

Zeitschrift:	Acta Tropica
Herausgeber:	Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band:	27 (1970)
Heft:	1
Artikel:	Das Zentralnervensystem von "Ornithodoros moubata" (Murray), Ixodoidea : Argasidae, und seine postembryonale Entwicklung
Autor:	Eichenberger, Gerhard
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-311632

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: 03.02.2026

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

Das Zentralnervensystem von *Ornithodoros moubata* (Murray), Ixodoidea: Argasidae, und seine postembryonale Entwicklung

GERHARD EICHENBERGER

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung	15
II. Material und Methoden	16
III. Äußere Morphologie	18
IV. Innere Struktur	20
Nervöse Elemente	20
Nicht nervöse Elemente	21
Das Neuropilem	22
a) morphologische Situation	22
b) funktionelle Darstellung	24
Afferentes System	25
Efferentes System	26
Die neurosekretorische Situation im ZNS	28
V. Die postembryonale Entwicklung des ZNS	44
VI. Vergleich des ZNS verschiedener Ornithodori	45
VII. Diskussion	46
Literatur	50
Résumé	51
Summary	52

I. Einleitung

Die allgemeine Anatomie des Zentralnervensystems (ZNS) der Acarina ist von verschiedenen Autoren behandelt worden (PAGENSTECHER, 1861; ROBINSON & DAVIDSON, 1913; HOLMGREN, 1916; HANSTRÖM, 1919, 1928; VITZTHUM, 1943 und ANDRÉ, 1949).

In neuerer Zeit haben YOFFE (1963) und TSVILENEVA (1964) detaillierte Angaben über den Feinbau des ZNS von verschiedenen Vertretern der Ixodidae (Schildzecken) gemacht.

Die einzige Beschreibung des Nervenapparates von Argasiden (Lederzecken) stammen von ROBINSON & DAVIDSON (1913) für *Argas persicus* und GABE (1955) für *Ornithodoros erraticus* und *Ornithodoros lahorensis*. GABE setzt sich aber nur mit der neurosekretorischen Situation auseinander. Über Bau, Morphologie, Histologie und Funktion des ZNS von *Ornithodoros moubata* (MURRAY 1877) ist nichts bekannt. Im Laufe seiner Arbeiten über die transovarielle Übertragung von Borrelien untersuchte AESCHLIMANN (1958) die embryonale Entwicklung bei *O. moubata* und verfolgte auch die Bildung des ZNS bis zum Schlüpfen der sechsbeinigen Larve. Die postembryonale Ausdifferenzierung des ZNS wurde nie abgeklärt. Es schien uns angezeigt, an diesem Punkt die Arbeit aufzunehmen.

Die Zecken sind durch ihre ausschließlich parasitäre Lebensweise hoch spezialisierte Arthropoden. Ihre stark markierte Adaptation an ektoparasitäre Lebensweise tritt in der äußeren Morphologie deutlich hervor. Das Abdomen ist nicht segmentiert und vollständig mit dem Cephalothorax verschmolzen. Der ganze Körper bildet eine funktionell-morphologisch unteilbare Einheit. Diese Spezialisierung im Lauf der Phylogenetese spiegelt sich, wie noch gezeigt werden soll, auch in der Veränderung, sogar in der Reduktion gewisser wichtiger innerer Organe wider. In unserer Arbeit verfolgen wir das Wachstum und die Ausdifferenzierung des ZNS von der geschlüpften, immobilen Larve bis zum geschlechtsreifen Adulttier. Die Histologie wurde durch Spezialfärbungen ergänzt, die Schlüsse auf einen Funktionsablauf zuließen. Neben dem vielen Wissen, das bereits über die afrikanische Zecke *Ornithodoros moubata*, den Überträger der Rückfallfieberspirochäten *Borrelia duttoni*, bekannt ist, soll diese Studie eine noch bestehende Lücke schließen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. Geigy, danke ich herzlich für seine Unterstützung, sein reges Interesse, mit dem er den Fortschritt dieser Arbeit verfolgte sowie für den Arbeitsplatz am Schweizerischen Tropeninstitut. Herrn PD Dr. A. Aeschlimann spreche ich ebenfalls für seine wertvollen Ratsschläge meinen besten Dank aus. Außerdem verdanke ich Herrn Dr. H. Hecker das Überlassen von elektronenmikroskopischen Aufnahmen, die verwendet wurden, um verschiedene anatomische Strukturen besser zeigen zu können.

II. Material und Methoden

Dieser Arbeit liegt das Studium des ZNS von *Ornithodoros moubata* zugrunde. Zu vergleichend histologischen Betrachtungen wurden *Ornithodoros savignyi* und *Ornithodoros tartakowskyi* herangezogen. Die für die Untersuchungen benötigten Zecken stammen aus den Zuchten des Schweizerischen Tropeninstitutes in Basel.

Die *O. moubata*-Zucht leitet sich von Zecken ab, welche in Ostafrika (Ulanga District, Tanzania) gesammelt wurden. Die Zucht wird häufig durch Frischimporte aus diesen Gebieten ergänzt.

O. tartakowskyi (Olenev, 1931) stammt aus Persien und wurde uns freundlicherweise von Dr. M. Biguet (Faculté de Médecine, Lille) überlassen.

Die *O. savignyi*-Zecken (Koch, 1844) wurden uns zu verschiedenen Malen in verdankenswerter Art von Dr. H. Hoogstraal aus Ägypten (NAMRU, Kairo) und von Dr. G. Theiler aus Südafrika (Onderstepoort) zur Verfügung gestellt.

Es wurden nur Tiere aus reinen, nicht mit Borrelien infizierten Stämmen verwendet. Die Methoden für Zucht und Haltung von reinen Zeckenstämmen sind von GEIGY-HERBIG (1955, p. 355–357) beschrieben worden.

An dieser Stelle müssen wir uns den Entwicklungszyklus von *O. moubata* kurz in Erinnerung rufen. Diese Zecke schlüpft als immobile Larve, von AESCHLIMANN (1958) als «embryon éclos» bezeichnet, und häutet sich, ohne eine Blutmahlzeit aufzunehmen, zur beweglichen Nymphe I (N I). Es folgen die weiteren Nymphenstadien N II, N III, N IV, N V und N VI. Letzteres entwickelt sich zur Imago. Sehr häufig gehen aus der Häutung von N IV nebst N V-Formen auch Imagines hervor. Es entstehen dann aber ausschließlich Männchen. N V ergibt wenig Männchen und einige N VI. Der größte Prozentsatz von N V entwickelt sich zu Weibchen. Das zusätzliche Stadium N VI tritt in unseren Zuchten nur bei ungünstigen äußerlichen Bedingungen auf. Jedes Stadium – außer der Larve – kann sich nur nach einer Blutmahlzeit zum nächsten entwickeln.

Für unsere Untersuchungen wurde das ZNS aller Stadien ausgewertet.

Zur Herstellung von histologischen Schnitten wurde das Material nach Carnoy, Bouin-Dubosq, in 4% Formol und in verschiedenen Alkoholkonzentrationen fixiert,

Zum Nachweis von Neurosekreten erfolgte die Fixierung in Susa. Es wurden ganze Zecken wie auch heraussezierte Organe verarbeitet.

Das Entwässern und Einbetten erfolgte in üblicher Weise über Alkohol, Butanol, Butanol-Paraffin-Gemisch in Paraffin (Smp. 62° C). Ein Zusatz von 6–8% Bienenwachs macht das Paraffin geschmeidiger und gibt gute Schnittresultate. Die Schnittdicken der Präparate variieren zwischen 10–12 μ für den Verlauf von Nervenbahnen und 7 μ für cytologische Übersichten. Das Schneiden der vollständigen Zecken erwies sich als sehr schwierig, obwohl Diaphanol zum Aufweichen des Chitins verwendet wurde.

Hauptsächlich wurden die Schnitte nach drei Methoden angefertigt:

1. Einbetten – Schneiden; sofern sich das Objekt nicht gut schneiden ließ, legte man den angeschnittenen Paraffinblock 3–10 Tage ins Wasser, wie dies von SEIDLER (1940) für Eier angegeben wird. Diese Methode ergibt gute Resultate, doch muß man immer mit der Möglichkeit rechnen, daß sich das eine oder andere Objekt trotz aller Bemühungen nicht schneiden läßt.
2. Die Tesaflim-Methode nach RYDBERG-ZIESMER (1958). Diese Methode ist sicher und für alle schwer schniekbaren Objekte anwendbar. Es lassen sich mit dieser Klebstreifenmethode lückenlose Serienschnitte anfertigen.
3. Die Tesaflim-Methode wurde auch in einer selbst ermittelten Modifikation zur Anwendung gebracht. Anstelle von Tesaflim verwendete ich gewöhnlichen Haarspray. Da dieser Lack in der Regel wasserlöslich ist, lassen sich die Schnitte in Wasser gut strecken. Der Haarspray muß nicht aus dem Schnitt herausgelöst werden; er ist im fertig eingebetteten Präparat nicht mehr sichtbar und beeinträchtigt auch weitere Behandlungsverfahren nicht. Dies hat gegenüber der Tesaflim-Methode den Vorteil, daß der Lack bis zum letzten Handgriff auf dem Schnitt belassen werden kann, und ihn somit zusammenhält. Der einzige Nachteil dieser Methode liegt in einem eher großen Zeitaufwand, da der Schnitt erst nach Antrocknen des Haarsprays angefertigt werden kann.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Heidenhain, Delafield, Thionin nach Ehrlich (CHANG, 1936), Azan und Toluidin (GURR, 1962). Fasern sind nach der Methode UNGEWITTER (1951) durch Silberimprägnation dargestellt worden, welche für unsere Zwecke modifiziert wurde: Die in der Färbevorschrift angegebenen Zeiten für die Silberimprägnation mußten auf 12–15 Stunden erhöht werden. Nach der Imprägnation und Reduktion der Silberionen erfolgte eine weitere Behandlung mit Goldchlorid, Oxalsäure usw. gemäß dem Rezept von Bodian (in ROMEIS, 1948). Neurosekrete ließen sich mit Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin (CHP) nach GOMORI (1941) und vor allem mit Paraldehyd-Fuchsin (PF) darstellen. Um die aus den histologischen Schnittpräparaten resultierenden Ergebnisse zu untermauern, wurde eine große Anzahl von ZNS-Totalpräparaten angefertigt. Die von TSVILE-NEVA (1964) für Schildzecken angewandte Methode hat sich auch bei Lederzecken gut bewährt. Lebenden Zecken wird eine 0,75% NaCl-Lösung, welche 0,1–0,25% Methylenblau enthält, in das Hämocoel eingespritzt. Zu verschiedenen Zeiten (10 Minuten–3 Stunden) nach der Einspritzung werden die Zecken in physiologischer Kochsalzlösung seziert. Das ZNS wird in 5% Ammoniummolybdat fixiert, in destilliertem Wasser gespült, durch eine Alkoholreihe entwässert, in Xylol aufgehellt und auf einem Objekträger eingebettet. Die Axone und Dendriten von Nervenzellen können nun auf ihrem Weg durch das ZNS über größere Strecken verfolgt werden. Die Zellkerne, ihre Axone und Dendriten mit den Endverästelungen lassen sich auf diese Weise innerhalb des ZNS darstellen und lokalisieren. Diese Voraussetzungen erlauben uns Aussagen über die Richtung von Impulsen und ihre Weiterleitung im ZNS.

III. Äußere Morphologie

Das zu einem einheitlichen Synganglion zusammengeschlossene ZNS liegt in der Zecke medio-ventral zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar, direkt über der Geschlechtsöffnung und der dazu absteigenden Ausführung (Abb. 1). Unter ZNS, auch Synganglion, verstehen wir im Gegensatz zum peripheren Nervensystem die charakteristische Konzentration von Ganglien auf engem Raum und deren gegenseitige innere Verbindungen. Dem ZNS eng anliegend findet sich ein Gewirr verästelter Tracheen, welche durch die Trachea ganglionaris in direkter Verbindung mit den caudal gelegenen Stigmen stehen.

Dorsal wird das ZNS von einem feinzellulären Endosterniten (Abb. 3) überdeckt, an welchem die Muskulatur inseriert. Das Synganglion und sämtliche abgehende Nerven werden von einer einschichtigen Zellage, dem mesodermalen Neurilemm umhüllt. Ein Blutsinus, welcher durch die Aorta in direkter Verbindung mit dem Herzschlauch steht, umhüllt das ganze ZNS.

Das Zentralnervensystem von *O. mouabata* stellt eine einheitliche Nervenmasse dar. Der Zusammenschluß der einzelnen Ganglien ist stark ausgeprägt. Der das Synganglion oder ZNS ventro-dorsal durchquerende Oesophag trennt es in einen praeesophagealen und einen postoesophagealen Teil. Diese beiden Teile sind so eng zusammengeschmolzen, daß sie sich äußerlich nicht abgrenzen lassen und eine eindeutige Trennung sogar an histologischen Schnitten schwerfällt. Die Schlundkonnektive der Arthropoden fehlen und die embryonal noch als Unterschlundganglion entstandenen Cheliceren- und Pedipalpenzentren rücken noch während der Entwicklungszeit nach vorne und verschmelzen mit dem Oberschlundganglion (Protocerebrum).

Der praeesophageale Abschnitt umfaßt das Protocerebrum, die Chelicerenganglien, die Pedipalpenganglien und die Stomodealbrücke. Diese Anordnung entspricht dem Oberschlundganglion (WEBER, 1966) aller Arthropoden. Deshalb werden wir diesen Abschnitt des Synganglions als Gehirn bezeichnen (BULLOCK & HORRIDGE, 1965; TSVILENEVA, 1964; HECKER, 1966). Der postoesophageale Teil des Synganglions besteht aus den vier Gehbeinganglien und den Opisthosomialganglien, welche aus vier Ganglien zusammengeschmolzen sind (AESCHLIMANN, 1958). Diese vier Ganglien lassen sich nicht mehr als solche unterscheiden, da die Metamerie schon während der Embryonalentwicklung vollständig verlorengegangen ist. Dieser Teil des Synganglions ist den Thorakalganglien und dem Bauchmark der Insekten homolog. Im folgenden werden wir ihn als «Bauchmark» bezeichnen.

Bauchmark. Der größere Teil des Synganglions, das Bauchmark, liegt caudal vom Oesophag (Abb. 4). Die Beinganglien I geben je einen Nerv ab, während von den Beinganglien II, III und IV je zwei

Nerven wegziehen. Die Nerven N 1, N 3, N 5, N 7 (Abb. 2, 4), welche die Beine versorgen, geben bald nach ihrem Austritt einen akzessorischen Nerv ab, der sich in größeren Bereichen der lateralen Körpermuskulatur verzweigt. Die Nerven N 2, N 4, N 6 (Abb. 2) der Beinganglien II–IV sind viel dünner als die an der lateralen Begrenzung des Ganglions auslaufenden Beinnerven. Sie haben ihren Ursprung dorsal, sind gegenüber den dickeren, auffallenderen Beinnerven etwas rostral verschoben und versorgen die dorso-ventrale Muskulatur.

Es ist bekannt, daß die Arthropoden meist über gemischte (sensibel-motorisch) Nerven verfügen. Dieser Sachverhalt kann auch für die Nerven von *O. moubata* bestätigt werden. Eine Abweichung von diesen Tatsachen bilden die Nerven N 2, N 4, N 6. Fast alle diese Nerven durchlaufenden Fasern sind Axone, welche aus einem Zentrum im ZNS entspringen und deren Dendriten bilden sehr häufig Synapsen in den interganglionären sensiblen Konnektiven des Neuropilems. Diese an Methylenblau-Totalpräparaten festgestellten Tatsachen lassen den Schluß zu, daß die Nerven N 2, N 4, N 6 überwiegend motorischen Charakter aufweisen. Es ist zu erwarten, daß auch afferente sensible Fasern vorhanden sind, die dem ZNS Reize aus der dorso-ventralen Muskulatur zuführen, wie dies RICHARD (1952) für Termiten angibt. Bei unsrern Untersuchungen konnte aber in keinem Fall ein sensibles Element eindeutig als solches festgestellt werden. Für die Araneiden erwähnen BULLOCK & HORRIDGE (1965) ebenfalls mehrere abgehende Nerven pro Beinganglion. TSVILENEVA (1964) beschreibt für Schildzecken jedoch nur abgehende Beinnerven. Für Zecken sind unseres Wissens diese zusätzlichen Nerven noch nie erwähnt worden.

Die beiden opisthosomialen Nerven (N 8, N 9) verlassen das Abdominalganglion in einer gemeinsamen kurzen Wurzel am caudalen Pol des Bauchmarkes. Unmittelbar nach dem Austritt teilen sie sich auf in N 8 und N 9. Diese bilden im abdominalen Teil zahlreiche Verzweigungen und innervieren hauptsächlich die abdominale Muskulatur, den Darm, den Geschlechtsapparat und die Stigmen. Die beiden N 8 geben je einen Nervenast ab, welche das Haemocoel rostral durchqueren und die Coxalorgane innervieren.

