

Die Distanz- und Kontakt-Orientierung der Stechmücken (*Aedes aegypti*) (Wirtsfindung, Stechverhalten und Blutmahlzeit)

WERNER MÜLLER

Institut für Allgemeine Zoologie der Universität Mainz

Eingegangen am 31. Juli 1967

*The Distance- and Contact-Orientation of Mosquitoes (*Aedes aegypti*) (Host-Finding, Biting and Blood-Sucking)*

Summary. I. Distance-Chemoreception. 1. An alternativ-olfactometer is described, in which mosquitoes can orient themselves towards a steep gradient of scent. With this apparatus individual tests and experiments with small groups of *Aedes aegypti* are possible, which result in a significant evidence of attractant substances. By the aid of this olfactometer the problem of the distance-chemoreception of *Aedes aegypti* L. (♀) is investigated with the aim to find out the attractants, which are important for the host-finding.

2. For the experiments the following optimal conditions are determined: Temperature = 30° C; relative atmospheric moisture = 75%; rapidity of air stream = 6,6 cm/sec (Figs. 9, 10, 11, 12). These physical factors are kept constant with all experiments.

3. Carbon dioxide attracts mosquitoes only in an extreme dose, while this gas causes significant repellent in lower concentrations (Fig. 13).

4. The body liquid blood (Fig. 14), urine (Fig. 16) and arm-sweat (Fig. 20) in their natural condition effect attractive, while for unchanged trunk- and leg-sweat (Figs. 18, 19) an attractive effect cannot be determined. A repellent result is obtained with trunk-sweat, which is kept in a thermostat before the experiment for 18—20 h at 35° C (Fig. 22).

5. From these substances, which are found in the body liquids, can be pointed out for lactic acid a significant attraction (Fig. 33). In addition formic acid, acetic acid and propionic acid are distinct attractive (Figs. 27, 28, 29). A reaction of the mosquitoes on ammonia, alanine, lysine and pyruvic acid is not found out (Figs. 23, 24, 25, 26, 35).

6. Potassium-lactate, blood, urine and arm-sweat in intensive alkaline form effect not attractive (Figs. 34, 15, 17, 21). This result is a proof that organic acids are attractive factors of the body liquids.

7. A comparison of the lactic acid contents in the attractive concentration degrees of arm-sweat and urine with these concentrations of lactic acid, which are effective in the test of the pure substance shows that in the investigated body liquids lactic acid is the important attractant (Table 2).

II. Contact-Chemoreception. 1. The sensilla on the proboscis top of *Aedes aegypti* L. (♀) are described.

2. Investigations of the contact-thermoreception show that thermic stimulants do not release biting of *Aedes aegypti*.

3. A method is described, with which the contact-chemoreception of the labella can be investigated.

4. The following three reactions are induced by chemical substances: Biting, sucking and saliva-secretion (Figs. 46, 47, 48). The thresholds of the test-fluids, which release these three processes, are determined.

5. On sweat the mosquitoes react with intense biting (Fig. 49).

6. The following substances, which are found in the sweat, are releasers for biting: Acetic acid (Fig. 51), propionic acid, butyric acid (Fig. 52) and pyruvic acid (Fig. 53). It is shown, that pyruvic acid induces biting also under normal conditions in the sweat.

7. On glucose the mosquitoes react with frequent sucking (Fig. 54). Comparisons of concentrations prove that glucose releases the blood sucking reaction.

8. On unphysiologic high concentrations of formic acid the insects respond with a saliva-secretion (Fig. 50). This behavior is interpreted as defence reaction.

Zusammenfassung. I. Distanz-Chemorezeption. 1. Ein Alternativ-Olfaktometer wird beschrieben, in dem sich Stechmücken nach einem steilen Duftgradienten orientieren können. Mit dieser Apparatur sind Einzeltests und Versuche mit kleinen Gruppen von Individuen von *Aedes aegypti* möglich, die zu einem signifikanten Nachweis anlockender Substanzen führen. Mit Hilfe dieser Versuchsanordnung wird das Problem der Distanz-Chemorezeption von *Aedes aegypti* L. (♀) untersucht mit dem Ziel, Attraktivstoffe aufzufinden, die für eine Wirtsfindung eine Rolle spielen.

2. Für die Versuche werden folgende optimale Bedingungen ermittelt: Temperatur = 30° C; relative Luftfeuchte = 75%; Luftströmungsgeschwindigkeit = 6,6 cm/sec. Diese physikalischen Faktoren werden bei allen Versuchen eingehalten.

3. Kohlendioxyd attrahiert Stechmücken nur in einer extrem hohen Dosis, während es in niederen Konzentrationen signifikant repellent wirkt.

4. Die Körperflüssigkeiten Blut, Harn und Armschweiß wirken in ihrer natürlichen Form attraktiv, während eine Lockwirkung für unveränderten Stamm- und Beinschweiß nicht festgestellt werden kann. Ein repellenter Effekt wird mit Stammschweiß erzielt, der vor dem Versuch 18—20 h im Thermostaten bei 35° C aufbewahrt wurde.

5. Von den in den Körperflüssigkeiten vorkommenden Substanzen kann für Milchsäure eine signifikante Attraktivität nachgewiesen werden. Daneben wirken Ameisensäure, Essigsäure und Propionsäure deutlich anlockend. Eine Reaktion auf Ammoniak, Alanin, Lysin und Brenztraubensäure ist nicht festzustellen.

6. Kaliumlactat, Blut, Harn und Armschweiß wirken in stark alkalischem Milieu nicht anlockend. Dieses Ergebnis ist als Beweis dafür anzusehen, daß organische Säuren die attraktiven Faktoren der Körperflüssigkeiten sind.

7. Ein Vergleich des Milchsäuregehalts der attraktiven Konzentrationsstufen von Armschweiß und Harn mit denjenigen Milchsäurekonzentrationen, die in Tests mit der reinen Substanz wirksam sind, führt zu dem Schluß, daß in den untersuchten Körperflüssigkeiten Milchsäure der wichtigste Lockstoff ist.

II. Kontakt-Chemorezeption. 1. Die Sensillen auf der Rüsselspitze von *Aedes aegypti* L. (♀) werden beschrieben.

2. Untersuchungen zur Kontakt-Thermorezeption zeigen, daß thermische Reize bei *Aedes aegypti* kein Stechverhalten auslösen.

3. Eine Versuchsanordnung wird beschrieben, mit der die Kontakt-Chemorezeption der Labellen von *Aedes aegypti* untersucht werden kann.

4. Folgende drei Reaktionen werden durch chemische Substanzen induziert: Stechbewegung, Saugvorgang und Speichelsekretion. Die Schwellenwerte für die Testflüssigkeiten, welche diese drei Vorgänge auslösen, werden bestimmt.

5. Auf Schweiß reagieren die Stechmückenweibchen mit heftigen Stechbewegungen.

6. Als Auslöser für den Stechvorgang werden folgende Inhaltsstoffe des Schweißes ermittelt: Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure und Brenztraubensäure. Es wird gezeigt, daß Brenztraubensäure auch unter Normalbedingungen im Schweiß die Stechreaktion hervorruft.

7. Auf Glukose reagieren die Stechmücken mit eifrigem Saugen. Konzentrationsvergleiche ergeben, daß Glukose der Auslöser der Blutsaugreaktion ist.

8. Auf unphysiologisch hohe Konzentrationen von Ameisensäure reagieren die Testtiere mit einer Speichelsekretion. Dieses Verhalten wird als Schutzreaktion gedeutet.

A. Einleitung

Eine umfangreiche wissenschaftliche Literatur, die bis in das Altertum zurückgeht, behandelt die Stechmückenplage. Nachdem man den kausalen Zusammenhang zwischen diesen blutsaugenden Insekten und bestimmten Krankheiten entdeckt hatte, erfuhr die Wissenschaft von der Biologie der Culiciden einen bedeutenden Aufschwung. Da es sich herausstellte, daß die Anwendung von Insektiziden nicht überall und nicht vollständig zur Bekämpfung ausreicht, daß sie vor allem unerwünschte Nebenwirkungen auf die übrige Fauna hat, untersuchte man in letzter Zeit einige besondere Lebensvorgänge der Culiciden unter dem Gesichtspunkt einer möglichen biologischen Bekämpfung, z. B. durch genetische Maßnahmen oder durch Anlockung und Abstoßung der Blutsauger. Freilandbeobachtungen schufen die Grundlage für Experimente im Labor. Dabei wurden einige physikalische Faktoren ermittelt, welche die auf eine Blutmahlzeit gerichtete Orientierungshandlung beeinflussen (BRETZ, 1938; BROWN, 1951; PETERSON et al., 1951; LAARMAN, 1955; BÄSSLER, 1958; u. a.).

Die Frage, ob Stechmücken auf Grund chemischer Faktoren den Wirt auffinden, konnte trotz intensiver Arbeit (Übersicht der Literatur bei LAARMAN, 1955, und ROESSLER, 1961) noch nicht beantwortet werden, da nur widersprechende Angaben über die Natur der attraktiven Duftkomponenten vorliegen. Diese Variabilität der Resultate wird sowohl auf die noch nicht gelungene Standardisierung der Versuchsbedingungen (PARKER, 1952) als auch auf die noch zu wenig bekannten endogenen Rhythmen (LAARMAN, 1955), die das Verhalten der Tiere beeinflussen, zurückzuführen sein. Der Hauptgrund für die divergierenden Resultate muß jedoch in dem verwendeten Testverfahren gesucht werden, das auf HOSKINS et al. (1934) und WIETING et al. (1939) zurückgeht und in der Folgezeit von WILLIS et al. (1952), LAARMAN (1955), ROESSLER (1961) und WRIGHT (1966) vervollkommnet wurde. Diese Versuchsanordnung bot den Stechmücken einen nur geringen Duftgradienten, der

den fliegenden Versuchstieren auf weite Distanz nur ein ungenaues Richtungsriechen ermöglichte (WRIGHT, 1958). Dazu kommt, daß innerhalb der Apparatur durch die auftretende Turbulenz Duftmoleküle auch in die duftfreie Luftströmung gelangen konnten (ROESSLER, 1961). Außerdem wurden bei den Versuchen optische Reize nicht ausgeschaltet, obwohl man ihren bedeutenden Einfluß auf die Orientierungshandlung kannte (KENNEDY, 1939). Aus diesen Gründen mußten die Versuchsergebnisse eine erhebliche Streuung aufweisen, die ihre Aussagekraft stark einschränkt.

Ziel der hier vorliegenden Untersuchung war es, durch geeignete neue Testmethoden Aufschluß darüber zu bekommen, welche *chemische Faktoren* für die Anlockung und das folgende Stech- und Saugverhalten wirklich entscheidend sind.

MARTIN konnte 1964 den Nachweis erbringen, daß sich Bienen mit ihren Antennen unmittelbar nach einem Duftgradienten orientieren können. Er verwandte hierfür eine Versuchsanordnung, in der die Arbeiterinnen in einem Y-Rohr im Laufen die richtige Wahl zwischen duftstoffhaltiger und duftfreier Luft zu treffen hatten. Es erschien danach durchaus möglich, daß Stechmückenweibchen zur gleichen Orientierung in der Lage sind. Diese Testmethode ermöglichte es, Beobachtungen an Einzeltieren zu machen, die mehr Erfolg versprachen als die bisher meist in Gruppentests durchgeführten Untersuchungen (LAARMAN, 1955; ROESSLER, 1961; u. a.).

In einem zweiten Teil wurden mittels einer weiteren Versuchsanordnung der Geschmacksinn (Kontakt-Chemorezeption) und die bisher bei Moskitos noch nicht untersuchte Frage nach dem Auslöser für den Stechvorgang behandelt.

Unter *Distanz-Chemorezeption* wird im Anschluß an MINNICH (1921) das Wahrnehmen gasförmiger Duftmoleküle verstanden, während der Terminus *Kontakt-Chemorezeption* den Vorgang beschreibt, bei dem die betreffenden Sinnesorgane durch chemische Stoffe gereizt werden, die in Flüssigkeiten gelöst sind.

Herrn Professor Dr. H. RISLER (Institut für Allgemeine Zoologie der Universität Mainz) sage ich herzlichen Dank für die Überlassung des Themas, sein stetes, förderndes Interesse und für die jederzeit gewährte Unterstützung sowie für die Überlassung eines Arbeitsplatzes. Ebenfalls danke ich Herrn Privatdozenten Dr. K. BEYERMANN (Institut für Anorganische Chemie und Kernchemie der Universität Mainz) für Beratung und Hilfeleistung und Herrn Dr. Dr. J. GROTE (Physiologisches Institut der Universität Mainz) für sachliche Kritik und wertvolle Ratschläge.

B. Material

Alle Experimente wurden mit Weibchen von *Aedes aegypti* (L.) Stamm Rock durchgeführt. Das Material stammt von den „Rockefeller Foundation Virus Laboratories, New York, USA“.

Die Stechmücken wurden im Thermostaten in ihrem Vorzugsmilieu von 90 bis 100% relativer Luftfeuchtigkeit (MARTINI et al., 1933; CHRISTOPHERS, 1960) und 28—29° C (CHRISTOPHERS, 1960) im Dauerdunkel gezüchtet. Somit wurde der in geringem Maße vorhandene Tagesrhythmus (LUMSDEN, 1957; McCLELLAND, 1959) ausgeschaltet. Die Larven wurden mit Hundekuchen („Bonzo“) gefüttert. Die frisch geschlüpften, adulten Stechmücken wurden jeweils im Abstand von 24 Std abgefangen und separat bis zu den Versuchen in Gazekäfigen gehalten, wo sie kopulierten. Nach Untersuchungen von STRAUSS et al. (1956, *Aedes aegypti*) variiert die Stechaktivität bei befruchteten Weibchen weniger als bei unbefruchteten. Zu den Versuchen wurden stets 6 Tage alte Weibchen verwendet, da ihre Aktivität in diesem Alter kaum schwankt (SEATON et al., 1941; GOUCK, 1962; STRAUSS et al., 1965). Um keine Eireifung auszulösen, wurden die zu den Experimenten bestimmten Tiere ausschließlich mit Zucker und Wasser ernährt (DIMOND et al., 1956; SINGH et al., 1957). Während die Stechmücken, bei denen die Distanz-Chemorezeption untersucht wurde, permanent Zucker zur Verfügung hatten, wurden diejenigen, die zur Prüfung der Kontakt-Chemorezeption vorgesehen waren, nur in den ersten 3 Tagen mit Zucker ernährt, während sie in den folgenden 3 Tagen bis zu den Versuchen hungerten. Wasser zum Trinken wurde ihnen dauernd geboten. SEATON et al. (1941) zeigten an *Aedes aegypti*, daß die Mortalität der Stechmücken während der ersten 4 Hungertage sehr gering ist. Eine Verminderung der Stechaktivität tritt während der Hungerperiode nicht ein (RAHM, 1957; *Aedes aegypti*). Diese Zuchtbedingungen waren für alle Versuchstiere gleich.

Die zur Nachzucht bestimmten Tiere konnten an Meerschweinchen Blut saugen.

C. Versuche zur Distanz-Chemorezeption

I. Sinnesorgane der Antennen und Maxillarpalpen

Den physiologischen Untersuchungen muß eine kurze Betrachtung der morphologischen Gegebenheiten vorausgehen. Sensillen für die Distanz-Chemorezeption wurden auf den Antennen und Maxillarpalpen nachgewiesen. Folgende Ergebnisse liegen vor:

Die antennalen Sensillen von *Aedes aegypti* und ihre Verteilung wurden von STEWARD et al. (1963) und von ISMAIL (1964) eingehend untersucht. Durch Amputationsversuche konnten ROTH (1951), RAHM (1958b) und STEWARD et al. (1963; alle bei *Aedes aegypti*) und ISMAIL (1962; *Anopheles maculipennis*) nachweisen, daß auf den Antennen der Stechmückenweibchen der Geruchssinn lokalisiert ist.

Daneben konnten die Maxillarpalpen der weiblichen (ROTH, 1951) und auch die der männlichen (BÄSSLER, 1958) Stechmücken als Geruchssinnesorgane gedeutet werden. Diese Autoren machten die nur auf dem distalen vierten Palpusglied vorkommenden versenkten, dünnwandigen Sensilla trichodea für die Geruchswahrnehmung verantwortlich (Abb. 1 und 2). Bau und Lage machen ihre Funktion als Chemorezeptor sehr wahrscheinlich. Von den meist 31 (30—34) Sensillen dieses Typs sind im allgemeinen 21 rostral (bei vertikaler Ausrichtung des Rüssels), 4 lateral und nur 6 caudal vorhanden. Medial fehlen sie. Neben diesen Sensilla trichodea tragen die Palpen Sensilla chaetica (s. Abb. 3), die als Mechanorezeptoren anzusehen sind, und je 2 Sensilla campaniformia

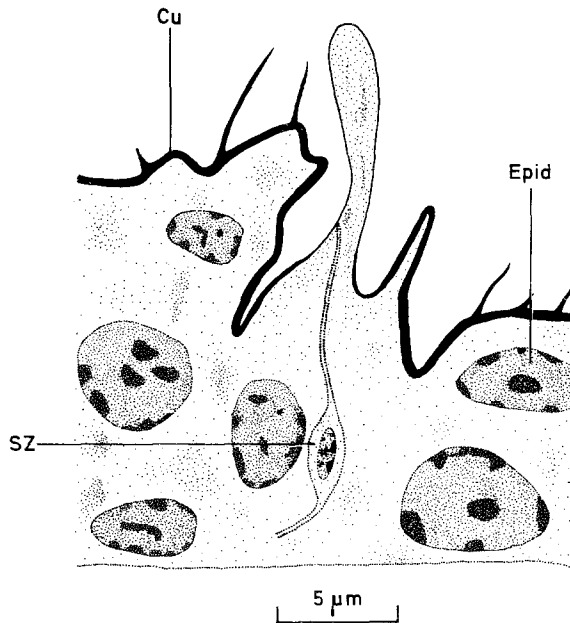


Abb. 1. *Aedes aegypti* (♀): Versenktes Sensillum trichodeum. *Cu* Cuticula; *Epid* Epidermis; *SZ* Sinneszelle

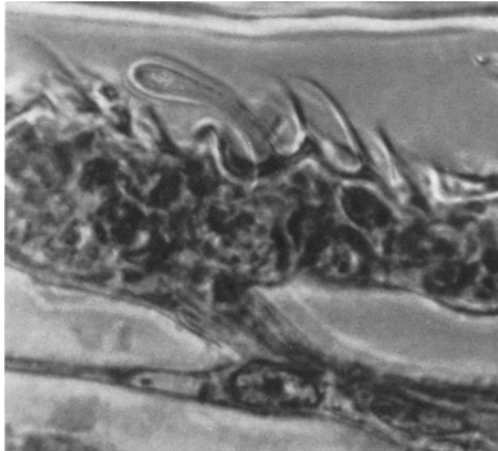


Abb. 2. *Aedes aegypti* (♀): Versenktes Sensillum trichodeum. Schnittpräparat, Hämatoxylinfärbung, Phasenkontrast

(s. Abb. 4), die PRINGLE (1938) als Druck- bzw. Streckrezeptoren deutet. Den letztgenannten Sensillentyp fand ISMAIL (1964) auch auf den Antennen der Weibchen von *Aedes aegypti*.

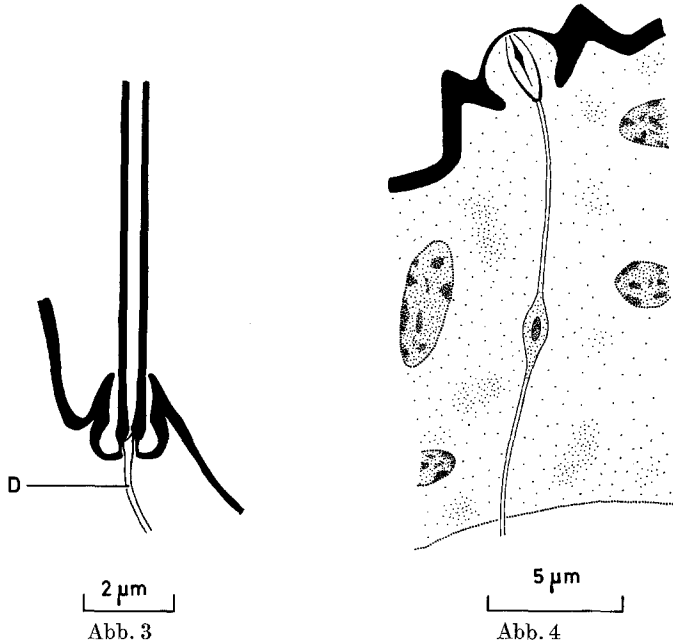


Abb. 3. *Aedes aegypti* (♀): Sensillum chaeticum. D Dendrit
 Abb. 4. *Aedes aegypti* (♀): Sensillum campaniforme

II. Methode

1. Versuchsapparatur

Zu allen bisherigen Untersuchungen wurden fliegende Tiere in Olfaktometern getestet, die auf HOSKINS et al. (1934), bzw. WIETING et al. (1939) zurückgehen. Die dabei gemachten Erfahrungen zeigten, daß die verschiedenen Testfaktoren in diesen großen Apparaturen in wenig eindeutiger Weise dargeboten werden konnten. Demgegenüber erschien die Anordnung, wie sie MARTIN (1964) benutzte, um die „Osmotropotaxis“ der Honigbiene nachzuweisen, für die Untersuchung der Orientierung der Stechmücken geeigneter. Sie erlaubt überdies, das Verhalten während des Versuchs zu verfolgen.

Um bei den Tests Temperaturkonstanz zu erzielen, wurde die Versuchsanordnung (s. Abb. 5) in ein Wasserbad gelegt, das durch einen Einhängethermostat (7) eine sehr gleichmäßige Temperatur (bei $37^{\circ}\text{C} \pm 0,01^{\circ}\text{C}$) erhält. Die Einstellung der relativen Feuchte des Luftstroms (6), der einer Flasche mit Preßluft (ölfrei) entnommen wird, geschieht durch eine den beiden Glassystemen vorgeschaltete Waschflasche (5), die mit gesättigter Salzlösung beschickt ist. Durch eine Verzweigung gabelt sich die Leitung in Test- und Kontrollsystem auf. Die Strömungsgeschwindigkeit wird mit Hilfe je eines Staudruckmessers (4) (\varnothing der Kapillaren: 0,2 mm — Manometerflüssigkeit: Brodiesche Lösung) kontrolliert. Zwischen den

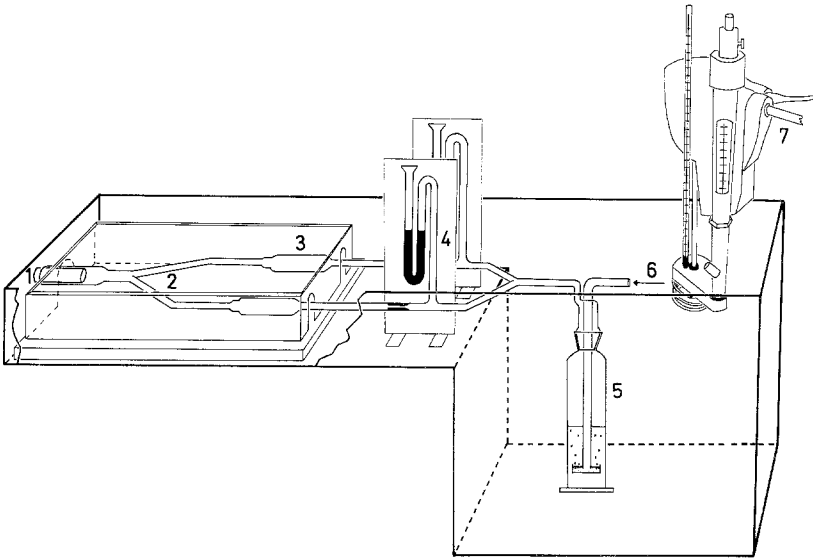


Abb. 5. Versuchsanordnung (Distanz-Chemorezeption). 1 Einfüllrohr; 2 Y-Testrohr; 3 Testblase; 4 Manometer; 5 Waschflasche; 6 Luftströmung; 7 Thermostat

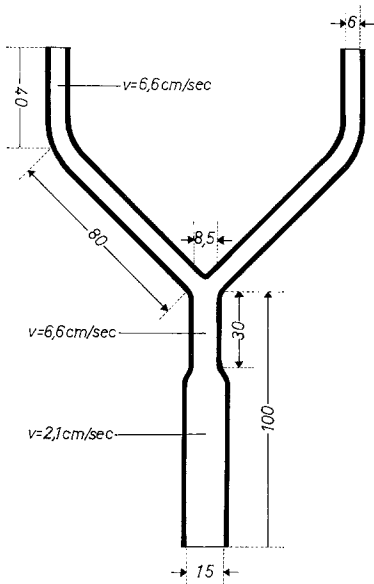


Abb. 6. Y-Testrohr. v Strömungsgeschwindigkeit, Längenangaben in mm

beiden Manometern und dem Y-Rohr (2) sind 2 Testblasen (3) eingeschaltet. In diesen Behältnissen wird auf der Testseite ein Filtrierpapierstreifen (Länge: 40 mm, Breite: 20 mm; einmal ist er längs gefaltet) eingeführt, der mit Duftlösung beschickt ist. In die duftfreie Kontrollseite wird ein Streifen mit der gleichen Menge nur des Lösungsmittels der getesteten Substanz gebracht. Bei den Luftfeuchtigkeitsversuchen wird die unterschiedliche relative Feuchte durch vorgeschaltete Waschflaschen mit verschiedenen Salzlösungen erzeugt, während die Kohlensäurekonzentration durch Zuleitung von reinem Gas mit Hilfe eines weiteren Manometers eingestellt werden kann. Die Differenz der Luftströmungsgeschwindigkeit läßt sich durch Drosselung mittels einer Klemme hervorrufen. Das Kernstück dieses Olfaktometers ist ein Y-Rohr aus Glas (2), dessen Test- und Kontrollschenkel einen rechten Winkel einschließen, während das Einlaßrohr einen Winkel von je 135° zu ihnen bildet (s. Abb. 6). Als günstigster Durchmesser für

Test- und Kontrollrohr erweisen sich 6 mm. Die Tiere, die eine Länge (Rüsselspitze—Abdomenende) von 6,5 mm und eine Höhe (Scutellum—Grundlinie) von 2,5 mm haben, können in einem solchen Rohr ungehindert geradeaus laufen. Das Einlaßrohr, 100 mm lang, hat einen Durchmesser von anfangs 15 mm, in den letzten 30 mm vor der Vereinigung der drei Schenkel beträgt er nur 8,5 mm. Hierdurch wird im letzten Drittel des Einlaßrohres die gleiche Strömungsgeschwindigkeit hervorgerufen, die auch in Test- und Kontrollschenkel vorhanden ist. So fällt ein zusätzlicher Reiz an der Kommunikation der drei Rohre fort.

