

**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:** II: Analyse des Infektionsverlaufes in der Zecke  
**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:** 11.01.2026

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

## II. ANALYSE DES INFEKTIONSVERLAUFES IN DER ZECKE.

Es soll nun unter ungefährrer Einhaltung der natürlichen Reihenfolge Schritt für Schritt untersucht werden, wie die Spirochaeten nach einer infizierenden Blutmahlzeit vom Magensack aus sich im Körper der Zecke verbreiten und vermehren, um schließlich gewisse Organe zu befallen, durch welche sie wieder auf den Warmblüter gebracht werden können.

### A. Befall der Zeckenorgane durch Spirochaeta duttoni.

#### 1. Das Verhalten der Spirochaeten im Magensack.

Für die folgenden Untersuchungen wurden je 100 bis 150 streng nach den 6 Nymphen- und dem Adultstadium gesonderte Zecken an weißen Mäusen (deren Blutbilder bei 540facher Vergrößerung durchschnittlich pro Blickfeld 5 Spirochaeten enthielten) infiziert. Tägliche Sektionskontrollen an wenigstens drei Zecken jeder Versuchsserie orientierten über das Verhalten der Spirochaeten im Lumen und in der Wandung des Magensackes.

Die mit dem Mäuseblut in den Mitteldarm von *Ornithodoros moubata* gelangenden Spirochaeten sind, wie bereits erwähnt, durchschnittlich 22  $\mu$  lange, oft in Teilung begriffene Formen. Der Teilungsvorgang von *Borrelia duttonii* wird später in Kapitel II, A, 2 b, Seite 219 im einzelnen noch dargelegt werden; trotzdem soll hier schon vorweggenommen werden, daß sich die Erreger des Rückfallfiebers durch *Querteilung* ihres Körpers vermehren. Diese erfolgt meist in der Körpermitte, so daß zwei annähernd gleich große Jungspirochaeten entstehen (vgl. Abb. 6, 10). Infolge dieser Teilungen nimmt nun in der Darmfüllung die Durchschnittslänge der Erreger ab und beträgt nach den ersten 4 Infektionstagen nur noch 15  $\mu$ . Neben den normal entwicklungsfähigen aktiven Spirochaeten werden mit zunehmender Infektionszeit immer mehr Formen gefunden, die nur schwach beweglich oder gänzlich starr in der Darmfüllung dahintreiben. Es handelt sich hier wahrscheinlich um absterbende oder bereits abgestorbene Erreger, die in der Zecke nicht entwicklungsfähig sind; auf diesen Punkt wird später noch eingegangen werden.

Vom 4./5. Infektionstage an scheinen die aktiven Recurrenserreger allmählich aus der eigentlichen Darmfüllung zu verschwinden. Ihr Nachweis wird von Tag zu Tag schwieriger, während nun die leblosen, zerfallenden Formen häufiger in Erscheinung treten.

Nach so kurzer Zeit aber verschwinden die aktiven Spirochaeten noch nicht aus der Darmfüllung, sondern lassen sich am Darmepithel und an dessen unmittelbarer Umgebung zahlreich feststellen. Ihr Nachweis gelingt, wenn ein Stück Darmwand sorgfältig nur so vom Blutbrei gereinigt wird, daß daran noch kleinere Blutinseln anhaften. Morphologisch weichen diese Spirochaeten von den bisher betrachteten Formen nicht ab. Sie sind durchschnittlich  $15\ \mu$  lang und immer noch stark beweglich.

Die aufgenommenen Spirochaeten verbreiten sich demnach während der ersten 3 bis 4 Tage im ganzen Darmlumen und lassen sich auch ohne weiteres in Darmflüssigkeitspräparaten feststellen. Schon vom ersten Infektionstage an aber beginnen sie sich peripher an der Darmwand zu lokalisieren, so daß schließlich etwa vom 10. Tage an in der eigentlichen Darmfüllung meist nur noch die vorher erwähnten «Spirochaetenleichen» zu finden sind.

In der Darmfüllung von *Ornithodoros moubata* läßt sich sowohl bei Nymphen als auch Adultzecken (vgl. Tabelle 2) eine durchschnittliche Aufenthaltszeit aktiver Spirochaeten von 16 Tagen ermitteln. Es muß jedoch erwähnt werden, daß vom 12. Infektionstage an der Erregernachweis nur noch bei Durchsicht mehrerer Präparate gelingt.

Die Spirochaeten reichern sich aber nicht nur kurz nach Aufnahme in den Zeckenmagen an dessen Epithelschicht an, sondern dringen auch in diese ein. Nach 2 Tagen schon gelingt es bei allen Zeckenstadien, sowohl im Darmepithel als auch in der Basalmembran, vereinzelt eingedrungene Formen zu beobachten. Je länger die Infektionszeit wird, um so mehr Spirochaeten befallen das Darmepithel (vgl. Abb. 7). Mit ruckartig ausgeführten Dreh- und Bohrbewegungen arbeiten sie sich durch die Darmschichten hindurch. Auch diese Spirochaeten weichen morphologisch von jenen in der Darmfüllung gefundenen nicht wesentlich ab. Ihre Durchschnittslänge ergibt von Zecke zu Zecke verschiedene Werte, doch liegen diese zwischen 13 und  $17\ \mu$ .

Die Darmwand kann (vgl. Tabelle 2) außerordentlich lang infiziert bleiben. Während bei den Zeckennymphen nach 30 bis 40 Infektionstagen keine Formen mehr festzustellen sind, können bei Adulttieren noch nach 45 Tagen vereinzelt Erreger gefunden werden. Die in Tabelle 2 zusammengestellten Daten sind als Durchschnittswerte zu betrachten. Es gibt natürlich immer wieder vereinzelte Zecken, bei welchen die Spirochaeten früher oder später in die Darmwand eindringen, oder auch solche, bei denen ein kürzerer oder längerer Spirochaetenaufenthalt in der Darmwand zu beobachten ist.

TABELLE 2.

Zeitliches Auftreten von *Borrelia duttonii* in Darmfüllung und Darmwand von *Ornithodoros moubata*.

Alter der Zecken		Infektion in Tagen:																									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	25	30	35	40	45	50
1. Nymphen- stadium 150 Zecken	Darmfüllung:	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Darmwand:	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—
2. Nymphen- stadium 150 Zecken	Darmfüllung:	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Darmwand:	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	—	—	—	—
3. Nymphen- stadium 150 Zecken	Darmfüllung:	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Darmwand:	—	—	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—
4. Nymphen- stadium 100 Zecken	Darmfüllung:	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Darmwand:	—	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	—	—	—	—
5. Nymphen- stadium 100 Zecken	Darmfüllung:	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Darmwand:	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	—
Adult- stadium 100 Zecken	Darmfüllung:	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Darmwand:	—	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

Legende: + = starker Spirochaetenbefall. (+) = schwacher Spirochaetenbefall. — = keine Spirochaeten sichtbar.



Weder im Darmlumen noch im Darmepithel konnten die von DUTTON & TODD und anderen Autoren geschilderten Zustandsänderungen von *Borrelia duttonii* beobachtet werden. Ein Zerfall der Erreger in die sog. «Granulae» müßte ja das vollständige Verschwinden normaler, aktiver Spirochaeten aus der Darmfüllung und aus dem Darmepithel zur Folge haben. Die eigenen Beobachtungen weisen aber eindeutig darauf hin, daß die Erregerformen im Zeckenmagen wie auch in der Darmwand in unveränderter Gestalt vorhanden sind. Gegenüber den Spirochaeten im Mäuseblut zeigen sie nur eine unbedeutende, auf die starke Vermehrung durch Teilung zurückzuführende Längenverminderung auf. Wohl lassen sich schon kurze Zeit nach erfolgtem Saugakt in der Darmfüllung vereinzelte unbewegliche Spirochaeten, später auch deren Bruchstücke beobachten. Es handelt sich dabei jedoch zweifellos um Degenerationsprodukte abgestorbener Erreger, die mit irgendeiner Entwicklungsform schon deshalb nichts zu tun haben, weil sie noch lange nach dem Verschwinden der aktiven Spirochaeten aus der Darmfüllung darin zu finden sind.

Nimmt man trotzdem an, die Spirochaeten würden sich im Sinne der Granulationstheorie von LEISHMAN entwickeln, so müßten bei 30° C schon im Darmepithel aus den zahlreichen «Granulae» jeweils kleine, bewegliche Formen hervorgehen. Daß dies jedoch nicht zutrifft, geht aus den Beobachtungen hervor, wonach im Darmepithel nur äußerst selten aktive Recurrenserreger festgestellt werden können, deren Länge weniger als 8  $\mu$  beträgt.

## 2. Die Bedeutung der Haemolympe für den Infektionsverlauf.

Nach Durchquerung der Darmwand gelangen die Spirochaeten in die Körperflüssigkeit bzw. Haemolympe. Es soll nun untersucht werden, wann und in welcher Form die ersten Erreger in diese Flüssigkeit eindringen, und ob ihr für die Entwicklung und Vermehrung von *Borrelia duttonii* eine Bedeutung zukommt.

### a) Das zeitliche Auftreten der Spirochaeten in der Haemolympe.

Zur Klärung dieser Frage wurden 200 Zecken im Nymphen- wie auch Adultstadium an weißen Mäusen (deren Blutbilder bei 540-facher Vergrößerung durchschnittlich 6 Spirochaeten enthielten), infiziert und nach Alter, zum Teil auch nach Geschlecht gesondert, in Serien von 10—30 Tieren gehalten. Einerseits wurde mit dem «Nairobi»-Laboratoriumsstamm, andererseits mit einem aus natürlich infizierten Zecken von Mkasu (Tanganyika) isolierten Spirochaetenstamm gearbeitet.

Zur Gewinnung der täglich auszutestenden Zeckenhaemolymph bediente man sich der bereits in der Einleitung ausführlich geschilderten Methode. Diese hat allerdings gewisse unvermeidliche Mängel, die bei der Beurteilung der Resultate berücksichtigt werden müssen. So bleibt z. B. die Menge der aus dem coupierten Zeckenbein ausfließenden Haemolymph keineswegs konstant. Während in den ersten Tagen jeweils sehr viel Körperflüssigkeit austritt, gelingt es nach 10tägiger Beanspruchung der Versuchstiere kaum mehr, genügend Haemolymph zur Herstellung eines Präparates zu gewinnen. Trotz diesen Schwierigkeiten läßt sich das Infektionsgeschehen in der Körperflüssigkeit von *Ornithodoros moubata* gut verfolgen.

Wie aus den Tabellen 3, 4 und 5 ersichtlich ist, durchqueren die Spirochaeten die Darmwand mit großer Geschwindigkeit. Von den insgesamt 200 ausgetesteten Zecken wiesen nach 24stündiger Infektionszeit bereits deren 8 in der Haemolymph Spirochaeten auf (vgl. Tabelle 3).

TABELLE 3.

*Erstes Auftreten der Spirochaeten in der Haemolymph.*

(Total 200 untersuchte Zecken.)

