Diese stehen mit Sensillen im Zusammenhang, die median oder beidseitig des Kammes in der Cuticula liegen (Wenk, 1953). Diese Sinnesorgane nehmen wahrscheinlich die Tiefe des Einstiches wahr. Im Querschnitt durch einen Stechrüssel erkennt man im Vorderteil des Epipharynx eine Rille, in der ein unpaarer Nerv verläuft (Abb. 3). Er dient der Versorgung der oben erwähnten Sensillen. Ventral folgt eine größere Rinne, der Nahrungskanal. Der Epipharynx selber besitzt keine Muskulatur. Seine Beweglichkeit erhält er durch die ihn fest verschließenden Lacinien (Abb. 2 u. 3).

Lacinien.

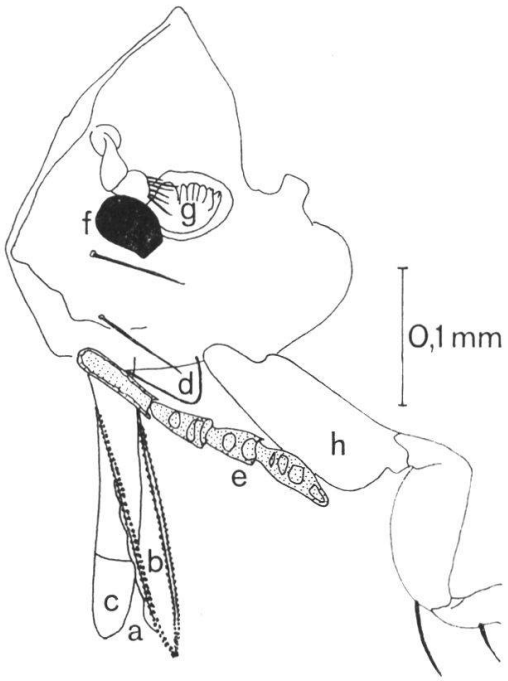
Die Lacinien sind zwei lange Stilette, die beidseitig des Epipharynx stehen und diesen satt umschließen. Sie enthalten weder Nerven noch Sensillen. Der Nahrungskanal sowie die zwei Speichelkanäle werden beim lebenden Tier durch die fest aneinandergepreßten Lacinien abgedichtet. Basal sind sie beweglich mit



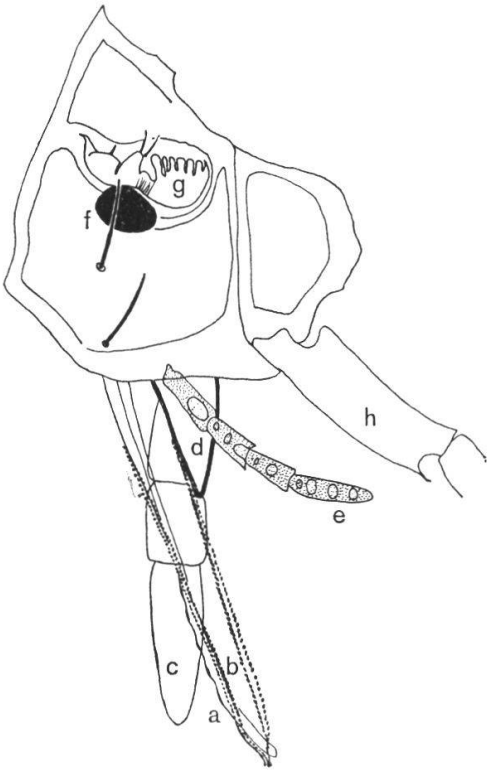
2



3



4



5

Abb. 2. Mundwerkzeuge eines Männchens (Ansicht von der linken Seite). a) Epipharynx, b) Lacinie, c) Labialpalpus, d) Maxillarlobus, e) Maxillarpalpus.
Abb. 3. Rüsselquerschnitt. a) Lacinie, b) Epiharynx, c) Kamm des Epipharynx, d) Nerv des Epipharynx, e) Nahrungskanal, f) Speichelkanäle.
Abb. 4. Kopf eines Männchens.
Abb. 5. Kopf eines Weibchens. a) Epipharynx, b) Lacinie, c) Labialpalpus, d) Maxillarlobus, e) Maxillarpalpus, f) Auge, g) Antenne, h) erste Extremität.

einem Skelettstück verbunden. Dieses steht wie ein kleiner Hebel in spitzem Winkel zu dem langen Stilett. Kopfwärts bis etwa ⅔ ihrer Höhe stehen je zwei kräftige Zahnreihen. Diese Zähne wirken beim Einstich wie Sägen und verankern den Flohrüssel in der Haut des Wirtes. Ihrer Funktion nach sind die Lacinien dem Meißel eines Preßluftbohrers vergleichbar. Sie werden durch Muskeln am Hebelarm der Lacinien in rascher Folge vor- und zurückgeschoben. Der Floh dient mit seiner Masse als Widerlager (WENK, 1953). Nur so ist es möglich, daß der Stechrüssel sehr rasch und scheinbar mühelos in die oft verhornten, zäh-elastischen Hautschichten eindringen kann.

Labialpalpen.

Die Labialpalpen sind zarthäutige, transparente Gebilde, die den Epipharynx und die Lacinien beinahe vollkommen aufnehmen. Auf diese Weise bilden sie eine Rüsselscheide. Am Einstich in die Wirtshaut sind sie nicht beteiligt. Sie werden nach vorne aufgeschlagen.

Maxillarloben.

Die Maxillarloben sind dreieckige Flügel, die einen viergliedrigen Palpus tragen. Sie verschließen den basalen Teil des Stechrüssels seitlich und nach vorne (Abb. 2). Beim Einstich werden sie nach rückwärts gelegt.

Maxillarpalpen.

Die Maxillarpalpen inserieren vorne auf den Maxillarloben und stehen seitlich ab. Sie erreichen etwa ¾ der Länge des Stechrüssels und können vom Floh nach allen Seiten hin bewegt werden. An allen Gliedern finden sich Tast- und z. T. auch Riechhaare. Man beobachtet oft, wie ein Floh, den man auf die Hand setzt, diese mit seinen Maxillarpalpen eifrig betastet. Auf diese Weise sucht er die günstigste Stelle für den Einstich. Auch beim Auffinden der Weibchen zur Begattung spielen die Maxillarpalpen eine entscheidende Rolle. Während des Einstiches werden sie nach rückwärts gelegt. Ein Unterschied zwischen den Mundgliedmaßen der beiden Geschlechter ist nur in der Größe festzustellen. Nach ihrem Bau stimmen sie bei den Männchen und Weibchen völlig überein.

Als Größenproportion wurden folgende Zahlen errechnet:

Dicke des Stechrüssels
Männchen : Weibchen = 1 : 1,46

Länge des Stechrüssels
Männchen : Weibchen = 1 : 1,46

Es zeigt sich, daß die Mundgliedmaßen der Weibchen um rund ein Drittel größer sind als diejenigen der Männchen. Der Saugrüssel muß ja außer der Nahrungsaufnahme auch die dauerhafte Verankerung der Weibchen auf dem Wirt garantieren. Besonders fällt die ungewöhnliche Größe der Stechapparate der Weibchen auf, wenn man die Dimensionen bei verschiedenen anderen Floharten, oder mit den Männchen vergleicht, welche sich nicht während längerer Zeit an ihren Wirten fixieren (s. Tab. 3). Arten mit sehr lockerer Bindung an den Wirt besitzen keine auch nur ähnlich dimensionierte Saugrüssel, wie sie die *Echidnophaga*weibchen haben. Selbst bei Arten, deren Körperlänge das doppelte Maß der *Echidnophaga* erreicht, konnten keine derart starken Mundgliedmaßen gefunden werden. Bei *Tunga penetrans,* wo die Weibchen ebenfalls stationär parasitieren, sind normal ausgebildete Rüssel zu beobachten. Diese Parasiten benötigen aber keine Mundgliedmaßen mit Ankerfunktion, da ihr ganzer Körper in die Wirtshaut versenkt wird.

TABELLE 3.

Mittlere Länge und Dicke des Stechrüssels im Vergleich zur Körperlänge einiger Floharten.

Art	Rüssellänge in mm		Rüsseldicke in mm		Körperlänge in mm	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Echidnophaga gallinacea	0,415	0,285	0,054	0,036	1,270	0,951
Tunga penetrans	0,364	0,336	0,032	0,028	1,281	1,064
Pulex irritans	0,308	0,252	0,035	0,035	2,940	1,960
Xenopsylla cheopis	0,429	0,361	0,035	0,028	2,640	1,843
Synosternus pallidus	0,560	0,210	0,042	0,021	2,270	0,840
Archeopsylla erinacea	0,392	0,308	0,042	0,035	2,340	1,905

III. Biologie.

1. Eier.

Die Eier brauchen zu ihrer Entwicklung eine sehr hohe rel. Luftfeuchtigkeit. Bei 85% rel. Luftfeuchtigkeit und bei 26° Celsius schlüpfen die Larven schon nach 3 Tagen. Sinkt die Luftfeuchtigkeit unter 70%, besteht für die Eier die Gefahr auszutrocknen. Werden sie in einem unklimatisierten Raum bei 60%—70% rel.

Luftfeuchtigkeit aufbewahrt, so verlieren sie in kurzer Zeit viel Wasser. Schon nach einem halben Tag zeigen sie Schrumpfungen ihrer Oberflächen. Der Wasserverlust ist irreversibel. Eier mit Schrumpfungsdellen entwickeln sich nicht mehr weiter, auch dann nicht, wenn sie in ein Milieu von 100% rel. Luftfeuchtigkeit gebracht werden. Zu hohe rel. Luftfeuchtigkeit hat keinen ungünstigen Einfluß. *In vitro* vollzieht sich die Embryogenese auch in voll gesättigter Atmosphäre. Die Temperatur beeinflußt die Entwicklungszeit. Hohe Werte beschleunigen sie, niedrige Werte wirken verzögernd. Bei *Pulex irritans* ist ein Maximalwert und ein Minimalwert bekannt (WEYER, 1946), indem bei dieser Art unterhalb 13° Celsius und oberhalb 27° Celsius jede Entwicklung stagniert. Für *Echidnophaga gallinacea* konnten wir nur Temperaturen zwischen 15° und 30° beobachten [2]. Es wurde bei diesen Versuchen darauf geachtet, daß die rel. Luftfeuchtigkeit auf 85% konstant gehalten wurde. WEYER (1946) gibt für diese Flohart einen Temperaturbereich an, der zwischen +10° Celsius und 38° Celsius liegt.

Das Licht hat auf die Eier keinerlei Einfluß. Die Entwicklung vollzieht sich bei Tageslicht ebensogut wie in völliger Dunkelheit.

2. *Larven.*

a) Schlüpfakt.

Die Larve trennt die Eihülle mit Hilfe ihres, schon erwähnten, Eizahnes auf. Dabei entsteht in der Regel ein Spalt, der sich geradlinig von Pol zu Pol des Eies zieht. Ihren Körper abwechslungsweise kontrahierend und dilatierend, windet sie sich aus der Öffnung soweit heraus, bis die leere Eihülle nur noch am Abdomenhinterende festgeklemmt bleibt. Durch lebhaftes Umherkriechen versucht die Larve nun die Eihülle abzustreifen. Dies gelingt ihr dadurch, daß sie sich zwischen Fasern hindurchzwängt oder am rauhen Substrat reibt.

Der Schlüpfakt dauert normalerweise etwa 10 Minuten. In seltenen Fällen kann nahezu eine Stunde verstreichen, bis es der Larve gelungen ist, sich endgültig von der Eihülle zu befreien.

b) Ernährung.

Im allgemeinen ernähren sich die Flohlarven von bestimmten organischen Substanzen, die sie in den Abfällen der Wirtsnester finden. Es sind dies: Nahrungsreste, Haarteile, Haut- oder Feder-

[2] Vergl. Abb. 1a.

schuppen, Schimmelpilze und Faeces der Altflöhe (KÜKENTHAL, 1926). Die Ernährung der Larven mit dem von den Imagines abgegebenen Kot ist aber keineswegs bei allen Arten lebensnotwendig. Dies fanden wir bestätigt in Versuchen mit *Xenopsylla*-larven, die sich auch ohne Zugabe von Imaginalkot oder Blut in irgendeiner Form sehr gut entwickelt haben. Diesen Larven genügen die Stoffe, wie sie z. B. in den von uns zur Fütterung der Ratten verwendeten Preßwürfeln enthalten sind. Bei *Echidnophaga gallinacea* liegen die Verhältnisse anders. Hier sind die Faeces der Altflöhe oder als Ersatz das im Abschnitt «Material und Technik» beschriebene Hühnertrockenblut zur Ernährung unbedingt notwendig. In mehreren Versuchsreihen wurde *Echidnophaga*larven blutfreie Nahrung — u. a. auch Preßwürfel — vorgesetzt. Es ist aber nicht gelungen, dieselben auf diese Weise zu ernähren. Die Larven begannen jedesmal auf dieselbe typische Weise abzusterben. Das gleiche Resultat erhielten wir bei Hungerversuchen, wo nach etwa 4tägigem Fasten 100% der Larven verendet waren.

Bei diesen Versuchen konnte nebenher folgende Feststellung gemacht werden. Bei extremen Hungerversuchen kann es unter den Larven zu Kannibalismus kommen, indem größere Exemplare die kleineren und schwächeren auffressen. Dieses Verhalten tritt jedoch nur im Hungerversuch auf, nicht aber in unseren Normalzuchten, obschon hier gegen 1000 Larven auf kleinem Raum beisammen gehalten werden.

