

Untersuchungen über die Bedeutung der Sinnesorgane am Rüssel der Stubenfliege, *Musca domestica* L.

Autor(en): **Wiesmann, R.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **36 (1963-1964)**

Heft 4

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-401457>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Untersuchungen über die Bedeutung der Sinnesorgane am Rüssel der Stubenfliege, *Musca domestica* L.

von

R. WIESMANN

Wissenschaftliche Laboratorien der J. R. Geigy AG.
B a s e l

Einleitung und Problemstellung

Es ist schon lange bekannt, dass die Labellen des Saugrüssels der Musciden eine ganze Anzahl von Sinnesorganen tragen, die allgemein als Geschmacks- z. T. auch als Tastsinnesorgane angesprochen werden. Die Morphologie dieser Sinnesorgankomplexe wurde bei *Musca* von KRAEPELIN (11) und HEWITT (9), bei *Calliphora* von LOWNE (14), GRAHAM-SMITH (6, 7) und neuerdings sehr eingehend von PETERS (16, 17), sowie von HERTWECK (8) bei *Drosophila* beschrieben.

Der experimentelle Beweis, dass die Sinnesorgane der Labellen Chemorezeptoren darstellen, wurde erst von DETHIER (3) geführt und durch HODGSON und ROEDER (10) durch elektrophysiologische Untersuchungen an diesen Sinnesorganen untermauert.

Neben diesen aussen auf der Rüsselscheibe sitzenden Sinnesorgane findet man bei den Musciden, bereits 1881 von KÜNCKEL und GAZAGNAIRE (12) festgestellt, im labialen Saugrohr (gebildet durch Labrum und Hypopharynx) und im Pharynx (gebildet vom Fulcrum) z. T. eigenartige Sinnesorgane, deren Funktion unbekannt oder strittig ist.

Im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme der Stubenfliege wurde nun festzustellen versucht, welche Bedeutung die Sinnesorgane an den Labellen und die Sinnesorgankomplexe im Labium-Pharynx für die An- und Aufnahme von Flüssigkeiten verschiedener Art, sowie zur Verteilung derselben im Darmtrakt haben, Fragen, die bis anhin für *Musca* wenigstens, experimentell nicht studiert worden waren.

Die Aufnahme von Wasser und Zuckerwasser in das Darmsystem von *Musca*

Die Nahrung der Stubenfliege besteht aus Zucker, Proteinen und Wasser (GLASER, 5, WIESMANN, 20). Da die Fliege durchgehends flüssige Exkreme abgibt, pro Tag bis zu 20 (HEWITT, 9) und dazu

frei im Raume fliegende Fliegen in trockener Luft im Hause innert 6-8 Stunden durch Wasserabgabe bis zu 30 % ihres Körpergewichtes verlieren (WIESMANN, 21), ist der Wasserverlust ein sehr grosser. Dies bedingt, dass von der Fliege sehr oft Flüssigkeit getrunken werden muss, sei es irgendwelche flüssige Nahrung, sei es aber auch reines Wasser. *Musca* trinkt aber nicht nur in den Zuchten, sondern auch in den Häusern und Ställen sehr häufig Wasser. Werden Fliegen aus den Zuchten entnommen, wo ihnen ad libitum Wasser und Zucker zur Verfügung steht, dann beginnen sie, im Labor ohne jegliche Flüssigkeit gehalten, erst nach 14-16 Stunden so durstig zu werden, dass sie auf einmal in grossen Mengen Wasser trinken. Vor dieser Zeit wird von den Fliegen meist vom Wasser nur kurz aber sehr häufig genippt. Die Stubenfliege muss oft trinken oder sie stirbt (WEST, 18).

Der Kropf der Musciden wird allgemein als potentiellreservoir aufgefasst. Ob nun reines Wasser auch in den Kropf gelangt, kann aus der entsprechenden Literatur nicht ersehen werden. Diese Frage wurde im Zusammenhang mit der Funktion der Sinnesorgane auch geprüft.

Fraktionierte Fütterung von Wasser und Zuckerwasser

An je 20 weibliche Fliegen, die 40-48 Stunden ohne Wasser und Zucker, also sehr durstig und hungrig waren, wurde reines Wasser und 20 %iges Zuckerwasser, beide mit Eosin angefärbt, in verschiedenen Mengen mit einer Mikropipette verfüttert. Die Fliegen wurden hierauf sofort seziiert und es wurde festgestellt, in welchen Teilen des Darmtraktes die aufgenommene Flüssigkeit sich befand. Die Ergebnisse der Untersuchungen lauteten folgendermassen (siehe auch Abbildung 1):

Reines Wasser :

1. 0,5 mm³ verfüttert : Wasser befindet sich ausschliesslich im Mitteldarm, der Kropf ist leer.
2. 1 mm³ verfüttert : Bei 19 Fliegen ist nur der Mitteldarm gefüllt, bei einer ist ausserdem im Kropf eine kleine Spur von rotem Wasser zu finden. — Mitteldarm z. T. stark aufgetrieben.
3. Die Fliegen trinken bis satt (3-5 mm³) : Bei 17 Fliegen ist nur der Mitteldarm gefüllt, dieser aber sehr stark blasig aufgetrieben. Bei drei Fliegen ist der Kropf maximal $\frac{1}{4}$ mit rotem Wasser gefüllt.

20 %iges Zuckerwasser :

1. 0,5 mm³ verfüttert : Kropf halb gefüllt, Mitteldarm leer.
2. 1 mm³ verfüttert : Kropf $\frac{3}{4}$ gefüllt, Mitteldarm leer.

3. Die Fliegen trinken

bis satt ($5-7 \text{ mm}^3$): Kropf maximal gefüllt. Bei 3 Fliegen findet man Spuren bis $\frac{1}{8}$ Füllung des Mitteldarms, bei den übrigen Fliegen ist der Mitteldarm leer.

Aus dieser Versuchsreihe, die mit gleichem Ergebnis dreimal wiederholt wurde, geht hervor, dass das Wasser ausschliesslich in den Mitteldarm gelangt und wenn auf einmal in grossen Quantitäten Wasser getrunken wird, der vordere Mitteldarm (nach dem Chylusdarm) dann direkt blasig aufgetrieben wird (siehe Abb. 1). In diesem Falle gelangt dann hie und da auch etwas Wasser in den Kropf.

Die natürliche Verteilung der Nahrung in den Mitteldarm resp. den Kropf kann am besten erfasst werden, wenn einerseits nicht im Übermass gefüttert und andererseits sofort nach erfolgter Fütterung seziiert wird, denn später verwischen sich die Verteilungsverhältnisse ziemlich rasch, weil dann namentlich Zuckerwasser in den Mitteldarm gelangt.

Wasser wird demnach nicht im Kropf gespeichert, was auch physiologisch gut zu verstehen ist. Ein gefüllter Kropf ist für eine weitere Aufnahme von Nahrung praktisch blockiert. Es ist daher im Interesse der Fliege, dass sie den Kropf für eigentliche Nahrung reserviert und nicht mit Wasser füllt.

Das Wasser diffundiert bei den Hungerfliegen aus dem Mitteldarm sehr rasch in die Leibeshöhle, wodurch die sehr stark eingeeengte resp. wasserarme Haemolymphe wieder mit Wasser angereichert wird. Hungerfliegen weisen im Abdomen grosse, durch die Luftsäcke ausgefüllte Hohlräume auf, da durch den mit dem Hunger zusammenhängenden grossen Wasserverlust einerseits ein Grossteil des Blutwassers verschwunden und andererseits auch das Darmsystem auf ein minimales Volumen eingeeengt ist. — Dass das aufgenommene Wasser zum grössten Teil an das Blut abgegeben wird, kann man durch Verfütterung

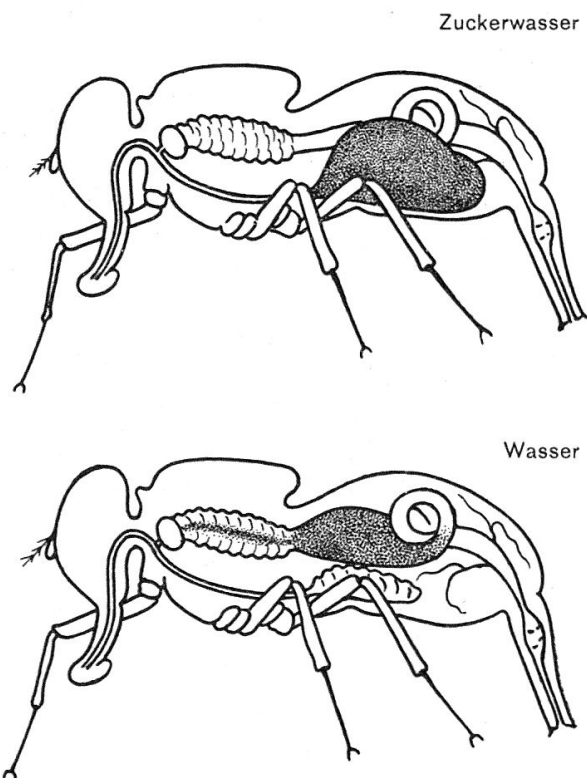


Abb. 1. — Schematische Darstellung der Aufnahme von Wasser und 20 %igem Zuckerwasser durch Hungerfliegen. Zuckerwasser gelangt in den Kropf, Wasser in den Mitteldarm.

von Eosin-Wasser leicht nachweisen. Sehr rasch nach der Wasseraufnahme findet man in der Haemolymph, die man z. B. aus einer Beinwunde mit einem Filterpapierstreifen entnimmt, mit der Zeit immer stärker werdende Eosinspuren. Verfüttert man eine wässrige Lösung eines hochmolekularen Farbstoffes, z. B. Kongorot, Trypanblau etc. dann bleibt das Blut farblos, dafür aber wird die Farbe im Mitteldarm stark eingedickt, ein weiteres Zeichen der Wasserabgabe.

Die 20 %ige Saccharoselösung als Nahrung verfüttert, wird im Gegensatz zum Wasser im Kropf gespeichert und erst bei völligem Füllen des Kropfes z. T. auch etwas in den Mitteldarm abgegeben. Letzteres stimmt aber nur bei sehr stark hungrigen Fliegen. Weniger hungrige Fliegen dagegen füllen immer nur den Kropf bis zur maximalen Füllkapazität und sie verweigern dann die weitere Zuckerwasseraufnahme.

Hungrige Fliegen geben sehr rasch kurz nach der Füllung des Kropfes Zuckerwasser aus dem Kropfe in den Mitteldarm ab, stillen also in erster Linie ihren Hunger. Nach 20 Min. kann man bei solchen Fliegen durch das dem Zuckerwasser beigesetzte Eosin rotgefärbte Exkremeate finden. Die Blutflüssigkeit nimmt aber bei Zuckerwasserfütterung nur sehr langsam zu im Gegensatz zur Fütterung mit Wasser.

Zucker findet man auch regelmässig im Kropfe der Freilandfliegen, z. T. in respektablen Mengen (vergl. WIESMANN, 20). Von hier kann er dann successive in den Mitteldarm zur Weiterverdauung und Resorption abgegeben werden. Zucker ist bekanntlich für den Betriebsstoffwechsel der Fliege ein sehr wichtiger Nährstoff (WIESMANN, 20).

Zusammenfassend stellen wir fest, dass die Aufnahme von Wasser und Zuckerwasser in zwei verschiedene Teile des Darmsystems der Stubenfliege erfolgt. Das Wasser geht ausschliesslich durch Öffnen des Proventrikels in den Mitteldarm, der bei stark hungrigen Fliegen z. T. direkt blasig aufgetrieben wird, während das 20 %ige Zuckerwasser, wie auch Vollmilch zur Lagerung in den Kropf gelangen.

Es wird also von der Fliege deutlich unterschieden, wohin diese physiologisch verschieden bedeutsamen Flüssigkeiten ins Darmsystem gelangen sollen.

