

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

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 33 (1960-1961)

Heft: 3

Artikel: Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der Antennen von *Musca domestica* L. im Zusammenhang mit dem Köderproblem

Autor: Wiesmann, R.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-401384>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 18.01.2026

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

Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der Antennen von *Musca domestica* L. im Zusammenhang mit dem Köderproblem

von

R. WIESMANN

Wissenschaftliche Laboratorien der J. R. Geigy A. G., Basel

Herrn Prof. Dr. O. Schneider-Orelli zum 80. Geburtstag gewidmet.

EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Allgemein wird die Ansicht vertreten, dass der Geruchssinn, mit seinem Sitz in den Antennen (7) im Leben der Insekten eine hervorragende Bedeutung besitze, indem die wichtigsten Lebenserscheinungen, wie Nahrungssuche und -aufnahme, das Auffinden der Weibchen durch die Männchen, sehr häufig auch die Eiablage mit dem Geruchssinn in engstem Zusammenhang stehe. Die meisten Insekten werden daher als ausgesprochene Geruchstiere angesprochen. Darauf basierend wurde vielfach auch die Bekämpfung von Schadinsekten versucht, indem man durch Geruchsstoffe verschiedenster Art diese Insekten anködert und vernichtet (14).

Auch bei der Bekämpfung der gemeinen Stubenfliege, *Musca domestica*, spielt der Köderfang, namentlich in früheren Jahren, eine nicht unbedeutende Rolle (4, 6, 8, 9, 11, 12, 26, 28, 29, 33, 37, 38, 39, 40, 41, 44), wobei allerdings nie durchschlagende Erfolge erzielt wurden.

Mit dem Aufkommen der DDT-Produkte und ihrer ausgezeichneten Wirkung als Dauerkontaktinsektizide zur Fliegenbekämpfung (46) ist dann aber das Köderproblem ganz in den Hintergrund getreten und hat an Aktualität seine vorherige Bedeutung vollkommen eingebüsst. Nachdem nun die Stubenfliege zuerst gegenüber den DDT-Präparaten, kurz darauffolgend auch gegen die in die Bresche geworfenen anderen chlorierten Kohlenwasserstoff-Insektizide und neuerdings auch gegenüber den verschiedenen Phosphorsäureestern, polyvalente Resistenz entwickelt hat (36, 47), erscheint es durchaus angebracht, sich wieder mit dem Köderproblem bei der Stubenfliege zu befassen und dabei namentlich die Grundlagen dieses Problems zu bearbeiten.

In den nachfolgenden Untersuchungen wurde daher im Zusammenhang mit dem Köderproblem versucht, die Sinnesfunktionen der Antennen aufzuklären, um festzustellen, ob das Anlocken der Stubenfliegen durch Geruchsköder für deren Bekämpfung von Erfolg gekrönt sein kann.

I. MORPHOLOGIE UND HISTOLOGIE DER ANTENNEN

Die Antennen von *Musca domestica* liegen in der Stirngrube des Kopfes und sie bestehen wie diejenigen anderer cyclorrhapher Dipteren aus 4 Segmenten: dem ringförmigen, fast schwarzen Scapus, rostral mit Borsten versehen, dem Pediculus, doppelt so lang wie breit, braunschwarz, mit verschiedenen langen Borsten auf dessen Aussenseite, dem Flagellum, viermal länger als breit, im Querschnitt oval, von grauschwarzer Farbe, und der Arista, im hinteren Teil des Flagellum eingefügt,

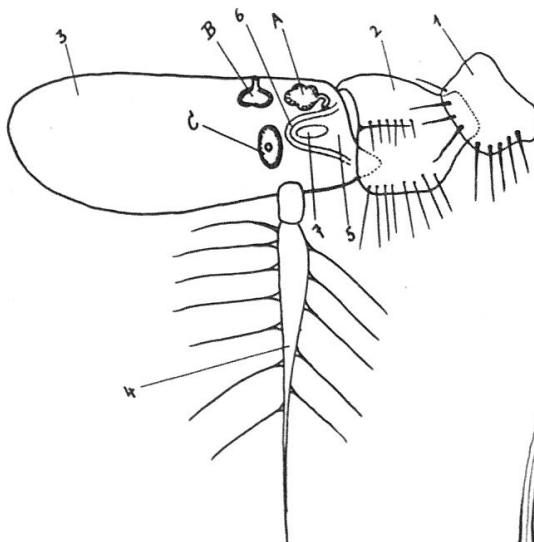


Abb. 1. — Schematische Ansicht der Antenne von *Musca domestica*. 1. Scapus; 2. Pediculus; 3. Flagellum; 4. Arista; 5. Scharnierzapfen des Pediculus; 6. Scharnierpfanne des Flagellum; 7. Eintrittsöffnung des Antennennervs in das Flagellum. A, B, C: Gekammerte zusammengesetzte Geruchssinnesgruben.