Infektionsdauer (in Tagen)	Erster Spirochaetennachweis in der <i>Haemolymph</i>	
	n-Zecken	d. h. %
1	8	4
2	32	16
3	22	11
4	35	17,5
5	16	8
6	25	12,5
7—13	40	20
negativ bleiben :	22	11
Total :	200	100 %

Von Tag zu Tag erhöht sich die Zahl der positiven Haemolymphkontrollen und erreicht in gewissen Versuchsserien nach 5 bis 6 Tagen 90—100% (vgl. auch Tabelle 4, Serien I, II und III).

Obgleich alle Versuchstiere unter den gleichen Bedingungen infiziert wurden, traten vorwiegend bei geschlechtsreifen Zecken immer wieder solche auf, in deren Körperflüssigkeit oft nach mehr als 20 Tagen noch keine Spirochaeten festgestellt werden konnten. Die Sektionsbefunde dieser Tiere ergaben jeweils im Darmlumen

TABELLE 4.

*Auftreten und Vermehrung der Spirochaeten in der Zeckenhaemolymph.*

Alter der Zecken	Zecke Nr.	n-Tage nach infizierendem Saugakt:							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Serie I <i>O. moubata</i> 4. Nymphen- stadium	1	—	—	—	—	—	1	—	6
	2	—	—	—	—	—	3	5	17 †
	3	—	—	—	—	—	—	—	2
	4	—	—	—	2	14	8	30*	98
	5	2	4	100*	†				
	6	—	—	—	—	—	4	—	7
	7	—	—	—	—	1	—	—	2
	8	—	—	—	—	2	—	—	—
	9	—	—	—	14	19*	100*	100*	†
	10	—	—	—	—	—	2	17	†
Serie II <i>O. moubata</i> 5./6. Nymphen- stadium	1	—	—	—	—	—	38*		
	2	—	—	—	2	6	24*		
	3	—	—	—	—	—	2		
	4	—	—	—	1	2	1		
	5	—	—	—	—	—	7		
	6	—	—	1	2	45	26		
	7	—	—	4	21*	92	100		
	8	—	—	—	5	10*	22		
	9	—	—	—	5	22*	100		
	10	—	—	—	—	1	9		
Serie III <i>O. moubata</i> adult ♂ + ♀	1	—	—	3	1	2	4	7	
	2	—	—	—	7	9	7	20	
	3	—	2	3	1	4	2	1	
	4	—	—	4	6	12	5	1	
	5	—	—	—	4	2	6	6	
	6	—	1	10	13	36*	100	100	
	7	—	—	—	—	—	—	—	bleibt negativ
	8	—	—	—	—	—	1	7	
	9	—	—	—	1	3	17	10	
	10	—	—	—	—	1	3	10	

Legende: † = Zecken wurden abgetötet und für Organanalyse verwendet.

\* = Auftreten von Knäuelbildungen.

große Mengen abgestorbener Spirochaeten. Zuweilen konnten auch noch im Darmepithel vereinzelte, inaktive Formen gesichtet werden. Es gibt somit zweifellos in einer Zeckenpopulation einen gewissen nicht ohne weiteres bestimmbar Prozentsatz von Individuen, in welchen eine Evolution der Spirochaeten von Anbeginn

TABELLE 5.

*Auftreten und Vermehrung der Spirochaeten in der Zeckenhaemolymphe.*

Alter der Zecken	Zecke Nr.	n-Tage nach infizierendem Saugakt:									
		1	2	3	4	5	6	8	10	13	16
Serie I <i>O. moubata</i> adult ♀	1	—	—	—	—	—	—	—	—	10*	12
	2	—	—	—	—	—	—	—	bleibt negativ		
	3	—	1	—	6	3	8	12†			
	4	—	—	—	—	—	—	—	bleibt negativ		
	5	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
	6	—	—	—	—	—	—	—	bleibt negativ		
	7	4	100*	100*	79	20*	26	20		4	4
	8	—	—	10	16	12*	34	37		41	6
	9	—	15*	8	40	22	17	7		4	3
	10	—	—	—	—	—	—	—		2	4
	11	—	—	—	1	1	14*	14†			
	12	—	—	—	—	—	—	8		10†	
	13	—	—	—	4	6	5	100*		100*	100*
	14	—	—	—	2	1	7	8*		26	39
	15	—	—	—	—	—	—	4		1	9
	16	—	—	—	—	—	—	—		3	55*
	17	—	—	—	—	—	—	6		12	—
	18	—	—	—	—	—	—	—		4	1
	19	—	—	—	—	—	—	—		bleibt negativ	
	20	—	—	—	—	—	—	—		bleibt negativ	
	21	—	—	—	—	—	—	—		12	28*
	22	—	5	1	12	6	7	20*		100*	100*
	23	—	3	9	3	4	2	32*		43	15
	24	—	—	—	—	—	—	—		1	58
	25	—	—	3	8	12	54*	15		16	100*

Alter der Zecken	Zecke Nr.	n-Tage nach infizierendem Saugakt:									
		1	2	3	4	5	8	10	13	19	30
Serie II <i>O. moubata</i> adult ♂	1	—	3	5		4	6	2	3	—	14
	2	2	31*†								
	3	—	—	—		—	—	—	2	6	35
	4	—	—	—		—	—	—	bleibt negativ		
	5	—	5	7		76*†					
	6	—	4	—		—	11	6*	8*	25*†	
	7	—	—	—		1	4	1	20	—	2
	8	—	—	—		—	—	1	—	10	28

Legende: † = Zecken wurden abgetötet und für Organanalyse verwendet.  
 \* = Auftreten von Knäuelbildungen.

an unmöglich ist. Nach SCHUBERG & MANTEUFEL (1910) sowie HINDLE (1911) soll es sich bei solchen Zecken um Tiere handeln, die gegenüber *Spirochaeta duttoni* immun sind.

Die ersten in der Haemolympe nachweisbaren Spirochaeten sind lange, oft in Teilung begriffene Formen. Ihre Längen entsprechen, wie aus den Tabellen 6 und 7 (nach einer Infektionszeit von 3 und 5 Tagen) ersichtlich ist, durchaus den im Darmlumen gefundenen Werten.

Gerade diese Ergebnisse sprechen eindeutig gegen die von DUTTON & TODD, LEISHMAN und anderen Autoren verfochtene Ansicht der Spirochaetenentwicklung im Zeckendarm. Ein Zerfall der Erreger in «Granulae» oder «Chromatinkörner», aus welchen nach einiger Zeit Jungspirochaeten austreten sollen, müßte sowohl im Darmepithel als auch in der Haemolympe das Auftreten kleinster Erregerformen zur Folge haben. Nach LEISHMAN und HATT vollzieht sich die Spirochaetenentwicklung während mehrerer Tage, so daß die ersten Jungspirochaeten (bei 30° C) erst vom 10. Infektionstage an in der Körperflüssigkeit auftreten. Im allgemeinen erfolgt aber, wie Tabelle 3 zeigt, bei unseren Zecken das Erstauftreten viel früher. Dagegen stimmen die eigenen Resultate annähernd mit den Angaben von FENG & CHUNG (1936) sowie von BONÉ (1939 b, 1939 c) überein.

Die erstgenannten Autoren konnten schon 6 Stunden nach infizierendem Saugakt in der Haemolympe ihrer Zecken Spirochaeten feststellen. Ueber die Anzahl der Tiere, die nach einer so kurzen Zeit einen positiven Befund aufwiesen, machen diese Autoren keine Angaben, doch es scheint auf Grund der eigenen Ergebnisse durchaus möglich, daß die Haemolympe stark infizierter Zecken schon nach wenigen Stunden Infektionszeit spirochaetenhaltig wird. Nach BONÉ erscheinen die Spirochaeten erst vom 2. Tage an in der Körperflüssigkeit. Er selbst stellte fest, daß sich offenbar seine Zecken im Gegensatz zu jenen von FENG & CHUNG weniger leicht infizierten.

#### b) Das Verhalten von *Borrelia duttonii* in der Haemolympe.

Auf das Erstauftreten von Spirochaeten in der Haemolympe folgt ein rasches Zunehmen der Erreger, das einerseits auf das Freiwerden von Formen aus der Darmwand, andererseits aber auch auf Teilungen in der Körperflüssigkeit zurückzuführen ist. Die Intensität und das zeitliche Auftreten der Spirochaetenvermehrung sind, wie die Tabellen 4 und 5 darstellen, von Zecke zu Zecke verschieden und verlaufen keineswegs gesetzmäßig. Während im allgemeinen die Erregerzahl erst mit fortschreitendem Infektionsalter zunimmt, zeigen vereinzelte Versuchstiere schon nach 2—3 Tagen

TABELLE 6.

*Spirochaetenlängenmessungen in der Haemolymph.*Serie I: *O. moubata*, adult.

Infektions- dauer Tage	Versuchstier Nr.	Zahl der gemessenen Spirochaeten	Durch- schnittslänge in $\mu$	Kleinste gemessene Form
3	1	—	—	—
	2	123	17,8	10,4
	3	1	14,3	14,3
	4	—	—	—
	5	—	—	—
	6	6	15,4	11,7
	7	—	—	—
	8	—	—	—
5	1	34	16,0	10,4
	2	208	16,2	10,4
	3	21	14,4	10,4
	4	23	14,6	10,4
	5	15	13,4	11,7
	6	Zecke seziert		
	7	1	16,9	16,9
	8	14	13,4	10,4
9	1	228	12,7	7,8
	2	Zecke seziert		
	3	151	12,4	7,8
	4	219	11,8	7,8
	5	88	12,2	6,2
	7	Zecke seziert		
	8	Zecke seziert		
12	1	202	12,9	7,8
	3	39	13,7	9,1
	4	Zecke seziert		
	5	215	10,3	5,2
14	1	210	11,9	7,8
	3	103	14,0	9,1
	5	Zecke seziert		
30	1	205	17,0	9,1
	3	203	14,0	10,4

TABELLE 7.

*Spirochaetenlängenmessungen in der Haemolymph.*Serie II: *O. moubata*, adult.

Infektions- dauer Tage	Versuchstier Nr.	Zahl der gemessenen Spirochaeten	Durch- schnittslänge in $\mu$	Kleinste gemessene Form
3	1	—	—	—
	2	79	18,1	11,7
	3	2	20,3	15,6
	4	1	16,9	16,9
	5	2	18,2	15,6
5	1	25	16,0	10,4
	2	206	17,4	9,1
	3	8	17,2	11,7
	4	11	14,6	11,7
	5	216	15,3	10,4
9	1	137	12,3	5,2
	2	253	14,5	9,1
	3	5	11,4	10,4
	4	217	13,2	7,8
	5	219	11,8	7,8
16	1	171	12,4	6,5
	2	Zecke seziert		
	3	109	12,2	6,5
	4	Zecke seziert		
	5	210	11,8	6,5
30	1	84	14,6	9,1
	3	6	11,9	10,4
	5	1	10,4	10,4

einen starken Spirochaetenbefall (vgl. Abb. 8). Wie später noch im einzelnen dargelegt werden soll, verbleiben die Spirochaeten nicht in der Haemolymph, sondern dringen in verschiedene Zeckenorgane ein. Da nach 40—50 Tagen keine Erreger mehr aus der Darmwand in die Körperflüssigkeit gelangen und die intensive Vermehrung aufgehört hat, läßt sich nach dieser Zeit meist nur noch eine schwach positive Haemolymph feststellen. Dies kann jedoch nicht als Regel gelten, finden sich doch immer wieder Zecken, deren Körperflüssigkeit auch noch nach längerer Zeit stark infiziert ist. Diese kann überhaupt bei allen Zecken lebenslänglich positiv



bleiben. Die Infektionsstärke hängt aber vielfach von der Häufigkeit der Nahrungsaufnahme ab. Werden die Tiere während mehrerer Monate hungern gelassen, so verschwinden die Spirochaeten gänzlich aus der Haemolympe. Füttert man sie hingegen alle 2—3 Monate, so kann der Erregernachweis jeweils mit Leichtigkeit erbracht werden.