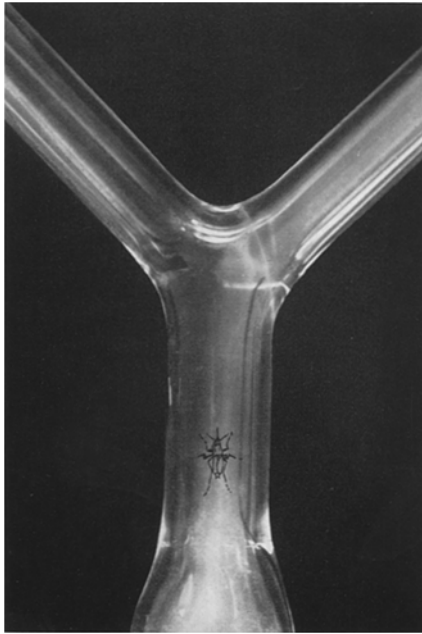


Abb. 7. Y-Testrohr (Rauchmarkierung)

Die Tiere werden in einem kleinen Glasrohr (I) in das Einlaßrohr gebracht. Durch einen Gazering wird das Einlaßrohr an der Mündung nach außen verschlossen.

Um zu prüfen, wie die Luftströmungen der beiden Schenkel im Einlaßrohr weiterlaufen, ob Turbulenzen auftreten oder nicht, wurde die Luft eines Schenkels mit Rauch (Ammoniumchlorid) markiert. Abb. 7 zeigt, daß an der Gabelung des Y-Rohres eine annähernd laminare Strömung vorhanden ist, und daß zunächst keine Vermischung eintritt. Dieses Ergebnis ist wichtig, da somit die Voraussetzungen für den Wahlversuch gegeben sind; die Tiere gelangen schon 20 mm vor der Entscheidungsstelle in einen steilen Duftgradienten, der nach WRIGHT (1958) den Insekten eine sichere Geruchsorientierung ermöglicht¹.

¹ An der Verzweigung des Y-Rohres (Wahlort) kann, bedingt durch den Durchmesser des Glassystems, stets nur ein Versuchstier die Orientierungsleistung ausführen (vgl. in Abb. 9 die Umrisse der Mücke mit dem Rohrlumen).

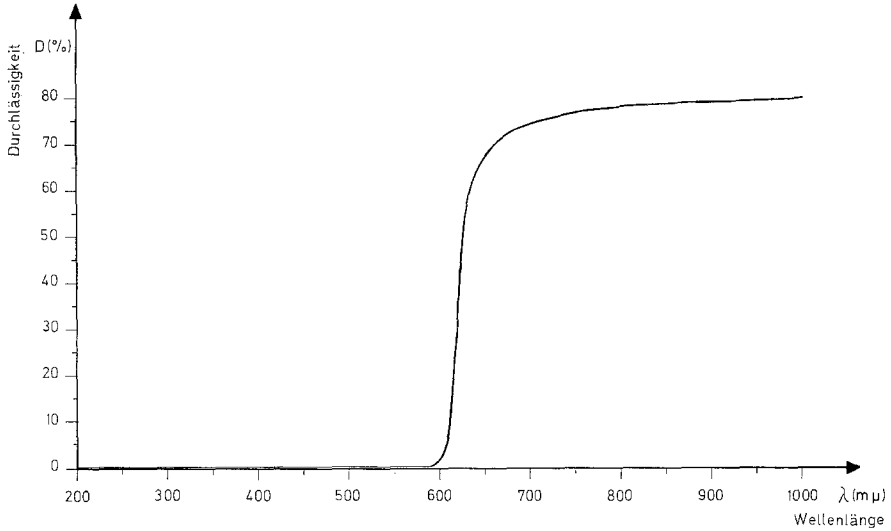


Abb. 8. Absorptionsspektrum des Signalglases

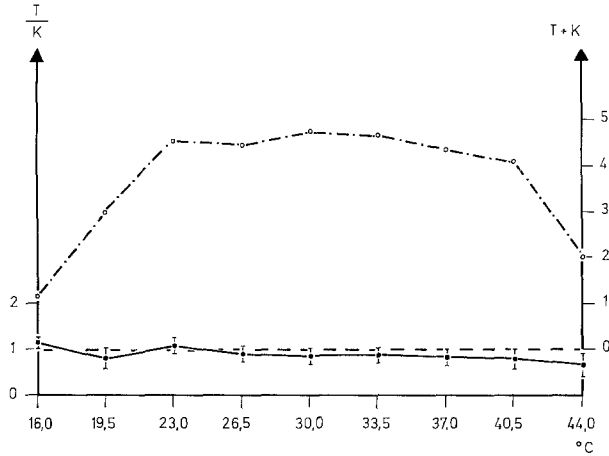


Abb. 9. Einfluß der Temperatur auf die Laufaktivität. T/K Attraktivität; $T+K$ Aktivität; — Attraktivitätskurve; - - - Aktivitätskurve

Um störende Lichteinflüsse und damit eine mögliche optische Orientierung auszuschalten, verdeckt eine Rubinglasplatte (Signalglas) den Versuchsraum mit dem Y-Rohr. Photometrische Messungen des Filterglases zeigten, daß es Licht mit Wellenlängen unter $600 \text{ m}\mu$ absorbiert (s. Abb. 8). Leider ist der Farbensinn der Stechmücken noch nicht exakt untersucht. Jedoch zeigen die Experimente von BRETZ (1938), daß *Aedes aegypti* Rot und Schwarz nur schlecht unterscheiden kann. Es ist also vermutlich für die Moskitos ein sichtbares Spektrum anzunehmen, das dem der Bienen (DAUMER, 1956) ähnlich ist. In der Apparatur orientieren sich die Stechmücken danach wahrscheinlich nur mit Hilfe ihres Geruchssinnes.

Da SEATON et al. (1941) zeigten, daß ihre Stechaktivität in der Dunkelheit doppelt so hoch ist wie im Hellen, und da ROTH (1951; beide an *Aedes aegypti*) eine olfaktorische Orientierung auch bei blinden Tieren (Augen wurden mit Lack überzogen) nachweisen konnte, mußte sich diese Maßnahme der Ausschaltung der optischen Orientierungsmöglichkeit als Vorteil für den Duftstofftest erweisen. Bringt man unter diesen Umständen Versuchstiere in den Apparat, dann laufen und orientieren sie sich entsprechend.

2. Versuchsdurchführung

Jeder Versuch wurde ausnahmslos mit 10 Tieren durchgeführt. Diese Zahl von Testtieren kann zu einer geringen gegenseitigen „Behinderung“ führen. Jedoch ist dieser „Behinderungsfaktor“ in allen gewonnenen Werten als Konstante enthalten. Die Versuchstiere, die stets nur einmal zu den Untersuchungen benutzt wurden, kamen erst wenige Minuten vor dem Versuch aus dem Thermostaten. Die Testdauer wurde auf 10 min begrenzt. Gezählt wurde die Anzahl der Tiere, die sich im Test- bzw. Kontrollrohr befanden. Jeder Versuch wurde 15mal durchgeführt. Das Verhältnis der mittleren Anzahl der in den 15 Versuchen im Testrohr gezählten Tiere ($\bar{T} = T$) zu der Anzahl der im Kontrollrohr gezählten Tiere ($\bar{K} = K$), demnach der Quotient T/K , ist das Maß für die *Attraktivität*. Als *Aktivität* wird die mittlere Summe derjenigen Tiere bezeichnet, die in Test- und Kontrollschenkel laufen, d. h. $\bar{T} + \bar{K} = T + K$. Für jede Versuchsreihe ist sowohl T/K als auch $T + K$ graphisch dargestellt.

Nach der Methode von HASENSTEIN (1951), die auch von MARTIN (1964) erfolgreich angewendet wurde, konnten die Ergebnisse auf ihre Aussagefähigkeit geprüft werden. Hierbei werden die Wahrscheinlichkeit \bar{p} und der mittlere Fehler \bar{m} bestimmt. Bei $\bar{p} - 3\bar{m} > 0,50$ beruht das erhaltene Ergebnis nicht auf einer Zufallserscheinung, sondern mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,997 ($\cong 0,3\%$) auf einer signifikanten Seitentendenz. Der dreifache mittlere Fehler wird in den Kurven in beiden Streurichtungen abgetragen.

III. Vorversuche

1. Vorbemerkungen

Vorversuche hatten die Aufgabe, die für einen Test mit Geruchstoffen günstigen Milieubedingungen zu finden, soweit sie sich aus physikalischen Faktoren zusammensetzen. Die endogenen Einflüsse, die sicher einen maßgeblichen Einfluß auf die Reaktionen der Stechmückenweibchen (im Olfaktometertest) ausüben, wurden durch die oben beschriebenen Maßnahmen bei der Aufzucht der Tiere auf ein mögliches Minimum beschränkt. Von den exogenen Faktoren konnten die für die Wirtsfindung der Mücken wichtigen optischen Faktoren (BRETT, 1938; BROWN, 1951; HAUFE et al., 1960; HECHT et al., 1963) bei den Untersuchungen unberücksichtigt bleiben. Luftdruck- und Wettereinflüsse, die nach HAUFE (1954) und FREYVOGEL (1961) die Stechaktivität der Weibchen von *Aedes aegypti* beeinflussen, konnten nicht ausgeschaltet werden.

2. Temperatur

HOWLETT (1910) der den Temperatursinn von *Aedes scutellaris* untersuchte, konnte Moskitos durch warme Gegenstände anlocken und zum Stechen anregen.

REUTER (1936) bestätigte das Ergebnis bei *Anopheles maculipennis* und BROWN (1951) bei *Aedes spec.* CRUMB (1922; *Culex pipiens*) und PARKER (1948) und RAHM (1957; beide an *Aedes aegypti*) wiesen darauf hin, daß die Einflüsse der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit stets als Korrelation zu betrachten sind. Ein Ergebnis, das selbstverständlich auch aus physikalischen Gesetzmäßigkeiten zu folgern ist. PETERSON et al. (1951) fanden bei ihren Untersuchungen an *Aedes aegypti*, daß die thermische Orientierung nicht durch Strahlungs-, sondern durch Konvektionswärme ausgelöst wird.

Die folgende Untersuchung zielte nicht darauf ab, das Temperaturunterscheidungsvermögen, bzw. die Vorzugstemperatur der Weibchen von *Aedes aegypti* zu bestimmen, sondern sollte nur die Laufaktivität bei verschiedenen Temperaturen prüfen (Luft im Test- und Kontrollschenkel des Y-Rohres war gleich hoch temperiert). Sie ergab (s. Abb. 9), daß die Aktivität der Tiere zwischen 23° C und 40,5° C nahezu gleich war. Das Maximum lag bei 30,0° C und hatte dort einen Wert von 4,8 (je Versuch waren es durchschnittlich 4,8 von den 10 Testtieren, d. h. 48% der insgesamt 150 Versuchstiere waren in den Test- und Kontrollschenkel gelaufen). Die relative Luftfeuchte, die durch konzentrierte NaCl-Lösung bei 75,5% eingestellt wurde, variierte zwischen den Temperaturextremwerten 16,0 und 44,0° C nur um $\pm 0,5\%$ (WINSTON et al., 1960). Da bei den Duftstofftests gleiche physikalische Bedingungen vorlagen, entspricht dieser Versuchswert von 4,8 der Normalaktivität der Tiere.

3. Relative Luftfeuchtigkeit

Die Reaktion der Stechmücken auf verschiedene Stufen relativer Luftfeuchtigkeit wurde in Verbindung mit anderen Reizen häufig untersucht; es erkannten CRUMB (1922; *Culex pipiens*), REUTER (1936; *Aedes aegypti* bzw. *Anopheles maculipennis*) und KHAN et al. (1966; *Aedes aegypti*) die attrahierende Wirkung einer hohen Luftfeuchtigkeit, wenn sie mit höherer Temperatur (Körperwärme) kombiniert ist. Während CRUMB *Culex pipiens* mit einer hohen Luftfeuchtigkeit anlockte, konnte REUTER diesen Effekt bei *Aedes aegypti* und *Anopheles maculipennis* nicht bestätigen. Auch PARKER (1948) und CHRISTOPHERS (1960) konnten eine anlockende Wirkung von hoher Luftfeuchtigkeit nicht feststellen (*Aedes aegypti*). RUDOLFS (1922) fand, daß feuchte, mit CO₂ angereicherte Luft attraktiver wirkt als CO₂ allein. Seit den Untersuchungen von MARTINI et al. (1933; mit verschiedenen Stechmückenarten), BROWN et al. (1951; *Aedes aegypti*) und LAARMAN (1955; *Anopheles maculipennis*) ist bekannt, daß sich Moskitos an einem Feuchtigkeitsgefälle orientieren können.

Die Tatsache, daß sich hier einige Ergebnisse widersprechen, ist sicherlich z. T. auf die zu den Versuchen verwendeten verschiedenen Stechmückenarten zurückzuführen, die sich in ihrer Lebensweise teilweise stark unterscheiden. Andererseits fehlte es bisher an einer geeigneten Methode, den Feuchtigkeitssinn der Stechmücken systematisch zu prüfen. In den folgenden Tests wurde der Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit (RLF) auf die Moskitos bei einer Temperatur von 30,0° C

und den RLF-Stufen von 40%—75%—85%—100% untersucht. Ausnahmeweise wurden neben 6 Tage alten Stechmücken auch noch ein- und dreitägige Tiere getestet. In den Wahlversuchen wurde von allen Altersstufen 75% RLF als optimales Milieu signifikant aufgesucht (s. Abb. 10). Die Sicherheit, die RLF-Stufen zu unterscheiden, nahm

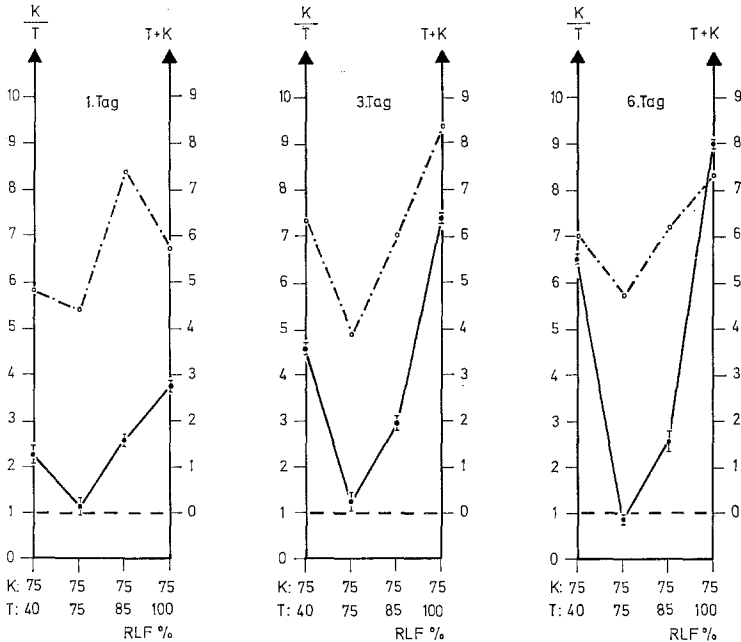


Abb. 10. Einfluß der relativen Luftfeuchte. *K* Relative Luftfeuchte im Kontrollrohr; *T* relative Luftfeuchte im Testrohr

mit dem Alter der Tiere zu, wie folgender Vergleich zeigt: Während bei einem RLF-Unterschied von 75—100% die eintägigen Tiere nur 3,8mal mehr die niedere Konzentration wählten, betrug die Attraktivität für die drei- bzw. sechstägigen 7,4 bzw. 9,0. Auch die Aktivität stieg mit dem Alter. Es ist auffallend, daß sie bei einer gebotenen Alternative stets größer war als in einem homogenen Milieu (75% RLF zu 75% RLF).

In einer weiteren Versuchsreihe wurden die „minderattraktiven“ RLF-Konzentrationen gegeneinander getestet (s. Abb. 11). Auch hier wird deutlich, daß die Fähigkeit der Stechmücken, sich nach der RLF zu orientieren, mit dem Alter zunimmt. 85% RLF erweist sich hier als Präferendum.

Interessanterweise ziehen die eintägigen Tiere im Gegensatz zu den älteren Tieren bei einer Alternativwahl 40% RLF zu 100% RLF

(s. Abb. 11) die niedere Konzentration vor (signifikant). Der biologische Sinn für diesen Befund läßt sich wohl aus der meist vorhandenen zweifachen Bedeutung des Luftfeuchtigkeitssinnes für die Tiere erklären. Einerseits soll er ein Auffinden ihres optimalen Milieus ermöglichen, andererseits durch Fernwitterung den Tieren helfen, Wasserstellen zu

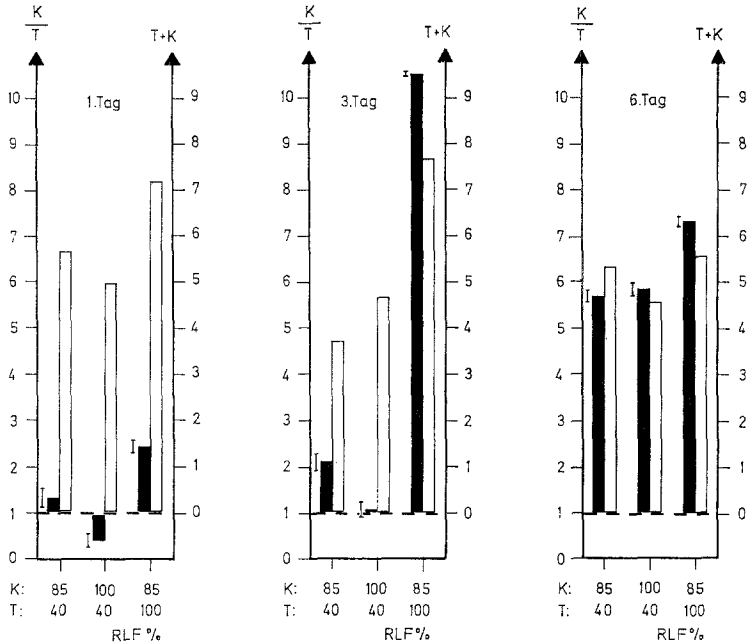


Abb. 11. Einfluß der relativen Luftfeuchte. *K* Relative Luftfeuchte im Kontrollrohr; *T* relative Luftfeuchte im Testrohr

entdecken, die sie für bestimmte Lebensphasen benötigen (v. BUDDENBROCK, 1952). Diese allgemeine Feststellung findet in dem speziellen Fall hier eine Bestätigung, denn frischgeschlüpfte Stechmücken fliegen von der Wasseroberfläche weg in weniger feuchtes Milieu zur Nahrungssuche, während ältere Tiere umgekehrt die Wasseroberfläche zur Eiablage wieder aufsuchen.

4. Luftströmung

Mehrere Arbeiten beschäftigen sich mit der Orientierung von Dipteren im Flug (u.a. KENNEDY, 1939; BÄSSLER, 1958; SCHNEIDER, 1965). Sie fanden, daß optische und Strömungsreize zu einer gerichteten Flugleistung führen. Auch im Laufen wird die Luftströmung rezipiert; nach STEINER (1954) kann sich *Drosophila melanogaster* bei einer Strömungsgeschwindigkeit der Luft, die größer ist als 1,7 cm/sec, im Laufen anemotaktisch orientieren.

Für den Duftstofftest mußte die Bedeutung der im Olfaktometer vorhandenen Luftströmung unabhängig von anderen Reizen bestimmt werden. Die im folgenden angeführten Werte lassen sich nicht vergleichen mit denjenigen, die von den Autoren bei den Tests im Olfaktometer

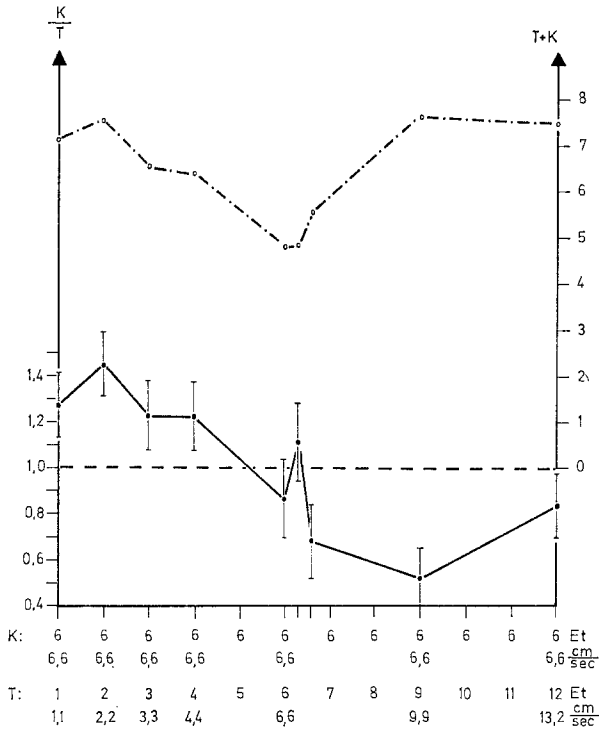


Abb. 12. Einfluß der Luftströmung. K Geschwindigkeit im Kontrollrohr; T Geschwindigkeit im Testrohr; Einheit der Geschwindigkeit: cm/sec

nach WIETING et al. (1939) verwendet wurden. In diesen Apparaturen hatte die angegebene Strömungsgeschwindigkeit nur unmittelbar an den Trichteröffnungen Gültigkeit, während mit der Entfernung von dieser ein starker Abfall eintrat. Bei dem in dieser Untersuchung verwendeten Y-Rohr-Olfaktometer blieb dagegen der Luftstrom auf der Teststrecke konstant. Aus praktischen Gründen wurde eine Richt-Strömungsgeschwindigkeit von 6,6 cm/sec gewählt. Bei Versuchen mit verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten (s. Abb. 12) zeigte es sich, daß die höhere Luftströmung geringfügig bevorzugt wurde. Von dem Wert für die Alternative 6,6 cm/sec zu 9,9 cm/sec, der an der „Widerspruchsgrenze“ liegt, abgesehen, sind die Ergebnisse nicht signifikant.

Die Aktivitätswerte liegen bei vorhandener Reizdifferenz über dem Betrag von 4,7, der bei dem Versuch mit gleichen Strömungsgeschwindigkeiten in Test- und Kontrollrohr gefunden wurde. Von einer ausgesprochenen Orientierung der Stechmücken auf Grund von Strömungsunterschieden kann nicht gesprochen werden, jedoch wirkt ein Geschwindigkeitsgefälle stimulierend.

