

Zeitschrift: Acta Tropica
Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band: 8 (1951)
Heft: 3

Artikel: Analyse des Infektionsverlaufes bei *Ornithodoros moubata* (Murray) und der natürlichen Uebertragung von *Spirochaeta duttoni*
Autor: Burgdorfer, W.
Kapitel: I: Einleitung
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-310349>

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: 05.04.2026

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

I. EINLEITUNG

1. Vorbemerkung.

Wie später im einzelnen noch dargelegt werden soll, hat sich bereits eine große Zahl von Autoren mit dem Problem des Infektionsverlaufes von *Spirochaeta duttoni*¹ in der Zecke *Ornithodoros moubata* befaßt und auch den Uebertragungsmodus untersucht. Bis heute ist es jedoch noch nicht zu einer umfassenden Theorie und zu einer befriedigenden Abklärung aller Einzelheiten gekommen.

Es schien deshalb angezeigt, den ganzen Fragenkomplex noch einmal aufzugreifen und auf Grund einer eingehenden Beschreibung der Zeckenanatomie die einzelnen Etappen des Spirochaetenschicksals im Zeckenkörper zu verfolgen. Dabei sollte auch allfälligen Verschiedenheiten der beobachtbaren Vorgänge, je nach dem Entwicklungsstadium der untersuchten Zecken, ein besonderes Augenmerk geschenkt werden.

Auf Grund der erzielten Resultate sollte auch versucht werden, ein klares Bild zu bekommen über die Rolle, welche verschiedenen Zeckenorganen bei der Uebertragung von *Spirochaeta duttoni* auf den Warmblüter zukommt.

Ich möchte nicht verfehlen, an dieser Stelle den Herren Prof. Dr. O. JÍROVEC (Prag), Prof. Dr. FR. ROULET (Basel) und Dr. G. E. DAVIS (Hamilton, USA.) für die Zusendung von Zecken- und Spirochaetenmaterial zu danken. Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung meines geehrten Lehrers, Prof. Dr. R. GEIGY, am Schweizerischen Tropeninstitut in Basel ausgeführt. Ihm spreche ich für seine Anregungen wie auch für sein Interesse, das er stets meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, meinen herzlichsten Dank aus. Ferner bin ich Frl. S. BAUER und Frl. M. STEHELIN für die Mithilfe bei der Ausarbeitung der Zeichnungen zu Dank verpflichtet.

2. Material und Technik.

Die für die Untersuchungen benötigten *Ornithodoros moubata* Zecken (vgl. Abb. 1) stammten aus einer Zucht des Schweizerischen Tropeninstitutes in Basel. Aufgebaut wurde diese einerseits mit Zecken, welche 1945 von Prof. GEIGY an verschiedenen Orten im Belgischen Kongo gesammelt worden waren, andererseits mit sol-

¹ Obschon bei strikter Anwendung der Nomenklaturregeln die Rückfallfieberspirochaeten die Bezeichnung «*Treponema duttonii*» erhalten sollten, wurde in dieser Publikation an den gut eingebürgerten Synonyma «*Spirochaeta duttoni*» und «*Borrelia duttonii*» festgehalten.

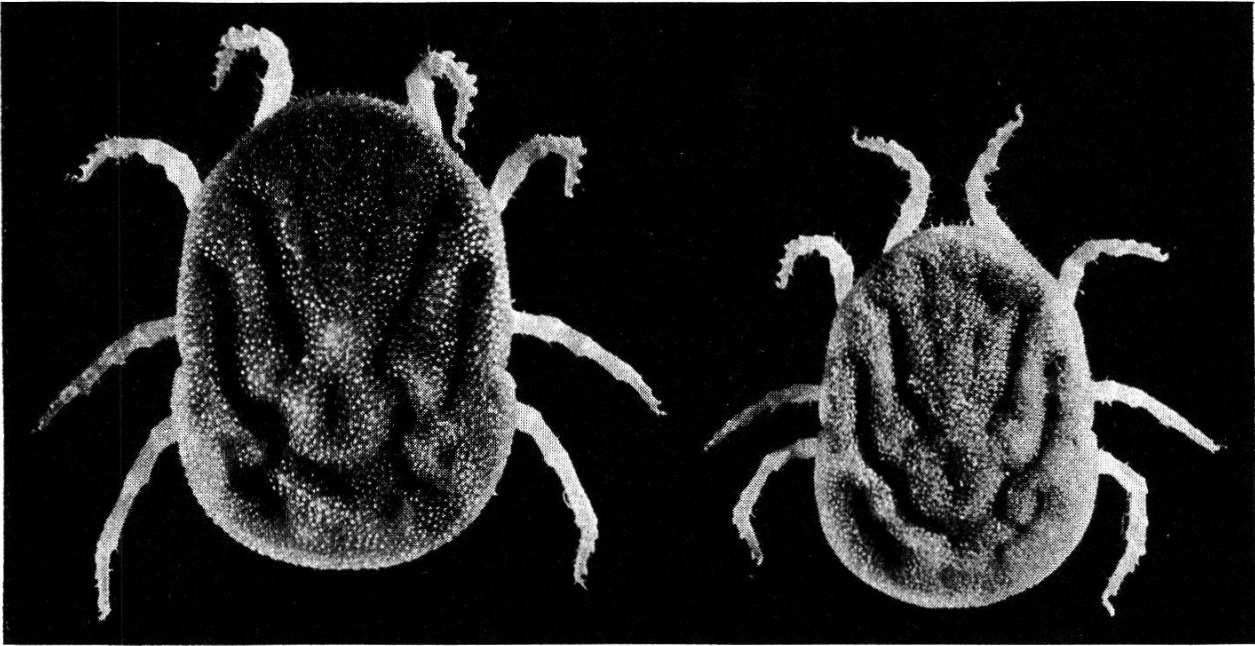


Abb. 1. *Ornithodoros moubata*. Weibchen und Männchen. Dorsalansicht. Vergrößerung 6fach.

chen, die uns in liebenswürdiger Weise von Prof. JÍROVEC zur Verfügung gestellt worden sind.