Als charakteristische Erscheinungen während der Vermehrungsperiode in der Körperflüssigkeit von *Ornithodoros moubata* treten die schon von KOCH (1906) beobachteten Knäuelbildungen von *Borrelia duttonii* auf. Sie entstehen vorerst nur aus einzelnen, ineinander verflochtenen Spirochaeten, aus welchen sich durch Hinzutreten neuer, oft in Teilung begriffener Formen die in Abb. 9 wiedergegebenen Ansammlungen bilden. Es kommt ihnen jedoch nur ein vorübergehender Charakter zu, da sie sich nach kurzer Zeit wiederum in Einzelspirochaeten auflösen.

Die morphologischen Eigenschaften von *Borrelia duttonii* in der Körperflüssigkeit lassen sich an Hand der in den Tabellen 6 und 7 zusammengefaßten Beobachtungen wie folgt darstellen. Die ersten in Erscheinung tretenden Formen sind, wie schon auf Seite 215 erwähnt worden ist, lange, 15—20  $\mu$  messende Erreger. Mit zunehmendem Infektionsalter gelangen immer wieder neue, lange Spirochaeten in die Haemolympe, andererseits treten nun infolge Teilungen mehrheitlich kleine 5—10  $\mu$  messende Formen auf. Die Durchschnittslänge nimmt deshalb erheblich ab und beträgt nach 10—15tägiger Infektionszeit je nach Zecke 11—13  $\mu$ . Diese Spirochaeten verschwinden allmählich aus der Körperflüssigkeit, so daß die aus den Darmzellen frei werdenden langen Spirochaeten eine erneute Zunahme der durchschnittlichen Erregerlänge bewirken.

Nach jeder weiteren Nahrungsaufnahme infizierter Zecken ist in der Haemolympe 1, 3, 5 und 10 Stunden nach erfolgtem Saugakt eine starke Spirochaetenvermehrung festzustellen, die das Auftreten kleiner Formen zur Folge hat. Schon BONÉ (1938 b, 1939 c) gelang diese Beobachtung, und er stellte sich die Frage, ob das vermehrte Auftreten der kleinen Spirochaetenformen auf ein Freiwerden intrazellulärer «Granulae» zurückzuführen sei. Im Verlaufe seiner Untersuchungen konnte er jedoch einen solchen Entwicklungszyklus ausschließen und die plötzlich eintretende Spirochaetenvermehrung einerseits auf die *Temperaturerhöhung* (bedingt durch die Aufnahme warmen Säugerblutes), andererseits auf die *Erneuerung* der Körpersäfte durch Zufuhr menschlicher Blutflüssigkeit zurückführen.

Die Haemolympe solcher frisch gefütterter Zecken eignet sich ausgezeichnet zur mikroskopischen Beobachtung des Teilungsvorganges von *Borrelia duttonii*. Dieser sei nun hier kurz beschrieben.

Die ersten Anzeichen einer bevorstehenden Teilung sind jeweils in der Mitte des Spirochaetenkörpers zu erkennen. Dabei entsteht vorerst ein mehr oder weniger gerades Verbindungsstück der beiden Spirochaetenhälften (vgl. Abb. 10). Aus diesem bildet sich eine Knickstelle aus, die es den Erregern ermöglicht, sich zu umschlingen, sich aneinanderzulagern und typische «V»- oder «Y»-ähnliche Gebilde zu formen (vgl. Abb. 17). Das Plasma trennt sich nun in zwei deutlich voneinander gesonderte Hälften, von denen jede eine Eigenbewegung aufweist. Die Trennung der beiden Spirochaeten konnte nie beobachtet werden. Kleine Formen mit plasmafreien, kurzen Anhängen lassen jedoch vermuten, daß diese infolge der stark schlagenden Bewegungen beider Hälften durch Bruch der Knickstelle zustande kommt.

Eine weitere Teilungsart, die in der Haemolympe nur selten, häufiger in den Organen beobachtet werden kann, ist die sogenannte *Mehrfach- oder multiple Teilung*. Der Spirochaetenachsfaden zerfällt dabei in mehrere, oft ungleich lange Teilstücke, die sich nach und nach durch Querteilung von der «Mutterspirochaete» lösen. Dabei entstehen kleinste, aktive Spirochaeten. Bei einer Zecke, die 230 Tage vorher infiziert worden war und auf einem Laboratoriumstier gefüttert werden mußte, betrug vor der Blutaufnahme die durchschnittliche Erregerlänge in der Haemolympe 12  $\mu$ , 4 Stunden nachher von 200 gemessenen Spirochaeten nur noch 8  $\mu$ ; die kleinste Einzelform war 3  $\mu$ , die kleinste Teilungsform 8  $\mu$  lang.

### 3. Das Eindringen der Spirochaeten in verschiedene Organe.

Bisher konnte gezeigt werden, daß die Spirochaeten nach einer von Zecke zu Zecke verschiedenen langen Infektionszeit in großer Zahl aus der Haemolympe verschwinden, um vermutlich in einzelne Organe einzudringen. Im folgenden wird nun die Frage erörtert, welche Organe von den Spirochaeten befallen werden. Dabei sollen vor allem die für eine spätere Erregerübertragung in Frage kommenden Speicheldrüsen, Coxalorgane und Malpighischen Gefäße, alsdann aber auch das Centralganglion untersucht werden. Die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane können unberücksichtigt bleiben, da sie Gegenstand einer weiteren Studie sein werden, die zurzeit unter Leitung von Prof. GEIGY am Tropeninstitut in Basel im Gange ist. Lediglich im Hinblick auf die bestehenden Entwicklungstheorien sind einige Untersuchungen in den sich im Ovar entwickelnden Eiern nötig.

Zur Klärung des Infektionsverlaufes in den Organen von *Ornithodoros moubata* wurden wiederum pro Altersstadium je 200 bis

300 reine Zecken an Mäusen (deren mikroskopische Blutbilder bei 540facher Vergrößerung durchschnittlich 5 Spirochaeten enthielten) infiziert. Auf Grund der täglich durchgeführten Sektionskontrollen ergaben sich für die einzelnen Organe die in den folgenden Kapiteln zusammengestellten Resultate.

TABELLE 8.

*Befall der Speicheldrüsen von O. moubata.*

Infiziert im:	Infektionsdauer in Tagen	Untersuchte Zecken	Befund		
			++	+	--
1. Nymphen- stadium	2	—	—	—	—
	3	15	3	3	9
	4	9	2	2	5
	5	14	4	2	8
	6	12	8	2	2
	7	15	9	2	4
	8	12	9	1	2
	10	29	20	7	2
	15	46	35	10	1
	20	24	18	6	
	25	11	10	1	
	30	12	10	2	
	35	5	4	1	
	40	13	13		
	45	2	2		
	50	4	2	1	1
	60	14	8	6	
	70	8	4	3	1
	80	11	9	2	
	90	4	2	2	
	100	2	1	1	
	110	4	2	2	
	120	2	2		
	130	2	2		
	140	7	3	4	
	150	7	3	4	
	160	4	2	1	1
	170				
	180				
	190	2	1	1	
	200	25	12	13	

*Legende:* ++ = starker Spirochaetenbefall.  
+ = schwacher Spirochaetenbefall.  
-- = keine Spirochaeten nachweisbar.

## a) Befall der Speicheldrüsen.

Bei den *Nymphen* gelingt der erste Erregernachweis in den Speicheldrüsen frühestens nach 3, im allgemeinen jedoch erst nach 4 Infektionstagen (vgl. Tabellen 8—10). Durch allmähliches Einwandern neuer Spirochaeten aus der Haemolymph wie auch infolge

TABELLE 9.

*Befall der Speicheldrüsen von O. moubata.*

Infiziert im:	Infektionsdauer in Tagen	Untersuchte Zecken	Befund		
			++	+	--
2. und 3. Nymphen- stadium	2	—	—	—	—
	3	14			14
	4	8		1	7
	5	8	2		6
	6	11	1	5	5
	7	12	4	6	2
	8	13	6	4	3
	10	19	13	6	
	15	24	10	12	2
	20	12	10	2	
	25	11	9	1	1
	30	4	3	1	
	35	4	4		
	40	2	1	1	
	45	2	1		1
	50	6	5	1	
	60	1	1		
	70	2	2		
	80	4	3	1	
	90	1	1		
	100	6	3	1	2
	110	1	1		
	120	2		1	1
	130	1	1		
	140	1		1	
	150				
	160	3	2	1	
	170				
	180				
	190	4	3	1	
	200	14	6	7	1

Legende: ++ = starker Spirochaetenbefall.  
 + = schwacher Spirochaetenbefall.  
 -- = keine Spirochaeten nachweisbar.

Vermehrung der sich in den Drüsen aufhaltenden Formen findet eine erhebliche Erregerzunahme statt. Das Drüsengewebe der Zecken des 1., 2. und 3. Stadiums weist schon nach 5—6, dasjenige der ältern Stadien nach 7 Tagen einen starken Befall auf (vgl. Abb. 11).

Die ersten in den Speichelorganen beobachtbaren Spirochaeten sind lange Formen von durchschnittlich 16  $\mu$ , sie weichen von jenen

TABELLE 10.

*Befall der Speicheldrüsen von O. moubata.*

Infiziert im :	Infektionsdauer in Tagen	Untersuchte Zecken	Befund		
			++	+	—
4. und 5. Nymphen- stadium	3	2			2
	4	6		1	5
	5	4		1	3
	6	3		1	2
	7	5	2	3	
	8	5	2	3	
	10	15	7	7	1
	15	14	10	1	3
	20	6	6		
	25	6	4		2
	30	1	1		
	35	3	1	2	
	40	1	1		
	45	3	1	2	
	50	2		2	
	60	1		1	
	70	1		1	
	80	1		1	
	90	2	1	1	
	100				
	110				
	120	1	1		
	130				
	140				
	150	2		2	
	160				
	170				
	180				
	190				
	200	5	3	1	1

*Legende:* ++ = starker Spirochaetenbefall.  
 + = schwacher Spirochaetenbefall.  
 — — = keine Spirochaeten nachweisbar.

im Darmlumen (15—17  $\mu$ ) oder von jenen in der Haemolymph (15—20  $\mu$ ) anfänglich kaum ab. Erst mit zunehmender Infektionsdauer werden sie, infolge Teilungen in der Körperflüssigkeit wie auch in den Drüsen selbst, kleiner und messen nach 10 Tagen nur noch 10—12  $\mu$  (vgl. Tabelle 12). Neben vereinzelt Langformen werden nun mehrheitlich kurze, 8—12  $\mu$  lange Erreger gesichtet.

