Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 11 (1954)

Heft: 1

Artikel: Zur Fortpflanzungsbiologie und zur intrauterinen Entwicklung von Glossina palpalis

Autor: Hoffmann, Roger

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-310473

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: 14.07.2025

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

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel.

Zur Fortpflanzungsbiologie und zur intrauterinen Entwicklung von Glossina palpalis.

Von Roger Hoffmann.

(Eingegangen am 17. Juli 1953.)

Inhaltverzeichnis.

Einleitung 2

Übersicht über die Wandlungen des Geschlechtsapparates einer weiblichen Glossine im Verlauf der ersten Graviditätsperiode 4

Material und Technik 9

I. Der Fortpflanzungsapparat der weiblichen Fliege 10
- a) Ovarien und Ovarialeier 10
- b) Der Ovidukt 12
- c) Der Uterus und seine Tracheenversorgung 12
- d) Der Bau der Anhangs- oder Milchdrüsen 14
- e) Die Spermatheken 16

II. Die Kopulation 16

III. Die intrauterine Embryonalentwicklung 19
- a) Reifung der Ovarialeier, Ovulation und Befruchtung 19
- b) Die Embryonalentwicklung und das Schlüpfen der Larve . . 25
- c) Der Bau und die Funktion der Choriothetis 26

IV. Die intrauterine Larvenentwicklung 27
- a) Saugapparat, Häutungsmechanismus und Dauer der Larvenstadien 27
- b) Die Milchdrüsen und ihre Funktion 29
- c) Wechselbeziehungen zwischen Blutaufnahme, Milchsekretion und Larvengewicht 31
- d) Der larvale Mitteldarmsack und seine Funktion 39
- e) Die Abhängigkeit der intrauterinen Entwicklung von relativer Luftfeuchtigkeit und Temperatur; Bedeutung der larvalen Atmung 42
- f) Der Geburtsakt und die larvale Hautmuskulatur 45
- g) Gewichtsverhältnisse bei weiblichen Glossinen nach Deposition von Larven und während der Gravidität 49

V. Übersicht über den zeitlichen Ablauf der Glossinenentwicklung . . 51
- a) Ablauf des Fortpflanzungsgeschehens einer Glossine 51
- b) Der Entwicklungszyklus einer Glossinengeneration 54

Literatur 54

Zusammenfassung 55

Einleitung.

Seit dem ersten Bericht Livingstones über das Vorkommen dieser krankheitsübertragenden Fliegen und den ersten Beschreibungen der verschiedenen Species durch WIEDEMANN (1830) und ROBINEAU-DESVOIDY (1830) sind sehr zahlreiche Publikationen über Biologie, Systematik, Anatomie und vor allem über die krankheitsübertragenden Eigenschaften der Glossinen veröffentlicht worden, so von ROUBAUD, HEGH, NEWSTEAD, ZUMPT, GASCHEN, GEIGY und anderen. Diesen Publikationen wurde denn auch bei der Abfassung der vorliegenden Arbeit die gebührende Beachtung geschenkt.

Es fehlte bis heute jedoch eine umfassende Studie über die Embryologie, die intrauterine Larvenentwicklung und die damit verbundenen Eigenheiten der Fortpflanzungsbiologie der Tsetses. Angeregt durch eine Expedition nach dem Belgischen Kongo und anderen von Glossinen heimgesuchten Gebieten Afrikas hat R. GEIGY im Jahre 1945 erstmals wieder seit 1939 (RODHAIN und VAN HOOF) lebende Tsetse-Fliegen *(Glossina palpalis)* zu Zucht- und Studienzwecken nach Europa gebracht. Es gelang ihm, während über drei Jahren eine wachsende Zahl von Fliegen in eigens dafür eingerichteten klimatisierten Zuchträumen zu halten. Wertvolle eigene Beobachtungen über Zuchtmöglichkeiten, Zucht-Technik und Verhaltensweise von gefangengehaltenen Glossinen hat er 1946 und 1948 veröffentlicht.

Die erfreuliche Prosperität dieser langjährigen Großzucht schuf dann ebenfalls die Möglichkeit, eingehendere Studien über die intrauterine Entwicklung der Larve sowohl in embryologisch-histologischer als auch in biologischer Richtung anzustellen und weiterhin Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie der Glossine in Ergänzung bereits bekannter Tatsachen zu leisten. In diesem Sinne wurde unter der wertvollen Anleitung und Beratung von Professor Geigy diese Arbeit ausgeführt. Es sei ihm auch an dieser Stelle der herzliche Dank für seine Bemühungen ausgesprochen.

Ich habe mich vor allem bemüht, durch experimentell genau belegte Daten über das Entwicklungsgeschehen von *Glossina palpalis* bestehende Unklarheiten zu bereinigen und Fehlendes zu ergänzen. Als Einleitung sei zunächst eine zusammenfassende Übersicht über die von mir ermittelten, bzw. bestätigten Entwicklungsdaten gegeben, welche die Grundlage für die detaillierteren Kapitel dieser Arbeit bilden soll.

Die bereits geschlechtsreife weibliche Glossine verläßt ihr Tönnchen nach einer Puppenruhe von rund 35 Tagen. Die Kopulation

erfolgt meistens schon am ersten Lebenstag. In beiden Ovarien, von denen jedes nur aus einer Eiröhre besteht, sind zu diesem Zeitpunkt noch keine reifen Eier anzutreffen. Indessen reift im rechten Ovar das unterste Ei langsam heran, erreicht am 6. Lebenstag der Fliege eine Länge von 1,2 mm. und am neunten Lebenstag, kurz vor der Ovulation, eine solche von 1,4 mm. Zwischen dem 9. und 10. Lebenstag findet der Abstieg des ersten reifen Eies in den Uterus statt. Hier wird es sofort von Spermatozoen, die aus den Spermatheken in den obersten Teil des Uterussackes gelangen, befruchtet. Die Embryogenese dauert ungefähr 50 Stunden und wird durch das Aufreißen des Chorions (Längsriß) beendet. Die von der Eihaut befreite Larve sitzt mit nach vorne gerichtetem Kopfpol im Uterus, beginnt jedoch erst 24 Stunden nach dem Schlüpfen, wenn sich die Sammelkanäle und der unpaare Milchdrüsengang prall mit Sekret gefüllt haben, zu saugen. Zu diesem Zwecke nähert sie ihre Mundöffnung einer vom Uterusdach ins Uteruslumen hineinragenden Papille, an deren Spitze sowohl die Ausfuhröffnung der Spermathekengänge als auch jene des unpaaren Milchdrüsenganges münden. Durch rhythmisches Anpressen ihrer pharyngealen Zunge an die Papillenspitze beginnt das Milchsekret in die Mundöffnung zu strömen (am 12. Lebenstag der Mutterfliege). Während vier Tagen ernährt sich nun die ständig heranwachsende Larve von diesem Sekret.

Der Durchmesser des larvalen Mitteldarmes erreicht am 19. Lebenstag der Mutterfliege, d. h. kurz vor Deposition der ersten Larve, ungefähr 4,2 mm, sein Volumen hat sich also verzwanzigfacht. Die Länge der Larve beträgt am 12. Lebenstag der Fliege 1,65 mm, am 19. Tag jedoch 7,2 mm, und hat sich damit in wenigen Tagen verfünffacht. Unterdessen ist im linken Ovar das unterste Ei ebenfalls herangereift. Seine Länge wurde am 6. Lebenstag der Fliege mit 0,5 mm. am 19. Tag jedoch mit 1,4 mm gemessen und hat damit annähernd die Größe eines Reifeies erreicht. Am 19. oder 20. Lebenstag der Glossine erfolgt die Deposition der ersten Larve. Nur wenige Stunden später gleitet bereits das nachfolgende Ei in den Uterus und wird befruchtet. Es vergehen dann lediglich 8 oder 9 Tage, bis die zweite Larve deponiert wird, da die der Embryogenese und Larvenentwicklung vorausgehende Ovarialentwicklung diesmal ja bereits zurückgelegt war. In Abständen von ebenfalls je 8—9 Tagen werden dann weitere 6—12 Larven abgelegt. Der Tod der weiblichen Glossine erfolgt also meist nach 80 bis 120 Lebenstagen.

Schließlich möchte ich noch eine ganz kurze Orientierung über die Organe des Genitalapparates der Mutterfliege und die Larvenorgane folgen lassen:

Der Genitalapparat der weiblichen Glossine besteht

1. aus einem rechten und linken Ovarium, enthaltend je eine Eiröhre, die sich in 3 Eikammern gliedert, aus zwei kurzen paarigen und einem kurzen unpaaren Ovidukt;

2. aus einem Uterus, in dessen dorsaler Wand die Anhangs- oder Milchdrüse und die beiden Spermathekengänge münden (Uteruspapille). Der Uterus ist in seinem vorderen Abschnitt überdies mit einem ansehnlichen Drüsenpolster, der sog. Choriothetis, versehen;

3. aus einer mit Chitin ausgekleideten Vagina;

4. aus zwei Receptacula seminis, die je einen Ausführgang (Spermathekengang) besitzen, der in den Uterus mündet.

Als Larvenorgane sind zu erwähnen:

1. der Pharynx mit muskulöser Zunge;

2. der daran anschließende Oesophag und der Proventrikel;

3. der Darmtraktus, bestehend aus Vorderdarm, Mitteldarm (der allein sich ausweitet und an der Resorption der aufgenommenen Nahrung am stärksten beteiligt ist) und dem afterlosen Enddarm;

4. zwei einfache, lange Malpighische Gefäße, die an der Grenzstelle von Mittel- und Enddarm ihren Anfang nehmen.

Zur Erläuterung all dieser Angaben sei auf die nachfolgenden Abbildungen 1—7 besonders hingewiesen.

Übersicht über die Wandlungen des Geschlechtsapparates einer weiblichen Glossine im Verlauf der ersten Graviditätsperiode.

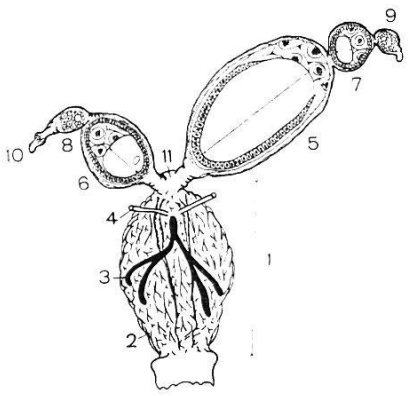


Abb. 1.

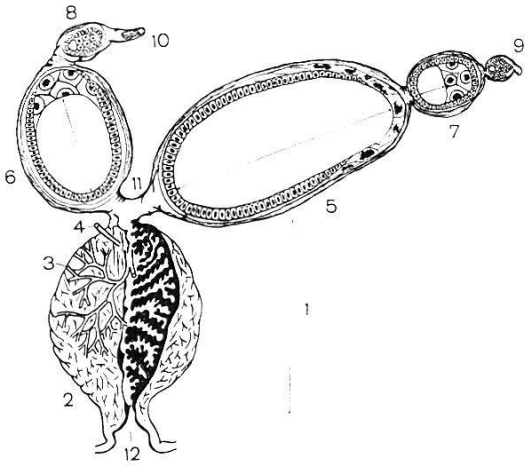


Abb. 2.

Abb. 1—7, in denselben Größenverhältnissen dargestellt, zeigen die gewaltige Dehnung, welche die Uterusregion mit fortschreitendem Larvenwachstum durchmacht.

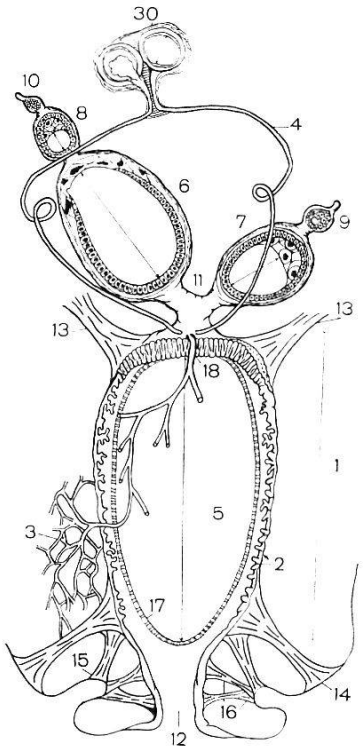


Abb. 3.

Abb. 1. Geschlechtsapparat einer 1 Tag alten ♀ Glossine. In dorsaler Aufsicht und Durchsicht halbschematisch nach der Natur und nach Präparaten gezeichnet. (Vergrößerung: ca. 19×.)

1. Länge des Uterus: 0,9 mm.
2. Uterusepithel in Falten.
3. Zentraler Milchdrüsengang mit 4 Nebenästen.
4. Die beiden Spermathekengänge (Spermatheken nicht eingezeichnet).
5. Unterstes Ei des rechten Ovars, Länge: 0,7 mm.
6. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 0,2 mm.
7. Nachfolgendes Ei (Nr. 3) des rechten Ovars, Länge 0,08 mm.
8. Nachfolgendes Ei (Nr. 4) des linken Ovars, Länge nicht meßbar.
9. Endkammer des rechten Ovars mit Endfaden.
10. Endkammer mit Endfaden des linken Ovars.
11. Paariges und unpaares Ovidukt.

Abb. 2. Geschlechtsapparat einer 6 Tage alten ♀ Glossine, rechte Hälfte des Uterus aufgeschnitten.

1. Länge des Uterus: 1,0 mm.
2. Uterusepithel mit den in den Uterus hineinragenden Faltensystemen (schwarz gezeichnet).
3. Die Milchdrüsengänge beginnen sich in zahlreiche Drüsenschläuche zu verästeln.
4. Spermathekengang.
5. Unterstes Ei des rechten Ovars, Länge: 1,2 mm.
6. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 0,5 mm.
7. Nachfolgendes Ei des rechten Ovars (Nr. 3), Länge: 0,15 mm.
8. Nachfolgendes Ei des linken Ovars (Nr. 4), Länge nicht meßbar.
9. Endkammer des rechten Ovars.
10. Endkammer des linken Ovars.
11. Paariges und unpaares Ovidukt.
12. Öffnung der Vagina, Durchm.: 0,25 mm.

Abb. 3. Geschlechtsapparat einer 10 Tage alten ♀ Glossine.

1. Länge des Uterus: 1,6 mm.
2. Uterusepithel bereits stark ausgedehnt, schwächere Falten.
3. Milchdrüse reich verzweigt, kurz vor Sekretion.
4. Spermathekengänge, in ihrem Verlaufe einfache, nach innen gedrehte Schlinge. Im obersten Teile gemeinsame Muskel- und Epithelscheide.
5. Reifei im Uterus, Länge: 1,5 mm.
6. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 0,7 mm.
7. Unterstes Ei des rechten Ovars (Nr. 3), Länge: 0,3 mm.
8. Nachfolgendes Ei des linken Ovars (Nr. 4), Länge: 0,1 mm.
9. Nachfolgendes Ei des rechten Ovars (Nr. 5), Länge nicht meßbar.
10. Endkammer des linken Ovars.
11. Paariges und unpaares Ovidukt.
12. Öffnung der Vagina, Durchm.: 0,25 mm.
13. Musculi uteri retractores.
14. Musculi uteri protractores.
15. Musculi uteri adjuvatores dilatatorum.
16. Musculi dilatatores vaginae.
17. Das das Reifei umhüllende Chorion.
18. Die Choriothetis.
30. Die beiden Receptacula seminis, von einer gemeinsamen Muscularis umgeben. Rechts: Durchm. des Lumens: 1,8 mm. Links: Lumen angefüllt mit Spermien, Chitinhülle angebrochen.

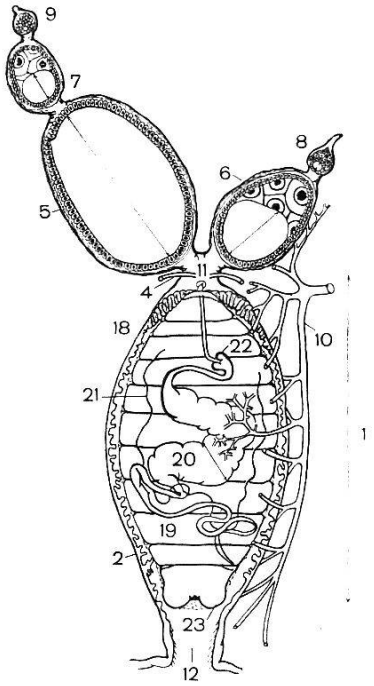


Abb. 4.

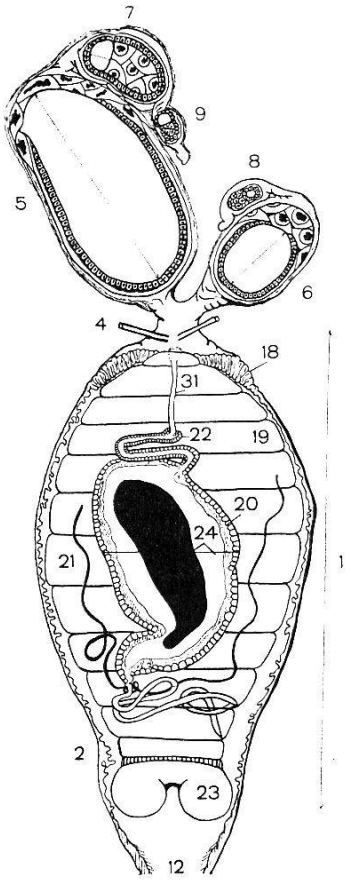


Abb. 5.

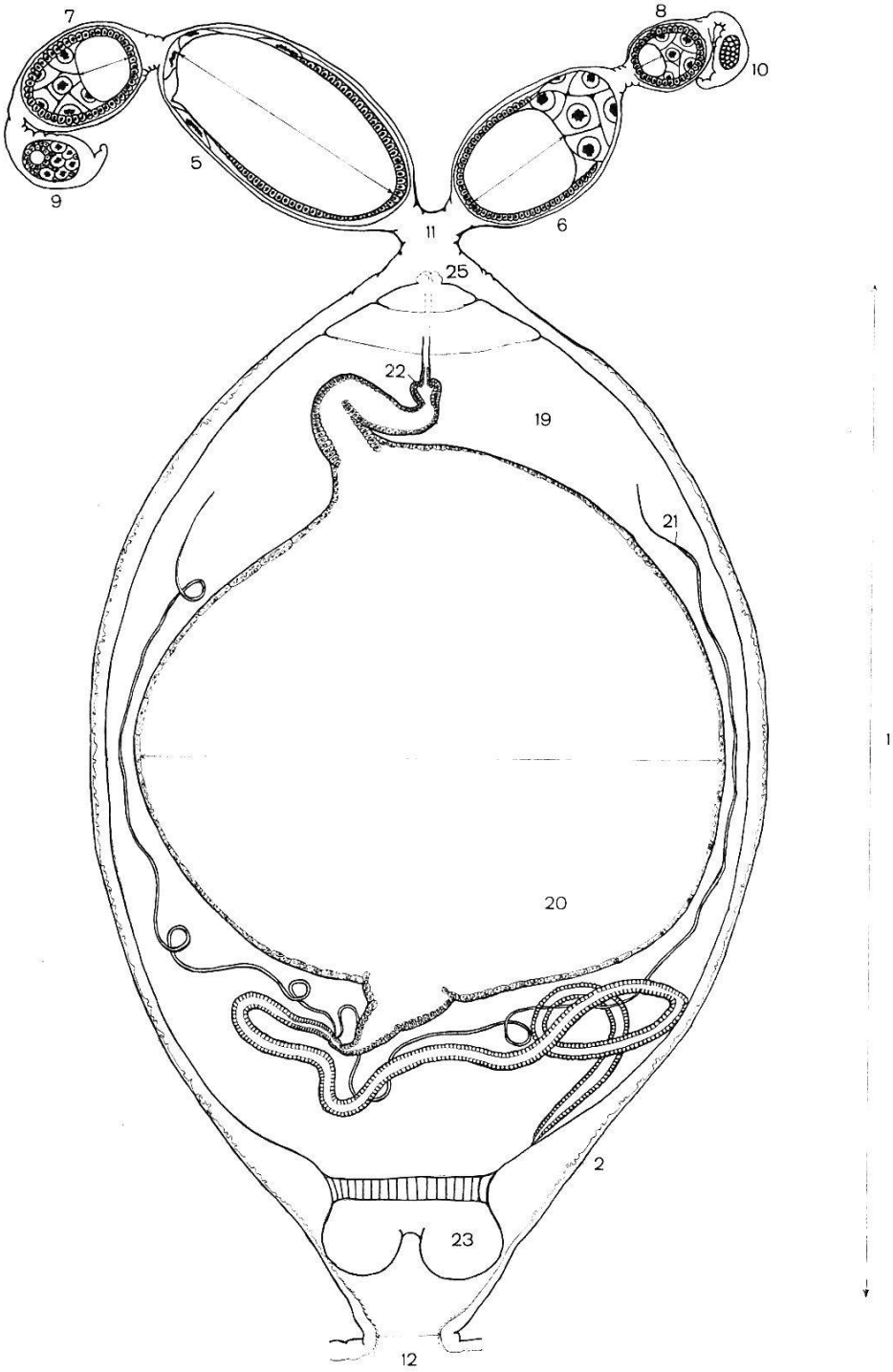


Abb. 6.

Abb. 4. Geschlechtsapparat einer 12 Tage alten ♀ Glossine.

1. Länge des Uterus: 1,7 mm.
2. Uterusepithel.
4. Spermathekengänge.
5. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 0,9 mm.
6. Unterstes Ei des rechten Ovars, Länge: 0,35 mm.
7. Nachfolgendes Ei (Nr. 4) des linken Ovars, Länge 0,15 mm.
8. Nachfolgendes Ei (Nr. 5) des rechten Ovars, Länge nicht meßbar.
9. Endkammer des linken Ovars.
10. Den Geschlechtsapparat versorgendes Tracheensystem.
11. Unpaares und paariges Ovidukt.
12. Öffnung der Vagina, Durchm.: 0,25 mm.
18. Die Choriothetis.
19. Die geschlüpfte Larve, Länge: 1,65 mm.
20. Der Mitteldarm mit dem daran anschließenden Enddarm. Durchm. des Mitteldarmes: 0,25 mm.
21. Langgestrecktes Malpighisches Gefäß.
22. Der Proventrikel.
23. Die Anlagen der Stigmenhöcker, darüber spannt sich die fein bedornte 2. Larvenhaut.

Abb. 5. Geschlechtsapparat einer 14 Tage alten ♀ Glossine.