Es scheint, daß bei *Echidnophaga* ein besonderer Fall von Anpassung an die Lebensweise des Wirtes vorliegt. Die Nachkommenschaft dieser Flohart ist nur dort gesichert, wo den Imagines ausreichend Zeit zur Verfügung steht, ihre Eier und in genügender Zahl Faeces für die spätere Ernährung der Larven am selben begrenzten Ort zu deponieren. Dazu sind die Schlafplätze des Geflügels, welches als Hauptwirt dient, die geeigneten Stellen. Es ist daher leicht zu verstehen, weshalb gerade in unsauberen Geflügelfarmen *Echidnophaga* in verheerend großen Massen auftreten kann. Die stark befallenen Hühner werden anaemisch. Es treten Verzögerungen im Wachstum und Rückgang der Eiproduktion auf. Dadurch ist öfters großer materieller Schaden entstanden (WEYER, 1942, und JENKINS & RIMES, 1958). Allgemein zur Verdauung der Flohlarven schreibt KÜKENTHAL (1926) in seinem Handbuch der Zoologie: «Häufig ist im Darm eine blutähnliche Masse zu finden, deren Herkunft nicht ganz klar ist. Sie wird teils für wirkliches Blut gehalten, welches von der Aufnahme imaginaler Exkremente herrühren soll, teils nimmt man an, daß es sich nur um den durch den Verdauungsvorgang rot gefärbten Darm-

inhalt handle, was wahrscheinlicher sein dürfte.» Die Verdauung der Larven ist bis dahin noch nie näher untersucht worden, auch wir haben dies nicht im Detail durchgeführt. Es ist uns aber bei den Ernährungsversuchen an *Xenopsylla-* und *Echidnophaga-*larven eine Veränderung der Farbe des Darminhaltes aufgefallen. Normalerweise sieht man bei den Larven den Darminhalt rötlichbraun durch die Körperhaut durchscheinen. Wir waren sicher, daß diese Larven schon Flohkot gefressen hatten. Larven dagegen, welchen blutlose Diät vorgesetzt worden war, zeigten sehr bald eine andere Darmfärbung, welche der Farbe des verabreichten Futters entsprach. Um abzuklären, ob der rot gefärbte Darminhalt der Larven durch den Verdauungsprozeß selbst oder lediglich durch das Haemoglobin der Erythrocyten des aufgenommenen Blutes hervorgerufen wird, fütterten wir in zwei Versuchsserien Larven von *Xenopsylla cheopis* und *Echidnophaga gallinacea* mit Trockenplasma vom Menschen. Es werden dazu Larven verwendet, welche sich schon von Flohfaeces ernährt hatten und den erwähnten roten Darminhalt besaßen. Drei Tage nach Versuchsbeginn war der rote Darminhalt verschwunden. Die Larven zeigten die Farbe des von ihnen gefressenen Plasmapulvers. Es konnte in keinem Fall festgestellt werden, daß sich durch die Verdauungsvorgänge wieder eine Rotfärbung des gelblichen Darminhaltes eingestellt hatte. Fütterte man diese Larven wieder mit Flohfaeces oder Blutpulver, so erschienen sie sofort wieder rötlich-braun. Aus diesen Versuchen darf wohl geschlossen werden, daß die erwähnte Rötung allein durch das in der Nahrung enthaltene Haemoglobin zustande kommt und nicht durch eine besondere chemische Reaktion.

c) Oekologische Faktoren.

Von Temperatur und Feuchtigkeit sind die Larven in ähnlicher Weise abhängig wie die Eier. Die ihnen als Hauptnahrung dienenden Kotpartikel der adulten Flöhe sind aber leicht wasserlöslich. Bei einer rel. Luftfeuchtigkeit von 90% und mehr beginnen diese zu zerfließen, und das Material, in welchem sich die Larven aufhalten, verpappt sich. Sehr rasch tritt zudem eine bakterielle Zersetzung ein. Larven, welche in einem solchen zähen, übelriechenden Brei gehalten werden, gehen ein. Zu hohe rel. Luftfeuchtigkeit schadet den Larven an sich nicht direkt. Es sind nur die beschriebenen indirekten Folgen, welche ihren Tod verursachen. So fühlen sie sich beispielsweise in einer feuchten Petrischale ganz wohl, sofern man ihnen schlecht wasserlösliches Trockenblutpulver füttert.

85% rel. Luftfeuchtigkeit kann für die Larven als Optimalwert

angegeben werden. Auch bevorzugen sie ein leicht feuchtes Material. Jedoch ist das Beschlagen der Zuchttuben zu vermeiden, da die Larven an der Wandung haften bleiben und eingehen.

Die Larven bevorzugen Dunkelheit. Sonnenlicht tötet sie innert 1—2 Stunden ab. Es ist aber nicht die Folge der austrocknenden Wirkung, denn dieselbe Beobachtung konnte an Larven gemacht werden, welche in einer feuchten Glaskammer dem Sonnenlicht ausgesetzt worden waren.

Beleuchtet man die Larven mit einer Lichtquelle, so kann man ihre negative phototaktische Reaktion beobachten. Sofort streben sie aus dem Bereich des Lichtkegels heraus oder versuchen sich unter Sägemehlanhäufungen usw. zu verbergen. Wir haben bei unserer *Echidnophaga*zucht festgestellt, daß die Korngröße der Unterlage für die Larven von Bedeutung ist. Wenn das von uns in die Zuchtgläser gegebene Sägemehl zu fein ist, verliert es durch Aufnahme von Feuchtigkeit aus der Atmosphäre seine Luftdurchlässigkeit, und die Larven ersticken.

Eine parallele Erscheinung ist bei *Tunga penetrans* bekannt (GEIGY & HERBIG, 1955). Auch dort ist eine ganz bestimmte Struktur des Substrates notwendig, damit sich die *Tunga*larven entwickeln können.

d) Schädigende Faktoren.

Wie schon erwähnt, können die Larven durch verschiedene Einflüsse physikalischer Natur geschädigt werden. Sie vertragen kein Sonnenlicht. Das sie umgebende Material kann zu feucht oder zu feinkörnig sein. Beides bewirkt ihren Tod.

Bei unseren Zuchten mußten wir feststellen, daß neben diesen Einflüssen noch Schädlinge auftreten können. Es wurde beobachtet, daß Milben (*Hypoaspis* spec., *Tyrophagus* spec.) die Flohlarven an ihrer Entwicklung hindern können. Diese Milben durchwühlen unermüdlich das Biotop der Flohlarven. Diese werden dadurch in einer für ihre weitere Entwicklung notwendigen Ruhepause gestört. Sie sterben ab. Experimentell kann man diesen Effekt erreichen, wenn man die Zuchtgläser zur Zeit der Verpuppung häufig schüttelt und wendet. Der Inhalt soll gut gemischt werden.

Plinius (23—79 n. Chr.) hat geraten, im Frühjahr Erde auszugraben und diese in die Häuser zu streuen. Das Rezept sollte die Entwicklung der Flöhe verhindern (PIEKARSKI, 1954). Möglicherweise könnte die Methode von Plinius Erfolg bringen, nämlich dann, wenn mit dem Ausstreuen der Erde die Häuser gleichzeitig mit Milben infiziert würden.

3. *Imagines.*

a) Schlüpfakt.

Bei einer durchschnittlichen Temperatur von 26° Celsius und bei 85% rel. Luftfeuchtigkeit verlassen die weiblichen *Echidnophaga* am 21. Tag, vom Moment der Eiablage an gerechnet, den Kokon. In einem Abstand von drei Tagen folgen die Männchen. Wie bei den anderen Floharten erscheinen die Weibchen zuerst. Der Schlüpfakt dauert etwa fünf bis zehn Minuten. Mit Hilfe ihrer Stirnkante zwängen die Flöhe eine Öffnung in das Gespinst der sie umgebenden Hülle und arbeiten sich unter erheblichen Anstrengungen heraus.

Häufig wurde beobachtet, daß bei Erschütterungen schlagartig eine große Anzahl von Flöhen an der Oberfläche des in der Zuchttube liegenden Materials erscheinen (PEUS, 1953). Dieses plötzliche Auftauchen steht jedoch in keinem Zusammenhang mit ihrem Schlüpfen. Es ist eine Eigenart aller Floharten, daß sie sich nach dem Verlassen des Kokons ruhig im Nestmaterial verborgen halten. Sie kommen erst heraus, wenn ganz bestimmte Reize, wie Erschütterungen, Duftstoffe und CO_2, auf sie einwirken.

Es kann vorkommen, daß Flöhe viel länger in ihrem Kokon bleiben, als dies normalerweise für ihre Entwicklung notwendig wäre. Bei *Pulex irritans* soll die Kokonruhe 240 Tage, bei *Nosopsyllus fasciatus* sogar 450 Tage dauern (PEUS in MARTINI, 1952). Auch in unseren Zuchten konnten wir bei *Echidnophaga gallinacea* solche Kokonflöhe beobachten. Allerdings fanden wir 55 Tage nach der Eiablage nur noch tote Flöhe im Kokon. Bei dieser Flohart sterben die Imagines offenbar ab, wenn es ihnen nicht gelingt, sich innert einer bestimmten Zeitspanne zu befreien. Die Frist beträgt 34 Tage, gerechnet vom regulären Schlüpftermin an. In der Mehrzahl gelingt ihnen die Befreiung, und es stirbt nur ein verschwindend kleiner Bruchteil der Individuen im Kokon ab.

Versuchsweise wurden im Kokon verbliebene Flöhe am 44. Tage aus ihrem Gefängnis befreit und neben Flöhen, welche schon am 21. Tag selbständig geschlüpft waren, in Zuchtgläsern gehalten. Diese Tiere wurden jedoch nie gefüttert, sondern nur beobachtet, um ihre Lebensfähigkeit zu prüfen. Die selbständig geschlüpften Flöhe lebten durchschnittlich 19 Tage, während die Kokonflöhe schon nach 7 Tagen eingingen. Berechnet man nun die Lebenszeit dieser Versuchstiere vom Ei bis zum Exitus, erhält man Resultate von 51 Tagen Lebensdauer für die künstlich aus dem Kokon geholten Flöhe und eine Lebensdauer von bloß 40 Tagen für die auf natürliche Weise geschlüpften Tiere. Dieser Unterschied beruht wahrscheinlich auf dem geringeren Energie-

verbrauch der eingeschlossenen Tiere. Es ist nicht bekannt, worauf das fehlende Schlüpfvermögen einzelner Tiere zurückzuführen ist.

b) Ernährung.

Die Imago sucht sehr bald nach dem Schlüpfen ihren warmblütigen Wirt auf, um auf ihm Blut zu saugen, welches die einzige Nahrung bildet. Bei *Echidnophaga gallinacea* sind, wie erwähnt, die Larven auf die Faeces der Altflöhe und dadurch auf die parasitische Lebensweise der Imagines angewiesen.

Die wenig wirtsgebundenen Flöhe sowie die Männchen aller Arten gelten nach PIEKARSKI (1954) als temporäre, periodische Parasiten. Die *Tunga*- und *Echidnophaga*weibchen, die ihren Wirt nicht mehr verlassen, müssen dagegen als stationäre, periodische Parasiten angesprochen werden. Sollen Flöhe längere Zeit am Leben gehalten werden, so müssen sie je nach ihrem Verhaltenstyp verschieden behandelt werden.

Es gibt Floharten, meist Parasiten der Vögel, welche sich während längerer Zeit fern von ihren Wirten in deren Nestern oder Lagern aufhalten, um die Wirte nur gelegentlich zur Blutmahlzeit aufzusuchen. Diese Flöhe werden allgemein als Nestflöhe bezeichnet. Daneben unterscheiden wir die sogenannten Pelzflöhe. Diese sind im Gegensatz zu den Sticktight-Flöhen frei beweglich, leben jedoch fast über die ganze Lebenszeit auf ihren Wirten. Nestflöhe halten Hunger länger aus, wenn sie schon Gelegenheit zum Blutsaugen hatten. Pelzflöhe verhungern um so eher, je öfter sie schon vorher Blut gesogen haben. Die durchschnittliche Hungerfähigkeit liegt bei Kühle und Feuchtigkeit im allgemeinen bei 360 Tagen (PEUS in MARTINI, 1952).

Wir haben die Hungerfähigkeit der *Echidnophaga* im Kühlraum bei $+4^\circ$ Celsius und bei 40% rel. Luftfeuchtigkeit getestet. Wir beobachteten eine Lebensdauer von 4 Tagen. *Xenopsylla cheopis* und *Pulex irritans* können am Leben erhalten werden, wenn ihnen täglich eine 1—2stündige Blutmahlzeit verabreicht wird. In ähnlicher Weise verhält es sich auch bei den Männchen von *Echidnophaga*. Die Weibchen dieser Art sind ständig auf dem Wirt und entnehmen ihm kontinuierlich Blut. Der Kot wird alle 10 Minuten als trockene Körnchen ausgestoßen. Bei Flöhen beträgt das Volumen einer einzigen Blutmahlzeit durchschnittlich 0,5 mm^3. Es wird dabei 10—20mal tröpfchenweise Blut abgegeben (PEUS in MARTINI, 1952). Die Darmkapazität von *Echidnophaga* ist etwa halb so groß. Der Blutverbrauch dieser Parasiten ist trotzdem viel größer als bei weniger wirtsgebundenen Flöhen, da ja durch den Darmtrakt des Parasiten ein ständiges Passieren von Blut unter

ungenügender Auswertung stattfindet. Die für die Imago übermäßig erscheinende Blutkonsumation ist nicht verloren. Der Überschuß kommt letzten Endes den Larven zugute. Läßt man *Echidnophaga,* welche schon Blutmahlzeiten genossen haben, hungern, ertragen sie dies meist nur 2 Tage. Neben Blut dient den *Tunga*-weibchen auch das eitrige Exsudat als Nahrung, welches sich in der durch sie gebildeten Cyste ansammelt. Im Darm dieser *Tunga*-weibchen findet sich Gewebesaft, Haemolymphe mit fast nur Eosinophilen sowie ganz wenigen Erythrocyten (GEIGY & HERBIG, 1955).

c) Oekologische Faktoren.