Auch bei andern Dipteren, besonders bei Blutsaugern, wird Zuckerwasser ausschliesslich in den Kropf abgeführt. Dies stellen fest CRAGG (2), für Tabaniden, BUETTIKER (1) für verschiedene Stechmücken, und LOTMAR (13) für *Stomoxys calcitrans*. Wie bei *Musca* wird dann aus dem Kropf das Zuckerwasser allmählich, je nach Bedarf in den verdauenden Mitteldarm abgeleitet, wo es völlig abgebaut und resorbiert wird. Nach LOTMAR (13) leitet *Stomoxys* das aufgenommene Blut restlos in den Mitteldarm ab, der dann gewaltig blasig aufgetrieben wird. Blut wird nie im Kropf gefunden.

Stubenfliegen, deren Kropf prall mit Zuckerwasser gefüllt ist, sind vollauf gesättigt und sie beachten dann andere Nahrung nicht. Sie sind nun sehr flugunlustig und beginnen dann sehr bald mit Vomi-

tieren und Wiederaufsaugen der auf die Rüsselscheibe erbrochenen, durchspeichelten Nahrung. — Bei *Stomoxys* dagegen erzeugt nach LOTMAR (13) der mit Zuckerwasser gefüllte Kropf nicht das Gefühl von Sättigung, denn sobald den Fliegen Blut zur Verfügung gestellt wird, stürzen sie sich darauf und saugen ihr Darmreservoir voll.

Fütterung mit verschieden konzentriertem Zuckerwasser

Es war von Interesse zu wissen, von welcher Zuckerkonzentration an die Lösung in den Kropf gelangt. Zu diesem Zweck verfütterte man mit der Mikropipette an je 50 weibliche Fliegen je 2 mm³ Wasser, sowie 1, 2, 3, 5 und 10 %ige mit Eosin angefärbte Saccharoselösungen, seziierte die Fliegen sofort und stellte die Verteilung der Flüssigkeiten im Darm-system fest. Die Ergebnisse sind in der Kurventabelle Abb. 2 wiedergegeben.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass das Wasser von den Hungerfliegen, wie erwartet ausschliesslich in den Mitteldarm abgeführt wird, der Kropf aber leer bleibt. Dasselbe gilt vom 1 %igen Zuckerwasser. In 80–90 % der Fälle erscheint der vordere Teil des Mitteldarms, hinter dem Chylusdarm, direkt blasig aufgetrieben. Diese Erscheinung war besonders auffallend beim 1 %igen Zuckerwasser.

Beim 2 und 3 %igen Zuckerwasser finden wir Fliegen, die ausschliesslich den Kropf oder Mitteldarm auffüllten, die Flüssigkeit entweder als Wasser oder Zuckerwasser einstufen. Daneben sind aber auch Fliegen vorhanden (28 %), bei denen Mitteldarm und Kropf Zuckerwasser enthielten. Bei diesen Tieren war der Entscheid unsicher. Beim 5 und 10 %igen Zuckerwasser wurde nur der Kropf prall gefüllt, der Mitteldarm blieb bis auf ganz wenige Ausnahmen leer. Hier ist die Entscheidung der Einlagerung wieder klar. Bei Verfütterung von Milch, die verschieden verdünnt wurde, verhalten sich die Fliegen ähnlich. Daraus erfolgt mit aller Deutlichkeit, dass *Musca* in der Lage ist, einerseits stark und schwach angesüsstes Wasser

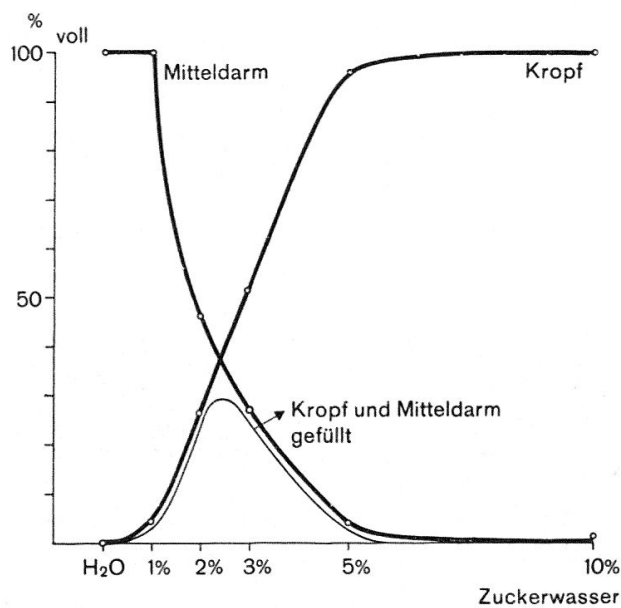


Abb. 2. — Die Aufnahme von Wasser und 1–10 %igem Zuckerwasser in das Darmssystem von Hungerfliegen.

zu unterscheiden und andererseits Wasser und Zuckerwasser ihrem physiologischen Werte entsprechend im Darmsystem zu verteilen.

Es stellte sich nun weiter die Frage durch welche Mechanismen oder Reize diese Entscheidung gefällt wird, oder mit anderen Worten, wer die Weiche stellt, damit entweder nur der Kropf oder der Mitteldarm mit der aufgenommenen Flüssigkeit gefüllt, das Schliessen und Oeffnen des Proventrikels besorgt wird.

Es war anzunehmen, dass die Sinnesorgane des Fliegenrüssels für diese Entscheidung verantwortlich gemacht werden müssen. Eine genaue Untersuchung dieser Sinnesorgane drängte sich daher auf. Weiter konnte erhofft werden, durch eine Prüfung der Nahrungsaufnahme und -verteilung im Darmsystem nach Ausschaltung der verschiedenen Sinnesorgankomplexe am Fliegenrüssel Genaueres über die Allgemeinfunktion der Sinnesorgane zu erfahren.

Die Sinnesorgane des Rüssels von *Musca*

Wie bereits in der Einleitung festgestellt wurde, weist der Rüssel von *Musca*, wie auch bei anderen Musciden, sowohl an den Labellen, als auch im labellaren Saugrohr und im Pharynx Sinnesorgane auf.

Sinnesorgane der Labellen

Das Lumen der Labellen, das ein sehr dehnbares Haemocoel darstellt, ist median erfüllt von der Rüsselspeicheldrüse (s. Abb. 5) und lateral von zahlreichen grossen und kleineren Sinnesorganzellkörpern und von ihren abgehenden Nervensträngen, sowie vom kräftigen Ende des Labialnervs, der je einen Ast in die Labellen entsendet.

Die Labellen selbst sind Träger zahlreicher Sinnesorgane, von denen drei Typen unterschieden werden können:

- a) kleine Tastaare, *Sensilla trichodea*,
- b) lange Sinnesborsten, *Sensilla chartica* = Marginalborsten (GRAHAM-SMITH, (6)),
- c) Sinnesstiftchen, *Sensilla basiconica* = Interpseudotrachealorgane (GRAHAM-SMITH, (6)).

Die *kleinen Tastaare* treten in der Hauptsache am proximalen Rande des Labellenkissens auf. Es sind zarte, hohle Härchen, die in einem Ringwulste stehen. Ihre Sinneskörper sind spindelförmig, bipolar und einzellig.

Die *langen Sinnesborsten* oder *Marginalborsten* (siehe Abb. 3), die in der Zahl von 110–120 auf der Rückenseite, dem Dache der Labellen stehen, sind sehr flexibel und in den Borstenring durch eine feine Membran eingelassen. Sie weisen einen randständigen Porenkanal auf, in den der Terminalstrang der Sinneszelle weit hineinragt.

Die zugehörigen Sinneszellkörper sind auffallend gross, birnenförmig. Sie sitzen mit einem breiten, fädigen, zellfreien, vielfach vacuoligen

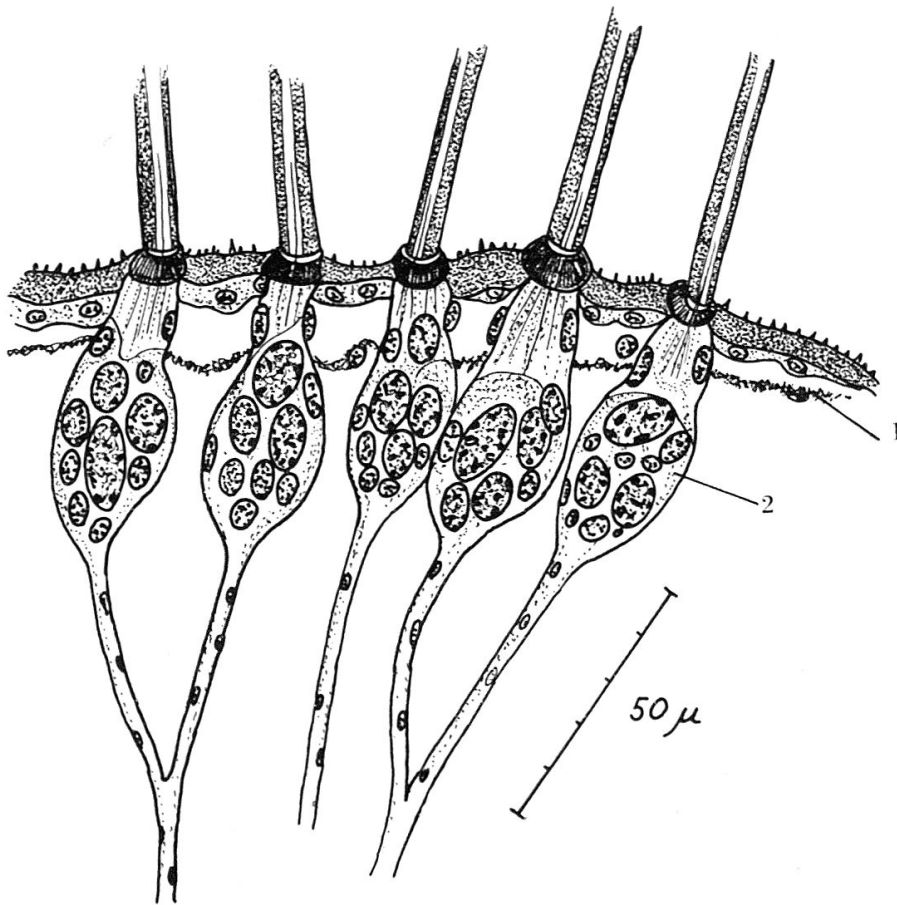


Abb. 3. — Die Marginalborsten der Labellen. — 1. Pigmentmembran.
— 2. Marginalborsten-Sinneszelle.

Fortsatz am Ring der Sinnesborste auf. Der Sinneskörper ist vielzellig, mit 3, 4 oder 5 grossen und 8–9 kleinen Zellen (Neurilemmzellen) ausgestattet, inkl. je einer trichogenen und tormogenen Zelle. Die grossen Zellen weisen wenige randständige Chromatinbrocken auf. PETERS (17) stellte bei *Calliphora* ebenfalls fest, dass 3, 4 oder 5 Sinneszellen im Sinneskörper vorhanden sind, und er spricht direkt von verschiedenen Typen von Marginalborsten. DETHIER (3) und neuerdings auch PETERS (16, 17) haben die Strukturverhältnisse der Marginalborsten bei *Phormia regina* resp. *Calliphora erythrocephala* eingehend untersucht, worauf hier verwiesen sei. Diese Strukturen scheinen bei allen Dipteren ähnlich oder z. T. sogar gleich zu sein.

Wegen der relativen Grösse und Zahl der Sinneskörper stehen dieselben ziemlich dicht beisammen und sie ragen frei in das Haemocoel der Labellen hinein.