1. Länge des Uterus: 2,5 mm.
2. Uterusepithel.
4. Spermathekengänge.
5. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 1,15 mm.
6. Unterstes Ei des rechten Ovars, Länge: 0,4 mm.
7. Nachfolgendes Ei (Nr. 4) des linken Ovars, Länge: 0,2 mm.
8. Nachfolgendes Ei (Nr. 5) des rechten Ovars, Länge nicht meßbar.
9. Endkammer des linken Ovars.
10. Endkammer des rechten Ovars.
12. Öffnung der Vagina, Durchm.: 0,3 mm.
18. Die Choriothetis.
19. Die Sekret saugende Larve, Länge: 2,35 mm.
20. Der Mitteldarm mit dialysierenden Zellen, Durchm.: 0,7 mm.
21. Malpighisches Gefäß.
22. Der Proventrikel.
23. Die Analstigmen der Larve.
24. Die aufgenommene im Mitteldarmsack sich befindende Sekretmasse teilt sich in einen zentralen Block (albuminoide Substanz), schwarz gezeichnet, und in eine periphere Randzone (lipoide Substanz), hell gezeichnet.
31. Ösophag mit Mundöffnung (= punktiert).

Abb. 6. Geschlechtsapparat einer 16 Tage alten ♀ Glossine.

1. Länge des Uterus: 5,6 mm.
2. Uterusepithel.
5. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 1,4 mm.
6. Unterstes Ei des rechten Ovars, Länge: 0,6 mm.
7. Nachfolgendes Ei des linken Ovars (Nr. 4), Länge: 0,3 mm.
8. Nachfolgendes Ei des rechtes Ovars (Nr. 5), Länge: 0,1 mm.
9. Endkammer des linken Ovars.
10. Endkammer des rechten Ovars.
11. Unpaares und paariges Ovidukt.
12. Öffnung der Vagina, Durchm.: 0,35 mm.
19. Die Larve, Länge: 5,35 mm.
20. Der Mitteldarm mit dialysierenden Zellen, Durchm.: 3,15 mm.
21. Malpighisches Gefäß.
22. Der Proventrikel.
23. Die Analstigmen der Larve.
25. Der antenno-maxillare Komplex.

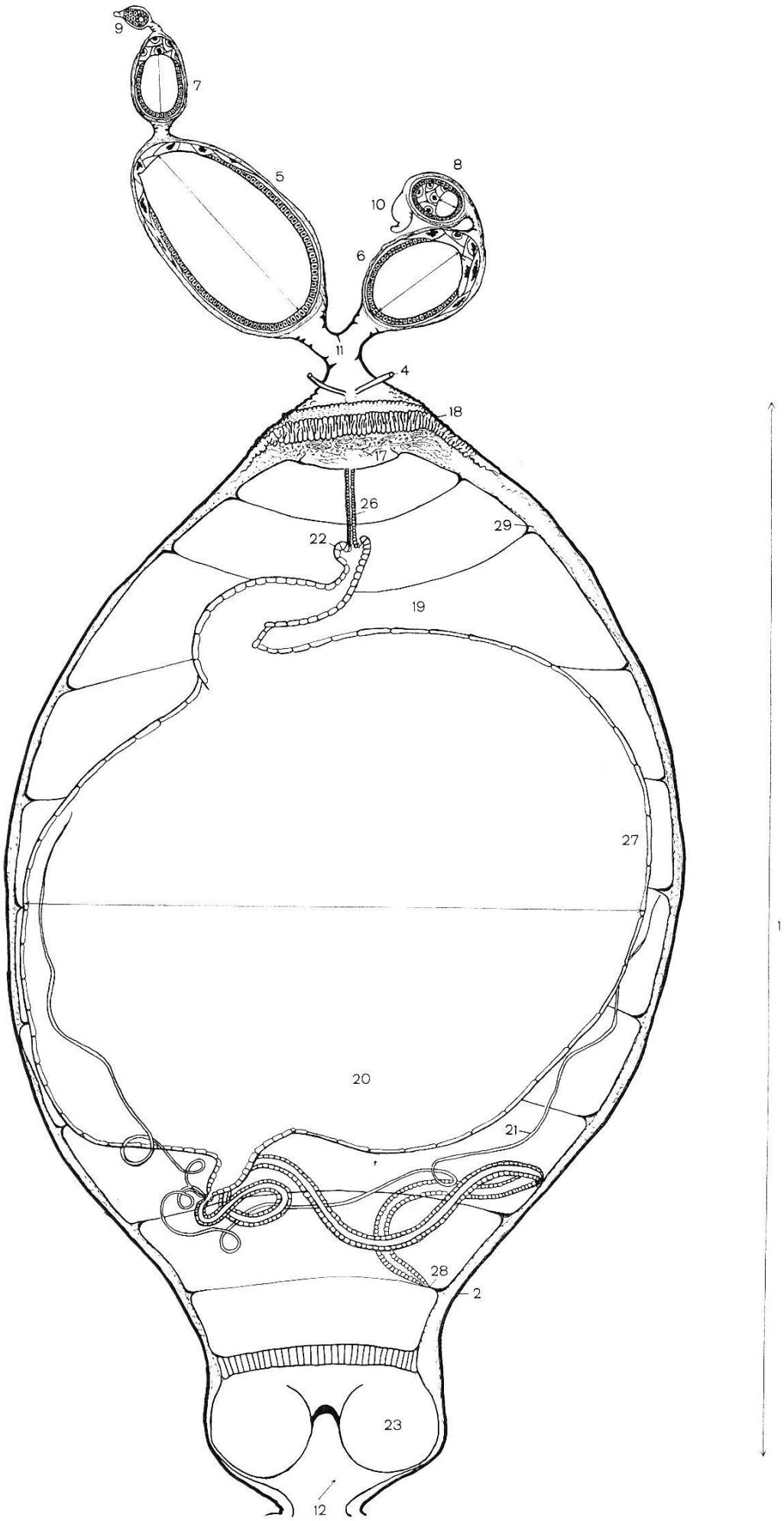


Abb. 7.

Material und Technik.

Das für die Arbeit benötigte lebende Glossinenmaterial stammt, wie bereits in der Einleitung erwähnt, zur Hauptsache aus einem im Oktober 1945 erfolgten direkten Flugimport von *Glossina palpalis* aus Brazzaville (A. E. F.). Die Glossinen wurden in einem kleinen Kühlschrank (Temp. zwischen 8 und 15° C) nach Basel transportiert. Ein relativ hoher Prozentsatz kam in gutem Zustand an (42%) und bildete den Grundstock für eine gutgedeihende Zucht. Es standen mir daher während mehrerer Monate eine große Anzahl (durchschnittlich 300) weibliche Glossinen zur Verfügung. Es wurde die von GEIGY (1946 und 1948) beschriebene Zuchttechnik angewendet.

Die Genitalorgane samt ihren im Uterus enthaltenen Larven wurden in ihren verschiedensten Entwicklungsstadien aus dem Körper von über 60 Glossinenweibchen herauspräpariert.

Darauf wurden 5—6 μ dicke Schnitte hergestellt. Die Schnittserien wurden nach der Methode von Dubosq-Brazil oder mit S. A. E. fixiert und nach Prenant oder mit Azan gefärbt. Alle Wägungen wurden mit einer Galilei-Feinwaage ausgeführt. Jede Wägung und jede Messung mit dem Mikrometer-Okular erfolgte doppelt.

Die für die biologischen Experimente angewandten Methoden werden in den entsprechenden Kapiteln näher beschrieben.

Abb. 7. Geschlechtsapparat einer 19 Tage alten ♀ Glossine.

1. Länge des Uterus: 7,25 mm.
2. Uterusepithel, schwach gefaltet.
4. Spermathekengänge.
5. Unterstes Ei des linken Ovars, Länge: 1,42 mm.
6. Unterstes Ei des rechten Ovars, Länge: 0,68 mm.
7. Nachfolgendes Ei des linken Ovars (Nr. 4), Länge: 0,4 mm.
8. Nachfolgendes Ei des rechten Ovars (Nr. 5), Länge: 0,12 mm.
9. Endkammer des linken Ovars.
10. Endkammer des rechten Ovars.
11. Paariges und unpaares Ovidukt.
12. Öffnung der Vagina, Durchm.: 0,38 mm.
17. Abgelöste Chorionteile (Bruchstücke), der Choriothetis eng aufgelagert.
18. Die Choriothetis.
19. Die Larve, Länge: 7,0 mm.
20. Der Mitteldarm, die Zellen dialysieren nicht mehr. Durchm.: 4,2 mm.
21. Malpighisches Gefäß.
22. Der Proventrikel.
23. Analhöcker der Larve.
26. Der Ösophag.
27. Langgestreckte Mitteldarmzelle.
28. Funktionsloser After.

I. Der Fortpflanzungsapparat der weiblichen Fliege.

a) Ovarien und Ovarialeier (Abb. 8—14).

Die beiden einfachen, frei in einem voluminösen Fettkörper eingebetteten Ovarien liegen bei frischgeschlüpften Tieren noch eng beieinander. Die Wände der je aus einer einzigen Eiröhre bestehenden Organe werden durch eine einfache dünne Peritonealhülle mit Basalmembran gebildet. Jede Eiröhre enthält drei verschieden große Eikammern, die durch epitheliale Querlamellen voneinander abgegrenzt sind. Das Innere der einzelnen Eikammer wird durch ein kleinzelliges Follikelepithel, dessen Zellen hexagonal aneinandergrenzen, ausgekleidet. Das Follikelepithel umschließt in jungen Eikammern sowohl Eizelle wie auch Nährzellen, um im Verlaufe seines weiteren Wachstums in der unteren Hälfte, d. h. dort, wo die Eizelle sich befindet, an Mächtigkeit etwas zuzunehmen, während der distale Teil der Eikammer entweder nur von wenigen, flacheren Follikelzellen bedeckt wird oder überhaupt keine solchen Zellen mehr aufweist und ganz von Nährzellen ausgefüllt ist. Das Follikelepithel umschließt auch das reife Ei nicht vollständig, sondern bleibt dort, wo die Nährzellen oder die Überreste davon dem Ei aufsitzen, offen. Die Follikelzellen enthalten neben dem Zellkern verschieden angefärbte Einschlüsse, die sich mit Azan blau, rot und schwarz anfärben.

Auf mehreren Schnitten sind an einigen basal liegenden Stellen die Zellwände des Follikelepithels aufgelöst, und der Inhalt der Zellen scheint — teilweise wenigstens — in die Eizelle hinein zu diffundieren, denn gleichartig gefärbte Einschlüsse kann man in der Eizelle selbst, dort wo die direkte Berührung mit dem Follikelepithel hergestellt ist, beobachten. Dies spricht für die Annahme, daß neben den Nährzellen auch dem Follikelepithel Nährfunktion zukommt.

Die Dimensionen der Ovarialeier eines frischgeschlüpften Tieres wurden mit einem Mikrometer-Okular gemessen und ergaben folgende Werte: Das unterste Ei des rechten Ovars hat durchschnittlich eine Länge von 0,7 mm. Das unterste Ei des linken Ovars wurde mit 0,2 mm Länge gemessen. Das nachfolgende Ei des rechten Ovars (das drittgrößte) hat zu diesem Zeitpunkt einen Durchmesser von 0,08 mm erreicht. Die nachfolgenden, weit kleineren Ovarialeier variieren in ihren Dimensionen nur ganz unbedeutend.

Die unterste Eikammer wird von den Lumina des paarigen Oviduktes durch eine einfache Epithellamelle abgegrenzt.

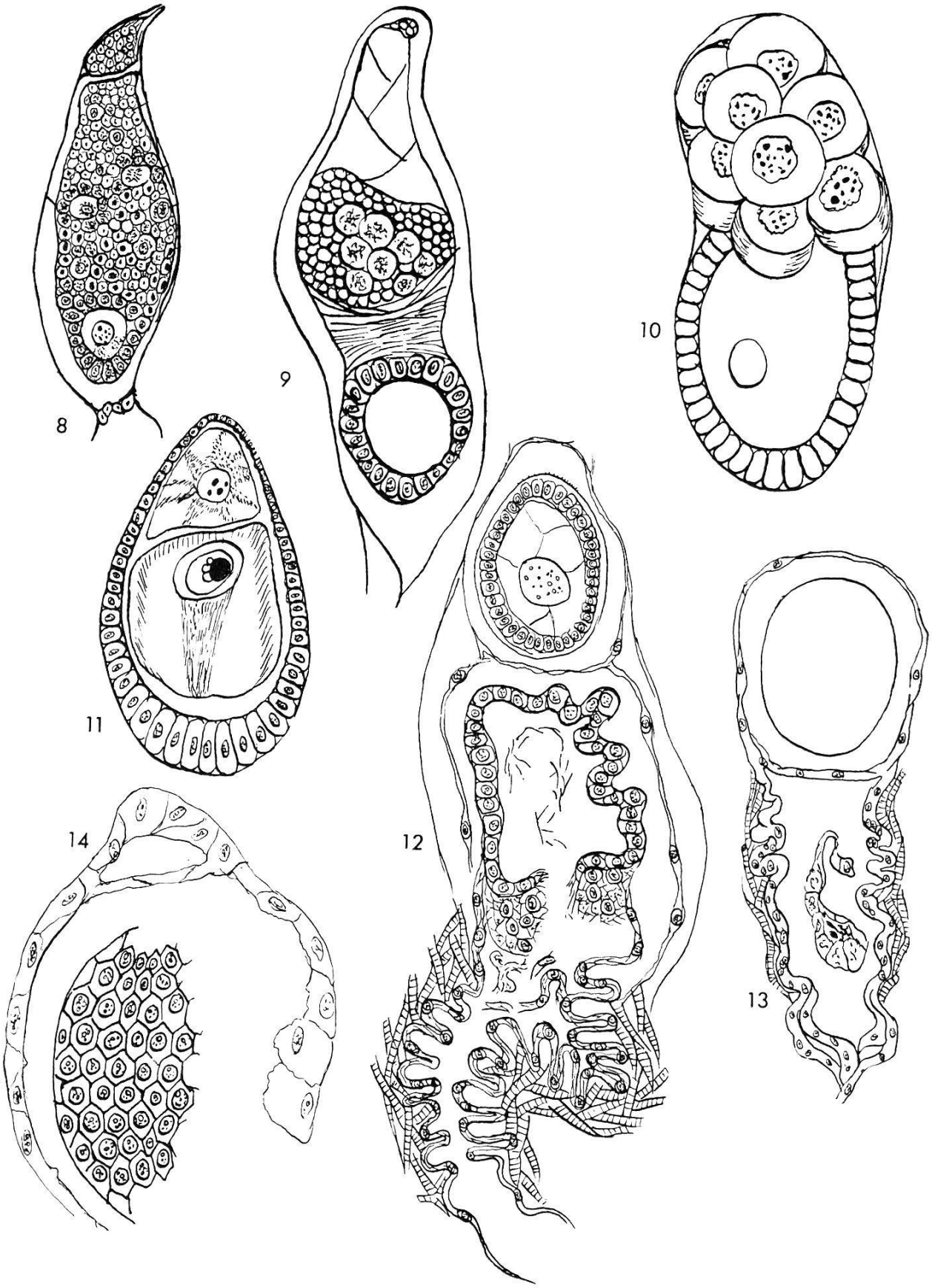


Abb. 8. Ovarium einer frischgeschlüpften Glossine: Eikammer 4, Bildung von Nährzellen.

Abb. 9. Ovarium einer frischgeschlüpften Glossine: Eikammer 3, Bildung des Follikelkranzes.

Abb. 10. Schräger Längsschnitt durch Eikammer 1. Die Nährzellen sitzen der Eizelle haubenförmig auf.

Abb. 11. Eikammer mit heranreifender Eizelle. Die Nährzellen sind in Auflösung begriffen. Dunkler Keimfleck mit ansitzenden kleinen Vakuolen, die von Ansammlungen körniger Nährsubstanz zurückgelassen wurden.

Abb. 12 und 13. Unterste leere Eikammer. Die Ovulation hat kurz vorher stattgefunden. Im Lumen zerfallende Reste von Follikelepithel.

Abb. 14. Oberflächenschnitt durch Eifach, Aufsicht auf Follikelepithel und Epithelzellen des Ovars.

b) *Der Ovidukt* (Abb. 16).

Die paarigen Ovidukte sind sehr kurz, und ihre Epithelschicht unterscheidet sich durch nichts von derjenigen der Ovarien. Eine sie begleitende Längsmuskelschicht wird nach unten etwas mächtiger, einzelne Quermuskelbänder sind zwischen die Längsmuskelfasern eingesprengt.

Der unpaare Ovidukt ist ebenfalls kurz, sein Lumen ist etwa doppelt so weit wie das des paarigen Oviduktes. Er zeichnet sich durch eine kräftige Ringmuskulatur aus. Die das Lumen auskleidende Epithelschicht ist in enge Querfalten gelegt und bedeutend kräftiger als diejenige der Ovarien. In ihrem unteren Teile wird sie von einer chitinösen Intima überdeckt, die dort, wo der Ovidukt in die Uteruspapille mündet, mächtiger wird und mit feinen Dornen besetzt ist. Das Lumen des Oviduktes ist bei der jungfräulichen Glossine eng und leer, bei jenen Tieren, die bereits einmal oder mehrere Male deponiert haben, ausgeweitet und in seinem obersten Teile, dort wo er in die paarigen Ovidukte überleitet, mit einigen Zellüberresten der untersten, leergewordenen Eikammer, d. h. mit zerfallendem Follikelepithel und Nährzellenrestanzen angefüllt.

c) *Der Uterus und seine Tracheenversorgung* (Abb. 15 und 16).

Der unpaare Ovidukt mündet etwas oberhalb und parallel zu den Spermathekengängen und dem unpaaren Milchdrüsengang dorsal in die Uteruspapille, deren hypodermale Schicht außerordentlich stark entwickelt und mit einer chitinösen Intima versehen ist. Die Uteruspapille hat konische Gestalt und sitzt dem Uterussack haubenförmig auf. Die Zellage der Papille geht allmählich in das flache Uterusepithel über, welches in seinem oberen Abschnitt an der Innenfläche schwach chitinisiert und mit feinen Dornen besetzt, in seinem mittleren und unteren Teile jedoch überaus reich an zottigen Faltenbildungen ist, die tief in das Uteruslumen hineinragen. Histologisch ist dieses Uterusepithel dem Scheidenepithel oviparer Insekten gleichzusetzen. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen, die Zellkerne sind sehr klein und färben sich mit Azan stark blau. Das Lumen des Uterus ist von einem schwach gefärbten, feinkörnigen und scheinbar schleimigen Sekrete angefüllt, das jedoch nach zirka zweitägiger Trächtigkeit nicht mehr festgestellt werden kann. Gegenüber der Einmündung von Milchdrüsengang und Spermathekengängen wird die ventrale Fläche des Uterusepithels von einem voluminösen, großkernigen Zellkomplex überlagert, über dessen Bau und Funktion in einem späteren Kapitel ausführlich berichtet werden soll (siehe S. 26). Es handelt sich um die bereits von C. H. N. Jackson (1948) erwähnte Choriothetis.

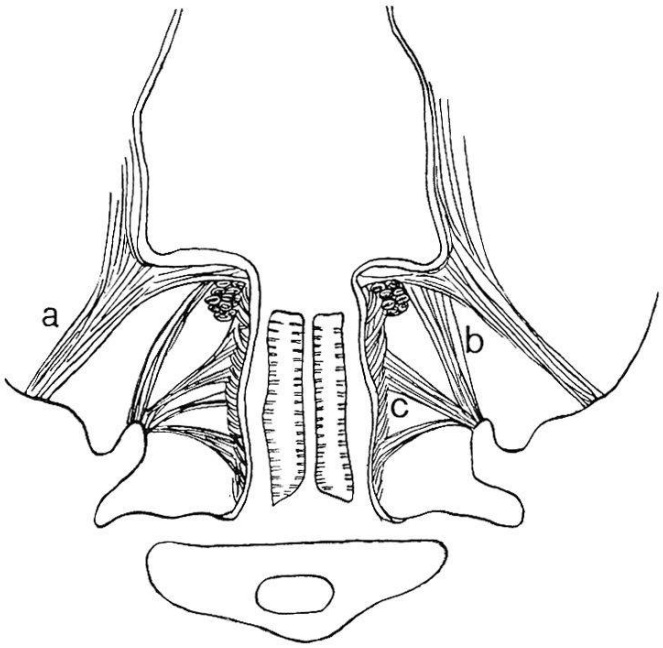


Abb. 15.

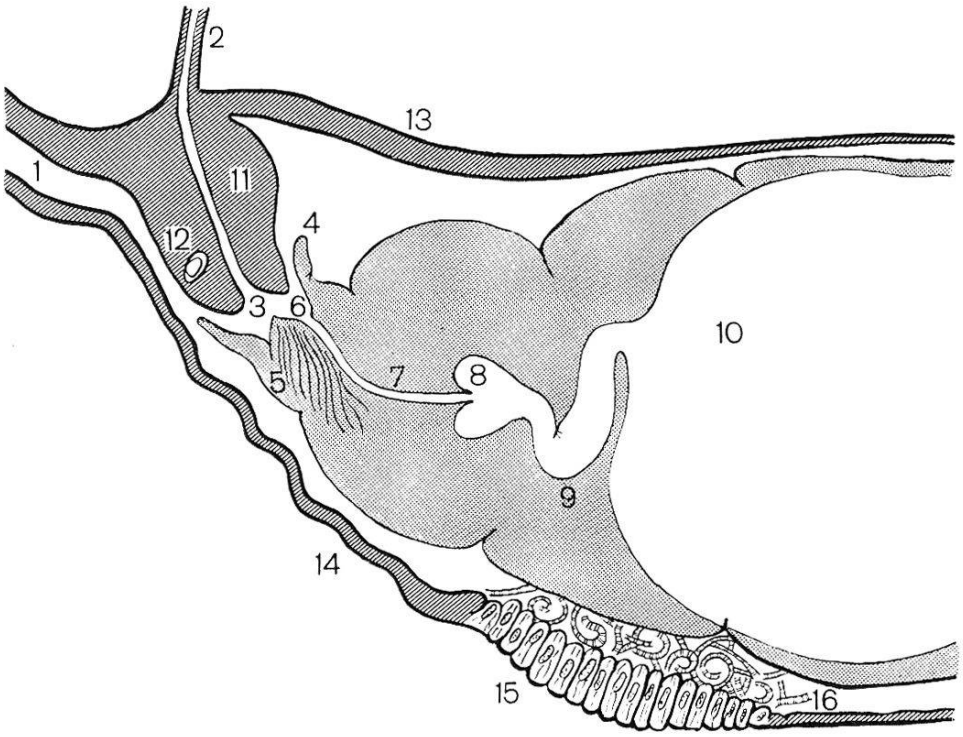


Abb. 16.