Die Tiere beiderlei Herkunft wurden, ehe sie für die Zucht Verwendung fanden, auf ihre Reinheit geprüft.

In der ersten Zeit wurde ein Spirochaetenstamm aus Nairobi verwendet, der von Prof. ROULET aus Dakar mitgebracht worden war. Später konnten dann aus Zecken, die Prof. GEIGY 1949 in verschiedenen von Rückfallfieber heimgesuchten Eingeborenen-siedlungen Tanganyikas gesammelt hatte, mehrere nach Fundort gesonderte Spirochaetenstämme isoliert werden² (vgl. Seite 248).

Durch intramuskuläre Injektion von Organsuspensionen infizierter Zecken wurden die verschiedenen Erregerstämme auf weiße Mäuse übertragen. Nach durchschnittlich 4—5 Tagen befallen die Spirochaeten den peripheren Blutkreislauf dieser Laboratoriumstiere und können nun entweder durch 3tägige Mäusepassagen weitergezüchtet oder aber auf eine größere Zahl aus der Zucht stammender Zecken übertragen werden.

Im stark infizierten Mäuseblut lassen sich die Erreger des afrikanischen Rückfallfiebers wie folgt charakterisieren: Sie sind durchschnittlich 22 μ lang, stark beweglich und oft in Querteilung begriffen. Diese ist an der meist in der Mitte des Spirochaetenkörpers auftretenden Einschnürung zu erkennen (vgl. Abb. 6, 10 und 17).

² Ueber das «Unterschiedliche Verhalten verschiedener Stämme von *Spirochaeta duttoni* in der weißen Maus» ist bereits schon von R. Geigy und W. Burgdorfer (1951) berichtet worden.

Unter Uebernahme der am *Rocky Mountain Laboratory* in Hamilton (USA.) entwickelten Zuchtmethode (COOLEY & KOHLS, 1948) werden die Zecken in mit Wattepfropfen verschlossenen Glastuben gehalten. In diesen befinden sich Fließpapierstreifen, welche den Zecken nicht nur als Unterlage dienen, sondern auch die von den Tieren zuweilen noch nach der Nahrungsaufnahme ausgeschiedenen analen Exkretstoffe oder Coxalflüssigkeit aufsaugen. Die Zuchttuben werden in Exsiccatoren aufbewahrt, in welchen durch heiß gesättigte Ammoniumchloridlösung eine hohe relative Luftfeuchtigkeit aufrechterhalten wird. Hygroskopische Messungen haben ergeben, daß sich in den geschlossenen Exsiccatoren wie auch in den eigentlichen Zeckentuben nach 1—2 Stunden eine konstante relative Luftfeuchtigkeit von 75—85% einstellt. Diese Methode erwies sich gegenüber dem Halten in natürlichem Sand vor allem dadurch überlegen, daß die Zecken jederzeit beobachtbar waren und daß deren Eier nicht austrockneten.

Wie später im experimentellen Teil gezeigt werden soll, verläuft die Spirochaetenentwicklung in den Zecken je nach Temperaturbedingungen verschieden. Aus diesem Grunde wurden die Tiere in einem Brutschrank von 30° C gehalten, eine Temperatur, die sich sowohl für die Entwicklung von *Ornithodoros moubata* als auch für den Verlauf des Infektionsgeschehens von *Borrelia duttonii* als günstig erwiesen hat.

Zur Zeckenfütterung dienten neugeborene Ratten oder, wie Abb. 2 zeigt, weiße Mäuse, die auf dem Rücken liegend mit Klebstreifen fixiert sind und deren Bauchseite kurzgeschoren wird³.

Um die Uebertragungsversuche unter möglichst konstanten Bedingungen durchzuführen, sind die Zecken stets nur an solchen Mäusen infiziert worden, denen einige Tage vorher mittels Aufschwemmungen infizierter Zecken ein bestimmter Spirochaetenstamm eingepflegt worden war. Wurden nun so infizierte Tiere zum Studium des Uebertragungsmodus wieder auf Mäuse gebracht, so erhielten dieselben auf jeden Fall Spirochaetenmaterial, das nicht durch lange Mäusepassagen an den Warmblüter adaptiert war. Diese Bedingungen entsprechen am ehesten dem natürlichen Uebertragungsvorgang des afrikanischen Rückfallfiebers.

Zur Abklärung des Infektionsverlaufes im Ueberträger *Ornithodoros moubata* wurden über 1300 Zecken seziiert und mikroskopisch verarbeitet. Weitere 1400 Zecken dienten ausschließlich zu Uebertragungsversuchen.

Für den Nachweis der Spirochaeten in den Zeckenorganen standen folgende Möglichkeiten zur Verfügung:

³ Zu empfehlen: A-2 small animal electric clipper, J. Oster Manufacturing Co., Racine, Wis. (USA.).

1. *Mikroskopischer Nachweis* mit einem Zeißschen Dunkelfeldmikroskop (945fache und 1350fache Vergrößerung). Die herauspräparierten auszutestenden Organe wurden, bevor sie im Quetschpräparat betrachtet werden konnten, in einer 2%igen Natriumcitratlösung mehrmals gewaschen, um sie von äußerlich anhaftenden, aus der Haemolymphe stammenden Spirochaeten zu reinigen.