TABELLE 11.

*Befall der Speicheldrüsen von O. moubata.*

Infiziert im:	Infektionsdauer in Tagen	Untersuchte Zecken	Befund		
			++	+	--
Adulttiere ♂ + ♀	3	1			1
	4				
	5	5		1	4
	6	8	2	2	4
	7	10	2	1	7
	8	8	3	2	3
	10	6	2	2	2
	15	12	3	6	3
	20	9	1	4	4
	25	4	1	1	2
	30	7	2	2	3
	35				
	40	8	1	4	3
	45	8	1	6	1
	50	1	1		
	60	5	1	3	1
	70	7		5	2
	80	7	2	3	2
	90	2	2		
	100	2		2	
	110				
	120				
	130				
	140				
	150				
	160				
	170				
	180				
	190				
	200	6	1	2	3

*Legende:* ++ = starker Spirochaetenbefall.  
+ = schwacher Spirochaetenbefall.  
-- = keine Spirochaeten nachweisbar.

Diese wachsen wiederum zu langen Spirochaeten aus und vermehren sich erneut durch einfache wie multiple Querteilungen.

In allen Nymphenstadien erweisen sich die Speicheldrüsen während der Kontrollzeit von über 200 Tagen als mehr oder weniger stark spirochaetenhaltig (vgl. Tabellen 8—10). Zecken des 1. Nymphenstadiums zeigen während dieser Zeit fast regelmäßig einen starken Befall; bei älteren Versuchstieren kann hingegen nach 50 Infektionstagen eine deutliche Abnahme der Infektionsstärke festgestellt werden.

Immer wieder finden sich auch Zecken, deren Speicheldrüsen völlig spirochaetenfrei sind. Ob diese jedoch schon von Anfang an negativ waren, oder ob die Spirochaeten erst mit zunehmender Infektionsdauer aus den Drüsen verschwunden sind, läßt sich nicht beurteilen.

TABELLE 12.

*Längenmessungen der Spirochaeten in den Speicheldrüsen von Ornithodoros moubata.*

a) 1. Nymphenstadium \*.

Spirochaetenlänge im:	Infektionsdauer der Zecken (in Tagen)	Zahl der gemessenen Spirochaeten in der Speicheldrüse	Durchschnittslänge in $\mu$
Mäuseblut	5	14	16,9
21,2 $\mu$	7	154	12,2
Darmepithel	10	108	10,6
(nach 10 Tagen)	12	208	11,6
15,0 $\mu$	16	72	13,1

\* Haemolymphkontrolle bei diesen kleinen Zecken nicht durchführbar.

b) 5. Nymphenstadium.

Spirochaetenlänge im:	Infektionsdauer der Zecken (in Tagen)	Haemolymphe Spirochaeten		Speicheldrüse Spirochaeten	
		Zahl	Länge (in $\mu$ )	Zahl	Länge (in $\mu$ )
Mäuseblut	5	206	17,4	5	16,8
21,2 $\mu$	7	203	14,5	196	12,0
	30	29	16,0	172	15,8

Bei den *Adultzecken* (vgl. Tabelle 11) ist die Infektion der Speicheldrüsen in erster Linie von der Vermehrungsintensität der Spirochaeten in der Haemolymphe abhängig. Erfolgt in den ersten Infektionstagen eine starke Erregerzunahme, so können die Drüsen ebenfalls schon früh, d. h. nach 5—6 Tagen, infiziert sein. Findet



hingegen nur eine langsame, unbedeutende Erregerzunahme statt, so werden die Drüsen nur schwach oder überhaupt gar nicht befallen.

Wie bei den Nymphen sind es auch hier anfänglich vereinzelt, lange Spirochaeten, die im Drüsengewebe festgestellt werden können. Wohl kann durch das Eindringen neuer Erreger aus der Haemolympe die Infektionsstärke beträchtlich zunehmen, im Gegensatz zu den Nymphen aber findet bei der Mehrzahl der Adulttiere in den Speicheldrüsen nur eine unbedeutende Spirochaetenentwicklung statt. Die meisten Erreger verlassen die Organe bald wieder, so daß oft schon nach 20 Infektionstagen und vor allem später nur noch ein schwacher Drüsenbefall verzeichnet werden kann. Daß es aber auch unter den adulten Zecken immer wieder Tiere gibt, die noch nach längerer Infektionszeit in ihren Speicheldrüsen große Mengen Spirochaeten enthalten, geht aus der Tabelle 11 hervor. Solche Zecken treten jedoch im Vergleich zu jenen mit nur schwach positiven oder gänzlich negativen Sektionsbefunden seltener in Erscheinung. Ob es sich dabei um Zecken handelt, deren Speicheldrüsen schon von Infektionsbeginn an stark infiziert waren, läßt sich nicht aussagen. Die Beobachtung, wonach z. B. die Erreger in der Haemolympe durch erneute Blutaufnahme der Zecken zu starker Vermehrung aktiviert werden, berechtigt zur Annahme, daß auch in den einzelnen infizierten Organen eine vorübergehende Erregerzunahme stattfinden könnte.

Werden nun die erhaltenen Resultate mit jenen anderer Autoren verglichen, so ist teilweise eine Uebereinstimmung festzustellen. Es erwiesen sich die Speicheldrüsen der von KLEINE & ECKARD (1913), KLEINE & KRAUSE (1932) sowie FENG & CHUNG (1936) untersuchten Zecken ebenfalls als infektiös. In der Einleitung ist schon darauf hingewiesen worden, daß diese Autoren mit einer geringen Zahl von Zecken, über deren Alter sie jeweils nichts aussagen, gearbeitet haben. Einen eigentlichen Infektionsverlauf in den Speicheldrüsen haben sie nicht untersucht. Lediglich von FENG & CHUNG (1939) liegen einige Angaben vor. Nach diesen Forschern sind die Speicheldrüsen schon vom 4. Tage an infiziert und können dies, wie aus positiven Resultaten einzelner Uebertragungsversuche hervorgeht, noch nach längerer Zeit (116 Tage) sein.

Im Widerspruch stehen die eigenen Ergebnisse zu den Beobachtungen von KOCH (1906), LEISHMAN (1907—1920), FANTHAM (1911) und HINDLE (1911 a). Diese konnten in den Speicheldrüsen ihrer Zecken nie Spirochaeten, selten nur deren «Granulae» (LEISHMAN) feststellen.

In der von NICOLLE und Mitarbeitern (1930) publizierte Arbeit liegen keine eigentlichen Angaben über die Spirochaeteninfektion

der Speicheldrüsen vor. Auf Grund der bereits in der Einleitung (I, 4 b) wiedergegebenen Ergebnisse von Uebertragungsversuchen muß jedoch das Vorhandensein des Rückfallfiebererregers in diesem Organ angenommen werden. Gerade die interessante Beobachtung, wonach nur die Nymphenzecken, nicht aber die Adulttiere befähigt sein sollen, das Rückfallfieber durch den Biß zu übertragen, hätten die Autoren durch mikroskopische Untersuchungen der Speicheldrüsen belegen sollen. Nach den eigenen Versuchen zeigt es sich ja auch, daß die Drüsen der Nymphen gegenüber jenen der Adultzecken viel stärker infiziert werden. Ob nur Nymphen die Fähigkeit besitzen, die Spirochaeten durch den Biß zu übertragen, soll später eingehend geprüft werden.

Im Gegensatz zu NICOLLE und Mitarbeitern kommt BONÉ (1938 a, 1939 c) zum Schluß, daß der Speichel nie Spirochaeten enthalten könne. Seine Uebertragungsversuche verliefen alle negativ. Ob in den Drüsen überhaupt Spirochaeten vorhanden sind, geht aus seinen Untersuchungen nicht hervor.

#### b) Befall der Coxalorgane.

Sowohl bei Nymphen als auch bei geschlechtsreifen Adultzecken gelingt der erste positive Erregernachweis in den Coxalorganen frühestens nach 3, durchschnittlich erst nach 5—6 Infektionstagen, also kurz nach dem Erscheinen der Spirochaeten in der Haemolympe. Letztere dringen vorerst nur in das Gewebe des Filterorgans ein, vermehren sich darin sehr stark und befallen in der Folge auch die Zellwandungen des angrenzenden Filterkanals, in dessen Lumen sie vom 7./8. Infektionstage an festgestellt werden können. Die Vermehrung im eigentlichen Gewebe kann oft derart stark sein, daß sich ähnliche Knäuel und Zöpfe bilden, wie sie bereits schon in der Körperflüssigkeit beobachtet worden sind.

Im Gegensatz zu den Speicheldrüsen bleibt das Coxalorgan bei Nymphen und Adultzecken lebenslänglich infiziert und stellt ein Vermehrungszentrum von *Borrelia duttonii* dar (vgl. Abb. 12), aus welchem immer wieder Spirochaeten in die Haemolympe eindringen. Bei längerer mikroskopischer Beobachtung läßt sich einerseits das Auswandern der Spirochaeten in die Umgebungsflüssigkeit, andererseits aber auch das Eindringen der Erreger in die Organe verfolgen.

Die ersten im Filterorgan nachweisbaren Spirochaeten sind auch hier lange Formen, die jedoch sofort in Teilung treten, wodurch ihre durchschnittliche Länge (vgl. Tabelle 13) um einige  $\mu$  abnimmt. Diese kleinen 5—10  $\mu$  messenden Erreger entwickeln sich allmählich wieder zu Langformen von oft mehr als 20  $\mu$ , aus welchen er-

neut durch einfache wie multiple Querteilungen kleine Spirochaeten entstehen. Man findet deshalb mit zunehmender Infektionsdauer im Coxalorgan neben eigentlichen, oft in Teilung begriffenen Langformen mehrheitlich kleine 5—10  $\mu$  messende Erreger.

Ganz anders verhalten sich jedoch die Spirochaeten im Lumen des Filterkanals, wo ihre Häufigkeit vom 7./8. Infektionstage an je nach Zecke mehr oder weniger stark zunimmt. Bei gewissen Formen ist die Fortbewegung ungewöhnlich langsam, scheinbar gehemmt; viele sind überhaupt inaktiv. Neben eigentlichen Langformen treten bei Zecken mit längerer Infektionszeit große Mengen kleiner 4—5  $\mu$  messender Spirochaeten auf. Handelt es sich bei diesen nur 2—3 Windungen aufweisenden Erregern etwa um die aus «Granulae» entstandenen Jungspirochaeten? Nähere Untersuchungen haben eindeutig gezeigt, daß diese Formen Abkömmlinge kleiner 8—10  $\mu$  messender, in Teilung begriffener Spirochaeten darstellen.