Abb. 15. Verhältnisse der Uterus- und Vaginalmuskulatur: Dorsale Protraktoren (a), Adjuvatoren (b) und Dilatatoren der Vagina (c).

Abb. 16. Saugende, ca. 4 Tage alte Larve mit Uteruspapille. Längsschnitt, seitlich.

1. Ovidukt.
2. Milchdrüsengang.
3. Mündung des Milchdrüsenganges in den Uterus.
4. Mundhörner der Larve.
5. Muskulöses Zungenpolster.
6. Larvenmund.
7. Ösophag.
8. Proventrikel.
9. Vorderer Mitteldarm.
10. Mitteldarmsack.
11. Uteruspapille.
12. Spermathekengang, quer.
13. Dorsale Uteruswand.
14. Ventrale Uteruswand.
15. Choriothetis.
16. Abgelöste Chorionteile.

Proximal geht der Uterus in die englumige, ventral abgekrümmte Scheide über. Die Vagina ist von einer ansehnlichen chitinösen Intima bedeckt, welche in dichten Reihen lange nach abwärts gebogene Borsten trägt. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Borstenbesatz der Larve beim Geburtsakt, d. h. wenn sie rückwärts aus der Mutterfliege herauskriecht, als willkommenes Widerlager dient und ein Zurückgleiten in den Mutterleib verhindert (vgl. S. 45 ff.).

Die komplizierte Uterusmuskulatur wurde bereits von E. A. MINCHIN 1905 eingehend untersucht. Sie ist auf der ventralen Seite bedeutend stärker entwickelt als dorsal. Die beiden ventralen, an den apikalen Uteruslappen angreifenden Retractores überkreuzen sich diametral und gehen in die kaudalen Protractores uteri über. Die ventralen Retractores setzen lateral am dritten und die Protractores lateral am fünften Abdominalsegment an, während ihre dorsalen Antagonisten an den Chitinplatten des achten Abdominalsegmentes ihren Ursprung nehmen. Zu erwähnen sind auch zwei starke, von MINCHIN übersehene, an der Analplatte ansetzende Muskeln, die sich mit den schräglaufenden und am Chitinskelett der Scheide ansetzenden Dilatatores vaginae verflechten. Sie verbinden sich oben mit der den Uterusboden begleitenden Muskulatur. Im übrigen wird der ganze Uterussack von quergestreiften Muskelfäden umsponnen. Auf der ganzen Fläche der Uteruspapille setzen starke, nach vorne ziehende Muskelfasern an. Der weitere Verlauf dieser Fasern konnte nicht verfolgt werden.

An den Uterus treten lateral und von oben zwei Tracheenhauptäste heran. Aus ihnen entspringt je ein kurzer oberer Ast, der sich direkt in zahlreiche Verästelungen auflöst, die Ovar und Ovidukte umspinnen, ebenso je ein langer, unterer Ast, von dem regelmäßig Seitenäste nach der Dorsal- und Ventralseite des Uterus abgehen, die sich wiederum in zahlreiche, feine Tracheolen auflösen. Terminal umspannen die beiden unteren Seitenäste, die dem Uterus entlang führen, die Vagina und verzweigen sich. Die Tracheolen umspannen die Muskelfasern und treten direkt an das Uterusepithel heran. Die Tracheisierung ist auf der Ventralseite des Uterus besonders stark ausgeprägt.

Der ganze Uteruskomplex samt Tracheen und Milchdrüse ist vollständig von Fettgewebe eingehüllt. Die Fettzellen sind sehr groß, von wabig-blasiger Struktur und besitzen kleine chromatinarme Kerne.

d) *Der Bau der Anhangs- oder Milchdrüsen* (Abb. 26—32, S. 30).

Dieser Drüsenkomplex macht im Verlaufe der Trächtigkeit stärkste morphologische und histologische Veränderungen durch.

Der starke, unpaare Sammelkanal mündet mit einer tubaartigen Öffnung auf der dorsalen Seite des Uterus in die Uteruspapille, und zwar etwas unterhalb der Einmündungen der beiden Spermathekengänge und von dort in das Lumen des Uterus. An seiner Spitze gabelt sich dieser Kanal in zwei Hauptäste, die sich bei frisch geschlüpften Fliegen nur noch einmal in je zwei Nebenäste aufspalten und dann blind enden. Mit zunehmender Trächtigkeit der Mutterfliege differenzieren sich jeweils diese 4 Schläuche in ein immer reicheres System feiner und feinster drüsiger Verästelungen, das hauptsächlich der Ventralseite des Uterus anliegt und von zahllosen Tracheolen umsponnen wird.

Histologisch differenzieren sich die Hauptäste dieser Drüsen in eine einfache Epithelschicht, die von einer Tunica propria bedeckt wird. Die sezernierenden Zellen nehmen im Verlaufe der Trächtigkeit an Größe ständig zu. Nach innen ist eine feine chitinöse Intima ausgeschieden, die langausgezogene Dornfortsätze trägt. ROUBAUD (1909) unterstreicht die Unterschiede im histologischen Aufbau zwischen den starken Hauptästen und den feineren Verzweigungen. In der Tat lassen die Querschnitte der letzteren, denen ja vor allem die sezernierende Funktion zukommt, die chitinöse Intima mit ihren Dornfortsätzen vermissen. Die übrigen Unterschiede, das heißt bei den Hauptästen die stärkere Zellvakuolisierung, die zentrale Position der Kerne und ihr schwächer ausgebildetes Chromatingerüst bei den feineren Verzweigungen die größeren Zellen, die engeren Zellkanäle und die exzentrische, dem Sammelkanal abgewandte Stellung der Kerne, bestehen nur während der Vollfunktion der Milchsekretion, also während zirka 60 Stunden. Sowohl während der Entwicklung als auch im Verlaufe der Degeneration der Milchdrüsengänge ergeben sich, wie ich noch zeigen werde, andere histologische Befunde, die von ROUBAUD nicht mitgeteilt worden sind. Was den unpaaren Ausführungsgang anbetrifft, so kann bestätigt werden, daß unter einer gemeinsamen Muscularis die Trennung der Lumina der beiden Hauptäste gewahrt bleibt; das Drüsenepithel weicht einem einfachen Plattenepithel, und die chitinöse Intima nimmt die Form eines engaufgewundenen Spiralfadens an. Kurz vor dem Eintritt in die Uteruspapille jedoch fällt die Trennung, die in den letzten Zehntelsmillimetern nur noch aus einer dünnen, medianen Chitinwand bestand, dahin. Die Epithelverkleidung hat sich bereits vorher von der medianen Trennungswand zurückgezogen und ist zur einfachen Hülle des unpaar werdenden Ganges geworden. Die Ausfuhröffnung der Drüse aus der Papille in das Uteruslumen ist somit unpaar. — Ich werde später noch gesondert auf die Funktion dieser uterinen Milchdrüsen zu sprechen kommen (S. 29).

e) *Die Spermatheken* (Abb. 17—20, S. 18).

Die beiden Spermatheken liegen als zwei hellbraune, glänzende Chitinkapseln über dem Uterus und ventral der Ovarien im vierten Abdominalsegment. Die aus *Glossina palpalis* in lebendfrischem Zustand herauspräparierten Spermatheken haben eine haubenförmige Gestalt, sind durch kleine Papillen auf der ganzen Chitinoberfläche ornamentiert und zeigen gleichmäßige schwache Einschnitte in der Längsrichtung. Im Gegensatz dazu lassen die Receptacula von *Glossina morsitans* und *G. fusca* sowohl die Papillen als auch die Einschnitte vermissen und sind vollkommen glatt. Diese Ornamentation scheint also ein Spezifikum von *G. palpalis* zu sein.

Die Cuticula der Spermatheke wird von einer Lage kubischer Epithelzellen mit randständigen, großen chromatinreichen Kernen ausgekleidet. Eine dünne Muscularis umschließt die Epithelschicht des Receptaculums und setzt sich auf den Spermathekengängen weiter fort. Die beiden Spermathekengänge bilden in ihrem Verlaufe eine kleine, meist einfache und nach innen gedrehte Schlinge. Sie sind mit lang ausgezogenen Chitinspiralen ausgekleidet. Die umgebende Epithelschicht ist wenig hoch, dagegen sind die Längs- und Ringmuskelschichten mit eingelagerten großen Kernen stark entwickelt. Die Lumina der Spermathekengänge weiten sich in ihrem Verlaufe und haben bei ihrem Eintritt dorsal in die Uteruspapille, die etwas oberhalb und beidseitig der Einmündung des unpaaren Milchdrüsenganges erfolgt, ihren Durchmesser fast verdoppelt.

II. Die Kopulation.

Die Kopulation in der freien Natur wurde von verschiedenen Autoren, so von ROUBAUD (1909), NEWSTEAD (1924), HEGH (1929) und anderen eingehend beschrieben. Sie findet in der freien Natur (nach mündlichen Angaben von GEIGY) meist in den ersten Abendstunden in der Umgebung oder auf dem Wirtstiere statt, wo sich Männchen und Weibchen beim Blutsaugakt treffen. HEGH teilt mit, daß im Freien zuerst die Kopulation und erst anschließend die erste Nahrungsaufnahme erfolgt, während im Labor bei frei dargebotener Nahrung die Kopulationsbereitschaft erst nach erfolgter Blutaufnahme zu beobachten sei. Ich habe an Hand verschiedener Versuche feststellen können, daß auch im Laboratorium der Kopulationstrieb der frischgeschlüpften Fliegen — sowohl der Männchen als auch der Weibchen — stärker ist als der Nahrungstrieb. Die Tiere finden sich sofort nach dem Schlüpfen zur Kopula bereit, und von der angebotenen Nahrungsquelle (Meer-

schweinchen) wird in keinem Falle vorher nennenswert Gebrauch gemacht. Diese Tatsachen gehen aus folgenden Versuchen hervor:

Eine Gruppe von acht Weibchen wurde sofort nach dem Schlüpfakt am Meerschweinchen angesetzt und während zwei Stunden ungestört belassen. Eine allfällige Blutaufnahme wurde durch wägen kontrolliert:

Tier	vor Saugakt mg	nach Saugakt mg	aufgen. B'menge mg
1	0,0252	0,0301	0,0049
2	0,0281	0,0281	0,0
3	0,0215	0,0215	0,0
4	0,0216	0,0229	0,0013
5	0,0253	0,0258	0,0005
6	0,0244	0,0244	0,0
7	0,0382	0,0373	— 0,0009 *
8	0,0298	0,0291	— 0,0007 *

* Defäkation.

Bei Tier 1 erreichte die aufgenommene Blutmenge bei weitem nicht den Durchschnitt einer normalen Blutmahlzeit, welche durchschnittlich 30 mg beträgt [1]. Bei den restlichen Fliegen war die Blutaufnahme noch unbedeutender oder gleich Null.

Einer weiteren Gruppe von acht frischgeschlüpften Weibchen wurden acht ebenfalls frischgeschlüpfte Männchen zugesellt. Die Weibchen fanden sich sofort, und obwohl ihnen die Möglichkeit des Blutsaugens gelassen wurde, zur Kopulation bereit. Die Männchen schenkten der Nahrungsquelle ebenfalls keine Beachtung. Diese wurde nach Ablauf einer Stunde entfernt, und es kam in der Folge in allen Fällen zu Kopula. Die Männchen wurden sodann isoliert, und erst vierzehn Stunden später wurde der ganzen Gruppe erneut Gelegenheit zum Blutsaugen geboten. Keines der weiblichen Tiere fand sich zu einer zweiten Kopulation bereit, sondern sie nahmen folgende Blutmengen zu sich:

Tier	vor Saugakt mg	nach Saugakt mg	aufgen. B'menge mg
1	0,0246	0,0352	0,0106
2	0,0380	0,0375	— 0,0005 *
3	0,0292	0,0444	0,0152
4	0,0288	0,0288	0,0
5	0,0347	0,0509	0,0162
6	0,0322	0,0498	0,0176
7	0,0318	0,0494	0,0176
8	0,0258	0,0523	0,0265

* Defäkation.

Entgegen den Angaben von HEGH läßt sich also sagen, daß auch im Laboratoriumsversuch die Glossinen vor jeder Nahrungsaufnahme zur Kopula schreiten; nach erfolgter Vereinigung wird allerdings der Nahrungstrieb so bald als möglich befriedigt.

Den eben erwähnten biologischen Besonderheiten der Kopulation ist noch beizufügen, daß die Dauer der Vereinigung nur in

[1] Die am ersten Lebenstag aufgenommene Blutmenge schwankt zwischen 5 und 30 mg.

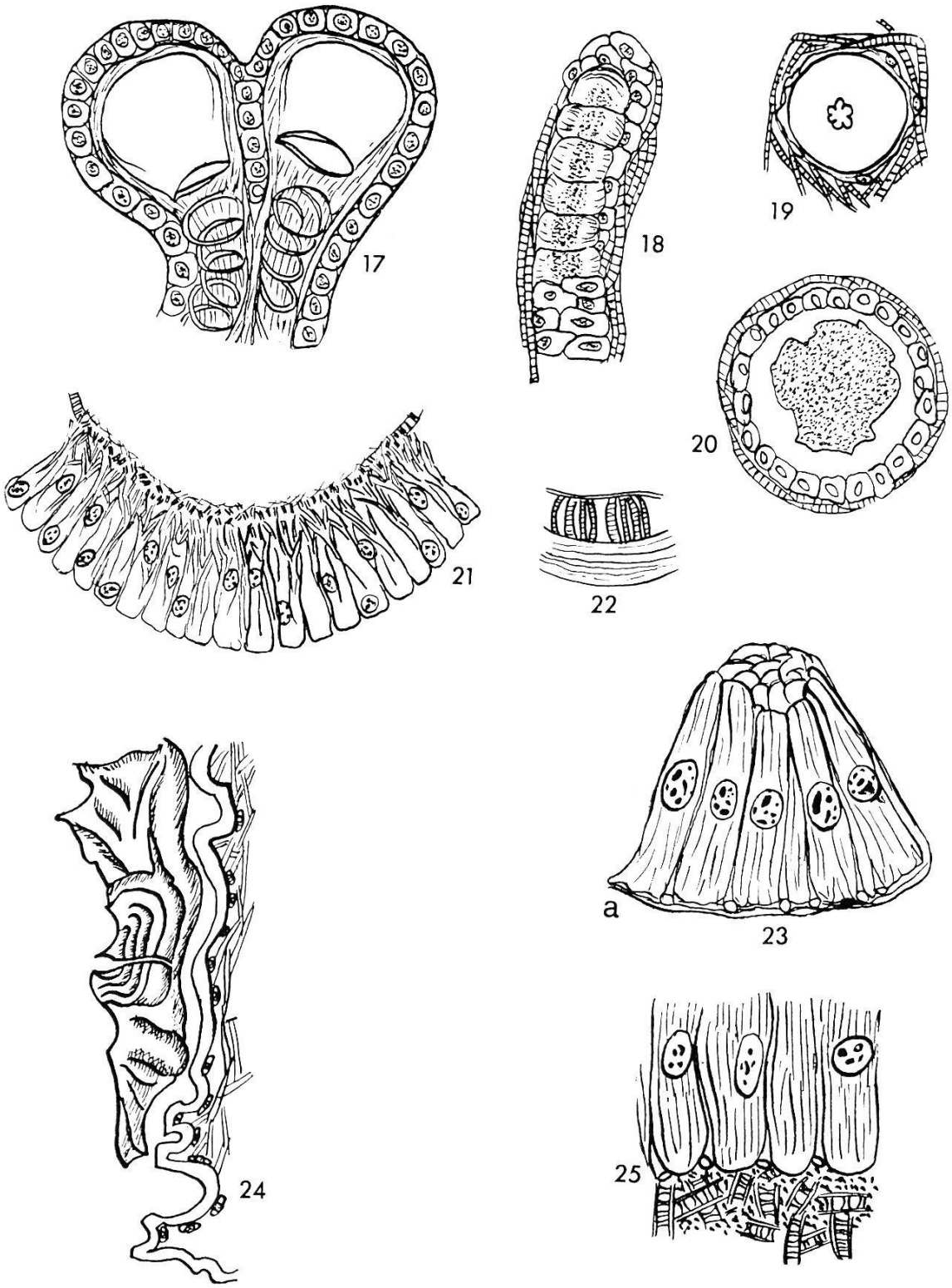


Abb. 17. Längsschnitt durch die Spermatheken und den mit Chitinspiralen ausgekleideten Spermathekengang.
Abb. 18. Oberflächenschnitt längs durch einen Spermathekengang.
Abb. 19. Querschnitt durch einen Spermathekengang vor der Einmündung in die Uteruspapille. Chitinisierung sehr stark.
Abb. 20. Querschnitt durch eine Spermatheke angefüllt mit Spermien.
Abb. 21. An Choriothetiszellen angeheftete Chorionteile.
Abb. 22. Querstruktur des Chorions.
Abb. 23. Choriothetiszellen mit zentralem, chromatinreichem Kern und feinen Ausfuhröffnungen der interzellulären Kanäle. Abschließende Chitinlamelle (a).
Abb. 24. Dem Uterusepithel anliegende Chorionreste aus einer früheren Trächtigkeit.
Abb. 25. «Choriolyse.» Choriothetiszellen mit interzellulären Ausfuhrkanälen. Das Chorion ist in kleine Einzelstücke auseinandergebrochen.

seltenen Fällen vier Stunden überschreitet, meistens lösen sich die Partner nach einer Kopula von zwei bis drei Stunden. Es wurden nun sofort nach erfolgter Ablösung der männlichen Partner acht befruchtete Weibchen fixiert und geschnitten. In allen Fällen konnte festgestellt werden, daß die Spermien bereits die Spermidukte erfüllten und zum Teil auch die Spermatheken erreicht hatten. Im obersten Teile des Uteruslumens konnten nur noch vereinzelte Spermienflocken festgestellt werden.

Bei erstmals trächtigen Weibchen müssen die Spermien 8—10 Tage, d. h. während der Dauer der Reifung des ersten Ovarialeies in den Samenbehältern verbleiben, bevor die ersten zur Besamung gelangen. Die in den Receptacula enthaltene Samenreserve bewahrt jedoch monatelang ihre Befruchtungsfähigkeit.

III. Die intrauterine Embryonalentwicklung.

a) *Reifung der Ovarialeier, Ovulation und Befruchtung.*

Die Eireifung beginnt sofort nach dem Schlüpfen und ist, wie bereits ROUBAUD und MELLANBY festgestellt haben, unabhängig von der Kopulation.

Das unterste Ei des rechten Ovars reift auch beim jungfräulichen oder nicht zur Begattung zugelassenen Weibchen in normaler Weise und verdoppelt im Verlaufe seines Reifungsprozesses, d. h. innerhalb von zirka 9 Tagen, seine Dimensionen.

Um das Größenwachstum der Eier im Ovar zu verfolgen, wurden für 4 frei angenommene Entwicklungsstufen je 4 begattete Weibchen geopfert und die Genitalorgane herauspräpariert. Dabei ergaben sich folgende Werte [2]:

			Befund nach Kopula
Tier 1	Befund nach Kopula Länge des re., untersten Ovarialeies (1)	0,69 mm	Ei 1
Tier 2		0,71 mm	Mittelwert: 0,7 mm
Tier 3		0,71 mm	
Tier 4		0,68 mm	
			Ei 2
Tier 1	Befund nach Kopula Länge des li., untersten Ovarialeies (2)	0,2 mm	
Tier 2		0,18 mm	Mittelwert: 0,2 mm
Tier 3		0,2 mm	
Tier 4		0,2 mm	
			Ei 3
Tier 1	Befund nach Kopula Länge des re., nachfolg. Ovarialeies (3)	0,07 mm	
Tier 2		0,085mm	Mittelwert: 0,08 mm
Tier 3		0,08 mm	
Tier 4		0,075mm	

[2] Die erhaltenen Masse der in der Reifung verschieden weit fortgeschrittenen Eier wurden auf den Abb. 1—3 genau berücksichtigt.