Der Sinneskörper der Marginalborsten erinnert strukturell stark an die Kontaktchenorezeptoren in den Tarsen der Stubenfliege, nur ist er mindestens doppelt so gross wie derjenige der Tarsen. Die proximalen Fortsätze der Sinneszellkörper sind alle sehr lang und mit einzelnen

Hüllzellen ausgestattet. Die Stränge vereinigen sich im paarigen Ende des Labialnervs, der ins Unterschlundganglion mündet.

PETERS (17) gelang es bei *Calliphora* nachzuweisen, dass diese Fortsätze der Sinneszellen mit mehreren, in den Labellen liegenden multipolaren Nervenzellen in Verbindung stehen, die als Schaltzellen die aus dem Sinnesorgan kommenden Informationen an das Gehirn weiterleiten. Mit der Methylblau-Vitalfärbung konnten bei *Musca* ebenfalls solche multipolare Nervenzellen gefunden werden, sodass die Befunde von PETERS auch für andere Musciden zutreffen. Sie sind aber bei *Musca* wegen des Pigments, das auf dem Dache der Labellen

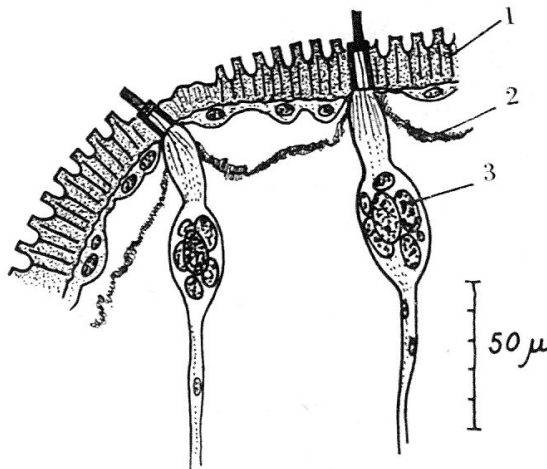


Abb. 4. — Die Interpseudotracheealorgane der Labellen. — 1. Pseudotracheen. — 2. Pigmentmembran. — 3. Interpseudotracheealorgan.

vorhanden ist, und das die Marginalzellen einhüllt, bei der Vitalfärbung nicht leicht zu finden.

Die Sinnesstiftchen oder Interpseudotracheeal-Organen (s. Abb. 4), 64–66 pro Labelle, liegen auf der die Pseudotracheen tragenden Oberfläche der Labellen ziemlich unregelmässig zerstreut zwischen den Pseudotracheen, meistens denselben angenähert und sie etwas überragend. Regelmässig treten sie am lateralen Ende der Pseudotracheen einzeln auf, während der übrige Zwischenraum zwischen den Pseudotracheen 0–3 solcher Stiftchen aufweist. Auf der Trennungshaut der beiden Labellen, an ihrer

ventralen Spitze, befindet sich ein etwas grösseres Paar solcher Sinnesstiftchen.

Bei diesen Sinnesstiftchen handelt es sich um sehr feine, röhrenförmige Gebilde, die gelenkig auf einem runden Chitinhöcker stehen. Ihre Sinneskörper sind schlanker und mit weniger Zellen ausgestattet als dieselben der Marginalborsten. Auch sie stehen durch lange Nervensfortsätze mit dem Labialnerv in Verbindung. In diese Fortsätze sind ebenfalls z. T. grosse multipolare Nervenzellen eingeschaltet, wie dies PETERS (17) bereits bei *Calliphora* feststellte.

Sinnesorgane im Pharynx und im Labrum des Fliegenrüssels.

Bereits auf guten Kalilaugepräparaten kann man feststellen, dass auf dem Boden des Pharynx und im Saugrohr des Labrum paarig angelegte Chitinaussparungen vorhanden sind, die bei näherer Untersuchung, namentlich bei der Durchsicht von guten Schnitten, als Sinnesorgane sich entpuppen (s. Abb. 5).

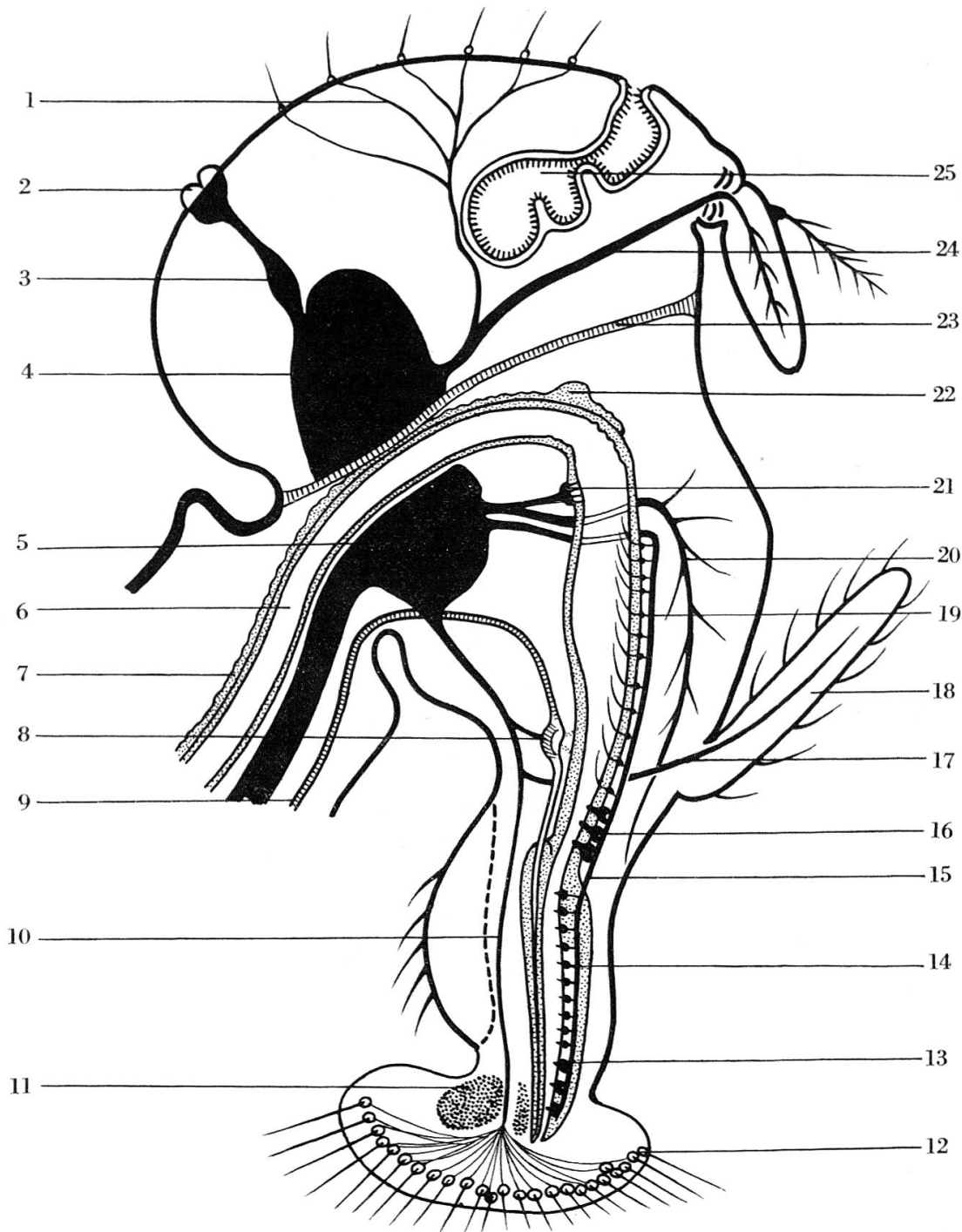


Abb. 5. — Schematischer Längsschnitt durch den Kopf und den ausgestülpten Rüssel zur Demonstration der Lage der Sinnesorgane im Pharynx und Labrum.

1. Nervus tegumentalis; 2. Ocellen; 3. Ocellennerv; 4. Oberschlundganglion; 5. Unterschlundganglion; 6. Oesophagus; 7. Nervus stomatogastricus; 8. Speichel-
 presse; 9. grosse Speicheldrüse; 10. Labialnerv; 11. Rüsselspeicheldrüse; 12. Sinnes-
 organe der Labellen, Marginalborsten; 13. grosse Sinnesorgane des Labrum untere
 Fulcralorgane; 14. Sinneshaare des Labrum; 15. Accessorischer Pharyngealnerv; 16.
 untere Fulcralorgane; 17. Nerv der Maxillarpalpen; 18. Maxillarpalpen; 19. Reusen-
 haare; 20. Pharyngealnerv; 21. Oberes Fulcralorgan; 22. Ganglion frontale
 23. Muskelstrang; 24. Antennennerv; 25. Stirnblase.

Sinnesorgane des Pharynx

Am Übergang des Ösophagus in den Pharynx liegt auf dessen ventraler Wand ein paariges, kräftiges Sinnesorgan, das *Fulcralorgan* (nach HERTWECK 8), bestehend aus einer runden Porenplatte und einem grossen vielkernigen Sinneskörper, der auf breiter Basis der Porenplatte aufsitzt und der mit einem langen Nervenstrange mit dem aus dem Unterschlundganglion kommenden Pharyngealnerv in Verbindung steht (Abb. 6). Die Porenplatten dieser Sinnesorgane weisen in das Lumen des Pharynx. Diese Porenplatte ist von 5 Kanälchen durchzogen, die gegen den Innenraum des Pharynx durch sehr feine Chitinhäutchen verschlossen sind. In diese Kanälchen entsendet das Sinnesorgan sehr feine Sinnesstiftchen.

Weiter distal folgen auf der dorsalen Wand des Pharynx, der Decke desselben, in mehr oder weniger regelmässigen Abständen 10–12 paarige, kleinere Sinnesorgane, die aus einem Sinneshaar und einem mehrzelligen bipolaren Sinneskörper bestehen. Die sehr feinen und langen Sinneshaare ragen in das Lumen des Pharynx, und zwar so, dass sie mit ihrer Spitze gegen den Oesophagus hin gerichtet sind. Diese Sinnesorgane werden von FREY (4) und HERTWECK (8) als Reusenhaare bezeichnet (Abb. 7).