In den folgenden Versuchen können Strömungsunterschiede auf Grund der Versuchsanordnung nicht auftreten.

5. Kohlendioxyd

Nachdem RUDOLFS (1922) in Labor- und Freilandversuchen bei *Aedes sollicitans* und *Aedes cantator* eine positive Wirkung des Kohlendioxyds gefunden hatte, schenkten viele Untersucher diesem Umstand ihre Aufmerksamkeit. Die Ergebnisse sind widerspruchsvoll. Während v. THIEL (1947; *Anopheles maculipennis*), BROWN et al. (1951), WILLIS et al. (1952; beide an *Aedes aegypti*) und REEVES (1953; *Aedes nigromaculis*) angeben, daß CO₂ eine attraktive Wirkung ausübt, konnten LAARMAN (1955; *Anopheles maculipennis*) und ROESSLER (1961), DAYKIN et al. (1965) und KHAN et al. (1966), die mit *Aedes aegypti* experimentierten, diesem Gas nur eine aktivierende Wirkung zuschreiben. CRUMB (1922) erzielte bei *Culex pipiens*, WILLIS (1947; *Anopheles quadrimaculatus*) und RAHM (1956; *Aedes aegypti*) keinen Effekt. Nach RAHM (1956) liegen die CO₂-Konzentrationen, welche von den Autoren getestet wurden, über den physiologischen Werten. Er fand, daß das Konzentrationsgefälle, das sich aus dem normalen Kohlensäuregehalt der Luft mit 0,03% und dem durch die Ausscheidung der Haut bedingten Anstieg auf 0,04% bildet, für die Wirtsorientierung der Stechmücken kaum von Bedeutung sein kann. Andererseits müßten die natürlichen CO₂-Quellen oder auch die Pflanzen bei Nacht, die mit Sicherheit eine im Vergleich zur CO₂-Abgabe der Haut höhere Konzentration in der Luft erzeugen, in verstärktem Umfang die Stechmücken anlocken. Keine Beobachtung ist publiziert worden. Dagegen machen die Ergebnisse von KÜHLHORN (1963) wahrscheinlich, daß die CO₂-Konzentration der Luft auch speziell im untersuchten Stallbiotop auf die Verteilung der Aufenthaltsbereiche der verschiedenen Culicidenarten keinen Einfluß hat.

Aus theoretischen Gründen wurde dieses Problem jedoch nochmals aufgegriffen. Die Untersuchungen (bei 75% RLF und 30° C) zeigten, daß ein Gehalt zwischen 1 und 33 Vol.-% CO₂ (Reinheitsgrad: 99,95 Vol.-%) in der Luft auf Weibchen von *Aedes aegypti* eine stark repellente Wirkung (signifikant) ausübte (s. Abb. 13). Im Durchschnitt wählte die 4—5fache Anzahl den CO₂-freien Schenkel. Dagegen flogen bei einer Konzentration von 50 Vol.-% CO₂ fast zweimal mehr Stechmücken in das Testrohr. Bei diesem Wert handelt es sich jedoch um einen Betäubungseffekt (nach 5 min waren alle Tiere narkotisiert).

6. Folgerungen

In den vorausgegangenen Versuchen wurden die optimalen Voraussetzungen der physikalischen Faktoren für den Duftstofftest ermittelt. Lichteinflüsse können durch ein Rotfilterglas ausgeschaltet werden.

Bei einer Temperatur von 30° C zeigen die Tiere die höchste Aktivität. Nach einem Feuchtigkeitsgefälle können sich die Stechmücken orientieren. Unterschiedliche Luftströmung wird nur in geringem Maße als Orientierungsmarke verwendet, dagegen bewirkt sie ein Ansteigen der Aktivität.

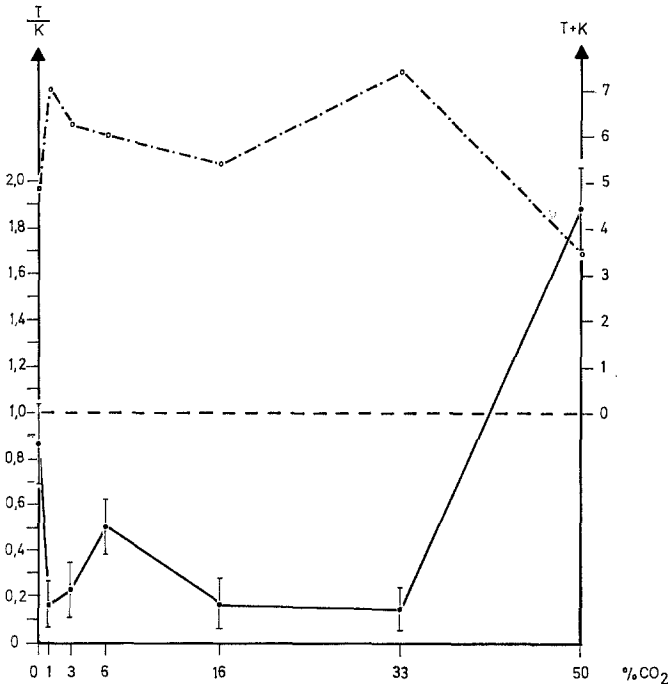


Abb. 13. Einfluß von Kohlendioxyd

Die in den folgenden Versuchen im Olfaktometer verwendeten physikalischen Faktoren, die stets auf die Testtiere einwirken, sind: Relative Luftfeuchtigkeit = 75% — Temperatur = 30° C — homogene Luftströmungsgeschwindigkeit = 6,6 cm/sec.

IV. Hauptversuche

1. Vorbemerkungen

Zu der Versuchsdurchführung ist noch zu bemerken, daß 0,1 ml der Testlösungen auf den Filtrierpapierstreifen in der Testblase aufgetragen wurde, während auf der anderen Seite das gleiche Volumen des Lösungsmittels in die Kontrollblase eingeführt wurde. Abweichend davon ist nur bei einigen Werten der Versuchsreihe mit verschiedenen Körperflüssigkeiten mehr als 0,1 ml Lösung getestet worden. Diese Ausnahmen sind an den Verdünnungsangaben, die den Wert 100% überschreiten, kenntlich (z.B. 0,1 ml unverdünnte Körperflüssigkeit \cong 100%, 0,2 ml

unverdünnte Körperflüssigkeit $\cong 200\%$). Die Testdauer betrug wie in den Vorversuchen je 10 min. Um während dieser Versuchszeit ein homogenes Duftmilieu im Testschenkel des Y-Rohres zu erzielen, wurde das Olfaktometer nach Einfüllen der Prüflösung von dem Testluftstrom 10 min lang durchströmt.

2. Versuche mit Körperflüssigkeiten

In der Literatur werden 3 Körperflüssigkeiten diskutiert, die als Träger einer Duftkomponente für die Wirtsfindung der Stechmücken in Frage kommen könnten: Blut, Harn und Schweiß. REUTER (1936) konnte zwar auch eine Attraktivität von Schweine-Fäces auf *Anopheles maculipennis* finden, doch kommt diesem Ergebnis wohl kaum eine Bedeutung für die Wirtsfindung zu.

a) *Blut*. Die größte Beachtung fand Blut, das als Träger des Attraktivstoffes der Wirtstiere angesehen wurde; trotzdem widersprechen sich hier die Ergebnisse beträchtlich. Einen Vergleich der vorliegenden Arbeiten anzustellen, ist nur mit Vorbehalt möglich, da neben den verschiedenen Testmethoden die ungleiche Herkunft und die unterschiedliche Aufbereitung und Aufbewahrung des Blutes nicht faßbare Veränderliche in die Resultate einbringen. So sollen hier die Befunde der einzelnen Autoren lediglich genannt werden. Keine signifikante Reaktion fand HOWLETT (1910) bei verschiedenen *Aedes*- und *Culex*-arten, ebenso CRUMB (1922; *Culex pipiens*) und v. THIEL (1937; *Anopheles maculipennis*). REUTER (1936) und SCHAEFFENBERG et al. (1951; beide bei *Anopheles maculipennis*), BURGESS et al. (1957), BROWN et al. (1961) und ROESSLER (1961; alle mit *Aedes aegypti*) konnten dagegen mit Blutduft anlocken.

Die folgenden eigenen Versuche wurden mit *Schweineblut* durchgeführt (s. Abb. 14), welches durch Trinatriumcitrat ungerinnbar gemacht worden war. Verwendet wurde höchstens 15 Std altes Blut, das bei 0° C aufbewahrt wurde. Der pH-Wert schwankte zwischen 7,15 und 7,20 (pH-Meter 27 — Radiometer, Copenhagen; Micro Electrode — Radiometer, Copenhagen). Die Tests verschiedener Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: physiologische NaCl-Lösung) im Y-Rohr-Olfaktometer brachten für die Werte 350%, 250% und 150% eine signifikante *Attraktivität*. Für die Inkonzanz der Blutproben spricht der Befund, daß bei den Testkonzentrationen von 300% und 200% keine statistisch sichere Anlockung gefunden wurde.

b) *Harn*. Seit den Untersuchungen von ROESSLER (1961; *Aedes aegypti*) ist die Bedeutung von Harn für die Anlockung von Stechmücken bekannt. Seine Versuche mit Harnfraktionen und anschließend mit reinen Substanzen, die in dieser Körperflüssigkeit vorkommen, deuten darauf hin, daß verschiedene Aminosäuren und Steroide für die Attraktion von *Aedes aegypti* von Bedeutung sind.

Für die folgenden eigenen Versuche wurde *Morgenharn* der stets gleichen Versuchsperson (männlich, 24 Jahre) verwendet (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser). Die Ergebnisse (s. Abb. 16) zeigen nur für den Wert 300% eine *signifikante attrahierende Wirkung*, während die Aktivität nur geringfügig um den normalen Wert schwankt.

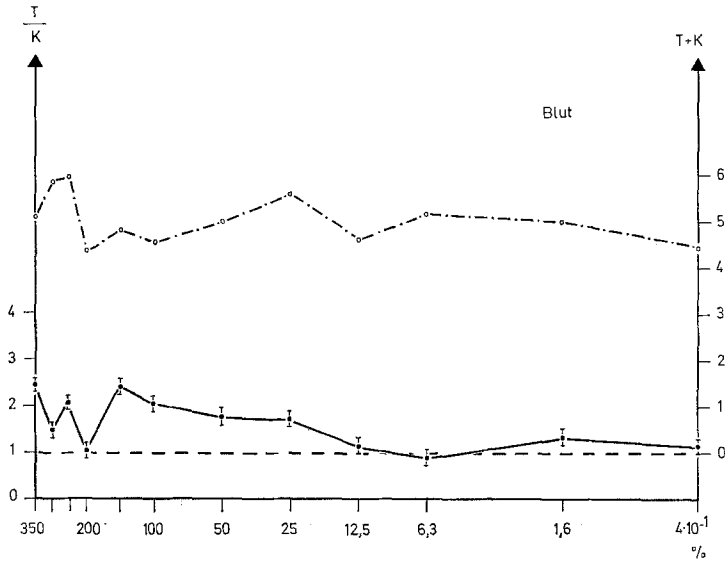


Abb. 14. Einfluß von Blut

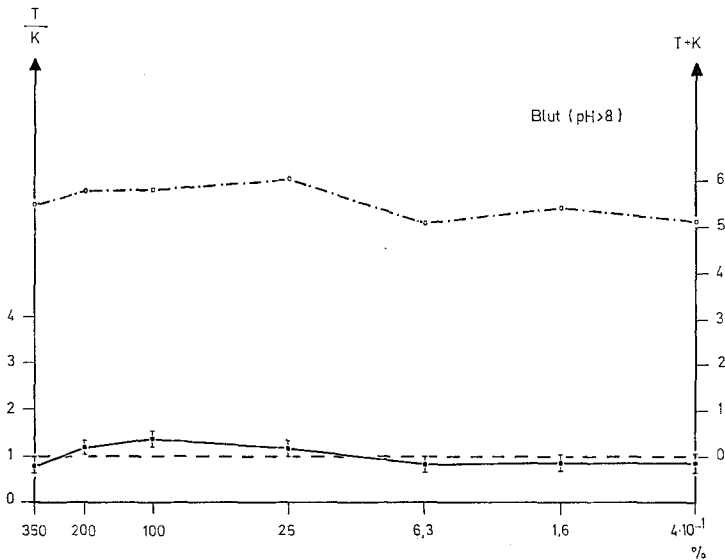


Abb. 15. Einfluß von stark alkalischem Blut

c) *Schweiß*. Unter den Körperflüssigkeiten, welche Duftstoffe enthalten können, sind die Hautsekrete, vor allem der Schweiß, besonders wichtig. Seine attraktive Wirkung konnte schon 1905 GOELDI nachweisen. Bestätigt wurde dieser positive Befund an *Aedes aegypti* in der Folgezeit von PARKER (1948), BROWN et al. (1951),

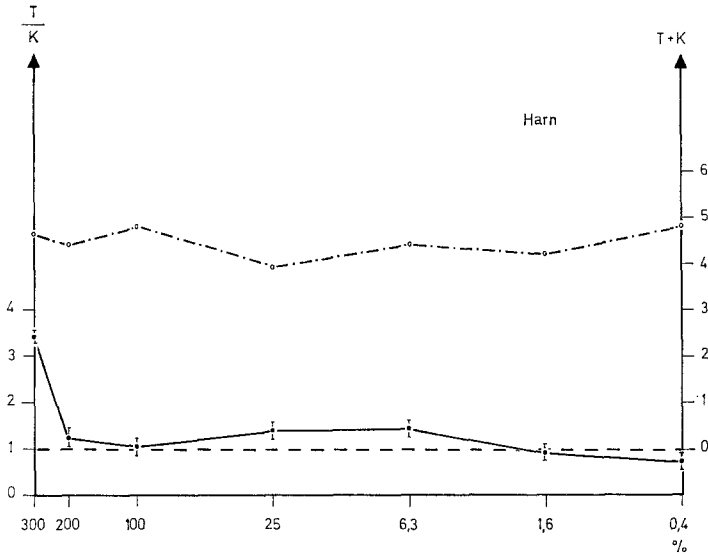


Abb. 16. Einfluß von Harn

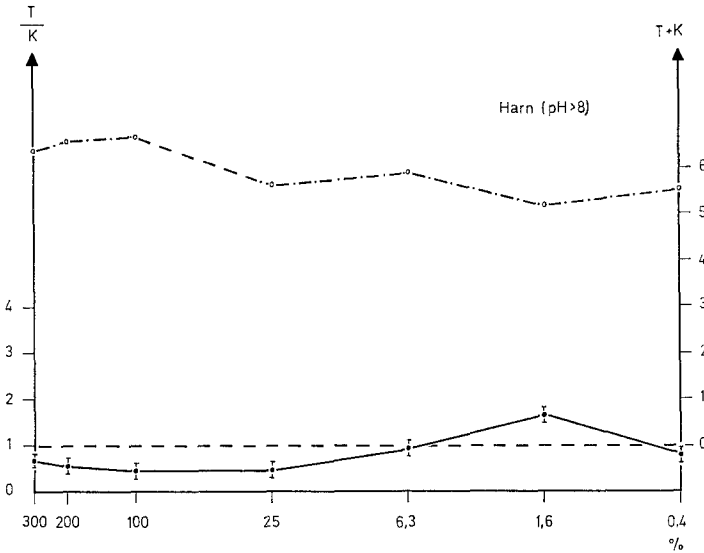


Abb. 17. Einfluß von stark alkalischem Harn

RAHM (1957), ROESSLER (1961) und SKINNER et al. (1965b). Diesen Ergebnissen stehen jedoch die Resultate von HOWLETT (1910; mit verschiedenen *Aedes*- und *Culex*-arten) und von REUTER (1936) bzw. v. THIEL (1937; beide mit *Anopheles maculipennis*) entgegen; sie fanden keine attrahierende Wirkung von Schweiß. Nach BROWN (1958; *Aedes aegypti*) attrahiert Schweiß von verschiedenen Körperstellen Stechmücken unterschiedlich.

In den folgenden eigenen Untersuchungen wurde der Tatsache, daß der Schweiß in seiner Zusammensetzung je nach seiner Herkunft und Gewinnungsweise unterschiedlich ist (KUNO, 1956), Rechnung getragen, indem nur Hitzeschweiß Verwendung fand, der stets von derselben Versuchsperson (männlich, 24 Jahre) stammte. Er wurde in einem Hitzeraum von 90—95° C bei 15—18% RLF gewonnen (gesamte Schweißabgabe während des 15—20 min Aufenthaltes im Hitzeraum: 600—700 g) und von der Versuchsperson selbst gesammelt. Nach vorherigem Waschen und Abtrocknen wurde durch diese Vorkehrungen ein Schweiß gewonnen, der in seiner Wirkung auf die Stechmücken weitgehend konstant war. Zu Versuchszwecken wurde er längstens 35 h bei 0° C aufbewahrt. KUNO (1956) weist ferner darauf hin, daß sich Schweiß von verschiedenen Körperregionen sowohl in der Art der Inhaltsstoffe als auch in deren Konzentrationen stark unterscheidet. Diese Tatsache beruht auf dem Vorhandensein zweier Typen von Schweißdrüsen, die auf den verschiedenen Körperteilen in wechselnder Verteilungsdichte zu finden sind. Die folgenden Tests wurden daher, um miteinander qualitativ vergleichbar zu sein, mit einem Schweiß durchgeführt, der die Schweißsekretion eines bestimmten Körperteils vollständig enthielt. Schweiß folgender 3 Körperregionen wurde geprüft: Arm (mit Achsel) — Stamm — Bein. Messungen der Wasserstoffionenkonzentration (mit Spezial-Indikator „Merck“) ergaben keine signifikanten regionalen Unterschiede. Die Werte schwankten zwischen 6,0 und 6,2.

Auf diese Schweißsorten (s. Abb. 18—20) zeigten die Weibchen eine unterschiedliche Reaktion (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser); während bei Bein- und Stammschweiß eine sichere positive Wirkung nicht festgestellt werden konnte, *lockte Armschweiß* bei den Werten 100%, 300% und 500% die Stechmücken signifikant an. Die Verdünnungsstufen 25%, 6,3% und 1,6% blieben ohne Wirkung. Die Aktivitätskurven aller 3 Schweißsorten steigen bei Konzentrationsstufen größer als 25% vom Normalwert 4,8 (s. Abb. 10) bis auf 8,1 bei 300%igem Arm-Schweiß an. Bei der Konzentrationsstufe 500% liegen die Werte übereinstimmend im normalen Bereich.

HADDOW (1942) beobachtete in Kenia, daß ungewaschene Kinder im Vergleich zu gewaschenen häufiger gestochen wurden. Er fand, daß auch schmutzige Kleidung für Stechmücken attraktiver ist als saubere. Diese Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, daß Stoffe attrahierend wirken, die sekundär durch bakterielle Zersetzung aus dem Schweiß entstehen. Diese Überlegung führte zu Experimenten, bei denen die Wirkung von *Stammschweiß* untersucht wurde, der 18—20 h im Thermostaten (35° C) aufbewahrt wurde, so daß eine *bakterielle Zersetzung* eintreten konnte. Bei diesem Testschweiß wurden pH-Werte zwischen

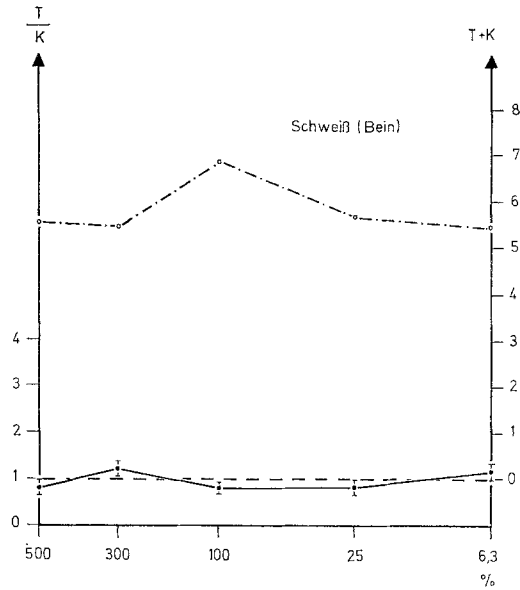


Abb. 18. Einfluß von Bein-Schweiß

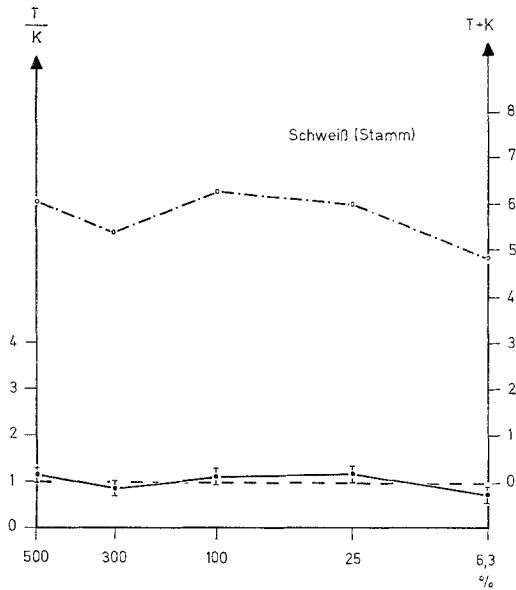


Abb. 19. Einfluß von Stamm-Schweiß

8 und 10 (Spezial-Indikator „Merck“) gemessen. Die Ergebnisse zeigen (s. Abb. 22), daß die Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) von 100%, 25% und 6,3% *signifikant abstoßend* wirken.

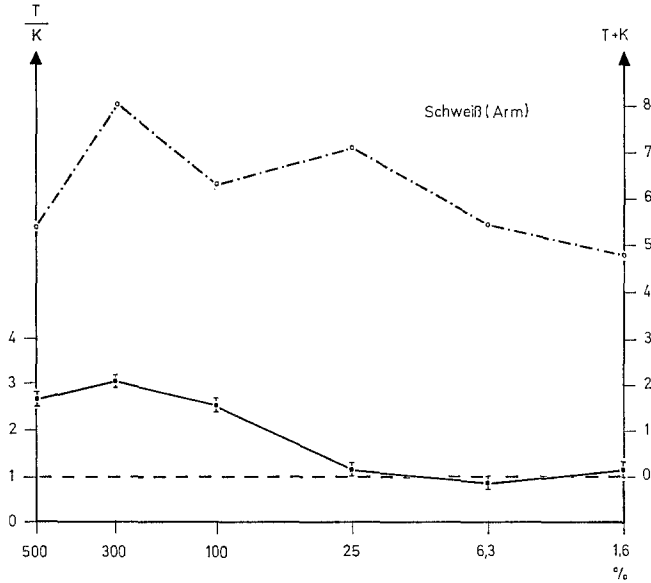


Abb. 20. Einfluß von Arm-Schweiß

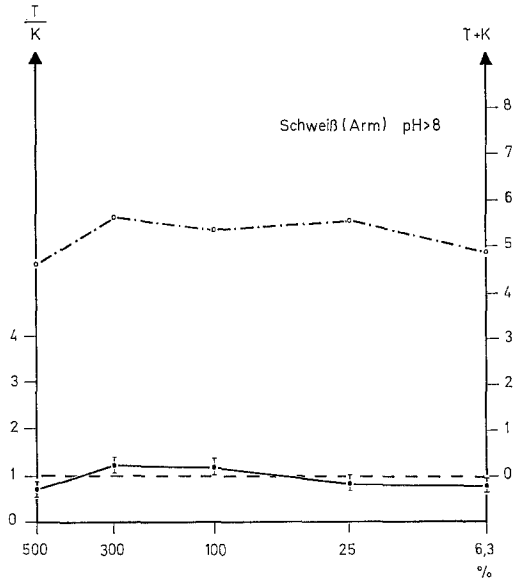


Abb. 21. Einfluß von stark alkalischem Arm-Schweiß

Die Aktivität der Tiere liegt durchschnittlich um den Wert 2 höher als normal. Das Ergebnis überrascht nicht, da dieser Schweiß in größeren Mengen Ammoniak enthält (s. Abb. 23).