Gehirn. Der vorderste dorsale Teil des Gehirns wird vom Protocerebrum, welches in stark reduzierter Ausbildung in Erscheinung tritt, eingenommen. Etwas mehr caudal und seitwärts davon liegen die Chelicerenganglien mit ihren Nerven (Ch), welche direkt zu den Cheliceren und deren Muskulatur ziehen. Noch mehr caudal und latero-ventral verschoben sind die Pedipalpenganglien mit ihren Nerven. Diese teilen sich sehr früh in einen ventralen (Abb. 2, Pp v) und dorsalen Ast Pp d). Der ventrale innerviert die Pedipalpen. Der dorsale spaltet sich etwas später wiederum auf und versorgt die Pharynxmuskulatur (ROBINSON & DAVIDSON, 1913). Der unpaare ventrale Nerv (N vu) ent-

springt der Stomodealbrücke, welche sich zwischen den Chelicerenganglien, rostral des einmündenden Oesophages befindet. Er verläuft parallel mit dem Pharynx zum Hypostom und der Pharyngealmuskulatur.

Die Cheliceren- und Pedipalpenganglien sind, verglichen mit andern Arthropoden, dorsalwärts und nach vorne verschoben.

Die Anlagen aller Nerven finden sich bereits bei den Larven.

IV. Innere Struktur

Nervöse Elemente

Die einzelnen Elemente, aus denen das Zentralnervensystem zusammengesetzt ist, sind verschieden in bezug auf Größe und Funktion. Die folgende Einteilung in drei Zelltypen wurde vorgenommen, wie sie HECKER (1966) für *Bellicositermes bellicosus* vorgeschlagen hat. Eine differenziertere Einteilung, die MEIER (1967) bei Spinnen verwendet hat, kann für *O. moubata* nicht übernommen werden, da sich vor allem Schalt- und Verbindungsneurone ihrem Bau nach nicht unterscheiden lassen; es können somit die folgenden Nervenzellen unterschieden werden:

- Assoziationsneurone oder Schaltneurone,
- motorische Neurone oder Motoneurone,
- neurosekretorische Zellen.

Diese Zellen entwickeln sich aus Neuroblasten ektodermalen Ursprungs.

Neurone. Die Zellkörper der Neurone umgeben im praeesophagealen Teil das Neuropilem vollständig. Im postoesophagealen Teil sind sie stets peripher ventral und lateral angeordnet, direkt unter dem Neuropilemm. Sie liegen eng aneinander (Abb. 11), bilden so eine Rinde oder Kalotte und senden ihre Fortsätze einzeln in die Fasermasse. Im Gegensatz zu den meisten Arthropoden sind nur sehr wenige Neurone zu typischen Globuligruppen vereinigt (Abb. 8). Im ZNS sind nur Motoneurone und Assoziationsneurone vorhanden. Wie bei den andern Arthropoden liegen die sensiblen Zellkörper peripher, und nur deren Axone treten als afferente Fasern in das ZNS ein. Hier bilden sie das sensible Neuropilem. Alle Neurone sind unipolar. Sie verfügen über einen Zellfortsatz, der sich in Axon (efferent) und Dendriten (afferent) aufteilt. Der Zellkörper besteht aus einem Kern, mit einem oder mehreren Nucleoli und umgebendem Plasma. Kerngröße, Chromatingerüst und Plasmaanteil variieren innerhalb der einzelnen Neuronentypen stark.

Assoziationsneurone. Die assoziativen Neurone schwanken in ihrer Größe zwischen 8–12 μ . Die Globulizellen (s. S. 23) der 1. Beinpaare

erreichen sogar nur $6\text{--}8 \mu$. Es sind im allgemeinen Zellen mit chromatinreichem Kern und wenig Cytoplasma.

Motoneurone. Sie sind erheblich größer, $12\text{--}16 \mu$ im postoesophagealen Teil und im Bereich der Abdominalganglien weisen sie Maße von $27\text{--}35 \mu$ auf. Der Kern zeigt ein lockeres Chromatingerüst mit einem Nucleolus. Der Cytoplasmaanteil ist groß. TSVILENEVA (1964) schreibt in ihrer Arbeit, daß sie im postoesophagealen Teil des ZNS der Ixodidae keine reinen Assoziationsneurone nachweisen konnte. Für das ZNS von *O. moubata* kann diese Feststellung mit Ausnahme der Globulizellen des 1. Beinpaars (s. S. 23) bestätigt werden. Wie bei den Ixodidae finden sich auch bei *O. moubata* im postoesophagealen Teil an Stelle von reinen Schaltneuronen Motoneurone mit langen und sehr reich verzweigten Dendriten. Diese Dendriten stehen mit mehreren sensiblen Schaltstellen des Bauchmarkes in Verbindung. Sie können sich auch an Synapsen anderer Ganglien des Bauchmarks (Opisthosomialganglion, Gehbeinganglien) beteiligen. Die aufgenommenen Reize führen sie durch ihr eigenes Axon dem Erfolgsorgan zu. Infolgedessen sind es Motoneurone. Aber ihre reich entwickelten Dendriten können offenbar mehrere Impulse von verschiedenen Orten aufnehmen – also Impulse sammeln. Aus diesen Gründen gebraucht TSVILENEVA (1964) für diese Zellen den Ausdruck «association-motor neuron», den wir auch in dieser Arbeit verwenden werden. Das Vorhandensein solcher Neurone ermöglicht somit bei den Argasiden den einfachst möglichen Reflexbogen aus zwei Elementen: sensibles Neuron – motorisches Neuron. Diese Anordnung ist wesentlich einfacher als diejenige der Insekten, welche einen dreigliedrigen Reflexbogen aufweisen: sensibles Neuron – assoziatives Neuron – motorisches Neuron.

Der praeoesophageale Teil, das Gehirn, verfügt nebst Motoneuronen über eine große Zahl von Schaltneuronen, welche Impulse koordinieren, an andere Schaltneurone umleiten oder in den postoesophagealen Teil ableiten. Die einzelnen Sinnes- und Schaltzentren werden später noch behandelt.

Neurosekretorische Zellen. Sie gehören zu den größten Zellen des ZNS. In aktiv sekretierendem Zustand messen sie $25\text{--}40 \mu$, verfügen über einen Kern mit locker strukturiertem Plasma und meist zwei Nucleoli (Abb. 5). Mit der Verteilung der neurosekretorischen Zellen werden wir uns in einem folgenden Kapitel auseinandersetzen.

Nicht nervöse Elemente

Tracheen. Das gesamte Synganglion liegt in einem körbchenartigen dichten Geflecht von Tracheen. Die dem Ektoderm entstammenden Tracheen dringen in großer Menge in das Organ ein, verästeln sich

vielfältig und sorgen für Sauerstoffzufuhr (Abb. 6). Ihre Chitinstruktur übernimmt auch eine festigende, das Organ stützende Rolle.

Gliazellen. Die nicht reizleitenden Gliazellen sind im ganzen ZNS verteilt. Sie liegen zwischen den Neuronen, und man findet sie sogar zwischen den Axonen der peripheren Nervenbahnen. Die Aufteilung in verschiedene Typen, wie sie bei den Wirbeltieren vorkommt und die LEGENDRE (1959) z. B. auch bei den Arachniden nachgewiesen hat, kann bei *O. moubata* nicht bestätigt werden. Je nach ihrer Lage in den Nerven, der Fasermasse oder in den Neuronenkalotten weisen die Gliakerne verschiedene Formen auf. Unterschiede in Struktur oder Größe der Kerne sind nicht festzustellen. Demnach scheinen die Gliazellen bei *O. moubata* morphologische Abwandlungen eines einzigen Grundtyps darzustellen.

Neurilemm. Das Neurilemm ist mesodermales, dünnes Hüllgewebe, welches dem gesamten ZNS und den Nerven eng anliegt. Nach SCHARRER (1939) besteht es aus einer Perineuriumzellschicht. Diese Zellen bilden nach außen eine feinfaserige Neurallamelle. Bei *O. moubata* findet sich im Larvenstadium und in den beiden ersten Nymphenstadien diese Perineuriumzellage, die dann bei späteren Stadien die Neurallamelle als ganz feine Schicht absondert. Aus dem Perineurium abgeleitete interganglionäre Epithelien, wie sie MEIER (1967) für die Araneiden beschreibt, können bei *O. moubata* in keinem Stadium nachgewiesen werden.

Verschiedene Autoren untersuchten die physiologische Bedeutung des Neurilemm von Symphylen, Paupoden und Crustaceen. Es wird ihm eine Rolle beim Austausch von Neurosekreten und als Stoffwechsel schranke zugeschrieben. J. STEOPOE & F. DORNESCO (1935) messen diesem Hüllgewebe, besonders in dessen dorsalen Bereichen bei Insekten eine besondere physiologische Vermittler-Rolle zu. Dem ZNS der Zecken wird durch die zu einem dorsalen Blutsinus erweiterte Aorta stets nährstoffreiches Blut zugeführt. Die vorliegenden anatomischen Verhältnisse erlauben uns, anzunehmen, daß die dorsalen Bezirke des Neurilemm auch bei Zecken in besonderem Maße dem Stoffwechselkreislauf des ZNS dienen. Die intensive Nährstoffversorgung wird durch reichliche Sauerstoffzufuhr eines fein verästelten Tracheennetzes ergänzt. Dadurch ist die Funktion des ZNS, eines Organs mit beträchtlicher physiologischer Leistung, gesichert.

Das Neuropilem

a) Morphologische Situation

Wir beginnen mit der Beschreibung des ZNS der Imago. Grundsätzlich sind alle Nervenelemente des Neuropilems bilateral vorhanden.

Die Untersuchung der Struktur der Fasermasse wird durch die kompakte Lagerung der Ganglien erschwert. Der Zusammenschluß wird bis ins Extreme vorgetrieben (Abb. 7). Beim Vergleich der Verhältnisse mit andern Arthropoden stellen wir fest, daß Oberschlundganglion, Unterschlundganglion, Thorakalganglien und die Bauchganglienkette, also der den ganzen Körper versorgende Nervenapparat bei *O. moubata* zu einer einzigen Masse zusammengefaßt wird. Die Zecken führen im Vergleich zu den meisten anderen Arthropoden ein wenig aktives, sozusagen verhaltenes Dasein. Sie bewegen sich sehr wenig, warten in vielen Fällen auf den Wirt anstelle ihn aufzusuchen; sie nehmen während Monaten keine Nahrung auf, suchen ihre Geschlechtspartner häufig nicht aktiv auf, sondern finden sie auf dem Wirt. Eine solche Vereinfachung der biologischen Bedürfnisse läßt auch einen weniger differenzierten Bau des ZNS, des Steuerorgans dieser Lebensäußerungen erwarten, was auch in der Tat der Fall ist.

Das Protocerebrum ist sehr schwach strukturiert und weicht vom allgemeinen Muster eines Cheliceraten ZNS beträchtlich ab. Ein Zentralkörper fehlt, ebenso die corpora pedunculata mit ihren Globuli. Augenlose Formen zeigen weder optische Ganglien noch Rudimente davon. Es treten lediglich verschiedene besonders dichte Neuropilemstrukturen auf, die protocerebralen Nuclei, welche als übergeordnete und koordinierende Zentren funktionieren. Das Protocerebrum steht mit den Cheliceren- und Pedipalpenganglien in Verbindung. Im Gegensatz zu *Dermacentor pictus* ist das Protocerebrum bei *O. moubata* paarig angelegt. Diese doppelte Anlage wird auch für *Argas persicus* von ROBINSON & DAVIDSON (1913) beschrieben. Cheliceren- und Pedipalpenganglien sind cephalisiert, weisen aber noch deutliche Verbindungen mit dem postoesophagealen Teil auf. Die Chelicerenganglien sind in ihrem vorderen ventralen Abschnitt an das Protocerebrum angelegt und der hintere Teil ist mit den Pedipalpenganglien verbunden. Die Querverbindung der Chelicerenganglien liegt praeesophageal. Die Pedipalpenganglien werden in ihrem hinteren Abschnitt durch den Durchtritt des Oesophags getrennt. Von hier laufen viele sensible und motorische Verbindungen in das Bauchmark aus. Diese Ganglien sind aber auch mit den Chelicerenganglien in Verbindung. Sie bilden eine postoesophageale Kommissur, welche sich unmittelbar hinter dem Oesophag zu einem kleinen synaptischen Zentrum verdichtet.

Im Bauchmark fallen sofort große Glomeruli und die ihnen entsprechenden Globulizellen bei den Beinganglien I beidseitig des Oesophages auf. Diese Gebilde sind den Antennenglomeruli der Insekten sehr ähnlich (Abb. 8). YOFFE (1963) hat den Verlauf der Kommissuren und Konnektive für das ZNS von *Dermacentor pictus* beschrieben. Bei *O. moubata* zeigen sich dieselben Verhältnisse. Deshalb rekapitulieren wir nur kurz diese übereinstimmenden Punkte.

Die Kommissuren und Konnektive des Neuropilems sind dorsoventral in fünf horizontalen Ebenen angeordnet (Abb. 9).

Die erste Ebene setzt sich aus sieben deutlich in Erscheinung treten den Kommissuren zusammen, deren erste praeesophageal liegt und einen nach hinten geöffneten Bogen bildet. Die restlichen sechs liegen postoesophageal. Kommissuren 3, 4, 5 sind gerade, während 2 und 6 bogenförmig ausgebildet sind. Die siebente stellt einen nach hinten geöffneten Bogen dar. Die erste, praeesophageale Kommissur ist durch Längsfasern mit den Kommissuren 2–6 verbunden. Die mittleren Kommissuren sind eingeschlossen von zwei Doppelschlaufen, welche sich aus den Kommissuren 2 und 6 und einem lateral liegenden Paar von Längsverbindungen zusammensetzt.

Die zweite Ebene zeichnet sich vor allem durch konnektive Elemente aus. Dicke Faserbündel ziehen von dem Abdominalganglion nach vorn und sind durch eine Kommissur rund um den Oesophag miteinander verbunden. Von dieser Kommissur gehen Fasern zu den Chelicерenganglien ab. Das innere Faserbündel mündet dorsal in das Abdominalganglion, während das andere dem ventralen Abschnitt entspringt. Dieser konnektive Faserkomplex entlässt zusätzlich auch Fasern zu den Pedipalpen- und Gehbeinganglien.

In der dritten Ebene finden wir einen auffallend dichten Faserring, welcher Faserzüge zu den Beinganglien und den Pedipalpenganglien entsendet. Im Zentrum dieses Ringes findet sich ein zweiter, kleinerer, dessen Fasern ebenfalls radiär wegziehen.

Die vierte Ebene zeigt ein zentrales, kurzes, dickes Konnektiv, welches Fasern zu den Beinganglien abgibt und durch eine nicht durchgehende Gliawand getrennt wird. Dorsal davon liegt ein Konnektivpaar, welches sich in der Mediane berührt und anschließend zu den ventralen Nuclei des Hirnes führt.

Die ventral gelegene fünfte Ebene zeigt 3 Konnektivpaare, deren innerstes den Glomeruli des Beinpaars I entspringt und 3 Kommissuren, welche die Gehbeinganglien 2–4 verbinden.

b) Funktionelle Darstellung

Die Technik, die angewendet wurde, um diese Strukturen abzuklären, hat sich gut bewährt. Einerseits erhielten wir aus vielen Hunderten von verschiedenen gefärbten histologischen Schnitten eine gute Übersicht der Faserverläufe im Neuropilem, andererseits erlaubte uns die Methode mit Totalpräparaten von gefärbten Synganglien (Methylenblau) eine weitgehende funktionelle Erklärung, da sich die Neurone gut sichtbar anfärben und man die Axone und Dendriten auf ihrem Weg durch das Organ verfolgen kann. Die folgende funktionelle Darstellung stützt sich auf die vorangegangene morphologische Beschreibung.

Afferentes System

Bauchmark. Die von der Peripherie in das Synganglion einfallenden Fasern bilden hier ein dichtes, kompliziertes Geflecht (Abb. 10). Im Bauchmark zweigen unmittelbar nach dem Eintritt einige Fasern ab und bilden bei jeder Nerven-Wurzel einen Nucleus (Abb. 12 S). Der Rest der Fasern verläuft gegen die Mediane, steigt transversal ab und bildet dort ein dichtes U-förmiges Geflecht. Dieser erste Bogen liegt stark ventral. Aufsteigend dorsal und etwas weiter gespannt besteht ein zweiter Bogen. Ein dritter größerer Bogen, ebenfalls aus sensiblen Fasern gebildet, findet sich dorsal über dem zweiten. Das caudale Ende des ersten innersten Bogens wird von den ventralen Elementen des Abdominalganglions gebildet. Dieses liegt stark dorsal und füllt einen beträchtlichen Raum am caudalen Ende des Synganglions aus. Es keilt sich sogar, spitz nach vorn auslaufend, zwischen die Ganglien der Beine III und IV ein. Die vier in zwei Wurzeln gemeinsam einlaufenden Abdominalnerven (N 8, N 9) beteiligen sich am ersten Ring mit je einem Axonbündel. Die restlichen Faserelemente dieser Nerven treffen sich, bogenförmig gegen die Mediane laufend, und bilden hier einen beachtlichen abdominalen Kern.