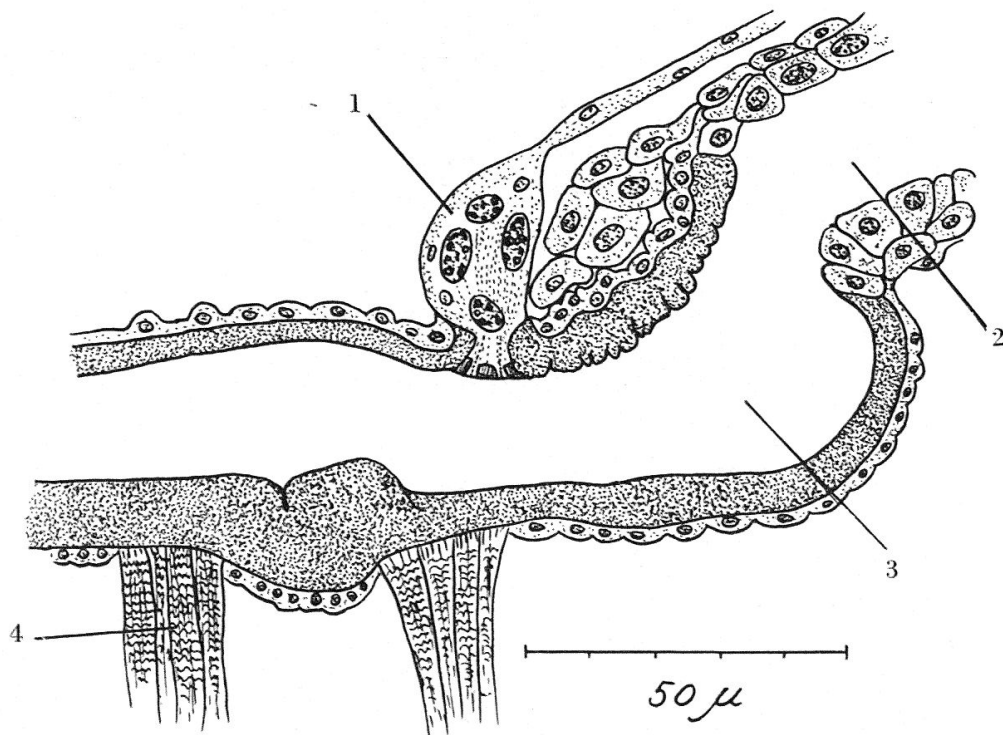
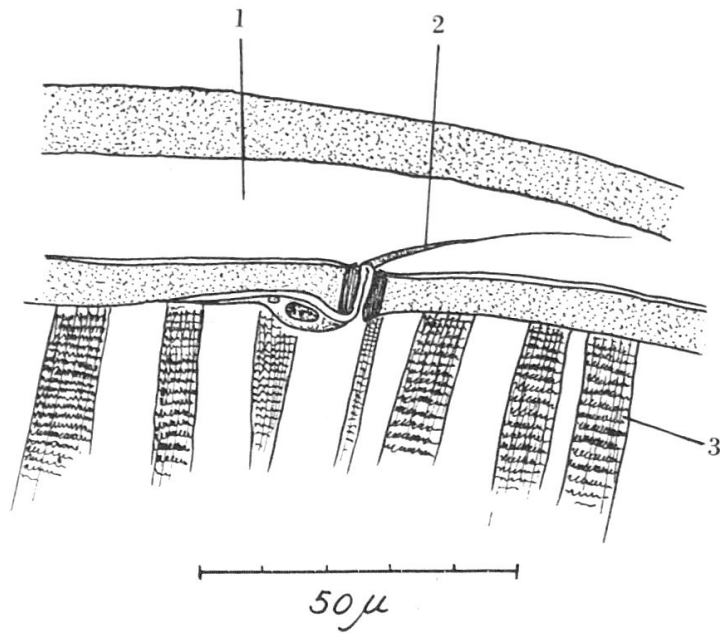


Abb. 6. — Längsschnitt durch das obere Fulcralorgan des Pharynx. — 1. Fulcralorgan; 2. Oesophagus; 3. Pharynx; 4. Muskeln der Pharynxpumpe.

Abb. 7. — Reusenhaare im Pharynx, Längsschnitt. — 1. Pharynx; 2. Reusenhaar; 3. Muskeln der Pharynxpumpe.



Unten, etwas über dem Pharyngealskleriten, finden sich drei paarige, grosse Sinnesorgane, gleich geformt wie dasjenige am Anfang des Pharynx. Ich möchte sie *untere Fulcralorgane* nennen (Abb.8). Die Reusenhaare und die unteren Fulcralorgane werden vom accessorischen Pharyngealnerven innerviert.

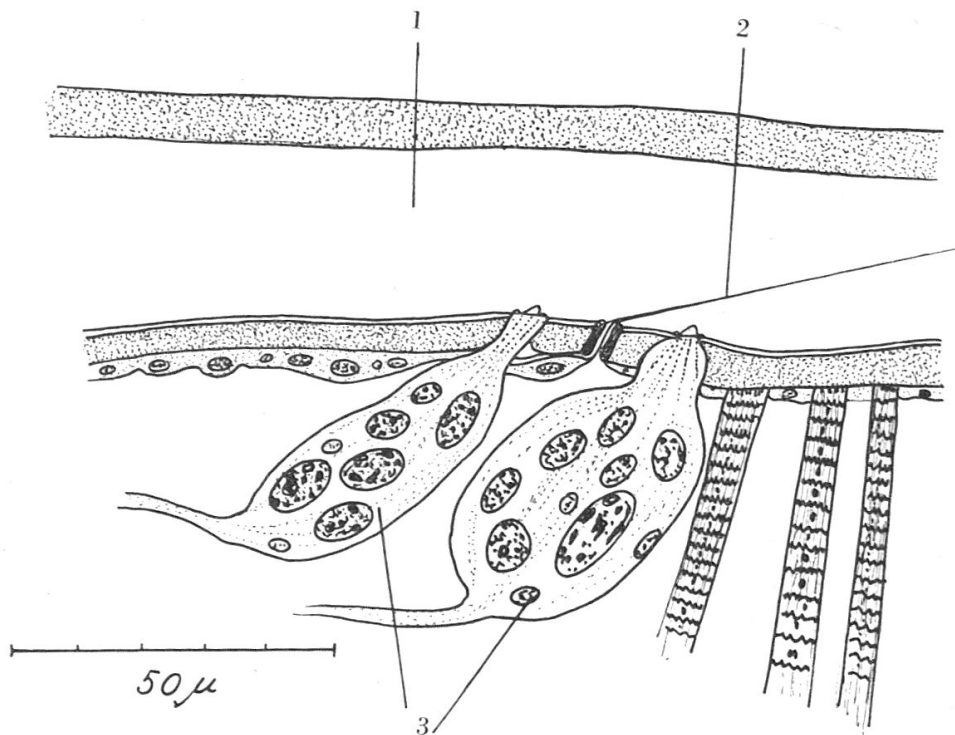


Abb. 8 a. — Untere Fulcralorgane im Pharynx, Längsschnitt. — 1. Pharynx
2. Reusenhaar; 3. die beiden untersten Fulcralorgane.

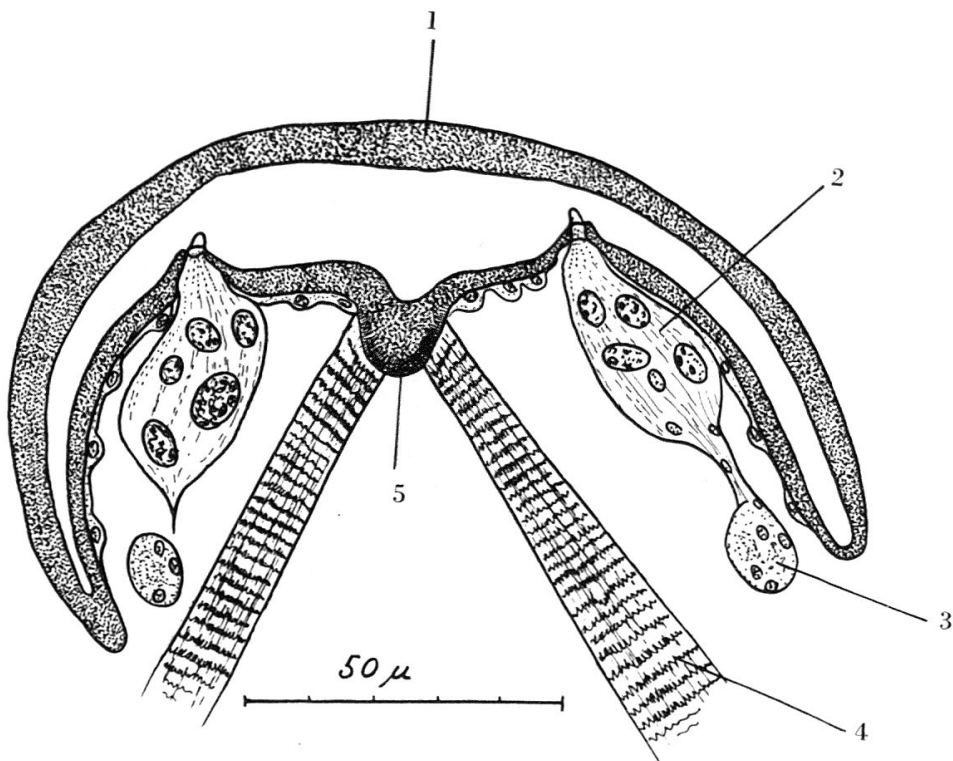


Abb. 8 b. — Untere Fulcralorgane im Querschnitt. — 1. Decke des Pharynx; 2. zweitunterstes Fulcralorgan; 3. accessorischer Pharyngealnerv; 4. Muskeln der Pharynxpumpe; 5. Boden des Pharynx.

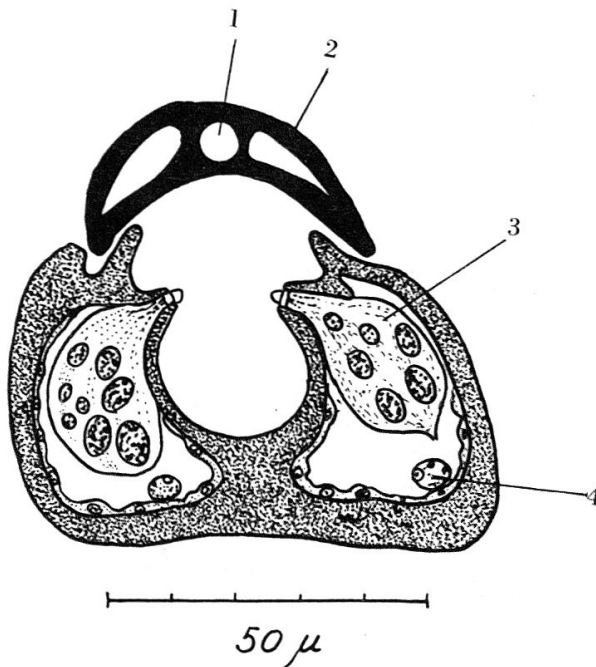


Abb. 9. — Grosses Sinnesorgan des Labrum. — 1. Speichelgang; 2. Hypopharynx; 3. Sinnesorgane im untern Teile des Labrum; 4. accessorischer Pharyngealnerv.

Demnach besitzt der Pharynx 4 Paar Fulcralorgane und 10–12 Reusenhaarorgane oder total 28–32 Sinnesorgane, von denen das obere Fulcralorgan wegen seiner besonderen Innervierung wahrscheinlich eine Sonderstellung einnimmt.

Sinnesorgane des Labrum

Das Labrum trägt an seinem innern Rande und auf der unteren Wand, die das Dach des Saugrohres bildet, 15–17 paarige, Sinneshaare darstellende Sinnesorgane, deren Sinneszellkörper im Innern des Labrum liegen und deren Sinneshaare in das Lumen des Saugrohres weisen.

Im Ganzen sind sie gleich gestaltet wie die Reusenhaare im Pharynx, nur sind die Sinneshaare kürzer und stehen senkrecht auf dem Pharynxchitin.

Etwas über der Spitze des Labrums befinden sich 3 paarige, grosse Sinnesorgane, von denen das mehr proximal gelegene gleich gestaltet ist wie die Fulcralorgane im Pharynx, (s. Abb. 9) während das andere eine walzenförmige Kuppe aufweist. Die Sinneskörper sind ebenfalls vielzellig, wobei 2-3 grosse chromatinarme Kerne besonders auffallen. Im Hohlraum des Labrum befindet sich eine gangliöse Anschwellung des accessorischen Pharyngealnervs (Ramus labralis nervi pharyngealis nach HERTWECK 8), durch die die Sinnesorgane im Labrum innerviert werden.

Diese eigenartigen Sinnesorgane im Pharynx und Labrum sind wie angetönt bereits 1881 von KÜNCKEL und GAZAGNAIRE (12) bei verschiedenen Dipteren festgestellt worden. Bei *Musca* wurden sie von KRAEPELIN (11) und PATTON (15) kurz erwähnt.

Funktion der Sinnesorgane am Rüssel bei der Nahrungsaufnahme und -verteilung im Darmsystem

Die Sinnesorgane des Rüssels müssen ihrer Lage entsprechend mit der Nahrungsaufnahme in engster Beziehung stehen. Dass sie keine Geruchsfunktion haben können, konnte durch das Ausschalten der Antennen bewiesen werden (verg. WIESMANN 21). Es sind vor allem Geschmacksrezeptoren, ähnlich wie diejenigen des tarsalen chemotaktischen Sinnes, mit dem sie in enger Beziehung stehen.