			Befund am 6. Leb.Tag
Tier 5	Befund am 6. Leb.Tag Länge des re., untersten Ovarialeies (1)	1,1 mm	Ei 1
Tier 6		1,1 mm	Mittelwert: 1,2 mm
Tier 7		1,3 mm	
Tier 8		1,2 mm	
			Ei 2
Tier 5	Befund am 6. Leb.Tag Länge des li., untersten Ovarialeies (2)	0,5 mm	
Tier 6		0,55 mm	Mittelwert: 0,5 mm
Tier 7		0,5 mm	
Tier 8		0,5 mm	
			Ei 3
Tier 5	Befund am 6. Leb.Tag Länge des re., nachfolg. Ovarialeies (3)	0,15 mm	
Tier 6		0,17 mm	Mittelwert: 0,15 mm
Tier 7		0,14 mm	
Tier 8		0,14 mm	
			Befund am 10. Leb.Tag
Tier 9	Befund am 10. Leb.Tag Länge des re., untersten Ovarialeies (1). Im Uterus	1,55 mm	Ei 1
Tier 10		1,5 mm	Mittelwert: 1,5 mm
Tier 11		1,48 mm	
Tier 12		1,48 mm	
			Ei 2
Tier 9	Befund am 10. Leb.Tag Länge des li., untersten Ovarialeies (2)	0,7 mm	
Tier 10		0,7 mm	Mittelwert: 0,7 mm
Tier 11		0,7 mm	
Tier 12		0,7 mm	
			Ei 3
Tier 9	Befund am 10. Leb.Tag Länge des re., nachfolg. Ovarialeies (3)	0,28 mm	
Tier 10		0,31 mm	Mittelwert: 0,3 mm
Tier 11		0,29 mm	
Tier 12		0,30 mm	
			Befund am 12. Leb.Tag
Tier 13	Befund am 12. Leb.Tag Länge des Embryo im Uterus	1,63 mm	Embryo
Tier 14		1,66 mm	Mittelwert: 1,65 mm
Tier 15		1,65 mm	
Tier 16		1,65 mm	
			Ei 2
Tier 13	Befund am 12. Leb.Tag Länge des li., untersten Ovarialeies (2)	0,88 mm	
Tier 14		0,9 mm	Mittelwert: 0,9 mm
Tier 15		0,9 mm	
Tier 16		0,9 mm	
			Ei 3
Tier 13	Befund am 12. Leb.Tag Länge des re., untersten Ovarialeies (3)	0,35 mm	
Tier 14		0,3 mm	Mittelwert: 0,35 mm
Tier 15		0,33 mm	
Tier 16		0,36 mm	
			Ei 4
Tier 13	Befund am 12. Leb.Tag Länge des li., nachfolg. Ovarialeies (4)	0,14 mm	
Tier 14		0,15 mm	Mittelwert: 0,15 mm
Tier 15		0,15 mm	
Tier 16		0,15 mm	

Befund am 14. Leb.Tag

Tier 17	Befund am 14. Leb.Tag Länge der Larve im Uterus	2,3 mm	Larve
Tier 18		2,35 mm	Mittelwert: 2,35 mm
Tier 19		2,4 mm	
Tier 20		2,4 mm	
			Ei 2
Tier 17	Befund am 14. Leb.Tag Länge des li., untersten Ovarialeies (2)	1,12 mm	
Tier 18		1,18 mm	Mittelwert: 1,15 mm
Tier 19		1,15 mm	
Tier 20		1,15 mm	
			Ei 3
Tier 17	Befund am 14. Leb.Tag Länge des re., untersten Ovarialeies (3)	0,4 mm	
Tier 18		0,38 mm	Mittelwert: 0,4 mm
Tier 19		0,4 mm	
Tier 20		0,4 mm	
			Ei 4
Tier 17	Befund am 14. Leb.Tag Länge des li., nachfolg. Ovarialeies (4)	0,18 mm	
Tier 18		0,2 mm	Mittelwert: 0,2 mm
Tier 19		0,22 mm	
Tier 20		0,2 mm	

Befund am 16. Leb.Tag

Tier 21	Befund am 16. Leb.Tag Länge der Larve im Uterus	5,43 mm	Larve
Tier 22		5,39 mm	Mittelwert: 5,4 mm
Tier 23		5,4 mm	
Tier 24		5,4 mm	
			Ei 2
Tier 21	Befund am 16. Leb.Tag Länge des li., untersten Ovarialeies (2)	1,4 mm	
Tier 22		1,39 mm	Mittelwert: 1,4 mm
Tier 23		1,4 mm	
Tier 24		1,4 mm	
			Ei 3
Tier 21	Befund am 16. Leb.Tag Länge des re., untersten Ovarialeies (3)	0,57 mm	
Tier 22		0,59 mm	Mittelwert: 0,6 mm
Tier 23		0,61 mm	
Tier 24		0,62 mm	
			Ei 4
Tier 21	Befund am 16. Leb.Tag Länge des li., nachfolg. Ovarialeies (4)	0,28 mm	
Tier 22		0,3 mm	Mittelwert: 0,3 mm
Tier 23		0,31 mm	
Tier 24		0,3 mm	
			Ei 5
Tier 21	Befund am 16. Leb.Tag Länge des re., nachfolg. Ovarialeies (5)	0,11 mm	
Tier 22		0,1 mm	Mittelwert: 0,11 mm
Tier 23		0,12 mm	
Tier 24		0,11 mm	

			Befund am 19. Leb.Tag
Tier 25		7,2 mm	Larve
Tier 26	Befund am 19. Leb.Tag	7,5 mm	
Tier 27	Länge der Larve im Uterus	7,0 mm	Mittelwert: 7,2 mm
Tier 28		7,15 mm	
			Ei 2
Tier 25	Befund am 19. Leb.Tag	1,45 mm	
Tier 26	Länge des li., untersten	1,41 mm	Mittelwert: 1,42 mm
Tier 27	Ovarialeies (2). Im Uterus	1,40 mm	
Tier 28		1,42 mm	
			Ei 3
Tier 25	Befund am 19. Leb.Tag	0,7 mm	
Tier 26	Länge des re., untersten	0,67 mm	Mittelwert: 0,68 mm
Tier 27	Ovarialeies (3)	0,68 mm	
Tier 28		0,68 mm	
			Ei 4
Tier 25	Befund am 19. Leb.Tag	0,39 mm	
Tier 26	Länge des li., nachfolg.	0,4 mm	Mittelwert: 0,4 mm
Tier 27	Ovarialeies (4)	0,4 mm	
Tier 28		0,4 mm	
			Ei 5
Tier 25	Befund am 19. Leb.Tag	0,12 mm	
Tier 26	Länge des re., nachfolg.	0,15 mm	Mittelwert: 0,13 mm
Tier 27	Ovarialeies (5)	0,13 mm	
Tier 28		0,13 mm	

Bei den 12, 14, 16 und 19 Tage alten Fliegen wurde außerdem der Durchmesser des Mitteldarmes ihrer Erstlingslarve festgestellt. Es ergaben sich folgende Werte:

			2 Tage alte Larve
Tier 13		0,25 mm	
Tier 14	Größter Durchmesser des	0,23 mm	Mittelwert: 0,25 mm
Tier 15	larvalen Mitteldarmes	0,27 mm	
Tier 16		0,24 mm	
			4 Tage alte Larve
Tier 17		0,7 mm	
Tier 18	Größter Durchmesser des	0,8 mm	Mittelwert: 0,7 mm
Tier 19	larvalen Mitteldarmes	0,7 mm	
Tier 20		0,7 mm	
			6 Tage alte Larve
Tier 21		3,0 mm	
Tier 22	Größter Durchmesser des	3,25 mm	Mittelwert: 3,15 mm
Tier 23	larvalen Mitteldarmes	3,2 mm	
Tier 24		3,16 mm	
			9 Tage alte Larve schlüpfbereit
Tier 25		4,3 mm	
Tier 26	Größter Durchmesser des	4,3 mm	Mittelwert: 4,2 mm
Tier 27	larvalen Mitteldarmes	4,0 mm	
Tier 28		4,1 mm	

Als wichtigste Erkenntnis, die sich aus diesen Wertbestimmungen ergibt, muß festgehalten werden, daß die Eier in den beiden Ovarien alternierend und konstant progressiv heranreifen, wie dies in den Abb. 1—7 dargestellt worden ist.

Bei jungfräulich gehaltenen Glossinen erfolgt, wie dies auch ROUBAUD in ähnlichen Versuchen festgestellt hat, die Ovulation oder das Abgleiten des ersten Reifeies in den Uterus nicht. Demgegenüber teilt HELEN MELLANBY aus eigenen Ergebnissen mit, daß bei gewissen, während 4—5 Wochen jungfräulich gehaltenen Glossinenweibchen eines oder mehrere ovulierte Eier im Uterus angetroffen wurden; keines dieser unbefruchteten Eier habe sich jedoch weiterentwickelt. F. STUHLMANN erwähnt dagegen in einer früheren Arbeit (1907) Parthenogenese mit normaler Larvenentwicklung, die er bei einigen jungfräulich gehaltenen Fliegen beobachtet habe. Ganz abgesehen von dieser sehr unwahrscheinlichen Annahme STUHLMANNs können wir auch die Mitteilungen H. MELLANBYs nicht bestätigen, da bei keiner der von uns mehrere Wochen lang jungfräulich gehaltenen Glossinen reife Eier im Uterus angetroffen werden sind. Das unterste Ei im linken Ovar setzt beim jungfräulich gehaltenen Tier allerdings sein Wachstum fort, wird jedoch bei Erreichen der Reifegrenze von Ei 1 mechanisch blockiert, wie dies bereits ROUBAUD beschrieben hat.

Welcher Art die Faktoren sind, die bei einer jungfräulich gehaltenen Glossine das Abgleiten des ersten Reifeies verhindern, kann nur vermutet werden. Ich halte es für möglich, daß durch das Fehlen der Samenmenge bestimmte chemische Reize nicht zustande kommen, durch welche die Ovulation erst ausgelöst würde. Daneben dürften wohl auch Faktoren autoregulativer Natur mitwirken, z. B. nervöse, auf die Oviduktmuskulatur abgestimmte Reflexe, besonders in jenen Fällen, wo ungünstige Lebensverhältnisse eine Ovulation sogar beim *begatteten* Weibchen verhindern können (vgl. ROUBAUD 1909).

Das Heranreifen der Ovarialeier in je 3 Eikammern erfolgt in gleicher Weise wie bei andern Musciden. Die durch Teilungen aus den Oogonien mithervorgegangenen Nährzellen gruppieren sich vorerst im Halbkreis um die Oocyte, um dieser später, wenn sie eine Größe von ca. 0,2 mm erreicht hat, haubenförmig aufzusitzen. Es wurden, nach dreimaliger Teilung der Oocyte und gleichzeitiger Teilung der gebildeten Nährzellen, 7 Nährzellen gezählt, die bis zu ihrer vollständigen oder teilweisen Resorption mit der Oocyte in engem Zusammenhang bleiben. In den älteren Eikammern sind die Zellgrenzen der Nährzellen oftmals durchbrochen, so daß das körnige Plasma austreten kann. Ein dunkel angefärbtes Chromatingerüst verbleibt unverändert während längerer Zeit im Zentrum

der Nährzelle, nimmt bei älteren Nährzellen an Mächtigkeit sogar zu und verteilt sich in 3 bis 5 flockigen Chromatinballen. Schließlich zerfallen die Nährzellen unter dem Einfluß des heranwachsenden Ovarialeies vollständig. Plasmastraßen zwischen Nährzellen und Ei konnten nie beobachtet werden.

ROUBAUD stellt fest, daß das Abgleiten des Reifeies in den Uterus erst am *zweiten* Tage nach der Deposition der vorangegangenen Larve stattfindet. Dieser These widersprechen Schnittbefunde von vierundzwanzig Tieren, die sämtlich zwischen der 2. und der 48. Stunde post depositionem larvae fixiert und geschnitten wurden. In sämtlichen Uteri war ein Ei anzutreffen. Nach HELEN MELLANBY erfolgt die Ovulation des zweiten Eies erst von der 15. Stunde post depositionem an. Dem stehen unsere Beobachtungen entgegen, wonach bei zwölf Tieren, die zwischen der 2. und der 16. Stunde post depositionem geopfert wurden, ein Ei im Uterus anzutreffen war. Bei sechs Tieren, die vor Ablauf der zweiten Stunde post depositionem fixiert wurden, war das zweite Ei noch im linken Ovar anzutreffen. Die Ovulation muß also ungefähr *zwei Stunden* nach erfolgter Ausstoßung der vorangegangenen Larve erfolgen.

Was den Zeitpunkt der Ovulation bei der erstmals trächtigen Glossine anbetrifft, so tritt sie nach erfolgter Ausreifung des ersten Eies, das heißt nach acht bis neun Lebenstagen ein, wie an Hand von zahlreichen Präparaten acht bis neun Tage alter Tiere festgestellt werden konnte. Das abgleitende Ei wird im Uterus sofort befruchtet und die Furchung eingeleitet. Im Gegensatz zu ROUBAUDS Auffassung trifft es also nicht zu, daß das Ei der erstmals graviden Glossine bereits *vorzeitig* das Ovar verläßt und sich während längerer Zeit undifferenziert im Uterus aufhält, um noch osmotisch Milchsekret aufzunehmen und so weiter heranzureifen. Der einzige Unterschied besteht darin, daß beim erstmals graviden Tier die Reifung eines Ovarialeies und die Embryogenese nicht nebeneinander hergehen können wie in späteren Graviditätsperioden, wo bereits am ersten Trächtigkeitstag ein ausgereiftes Ei in den Uterus abgleitet, sondern daß der Embryogenese eben zuerst noch die Eireifung vorangehen muß.

Die Befruchtung des Eies erfolgt stets im Uterus. Wahrscheinlich wird beim Herabgleiten des Eies noch ein besonderer Reflex auf die Spermathekengänge ausgeübt, denn nach erfolgter Ovulation sitzt dem Ei eine große Spermienmasse haubenförmig auf, die vor der Ovulation im Uterus nicht anzutreffen ist. Das Eindringen der Spermien in das Ei sowie die ersten Kernteilungen konnten leider in keinem einzigen der Schnitte festgehalten werden.

b) *Die Embryonalentwicklung und das Schlüpfen der Larve.*

Es sei vorausgeschickt, daß die Embryonalentwicklung der Tsetsefliege in allen wesentlichen Zügen mit der Muscidenentwicklung vergleichbar ist.

Die Wanderung der von ziemlich großen Plasmahöfen umgebenen Furchungskerne aus dem Zentrum nach der Eiperipherie setzt sofort ein, und das Blastoderm ist bereits nach 20—22 Stunden gebildet.

Interessant sind die Wanderstraßen, die von den Furchungskernen eingeschlagen werden. Der stärkste Strom von Furchungskernen richtet sich nach dem vorderen Eipol, zwei andere trichterförmig nach der dorsalen und ventralen Seite des Eies, während im Gebiet des Hinterpoles die Furchungszellen vorerst am spärlichsten sind. Die ersten Blastodermzellen werden ebenfalls zuerst an der Eispitze gebildet, hier wird das Keimhautblastem bald auf einen schmalen Streifen reduziert. Anders am hinteren Pol, wo der feinere Bildungsdotter sich als breiter Streifen vom groben Nahrungsdotter abhebt. Dieser ist außerordentlich reich an lipoiden kugeligen Einschlüssen, die fast gleich groß sind wie die über den ganzen Eiinhalt verteilten Dotterkugeln.

Im Zentrum sind zahlreiche und nach der Peripherie hin spärlicher werdende sekundäre Furchungskerne, die künftigen Vitellophagen, zu beobachten. An Schnitten von 16stündigen Eiern sind bereits die Urgeschlechtszellen am unteren Pol in Achtzahl zu erkennen. Gleichzeitig zeigt sich im Längsschnitt der Bildungsdotter an der ventralen Eiseite massiert. Die Bildung des Keimstreifens auf der Ventralseite des Eies beginnt nur wenig später, d. h. nach 24—26 Stunden.

In einigen Präparaten erkennt man die Anlage der Keimstreifenrinne und dort, wo ihre Scheitellappen quer getroffen wurden, an ihrem Grunde eine erste Schicht sich bildender Mesodermzellen. In weiteren Präparaten ist die Anlage des Keimstreifens vollendet und die Ablösung der inneren Blätter vollzogen. Die Differenzierung des Ento-Mesoderms in Mittelplatte und die zwei seitlichen Somitenstreifen hat eingesetzt. Diese Zellenkomplexe sind jedoch noch einfach und nicht in Zellgruppen aufgelöst. Was im weiteren die mesodermalen Bildungen, die Organbildung und -differenzierung anbetrifft, so konnten sie — wenigstens teilweise — verfolgt werden und entsprechen im großen und ganzen den bekannten Tatsachen der Muscidenentwicklung. Die Schnittserien, die uns zur Verfügung standen, erlaubten allerdings kein vollständiges und detailliertes Studium sämtlicher Phasen.

Die gesamte Embryonalentwicklung bis zur Sprengung des Chorions dauert im Maximum 50—60 Stunden. (Die Befruchtung er-

folgt in der dritten bis vierten Stunde und das Aufreißen des Chorions in der 55. bis 60. Stunde nach Deposition der vorangegangenen Larve.) In der Tat konnte in keinem zu einem späteren Zeitpunkt vorgenommenen Schnitte ein das Ei umgebendes, völlig intaktes Chorion beobachtet werden. Der ausgewachsene Embryo hat ungefähr den doppelten Durchmesser des Reifeies, also zirka 2,5—2,8 mm erreicht und füllt den Uterussack vollständig aus. Im Verlaufe der Embryogenese haben sich auch die Milchdrüsen der Mutterfliege mächtig entwickelt.

Was die Embryonalentwicklung von Larven erstmals trächtiger Glossinen anbetrifft, so unterscheidet sie sich in keiner Weise von derjenigen in späteren Trächtigkeitsperioden. Vom Abgleiten des Reifeies am 9. oder 10. Lebenstag bis zum Abstreifen des Chorions vergehen auch hier 50—60 Stunden.

c) *Der Bau und die Funktion der Choriothetis* (Abb. 21–25, S. 18).

C. H. N. JACKSON veröffentlichte im Jahre 1948 eine Mitteilung über den intrauterinen Schlüpfakt der Glossinenlarve und schildert dabei die Rolle der sog. Choriothetis. Ohne Kenntnis dieser Publikation fand ich 1948 an Hand von histologischen Schnitten, die von graviden Glossinen aus unserer Zucht hergestellt wurden, einen dem Uterusboden aufliegenden, scheinbar drüsigen und in seinem unteren Teil frei in das Uteruslumen aufragenden Zellkomplex, welcher nach Form und Lage JACKSONs Choriothetis entspricht. Ich übernehme diese Bezeichnung und kann mich der Annahme JACKSONs vollständig anschließen, wonach diesem Organ die Aufgabe der Chorionablösung beim Schlüpfen der Larve aus dem Ei zukommt.

Die Choriothetis entspricht dem Drüsenpolster, wie es häufig in den Befruchtungsgängen oviparer Insekten angetroffen wird. Sie besteht aus einem großkernigen, langgestreckten Säulenepithel, dessen Zellgrenzen nicht immer deutlich zu unterscheiden sind. Die Kerne sind oval, sehr chromatinreich und stark färbbar, das Zellplasma ist von fädiger Struktur. Zwischen den einzelnen Zellen lassen sich bei einer Vergrößerung von 1200mal stark lichtbrechende, feinste Kanäle beobachten, die mit einer kreisrunden Öffnung in das freie Uteruslumen hinaustreten. Obwohl in den Choriothetiszellen keine Drüsenapparate oder Vakuolisierungen festgestellt werden konnten, müssen diese dennoch eine derartige Funktion besitzen, denn der Zwischenraum zwischen der Choriothetis und dem aufliegenden Ei-Chorion ist von einem feinkörnigen hellen Sekrete erfüllt, das — wie wir noch sehen werden — die einzelnen Chorionteile langsam aufzulösen scheint (Chitinase?).

Wenige Stunden vor dem Aufreißen des Chorions durch einen Längsriß beginnt sich die den Embryo nur noch lose umhüllende Eihaut vorne auf der Choriothetis in engen Falten aufzukrempeln. Durch diese einseitige Raffung wird das übrige Chorion wieder angespannt, bis es schließlich platzt. JACKSON beschreibt in seiner Arbeit einen mundständigen Eizahn, dessen Aufgabe es sei, die gestraffte Eihülle aufzuschlitzen. Leider habe ich dieses kleine Larvalorgan in keinem meiner Präparate finden können. ROUBAUD neigte zur Annahme, die sich auch aus unseren Präparaten zu ergeben scheint, daß nämlich das Chorion durch einen von hinten nach vorne führenden Längsriß platzt, während JACKSON beobachtet hat, daß es zuerst in der Kopfregion beim Eizahn auseinanderreißt. Es ist aber durchaus möglich, daß, wie oben beschrieben, Eizahn und Choriothetis beim Abstreifen des Chorions zusammenwirken. Auf der Choriothetis werden nämlich nicht nur Teile des Chorions zusammengerafft, sondern es rollt sich dort später die ganze Eihülle zu einem eng gefalteten Knäuel auf, wodurch das übrige Uteruslumen um die Larve herum gesäubert wird. Die dem Zellpolster am engsten anliegenden Chorionteile beginnen nun, wohl unter dem Einfluß eines chitinlösenden Fermentes, das die Choriothetiszellen ausscheiden, auseinanderzubrechen; nach zwei bis drei weiteren Tagen hat sich das ganze Chorion in eine Masse loser Fragmente verwandelt, die im Verlaufe des intrauterinen Larvenlebens immer weiter reduziert wird. Kurz nach dem Ausstoßen der Larve kann sie nur noch als kleiner schwarzer Klumpen identifiziert werden, der in der auch von JACKSON beschriebenen Bodenfalte des Uterusepithels eingepreßt liegt. In Uteri älterer Fliegen konnte ich zwei bis drei solcher Klümpchen in dieser Einsenkung feststellen. Ich nehme an, daß der größere Teil dieser Masse langsam aufgelöst wird und zerbröckelt, vielleicht auch beim oder nach dem Geburtsakt aus dem Uterus ausgestoßen werden kann, während kleine Restanzen zurückbleiben.

IV. Die intrauterine Larvenentwicklung.

a) *Saugapparat, Häutungsmechanismus und Dauer der Larvenstadien* (Abb. 16, S. 13).

Dem Uterus sitzt, wie bereits früher erwähnt, eine dickwandige, mit einer starken Chitinschicht ausgekleidete Papille auf, die als stumpfer Kegel in das Uteruslumen hineinragt. An ihrer Spitze mündet der unpaare Milchdrüsengang, der mit Sekret prall angefüllt ist, und dieses spurenweise in das Uteruslumen entläßt.

Etwas oberhalb, jedoch ganz nahe dieser Ausfuhröffnung münden auch die Spermathekengänge, so daß es sehr wohl vorkommen kann, daß die saugende Larve neben der «Milch» auch Spermamassen aufnimmt.

Die Uteruspapille kann nicht als «Zitze» angesprochen werden, da die Larve mit ihrer relativ engen Mundöffnung niemals den ganzen Kegel umfassen — sondern ihren zu einer Zunge umgeformten Pharynx lediglich in rhythmischen Abständen gegen die Ausfuhröffnung pressen kann. Es konnte auch in keinem einzigen Schnitte die *Spitze* der Papille *innerhalb* der Mundbucht oder doch wenigstens *vor* dieser angetroffen werden; vielmehr standen Mundöffnung und Papillenspitze stets in einem fast rechten Winkel zueinander, indem die Papille dorso-ventral, die Mundöffnung jedoch — in einigen Zehntelsmillimetern Entfernung — apikalwärts gerichtet war. Die Aufnahme des sich vor der Mundöffnung ansammelnden Nahrungssekretes wird durch rythmische Bewegungen der bereits erwähnten «Zunge» gewährleistet, welche die Funktion einer Saugpumpe ausübt. Durch die Kontraktion des Zungenmuskels nämlich wird die Mundbuchtöffnung erweitert, so daß Nahrungssekret einströmen kann; durch seine Dilatation wird die Mundbucht bis auf eine spaltförmige Öffnung geschlossen. Die Kontraktionen erfolgen, wie am lebenden Objekt festgestellt werden kann, alle 1—2 Sekunden. Da die Sekretausschüttung auf eine Dauer von zirka 60 Stunden beschränkt ist, muß dieser Saugapparat eine beträchtliche Arbeitsleistung vollbringen.

Mundbucht, Zunge, Oesophag und Proventrikel sind als ektodermale Bildungen von einer feinen Chitinlamelle überzogen. Diese Chitinula überzieht auch die beiden Mundhörner und geht dann unmittelbar in die Larvenhaut über.