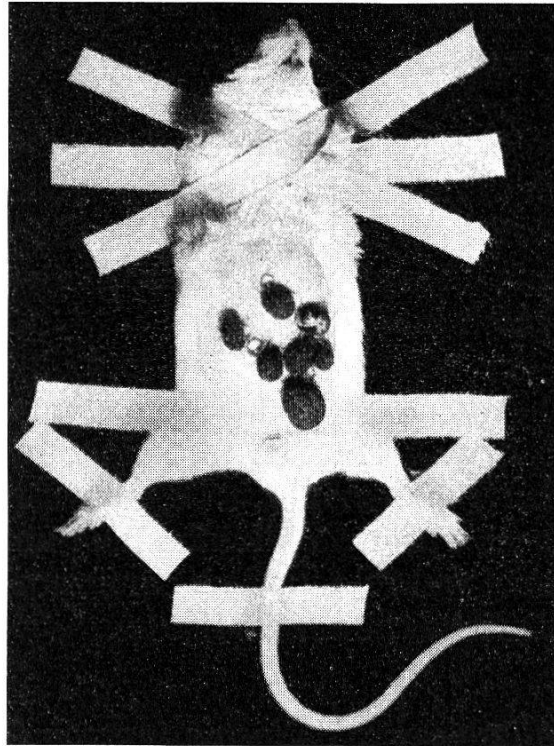


Abb. 2. Fütterung der Zecken an fixierten weißen Mäusen.

2. *Histologischer Nachweis*. Im Verlaufe der Untersuchungen zeigte es sich, daß mit Giemsa gefärbte Schnittpräparate keine guten Resultate gaben, da sich die Spirochaeten nur ungenügend oder überhaupt nicht anfärbten. Brauchbarer war die Versilberungsmethode nach LEVADITI, obwohl sich auch da die Erreger in den Zeckenorganen nicht immer befriedigend darstellen ließen. Die günstigsten Resultate lieferten die nach Giemsa-Romanowsky gefärbten Organausstrichpräparate, doch hatte die Herstellungsart häufig atypische Deformationen der Spirochaeten zur Folge. Deshalb wurde in der Regel auf die Herstellung histologischer Dauerpräparate verzichtet. Es konnte eine raschere und zuverlässigere Nachweismethode ausgearbeitet werden, die erlaubte, die Lebendbeobachtung im Dunkelfeld photographisch festzuhalten. Zu diesem Zweck mußten die Spirochaeten jedoch vorerst immobilisiert werden. Durch Zufall bin ich darauf gekommen, daß sich dazu das für Trypanosomen gebräuchliche Färbemittel *Tedanblau*, in stark verdünnter Lösung, am besten eignet.

Für die morphologische Beurteilung der Erregerformen waren auch Längenmessungen nötig. Diese wurden an lebenden, immobilisierten Spirochaeten vorgenommen, und zwar im Dunkelfeldmikroskop (945fache Vergrößerung), in dessen Okular eine geeichte Meßskala eingebaut worden war. Letztere wies 100 je $1,3 \mu$ lange Abschnitte auf.

Die Untersuchung der infizierten Körperflüssigkeit der Zecken erforderte eine besondere Technik, die dem eigentlichen Kapitel vorausgenommen und an dieser Stelle kurz beschrieben werden soll.

Zur Gewinnung der auszutestenden Zeckenhaemolymphe wird den Versuchstieren mittels feiner Pinzetten jeweils ein Tarsenglied coupiert, worauf die Flüssigkeit reichlich auszufließen beginnt. Diese muß sofort zu einem Nativpräparat verarbeitet werden, ansonst sie unter Luftzutritt rasch koaguliert.

Um sich eine Vorstellung über den jeweiligen Infektionsgrad machen zu können, wurde die Zeckenhaemolymphe während einer Zeiteinheit von 15 bzw. 5 Minuten im Dunkelfeld (945fache Vergrößerung) auf den zahlenmäßigen Gehalt von Spirochaeten geprüft. Jedes Präparat wurde 15 Minuten lang untersucht, bevor es als negativ bezeichnet wurde; fand sich ein Spirochaet, so verkürzte man die Zeit der Durchsicht auf 5 Minuten.

3. Beschreibung der wichtigsten inneren Organe von *Ornithodoros moubata*.

Trotz den zahlreichen Arbeiten über die Bedeutung von *Ornithodoros moubata* als Ueberträger des Rückfallfiebers findet sich in keiner derselben eine vollständige Beschreibung und nirgends eine bildliche Darstellung der Anatomie dieser afrikanischen Zeckenart. Es liegen lediglich, wie noch erwähnt werden soll, einige anatomisch-histologische Untersuchungen über die Coxalorgane, die Kopfdrüsen und das Ovar vor, speziell von BONÉ (1943), LEES (1946) und LEES & BEAMENT (1948), bei denen auch wertvolle Erörterungen über die Funktion des Coxalorgans (BONÉ, LEES) und der Kopfdrüsen (LEES & BEAMENT) zu finden sind.

Zum besseren Verständnis der späteren Ausführungen soll deshalb zunächst unter Berücksichtigung der obgenannten Autoren der Situs der wichtigsten Zeckenorgane geschildert und auf deren Funktion eingegangen werden (vgl. Abb. 3).

Entfernt man sorgfältig die Dorsaldecke einer hungernden Zecke, so tritt vorerst der *Magensack* (Ms) in Erscheinung. Dieser besteht aus einem zentralen Raum, um welchen sternförmig Blindsäcke angeordnet sind; man unterscheidet einen medianen vorde-