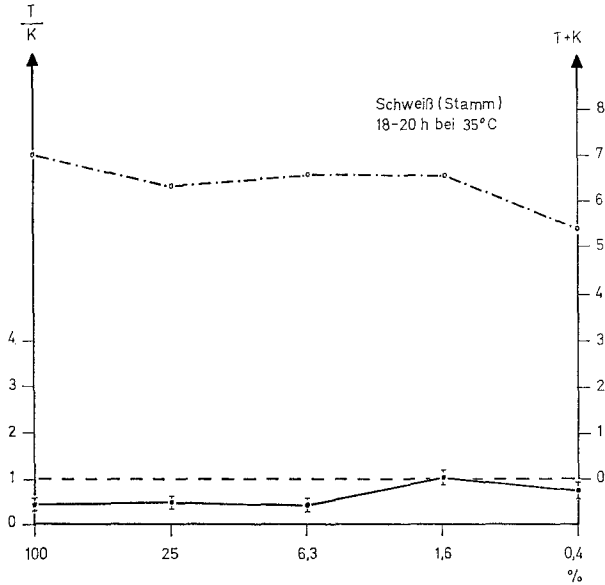


Abb. 22. Einfluß von Stamm-Schweiß (bakteriell zersetzt)

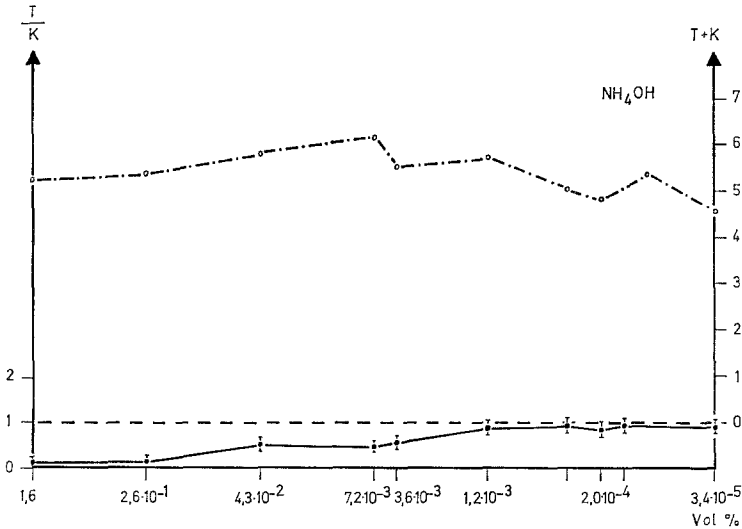


Abb. 23. Einfluß von Ammoniak

3. Versuche mit reinen Substanzen

In den bisherigen Versuchen wurde die Attraktivität von Körperflüssigkeiten untersucht, wobei der Schweiß die stärkste Lockwirkung hatte. Die folgenden Versuche haben das Ziel, die hierfür verantwort-

lichen chemischen Komponenten des Schweißes festzustellen. Als Arbeitshypothese wurde angenommen, daß es einzelne, bestimmte chemische Substanzen sind und nicht, wie SCHAERFFENBERG (1962) annahm, Mischgerüche.

Unter den chemischen Bestandteilen der untersuchten Körperflüssigkeiten konnte auf Grund folgender Überlegung eine Auswahl getroffen werden: Die in den Hautsekreten vorkommenden anorganischen Salze scheiden wegen ihres sehr geringen Dampfdruckes aus. Unter den organischen Anteilen stehen quantitativ die organischen Säuren (mit ihren Salzen) an erster Stelle; daneben kommen Glukose, in geringen Mengen Stickstoffverbindungen und in Spuren Vitamine und Steroidhormone vor (ROTHMAN, 1954). Aus diesen Komponenten heben sich Ammoniak und die freien organischen Säuren durch ihren hohen Dampfdruck heraus. Wegen ihrer Flüchtigkeit dürften in erster Linie unter ihnen die Attraktivstoffe zu suchen sein, denn diese ist ja die grundlegende Voraussetzung für eine geruchliche Wahrnehmung. Sie sind in Blut, Harn und Schweiß in relativ hohen prozentualen Anteilen enthalten (ROTHMAN, 1954).

In den folgenden Versuchen wurden neben Ammoniak und vergleichsweise zwei Aminosäuren hauptsächlich die im Schweiß vorkommenden organischen Säuren auf ihre Attraktivität geprüft.

a) *Ammoniak*. Eine anlockende Wirkung von Ammoniaklösungen auf Stechmücken konnten BROWN (1952) und ROESSLER (1961; beide für *Aedes aegypti*) nicht feststellen, dagegen berichtet RUDOLFS (1922; *Aedes sollicitans* und *Aedes cantator*) von einer positiven Reaktion.

Die Ergebnisse der Prüfung mehrerer Verdünnungsstufen (Lösungsmittel: dest. Wasser) zeigen (s. Abb. 23), daß Stechmückenweibchen im Olfaktometer von *Ammoniak*-Konzentrationen höher als $1,2 \cdot 10^{-3}$ Vol.-% signifikant *abgestoßen* werden, während bei stärkerer Verdünnung die Wirkung *indifferent* bleibt. Die Aktivität liegt nur im mittleren Bereich der geprüften Verdünnungsreihe geringfügig (um den Wert 1) über dem normalen Wert.

b) *Aminosäuren*. Seit der Publikation von RUDOLFS (1922), der über eine attrahierende Wirkung von Phenylalanin auf *Aedes sollicitans* und *Aedes cantator* berichtet, schenken mehrere Autoren den Aminosäuren Beachtung, ohne ihnen jedoch eine sichere Funktion bei der Anlockung der Stechmücken zuschreiben zu können. Auch ROESSLER (1961), BROWN et al. (1961) und LIPSTZ et al. (1964) konnten mit einigen Aminosäuren Weibchen von *Aedes aegypti* anlocken, doch widersprechen sich die Angaben. Während beispielsweise BROWN et al. (1961; *Aedes aegypti*) bei Tests mit Lysin, Lysinmonochlorid und Alanin eine stark anziehende Wirkung auf *Aedes aegypti* fanden, konnte ROESSLER (1961; *Aedes aegypti*) dieses Resultat nicht bestätigen; er erhielt dagegen mit Tyrosin, Asparaginsäure und Glutaminsäure ein positives Ergebnis. Andere Autoren konnten keine Reaktion feststellen, so v. THIEL (1937; *Anopheles maculipennis*) und SKINNER et al. (1965b; *Aedes aegypti*).

Die eigenen Versuche mit Aminosäuren (die hier geprüften sind im Schweiß nachgewiesen — HIER et al., 1946) im Y-Rohr-Olfaktometer hatten folgende Ergebnisse:

Verdünnungsreihen von DL- α -Alanin (Lösungsmittel: dest. Wasser) zeigten (s. Abb. 24) zwischen $1,2 \cdot 10^{-1}$ und $2,2 \cdot 10^{-5}$ g/ml keine statistisch sichere Attraktivität. Auch die Aktivitätswerte schwankten nur geringfügig um den normalen Wert.

Auch auf acht Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) von L (+)-Lysin (s. Abb. 25) zwischen $4,8 \cdot 10^{-1}$ und $4,1 \cdot 10^{-5}$ g/ml reagierten die Versuchstiere nicht.

Ebensowenig war mit Lysin in Form des Hydrochlorids (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser), wie Abb. 26 zeigt, eine signifikante Änderung des Normalverhaltens festzustellen, d. h. auch diese Aminosäure übte keine Lockwirkung aus.

c) Organische Säuren. Nach KUNO (1956) und FLASCHENTRÄGER et al. (1957) kommen folgende freie organische Säuren im Schweiß vor: Ameisen-, Essig-, Propion-, n-Butter-, Capryl-, Isovalerian- und Äpfelsäure. Besonders groß sind die Anteile von Milch- und Brenztraubensäure. Bisher konnten nur DE LONG et al. (1949; *Aedes aegypti*) eine deutliche anlockende Wirkung mit Ameisen- und Essigsäure und eine weniger starke mit Propion- und Milchsäure erzielen. Dagegen fanden v. THIEL (1935) und REUTER (1936; *Anopheles maculipennis*) und BROWN et al. (1951; *Aedes aegypti*) keine oder gar eine repellente Wirkung. SCHAEERFFENBERG et al. (1959) konnten bei *Anopheles maculipennis* und *Culex pipiens* mit Milchsäure nur in einem Lösungsgemisch mit anderen chemischen Substanzen (u. a. Aminosäuren) eine Lockwirkung erhalten.

In den folgenden Experimenten wurden die im Schweiß vorkommenden niederen organischen Säuren auf ihre Wirkung geprüft.

Tests mit Konzentrationsstufen von Ameisensäure (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) zeigten zwischen $2,8 \cdot 10^{-1}$ und $7,0 \cdot 10^{-2}$ Vol.-% eine signifikante starke Attraktivität (s. Abb. 27). Bei $1,4 \cdot 10^{-1}$ Vol.-% liefen im Durchschnitt 5,3mal mehr Tiere in das Testrohr als in den Kontrollschenkel. Die Aktivität liegt im attraktiven Bereich auf normalem Niveau. Bei höheren, sicherlich unphysiologischen Konzentrationen nimmt sie ab. Hier wie in den folgenden Experimenten war auffallend, daß bei hohen, unphysiologischen Konzentrationen die Mücken keine exakte Orientierungshandlung mehr vornehmen können.

Auch Essigsäure (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) wirkte bei $9,5 \cdot 10^{-2}$ und $4,7 \cdot 10^{-2}$ Vol.-% attrahierend (s. Abb. 28). Bei höheren Testdosen verläuft die Kurve im repellenten Bereich, um sich bei den Werten 4,6 und 9,1 Vol.-% wieder dem Faktor 1 (d. h. weder anlockend noch abstoßend) zu nähern. Nur im attraktiven Bereich liegt die Aktivität bei 4,5, d. h. auf normaler Höhe.

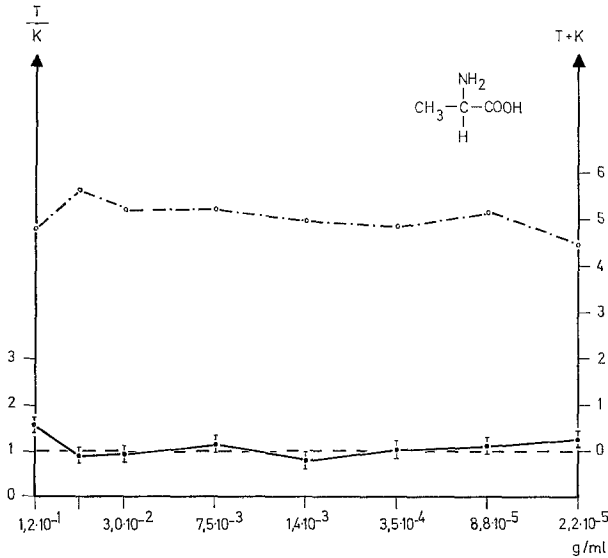


Abb. 24. Einfluß von Alanin

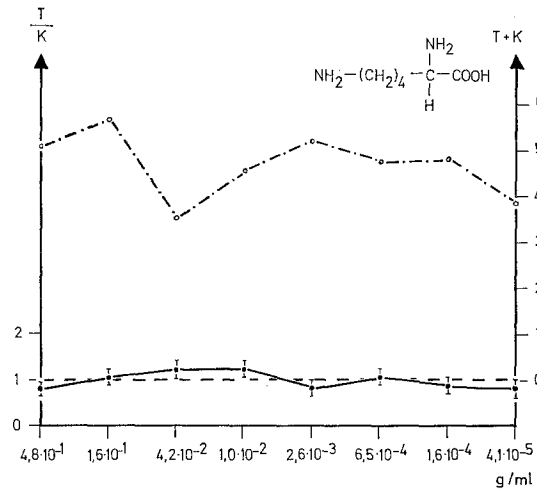


Abb. 25. Einfluß von Lysin

Propionsäure (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) wirkte, wie aus Abb. 29 zu ersehen ist, nur bei der Verdünnungsstufe $3,6 \cdot 10^{-3}$ Vol.-% *anlockend*.

Auf *Buttersäure* (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) reagierten die Stechmückenweibchen *nicht positiv* (s. Abb. 30). Die zu den höheren Konzentrationen von $1,4 \cdot 10^{-1}$ bis $9,1$ Vol.-% gehörenden Testwerte

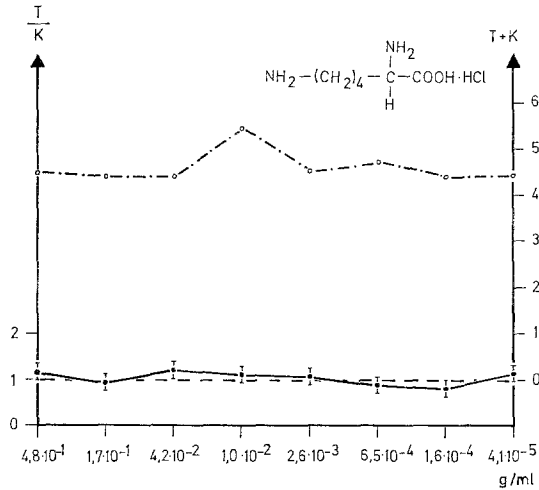


Abb. 26. Einfluß von Lysinmonochlorid

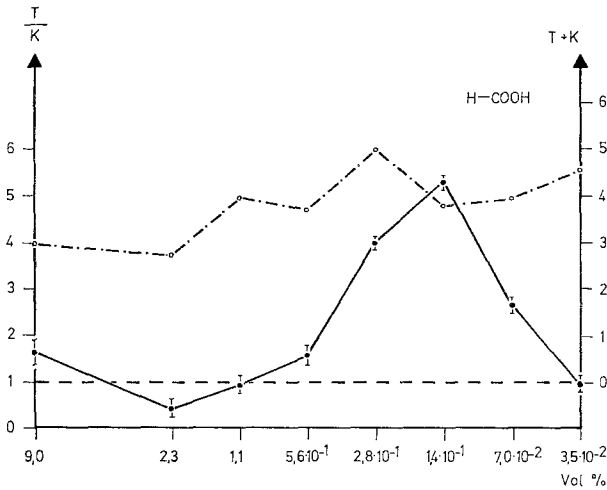


Abb. 27. Einfluß von Ameisensäure

zeigen den bekannten Kurvenverlauf — ein Absinken in repellenten Bereich mit anschließendem Ansteigen in die neutrale Zone (um den Attraktivitätsfaktor 1).

Die folgenden beiden Fettsäuren sind in Wasser nicht mehr löslich. Als Lösungsmittel wurde Äthanol gewählt, nachdem es sich im Versuch gezeigt hatte, daß dieser Alkohol in den Konzentrationsstufen 40, 50, 70 und 100 Vol.-% weder aktivierend noch attrahierend wirkt. BROWN et al. (1951; *Aedes aegypti*) hatten das gleiche Ergebnis bei den Konzentrationsstufen von 0,1 und 10%.

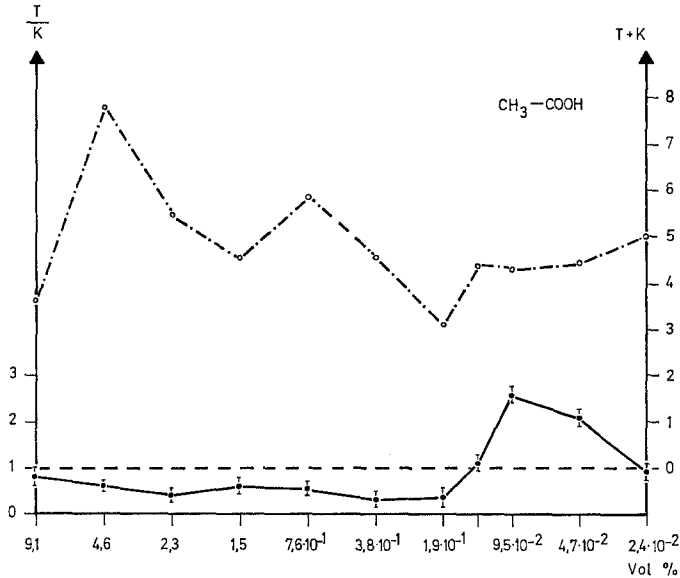


Abb. 28. Einfluß von Essigsäure

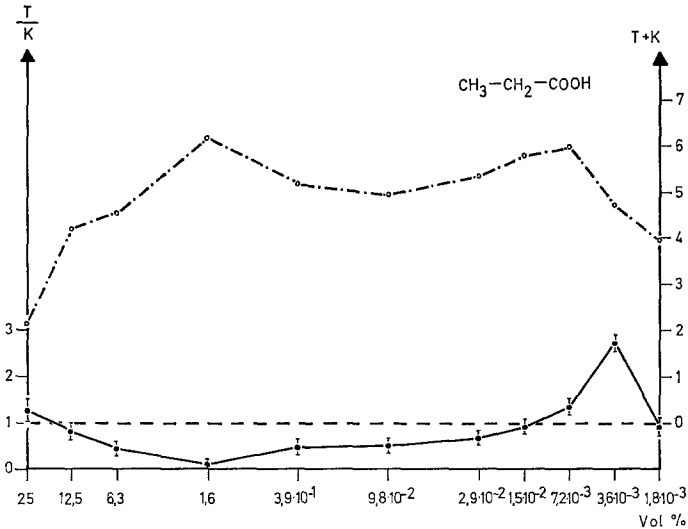


Abb. 29. Einfluß von Propionsäure

Capronsäure, die C₆-Fettsäure, wurde in 40%igem Alkohol gelöst und im Olfaktometer getestet (s. Abb. 31). Die Stechmücken zeigten auf diese Säure keine positive Reaktion; dagegen *erhöhte* sich die *Aktivität* der Tiere von 5,6 bei der Verdünnungsstufe von 9,7·10⁻³ Vol.-% auf 7,6 bei einer von 7,7·10⁻² Vol.-%.

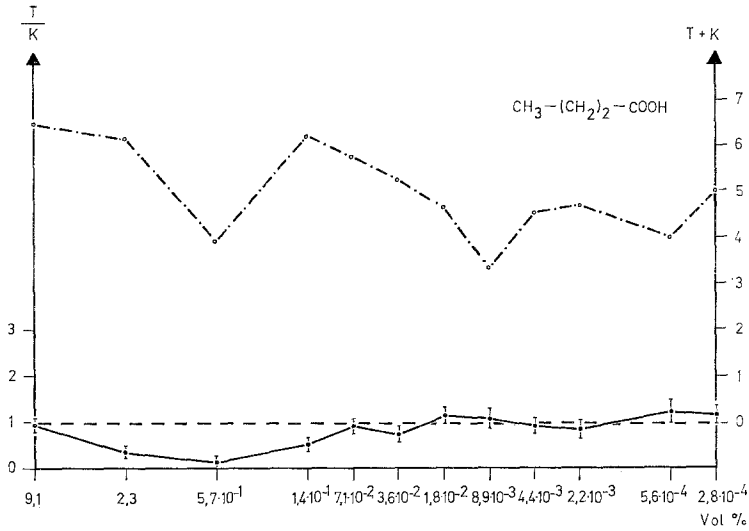


Abb. 30. Einfluß von Buttersäure

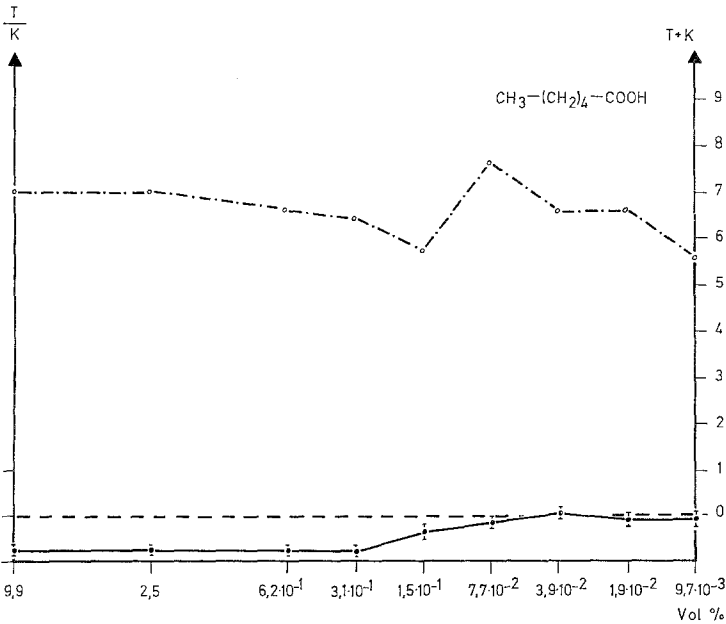


Abb. 31. Einfluß von Capronsäure

Bei Tests mit *Caprylsäure* (s. Abb. 32), die erst in 50%igem Äthanol vollständig in Lösung geht, zeigten die Tiere ein ähnliches Verhalten mit dem Unterschied, daß ihre *Aktivität größer* ist. Der Maximalwert

liegt hier bei 8,5 (bei der Konzentrationsstufe $1,8 \cdot 10^{-2}$ Vol.-%, d. h. um fast 180% über dem Normalfaktor von 4,8).

Noch zwei weitere organische Säuren wurden auf ihre Lockwirkung geprüft, die Milchsäure und die Brenztraubensäure.

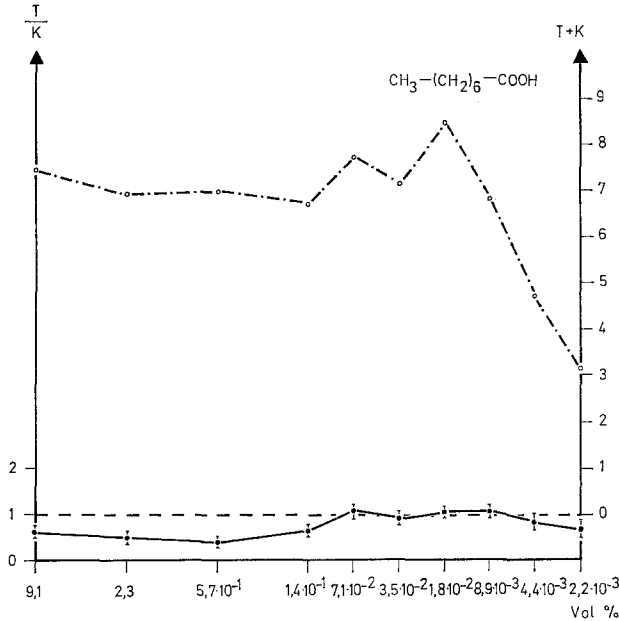


Abb. 32. Einfluß von Caprylsäure

Die *Milchsäure* wirkte mit einem breiten Spektrum von $1,3 \cdot 10^{-1}$ bis 2,1 Vol.-% (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) signifikant *anziehend* (s. Abb. 33). Bei der Verdünnungsstufe $2,6 \cdot 10^{-1}$ Vol.-% betrug der Attraktivitätsfaktor 4,8 (d. h. 4,8mal häufiger wählten die Testtiere das Duftrohr anstelle des Kontrollrohres). Die Aktivitätskurve verläuft im Bereich der Attraktivität auf dem normalen Niveau. In unphysiologischen Bereichen dagegen erreicht sie den Wert 7,8.

Die Stechmückenweibchen verhielten sich gegenüber *Brenztraubensäure* (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) in dem getesteten Verdünnungsbereich *neutral* (s. Abb. 35).