Zuweilen beobachtet man völlig starre Spirochaeten, deren Enden auf einer Länge von 3—4  $\mu$  propellerartige Bewegungen ausführen. Offenbar sind dies «Mutterspirochaeten», von denen einzelne Tochterfragmente im Begriffe sind, sich loszulösen.

TABELLE 13.

*Spirochaetenmessungen, vergleichsweise in der Haemolymphe und im Filterorgan des Coxalorgans.*

Zecke Nr.	Infektionsalter (Tage)	<i>H a e m o l y m p h e</i>				<i>F i l t e r o r g a n</i>			
		a	b	c	d	a	b	c	d
1	5	208	16,2	10	21	230	14,3	9	28
2	7	203	14,5	8	21	289	12,4	5	22
3	11	166	12,1	7	21	65	11,0	6	21

*Legende:* a, b, c, d = Längenwerte in  $\mu$ .  
 a = Zahl der gemessenen Spirochaeten.  
 b = durchschnittliche Länge der Spirochaeten.  
 c = kleinste Spirochaetenform.  
 d = längste Spirochaetenform.

Zu gleicher Zeit wie in das Filterorgan dringen die Spirochaeten auch in die *akzessorische Drüse* ein, in deren Alveolen, Sekretkanälchen und Ausführungsgängen sie anfänglich zahlreich nachgewiesen werden können (vgl. Abb. 13).

Mit zunehmendem Infektionsalter wird der Erregerbefall im allgemeinen etwas schwächer, bleibt aber je nach Zecke mehr oder weniger stark erhalten. Eine bedeutende Vermehrung infolge Tei-

lungen kann nicht beobachtet werden, die durchschnittliche Spirochaetenlänge bleibt deshalb auch ungewöhnlich hoch und beträgt, von Zecke zu Zecke verschieden, 14 bis 16  $\mu$ .

Außer HINDLE (1911 a) sind sich alle Autoren darin einig, daß das Coxalorgan infizierter Zecken infektiös ist. Ueber das zeitliche Eindringen der Spirochaeten liegt einzig von FENG & CHUNG (1936) eine Angabe vor, wonach die Coxalorgane ihrer Zecken schon vom 4. Infektionstage an befallen werden, eine Beobachtung, die mit den eigenen Resultaten übereinstimmt, sofern man bedenkt, daß sie sich auf eine geringe Zahl untersuchter Zecken stützt. Obwohl in den vorliegenden Versuchen ein besonderes Augenmerk auf die Vermehrung von *Borrelia duttonii*, sowohl in der Filterkammer als auch im Lumen des Filterkanals, gerichtet worden ist, konnten nie «granulaähnliche» Gebilde als Ausgangspunkte neuer Spirochaeten gefunden werden. Die kleinsten beobachtbaren Erregerformen ließen sich jeweils eindeutig als Teilungsprodukte erkennen.

#### c) Die Infektion der Malpighischen Gefäße.

Für die nachfolgenden Untersuchungen wurden einerseits ältere Nymphen (4. und 5. Stadium), andererseits Adulttiere verwendet. Der Spirochaetennachweis in den Malpighischen Gefäßen mittels Dunkelfeldmikroskop erweist sich infolge der stark lichtbrechenden, granulösen Einschlüsse als unmöglich. Das Organ muß vorerst durch sorgfältiges Auspressen vom Gefäßinhalt befreit werden. Nur auf diese Weise gelingt es, Gefäßwandungen wie auch Inhalt mikroskopisch auszutesten.

Die ersten Spirochaeten dringen frühestens nach 4, im allgemeinen jedoch erst nach 10 Infektionstagen in die muskulöse Hüllschicht der Malpighischen Gefäße ein, wo sie sich während über 700 Tagen nachweisen lassen. Während in der Basalmembran hie und da einige wenige Erreger festzustellen sind, werden die eigentlichen Sekretionszellen nie befallen; die Gefäßflüssigkeit bleibt stets spirochaetenfrei (vgl. Abb. 5).

In der Wandung der Exkretionsorgane vermehren sich die Spirochaeten mit zunehmendem Infektionsalter durch einfache und multiple Querteilungen. Die Erregerzunahme kann oft derart stark sein, daß große Gewebeflächen wie «Spirochaetenteppiche» aussehen (vgl. Abb. 5, 14). In bezug auf ihre Länge weisen die Formen einen starken Polymorphismus auf; neben kleinen, 5—6  $\mu$  langen Spirochaeten finden sich große, 20—25  $\mu$  messende Erreger.

Schon mehrere Autoren haben sich, wie schon in der Einleitung erwähnt worden ist, mit dem Problem der Spirochaetenentwicklung in den Exkretionsorganen von *Ornithodoros moubata* auseinander-



gesetzt. Ihre Ansichten sollen nun den eigenen Beobachtungen gegenübergestellt werden.

Nach LEISHMAN, FANTHAM und HINDLE zerfallen bei niederen Temperaturen (21—25 Grad C) die Spirochaeten im Darm und lassen sich später nur noch in Form von «Granulae» oder «Chromatinkörnern» in den Organen, vor allem in den Malpighischen Schläuchen, nachweisen. Tritt eine Temperaturerhöhung ein, so sollen aus den «Granulae» neue Spirochaeten hervorgehen.

Wohl ist das Vorhandensein unzähliger «Granulae» sowohl in den Zellen der Gefäßwandung als auch in der Exkretionsflüssigkeit selbst nicht zu leugnen, vor allem dann nicht, wenn die Untersuchungen mit dem Dunkelfeldmikroskop durchgeführt werden. Diese

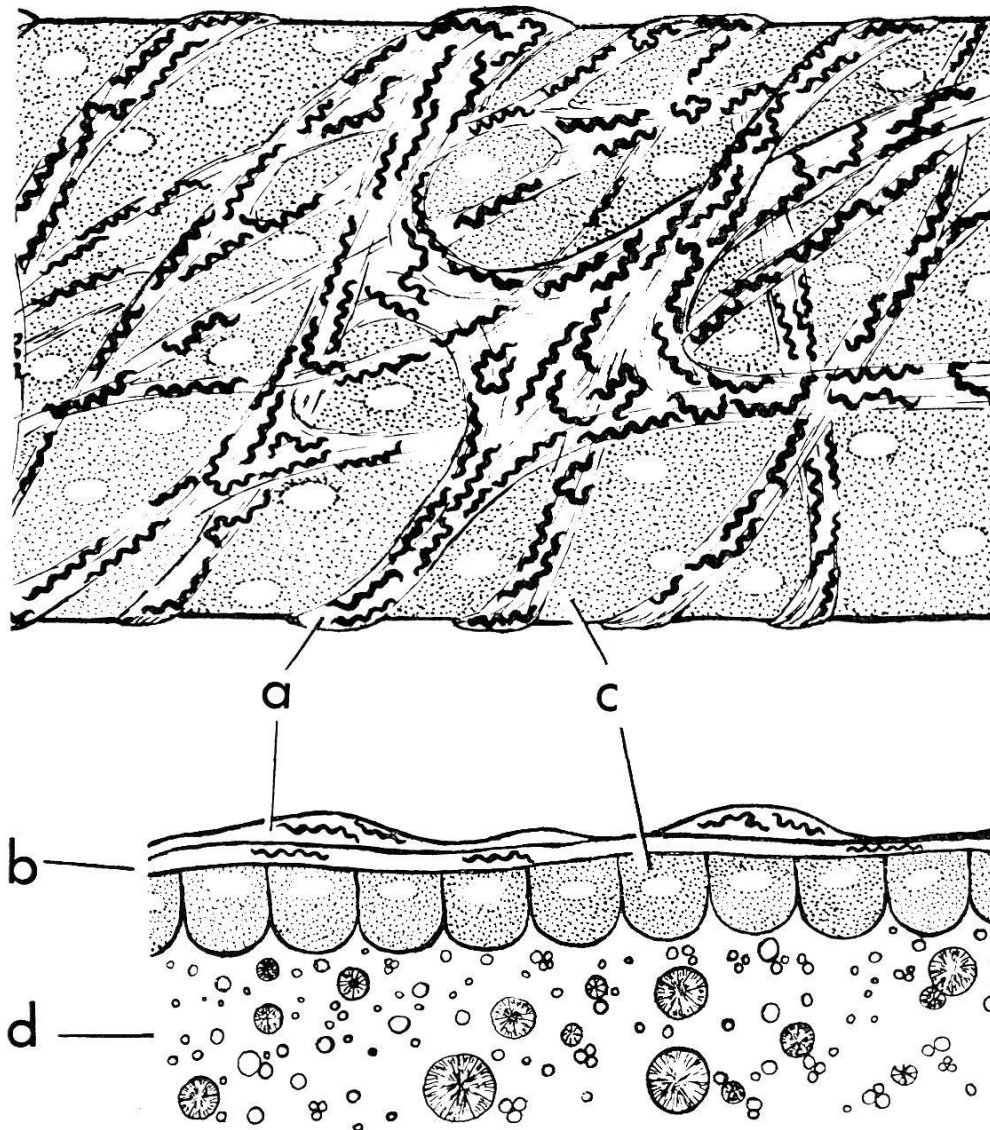


Abb. 5. Stück eines ausgepreßten Malpighischen Gefäßes in der Aufsicht (vgl. Abb. 14).

Das Schema veranschaulicht die Lagerung der Spirochaeten in der muskulösen Hüllschicht (a), zuweilen auch in der Basalmembran (b). Die Exkretzellen (c) wie auch die Gefäßflüssigkeit (d) sind spirochaetenfrei.