Als *reine Tastorgane* müssen die kleinen Tasthaare am proximalen Ende des Labellenkissens angesprochen werden. Berührt man an einer auf dem Rücken fixierten Fliege diese Tasthaare auf den Rändern der zusammengeklappten Labellen mit einer feinen trockenen Nadel, dann reagieren in der Regel die Fliegen durch mehrmaliges rasches, schwaches Auf- und Zuklappen der Labellenränder. Die Labellen reagieren also deutlich auf mechanische Reize.

Die *Marginalborsten*, *Sensilla chartica*, der Labellendecke und die *Interpseudotrachealorgane*, *Sensilla basiconica*, der Rüsselscheibe stellen chemotaktische Sinnesorgane dar. Sie können nur am ausgestülpten Rüssel in Funktion treten. Wenn der Rüssel komplett ausgestossen wird, verbleiben die Labellen in der Regel zuerst in der Ruhelage, d. h. die die Pseudotracheen-tragenden Innenflächen bleiben aufeinander geklappt. Es wird höchstens die ventrale Spitze der Labellen etwas geöffnet.

In dieser Lage weisen die grossen Marginalborsten auf dem Dache der Labellen seitlich bis distal und sie überragen die Labellenspitzen um ein ganz beträchtliches. Sie berühren wegen dieser Stellung zuerst die zu betupfende Unterlage und können so erste Eindrücke über

dieselbe vermitteln. Bei eingezogenem Rüssel befinden sie sich in der gleichen Lage, können aber die Unterlage nicht erreichen.

Das Aufklappen der Labellen zum Saugpolster geschieht erst beim Trinken und Betupfen einer als interessant befundenen Unterlage.

Die Marginalborsten helfen der Fliege die Beschaffenheit der Nahrung zu bestimmen, bevor die Labellen entfaltet werden.

Die chemotaktische Funktion der Marginalborsten kann leicht bewiesen werden, wie dies bereits 1955 DETHIER an den Marginalborsten von *Phormia regina* durchführte. Berührt man bei einer auf dem Rücken fixierten Fliege am eingezogenen und gefalteten Rüssel die Marginalborsten mit einem feinen, zuckerwasserfeuchten Pinsel, dann erfolgt sowohl bei satten als auch bei schwach hungrigen Tieren sofort ein mehrmaliges starkes Auf- und Zuklappen der Labellen, die dann in der Folge in zitternder, etwas geöffneter Stellung verharren. Stark hungrige Tiere stossen auf diesen Reiz sofort den Rüssel zur halben oder dreiviertel Länge aus, bei gleichzeitigem heftigen Auf- und Zuklappen der Labellen. Diese Tiere reagieren, im Gegensatz zu den Satten auch auf Wasser in gleicher Weise. Auf rein mechanische Reize der Sinnesborsten, wie Berührung mit einer trockenen, feinen Nadel, erfolgt selbst bei sehr hungrigen Tieren keine Rüsselreaktion. Die Marginalborsten sind also keine Tasthaare, sondern reine Chemo-rezeptoren.

Während LOWNE (14), HEWITT (9) und GRAHAM-SMITH (6, 7) den Marginalborsten ebenfalls eine Geschmacksfunktion zuschreiben, sieht KRAEPELIN (11) in ihnen Drüsenborsten, und zwar auf Grund der drüsigen Struktur des distalen Abschnittes des vielkernigen Sinneskörpers dieser Haare. Die nachgewiesene Funktion und die starken und auffallenden abgehenden Nerven aus den Sinneskörpern sprechen gegen eine Drüsenfunktion der Marginalhaare. DETHIER (3) stellte zudem bei *Phormia* fest, dass chemische Reize lediglich von der Spitze der Marginalborsten aufgenommen werden, was auch bei *Musca* zutrifft.

Die *Interpseudotrachealorgane* auf der Pseudotracheen-Membran haben sicherlich die gleiche Funktion wie die Marginalborsten. Beim eingezogenen und zusammengeklappten Rüssel mit gefalteten Labellen, sind die auf der Labellenhaut zerstreuten Sinnesstiftchen verborgen, während dieselben am Aussenrande der Pseudotracheen direkt auf der Kante der beiden aneinanderliegenden Labellenhälften nach aussen gerichtet sind. Nur sie können beim Aufstossen des Rüssels sofort und gleichzeitig mit den Marginalborsten mit dem Substrate in Berührung kommen, da der Rüssel in der Regel mit noch gefalteten Labellen ausstossen wird. Die übrigen Sinnesstiftchen kommen aber zur Hauptsache erst während der Entfaltung der Labellen und beim eigentlichen Trinken in Funktion. Sie werden aber sofort gereizt, wenn man die vordere Spalte der zusammengelegten Labellen mit Zuckerwasser auf einem feinen Pinsel benetzt. Darauf erfolgt augenblicklich ein starkes Auf- und Zuklappen der Labellen, das längere

Zeit andauert. Längs der Spalte der beiden zusammengeklappten Labellen liegen, wie bereits gezeigt wurde, mit den Pseudotracheen zusammenhängend, viele dieser Sinnesstiftchen, die durch das Zuckerwasser erregt werden. Da Zuckerwasser aber auch kapillar angesogen in die Pseudotracheen eindringt, werden dadurch dann auch die anderen den Pseudotracheen anliegenden Sinnesstiftchen gereizt.

Die langen, randständigen Marginalborsten scheinen nun aber noch eine weitere Funktion zu besitzen, nämlich zum Festhalten des Vomittropfens zu dienen. Die vomitierende Fliege trägt den Vomittropfen auf der Unterseite der Labellen in einer schüsselförmigen Höhlung, die durch den Labellenrad gebildet wird. Durch diese Stellung des Rüssels werden die randständigen Sinneshaare nach unten gebogen und sie umfassen zum Teil seitlich den Vomittropfen und helfen so, denselben vor dem Abfallen zu schützen. Der Vomittropfen tritt übrigens immer aus dem nur ganz wenig gestreckten Rüssel heraus. Dadurch wird eine Berührung des Tropfens mit der Unterlage verhindert.

Dem Bau und der Lage entsprechend handelt es sich bei den *Sinnesorganen im Pharynx und Labrum* sehr wahrscheinlich ebenfalls um Geschmacksorgane, die neben den Sinnesorganen auf der Labelle zur weiteren Prüfung der Nahrung dienen. Von KRAEPELIN (11) und HERTWECK (8) werden die Reusenhaare des oberen Pharynxbodens, wie schon der Name sagt, als Reusen angesprochen, die neben ihrer Reusenwirkung noch Mechanorezeptoren sein sollen (HERTWECK). Gegen diese Ansicht spricht einerseits die ausserordentliche Feinheit der Sinneshaare und ihre relativ grosse Länge, und andererseits ihre Richtung im Lumen des Pharynx. Wenn sie zum Abhalten evt. verschluckter fester Partikel dienen würden, würden sie wohl distal und nicht proximal gerichtet sein. Mit dieser Haarrichtung kann kein festes Partikelchen am Aufsteigen im Pharynx verhindert werden. Auch die Reusenhaare scheinen besondere Geschmackssinnesorgane darzustellen.

Wir haben in Kapitel II festgestellt, dass die Fliegen Wasser und Zuckerwasser ganz verschieden in das Darmsystem aufnehmen und lagern. Zuckerwasser gelangt als richtige Nahrung in den Kropf und kommt erst später durch Öffnen des Proventrikels in den Mitteldarm. Wasser dagegen wird von Anfang an ausschliesslich in den Mitteldarm geleitet. Die Fliege entscheidet also bereits bei der Aufnahme der Nahrung, ob dieselbe in den Kropf gelangen soll oder ob ein direktes Abführen in den Mitteldarm zu geschehen hat.

Es wurde nun versucht festzustellen, welche Sinnesorgane diese Entscheidung induzieren. Sind es die Geschmacksorgane an den Labellen oder haben auch die Sinnesorgane im Labrum und Hypopharynx mit zu entscheiden.

Diese Frage wurde durch das Studium des Verhaltens der Fliegen gegenüber Wasser, Zuckerwasser, Milch und anderen Flüssigkeiten bei sorgfältiger Amputation am Fliegenrüssel zu lösen versucht.

Fliegen mit abgeschnittenen Labellen

In erster Linie wurde festgestellt, dass die *Maxillarpalpen* (s. Abb. 5) bei der Nahrungssuche und Aufnahme bedeutungslos sind, denn es konnte kein Unterschied im Verhalten der Tiere mit und ohne Palpen gefunden werden. Die Palpen kommen selbst beim ausgestossenen Rüssel, da sie dann senkrecht zu demselben stehen und praktisch unbeweglich sind, mit der Nahrung gar nicht in Berührung. Sie enthalten ausschliesslich Tastsinnesorgane und sie können für die Bewertung der nachfolgenden Versuche ausgeklammert werden.

Schneidet man den Fliegen die Labellen direkt am Grunde ihres Überganges zum Haustellum ab, entfernt also sowohl die Tast- als auch die chemotaktischen Sinnesorgane, dann verbleiben am Rüssel ausser den Sinnesorganen an den Maxillartastern nur noch die Sinnesorgane im Saugrohr und Pharynx (s. Abb. 5). Entfernt man auch das Haustellum, dann sind nur noch die Pharyngealsinnesorgane vorhanden.

Die operierten Fliegen wurden dann entsprechenden Fütterungsversuchen unterworfen.

a) Hungerfliegen ohne Labellen, Flüssigkeit direkt mit Pipette auf den Rüsselstumpf aufgetragen (Zwangsfütterung).

Nach dem Abschneiden der Labellen kann man unter dem Bino-kular feststellen, dass aus dem nun offenen Saugrohr in rascher rhythmischer Folge mit Luftblasen vermischter Speichel austritt. Dieser Vorgang dauert 5–10 Min. Während dieser Zeit saugen die Fliegen ganz wenig von der auf den Rüsselstumpf gebrachten Flüssigkeit auf. Durch das Abschneiden der Labellen wird also ein Reiz ausgelöst, der interessanterweise zu einer starken Speichelabsonderung führt.

Bringt man nun auf den Rüsselstumpf vermittelt einer feinen Pipette einen Tropfen angefärbter Flüssigkeit, dann beginnen die Fliegen nach der genannten Latenzzeit die Flüssigkeit aufzusaugen. Man gab den Fliegen in 2 Portionen jeweils 1 mm³ Flüssigkeit. Sofern die Fliegen die dargereichte Flüssigkeit aufnahmen, erfolgte das Trinken in der Regel sehr rasch. Nach einer halben Stunde wurden die Fliegen dann seziiert, und die Verteilung der Flüssigkeit im Darmkanal untersucht. Als Kontrolle dienten Normalfliegen. Die Versuche wurden mit je 50 weiblichen Fliegen durchgeführt. Die Ergebnisse findet man in Abb. 10 zusammengestellt.

Bei dieser Zwangsfütterung wird interessanterweise von den normalen und labellenlosen Fliegen Wasser und Zuckerwasser in gleicher Weise aufgenommen. Das Wasser gelangt zur Hauptsache in den Mitteldarm und das Zuckerwasser wird im Kropf gespeichert.