Im Gegensatz zu den Eiern und Larven sind die Imagines nicht in dem besonderen Maß von hoher Luftfeuchtigkeit abhängig. Sie sind, auf Hühnerkämmen festsitzend, tagsüber ungeschützt der Sonne, Hitze usw. ausgesetzt. Für die noch erträgliche Temperatur läßt sich ein Maximalwert von 40° Celsius angeben. Dieser Wert wird auch vom Wirt gerade noch ertragen. In der Freiheit suchen die mit Parasiten infestierten Wirte automatisch Orte auf, an denen sie sich behaglich fühlen. Durch dieses Verhalten der Wirte werden auf natürliche Weise extreme Bedingungen vermieden, die für die Flöhe schädlich wären. Doch ist zu sagen, daß weder Licht noch direkte Sonnenbestrahlung den *Echidnophaga* schaden.

d) Reaktion auf optische, seismische und olfaktorische Reize.

Allgemein gilt die Regel, daß hungrige Flöhe positiv phototaktische, gesättigte Flöhe oder solche, die gestört werden, negativ phototaktische Reaktionen zeigen. Unsere Untersuchungen über die Phototaxis bei *Echidnophaga* haben ergeben, daß sich diese Flohart etwas anders verhält. Wohl streben sie in nüchternem Zustand spontan auf eine Lichtquelle zu, z. B. in der Zuchttube oder beim Abfangen aus einer solchen (s. «Material und Technik»). Sind sie aber gesättigt, schlägt dieses positive phototaktische Verhalten nicht in ein negatives um, sondern die Flöhe bleiben schwach positiv oder werden in ganz wenigen Fällen für das Licht indifferent. Diese Sonderheit des Verhaltens dürfte mitbestimmend dafür sein, daß sich *Echidnophaga* beim Geflügel an den nackten, dem Licht exponierten Zonen des Kopfes ansiedelt.

Auf seismische Reize, wie Erschütterungen, Klopfen, reagieren die Hühnerkammflöhe — wie die meisten Floharten — sehr energisch. Bei der leisesten Erschütterung der Zuchttuben kom-

men sie sofort aus dem Nistmaterial hervor und beginnen sehr heftig zu springen. Diese Reaktion nützen wir zur raschen Kontrolle unserer Zucht aus. Schon ein leichtes Klopfen an das Holzgestell genügt, um die Flöhe zu reizen. Ein gut hörbares, prickelndes Knistern entsteht durch den Aufprall der springenden Imagines an den Wänden der Zuchtgläser. Es zeigt uns an, daß in denselben viele Flöhe vorhanden sind.

Die olfaktorischen Reize bewirken bei *Echidnophaga* trägere Reaktionen als Licht oder Erschütterungen. Trotzdem scheint, wie unsere Versuche zeigen, die olfaktorische Orientierung bei einer Kombination über die optische zu dominieren.

Verdunkelt man eine mit *Echidnophaga* besetzte Glastube auf ihrer offenen Seite mit einer Kartonmanschette und bringt sie an einen Hahnenkamm, so wandern die Flöhe nach einer geringen Latenzzeit gegen den Kamm. Jedoch stauen sie sich jedesmal zögernd an der Grenze von Hell zu Dunkel an, bevor sie endgültig ihre positive Phototaxis überwinden und dem Duft entgegenstreben. Im Verlauf von ca. 15 Minuten überwinden jeweils 75% der in der Tube eingeschlossenen Flöhe eine Distanz von etwa 10 cm. In ähnlicher Weise lassen sich Versuche mit Atemluft als Reizquelle durchführen. Es wurde auch untersucht, ob das in der Atemluft enthaltene CO_2 oder der Wasserdampf, einzeln angewendet, dieselben Resultate hervorrufen. CO_2 erwies sich in seiner Wirkung als der Atemluft ebenbürtig. Wasserdampf allein vermochte die Flöhe nicht zu attrahieren.

e) Copulation und Eiablage.

Zur Abklärung der Verhältnisse, wie sie bei der Copulation und der Eiablage der Flöhe vorliegen, wurden verschiedene Versuche angestellt (GEIGY & SUTER, 1960). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigten am Beispiel von *Xenopsylla cheopis, Echidnophaga gallinacea* und *Tunga penetrans,* daß diese Flöhe erst dann copulieren, wenn die Weibchen nach mehreren Blutmahlzeiten ein bestimmtes Reifestadium erreicht haben. Die Männchen aller Arten benötigen vor der Copulation keine Nahrungsaufnahme. Sie können, wie wir oft beobachtet haben, direkt nach dem Schlüpfen mehrere Weibchen nacheinander begatten. In unserem Fall ist hervorzuheben, daß jede der oben erwähnten Floharten einer der drei parasitären Varianten entspricht. *Xenopsylla* ist als Vertreter der «freien» wenig wirtsgebundenen Flöhe auch während der Copulation vom Wirt unabhängig; die Geschlechter vereinigen sich je nach Umständen auf dem Wirt, in seinem Nest, oder Lager. Bei *Echidnophaga* als Sticktight-Floh und *Tunga* als «Endo»-

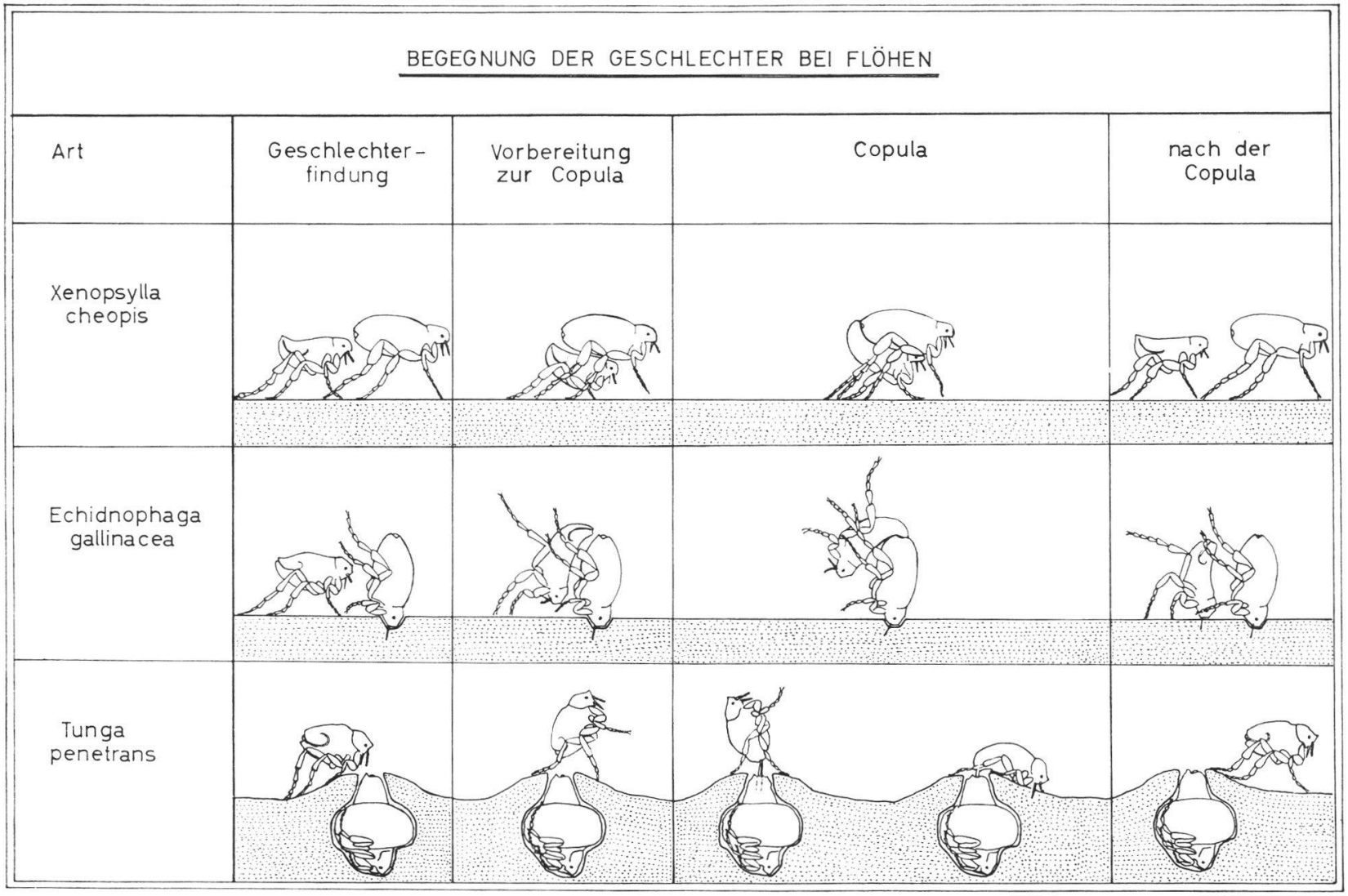


Abb. 6. Die Darstellung zeigt schematisch die Copulationsstellungen bei *Xenopsylla,* einem Vertreter wenig wirtsgebundener Flöhe, *Echidnophaga,* einem Sticktight-Floh und *Tunga penetrans,* deren Weibchen zu Endoparasiten geworden sind.

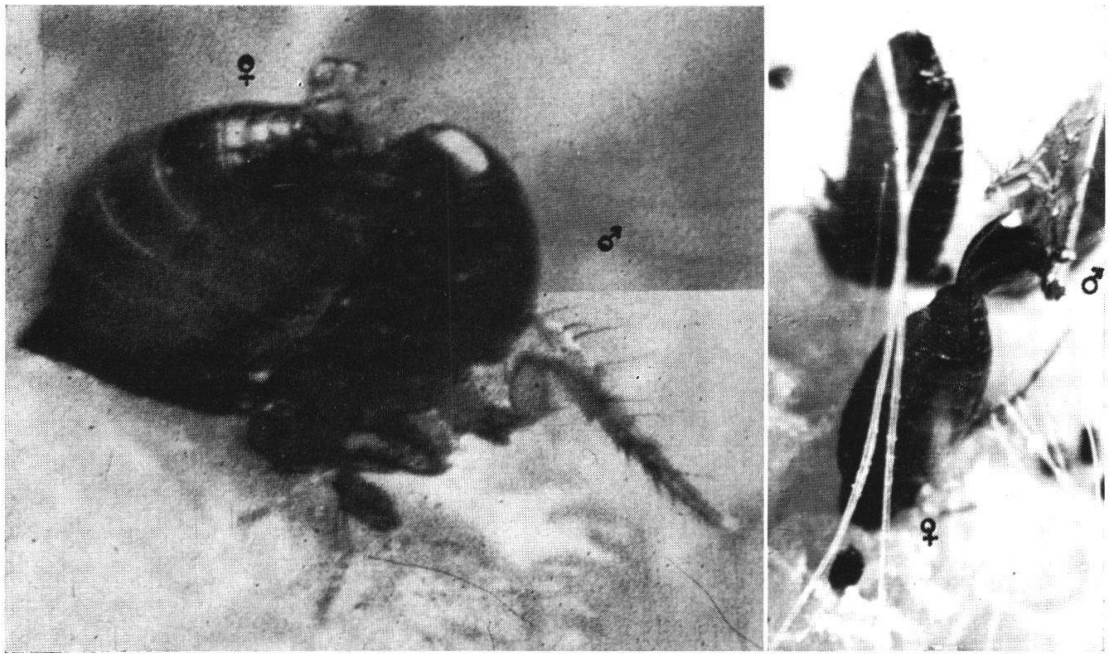


Abb. 7. Copulation bei *Echidnophaga gallinacea*. Das Männchen in der Abb. rechts schwebt, nur mit dem Copulationsorgan am Weibchen verankert, frei in der Luft.

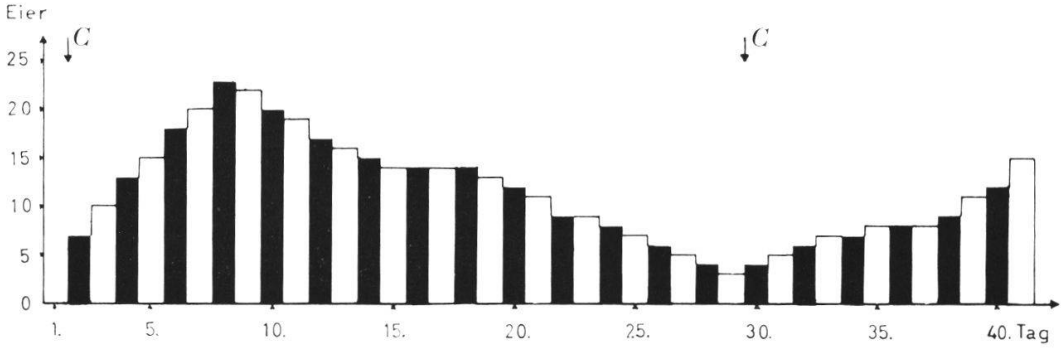
Parasit müssen die Männchen ihre begattungsfähigen Weibchen stets auf dem Wirt aufsuchen. Die Copulationsstellung richtet sich in jedem Fall nach der Art, wie die Weibchen an ihrem Wirt parasitieren. Bei *Xenopsylla* kriecht das Männchen von hinten unter die Bauchseite des Weibchens und führt das Copulationsorgan ein. Nach ca. 10 Minuten trennen sich die Partner. Bei den *Echidnophaga* sucht das Männchen das mit dem Stechrüssel verankerte Weibchen auf, schmiegt sich in ähnlicher Weise wie *Xenopsylla,* aber unter Steilstellung, an der Bauchseite an und copuliert. Dabei schwebt es in der Regel frei in der Luft (Abb. 6 und 7). Beim Wiederabsetzen nach etwa 15 Minuten läßt es sich kopfvoran auf die Beine herunter und kann fakultativ gleich anschließend eine Blutmahlzeit aufnehmen. Häufig werden vorher mehrere Weibchen hintereinander begattet.