Die Ablösung der ersten, feinen, von winzigen Dornfortsätzen bedeckten Larvenhaut beginnt kurze Zeit nach Abstreifen des Chorions Zuerst häuten sich Mundbucht und Oesophag, dann schreitet die Ablösung beidseits der Mundbucht nach hinten fort. Bald bricht sie in zwei bis drei große Teilstücke auseinander, welche in späteren Schnitten nicht mehr mit Sicherheit aufgefunden werden konnten. Das Schicksal der zweiten Larvenhaut, die sich nach ROUBAUD und HEGH erst kurz vor dem Geburtsakt von der Larve löst, konnte leider nicht verfolgt werden. Es scheint jedoch, daß diese zweite Larvenhaut nach erfolgter Deposition der Larve zusammen mit Teilstücken des Choriondegenerates von der Glossine ausgestoßen wird. Sicheres kann darüber nicht ausgesagt werden. Es konnte auch auf keinem Schnitte beobachtet werden, daß diese Larvenhäute der Choriothetis aufliegen, bzw. die Einbuchtung, die durch das Aufragen der Choriothetis zwischen dieser

und dem Uterusboden gebildet wird, ausfüllen, wie JACKSON dies mitgeteilt hat.

b) *Die Milchdrüsen und ihre Funktion* (Abb. 26—32).

Aus der bereits früher beschriebenen einfachen Anlage der beiden einfach gegabelten Milchdrüsenschläuche entwickelt sich beim erstmals trächtigen Tier vom 4. bis 5. Lebenstage an, also noch vor Eintritt der Ovulation, ein weitverzweigtes Bäumchen blind endender Milchdrüsengänge. Beim normal trächtigen Tier tritt diese Entwicklung bereits zu Beginn des zweiten Trächtigkeitstages ein, also nach rund 36 Stunden.

Die Kanäle dieser Milchdrüsengänge sind vorerst noch sehr eng, die Zellen klein und kubisch, die Kerne sehr groß und in zentraler Position. Die Bildung des Prosekretes hat noch nicht begonnen. Bereits wenige Stunden später jedoch hat sich das Bild völlig verändert. Der Sammelkanal hat sein Lumen vergrößert, die Zellkerne haben eine exzentrische, das heißt vom Kanal abgewandte Position eingenommen. Die Prosekretion ist im Gange, und das Sekretmaterial ist bereits vom zurückbleibenden Plasma abgegrenzt. Nach weiteren 24 Stunden, zu Beginn des dritten Trächtigkeitstages, ist die Milchsekretion in vollem Gange. (Bei erstmals trächtigen Glossinen zu Beginn des 12. Lebenstages.) Es handelt sich hier um apokrine Sekretion; das Sekretmaterial wird zum Teil rasch von der Zellkuppe abgeschnürt, zum Teil jedoch fädig ausgezogen, bis die Verbindung mit dem zurückbleibenden Zellplasma verloren geht. Einige Zeichnungen geben Milchdrüsen-Längs- und Querschnitte bei zirka 85stündiger Trächtigkeitsdauer wieder: Das Sekretmaterial füllt fast das ganze Lumen des Sammelkanales aus, das Plasma der einzelnen Zellen ist auf eine schmale Randzone beschränkt.

Nach einer Trächtigkeitsdauer von 120 Stunden, also ungefähr nach Ablauf des fünften Graviditätstages, beginnen die Milchdrüsen ihre Funktion einzustellen, die somit rund 60 Stunden gedauert hat. Bei erstmals trächtigen Fliegen dauert die Sekretion etwas länger, sie kann am 14., 15. und 16. Lebenstag noch beobachtet werden und dürfte sich somit auf mehr als 100 Stunden erstrecken. Nach Einstellen der Sekretion verengert sich das Lumen der feinen Drüsenkanäle rasch, die Sekretzellen beginnen zu atrophieren, die Zellgrenzen werden undeutlich und die Kerne pyknotisch. Auf Präparaten von Fliegen, die am 7., 8. und 9. Trächtigkeitstag fixiert wurden, findet man nur noch vereinzelte Längs- und Querschnitte vor, die den Hauptästen zugehören, indem sich die Drüse nun wieder (bis zur nächsten Graviditätsperiode) auf ihr Minimalmaß reduziert hat.

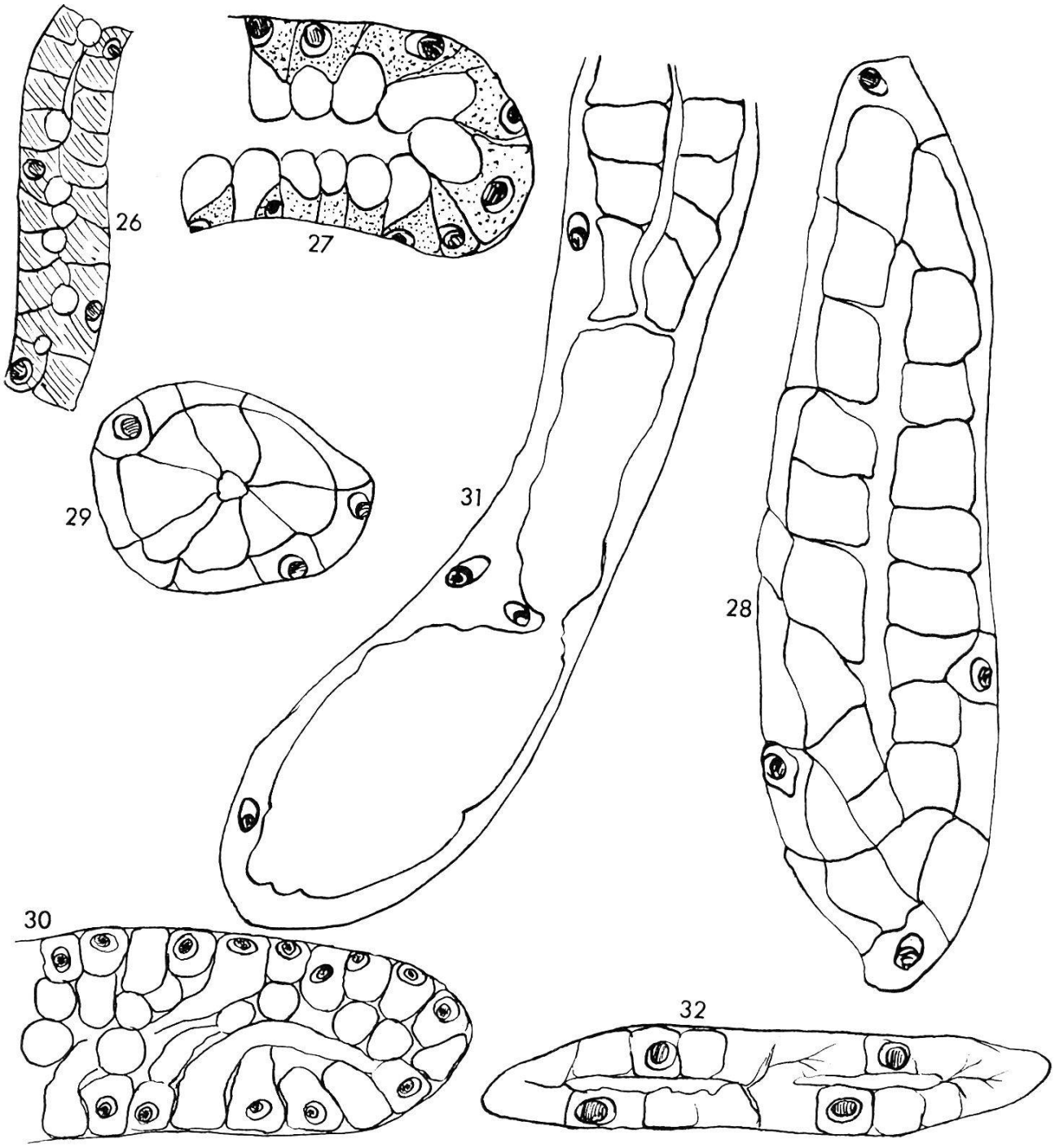


Abb. 26. Längsschnitt durch jungen Milchdrüsengang. Der Sammelkanal ist noch spaltförmig. Die Kerne sind in zentraler Position. Die Prosekretion hat noch nicht eingesetzt.

Abb. 27. Längsschnitt durch einen Milchdrüsengang. Die Prosekretion hat begonnen. Das Sekret sitzt kuppenartig den Sekretzellen auf. Kerne randständig.

Abb. 28. Längsschnitt. Die apokrine Sekretion ist in vollem Gange. Die Kerne sind nach außen gerückt. Zellplasma auf Randzone beschränkt.

Abb. 29. Querschnitt desselben Stadiums.

Abb. 30. Abschnüren von Sekretkuppen und Ausziehen von Sekretfäden.

Abb. 31. Längsschnitt durch das Endstück eines feinen Mitteldarmkanals. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. Apikal hat sich die Sekretmasse gesamthaft abgehoben. Zurück bleibt nur die reduzierte Masse des Zellplasmas.

Abb. 32. Zellen sezernieren nicht mehr. Kerne pyknotisch.

c) *Die Wechselbeziehungen zwischen Blutaufnahme, Milchsekretion und Larvengewicht.*

Bereits ROUBAUD und POTTS (1936) hatten beobachtet, daß die Gewichtswerte für frisch deponierte, verpuppungsfähige Larven aus Laboratoriumszuchten bedeutend niedriger waren als jene, die für Larven von Wildfliegen angegeben werden. Während diese zwischen 30 und 35 mg wogen, erreichten die Larven von Zuchtfliegen Gewichte von höchstens 25 mg. HELEN MELLANBY glaubte vorerst, die Ursachen dieser Differenzen in den veränderten Licht-, Temperatur- und Luftfeuchtigkeits-Verhältnissen finden zu müssen. Diesbezügliche Versuche fielen jedoch nicht eindeutig aus. Andererseits stellte sie fest, daß reichliche Blutnahrung während der Trächtigkeit stets auch ein hohes Larvengewicht impliziert und stellt dazu einiges Zahlenmaterial zur Verfügung.

Ich habe in gleicher Richtung Versuche angestellt und kann die Feststellung H. MELLANBYs bestätigen, möchte sie jedoch noch präzisieren: Wichtig für ein optimales Larvengewicht ist nicht nur die absorbierte Blutmenge, sondern auch, daß die Blutaufnahme im richtigen Zeitpunkt erfolgt. Nahrung wird während der Gravidität nämlich in den allermeisten Fällen nur vom ersten bis zum vierten Trächtigkeitstag aufgenommen, das heißt bevor die Milchsekretion einsetzt. Zu einem späteren Zeitpunkt wird von der graviden Fliege kaum mehr Blut aufgenommen, da durch das Heranwachsen der Larve Kropf und Darm vom stark vergrößerten Uterus zusammengepreßt werden und so kaum mehr aufnahmefähig sind. Wichtig in zweiter Linie scheint auch die Akklimatisation der Glossine an ihre neuen Lebensbedingungen in Gefangenschaft zu sein: In den ersten Monaten wurden in unserer Zucht nämlich auffallend mehr kleine Larven und Kümmerlarven deponiert als in den darauffolgenden Jahren.

Bei den Versuchstieren H. MELLANBYs betrug die Totalmenge des während der Trächtigkeit aufgenommenen Blutes zwischen 160 und 220 mg. So hohe Werte wurden in unserer Zucht nicht gefunden; sie bewegten sich zwischen 90 und 180 mg pro Trächtigkeitsperiode. Dagegen waren die am zweiten, dritten oder vierten Trächtigkeitstag aufgenommenen Nahrungsmengen sehr hoch, sie wurden mit 80 bis 120 mg gemessen. Die Versuchstiere wurden am Meerschweinchen angesetzt, und alle Fliegen sogen sich an diesen Tagen mit großer Regelmäßigkeit voll. Kurz nach Deposition der Larve wurde regelmäßig wieder eine reichliche Blutmahlzeit genossen. Nicht wenig mochten sich auch die optimalen und während Jahren stationären Umweltbedingungen in unserer Zucht auf die Gewichte von Larven und Imagines ausge-

wirkt haben, welche die Gewichtsangaben von MELLANBY, POTT und ROUBAUD weit übertreffen: Das Durchschnittsgewicht für deponierte Larven betrug in unserer Zucht 35,5 mg (bei MELLANBY 26,9 mg, bei ROUBAUD zirka 22 mg.) Es übertrifft also das von H. MELLANBY angegebene Höchstgewicht für Larven von Wildfliegen noch um 0,5 mg. Es wurden in unserer Zucht jedoch auch Larven von 50 und mehr mg gewogen. Günstig stellt sich aus denselben Gründen in unserer Zucht auch die Zahl der aborti und Kümmerlarven, denen wir — im Gegensatz zu den Zuchten von ROUBAUD und MELLANBY — nur in ganz vereinzelten Fällen begegnet sind. Dagegen gingen mehrere hochträchtige Glossinen zugrunde, deren Uterus nach der Sektion eine ausgesprochene Riesenlarve von 50—70 mg Gewicht enthielt, mit zum Teil bereits angebräunter Puppenhaut (intrauterine Verpuppung). Ob diesem Riesenwuchs zu große Milchsekretion bzw. Aufnahme zugrunde liegt, ob das Unvermögen der Imago, die Larve auszustoßen — oder ob Verpuppungshormone die Hauptursache bilden, konnte nicht näher ermittelt werden.

Um die Blutaufnahme von trächtigen Fliegen mit solchen von nicht trächtigen Tieren vergleichen zu können, wurden vorerst sechs frischgeschlüpfte Tiere isoliert und während 14 Tagen nicht zur Begattung zugelassen. Sie wurden regelmäßig am Meerschweinchen angesetzt und ihre aufgenommenen Blutmengen registriert.

Fliege 1.

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
1. Tag	0,0220	0,0457	0,0237
2. Tag	0,0289	0,0415	0,0126
3. Tag	0,0401	0,0385	— 0,0016 *
4. Tag	0,0369	0,0359	— 0,0010 *
5. Tag	0,0320	0,0425	0,0105
6. Tag	0,0357	0,0347	— 0,0010 *
7. Tag	0,0323	0,0501	0,0178
8. Tag	0,0464	0,0433	— 0,0031 *
9. Tag	0,0370	0,0350	— 0,0020 *
10. Tag	0,0341	0,0463	0,0122
11. Tag	0,0452	0,0504	0,0052
12. Tag	0,0403	0,0403	0,0
13. Tag	0,0366	0,0366	0,0
14. Tag	0,0349	0,0491	0,0142
		Total aufgenommene Blutmenge	0,0962 g

* Defäkation.

Fliege 2.

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
1. Tag	0,0348	0,0348	0,0
2. Tag	0,0343	0,0573	0,0230
3. Tag	0,0423	0,0503	0,0080
4. Tag	0,0483	0,0483	0,0
5. Tag	0,0396	0,0380	— 0,0016 *
6. Tag	0,0380	0,0580	0,0200
7. Tag	0,0399	0,0399	0,0
8. Tag	0,0345	0,0300	— 0,0045 *
9. Tag	0,0298	0,0519	0,0221
10. Tag	0,0408	0,0400	— 0,0008 *
11. Tag	0,0397	0,0397	0,0
12. Tag	0,0346	0,0312	— 0,0034 *
13. Tag	0,0280	0,0461	0,0181
14. Tag	0,0435	0,0537	0,0101
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1013 g

Fliege 3.

1. Tag	0,0344	0,0359	0,0015
2. Tag	0,0350	0,0410	0,006
3. Tag	0,0390	0,0378	— 0,0012
4. Tag	0,0350	0,0555	0,0205
5. Tag	0,0420	0,0420	0,0
6. Tag	0,0388	0,0523	0,0135
7. Tag	0,0375	0,0375	0,0
8. Tag	0,0329	0,0498	0,0169
9. Tag	0,0467	0,0467	0,0
10. Tag	0,0410	0,0501	0,0091
11. Tag	0,0345	0,0345	0,0
12. Tag	0,0315	0,0535	0,0220
13. Tag	0,0502	0,0488	— 0,0014
14. Tag	0,0459	0,0459	0,0
		Total aufgenommene Blutmenge	0,0895 g

Fliege 4.

1. Tag	0,0340	0,0392	0,0052
2. Tag	0,0390	0,0650	0,0260
3. Tag	0,0523	0,0505	— 0,0018
4. Tag	0,0419	0,0419	0,0
5. Tag	0,0358	0,0358	0,0
6. Tag	0,0300	0,0430	0,0120
7. Tag	0,0383	0,0513	0,0130
8. Tag	0,0444	0,0444	0,0
9. Tag	0,0380	0,0380	0,0
10. Tag	0,0342	0,0342	0,0
11. Tag	0,0310	0,0537	0,0227
12. Tag	0,0450	0,0430	— 0,0020
13. Tag	0,0390	0,0390	0,0
14. Tag	0,0344	0,0588	0,0244
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1033 g

* Defäkation.

Fliege 5.

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
1. Tag	0,0245	0,0279	0,0034
2. Tag	0,0255	0,0255	0,0
3. Tag	0,0233	0,0487	0,0254
4. Tag	0,0370	0,0370	0,0
5. Tag	0,0322	0,0322	0,0
6. Tag	0,0285	0,0499	0,0214
7. Tag	0,0355	0,0355	0,0
8. Tag	0,0311	0,0287	— 0,0024
9. Tag	0,0249	0,0249	0,0
10. Tag	0,0230	0,0398	0,0168
11. Tag	0,0362	0,0362	0,0
12. Tag	0,0312	0,0300	— 0,0012
13. Tag	0,0290	0,0404	0,0114
14. Tag	0,0309	0,0399	0,0090
		Total aufgenommene Blutmenge	0,0874 g

Fliege 6.

1. Tag	0,0333	0,0399	0,0066
2. Tag	0,0355	0,0598	0,0243
3. Tag	0,0450	0,0450	0,0
4. Tag	0,0401	0,0385	— 0,0016
5. Tag	0,0320	0,0301	— 0,0019
6. Tag	0,0288	0,0504	0,0216
7. Tag	0,0443	0,0443	0,0
8. Tag	0,0402	0,0381	— 0,0021
9. Tag	0,0324	0,0564	0,0240
10. Tag	0,0424	0,0402	— 0,0022
11. Tag	0,0311	0,0311	0,0
12. Tag	0,0279	0,0471	0,0192
13. Tag	0,0400	0,0400	0,0
14. Tag	0,0371	0,0455	0,0084
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1041 g

Aus den obigen Zahlenangaben kann man ersehen, daß von diesen jungfräulich gehaltenen Fliegen während der ersten 14 Lebenstage zu drei bis sechs Malen Blut aufgenommen worden ist. Die im gesamten aufgenommene Blutmenge erreichte minimal 87 mg und maximal 104 mg. Die Avidität ist vom zweiten bis zum vierten Lebenstag am größten und sinkt dann während einiger Tage stark ab. Die Gewichtskurven der Tiere bleiben, da keine Gravidität eintritt, während dieser 14 Tage ziemlich konstant, als Grenzwerte können 22 und 65 mg angenommen werden. — Drei dieser Versuchstiere gingen kurz nach Abschluß des Versuches, d. h. an ihrem 18. bzw. 21. Lebenstag zugrunde. Die Ovarien enthielten je ein vollausgereiftes Ei, alle Uteri waren jedoch leer. — Eine Fliege lebte nur 32 Tage, indem die Blutaufnahmen immer geringer wurden; zwei weitere Tiere blieben bei völlig normalen

Blutaufnahmen 53, bzw. 58 Tage am Leben. Auch diese Glossinen wiesen nach ihrem Tode leere Uteri auf, und keine erreichte die normale Lebenszeit, die mit 90 bis 110 Tagen angegeben werden kann.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden jene Blutmengen gemessen, die von erstmals trächtigen Fliegen während ihrer Trächtigkeit aufgenommen wurden. Ihnen wurden in einem weiteren Versuch jene Mengen gegenübergestellt, die von Tieren aufgenommen wurden, die bereits einmal oder mehrere Male deponiert hatten.

Fliege 1 a. Erstmals gravid.

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
1. Tag	0,0233	0,0233	0.0
2. Tag	0,0220	0,0263	0,0043
3. Tag	0.0250	0.0250	0,0
4. Tag	0,0231	0,0301	0.0070
5. Tag	0,0210	0.0210	0 0
6. Tag	0,0210	0.0432	0.0222
7. Tag	0.0400	0.0387	— 0.0013
8. Tag	0.0332	0.0332	0.0
9. Tag	0,0312	0,0929	0.0617
10. Tag	0 0879	0 0879	0.0
11. Tag	0.0790	0.0780	— 0.0010
12. Tag	0,0780	0.0780	0.0
13. Tag	0.0723	0.0711	— 0 0012
14. Tag	0,0651	0,0726	0 0075
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1027 g

Fliege 1 b. Zum n-ten Male gravid.

1. Tag	0,0334	0,0344	0,0010
2. Tag	0,0310	0,0310	0,0
3. Tag	0,0298	0,0837	0,0439
4. Tag	0,0790	0,0895	0,0105
5. Tag	0,0713	0,0987	0,0274
6. Tag	0,0679	0,1209	0,0530
7. Tag	0,1112	0,1112	0,0
8. Tag	0,1051	0,1022	— 0,0021
9. Tag	0,0902	0,0888	— 0,0014
10. Tag Depos.			
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1358 g

Fliege 2 a. Erstmals gravid.

1. Tag	0,0249	0,0249	0,0
2. Tag	0,0230	0,0230	0,0
3. Tag	0,0210	0,0523	0,0313
4. Tag	0,0458	0,0458	0,0
5. Tag	0,0400	0,0657	0,0257
6. Tag	0,0603	0,0603	0,0

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
7. Tag	0,0542	0,0510	— 0,0032
8. Tag	0,0415	0,0812	0,0397
9. Tag	0,0781	0,0781	0,0
10. Tag	0,0679	0,0666	— 0,0013
11. Tag	0,0522	0,0798	0,0276
12. Tag	0,0743	0,0715	— 0,0028
13. Tag	0,0688	0,0688	0,0
14. Tag	0,0616	0,0616	0,0
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1243 g

Fliege 2 b. Zum n-ten Male gravid.