Von den einlaufenden Fasern des 1. Beinpaars (N 1) zweigt ein Bündel ab und formt nahe beim Oesophag, ventral, vor dem ersten Ring typische Glomeruli (Gl). Die Ähnlichkeit mit den Antennenglomeruli der Insekten ist unübersehbar, und man kann diesem Zentrum olfaktorischen Charakter zuschreiben, um so mehr als sich im Tarsalglied des ersten Beinpaars das Haller'sche Organ befindet (Abb. 12). Die Zecken brauchen dieses Beinpaar sowohl zum Schreiten als auch zum Aufnehmen von olfaktorischen Reizen. Die Bewegung dieser beiden Extremitäten unterscheidet sich wesentlich von derjenigen der übrigen Beinpaare. Sie ist kein eigentliches Schreiten, sondern ein rudern-des Vorwärtsschieben.

Die Pedipalpen ergänzen im übrigen funktionell die den Zecken fehlenden Antennen. Es sind sehr differenzierte mit vielen verschiedenen Sensorien versehene Extremitäten, die zusammen mit den Hallerschen Organen und den über den ganzen Körper verteilten Hautsensillen das sensitive, reizaufnehmende System bilden.

Gehirn. Obschon die Pedipalpenganglien (Pp) praeoesophageal liegen, versorgen die sie durchlaufenden sensiblen Fasern auch den postoesophagealen Teil: sie münden in den ersten Ring, in die Glomeruli und in den Raum zwischen Oesophag und erstem innerem Ring aus (Abb. 12). Zudem bedienen sensible Fasern aus diesem Ganglion auch die ventral unmittelbar praeoesophageal liegende Stomodealbrücke. Die Stomodealbrücke ist aber zur Hauptsache aus Fasern der Cheliceren-ganglien gebildet.

Diese Grundkonzeption des sensiblen Neuropilems scheint für die Superfamilie Ixodoidea gültig zu sein. TSVILENEVA (1964) gibt nämlich entsprechende Beschreibungen für *Boophilus calcaratus*, *Hyalomma anatomicum* und *Hyalomma detritum*. Wir können sie bestätigen für *O. moubata*, *O. savignyi* und *O. tartakowskyi*.

Efferentes System

Bauchmark. Im Gegensatz zu den Ixodidae finden wir bei *O. moubata* zwei Nerven für die Beinganglien II, III, IV (Abb. 2, 13, 14). An dem lateralen Rand des Ganglions tritt ein massiver Nerv ein, der wie beschrieben sensible Fasern ins Neuropilem einführt (vgl. Abb. 12 S und Abb. 13 Z). Im Nucleus der Ganglien bilden motorische Neurone (Z) mit diesen Fasern Synapsen. Sie übernehmen die eintreffenden Reize direkt, ohne ein dazwischengeschaltetes anderes Element. Der Reflexbogen aus zwei Elementen ist geschlossen. Diese direkte Impulsumkehr lässt sich an Methylenblau-Totalpräparaten gut beobachten. Die Kerne der motorischen Elemente liegen in der Kernkalotte des entsprechenden Beinganglions. Der zweite, viel dünnere Nerv verlässt das Beinganglion mehr dorsal. Er rekrutiert sich aus Assoziationsmotoneuronen (R) der ventralen Kernkalotte. Diese senden ihren Axon-«Stiel», den verlängerten Zelleib, senkrecht aufwärts durch das Neuropilem. Im dorsalen Neuropilem drehen sie sich auf die entgegengesetzte Seite ab. Ihre Dendriten übernehmen Reize aus dem ersten Ring. Dann bündeln sich die einzelnen Axone zu einem Faserstrang, welcher seitwärts zwischen den Kernen der Beinganglien durchzieht und als kleiner Nerv aus dem ZNS austritt. Dieser durchquert das Haemocoel parallel zu den Gehbeinnerven und versorgt die dorso-ventrale Körpermuskulatur. Weil diese Neurone die Mediane mit ihrem langen «Stiel» kreuzen, täuschen sie auf histologischen Schnitten Kommissuren vor. Sie verbinden jedoch keine Zentren, sondern haben nur ihre Zellkörper auf der entgegengesetzten Seite ihres Faseraustrittes.

Im Bauchmark finden sich weiterhin Verbindungen mit andern gleichseitigen (S) und gegenseitigen (T) Beinnuclei. Assoziations-Motoneurone verbinden einen, zwei oder alle drei sensiblen Ringe mit einem oder mehreren Gehbeinganglien und verlassen dann das ZNS durch Gehbeinnerven (V, U, N, W). Es konnten auch assoziative Motoneurone gefunden werden, welche aus einem Gehbeinganglion einen langen Dendriten zur Stomodealbrücke abgeben, das Axon aber durch den Nerv ihres Ganglions zum Erfolgsorgan schicken (Abb. 18). Auf der Höhe des III. und IV. Beinpaars liegt dorso-lateral eine Anzahl von assoziativen Motoneuronen (P) (Abb. 13), welche grobe Fasern bilden, die hufeisenförmig die Ganglien II, III, IV der einen mit denjenigen der anderen Seite verbinden. Ihre Dendriten verstülpeln sich in den Nuclei

der Gehbeinganglien. Es dürfte sich hier um ein System handeln, das für die Links-rechts-Bewegungskoordination verantwortlich ist und der Zecke ein Gleichschalten der Beinbewegungen erlaubt.

Die Abdominalganglien sind auf vielfältige Weise mit dem sensiblen Nervengeflecht verbunden. In den Nuclei finden sich Motoneurone. Es sind aber auch viele Verbindungen (Y) mit den drei sensiblen Ringen zu beobachten, und die Gehbeinganglien werden durch lange Dendriten der entsprechenden Neurone mit dem Abdominalkomplex assoziiert (X).

Gehirn. Der praeoesophageale Teil, das Gehirn von *O. moubata*, ist das übergeordnete Schalt- und Koordinationszentrum (Abb. 15). Im Protocerebrum finden sich neun Nuclei, Zentren mit besonders dichten Neuropilemstrukturen, die vor allem durch eine Ansammlung von Synapsen gebildet sind. Ventral liegt ein Paar großer, ventraler Nuclei (E 1, E 2). Diese sind mit den dorsalen Nuclei verbunden und nehmen auch Reize aus den Pedipalpenganglien auf. Ihre gegenseitige Verbindung ist durch eine starke postoesophageale Kommissur gewährleistet. Die übrigen sieben Nuclei liegen dorsal. Seitlich des Oesophages liegt das erste Paar (D 1, D 2). Nucleus D 1 ist durch eine große Zahl von Neuronen mit dem Zentrum C, B 1, A 1 assoziiert. Einige dieser Neuronen bilden Kollateralen (Abb. 16) und verbinden D 1 mit den entsprechenden Zentren der gegenüberliegenden Seite. Es sind auch Assoziationen von E 1, E 2 zu D 1 vorhanden. Zentral und dorsal des Oesophages liegt der unpaare Nucleus C. Er ist flach, langgestreckt. Dieses Schaltzentrum steht mit zahlreichen Stellen in Verbindung. Reize aus den Nuclei, der Stomodealbrücke, den Cheliceren- und Pedipalpenganglien werden hier koordiniert und ausgewertet. Die vielen Verbindungen mit den verschiedensten Zentren lassen vermuten, daß dieser Nucleus C besondere Koordinationsaufgaben zu erfüllen hat. Dorsal vom Nucleus C liegt ein weiteres Nucleuspaar (B 1, B 2). Diese Schaltstellen sind durch eine gut sichtbare Kommissur miteinander verbunden. Ferner senden sie Fasermassen zu den übrigen Nuclei und in das Bauchmark (Abb. 17). Bei augentragenden Zecken liegen die optischen Ganglien dorsal von B 1, B 2 (TSVILENEVA, 1964). *O. moubata* bildet keine Augen aus. Im Protocerebrum finden sich keine optischen Ganglien, sondern nur zwei zusätzliche stark mit protocerebralem Neuropilem verschmolzene Nuclei (A 1, A 2). Diese treten mit den Nuclei B 1, B 2, C, D 1, D 2, E 1, E 2 und mit der Stomodealbrücke in vielfältige Verbindung.

Eine genaue funktionelle Beurteilung der Nuclei A 1, A 2 wie auch der übrigen protocerebralen Nuclei, ist unmöglich. Wir können lediglich feststellen: Es handelt sich um dicke aus vielen Synapsen bestehende Faserkerne. Diese Kerne sind durch Schaltneurone gegenseitig assoziiert. Es werden in diesem System offenbar Impulse empfangen, koordiniert, abgeschwächt, verstärkt und weitergegeben.

Die Stomodealbrücke (Abb. 18 St) verkörpert ein wichtiges Schaltzentrum, in das von allen Seiten Reize eintreffen. Sie liegt unmittelbar vor dem Oesophag und wird hauptsächlich aus Fasern des Chelicerenganglions gebildet. Ihr entspringt der unpaare, ventrale Nerv (N vu). HANSTROEM (1928) erwähnt diesen Nerv auch für andere Chelicerata. Nebst den Reizen von den Chelicerenganglien laufen auch Informationen von den Pedipalpen ein. Ferner sind reiche Assoziationen zu allen protocerebralen und postoesophagealen Nuclei (IV) vorhanden. Die Stomodealbrücke ist ein hochdifferenziertes Zentrum, das vielerlei Reize sammelt, austauscht und koordiniert. Die Cheliceren- und Pedipalpenganglien sind wie die Gehbeinganglien aufgebaut und bilden eigene Nuclei an ihrer Nervenwurzel; diese stehen durch Schaltneurone (I), deren Reize durch Motoneurone (II) abgenommen werden, miteinander in Verbindung. Es sind auch zahlreiche reizleitende Fasern zu den postoesophagealen Zentren ausgebildet (III). AESCHLIMANN (1958) hat gezeigt, daß diese beiden Ganglien postoesophageal angelegt werden und erst im Laufe der Embryogenese in den praeesophagealen Teil einwandern. Hier bilden sie sekundäre Verbindungen zum Protocerebrum, ohne aber die primären zum caudalen Teil zu verlieren. Im Gehirn werden die synaptischen Zentren in mannigfacher Weise durch rein assoziative Neurone miteinander verbunden. Verbindungen zwischen Gehirn und Bauchmark bestehen aus Axonen von Schaltneuronen (IV), die koordinierte Reize aus dem Gehirn ins Bauchmark bringen. Es können aber auch Assoziations-Motoneurone aus dem Bauchmark mit ihren langen Dendriten Reize von den entsprechenden Zentren abnehmen und mit dem Axon der Peripherie zuleiten (III).

Die neurosekretorische Situation im ZNS

Die verschiedenen Ganglien des ZNS von *O. moubata* sind mit neurosekretorischen Zellen ausgerüstet. Die neurosekretorischen Zellen können mit spezifischen Färbemethoden wie Paraldehyd-Fuchsin (PF) und Chromalaun-Hämotoxylin-Phloxin (CHP) nachgewiesen werden (Abb. 20). Um den Nachweis der Neurosekretion sicherzustellen, sind nach BULLOCK & HORRIDGE (1965) folgende Punkte beachtet worden:

1. Das Auftreten (oder Vorhandensein) spezifisch anfärbbaren Zellinhaltes.
2. Änderungen in Beschaffenheit oder Menge des neurosekretorischen Materials sollten mit jahreszeitlichen Schwankungen oder mit einem speziellen physiologischen Zustand in Beziehung gebracht werden können.

3. Wenn das als neurosekretorisch angesprochene Material mengenmäßig und örtlich mit dem Auftreten hormonaler Effekte, Reize oder Wirkungen in Einklang gebracht werden kann, so darf die Interpretation als gesichert gelten.

JOHANNSON (1958) beschreibt bei Insekten 4 Typen neurosekretorischer Zellen (A, B, C, D); GOUIN (1965) bestätigt nur die A- und B-Typen und kann den C- und D-Zellen keine sichere Neurosekretion zuordnen. LEGENDRE (1965) unterscheidet bei Araneiden zwei (A+B) Zelltypen. *O. moubata* zeigt ebenfalls zwei Zelltypen (A+B).

A-Zellen: sie färben sich mit PF purpurfarben und mit CHP tiefblau bis blauschwarz.

B-Zellen: sie werden bei Anwendung von PF blaugrün und bei CHP rötlich.

Zur Abklärung der neurosekretorischen Situation im ZNS bei *O. moubata* wurde folgende Anordnung getroffen:

Von jedem Stadium sind 15 Tiere bereitgestellt worden: Täglich wurde je ein Tier seziert, wobei die Blutmahlzeit auf den dritten Tag angesetzt war. Die vor der Blutmahlzeit sezierten Tiere dienten als Kontrolle. Sie wiesen vereinzelte neurosekretorisch-aktive Zellen auf. Bei den gefütterten Tieren änderte sich jedoch diese Sachlage rasch. Die Neurosekretproduktion wird durch Nahrungsaufnahme stark angeregt. Es sind stets aktiv-sezernierende Zellen bei allen Stadien vorhanden. B-Zellen produzieren dauernd Sekret, während die A-Zellen nach Nahrungsaufnahme besonders aktiv werden und in vermehrte Tätigkeit treten. Zwei Tage nach der Blutaufnahme sind sehr viele A-Zellen aktiviert, während vom dritten Tag nach der Nahrungsaufnahme die B-Zellen vermehrte Sekretion aufweisen. Die Blutmahlzeit ist ein die Neurosekretproduktion positiv beeinflussender Faktor. Nach den Häutungen ist ein starker Rückgang des Sekretes zu erkennen. Das beweist, daß diese Vorgänge das vorhandene Sekret aufbrauchen. Die neurosekretorischen Zellen produzieren vier Tage nach der Blutmahlzeit mehr Sekret, als abfließen kann. Darauf wird die Sekretproduktion eingestellt, die noch vorhandenen Sekretmengen fließen allmählich ab. Durchschnittlich 10 Tage nach der Blutmahlzeit erfolgt Häutung oder Eiablage. Zu Beginn dieses Zeitabschnittes nimmt die Neurosekretproduktion fortlaufend zu und erreicht den Höchststand 2–4 Tage nach der Blutaufnahme (Abb. 20, 21). Die Imagines produzieren in der Regel erheblich größere Mengen als die Entwicklungsstadien. Genaue volumetrische Untersuchungen der Sekretmenge haben YOFFE (1965) und DHANDA (1967) bei Schildzecken ausgeführt. YOFFE (1965) stellte fest, daß ungefütterte Weibchen von *Dermacentor pictus* einen Anstieg von

neurosekretorischem Material in den Zellen aufweisen. Es zeigt sich hier eine von der Blutmahlzeit unabhängige, aber durch die Jahreszeit bestimmte Produktion von Sekreten. Lederzecken sind endophil (AESCHLIMANN, 1967); deshalb spielt die Blutmahlzeit bei ihnen eine zentrale Rolle, und Einflüsse der Jahreszeiten sind weniger bedeutend. DHANDA (1967) wertet die Bildung von Sekreten vor und nach der Häutung aus. Es wird nach Häutungen ein starkes Absinken des Neurosekretspiegels in den Zellen festgestellt. Da Schild- und Lederzecken verschiedene Entwicklungszyklen aufweisen, ist es schwierig, direkte Vergleiche zu ziehen. Es kann aber doch festgehalten werden, daß bei beiden Familien die Blutmahlzeit einen wesentlichen Faktor in der Produktion von Neurosekreten darstellt.

Die neurosekretorischen Zellen sind mit Ausnahme der dorso-caudalen Zellen des Abdominalganglions im ZNS in bilateral paarig angeordneten Gruppen festzustellen. Diese Gruppen treten bei *O. moubata* für alle Entwicklungsstadien immer in der gleichen Anordnung auf (Abb. 19). Sie bestehen meist aus 3–7 A-Zellen. Den B-Zellen kann kein fester Ort zugeteilt werden, sie treten bei allen untersuchten Tieren in lockerer Verteilung, etwas peripherer gelegen als die A-Zellen, aber stets in gleicher Anzahl in Erscheinung. Die folgenden Gruppen neurosekretorischer A-Zellen treten regelmäßig auf (Abb. 19):

1. Dorsale protocerebrale Gruppen
2. Dorsale chelicrale Gruppen
3. Dorso-laterale Gruppen
4. Dorso-laterale Gruppen der Pedipalpenganglien
5. Ventrale Gruppen der Pedipalpenganglien
6. Ventrale Gruppen der Stomodealbrücke
7. Ventrale oesophageale Gruppen
8. Ventro-laterale Gruppe der Beinganglien
9. Ventrale Gruppen der Abdominalganglien
10. Dorsale Gruppen der Abdominalganglien
11. Dorso-caudale Zellen

YOFFE (1965) weist bei der Schildzecke *Dermacentor pictus* und DHANDA (1967) bei *Hyalomma dromedarii* 18 verschiedene Gruppen nach. Allerdings erwähnt YOFFE (1965) ausdrücklich, daß bei *D. pictus* wahrscheinlich mehr Gruppen auftreten als bei andern Arten. Über neurosekretorische Verhältnisse bei Lederzecken liegen nur die Ermittlungen von GABE (1955) vor. Er lokalisierte ohne weitere Beschreibung vier protocerebrale Gruppen, zwei chelicrale Gruppen und verschiedene Zellen in den Gehbeinganglien der postoesophagealen Nervenmasse. Für *O. moubata* kann diese Anordnung bestätigt werden.

