

*Quantitative Untersuchungen zur Entwicklung von Acanthocheilonema viteae in Ornithodoros moubata nach ein- und mehrmaliger Infektion**

G. Stein¹, E. Hinz¹, G. Textor-Schneider², T. N. Petney¹

Einleitung Aufgrund der ähnlichen Biologie ihrer Erreger wird die Infektion von Nagetieren mit der Filarie *Acanthocheilonema viteae* als adäquates Modell für die durch *Onchocerca volvulus* verursachte Onchocercose des Menschen verwendet und bevorzugt zur Abklärung immunologischer Probleme, zur Testierung filarizider Substanzen wie auch zur Bearbeitung anderer Fragestellungen eingesetzt. Als Endwirte für *A. viteae* dienen dabei verschiedene Wühlerarten, als experimentelle Überträger kommen die Lederzecken *Ornithodoros tartakovskyi* und *O. moubata* in Frage. Die bisherigen Untersuchungen über Interaktionen zwischen *A. viteae* und ihren Überträgern konzentrierten sich auf die Mikrofilarienaufnahme und auf die Anzahl sich entwickelnder metazyklischer Larven (3, 8, 9, 10, 13, 18) sowie auf die Schädigung des Vektors als Folge einer einmaligen Infektion (1, 5, 8). Keine Beachtung fand bisher die Frage, welche Rolle eine wiederholte Infektion mit Mikrofilarien spielt. Eine solche mehrfache Aufnahme von Mikrofilarien entspricht jedoch den natürlichen Gegebenheiten, da eine enge Vergesellschaftung zwischen Wühlern und Zecken besteht. *O. tartakovskyi*, der einzig bekannte natürliche Überträger von *A. viteae*, lebt nämlich in den Bauten seiner Wirte und verläßt diese nur selten (14). Ziel der eigenen Untersuchungen war es daher herauszufinden, ob ein Unterschied zwischen ein- und mehrmalig infizierten Zecken in der Aufnahme von Mikrofilarien und in deren Entwicklung zu metazyklischen Larven besteht.

Material und Methode Für unsere Untersuchungen verwandten wir einen in Heidelberg gezüchteten *Ornithodoros moubata*-Stamm (11). Als Endwirte von *Acanthocheilonema viteae* und damit als Spendertiere standen männliche, 8-10 Wochen alte *Meriones unguiculatus* zur Verfügung.

Die Versuchsanordnung (Abb. 1) umfaßte drei Gruppen von Zecken:

1. Die Kontrollgruppe K, die vom ersten Nymphenstadium (N₁) bis zum Adultstadium (A) mit mikrofilarienfreiem Blut gefüttert wurde.

2. Die Infektionsgruppen B-G mit einmaliger Infektion, von denen jeweils 40 Tiere eines Entwicklungsstadiums mikrofilarienhaltiges, die sonstigen Stadien jedoch mikrofilarienfreies Blut erhielten.

3. Die Infektionsgruppen X mit mehrmaliger Infektion, d. h. Zecken, die von der N₁ an auf jedem Stadium ihrer Entwicklung mikrofilarienhaltiges Blut geboten bekamen.

*) Herrn Prof. Dr. Hans Jochen Diesfeld zum 65. Geburtstag gewidmet.