Verfüttert man unverdünnte und mit Wasser verdünnte Milch (1 : 1), dann sind ebenfalls praktisch keine Unterschiede zu sehen, wobei die Milch unverdünnt zur Hauptsache im Kropf, verdünnt sowohl im Kropf als auch im Mitteldarm zu finden ist. Noch stärker

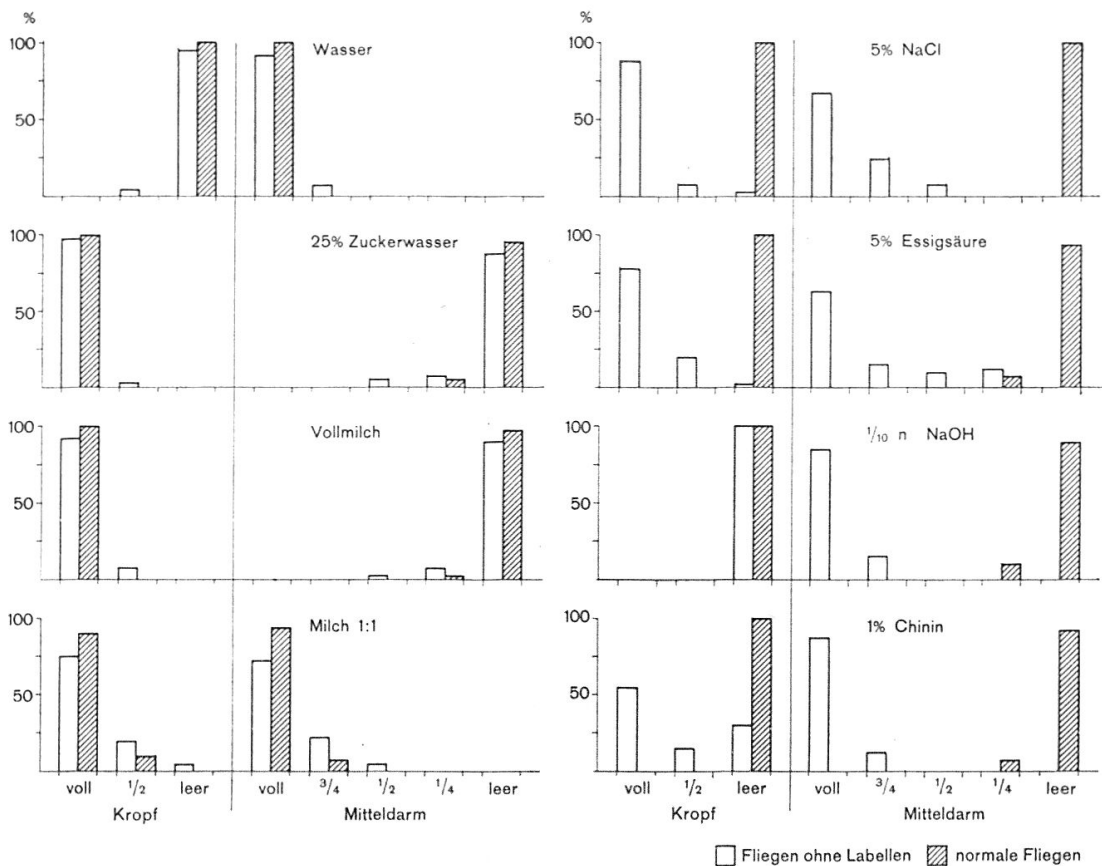


Abb. 10. — Ergebnisse der Zwangsfütterung von Hungerfliegen mit und ohne Labelle.

verdünnte Milch wird von den normalen und labellelosen Fliegen wie Wasser getrunken und dementsprechend ausschliesslich in den Mitteldarm abgeführt. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse wie beim Zuckerwasser. — Verabfolgt man je eine 5 %-ige Kochsalz- resp. Essigsäure- oder eine 1 %-ige Chininlösung, dann refüsieren die normalen Fliegen die Aufnahme dieser Flüssigkeiten, die labellelosen dagegen schlucken sie und lagern sie ähnlich wie 1 : 1 verdünnte Milch, sowohl im Kropf als auch im Mitteldarm. Eine $\frac{1}{10}$ n Na(OH) Lösung wird von den labellelosen Fliegen wie reines Wasser behandelt, von den normalen Fliegen zum grössten Teil nicht angenommen. Die labellelosen Fliegen, die das 5 %-ige Salzwasser tranken, gingen in der Regel nach einigen Stunden ein, während die Essigsäure und die $\frac{1}{10}$ n Na(OH) keine solche Wirkung hatten.

b) Hungerfliegen ohne Labelle in Petrischalen, mit der Möglichkeit, Flüssigkeiten aus getränkter Watte aufzunehmen.

Je 50 weibliche Hungerfliegen wurden in je 2 Petrischalen gebracht, in denen ihnen die zu prüfenden Flüssigkeiten, auf Watte aufgesogen, zugänglich waren. Dabei konnte nun festgestellt werden, ob einerseits die labellelosen Fliegen überhaupt in der Lage sind, Flüssigkeit zu

trinken und andererseits konnte auch der Einfluss des Tarsenkontaktes auf das Frassverhalten festgestellt werden. Die Versuche liefen 24 Stunden. Nachher wurden die Fliegen seziiert. Als Kontrollen wurden normale Fliegen verwendet. Die Resultate der Sektion sind in Abb. 11 graphisch dargestellt.

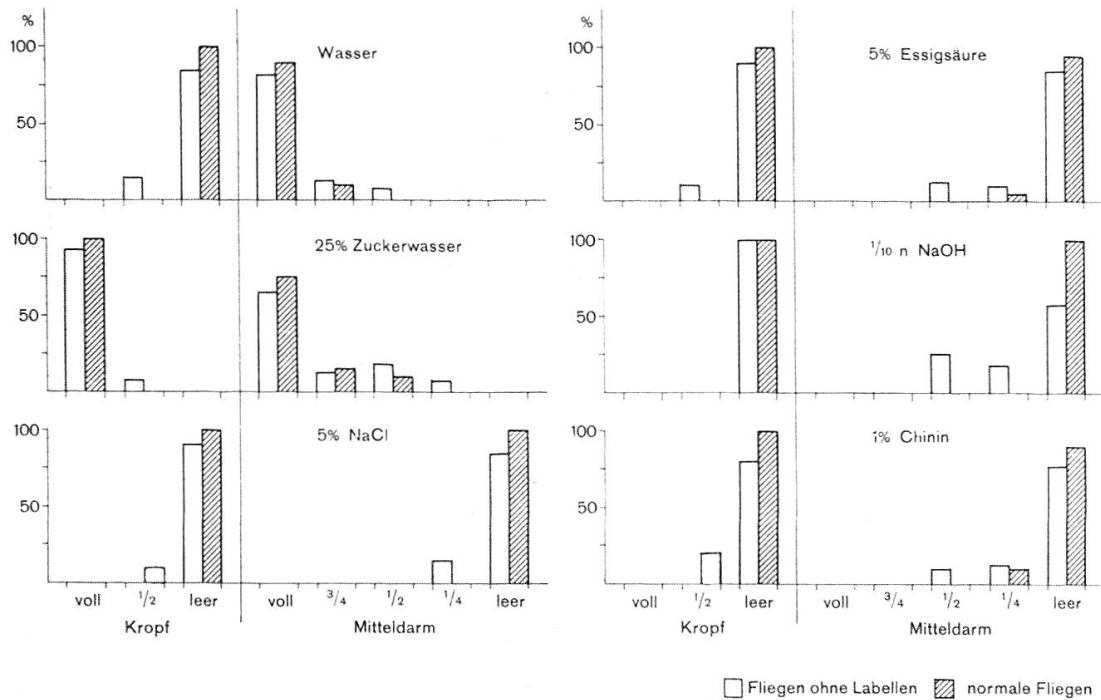


Abb. 11. — Ergebnisse der Fütterung von Hungerfliegen in Petrischalen mit und ohne Labellen.

Da die Fliegen 24 Stunden lang gefüttert wurden, also ad libitum Flüssigkeit zu sich nehmen konnten, war beim Zuckerwasser sowohl der Kropf als auch der Mitteldarm gefüllt, eine Erscheinung, die bei Dauerfütterung eintritt. Diese Fliegen gaben nach Füllung des Kropfes Zuckerwasser auch in den Mitteldarm ab. Das gleiche geschieht auch bei der Verfütterung unverdünnter Milch. Aus dieser Versuchsreihe geht verschiedenes hervor.

Die freibeweglichen Fliegen können auch ohne Labellen Flüssigkeit trinken, wenn sie ihnen gut zugänglich ist. Auch hier wird Wasser und Zuckerwasser von den Fliegen mit und ohne labellare Sinnesorgane in gleicher Weise aufgenommen und gelagert, also gleich wie bei Zwangsfütterung. Bei Tarsenkontakt werden Essigsäure, Kochsalzlösung, $\frac{1}{10}$ n Na(OH) und die Chininlösung praktisch nicht getrunken, wobei allerdings wegen des starken Durstes bei einigen Fliegen Spuren dieser Lösungen im Mitteldarm gefunden werden, bei den labellenlosen Fliegen deutlich mehr als bei den normalen.

Der Tarsenkontakt hat bei den genannten Lösungen eine frassabhaltende Wirkung. Gibt man aber diese Lösungen in 20 %-igem Zuckerwasser, dann werden sie auch von den normalen Fliegen anstandslos getrunken und als Zuckerwasser in den Kropf abgeführt. Die Abhaltewirkung wird durch die Zuckerzugabe überwunden.

c) Lebensdauer der Fliegen, denen die Labellen abgeschnitten wurden, denen aber flüssiges Zuckerwasser in Watte zugänglich ist.

An 100 drei Tage alten weiblichen Hungerfliegen wurden die Labellen abgeschnitten. Sie kamen in Flugkäfige zu mit 20 %-igem Zuckerwasser getränkter Watte.

Die Fliegen suchten nach kurzer Zeit — wie die normalen Kontrolltiere — das Zuckerwasser auf und sie tranken auch von demselben. Sie verhielten sich beim Trinken allerdings deutlich unruhiger als die normalen Fliegen, indem sie nicht wie letztere ruhig an Ort und Stelle ihren Durst löschten, sondern den Standort oft wechselten. Sie hatten eine deutlich verkürzte Lebensdauer wie aus Abb. 12 ersichtlich ist, doch lebten sie wesentlich länger als die Fliegen, denen man keine Nahrung verabfolgte. Das frühere Absterben der labellenlosen Fliegen hat zwei Gründe :

Einerseits verkleben bei vielen labellenlosen Fliegen die Wundränder durch das Zuckerwasser, wodurch die Tiere an der richtigen Nahrungsaufnahme behindert werden, und andererseits verschlucken die Fliegen beim Trinken viel Luft, sodass nach einiger Zeit der Kropf und der Darmkanal mit feinen Luftblasen prall gefüllt ist, was die normale Funktion dieser Organe stark beeinträchtigt.

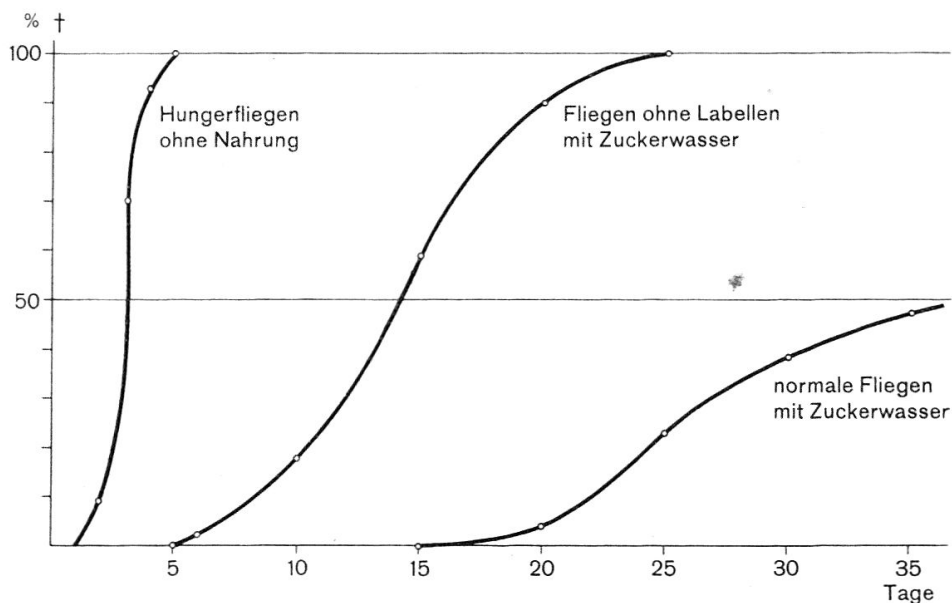


Abb. 12. — Lebensdauer von Fliegen ohne Futter, mit Zuckerwasser mit und ohne Labellen.