4. Änderungen des pH-Wertes einiger Testflüssigkeiten und ihre Wirkung auf Stechmücken

Die Ergebnisse der vorangegangenen Untersuchung freier Einzelsubstanzen zeigen, daß Ameisen-, Essig-, Propion- und vor allem die Milchsäure anlockend wirken. Die häufigste dieser Substanzen in den Körperflüssigkeiten Blut, Harn und Schweiß ist die Milchsäure. Sie

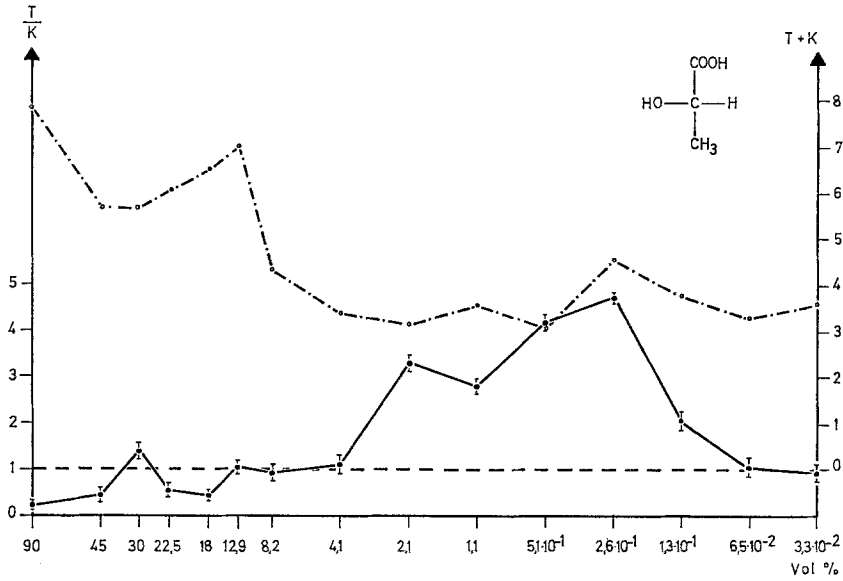


Abb. 33. Einfluß von Milchsäure

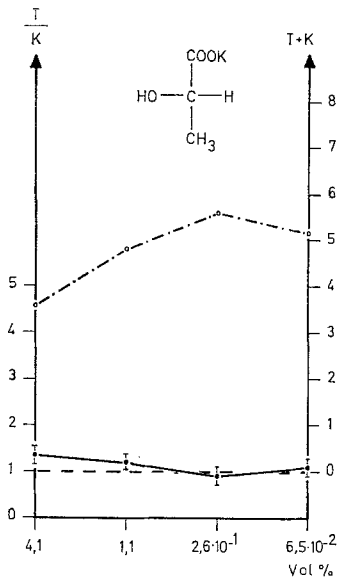


Abb. 34

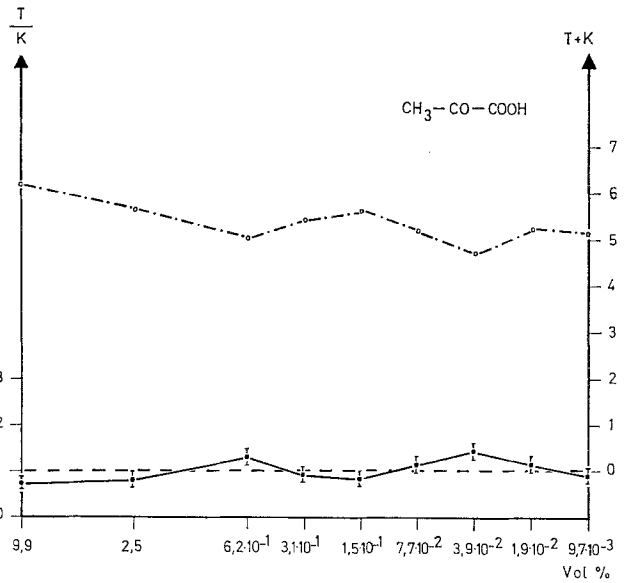


Abb. 35

Abb. 34. Einfluß von Kaliumlactat

Abb. 35. Einfluß von Brenztraubensäure

kommt zumindest im Schweiß in freier Form vor (ROTHMAN, 1954). Dies ist bedingt durch das pH-Milieu:

pH-Wert des Schweißes:	5,2—7,5 (KUNO, 1956)
pH-Wert des Blutes:	7,3—7,6 (Documenta Geigy, 1960)
pH-Wert des Harns:	5,5—7,0 (Documenta Geigy, 1960)

Wenn man durch Zugabe von Laugen den pH-Wert in den stark alkalischen Bereich verschiebt, werden die Säuren in ihre Salze übergeführt.

In den anschließenden Versuchen wurde durch Zugabe von Kalilauge (Kalium- und Hydroxylionen gehen nicht in die Dampfphase über) der pH-Wert der Testflüssigkeit auf über 8 erhöht.

Zunächst wurde die Reaktion der Mücken auf *Kalium-Lactat* geprüft. Entsprechend den oben gefundenen attraktiven Verdünnungsstufen von Milchsäure von $1,3 \cdot 10^{-1}$ bis 2,1 Vol.-% zeigten die Testtiere auf K-Lactat (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) *keinerlei Reaktion* (s. Abb. 34). Die Aktivitäts- und Attraktivitätskurven verlaufen in den jeweils normalen Bereichen. Durch diesen Befund ist erwiesen, daß Kaliumlactat im Gegensatz zur freien Milchsäure weder attrahierend noch aktivierend wirkt.

Durch eine Erhöhung des pH-Wertes der 3 Körperflüssigkeiten, in denen Milchsäure im natürlichen Milieu als zum Teil freie dissoziierte Säure vorliegt, besteht offensichtlich die Möglichkeit, diese für die Stechmücken anlockende Komponente auszuschalten. Bei dieser Umsetzung werden die drei anderen attraktiven Säuren in ihre Salze übergeführt. Hierzu wurden die folgenden Versuche angestellt.

Konzentrationsstufen von stark *alkalischem Blut* (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) riefen, wie Abb. 15 zeigt, bei den Stechmückenweibchen signifikante *Änderungen des normalen Verhaltens nicht* hervor.

Auch die im Normalharn bei der Konzentrationsstufe 300% vorhandene *Attraktivität* ist im *alkalischen Harn verschwunden* (s. Abb. 17), Konzentrationen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser), die höher als 25% waren, riefen bei den Testtieren eine leicht repellente Wirkung hervor. Diese beruht wahrscheinlich auf Ammoniak-Gas (s. Abb. 23), das bei der hydrolytischen Zersetzung von Aminosäuren (besonders Glutamin) und Harnstoff frei wird. Die Aktivität der Tiere war normal.

Der *Armschweiß*, der sich als attraktiv erwiesen hatte, *verlor im alkalischen Milieu seine anlockende Wirkung* (s. Abb. 21). Die Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) von 100, 300 und 500% wirkten bei pH-Werten, die über 8 liegen, nicht mehr attraktiv. Auffällig ist auch die Abnahme der Aktivität der Versuchstiere auf das normale Niveau.

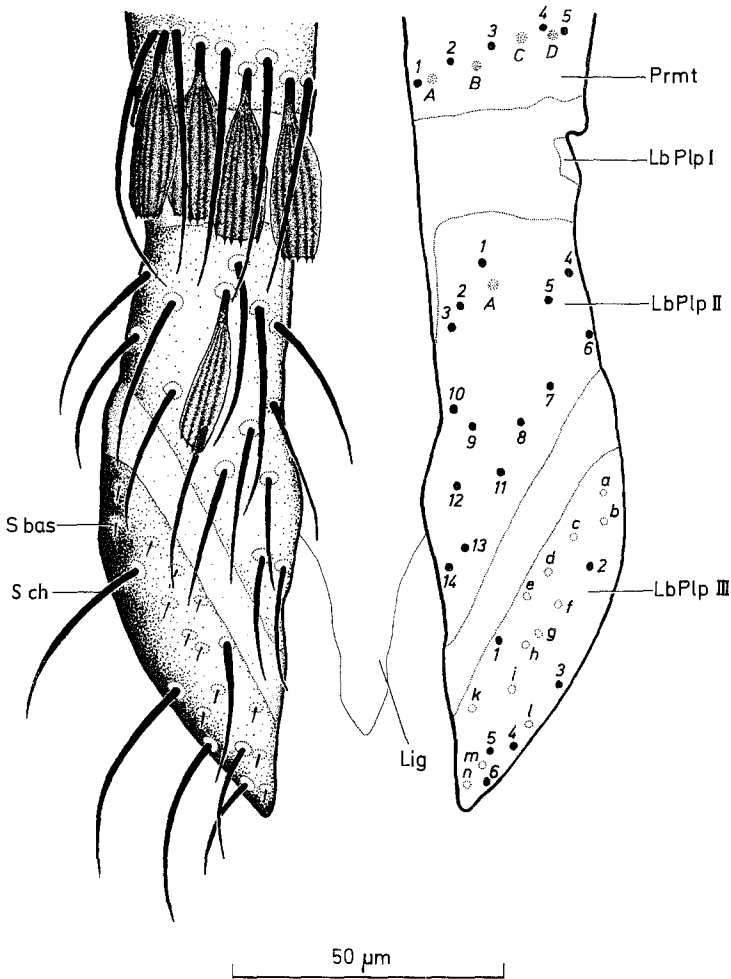


Abb. 36. *Aedes aegypti* (♀): Rüsselspitze rostral; auf der rechten Hälfte sind nur die Basen der Sensillen und Schuppen eingetragen. Die Numerierung der Macrotrichia stimmt mit der in Tabelle 1 benutzten überein. Prmt Praementum; LbPlp Labialpalpus; I—III 1.—3. Palpusglied; S bas Sensillum basiconicum; S ch Sensillum chaeticum

5. Ergebnis

In den Hauptversuchen wurde eine signifikante Attraktivität der 3 Körperflüssigkeiten Blut, Harn und Armschweiß nachgewiesen. Ohne Wirkung blieben Bein- und Stammschweiß. Unter den reinen Substanzen, die auch in den Körperflüssigkeiten vorkommen, wirkten Ameisen-, Essig-, Propion- und Milchsäure anlockend. In stark alkalischem Milieu verloren Milchsäure (Lactat), Blut, Harn und Armschweiß ihre attraktive Wirkung.

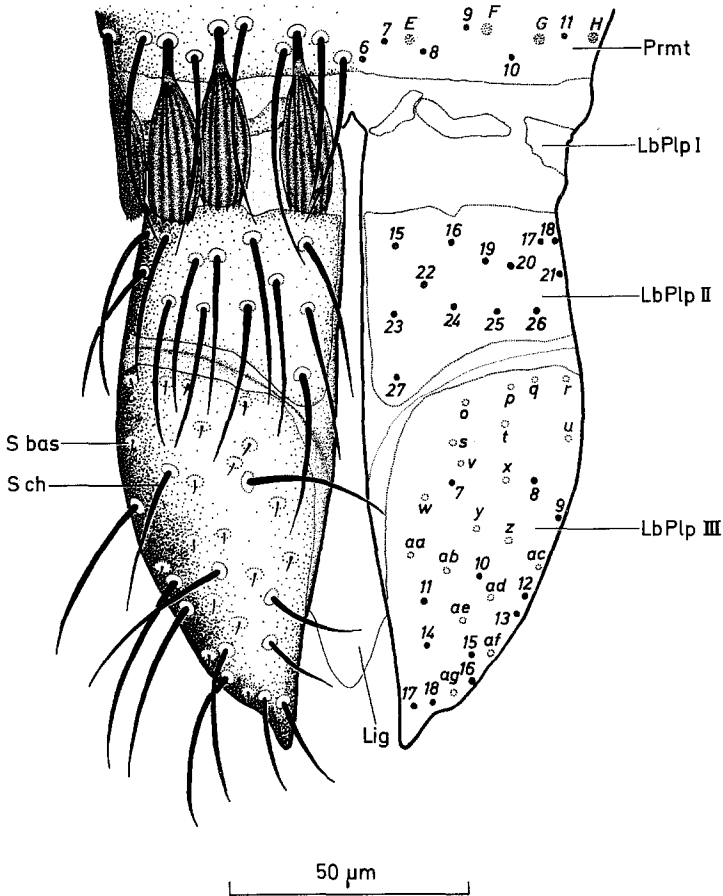


Abb. 37. *Aedes aegypti* (♀): Rüsselspitze caudal; vgl. Legende zu Abb. 36

Capron- und Caprylsäure führten zu einer erhöhten Aktivität der Testtiere.

D. Versuche zur Kontakt-Chemorezeption

Neben dem Geruchssinn besitzen die Stechmücken wie alle Insekten einen Geschmackssinn. Entsprechende Rezeptoren liegen auf den Tarsen der drei Beinpaare und dienen zum Aufsuchen eines geeigneten Eiablageplatzes (WALLIS, 1954), während Sensillen der Stechrüsselspitze bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen (FRINGS et al., 1950).

Im folgenden Abschnitt wird daher die Kontakt-Chemorezeption der Labellen untersucht. Einleitend wird zunächst eine genaue Beschreibung der Sensillen gegeben, da deren Kenntnis für die Beurteilung der späteren Versuche von Bedeutung ist.

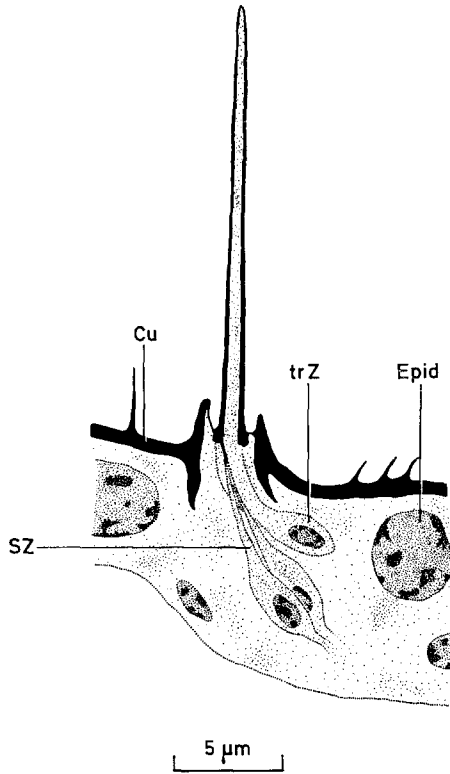


Abb. 38. *Aedes aegypti* (♀): Sensillum chaeticum. *Cu* Cuticula; *Epid* Epidermis; *tr Z* trichogene Zelle; *SZ* Sinneszelle

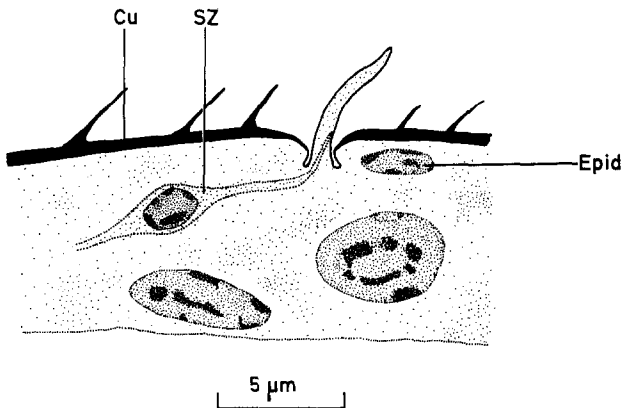


Abb. 39. *Aedes aegypti* (♀): Sensillum basiconicum. *Cu* Cuticula; *Epid* Epidermis; *SZ* Sinneszelle

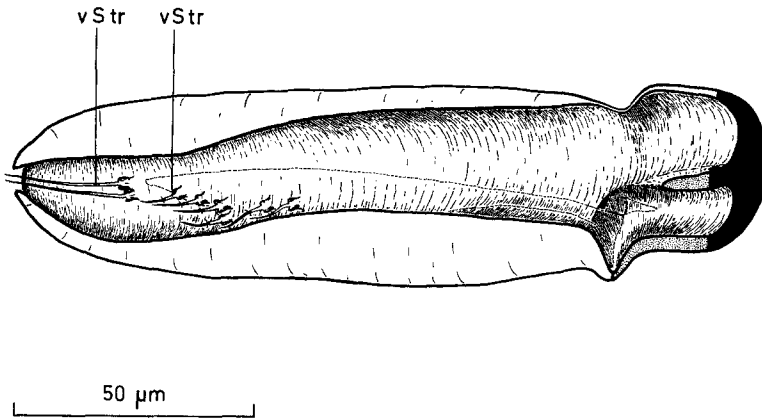


Abb. 40. *Aedes aegypti* (♀): Labellum median. *v S tr* Versenktes Sensillum trichodeum

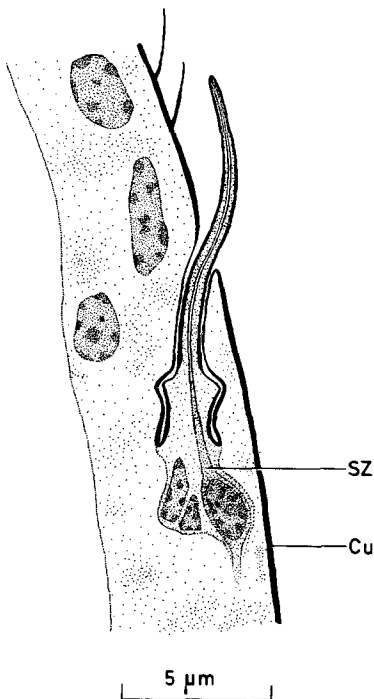


Abb. 41. *Aedes aegypti* (♀):
Versenktes Sensillum trichodeum.
Cu Cuticula;
SZ Sinneszelle

I. Sinnesorgane an der Spitze des Stechrüssels

FRINGS et al. (1950) fanden auf den Labellen von *Aedes aegypti* vier verschiedene Haartypen: „epicuticulare“ Haare (7 μm lang); kurze, stumpfe Haare (6 μm lang); lange, spitze Haare (40 μm lang) und mittelgroße, gebogene Haare (20 μm lang). Es werden also zwei Typen von Sensilla trichodea morphologisch unterschieden und ihnen auch verschiedene funktionelle Bedeutungen zugeschrieben; während die 40 μm langen Haare auf taktile Reize ansprechen sollen, werden die 20 μm langen Sensillen als kontakt-chemosensorische Rezeptoren aufgefaßt.

Nach einer Messung und Kartierung aller Macrotrichia (s. Abb. 36 und 37), die in einem regelmäßigen Muster angeordnet sind, konnte bei der eigenen Nachuntersuchung keine natürliche Klassifizierung der Sensilla trichodea nach ihrer Länge vorgenommen werden, da fast über-

ganglos alle Zwischenmaße von 15—37 μm vorhanden waren (vgl. Tabelle 1 — die Numerierung der Haare stimmt mit der in Abb. 36 und 37 benutzten überein). Bei ihnen handelt es sich mit Sicherheit um Mechanorezeptoren: Dies zeigen die Gelenkmembran und ein stiftartiger Sinneskörper an dem distalen Fortsatz der Sinneszellen (s. Abb. 38). Sie müssen demnach als *Sensilla chaetica* aufgefaßt werden (SCHNEIDER

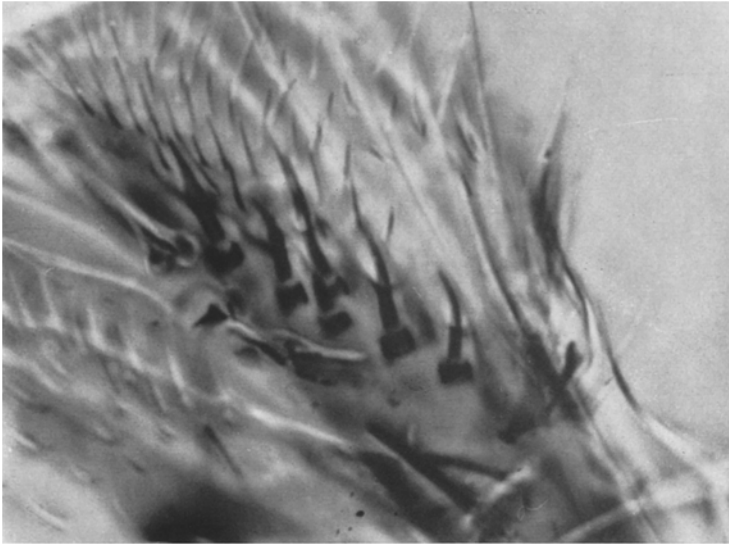


Abb. 42. *Aedes aegypti* (♀): Versenkte *Sensilla trichodea* (Sechsergruppe).
Phasenkontrast

et al., 1957). Die von FRINGS et al. (1950) erwähnten *Sensilla basiciconoca* unbekannter Funktion sind nur auf dem Labialpalpus III zu finden (s. Abb. 39). Ihre Anzahl beträgt rostral 16 und caudal 19. Ihre Form weist sie als typischen Chemorezeptor aus (DETHIER, 1963): dünnwandig, der Dendrit der Sinneszelle endet basi-lateral an der Wand der Sensille. Ein weiterer Sensillentyp findet sich auf der konkaven Medianseite des Labellums (s. Abb. 40). Es handelt sich um versenkte *Sensilla trichodea*, die in zwei Formen vorkommen, erstens in einer Sechsergruppe (siehe Abb. 41 und 42) als etwa 12 μm lange Haare, zweitens ein Paar am distalen Ende des Labellums als etwa 25 μm lange Haare (s. Abb. 43). Diese bisher nicht beschriebenen Rezeptoren ähneln den Interpseudotrachealorganen der Brachyceren (PETERS, 1963). Wie diese besitzen sie einen Binnenkanal, der bis zur Spitze des Haares verläuft. Nach PETERS (1963) handelt es sich bei den Interpseudotrachealorganen wahrscheinlich um chemische Sensillen.

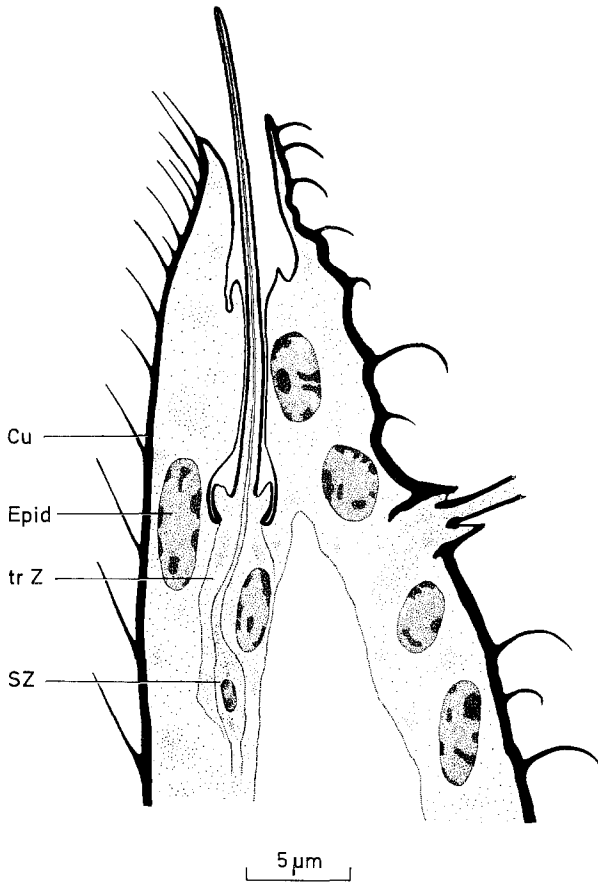


Abb. 43. *Aedes aegypti* (♀): Versenktes Sensillum trichodeum. *Cu* Cuticula; *Epid* Epidermis; *tr Z* trichogene Zelle; *SZ* Sinneszelle

Weitere Sensillen an der Rüsselspitze erwähnt SCHIEMENZ (1957). Er fand 3 Paar Sinnesstifte an der Spitze des Labrums und vermutet, daß sie zur Kontrolle des Saugaktes der Mücke dienen. Ihrer geringen Größe wegen (Länge etwa $4 \mu\text{m}$) ist aus ihrem Bau kein Schluß auf ihre Funktion möglich.

II. Methode

1. Versuchsaapparatur

FRINGS et al. (1949; *Aedes aegypti*) benutzten zum Nachweis der Geschmacksfunktion der Labellen deren Sensillen einzeln mit Prüflösungen. Diese Methode ermöglicht zwar eine genaue Zuordnung von Reiz und Rezeptor, gewährleistet aber nicht eine Bestimmung der Schwelle eines Sensillenfeldes.

Zur Untersuchung diente eine Anordnung (s. Abb. 44), mit der ein Sensillenfeld gereizt werden konnte, das nach seinem Umfang und seiner Lage auf den Labellen dem entsprach, welches auch unter natürlichen Bedingungen mit der Haut des Wirtes in Kontakt kommt. Dem Testtier wurden beide Flügel und das erste Beinpaar entfernt. Mit dem zweiten und dritten Beinpaar wurde es mit „Tesa-Film“-Klebestreifen auf den Objektisch eines Binokulars fixiert. Der Rüssel lag mit Ausnahme seiner Spitze auf einer 1 mm starken Kunststoff-Folie; dadurch wurde eine stets horizontale Lage bei den Versuchen erreicht. Die Labellen hatten während des Tests Kontakt mit einem 3 mm breiten und 15 mm langen Filtrierpapierstreifen, der einer steilen Wand auflag.