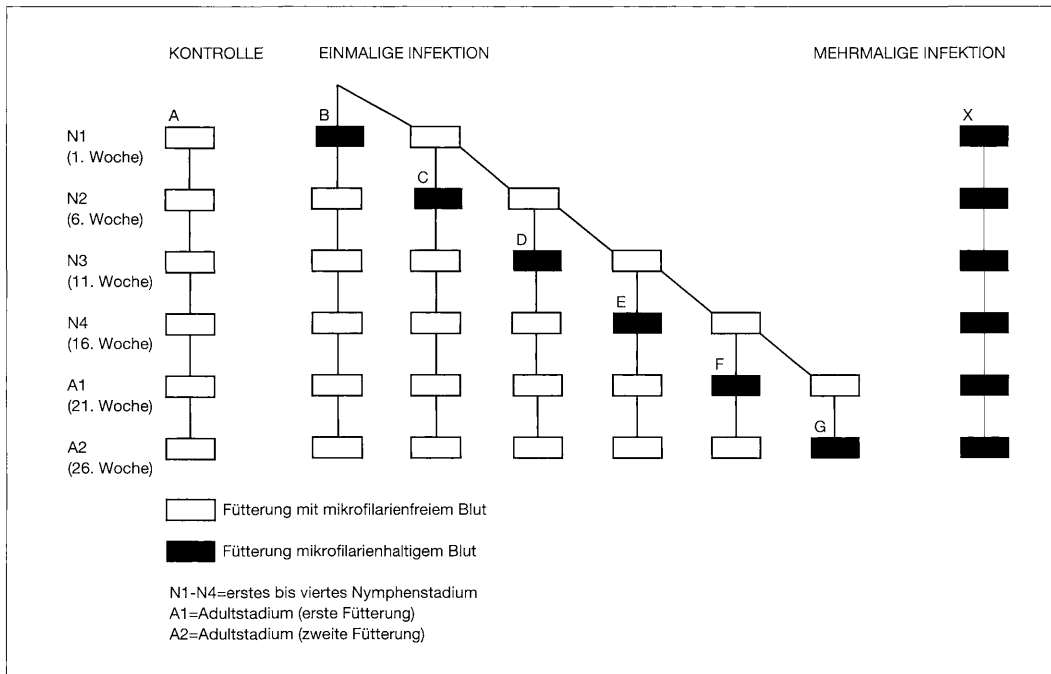


Abbildung 1:
Versuchsanordnung
(Gruppeneinteilung)

gruppe 10 Tiere unmittelbar nach Beendigung der Blutmahlzeit in 100 µl RPMI 1640-Medium (Gibco, Karlsruhe) überführt, mit einer Schere zerschnitten und nach 1 h portionsweise in einer Zschucke-Zählkammer unter dem Mikroskop auf Mikrofilarien untersucht. Die Zahl der metazyklischen Larven (=L3) wurde fünf Wochen p. i. auf dieselbe Art und Weise ermittelt. Bei der Untersuchung der Adultzecken erfolgte zur besseren Identifizierung der Mikrofilarien eine Anfärbung mit 750 µl einer Gentianaviolett-Lösung (6).

Da die Anzahl der Mikrofilarien und metazyklischen Larven pro Zecke nicht normalverteilt, sondern aggregiert war, wurden zur statistischen Auswertung der Mann-Whitney U-Test, der Kruskal-Wallis-Test und der t-Test (nach log10-Transformation der Daten) herangezogen (16).

Ergebnisse

Die von den Zecken aufgenommene Blutmenge (Tab. 1) steigt erwartungsgemäß mit fortschreitender Entwicklung von weniger als 10 µl im 1. Nymphenstadium (N1) auf mehr als 200 µl pro Tier bei den adulten weiblichen Zecken nach der ersten (A₁W) bzw. zweiten Fütterung (A₂W) an. Dabei übt die Infektion mit *A. viteae* offensichtlich keinen Einfluß aus, denn es lassen sich weder Unterschiede zwischen infizierten und nichtinfizierten noch zwischen ein- und mehrfach infizierten *O. moubata* feststellen.

Dieses Ergebnis eines fehlenden Unterschieds betrifft jedoch nicht allein die Blutmenge, sondern auch die Anzahl der beim Saugakt aufgenommenen Mikrofilarien von *A. viteae*. Zwar zeigt deren Anzahl die von Entwicklungsstadium zu Entwicklungsstadium zu erwartende Zunahme, jedoch läßt der Vergleich zwischen ein- und mehrfach infizierten Zecken keine signifikanten Unterschiede erkennen (Tab. 1). Der Ausgangswert für die N₁ lag bei ca. 9 Mikrofilarien/Zecke. Bei den Tieren, die nur eine infektiöse Blutmahlzeit erhielten, stieg ihre Anzahl von ca. 39 (N₂) auf 672 (A₂W); nahezu parallel dazu verlief die Zunahme bei Zecken, denen auf jedem Entwicklungsstadium mikrofilarienhaltiges Blut dargeboten wurde. In beiden Gruppen handelte es sich hierbei entsprechend der durch die verschiedenen Stadien aufgenommenen Blutmenge nicht um einen gleichmäßigen, sondern um einen sprunghaften Anstieg.