Weiter können labellose Fliegen festen Zucker wohl lösen, aber nicht aufsaugen. Die Labellen ermöglichen demnach einerseits ein reibungsloses Saugen ohne Luftschlucken und andererseits ein Aufnehmen von durch Speichel gelöster Nahrung.

d) Hungerfliegen ohne Labellen und Haustellum.

Fixiert man Fliegen auf dem Rücken und schneidet denselben die Labellen und das Haustellum ab, dann kann man beobachten, dass die Pharynxpumpe sofort kräftig zu arbeiten beginnt. Gibt man nun auf den Rüsselstumpf angefärbte Flüssigkeiten, dann werden dieselben sofort in grosser Menge aufgesogen, sodass die Fliegen innert ganz kurzer Zeit prall mit der betreffenden Flüssigkeit gefüllt sind. Die Sektion dieser Tiere ergab nun aber, dass das ganze Hämocoel im Thorax und vor allem im Abdomen, dann selbst bis in die Flügeladern und in die Halteren hinein mit der gefärbten Flüssigkeit erfüllt ist, während Kropf und Mitteldarm in der Regel nur wenig Flüssigkeit aufweisen.

Gleiche Ergebnisse erzielt man, wenn man den Fliegen auch das Rostrum direkt unter dem Ansatz der Maxillartaster wegschneidet.

Da die Pharynxpumpe nicht nur den Pharynx bewegt, sondern auch das ganze Fulcrum pumpende Bewegungen ausführt und da man zudem durch den Schnitt auch das Hämocoel im Rüssel eröffnet, wird die eingesogene Flüssigkeit zwischen den Muskeln des Fulcrums in das Hämocoel gesogen. Das Hämocoel ist bei Hungerfliegen, wie wir bereits ausführten, sehr arm an Blutflüssigkeit und voll Luft, sodass es sich nun beim Verfüttern von Lösungen rasch und prall mit ihnen anfüllt.

Diesen Fliegen kann man jede beliebige Flüssigkeit, sogar Azeton, Alkohol etc. verfüttern, die nun wahllos und unkontrolliert aufgesogen wird.

Hält man solche Fliegen in Käfigen mit Zuckerwasser auf Watte und sezirt dieselben 24 Stunden später, dann findet man, dass es den Fliegen, trotzdem sie sich eifrig bemühen zu trinken, in nur ganz wenigen Fällen gelingt, Spuren von Zuckerwasser aufzunehmen.

• Diskussion der Ergebnisse

Wenn wir die Versuche über die Aufnahme und Verteilung von Wasser, Zuckerwasser, Vollmilch und anderen Lösungen im Darm-system bei den normalen und den labellosen Stubenfliegen überblicken, dann stossen wir auf einige Tatsachen, die Auskunft geben können über die Bedeutung der Sinnesorgane der Labellen, im Saugrohr und Pharynx und auch des tarsalen, chemotaktischen Sinnes.

Als allgemein interessante Tatsache konnte gefunden werden, dass die Stubenfliege auch ohne Labellen Flüssigkeiten, die ihr gut zugänglich sind, trinken kann, sowohl bei Zwangsfütterung als auch bei der frei beweglichen Fliege in der Petrischale. Im letzteren Falle wird

allerdings mit der Flüssigkeit auch ziemlich viel Luft verschluckt. Die Lebensdauer dieser Tiere ist aber immerhin noch erstaunlich lang.

Bei der *Zwangsfütterung*, bei der der Tarsenkontakt ausgeschlossen ist, wird sowohl von den normalen als auch von den labellenlosen Fliegen Wasser, Zuckerwasser und Milch in gleicher Weise aufgenommen und auch im Darmsystem verteilt. Wasser gelangt ausschliesslich in den Mitteldarm, das Zuckerwasser und die unverdünnte Milch werden im Kropf gespeichert, während die verdünnte Milch sowohl im Kropf als auch im Mitteldarm zu finden ist. In der Regel wird die 1 : 1 verdünnte Milch zuerst in den Kropf und sehr bald auch in den Mitteldarm aufgenommen. Noch stärker verdünnte Milch wird wie Wasser behandelt und kommt ausschliesslich in den Mitteldarm.

Verabfolgt man dagegen eine 5 %-ige Kochsalz- oder Essigsäurelösung, eine $\frac{1}{10}$ n Na(OH) oder eine 1 %-ige Chininlösung, dann refüsieren die normalen Fliegen die Aufnahme dieser Flüssigkeiten, die labellenlosen dagegen schlucken und lagern sie ähnlich wie 1 : 1 verdünnte Milch, sowohl im Kropf als auch im Mitteldarm.

Im *Petrischalenversuche*, bei dem der Tarsenkontakt möglich war, verhielten sich die normalen und die der Labellen beraubten Fliegen gegenüber allen gebotenen Flüssigkeiten gleich. Wasser, Zuckerwasser und Vollmilch werden anstandslos getrunken und entsprechend im Darmsystem eingestuft, während Kochsalz- und Essigsäure-, Na(OH) und Chininlösung nicht oder nur in Spuren getrunken wurden.

Aus diesen Tatsachen geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass für die An- und Aufnahme, sowie die Weiterleitung und Einstufung der aufgenommenen Flüssigkeiten in den Darmkanal die Sinnesorgane an den Tarsen am und im Rüssel von entscheidender Bedeutung sind.

Bei den normalen Fliegen signalisieren als erste die tarsalen Chemo-rezeptoren das Vorhandensein von Flüssigkeiten und je nachdem lösen sie dann den bekannten Rüsselreflex aus, oder der Kontakt führt zur Repulsion der Fliege. Nach erfolgtem Rüsselreflex entscheiden dann die Sinnesorgane der Labellen definitiv über Aufnahme oder Ablehnung der signalisierten Flüssigkeiten. Die Sinnesorgane der Tarsen und der Labellen bewirken zusammen eine Doppelsicherung.

Die Reizschwelle für Saccharose ist für beide Sinnesorgankomplexe ca. gleich gross und sie beträgt 0,01 % (vergl. WIESMANN 19).

Die labellaren Sinnesorgane sind aber sehr wahrscheinlich ausserdem auch verantwortlich für die Inbetriebsetzung der Pharynx- oder Fulcrumpumpe, die das Aufsaugen der Nahrung bewerkstelligt. Die labellaren Sinnesorgane geben, wenn aufnehmbare Flüssigkeit festgestellt wurde, über den sensorischen Teil des Labialnervs, der sie ja bekanntlich innerviert, Signale in das Unterschlundganglion, worauf der motorische Teil des Pharyngealnervs die Pharynx- oder Fulcrumpumpe in Funktion setzt.

Dieses scheint aber nicht der einzige Weg zu sein, die Fulcrumpumpe zu betätigen. Werden die Labellen abgeschnitten, dadurch

die chemotaktischen Sinnesorgane ausser Funktion gesetzt, dann tritt nach einer gewissen Latenzzeit die Fulcrumpumpe doch in Tätigkeit. Dasselbe geschieht, wenn die Labellen und das Hausstellum entfernt werden. Es ist nun sehr wohl möglich, dass hierfür das obere Fulcralorgan verantwortlich ist, denn es steht für sich allein mit einem Seitenast des Pharyngealnervs in Verbindung, dessen Hauptast die Muskeln der Fulcrumpumpe innervieren.

Mit der Ausschaltung der labellaren Sinnesorgane werden, wie wir sahen, auch unbiologische Flüssigkeiten, wie Salzwasser, Essigsäure, Na(OH) und Chininlösung geschluckt. Es entsteht also durch ihre Ausschaltung eine ungezügelter Aufnahme von beliebigen Flüssigkeiten, die wie z. B. die 5 %-ige Kochsalzlösung, für die Fliegen tödlich wirken können. Die Flüssigkeitsaufnahme ist an sich desorientiert, aber die Einstufung von Milch, Zuckerwasser resp. Wasser, der wichtigsten Nahrungsstoffe für die Stubenfliege (s. WIESMANN 20) ist trotzdem möglich und erfolgt absolut normal.

Die Entscheidung, wohin nun die aufgenommene Nahrung gehen soll, wird also nicht von den labellaren Sinnesorganen, sondern vom Proventrikel getroffen, indem er sich öffnet oder schliesst. Bleibt er geschlossen, dann wird die herausgepumpte Flüssigkeit in den Kropf abgeführt, wird er geöffnet, dann geht sie in den Mitteldarm.

Bei geschlossenem Proventrikel ist der Abfluss der hereingepumpten Nahrung in den Kropf ohne weiteres möglich, da einerseits die Flüssigkeit mit einigem Druck durch die Fulcrumpumpe in den Ösophagus und von da durch dessen peristaltische Bewegungen in den Kropf gelangt und andererseits nur einen geringen Widerstand zu überwinden hat. Die Nahrung gelangt also praktisch passiv in den Kropf. Ob dabei auch die peristaltischen Bewegungen des Kropfes und seines Zuführganges irgendwie mitwirken, ist nicht bekannt aber durchaus möglich.

Der Proventrikel ist nach HEWITT (9) nicht nur ein Abschlussventil des Mitteldarms gegen den Ösophagus, das ein Zurückfliessen der Nahrung verhindert, sondern er hat auch Saugfunktion. Er saugt aktiv aufgenommene Flüssigkeiten in den Mitteldarm. Ein direkter Beweis dafür, dass er auch Saugfunktion besitzt, stellt der Umstand dar, dass er Wasser ansaugt, und zwar in so grossen Mengen, dass der Mitteldarm direkt blasig aufgetrieben wird.

Der Proventrikel wird geöffnet und saugt Flüssigkeiten in den Mitteldarm :

- a) wenn Wasser aufgenommen wird, also bei grossem Durst der Fliegen,
- b) wenn aus dem Kropf durch mehrmaliges Erbrechen durchspeichelte Nahrung aufgenommen wird, also zur Ernährung bei Hunger,
- c) wenn der Kropf mit Zuckerwasser oder Vollmilch prallgefüllt ist und wenn trotzdem von der Fliege weitergetrunken wird. In diesem

Falle wird er wahrscheinlich durch den Binnendruck im Ösophagus sekundär zum Öffnen und Saugen veranlasst.

Zuckerwasser und Milch gelangen erst dann in den Mitteldarm, wenn der Kropf primär prall voll ist.

Der Proventrikel bleibt geschlossen resp. saugt nicht :

- a) wenn der Kropf mit Zuckerwasser oder Vollmilch gefüllt ist, also bei primärer Nahrungsaufnahme,
- b) beim Erbrechen und Wiederaufsaugen des durchspeichelten Vomitropfens auf der Rüsselscheibe und Wiedereinstufen in den Kropf.

Es gibt aber Flüssigkeiten, die zur gleichen Zeit in den Mitteldarm und den Kropf abgeführt werden, z. B. 1 : 1 mit Wasser verdünnte Vollmilch. Der Proventrikel ist hier in Saugfunktion, doch wird nicht wie beim Wasser alle zugeführte Flüssigkeit in den Mitteldarm aufgesogen. Dieses Verhalten kann eigentlich nur bei der Annahme einer Saugfunktion des Proventrikels verstanden werden.