1. Tag	0,0347	0,0347	0,0
2. Tag	0,0320	0,0915	0,0595
3. Tag	0,0787	0,1076	0,0289
4. Tag	0,0875	0,0875	0,0
5. Tag	0,0760	0,1274	0,0514
6. Tag	0,0999	0,0912	— 0,0087
7. Tag	0,0836	0,0969	0,0133
8. Tag	0,0849	0,0849	0,0
9. Tag	0,0817	Deposition	—
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1531 g

Fliege 3 a. Erstmals gravid.

1. Tag	0,0298	0,0298	0,0
2. Tag	0,0235	0,0235	0,0
3. Tag	0,0217	0,0365	0,0148
4. Tag	0,0314	0,0297	— 0,0017
5. Tag	0,0250	0,0250	0,0
6. Tag	0,0231	0,0231	0,0
7. Tag	0,0223	0,0723	0,0500
8. Tag	0,0653	0,0653	0,0
9. Tag	0,0576	0,1085	0,0489
10. Tag	0,0990	0,0934	— 0,0056
11. Tag	0,0902	0,0902	0,0
12. Tag	0,0860	0,0841	— 0,0019
13. Tag	0,0820	0,0820	0,0
14. Tag	0,0809	0,0809	0,0
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1137 g

Fliege 3 b. Zum n-ten Male gravid.

1. Tag	0,0298	0,0298	0,0
2. Tag	0,0270	0,1200	0,0930
3. Tag	0,1110	0,1072	— 0,0038
4. Tag	0,0933	0,0890	— 0,0043
5. Tag	0,0861	0,1518	0,0657
6. Tag	0,1321	0,1234	— 0,0087
7. Tag	0,1098	0,0993	— 0,0105
8. Tag	0,0952	0,0952	0,0
9. Tag	0,0903	Deposition	—
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1587

Fliege 4 a. Erstmals gravid.

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
1. Tag	0,0356	0,0398	0,0042
2. Tag	0,0344	0,0344	0,0
3. Tag	0,0301	0,0876	0,0575
4. Tag	0,0712	0,0712	0,0
5. Tag	0,0620	0,0620	0,0
6. Tag	0,0576	0,0755	0,0179
7. Tag	0,0653	0,0611	— 0,0042
8. Tag	0,0502	0,0502	0,0
9. Tag	0,0489	0,0987	0,0498
10. Tag	0,0908	0,0908	0,0
11. Tag	0,0874	0,0789	— 0.0085
12. Tag	0,0733	0,1267	0.0534
13. Tag	0,0999	0,0999	0.0
14. Tag	0,0929	0,0929	0,0
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1828 g

Fliege 4 b. Zum n-ten Male gravid.

1. Tag	0,0455	0,0455	0 0
2. Tag	0,0400	0,0346	— 0.0054
3. Tag	0,0333	0,1333	0,1000
4. Tag	0,1098	0,1025	— 0.0073
5. Tag	0,0884	0,1517	0.0633
6. Tag	0,1140	0,1052	— 0.0088
7. Tag	0,0960	0,0960	0.0
8. Tag	0,0923	0,0923	0 0
9. Tag	0,0903	0,0903	0,0
10. Tag	Deposition		—
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1633 g

Fliege 5 a. Erstmals gravid.

1. Tag	0.0235	0.0259	0.0024
2. Tag	0.0230	0,0230	0.0
3. Tag	0,0205	0.0689	0.0484
4. Tag	0,0509	0,0509	0.0
5. Tag	0.0456	0.0402	— 0.0054
6. Tag	0.0380	0,0380	0.0
7. Tag	0,0277	0,0277	0 0
8. Tag	0,0261	0,0695	0.0434
9. Tag	0,0507	0,0459	— 0.0048
10. Tag	0,0386	0,0701	0.0315
11. Tag	0,0642	0,0768	0.0126
12. Tag	0,0711	0,0711	0,0
13. Tag	0,0680	0,0680	0.0
14. Tag	0,0642	0,0642	0,0
		Total aufgenommene Blutmenge	0,1383 g

Fliege 5 b. Zum n-ten Male gravid.

	vor Ansetzen	nach Ansetzen	aufgen. Blutmenge
1. Tag	0,0421	0,0969	0,0548
2. Tag	0,0872	0,0800	— 0,0072
3. Tag	0,0658	0,1561	0,0903
4. Tag	0,1335	0,1235	— 0,0100
5. Tag	0,1127	0,1407	0,0280
6. Tag	0,1268	0,1268	0,0
7. Tag	0,1153	0,1153	0,0
8. Tag	0,1005	0,1005	0,0
9. Tag	0,0979	0,0970	— 0,0009
10. Tag	Deposition		—
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1731 g

Fliege 6 a. Erstmals gravid.

1. Tag	0,0300	0,0300	0,0
2. Tag	0,0239	0,0645	0,0406
3. Tag	0,0555	0,0512	— 0,0043
4. Tag	0,0488	0,0488	0,0
5. Tag	0,0422	0,0422	0,0
6. Tag	0,0347	0,0663	0,0316
7. Tag	0,0533	0,0533	0,0
8. Tag	0,0477	0,0402	— 0,0075
9. Tag	0,0350	0,0678	0,0328
10. Tag	0,0603	0,0544	— 0,0059
11. Tag	0,0488	0,0910	0,0422
12. Tag	0,0872	0.0872	0,0
13. Tag	0,0830	0,0830	0,0
14. Tag	0,0769	0,0769	0,0
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1472 g

Fliege 6 b. Zum n-ten Male gravid.

1. Tag	0,0401	0,0401	0,0
2. Tag	0,0349	0,1112	0,0763
3. Tag	0,1044	0,1001	— 0,0043
4. Tag	0,0890	0,0890	0,0
5. Tag	0,0808	0,1673	0,0865
6. Tag	0,1455	0,1383	— 0,0072
7. Tag	0,1212	0,1337	0,0125
8. Tag	0,1204	0,1204	0,0
9. Tag	Deposition		—
	Total aufgenommene Blutmenge		0,1753 g

Wenn man die Gewichtstabellen der erstmals graviden (a-) Tiere mit den vorangegangenen Zahlenangaben für jungfräulich gehaltene Fliegen vergleicht, fallen zuerst die (mit einer Ausnahme) höheren Totalwerte an aufgenommener Blutnahrung bei den trächtigen Versuchstieren auf. Die gesamthaft aufgenommene Menge schwankt zwischen 102 und 182 mg (der Durchschnittswert beträgt

134,8 mg), ist also um rund einen Drittel größer. Die höchsten Einzelwerte lassen sich nicht — wie bei den jungfräulich gehaltenen Fliegen — in den ersten Lebenstagen, sondern vor allem um den achten bis zwölften Lebenstag feststellen, d. h. zum Zeitpunkt der beginnenden intrauterinen Entwicklung der Larve. Nach dem 14. Lebenstag bis zur Deposition der Larve wurden keine oder nur noch ganz unbedeutende Blutmengen aufgenommen.

Ein gesamthaft noch höherer Durchschnittswert für aufgenommene Blutnahrung ergibt sich für Fliegen, die bereits einmal oder mehrmals deponiert hatten. In einer um fast die Hälfte kürzeren Zeitspanne haben die sechs Versuchstiere (b-Tiere) Totalblutmengen zwischen 135 und 175 mg bei einem Durchschnittswert von 159,9 mg aufgenommen. Diese «normal-trächtigen» Fliegen nahmen — mit einer einzigen Ausnahme (Fliege 6 b am 8. Trächtigkeitstag: 12,5 mg) — nur während der ersten fünf Trächtigkeitstage Nahrung zu sich, da die im Uterus rasch heranwachsende Larve Kropf und Mitteldarm der Fliege so zusammenpreßt, daß eine normale Blutaufnahme unmöglich wird. Hier, wie auch bei erstmals trächtigen Glossinen, liegen die höchsten Einzelwerte für aufgenommene Nahrung zeitlich so, daß sie der Milchsekretion vorangehen. Tatsächlich beginnen diese Drüsen bei erstmals trächtigen Fliegen zwischen dem elften und zwölften Lebenstag zu sezernieren, während sie bei Tieren, die bereits einmal oder mehrere Male deponiert hatten, ihre Funktion am dritten Trächtigkeitstag aufnehmen. Allerdings wurden auch noch am vierten und fünften Trächtigkeitstag bedeutende Blutmengen aufgenommen. Nach Versiegen der Milchsekretion, also vom 6. bis zum 9. Trächtigkeitstag bzw. vom 16. bis zum 18. Lebenstag, werden keine oder nur noch minime Blutmengen aufgenommen.

Daß bei den Glossinen enge kausale Zusammenhänge zwischen Blutaufnahme und Milchsekretion bestehen, geht aus diesen Versuchsergebnissen klar hervor, wenn auch die physiologische Abhängigkeit der Drüsenfunktion von der Blutnahrung im einzelnen noch nicht abgeklärt ist.

d) *Der Mitteldarmsack und seine Funktion* (Abb. 34—38).

Das Volumen des mittleren Abschnittes des larvalen Mitteldarmes wird im Verlaufe der «Milch»-Aufnahme verzwanzigfacht. Der Durchmesser des Mitteldarmes einer frischgeschlüpften Larve beträgt 0,25 mm, derjenige einer sechs Tage alten Larve (Ende der Milchsekretion) jedoch 4,20 mm.

Die rasche Aufnahme einer so großen Nahrungsmenge ohne sofortige Weiterverarbeitung und die dadurch hervorgerufene anatomisch-histologische Modifikation des Mitteldarmabschnittes wer-

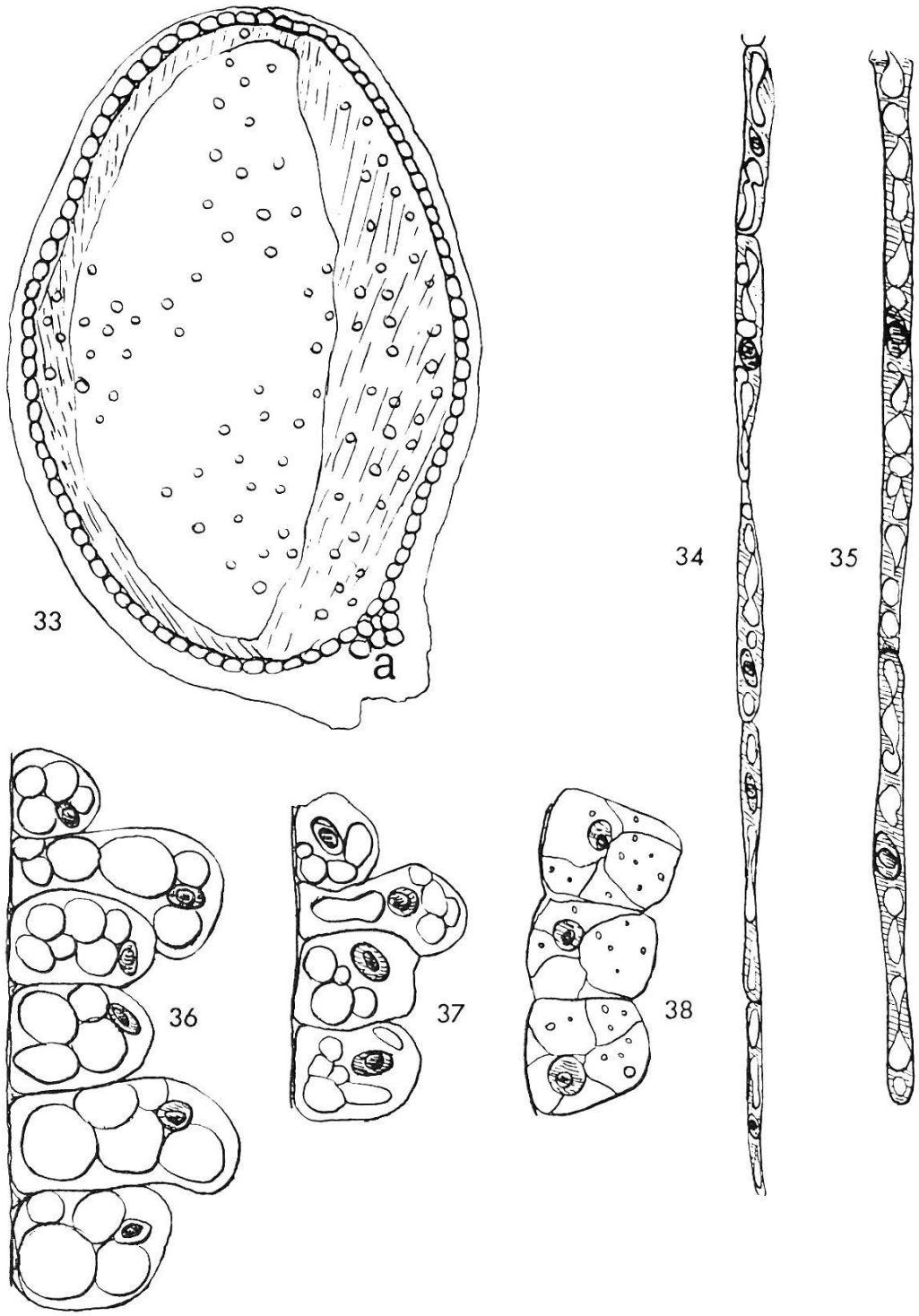


Abb. 33. Verteilung des Bildungsdotters bei einem 16 Std. alten befruchteten Ei. Bildung der Urgeschlechtszellen (a).

Abb. 34. Langausgestreckte Zellen des ausgeweiteten Mitteldarmsackes mit Fetteinschlüssen.

Abb. 35. Dieselben Zellen etwas weiter hinten.

Abb. 36. Dialyse im hintersten Teile des Mitteldarmes. Die Zellen bleiben kubisch, die Zellkerne groß. Fetteinschlüsse zahlreich.

Abb. 37. Beginn der Dialyse von Fettsubstanzen im mittleren Teil des Mitteldarmes bei einer erst 3½ Tage alten Larve.

Abb. 38. Dieselben Zellen bei einer 2½ Tage alten Larve. Die Zellen sind noch kubisch, die Lipoidtröpfchen anfänglich noch sehr klein.

den also gewissermaßen impliziert durch die sehr kurze, aber intensive Funktionsperiode der Milchdrüse und die darauf adaptierte «konzentrierte» Saugtätigkeit der Larve.

ROUBAUD glaubt darin folgenden Kausalzusammenhang zu finden: «Insuffisamment repue en aliments albuminoides par suite de l'élection de son épithelium pour les matières grasses du lait, la larve de la tsétsé conserve pendant toute sa vie intra-utérine une avidité nutritive extrême qui la porte à se surgorger de la sécrétion maternelle.» Wir wissen nun aber, daß die Larve nur vom 3. bis zum 6. Graviditätstag Milchsekret aufnimmt. Zudem können die albuminoiden Nährstoffe während des intrauterinen Larvenlebens nicht verwertet werden, so daß es schwer hält, ein nutritives Bedürfnis nach diesen Substanzen in dieser Entwicklungsperiode anzunehmen.

Es liegt auf der Hand, daß die Umbildung des Mitteldarmabschnittes in ein Nahrungsreservoir mit sehr beschränkter Verdauungstätigkeit histologische Modifikationen mit sich bringt. Bereits ROUBAUD beschreibt eingehend die Verhältnisse bei der vollgesogenen Larve. Während der an den Proventrikel anschließende vordere Abschnitt mit hohen, fast zylindrischen Zellen versehen ist, deren kleine chromatinarme Kerne basal stehen und die vorerst nur wenige Lipoideinschlüsse enthalten, wird das eigentliche Mitteldarmepithel immer flacher, seine langgestreckten Zellen enthalten große, chromatinreiche Kerne, um die sich zahlreiche Lipoideinschlüsse gruppieren. Das an den Mitteldarmsack mit einer dorso-ventralen Schleife ansetzende Endstück des Mitteldarmes zeigt wieder dieselben histologischen Verhältnisse wie der vorderste Abschnitt. — Bei der eben geschlüpften jungen Larve finden sich diese Modifikationen nicht. Das gesamte Mitteldarmepithel besteht hier aus kubischen, großkernigen Zellen, deren Basalmembran stark ausgeprägt ist. Letztere scheint auf den dialysierenden Zellen der vollgesogenen Larve vollständig reduziert zu sein.

Das Nahrungssekret, das zur Hauptsache ein Gemisch aus albuminoiden und lipoiden Substanzen zu sein scheint, scheidet sich nach kurzem Aufenthalt im Mittteldarmsack in eben diese Substanzen, in einen zentralen, feinkörnigen, albuminoiden, basophilen Block und in eine peripher gelagerte, hellere Masse, die Lipoideinschlüsse aufweist. Während die zentrale Masse unverändert ihre Konsistenz bewahrt und offenbar erst während der Puppenruhe assimiliert werden kann, beginnt sich die peripher gelagerte Substanz am zweiten und dritten Lebenstag der Larve aufzulockern; sie ist am vierten Tag nur noch als schwache Randzone vorhanden. Die Lipoide finden sich jedoch reichlich als Fetttropfen in kleinen Vakuolen der Darmepithelzellen eingelagert und in der

Leibeshöhle in größeren Ansammlungen verteilt. Es erfolgt also Resorption und Dialyse der Fettsubstanzen durch das Darmepithel, während die albuminoiden Elemente bis zur Verpuppung unangetastet im Darmlumen verbleiben.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß auch bei andern, allerdings frei lebenden Insektenlarven — (KORSCHELT hat die Verhältnisse bei *Dytiscus marginalis L.* eingehend untersucht) — die Fette weitaus am besten resorbiert werden, während hohen Eiweißgehalt aufweisende Futtersubstanzen (z. B. Rindfleisch) nur ganz unvollkommen verwertet werden können.

e) *Die Abhängigkeit der intrauterinen Entwicklung von relativer Luftfeuchtigkeit und Temperatur; Bedeutung der larvalen Atmung.*

HELEN MELLANBY hat vor allem die Abhängigkeit der Larvenentwicklung von der Außentemperatur untersucht und dabei festgestellt, daß um wenige Grade über das Optimum von 26° C erhöhte Temperaturen ungünstig auf die Embryonalentwicklung, nicht aber auf die intrauterine Larvenentwicklung einwirken. Um vier bis sechs Grad niedrigere Durchschnittstemperaturen haben eine ausgeprägte Verzögerung der Larvenentwicklung und starke Verminderung der Zahl befruchteter Weibchen zur Folge. Es hat uns nun vor allem interessiert, zu erfahren, ob eine Abhängigkeit der Trächtigkeits*dauer* von der relativen Luftfeuchtigkeit der Umgebung besteht und wie sie sich äußert.

Bei den zur Verfügung stehenden *Palpalis*-Weibchen handelt es sich um eine Art, die sich vornehmlich in schattigen Galerienwäldern aufhält, d. h. bei Temperaturen von 20—28° C und bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 90—96%. Es wurden nun 12 trächtige Tiere vom ersten Tage ihrer Gravidität an einer relativen L. F. von maximal 35% bei einer Durchschnittstemperatur von 25° C ausgesetzt. Die Depositionen erfolgten normal, aber die Dauer der intrauterinen Larvenentwicklung entsprach nur in zwei Fällen der Norm, d.h. sie betrug 9½ und 10 Tage; bei den anderen 10 Versuchstieren war sie deutlich erhöht und wurde mit 11 (2mal), 11½ (3mal), 12½ (4mal) und 13 (1mal) Tagen notiert. Diese Aussagen scheinen den Ergebnissen H. MELLANBYS zu widersprechen, nach welchen eine niedere relative L. F. keine abnormen Entwicklungsverhältnisse schafft. Es ist jedoch darauf hinzuweisen, daß MELLANBYS Versuche mit einer rel. L. F. von 47%, die unseren aber mit einer solchen von weniger als 35% durchgeführt wurden, was die Verschiedenheit der Resultate erklären dürfte.

Es wurde zudem beobachtet, daß alle 12 Tiere während der Dauer ihrer Gravidität gesamthaft höhere Blutmengen aufnahmen

als trächtige Vergleichstiere unter normalen Bedingungen, und zwar:

Tier	1:	198,5 mg	Vergleichstier	1:	165,1 mg
»	2:	210,8 mg	»	2:	152,5 mg
»	3:	258,8 mg	»	3:	160,9 mg
»	4:	239,0 mg	»	4:	171,0 mg
»	5:	249,7 mg	»	5:	139,9 mg
»	6:	218,6 mg	»	6:	168,1 mg
»	7:	279,1 mg	»	7:	202,0 mg
»	8:	250,3 mg	»	8:	144,8 mg
»	9:	232,7 mg	»	9:	121,6 mg
»	10:	199,9 mg	»	10:	134,5 mg
»	11:	238,8 mg	»	11:	153,2 mg
»	12:	266,2 mg	»	12:	140,4 mg
Durchschnitt:		236,86 mg	Durchschnitt:		151,16 mg

Diese Ergebnisse bestätigen die Aussagen K. MELLANBYS, wonach Glossinen bei künstlich herabgesetzter Luftfeuchtigkeit die ihnen drohende Austrocknungsgefahr durch erhöhte und vermehrte Flüssigkeitsaufnahme zu kompensieren trachten.

Das Gewicht dieser 12 Versuchstiere war nach Deposition der Larven normal, es betrug für Fliege 1—12 je: 0,0472 mg, 0,0389 mg, 0,0422 mg, 0,0376 mg, 0,0501 mg, 0,0429 mg, 0,0399 mg, 0,0438 mg, 0,0588 mg, 0,0366 mg, 0,0453 mg, 0,0377 mg. — Das Gewicht der Larven war jedoch — mit einer Ausnahme * — deutlich geringer als bei Larven, die unter normalen Biotopbedingungen ausgetragen wurden, und betrug je: 0,0298 mg, 0,0270 mg, 0,0255 mg, 0,0264 mg, 0,0333 mg *, 0,0287 mg, 0,0246 mg, 0,0280 mg, 0,0257 mg, 0,0239 mg, 0,0263 mg, 0,0291 mg.

Für diese Untergewichtigkeit dürfte eine ungenügende Alimentation und damit eine Unterfunktion der Milchdrüse verantwortlich sein wegen anderweitiger Beanspruchung der Blutflüssigkeit. Alle Larven verpuppten sich jedoch normal, und aus zehn Tönnchen schlüpften nach normaler Verpuppungsdauer lebensfähige Imagos (6 Männchen und 4 Weibchen), während zwei Puppen zugrunde gingen.

Es darf abschließend auf jeden Fall gesagt werden, daß eine dem Biotop der Glossinenart wenig oder nicht entsprechende Luftfeuchtigkeit zweifellos Störungen der intrauterinen Entwicklung der Larven mit sich bringen würde. Aborte, die in der freien Natur relativ häufig sein sollen, sowie Kümmerlarven, dürften, wenigstens teilweise, in starken und plötzlichen Veränderungen der Umweltsbedingungen ihre Ursache haben. Als Hauptgrund für anomale Entwicklungsverhältnisse der Larve muß allerdings chronischer Nahrungsmangel während der kritischen Trächtigkeitsphase angesehen werden.