Alle Zeckenstadien wurden im Abstand von fünf Wochen gefüttert bzw. infiziert. Die Mikrofilariendichte im dargebotenen Blut lag bei allen Fütterungen bei 206 Mikrofilarien/20 µl.

Zur Bestimmung der aufgenommenen Blutmenge wurde jeweils vor und nach dem Saugakt ein Pool von 40 Zecken (N₂-N₄) auf einer Sartorius-Waage (Meßgenauigkeit ±1 mg) gewogen; bei den Adulten erfolgte Einzelwägung. Bei der Transformation der Massen- zur Volumeneinheit wurde die Dichte des Blutes mit 1 g/ml angenommen.

Zur Auszählung der von den Zecken aufgenommenen Mikrofilarien wurden aus jeder Unter-

Tabelle 1:

Aufgenommene Blutmenge (µl), Zahl der Mikrofilarien und Zahl der metazyklischen Larven (L3) nach ein- und mehrmaliger Infektion von *Ornithodoros moubata* mit *Acanthocheilonema viteae*.

Stadium	Infektion	µl	Mikrofilarien				L ₃	ER
			EW	BW	%	kum.		
N ₁	Ø	?	—	—	—	—	—	—
	+	?	—	8,9	—	8,9	0,4	4,5
N ₂	Ø	5,4	—	—	—	—	—	—
	+	7,0	72,1	38,8	53,8	—	1,5	3,9
	++	4,0	41,2	29,0	70,4	37,9	2,8	7,4
N ₃	Ø	19,7	—	—	—	—	—	—
	+	21,0	216,3	23,5	10,9	—	57,1	243,0
	+++	18,3	188,5	56,2	29,8	94,1	54,0	57,4
N ₄ →W	Ø	62,5	—	—	—	—	—	—
	+	52,8	543,8	173,9	32,0	—	55,5	31,9
	++++	56,0	576,8	179,0	31,0	273,1	61,5	22,5
A ₁ W	Ø	212,0	—	—	—	—	—	—
	+	280,0	2884,0	382,0	13,2	—	150,1	39,3
	+++++	164,0	1689,2	433,3	25,7	706,4	54,0	7,6
A ₂ W	Ø	249,0	—	—	—	—	—	—
	+	202,0	2080,6	672,2	32,3	—	18,8	2,8
	+++++	190,0	1957,0	629,8	32,2	1336,2	84,2	6,3
N ₄ →M	Ø	62,5	—	—	—	—	—	—
	+	52,8	543,8	173,9	32,0	—	61,9	35,6
	++++	56,0	576,8	179,0	31,0	273,1	95,7	35,0
A ₁ M	Ø	25,0	—	—	—	—	—	—
	+	18,0	185,4	96,5	52,0	—	0,0	0,0
	+++++	31,0	319,3	66,8	20,9	339,9	59,1	17,4
A ₂ M	Ø	?	—	—	—	—	—	—
	+	?	—	24,7	—	—	3,8	15,4
	+++++	?	—	99,3	—	439,2	54,3	12,4

A₁/A₂ Adultzecken, 1. oder 2. Blutmahlzeit (M = männliche, W = weibliche Zecken)
BW Beobachtungswert (tatsächliche Anzahl der Mikrofilarien)
ER Entwicklungsrate (Mikrofilarien zu L₃)
(bei mehrmaliger Infektion [++ Bis +++++] bezogen auf die kumulative Anzahl)
EW Erwartungswert (aufgrund der aufgenommenen Blutmenge zu erwartende Anzahl)
kum. Anzahl kumulativ
N₁-N₄ Nymphen 1 bis 4
N₄→M Nymphen 4, die sich zu Männchen entwickelten
N₄→W Nymphen 4, die sich zu Weibchen entwickelten
? zu geringe, nicht meßbare Blutmenge
% Beobachtungswert in% des Erwartungswertes
Ø nicht infizierte Zecken des entsprechenden Entwicklungsstadiums
+ einmalig infizierte Zecken des entsprechenden Entwicklungsstadiums
++ bis 2-, 3-, 4-, 5- oder 6mal, d. h. auch auf den vorangegangenen Entwicklungsstadien
+++++ bereits infizierte Zecken

