

Zeitschrift: Acta Tropica
Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band: 16 (1959)
Heft: (6): Erreger und Überträger tropischer Krankheiten

Artikel: Erreger und Überträger tropischer Krankheiten
Autor: Geigy, R. / Herbig, A.
Kapitel: Allgemeiner Teil
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-310822>

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: 30.01.2026

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

ALLGEMEINER TEIL

1. Die Übertragung von Krankheitskeimen durch Arthropoden und die dabei geltenden Parasit-Wirt-Beziehungen

E r r e g e r von Krankheiten, oder **K r a n k h e i t s k e i m e** sind zoologisch-biologisch betrachtet **P a r a s i t e n** von meist mikroskopischem Ausmaß, die in bestimmten Makro-Organismen leben und sich nur dort vegetativ oder geschlechtlich entwickeln können. Sie ernähren sich von den Körpersäften der sie beherbergenden **W i r t e** und erzeugen durch Abgabe toxischer Stoffwechselprodukte, eventuell auch durch bestimmte mechanische Auswirkungen im Wirtskörper Störungen verschiedenster Art, die sich beim befallenen Organismus in Form der sog. Krankheitssymptome äußern.

Manche Erreger menschlicher oder tierischer Infektionskrankheiten gelangen nicht direkt — beim Kontakt oder durch die Luft — vom kranken auf den gesunden Organismus, sondern haben nur dann Aussicht, sich in einem neuen Menschen bzw. Haustier weiterzuentwickeln, dieselben somit zu infizieren, wenn sie zwischenhin ein Aufenthalt nehmen an oder in einem Arthropoden. Es muß also ein Wirtswechsel stattfinden, und zwar in der Regel ein Übergang aus einem warmblütigen (homiothermen) in einen wechselwarmen (poikilothermen) Organismus. Dieser funktioniert als sog. **Ü b e r -
tr ä g e r**, indem er den Erreger aktiv aufnimmt und ihn auf irgend eine Weise, meist direkt, zuweilen aber auch indirekt, als infektiöse Form an die sog. **T r ä g e r** (Mensch oder Haustier) weitergibt. Dieser Umweg, den der Erreger bei seiner Ausbreitung auf andere Individuen beschreiten muß, kann dadurch noch kompliziert werden, daß er in gewissen Fällen auch in Wildtieren gedeihen kann, wobei er hier häufig ebenfalls pathologische Erscheinungen hervorruft. Es besteht also die Möglichkeit, daß ein Überträger die Erreger am kranken Menschen bzw. Haustier empfängt, sie aber statt an gleichartige gesunde Träger, an ebenfalls empfängliche Wildtiere, gewissermaßen an Träger zweiter Ordnung, weitergibt;

diese werden nun ihrerseits wieder zur Infektionsquelle, indem sie die sich in ihnen vermehrenden Erreger durch Überträger an ihresgleichen oder aber an die Hauptträger, d. h. Menschen bzw. Haustiere übermitteln können.

a) Acyclische Übertragung

Die Beteiligung des Überträgers an der Beherbergung und Weitergabe des Erregers kann verschieden intensiv sein. Die lockerste Form ist die mehr oder weniger rein mechanische Art der Verschleppung von Krankheitskeimen. Sie kommt z. B. dann zustande, wenn einer Fliege nach Aufenthalt auf Kot oder Sputum eines Kranken die Keime äußerlich an Beinen, Borsten, Mundteilen usw. anhaften, um dann am nächsten Halteplatz des Insekts auf Nahrungsmitteln oder sogar auf der menschlichen Haut abgestreift zu werden, so indirekt oder direkt wieder auf einem neuen Träger zur Infektion gelangend. So wurde z. B. die äußerliche Beschmutzung von Fliegen mit Viren verschiedener Encephalitis-Arten sowie mit dem Trachom- und Cholera-Erreger experimentell nachgewiesen. Ja es konnte gezeigt werden, daß ein derartiger Transport auch über das Innere des Überträgers vor sich gehen kann, wenn z. B. eine Kakerlake Wurmeier, oder eine Fliege Amoebencysten verschluckt und später diese Parasitenkeime, welche von den Verdauungssäften unversehrt ihren Darm passieren, anal wieder abgibt z. B. auf Salat, Gebäck und andere in der Küche bereitliegende Nahrungsmittel. Es kann auch ein blutsaugendes Insekt, z. B. eine Bremse, Stomoxys oder Tsetsefliege, den Rüssel mit infiziertem Blut besudeln und, wenn es weggescheucht wird, beim bald darauftreffenden nächsten Saugakt einem gesunden Menschen den Erreger rein mechanisch inokulieren; solche Fälle sind wahrscheinlich selten, wurden aber einwandfrei nachgewiesen. In allen bisher erwähnten Beispielen ist das Insekt als reines Transportmittel an der Übertragung beteiligt und könnte ebensogut durch ein lebloses Instrument, eine Impfnadel, Injektions-Spritze oder dgl., ersetzt werden. Der Erreger aber — und das ist noch wesentlicher für die Beurteilung dieser Fälle — verhält sich auf dem Überträger vollkommen passiv, bis er in Gewebe, Blut oder Schleimhaut des neuen Wirtes wieder günstige biologische Bedingungen zur Weiterentwicklung findet. — Man bezeichnet diese Art der Übertragung als mechanische oder, wie aus dem Folgenden noch klarer hervorgehen wird, besser als *acyclische*, deshalb nämlich, weil der Erreger

passiv am oder im Überträger sitzt und während der meist kurzen Zeit seines Aufenthaltes nicht die geeigneten Bedingungen findet, um auch nur einen kleinen Teil seines Entwicklungscyclus zu vollbringen.

b) *Cyclische Übertragung*

Wie schon eingangs erwähnt, ist ein Krankheitskeim als Parasit kleinsten Formats aufzufassen, der an einen oder mehrere meist warmblütige Makro-Organismen angepaßt ist. Man beobachtet nun ganz allgemein bei den meisten Parasitengruppen, von den Würmern bis zu den Protozoen, daß sich ihre Entwicklung im Wirt nicht auf eintönige Vermehrung beschränkt, sondern daß diese Lebewesen mehrere Daseinsstadien in Form eines bestimmten, charakteristischen Cyclus durchlaufen. Häufig wickelt sich aber dieser Cyclus nicht in einem, sondern in zwei oder sogar in drei verschiedenen Wirten ab. In den einen, die man als Zwischenwirte bezeichnet, werden z. B. gewisse Larvenstadien durchlaufen, oder es findet bei einzelnen, wie wir im Detail später sehen werden, rein vegetative Vermehrung durch Teilung statt, während dann im Hauptwirt die geschlechtliche Differenzierung der Parasiten erfolgt und die Vermehrung auf Grund von Befruchtung. Der Parasitologe bezeichnet dieses Alternieren ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Phasen innerhalb eines Cyclus als Generationswechsel.

Wir begnügen uns damit, hier zwei Beispiele aufzuführen von Generations- und Wirtswechsel bei parasitischen Würmern, wo diese Erscheinung sehr häufig ist. Ein parasitischer Trematode der ostasiatischen Zone, *Paragonimus westermani*, lebt als geschlechtsreife Form in der Lunge des Menschen, seines Hauptwirtes. Mit dem Sputum gelangen die Eier ins Wasser, wo das Miracidium, die I. Larvenform, schlüpft und sich in eine Wasserschnecke, den 1. Zwischenwirt, einbohrt. Dort entwickelt sich aus dieser ersten Larvenform eine Sporocyste, die in ihrem Innern eine große Zahl von Redien (II. Larvenstadium) ausbildet. Jede Redie differenziert in ihrem Innern ihrerseits viele Cercarien, d. h. ein III. Larvenstadium, welches die Schnecke verläßt und im Wasser seinen 2. Zwischenwirt, eine Süßwasserkrabbe, aufsucht. Dort encystieren sich die Cercarien in der Muskulatur zum IV. Stadium, den Metacercarien, die für den Menschen infektiös sind. Wenn dieser ungenügend gekochtes Krabbenfleisch zu sich nimmt, wird nämlich das am Leben gebliebene IV. Stadium in seinem Darm

frei, gelangt durch die Darmwand in den Kreislauf und setzt sich im Lungengewebe fest, um dort zum reifen Wurm auszuwachsen. — Im nächsten Beispiel, dem Medinawurm (*Dracunculus medinensis*), ist nur ein Zwischenwirt vorhanden, und zwar handelt es sich um einen kleinen Süßwasserkrebs, eine Cyclops-Art (siehe T. II 1). Die Adultwürmer leben im subcutanen Bindegewebe des Menschen. Die befruchteten Weibchen durchbohren die Haut im Bereich der Unterschenkel, häufig in der Knöchelgegend. Wenn nun der Mensch ins Wasser geht und der Hautporus benetzt wird, streckt das Weibchen sein Vorderende mit der Geschlechtsöffnung hervor und gibt die im Uterus bereitliegenden jungen Larven ins Wasser ab. Diese können sich einige Zeit dort aufhalten und fortbewegen, müssen aber dann von einem Cyclops, der sich ja von kleinen planktonischen Lebewesen ernährt, gefressen werden. Die Wurmlarven durchbohren dessen Darmwand und lokalisieren sich in der Muskulatur. Eine Weiterentwicklung dieses Larvenstadiums ist nur möglich, wenn ein Mensch den Cyclops mit Trinkwasser verschluckt. Die bei der Verdauung befreiten Larven gelangen dann durch die Darmwand über den Kreislauf ins subcutane Bindegewebe, wo sie geschlechtsreif werden. — Im Beispiel des Paragonimus befallen die Larvenstadien Miracidium und Cercarie ihre Zwischenwirte Schnecke und Krabbe, wobei diese passiv Eintritt und Austritt des Parasiten über sich ergehen lassen. Zahlreiche analoge Fälle finden sich auch bei anderen Würmern: *Bilharzia*, *Clonorchis*, *Fasciolopsis* usw. Das Beispiel des Medinawurmes mit dem Cyclops (übrigens auch gewisser Bandwürmer, wie *Diphyllobothrium*) zeigt, daß in manchen Fällen der Zwischenwirt ein Parasiten-Stadium auch aktiv aufnehmen kann. Es ergibt sich damit eine gewisse Annäherung an das beim Überträger geschilderte Prinzip, mit dem Unterschied, daß dieses Krebschen nicht im Stande ist, den Krankheitskeim auch aktiv an den nächsten Wirt weiterzugeben, wie das ein echter Überträger tut. Es nimmt somit eine interessante Zwischenstellung ein, auf die, zur Klärung der Begriffe, hier hingewiesen sei.