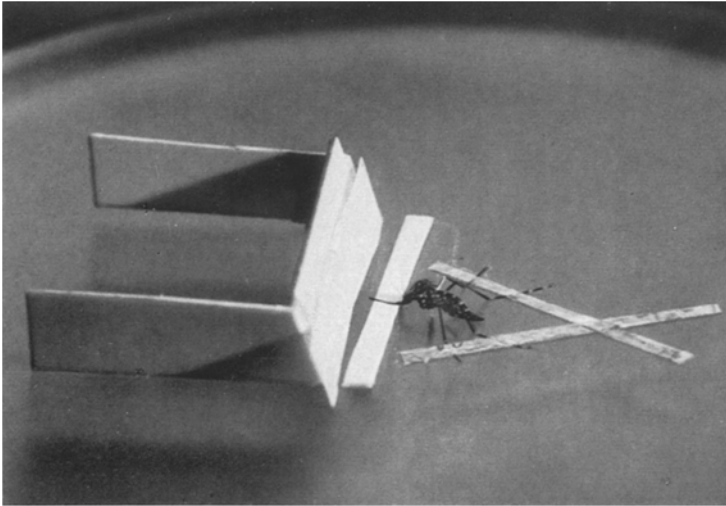


Abb. 44. Versuchsanordnung (Kontakt-Chemorezeption)

2. Versuchsdurchführung

Für die Experimente wurden 6 Tage alte Weibchen verwendet, die 3 Tage vor dem Versuch die letzte Zuckernahrung bekommen hatten. Die Testtiere wurden in Äther-Narkose operiert, die so dosiert war, daß sie höchstens 60 sec anhielt. Mittels einer Ausstrichnadel (\varnothing 3 mm) wurden stets 4 mm³ der Testlösung auf den Filtrierpapierstreifen aufgetragen. Jede Verdünnungsstufe der Prüfsubstanz hatte, falls nicht schon vorher die Reaktion eintrat, 20 sec Kontakt mit den Labellen. Zwischen diesen Tests wurde immer ein Blindversuch mit dest. Wasser eingeschaltet, um mögliche Reste der Prüflösung zu entfernen. Zur weitgehenden Ausschaltung der Operationsfolgen wurde mit der Versuchsserie 10 min nach dem Abklingen der Ätherbetäubung begonnen. Die Versuche folgten in einem Zeitabstand von je 2 min. Alle Verdünnungsstufen der Substanzen, deren Werte graphisch dargestellt sind, wurden, mit der geringsten Konzentration beginnend, an 50 Versuchstieren ($n=50$) geprüft. Die übrigen chemischen Stoffe wurden dagegen nur an 20 Tieren getestet.

Für die Auswertung der Versuche wurde die Summe der positiven Reaktionen (R) aus den 50 (20) Tests pro Verdünnungsstufe ermittelt und daraus der

Reaktionsindex (I_R), der in den Kurven erscheint, aus folgender Formel errechnet:

$$I_R = \frac{R \cdot 100}{n}.$$

Die Raumtemperatur bei den Versuchen betrug 26—28° C.

III. Vorversuche (Thermorezeption)

Nach MARCHAND (1918) fliegen Weibchen und Männchen von *Anopheles punctipennis* Filtrierpapier mit einer Temperatur, welche der der menschlichen Haut entspricht, an und zeigen Stechversuche. Der Autor schloß daraus, daß der thermische Reiz das Stechverhalten der Moskitos entscheidend beeinflusst. Zum Vergleich prüfte er *Aedes sylvestris* und fand bei gleicher Anordnung keine Reaktion.

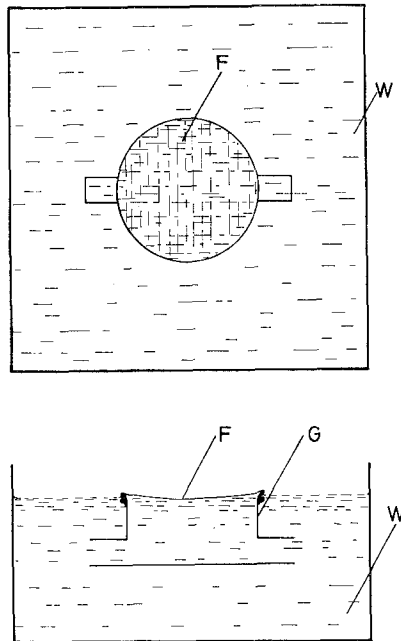


Abb. 45. Versuchsanordnung (Thermorezeption); oben: Aufsicht, unten: Querschnitt. W Wasserbad; G Glasbehältnis; F Folie

Wie MARCHAND schreibt auch HOWLETT (1910; *Culex fatigans* und *Aedes* [*Stegomyia*] *scutellaris*) dem Einfluß der Temperatur für den Stechakt eine mitentscheidende Rolle zu. REUTER (1936; *Anopheles maculipennis*) hält den Wärmestimulus für alleinbestimmend. Diesen Arbeiten fehlt jedoch eine genaue Determinierung der akzessorischen Reize, so daß sie nur bedingt Auskunft über den wahren Auslöser dieser Orientierungshandlung geben können.

Vorversuche mußten klären, ob schon der Temperaturreiz allein bei Weibchen von *Aedes aegypti* zu einem Auslösen des Stechaktes führt.

Die Versuchsanordnung war folgende (s. Abb. 45): Ein rundes Glasgefäß (Höhe: 4 cm, \varnothing 8 cm), dessen Oberseite mit einer Folie (Cellophan PT 300, Kalle AG) bespannt war, während der Boden durch eine Glaswand verschlossen blieb, wurde bis zum oberen Rand in ein Wasserbad mit genau definierter Temperatur eingetaucht. Zwei an dem Glasgefäß angeschmolzene Stützen sorgten für einen exakten Wärmeausgleich. Die Versuchstiere (Anzahl pro Test: 10 Exemplare) wurden in einen über der Folie gestülpten Glastrichter eingeführt. Die Versuchsdauer war auf 10 min begrenzt.

Da BURTON (1934) bei einer Raumtemperatur von 22,8° C eine menschliche Hauttemperatur fand, die regional zwischen 30 und 34° C schwankte, wurden die folgenden Temperaturstufen gewählt: 29—31 bis 33—35—37° C (je Wert drei Versuche).

In keinem der Tests konnten Stechbewegungen oder Stechversuche beobachtet werden. Damit scheiden thermische Reize als Auslöser aus.

IV. Hauptversuche

1. Vorbemerkungen

Bei Untersuchungen der Orientierungshandlungen, die zur Wirtsfindung und zur Blutmahlzeit führen, blieb bisher der Einfluß der chemischen Kontaktaufnahme auf dem Wirt unberücksichtigt. Frühere Autoren beschränkten sich darauf, die für eine Gustorezeption möglichen Sensillen zu lokalisieren und deren Reizschwelle zu bestimmen (FRINGS et al., 1950; HOSOI, 1959; FEIR et al., 1961 und OWEN, 1963). Die folgenden Untersuchungen sollen diese Lücke schließen. Die Versuchsanordnung und -durchführung wurden im Kapitel D II 1. bzw. D II 2. beschrieben.

Bei der Kontaktreizung traten 3 Hauptreaktionen auf: Stechbewegung, Saugvorgang und Speichelsekretion.

Stechbewegung. Bei adäquater Reizung der Rezeptoren an den Labellelven versuchen die Maxillen alternierend, in rascher Folge das Filtrierpapier durch ruckweises Stoßen zu durchdringen, werden aber infolge der Konsistenz des Teststreifens daran gehindert. Ein Abheben der Labellelven von dem Filtrierpapier ist die Folge (s. Abb. 46b). Weniger häufig wird das komplette Stechborstenbündel (beide Maxillen, beide Mandibeln, der Hypopharynx und das Labrum) für den Stechakt eingesetzt. Dadurch erhöht sich die Stoßwirkung, die an dem weiteren Abstoßen der Labellelven beobachtet werden kann (s. Abb. 46c). Bei dieser Reaktion klappen die Labellelven nur geringfügig auseinander.

Saugvorgang. Bei dem Saugvorgang klaffen die Labellelven weit auseinander. Das Stechborstenbündel, das jetzt als Saugrohr dient, wird bis auf die Höhe der beiden distalen Enden der Labellelven vorgeschoben (s. Abb. 47). Das Einsaugen der Flüssigkeit beginnt, sobald die Stechborsten mit der Flüssigkeit in Kontakt kommen.

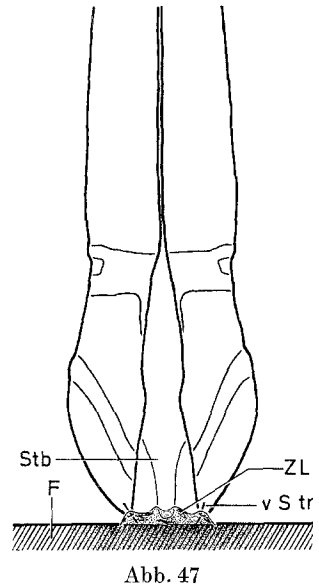
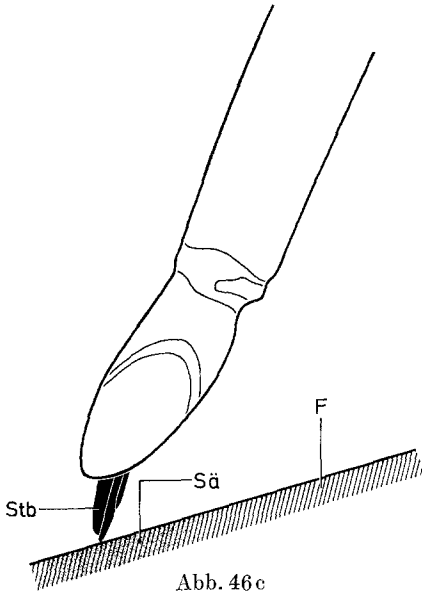
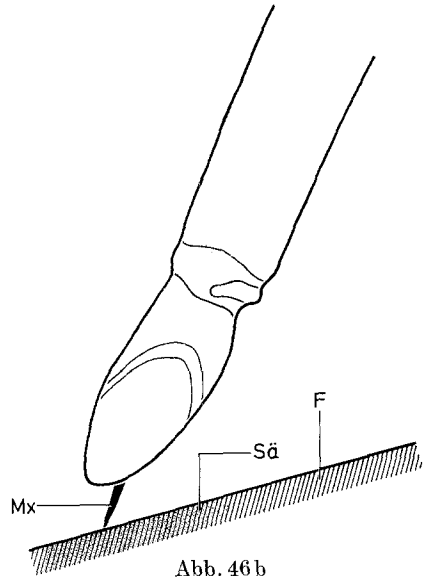
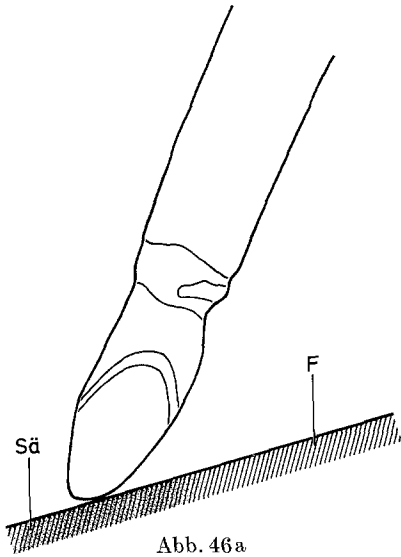


Abb. 46a—c. Stechbewegung (laterale Rüsselspitze). *Mx* Maxille; *F* Filterpapier; *Sä* Säure (als Auslöser); *Stb* Stechborstenbündel

Abb. 47. Saugvorgang (rostrale Rüsselspitze). *Stb* Stechborstenbündel (= Saugrohr); *v S tr* versenktes Sensillum trichodeum; *F* Filterpapier; *ZL* Zuckerlösung (als Auslöser)

Speichelsekretion. In ähnlicher Weise wie beim Saugen werden auch bei der Speichelsekretion die beiden Labellen gespreizt (s. Abb. 48a und b). Im Unterschied zur erstgenannten Reaktion verursacht bei der Speichelabsonderung der hervorquellende Speichel das „Öffnen“ der

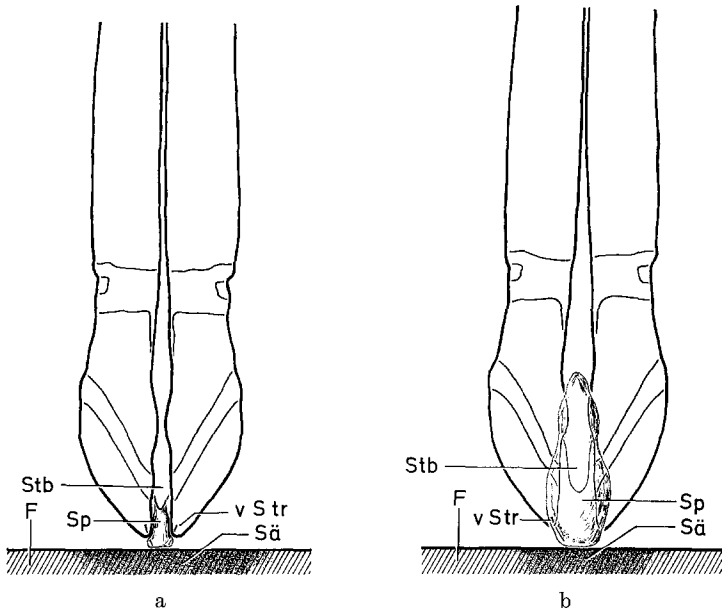


Abb. 48a u. b. Speichelabsonderung (rostrale Rüsselspitze). *Stb* Stechborstenbündel; *v S tr* versenktes Sensillum trichodeum; *F* Filtrierpapier; *Sä* Säure (als Auslöser); *Sp* Speichelsekret

Labellen. Das Auseinanderweichen der Labellen bei der Speichelabsonderung stellt wahrscheinlich eine passive Handlung dar, während bei der Saugbewegung die Labellen durch die beiden Muskelsysteme zwischen den Labialpalpen und dem Praementum aktiv gespreizt werden.

2. Versuche mit Schweiß

Falls eine chemische Substanz den natürlichen Stechakt der Mücke auslöst, muß sie in den von der Haut abgeschiedenen Stoffen zu finden sein; deshalb wurden Versuche mit Schweiß an den Anfang gestellt.

Auf Verdünnungsstufen von *Stammschweiß* (s. Abb. 49) reagierten die Stechmücken bei Konzentrationen, die über 6,3 Vol.-% liegen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser), mit deutlichen *Stechbewegungen* (s. Abb. 46b und c). Die Konzentrationsstufe 100% (unverdünnter

Schweiß) beantworteten die Tiere am häufigsten positiv. Der Reaktionsindex für diesen Wert liegt bei 72 (d. h. von den 50 Testtieren reagierten 36 mit Stechbewegungen). Saugen (s. Abb. 47) trat daneben nur siebenmal auf.

3. Versuche mit reinen Substanzen

Da Schweiß die Stechbewegung auslöst, werden im folgenden deshalb seine Inhaltsstoffe (Übersicht in FIEDLER, 1955) auf ihre Wirkung untersucht. Es wurden hierfür reine Substanzen verwandt. Der Weg über

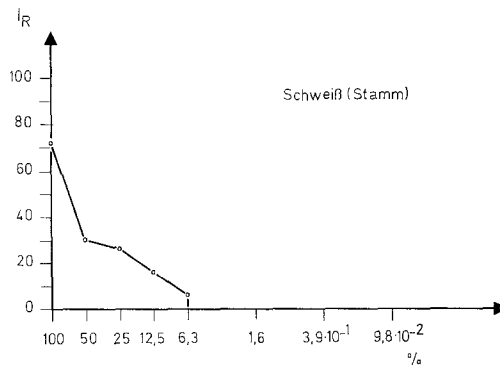


Abb. 49. Reaktion auf Stamm-Schweiß (Stechbewegung). I_R Reaktionsindex

eine Fraktionierung des Schweißes schien unzweckmäßig, weil bei seiner Aufarbeitung die verschiedenen Lösungsmittel u. ä. stören könnten. Die Verdünnungsstufen wurden so gewählt, daß sie den tatsächlichen Konzentrationen im Schweiß, soweit sie bekannt sind, entsprachen.

a) *Anorganische Substanz.* Natriumchlorid ist, mengenmäßig gesehen, das wichtigste anorganische Salz im Schweiß (Gehalt: um 1 g/100 ml Schweiß; FIEDLER, 1955). Auf acht Konzentrationsstufen (Lösungsmittel: dest. Wasser) zwischen 640 und $4,0 \cdot 10^{-2}$ mg/ml zeigten die Weibchen von *Aedes aegypti* keine Reaktion.

b) *Organische Säuren.* Auf die Bedeutung der organischen Säuren im Schweiß wurde im Kapitel C IV 3 hingewiesen.

Ameisensäure wurde in acht verschiedenen Stufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) zwischen 9,0 und $1,4 \cdot 10^{-1}$ Vol.-% im Kontakt getestet (s. Abb. 50). Neben Stechreaktionen (insgesamt 12) reagierten die Stechmückenweibchen bei Konzentrationen von mehr als 1,1 Vol.-% mit *Speichelabsonderung* (s. Abb. 48), die bei 9,0 Vol.-% mit einer Häufigkeit ($=I_R$) von 38,0 eintrat.

Essigsäure wurde in 10 verschiedenen Konzentrationen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) geprüft (s. Abb. 51). Im Bereich zwischen

$5,7 \cdot 10^{-1}$ und $1,4 \cdot 10^{-4}$ Vol.-% zeigten die Versuchstiere auf die gebotenen Lösungen *Stechreaktionen* (s. Abb. 46), die bei $8,9 \cdot 10^{-3}$ Vol.-% mit einem Reaktionsindex von 58,0 in 29 der 50 Fälle eintraten.

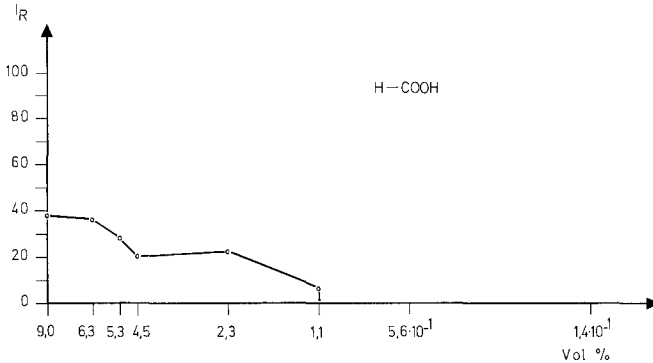


Abb. 50. Reaktion auf Ameisensäure (Speichelsekretion)

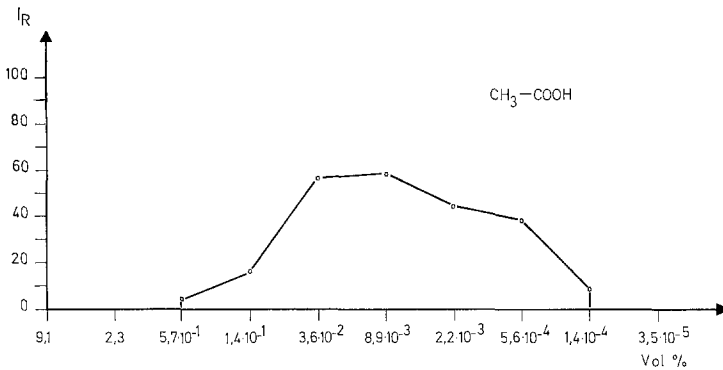


Abb. 51. Reaktion auf Essigsäure (Stechbewegung)

Die Wirkung von *Propionsäure* war gering. Zehn Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) zwischen 9,1 und $3,5 \cdot 10^{-5}$ Vol.-% wurden geprüft. Bei den „attraktiven“ Konzentrationen $8,9 \cdot 10^{-3}$ bzw. $2,2 \cdot 10^{-3}$ Vol.-% zeigten 5 bzw. 6 Tiere von den 20 geprüften *Stechreaktionen*.

Wesentlich stärker war die Reaktion auf *Buttersäure* (s. Abb. 52). Zehn Teststufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) zwischen 9,1 und $3,5 \cdot 10^{-5}$ Vol.-% wurden benutzt. Mit heftigen *Stechbewegungen* reagierten die Tiere zwischen 9,1 und $5,6 \cdot 10^{-4}$ Vol.-%. Während der Reaktionsindex der Schwelle einen Wert von 30,0 hat, liegt er bei den restlichen positiven Werten bei 70,0 (d. h. 35 von den gesamten 50 Testtieren versuchten, in das Filtrierpapier zu stechen).

Die beiden folgenden Fettsäuren mußten in alkoholischer Lösung geprüft werden. Auf Blindversuche mit 50 und 100 Vol.-% Äthanol zeigten die Stechmücken keine Reaktion.

Capronsäure und *Caprylsäure*, beide in 50 Vol.-% Äthanol gelöst, waren innerhalb der 10 getesteten Konzentrationen zwischen 9,1 und $3,5 \cdot 10^{-5}$ Vol.-% ohne Wirkung.

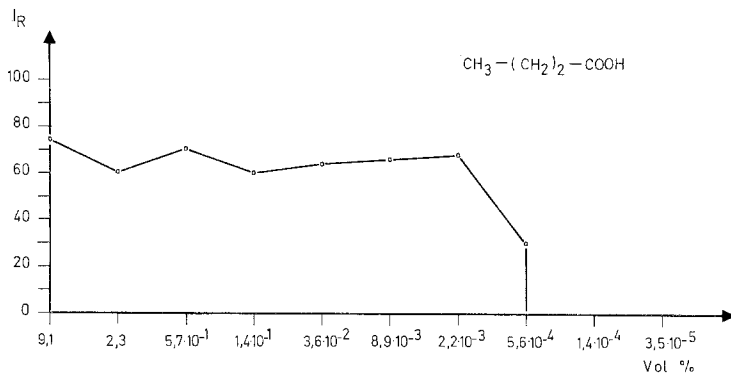


Abb. 52. Reaktion auf Buttersäure (Stechbewegung)

Ebenso negativ reagierten die Stechmückenweibchen auf *Milchsäure* (Gehalt im Schweiß: 135 mg/100 ml $\cong 1,1 \cdot 10^{-1}$ Vol.-%; KUNO, 1956). In dem Bereich zwischen 12,9 und $3,3 \cdot 10^{-2}$ Vol.-%, der in 10 Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) getestet wurde, war ein Effekt nicht zu beobachten.

Von *Brenztraubensäure* (Gehalt im Schweiß: 0,9—6,90 mg/100 ml bzw. $7,2 \cdot 10^{-4}$ — $5,5 \cdot 10^{-3}$ Vol.-%; KUNO, 1956) wurden 10 Teststufen zwischen 9,1 und $3,5 \cdot 10^{-5}$ Vol.-% genommen (s. Abb. 53). Zwischen 2,3 und $5,6 \cdot 10^{-4}$ Vol.-% reagierten die Tiere mit *Stechbewegungen*. Der höchste Reaktionsindex lag bei der Verdünnungsstufe $3,6 \cdot 10^{-2}$ Vol.-% mit 40,0 (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser).

c) *Weitere organische Substanzen*. Folgende vier Substanzen, die den Hauptteil der niedermolekularen Stickstoff enthaltenden Verbindungen im Schweiß ausmachen, wurden geprüft: Ammoniak, Harnstoff, Lysin und Kreatinin.

Ammoniak (Gehalt im Schweiß: 1—35 mg-% bzw. $1,1 \cdot 10^{-3}$ — $3,9 \cdot 10^{-2}$ Vol.-%; KUNO, 1956) wurden im Bereich zwischen 2,3 und $3,1 \cdot 10^{-5}$ Vol.-% in 9 Konzentrationen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) geprüft. Die Testtiere zeigten keine Reaktion.

Auch *Harnstoff* (Gehalt im Schweiß: 1,28— $7 \cdot 10^{-2}$ mg/ml; KUNO, 1956) stimulierte die Stechmückenweibchen nicht. Geprüft wurden 10 Verdünnungsstufen (Lösungsmittel: dest. Wasser) zwischen 100 und $9,8 \cdot 10^{-4}$ mg/ml.

Als einzige Aminosäure wurde L(+)-*Lysin* geprüft. Innerhalb der acht Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) zwischen 480 und $4,1 \cdot 10^{-2}$ mg/ml *reagierten* die Versuchstiere *nicht*.