Eine deutliche Diskrepanz besteht allerdings in beiden Infektionsgruppen zwischen der Anzahl der ingestierten Mikrofilarien und derjenigen, die in der entsprechenden Menge gebotenen Blutes enthalten war (Tab. 1). In den Zecken aller Entwicklungsstadien waren — z. T. deutlich — weniger Mikrofilarien nachzuweisen, als in der aufgenommenen Blutmenge hätten enthalten sein müssen. Dabei schwankte die Minderaufnahme zwischen etwa 30% und 89%; in den Zecken fanden sich also nur 1 Zehntel bis 2 Drittel der im Infektionsblut enthaltenen Mikrofilarien wieder. Für alle Stadien konnte mittels des t-Tests ein signifikanter Unterschied zwischen der erwarteten und der tatsächlichen Anzahl aufgenommener Mikrofilarien festgestellt werden. Die Anzahl der metazyklischen Larven stieg bei den Tieren mit einmaliger Infektion von 0 bei den N₁ auf 150,1 (A₁W). Bei den Zecken mit mehrmaliger Infektion nahm die Zahl der L₃ von 0,4 (N₁) auf 54,0 (A₁W) zu. Aufgrund der verminderten Blutaufnahme und der damit verbundenen geringeren Mikrofilarienzahl, entwickelten sich in den männlichen Zecken nach einmaliger Infektion im Adultstadium deutlich weniger metazyklische Larven als in den weiblichen Tieren. Eine andere Situation stellte sich bei den Tieren mit mehrmaliger Infektion dar. Hier war ab

dem vierten Nymphenstadium eine gewisse Stagnation in der Anzahl metazyklischer Larven zu beobachten. Zwischen männlichen und weiblichen Zecken (N₄-A₂) konnte allerdings kein statistisch signifikanter Unterschied in der L₃-Zahl festgestellt werden. Genausowenig bestanden bei allen Nymphenstadien und bei den männlichen Zecken statistisch gesicherte Unterschiede in der Anzahl der metazyklischen Larven zwischen den beiden Gruppen. Andere Verhältnisse lagen bei den weiblichen Tieren vor. Nach der ersten Infektion im Adultstadium entwickelten sich in den Zecken mit einmaliger Infektion signifikant mehr L₃ als in denjenigen mit mehrmaliger Infektion (U=8; p<0,01). Umgekehrt verhielt es sich nach der zweiten Infektion im Adultstadium. Hier hatte die mehrmalige Infektion signifikant mehr L₃ zur Folge als die einmalige Infektion (U=6; p<0,001).

Diskussion Für eine effiziente Übertragung von Filarien ist nicht nur von Bedeutung, daß eine Schädigung der Mikrofilarien und metazyklischen Larven des Parasiten durch den Überträger möglichst gering gehalten wird, sondern auch, daß der Vektor seinerseits keine wesentliche Schädigung durch solche Parasitenstadien erfährt. Ein den Vektor schädigender Effekt läßt sich z. B. daran erkennen, daß nach einer infektiösen Blutmahlzeit eine erneute Blutaufnahme unterbleibt. Solche Beobachtungen liegen nicht nur für Zecken, so z. B. für *A. viteae*-infizierte *Ornithodoros tartakovskyi* vor (8), sondern auch für *Wuchereria bancrofti*-infizierte Culiciden wie *Anopheles gambiae* und *Culex quinquefasciatus* (19). In anderen Fällen, so bei einer Infektion der Milbe *Ornithonyssus bacoti* mit der Filarie *Litomosoides carinii*, kommt es zwar noch bei wenigstens einem Teil der Tiere zur neuerlichen Blutaufnahme, dann jedoch mit deutlicher Verzögerung ihres Beginns (7).