Bei *Tunga* erscheint die Copulationsstellung entsprechend den besonderen Verhältnissen am meisten modifiziert. Nach Aufstöbern des in der Wirtshaut versenkten Weibchens stellt sich das Männchen steil auf das hinterste Beinpaar, versenkt das lange Copulationsorgan in die weibliche Geschlechtsöffnung, kippt dann nach vorne um und verankert sich mit seinem Rüssel fest in der Wirtshaut. Während der Copulation wird eine Blutmahlzeit eingenommen. Die Partner trennen sich erst nach etwa 20 Minuten.

Es besteht eine Abhängigkeit zwischen Copulation und Eiablage. In einer Versuchsserie mit *Echidnophaga* wurden frisch

geschlüpfte Weibchen auf zwei verschiedenen Wirten angesetzt. Nach drei Tagen wurde der einen Weibchengruppe abends zwischen 17 und 18 Uhr Männchen beigegeben. Diese copulierten sofort, oder nach einer Blutmahlzeit während ca. 10 Minuten. Am nächsten Tag um 8 Uhr hatte jedes der begatteten Weibchen fünf Eier abgelegt. Da ein Weibchen innert 24 Stunden bei Tag und Nacht gleichmäßig ca. 11—14 Eier abgibt, nehmen wir an, daß die Eiablage sehr bald nach der Copulation einsetzt, d. h. durch sie ausgelöst wird. Dies bestätigt auch das Verhalten der zweiten Weibchengruppe, die ohne Männchen auf dem anderen Wirt saßen. Sie waren nicht fähig, auch nur ein Ei abzulegen. Diese Abhängigkeit der Eiablage von der vorausgehenden Copulation konnte in unserer Zucht vielfach bestätigt werden. Auch beobachteten wir, daß Weibchen, welchen der Samenvorrat in der Spermatheke ausgegangen war, bis zur nächsten Copulation ihre Legefähigkeit einbüßten. Untersuchungen der Spermatheken mit Hilfe von Quetschpräparaten bestätigen das Fehlen von Samenfäden.

TABELLE 4.



Durchschnittliche Eiabgabe der Echidnophaga-Weibchen. C bedeutet Copulationen.

Die Anzahl der von einem Weibchen täglich gelegten Eier kann variieren (s. Tab. 4). Anfänglich wird eine größere Zahl gelegt, welche dann allmählich absinkt, bis die Eiabgabe schließlich ganz aufhört. Nach einer Copulation setzt sie aber sofort wieder ein. In einem Fall wurden als absolutes Maximum 23 Eier innert 24 Stunden gelegt. Der Tagesdurchschnitt beträgt normalerweise etwa 14 Eier.

IV. Verhalten.

1. Larven.

Schon im vorhergehenden Kapitel wurden verschiedene Verhaltensweisen der Larven besprochen. Sie fliehen das Licht und wühlen sich daher in das Nestmaterial des Wirtes ein. Beim Bau

des Kokons spinnen sie allerlei Körnchen und Fasern in seine Wände ein. Diese Gespinste heben sich dann nur sehr schlecht von ihrer Umgebung ab.

Die *Echidnophaga*larven bauen ihre Kokons zum Teil direkt an die Glaswände der Zuchttuben, so daß man die Vorgänge im Inneren beobachten kann.

Xenopsylla cheopis umgibt seine Kokons ringsum mit undurchsichtigem Material, so daß sie zur Beobachtung geöffnet werden müssen.

2. *Imagines.*

a) Verhalten im Kokon.

Normalerweise liegen die Flöhe bewegungslos in ihren Kokons. Kurz vor dem Schlüpftermin drehen sie sich mehrmals kopfüber um 180°. Auf diese Weise versuchen sie wohl die schwächste Stelle des Kokons zu finden, um dort zur gegebenen Zeit das Gewebe zu durchstoßen.

b) Angehen des Wirtes.

Beim Beobachten hungriger *Echidnophaga,* die einen Wirt aufsuchen, überrascht stets ihr träges Verhalten. Die Flöhe nehmen sich relativ viel Zeit, bis sie sich endgültig an den ganz bestimmten Stellen des Wirtskörpers festsetzen. An mehreren Versuchen beobachteten wir, auf welchem Weg die Flöhe vom Boden aus zu den präferierten Stellen an ihren Wirten gelangen. Um den natürlichen Verhältnissen, wie sie in einem Geflügelstall herrschen, möglichst nahe zu kommen, gingen wir auf folgende Art vor.

Ein Hahn wurde in ein großes Terrarium auf eine 2 cm hohe Unterlage von Sägemehl und Hobelspänen gesetzt. Im Moment, wo sich der Hahn zur Ruhe niederließ, setzte man in eine Ecke etwa 100 *Echidnophaga,* um deren Verhalten zu studieren.

Die Resultate dieser Versuche stimmen sowohl zahlenmäßig als auch verhaltensmäßig sehr gut miteinander überein. Es soll daher ein Beispiel dieser Versuchsserie herausgegriffen und beschrieben werden.

100 *Echidnophaga,* 70 Weibchen und 30 Männchen, wurden zu einem Hahn auf die Unterlage des Gefäßes gesetzt. 10 Minuten später zählten wir 3 Weibchen am Kamm des Nackthalshahnes. Nach 15 Minuten war nur noch eines zu sehen. Es hatte den Stechrüssel in der Haut versenkt und nahm Blut auf. Nach 20 Minuten hatte dieses den Kamm ebenfalls verlassen. 6 neue weibliche Flöhe liefen am Kopf des Wirtes umher. In gewissen Abständen sprang

wieder einer ab, oder es tauchte ein neuer Floh aus dem Gefieder am Hals auf. Die meisten Flöhe erreichten den Kopf des Wirtes, indem sie an seinen Beinen emporkletterten und dann im Gefieder Halt suchten. Nur in ganz seltenen Fällen ging ein Floh seinen Wirt in direktem Sprung an. Der Hahn verhielt sich sehr ruhig, zeitweise schlief er auch. Nach einer Stunde Versuchsdauer trug er nur noch fünf an seinem Kamm fixierte Weibchen.

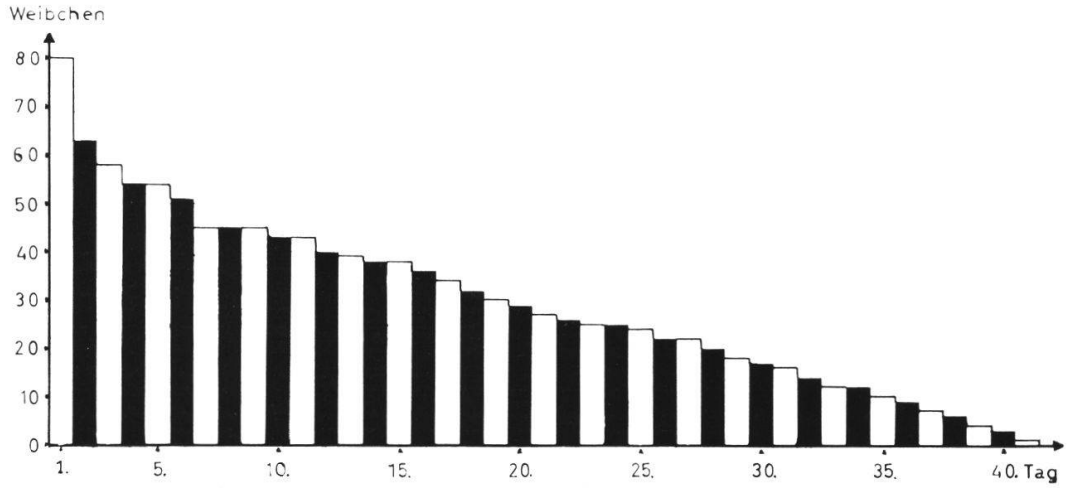
Nach einer Versuchszeit von 18 Stunden wurde der Hahn erneut kontrolliert. Am Kopf fixiert trug er 43 Weibchen. Weitere 19 Flöhe wurden im Glasgefäß gefunden. Bis zu diesem Zeitpunkt hatten sie den Wirt noch nicht befallen.

Der Hahn wurde in ein dicht verschließbares Gefäß gesetzt. Nur der Kopf blieb im Freien. Das Gefieder des Tieres wurde im Aetherdampf gebadet. Die Flohmännchen in seinem Gefieder konnten auf diese Weise narkotisiert werden. Sie fielen auf den Boden des Glasbehälters und konnten dort leicht gezählt werden. Wir zählten 24 Männchen. 14 Flöhe fehlten, weil der Hahn sie erwischt und aufgefressen hatte.

Bei der künstlichen Besiedlung des Wirtes mit *Echidnophaga,* wie sie in unserer Zucht angewendet wird, fixieren sich die Flöhe sehr rasch. Wir pressen dem Hahn ein Fangglas mit seiner Öffnung direkt an den Kamm. Innerhalb von 5 bis 10 Minuten verankern sich die meisten Parasiten. Auch bei dieser Methode gehen im Verlauf der ersten 3—4 Tage verhältnismäßig viele Flöhe verloren. In dieser Zeit wechseln viele Weibchen noch ein bis zweimal ihren Standort, und erst dann bleiben sie während einer längeren Periode stationär. Bei diesem Platzwechsel können die Flöhe leicht vom Wirt abfallen oder von diesem vernichtet werden.

Durchschnittlich gehen vom 1. bis 4. Tag nach künstlicher Infestation 40% der Flöhe verloren (s. Tab. 5). Vom 1. auf den 2. Tag

TABELLE 5.



Beispiel der Abnahme des Echidnophagabestandes auf einem Hühnerkamm.

sind es schon 20%. Nach dem 4. Tag verschwinden nur noch sehr wenige Tiere. Der Bestand kann oft drei Tage lang unverändert bleiben.

c) Bevorzugte Wirte.

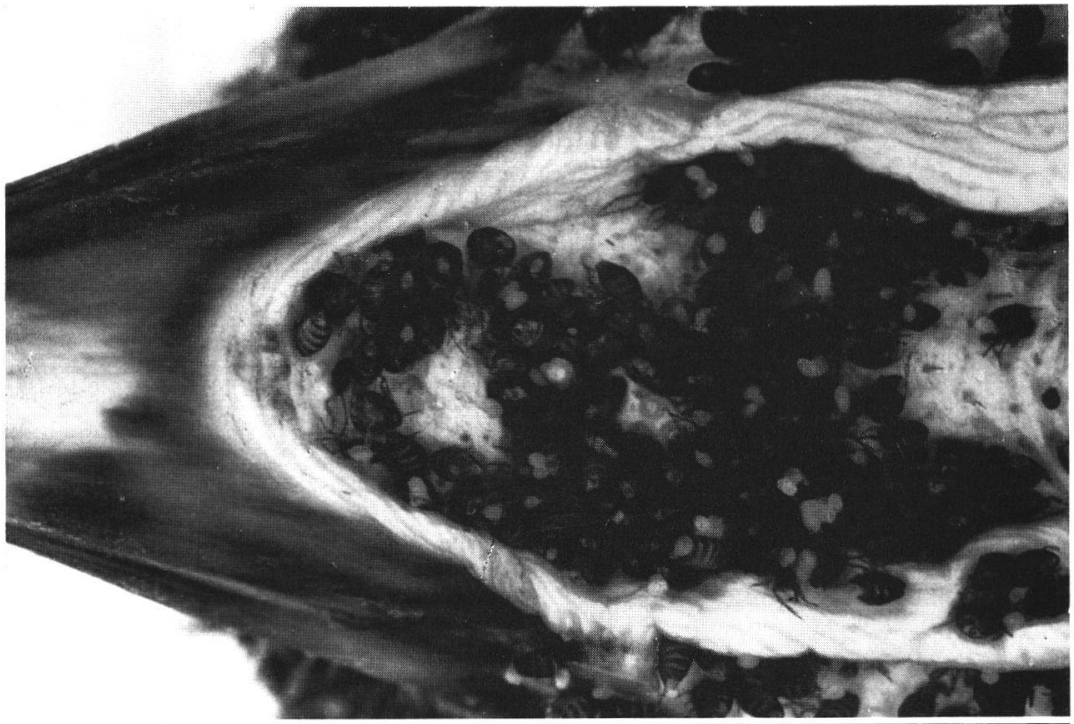
Wie schon der Name sagt, parasitiert *Echidnophaga gallinacea* vorwiegend auf Hühnern. Es können aber auch andere Geflügelarten, z. B. Enten, befallen werden. Bekannt ist, daß der Hühnerkammfloh auch Ratten, Mäuse, Kaninchen, Hunde, ja sogar Menschen angeht.

d) Präferierte Zonen an den Wirten.