Bei der Übertragung von Krankheitskeimen durch Arthropoden, die uns hier vornehmlich interessiert, vollzieht sich wieder ein Teil des parasitären Cyclus in den inneren Organen des Überträgers, der andere im befallenen Menschen oder Tier. Damit wird also auch der Überträger, wenn man der Ausdrucksweise der Parasitologen folgt, zu einem «Wirt», der sich von den anderen Wirten (Mensch oder Haustier) jedoch durch ein wesentliches Charakteristikum unterscheidet. In den wenigsten Fällen nämlich erkrankt oder verendet der Überträger am Parasitenbefall, und — so klein und empfindlich uns z. B. eine Mücke im Vergleich zum Menschen auch

Übertragung

vorkommen mag — es vollzieht sich die Entwicklung des Erregers in ihm, ohne daß irgendeine Schädigung oder ein Krankheitssymptom feststellbar wären. Wenn sich im Überträger der ungeschlechtliche Teil des Cyclus abspielt, werden wir ihn definitionsgemäß als Zwischenwirt bezeichnen, im anderen, allerdings selteneren Fall als Hauptwirt. — Vergleichen wir diese Übertragungsart mit der vorher geschilderten acyclischen, so stellen wir fest, daß hier der Überträger den Erreger nicht nur vorübergehend aufnimmt und mechanisch weitergibt, sondern daß er eine notwendige Etappe im Entwicklungs-Verlauf des Parasiten bildet, dessen Vermehrungsstadien er lange, oft zeitlebens beherbergt. Der Erreger seinerseits verhält sich hier nicht passiv, sondern findet im Arthropodenwirt — und nur hier — die unerlässlichen Bedingungen, um einen Teil seines Cyclus zu durchlaufen. Man spricht deshalb in diesen Fällen von *cyclischer Übertragung*. Sie ist verbreiteter und stellt Medizin und Hygiene vor kompliziertere Probleme als die acyclische. Ihre Schilderung an Beispielen verschiedenster Erreger und Überträger wird einen wesentlichen Teil dieses Buches in Anspruch nehmen. Ohne voreiligen zu wollen, sondern lediglich um diese Begriffe zu illustrieren, seien hier zwei konkrete Beispiele cyclischer Übertragung angeführt, nämlich eine tropische Wurmskrankheit und die Malaria:

Krankheit	Erreger	Überträger	Träger
Onchocerciasis (Vgl. T. XIII)	Onchocerca (Wurm)	<i>Simulium</i> (Mückenart) Zwischenwirt: Larvenstadien I bis IV des Wurmes	<i>Mensch, Schwein</i> Hauptwirt: Geschlechtsreife Würmer in Haut- knoten; das für <i>Simulium</i> infektiöse Larvenstadium I in der Unterhaut
Malaria (Vgl. T. XI)	Plasmodium (Sporozoa)	<i>Anopheles</i> (Mückenart) Hauptwirt: Geschlechtsformen des Plasmodiums u. daraus hervorge- hende Sporocysten und Sporozoiten (Sporogonie)	<i>Mensch</i> Zwischenwirt: Exoerythrocytäre Formen in der Le- ber, erythrocytäre Formen im Blut. Ungeschlecht- liche Vermehrung (Schizogonie); die für <i>Anopheles</i> in- fektiösen Gameto- cyten

In den vorerwähnten Beispielen muß das Stadium I der Oncho-cerca-Larve von einem Simulium aufgenommen werden und kann sich nur in ihm in die nächstfolgenden drei Stadien umwandeln, während dann das Stadium IV wiederum nur im Menschen zu einem geschlechtsreifen männlichen oder weiblichen Wurm werden kann; im Fall der Malaria sind nur die bereits geschlechtlich differenzierten Gametocyten im menschlichen Blut für die Mücke infektiös und müssen, wenn sie nicht innert weniger Tage zugrunde gehen sollen, von einer Anopheles aufgenommen werden, während andererseits nur die Sporoziten, die im Mückenspeichel auf den Menschen kommen, für diesen infektiös sind.

So klar allerdings kann der Cyclus lange nicht bei allen Mikro-Erregern erfaßt werden. Viele unter ihnen weisen nämlich keinen morphologisch sinnfälligen Generationswechsel auf, indem es, mindestens beim heutigen Stand der Forschung, nicht gelingt, eine eigentliche Geschlechtsphase zu unterscheiden. Dies gilt selbstverständlich für die Viren, aber auch für Rickettsien, Bakterien, Spirochaeten, Leishmanien, Trypanosomen und gewisse Piroplasmen. Es gibt allerdings schon heute Autoren, die glauben, bei Piroplasmen und auch bei Trypanosomen Sexualphänomene beobachtet zu haben, doch sind die Ergebnisse noch ungenügend gesichert. Wo das Alternieren einer sexuellen und einer asexuellen Phase fehlt, spricht man deshalb bei Überträgern und Trägern logischerweise nicht von Haupt- und Zwischenwirten, sondern lediglich von Wirten. Es fragt sich, ob unter diesen Umständen überhaupt noch an der Auffassung einer cyclischen Übertragung festgehalten werden darf, und wir müssen deshalb im Folgenden auf die dafür sprechenden Kriterien eingehen. Bei Leishmanien, Trypanosomen und Piroplasmen ist der cyclische Charakter am besten gewahrt, indem nämlich ausnahmslos im Überträger in charakteristischer Reihenfolge Stadien durchlaufen werden, die morphologisch voneinander unterscheidbar sind; vielfach läßt sich auch im Träger ein deutlicher, in gewissen Fällen sogar nach Phasen geordneter Polymorphismus nachweisen. Dazu kommt, daß diese Stadien in den Organen der Wirte im Verlauf eines charakteristischen Turnus bestimmte Standorte beziehen (vgl. T. XIV, XV, XIX und XXVII sowie Fig. 9 und 10). Für die Annahme eines Cyclus plädiert mindestens so deutlich, wenn auch nicht morphologisch nachweisbar, die experimentell bewiesene Tatsache, daß nicht jedes Erregerstadium im Überträger für den Träger infektiös ist, sondern in der Regel erst das Endstadium; z. B. erst die mit dem Speichel der Tsetsefliege oder mit dem Kot der Raubwanze abgegebenen Trypanosomenformen. Im Unterschied zu allen diesen Protozoen bietet die Vermehrungsart der Viren, Rickettsien, Bakterien und Spiro-

chaeten einen bedeutend eintönigeren Aspekt, indem sich mit den uns heute zu Gebote stehenden Untersuchungsmethoden keine morphologisch differenzierte Reihenfolge von Entwicklungsstadien erkennen läßt. Inwiefern der Erreger im Verlauf seiner Wirts-Passagen physiologische Veränderungen erfährt, ist noch zu wenig erklärt, um uns als Kriterium zu dienen. Dagegen wird die Ansicht, daß es sich ebenfalls um cyclische Abläufe handelt, wesentlich dadurch gestützt, daß die Erreger auch hier im Überträger, oft auch im Träger sich vermehren, und charakteristische Standorte besiedeln in einer zeitlich vielfach genau festgelegten Reihenfolge (vgl. T. XXIII, XXIV und XXVI, ad Virus siehe S. 126 ff.).

c) *Erreger-Reservoir*

Auf Grund des Vorangegangenen wollen wir nun noch einmal überblicken, wo überall ein Krankheitserreger sein Fortkommen finden und seinen Lebenszyklus (bzw. seine Vermehrungsphasen) aufrechterhalten kann, wie groß also sein sog. Infektions- oder Wirtsspektrum ist. Wir stellen fest, daß ihm in den uns hier interessierenden Fällen mindestens zwei, oft aber drei oder mehr von einander verschiedene Arten von Wirten zugeordnet sein können, nämlich der Mensch oder das Haustier, eventuell ein oder mehrere Wildtier-Arten und schließlich der übertragende Arthropode. So existieren also nebeneinander viele, verschiedene Vorratslager von ein und demselben Erreger, deponiert gewissermaßen in sämtlichen erkrankten Trägern und in allen infizierten Überträgern; und jedes dieser Lager bildet eine Quelle neuer Infektionen. Aus dieser Vorstellung heraus hat sich der Begriff des Reservoirs ergeben, der nun hier noch näher zu definieren ist. Obschon auch der Überträger in gewissem Sinne Vorräte von Erregern mit sich herumträgt, ziehen wir es doch in Übereinstimmung mit vielen Autoren vor, die Begriffe nicht zu verwischen und den Ausdruck Reservoir lediglich für die Träger zu verwenden. Sie alle, ob es sich nun um Haupträger oder um Träger zweiter Ordnung handelt, beherbergen passiv Depots von Erregern, welche der Überträger, als Vektor der Infektion, aktiv aufnimmt.

In diesem Zusammenhang muß noch die für die Forschung wertvolle Tatsache erwähnt werden, daß es möglich ist, sich von vielen Erregern ein «Künstliches Reservoir» anzulegen, indem es gelingt, Erregerstämme an unnatürliche Wirte anzupassen und so auf Mäusen, Ratten, Meerschweinchen, Hamstern, Kaninchen, Küken,

Kanarienvögeln, Ziegen, Schafen usw. zu halten. In acyclischen (Blut-) Passagen, oder in cyclischen Passagen unter Mitverwendung von Überträgern, können die Stämme gehalten werden. Die Möglichkeit der künstlichen Adaptation auf diesen Laboratoriumstieren besagt aber noch nicht, daß der betreffende Erreger in der Natur auch auf den entsprechenden Wildtieren (Nager, Vögel usw.) vorkommen muß, obwohl dies natürlich in gewissen Fällen zutreffen kann. Im allgemeinen ist die Zahl der natürlichen Wirte kleiner als diejenige der möglichen und es kann sich dabei um ganz andere Tiergruppen handeln. — Auch die Züchtung von Krankheitskeimen in Kulturen, von der im speziellen Teil noch die Rede sein wird, ist in vielen Fällen möglich und bildet ebenfalls ein wichtiges Hilfsmittel. Allerdings büßen solche nach längerem Züchten auf unbelebten Medien im allgemeinen ihre Infektiosität ein.

d) Virulenz, Empfänglichkeit und Immunität

Die eben erwähnte Beobachtung, daß ein auf künstlichem Nährboden gezüchteter Erreger sehr bald seine Infektiosität für Träger und Überträger einbüßt, läßt erkennen, daß zwischen Krankheitskeim und umgebendem Medium offenbar wichtige Wechselbeziehungen bestehen. Es drängt sich deshalb die Frage auf, welcher Art denn diese Beziehungen zunächst im Falle n a t ü r l i c h e r I n f e k t i o n sind. Gelangt ein Erreger auf einen natürlichen Träger, für den er i n f e k t i ö s ist, so vermehrt er sich und breitet sich im befallenen Organismus aus, wobei er toxische Stoffe produziert. Der Träger seinerseits reagiert auf diese Invasion eventuell mit Phagocytose, sehr bald aber auch mit der Produktion von Abwehrstoffen. Dieses Wechselspiel kann in verschiedener Weise ausgehen. Entweder gelingt es dem Träger, den Erreger mit den Abwehrstoffen zu vernichten, was eine Ausheilung der Krankheit bedeutet; oder aber es behält der Erreger die Oberhand, dann nimmt die Krankheit einen akuten Verlauf mit fatalem Ende. Statt eines dieser extremen Zustände kann aber auch ein intermediärer erreicht werden, der sich in einer Art fluktuerendem Gleichgewicht zwischen beiden Tendenzen ausdrückt und als chronischer Krankheitszustand bezeichnet wird. Als V i r u l e n z bezeichnet man nun die Fähigkeit des Erregers, den Abwehrstoffen des Trägerorganismus standzuhalten; je besser ihm dies gelingt, desto höher ist sein Virulenz-Grad. Auf der andern Seite wird die E m p f ä n g l i c h - k e i t des Trägers bestimmt durch die Fähigkeit zur Bildung von

Abwehrstoffen; ist diese Fähigkeit gering entwickelt, so besteht hochgradige Empfänglichkeit. Nach erfolgreich überstandener Krankheit kann der Träger entweder erneut Empfänglichkeit gegenüber diesem Erreger aufweisen, oder aber sie für einige Zeit oder definitiv verloren haben. Das beruht darauf, daß er die Fähigkeit zur Bildung genügender Abwehrstoffe für eine bestimmte Zeitdauer erworben hat, man spricht darum von erworbener Immunität. (Bei angeborener Immunität, die viel seltener ist, wäre diese Fähigkeit kongenital vorhanden, ohne daß vorerst eine Infektion überstanden werden muß.) Beim Impfen wird durch Applizieren von in ihrer Virulenz abgeschwächten Erregerstämmen (Gelbfieber, Pocken usw.) im Organismus die Bildung von Antikörpern künstlich ausgelöst; damit tritt ein prophylaktischer Schutz gegen die betreffende Infektion ein. Bei einigen Erregern (z. B. Malaria-Plasmodien und gew. Spirochaeten) kann nun keine echte Immunität erreicht werden, sondern lediglich ein Zustand der sog. Präimmunität. Auch hier ist der Organismus durch Abwehrstoffe gegen Neuinfektionen geschützt, aber nur so lange, als er, in bestimmten Organen lokalisiert, noch eine Reserve von Erregern besitzt, die ihn zur Bildung dieser Abwehrstoffe stimulieren. Stirbt bei der Ausheilung der Krankheit diese Reserve aus, so kehrt die alte Empfänglichkeit wieder zurück. Das Immunitätsverhalten richtet sich übrigens vielfach nicht nach Erreger-Arten, sondern nur nach Stämmen.