Von größter Wichtigkeit für die Anpassung der Glossinen an ihr Biotop ist natürlich ihr Atmungsmechanismus, der von GEIGY und HUBER 1952 in eingehender Weise untersucht wurde. In bezug auf die intrauterine Entwicklung der Larve dürfte dagegen vor allem der *larvale* Atmungsmechanismus interessieren.

Bereits AUSTEN (1904), vor allem aber ROUBAUD beschäftigten sich eingehend mit dem larvalen Atmungsapparat und seinen bedeutsamen Veränderungen im Verlaufe der Entwicklung. Die Anlagen und die späteren Modifikationen der Analhöcker und der metapneustischen Stigmenanlage wurden von ROUBAUD genau untersucht. Die wenigen befriedigenden Horizontal- und Transversalschnitte durch die Stigmenregion gestatten mir nicht, die erhaltenen Resultate mit denjenigen ROUBAUDs zu vergleichen und auf Einzelheiten näher einzugehen, sondern ich möchte mich auf eine Übersicht bei einer vier Tage alten Larve beschränken: Die beiden analen, ballonförmigen Vorstülpungen sind hier noch hypodermale Bildungen und werden nur von einer schwachen Chitinschicht bedeckt, von der sie sich — wie auch ROUBAUD annimmt — bei der Fixierung abgelöst haben. In ihren zylindrischen, voluminösen Zellen finden sich riesige, stark angefärbte Zellkerne. Die beiden primären Tracheenstämme treten durch diese hypodermale Auskleidung in den von einer chitinösen Masse erfüllten durch ein ebenfalls chitinöses Tegument nach außen sich abschließenden Vorraum ein — der also außerhalb des eigentlichen Körperintegumentes liegt. Sie durchziehen diesen Raum und treten mit großen Öffnungen an den beiden Innenflächen der Protuberanzen nach außen. Das Vorhandensein von nur je einer Stigmenöffnung pro Analhöcker bei der Glossine soll nach ROUBAUD nicht primär sein. Anlagespuren von je zwei weiteren Stigmen pro Analhöcker will er bei Horizontalschnitten durch Stigmenanlagen von jungen Larven gefunden haben, und zwar sollen vom kaudalen Endstück der beiden in Entwicklung befindlichen Haupttracheen je zwei tracheale Divertikel abgehen, die an hypodermale Wulstbildungen anschließen, welche wiederum ihren Ursprung in der hypodermalen Auskleidung der Höcker nehmen. Diese Wulstbildungen sollen Spuren einstiger — zugunsten des am besten geschützten zentralen Stigmas — obliterierter Stigmenausfuhrgänge sein. Es ist mir leider nicht gelungen, diese interessanten, von ROUBAUD beschriebenen Beobachtungen an Hand der zur Verfügung stehenden Schnitte zu bestätigen.

Andererseits konnte eine Einzelheit festgehalten werden, die für die Atmungsbiologie der Glossinenlarve von großem Interesse zu sein scheint. Die beiden den Larvenkörper seitlich bis in die Kopfregion durchziehenden Haupttracheenstämme werden im letzten

Abdominalsegment durch eine ziemlich weitlumige, aber feinwandige Quertrachee miteinander verbunden. Ihr Lumen baucht sich im mittleren Teile zu einer kleinen Tasche aus. Diese tracheale Querverbindung stellt wohl zum ersten eine zusätzliche Luftkammer im Larveninnern dar, kann jedoch auch im Falle einer zeitweisen Verstopfung der einen oder anderen Stigmenöffnung — was nach den Angaben ROUBAUDs hin und wieder vorkommen soll — als Ausweichkanal dienen, damit beide Tracheenstämme regelmäßig mit atmosphärischer Luft versorgt werden können. In der Tat ist ja die Atmungsfunktion besonders für die ältere, heranwachsende Larve von großer Wichtigkeit. Die von den beiden Protuberanzen gebildete zentrale Kavität kann sodann mit gutem Recht ebenfalls als Luftkammer angesprochen werden. Des weiteren wird der Zutritt atmosphärischer Luft — wie wir noch sehen werden — durch die mit Chitinspangen ausgekleidete Vagina wesentlich erleichtert.

Querschnitte und Längsschnitte durch die Vaginalregion wurden verschiedene gemacht. Die dorsale und die ventrale Wand der Vagina wird durch je vier Chitinleisten versteift, die durch je eine basale Leiste zu einem einheitlichen Chitinskelett verbunden werden. An den Innenseiten der Längsleisten setzen kurze quergestreifte Muskelfasern an. Durch das Vorhandensein dieser chitinösen, durch Muskeln beweglich gehaltenen Auskleidung der Vaginalwand ist der Vaginalverschluß nie ein vollständiger, und es kann der atmosphärischen Luft Zutritt gegeben werden zum Uterus und damit zu den Analstigmen der Larve. Dies kann man auch am lebenden Tiere direkt beobachten. Es ist dies ein weiteres Beispiel für die weitgehende Anpassung der Glossinenanatomie an den eigenartigen und hochspezialisierten Reproduktionsmechanismus.

f) *Der Geburtsakt und die larvale Hautmuskulatur* (Abb. 39—41).

Das Deponieren der Larven im Laboratorium ist äußerst schwierig zu beobachten und erfolgt nur bei absoluter Ungestörtheit. Die Glossinen sind zu diesem Zeitpunkt äußerst empfindlich auf Geräusche und ungewohnte Lichtverhältnisse. Es gelang erst nach Beseitigung einer direkten Lichtquelle und nach stundenlangem, oft nächtlichem Ausharren, den Geburtsvorgang — in einem einzigen Falle — zu beobachten.

Bereits CARPENTER, dann auch MELLANBY haben darauf hingewiesen, daß die Tsetsefliegen vermutlich ihre Larven nachts deponieren, so daß das Ablegen in der Natur nicht beobachtet werden kann. Da wir in unseren Zuchträumen absolut konstante Feuchtigkeits- und Temperaturbedingungen aufrechterhalten haben, hat

a

b

c

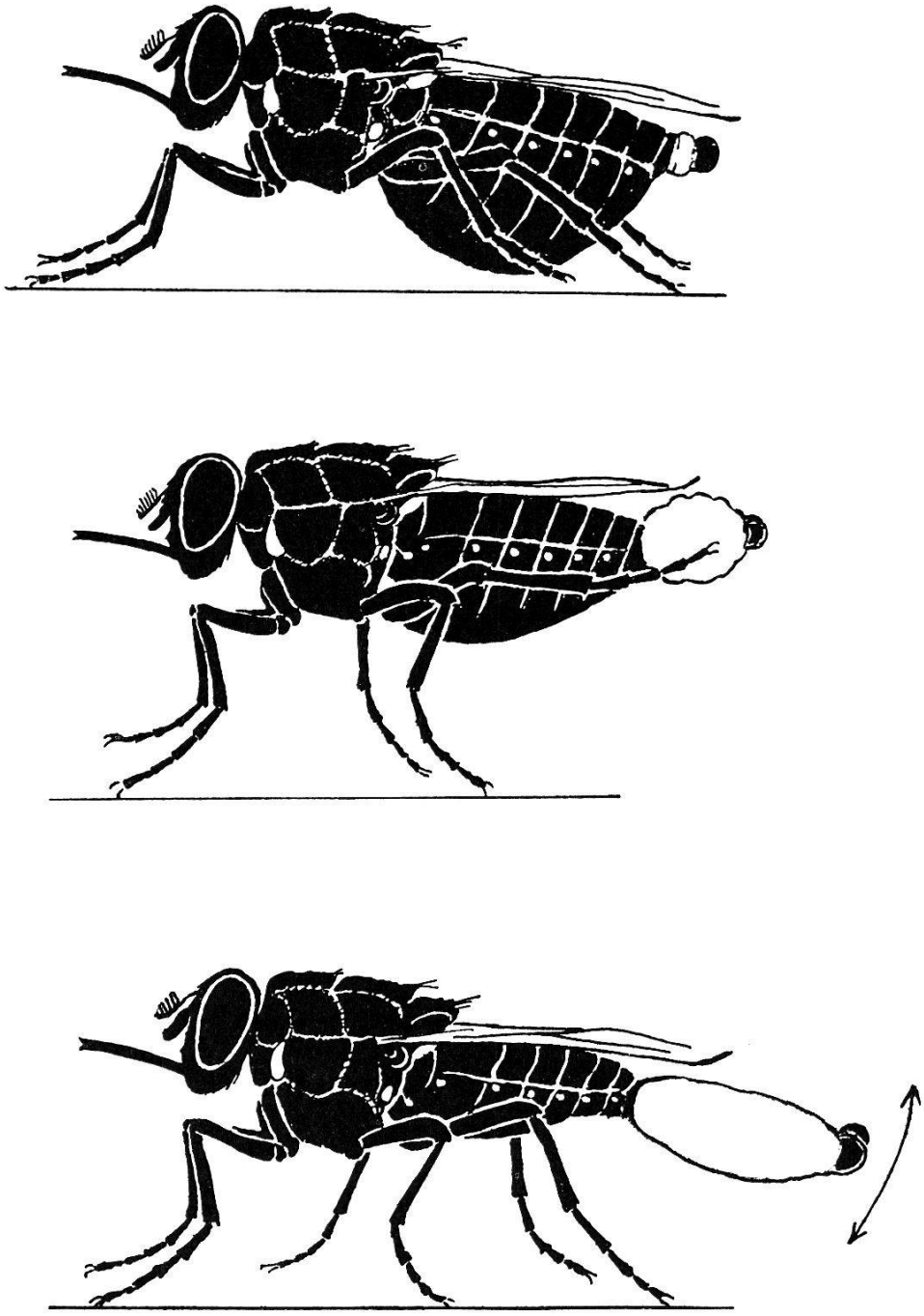


Abb. 39. Geburtsakt der Glossinenlarve.

a) Austreten der Analhöcker; das Muttertier führt mit dem letzten Beinpaar Geburtshelferbewegungen aus. Nach Austreten der Analhöcker kurzer Stillstand des Geburtsvorganges.

b) Das hintere Drittel des Larvenleibes ist ausgetreten und schwillt ballonförmig auf. Das letzte Beinpaar sucht den Larvenkörper zu erfassen.

c) Die Larve hat sich fast ganz aus dem Uterus herausgearbeitet und führt mit dem Körper schwingende Bewegungen von oben nach unten aus.

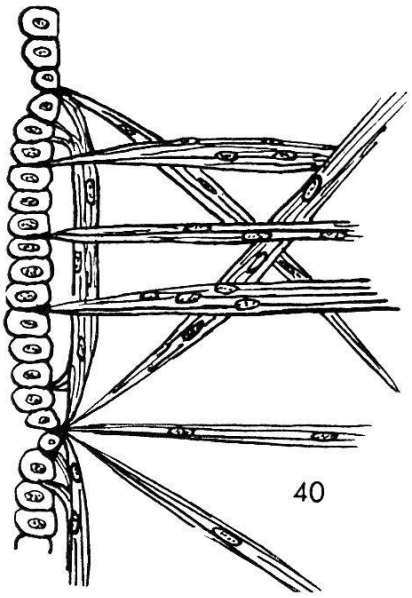


Abb. 40. Ansetzen einzelner Muskelfasern an der larvalen Epidermis.

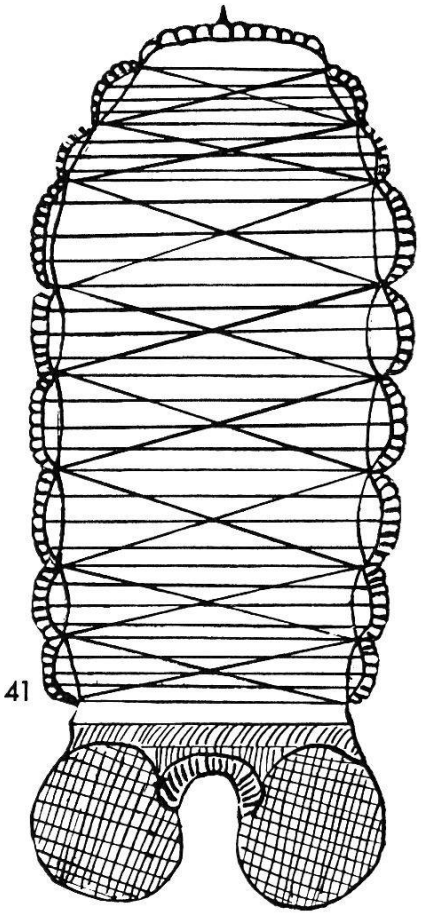


Abb. 41. Insertion und Verlauf der larvalen Hautmuskulatur (schematisch).

sich der von GEIGY 1946 und 1948 mitgeteilte Ablagerhythmus immer mehr verwischt, so daß, je älter die Zucht wurde, desto weniger Glossinen tagsüber deponierten. Die Nacht wurde je länger je mehr zur bevorzugten Geburtszeit, was man jedoch kaum darauf zurückführen kann, daß zu dieser Zeit absolute Ruhe und Ungestörtheit in den Zuchträumen herrschte. Die Fliegen scheinen sich dagegen einem veränderten Biotop und seinen Bedingungen angepaßt zu haben. Im dritten und vierten Zuchtjahr deponierten in unserem Labor zirka zwei Drittel der graviden Glossinen zwischen 19 Uhr abends und 8 Uhr früh, während nur ein Drittel der Geburten auf die Tagesstunden fiel.

Der von mir zwischen 12 und 14 Uhr beobachtete Geburtsakt dauerte mehr als 6 Minuten, was aber der Norm nicht entsprechen dürfte; das Tier wurde nämlich durch das Herabfallen eines Beleuchtungskörpers sichtlich irritiert, und es wurde ein längerer Stillstand des Vorganges nach Austreten der Analhöcker beobachtet. Bereits eine volle Stunde vor dem Geburtsakt wurde die Fliege unruhig, unternahm im Käfig kleine Flugsprünge und zeigte einen andauernden und ausgeprägten Putzreflex. Während dieser Zeit konnte man im durchscheinenden Uterus starke Eigenbewegungen der Larve feststellen, und zwar krümmten sich Vorder- und Hinterende des Larvenkörpers einander entgegen. Oft zog sich letzteres auch zusammen, um sich dann wieder auszustrecken. Diese Eigenbewegungen wurden immer stärker, bis plötzlich die beiden Analhöcker Vagina und Vulva durchstoßen hatten und ausgetreten waren. Das Muttertier führte nun mit dem 3. Beinpaar Geburtshelferbewegungen aus, indem es zuerst am Abdomen von vorne nach hinten führende Streichbewegungen ausführte, dann die Larve oberhalb der Analhöcker zu fassen versuchte, ohne daß jedoch dadurch eine sichtliche Beschleunigung der Ausstoßung erfolgte. *Es konnte jedenfalls festgestellt werden, daß sich die Larve durch aktive peristaltische Bewegungen ihrer Hautmuskulatur aus dem Mutterleibe weitgehend selbst befreit.* Dabei mögen die schon erwähnten, nach unten gerichteten Borsten der vaginalen Intima das Hinausgleiten unterstützen. Neben der weitgehenden Selbstbefreiung der Larve ist jedoch zweifellos auch die vorbereitende und den Geburtsakt unterstützende Mithilfe der Mutterfliege von Bedeutung. Dies wird besonders durch die bedeutende Entwicklung der Uterusmuskulatur ersichtlich: Die faltige Uteruswand wird durch die ventralen und dorsalen Retractoren nach oben, durch die ventralen und dorsalen Protractoren auseinander- und durch die Adjuvatoren nach unten gezogen, während die zahlreichen Dilatatoren durch ihre Kontraktion das Lumen der Vagina bedeutend erweitern können (Fig. 8, 9, 10). Nach dem

Austreten des hinteren Drittels des Larvenleibes blähte sich dieses infolge Einpressen eigener Körperflüssigkeit, so daß es ballonförmig aufgetrieben wurde und dadurch der vordere Teil des Larvenleibes leicht und rasch durch die stark ausgeweitete Vaginalöffnung gleiten konnte. Sofort nach Berühren der Unterlage begann die Larve Such- und Drehbewegungen auszuführen, um kurz darauf aktiv zu kriechen, und zwar stets vorwärts.

Da die Larve rückwärts, d. h. mit dem Hinterende voran, sich aus der mütterlichen Geschlechtsöffnung befreit, was einer Rückwärts-Kriechbewegung gleichkommt, war es interessant, zu untersuchen, ob dieses Rückwärtskriechen auch nach der Deposition beobachtet werden kann. Zu diesem Zwecke wurden drei frisch deponierte Larven mit dem Kopfe voran in enge, 15 cm lange Glasröhrchen verbracht, die an ihrer Spitze verschlossen wurden. Die Larven krochen alle vorwärts bis zur Spitze und versuchten durch Abkrümmen und Aufbäumen des vorderen Körperdrittels eine neue Richtung zu gewinnen. Nach ungefähr 15 Minuten hatten die Larven ihre Bewegungen eingestellt und begannen sich an Ort und Stelle zu verpuppen. Ein aktives Rückwärtskriechen wurde in keinem Falle beobachtet. Eine deponierte Larve ist also nur noch zum Vorwärtskriechen befähigt.

Um die Geschwindigkeit festzustellen, mit welcher die frisch deponierte Larve sich eingräbt und das Verhältnis dieser Geschwindigkeit zur Unterlage wurden zu Versuchszwecken hochträchtige Glossinen auf Flußsand bzw. Gartenerde verbracht.

Sechs Larven wurden auf *Flußsand* deponiert. Sie gruben sich in 10—15 Minuten *3—5½ cm* tief in die Unterlage ein. Sechs weitere Larven benötigten 15—25 Minuten, um sich *1—1½ cm* tief in die *Gartenerde* einzugraben. Das Grabvermögen der Glossinenlarven ist also ein beschränktes. Rund 40 Minuten nach dem Einbohren trat bei diesen Larven die Bräunung ihrer 3. Larvenhaut ein, und nach 90—100 Minuten wurde die definitive braunschwarze Färbung festgestellt.

Das Muttertier bleibt, nachdem es von der Larve befreit ist, während einigen Minuten unbeweglich sitzen. Dann setzen plötzlich intensive Putzreaktionen ein, die ungefähr 10 Minuten dauern. Anschließend erfolgt der Wegflug.

Da die Glossinenlarve, im Gegensatz zu anderen Pupiparen, eine starke Eigenbeweglichkeit besitzt und sich aktiv am Geburtsakt beteiligt, wurde die larvale Hautmuskulatur etwas näher untersucht.

In einigen Schnittserien konnte die unter der larvalen Epidermis verlaufende Muskulatur aufgedeckt werden. Von einem Seg-

menteinschnitt zum nächstfolgenden spannen sich längsseits quergestreifte Muskelfasern. Ihre chitinösen Endfäden oder Ligamente senken sich zwischen die einzelnen Epidermiszellen ein. Ebenfalls an den einzelnen Segmenteinschnitten setzen quergestreifte Muskelfasern an, die sich diagonal von der rechten nach der linken Körperseite überkreuzen und umgekehrt. Andere, bedeutend feinere Fasern laufen quer und parallel von der einen Körperseite zur anderen. Diese Verhältnisse werden in einer schematischen Skizze etwas näher veranschaulicht (Abb. 40 und 41). Durch die überaus kräftige, an ein kompliziertes Gitterwerk erinnernde Hautmuskulatur wird die Larve befähigt, ihren Körperquerschnitt in einer Weise zu verengern oder zu vergrößern, sich auszustrecken und zusammenzuziehen sowie rasche und starke Kriech- und Grabbewegungen auszuführen, wie dies sonst bei apoden Larven nur selten beobachtet werden kann. Wie bereits erwähnt, kommt der Larve diese ausgeprägte Eigenbeweglichkeit in besonderem Maße vor und während ihrer Ausstoßung aus dem mütterlichen Uterus zustatten.

g) *Gewichtsverhältnisse bei weiblichen Glossinen nach Deposition von Larven und während der Gravidität.*

Im Zusammenhang mit Gravidität und Deposition haben uns auch die Verhältniszahlen der Fliegen- und Larvengewichte interessiert. Es wurden zu diesem Zwecke die Gewichte sämtlicher zu Versuchszwecken verwendeter Fliegen und Larven festgehalten, und zwar sowohl nach dem Geburtsakt als auch zum Zeitpunkt ihrer Fixation:

	Fliegen-Gew. nach Ablage	Larven-Gew. nach Ablage	Fliegen-Gew. bei Sektion	Zeitpunkt der Fixation nach
A_1*	0,0422	0,0432	0,0512	3½ Tagen
A_2	0,0352	0,0320	0,0543	6 »
A_3	0,0397	0,0368	0,0533	7 »
A_4	0,0542	0,0463	0,0587	7½ »
A_5	0,0511	0,0510	0,0640	8½ »
A_6	0,0388	0,0354	0,0589	9½ »
A_7	0,0397	0,0401	0,0657	10 » 3 Std.
A_8	0,0422	0,0406	0,0655	11 »
A_9	0,0510	0,0488	0,0689	12½ »
A_{10}	0,0458	0,0399	0,0776	13 »
A_{11}	0,0345	0,0289	0,0755	14½ »
A_{12}	0,0433	0,0420	0,0819	16 »
BI_1**	0,0445	0,0468	0,0420	1 Std.
BI_2	0,0491	0,0430	0,0425	2 »
BI_3	0,0429	0,0395	0,0360	4 »

* Zum erstenmal trächtige Glossinen.