Die Saugbewegungen des Proventrikels werden sehr wahrscheinlich kontrolliert durch das Proventrikelganglion (Ventricularganglion), das zum visceralen Nervensystem gehört. Es sitzt dorsal an den Proventrikel angelagert auf dem Ösophagus. Dieses Ganglion kann nun sicherlich direkt keine Entscheidung darüber treffen, wohin primär Wasser resp. Zuckerwasser oder Vollmilch gelangen soll, ob durch die Saugwirkung des Proventrikels in den Mitteldarm oder durch Verschluss desselben in den Kropf.

Damit nun der Proventrikel Pumpbewegungen ausführt oder geschlossen bleibt, muss er vom Proventrikelganglion entsprechende Impulse erhalten, die wiederum von einer Reizung von Sinnesorganen im Rüssel herrühren. Dieses ist ohne weiteres möglich, da das Proventrikelganglion mit dem Unterschlundganglion durch einen kräftigen Nervenstrang verbunden ist, und das Unterschlundganglion ebenfalls die Sinnesorgane des Rüssels innerviert. Da nun die richtige, normale Einstufung von Vollmilch, Zuckerwasser und Wasser auch ohne das Vorhandensein der chemotaktischen Sinnesorgane der Labellen möglich ist, also auch bei amputierten Labellen richtig erfolgt, können hierfür nur die Sinnesorgane im Saugrohr und Pharynx in Frage kommen, die exklusiv dem oberen Fulcralorgan vom accessorischen Pharyngealnerv innerviert werden.

Diese andersartige, selbständige Innervierung der Sinnesorgane im Pharynx und Saugrohr, die z. T. auffallend grosse Sinnesorgane darstellen, deutet ganz darauf hin, dass sie auch eine besondere Aufgabe zu erfüllen haben, die ihrer Lage entsprechend, sicherlich mit der Nahrungsaufnahme in Beziehung stehen. Besonders auch der Umstand, dass der accessorische Pharyngealnerv nur die Sinnesorgane des Saugrohres und des Pharynx innerviert, sonst aber keine anderen Organe bedient, scheint die Sonderstellung dieser Sinnesorgane noch ganz besonders zu unterstreichen.

An diesen Sinnesorganen vorbei passiert die durch die Fulcrumpumpe aufgesogene Flüssigkeit. Diese wird nun die Sinnesorgane direkt reizen, sei es die Sinnesstiftchen im Labrum, die langen Reusenhaare im Pharynx sowie die vier Paar Fulcralorgane mit ihren porenplattenähnlichen Nervenendigungen. Diese Sinnesorgane stellen als Ganzes eine Art Fühler dar, der die Tätigkeit des Proventrikels reguliert und dadurch die Einstufung der Flüssigkeiten im Darmsystem bewirkt. Es sind Chemorezeptoren resp. Geschmacksorgane besonderer Art, die eine Art zweite Degustation der aufgenommenen Nahrung durchführen, wobei sie bei normalen, labellentragenden Fliegen auch nur Flüssigkeiten zu beurteilen haben, die bereits von den Sinnesorganen der Labellen vorgeprüft sind. Sie scheinen in einem gewissen Sinne zwischen süß, Wasser resp. wässrigen Lösungen und anderen Flüssigkeiten wie verdünnter Milch, ähnlich wie die Sinnesorgane der Labellen unterscheiden zu können, doch ist anscheinend ihre Empfindlichkeitsschwelle relativ hoch, entscheiden sie doch bei der Einstufung von Zucker erst bei 5 % und bei Milch bei einer Maximalverdünnung von 1 : 1 anders als bei reinem Wasser. Diese relativ geringe Empfindlichkeit der Sinnesorgane scheint eine typisch biologisch bedingte Erscheinung zu sein, denn die Einlagerung der Nahrung resp. Flüssigkeit in den Kropf ist nur bei hochwertiger Nahrung, insbesondere Zucker, sinnvoll. Eine Einlagerung von Wasser oder niedrig prozentigen Zucker- oder Milchlösungen würde eine Blockierung des Kropfes für die Aufnahme evt. später gefundener hochwertiger Nahrung bedeuten. Dadurch wird weiter bestätigt, dass der Kropf bei der Stubenfliege für die Nahrungsaufnahme ein sehr wichtiges Organ darstellt, das zudem von der Fliege mit grosser Schnelligkeit gefüllt werden kann.

Zusammenfassung

Im Zusammenhange mit der Nahrungsaufnahme der Stubenfliege wurden Untersuchungen angestellt über die Bedeutung der Sinnesorgane an den Labellen und im Labium-Pharynxkomplex des Rüssels für die An- und Aufnahme von Flüssigkeiten verschiedenster Art, sowie die Verteilung derselben im Darmtrakt.

Bei der Fütterung von Hungerfliegen mit Wasser oder Zuckerwasser konnte festgestellt werden, dass das Wasser ausschliesslich in den Mitteldarm gelangt, wodurch derselbe stark blasig aufgetrieben werden kann, währenddem das Zuckerwasser im Kropf gespeichert wird. Das aufgenommene Wasser wird bei den Hungerfliegen sehr rasch in das Haemocoel abgeführt.

Wird verschieden konzentriertes Zuckerwasser verfüttert, dann gelangt das 1 %-ige Zuckerwasser wie das Wasser in den Mitteldarm, 2 und 3 %-iges wird z. T. in den Kropf, z. T. in den Mitteldarm oder gleichzeitig an beide Orte abgeführt und erst vom 5 %-igen Zuckerwasser an aufwärts wird dasselbe ausschliesslich im Kropf gelagert.

Da angenommen werden musste, dass die Sinnesorgane des Rüssels für dieses Verhalten verantwortlich sind, wurden dieselben eingehender morphologisch und histologisch untersucht und beschrieben.

An den Labellen sind drei Typen von Sinnesorganen zu finden: kleine Tasthaare, die langen Marginalborsten und die Interpseudotrachealorgane.

Der Pharynx und das Labium besitzen 4 Paar Fulcralorgane, 10-12 Paar Reusenhaarorgane, resp. 15-17 paarige Sinneshaarorgane und zwei Paar grosse Sinnesorgane, ähnlich wie die Fulcralorgane gebaut.

Die labellaren Sinnesorgane haben wie entsprechende Versuche ergaben ausser den Tasthaaren chemotaktische Funktionen.

Werden den Fliegen die Labellen mitsamt den daran befindlichen Sinnesorganen entfernt, dann trinken die Fliegen sowohl bei der Zwangsfütterung wie auch frei in Petrischalen Flüssigkeiten, wobei wie bei den normalen Fliegen Wasser und verdünnte Milch in den Mitteldarm, Zuckerwasser und Vollmilch in den Kropf abgeführt werden. Während nun die labellenlosen Fliegen bei der Zwangsfütterung auch unbiologische Flüssigkeiten, wie Salzwasser, Essigsäure, Na (OH) und Chininlösungen schlucken, deren Aufnahme von den normalen Fliegen verweigert wird, verhalten sie sich bei der freien Fütterung in Petrischalen wie normale Fliegen, indem sie die Aufnahme dieser Flüssigkeiten ablehnen, bedingt durch den tarsalen Kontakt, der bei der Zwangsfütterung nicht vorliegt. — Bei den normalen Fliegen bewirken die Sinnesorgane der Labellen und der Tarsen eine Doppelsicherung in der Aufnahme resp. Ablehnung von Flüssigkeiten.

Die Entscheidung, wohin die aufgenommene Nahrung gehen soll, wird nicht von den labellaren Sinnesorganen sondern vom Proventrikel getroffen, indem er sich öffnet oder schliesst und dadurch die Nahrung in den Mitteldarm oder Kropf eintreten lässt.

Die Saugbewegungen des Proventrikels werden kontrolliert vom Proventrikelganglion, das die nötigen Impulse durch die Reizung der Sinnesorgane im Saugrohr und Pharynx des Rüssels erhält. Diese Sinnesorgane, die vom accessorischen Pharyngealnerv innerviert werden, stellen eine Art Fühler dar, der die Tätigkeit des Proventrikels reguliert und dadurch die richtige Einstufung der aufgesogenen Flüssigkeiten im Darmsystem bewirkt, die bereits von den labellaren und tarsalen Chemorezeptoren kontrolliert worden waren.

ZITIERTE LITERATUR

1. BÜTTIKER, W., 1948. *Beitrag zur Kenntnis der Biologie und Verbreitung einiger Stechmückenarten in der Schweiz*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **21**, 1-148, 1948.
2. CRAGG, F. W., 1920. *Secretion and epithel regeneration in the Mid-intestin of Tabanus*. Ind. J. Med. Res. **6**, 648-663, 1920.
3. DETHIER, V. G., 1955. *The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the Blowfly*. Quart. Rev. Biol. **30**, 348-371, 1955.
4. FREY, R., 1921. *Studien über den Bau des Mundes der Dipteren*. Acta Soc. Fenn. **48**, 136-223, 1921.
5. GLASER, R. W., 1923. *The effect of food on longevity and reproduction in flies*. Jl. Ext. Zool. **38**, 383-412, 1923.
6. GRAHAM-SMITH, G. S., 1930. *Further observations on the anatomy and function of the proboscis of the Blow-fly (Calliphora erythrocephala)*. Parasitology, **22**, 47-115, 1930.
7. GRAHAM-SMITH, G. S., 1934. *The alimentary canal of Calliphora erythrocephala with special references to its musculature and to the Proventriculus, Rectal valvae and Rectal papillae*. Parasitology, **26**, 176-248, 1934.
8. HERTWECK, H., 1931. *Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster Meig.* Zeitschr. f. wiss. Zool. **139**, 559-663, 1931.
9. HEWITT, C. G., 1914. *The house-fly (Musca domestica)*. Cambridge 1914.
10. HODGSON, E. S. and ROEDER, K. D., 1956. *Electrophysiological studies of Arthropod chemoreception. I. General properties of the labellar chemoreceptors of Diptera*. Jl. cell. comp. Physiol. **48**, 51-75, 1956.
11. KRAEPELIN, K., 1883. *Zur Anatomie des Rüssels von Musca*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **39**, 683-719, 1883.
12. KÜNCKEL, K. und GAZAGNAIRE, V., 1881. *Du siège de la gustation chez les insectes*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, **93**, 198-203, 1881.
13. LOTMAR, R., 1949. *Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme und Verdauung bei Stomoxys calcitrans (Dipt.)*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **22**, 97-115, 1949.
14. LOWNE, B. T., 1890/95. *Anatomy, Physiology and Development of the Blow-fly (Calliphora erythrocephala)*. London 1890/95.
15. PATTON, W. S., 1930. *Insects, Ticks, Mites and venenous Animals of medical and veterinary Importance, II*. Publ. Health, Croydon, Engl., 1930.
16. PETERS, W., 1960. *Morphologische Untersuchungen an den chemischen Sinnesorganen der Schmeissfliege, Calliphora erythrocephala Mg. (Dipt.)*. Verh. XI. Int. Ent. Kongr. Wien, 1960, 407-409.
17. — 1961. *Die Zahl der Sinneszellen von Marginalborsten und das Vorkommen multipolarer Nervenzellen in den Labellen von Calliphora erythrocephala Mg. (Dipt.)*. Die Naturwissenschaften, **48**, 412-413, 1961.
18. WEST, L. S., 1951. *The House-fly, its naturel history, medical importance and control*. Comstock Publ. Comp. Ithaca, New York, 1951.
19. WIESMANN, R., 1955. *Vergleichende Untersuchungen über die Reizleitung normal-sensibler und resistenter Imagines von Musca domestica L. unter der Einwirkung von DDT-Substanz*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **28**, 251-274, 1955.
20. — 1960. *Zum Nahrungsproblem der freilebenden Stubenfliege Musca domestica L.* Z. f. angew. Zool. **47**, 159-181, 1960.
21. — 1960. *Untersuchungen über die Sinnesfunktion der Antennen von Musca domestica L. im Zusammenhang mit dem Köderproblem*. Mit. Schweiz. Ent. Ges. **33**, 121-154, 1960.