Bei allen Arthropoden wird das produzierte Sekret durch die Axone

der neurosekretorischen Zellen in Zonen gebracht, wo sie in engen Kontakt mit Blutgefäßen oder dem Haemocoel kommen. Dieser spezielle Komplex, gebildet aus Axonendigungen und vaskulären Strukturen, wird in der Literatur als neurohaemales Organ bezeichnet. Für Zecken wurde es erstmals bei Argasiden von GABE (1955) als außerhalb, aber dem ZNS eng anliegende «plaques paraganglionnaires» beschrieben. Die «plaques paraganglionnaires» sind funktionell identisch mit den X-Organen bei Crustaceen, den Corpora cardiaca der Insekten und den I. und II. Schneider'schen Organen der Araneiden. Die «plaques paraganglionnaires» setzen sich aus Axonendigungen zusammen, welche vor allem von neurosekretorischen Zellen des praeesophagealen Teils stammen (GABE 1955). Für *O. moubata* kann diese Feststellung bestätigt werden. Es muß aber erwähnt werden, daß bei *O. moubata* diese Organe wesentlich kleiner sind und sich auch mit selektiven Neurosekretfärbemethoden nur schwer anfärben lassen.

Die Neurosekrete scheinen in den neurohaemalen Organen gespeichert zu werden oder durch Blutzellen verteilt zu werden, denn neurosekretorische Zellen, welche ihren Inhalt über ihr Axon direkt zur Körperperipherie bringen, sind bei *O. moubata* nicht festgestellt worden.

Im praeesophagealen Teil sind die das Neurosekret ableitenden Axone gut erkennbar, lassen sich aber im äußerst dichten Geflecht des Neuropilems nicht mehr weiterverfolgen. Es können lediglich immer wieder im ventralen Abschnitt des ZNS größere Anhäufungen von anfärbbarem Neurosekret festgestellt werden. Hier verläßt das Sekret das ZNS und wird in den retrocerebralen-endocrinen Organen gespeichert oder auch durch die Blutzellen im Körper verteilt. Für den regulierten Austausch aus dem ZNS in die «plaques paraganglionnaires» wird das Neurilemm verantwortlich gemacht. Doch ist seine physiologische Bedeutung nicht restlos abgeklärt.

Im postoesophagealen Teil verlieren sich die Ausläufer der neurosekretorischen Zellen sehr rasch im Neuropilem (Abb. 21). Der Transport der Neurosekrete vollzieht sich hier wahrscheinlich wie es LEGENDRE (1959) für die Araneiden erwähnt. Die Neurosekretzellen besitzen nur kurze Fortsätze. Das aus der Zelle ausgetretene Neurosekret dürfte mit Hilfe von Zellfortsätzen anderer Zellen weiter verfrachtet werden und auf diese Art die retrocerebral-endocrinen Organe erreichen.

Um den neurosekretorischen Haushalt der Zecke genau abzuklären, drängen sich nebst den morphologischen auch neurophysiologische und histochemische Untersuchungsmethoden auf. Erst ein Erfassen aller Faktoren, die aus diesen Untersuchungen resultieren, ermöglichen eine einwandfreie funktionelle Darstellung. Es wurden bereits Versuche in dieser Hinsicht unternommen, die in einer anderen Arbeit publiziert werden sollen.

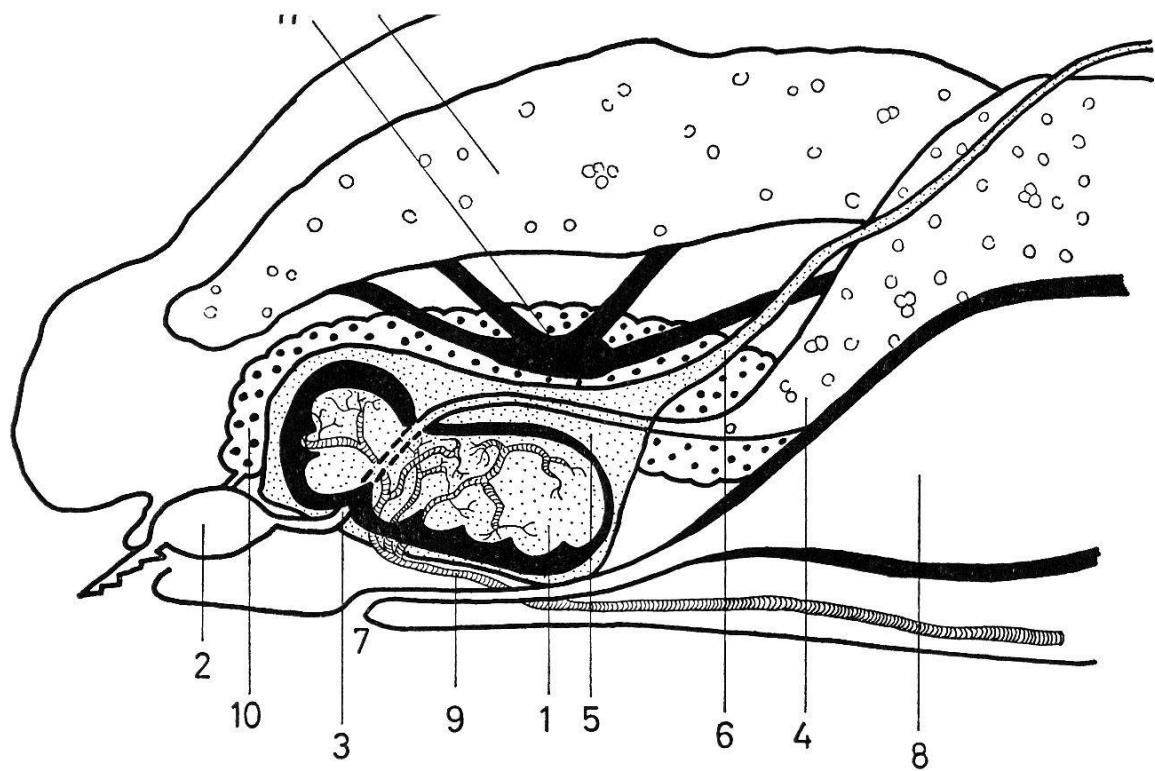


Abb. 1. Schematische Darstellung der Lage des ZNS in einer weiblichen Zecke
O. moubata

- | | | |
|-------------|----------------------|-----------------------------------|
| 1 ZNS | 5 Aortensinus | 9 Trachea ganglionaris |
| 2 Pharynx | 6 Aorta | 10 Speicheldrüse |
| 3 Oesophag | 7 Geschlechtsöffnung | 11 Endosternit mit Muskelbündeln. |
| 4 Darmlumen | 8 Uterus | |

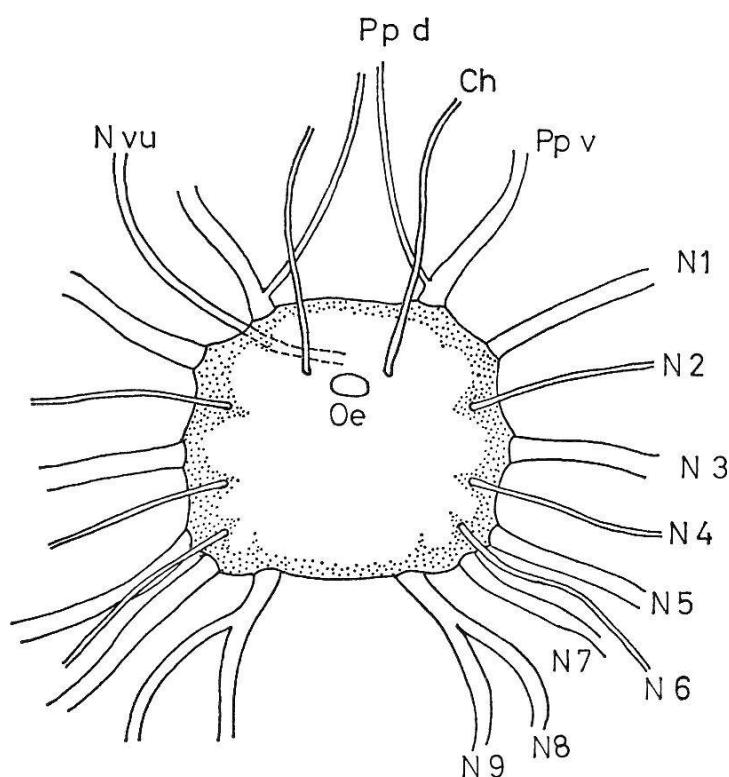


Abb. 2. Das ZNS mit seinen abgehenden Nerven.

- | | |
|--------------------|--|
| Oe | = Oesophag |
| Ch | = Nerv des Chelicerenganglions |
| Pp d | = dorsaler Ast des Pedipalpennervs |
| Pp v | = ventraler Ast des Pedipalpennervs |
| N 1, N 3, N 5, N 7 | = Nerven der Gehbeinganglien |
| N 2, N 4, N 6 | = überwiegend motorische Nerven der drei hintersten
Gehbeinganglien |
| N 8, N 9 | = Abdominalnerven in einer gemeinsamen Wurzel abgehend |
| N vu | = Unpaarer ventraler Nerv. |



Abb. 3. Dorsal über dem ZNS liegender Endosternit mit den seitlich ansetzenden Muskelbündeln. Rechts oben sind Blutkristalle aus dem Darm zu erkennen.
Thionin. Vergr. 450×.

Abb. 4. Frontalschnitt des ZNS. Zwischen den mächtigen Faserbündeln der Beinpaare treten die dünnen Fasern der Nerven N 2, N 4, N 6 deutlich in Erscheinung.
Thionin. Vergr. 250×.

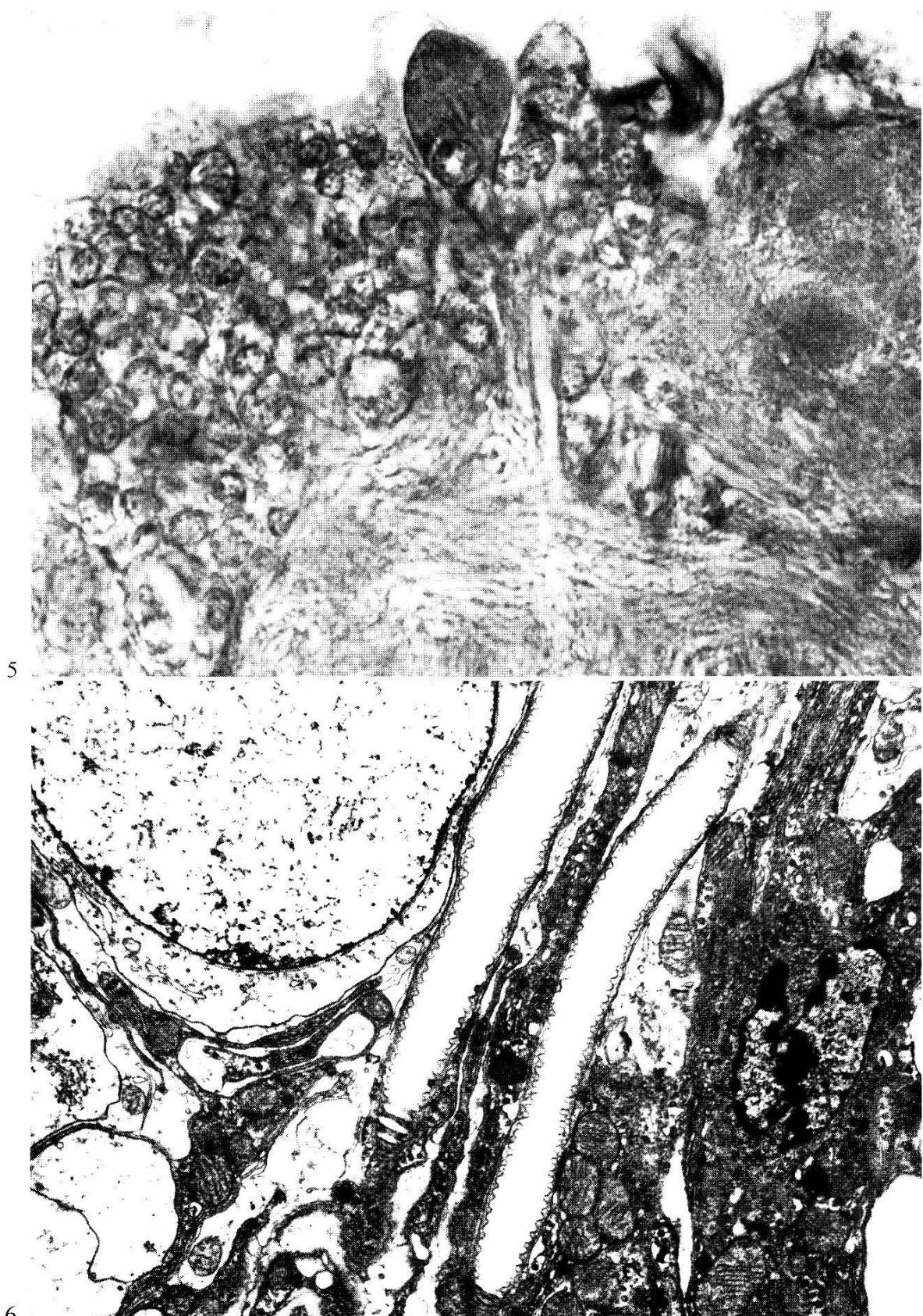
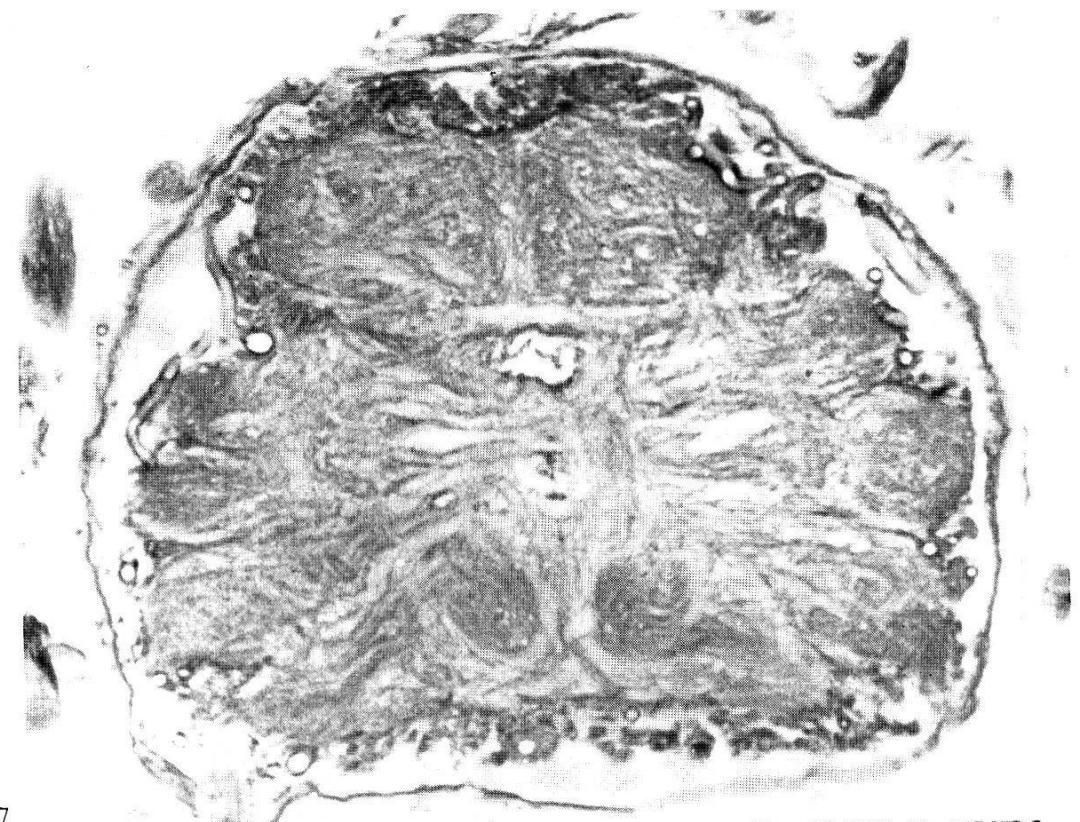
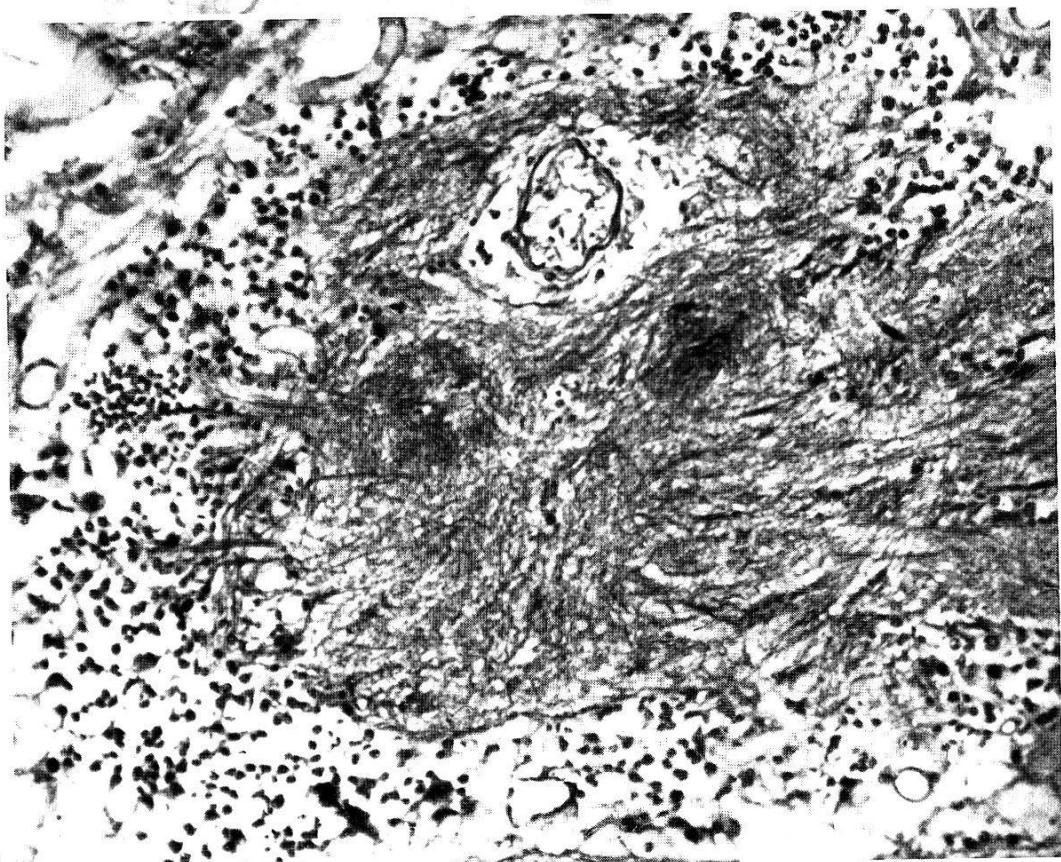


Abb. 5. Neurosekretzelle des Typus B aus dem Gehirn. Paraldehyd-Fuchsin. Vergr. 1680 \times .