Kreatinin, dessen Gehalt im Schweiß mit $8,6 \cdot 10^{-2}$ — $2,0 \cdot 10^{-3}$ mg/ml

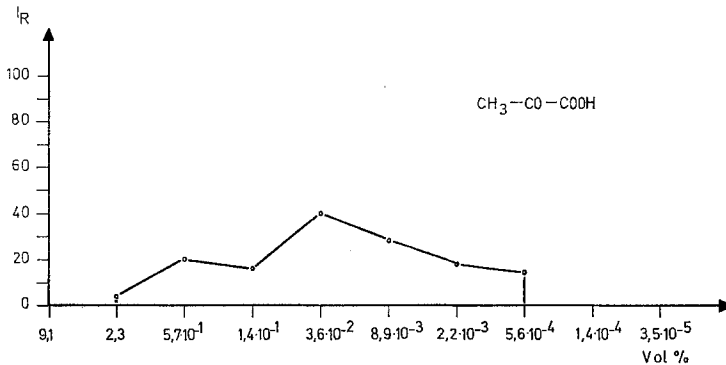


Abb. 53. Reaktion auf Brenztraubensäure (Stechbewegung)

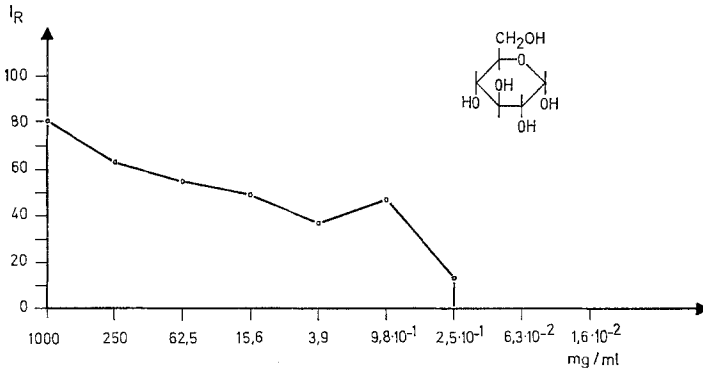


Abb. 54. Reaktion auf Glucose (Saugen)

(KUNO, 1956) angegeben wird, wurde zwischen den Konzentrationsstufen 100 und $2,4 \cdot 10^{-4}$ mg/ml in 11 Stufen (Verdünnungsflüssigkeit: dest. Wasser) geprüft. Es wurde *keine Wirkung* auf die Testtiere festgestellt.

Das Steroid *Cholesterin*, das ebenfalls im Schweiß nachgewiesen ist (FIEDLER, 1955), wurde in sieben Konzentrationsstufen (Verdünnungsflüssigkeit: 100% Äthanol) zwischen 16 und $2,5 \cdot 10^{-1}$ mg/ml im Kontakt geprüft. Die Stechmückenweibchen *reagierten nicht* darauf.

Über eine positive Wirkung von *Glukose* auf die Sensillen der Palpen berichteten schon FRINGS et al. (1950), HOSOI (1959), FERR et al. (1961) und OWEN (1963). In den eigenen Untersuchungen (s. Abb. 54) mit

Glukose (Konzentration im Schweiß $3,08 \cdot 10^{-2}$ — $2,86 \cdot 10^{-2}$ mg/ml; LOBITZ et al., 1947) wurden neun Verdünnungsstufen zwischen 1000 und $1,6 \cdot 10^{-2}$ mg/ml geprüft. Bei Konzentrationen, die über $2,5 \cdot 10^{-1}$ mg/ml liegen, wurde der *Saugvorgang* ausgelöst (s. Abb. 47). Während der Reaktionsindex bei der Verdünnungsstufe $2,5 \cdot 10^{-1}$ mg/ml noch einen Wert von 12 hatte (d. h. 6 der 50 Versuchstiere zeigten die Reaktion), stieg er bei $9,8 \cdot 10^{-1}$ mg/ml auf 46 (23 der 50 Tiere) an und erreichte bei 1000 mg/ml mit 80 (40 der 50 Stechmücken reagierten positiv) seinen höchsten Wert.

4. Ergebnis

Bei den eigenen Versuchen zur Kontakt-Chemorezeption wurden demnach die Auslöser für die eingangs genannten drei Hauptreaktionen gefunden: Stechbewegung, Saugvorgang und Speichelsekretion.

Heftige Stechreaktionen konnten durch Schweiß, Buttersäure, Essigsäure und Brenztraubensäure ausgelöst werden. Propionsäure stimulierte die Tiere nur in geringem Maße. Mit einer Speichelabsonderung reagierten die Mücken auf wenig physiologische Konzentrationen von Ameisensäure. Zum Saugen wurden die Moskitos durch Glukose veranlaßt.

E. Besprechung der Ergebnisse

Blutsauger finden ihre Nahrung auf Grund einer Kette von Reflexen und Verhaltensweisen, die durch jeweils verschiedene Reize ausgelöst werden. Bei den Stechmücken setzt sich diese Verhaltenskette aus dem Aufsuchen des Wirtshabitats, dem Auffinden des Wirtes im Flug, dem Niederlassen auf dem Wirt, dem Einstich, der Speichelabsonderung und dem Saugen zusammen (s. Tabelle 3).

Bei der Aufsuche des *Wirtshabitats* spielen mit großer Wahrscheinlichkeit physikalische, insbesondere optische Faktoren eine Rolle (MUIRHEAD-THOMSON, 1951). Das 2. Glied in der Kette, das *Auffinden des Wirtes* und das anschließende *Niederlassen* auf ihn, hat das meiste Interesse der Untersucher gefunden. Die Moskitos verwerten neben den Ausdünstungen (chemischer Natur) auch optische und thermische Reize, die von ihm ausgehen. Bei der Distanz-Orientierung im Hellen wirken optische Reize (BRETT, 1938; KENNEDY, 1939; BÄSSLER, 1958; BROWN, 1958; DOWNE, 1960; u. a.) sowie Feuchtigkeit (s. Kap. C III 3.), Temperatur (s. Kap. C III 2.) und Luftströmung (s. Kap. C III 4.) attrahierend. Der Gehörsinn dient den Stechmückenmännchen zum Auffinden der Weibchen (TISCHNER, 1953), vermutlich aber nicht zur Ortung des Wirtes.

Neben den physikalischen benutzen die Stechmücken für die Orientierung auch chemische Reize, die vom Wirtstier ausgehen. Die vorliegende Untersuchung beweist die Annahme, daß bestimmte chemische

Substanzen, die vom Wirt abgegeben werden, die Stechmücken anlocken. Als Testapparatur zur Prüfung der Distanz-Chemorezeption wurde ein Y-Rohr-Olfaktometer verwandt, das auf MARTIN (1964) zurückgeht. Es wurden Ergebnisse gewonnen, die in eindeutiger Weise statistisch zu sichern waren und mit den Resultaten von Freilanduntersuchungen (s. u.) in eindrucksvoller Weise übereinstimmen. Da ferner eine Reihe von Widersprüchen aufgeklärt werden konnte, ist anzunehmen, daß die gefundenen attraktiven Substanzen tatsächlich bei der Wirtsfindung der Stechmücken eine wesentliche Rolle spielen. Somit zeigen die Resultate der Untersuchungen, daß das Y-Rohr-Olfaktometer als Testapparatur den bisher bei Stechmücken verwandten Versuchseinrichtungen überlegen ist.

In den ersten Hauptversuchen wurde nachgewiesen, daß Blut, Harn und Schweiß auf Moskitos anlockend wirken. Es ist jedoch fraglich, ob allen drei Körperflüssigkeiten in der Natur tatsächlich eine solche Bedeutung zukommt.

SCHAERFFENBERG et al. (1951) machen in erster Linie „Blutduft“ für die Wirtsfindung verantwortlich. Sie beachteten jedoch nicht, daß bis heute eindeutige Hinweise dafür fehlen, daß Duftstoffe aus dem Blut direkt aus den Blutkapillaren durch die Haut nach außen diffundieren. Die zur Stützung ihrer Arbeitshypothese angeführten Faktoren erscheinen unzureichend.

Neben dem Blut wirkt auch Harn attraktiv auf Stechmücken, wie die Ergebnisse von ROESSLER (1961) und die vorliegende Untersuchung zeigen. ROESSLER sieht in der Untersuchung des Harns nur die Möglichkeit eines Ansatzes für neue Untersuchungen mit dem Ziel, durch Fraktionierung den Lockstoff des Harns zu finden, um durch Vergleich mit den beiden anderen Körperflüssigkeiten auf den praktisch bedeutsamen Attraktivstoff zu schließen.

Unter den Körperflüssigkeiten muß den flüssigen Ausscheidungen der Haut, insbesondere dem Schweiß, die dominierende Rolle für die Wirtsfindung zugeschrieben werden. Gestützt wird diese Annahme durch den Befund (s. Kap. CIV 3. c), daß neben einigen organischen Fettsäuren vor allem die Milchsäure für die Anlockung der Stechmücken verantwortlich ist. Diese Substanzen können, obwohl sie in allen drei „attraktiven“ Körperflüssigkeiten vorkommen, als Bestandteile des Schweißes naturgemäß am leichtesten verflüchtigen und damit am besten eine Lockwirkung erzeugen. Milchsäure ist die häufigste organische Säure des Schweißes. Blut, Harn und Schweiß enthalten folgende Milchsäureanteile:

Blut:	4—15 mg-% (Documenta Geigy, 1960)
Harn:	8—50 mg-% (Documenta Geigy, 1960; verändert)
Schweiß:	30—300 mg-% (Mittel: 135 mg-%) (KUNO, 1956)

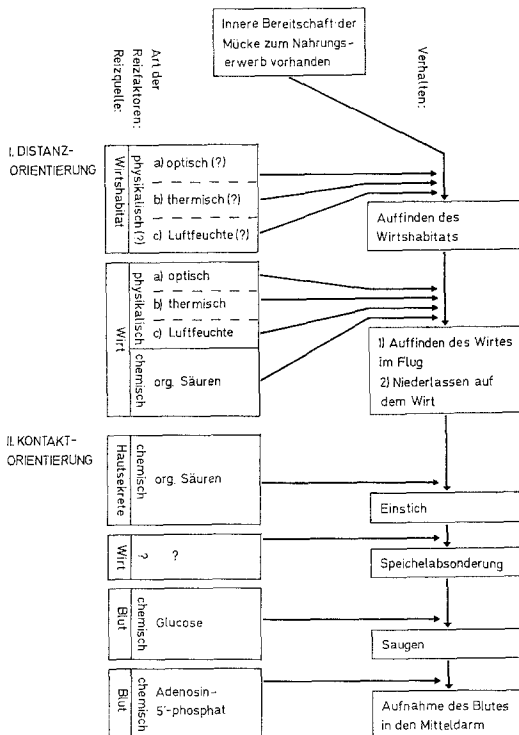
Vergleicht man dazu (s. Tabelle 2) die Werte der Testkurven der betreffenden Flüssigkeit hinsichtlich ihres niedrigsten signifikanten attraktiven Wertes, so erhält man folgende Gegenüberstellung:

Blut bei 150% (= 0,15 ml Testlösung) (s. Abb. 14)
 Harn bei 300% (= 0,30 ml Testlösung) (s. Abb. 16)
 Armschweiß bei 100% (= 0,10 ml Testlösung) (s. Abb. 20)

Tabelle 2. Quantitativer Vergleich der attraktiven Substanzen

Testflüssigkeit	Volumen der attraktiven Testlösung	Milchsäuregehalt der attraktiven Testlösung
Milchsäure ($1,3 \cdot 10^{-1}$ Vol.-%)	0,1 ml	0,14 mg
Armschweiß	0,1 ml	Mittel: 0,14 mg
Harn	3,0 · 0,1 ml	Max.: 0,15 mg
Blut	1,5 · 0,1 ml	Max.: 0,023 mg

Tabelle 3. Verhaltenskette



Milchsäure wirkt bei einem Volumen von 0,10 ml (= 100%) in einer Verdünnung von $1,3 \cdot 10^{-1}$ Vol.-% noch attraktiv (s. Abb. 33). Errechnet man aus diesen Daten den absoluten Milchsäuregehalt der attraktiven Testlösungen und vergleicht die Werte (s. Tabelle 2), so wird eine direkte Gewichtsbeziehung zwischen den Körperflüssigkeiten Harn und Armschweiß und der reinen Substanz Milchsäure deutlich. Demzufolge muß in diesen Testflüssigkeiten die gleiche Menge an Milchsäure die Lockwirkung herbeigeführt haben. Diese Beziehung scheint für Blut nicht zu gelten, da hier der in der Literatur angegebene Gehalt an Milchsäure zu gering ist, um eine Attraktivität bei einer Konzentration von 0,15 ml hervorrufen zu können. Durch folgende Vorgänge kann jedoch der Milchsäuregehalt im Blut der Schlachttiere stark erhöht worden sein: Einmal durch ein Hetzen der Tiere (starke Muskelarbeit) vor dem Schlachten und weiterhin durch die auch im stabilisierten Blut weiter fortschreitende Glykolyse. Aus der Übereinstimmung der Werte für Milchsäure im Harn und Armschweiß kann man den Schluß ziehen, daß hier Milchsäure der dominierende Attraktivfaktor ist. Ameisen-, Essig- und Propionsäure dürften die Lockwirkung der Milchsäure unterstützen. Für diese drei Fettsäuren ist eine ähnliche Gegenüberstellung nicht möglich, da ihre Konzentrationen in den Körperflüssigkeiten noch nicht bestimmt worden sind und weil ihre Wirkungen durch die quantitativ weit überlegene Milchsäure wohl stets maskiert werden.

Im folgenden sei die *Beweisführung* skizziert, die in den vorliegenden Versuchen zur Feststellung der Milchsäure als Hauptlockstoff geführt hat:

1. Blut, Harn und Schweiß wirken attraktiv.
2. Im Olfaktometer zeigt Milchsäure neben Ameisen-, Essig- und Propionsäure die stärkste Lockwirkung.
3. Die drei Körperflüssigkeiten enthalten neben den drei Fettsäuren vor allem Milchsäure.
4. Bei einem über 8 liegenden pH-Wert (Milchsäure wird in Lactat überführt) erlischt die attrahierende Wirkung der Körperflüssigkeiten.
5. Auf Verdünnungsstufen von Kaliumlactat ($\text{pH} > 8$) zeigen die Mücken keine Reaktion.

Zusätzlich wird diese Schlußfolgerung durch die erwähnten Konzentrationsvergleiche gestützt.

Vergleicht man die Aktivitätskurven der Körperflüssigkeiten, so fällt auf, daß sie beim Schweiß in den Prüfstufen über 100% höhere Werte aufweisen als bei Harn und Blut. Da in Blut und Harn bisher weder Capron- noch Caprylsäure (die in den Tests eine Aktivitätssteigerung der Tiere hervorriefen — vgl. Kap. C IV 3. c) nachgewiesen wurde, im Schweiß dagegen zumindest Capronsäure vorkommt (WAX et al., 1940), liegt es nahe, auch hierfür die Ursache in den organischen Säuren zu suchen, denn wie bei der Attraktivität gehen die Werte auch für die

Aktivität wieder auf das normale Niveau zurück, wenn man den Armschweiß alkalisch macht.

Die genannten Säuren haben, wie dargelegt, nur in ihrer freien Form eine Wirkung. So erlangt der pH-Wert des Schweißes eine entscheidende Bedeutung für seine Attraktivität. Er schwankt zwischen 5 und 7 (KUNO, 1956). Die Acidität des Schweißes wird hauptsächlich durch das Milchsäure-Lactat-Puffersystem beeinflusst. Aminosäuren und organische Fettsäuren spielen dabei wohl nur eine untergeordnete Rolle (ROTHMANN, 1954). Auf Grund dieser Feststellung findet die Beobachtung, daß Säuglinge weniger häufig gestochen werden als Erwachsene (MUIRHEAD-THOMSON, 1951; FREYVOGEL, 1961), durch die vorliegende Untersuchung durchaus ihre Erklärung. Der pH-Wert der Hautoberfläche liegt bei Säuglingen um 6,7, während er bei europäischen Männern 4,2—5,8 beträgt (FREYVOGEL, 1961). Man kann annehmen, daß sich das Milchsäure-Lactat-Gleichgewicht im Schweiß bei den Männern stärker auf seiten der Milchsäure eingestellt hat im Gegensatz zu dem Schweiß der Säuglinge, der weniger freie Milchsäure enthält und deshalb auch den höheren pH-Wert zeigt. Auf ähnliche Weise können die Befunde, daß Männer für Moskitos attraktiver sind als Frauen (RAHM, 1958a; FREYVOGEL, 1961) erklärt werden. Die Untersuchung von THURMON et al. (1952) zeigt, daß der Milchsäuregehalt des Schweißes von Männern höher ist als derjenige von Frauenschweiß. Dieser Unterschied schlägt sich auch in einer meßbaren pH-Verschiebung nieder.

Die eigenen Versuchsergebnisse zeigen weiter, daß im Gegensatz zum signifikant attraktiven Armschweiß Stamm- und Beinschweiß die Mücken nicht anlocken. Als Ursache für diesen Befund muß eine verschiedene Zusammensetzung der Schweißsorten angesehen werden; es kann angenommen werden, daß die Muskeltätigkeit der Versuchsperson beim Aufsammeln des Schweißes, besonders im Armschweiß, zu einem erhöhten Milchsäuregehalt geführt hat.

Noch eine weitere Ursache kann für Attraktivitätsunterschiede verantwortlich sein. Es ist bekannt, daß die zwei Typen von beim Menschen vorkommenden Schweißdrüsen der Körperoberfläche hinsichtlich der Verteilungsdichte eine regionale Verschiedenheit aufweisen, die überdies noch von Individuum zu Individuum und von Rasse zu Rasse wechselt (KUNO, 1956). So haben KAWAHATA et al. (1951) gefunden, daß bei Völkern, die in kälteren Klimaten leben, die Gesamtzahl der Schweißdrüsen geringer ist als bei solchen, die in den Tropen leben. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen von BROWN (1958) bestens überein, der eine Zunahme der Attraktivität für Stechmücken von Kaukasiern über Orientalen zu den Negern festgestellt hat.

Die Frage, ob auch die neben dem Schweiß vorhandenen anderen Hautsekrete (Lipidschicht des Stratum corneum und Talgdrüsen) die

Stechmücken anlocken, läßt sich nicht endgültig beantworten, da über ihre chemische Zusammensetzung nur wenig bekannt ist.

Interessant und aufschlußreich wird ein Vergleich der in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse mit den Untersuchungen derjenigen Autoren (SCHAERFFENBERG et al., 1951; SKINNER et al., 1965a; 1965b) sein, die auf analytischem Wege die attraktiven Duftstoffe zu finden hofften.

SCHAERFFENBERG et al. (1951) gelang es, aus Rinderblut eine Fraktion zu isolieren, die auf Stechmücken eine stark anlockende Wirkung ausübt. Leider werden bis auf den Geruch der Fraktion, dem keine chemische Aussagekraft beizumessen ist, keine Angaben über das angewandte Trennverfahren gemacht. In einer späteren Veröffentlichung (SCHAERFFENBERG et al., 1959) wird eine Analyse dieser Blutfraktion gegeben. Neben Aminosäuren, Amininen und Ammoniak konnte auch Milchsäure nachgewiesen werden. Einzeln sollen diese Stoffe nur wenig anlockend wirken, als Mischgeruch dagegen attraktiv sein.

Aufschlußreich ist der Vergleich mit den Ergebnissen der Arbeitsgruppe um SKINNER und MAIBACH. Sie untersuchten (SKINNER et al., 1965b) verschiedene Fraktionen von menschlichem Schweiß auf ihre Lockwirkung auf *Aedes aegypti*, ohne den attrahierenden Duftstoff selbst isolieren zu können. Zunächst fanden sie, daß Schweiß auch nach einer lyophilen Trocknung noch anlockte. Diese Beobachtung stützt die vorliegenden Ergebnisse, da die organischen Säuren durch den Prozeß der Gefriertrocknung kaum aus dem Schweiß ausgetrieben werden, also weiter wirksam bleiben können. Nach einer Dialyse von Schweiß mit „Visking“-Zellulose stellten SKINNER et al. fest, daß die attraktiven Komponenten im Dialysat zu finden waren, während der Rückstand keine Lockwirkung zeigte. Da nur niedermolekularen Substanzen, z. B. organischen Säuren, ein Durchdringen von Zellulosemembranen möglich ist, steht auch dieses Resultat im Einklang mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. Ein Hexanextrakt von lyophilisiertem Schweiß bleibt wirkungslos. Diese Fraktion enthält mit Sicherheit keine Säuren, dafür Lipide, darunter speziell freie Steroide. Die letztgenannte Stoffgruppe hätte nach ROESSLER (1961) eine Attraktion bewirken müssen. Eine positive Wirkung dagegen konnten SKINNER et al. (1965b) mit einer Diäthyl-äther-Fraktion von lyophilisiertem Schweiß erzielen. In ihr sind Aminosäuren und gepaarte Steroide nicht löslich, gut löslich hingegen Fettsäuren und Milchsäure, die nach den eigenen Versuchen die Attraktion der Stechmücken bewirkt haben dürften. Ein Äthanolauszug wirkte anlockend auf Stechmückenweibchen. Auch dieser enthält organische Säuren des Schweißes, während nur in mäßigem Umfang freie Steroide und nur in sehr geringen Anteilen Aminosäuren anzutreffen sind.

Man kann also feststellen, daß die Arbeit von SKINNER et al. (1965b), die nur über die Wirkung einzelner Fraktionen berichtet, mit den Ergebnissen der vorliegenden eigenen Untersuchung übereinstimmt. Sie widerspricht den Befunden von BROWN et al. (1961), die die Aminosäuren als Hauptlockstoffe ansehen, und den Resultaten von ROESSLER (1961), der die Steroidhormone als Faktoren der Wirtsorientierung zur Diskussion stellt.

Auch eine weitere Publikation von SKINNER et al. (1965a) steht im Einklang mit den Ergebnissen, daß organische Säuren die Wirtsfindung der Stechmücken ermöglichen. Sie trennten mit Hilfe der Dünnschichtchromatographie aus einem Gemisch von Hautlipiden, die notwendigerweise auch Schweißreste enthalten müssen, die repellenten Lipide (R_F -Wert: 0,1—1,0) von dem nichtrepellentem Material (R_F -Wert: 0,0—0,1). Als Adsorbens diente Silica-Gel G und als Laufmittel Benzol. Um die eigenen Untersuchungen auch mit dieser Aussage vergleichen zu können, wurde ein Test mit Milchsäure unter gleichen Voraussetzungen durchgeführt. Er ergab einen R_F -Wert von 0,0. Damit war erwiesen, daß in den repellenten Bereichen, die SKINNER et al. auffanden, keine Milchsäure vorhanden ist.

Neben den bisher diskutierten Stoffen könnten nur noch zwei weitere chemische Bestandteile des Schweißes (FIEDLER, 1955) wegen ihres Dampfdruckes für die Orientierung der Stechmücken wichtig sein: Trimethylamin und Phenol. Ihre Konzentrationen sind jedoch so gering, daß sie in den eigenen Versuchen nicht berücksichtigt wurden. Sie wurden außerdem von BROWN (1952) bzw. von ROESSLER (1961) getestet und als nicht anlockend beschrieben.

Die vorliegenden Versuche beweisen lediglich, daß die Stechmücken sich im Laufen, nicht im Fliegen nach einem Milchsäuregradienten orientieren können. Daß diese Säure aber auch für die Wirtsfindung tatsächlich wesentlich ist, wird durch die oben angeführten Freilandversuche bestätigt. Dieser Befund wird auch durch die Ergebnisse von ROTH (1951) unterstützt. Es kann also angenommen werden, daß sich die Moskitos bei ihrer nächtlichen Wirtssuche im Flug hauptsächlich olfaktorisch orientieren. Infolgedessen muß der These von HOWLETT (1910), REUTER (1936), VAN THIEL (1937) und CHRISTOPHERS (1960) widersprochen werden, die neben optischen Faktoren nur noch Temperatur und Luftfeuchtigkeit für eine Wirtsfindung verantwortlich machen. Offen ist noch die Frage, in welcher Entfernung die Duftstoffe noch wirken.

Dieser zweite Abschnitt der Reaktionskette (vgl. Tabelle 3) umfaßte folgende Orientierungshandlungen: Lokalisieren des Wirtes im Flug — Landen auf dem Wirt — Aufsuchen der geeigneten Stelle der Körperoberfläche zu Fuß. Noch drei weitere Stufen folgen bis zum Auf-

finden der Blutnahrung und der anschließenden Blutmahlzeit: Einstich, Speichelabgabe und Blutsaugen.

Sinnesorgane für eine Kontakt-Orientierung auf dem Wirt, die die drei letzten Reaktionen der Kette auslösen, sind auf den Labellen zu suchen (die Tarsen der Steckmücken entscheiden nach Untersuchungen von WALLIS (1954), HUDSON (1956) und BAAR-ZEEV (1960) über die Wahl des Eiablageplatzes). Die Antennen, die bei den Bienen Sensillen für die Kontakt-Orientierung besitzen (MINNICH, 1932; KUNZE, 1933; MARTIN, 1966), scheinen dagegen bei den Stechmücken keine Rezeptoren hierfür zu besitzen.

Zur systematischen Untersuchung der Gustorezeption der Stechrüsselspitze wurde eine Versuchsanordnung verwandt, mit der das gleiche Sensillenfeld gereizt wurde, das auch unter natürlichen Verhältnissen stimuliert wird. Die Untersuchungen haben ergeben, daß durch Schweiß bzw. durch bestimmte chemische Substanzen Einzelreaktionen aus der natürlichen Reaktionskette der Blutmahlzeit ausgelöst werden können.