Dagegen hat, wie unsere eigenen Untersuchungen ergaben, zumindest die Aufnahme der Mikrofilarien von *A. viteae* offensichtlich keinen direkt schädigenden Effekt auf *O. moubata*. Aus der unverminderten Blutaufnahme bei den mehrfach infizierten Zecken läßt sich zumindest schließen, daß vorausgegangene Infektionen keine gravierenden Verletzungen der Mundwerkzeuge zur Folge hatten. Diese Schlußfolgerung läßt sich allerdings nicht auf die Abgabe metazyklischer Larven ausdehnen, da dieser Vorgang bei *O. moubata* bisher niemals beobachtet wurde (11).

Für diese Zeckenspecies ist nicht einmal bekannt, ob die infektiösen Filarienlarven überhaupt ins Capitulum einwandern. Insofern ist bisher auch nicht gesichert, eher sogar unwahrscheinlich, daß *O. moubata* tatsächlich als Vektor im eigentlichen Sinn für *A. viteae* fungieren kann. Dennoch bleibt die Infektion nicht gänzlich ohne Einfluß auf die Zecken. Sie äußerte sich in unseren Untersuchungen in der Reproduktionsrate. So konnten wir in den Eigelegten infizierter Weibchen deutlich mehr deformierte Eier entdecken als in denjenigen nichtinfizierter Kontrolltiere. Zieht man die Anzahl sich entwickelnder N_1 als Bewertungsmaßstab für den Effekt einer *A. viteae*-Infektion heran, dann ist deren Anzahl bei nichtinfizierten Tieren mit durchschnittlich 65,5 N_1 signifikant höher als bei einmalig infizierten (28,6 N_1) und diese wiederum signifikant erhöht gegenüber mehrmalig infizierten *O. moubata* (2,6 N_1).

Was die metazyklischen Larven anbetrifft, so stieg ihre Zahl in beiden Gruppen zunächst an. Bei den mehrmalig infizierten Zecken trat dann aber ab dem vierten Nymphenstadium eine Stagnation der L_3 -Zahl ein, die möglicherweise als eine Entwicklungshemmung zu deuten ist, wie dies auch für andere Filarienarten vermutet wird (20). Eine solche Entwicklungshemmung kann als Folge der Kombination von zecken- und filarienspezifischen Kontrollfaktoren gedeutet werden.

Errechnet man die prozentuale Wahrscheinlichkeit, mit der sich eine Mikrofilarie zur L_3 entwickelt (Tab. 1), so läßt sich kein deutlicher Trend in beiden Gruppen erkennen. Nach mehrmaliger Infektion wurde bei den N_3 mit 57,4% der höchste Prozentsatz erreicht. Von da an fiel der Wert ab. In der Gruppe mit einmaliger Infektion überschritt die Entwicklungsrate einmal die 100%-Grenze, ein Ergebnis, das auf die außerordentlich große Schwankungsbreite in der Aufnahme von Mikrofilarien bei Zecken desselben Stadiums hinweist. Diese Schwankungsbreite bei den aufgenommenen Mikrofilarien erklärt auch, daß zehn N_3 im Durchschnitt 23,5 Mikrofilarien aufgenommen hatten; zehn andere bei der Sektion jedoch 57,1 L_3 aufwiesen. Vergleicht man die Gruppen mit ein- und mehrmaliger Infektion in ihrer Gesamtheit, dann stellt sich heraus, daß sie sich hinsichtlich der L_3 -Zahl nicht wesentlich unterscheiden (Tab. 1). Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß die mehrmals infizierten Zecken insgesamt durchschnittlich 1336 (w) bzw. 439 (m) Mikrofilarien aufgenommen hatten. Daraus resultierten 84,2 (w) bzw. 54,3 (m) metazyklische Larven, was einer Entwicklungsrate von 6,3% bei weiblichen und von 12,4% bei den männlichen Zecken entspricht. D. h. trotz deutlich geringerer Mikrofilarienaufnahme kam es in männlichen und weiblichen Zecken zur Entwicklung von annähernd der gleichen Anzahl von L_3 . Diese niedrige Entwicklungsrate kommt möglicherweise auch durch eine Verringerung der Mikrofilarienzahl schon unmittelbar nach der Blutmahlzeit zustande. So ist *O. tartakovskyi* in der Lage, *A. viteae*-Mikrofilarien mit der Coxalflüssigkeit auszuscheiden, was auf bis zu 30% der aufgenommenen Mikrofilarien zutrifft (10). Zwei andere denkbare Wege zur Ausscheidung der Mikrofilarien wären durch Regurgitation und/oder

durch Salivasekretion. Als unwahrscheinlich kann gelten, daß es zu einer Verletzung der Mikrofilarien bei der Blutaufnahme kommt. Anders als z. B. einige Culiciden (22) besitzen weder *O. moubata* (4) noch *O. tartakovskyi* (8) Pharynxstrukturen, die einen entsprechenden Effekt ausüben könnten.