Es ist noch nicht erwiesen, ob das Prinzip der Abwehrstoffe auch für die Überträger gilt, da bei diesen kleinen Organismen serologische Untersuchungen auf Schwierigkeiten stoßen. Dagegen bestehen offenbar bezüglich der Empfänglichkeit ähnliche Gradunterschiede, wie wir sie für den Träger schilderten. So beobachtet man, daß innerhalb einer Überträger-Gruppe nicht alle Arten dieselbe Empfänglichkeit gegenüber dem ihnen zugeordneten Erreger aufweisen, ja daß sogar gewisse dieser Arten überhaupt nicht übertragen, oder höchstens im Laboratoriums-Versuch dazu gebracht werden können. Wir werden noch hören, daß unter nahverwandten Anopheles-Arten gute, mittelmäßige und schlechte Malaria-Überträger unterschieden werden und daß gewisse Anophelen für das Plasmodium vollkommen unempfänglich sind (S. 110 ff.). Bei Serien-Infektionsversuchen innerhalb einer Art zeigen sich sogar individuelle Verschiedenheiten in der Infizierbarkeit gegenüber demselben Agens.

Will man einem Erregerstamm bei künstlicher Infektion im Laboratorium seine natürlichen physiologischen (wo dies in Frage kommt, auch seine morphologischen) Eigenschaften bewahren, so muß er in cyclischen Passagen gehalten werden, d. h.

auf einem künstlichen Träger (der natürliche schaltet, außer beim Haustier, für das Experiment aus) und dem ihm zugeordneten Überträger. Die Zwischenschaltung von Überträger-Passagen gewährleistet offenbar das Weiterbestehen optimaler biologischer Bedingungen. Wird der Erreger unter Umgehung des Überträgers ausschließlich mittels Blutpassagen auf einem Laboratoriumstier gezüchtet, so beobachtet man nämlich nach einer Reihe von Passagen folgende Entartungserscheinungen:

1. Zunehmende Virulenz gegenüber dem künstlichen Träger. Sie äußert sich darin, daß das Laboratoriumstier für den Erreger in steigendem Maße empfänglich wird und daß sich die Dauer der Infektions-Periode bis zum Exitus allmählich auf ein stabiles Minimum reduziert.
2. Zunehmender Verlust der Virulenz gegenüber dem natürlichen Träger, bis schließlich der Erreger auf demselben nicht mehr angetht.
3. Verlust der Übertragbarkeit durch den zugeordneten Arthropoden.
4. Bei gewissen Protozoen kann auch der Habitus des Erregers entarten, z. B. bei Trypanosomen Verlust des Polymorphismus nach vielen Blutpassagen.

Es kann allenfalls gelingen, eine derartige Degeneration eines Erregerstammes zu redressieren, indem man einen Trägerwechsel vornimmt (z. B. von Kleinnager auf gewisse Wiederkäuer oder Affen), worauf Überträger-Passagen von neuem erfolgreich sein können, indem der Erreger seine natürlichen Eigenschaften wieder zurückgewonnen hat.

Es stellt sich nun noch die Frage, ob es, in Analogie zum eben Besprochenen, auch möglich ist, einen gegebenen Erreger an einen künstlichen, d. h. unnatürlichen Überträger zu adaptieren, d. h. also von einer spezifischen Mücken-, Fliegen-, Wanzen-, Floh- oder Zeckenart auf eine andere oder gar von einer Arthropoden-Gruppe zur andern. Schon die bei der natürlichen Infektion aufgeführten Beobachtungen betreffend die strenge Spezifität der Malaria-Mücken läßt erwarten, daß dies offenbar auf Schwierigkeiten stoßen muß. In der Tat haben verschiedenste derartige Versuche immer wieder gezeigt, daß es kaum gelingt, neben den natürlichen anderen möglichen Überträger im cyclischen Versuch einzusetzen. Es besteht somit eine weit größere Elastizität in der Empfänglichkeit der Träger im Vergleich zu derjenigen der Überträger. Oder aber, vom Erreger aus gesehen, ist er relativ anpassungsfähig gegenüber verschiedenen Warmblütern, eng spezialisiert dagegen auf bestimmte Arthropoden.

Nachdem wir versucht haben, die Wirt-Parasit-Beziehung im Fall der Krankheitsübertragung durch Arthropoden näher darzulegen und die sich in diesem Zusammenhang ergebenden Beziehungen und Begriffe zu definieren, sollen diese abschließend noch einmal in nachfolgender Übersicht vorgeführt werden; die acyclische Übertragung ist dabei nicht berücksichtigt.

Hauptbegriffe		Charakterisierung			Funktion
		medizinisch	zoologisch-parasitolog.	epidemiologisch	
<i>Erreger</i>	Pathogenes Agens		Parasit	Krankheitskeim	Entwickelt sich in Träger und Überträger
<i>Überträger</i>	Infizierter Arthropode		Poikilothermer Wirt (Haupt- od. Zwischenwirt)	Vektor der Infektion	Nimmt den Erreger aktiv an Träger auf und gibt ihn an neuen Träger ab
<i>Träger</i>	Natürliche Haupt-Träger	Infizierter Mensch bzw. Haustier	Natürliche, warmblütige Wirte (Haupt- od. Zwischenwirte)	Natürliches Reservoir	Ist für den Erreger empfänglich und bildet Quelle der Infektion
	Natürliche Träger II. Ordnung	Infizierte Wildtiere			
	Künstliche Träger	Experimentell infizierte Laboratoriums-Tiere	Unnatürliche, mögliche Wirte	Künstliches Reservoir	

2. Übersicht über die Tropenkrankheiten bei Mensch und Haustier und über deren Erreger und Überträger

In den warmen Ländern der Erde, d. h. in den allgemein als Tropen und Subtropen bezeichneten Zonen sind, wie schon in der Einleitung erwähnt, alle auch bei uns vorkommenden und in der übrigen Welt verbreiteten, sog. kosmopolitischen Krankheiten vertreten. Dazu gesellen sich dort einige fast nur oder ausschließlich auf warme Gebiete beschränkte sog. Tropenkrankheiten, die sich entweder in den gemäßigten Zonen überhaupt nie eingebürgert haben (wie die Trypanosomiasen von Mensch und Vieh), oder die aus verschiedenen Gründen von dort verschwunden sind und sich nur noch in den warmen Ländern halten können (wie z. B. die Lepra, zum Teil die Malaria u. a.). Es handelt sich dabei um Infektionskrankheiten, und zwar sind die Mehrzahl derselben an die Übertragung durch Arthropoden gebunden. Freilich kommen auch in Europa und Nordamerika eine ganze Anzahl derartiger Krankheiten vor (wie das klassische, durch Läuse übertragene Fleckfieber, das Läuserückfallfieber, das durch Zecken übertragene Rocky Mountain spotted fever u. a.), aber die Konzentration auf die Tropen ist doch sehr auffallend und kommt wohl nicht von ungefähr. Eine ganze Reihe von Gründen mehr äußerlicher oder technischer Art können natürlich zur Erklärung herangezogen werden, wie etwa der wenig hohe Stand der Hygiene in vielen tropischen Gegenden, das ungenügende Verständnis mancher eingeborener Völker, die sich gegen diese Krankheiten und vor allem gegen ihre Überträger nicht zu schützen wissen, die aus Unkenntnis, Nachlässigkeit oder Armut mangelhaft oder überhaupt nicht durchgeführte Prophylaxe (Impfungen und dgl.), kurz, alles Faktoren, welche der Verankerung und Ausbreitung dieser Infektionskrankheiten Vorschub leisten. Auf der anderen Seite ist aber ein biologischer, die Überträger betreffender Faktor in Betracht zu ziehen, der sicher auch zur Massierung dieser Infektionskrankheiten in den Tropen beigetragen hat.

Man kann, von den Verhältnissen in gemäßigten Zonen ausgehend, nicht übersehen, wie stark die an sich sehr temperaturempfindlichen Insekten von unseren Jahreszeiten abhängig sind. Ihre Hauptentwicklungszeiten konzentrieren sich bekanntlich auf

Frühjahr, Sommer und Herbst, d. h. auf die Monate Mai bis September. Beim Herannahen der kalten Jahreszeit verschwinden sie scheinbar von der Bildfläche und verbringen die nun folgenden 5 bis 7 Monate, je nach Arten, in unauffälliger Zurückgezogenheit. Manche von ihnen machen während dieser Zeit als Larve oder Puppe im Wasser oder an Land eine Diapause, d. h. eine Periode partiellen physiologischen Stillstands, eine Art «Winterschlaf» durch¹, andere verkriechen sich als erwachsenes Insekt (meistens sind es weibliche Individuen) an irgendeinem geschützten, konstant temperierten Ort². Mit Frühlingsbeginn nehmen dann Lebenslauf und Entwicklung da ihren Fortgang, wo sie im Herbst unterbrochen worden sind. Wir wissen heute, daß bei den Insekten diese Vorgänge nicht nur von den klimatischen Veränderungen im Jahreswechsel abhängen, sondern auch hormonal gesteuert werden, daß also ein physiologischer Regulationsmechanismus hierfür besteht. — Wie steht es aber in dieser Hinsicht in den Tropen, wo der Ablauf der Jahreszeiten ein ganz anderer ist, und zwar meistens nicht nur in bezug auf ihre Verteilung über die Monate? In den eigentlichen Tropen kennt man ja die Folge von Frühjahr, Sommer, Herbst und Winter in unserem Sinne nicht — wenn schon manchmal versucht wird, diese Ausdrücke zu übertragen —, sondern an Stelle dessen nur sog. Regen- und Trockenzeiten. Diese sind je nach geographischer Lage verschieden auf das Jahr verteilt, spalten sich auch häufig auf in eine kleine und eine große Regen- bzw. Trockenperiode. Wesentlich dabei ist aber erstens das Fehlen der langen Winterperiode, die bei uns jedes Insektenleben unterbindet, und zweitens der Umstand, daß vielerorts in den Tropen fast ständig eine warme, oft auch sehr feuchte Treibhaus-Atmosphäre herrscht. Sie bildet geradezu das biologische Optimum für das Heer der Überträger, das unter diesen Bedingungen fast das ganze Jahr hindurch — von gewissen Einschränkungen in der Trockenzeit abgesehen — aktiv bleiben und sich fortpflanzen kann. Und damit tritt in der Propagation dieser Tropenkrankheiten praktisch nie eine Unterbrechung ein, was sicher mit einer Erklärung ist für ihre Häufung in den warmen Ländern.

Die Kapitel des speziellen Teils dieses Buches sind nach Überträgern eingeteilt, allerdings ohne strenge Einhaltung einer systematischen Reihenfolge, sondern mehr nach sachlichen und didaktischen Erwägungen. Es ist deshalb angezeigt, hier nacheinander Übersichten über die Systematik der tropischen Erreger sowie der Überträger folgen zu lassen.

¹ Z. B. die Larven von *Anopheles bifurcatus*, die im Winter im Tessin-Fluß (Kt. Tessin, Schweiz) eine solche «Diapause» verbringen.