In der genannten Reaktionskette haben die Labialpalpen die Aufgabe, eine geeignete Einstichstelle zu lokalisieren; daneben müssen sie als rezipierende Organe für den Auslöser des *Stechvorganges* angesehen werden. Für diesen Reflex können mechanische, thermische und chemische Reize in Frage kommen. Ob taktile Faktoren einen Einfluß auf den Stechvorgang ausüben, ist unbekannt. Thermische Reize führen nach den hier vorliegenden Ergebnissen nicht zum Einstechen. Dagegen konnte in den Experimenten mit folgenden organischen Säuren eine Stechreaktion ausgelöst werden: mit Buttersäure, Essigsäure, Brenztraubensäure und in geringem Umfange auch mit Propionsäure. Leider läßt sich für die reinen Substanzen Buttersäure und Essigsäure ein direkter Beweis dafür nicht führen, daß sie auch unter normalen Bedingungen im Schweiß eine wesentliche Rolle für die Stechreaktion spielen, solange ihre Konzentrationen in ihm noch nicht bestimmt sind. Der Gehalt von Brenztraubensäure im Schweiß ist bekannt; er schwankt zwischen $7,2 \cdot 10^{-4}$ und $5,5 \cdot 10^{-3}$ Vol.-% (KUNO, 1956). Da die reine Substanz Brenztraubensäure zwischen den Testverdünnungsstufen 2,3 bis $5,6 \cdot 10^{-4}$ Vol.-%, die den Konzentrationen im Schweiß entsprechen, einen Stechvorgang induziert, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Brenztraubensäure bei der Auslösung des natürlichen Stechaktes beteiligt ist. Die Tatsache, daß bei Buttersäure und Essigsäure die Schwellenwerte auf gleicher Höhe liegen wie bei Brenztraubensäure, läßt vermuten, daß auch diese Säuren als Auslöser anzusehen sind. Mit größter Wahrscheinlichkeit sind die Sensilla basiconica die hierfür entsprechenden Rezeptoren, da dieser Sensillentyp neben den Tasthaaren, die ausscheiden, bei der schrägen Auflage der Labellen auf dem Teststreifen mit der Prüflösung Kontakt hat. Die Frage, ob die Rezeptoren der Labellen jedoch auf die

Substanzen selbst, also auf ihre Moleküle, oder, da es sich um dissoziierte Substanzen handelt, auf das durch die Säuren bedingte pH-Milieu, also auf elektrische Ladungsverhältnisse in der Testlösung reagieren, ist nicht untersucht worden. Daß verschiedene Wasserstoffionenkonzentrationen von Insekten unterschieden werden können, wird durch die Arbeit von FIFE et al. (1936) an *Eutettix tenellus* belegt.

FRINGS et al. (1950; *Aedes aegypti*), HOSOI (1959; *Culex pipiens*), FEIR et al. (1961; *Culiseta inornata*) und OWEN (1963; *Aedes dorsalis* und *Culiseta inornata*) konnten mit Glukose bzw. mit Saccharose ein Saugverhalten auslösen. Als Schwelle fanden sie höhere Werte als in der vorliegenden Arbeit. In der eigenen Untersuchung wurde als Annahmeschwelle für Weibchen von *Aedes aegypti* die Konzentration $9,8 \cdot 10^{-1}$ mg/ml (= 0,005 m-Lösung) ermittelt. Der biologische Sinn dieser niederen Schwelle wird durch die Ergebnisse von LOBITZ et al. (1947) deutlich. Diese Autoren untersuchten den Glukosegehalt der beiden Körperflüssigkeiten Blut und Schweiß und fanden in Blut 0,7 bis 1,0 mg/ml und in Schweiß 0,029—0,031 mg/ml. Vergleicht man diese Befunde mit der Schwelle für die im Versuch induzierte Saugreaktion, die etwa bei 1 mg/ml liegt, so ergibt sich, daß die Glukosekonzentration des Schweißes zu gering ist, um den Saugvorgang auszulösen, während der Glukosegehalt des Blutes hierfür ausreicht. Es kann daher angenommen werden, daß Glukose der Auslöser für den Blutsaugvorgang ist. Der Hinweis von FÜLLEBORN (1932), daß Mücken, denen die Rüsselspitze entfernt wurde, zwangsläufig zu saugen beginnen, läßt vermuten, daß die Rezeptoren, die die Nahrungsaufnahme auslösen, auf den Labellen zu suchen sind. Als Sinnesorgane für die Wahrnehmung der Glukoselösung müssen die versenkten Sensilla trichodea (s. Abb. 40 bis 43) angenommen werden, da nur bei einer selektiven Reizung der beiden apikalen Paare (s. Abb. 47) die typische Saugreaktion eintritt. Die auf der Medianseite der Labialpalpen in einer Sechsergruppe angeordneten Sensillen gleichen Typs (s. Abb. 40—42) könnten analog eine Kontrollfunktion für den Inhalt des Saugrohres ausüben.

BISHOP et al. (1946) fanden, daß reine Zuckerlösungen nach dem Einsaugen zuerst in die Divertikel gelangen, während die Blutflüssigkeit sofort in den Mitteldarm geleitet wird. DAY (1954) vermutet, daß diese Trennung durch die sensorischen Papillen in der Präoralhöhle ausgelöst wird. Treffen diese Angaben zu, muß ein Bestandteil des Blutes vorhanden sein, der diese Rezeptoren spezifisch reizt und somit jene Entscheidung herbeiführt. Diesen Stoff fand Hosoi (1959) im Adenosin-5'-phosphat. Dies ist also noch ein weiteres Glied in der Kette von Vorgängen, die zur Aufnahme des Blutes in den Mitteldarm führen.

Zu Beginn und während des Verlaufes des Saugaktes gibt die Stechmücke durch den Hypopharynx Speichelsekret ab (GEIGY et al., 1955).

Die Reize, die diesen Reflex auslösen, sind noch unbekannt. Eine Speichelflußreaktion anderer Art konnte, wie die Ergebnisse der Tests mit unphysiologisch hohen Konzentrationen von Ameisensäure zeigen (s. Kap. D IV 3. b), induziert werden. Das Speichelsekret dient vielleicht in diesem Fall zunächst als Neutralisationsmedium für die kapillar zwischen die Labellen eingedrungene ätzende Säure und anschließend als Schutzfilm.

Literatur

- BAAR-ZEEV, M.: The location of hygroreceptors and moisture receptors in *Aedes aegypti* (L.). Ent. exp. appl. **3**, 251—256 (1960).
- BÄSSLER, U.: Versuche zur Orientierung der Stechmücken: Die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonschen Organs. Z. vergl. Physiol. **41**, 300—330 (1958).
- BISHOP, A., and B. M. GILCHRIST: Experiments upon the feeding of *Aedes aegypti* through animal membranes with a view to applying this method to the chemotherapy of malaria. Parasitology **37**, 85—100 (1946).
- BRETT, G. A.: On the relative attractiveness to *Aedes aegypti* on certain cloths. Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg. **32**, 113—124 (1938).
- BROWN, A. W. A.: Studies of the responses of the female *Aedes* mosquito. Part IV. Field experiments on Canadian species. Bull. ent. Res. **42**, 575—582 (1951).
- Factors in the attractiveness of bodies for mosquitoes. Trans. ninth int. Congr. Ent. **1**, 895—900 (1952).
- Factors which attract *Aedes* mosquitos to humans. Proc. tenth int. Congr. Ent. **3**, 757—763 (1958).
- , and A. G. CARMICHAEL: Lysine and alanine as mosquito attractants. J. econ. Entomol. **54**, 317—324 (1961).
- D. S. SARKARIA, and R. P. THOMPSON: Studies on the responses of the female *Aedes* mosquito. Part I. The search for attractant vapours. Bull. ent. Res. **42**, 105—114 (1951).
- BUDDENBROCK, W. v.: Vergleichende Physiologie. Band I: Sinnesphysiologie. Basel: Birkhäuser 1952.
- BURGESS, L., and A. W. A. BROWN: Studies on the responses of the female *Aedes* mosquito. Part VIII. The attractiveness of beef blood to *Aedes aegypti* (L.). Bull. ent. Res. **48**, 783—793 (1957).
- BURTON, A. C.: Application of theory of heat flow to study of energy metabolism. J. Nutr. **7**, 497—533 (1934).
- CHRISTOPHERS, Sir S. R.: *Aedes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito. Cambridge: University Press 1960.
- CRUMB, S. E.: A mosquito attractant. Science **55**, 446—447 (1922).
- DAUMER, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. Z. vergl. Physiol. **38**, 413—478 (1956).
- DAY, M. F.: The mechanism of food distribution to midgut or diverticula in the mosquito. Aust. J. biol. Sci. **7**, 515—524 (1954).
- DAYKIN, P. N., F. E. KELLOGG, and R. H. WRIGHT: Host-finding and repulsion of *Aedes aegypti*. Canad. Ent. **97**, 239—263 (1965).
- DETHIER, V. G.: The physiology of insect senses. London: Methuen & Co. 1963.
- DIMOND, J. B., A. O. LEA, W. F. HAHNERT, and D. M. DE LONG: The amino acids required for egg production in *Aedes aegypti*. Canad. Ent. **88**, 57—62 (1956).
- Documenta Geigy: Wissenschaftliche Tabellen, 6. Aufl. Basel: Geigy A.G. 1960.

- DOWNE, A. E. R.: Blood-meal sources and notes on the host preferences of some *Aedes* mosquitos (Diptera: Culicidae). *Canad. J. Zool.* **38**, 689—699 (1960).
- FEIR, D., J. I. LENGY, and W. B. OWEN: Contact chemoreception in the mosquito *Culiseta inornata* (WILLISTON); sensitivity of the tarsi and labella to sucrose and glucose. *J. Ins. Physiol.* **6**, 13—20 (1961).
- FIEDLER, H. P.: Der Schweiß (Entstehung, Zusammensetzung und Bekämpfung). Aulendorf i. W.: Editio Cantor 1955.
- FIFE, J. H., and V. L. FRAMPTON: The pH gradient extending from the phloem into the parenchyma of the sugar beet and its relation to feeding behavior of *Eutettix tenellus*. *J. ag. Res.* **53**, 581—593 (1936).
- FLASCHENTRÄGER, B., u. F. LEHNARTZ: Physiologische Chemie, Bd. II, Teil 1, Bandteil b. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957.
- FREYVOGEL, T. A.: Ein Beitrag zu den Problemen um die Blutmahlzeit von Stechmücken. *Acta trop.* (Basel) **18**, 201—251 (1961).
- FRINGS, H., and M. FRINGS: The loci of contact chemoreceptors in insects. A review with new evidence. *Amer. Midl. Naturalist* **41**, 602—658 (1949).
- , and C. L. HAMRUM: The contact chemoreceptors of adult yellow fever mosquitoes, *Aedes aegypti*. *J. N. Y. ent. Soc.* **58**, 133—142 (1950).
- FÜLLEBORN, F.: Über den Saugakt bei Stechmücken. *Arch. Schiffs- u. Tropenhyg.* **36**, 169—181 (1932).
- GEIGY, R., u. A. HERBIG: Erreger und Überträger tropischer Krankheiten. *Acta trop.* (Basel), Suppl. **6** (1955).
- GOELDI, E. A.: Os mosquitos no Para. Para: Weigandt 1905. Zit.: CHRISTOPHERS, Sir S. R. (1960), s. dort.
- GOUCK, H. K., and C. N. SMITH: The effect of age and time of day on the avidity of *Aedes aegypti*. *Florida Entomologist* **45** (1962).
- HADDOW, A. J.: The mosquito fauna and climate of native huts at Kisumu, Kenya. *Bull. ent. Res.* **33**, 91—142 (1942).
- HASSENSTEIN, B.: Ommatidienraster und afferente Bewegungsintegration (Versuche an dem Rüsselkäfer *Chlorophanus viridis*). *Z. vergl. Physiol.* **33**, 301—326 (1951).
- HAUFE, W. O.: The effects of atmospheric pressure on the flight responses of *Aedes aegypti* (L.). *Bull. ent. Res.* **45**, 507—526 (1954).
- , and L. BURGESS: Design and efficiency of mosquito traps based on visual response to patterns. *Canad. Ent.* **92**, 124—140 (1930).
- HECHT, O., and J. HERNANDEZ-CORZO: On the visual orientation of mosquitoes in their search of resting places. *Ent. exp. appl.* **6**, 63—74 (1963).
- HIER, S. W., T. CORNBLEET, and O. BERGHEIM: The amino-acids of human sweat. *J. biol. Chem.* **166**, 327—333 (1946).
- HOSKINS, W. M., and R. CRAIG: The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer. I. Theory and design of the olfactometer. *J. econ. Entom.* **27**, 1029—1036 (1934).
- HOSOI, T.: Identification of blood components which induce gorging of the mosquito. *J. Ins. Physiol.* **3**, 191—218 (1959).
- HOWLETT, F. M.: The influence of temperature upon the biting of mosquitoes. *Parasitology* **3**, 479—484 (1910).
- HUDSON, B. N. A.: The behaviour of the female mosquito in selecting water for oviposition. *J. exp. Biol.* **33**, 478—492 (1956).
- ISMAIL, I. A. H.: Sense organs in the antennae of *Anopheles maculipennis atroparvus* (v. THELÉL), and their possible function in relation to the attraction of female mosquito to man. *Acta trop.* (Basel) **19**, 1—58 (1962).
- Comparative study of sense organs in the antennae of culicine and anopheline female mosquitoes. *Acta trop.* (Basel) **21**, 155—168 (1964).

- KAWAHATA, A., and H. SAKAMOTO: Some observations on sweating of the Aino. Jap. J. Physiol. **2**, 166—169 (1951).
- KENNEDY, J. S.: The visual responses of flying mosquitoes. Proc. zool. Soc. London, Ser. A **109**, 221—242 (1939).
- KHAN, A. A., and H. I. MAIBACH: Quantitation of effect of several stimuli on landing and probing by *Aedes aegypti*. J. econ. Entomol. **59**, 902—905 (1966).
- KÜHLHORN, F.: Kohlendioxidgehalt der Luft und Verteilungsverfahren von Dipteren (Zweiflüglern) in besetzten Viehställen. Gesundheitswes. u. Desinfekt. **55**, 99—102 (1963).
- KUNO, Y.: Human perspiration. Springfield: Thomas 1956.
- KUNZE, G.: Einige Versuche über den Antennengeschmacksinn der Honigbiene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **52**, 465—512 (1933).
- LAARMAN, J. J.: The host-seeking behaviour of the malaria mosquito *Anopheles maculipennis atroparvus*. Diss. in Acta Leidensia **25**, 1—144 (1955).
- LIPSITZ, E. Y., and A. W. A. BROWN: Studies on the responses of the female *Aedes* mosquito. Part IX. The mode of attractiveness of lysine and other amino-acids. Bull. ent. Res. **54**, 675—687 (1964).
- LOBITZ, W. C., and A. E. OSTERBERG: Chemistry of palmar sweat. III. Reducing substances (glucose). Arch. Derm. Syph. (Berl.) **56**, 819—826 (1947).
- LONG, D. M. DE, R. H. DAVIDSON, R. L. PEFFLY, and C. E. VENARD: Insect behaviour: Mosquito attraction and repellency. Final summary report. Project 272. Office of the Quartermaster General, Washington 1949. Zit.: ROESSLER, H. P. (1961), s. dort.
- LUMSDEN, W. H. R.: The activity cycle of domestic *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L.) (Dipt., Culicid.) in southern province, Tanganyika. Bull. ent. Res. **48**, 769—782 (1957).
- MARCHAND, W.: First account of thermotropism in *Anopheles punctipennis*, with bionomic observations. Psyche (Stuttg.) **25**, 130—135 (1918).
- MARTIN, H.: Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld, zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. Z. vergl. Physiol. **48**, 481—533 (1964). — Beitrag zur Physiologie des topochemischen Sinnes bei der Honigbiene. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena 1965. Zool. Anz., Suppl. **29**, 380—386 (1966).
- MARTINI, E., u. E. TEUBNER: Über das Verhalten von Stechmücken, besonders von *Anopheles maculipennis* bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten. Beih. 1, Z. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. **37**, 1—80 (1933).
- MCCLELLAND, G. A. H.: Observations on the mosquito, *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L.), in east Africa. I. The biting cycle in an outdoor population at Entebbe, Uganda. Bull. ent. Res. **50**, 227—235 (1959).
- MINNICH, D. E.: An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two nymphalid butterflies. J. exp. Zool. **33**, 173—203 (1921). — The contact chemoreceptors of the honey bee, *Apis mellifera* L. J. exp. Zool. **61**, 375—393 (1932).
- MUIRHEAD-THOMSON, R. C.: Mosquito behaviour in relation to malaria transmission and control in the tropics. London: Arnold 1951. — The distribution of anopheline mosquito bites among different age groups. Brit. med. J. **1951 I**, 1114—1117.
- OWEN, W. B.: Taste organs and their role in the feeding of mosquitoes, p. 79—80. Proc. Pap. XXXI. Conf. Calif. Mosquito Control Ass., Inc. 1963.
- PARKER, A. H.: Stimuli involved in the attraction of *Aedes aegypti* L., to man. Bull. ent. Res. **39**, 387—397 (1948). — The effect of a difference in temperature and humidity on certain reactions of female *Aedes aegypti* (L.). Bull. ent. Res. **43**, 221—229 (1952).

- PETERS, W.: Die Sinnesorgane an den Labelle von *Calliphora erythrocephala* Mg. (Diptera). Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 259—320 (1963).
- PETERSON, D. G., and A. W. A. BROWN: Studies on the responses of the female *Aedes* mosquito. Part III. The response of *Aedes aegypti* (L.) to a warm body and its radiation. Bull. ent. Res. **42**, 535—541 (1951).
- PRINGLE, J. W. S.: Proprioception in insects. II. The action of the campaniform sensilla on the legs. J. exp. Biol. **15**, 114—131 (1938).
- RAHM, U.: Zum Problem der Attraktion von Stechmücken durch den Menschen. Acta trop. (Basel) **13**, 319—344 (1956).
- Zur Bedeutung des Duftes und des Schweißes bei der Attraktion von *Aedes aegypti* durch den Menschen. Acta trop. (Basel) **14**, 208—217 (1957).
- Die attraktive Wirkung der vom Menschen abgegebenen Duftstoffe auf *Aedes aegypti* (L.). Z. Tropenmed. Parasit. **9**, 146—156 (1958a).
- Die Funktion der Antennen, Palpen und Tarsen von *Aedes aegypti* (L.) beim Aufsuchen des Wirtes. Rev. suisse Zool. **65**, 779—792 (1958b).
- REEVES, W. C.: Quantitative field studies on a carbon dioxide chemotropism of mosquitoes. Amer. J. trop. Med. Hyg. **2**, 325—331 (1953).
- REUTER, J.: Oriënterend onderzoek naar de oorzaak van het gedrag van *Anopheles maculipennis* MEIGEN by de voedselkeuze. Acad. Proefschr. Leiden, 1936, 118 p.
- ROESSLER, H. P.: Versuche zur geruchlichen Anlockung weiblicher Stechmücken (*Aedes aegypti* L., Culicidae). Z. vergl. Physiol. **44**, 184—231 (1961).
- ROTH, L. M.: Loci of sensory end-organs used by mosquitoes (*Aedes aegypti* L. and *Anopheles quadrimaculatus* SAX) in receiving host stimuli. Ann. entomol. Soc. Amer. **44**, 59—74 (1951).
- ROTHMANN, S.: Physiology and biochemistry of the skin. Chicago: University Press 1954.
- RUDOLFS, W.: Chemotropism of mosquitoes. Bull. N. J. agric. expt. Sta. No 367, 1—23 (1922).
- SCHAERFFENBERG, R.: Wie finden die Stechmücken ihren Wirt? Naturwissenschaften **49**, 386—388 (1962).
- , u. E. KUPKA: Untersuchungen über die geruchliche Orientierung blutsaugender Insekten. I. Über die Wirkung eines Blutduftes auf *Stomoxys* und *Culex*. Öst. zool. Z. **3**, 410—424 (1951).
- — Der attraktive Faktor des Blutes für blutsaugende Insekten. Naturwissenschaften **46**, 457—458 (1959).
- SCHIEMENZ, H.: Vergleichende funktionell-anatomische Untersuchungen der Kopfmuskulatur von *Theobaldia* und *Eristalis* (Dipt. Culicid. und Syrphid.). Dtsch. entomol. Z., N.F. **4**, 268—331 (1957).
- SCHNEIDER, D., u. K. E. KAISLING: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. II. Sensillen, cuticulare Bildungen und innerer Bau. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **76**, 223—250 (1957).
- SCHNEIDER, P.: Vergleichende Untersuchungen zur Steuerung der Flugeschwindigkeit bei *Calliphora vicina* ROB.-DESVOIDY (Diptera). Z. wiss. Zool. **173**, 114—173 (1965).
- SEATON, D. R., and W. H. R. LUMSDEN: Observations on the effects of age, fertilization and light on biting by *Aedes aegypti* (L.) in a controlled microclimate. Ann. trop. Med. Parasit. **35**, 23—36 (1941).
- SINGH, K. R. P., and A. W. A. BROWN: Nutritional requirements of *Aedes aegypti* L. J. ins. Physiol. **1**, 199—220 (1957).
- SKINNER, W. A., H. TONG, H. MAIBACH, A. A. KHAN, and T. PEARSON: Repellency of skin-surface lipids of humans to mosquitoes. Science **149**, 305—306 (1965a).

- SKINNER, W. A., H. TONG, T. PEARSON, W. STRAUSS, and H. MAIBACH: Human sweat components attractive to mosquitoes. *Nature (Lond.)* **207**, 661—662 (1965b).
- STEINER, G.: Über die Geruchs-Fernorientierung von *Drosophila melanogaster* in „ruhender“ Luft. *Naturwissenschaften* **41**, 287 (1954).
- STEWART, C. C., and C. E. ATWOOD: The sensory organs of the mosquito antenna. *Canad. J. Zool.* **41**, 577—594 (1963).
- STRAUSS, W. G., H. I. MAIBACH, A. A. KHAN, and T. R. PEARSON: Observations of biting behavior of *Aedes aegypti* (L.). *Mosquito News* **25**, 272—276 (1965).
- THIEL, P. H. VAN: Onderzoekingen omtrent het gedrag van *Anopheles ten opzichte van mensch en dier mede in verband met de rassenstudie bij *Anopheles maculipennis*. *Geneesk. T. Ned.-Ind.* **75**, 2101—2118 (1935).*
- Quelles sont les excitations incitant l'*Anopheles maculipennis atroparvus* à visiter et à piquer l'homme ou le bétail? *Bull. Soc. Path. exot.* **30**, 193—203 (1937).
- L'attraction exercée sur *Anopheles maculipennis atroparvus* par l'acide carbonique dans l'appareil de choix. II. *Acta trop. (Basel)* **4**, 1—9 (1947).
- THURMON, F. M., and B. OTTENSTEIN: Studies on the chemistry of human perspiration with special reference to its lactic acid content. *J. invest. Derm.* **18**, 333—339 (1952).
- TISCHNER, H.: Über den Gehörsinn von Stechmücken. *Acustica* **3**, 335—343 (1953).
- WALLIS, R. C.: A study of oviposition activity of mosquitoes. *Amer. J. Hyg.* **60**, 135—168 (1954).
- WAY, S. C., and A. MEMMESHEIMER: The sudoriparous glands. III. Sweat. *Arch. Derm. Syph. (Chic.)* **41**, 1086—1107 (1940).
- WIETTING, J. O. G., and W. M. HOSKINS: The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer. II. Responses of the housefly to ammonia, carbon dioxide and ethylalcohol. *J. econ. Ent.* **32**, 24—29 (1939).
- WILLIS, E. R.: The olfactory responses of female mosquitoes. *J. econ. Ent.* **40**, 769—778 (1947).
- , and L. M. ROTH: Reactions of *Aedes aegypti* (L.) to carbon dioxide. *J. exp. Zool.* **121**, 149—179 (1952).
- WINSTON, P. W., and D. H. BATES: Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology* **41**, 232—237 (1960).
- WRIGHT, R. H.: The olfactory guidance of flying insects. *Canad. Ent.* **90**, 81—89 (1958).
- An insect olfactometer. *Canad. Ent.* **98**, 282—285 (1966).

Dr. WERNER MÜLLER

Physiologisch-Chemisches Institut der Universität
6500 Mainz a. Rh., Saarstraße 21