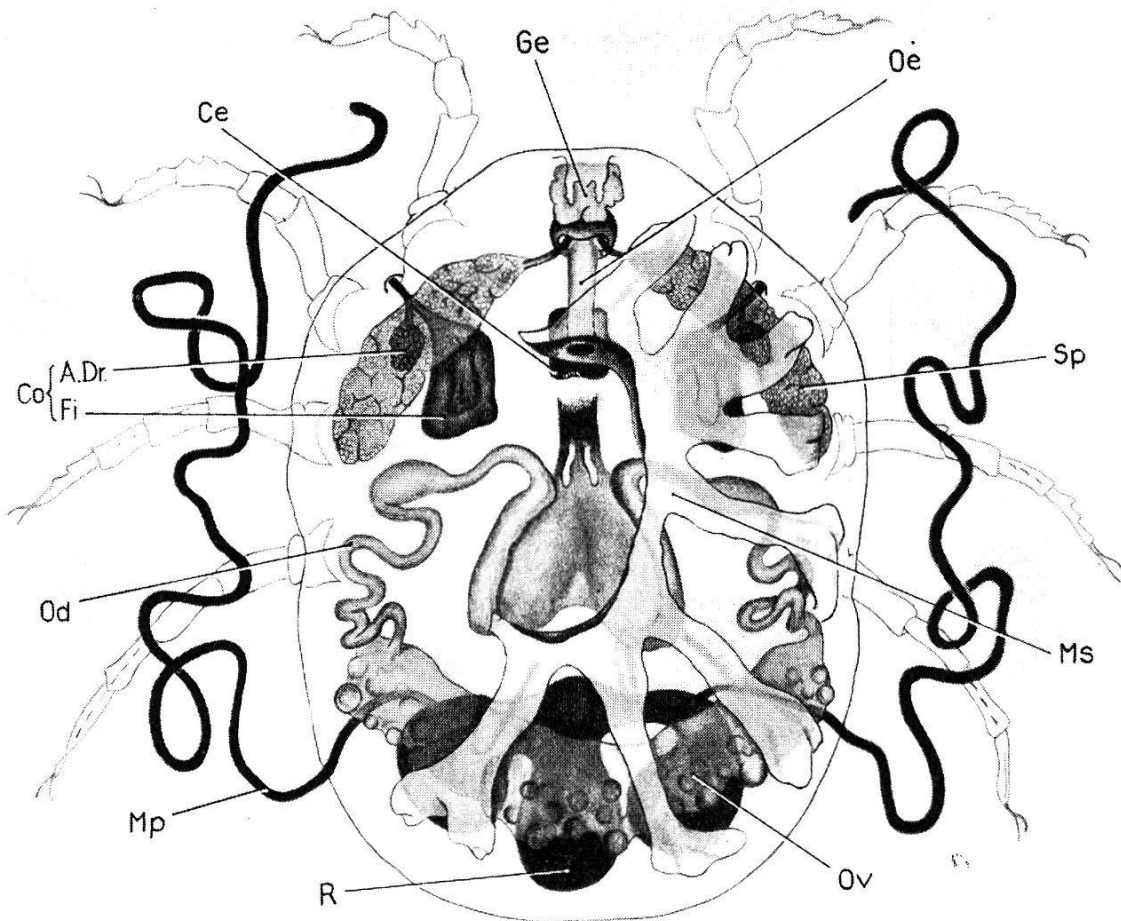


Abb. 3. Schematisch vereinfachter Situs von *Ornithodoros moubata* (Weibchen).

ren von 4 seitlichen Divertikeln, die sich in ihrem Verlauf früher oder später wieder in Lappen aufspalten. Histologisch bildet der wichtigste Teil des Magensacks das auf einer dünnen Basalmembran aufliegende Epithel, dessen zylindrische Zellen je nach dem physiologischen Zustand des Tieres in bezug auf Form und Größe variieren können. Je mehr Blut aufgenommen wird, desto größer werden die Epithelzellen. An der Außenseite der Magenwand befindet sich ein aus Längs- und Ringmuskeln zusammengesetztes Muskelsystem.

Während des 10—30 Minuten dauernden Saugaktes nimmt *Ornithodoros moubata* das 6—7fache seines Eigengewichtes an Blut auf (BONÉ [1943]). Der prall angefüllte Magensack dehnt sich dann fast über das ganze Körperlumen aus und überdeckt in der Dorsalansicht alle übrigen Organe. Im Gegensatz zu anderen Zecken besteht bei *Ornithodoros moubata* zwischen dem Magensack, der den eigentlichen Mitteldarm darstellt, und dem Enddarm keine Verbindung. Der Enddarm ist als blind endende *Rectalampulle* (R) vorhanden, die im hinteren Körperteil der Zecke gelegen ist und in den After ausmündet. Daß es sich dabei um den eigentlichen Enddarm handelt, geht daraus hervor, daß je ein rechtes und linkes

Malpighisches Gefäß (Mp) in zwei entsprechende seitliche Taschen der Rectalampulle einmünden. Dieses Organ dient somit ausschließlich der Exkretion, wobei der After zum Exkretionsporus geworden ist.

Der weibliche Genitalapparat besteht aus der mit 2 akzessorischen Drüsen unbekannter Funktion versehenen *Vagina*, dem zweihörnigen *Uterus* und den beidseitig verlaufenden *Ovidukten* (Od), welche aus dem im hinteren Körperteil gelegenen unpaaren, girlandenförmig angeordneten *Ovarium* (Ov) hervorgehen.

Im Vorderteil des Körpers münden in das ventralwärts gelegene Capitulum die Ausführungsgänge der großen, acinösen *Speicheldrüsen* (Sp). Zwischen diesen liegt das *Centralganglion* (Ce) der Bauchwand eng an. Ventral der Speicheldrüsen erkennt man beidseits die von mehreren Autoren (CHRISTOPHERS [1906], KÜNSSBERG [1911], REMY [1922], PATTON & EVANS [1929], BONÉ [1943] und LEES [1946]) untersuchten sogenannten *Coxaldrüsen* (Co), welche aus dem sackförmigen *Filterorgan* (Fi) und der kleineren *Akzessorischen Drüse* (A. Dr.) bestehen. Aus der Arbeit von LEES (1946) geht hervor, daß die Funktion dieses Organkomplexes nicht rein drüsiger Art ist, sondern daß vor allem dem Filterteil osmo-regulatorische Wirkung zukommt. Dieser Teil besteht aus einer Filterkammer, welche durch eine dünne Membran mit dem mehrfach gewundenen, kompakten, nach außen führenden Kanalsystem in Verbindung steht. Am Ende dieses Kanalsystemes mündet der kurze Exkretionsgang der viel kleineren acinösen akzessorischen Drüse ein, über deren Funktion noch keine Klarheit herrscht.