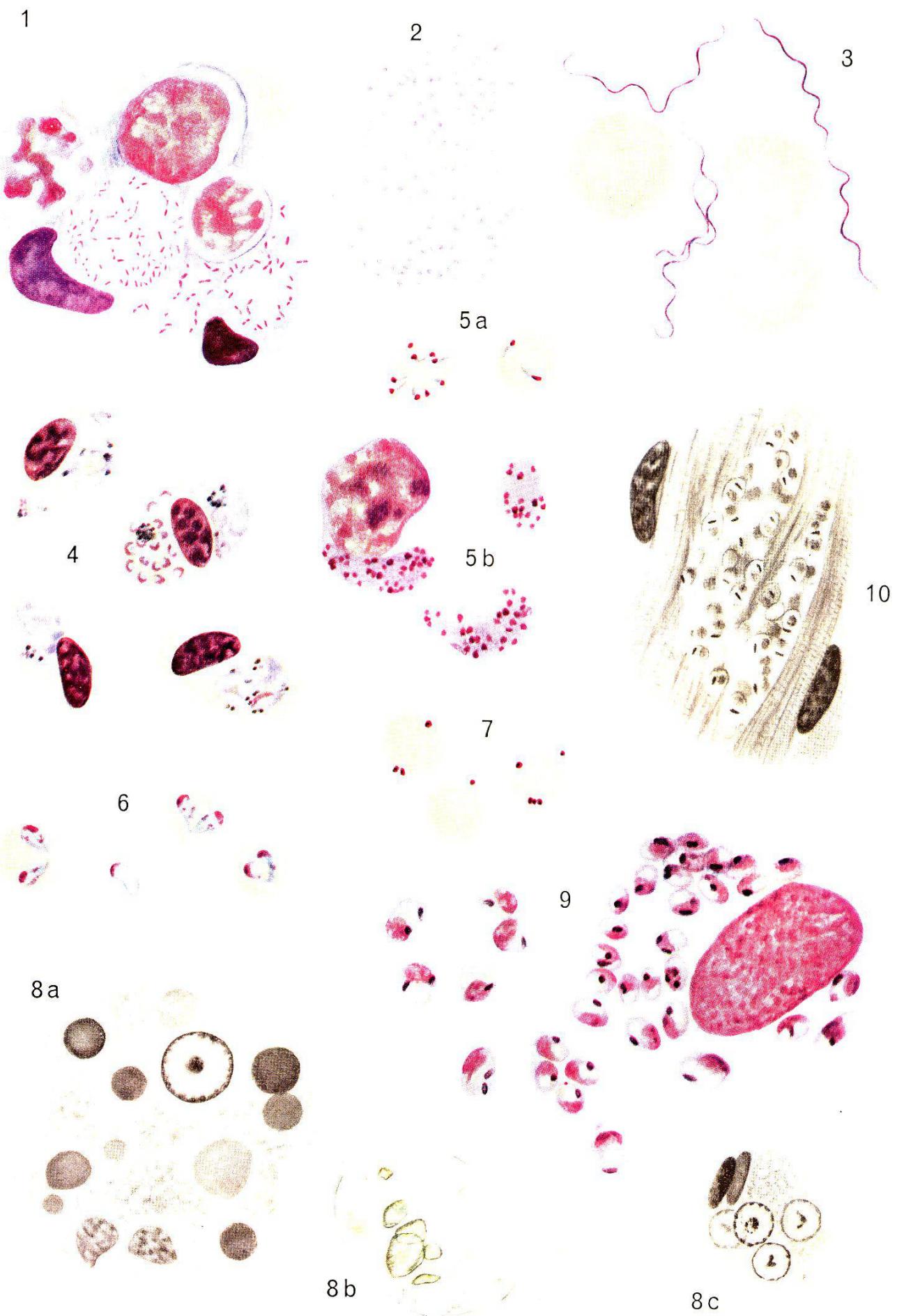
² Z. B. Weibchen von *Culex pipiens*, *Anopheles maculipennis* usw.

Vertreter verschiedener Gruppen tropischer Krankheitserreger
Représentants de différents groupes d'agents pathogènes causant
des maladies tropicales

Specimens of Various Groups of Agents Causing Tropical Diseases
 (ca. 2000×)

1	Rickettsia burneti Tupfpräparat Mäusemilz Frottis par apposition, rate de souris Smear of spleen from mouse	Giemsa
2	Pasteurella pestis Kultur Culture	Gram
3	Borrelia (syn. Spirochaeta) duttoni zwischen menschlichen Erythrocyten parmi des érythrocytes de sang humain among erythrocytes of human blood	Giemsa
4	Plasmodium gallinaceum Erythrocyten Gallus dom. Erythrocytes de Gallus dom. Erythrocytes of Gallus dom.	Giemsa
5 a	Theileria parva Erythrocyten Rind Erythrocytes de bœuf Erythrocytes of cattle	Giemsa
5 b	«Blue body» von Theileria parva Ausstrich Rindermilz Frottis rate de bœuf Smear of cattle spleen	Giemsa
6	Babesia bigemina Erythrocyten Rind Erythrocytes de bœuf Erythrocytes of cattle	Giemsa
7	Anaplasma marginale Erythrocyten Rind Erythrocytes de bœuf Erythrocytes of cattle	Giemsa
8 a	Entamoeba histolytica Gewebeform mit phagocytierten Erythrocyten Forme de la muqueuse intestinale avec érythrocytes phagocytés Tissue form with phagocyted erythrocytes	Giemsa
8 b	E. histolytica Lebend aus Kultur mit phagocytierten Stärkekörnern Forme vivante de culture, avec grains d'amidon phagocytés Living form from culture, with phagocyted rice starch grains	Haematoxylin Heidenhain
8 c	E. histolytica Cyste Kyste Cyst	Haematoxylin Heidenhain
9	Leishmania tropica in RES-Zelle der Haut und freie Leishmaniakörperchen Ausstrich menschliches Geschwür dans une cellule réticulo-endothéliale de la peau, corpuscules leishmaniens libres Frottis d'ulcère humain in reticulo-endothelial cell of the skin and free Leishmania bodies Smear from human ulcer	Giemsa
10	Trypanosoma cruzi Gewebeform in Herzmuskel Maus Forme de tissu dans le myocarde de la souris Tissue form in myocardium of mouse	Haematoxylin Heidenhain

T. I



a) Erreger tropischer und subtropischer Krankheiten

Die von Arthropoden übertragenen Erreger tropischer bzw. subtropischer Krankheiten sind, entsprechend der zu Beginn des allgemeinen Teils gegebenen Charakterisierung, zum größten Teil von mikroskopischen bis submikroskopischen Dimensionen. Sie sind in der Tabelle 1 aufgeführt unter Angabe der Einteilung nach Klassen, Familien, Genera und gegebenenfalls Arten, soweit dies nach dem heutigen Stand der Forschung möglich ist. Rechts in der Tabelle finden sich Beispiele der wichtigsten zugeordneten Tropenkrankheiten (in etwas erweitertem Sinne) bei Mensch und Tier, ohne daß diese Liste Anspruch auf absolute Vollständigkeit erhebt (vgl. hiezu auch T. I.).

TABELLE 1

Systematische Ordnung der Erreger und der ihnen zugeordneten Krankheiten

Erreger-Gruppe	Erreger-Klasse, Familie, Genus oder Art	Krankheiten bei	
		Mensch	Haustieren
Viren	Die verschiedenen Virus-Arten werden nach der Krankheit benannt	Gelbfieber Dengue Papatacifieber Poliomyelitis Encephalitis (St.Louis Enc. u. japanische B. Enc.)	Rifttalfieber Pferdesterbe Pferde-Encephalitis Nairobi- (Schaf)krankheit Louping ill
Rickettsien syn. Coxiellen	R. prowazeki R. mooseri R. tsutsugamushi (orientalis) R. conori R. burneti R. ruminantium	Typhus- und Fleck-Fieber-Gruppe: Flecktyphus (inkl.sog Brill'sche Krankh.) Murines Fleckfieber Tsutsugamushi-Fieber (Scrub typhus u. a. Synonyme) Fièvre boutonneuse Q.-Fieber	Herzwasser
Bakterien	Bartonella Pasteurella	Verruga Peruana Pest Tularaemie	
Spirochaeten	Fam. Spirochaetacea Gen. Borrelia	Rückfallfieber	Geflügelspirochaetose

TABELLE 1 (Fortsetzung)

Erreger-Gruppe	Erreger-Klasse, Familie, Genus oder Art	Krankheiten bei	
		Mensch	Haustieren
<i>Protozoen</i>	Kl. <i>Mastigophora</i> (Flagellaten)		
	Fam. Trypanosomidae (Haemoflagellaten)		
	Gen. Leishmania	Leishmaniasen	Hundeleishmaniasen
	Gen. Trypanosoma	Gewisste Trypanosomiasen (Schlaf- und Chagas-Krankheit)	Gewisste Trypanosomiasen (Nagana, Surra, Hundetrypanose)
	Sub-Ord. Diplomonadina		
	Gen. Giardia lamblia	Giardiasis	
	Kl. <i>Infusoria</i>		
	Fam. Bursariidae		
	Gen. Balantidium	Balantidiasis	
	Kl. <i>Rhizopoda</i>		
	Fam. Entamoebidae		
	Gen. Entamoeba	Amoebiasis	
	Kl. <i>Sporozoa</i>		
	Fam. Plasmodidae		
	Gen. Plasmodium		
	Fam. Babesidae		
	Gen. Babesia		
	Subgen. Nuttallia		
	Subgen. Aegyptianella		
	Fam. Theileridae		
Systematische Stellung un- bestimmt	Gen. Theileria		
	<i>Anaplasmen</i>		
	Gen. Anaplasma		Anaplasmosen von Rind und Schaf
<i>Würmer</i>	Kl. <i>Nematoda</i>		
	Fam. Filaridae		
	Gen. Wuchereria	Elephantiasis	
	Gen. Microfilaria	Malayische Filariose	
	Gen. Dirofilaria		
	Gen. Onchocerca	Onchocerciasis	Hundefilariose
	Gen. Loa	Loiasis	Onchocerciasen bei Pferd und Rind
	Gen. Mansonella	Mansonelliasis	
	Gen. Dipetalonema	Dipetalonemiasis	

In Ergänzung der Tabelle 1 (S. 17, 18) gebührt es sich noch, der Vollständigkeit halber, darauf hinzuweisen, daß in den Tropen gewisse Insekten nicht als Überträger, wohl aber selber als Makro-Erreger funktionieren. Wir denken an die in ihrer Art einzig dastehende Adaptation des Sandflohweibchens (*Tunga penetrans*), das zum Hautparasit geworden ist, sodann an die auf oder in der Haut schmarotzenden Maden der Myiasen-erzeugenden Fliegen. Es ist der Schilderung dieser Verhältnisse in diesem Buch ein besonderes Kapitel (S. 363 ff.) gewidmet.

b) Überträger tropischer und subtropischer Krankheiten

Es folgt nun hier die Systematik der übertragenden Arthropoden, d. h. der Arachnoideen und Insekten; die wissenschaftliche Bezeichnung ist nur bis zum Genus angegeben, indem ja die Artnamen den Detailschilderungen im speziellen Teil entnommen werden können. Wieder sind rechts in der Tabelle die wichtigsten Krankheiten angegeben, wodurch ein Vergleich mit Tabelle 1 ohne weiteres möglich ist (vgl. hiezu auch T. II).

TABELLE 2.