Eine weitere, immer noch kontrovers diskutierte, für die Epidemiologie der Filariosen jedoch bedeutsame Frage besteht darin, ob es zu einer „Anreicherung“ von Mikrofilarien im Überträger kommen kann oder nicht, d. h. ob sich im Überträger mehr Mikrofilarien nachweisen lassen, als aufgrund der aufgenommenen Blutmenge zu erwarten sind. Ein solches Phänomen wurde für Dipteren mehrfach beschrieben (12, 15, 21), nicht jedoch für Acarinen. Bei Milben und Zecken übersteigt die Anzahl der aufgenommenen ganz offensichtlich niemals diejenige der in der entsprechenden Menge dargebotenen Blutes enthaltenen Mikrofilarien, und zwar unabhängig davon, ob die Tiere Gelegenheit hatten, am infizierten Versuchstier zu saugen oder Blut mittels Membranfütterung aufzunehmen (2, 3, 13, 17, 18). Wie die eigenen Untersuchungen zeigen, wird der Erwartungswert immer deutlich unterschritten: In den Zecken ließen sich nämlich nur 11-70% der im Fütterungsblut enthaltenen Mikrofilarien wiederfinden. Dabei ist die Minderaufnahme auch nicht mit der Höhe des Entwicklungsstadiums von *O. moubata* korreliert. D. h. die mit jeder Häutung verbundene Größenzunahme auch der Mundwerkzeuge wirkt sich nicht derart auf die Anzahl aufgenommener Mikrofilarien aus, daß diese dann z.B. bei den Adulten überproportional häufiger nachgewiesen werden könnten als bei den Nymphen (Tab. 1). Nochmals hervorzuheben bleibt auch in diesem Zusammenhang, daß die Minderaufnahme unabhängig ist von der Anzahl infektiöser Blutmahlzeiten.

Zusammenfassung

Die *Acanthocheilonema viteae*-Infektion der Rennmaus (*Meriones unguiculatus*) stellt ein etabliertes adäquates Tiermodell für filarienspezifische Untersuchungen, insbesondere für die Onchocercose des Menschen, dar. Als Spender von Infektionslarven dient hierfür die Zecke *Ornithodoros moubata*. Bisherige Studien analysierten ausschließlich die Verhältnisse nach einmaliger Aufnahme von Mikrofilarien durch den Vektor. In der Natur sind jedoch die Endwirte so eng mit ihren Ektoparasiten vergesellschaftet, daß es auf jedem Nymphen- und im Adultstadium zu infektiösen Blutmahlzeiten kommt. Ziel unserer Experimente war es, diese natürlichen Verhältnisse zu simulieren.

Die Versuchsanordnung umfaßte drei Gruppen: 1. nichtinfizierte Zecken, 2. Zecken, die einmal und 3. Zecken, die mehrmals, und zwar auf jedem Entwicklungsstadium, mikrofilarienhaltiges Blut geboten bekamen. Dabei erfolgte die Blutaufnahme über eine Fütterungsapparatur.

Die Ergebnisse unserer Studie zeigen, daß die Zecken aller drei Gruppen die gleiche Blutmenge aufnahmen. Es bestanden auch keine Unterschiede zwischen ein- und mehrmals infizierten Tieren in der Zahl ingestierter Mikrofilarien, deren Rückfindungsrate unmittelbar nach der Blutaufnahme je nach Entwicklungsstadium der Zecken zwischen 11% und 70% schwankte. Beide Gruppen unterschieden sich auch nicht in der Zahl der beherbergten metazyklischen Larven, obwohl die mehrmals infizierten mehr als doppelt so viele Mikrofilarien akkumulierten als Zecken mit einmaliger Infektion. Dies ist möglicherweise auf zecken- und/oder filarienspezifische Kontrollfaktoren zurückzuführen, die eine Überpopulation mit Schädigung des Vektors verhindern. Als schädigender Effekt wurde allerdings bei beiden Infektionsgruppen eine signifikante Reduktion der Reproduktionsrate festgestellt, die bei Zecken mit mehrmaliger Infektion am deutlichsten ausgeprägt war.