Wir erachten es als richtig, künftig nicht mehr von einer Coxaldrüse, sondern von einem *Coxalorgan* zu sprechen, bestehend aus Filterorgan und akzessorischer Drüse.

Der Vollständigkeit halber seien auch noch die Kopfdrüsen oder *Genesch'schen Organe* (Ge) erwähnt, deren Sekrete die Eier während der Ablage mit einer vor Austrocknung schützenden Wachsschicht umgeben. Alle diese Organe werden von der frei in der Leibeshöhle zirkulierenden *Haemolymph*e umflossen.

Beschreiben wir nun kurz die inneren Vorgänge während eines Saugaktes. Das von der Zecke aufgenommene Blut gelangt via Pharynx und Oesophag in den Magensack. Kurz vor Ende des Saugaktes wird beiderseits aus der zwischen den ersten Beinpaaren gelegenen Oeffnung des Coxalorgans eine wasserklare Flüssigkeit, die sog. Coxalflüssigkeit, ausgestoßen (vgl. Abb. 2 und 4).

Gestützt auf die Beobachtungen von BONÉ (1943) und LEES (1946), sowie auf Grund eigener Ueberlegungen, muß man sich den Zusammenhang zwischen Funktion des Coxalorganes und des Blutsaugaktes folgendermaßen vorstellen: Die Zecke nimmt be-

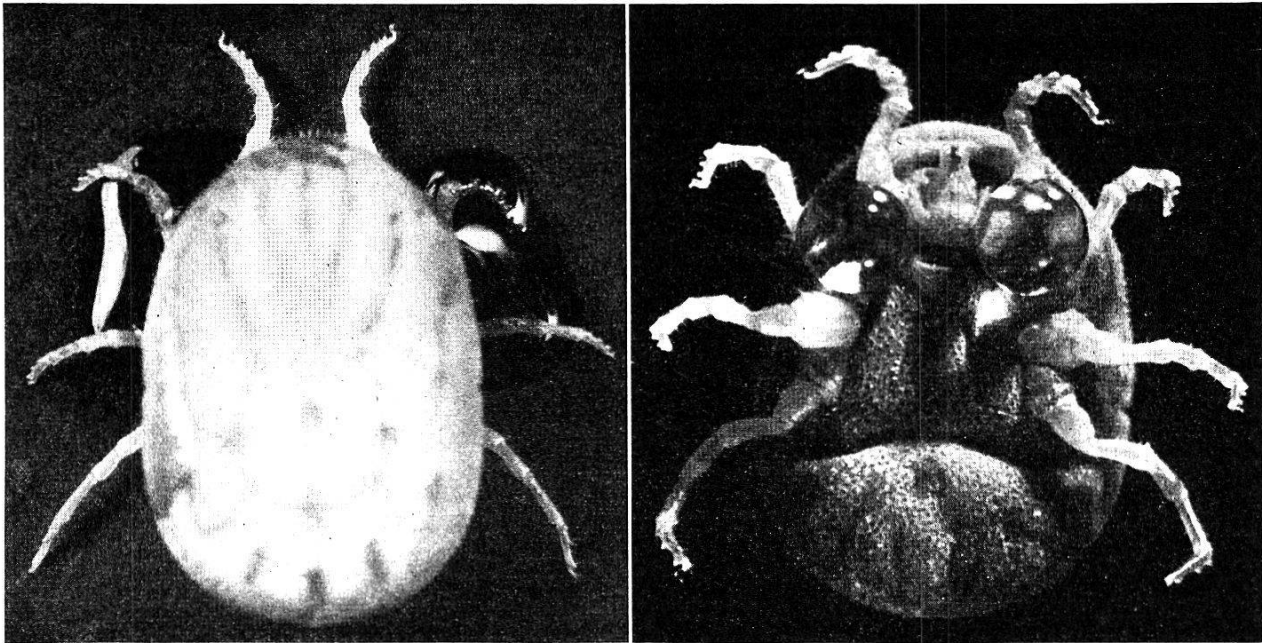


Abb. 4. Zwei Ornithodori von der Dorsal- bzw. Ventralseite während der Abgabe der Coxalflüssigkeit. Vergrößerung 7fach.

kanntlich nur selten Blutnahrung zu sich (Zuchtzecken müssen 3—4mal jährlich gefüttert werden). Es müssen also durch einen einzigen Saugakt dem Körper ausgiebige Mengen verwertbarer Nährstoffe zugeführt werden. Dieselben sind im Blute vorhanden, jedoch mit größeren Quantitäten von Wasser und mineralischen Salzen vermischt. Die Zecke hat nun die Fähigkeit, im Verlauf des Saugaktes im Magensack eine Anreicherung der verwertbaren Nährstoffe herbeizuführen, dadurch, daß Wasser und leicht diffundierbare mineralische Substanzen relativ rasch durch die Darmwand in die Haemolymphe gelangen und durch Vermittlung des Coxalorgans nach außen abgestoßen werden. So beobachtet man in der zweiten Hälfte des Saugaktes, wenn der Zeckenkörper bereits prall gedehnt ist, eine Muskelkontraktion, welche die typischen Dorsalfurchen wieder klar in Erscheinung treten läßt und das Coxalorgan veranlaßt, in Funktion zu treten. Durch die beiden Coxalporen tritt nun die klare Coxalflüssigkeit aus, die sich, soweit die bisherigen Analysen reichen, vornehmlich aus Wasser und mineralischen Substanzen zusammensetzt. Unter dem Einfluß dieser ersten Entleerung sackt der Zeckenkörper zunächst zusammen; da aber der Saugakt weitergeht und dem Darm stets neues Blut zugeführt wird, kommt allmählich eine Anreicherung seines Inhaltes zustande. Die hochmolekularen Blutstoffe werden darin zurückgehalten, die übrigen via Haemolymphe und Coxalorgan nach außen abgeführt. Das Quantum der Coxalflüssigkeit, das auf diese Weise ausgeschieden wird, übersteigt im Total 2- bis 3mal das Körpergewicht der Zecke. Das Coxalorgan wirkt dabei offenbar wie eine Art Filter, indem es