V = Viruskrankheiten

V = Väskrankie
R = Rickettsiosen

B = Bakteriosen

S = Spirochaetosen

S = Spirochäten
P = Protozoenkrankheiten

N = durch Nematoden erzeugte Krankheiten

a = Krankheiten, die natürlich oder experimentell acyclisch übertragen werden

Ordnung bzw. Unterordnung	Familie bzw. Unterfamilie	Genus	Krankheiten bei Mensch	Krankheiten bei Haustieren
ARACHNOIDEA				
Acarina				
Milben	<i>Trombicidae</i>	<i>Trombicula</i>	R Tsutsugamushi-Fieber (Scrubtyphus)	
Zecken	<i>Ixodidae</i>		V Nairobikrankheit Looping ill	
	<i>Ixodinae</i> (Schildzecken)	<i>Amblyomma</i> <i>Rhipicephalus</i>	R Fièvre boutonneuse (syn. South African tickbite fever, Kenya typhus) Brasilian and Columbian spotted fever (syn. Rocky mountain sp. f.) Q-Fieber	R Herzwasser
		<i>Rhipicephalus</i> <i>Dermacentor</i> <i>Haemaphysalis</i> <i>Boophilus</i> <i>Amblyomma</i>	B Tularaemie	
		<i>Haemaphysalis</i> <i>Dermacentor</i> <i>Ixodes</i>		
		<i>Boophilus</i> <i>Rhipicephalus</i> <i>Haemaphysalis</i> <i>Hyalomma</i>		P Texasfieber Gallenfieber von Pferd, Schaf und Hund Ostküstenfieber Pseudoküstenfieber
		<i>Boophilus</i> <i>Rhipicephalus</i> <i>Haemaphysalis</i> <i>Hyalomma</i> <i>Ixodes</i>		P Anaplasmosen des Rindes
	<i>Argasinae</i> (Lederzecken)	<i>Ornithodoros</i> <i>Argas</i>	S Zecken-Rückfallfieber	S Geflügelspirochaetose
		<i>Ornithodoros</i> <i>Argas</i>		P Anaplasmose des Schafes Aegyptianellose des Geflügels

TABELLE 2 (Fortsetzung)

Ordnung bzw. Unterordnung	Familie bzw. Unterfamilie	Genus	Krankheiten bei Mensch	Krankheiten bei Haustieren
INSECTA				
Blattaefor- mia Blattariae Schaben	<i>Blattidae</i>	<i>Periplaneta</i>	B P a Bakteriosen und Amoebiasen (Cysten von Darmprotozoen)	
Anoplura Läuse	<i>Pediculidae</i>	<i>Pediculus</i>	R Flecktyphus	
		<i>Haematopinus</i>	S Läuserückfall- fieber	
Diptera Nematocera Mücken	<i>Psychodidae</i> Phlebo- tominae	<i>Phlebotomus</i>	V Papatacifieber	
			B Verruga Peruana	
			P Leishmaniasen	P Hundeleishmaniasse
	<i>Simuliidae</i>	<i>Simulium</i>	N Onchocerciasis	
	<i>Chironomi- dae</i> Cerato- pogoninae	<i>Culicoides</i>	N Mansonelliasis Dipetalonemiasis	N Onchocerciasis (Pferde)
			V Gelbfieber Dengue	V
	<i>Culicidae</i> Culicinae Moskitos od. Stech- mücken	<i>Haemagogus</i> <i>Aedes</i>	Encephalitis (St. Louis Enc. und japan. B. Enc.)	Pferdeencephalitis Pferdesterbe Rifftalfieber
		<i>Culex</i> u. a.		
		<i>Mansonia</i>	P Malaria	P a Gewisse Trypano- somiasen
		<i>Anopheles</i> <i>Culex</i> u. a.		
		<i>Culex</i> <i>Anopheles</i> <i>Aedes</i> <i>Mansonia</i>	N Elephantiasis (inkl. Malayische Filariose) Loiasis	N Hundefilariose

TABELLE 2 (Fortsetzung)

Ordnung bzw. Unterordnung	Familie bzw. Unterfamilie	Genus	Krankheiten bei Mensch	Krankheiten bei Haustieren
Brachycera Fliegen	<i>Tabanidae</i> (Bremsen) <i>Pango-</i> <i>niinae</i>	Chrysops	B Tularaemie	
			N Loiasis	
	<i>Tabaninae</i>	Tabanus		P a Gewisse Trypano- somiasen
	<i>Muscidae</i>	Musca	VBP a Poliomyelitis Verschiedene Bakteriosen Amoebiasen (Cysten von Darmprotozoen) Trachom (Conjunctivitis granulosa)	
			P Gewisse Trypano- somiasen Schlafkrankheit	
	<i>Stomoxy-</i> <i>dinae</i>	Glossina		P Gewisse Trypano- somiasen Nagana, Surra, Hundetrypa- nosomiasen
			V a Poliomyelitis	V a Pferdeanaemie
	<i>Borboridae</i>	Stomoxys	B a Verschiedene Bakteriosen	
			S a Recurrrens-Spiro- chaetosen	S a Geflügelspirochae- tose
			P a Schlafkrankheit	P a Gewisse Trypano- somiasen
			B a Bacilläre Con- junctivitis	
			S a Frambösie	
Siphonaptera Flöhe	<i>Pulicidae</i>	Xenopsylla u. a.	R MurinesFleckfieber	
			B a Pest	
Heteroptera Gymnocerata Wanzen	<i>Reduviidae</i> <i>Reduviinae</i>	Rhodnius Triatoma Panstrongylus	P Chagas-Krankheit	P Chagas (bei Hund und Katze)

3. Allgemeines über Verhalten und Organisation übertragender Arthropoden

A *cyclisch* können, von wenigen später zu behandelnden Ausnahmen abgesehen, nur solche Krankheitskeime übertragen werden, die vom befallenen Organismus mit Kot, Urin, Sputum oder durch Sekrete nach außen mündender Drüsen (Tränendrüsen) evakuiert werden, also nicht solche, die in der Blutbahn oder in Geweben des Trägers eingeschlossen leben. Somit kommen für diese Übertragungsart nur Insekten in Frage, die instinktmäßig darauf eingestellt sind, in enger Gemeinschaft mit Menschen zu leben, d. h. sich von Mensch zu Mensch zu begeben und sich andererseits in dessen Wohnung, besonders in Küche, Speisekammer, Keller, Latrine und dgl., aufzuhalten. Zu dieser Kategorie gehören, wie schon erwähnt, in erster Linie Küchenschaben und Fliegen, also zwei voneinander sehr verschiedene Insektentypen.

Die Küchenschaben — unter denen die große Kakerlake *Periplaneta americana* jedem Tropenfahrer bekannt und ihm vielleicht schon bei der Ausfahrt auf dem Schiff begegnet ist — sind geflügelt, bewegen sich aber vornehmlich laufend fort; sie können mit größter Geschwindigkeit die Flucht ergreifen und sich in Ritzen und Spalten verbergen, aus denen sie meist erst in der Dämmerung und nachts hervorkommen. Mit feinen langen Antennen orientieren sie sich in ihrer Umgebung und ernähren sich mit Hilfe ihrer kauenden Mundteile von allen möglichen Abfällen, von Gemüse, Brot, Fleisch, Früchten, Papier, kommen aber auch häufig mit Exkrementen, Sputum usw. in Berührung. Ähnliches trifft bekanntlich für die Hausfliegen zu, nur daß sie statt Kauladen einen Rüssel besitzen, der zum Belecken und Betupfen feuchter Oberflächen eingerichtet ist. Wenn deshalb eine Fliege, von Latrinen oder Abfallgruben kommend, Speisen und Menschen anfliegt, so kann sie leicht Krankheitskeime verschleppen, die entweder außen an Borsten, Beinklauen oder Rüsselpolster haften, oder solche, die das Insekt oral eingenommen hat und anal wieder abgibt (siehe Tab. 2 S. 21, 22).

Für *cycliche* Übertragung kommen nur Arthropoden in Betracht, die sich von Wirbeltierblut, und zwar in unserem Fall ausschließlich an Warmblütern, ernähren. Ihre Vertreter, die Mil-

ben, Zecken, Läuse, Mücken, Stechfliegen, Flöhe und Raubwanzen, sind alle auf Tafel II abgebildet. Bei ihnen sind die Mundteile in Form eines Stechrüssels ausgebildet, mit dem sie die Haut und die darinliegenden Gefäße anbohren und Blut aufsaugen können. Auf Grund ihrer besonderen Ernährungsweise, die bei Stummücken, Phlebotomus und Culicoides auf das weibliche Geschlecht beschränkt ist, können alle diese Arthropoden nur Krankheitskeime aufnehmen und folglich auch übertragen, die sich im Blut oder im oberflächlichen Hautgewebe eines Trägers befinden. In seltenen Fällen, z. B. bei Raubwanzen, kommt auch Infektion von Insekt zu Insekt vor, wenn nämlich ein hungriges Individuum den prallgefüllten Hinterleib eines anderen anbohrt und dem Mitteldarm direkt das infizierte Blut entnimmt.

Trotzdem zwischen diesen verschiedenen Arthropoden-Typen beträchtliche morphologische und biologische Unterschiede existieren, auf die im speziellen Teil näher eingegangen wird, haben doch alle cyclischen Überträger auch viel Gemeinsames in ihrer Organisation und ihrem Verhalten, so daß die genauere Kenntnis des einen auch das Verständnis für die übrigen vermittelt. Es geht hier vor allem darum, diese so bewundernswert arbeitende Maschinerie zu schildern, die im Stande ist, ihren Nahrungsspender, den Warmblüter (also den eventuellen Träger eines Erregers) aufzuspüren, auf seiner Körperoberfläche und in seiner Haut die günstigste Stelle zur Blutaufnahme zu finden, das Blut anzusaugen und im eigenen Darmtrakt zu verdauen, dem allenfalls gleichzeitig absorbierten Erreger in Organen geeigneten Aufenthalt und Entwicklungsmöglichkeiten zu bieten und ihn auf irgendeinem Weg wieder in das Blutsystem eines neuen Wirtes zu bringen. Diese «Maschinerie» funktioniert völlig «unbewußt», instinktmäßig nur ihren eigenen Bedürfnissen lebend und erscheint uns doch in so raffinierter Weise eingepaßt in den Erreger-Kreislauf, indem sie zum unentbehrlichen Glied einer für die Träger verhängnisvollen Kette der Keim-Übertragung geworden ist. — Man hört oft, daß die Insekten durch ihre vielfachen Auswirkungen in der Natur, von denen wir hier ja nur eine einzige Spezialität behandeln, dazu kommen könnten, die Welt

T. II

Die wichtigsten Überträger tropischer Krankheiten
 Les principaux Arthropodes vecteurs de maladies tropicales
 The Main Vectors of Tropical Diseases
 (ca. 3×)

1 Cyclops	5 Glossina	9 Anopheles
2 Trombicula	6 Chrysops	10 Culicoides
3 Ornithodoros	7 Simulium	11 Pulex
4 Pediculus	8 Phlebotomus	12 Rhodnius