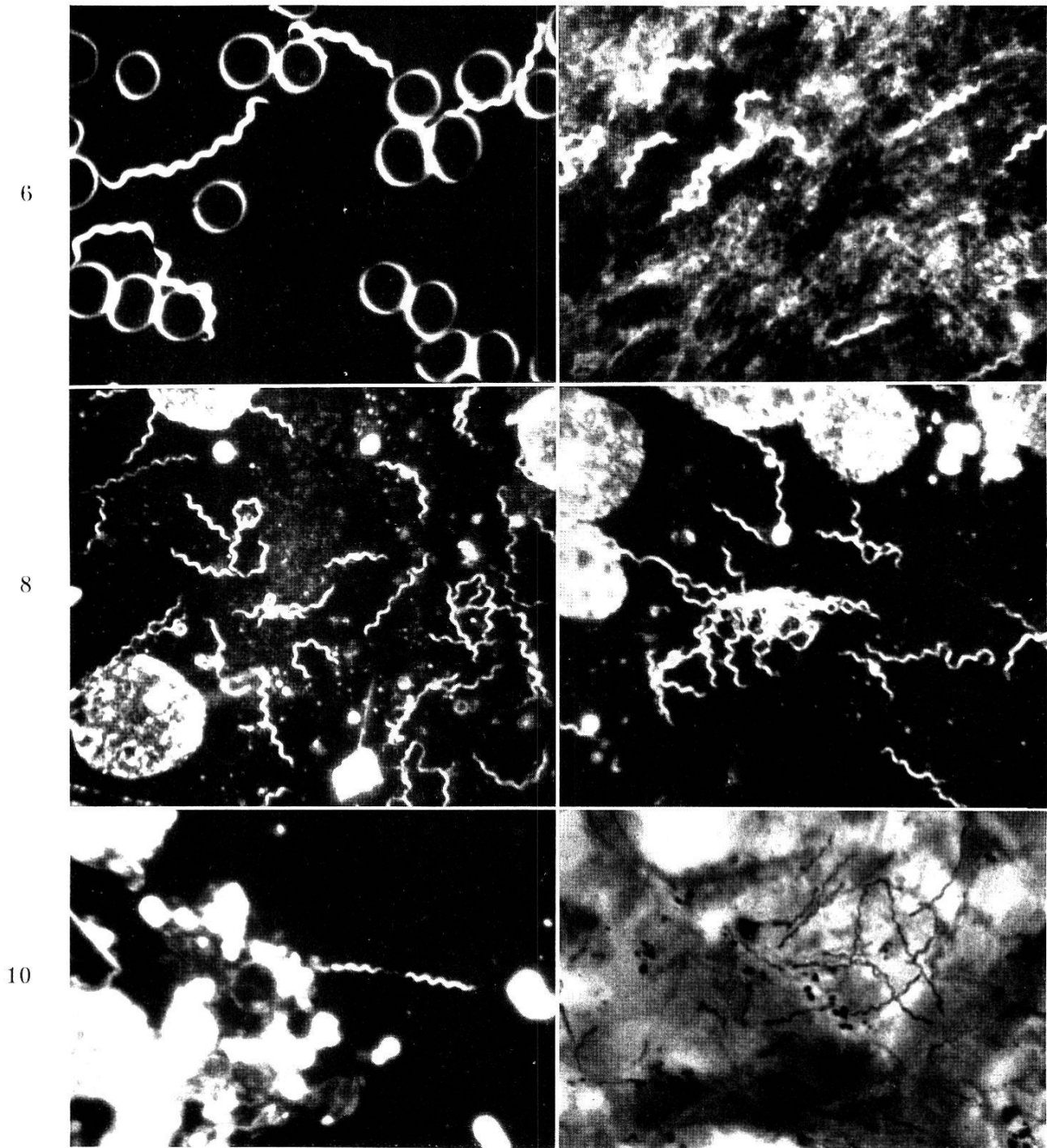


Abb. 6. *Borrelia duttonii* im Blut einer weißen Maus. Links unten erkennt man an der plasmatischen Einschnürung des Spirochaetenkörpers eine Teilungsform.

Abb. 7. Darmepithel einer infizierten Zecke nach 25 Infektionstagen.

Abb. 8. Starke Spirochaeteninfektion in der Haemolymphe einer Adultzecke nach 2 Tagen.

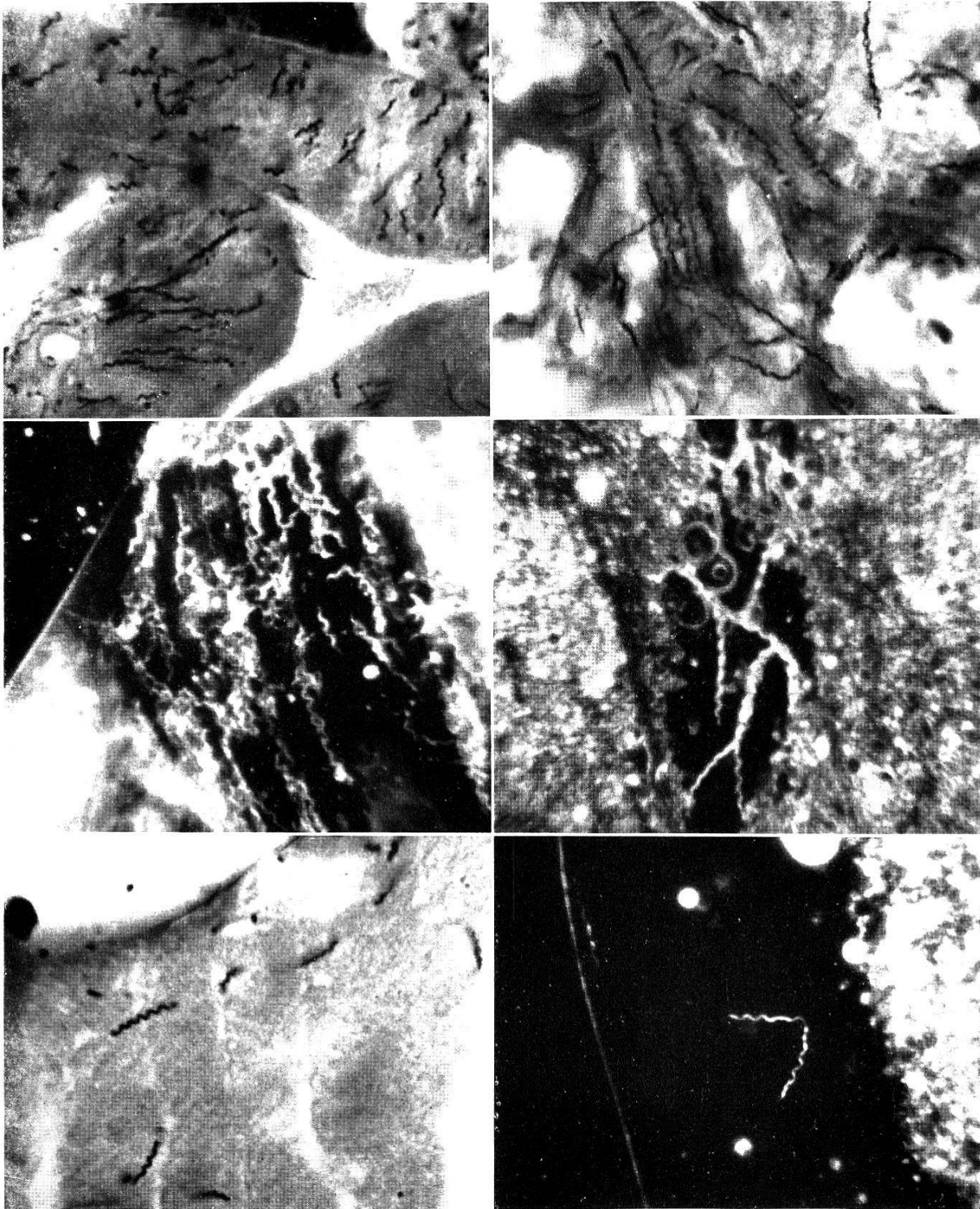
Abb. 9. Typischer Spirochaetenknäuel in der Haemolymphe.

Abb. 10. Teilungsform von *Borrelia duttonii*. Deutlich erkennbar das plasmafreie Zwischenstück der beiden Spirochaetenhälften.

Abb. 11. Stark infizierte Speicheldrüse einer Nymphenzecke nach 38 Infektionstagen.

Abb. 6—10. Dunkelfeldaufnahmen, 1000fache Vergrößerung.

(Abb. 11. Schnittpräparat, versilbert nach Levaditi, 1000fache Vergrößerung.)



13

15

17

Abb. 12. Schnitt durch das Filterorgan einer seit 523 Tagen infizierten Zecke.

Abb. 13. Schnitt durch die akzessorische Drüse der in Abb. 11 erwähnten Zecke.

Abb. 14. Ausgepreßtes Malpighisches Gefäß mit zahlreichen, in der Wandung sitzenden Spirochaeten.

Abb. 15. Quetschpräparat des Centralganglions einer seit 8 Tagen infizierten Adultzecke.

Abb. 16. *Borrelia duttonii* im Dotter eines Zeckeneies.

Abb. 17. Teilungsform von *Borrelia duttonii* in unreifem Zeckenei.

(Abb. 12, 13 und 16. Schnittpräparate, versilbert nach Levaditi, 1000fache Vergr.)

(Abb. 14, 15 und 17. Dunkelfeldaufnahmen, 1000fache Vergrößerung.)



sind jedoch, wie schon BONÉ (1939 c) gezeigt hat, auch in reinen Zecken festzustellen. Ein Austreten kleiner Spirochaeten aus solchen Gebilden konnte nie beobachtet werden. Morphologisch unterscheiden sich die in die Gefäßwand eingedrungenen Formen keineswegs von jenen bereits untersuchter Organe.

KLEINE & ECKARD (1913) sowie KLEINE & KRAUSE (1932) fanden in den Malpighischen Gefäßen ihrer Zecken ebenfalls Spirochaeten. Leider geben diese Autoren nicht an, ob die Erreger nur in der Gefäßwand oder auch im Gefäßlumen beobachtet werden konnten.

Diesen Resultaten gegenüber stehen nun die Befunde von FENG & CHUNG (1936) sowie von BONÉ (1939 c). Die erstgenannten Autoren konnten nur ausnahmsweise bei stark infizierten Zecken im Lumen der Malpighischen Gefäße vereinzelte Recurrenserreger finden. Normalerweise waren diese jedoch weder im Organgewebe noch in der Exkretionsflüssigkeit. Eigenartig ist, daß FENG & CHUNG in allen vorausgehend besprochenen Zeckenorganen ebenfalls Spirochaeten nachweisen konnten. Da auch sie ihre Beobachtungen mittels Dunkelfeld ausgeführt haben, wäre es denkbar, daß sie aus den eingangs dieses Kapitels erwähnten Gründen die Spirochaeten nicht gesehen haben.

BONÉ prüfte lediglich tierexperimentell die analen Ausscheidungen infizierter Zecken und erhielt dabei auch nur negative Ergebnisse.

#### d) Spirochaeten im Centralganglion.

Als ein weiteres Spirochaeten-Vermehrungszentrum im Körper von *Ornithodoros moubata* muß das Centralganglion betrachtet werden. Sowohl bei Nymphen wie auch bei Adulttieren wird dessen Gewebe nach durchschnittlich 5—6, frühestens vom 3. Tage an, befallen. Die Spirochaeten bohren sich von der Haemolympe aus in das Gewebe ein (vgl. Abb. 15), und es läßt sich schon nach 7 Tagen eine starke Anreicherung feststellen, die nicht nur auf das fortwährende Eindringen neuer Spirochaeten aus der Körperflüssigkeit, sondern auch auf intensive Vermehrung der Erreger im Organ selbst zurückzuführen ist.

Ueber die Längenverhältnisse der Spirochaeten im Centralganglion lassen sich ähnliche Beobachtungen wie in den bereits untersuchten Speicheldrüsen und Coxalorganen anstellen. Wiederum sind es anfänglich lange Formen, deren Größen infolge Teilungen abnehmen, so daß mit fortschreitendem Infektionsalter neben langen, oft in Teilung begriffenen Spirochaeten mehrheitlich kleine Erreger zu finden sind.