gewisse Stoffe zurückhält, wodurch zwischen Haemolymph und Darminhalt ein Ausgleich der Ionenkonzentration zustande kommt. So stellt sich also das Coxalorgan dar als ein wichtiger Regulator, der im Verlaufe der Blutmahlzeit eine Anreicherung der für den Zeckenkörper nötigen Nährstoffe ermöglicht. Dieser Akt leitet die sich über Wochen ausdehnenden Verdauungsprozesse ein.

4. Ueberblick über die Befunde anderer Autoren.

Im vorausgehenden Kapitel sind durch eingehende anatomische Beschreibung die nötigen Vorstellungen über Lage und Funktion der wichtigsten inneren Organe von *Ornithodoros moubata* vermittelt worden. Bevor nun die eigenen Resultate über den Infektionsverlauf mit *Spirochaeta duttoni* geschildert werden, ist es notwendig, die Resultate und Meinungen der anderen Autoren zu diesem Thema anzuhören: Zwei Probleme sind es vor allen Dingen, mit denen sich die Forschung beschäftigt hat. Das erste betrifft das Schicksal der in den Zeckenkörper gelangten Spirochaeten selber, d. h. die Frage, ob sie dort gewissen Zustandsänderungen unterworfen sind, also im Ueberträger, ähnlich wie andere Erreger, einen ganz bestimmten Teil eines Entwicklungszyklus zurücklegen.

Der andere Fragenkomplex betrifft das Verhalten der Zeckenorgane gegenüber den Spirochaeten, wobei es sich darum handelt, zu wissen, in welche Organe der Erreger eindringt und welche derselben bei der Uebertragung eine Rolle spielen könnten.

a) Ansichten über die Entwicklung der Spirochaeten in der Zecke.

Es würde hier zu weit führen, die Ansichten jedes Autors im einzelnen zu beschreiben; wir begnügen uns deshalb, diese kurz zu skizzieren und durch thematische Gruppierung möglichst übersichtlich darzustellen.

Eine erste Gruppe von Autoren, DUTTON & TODD (1905—1907), LEISHMAN (1907—1920), FANTHAM (1911—1916), HINDLE (1911), HATT (1929) sowie NICOLLE und Mitarbeiter (1930), glaubten, beobachtet zu haben, daß die Spirochaeten im Darmlumen bzw. erst nach dem Eindringen in die Darmwand ihre Beweglichkeit verlieren. Nach 3—4 Tagen würden sie durch Fragmentierung in eine große Zahl stäbchen- oder kokkenförmige «Chromatinkörner» oder «Granulae» zerfallen. Dieser Vorgang wird z. B. von DUTTON & TODD (1905) so geschildert, daß vorerst die als Periblast bezeichnete Hüllschicht an verschiedenen Stellen aufquillt, später dann aufbricht, wobei die Zerfallsprodukte als «Granulae» austreten. Vollzieht sich dieser Vorgang im Darmlumen, so dringen die «Granulae»

in die Epithelzellen der Darmwand ein. Vom 10. Infektionstage an sollen keine normalen Spirochaeten mehr sichtbar sein, dagegen können nun vorwiegend in den Malpighischen Gefäßen, im Coxalorgan, im Ovar, seltener in den Speicheldrüsen die «Granulae» beobachtet werden. Während nach DUTTON & TODD, HATT sowie NICOLLE u. a. aus den «Granulae» erneut bewegliche Spirochaeten hervorgehen, konnte LEISHMAN eine solche Entwicklung nur dann beobachten, wenn die Zecken bei einer Temperatur über 25 Grad C gehalten wurden. In diesem Falle sollen schon kurz nach dem Verschwinden der typischen Spirochaeten, d. h. nach dem Zerfall in «Granulae», aus diesen Jungspirochaeten hervorgehen. LEISHMAN beschreibt, wie er die Entstehung neuer kleiner Spirochaeten beobachten konnte. Wurden die infizierten Zecken jedoch unter 25 Grad C gehalten, so fand keine Entwicklung zu typischen Spirochaeten mehr statt.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte auch HINDLE (1911 a, 1911 b). Hielt er die infizierten Zecken bei 21 Grad C, so verschwanden die Recurrens-Erreger nach 10 Tagen aus dem Darm und ließen sich mikroskopisch in keinen anderen Organen mehr nachweisen, obgleich deren Aufschwemmungen, weißen Mäusen injiziert, jeweils zu Erkrankungen führten. Die Spirochaeten waren demnach in irgendeiner infektiösen Form vorhanden. Wurden die Zecken bei 35 Grad C gehalten, so wiesen alle Organe wieder typische Spirochaeten auf ⁴.

Die modernsten Vertreter der Granulationstheorie sind wohl HAMPP und Mitarbeiter (1948), die mit dem Elektronenmikroskop in Kulturen von Mundspirochaeten und *Treponema pallidum* den Vermehrungsmodus studierten. Aus den erhaltenen Mikrophotographien glauben sie bei gewissen Erregern cystenartige Gebilde zu erkennen, aus welchen neue Spirochaeten hervorgehen sollen.