** Glossinen, die mindestens bereits einmal deponiert haben.

	Fliegen-Gew. nach Ablage	Larven-Gew. nach Ablage	Fliegen-Gew. bei Sektion	Zeitpunkt der Fixation nach
BI_4	0,0387	0,0370	0,0351	6 »
BI_5	0,0369	0,0358	0,0490	7 »
BI_6	0,0395	0,0299	0,0497	16 »
BI_7	0,0469	0,0404	0,0400	18½ »
BI_8	0,0399	0,0378	0,0523	20 »
BI_9	0,0534	0,0405	0,0488	20 »
BI_{10}	0,0698	0,0339	0,0651	24 »
BI_{11}	0,0405	0,0395	0,0602	22 »
BI_{12}	0,0515	0,0356	0,0641	25 »
BI_{13}	0,0418	0,0316	0,0488	26 »
BI_{14}	0,0377	0,0370	0,0437	28 »
BI_{15}	0,0413	0,0382	0,0571	30 »
BI_{16}	0,0329	0,0304	0,0402	32 »
BI_{17}	0,0517	0,0398	0,0498	40 »
Bt_{18}	0,0378	0,0325	0,0376	44 »
BI_{19}	0,0371	0,0333	0,0353	46 »
BII_1	0,0446	0,0433	0,0406	½ Std.
BII_2	0,0362	0,0341	0,0309	1 »
BII_3	0,0303	0,0325	0,0301	2 »
BII_4	0,0458	0,0362	0,0323	3 »
BII_5	0,0449	0,0393	0,0390	4 »
BII_6	0,0420	0,0319	0,0510	5 »
BII_7	0,0381	0,0309	0,0300	10 »
BII_8	0,0402	0,0387	0,0495	16 »
BII_9	0,0447	0,0419	0,0505	18½ »
BII_{10}	0,0423	0,0320	0,0538	22 »
BII_{11}	0,0568	0,0341	0,0498	24 »
$BIII_1$	0,0457	0,0442	0,0606	24 Std.
$BIII_2$	0,0392	0,0341	0,0532	48 »
$BIII_3$	0,0385	0,0385	0,0458	66 »
$BIII_4$	0,0421	0,0371	0,0600	85 »
$BIII_5$	0,0383	0,0343	0,0613	100 »
$BIII_6$	0,0492	0,0331	0,0521	124 »
$BIII_7$	0,0392	0,0301	0,0588	138 »
$BIII_8$	0,0429	0,0376	0,0628	148 »
$BIII_9$	0,0349	0,0251	0,0639	152 »
$BIII_{10}$	0,0451	0,0375	0,0659	172 »
$BIII_{11}$	0,0292	0,0284	0,0610	180 »
$BIII_{12}$	0,0418	0,0421	0,0767	196 »
$BIII_{13}$	0,0365	0,0344	0,0857	220 »

Aus den Gewichtstabellen ergibt sich, daß nach der Deposition die Mutterfliegen nur um weniges schwerer sind als ihre abgelegten Larven oder von diesen sogar noch um einige Milligramme an Gewicht übertroffen werden. Stets sind jedoch die Fliegen nach der Larvenablage bedeutend leichter als zum Zeitpunkt ihrer späteren Sektion, was darauf hinweist, daß erst *nach* der Geburt wieder eine reichliche Blutmahlzeit erfolgen kann. Daß diese erste Nahrungsaufnahme sehr oft kurze Zeit nach dem Geburtsakt erfolgt,

geht daraus hervor, daß auch die nur wenige Stunden nach der Deposition geopferten Tiere — denen man die Möglichkeit des Blutsaugens gab — in vielen Fällen bedeutend schwerer waren als zur Zeit ihrer Larvenablage.

Die bei der Geburt beobachteten Grenzwerte für Larven- bzw. Fliegengewichte ergaben für Larven 51,0 und 25,1 mg und für Fliegen 69,8 und 29,2 mg. Sie bewegen sich also bedeutend über den von H. MELLANBY angegebenen Durchschnittsgewichten.

Im Verlaufe der Trächtigkeit werden die Durchschnittsgewichte der geopferten Tiere stets höher, wenn auch die unregelmäßigen Blutaufnahmen das Bild etwas trüben. Besonders starke Gewichtszunahmen können bei der erstmals trächtigen Glossine vom 12. Lebenstage an und bei jenen Fliegen, die bereits einmal oder mehrmals deponierten, vom fünften Trächtigkeitstage an beobachtet werden. Die Abstufung dieser Gewichtszunahmen nach Trächtigkeitstagen zu berechnen ist jedoch nicht möglich, da eben jedes Tier verschieden große Blutmengen pro Mahlzeit aufnimmt.

V. Übersicht über den zeitlichen Ablauf der Glossinenentwicklung.

a) *Der Ablauf des Fortpflanzungsgeschehens einer Glossine.*

Im Hinblick auf die durch zwei verschieden lange Graviditätszyklen etwas komplizierten Entwicklungsdaten lag es auf der Hand, ein Übersichtsschema zusammenzustellen, das die erhaltenen Ergebnisse graphisch wiedergibt und anschaulich zusammenfaßt.

Die durchschnittliche Zahl der gesamthaft deponierten Larven wurde mit neun angenommen; die Dauer der ersten Trächtigkeit mit 20, die der folgenden Trächtigkeiten mit je neun Tagen, wobei die jeweilige Deposition der Larve auf die Nacht vom neunten zum zehnten Trächtigkeitstag angesetzt wurde. Auf Grund dieser Annahmen beträgt die durchschnittliche Lebenserwartung einer frisch geschlüpften Glossine 92 Tage. GEIGY hat in unserer Zucht allerdings Glossinen beobachtet, die ein maximales Alter von über 200 Tagen erreichten und bis zu 16 Larven ablegten. Diese Fälle müssen jedoch als Ausnahmen gelten. Andererseits gehen nicht wenige Glossinenweibchen schon nach der ersten oder zweiten Larvendeposition zugrunde.

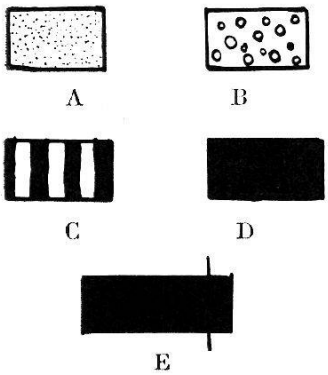
Die im Schema verankerten Durchschnittswerte habe ich auf Grund einer umfangreichen Versuchsreihe errechnet. 60 Glossinenweibchen wurden zu diesem Zwecke isoliert. Dabei wurden folgende Werte notiert:

Abb. 42. Schema zur Darstellung des zeitlichen Ablaufes von neun Trächtigkeitsperioden einer ♀ Glossine. (Durchschnittsdaten vom Ausschlüpfen bis zum Tode der Mutterfliege.)

Aeußerer Kreis: Graviditätstage. *Grauer Kreis:* Lebenstage.

Zeichenerklärung:

G = Schlüpfen der Mutterfliege. I—IX = Zahl der deponierten



A = Embryogenese.

B = Intrauterine Ernährung.

C = Beginn und Ende der Milchsekretion.

D = Schlüpfen der Larve im Uterus.

E = Deposition der Larve.

} Diese Zeichen sind, außer E, von der 3. Trächtigkeitsperiode an nicht mehr eingesetzt, da sie sich stets in derselben Weise wiederholen.

† = Tod der Mutterfliege.

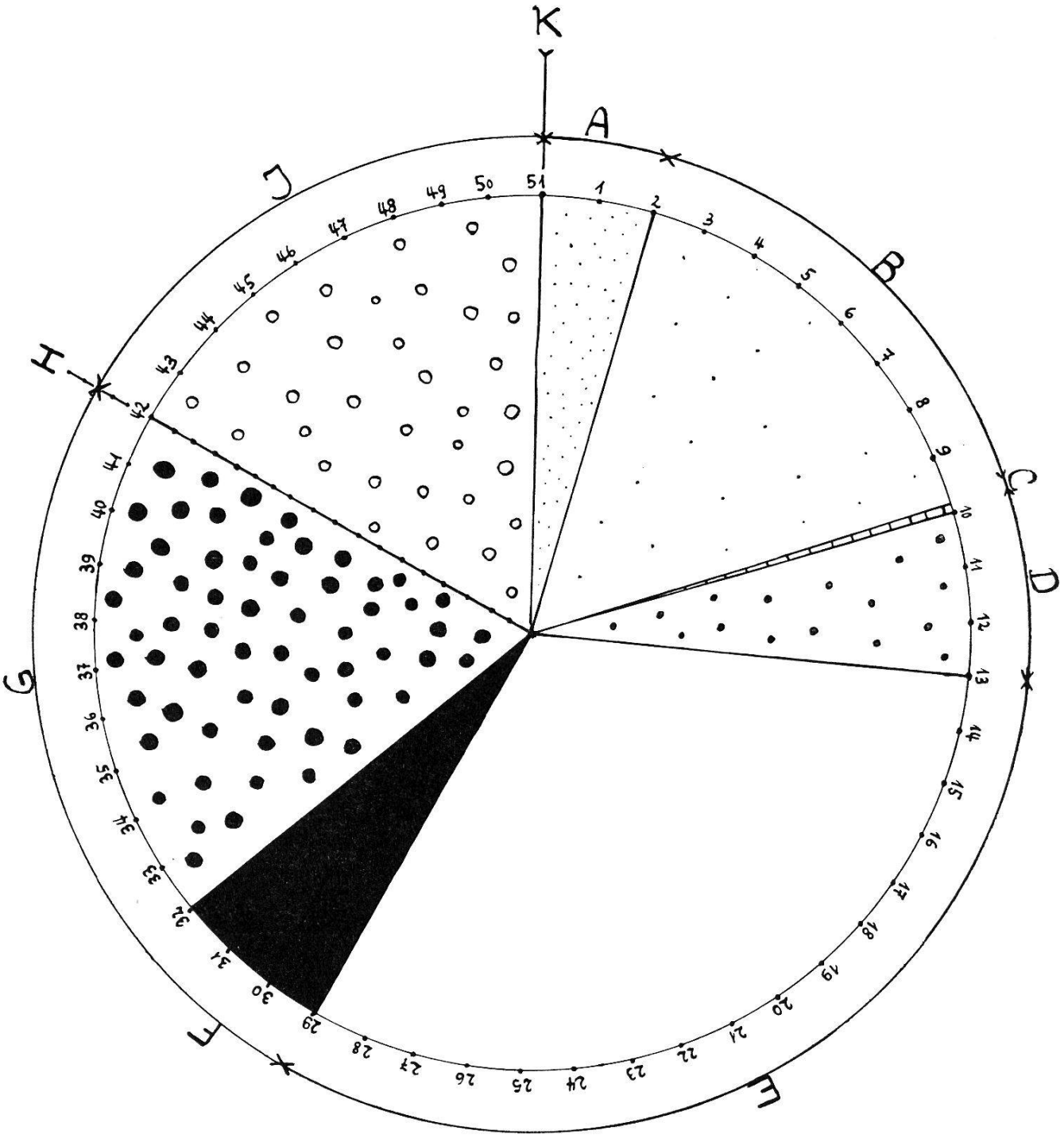


Abb. 43. Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus einer Glossinengeneration

K = Befruchtung des Eies (1. Generation).
A = Dauer der Embryogenese.
B = Dauer des intrauterinen Larvenlebens.
C = Dauer des extrauterinen Larvenlebens.
D = Abbau der larvalen Nahrungsreserve.
E = Histolyse.
F = Erneuerung des Darmepithels.
G = Histogenese der übrigen imaginalen Organe.
H = Schlüpfakt der Imago.
J = Reifung des ersten Ovarialeies der 2. Generation.
K = Befruchtung des Eies (2. Generation).

Entwicklungsort: A + B = intrauterin (1.—10. Tag).
C = Bodenoberfläche (10. Tag 1—2 Std.).
D — G = im Boden (10.—42. Tag).
J = ovarial (42.—51. Tag).

1. *Erreichtes Lebensalter in Tagen:*

18, 22, 29 (3mal), 56, 73, 75, 82 (2mal), 83 (6mal), 84 (2mal), 91 (5mal), 92 (9mal), 93 (4mal), 100, 101 (3mal), 102 (2mal), 109, 110 (3mal), 118, 119 (6mal), 120, 128 (2mal), 136, 137, 146 (2mal), 155, 156.

Durchschnittsalter: 92,4 Tage.

2. *Anzahl der deponierten Larven.*

1 (2mal), 2 (3mal), 5 (1mal), 7 (2mal), 8 (10mal), 9 (18mal), 10 (6mal), 11 (4mal), 12 (8mal), 13 (2mal), 14 (2mal), 15 (2mal).

Durchschnitt: 9,21 deponierte Larven.

Was die Dauer der embryonalen Ernährung anbetrifft, so habe ich den Durchschnittswert etwas heraufgesetzt, da in der Berechnung einige wenige Ausnahmefälle, bei denen auch am 6. und 7. Trächtigkeitstag Milchsekretion beobachtet werden konnte, nicht berücksichtigt wurden. Die durchschnittliche Dauer der Embryogenese wurde mit 50 Stunden angenommen.

b) *Der Entwicklungszyklus einer Glossinengeneration,*

hervorgegangen aus Beobachtungen an wiederholt (mindestens zum zweitenmal) graviden Fliegen. Ein weiteres Schema diene als Übersicht über die durchschnittlichen Daten des Entwicklungszustandes einer weiblichen Glossine von der Befruchtung des Eies bis zur Befruchtung der Filialgeneration. Die Angaben über die histologischen Veränderungen während der Verpuppung und die darauf zu beziehenden Zeiten wurden an Hand von Mitteilungen E. ROUBAUDs errechnet und fußen nicht auf eigenen Beobachtungen.

Vom Zeitpunkt der Befruchtung des Eies bis zur Befruchtung des ersten Eies der daraus entstandenen Fliege (2. Generation) vergehen also durchschnittlich rund 51 Tage.

Literatur.

Austen, E. (1904). Supplementary notes on the tsetse flies. — Brit. Med. J. *2*, 658

Carpenter, G. D. H. (1911). Progress report on investigations into bionomics of *Glossina palpalis*. — Rep. Sleeping Sickness Comm. Roy. Soc. *12*, 79-111

Evans, A. M. (1919). On the genital armature of the female tsetse flies. — Ann. Trop Med. & Parasitol., *13*, 31

Gaschen, H. (1945). Les Glossines de l'Afrique Occidentale Française. — Acta Tropica, Suppl. 2

Geigy, R. (1946). Beobachtungen an einer Zucht von Glossina palpalis. — Verh. Schweiz. Nat.forsch. Ges. Zürich, 155-158

Geigy, R. (1948). Elevage de Glossina palpalis. — Acta Tropica, *5*, 201-218

Geigy, R., und *Huber, M.* (1952). Untersuchungen über Bau und Funktion der Stigmen bei verschiedenen Glossina-Arten und bei Stomoxys calcitrans. — Acta Tropica, *9,* 233-263

Hegh, Emile. (1929). Les Tsé-Tsés. — Bruxelles

Jackson, C. H. N. (1948). The eclosion of tsetse (Glossina) larvae (Diptera). — Proc. Roy. Entomol. Soc. London, *23,* pts. 4-6

Martin, G., Lebœuf et *Roubaud, E.* (1909). La maladie du sommeil au Congo Français. Paris

Mellanby, Helen. (1937). Experimental work on the reproduction in the tsetse fly, Glossina palpalis. — Parasitology, *29,* 131-141

Mellanby, K. (1936). Experimental work with the tsetse fly, Glossina palpalis, in Uganda. — Bull. Entomol. Res., *27,* 611-632

Minchin, E. A. (1905). Report on the anatomy of the tsetse-fly. (Glossina palpalis). — Proc. Roy. Soc. London, Series BV *76,* 531-547

Newstead, R. W., Evans, A. M., and *Potts, W. H.* (1924). Guide to the study of tsetse flies. — London

Roubaud, E. (1909). Recherches biologiques sur les conditions de viviparité et de vie larvaire de *Glossina palpalis* R. Desv. — C. R. Acad. Sci., *148,* 195-197

Roubaud, E. (1919). Les particularités de la nutrition et de la vie symbiotique chez les mouches tsé-tsés. — Ann. Inst. Pasteur, *33,* 489

Stuhlmann, Franz. (1907). Beiträge zur Kenntnis der Tsetse-Fliege. — Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte Berlin. *26,* 301-382

Swynnerton, C. F. M. (1936). First steps in the ecological study and control of the various East African tsetse-flies. — Trans. Entomol. Soc. London, *84*

Zusammenfassung.

Die vorliegenden morphologischen und biologischen Beobachtungen sind an einer Großzucht von *Glossina palpalis* angestellt worden, die während mehr als drei Jahren im Schweizerischen Tropeninstitut in Prosperität gehalten werden konnte.

Es ging vor allem darum, die Aufeinanderfolge der verschiedenen Graviditätsperioden bei den weiblichen Tsetsefliegen zu studieren und die einzelnen Phasen der Trächtigkeit und der Larvenentwicklung genauer zu verfolgen. Da ein beträchtliches Fliegenmaterial unter täglicher Kontrolle stand, bot sich auch die bei Glossinen seltene Gelegenheit zu verschiedenen statistischen Erhebungen.

Bevor auf Detailfragen eingegangen wird, vermittelt eine Reihe von Abbildungen Einblick in die Wandlungen, denen der weibliche Geschlechtsapparat und die im Uterus gedeihende Larve während einer ganzen Trächtigkeitsperiode unterworfen ist. Diese lückenlose und maßgetreue Darstellung der Vorgänge stützt sich auf viele Sektionen von Weibchen in verschiedenem Graviditätszustand sowie auf vergleichende Auswertungen zahlreicher Schnittserien.

Einer Beschreibung des weiblichen Fortpflanzungsapparates folgen verschiedene Beobachtungen über die Kopulation und ihre Abhängigkeit vom Blutsaugakt. Ein eigenes Kapitel ist sodann der intrauterinen Entwicklung des Embryos gewidmet, unter Miteinbezug der Eireifung im Ovar, der Ovulation, der Befruchtung und des Schlüpfens der Junglarve im Uterus, wobei auf die besondere Rolle der sog. Choriothetis hingewiesen wird.

Eingehend wird sodann die intrauterine Larvenentwicklung beschrieben, wobei folgenden dabei maßgebenden physiologischen Vorgängen besondere Beachtung geschenkt wird:

Der Saugtätigkeit des Larvenmundes im Kontakt mit der «Milch»-spendenden Uteruspapille;

der periodischen Funktion der sog. Milchdrüse;

der Abhängigkeit dieser Milchproduktion vom aufgenommenen Blutquantum;

der Bedeutung der produzierten Sekretmenge für das Endgewicht der Larve;

der Verwertung dieses Sekretes im Larvendarm;

der Abhängigkeit der Larvenentwicklung von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit;

der Atmung der Larve im Uterus.

Außerdem konnte durch individuelle Wägungen der Versuchstiere ein wertvolles Zahlenmaterial gesammelt werden über die Gewichtsverhältnisse bei graviden Weibchen und den von ihnen deponierten Larven. Auch der Geburtsakt einer Larve konnte beobachtet und in allen Einzelheiten beschrieben werden.

Zum Schluß vermitteln zwei graphische Darstellungen Übersichten über den zeitlichen Ablauf des Fortpflanzungsgeschehens bei einer Tsetsefliege sowie über den Entwicklungszyklus einer Glossinengeneration.

Résumé.

Cette étude comprend des observations morphologiques et biologiques qui ont été faites sur un élevage de *Glossina palpalis,* maintenu pendant plus de 3 ans à l'Institut tropical suisse.

Le but principal était de suivre la succession des périodes de gravidité chez la tsétsé femelle et d'étudier en détail les différentes phases de la gestation et du développement larvaire. En plus la richesse du matériel disponible ouvrait des possibilités pour toutes sortes d'exploitations statistiques.

Avant d'entrer dans les détails, une série de planches permet un coup d'œil général sur les transformations, auxquelles sont soumis l'appareil génital femelle, ainsi que la larve évoluant dans l'utérus au cours d'une période de gestation. Cette fidèle reconstitution, qui est donnée dans une suite ininterrompue et qui observe strictement les proportions, est basée sur de nombreuses dissections de femelles gravides de tout âge, ainsi que sur l'analyse de nombreuses coupes sériées.

Une description de l'appareil génital femelle est suivie de différentes observations concernant la copulation et son rapport avec le repas sanguin. Un chapitre spécial est voué ensuite au développement intra-utérin de l'embryon, en tenant compte également de la maturation des œufs, de l'ovulation, de la fécondation et de l'éclosion de la jeune larve dans l'utérus, événement qui permet de mettre en évidence le rôle particulier de la choriothète.

On décrit alors en détail l'évolution intra-utérine de la larve et notamment les phénomènes physiologiques suivants :

Mécanisme suceur de la bouche larvaire en contact avec la papille utérine lactifère ;

Périodes de fonctionnement de la « glande à lait » ;

Corrélation entre la quantité de sang absorbée et de lait produite ;

Signification de la quantité de lait produite pour le poids définitif de la larve ;

Assimilation de cette sécrétion dans l'intestin larvaire ;

Dépendance du développement larvaire de la température et de l'humidité relative de l'air ;

Respiration de la larve dans l'utérus.

En pesant des mouches individuellement, on a pu composer une documentation importante sur les corrélations, existant entre le poids des femelles gravides et de leurs larves déposées. La déposition d'une larve a pu être observée et décrite en détail.

Deux graphiques illustrent le cycle reproductif d'une tsétsé, ainsi que le cycle évolutif d'une génération de tsétsé.

Summary.

The paper deals with morphological and biological research on *Glossina palpalis* that were reared with success on a large scale during more than three years at the Swiss Tropical Institute.

The main object was to study the successive stages of pregnancy of female tsetse flies and to follow more closely the different phases of gestation and larval development. By maintaining a considerable number of flies under daily observation it was possible to collect new statistical data concerning *Glossina*.

First come a series of diagrams showing the changes that take place in the female genital organs and in the larva developing in the uterus during a whole pregnancy period. These diagrams, drawn to scale and showing the complete process, are based on a great number of sections of female flies in different gestation stages as well as on the comparative examination of many series of histological slides.

After the description of the female genital organs various observations of the copulation and its relation to the blood meal are recorded. One chapter deals with the development of the embryo in the uterus, including the maturing of the egg in the ovary, the ovulation, the fertilization and the hatching of the young larva in the uterus; the particular rôle of the so-called choriothetis is emphasized.

A detailed description of the development of the larva in the uterus is then given, with special reference to the following physiological processes involved:

the sucking action of the mouth of the larva in contact with the "milk"-secreting papilla of the uterus;

the periodical function of the so-called milk gland;

the dependance of this milk production on the quantity of blood absorbed by the fly;

the importance of the produced quantity of fluid ("milk"-secretion) for the final weight of the larva;

the ingestion of this fluid in the mid-gut of the larva;

the dependance of the larval development on temperature and humidity;

the respiration of the larva in the uterus.

In addition individual weighings of the test flies enabled valuable data to be collected on the relation between the weight of pregnant female flies and the larvae deposited by them. The extrusion of the larva was also observed and is described in detail.

Two charts give a general view of the reproduction cycle as well as of the development cycle of a complete generation of tsetse flies.