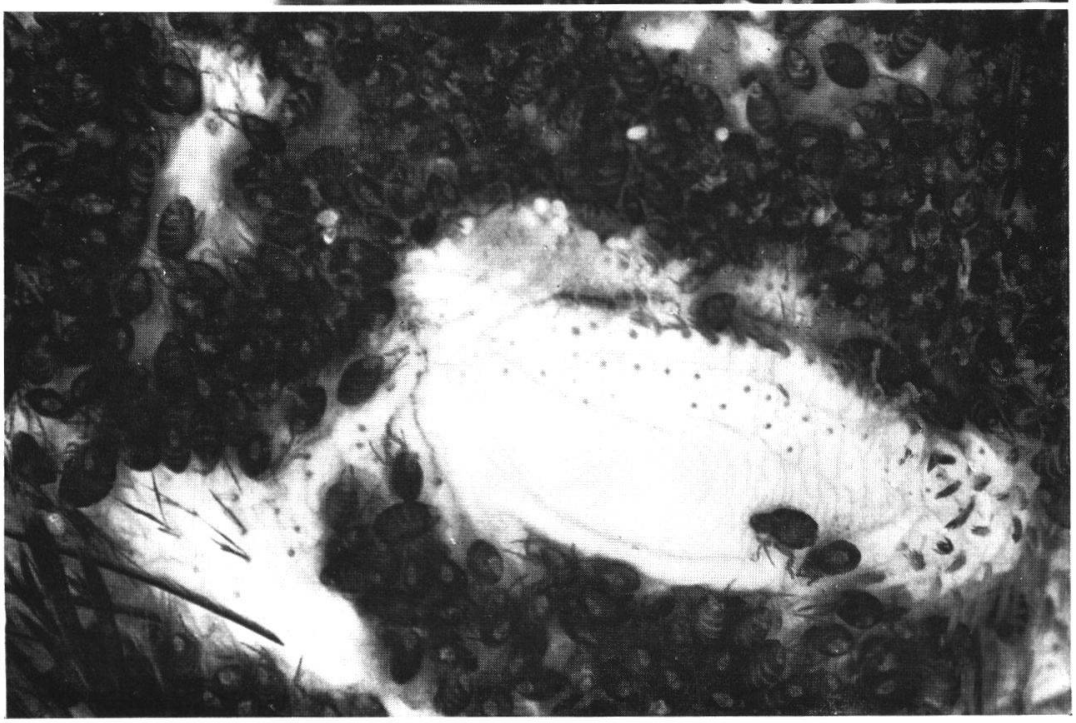
Die Hühnerkammflöhe besiedeln auf ihren Wirten ganz bestimmte Bezirke. Eine Ausnahme bildet der Mensch. Dieser wird, wie wir uns selber überzeugen konnten, an allen Stellen des Körpers befallen. Bei verschiedenen Personen wurden am Rücken, Bauch, Ober- und Unterschenkel, an der Hand, zwischen den Fingern, am Handgelenk unter der Armbanduhr, an Hals, Kinn und Ohr Flöhe gefunden. Folgende Ursachen, die für die Wahl der Standorte maßgebend sind, wurden ermittelt. An erster Stelle stehen gut durchblutete Hautpartien. Es folgen CO_2 und Duftstoffe. Die phototaktische Reaktion der Imagines hat beim Menschen keine Bedeutung. Die Orte günstigster Bedingungen sind häufig durch die Bekleidung verdeckt. Anders verhält es sich beim Geflügel. Die gut durchbluteten Kämme sind dem Licht exponiert. Hier begünstigt die positive Phototaxis das Bestreben der *Echidnophaga,* sich an diesen Plätzen zu fixieren. Bei den Hühnern und Hähnen werden Kämme, Kehllappen, die Augenregionen und die Zone zwischen den Schnabelwülsten befallen (s. Abb. 8—10). Die übrigen Körperstellen, besonders die befiederten, werden nie befallen. An Nackthalshähnen und -hennen wurde untersucht, ob außer den erwähnten Stellen am Kopf noch weitere nackte Körperpartien attraktiv sind. Bei dieser Hühnerrasse sind der Hals ganz, die Brust und die Aftergegend teilweise entblößt. Die Hälse der Hähne sind zudem durch starke Durchblutung rot gefärbt. Diese Stelle dürfte ebenfalls von den Flöhen bevorzugt werden.

Wir setzten bei Nackthalshennen und -hähnen *Echidnophaga* am Rücken zwischen den Flügeln ins Gefieder. Die Flöhe hatten freie Wahl, die ihnen am besten zusagenden Körperstellen zu suchen. Die Resultate waren eindeutig. Bei den Hennen saßen nach Ablauf eines Tages alle Parasiten am Kopf. Bei den Hähnen konnten sie auch am Hals festgestellt werden.

Abb. 8. Kopf eines Junghuhnes mit sehr starkem *Echidnophaga-Befall.*



9



10

Abb. 9. Starker *Echidnophaga*-Befall an der Unterseite eines Hühnerkopfes.

Abb. 10. Die Echidnophaga-Weibchen sind krustenartig beisammen um das Augenlid fixiert.

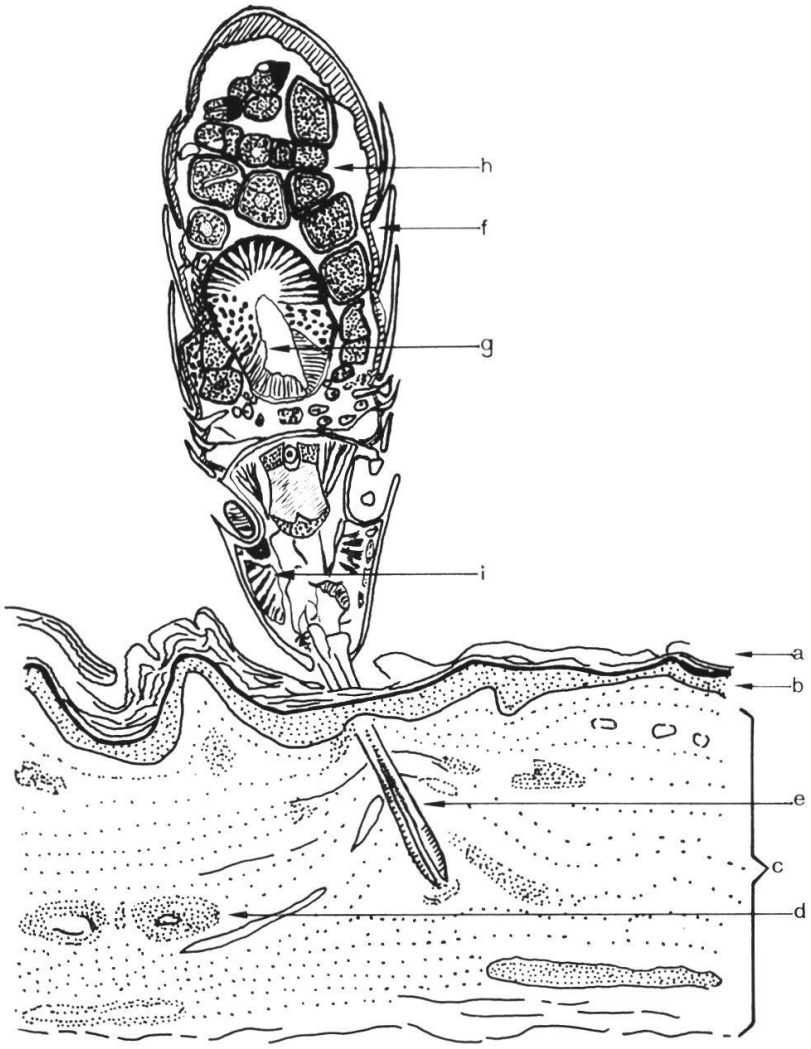
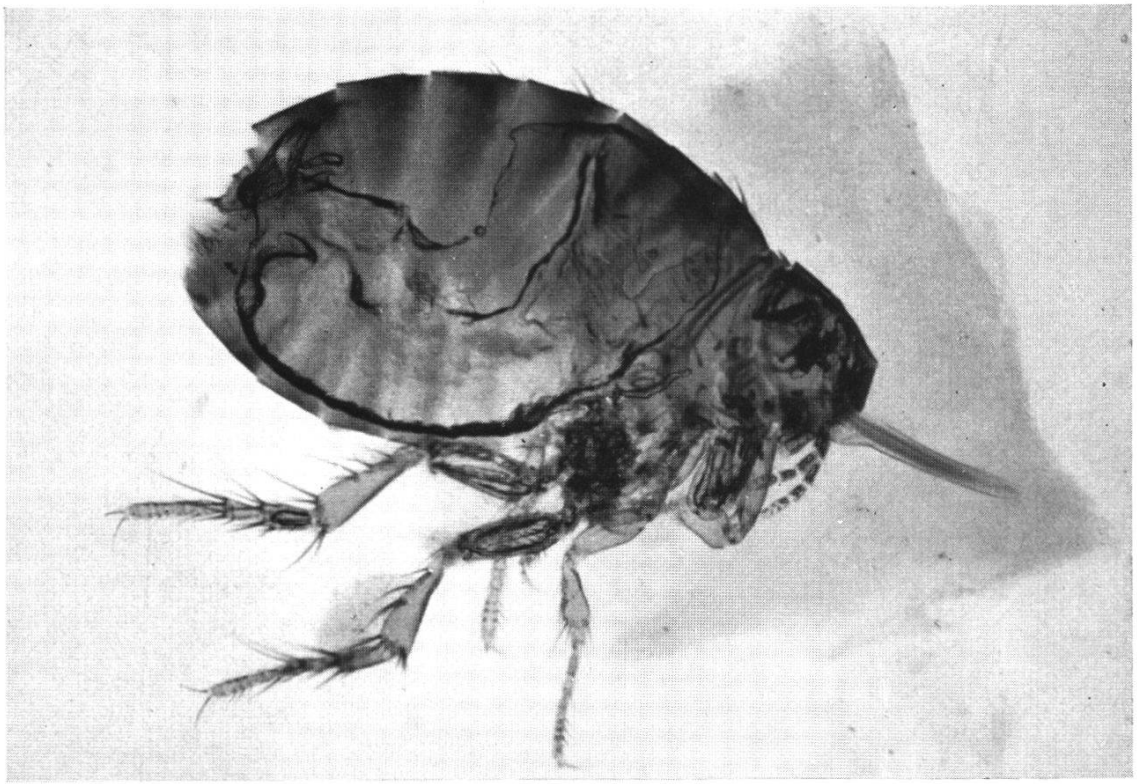


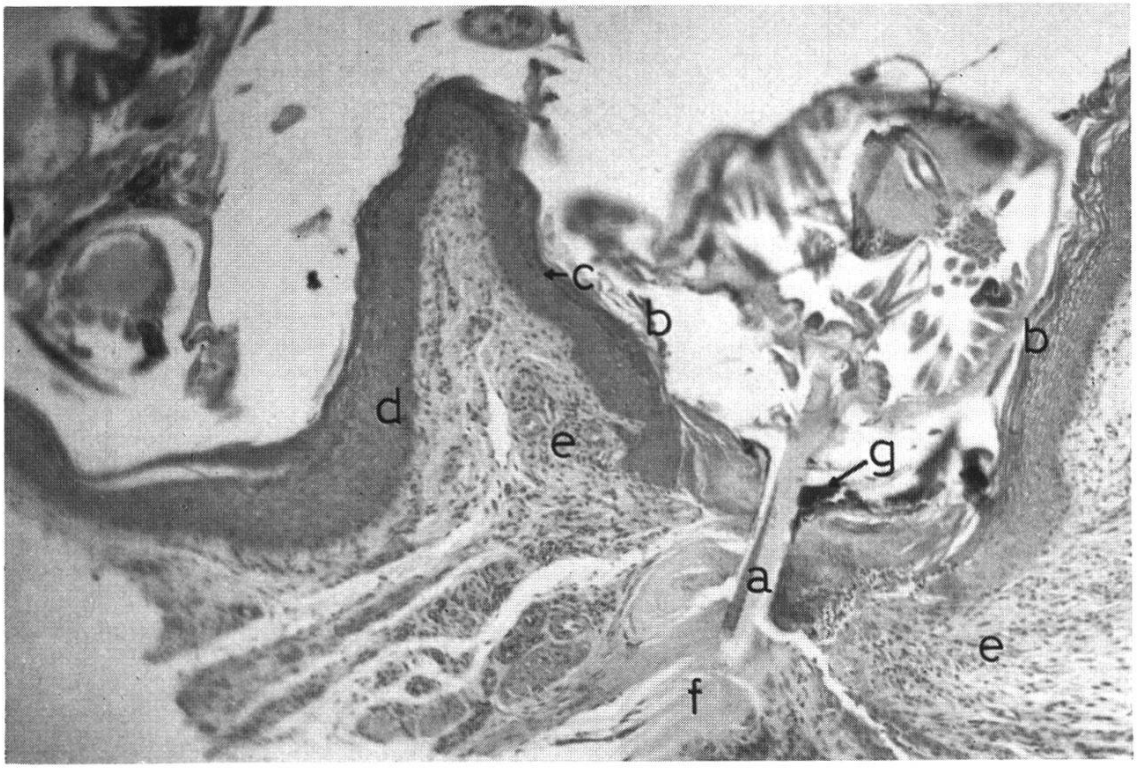
Abb. 11. Schnitt durch ein in der Wirtshaut fixiertes *Echidnophaga*-Weibchen. a) Stratum corneum, b) Stratum Malpighi, c) Cutis, d) Kapillaren, e) Stechrüssel, f) Intersegmentalhaut, g) Mitteldarm, h) Eier in den Ovarfollikeln, i) Muskulatur.

In einem weiteren Versuch wurden Hähne kapaunisiert. Auf den in Rückbildung begriffenen, schlecht durchbluteten, blaß gewordenen Kämmen siedelten wir *Echidnophaga* an. Durch diese Kämme wurden die Parasiten jedoch in keiner Weise mehr attrahiert. Es zeigte sich auch hier wieder, daß es in erster Linie die gut durchbluteten Hautpartien sind, welche die Flöhe anlocken.

Bei Ratten konnten je nach der Anzahl der Parasiten zwei Phasen des Befalls festgestellt werden. In der primären Phase setzen sie sich an den Nasenrücken, den Unterkiefer, rund um die Augen und an die Ohrmuscheln. Sind alle diese Stellen besetzt und bringt man noch weitere Flöhe zu den Ratten, so besiedeln diese in einer sekundären Phase den Rücken, die Pfoten und Schwänze. Bei verschiedenen anderen Nagetieren und bei Hunden scheinen die Verhältnisse ähnlich zu sein.