Dieser Granulationstheorie steht nun die Auffassung der zweiten Autorengruppe gegenüber, WITTRICK (1913), KLEINE & ECKARD (1913), KLEINE & KRAUSE (1932), FENG & CHUNG (1936—1939) sowie BONÉ (1938—1939). Sie sind der Ansicht, die Spirochaeten würden nicht granulös zerfallen, sondern Querteilungen durchmachen, an denen sowohl der Achsenfaden als auch der Periblast beteiligt sind. Sie beobachten einerseits einfache Teilungen, durch welche die Spirochaete in zwei mehr oder weniger gleich lange Tochtterspirochaeten zerfällt, andererseits auch multiple Teilungen, aus welchen eine größere Anzahl von Jungspirochaeten resultieren.

⁴ Den eigentlichen Spirochaetenzerfall in «Granulae» oder kokkenartige Körperchen wie auch das Wiederauswachsen zu normalen Formen bei höheren Temperaturen untersuchte *Hindle* (1911 b) an infizierten Vogelzecken.

Allerdings leugnen diese Autoren das gelegentliche Vorhandensein von «Granulae» im Darmlumen wie auch in den genannten Organen nicht, jedoch bewerten sie dieselben als Degenerationsprodukte abgestorbener Spirochaeten.

b) Ansichten über das Verhalten der Zeckenorgane gegenüber *Borrelia duttonii*.

Der besseren Uebersicht wegen sind die Daten, die im folgenden noch einzeln diskutiert werden sollen, in Tabelle 1 zusammengestellt worden. Diese enthält in chronologischer Reihenfolge die Befunde der verschiedenen Autoren über die Organinfektion durch *Spirochaeta duttoni* sowie deren Ergebnisse betreffend der Uebertragungsweise auf den Warmblüter.

Die ersten eingehenden Untersuchungen zu diesem Thema hat wohl KOCH (1905, 1906) an 645 in Ostafrika gesammelten Zecken durchgeführt. Er stellte fest, daß 71 davon infiziert waren, und zwar fand er Spirochaeten in keinen anderen Organen als in den Ovarien. Die gleichen Beobachtungen konnte er an künstlich infizierten Zecken anstellen. Nach 4 Tagen sollen die Spirochaeten aus dem Darm verschwinden und sich nur noch, oft in dichten Knäueln und Zöpfen, an den Ovarien und in den Eiern nachweisen lassen. Den eigentlichen Uebertragungsmodus auf den Warmblüter konnte er, wie auch DUTTON & TODD (1905—1907), noch nicht ermitteln. Die beiden letztgenannten Autoren arbeiteten, wie schon erwähnt worden ist, vor allem über den Entwicklungszyklus von *Borrelia duttonii* in der Zecke. «Granulae» wie auch typische Spirochaeten fanden sie jeweils in den Malpighischen Gefäßen und konnten auch experimentell den Nachweis der germinativen Erregerübertragung auf die Nachkommenschaft infizierter Zecken erbringen. Nach LEISHMAN, HINDLE und FANTHAM werden vor allem die Zellen der Malpighischen Gefäße sowie die Eizellen im Ovar von den als Entwicklungsstadien angesprochenen «Chromatinkörnern» oder «Granulae» befallen. An diese letzte Beobachtung anschließend, greifen diese Autoren die erstmals von DUTTON & TODD (1905), fast gleichzeitig auch von KOCH (1905) ausgesprochene Theorie der germinativen Uebertragung wieder auf und glauben in gleichgearteten «Granulae», die sie in den Malpighischen Gefäßen jünger Zecken finden, die via Ovar plasmatisch übertragenen Ausgangsformen von *Borrelia duttonii* wiederzuerkennen. Verimpfungen von Zellmaterial mit solchen Einschlüssen auf Mäuse führten jeweils zu positiven Resultaten.

Die Uebertragung von *Borrelia duttonii* erfolgt nach LEISHMAN und FANTHAM infolge Absonderung der «Granulae»-haltigen Coxalflüssigkeit und der Sekrete der Malpighischen Gefäße. HINDLE

TABELLE 1.

Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse über die Organinfektion und über den Uebertragungsmodus von *Ornithodoros moubata* auf den Warmblüter.

Autoren	Central-ganglion	Malpighische Gefäße	Speicheldrüsen	Coxalorgan	Kopfdrüse	Ovar bzw. Eier	Uebertragungsmodus
<i>Koch</i> 1905/06	—	—	—	—	—	+	0
<i>Dutton & Todd</i> 1905/07	0	(+)	0	0	0	(+)	0
<i>Leishman</i> 1907/20	0	(+)	(+)	(+)	—	(+)	Coxalllüssigkeit, Sekrete der Malpighischen Gefäße
<i>Hindle</i> 1911	0	(+)	—	—	0	(+)	Sekrete der Malpighischen Gefäße
<i>Fantham</i> 1911/16	0	(+)	—	(+)	0	(+)	Coxalllüssigkeit, Sekrete der Malpighischen Gefäße
<i>Todd</i> 1913	0	0	0	0	0	0	Coxalllüssigkeit
<i>Kleine & Eckard</i> 1913	0	+	+	+	+	+	0
<i>Zuelzer</i> 1920	0	0	0	0	0	0	Coxalllüssigkeit
<i>Nicolle</i> u. a. 1930	0	0	+	0	0	(+)	Sekrete der Speicheldrüsen
<i>Kleine & Krause</i> 1932	0	+	+	+	0	+	Coxalllüssigkeit, Sekrete der Speicheldrüsen
<i>Feng & Chung</i> 1936/39	+	—	+	+	0	0	Coxalllüssigkeit, Sekrete der Speicheldrüsen
<i>Boné</i> 1938/39	0	—	?	+	0	+	Coxalllüssigkeit

Legende: 0 = Organe nicht untersucht.
 — = Organe ohne Spirochaeten.
 + = Organe mit Spirochaeten.
 (+) = Organe mit «granulacartigen Entwicklungsstadien».