Abb. 6. Elektronenmikroskopische Aufnahme von Tracheolen zwischen den Neuronen der Kernkalotte; links oben ist der Kern eines Neurons, rechts außen derjenige einer Tracheenzelle zu erkennen. Vergr. 44 000 \times .



7



8

Abb. 7. Frontalansicht ZNS. Die Ganglien sind kompakt gelagert. Das dichte Tracheennetz tritt deutlich in Erscheinung. In der Mitte ist der quergeschnittene Oesophag zu erkennen, der den Gehirnteil vom Bauchmark trennt. Links unten der abgehende Beinnerv IV. Delafield. Vergr. 200×.

Abb. 8. Olfaktorische Glomeruli des Beinpaars I im Neuropilem. In der Kernkalotte lassen sich die dazugehörenden kleinen Globulizellen erkennen. Silberimprägnation. Vergr. 310×.

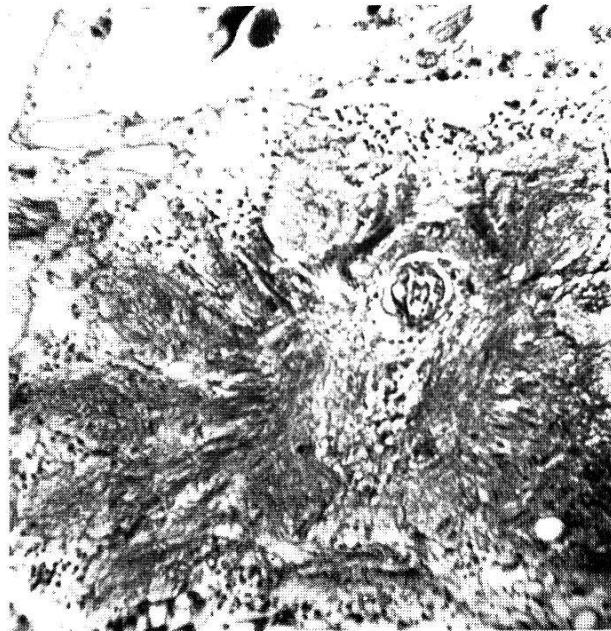
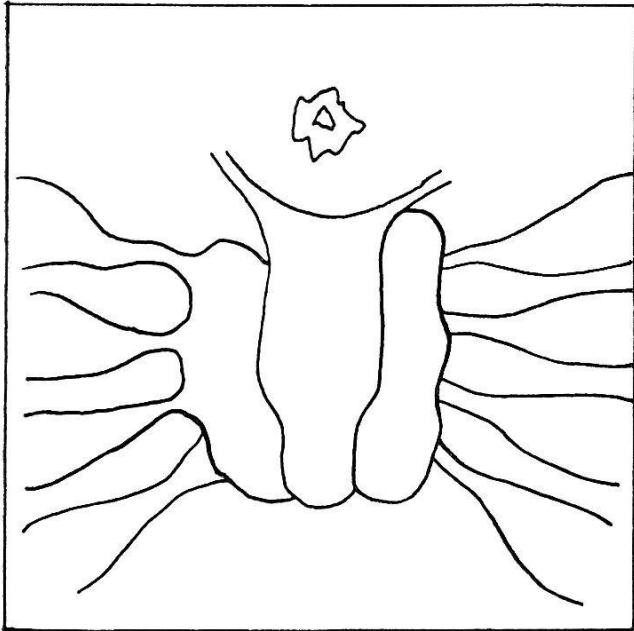
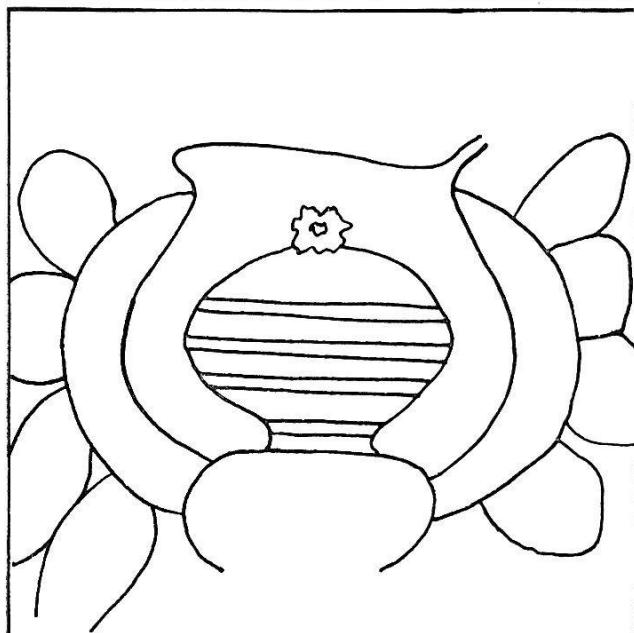
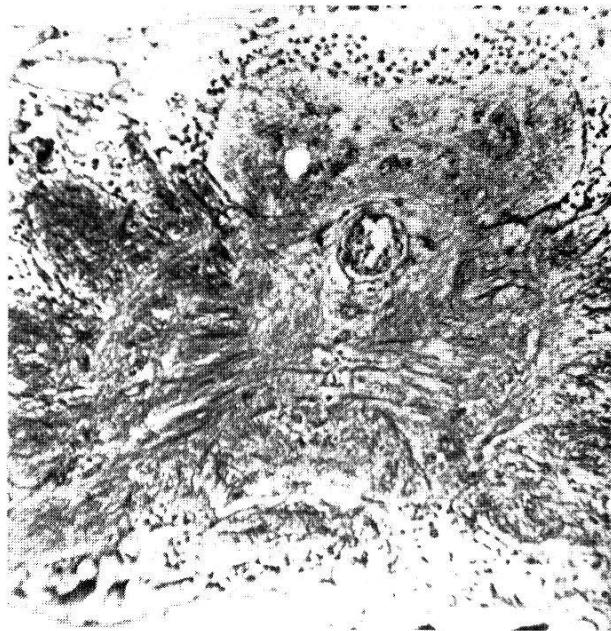
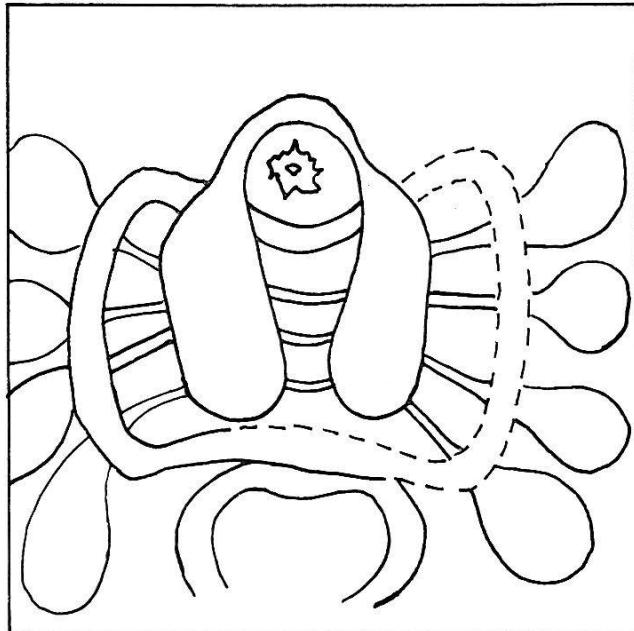
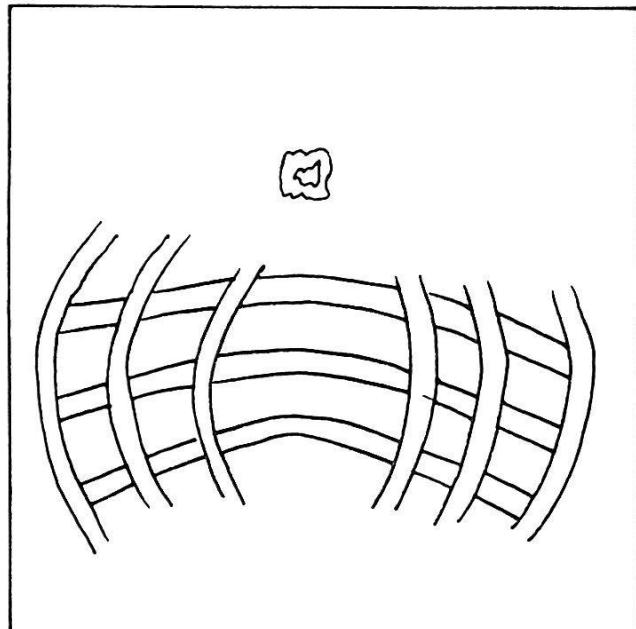
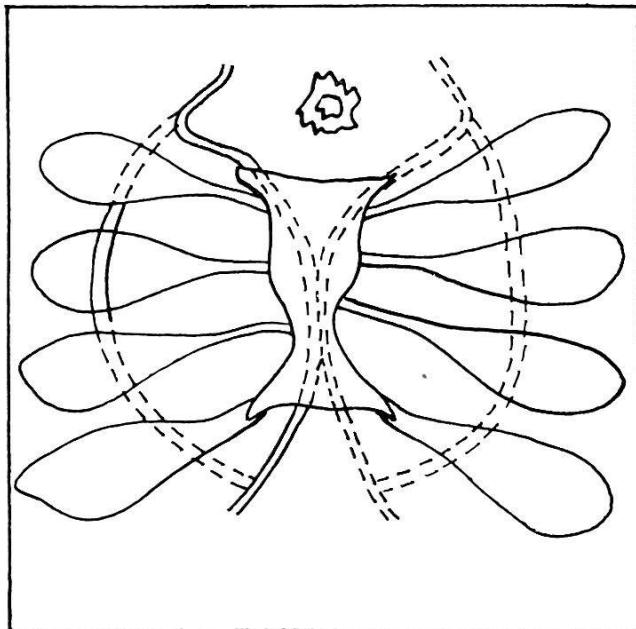


Abb. 9



5

Abb. 9. Die Kommissuren und Konnektive des ZNS. Die im Schnitt nicht vorhandenen Faserzüge sind in den Schemata durch unterbrochene Linien ergänzt.
1-5 die dorso-ventral aufgegliederten 5 Etagen (siehe Text). Silberimprägnation.
Photos Vergr. 250×.

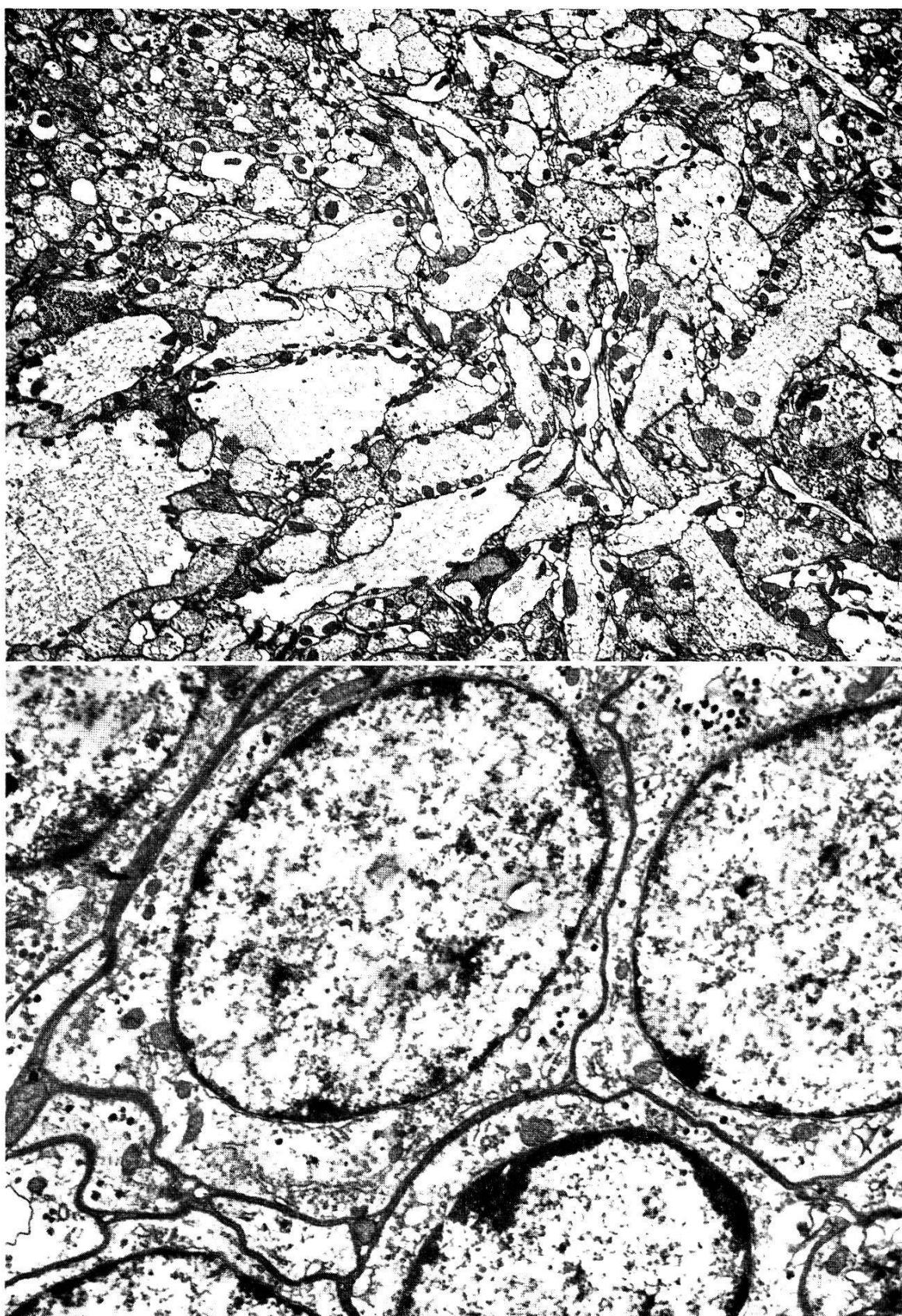


Abb. 10. Elektronenmikroskopische Aufnahme der Fasermasse mit quer und tangential angeschnittenen Axonen. Vergr. 4200×.

Abb. 11. Die Neurone liegen dicht aneinander. Der Kern füllt größtenteils die Zelle aus. Interzellularräume mit Neuroglia (dunkel kontrastiert) ausgefüllt. Vergr. 15 000×.

(Diese beiden Aufnahmen stammen vom ZNS von *Ornithodoros zumpti*.)