12



13

Abb. 12. Echidnophaga-Weibchen mit «Kopfkappe». Stechrüssel, Kopf und erstes Beinpaar sind fest von Hornhaut des Wirtstieres umgeben.

Abb. 13. Schnitt durch Eintrittsstelle des *Echidnophaga-Stechrüssels* in die Wirtshaut. a) Stechrüssel des Flohs, b) Stratum corneum, c) Stratum lucidum, d) Stratum Malpighi, e) Cutis, f) durch Einwirkung des Parasiten verändertes Cutisgewebe, g) geronnenes Blut.

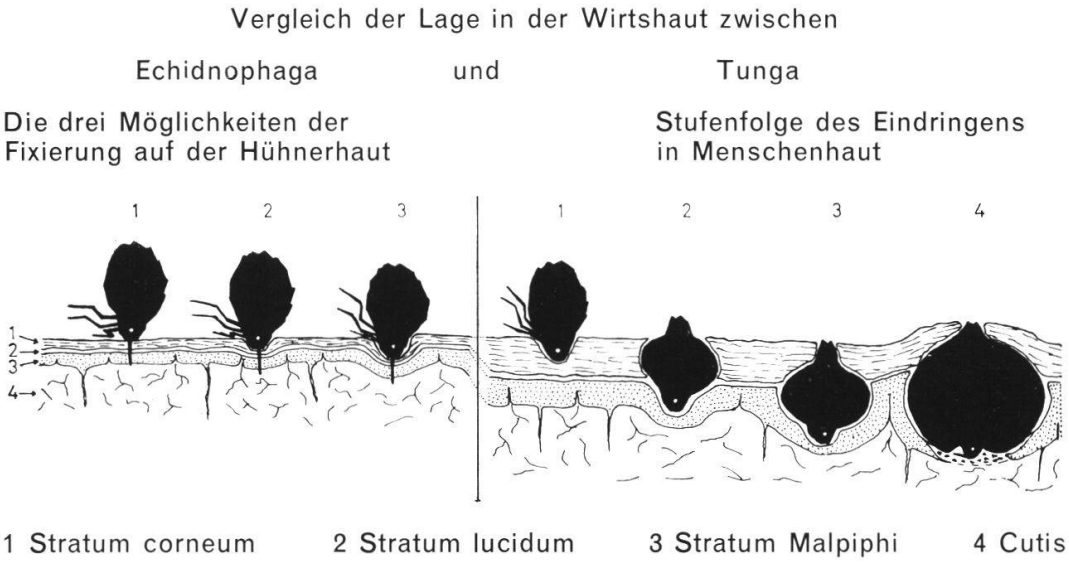


Abb. 14. Vergleich der Lage in der Wirtshaut zwischen *Echidnophaga* und *Tunga*.

e) Verhalten auf dem Wirt.

Wie unsere histologischen Untersuchungen gezeigt haben, fixieren sich die weiblichen *Echidnophaga* nur mit ihrem Stechrüssel in der Haut des Wirtes (s. Abb. 11 u. 13). Die Köpfe zwängen sie mit besonderer Vorliebe tief in die Falten oder Vertiefungen des Stratum corneum. Der Körper steht im rechten Winkel von der Haut ab. Die Beine ragen ohne Funktion frei in die Luft (s. Abb. 10 u. 15). Sind auf einem Wirtstier sehr viele *Echidnophaga* fixiert, so finden wir sie meist in unmittelbarem Körperkontakt, herdenartig an den präferierten Stellen. Diese Körperstellen scheinen dann von einer Kruste bedeckt zu sein. Auf dem Kopf eines jungen Hühnchens aus Tanganyika zählten wir 1611 fixierte *Echidnophaga*-weibchen, weitere 164 Weibchen und 58 Männchen waren nicht fixiert.

Diese merkwürdige Verhaltensweise der Weibchen ist nicht auf das Vorhandensein eines Herdentriebes zurückzuführen. Bei schwacher Infestation der Wirte suchen diese Flöhe keinen engen Kontakt. Sie verteilen sich über die Präferenzzonen. Tritt dagegen, als Folge eines massenhaften Befalls, eine Platzknappheit auf den von den Flöhen bevorzugten Stellen ein, dann erst kommt es zur oben erwähnten Krustenbildung.

Manche *Echidnophaga*weibchen scheinen derart tief in der Haut zu stecken, daß der Eindruck entsteht, diese Parasiten würden die Haut oder deren oberste Schichten durchdringen. Oft ist der ganze Kopf, teilweise auch das erste Thorakalsegment, verborgen (s. Abb. 15). Die histologischen Untersuchungen zeigen aber

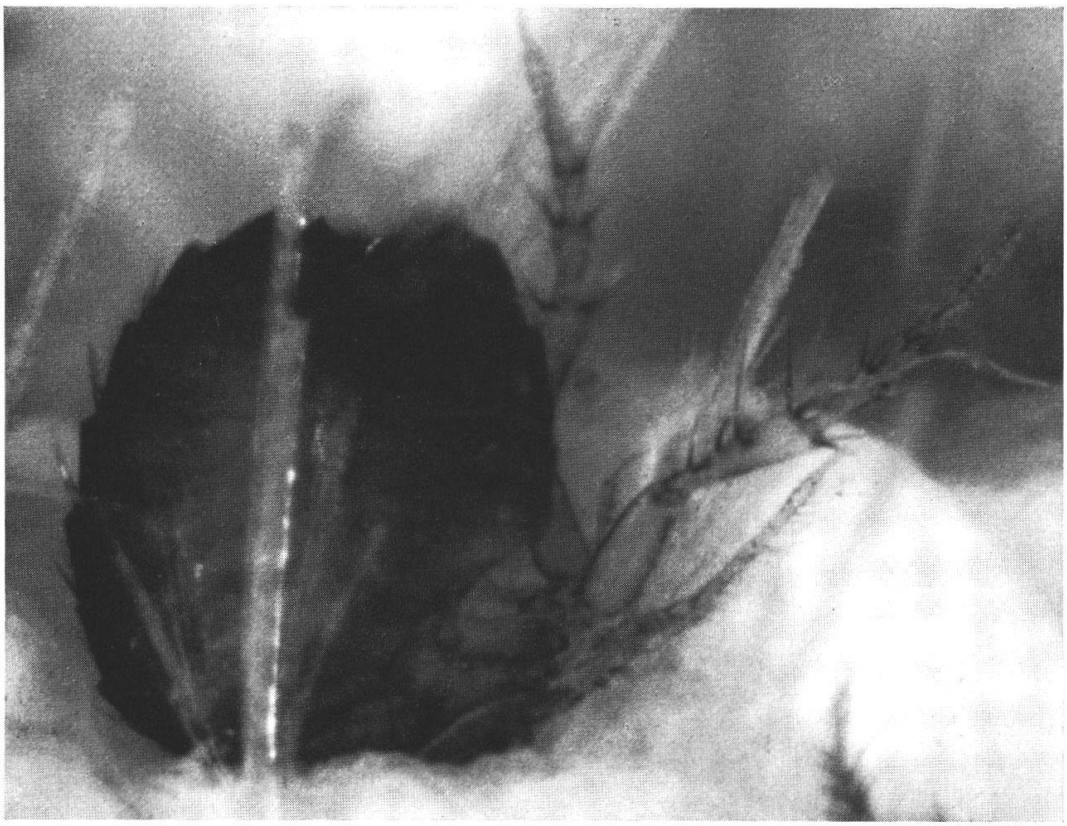


Abb. 15. Mit dem Kopf tief in einer Falte der Wirtshaut fixiertes *Echidnophaga*-Weibchen.

ganz deutlich, daß in keinem einzigen Fall die Hautschichten von den Flöhen durchbrochen werden (s. Abb. 11 u. 13). Wohl suchen sich diese Parasiten mit Vorliebe tiefe Hautfalten aus, aber sie dringen niemals wie die *Tunga*weibchen vollständig in das Gewebe ein.

Die Männchen von *Echidnophaga* haben, wie übrigens alle Männchen der uns bekannten Floharten, eine vom Wirt unabhängige Lebensweise beibehalten. Ihr Leben spielt sich jedoch zum größten Teil auf dem Wirtstier ab. Sie durchwandern dessen Pelz oder Gefieder, besuchen die festsitzenden Weibchen und copulieren dort. Nach einer Woche sterben sie ab, während die Weibchen unter günstigen Verhältnissen bis zu 6 Wochen parasitieren können.

f) Blutmahlzeit.

Da die *Echidnophaga*weibchen ständig an ihre Nahrungsquelle angeschlossen sind, können sie sich zu jeder Zeit vollsaugen. Der weibliche Darm ist so stets mit Blut angefüllt. Laufend werden Faeces abgegeben. Die Nahrungsaufnahme steht in direktem Zu-

sammenhang mit der Durchblutung der Wirtshaut. Dies kann sehr leicht durch ein Experiment gezeigt werden. Wird ein Hahn, dessen Kamm mit Flöhen besiedelt ist, durch einen zweiten Hahn psychisch erregt, so wird sein Blutkreislauf angeregt. Der Kamm verfärbt sich infolge vermehrter Blutzufuhr dunkelrot. Als Folge davon geben dann die Flöhe vermehrt Kot ab. Normalerweise stoßen die Flöhe alle 10 Minuten einmal Kot ab. Wird aber, wie oben erwähnt, der Hahn gereizt, so erfolgt die Kotabgabe bei den Flöhen alle 5 Minuten.

g) Copulation.

Bei allen Floharten müssen die Weibchen eine Reifeperiode durchmachen, bis sie copulationsfähig werden und auf die Männchen attraktiv wirken (vgl. Abschnitt III e). Diese hingegen sind bereits nach Verlassen des Kokons geschlechtsreif und zur Copulation fähig. Quetschpräparate von Hoden frisch geschlüpfter, ungefütterter Männchen zeigen stets einen reichen Spermavorrat. Über die weiblichen Reizstoffe, welche die Männchen anziehen, ist noch nichts Genaues bekannt. Es scheint jedoch, daß am weiblichen Hinterpol gewisse Duftstoffe abgegeben werden. Die Palpen der Männchen wirken als deren Rezeptoren. Zahlreiche Versuche haben uns immer wieder bestätigt, daß Männchen, deren Palpen amputiert wurden, die Weibchen nicht mehr finden können. Selbst wenn man sie direkt neben reife, auf einem Hahnenkamm festsitzende Weibchen setzte, konnten sie nie bei einer Copulation beobachtet werden.

h) Eiabgabe.

Die Zahl der von einem einzigen Weibchen im Laufe seines Lebens abgelegten Eier ist groß. Rechnet man die maximale Lebensdauer eines Weibchens mit 40 Tagen und multipliziert diese mit der mittleren Tagesleistung von 14 Eiern, so erhält man 560 Eier. Auch bei Berücksichtigung der Lebenserwartung von 50% der Weibchen kommt man noch immer auf nahezu 300 Eier.

Bei den meisten Floharten werden die Eier in Schüben abgegeben, denen stets eine Blutmahlzeit vorangehen muß. Die *Echidnophaga*weibchen dagegen geben ihre Eier in regelmäßigen Abständen ab. Sie werden auf ähnliche Weise wie die Faeces vom Abdomen 2—3 mm weit weggeschleudert.

i) Tod.

Während unserer Versuche, wo gleichmäßig 26° Celsius und 85% relative Luftfeuchtigkeit herrschen, konnten wir selten tote,

in der Wirtshaut steckengebliebene *Echidnophaga* finden. Steigt jedoch die Temperatur auf 30° Celsius und höher und sinkt die relative Luftfeuchtigkeit unter 60%, sterben sehr oft die Weibchen ab und bleiben in der Wirtshaut stecken. Bei gleichmäßiger günstiger Temperatur und Luftfeuchtigkeit werden die festsitzenden Flohweibchen häufig durch die sich erneuernde und abschuppende Haut weggedrückt. Diese Flöhe findet man dann oft unter dem Rost der Zuchtkäfige liegen. Ihr Kopf mit dem Stechrüssel, häufig auch noch das erste Beinpaar, werden von Kappen aus Hornhaut fest umschlossen (s. Abb. 12). Dadurch werden diese Flöhe in ihren Bewegungen so stark gehemmt, daß sie den Wirt nicht mehr aufsuchen können und im Verlaufe von einem bis zwei Tagen verhungern. Eine Veränderung der Hautschichten in der unmittelbaren Umgebung des Stechrüssels drosselt bei den älteren, schon länger im Gewebe verankerten Weibchen die Nahrungszufuhr ab. Diese Weibchen lösen sich daher vom Wirt ab und versuchen sich an einer neuen Stelle zu fixieren. Meistens jedoch sind ihnen durch das Kratzen des Wirtes die Gliedmaßen teilweise zerstört worden, und das Vorhaben gelingt ihnen nicht mehr. Auch sie fallen vom Wirt ab und verhungern.

Aus diesen Gründen ist es zu erklären, weshalb die Weibchen des Hühnerkammflohs ein relativ kurzes Leben haben. Weibchen anderer, unabhängiger Floharten können bei günstigen Bedingungen monatelang am Leben erhalten werden. Es scheint, als ob die stärkere Bindung an den Nahrungsspender mit früherem Absterben bezahlt werden müßte.

V. Bewertung des Ektoparasitismus von Echidnophaga.

1. Entwicklung und Wirtsbefall als Kreislauf.

Oogenese und Larvenentwicklung stimmen — abgesehen vom früheren Schlüpfen der ♀♀ von 3 Tagen — bei beiden Geschlechtern überein. Vom Moment des Schlüpfens der Imagines an müssen zwei Kreisläufe betrachtet werden. Sie entsprechen den verschiedenen Verhaltensweisen der beiden Geschlechter. Die Weibchen beginnen ihren Parasitismus in genau umschriebenen Zonen des Wirtskörpers. Ihre Tätigkeit beschränkt sich auf den Saugakt, der zu häufiger Kotabgabe führt, wodurch die Ernährung der Larven gewährleistet wird; sodann auf das regelmäßige Ausstoßen der Eier. Nach einer durchschnittlichen Lebensdauer von 3 Wochen fallen die Weibchen vom Wirt ab und verenden. Während dieser Zeit konnte sich im Boden unter den Schlafplätzen die aus den ersten Eiern geschlüpfte Flohgeneration entwickeln. Sie ist nun

TABELLE 6.