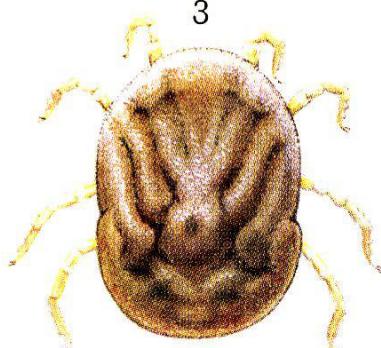
1



2



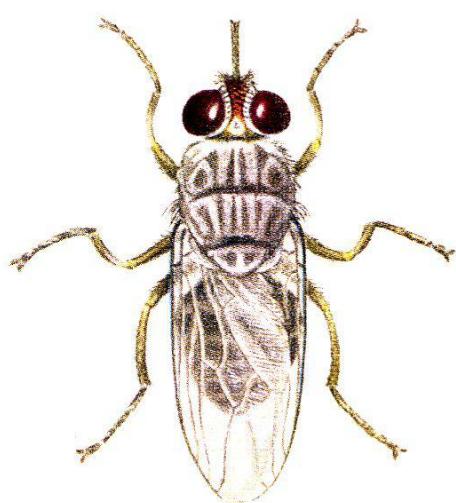
3



4



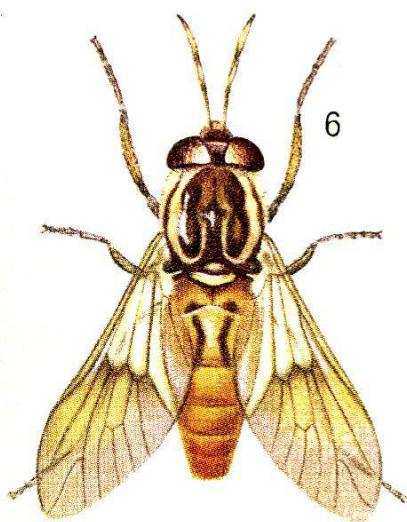
5



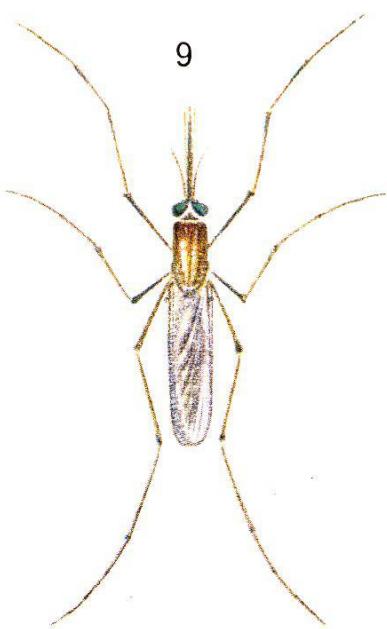
8



6



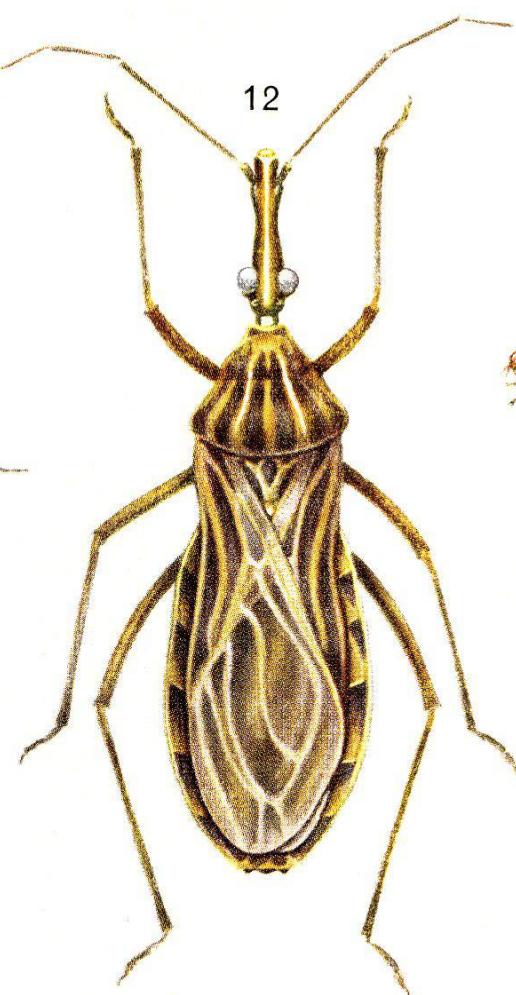
9



7



12



11



10



zu beherrschen, wenn nicht ihre Feinde, darunter mehr und mehr auch der Mensch, ständig für die Reduktion des Übergewichtes sorgen würden. Diese Ansicht hat zweifellos viel für sich. Jedenfalls dürfte aber die Überlegung richtig sein, daß dem Insekt im Lauf der Erdgeschichte Rollen zugefallen sind, die ihm nicht von Anfang an zugeteilt waren; dies trifft gerade auch für gewisse Überträger-Rollen zu. Obschon wir selbstverständlich nichts Sichereres über Ereignisse aussagen können, die sich im Dunkel der Vorzeit abgespielt haben, so ist es doch erwiesen, daß Vorfahren heutiger human-pathogener Überträger schon in paläozoischen Epochen vorhanden waren, wo es noch keine Menschen gab. So ist z. B. eine Tsetsefliege (*Glossina oligocena*) aus dem Miocän von Colorado nachgewiesen. Ob diese Art, die unseren Glossinen weitgehend ähnlich sieht, schon im Stande war, Trypanosomen (falls es schon solche gab) zu übertragen, eventuell auf damals lebende Wildtiere, kann nicht mehr festgestellt werden; sicher ist aber, daß der Mensch und auch gewisse, damals noch nicht lebende warmblütige Tierarten von einer allfälligen Übertragung nicht betroffen sein konnten. Es steht somit fest, daß sich im Lauf der Zeiten Übertragungsketten, d. h. Adaptationen von Mikro-Organismen auf Arthropoden und Warmblüter, neu herausgebildet haben, und es liegt deshalb auch nahe anzunehmen, daß solche auf natürlichem Wege auch in Zukunft immer wieder in neuen Kombinationen zu Stande kommen können. Die Erfahrungen, über die man heute auf experimentell-epidemiologischem Gebiet verfügt, lassen diesen Gedanken keineswegs als abwegig erscheinen.

a) Morphologie und Anatomie (Saugmechanismus)

Für die Beschreibung der äußeren Gestalt und inneren Organisation eines Überträgers beziehen wir uns in erster Linie auf das in Tafel III c dargestellte Beispiel einer weiblichen Anopheles. Auf bestimmte abweichende Sonderheiten der Arachnoideen soll im betreffenden Kapitel VI eingegangen werden.

Der Insektenkörper ist mit einem aus mehreren Chitinschichten gebildeten Panzer überkleidet, der außen in charakteristischer Verteilung Borsten, Haare und Sinnesorgane trägt. Er zerfällt in drei Hauptabschnitte, die sich als Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen) voneinander abheben. Das Abdomen ist am deutlichsten in ringartige Segmente gegliedert; an seinem Ende mündet der After und ventral davon die Geschlechtsöffnung, welche, besonders

beim Männchen, durch Genitalanhänge gekennzeichnet ist, die oft für die systematische Bestimmung wichtige Merkmale abgeben. Kopf und Thorax tragen besonders deutliche Anhänge. Am letzteren inserieren ventral die drei Beinpaare, seitlich-dorsalwärts die zwei Flügelpaare (bei den Dipteren ist das 2. Flügelpaar in Schwingkölbchen umgewandelt). Die Beine sind von der Insertionsstelle aus gegliedert in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und die fünf Tarsen; das letzte Tarsenglied trägt stets Endklauen und eventuell noch andere Haftapparate. Am Kopf sitzen beiderseits die großen Facettenaugen und als mehr oder weniger lang ausgezogene, meist behaarte Anhänge die gegliederten Antennen (oder Fühler), die Maxillar-Palpen und, nach vorne oder schräg nach unten gerichtet, von den Palpen meist seitlich flankiert, der Stechrüssel, der die Eingangspforte für die Nahrung bildet. Sämtliche Glieder des Insektenkörpers sind gegeneinander beweglich, etwa wie die Panzerstücke einer mittelalterlichen Rüstung, und durch Gelenke und Intersegmentalhäute untereinander verbunden. Wie bei allen Arthropoden bildet der Panzer nicht nur die Körperbedeckung, sondern er hat auch die Funktion eines Außenskeletts, indem alle der Bewegung dienenden Muskeln innen an demselben ansetzen. Alternierende Kontraktions- und Erschlaffungszustände der verschiedenen Muskelsysteme bewirken die Bewegungen der einzelnen Teile des Insektenkörpers.

Die inneren Organe der Insekten liegen in der Leibeshöhle und werden von der Hämolymphe umspült. Diese wird durch den dorsal sich erstreckenden, von hinten nach vorne pulsierenden Herzschlauch in Zirkulation gehalten und hat, da sie nicht in ein Gefäßsystem eingeschlossen ist, zu sämtlichen Organen direkten Zutritt. Sie dient dem Transport von Stoffwechselprodukten, aber nicht des Sauerstoffs, der von den Tracheen an die Organe herangebracht wird. Diese bilden im Insektenleib ein reich verzweigtes Röhrensystem, das durch feine Poren, die Stigmen, Luft aus der Außenwelt bezieht und den darin enthaltenen Sauerstoff durch feinste Endverzweigungen an die lebenden Organe übermittelt. Ein diffus zwischen den übrigen Organen verteilter, zuweilen in längsgestreckte Lappen zusammengefaßter Fettkörper dient der Speicherung von Reservestoffen. Das Zentralnervensystem besteht aus einer Reihe ventral angeordneter, durch Nervenkommissuren miteinander verbundener Ganglien, von denen das große Gehirnganglion die Kopfkapsel mindestens zur Hälfte ausfüllt; von den Ganglien führen Nervenstränge zu allen Organ-systemen. Von besonderer Bedeutung ist in unserem Zusammenhang das Darmsystem. Es beginnt an der Basis des Stechrüssels, dessen genauere Zusammensetzung später für jede Über-

träger-Gruppe gesondert beschrieben werden muß, von dem jedoch hier ganz allgemein gesagt werden kann, daß er stets aus chitinverstärkten stechenden und aus Speichel bzw. Blut führenden rinnen- oder röhrenförmigen Mundteilen besteht. Zu Beginn oder auch noch im weiteren Verlauf jedes Saugaktes gibt das Insekt durch dieses Speichelspritzrohr in die Stichwunde das Sekret seiner paarigen im Thorax oder Abdomen gelegenen Speicheldrüse ab. Durch ein darin enthaltenes Antikoagulans wird das Gerinnen des Blutes im Rüssel verhindert, andererseits auch häufig, durch weitere Komponenten des Speichels, eine den Saugakt fördernde lokale Hyperämie erzeugt¹. Das dermaßen vorbereitete Blut wird durch das Blutsaugrohr des Rüssels zunächst in den vordersten Darmabschnitt, den Pharynx (Schlund), aufgenommen, indem nun die Saugpumpe, welche durch starke an der Innenfläche der Kopfkapsel inserierende Muskelstränge betätigt wird, in Aktion tritt. Bei allen blutsaugenden Insekten setzt sich der Pharynx in Oesophag (Speiseröhre), Proventrikel und Mitteldarm (oder «Magen») fort; bei manchen öffnet sich jedoch hinter dem Pharynx auch noch ventral ein Nebengang zum Kropf- oder Saugmagen, der sich als voluminöser Blindsack bis in das Abdomen hineinzieht. (Anopheles besitzt sogar einen großen ventralen und zwei kleinere, zwischen der Thoraxmuskulatur eingebettete Saugmägen.) Die Funktion dieser Blindsäcke, die sich in den vorderen Abschnitt des Darmtraktes öffnen, ist verschieden. Bei den Stechmücken dienen sie lediglich der vorübergehenden Aufnahme von Blüten-Nektar oder Fruchtsäften, die bei diesen Insekten im weiblichen Geschlecht eine regelmäßige Zutat zur Blutnahrung, bei den nichtblutsaugenden Männchen sogar die einzige Nahrung bilden; dieser Saft wird nach wenigen Stunden Aufenthalt in den Saugmägen, wo keine Verdauung stattfindet, in den Mitteldarm weiterbefördert. Bei andern Insekten, so z. B. bei den Tsetsefliegen, welche sich ausschließlich von Blut ernähren, dient der Kropf lediglich zur provisorischen Speicherung. Die Verdauung findet auch hier im weitlumigen Mitteldarm statt, der bei allen hämato-

¹ Es ist auch schon die Vermutung ausgesprochen worden, der Speichel besitze zudem eine attraktive Wirkung auf die oft in geringer Dichte in der Blutbahn treibenden oder in der Haut sitzenden Erreger. Anders glaubt man es sich nicht erklären zu können, daß die doch recht geringe Menge Blut oder Gewebesaft, die im Verlauf eines Saugaktes aufgenommen wird, für das Insekt in der Regel infizierend ist, d. h. genügend Erreger mitbringt. Entnimmt man nämlich einem normal infizierten Träger direkt das entsprechende Quantum Blut und durchsucht es unter dem Mikroskop, so wird man in vielen Fällen Mühe haben, auch nur einen einzigen Erreger zu entdecken. (Vgl. auch das Prinzip der Xenodiagnose, sowie Reduviiden S. 188, Ornithodoros S. 326, Simuliidum S. 131 ff.).