Das Ganglion kann jahrelang stark infiziert bleiben. Von 504 kontrollierten Zecken aller Altersstadien mit Infektionszeiten von 300 bis 750 Tagen wiesen deren 442 äußerst stark, nur deren 62 schwach infizierte Ganglien auf. Die Spirochaeten lassen sich im gesamten Gangliongewebe feststellen; Ansammlungen finden sich jedoch an den von der Haemolymph direkt umflossenen Außenpartien. Es darf angenommen werden, daß auch von hier aus die Erreger immer wieder in die Körperflüssigkeit zurückwandern, wo sie sich stark vermehren, vor allem nachdem die Zecken eine neue Blutmahlzeit zu sich genommen haben (vgl. Seite 218).

Ueber die Bedeutung des Centralganglions als Vermehrungsort von *Borrelia duttonii* finden sich in der Literatur einzig von FENG & CHUNG (1936) Angaben, die mit den eigenen Resultaten übereinstimmen. Auch sie stellten in diesem Organ schon nach 4 Tagen Spirochaeten fest.

#### e) Befall der Zeckeneier.

Schon an anderer Stelle ist auf die unter der Leitung meines Lehrers Prof. Dr. R. GEIGY zurzeit durchgeführte Arbeit über den Infektionsverlauf in den männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen von *Ornithodoros moubata* hingewiesen worden. Im Hinblick auf die bestehenden Theorien über die Spirochaetenentwicklung in den Eiern ist es aber notwendig, die morphologischen Eigenschaften der Recurrenserreger im Ei von *Ornithodoros moubata* zu überprüfen, dies jedoch, ohne die einzelnen Etappen der Infektion weiter zu berücksichtigen.

Zu diesem Zweck wurden vorerst die *unreifen*, in den Follikeln des Ovars sich entwickelnden Eier untersucht. Sowohl in Nativ- als auch in versilberten Schnittpräparaten lassen sich jeweils nur normale Spirochaetenformen feststellen, die sich morphologisch von jenen anderer Organe nicht unterscheiden (vgl. Abb. 16 und 17).

Nicht alle Follikel sind spirochaetenhaltig, auch variiert die Befallsstärke beträchtlich. Neben mehrheitlich langen, oft in typischer Querteilung (vgl. Abb. 15) begriffenen Formen werden auch kurze, 5–6  $\mu$  messende Erreger gesichtet. Die gleichen Beobachtungen lassen sich auch in bereits *reifen* Eiern anstellen. In 2 Fällen gelang es, die Eier kurz vor Ablage aus dem Uterus herauszupräparieren und im Dunkelfeld auszutesten. Von 18 untersuchten Eiern der Zecke Nr. 1 erwiesen sich (vgl. Tabelle 14) deren 15, von 16 der Zecke Nr. 2 nur deren 5 als mehr oder weniger stark infiziert. Die Längen der jeweils kleinsten gemessenen Spirochaeten stimmen mit den in den Follikeln gefundenen Werten überein.

TABELLE 14.

*Spirochaetennachweis in den Eiern von Ornithodoros moubata.*

Zecken Nr.	Infektionsalter (in Tagen)	Ei Nr.	Spirochaeten- befall	Zahl der gefundenen Spirochaeten	Kleinste Spirochaete (in $\mu$ )
1	83	1	+	6	5
		2	+	5	12
		3	—		
		4	+	14	8
		5	+	22	8
		6	+	4	9
		7	+	31	5
		8	—		
		9	—		
		10	+	2	15
		11	+	15	10
		12	—		
		13	+	12	6
		14	+	49	6
		15	+	11	9
		16	—		
		17	+	2	18
		18	—		
2	121	1	—		
		2	—		
		3	—		
		4	—		
		5	+	10	11
		6	—		
		7	+	5	9
		8	+	38	6
		9	—		
		10	—		
		11	—		
		12	—		
		13	—		
		14	+	17	5
		15	—		
		16	+	20	8

Mit wenigen Ausnahmen können in allen Eigelegen von Zecken mit längeren Infektionszeiten ca. 40—60% Eier mit mehr oder weniger starkem Spirochaetenbefall gefunden werden (vgl. Tabelle 15).

TABELLE 15.

*Spirochaetennachweis in den Eiern von O. moubata.*

Zecken Nr.	Infektionsalter (in Tagen)	Zahl der unter- suchten Eier	Befund	
			+	—
3	78	24	18	6
4	85	48	23	25
5	80	26	15	11
6	113	31	12	19
7	73	22	—	22
8	101	63	34	29
9	160	39	21	18
10	168	40	12	28
11	116	35	16	19
12	96	24	10	14
13	190	52	33	19
14	105	32	—	32

Die Ansichten der verschiedenen Autoren über die Entwicklung der Recurrenserreger in den Eiern von *Ornithodoros moubata* sind schon erschöpfend (siehe Einleitung, I, 4 b) geschildert worden. Die von LEISHMAN und anderen verfochtene Granulationstheorie blieb durch die eigenen Untersuchungen unbestätigt, indem nie die Entwicklung von Spirochaeten aus granulaähnlichen Gebilden gesehen werden konnte. LEISHMAN, FANTHAM und HINDLE sind ja der Ansicht, daß die «Granulae», die sie vor allem in den Malpighischen Gefäßen vorfinden, via Eier auf die Nachkommenschaft übertragen werden und sich in den Zeckenembryonen wiederum in den Malpighischen Gefäßen nachweisen lassen. Gegen diese Theorie sprechen die Beobachtungen, wonach sowohl in den Eifollikeln als auch in den bereits abgelegten Eiern nur normale Erreger gefunden werden konnten. Sucht man nach kleinen, granulaähnlichen Körperchen, die (aber auch bei gesunden Zecken) via Eier auf die Nachkommenschaft übertragen werden und vor allem in den Malpighischen Gefäßen vorkommen, so findet man solche in Form der für die Zecken lebenswichtigen Symbionten, wie sie vor allem von P. BUCHNER (1951) beschrieben werden.

## B. Experimentelle Untersuchungen über die Organ-Affinität und Temperaturabhängigkeit von *Borrelia duttonii*.

Die bisherigen Untersuchungen über den Verlauf der Spirochaeteninfektion in der Zecke haben gezeigt, daß sich *Borrelia duttonii* gegenüber den meisten Organen junger wie adulter Zecken gleich verhält. Einzig gegenüber den Speicheldrüsen konnte ein unterschiedliches Verhalten festgestellt werden, indem die Drüsen der Adultzecken im allgemeinen nur einen schwachen Erregerbefall aufweisen.

Im ersten Teil dieses Kapitels soll versucht werden, die Organ-Affinität der Spirochaeten experimentell zu prüfen.

Es ist schon früher darauf hingewiesen worden (siehe Seite 203), daß nach LEISHMAN und HINDLE die Spirochaetenentwicklung im Zeckenkörper weitgehend von der Temperatur abhängig sei. Werden die Tiere unter einer Temperatur von 25 Grad C gehalten, so zerfallen nach diesen Autoren die Spirochaeten innert der ersten 10 Infektionstage in granulöse Entwicklungsstadien. Diese sollen mit zunehmendem Infektionsalter vor allem in den Malpighischen Gefäßen, im Ovar und in den Coxalorganen zu finden sein und sich erst dann wieder zu typischen Spirochaeten entwickeln, wenn die Zecken in höhere Temperaturen gebracht werden. Werden die Zecken in Temperaturen über 25 Grad C gehalten, so findet nach LEISHMAN (1910) ein Zerfall in «Granulae» statt, aus welchen durch erneutes Auswachsen Jungspirochaeten hervorgehen.

Die bisherigen eigenen Untersuchungen wurden jeweils an in 30 Grad C gehaltenen Zecken vorgenommen. Ein Zerfall der Erreger in «Granulae» konnte nie beobachtet werden. Im zweiten Teil dieses Kapitels soll nun das Infektionsgeschehen im Zeckenkörper bei einer Temperatur von 20 Grad C verfolgt werden.

### 1. Das Verhalten von *Borrelia duttonii* gegenüber verschiedenen Zeckenorganen (Glaskapillarentest).

Um das Verhalten der Spirochaeten gegenüber gewissen Organen junger wie erwachsener Zecken zu prüfen, wurde der sogenannte Glaskapillarentest ausgearbeitet (vgl. Abb. 18 und 19). Dabei inspirierten wir uns an einer Methode, die LÜSCHER (1948) im Zusammenhang mit Regenerationsversuchen bei *Rhodnius prolixus* angewendet hat.

Die zu kontrollierenden Zeckenorgane (c) oder Teilstücke solcher werden mittels Glasstöpsel (b) in 1—2 cm lange dünne Glas-

kapillaren (a) eingeführt, und zwar so, daß sie etwa 1—2 mm hinter dem künftigen proximalen Kapillarenende zu liegen kommen, welches in den Zeckenkörper eingeschoben wird.

Die Haemolymphe der infizierten Zecke strömt nun in das kurze Kapillarenende ein. Nach 2—3tägiger Versuchszeit werden die Kapillaren herausgezogen und die Organe im Dunkelfeld auf einen eventuellen Spirochaetenbefall untersucht.

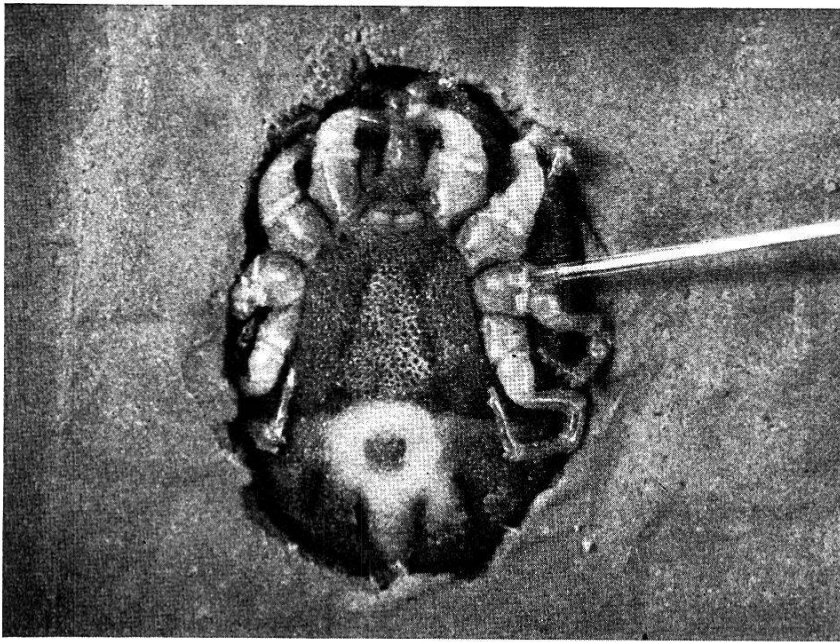


Abb. 18. In Plastilin eingebetteter *Ornithodoros moubata* mit eingeführter Glaskapillare. Vergrößerung 8fach.