Vergleich von *Echidnophaga* mit *Xenopsylla* und *Tunga*	Freier Floh, z. B. *Xenopsylla cheopis*	Stickfast-Typ, z. B. *Echidnophaga gallinacea*	Tunga-Typ, z. B. *Tunga penetrans*
Größe der Mundgliedmaßen	♀ und ♂ normal	♀ stark vergrößert, ♂ normal	♀ und ♂ normal, eher klein
Funktion der Mundgliedmaßen	Einstich in die Wirtshaut zur Nahrungsaufnahme	Nahrungsaufnahme und Verankerung am Wirt	Nahrungsaufnahme, beim Weibchen kein Einstich
Ovariolen	6—8	8	6
Stigmen	2 Thorakale, 8 Abdominale, Segmente 1—8	2 Thorakale, 8 Abdominale, Segmente 1—8	4 Abdominale, Segmente 5—8
Eihülle	klebrig	trocken	trocken
Blutmahlzeiten	♀ und ♂ periodisch in gewissen Zeitabständen	♀ permanent ♂ periodisch	♀ permanent ♂ periodisch
Organveränderungen beim Weibchen nach Blutaufnahme	Reifen der Ovariolen	Reifen der Ovariolen	Physogastrie des Darmes, der Malpighischen Gefäße, der Muskulatur, der Ovariolen
Ovogenese bei 26° C. und 85% RLF	6 Tage	3 Tage	3 Tage
Larvenstadien	3	3	2—(3)
Schlüpfen der Imagines	♀ 3—4 Tage vor ♂	♀ 3—4 Tage vor ♂	♀ 1 Tag vor ♂
Erste Copulation	ca. 3 Tage, nachdem die Weibchen den Kokon verlassen und ein gewisses Reifestadium erreicht haben.		
Ort der Copulation	im Wirtsnest, im Fell, im Gefieder. Beide Partner sind mobil	auf dem Wirt, beim fixierten Weibchen	auf dem Wirt beim vollständig eingedrungenen Weibchen

bereit, den Wirt zu besiedeln. Von nun an verlassen täglich frische Flöhe ihre Kokons. Auf den Bewohnern ungepflegter Hühnerhöfe können daher außerordentlich starke Infestationen angetroffen werden. Da einzelne Weibchen bis zu sechs Wochen leben, findet man häufig verschiedene Weibchengenerationen auf einem Wirt. Die Männchen verlassen ihren Kokon 3 Tage nach den Weibchen. Sie befallen den Wirt ziemlich genau zu dem Zeitpunkt, da die Weibchen copulationsfähig werden. Ohne vorangehende Blut-

TABELLE 6 (Fortsetzung).

Vergleich von *Echidnophaga* mit *Xenopsylla* und *Tunga*	Freier Floh, z. B. *Xenopsylla cheopis*	Stickfast-Typ, z. B. *Echidnophaga gallinacea*	Tunga-Typ, z. B. *Tunga penetrans*
Aufenthaltsort	Wirt und sein Nest	♀ Wirt, ♂ Wirtsnest und Wirt	♀ Wirt, ♂ Wirtsnest und Wirt
Präferierte Zonen	ganzer Körper	meist dem Licht exponierte, gut durchblutete Körperstellen	stark verhornte Hautstellen
Phototaktisches Verhalten:			
a) hungriger Imagines		Männchen und Weibchen positiv	
b) gesättigter Imagines	♀ und ♂ negativ	♀ positiv ♂ negativ	♀ immobilisiert ♂ negativ
Einbohren in die Wirtshaut	mit Lacinien und Epipharynx	mit Lacinien und Epipharynx	mit Kopfkante ohne Hilfe der Mundteile
Wirtswechsel	♀ und ♂ oft	♀ selten, ♂ fähig	♀ nie, ♂ möglich
Hautreaktion des Wirtes	Rötung in der Einstichgegend als Reaktion auf den Speichel	Nekrose um den Stechrüssel	Cyste mit starker Cutisreaktion
Empfinden des Wirtes	starker Juckreiz	Einstich spürbar. Nachträglich weder Juckreiz noch Schmerzen	Juckreiz, anschwellend zu starkem Schmerz
Schädigungen des Wirtes	evtl. Infektion der Einstichstelle durch Kratzen	Anaemie, Wachstumsverzögerung	Infektion der Cyste, Tetanus
Möglichkeit Mikroorganismen zu übertragen	Pestbazillen, Trypanosomen, Helminthen	evtl. Pest Flecktyphus	—

mahlzeit können sie sofort mehrere Weibchen begatten. Meistens wird erst hinterher Nahrung aufgenommen. Die Männchen bleiben zeit ihres Lebens frei, sie fixieren sich nie am Wirt. Sie halten sich auf dem Träger oder in seinem Nest auf. Ihre Lebensdauer ist relativ kurz, denn schon eine Woche nach der Infestation eines Wirtes findet man keine Männchen mehr. In unseren Zuchten, wo aus dem Wirtsnest kein Neubefall stattfinden kann, müssen in Abständen von 2 Wochen frische Männchen auf die Hähne gebracht

werden. Den Weibchen kann nach einer gewissen Zeit der Spermavorrat ausgehen und damit die Eiablage versiegen. In Geflügelhöfen, wo dauernd frische Flöhe schlüpfen, besteht diese Gefahr nicht. Es schlüpfen dort laufend Männchen, welche die Weibchen begatten.

2. *Reaktion des Wirtes.*

Die Hühnerkammflöhe verursachen ihren Wirten keine großen Beschwerden. Bei frisch infestierten Tieren beobachtet man gelegentlich vermehrtes Kratzen. Nach einiger Zeit hört dies jedoch auf. Wahrscheinlich verursachen die festsitzenden Flöhe keine Reizempfindungen mehr.

Versuchsweise haben wir uns am Unterarm mehrmals *Echidnophaga* angesetzt. Dabei wurde lediglich ein Stich beim Einbohren verspürt. Die üblicherweise bei Flohstichen auftretende charakteristische juckende Rötung blieb aus.

Durch histologische Untersuchungen der Wirtshaut, in welcher die Weibchen für längere Zeit ihre Rüssel versenkt hatten, konnten Veränderungen festgestellt werden (s. Abb. 13). Um den Stechrüssel bildet sich im Cutisgewebe eine hyaline, kernlose Zone. Es dürfte sich dabei um eine Nekrose handeln. Diese stellt sich vermutlich als Folge der mechanischen Wirkung der Lacinien ein. Man kann diese Erscheinung bis zu einem gewissen Grad mit dem Histosyphon (Geigy & Herbig, 1955) vergleichen, wie er in Verlängerung des Rüssels parasitischer Milben *(Trombicula)* in Form einer hyalinen Röhre entsteht.

3. *Möglichkeit, als Krankheitsüberträger zu wirken.*

Es ist bekannt, daß sich der Hühnerkammfloh mit Pasteurellen (Weyer, 1942; Pollitzer, 1954) und mit Rickettsien (Brigham, 1941) infizieren läßt.

Unsere Versuche, durch *Echidnophaga Trypanosoma lewisi* von einer Ratte auf die andere übertragen zu lassen, sind mißlungen, obwohl es sehr leicht ist, diese Flohart auf Ratten zu halten. *T. lewisi* entwickelt sich im Hühnerkammfloh nicht. Es konnten in keiner Rectalampulle der zur Kontrolle sezierten Hühnerkammflöhe metacyclische Stadien gefunden werden.

Nach Weyer (1942) kommt *Echidnophaga* auch nicht als Überträger des afrikanischen Rückfallfiebers in Frage.

Damit ein Arthropode aktiv Krankheitserreger übertragen kann, müssen zwei Bedingungen erfüllt sein. Einerseits müssen sich die pathogenen Keime im Überträger entwickeln können. Für *Pasteurella pestis* wäre diese Bedingung im Hühnerkammfloh erfüllt.

Andererseits soll der Überträger als freilebender Blutsauger immer wieder neue Wirtsindividuen angehen können. Dieser letzten Anforderung entspricht *Echidnophaga* nicht, wenigstens was die Weibchen anbelangt. Die Männchen sind zwar auf ihren Wirten nicht stationär, aber an den Standort der Weibchen gebunden. Durch Versuche an Ratten konnten wir uns überzeugen, daß diese Flohart nicht einmal dann auf einen neuen Wirt übergeht, wenn der frühere Träger stirbt. Mit Flöhen besiedelte Ratten wurden getötet und jede zu einem nicht infestierten lebenden Tier in Glasbehälter gelegt. Bei der Kontrolle nach 48 Stunden zeigte sich, daß die Flöhe auf den toten Ratten eingegangen waren. Auf den lebenden Tieren konnten keine Parasiten festgestellt werden.

Wohl besteht die Möglichkeit, daß Hühnerkammflöhe in einzelnen Fällen zu Pestüberträger werden. So z. B. nach frischem Befall eines Wirtes, wo sie in der ersten Zeit noch oft ihren Standort wechseln. Praktisch wird jedoch *Echidnophaga* als Krankheitsüberträger nur eine sehr unbedeutende Rolle spielen.

4. Vergleich mit Xenopsylla und Tunga.

Echidnophaga gallinacea nimmt, biologisch betrachtet, eine Übergangsstellung ein. Sie steht — als Vertreter des Sticktight-Typs — zwischen den gewöhnlichen Flöhen mit lockerer Wirtsbindung, wie Ratten-, Menschen-, Katzen- und Hundefloh, und den hochspezialisierten, stationären Endoparasiten, welche durch die 6 Species der Gattung *Tunga* repräsentiert werden. In Tab. 6 sind diese drei Verhaltenstypen der Siphonapteren einander gegenübergestellt. Wir haben versucht sowohl Gemeinsames als auch Unterschiede morphologischer und biologischer Art und des Verhaltens darzustellen.

a) Morphologie.

Beim Stickfast-Typ weichen die Dimensionen des Stechrüssels von der bei Flöhen geltenden Norm ab. Dem freien Typ und den *Tunga* dient der Stechrüssel allein zur Blutaufnahme. Die Weibchen der Stickfast-Flöhe müssen sich mit ihren Mundwerkzeugen zudem in der Wirtshaut verankern können. Daher sind sie stärker ausgebildet.

Die Anzahl der Ovariolen beträgt je nach der Art 6—8 (WEBER, 1954). Die *Echidnophaga* haben deren 8, die *Tunga* 6.

Xenopsylla und *Echidnophaga* besitzen 10 Stigmenpaare; 2 thorakale und 8 abdominale. Bei *Tunga* sind bloß 4 Abdominalsegmente (5.—8. Segment) mit Stigmen ausgestattet. Diese 4 Segmente kleiden beim völlig in die Haut eingedrungenen Weibchen

den Eindringungsporus aus. Sie gestatten diesen Parasiten den Kontakt mit der Außenwelt.

Die Eier der «freien» Flöhe weisen eine klebrige Oberfläche auf. Sie bleiben im Nest an allen Fasern hängen. Anhaftende Schmutz- und Staubteilchen tarnen ihre Hülle. Die Eihüllen der Stickfast-Flöhe und der Tungiden sind trocken.

b) Biologie.

Die beiden Geschlechter der «freien» Flöhe sowie die Männchen des Stickfast-Typs und des *Tunga*-Typs verhalten sich ganz ähnlich. Die Blutmahlzeiten werden periodisch in gewissen Zeitabständen aufgenommen. Die Weibchen der beiden letztgenannten Typen befinden sich durch die Fixierung am Wirt ständig in der Lage, diesem Nahrung zu entnehmen. Sie ernähren sich permanent und geben in regelmäßigen Zeitabständen ihre Faeces ab.

Bei den *Tunga*weibchen tritt als Folge der Physogastrie innerer Organe eine Hypertrophie des Hinterleibes auf. Bei den *Echidnophaga*- und *Xenopsylla*weibchen wurden diese Veränderungen nicht beobachtet. Als Folge des Reifwerdens der Ovariolen schwillt zwar auch bei ihnen das Abdomen etwas an. Diese geringe Größenzunahme ist aber keineswegs mit dem Größerwerden der *Tunga*-weibchen zu vergleichen.

Die Entwicklung im Ei beträgt bei *Xenopsylla* ca. 6 Tage, bei den anderen Typen 3 Tage.

Die meisten «freien» Flöhe und die *Echidnophaga* durchlaufen drei larvale Stadien. Bei *Tunga* kennt man bloß deren zwei (Geigy & Herbig, 1955).

c) Verhaltensweise.

Die Copulation findet bei allen Floharten und -typen erst statt, wenn die Weibchen eine gewisse Reife erreicht haben. Ort und Stellung bei der Copulation richten sich nach der Verankerungsintensität, mit der die Weibchen parasitieren. «Freie» Flöhe copulieren im Nest oder Lager der Wirte, oder in deren Pelz, Gefieder oder Kleidung. Stickfast-Flöhe und Tungiden begatten sich nur auf dem Wirt, wo die reifen Weibchen fixiert sind. Die «freien» Flöhe suchen auf den Wirten keine besonderen Stellen für ihre Blutmahlzeit. *Echidnophaga* und *Tunga* hingegen bevorzugen bestimmte Stellen, an welchen sie sich fixieren oder in die Haut eindringen.

Außer *Echidnophaga* streben alle Flöhe in nüchternem Zustand dem Licht entgegen. Sind sie aber gesättigt, so zeigen sie eine negative Phototaxis.