(1911 a) konnte jedoch experimentell mit der Coxalflüssigkeit infizierter Zecken keine Erkrankung der Versuchstiere hervorrufen. Nach ihm soll lediglich das weiße, aus dem After entleerte Sekret der Malpighischen Gefäße die infektiösen «Granulae» enthalten und mit der Coxalflüssigkeit vermischt in die Bißwunde eindringen.

TODD (1913) und ZUELZER (1920) konnten die Infektiosität der Coxalflüssigkeit durch Injektion auf weiße Mäuse nachweisen.

In natürlich infizierten Zecken (45 Individuen) aus Tanganyika fanden KLEINE & ECKARD (1913) der Häufigkeit nach typische Spirochaeten in den Ovarien, in den Coxalorganen, in den Malpighischen Gefäßen, in den Kopfdrüsen sowie in den Speicheldrüsen. Wie bereits KOCH, fanden auch sie auf den Ovarien und in den Eiern Knäuelbildungen von Erregern. Untersuchungen über den Uebertragungsmodus von *Ornithodoros moubata* liegen von diesen Autoren nicht vor; hingegen beschäftigten sich damit vor allem NICOLLE und Mitarbeiter (1930). Sie kommen zum Schluß, daß nur im Nymphenstadium infizierte Zecken befähigt sein sollen, die Spirochaeten via Speicheldrüsen durch den Biß zu übertragen. Stets negativ verliefen die Versuche mit Zecken, die im Adultstadium infiziert worden sind. Nicht untersucht haben sie die Infektionsmöglichkeiten durch die Coxalflüssigkeit und durch die Exkrete der Malpighischen Gefäße.

Zu gleichen Resultaten wie schon KLEINE & ECKARD kamen KLEINE & KRAUSE (1932). Wiederum fanden sich die Recurrens-erreger der Häufigkeit nach in den Ovarien, in den Coxalorganen, in den Malpighischen Gefäßen und in den Speicheldrüsen. Für die Uebertragung auf den Warmblüter konnten hauptsächlich die Coxalflüssigkeit, zuweilen aber auch die Sekrete der Speicheldrüsen verantwortlich gemacht werden.

Eingehende Untersuchungen über den zeitlichen Organbefall führten FENG & CHUNG (1936) an 52 infizierten Zecken durch. Der Spirochaetennachweis gelang ihnen während der ersten 12 Tage im Magensack, vom 4. Tage an in den Speicheldrüsen, im Coxalorgan und im Centralganglion. Nur ausnahmsweise erwiesen sich die Zellen der Malpighischen Gefäße, aber nie deren Exkrete als spirochaetenhaltig. Auch prüften diese Autoren die experimentellen Uebertragungsmöglichkeiten auf den Warmblüter. Bei Injektion von Coxalflüssigkeit infizierter Zecken erhielten sie, wie schon frühere Autoren, positive Resultate. Vor allem wurde auch die Infektionsmöglichkeit durch den Zeckenbiß allein, also vor Abgabe der Coxalflüssigkeit, untersucht. Von 7 Versuchen, bei welchen jedesmal mehr als 15 stark infizierte Zecken (wobei nicht gesagt wird, ob es sich um geschlechtsreife Individuen oder Nymphen handelt) einer weißen Maus angesetzt wurden, zeigten 4 Versuche

ein positives Ergebnis. Wurden hingegen pro Versuch weniger als 15 Zecken angesetzt, so verliefen alle Experimente negativ. Daraus folgerten nun FENG & CHUNG, daß die natürliche Spirochaetenübertragung nicht nur via Coxalflüssigkeit, sondern bis zu einem gewissen Grade auch via Speicheldrüsensekret erfolgen kann.

Aber auch diese Resultate wurden kurze Zeit später von BONÉ (1938a, 1939c) teilweise bestritten. Die Uebertragung erfolgt nach ihm lediglich durch die Coxalflüssigkeit; ob die Speicheldrüsen überhaupt spirochaetenfrei sind, geht aus seiner Arbeit nicht hervor. In den Malpighischen Gefäßen konnte BONÉ nie Spirochaeten beobachten. Letztere sollen nach Durchquerung der Darmwand in die Haemolymph gelangen und von hier aus das Coxalorgan und das Ovar befallen. In frisch abgelegten Eiern infizierter Zeckenweibchen konnte BONÉ mikroskopisch wie experimentell durch Verimpfung auf weiße Mäuse Spirochaeten nachweisen, womit er die bereits von DUTTON & TODD, KOCH u. a. gemachten Beobachtungen bestätigte.

Die Ansichten und Resultate der einzelnen Autoren sind hier zunächst kommentarlos und in aller Kürze wiedergegeben worden. Es wird sich in den folgenden Kapiteln Gelegenheit bieten, dazu Stellung zu nehmen. Für den eigenen Arbeitsplan galten folgende Richtlinien:

Es sollte der gesamte Infektionsverlauf im Ueberträger noch einmal genau nachgeprüft werden, und zwar an einer viel größeren Zahl von Zecken, als dies bisher im allgemeinen geschehen ist. Im Gegensatz zu den meisten früheren Autoren sollte auch dem Altersstadium der in den Versuchen verwendeten Zecken besondere Beachtung geschenkt werden.

Die Untersuchungen sollten sich außerdem auf eine genauere Kenntnis der Zeckenanatomie, wie sie bereits dargelegt worden ist, gründen. Aber auch die Morphologie von *Borrelia duttonii* sollte durch Beobachtung, durch Messungen und unter Verwertung des Hilfsmittels der Photographie erfaßt werden. Des weiteren sollte versucht werden, die Affinität der Spirochaeten zu gewissen Zeckenorganen experimentell nachzuprüfen.

Alsdann sollte unter Berücksichtigung der verschiedenen Zeckenstadien erneut die Frage geprüft werden, welche Organe an der Uebertragung des afrikanischen Rückfallfiebers beteiligt sind.