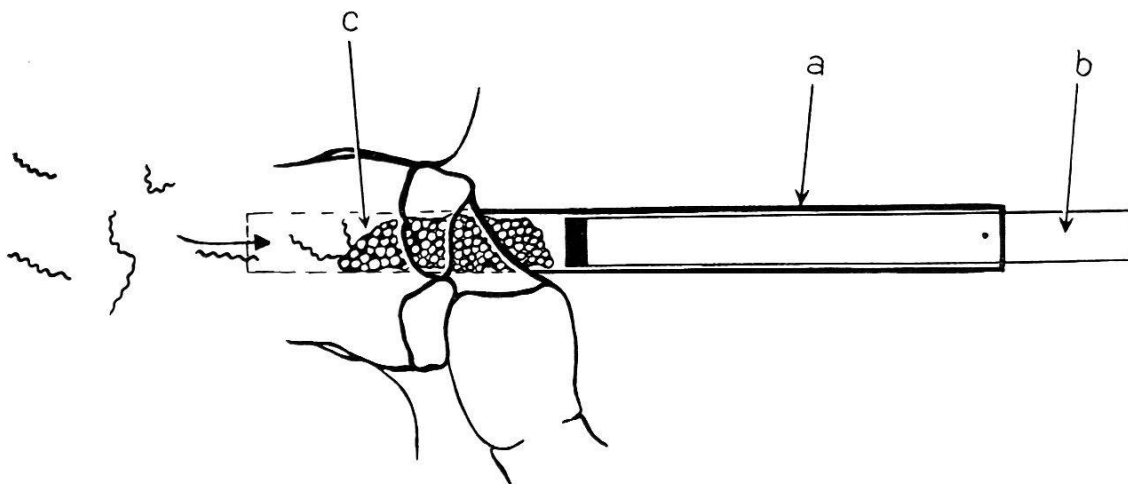


Abb. 19. Schematische Darstellung einer durch die Coxa in die Leibeshöhle von *Ornithodoros moubata* eingeführten Glaskapillare.

a = Kapillare, b = Glasstöpsel, c = Testorgan (Speicheldrüse).



Auf diese Weise ist es möglich, den Spirochaeten in der Haemolympe verschiedene reine Zeckenorgane vorzulegen und zu prüfen, ob sich die Erreger darin ansiedeln und vermehren. Dabei konnten folgende Resultate erzielt werden:

*Versuch a:*

Es werden vorerst je eine uninfizierte Speicheldrüse, je ein Centralganglion, bzw. je ein Filterteil eines Coxalorgans *junger Zecken* (2. und 3. Nymphenstadium) in die Kapillare eingeführt. Wie aus Tabelle 16 hervorgeht, weisen diese nach 2 Tagen in fast allen Versuchen einen mehr oder weniger starken Spirochaetenbefall auf.

*Versuch b:*

Werden die Organteile *adulter Zecken* ausgetestet, so dringen die Spirochaeten aus der Haemolympe wohl in die Centralganglien und Coxalorgane ein, nicht aber in die Speicheldrüsen.

*Versuch c:*

In dieser Versuchsanordnung werden nun pro infizierte Adultzecke zwei Kapillaren eingeführt. In der einen befindet sich die Speicheldrüse einer Nymphe, in der anderen diejenige eines geschlechtsreifen Adulttieres. Obwohl bei diesen Versuchen sehr viele Zecken infolge Verletzung des Darmsackes eingehen, zeigen einige wenige Resultate doch deutlich eine Uebereinstimmung mit den in Versuch «a» und «b» erzielten Befunden. Wiederum werden nur die Speicheldrüsen der Jungzecken, nicht aber jene der Adultzecken infiziert.

Diese experimentellen Befunde bestätigen in eindrucklicher Weise die in den vorhergehenden Kapiteln festgestellte Affinität der Spirochaeten gegenüber den Zeckenorganen. Die Speicheldrüsen der Adultzecken wirken weniger attrahierend auf die Spirochaeten als jene der Nymphen. Dies führt zur Vermutung, daß es sich hier um chemische Vorgänge handelt, indem gewisse Organe Stoffe enthalten bzw. in die Haemolympe abgeben, die auf die Spirochaeten eine anziehende Wirkung ausüben. Von diesen vorläufig noch unbekannten Stoffen würde dann wahrscheinlich die Intensität der Ansiedlung und Vermehrung der Erreger in den Organen abhängen. Das unterschiedliche Verhalten der Spirochaeten gegenüber den Speicheldrüsen ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß mit zunehmendem Entwicklungsalter der Zecken die erwähnten Stoffe in diesem Organ nur noch in kleinen Mengen vorhanden sind, so daß die Erreger die Drüsen überhaupt nicht oder nur vorübergehend befallen.



TABELLE 16.

Zusammenstellung der mit dem Glaskapillarentest erzielten Versuchsergebnisse.

## Versuch a:

Organe von Nymphen (2. u. 3. Stadium) in die Kapillaren eingeführt.

Speicheldrüsen		Centralganglion		Coxalorgan	
Versuch Nr. <sup>5</sup>	Befund	Versuch Nr.	Befund	Versuch Nr.	Befund
2	++	11	++	16	—
4	+	12	++	17	+
5	—	14	—	19	++
6	+	15	+	20	+
9	++			23	(+)
10	++				

## Versuch b:

Organe von Adultzecken in die Kapillaren eingeführt.

Speicheldrüsen		Centralganglion		Coxalorgan	
Versuch Nr.	Befund	Versuch Nr.	Befund	Versuch Nr.	Befund
24	(+)	30	+	34	—
25	—	31	++	36	++
26	—	33	(+)	37	+
28	—			38	++

## Versuch c:

Speicheldrüsen von Nymphen und Adulttieren in die Kapillaren eingeführt.

Nymphen speicheldrüsen		Adult speicheldrüsen
Versuch Nr.	Befund	Befund
1	+	(+)
4	++	—
6	—	—
7	+	—

**Legende:** (+) = nur vereinzelte inaktive Spirochaeten sichtbar.  
 + = weniger als 10 aktive Spirochaeten sichtbar.  
 ++ = mehr als 10 aktive Spirochaeten sichtbar.

<sup>5</sup> Fehlende Versuchsnummern beziehen sich auf Zecken, die wegen Verletzungen eingegangen sind.

Es müßte eine besondere analytische Methode angewendet werden, um näheres über diese Stoffe und ihre Wirkungsweise zu erfahren.

## 2. Temperaturabhängigkeit von *Borrelia duttonii*.

Für die Temperaturversuche wurden je 150 Zecken des 1. und 2. Nymphenstadiums an Mäusen (deren Blutbilder bei 540facher Vergrößerung pro Blickfeld durchschnittlich 5 Spirochaeten enthielten) infiziert und bei 20 Grad C gehalten. Wiederum gaben die Befunde täglich sezierter Tiere Auskunft über das Schicksal der Recurrenserreger im Zeckenkörper.

Die aufgenommenen Spirochaeten lassen sich im Vergleich zu jenen bei 30 Grad C schon in der Darmfüllung durch eine stark *verminderte Aktivität* charakterisieren. Neben zahlreichen entwicklungsunfähigen abgestorbenen Individuen halten sich die schwach beweglichen Formen lange im Darmlumen auf und sind noch nach 35 Tagen darin nachzuweisen. Vom 3. Infektionstage an lokalisieren sich die aktiven Spirochaeten an der Darmwand, können jedoch erst nach 6 Tagen im eigentlichen Darmepithel gesichtet werden (statt in 2 Tagen bei 30 Grad C). Morphologisch treten keine nennenswerten Abweichungen von den bisher untersuchten Formen auf.

Der erste Spirochaetennachweis in den Zeckenorganen ist erst vom 13. Tage an möglich. Diese Beobachtung zeigt deutlich, daß die Erreger bei 20 Grad C infolge ihrer geschwächten Beweglichkeit eine längere Zeit brauchen, um durch die Darmschichten in die Körperhöhle der Zecken zu gelangen.

Bis zum 22. Tage bleiben die Organe nur schwach infiziert; erst von diesem Zeitpunkt an kann eine starke Spirochaetenzunahme beobachtet werden. Diese ist einerseits auf Teilungen in der Haemolymph und in den Organen selbst, andererseits auf das Freiwerden neuer Formen aus dem Darmepithel zurückzuführen.

Weder im Darm, noch in den ausgetesteten Cerebralganglien, Speicheldrüsen und Coxalorganen konnten «Granulae» festgestellt werden. Ein gänzliches Verschwinden der Spirochaeten nach 10 Infektionstagen war nie zu beobachten. Während der 45tägigen Kontrollzeit konnten, neben immer wieder auftretenden Spirochaetenleichen, nur typische «zapfenzieherartige» Erreger gefunden werden. *Die niedrigere Temperatur bewirkt lediglich eine erhebliche Inaktivierung der Spirochaeten und dadurch logischerweise auch einen verlangsamten Ablauf der Teilungen und des Infektionsgeschehens im Zeckenkörper.*

Schon FENG & CHUNG (1938) haben die Wirkung tiefer Temperaturen (sie hielten die Zecken in einem Kühlschrank von 5—8 Grad C) auf die Spirochaeten im Zeckenkörper untersucht, konnten jedoch das Auftreten von «Granulae» als Entwicklungsformen von *Borrelia duttonii* auch nicht bestätigen. Eigenartig ist aber, daß diese Autoren eine Verzögerung des Infektionsverlaufes nur im Darmlumen, in welchem die Spirochaeten bis zum 65. Tage nachzuweisen waren, feststellen konnten. Im Gegensatz zu unsern Resultaten konnten FENG & CHUNG hingegen schon vom 2. Tage an im Cerebralganglion, vom 5. Tage an in den Speicheldrüsen und vom 8. Tage an in den Coxalorganen Recurrenserreger beobachten.

### III. DIE VERSCHIEDENEN MÖGLICHKEITEN DER UEBERTRAGUNG VON SPIROCHAETEN DURCH ORNITHODORUS MOUBATA.

Für die Uebertragung von *Borrelia duttonii* auf den Warmblüter sind theoretisch 3 Wege möglich.

1. Die Uebertragung durch die zuweilen noch auf dem Warmblüter durch den After ausgeschiedenen *Exkrete der Malpighischen Gefäße*.

2. Die Uebertragung via *Speicheldrüsensekret*.

3. Die Uebertragung durch die zwischen den Coxen des ersten und zweiten Beinpaares beidseitig aus einem Porus ausfließende *Coxalflüssigkeit* (vgl. Abb. 2 und 4). Dabei besteht die Alternative, daß die Spirochaeten durch die Bißwunde oder durch die unverletzte Haut eindringen.

#### A. Die Uebertragung durch die Exkrete der Malpighischen Gefäße.

Bei der Untersuchung des Infektionsverlaufes in den Malpighischen Gefäßen (Kap. II, A, 3 c) hat es sich gezeigt, daß die Spirochaeten nie in das eigentliche Gefäßlumen eindringen. Das Ausscheiden infektiöser Exkrete ist somit unmöglich. Um dies auch experimentell zu bestätigen, wurden die aus den Malpighischen Gefäßen, bzw. aus den Rectalampullen ausgeschiedenen Exkrete sowohl mikroskopisch als auch im Mäuseversuch kontrolliert. Durch Druck mittels erwärmten Glasstabes auf die Ventralseite der infi-