Zum Eindringen in die Wirtshaut verwenden «freie» Flöhe und Stickfast-Flöhe ihre Mundwerkzeuge (Lacinien und Epipharynx). Die Tungiden durchstoßen die Hautschichten ohne deren Hilfe. Sie zwängen sich kopfvoran in Spalten des Stratum corneum.

Ein Wechsel von einem Wirt auf den anderen ist «freien» Flöhen leicht möglich. Bei den Stickfast-Flöhen übersiedeln die Weibchen äußerst selten. Beim *Tunga*-Typ ist ein Wirtswechsel den in die Haut eingedrungenen, schon hypertrophierten Weibchen unmöglich. Hingegen können die Männchen dieser Art ihren Wirt zu jeder Zeit verlassen.

Die Hautreaktion des Wirtes fällt je nach Flohtyp verschieden aus. Die «freien» Flöhe verursachen durch Einwirken ihres eingespritzten Speichels kleine juckende Rötungen. Durch die Stickfast-Flöhe kann nach längerem Festsitzen in der Cutis eine Nekrose entstehen. Bei den *Tunga*weibchen entsteht durch den Druck des anschwellenden Abdomens eine erbsgroße Cyste. Das Empfinden des Wirtes ist je nach Einwirkung verschieden. Normale «freie» Flöhe verursachen starken Juckreiz. Die *Echidnophaga* werden im Moment des Eindringens bemerkt. Der einmal fixierte Floh verursacht keine Beschwerden mehr. Erhebliche Schmerzen verursachen die Tungiden, besonders wenn der Parasit seine volle Größe erreicht hat.

Stiche von «freien» Flöhen können sekundär durch Kratzen infiziert werden. *Echidnophaga* rufen bei starkem Befall bei Junghühnern Wachstumsstörungen und Anaemie hervor. In den von Tungiden verursachten Cysten können Tetanusinfektionen entstehen. Dies ist besonders in Gebieten mit unhygienischen Verhältnissen der Fall (GUYON, 1870; NIEGER, 1858).

Vertreter der «freien» Flöhe sind bekannt als Überträger von Pestbazillen, Trypanosomen und Helminthen. Durch die sessile Lebensweise ist diese Gefahr bei *Echidnophaga* sehr gering. Von *Tunga* ist uns kein Fall einer Übertragung von Krankheitserregern bekannt.

Wahrscheinlich besteht ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen den drei Verhaltenstypen. Die nahe systematische Stellung der meisten Vertreter genügt allein nicht zu dessen Beweis. Sollte jedoch eine Sticktight-Form gefunden werden, deren Mundwerkzeuge ähnlich dimensioniert wären wie jene der «freien» Flöhe, so könnte diese Form als Ausgangstyp betrachtet werden, aus dem sich einerseits äußerlich festsitzende Arten mit starken Stechrüsseln und andererseits die zu Endoparasiten gewordenen *Tungiden* entwickelt haben.

Betrachtet man vergleichsweise bei *Echidnophaga* und *Tunga* das Eindringen in die Wirtshaut, so fällt auf, daß *Tunga* auf einer

Stufe zu parasitieren beginnt, auf der *Echidnophaga* stehenbleibt (Abb. 14). Bei *Echidnophaga* bestehen drei Befallsarten. Das Weibchen kann auf einer glatten Hautstelle sehr oberflächlich mit seinen Mundgliedmaßen fixiert sein. Im zweiten, dem häufigeren Fall, haben die Weibchen den Kopf bis auf Augenhöhe in Hautfalten gezwängt und sich mit dem Stechrüssel verankert. Schließlich können sie auch mit dem ganzen Kopf tief in einer Falte der Wirtshaut stecken, ohne jedoch die Hautschichten durchbrochen zu haben (s. Abb. 11). Auch bei den *Tunga*weibchen erkennen wir verschiedene Befallsstufen. Diese werden von jedem Weibchen durchlaufen. In der ersten nehmen sie ihre Blutmahlzeit auf dem Wirte ein. In der zweiten zwängen sie sich kopfvoran in die Hautfalten des Wirtes (s. Abb. 14). Darauf dringen sie ganz in das Stratum corneum ein. Gleichzeitig schwellen die ersten Abdominalsegmente an. Schließlich folgt die stationäre Phase. Zu einer erbsgroßen Kugel angeschwollen, lebt das Weibchen als Endoparasit in der Haut seines Wirtes. Es ernährt sich von der durchsickernden Haemolymphe und gibt durch den Eindringungsporus Eier und Faeces ab.

Die Entwicklung des *Tunga*-Typs aus Arten weniger wirtsgebundener Flöhe dürfte sich wahrscheinlich über eine dem Stickfast-Typ ähnliche Form vollzogen haben. Aus Formen, deren Mundwerkzeuge noch normale Dimensionen aufweisen, könnten sich im Laufe der Zeit einerseits die Tungiden und andererseits durch sekundäre Verstärkung der Mundgliedmaßen Arten wie *Echidnophaga* abgegliedert haben.

Literatur.

BLANCHARD, R. (1897). La chique des oiseaux (*Sarcopsylla gallinacea* Westwood). — Bull. Soc. nat. Acclimatation France *44,* 210-220.

BRIGHAM, G. D. (1941). Two strains of endemic typhus isolated from naturally infected chicken fleas *(Echidnophaga gallinacea).* — Publ. Hlth Rep. *56,* 1803-1804.

BRUMPT, E. (1949). Précis de parasitologie. 6e édition, vol. 2, pp. 1276-1325. — Paris: Masson et Cie.

FÜLLEBORN, F. (1908). Untersuchungen über den Sandfloh. — Arch. Schiffs. u. Tropenhyg. *12,* Beiheft 6, 269-273.

GEIGY, R. (1953). Sandflohprobleme. — Naturwissenschaften *40,* 40-42.

GEIGY, R. & HERBIG, A. (1949). Die Hypertrophie der Organe beim Weibchen von *Tunga penetrans.* — Acta trop. *6,* 246-262.

GEIGY, R. & HERBIG, A. (1955). Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. 472 pp. — Basel: Verlag für Recht und Gesellschaft AG. = Acta Tropica Supplementum 6.

GEIGY, R. & SUTER, P. (1960). Zur Copulation der Flöhe. — Rev. suisse Zool. *67,* 206-210.

GUYON, M. (1870). Note accompagnant la présentation d'un ouvrage intitulé: Histoire naturelle et médicale de la chique, *Rhynchoprion penetrans* (Oken). — C. R. Acad. Sci. *70,* 785-792.

HANDBUCH DER ZOOLOGIE. (1926-1938). Eine Naturgeschichte der Stämme des

Tierreiches. Begründet von W. KÜKENTHAL. Band IV, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, pp. 1999-2039. — Berlin und Leipzig: Walter de Gruyter.

HARVEY, W. M. (1941). Insect pests. — Brooklin N.Y.: Chemical Publishing Comp. Inc.

HASE, A. (1929). Methoden zur Züchtung von Wanzen, Läusen und Flöhen. In: Handbuch der pathogenen Microorganismen. Hrsg. von W. KOLLE, R. KRAUS & P. UHLENHUTH. Band 10, pp. 610-616. — Berlin und Wien: Gustav Fischer und Urban & Schwarzenberg.

HOPKINS, G. H. E. & ROTHSCHILD, M. (1953). An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. I, Tungidae and Pulicidae. 361 pp. — London: The Trustees of the British Museum.

JENKINS, C. F. H. & RIMES, G. D. (1958). Some poultry pests. — J. Agric. Western Australia, *7*, 3rd series, 1-11.

MARTINI, E. (1952). Lehrbuch der medizinischen Entomologie. 4. Aufl. 694 pp. — Jena: Gustav Fischer.

NIEGER, J. (1858). La puce pénétrante et des accidents qu'elle peut occasionner. — Thèse présentée à la Faculté de Médecine de Strasbourg.

PATTON, W. S. & EVANS, A. M. (1929). Insects, ticks, mites and venomous animals of medical and veterinary importance. Part I: Medical, 786 pp. Part II: Public Health, 738 pp. — Croydon: H. R. Grubb Ltd.

PEUS, F. (1953). Die Flöhe. 43 pp. — Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft Geest und Portig K.G. = Neue Brehm Bücherei, Heft 98.

PEUS, F. (1952). in: MARTINI, E.: Lehrbuch der medizinischen Entomologie, 4. Aufl. pp. 161-181.

PIEKARSKI, G. (1954). Lehrbuch der Parasitologie unter besonderer Berücksichtigung der Parasiten des Menschen. 760 pp. — Berlin: Springer-Verlag.

POLLITZER, R. (1954). La peste. 737 pp. — Genève: Organisation Mondiale de la Santé = Série des Monographie No. 22.

RÖSEL VON ROSENHOF, A. J. (1749). Insecten Belustigung. Zweiter Theil, welcher 8 Classen verschiedener, sowohl inländischer als ausländischer Insecte enthält, pp. 9-24. — Nürnberg.

ROTHSCHILD, M. & CLAY, T. (1952). Fleas, flukes and cuckoos. A study of bird parasites. 304 pp. — London: Collins.

WEBER, H. (1954). Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl. 428 pp. — Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

WENK, P. (1953). Der Kopf von *Ctenocephalus canis* (Curt) (Aphaniptera). — Zool. Jahrb. (Anatomie) *73*, 103-164.

WEYER, F. (1942). Sandfloh und Hühnerkammfloh. 10 pp. — Leipzig: Johann Ambrosius Barth = Merkblätter des Bernhard Nocht-Instituts für Schiffs- und Tropenkrankheiten: Medizinisch wichtige Insekten, Merkblatt 11.

WEYER, F. (1946). Flöhe. 5. u. 6. Aufl. 8 pp. — Leipzig: Johann Ambrosius Barth = Merkblätter des Bernhard Nocht-Instituts für Schiffs- und Tropenkrankheiten: Medizinisch wichtige Insekten, Merkblatt 3.

Résumé.

D'après leur comportement, la plupart des Siphonaptères, c'est-à-dire près de 1300 espèces, forment un groupe unique. Ces puces sont, comme *Xenopsylla cheopis,* relativement indépendantes de leur hôte. Il existe cependant deux autres groupes comptant environ 70 espèces. En premier lieu vient le groupe qui comprend le genre *Tunga,* où les femelles mènent une vie « endoparasitaire ». Enfin, le deuxième groupe comprend les puces du type « sticktight », dont l'espèce *Echidnophaga gallinacea* fait partie. Dans cette étude, l'auteur décrit le développement et la biologie d'*Echidnophaga gallinacea* et les compare à ceux de *Xenopsylla cheopis* et de *Tunga penetrans.*

1o *Développement et morphologie :* La longueur du développement et les facteurs écologiques optimums sont, jusqu'à un certain point, identiques pour les trois types de puces. Les appendices buccaux des femelles du type « sticktight » servent à la fixation du parasite dans la peau de l'hôte et sont puissamment développés.

2o *Biologie et comportement :* Au contraire des autres puces, *Echidnophaga gallinacea* a toujours un phototropisme positif. C'est peut-être pourquoi les parasites se choisissent un endroit sans plumes pour se fixer. Chez toutes les espèces observées, la copulation a lieu après que les femelles aient atteint un stade avancé de leur développement, c'est-à-dire après plusieurs repas sanguins. Le lieu et la position, lors de la copulation, dépendent, chez les différents types de puces, de la façon dont les femelles parasitent l'hôte. La ponte commence immédiatement après la copulation et s'arrête quand les femelles ont épuisé la réserve de spermatozoïdes de la spermathèque. Les puces « libres » servent comme vecteurs de maladie telles que la peste, la fièvre récurrente et certaines helminthiases. Les puces « fixées » sont moins susceptibles de transmettre des maladies car elles ne quittent jamais ou rarement l'hôte.

Les adultes d'*Echidnophaga* ne s'attachent qu'à des endroits précis de l'hôte. L'irrigation sanguine et le phototropisme positif du parasite semblent jouer un rôle majeur dans ce choix. *Echidnophaga* ne transperse pas les couches tégumentaires comme le fait *Tunga*.

La longévité d'*Echidnophaga* sur l'hôte est relativement courte : une semaine pour les mâles, jusqu'à six semaines pour les femelles.

Summary.

According to their behaviour most Siphonaptera, namely about 1300 species, belong to one group. These fleas, such as *Xenopsylla cheopis,* are relatively independent from their host. A further two groups comprising 70 species can be distinguished. First the *Tunga*-type, in which the females develop into proper "endoparasites". Secondly the sticktight-type to which group belongs *Echidnophaga gallinacea.* The females of the latter group also become stationary parasites. In this paper, the development and biology of *Echidnophaga gallinacea* are described and compared with the corresponding data of *Xenopsylla cheopis* and *Tunga penetrans.*

1. *Development and biology:* Rate of development as well as optimal ecological conditions are similar for all three types of fleas. The mouth-parts of the females of the sticktight-type are strongly developed because they have the additional function of anchoring the flea to the skin of the host.

2. *Biology and behaviour:* In contrast with other fleas, *Echidnophaga gallinacea* always shows a positive phototropism. This may account for their preference for the featherless areas of the chicken heads. In all species studied, copulation takes place only when the female has reached a certain degree of maturity after several blood meals. Place and position during copulation is different for each of the three groups. Oviposition begins immediately after copulation and is interrupted as soon as the sperms in the spermatheca are used up. "Free-living" fleas can act as vectors of plague, relapsing fever or helminthic infestations. Attached fleas usually do not play an important role as vectors, as they generally do not leave their hosts.

The adults of *Echidnophaga* attack only certain regions of their hosts. The blood supply in the host skin and the positive phototropism of the parasites may be responsible for this. The female of *Echidnophaga* does not penetrate the skin of the host as does the female of *Tunga.*

Echidnophaga spend a relatively short time on the host, i.e. males about a week, females up to six weeks.