Schematische Darstellungen der Morphologie und Anatomie einer Stechmücke (Weibchen, Typus Anopheles)

Morphologie et anatomie d'un Moustique (femelle, type Anophèle)
Morphology and Anatomy of a Mosquito (Female, Type Anopheles)

A Anopheles quadrimaculatus ♀

(Gespreizte Flügelhaltung künstlich; natürliche Haltung vgl. T. II, 9 — Ailes artificiellement écartées ; position normale voir T. II, 9 — Wings artificially spread out; for natural position see T. II, 9)

B Rechter Flügel (Anopheles quadrimaculatus ♀) — Aile droit — Right wing

C = Costa (Randader), Sc = Subcosta (in Costa einmündend), V¹—V⁶ = Vena 1-6, wovon 2, 4 und 5 in der Endpartie gegabelt. Hinterer Flügelrand mit Fransen, Geäder beschuppt. (Über die Bedeutung der Flügelfleckung vgl. Bestimmungstafeln VII bis X) — Vena 1-6, partie terminale des veines 2, 4 et 5 bifurquée, marge postérieure de l'aile bordée de poils, veines couvertes d'écaillles. (Signification des taches sur les ailes voir tables de détermination VII à X) — Vena 1-6, second, fourth and fifth veins terminally forked. Hind wing margin fringed, veins scaled. (For significance of wing spots see identification tables VII to X)

C Seitlicher Situs einer weiblichen Anopheles — Section longitudinale d'une Anophèle femelle montrant l'anatomie — Longitudinal section of female Anopheles to show anatomy

Äußere Morphologie — Morphologie extérieure — External Morphology

I Rüssel. Von unten nach oben: Unterlippe (Labium), Maxille (paarig), Mandibel (paarig), Hypopharynx, Oberlippe (Labrum) — Pièces buccales composant la trompe. De bas en haut: Labium, Maxille (paire), Mandibule (paire), Hypopharynx, Labrum — Proboscis. Reading from bottom to top: Labium, Maxilla, Mandible, Hypopharynx, Labrum (only one Maxilla and mandible shown)

II Maxillarpalpen — Palpes maxillaires — Palpi

III Antennen (Fühler) — Antennes — Antennae

IV Kopf — Tête — Head V Thorax VI Flügel — Ailes — Wings

VII Beine — Pattes — Legs: Co = Coxa, Tr = Trochanter, Fe = Femur, Ti = Tibia, Ta 1-5 = Tarsalsegmente, letztes mit 2 Endklauen (Pulvilli nicht sichtbar)

VIII Abdomen

Innere Organe — Organes internes — Internal organs

1 Cerebralganglion — Ganglion cérébroïde — Cerebral ganglion

2 Bauchmark — Chaîne ganglionnaire ventrale — Thoracic and abdominal ganglia

3 Herzschlauch — Tube cardiaque — Heart

4 Muskulatur — Musculature — Muscles

5 Ovar (paarig, halbreif) — Ovaire (immature) — Pair of ovaries (half mature)

6 Spermatheke — Spermathèque — Spermatheca

7 Anhangdrüse — Glande accessoire — Accessory gland

8 Weibl. Geschlechtsöffnung — Orifice génital femelle — Sexual orifice

9 Speicheldrüse — Glande salivaire — Salivary gland

10 Pharynx

11 Paarige Saugmägen — Diverticules dorsaux paires — Dorsal diverticula

12 Unpaarer Saugmagen — Diverticule ventral impair — Ventral diverticulum

13 Proventrikel — Proventricule — Proventriculus

14 Mitteldarm — Intestin moyen — Midgut

15 Malpighi'sche Gefäße — Tubes de Malpighi — Malpighian tubes

16 Enddarm — Intestin postérieur — Hindgut

17 Anus

D Rüsselquerschnitt — Coupe transversale de la trompe — Section of proboscis

Lbr = Labrum Md = Mandibel Mx = Maxille

H = Hypopharynx Lb = Labium

E Kopf von oben mit auseinandergelegten Rüsselteilen

Vue dorsale de la tête avec pièces buccales étalées

Head seen from above with parts of the proboscis spread out

F Funktion des Rüssels beim Stechakt

Trompe en action

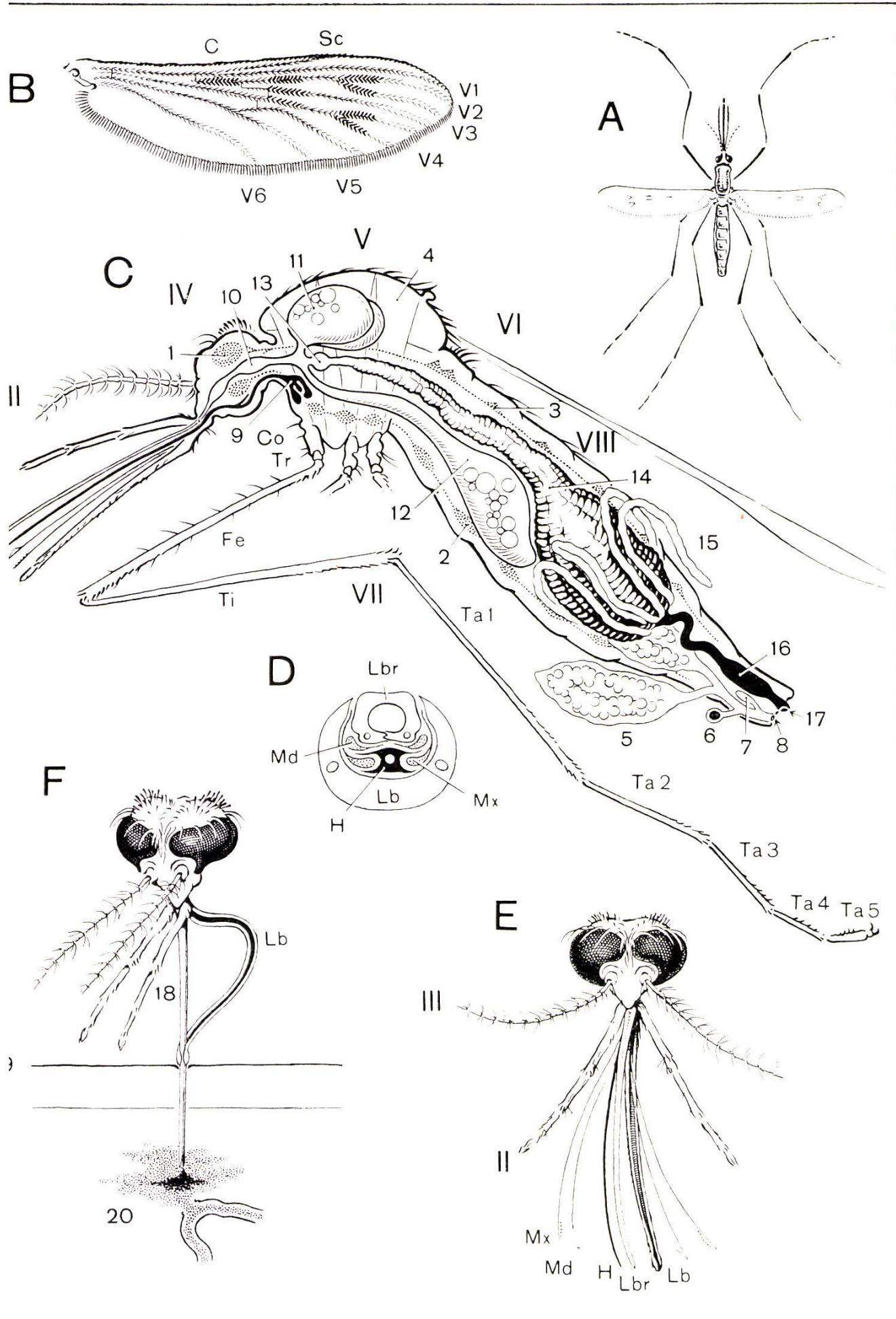
Piercing and sucking function of proboscis

18 Stechborsten, Labrum und Hypopharynx — Faisceau formé des maxilles, des mandibules, du labre et de l'hypopharynx — Maxillae, mandibles, labrum and hypopharynx

LB Labium auf die Haut (19) appliziert als elastische Führung des Stechapparates —

(19) Labium coudé et appliqué, guidant les pièces piqueuses pénétrant sous la peau (19) — Labium applied to the surface of the skin (19) as an elastic sheath for the piercing organs

20 Lokale Blutung des angebohrten Blutgefäßes. Der ausfließende Speichel als schwarzer Fleck dargestellt — Hémorragie locale autour d'un vaisseau perforé; la tache noire représentant la salive injectée — Local hemorrhage from damaged capillary. The injected saliva is shown in black



phagen Insekten wie ein «Magen» das beim Stechakt absorbierte, beträchtlich mehr als das Körpergewicht ausmachende Blutquantum aufnimmt. Häufig findet sich nun im Mitteldarm solcher Insekten eine Einrichtung, deren Bedeutung unbekannt ist, die aber im Zusammenhang mit der Übertragung von Krankheitskeimen eine gewisse Rolle spielen kann und deshalb schon hier erwähnt werden muß. Bei den meisten übertragenden Mücken und Fliegen wird nämlich die Wand des Mitteldarms von der sogenannten *peritrophen Membran* überspannt. Diese besteht aus einem feinen, amorphen Chitinhäutchen, das am Anfang des Mitteldarms von einem Zellpolster des Proventrikels gebildet wird und wie ein Strumpf das ganze Lumen des Mitteldarms zuweilen bis in den Enddarm hinein durchzieht. Wird nun der «Magen» mit Blut vollgepumpt, so füllt dieses die peritrophe Membran aus, kommt aber mit dem eigentlichen Darmepithel nicht in direkte Berührung, da sich eben dieses Häutchen dazwischenschaltet. Die ganze Verdauung findet innerhalb der peritrophen Membran statt, indem die vom Epithel gebildeten Verdauungssäfte offenbar durch sie hindurch auf das Blut einwirken und andererseits die Nährstoffe auf umgekehrtem Weg wieder via Membran von der Darmwand aufgenommen werden können. In der Membran bleiben schließlich nur die unverdaulichen «Schlacken» zurück und werden, meistens in Bruchstücke der peritrophen Membran eingehüllt, von einem auf der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm gelegenen Sphinkter ballenweise abgeklemmt und rektal als halbflüssiger Kot abgegeben. Diesen Faeces werden vorher aber noch Exkretstoffe beigemischt. Sie bilden sich in den am Anfang des Enddarms einmündenden MALPIGHI'schen Gefäße; es sind dies blind endende, einfache oder verzweigte Schläuche, deren Zahl je nach Insektengruppe stark variieren kann. Diese baden in der Haemolymphé der Körperhöhle und entziehen ihr, nach Art von Nieren, flüssige Abbauprodukte des Stoffwechsels, die sich in ihren Wandungszellen und im Lumen zu soliden Uraten und ähnlichen Stickstoffverbindungen umwandeln. Durch die feinen Poren, mit welchen die MALPIGHI'schen Gefäße in den Enddarm einmünden, werden diese Abfallstoffe ausgestoßen und mit dem Kot vereint anal ausgeschieden.