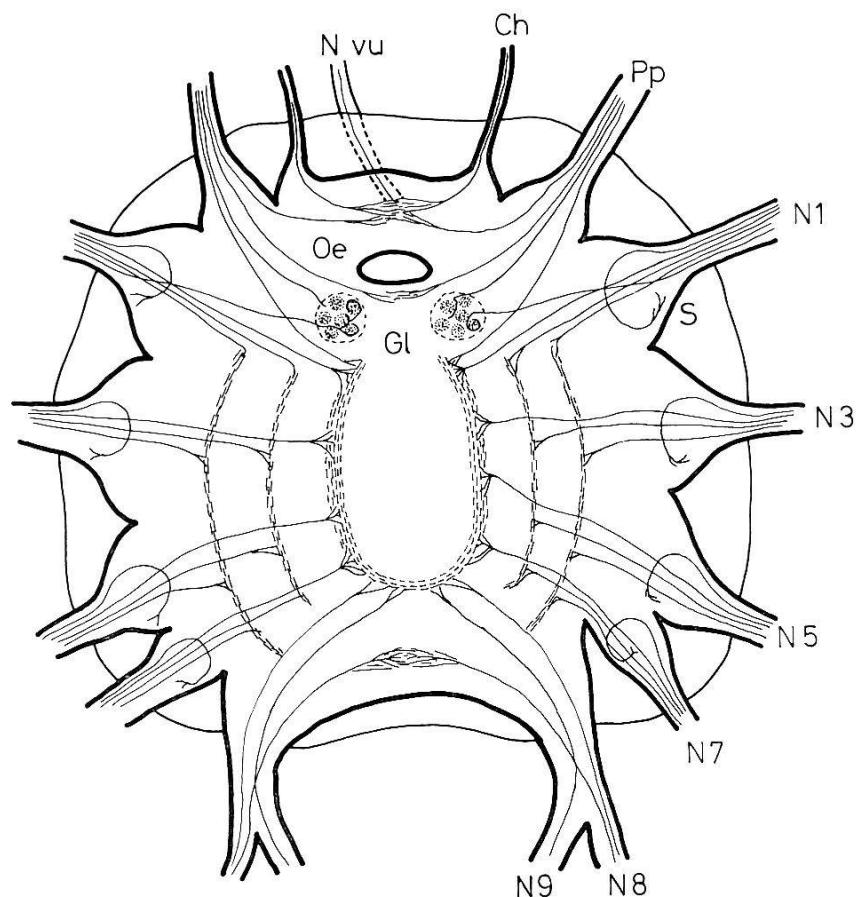


Abb. 12. Schematische Darstellung des afferenten Systems. Erklärung siehe Text.

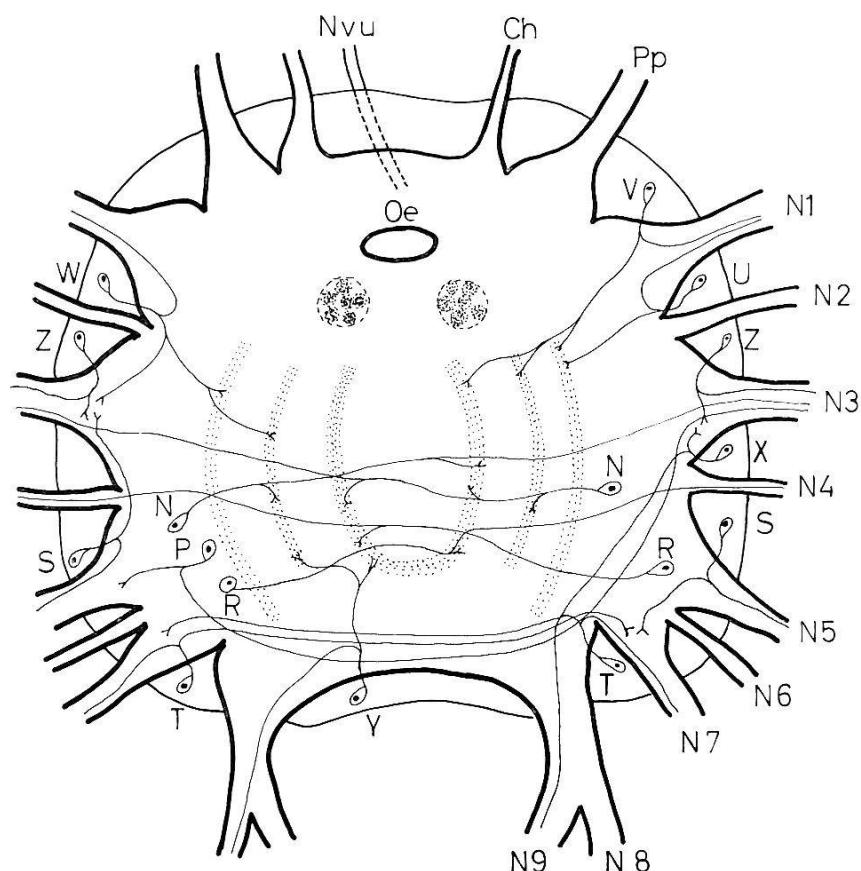


Abb. 13. Schematische Darstellung der efferenten Fasern des Bauchmarks. Erklärung siehe Text.

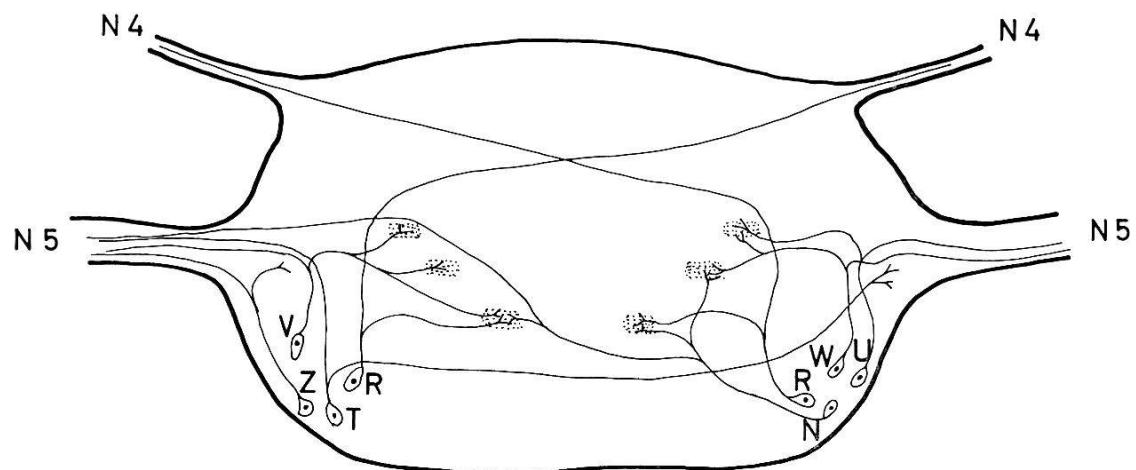


Abb. 14. Schematischer Querschnitt durch das Gehbeinganglion III. Erklärungen siehe Text.

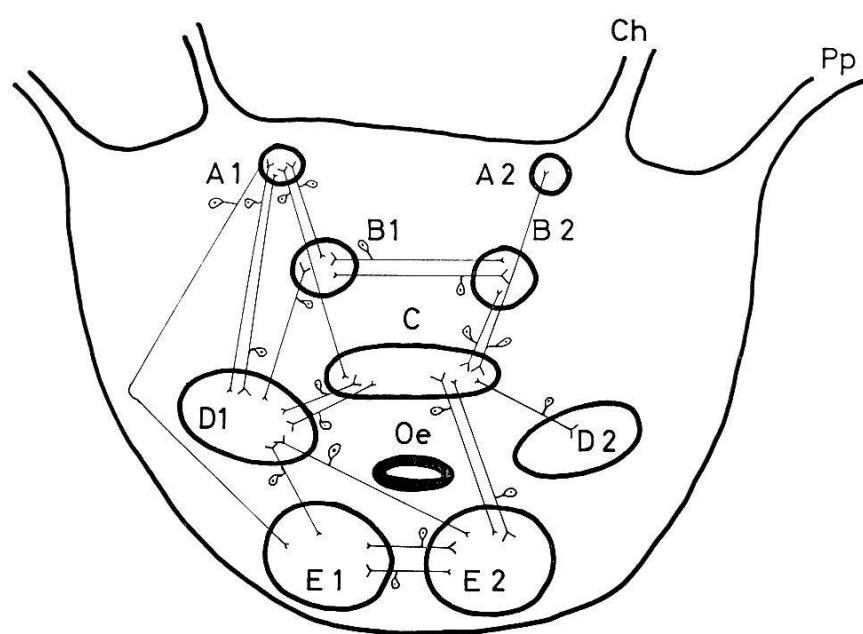
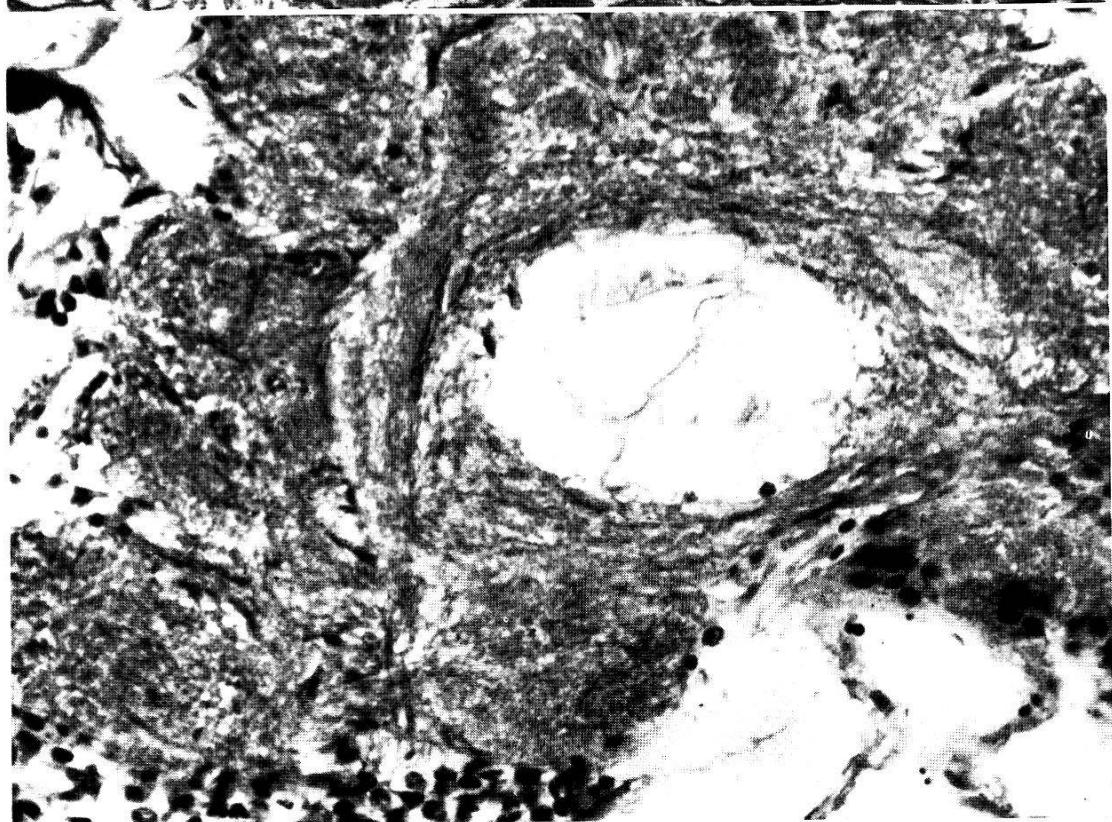


Abb. 15. Die Nuclei des Gehirns und ihre Verbindungen. Erklärung siehe Text.



16



17

Abb. 16. Kollateralenbildung eines Axons. Elektronenmikroskopische Aufnahme.
Vergr. 15 000 \times .

Abb. 17. Faserverbindung der Nuclei B2 mit dem Neuropilem des Bauchmarks.
Silberimprägnation. Vergr. 620 \times .

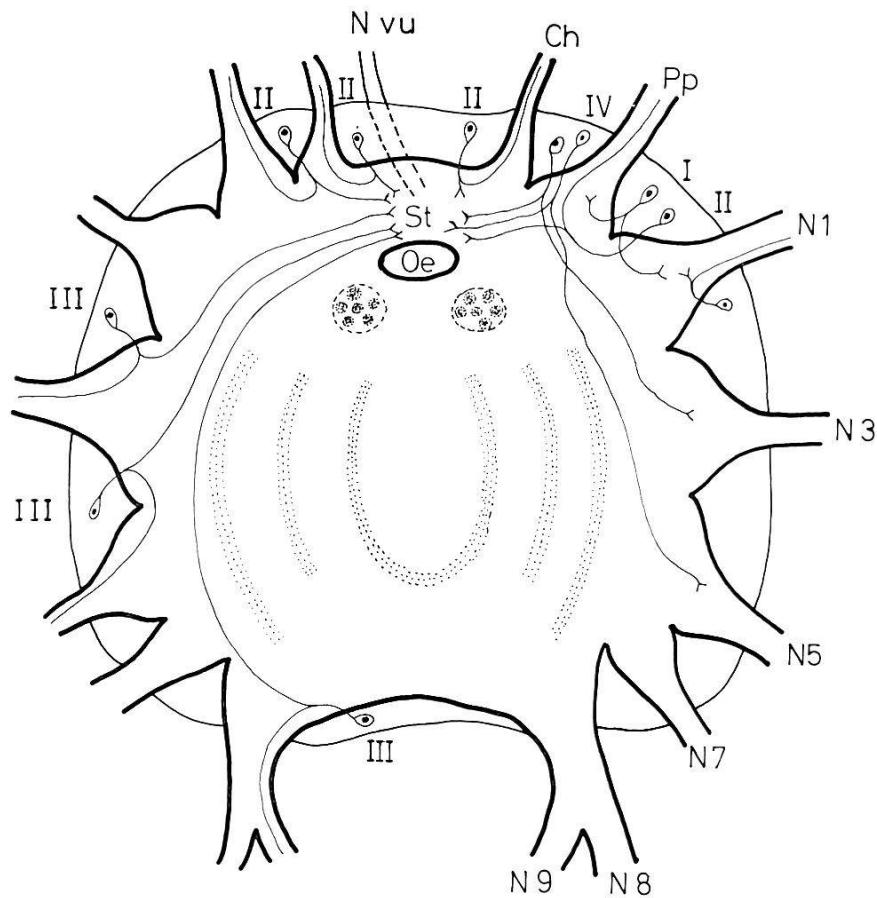


Abb. 18. Schematische Darstellung der Verbindungen des Gehirns mit dem Bauchmark. Erklärungen siehe Text.