Schlüsselwörter *Acanthocheilonema viteae*, *Ornithodoros moubata*, mehrfache Infektion.

Summary *Development of Acanthocheilonema viteae in Ornithodoros moubata after single and repeated infections: a quantitative analysis*

Acanthocheilonema viteae infection of jirds (*Meriones unguiculatus*) is a well-established animal model for research on human filariases, especially onchocerciasis. Larvae to infect jirds are obtained from the vector tick, *Ornithodoros moubata*. Former research on *A. viteae* infection of ticks was based exclusively on a single ingestion of microfilariae. This does not reflect the natural situation. In nature ticks live in close association with their hosts and thus repeated infections are the rule. The aim of our study was to simulate these natural conditions.

The experimental design included three groups of ticks: 1. non-infected ticks, 2. ticks which fed only once on infected blood, and 3. ticks which were fed at each developmental stage on blood containing microfilariae. Feeding was conducted via a special membrane feeder.

The results of our investigation show that there was no difference in the amount of blood taken by the three groups of ticks during a single meal. The number of microfilariae ingested by groups 2 and 3 was the same at each feeding. The recovery rate of microfilariae in ticks dissected immediately after their blood meal varied between 11% and 70% depending on the developmental stage of the ticks. Furthermore there was no difference between the two infected groups of ticks in the number of infective larvae developing, although the accumulated number of microfilariae ingested was twice as high in repeated as in single infections. Thus, there seems to be some regulating factor determining the number of larvae which develop, probably as a mechanism to prevent overcrowding in repeated infections. On the other hand, the reproduction rate in both groups of infected ticks was significantly reduced compared with non-infected controls, this effect being most pronounced in ticks with repeated infections.

Key words *Acanthocheilonema viteae, Ornithodoros moubata, repeated infection.*

Literatur

1. BAIN, O. (1967):
Biologie larvaire et mécanisme de transmission de la filaire *Dipetalonema viteae*.
Ann. Parasit. Hum. Comp. 42, 211-267.
2. BARTHOLD, E. (1984):
Aufnahme von Mikrofilarien, deren Entwicklung zu metazyklischen Larven und Mortalität des Vektors (*Ornithodoros moubata*) im Modell der Nagetierfilariose (*Dipetalonema viteae*).
Diplomarbeit, Fakultät für Biologie, Universität Tübingen.
3. BARTHOLD, E., WENK, P. (1986):
Quantitative relations in the extrinsic development of *Dipetalonema viteae* (Nematoda, Filarioidea) in the vector *Ornithodoros moubata*.
Z. Angew. Zool. 73, 49-62.
4. BERTRAM, D. S. (1939):
The structure of the capitulum in *Ornithodoros*: a contribution to the study of the feeding mechanism in ticks.
Ann. Trop. Med. Parasitol. 33, 229-258.
5. CHABAUD, A.G. (1954):
Sur le cycle évolutif des spirurides et de nématodes ayant une biologie comparable. Valeur systématique des caractères biologiques (suite).
Ann. Parasit. Hum. Comp. 29, 206-249.
6. HALLMANN, L. (1980):
Klinische Chemie und Mikroskopie.
Thieme-Verlag, Stuttgart.
7. JEFFRIES, D., MOLYNEUX, D. H. (1983):
Feeding behaviour of the mite *Ornithonyssus bacoti* infected with *Litomosoides carinii*.
Parasitology 87 (Suppl.), lxiv.