b) Fortpflanzung und Entwicklung

Es bleibt nun noch die Beschreibung des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates übrig, der im Hinterleib, ventral vom Eingeweideknäuel gelegen ist. Der Apparat des Männchens

besteht aus den beiden Hoden, die ihre Produkte durch die paarigen Samenleiter in den unpaaren Geschlechtsgang abgeben. Aus Anhangsdrüsen, die ihrer Funktion nach etwa der Prostata der Wirbeltiere verglichen werden können, wird dem Samen eine Substanz beigemengt und dieses so zu Stande kommende Ejakulat beim Begattungsakt, oft mittels einer Samenpumpe, in die weibliche Vagina übergeführt; meistens funktioniert dabei ein Penis als Begattungsorgan, während die verschiedenen, schon früher erwähnten Genitalanhänge dem Aneinanderheften der Genitalfelder während der Vereinigung der Geschlechter dienen. — Der *w e i b l i c h e G e n i t a l - a p p a r a t* setzt sich zusammen aus den beiden Eierstöcken oder Ovarien, die je aus einer Reihe von Eiröhren gebildet werden, in denen die Eier heranreifen, d. h. mit Dotter und Eihülle versehen werden. Die reifen Eier treten an der Basis der Eiröhren in die paarigen Ovidukte aus und gleiten beidseitig durch dieselben in den unpaaren Eileiter, der sich in seinem unteren Abschnitt in der Regel zu einem Uterus erweitert. In diesen münden auch eine bis mehrere Anhangsdrüsen und Spermathekken. Letztere, auch Receptacula seminis genannt, sind kleine, kapselartige Behälter, in welche der bei der Begattung eingeführte Samen eingelagert wird. Die Samenfäden bewahren dort monatelang ihre Befruchtungsfähigkeit. Sobald ein reifes Ei in den Uterus gelangt, setzen sich einige der Spermatozoen in Bewegung, schlüpfen durch den Gang des Receptaculum in den Uterus und dringen dort in den Vorderpol des Eies ein, um es zu besamen. Das befruchtete Ei, bei dem Ei- und Samenkern verschmolzen sind, wird vom Weibchen an irgendeiner passenden Stelle abgelegt, und es entwickelt sich in ihm ein neues Insekt, bzw. die betreffende Larve.

Die *E n t w i c k l u n g s g ä n g e* der übertragenden Arthropoden sind, wie wir später noch im Detail sehen werden, alle voneinander sehr verschieden; es lassen sich jedoch grundsätzlich zwei Hauptgruppen unterscheiden, die Hemi- und die Holometabolen. Die ersten, zu denen die Milben, Zecken, Schaben, Läuse und Wanzen gehören, machen nur eine unvollständige Metamorphose durch, d. h. aus ihren Eiern schlüpfen Larven und aus diesen wieder Nymphen, die dem adulten, geschlechtsreifen Arthropoden (*Imago*) schon in vielem sehr ähnlich sehen. Die einzelnen, allmählich heranwachsenden postembryonalen Entwicklungsstadien sind jeweils durch Häutungen (Abstreifen der alten Larvenhaut oder *Exuvie*) voneinander getrennt. Demgegenüber schlüpfen aus den Eiern der Holometabolen, zu denen alle Dipteren und die Flöhe zu rechnen sind, Larven, deren äußerer Aspekt von demjenigen der künftigen Imagines weit differiert; man vergleiche Mückenlarve und Mücke (T. IV—VI), Fliegenmade und Fliege (T. XVII), Flohlarven und

Floh. Im Verlauf dieser indirekten Entwicklung mit vollständiger Metamorphose werden drei oder mehr durch Häutungen getrennte Larvenstadien durchlaufen. Dann folgt das, außer im Fall der Stechmücke, stets immobile Puppenstadium, in dessen Innerem das endgültige männliche oder weibliche Insekt, die Imago, ausgebildet wird. Vom Spezialfall der Tsetsefliege, die ihre Eier und Larven intrauterin zur Entwicklung bringt und verpuppungsreife Larven gebiert, soll später noch die Rede sein. In diesem Zusammenhang muß aber noch auf die wichtige Tatsache hingewiesen werden, daß sich die verschiedenen erwähnten Entwicklungsgänge, je nach Arthropoden-Gruppe, entweder ausschließlich auf dem Land — eventuell auch auf dem Leib des Wirtes — vollziehen können (Milben, Zecken, Läuse, Wanzen, Fliegen und Flöhe), oder aber teilweise bis ganz im Wasser, bzw. in feuchtem Medium (verschiedene Mücken). Diesem Punkt kommt, wie wir noch sehen werden, auch epidemiologisch große Bedeutung zu.

c) Biotope und Orientierung im Raum

Man nennt **B i o t o p e** die besondere Umwelt, die eine Tierart, in unserem Fall also ein bestimmter Arthropode, in der Natur adoptiert hat und in der sich sein Leben abspielt. Da sich die Aktivitäten eines Arthropoden, wie übrigens der meisten Lebewesen, auf zwei Aufgaben konzentrieren, nämlich auf die Ernährung und die Fortpflanzung, so lassen sich innerhalb seines Biotops meistens ein Jagd- und ein Brutgebiet unterscheiden. Das Jagdrevier eines blutsaugenden, cyclischen Überträgers ist der Raum, bzw. der Landschaftstyp, innerhalb dessen er der Nahrungssuche obliegt. Die Dimensionen der Jagdgebiete können, wie spätere Beispiele noch zeigen werden, von einer Arthropodengruppe zur anderen, ja zuweilen sogar von Art zu Art, bedeutend variieren. Das Brutgebiet ist der Raum, wo die Eier zur Ablage und die Larven zur Entwicklung gelangen; es deckt sich in den wenigsten Fällen mit dem Jagdgebiet, kann aber wohl, wenn auch nicht immer, innerhalb desselben liegen und hat meistens beschränktere Ausdehnung. Einige Beispiele sollen die bedeutenden Variationsmöglichkeiten etwas vor Augen führen, wobei schon hier für alle Einzelheiten auf die Spezialkapitel verwiesen sei.

Um das Bild zu vervollständigen, bleibt noch folgendes beizufügen. Eine freilebende Arthropodenart wird ihr Biotop nie in gleichmäßiger Verteilung bewohnen, sondern aus verschiedenen, zum Teil noch völlig unbekannten Gründen, diese oder jene Stelle bevor-

<i>Arthropode</i>	<i>Jagdgebiet</i>	<i>Brutgebiet</i>
Rückfallfieber-Zecke	Menschliche Haut	Boden von Eingeborenenhütten
Laus	Haut	Kleider oder Haarpelz
Floh	Haarpelz und Haut	Detritusreicher Boden
Tsetsefliege	Je nach Art: Savanne, Buschsteppe, Urwald usw., wo sich Wild, Vieh oder Menschen aufhalten	Lockere Erde unter Geestrüpp, Fallholz usw.
Anopheles	Bewohnte menschliche Behausungen und Ställe	Gewässer

zugen. Sie wird an solchen «Standorten» in größeren Ansammlungen ziemlich regelmäßig anzutreffen sein, wobei allerdings diese im Lauf der Zeit verlegt werden können. Der Standort ist also eine Art Insel erhöhter Populationsdichte innerhalb des Biotops und kann Jagd- und Brutort in sich einschließen. Außerhalb der Aktivitätsperioden bezieht aber auch jedes Individuum regelmäßig einen Ruhplatz, und zwar meist irgendwo innerhalb des Jagdgebietes oder in der Nähe eines Brutplatzes, z. B. in hohen Grasbeständen oder Gebüschen, an Baumstämmen, unter Dächern und an den Wänden von Hütten usw. Solche Stellen können im Verlauf des Tag-Nacht-Cyclus oder auch während längerer Perioden biologischer Inaktivität (sog. Diapausen) innerhalb des Jahresrhythmus (Winter, Trockenzeit) zu charakteristischen Sammelplätzen der Art werden.

Es ist oft unmöglich, zu erklären, warum ein Arthropode nun gerade dieses Biotop vor jenem anderen bevorzugt. Oft gelingt es uns weder mit unseren Sinnen noch mit scheinbar feinsten wissenschaftlichen Instrumenten, Biotop-Unterschiede wahrzunehmen. Der Arthropode aber vermag Nuancen zu erkennen und Faktoren zu berücksichtigen, die uns entgehen; auch ergibt sich für ihn zweifellos erst aus dem Zusammenspiel vieler Faktoren der Ausschlag nach dieser oder nach jener Richtung. Dies gilt für das allgemeine Verhalten in größeren Räumen sowohl als für lokale Einzelhandlungen. Wenn ein Insekt nach einer bestimmten Stelle hingezogen wird, das Männchen zum Weibchen, das Weibchen zu einem geeigneten Brutplatz oder auf die Haut eines blutspendenden Wirtes und dgl., so wird es von seinen Sinnesorganen gelenkt, die verschiedene Reize perzipieren können. Verfolgt man den Ablauf genauer, so beobachtet

man, daß das Insekt durch eine erste Reizwahrnehmung zunächst aus größerer Distanz in die Nähe des betreffenden Objektes geführt wird (Fernorientierung) und dann durch weitere, meist von anderen Sinnesorganen realisierte Wahrnehmungen, direkt auf das Objekt zu (Nahorientierung). Die Reiz- und Wahrnehmungswelt der Arthropoden ist uns fremd, da diese Lebewesen so ganz anders organisiert sind als wir selber oder als die uns bedeutend näher stehenden Wirbeltiere. Deshalb können wir auch nur mit Mühe ihre Sinnesorgane beurteilen — selbst wenn wir deren Morphologie kennen — und nur schwer Einblick erhalten in ihre sinnesphysiologischen Reaktionen. Die moderne Verhaltensforschung versucht nun einigermaßen gesicherte Resultate zu erzielen und kann in dieser Hinsicht auch schon beachtliche Erfolge verzeichnen. Man weiß heute, daß die Arthropoden sowie deren Larven und Nymphenformen Reize der verschiedensten physikalischen und chemischen Kategorien wahrnehmen können. So ließen sich etwa auseinanderhalten: *Optische Reize*, d. h. Hell/Dunkel-, Farb- oder Bildsehen, meist auf kurze Distanz; *statische Reize*, z. B. zur Gleichgewichtshaltung im Raum; *mechanische Reize*, z. B. Wahrnehmung von Druck, Oberflächenbeschaffenheit; *Temperatur- und Feuchtigkeitsreize*, z. B. Orientierung nach Sonnenbestrahlung oder Schatten, Tag oder Nacht, Morgen- oder Abenddämmerung (kombiniert mit optischen Wahrnehmungen), Anlockung zum Warmblüter, Verhalten bei Regen- und Trockenzeit, Orientierung nach Gewässern hin oder von ihnen weg; *akustische Reize*, z. B. Wahrnehmung von Schall («Gehör») sowie bestimmter feinerer Luftschnüsse etwa als Orientierung bei der Geschlechterfindung; *chemische Reize*, z. B. bei direktem Kontakt mit verschiedenen Stoffen, Wahrnehmung bestimmter Körperausdünstungen der Wirte, Auffangen in der Luft suspendierter feinster Partikelchen (z. B. Duftwirkung bei der Geschlechterfindung), kurz, Wahrnehmungen, die wir in Analogie etwa mit «Geruch» oder «Geschmack» bezeichnen könnten. Neben den gut bekannten Augen für optische und den Gleichgewichtsorganen für statische Wahrnehmungen sind zum Auffangen der übrigen Reize im Insektenpanzer kleine und kleinste Sinnesorgane eingebaut. Sie präsentieren sich in Form von Sensillen, d. h. aus der Hypodermis (der den Panzer bildenden Zellschicht) hervorgegangenen Sinneszellen verschiedenster Bauart und Kombination, die mit dem Nervensystem in Verbindung stehen. Sie finden sich an bestimmten Körperstellen gehäuft, so vor allem an Tarsen, Fühlern, Palpen und Rüssel.