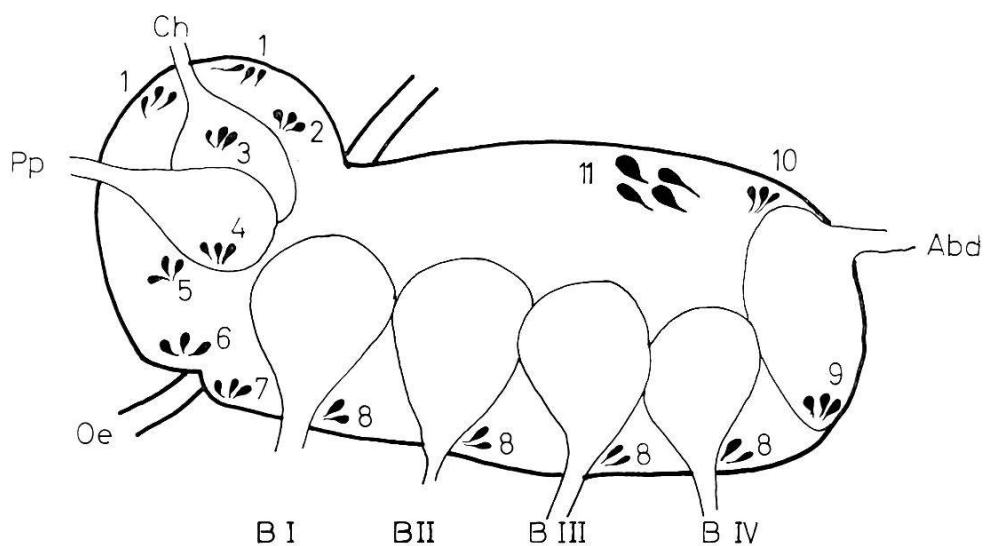
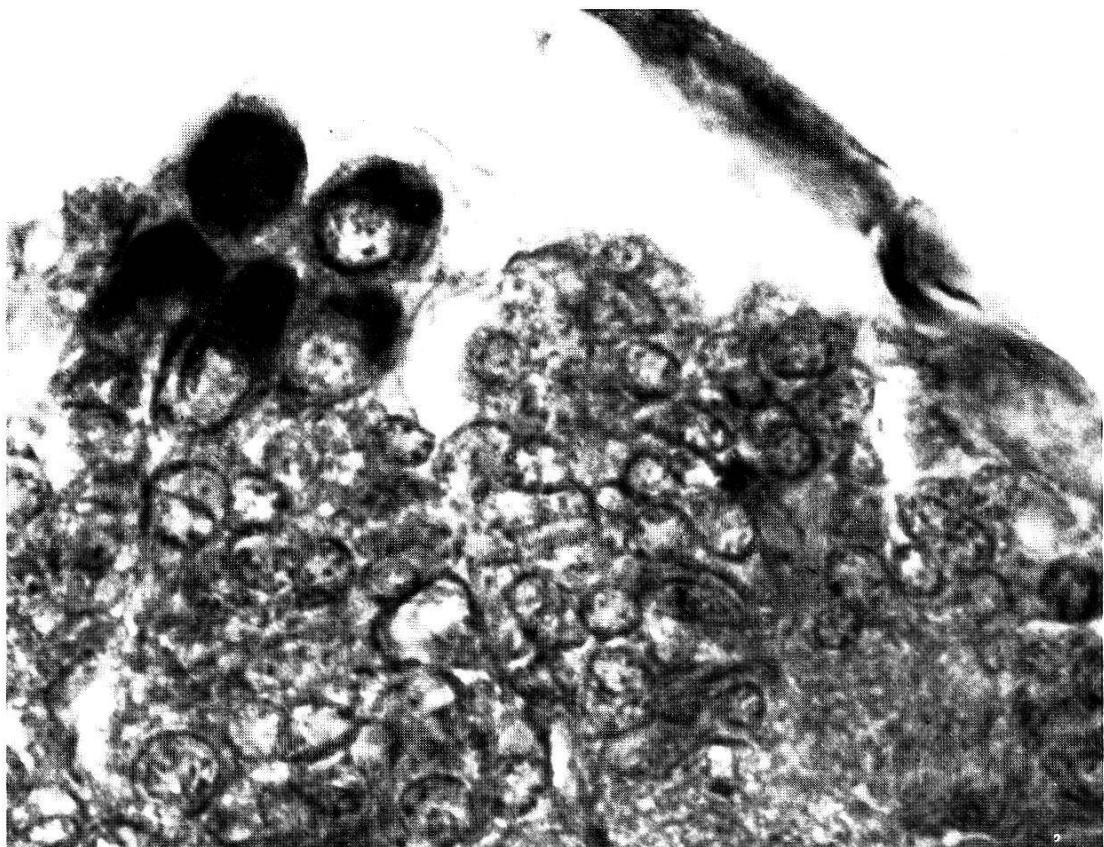
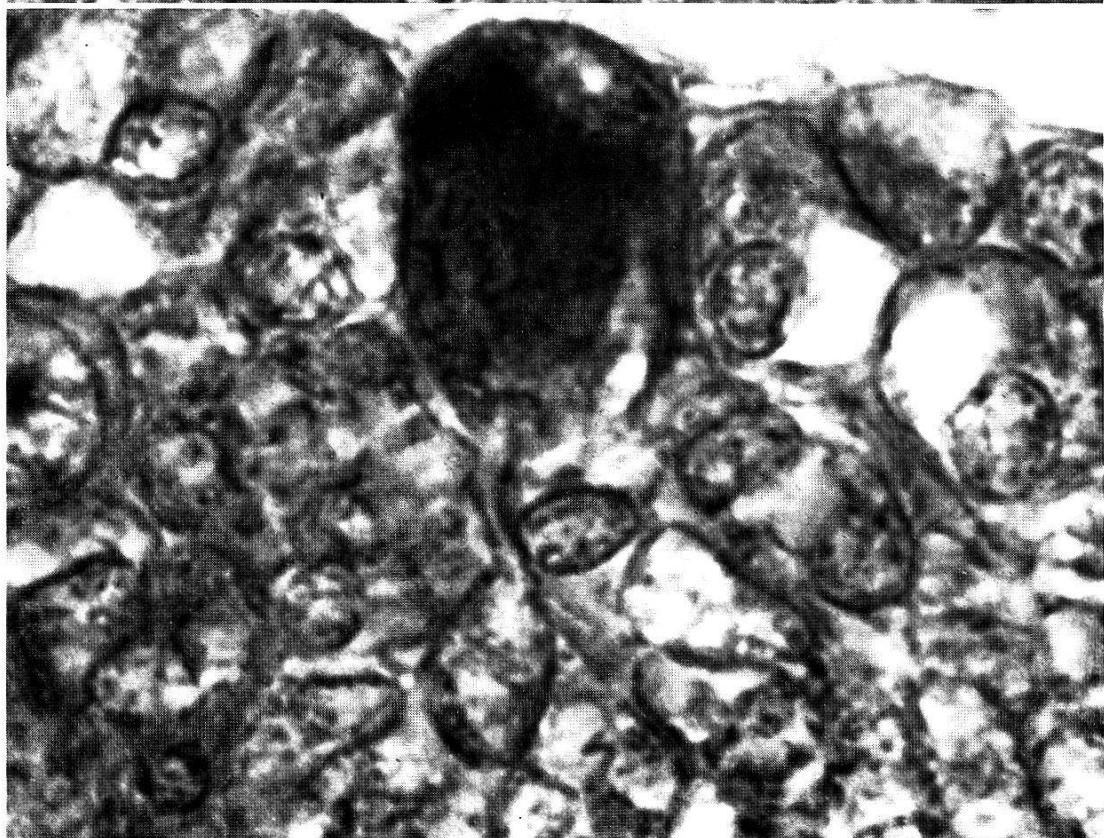


Abb. 19. Verteilung der aus A-Zellen bestehenden neurosekretorischen Gruppen im ZNS. Erklärung siehe Text.



20



21

Abb. 20. Neurosekretgruppe aus dem Protocerebrum. Die Zellkuppen sind mit neurosekretorischem Material angefüllt. Deutlich lässt sich auch die für neurosekretorische Zellen charakteristische Zierring-Formation erkennen. Paraldehyd-Fuchsin. Vergr. 1680×.

Abb. 21. Neurosekretzelle, deren Axon-Sekret ableitet und sich rasch im Neuropilem verliert. Paraldehyd-Fuchsin. Vergr. 3250×.

V. Die postembryonale Entwicklung des ZNS

Die frisch geschlüpften noch kaum beweglichen Larven von *O. moubata* verfügen bereits über ein gut ausgebildetes Synganglion. Das Organ ist relativ groß und füllt den ventralen Raum des Haemocoels etwa zur Hälfte aus. Die meisten Elemente wie die protocerebralen Nuclei, die Stomodealbrücke, Cheliceren-, Pedipalpenganglien und die Zentren der Gehbeine sind schon deutlich erkennbar. Ihre weitere Ausdifferenzierung beruht auf kontinuierlichem Wachstum, d. h. Auswachsen der Axone und Dendriten und endgültige Differenzierung der Neuroblasten, bis zum Nymphenstadium IV. Mit Erreichen desselben hat die Zecke ihre postembryonale Synganglionentwicklung abgeschlossen. Aus N IV können bereits Imagines entstehen (s. S. 16). Es ist erwähnenswert, daß die *O. moubata*-Stadien N V und N VI ein vollständig ausdifferenziertes ZNS besitzen. Die Entwicklung vollzieht sich an den embryonal angelegten Neuroblasten, denen reizleitende Fortsätze fehlen. Bei jungen Entwicklungsstadien ist das Verhältnis Kern/Fasermasse deutlich zugunsten der Kernkalotten betont. Obschon im Laufe der Entwicklung auswachsende Fasern die eng aneinanderliegenden Kerne auflockern, ändert sich das Verhältnis zusehends. Der Kernanteil fällt rasch zurück hinter der sich ausdehnenden Fasermasse.

Aus den Neuroblasten differenzieren sich vor allem Schaltzellen und später die großen caudalen Motoneuronen, welche erst im Stadium N IV gebildet werden. Motorische Neuronen sind beim Schlüpfen der Larve schon in reichlicher Zahl vorhanden. Doch weisen sie alle dieselbe Größe auf. Erste Neurosekretzellen vom Typ A und B treten beim Stadium N I auf und können bei allen Entwicklungsformen bis zur Imago nachgewiesen werden. In keinem der vielen Schnitte konnte eine Mitose von Neuronenkernen festgestellt werden. Es scheint, daß schon bei der Larve die endgültige Zellzahl erreicht ist und sie mit einem vollständig präformierten Synganglion aus dem Ei schlüpft. Sämtliche Nervenzellen sind in den Ganglien bereits in Form von Neuroblasten oder ausgewachsenen Neuronen vorhanden. Im Laufe der weiteren Entwicklung differenzieren sich die Neuroblasten zu den entsprechenden Neuronen aus.

Der Faseraufbau des Neuropilems mit seinen Kommissuren und Konnektiven ist bei der Larve vorhanden. Auffallend sind bei diesen frühen Stadien kräftige Einzelfasern, welche den Bewegungsapparat bilden. Relativ schnell bilden sich daraus faserreiche Stränge, und das Nymphenstadium III verfügt bereits über die Neuropilemstruktur der Adulten. Die larvalen Abdominalganglien sind im Vergleich zu den andern Zentren am wenigsten gut entwickelt. Sie erfahren während des Stadiums N II eine Einwanderung von Fasern, welche diese Ganglien mit andern synaptischen Zentren verbinden. Die protocerebralen

Nuclei sind bei der Larve funktionstüchtig angelegt. Bezogen auf das Gesamtvolumen, entspricht die verhältnismäßige Entwicklung der einzelnen Zentren und Ganglien bei N III bereits den Proportionen, die auch für das endgültig entwickelte Organ in entsprechend höheren Werten gelten. Die letzte Wachstumsphase ist durch ein gleichförmiges Größenwachstum des ganzen Organs charakterisiert; spezifische Ausbildungen von Neuronen ergeben sich nur noch bei der Entwicklung der caudalen Motoneurone von N IV. Die Perineuriumzellschicht scheidet erst bei N III die Neurallamelle ab.

Mit fortschreitender postembryonaler Entwicklung des Synganglions differenziert sich auch die Verhaltensweise der Zecken. Larven von Schildzecken befallen vor allem bodennahe Tiere, meist kleine Nagetiere, während die Imagines auf Grashalme klettern, um hier einen passenden Wirt zu erwarten. Auf dem Wirtskörper saugen sich die Larven meist sehr bald fest. Imagines heften sich dagegen nur an ganz bestimmten, von ihnen bevorzugten Stellen an, welche sie, auf dem Wirtskörper herumkrabbelnd, stets zu finden wissen. Die Larven verhalten sich etwas weniger differenziert als die Imagines. Letztere stellen in ihrer Polarität mit ihrem ausgebildeten, reich assoziierten Synganglion viel größere Anforderungen an die Umwelt.

Die Lederzecken zeigen eine andere Lebensweise. Sie suchen ihre Wirte auf – in der Regel nachts – und verkriechen sich wieder nach der Blutmahlzeit. Die Larve ist bei einigen Arten immobil und nimmt keine Nahrung auf. Zudem durchlaufen die Lederzecken mehrere bereits blutsaugende Nymphenstadien. Der Gehbeinmechanismus bei frühen Stadien ist auffallend ausgebildet. Die Abdominalganglien, welche auch die Geschlechtsorgane versorgen, differenzieren sich erst bei späteren, saugenden Stadien vollständig aus. Die postembryonale Entwicklung des ZNS von Lederzecken verläuft parallel zu ihrer Lebensweise. Für Schildzecken liegen leider keine Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung des ZNS vor, welche direkte Vergleiche zwischen den beiden Zeckenfamilien erlauben könnten.

VI. Vergleich des ZNS verschiedener Ornithodori

Die zum Vergleich mit *O. moubata* herangezogenen Arten sind *O. savignyi* und *O. tartakowskyi*. Im Gegensatz zu *O. moubata* trägt *O. savignyi* lateral zwischen dem Beinpaar I und II ein paar einfache Augen. *O. tartakowskyi* unterscheidet sich von den beiden Arten dadurch, daß sich ein frei bewegliches Larvenstadium ausbildet, welches, um das Stadium N I zu erreichen, eine Blutmahlzeit aufnehmen muß.

Die augentragenden *O. savignyi*-Zecken verfügen dorsal im praeesophagealen Teil über zwei kleine, einfache Sehzentren, aus welchen

die Sehnerven austreten. Diese Zentren sind mit den Chelicerenganglien verbunden. Sie werden von zahlreichen Schaltneuronen umgeben. Der typische Bau von Augenzentren, wie er bei Spinnen und Insekten auftritt, ist hier nicht verwirklicht. Es handelt sich eher um ein den protocerebralen Nuclei ähnliches Schaltzentrum, welches mit assoziativen Neuronen ausgerüstet ist und über paarige Nerven verfügt. Bei Schildzecken, wo Augen häufiger auftreten, sind diese Organe ebenfalls schwach ausgebildet (DOUGLAS, 1943).

Bei den Larven aller drei Arten steht das ZNS im gleichen Entwicklungsstadium. Das Gehirn ist überall funktionstüchtig, der Gehbeinmechanismus durch Fasern gut ausgebildet, das Abdominalganglion noch differenzierungsbedürftig. Die merkwürdige Immobilität der Larvenstadien von *O. moubata* und *O. savignyi* läßt sich also jedenfalls nicht auf eine unfertige Ausbildung des ZNS zurückführen. Welche Ursachen dafür maßgebend sind, konnte nicht ermittelt werden.

Bei den Larven von *O. tartakowskyi* sind nach der Blutmahlzeit – unmittelbar vor der Häutung – bereits einzelne neurosekretorische Zellen des Typ A vorhanden.

Bei den beiden andern Arten lassen sich weder mit PF noch CHP neurosekretorische Zellen nachweisen. Es besteht die Möglichkeit, daß für die Häutung immobiler Larvenstadien zu NI, Sekret in kleinen, mit dieser Methode nicht mehr erfaßbaren Mengen produziert wird.

Die postembryonale ZNS-Entwicklung verläuft innerhalb der Ornithodoros-Zecken nach gleichem Muster. Abweichungen lassen sich nicht feststellen. Da sich die Lederzecken auch ökologisch und physiologisch weitgehend gleich verhalten (sie leben meist in Nestern, Höhlen und Bauten ihrer Wirte und sind somit endophil), dürfte sich dieser allgemeine Entwicklungsplan auch für Vertreter der endophil lebenden Spezies Argas, also für alle Lederzecken (Argasidae), wiederfinden.

VII. Diskussion

Die extreme Konzentration der nervösen Zentren zu einem Synanglion ist bei den Ixodoidea auffallend. Innerhalb der Cheliceraten ist dieser Zusammenschluß hier am deutlichsten ausgebildet. Die Cheliceren- und Pedipalpenganglien sind nach vorne geschoben. Erstere sind mit dem Gehirn vollständig verbunden, während die Pedipalpenganglien noch mit dem Bauchmark in Beziehung stehen.

Die Nervensysteme der Cheliceraten zeigen eine in ihrem Aufbau große Vielfalt. Bei Limulus (Xiphosura) liegen die Ganglien um den Mund konzentriert. Ein starker Nervenstrang verläßt diese Masse und erstreckt sich caudal. Bei den Scorpionidea finden sich nebst einem

Ober- und Unterschlundkomplex eine lange Bauchkette mit sieben Ganglien. Pseudoscorpionidea haben ihre Pedipalpenganglien noch im postoesophagealen Teil. Die Chelicerenganglien sind bei Araneiden deutlich nach vorne geschoben. Bei den Acari ist der vordere Teil des Bauchmarkes *cephalisiert*. Alle nervösen Zentren sind zu einer einzigen Nervenmasse zusammengeschmolzen.

Innerhalb der Ordnung der Acari werden die Ixodoidea als Metastigmata zusammen mit den Mesostigmata von den Hypostigmata abgeleitet. Diese wiederum stammen mit den Protastigmata von einer hypothetischen Gruppe der Urastigmata ab, welche über einige andere Formen auf die Vermacarina und Vermes zurückgeführt wird. Aus den Protastigmata sollen alle Milben stammen außer den Gamasoidea (Mesostigmata) und Ixodoidea (Metastigmata). Die Ixodoidea trennen sich offenbar phylogenetisch sehr früh von den übrigen Milben ab (ANDRÉ & LAMY, 1937). Einige gemeinsame Merkmale (ZNS; Sinnesorgane) deuten auf zurückliegende Verwandtschaft hin, während Unterschiede (Anordnung der Stigmen, Mundwerkzeuge) einer eigenen Differenzierung der Zecken zugeschrieben werden müssen. Innerhalb der Acarina erreichen die Zecken den höchsten Grad der ZNS-Konzentration. Bei *Echinolaelaps echidnius* (Gamasidae) liegen die Pedipalpenganglien zwischen dem praе- und postoesophagealen Teil (JAKEMAN, 1961), während bei *Dermacentor pictus* ein Teil des Beinpaars I praeeosophageal zu liegen kommt (YOFFE, 1963).

Aus der einfachen Differenzierung der Fasermasse des Zecken-ZNS ergibt sich eine phylogenetische Einordnung auf tieferer Stufe als die Spinnen. Im Protocerebrum fehlen die Corpora pedunculata und ein eigentlicher Zentralkörper; es sind nur verschiedene Paare protocerebraler Nuclei vorhanden. Bei Insekten fallen die Corpora pedunculata innerhalb der diversen Ordnungen durch verschieden starke Ausbildungsgrade auf (HECKER, 1966). HANSTROEM (1928) bringt bei Arachniden die Reduktion der Augenzentren mit der Rückbildung der Corpora pedunculata in Verbindung. Der mit den optischen Zentren verbundene Zentralkörper nimmt an Größe zu. MEIER (1967) ordnet ihm die Funktion einer Schaltstelle sensorischer und motorischer Impulse zu. Zecken – auch augentragende – haben weder das eine noch andere Prinzip verwirklicht. YOFFE (1965) vermutet, daß die drei hinteren Paare, welche sie bei *Dermacentor pictus* beschrieb, den Corpora pedunculata entsprechen. Der zwei-gliedrige Reflexbogen und der Mangel an Schaltneuronen im Bauchmark weisen eher auf eine phylogenetisch stationäre als eine progressive Entwicklung hin. Diese Regression kann im Zusammenhang mit der parasitären Lebensweise erklärt werden. Zecken müssen nur den elementarsten Lebensbedingungen genügen können: Aufsuchen des Wirtes, Blutsaugen und Verdauung, Fortpflanzung und in geringem Maße auch Fortbewegung. Um diese Forderungen erfüllen

zu können, braucht die Zecke vor allem sensorische Elemente. Dieser Umstand wird durch die Bildung eines gut differenzierten sensiblen Neuropilems berücksichtigt. In der Struktur des ZNS hat eine Veränderung stattgefunden, welche sich qualitativ von den andern Cheliceraten abhebt: Cephalisierung des Bauchmarkes und Verlust von Assoziationszentren.