8. LONDONO, M. J. (1976):
Distribution and movement of infective stage larvae of *Dipetalonema viteae* (Filarioidea) in the vector tick, *Ornithodoros tartakovskyi* (Argasidae).
J. Parasitol. 62, 589-595.
9. LONDONO M.J. (1976):
Behavior of *Dipetalonema viteae* (Filarioidea) during escape from tick, *Ornithodoros tartakovskyi* (Argasidae).
J. Parasitol. 62, 596-603.
10. LONDONO, M. J. (1976):
Transmission of microfilariae and infective larvae of *Dipetalonema viteae* (Filarioidea) among vector ticks, *Ornithodoros tartakovskyi* (Argasidae), and loss of microfilariae in coxal fluid.
J. Parasitol. 62, 786-788.
11. LUCIUS, R., TEXTOR, G., (1995):
Acanthocheilonema viteae: Rational design of the life cycle to increase production of parasite material with less experimental animals.
Appl. Parasitol. 36, 22-33.
12. MC GREEVY, P. B., KOLSTRUP, N., TAO, J., MCGREEVY, M. M., MARSHALL, T. F. DE C. (1982):
Ingestion and development of *Wuchereria bancrofti* in *Culex quinquefasciatus*, *Anopheles gambiae* and *Aedes aegypti* after feeding on humans with varying densities of microfilariae in Tanzania.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 76, 288-296.
13. PACHECO, G., ATKINS, M. J., GURIAN, J. (1972):
Quantification of infection of ticks with *Dipetalonema viteae*.
J. Parasitol. 58, 275-278.
14. PETRISHCHEVA, P. A., ZHMAEVA, Z. M. (1965):
Argasid ticks (Family Argasidae).
In: Petrishcheva P.A. (Ed.)
Vectors of diseases of natural foci.
Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem; S. 252-279.
15. SHELLEY, A. J., PINGER, R. R., MORAES, M. A. P., HAYES, J. (1979):
Concentration of microfilariae of *Onchocerca volvulus* by *Simulium sanguineum* during feeding: use in mapping parasite distribution in the skin.
J. Med. Entomol. 16, 48-51.
16. SOUTHWOOD, T. R. E. (1978):
Ecological methods.
Chapman & Hall, London; second edition.
17. WENK, P., LANTOW, S. (1982):
Infestation der Milbe *Ornithonyssus bacoti* Hirst 1913 (Acari) mit Mikrofilarien von *Litomosoides carinii* Chandler 1931 (Nematoda, Filarioidea) bei künstlicher Fütterung mit Blut von Baumwollratten *Sigmodon hispidus*.
Z. Angew. Entomol. 93, 523-532.
18. WIRTZ, H. P., BARTHOLD, E. (1986):
Simplified membrane feeding of *Ornithodoros moubata* (Acarina: Argasidae) and quantitative transmission of microfilariae of *Dipetalonema viteae* (Nematoda: Filarioidea) to the ticks.
Z. Angew. Zool. 73, 1-11.
19. ZIELKE, E. (1976):
Studies on quantitative aspects of the transmission of *Wuchereria bancrofti*.
Tropenmed. Parasitol. 27, 160-164.
20. ZIELKE, E. (1992):
Zum Befall mit *Wuchereria bancrofti*-Larven bei unterschiedlich empfänglichen Überträgermücken nach einer zweiten Blutmahlzeit.
Mitt. Österr. Ges. Tropenmed. Parasitol. 14, 97-106.
21. ZIELKE, E. (1992):
On the uptake of *Wuchereria bancrofti* microfilariae in vector mosquitoes of different susceptibility to filarial infections.
Angew. Parasitol. 33, 91-95.
22. ZIELKE, E. (1993):
Schutzmechanismen von Culiciden gegenüber Infestationen mit Filarien.
Mitt. Öster. Ges. Tropenmed. Parasitol. 15, 149-156.

Korrespondenzadresse Prof. Dr. Erhard Hinz
Abteilung Parasitologie des Hygiene-Instituts der Universität Heidelberg
Im Neuenheimer Feld 324
D-69120 Heidelberg · Bundesrepublik Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Stein G., Hinz Erhard, Textor-Schneider G., Petney Trevor N.

Artikel/Article: [Quantitative Untersuchungen zur Entwicklung von Acanthocheilonema viteae in Ornithodoros moubata nach ein- und mehrmaliger Infektion. 75-82](#)