Bei den Arachnoiden zeichnet sich ganz allgemein eine Tendenz zur Verkürzung und Konzentration des Körpers ab, die bei den Acariden am deutlichsten ausgeprägt ist. Eine solche Tendenz hat im allgemeinen eine stationäre oder sogar retrograde Entwicklung zur Folge. Bei den parasitischen Formen treten solche Merkmale besonders deutlich in Erscheinung. Doch darf diese Regression nicht primär auf den Parasitismus zurückgeführt werden. Die Acariden stellen mit ihren abweichen den Organisationsverhältnissen eine sich von den Arachnoiden wegentwickelnde Ordnung dar, wobei die parasitischen Formen als von den freilebenden, nichtparasitischen Arten sekundär abgeleitete Acariden zu betrachten wären.

Das Fehlen eines Deutocerebrums und des Antennensegmentes 2 ist für Zecken und Milben ebenso charakteristisch wie für Araneiden. Ebenso typisch ist für beide die Cephalisierung des Chelicerganglions, die bei den Acari auch noch die Pedipalpenganglien miteinbezieht. YOFFE (1965) erwähnt, daß bei *Dermacentor pictus* sogar ein Teil des 1. Beinpaars praeesophageal liegt. Als Zentrum zwischen Gehirn und Bauchmark nimmt das erste Beinpaar zusätzlich eine Sonderstellung ein. Es hat vermehrte Verbindung zum Gehirn. Im ersten Beinpaar findet sich ein gut ausdifferenziertes sensibles Zentrum, die olfaktorischen Glomeruli mit den entsprechenden Globulizellen. Diese sind den Antennenzentren der Insekten sehr ähnlich. Das erste Beinpaar hat bei den Zecken eine Doppelfunktion. Da es in den Tarsalgliedern das Haller'sche Organ trägt, wird es ebenso als Antenne wie als Gehbein benutzt (LEES, 1948). Diesen Glomeruli darf somit der olfaktorische Charakter sicher zugerechnet werden.

Die Beinganglien II, III und IV sind reichlich miteinander verbunden. Es bestehen sogar spezielle Nervenfasern, welche koordinierte Reaktionen der Gehbeine erlauben. Doch beschränkt sich diese Anlage nur auf die drei hinteren Beinpaare. Beinpaar I ist an dieses System nicht angeschlossen. Dieser Umstand betont die schon erwähnte Sonderstellung der Beinganglien I.

Die vorwiegend motorischen dünnen Nerven (2, 4, 6) der Gehbeinganglien sind bei Schildzecken nicht beschrieben. Da sie die dorso-ventrale Körpermuskulatur innervieren, dürften sie als ein von der Gehmuskulatur unabhängiger Komplex zusätzliche Bewegungsmöglichkeiten erlauben. So z. B. Kontraktionen der dorsoventralen Körpermuskulatur, wie sie während des Saugaktes beobachtet werden können.

Die Neurone des Zecken-ZNS lassen sich mit denjenigen der Spinnen vergleichen. LEGENDRE (1959) unterscheidet «grands-, moyens-, petits neurocytes». TSVILENEVA (1964) teilt die Neurone der Zecken nach ihrer Funktion ein, eine Einteilung, welche auch für *O. moubata* gültig ist. Beide Beschreibungen stimmen morphologisch weitgehend überein und sind für Zecken wie auch für Spinnen anwendbar. Diese Übereinstimmung deutet erneut auf eine phylogenetische Verwandtschaft mit den Arachnoiden hin.

Der eher langsamem Entwicklung der letzten Neuroblasten zu den großen caudalen Motoneuronen, die bei *O. moubata* erst gegen das Stadium N IV auftreten, wird von LEGENDRE (1959) bei Araneiden eine wichtige organogenetische Bedeutung zugemessen. Die aus diesen Neurocyten aufgebauten ZNS-Anteile sind jüngeren Ursprungs, während die aus mittleren und kleinen Neurocyten bestehenden rostralen Anteile phylogenetisch ältere Zentren bilden. Für *O. moubata* kann diese Aussage bestätigt werden.

Innerhalb der Arthropoden ist die allgemeine neurosekretorische Situation, von abweichenden Einzelheiten abgesehen, ähnlich. Die neurosekretorischen Zellen des ZNS produzieren das Sekret. Dieses wird bei Zecken in den «plaques paraganglionnaires» gespeichert. Zu gegebener Zeit wird das Sekret in den Körper gebracht, wo es aktiv wirksam wird. Die Zecken weichen in dieser Hinsicht vom bekannten Arthropoden-Grundsystem nicht wesentlich ab.

Die postembryonale Entwicklung des ZNS bei Argasiden besteht zur Hauptsache aus kontinuierlichem Auswachsen der einzelnen, schon in der Larve funktionstüchtigen Zentren. Es werden viele Neuroblasten ausdifferenziert, welche die anfänglich durch einzelne grobe Fasern verbundenen Zentren ergänzen. Diese Entwicklung stimmt bei den drei untersuchten *Ornithodoros*-Arten weitgehend überein.

Lederzecken weisen in ihrer Entwicklung ein Larven- und mehrere Nymphenstadien auf, während Schildzecken ihre Entwicklung auf ein Larven- und ein Nymphenstadium beschränken. Ihre postembryonale Entwicklung läuft daher schneller ab. Ihr tagelanger Saugakt kann als stationärer Saugakt bezeichnet werden, während Lederzecken mit kurzen Fütterungszeiten (1–2 Std.) eher temporär parasitieren. Zudem erfüllen die Schildzecken ihren Entwicklungsablauf als ein-, zwei- oder dreiwirtige Zecken. Lederzecken suchen in jedem Stadium einen neuen Wirt.

Das ZNS von Argasiden und Ixodiden stimmt im allgemeinen Aufbau im wesentlichen überein. Die differenziertere Entwicklungs- und Lebensweise der Schildzecken läßt jedoch vermuten, daß diese von Anfang an ein besser assoziiertes ZNS aufweisen. Auch ist die Cephalisation des Bauchmarks bei Ixodiden weiter fortgeschritten. Reduktionserscheinungen des Ixodiden-Bauchmarks gegenüber demjenigen der

Argasiden lassen sich hier wegen mangelndem Vergleichsmaterial nicht sicherstellen. Es wäre interessant, dieses Problem auf einer breiten Basis weiterzuverfolgen und zu versuchen, durch Vergleich vieler verschiedener Arten einen Argasiden und Ixodiden ZNS-Typ zu charakterisieren.

Literatur

- AESCHLIMANN, A. (1958). Développement embryonnaire d'*Ornithodoros moubata* (Murray) et transmission transovarienne de *Borrelia duttoni*. – Acta trop. 15, 15–24
- AESCHLIMANN, A. (1967). Biologie et écologie des tiques (Ixodoidea) de Côte d'Ivoire. – Acta trop. 24, 281–405
- ANDRÉ, M. (1949). Ordre des Acariens. – Traité de Zoologie, publié sous la direction de P. P. GRASSÉ, tome 6, 794–829. – Paris: Masson
- ANDRÉ, M. & LAMY, E. (1937). Les idées actuelles sur la Phylogénie des Acariens. 148 pp. – Paris: chez l'auteur
- BULLOCK, TH. H. & HORRIDGE, G. A. (1965). Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. Vol. I + II, 1719 pp. – San Francisco and London: W. H. Freeman & Company
- Cox, B. L. (1960). Hormonal involvement in the molting process in the soft tick *Ornithodoros turicata* (Dugès). – Anat. Rec. 137, 347
- CHANG, M. (1936). A formol-thionin method for the fixation and staining of nerve cells and fibre tracts. – Anat. Rec. 65, 437–442
- DHANDA, V. (1967). Changes in neurosecretory activity at different stages in the adult *Hyalomma dromedarii*, Koch 1844. – Nature 214, 508–509
- DOUGLAS, J. R. (1943). The internal anatomy of *Dermacentor andersoni* (Stiles). – Univ. Calif. Publ. Entomol. 7, 207
- GABE, M. (1955). Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides. – Arch. Anat. micr. Morph. exp. 44, 351–383
- GEIGY, R. & HERBIG, A. (1955). Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. 472 pp. – Basel: Verlag f. Recht und Gesellschaft. Acta trop. Suppl. 6
- GOMORI, G. (1941). Observations with differential stains on human islets of Langerhans. – Amer. J. Path. 17, 395–402
- GOBIN, F. J. (1965). Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten. III. Das Nervensystem und die neurocrinen Systeme. – Fortschr. Zool. 17, 189–237
- GURR, E. (1962). Staining animal tissues. 2nd ed. 631 pp. – London: Leonhard Hill
- HANSTROEM, B. (1919). Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantopoden. 191 pp. – Thèse Doct. Sciences, Stockholm
- HANSTROEM, B. (1928). Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. 628 pp. – Berlin: Springer Verlag
- HECKER, H. (1966). Das Zentralnervensystem des Kopfes und seine postembryonale Entwicklung bei *Bellicositermes bellicosus* (Smeath) (Isoptera). – Acta trop. 23, 297–352
- HOLMGREN, N. (1916). Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns bei Polychäten, Onychophoren, Xyphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. – Kungl. Svenska Vetenskapsad. Hdl. 56, 1–303
- JAKEMAN, L. A. R. (1961). The internal anatomy of the spiny rat mite, *Echinolaelaps echidnus*. – J. Parasit. 47, 329–349

- JOHANNSSON, A. S. (1958). Relation of nutrition to endocrine-reproductive functions on the milkweed bug *Oncopeplus fasciatus* (Dallas) (Heteroptera Lygaeidae). – Nytt. Mag. Zool. 7, 1–132
- KUHLENBECK, H. (1967). The Central Nervous System of Vertebrates. Vol. 2, 364 pp. – Basel and New York: S. Karger
- LEES, A. D. (1948). The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus*. – J. exp. Biol. 25, 145–207
- LEGENDRE, R. (1965). Les éléments neurosécréteurs de la masse nerveuse et leur cycle d'activité chez les Aranéides. – C. R. Acad. Sci. 242, 2250–2256
- LEGENDRE, R. (1959). Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides. – Ann. Sci. nat. Zool. 28, 343–474
- MEIER, F. (1967). Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Spinnen «Araneida, Labidognatha» unter besonderer Berücksichtigung der Histogenese des Zentralnervensystems. – Rev. Suisse Zool. 74, 1–127
- PAGENSTECHER, H. A. (1861). Beiträge zur Anatomie der Milben. Heft 2, *Ixodes ricinus*. Leipzig
- RICHARD, G. (1952). L'innervation et les organs sensoriels des pièces buccales du terme à cou jaune (*Calotermes flavigollis* Fabr.). – Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 11) 13, 397–412
- RYDBERG-ZIESMER. (1958). Die Tesafilm-Methode. – Mikrotom. Nachr./Jung 1, 12–15
- ROBINSON, L. E. & DAVIDSON, J. (1913). The anatomy of *Argas persicus*. – Parasitology 6, 20–48; 217–256; 382–430
- ROMEIS, B. (1948). Mikroskopische Technik. 15. Aufl. 695 pp. – München: R. Oldenbourg
- SCHARRER, B. C. J. (1939). The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach (*Periplaneta americana*). – J. comp. Neurol. 70, 77–88
- SEIDLER, B. (1940). Vergleichend morphologische Untersuchungen der Eistruktur nahe verwandter Käferarten. – Z. wiss. Biol. 36, 677–744
- STEOPOE, J. & DORNESCO, F. (1935). Etudes sur le système nerveux des Insectes pendant la métamorphose: la gaine périganglionnaire. – Arch Zool. exp. gén., N. et R. 78, 99–112
- TSVILENEVA, V. A. (1964). The nervous structure of the ixodid ganglion. – Zool. Jb. Anat. 81, 579–602
- UNGEWITTER, L. H. (1951). An urea silver nitrate method for nerve fibers and nerve endings. – Stain Technol. 26, 73–76
- VITZTHUM, H. (1943). Acarina. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Abt. IV, Buch 5. – Leipzig: Akad. Verlagsges. m. b. H.
- WEBER, H. (1966). Grundriß der Insektenkunde. – Stuttgart: Gustav Fischer
- YOFFE, I. D. (1963). Structure of the brain of *Dermacentor pictus* Herm. (Chelicerrata, Acarina). – Zool. zhurn 42, 1472–1484 (russisch, deutsche Zusammenfassung)
- YOFFE, I. D. (1964). Verteilung der Neurosekretzellen im Nervenapparat von *Dermacentor pictus*. – Dokl. Akad. Nauk USSR 154, 1, 229–232 (russisch)
- YOFFE, I. D. (1965). Seasonal changes of the contents of neurosecretory material in neurosecretory cells of *Dermacentor pictus*. – Medizinische Parasitologie und parasitäre Erkrankungen 1, 57–62 (russisch, englische Zusammenfassung)

Résumé

1^o Dans ce travail l'anatomie et l'histologie du système nerveux central (SNC) d'*Ornithodoros moubata* est étudié. Divers centres nerveux s'observent aussi bien

dans la masse sus-œsophagienne (cerveau) que dans la masse sous-œsophagienne (chaîne ventrale).

2^o La masse sus-œsophagienne du SNC se compose d'une paire de ganglions cérébroïdes (protocerebrum) et des ganglions céphalosécrétaires des chélicères et des péripalpes. La partie sous-œsophagienne comprend huit ganglions pédiaux et un complex abdominal de quatre ganglions.

3^o Chacun des six ganglions pédiaux postérieurs est accompagné par un nerf supplémentaire à fonction motrice.

4^o La masse sous-œsophagienne est caractérisée par la présence d'un important neuropile sensible afférent. On n'y rencontre pas de neurones d'association, mais des neurones moteurs aux dendrites très ramifiées qui collectionnent les impulsions de divers centres nerveux et les conduisent à l'organe récepteur. Au contraire de ce qui est observé chez les Insectes, on ne trouve, dans la partie sous-œsophagienne du SNC d'*O. moubata*, qu'un type d'arc réflexe à deux articulations, neurones sensibles et neurones moteurs.

5^o Dans la chaîne ventrale, des fibres sensibles de la première paire de pattes forment un centre olfactif. Les ganglions pédiaux I prennent, par conséquent, une position particulière, car la première paire de pattes fonctionne non seulement comme organe de locomotion mais également comme organe des sens.

6^o Les noyaux du protocerebrum (secteur sus-œsophagien) sont reliés entre eux par de purs neurones d'association.

7^o Les cellules neurosécrétaires forment des groupes de 3 à 7 cellules dans le SNC. Leur sécrétion augmente à la suite du repas sanguin. Les produits neurosécréteurs s'accumulent dans un organe extraganglionnaire spécial.

8^o On a étudié le SNC pendant les différents stades de développement d'*O. moubata*. Les jeunes stades possèdent déjà un SNC bien développé. Le développement postembryonnaire consiste simplement en un grossissement continu des neuroblastes. Aucune mitose n'a été observée.

9^o Le SNC d'*O. moubata* a été comparé avec celui d'autres espèces d'Argasides, *O. tartakovskiyi* et *O. savignyi* en particulier. Les structures du SNC sont identiques chez les trois espèces. La comparaison avec le SNC d'Ixodides révèle des différences qui s'expliquent par le fait que ces tiques ont un autre mode de développement et un autre comportement.

Summary

1. The central nervous system (CNS) of *Ornithodoros moubata* has been examined histologically. Both in the praeesophageal part (brain) as also in the postoesophageal part (ventral cord) different centres in the neuropile could be distinctly shown.

2. The praeesophageal part of the CNS consists of the nuclei of the protocerebrum and the cephalised ganglia of chelicera and pedipalps. The postoesophageal part comprises eight ganglia of the legs and an abdominal complex formed by four ganglia.

3. The six posterior ganglia of the legs have each besides the main nerves still an additional, chiefly motoric nerve.

4. The postoesophageal part is characterised by a well developed sensory neuropile. In this part no proper association neuron could be traced, but motor neurons with richly branched dendrites which collect impulses from various centres and transmit them to the respective organ. *O. moubata* has in the postoesophageal part of the CNS contrary to the insects a reflex arc consisting of two neurons only: a sensory neuron and a motor neuron.

5. In the ventral cord sensory fibres of the first pair of legs form an olfactory centre. The ganglia of the first leg have in this respect a special function, as the first pair of legs is used, both, as organ for movement as also receptive organ for impulses.

6. The nuclei of the protocerebrum have multiple connections with pure association neurons.

7. The neurosecretory cells are distributed in groups of 3–7 cells in the CNS. Their production of secretion is greatly stimulated by the blood meal. Secretion is transferred to an organ outside of the CNS.

8. The various developmental stages of *O. moubata* have been examined. Already early stages have a well developed CNS. Its postembryonic development consists chiefly of continuous growth of neuroblasts. Cell divisions could not be detected.

9. The CNS of *O. moubata* is compared with those of other argasid-ticks *O. tartakovskyi* and *O. savignyi*. The structures of the CNS are similar to a large extend. A comparison with ixodid-ticks shows differences which can be explained by a different developmental cycle and a different biological behaviour.