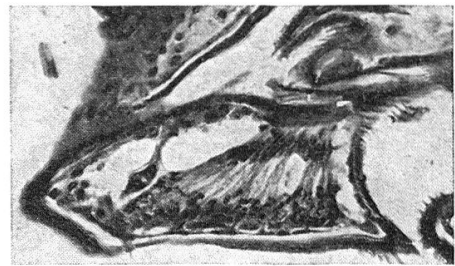


Abb. 2. — Querschnitt durch das Johnstonsche Organ im Pediculus.

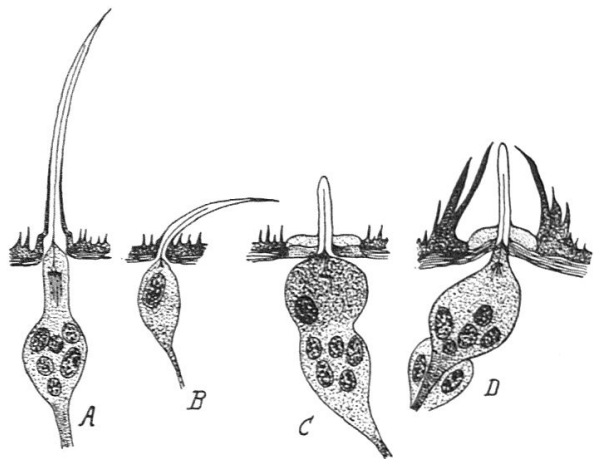


Abb. 3.

Haupttypen der Sinnesorgane auf dem Flagellum:

- A: grosses Sinneshaar;
- B: kleines Sinneshaar;
- C: Flächenkegel mit Sinnesstäbchen;
- D: einfache Sinnesgrube mit Sinnesstäbchen.

stabförmig mit 7 oberen und 5 unteren kräftigen Borsten (s. *Abb. 1*). Die Antennen der männlichen und weiblichen Fliegen lassen sich morphologisch nicht voneinander unterscheiden.

Sinnesorgane finden sich ausschliesslich im Pediculus und im Flagellum, während die Arista frei von Sinnesorganen und ohne Nervenstrang ist. Nach LIEBERMANN (27) dient sie hauptsächlich zum Schutze der Flagellen vor Verschmutzung mit Dung etc.

Im Pediculus liegt ein sehr gut entwickeltes Johnstonsches Organ (s. *Abb. 2*), das nach HOLLICK (21) durch die Bewegung des Flagellum relativ zum Pediculus gereizt wird und auf den Tonus der Flügel und Beine anspricht (s. auch S. 129).

Die Flagellen sind Sitz der Hauptsinnesorgane, von denen fünf Haupttypen zu erkennen sind, nämlich einfache grosse und kleine Sinneshaare, Flächenkegel, einfache und zusammengesetzte Sinnesgruben.

Die *grossen Sinneshaare* (*Abb. 3 A*), in ziemlich grosser Zahl über das ganze Flagellum verteilt, an dessen Spitze angereichert, sind dünnwandige, hohle Gebilde, in denen eine feine Nervenfaser endet. Strukturell sind sie am ehesten als Tasthaare anzusprechen.

Die *kleinen Sinneshaare* (*Abb. 3 B*) stehen in grosser Zahl zwischen den grossen Sinneshaaren. Im Gegensatz zu den grossen Sinneshaaren besteht ihr Sinnesorgan aus einem einzelligen, spindelförmigen Körper, derjenige der grossen Sinneshaare dagegen aus einem grossen Zellkörper mit 5-6 Zellkernen.

Die kleinen Sinneshaare können mit dem Feuchtigkeits- resp. Wärmesinn in Beziehung stehen. Sie gleichen nämlich sehr stark den Sinneshaaren, die WIGGLESWORTH (52) bei *Rhodnius* als Organ des Wärmesinns anspricht.

Die *Flächenkegel* (*Abb. 3 C*) als Geruchsorgane zu deuten, sind bei der Betrachtung der Flagellen von oben als sehr kleine, helle Kreise zwischen den Borsten und den Sinneshaaren wahrzunehmen. Im Schnitt erweisen sie sich als kuppelartige Membranen, die den Abschluss eines feinen Porenkanals bilden, auf dem als Verlängerung nach aussen ein sehr feines, kurzes Sinnesstäbchen sitzt. In diesem Sinnesstäbchen lässt sich eine sehr feine Nervenfaser feststellen, die nach innen, unmittelbar hinter dem Antennenchitin in eine runde, von fädigem Plasma erfüllte einzellige Sinneszelle übergeht. Anschliessend an dieselbe folgt ein Fortsatz, der bis 8 chromatinreiche Kerne aufweist. Er hat eine gewisse Ähnlichkeit mit den Sinneszellen der grossen Sinneshaare.

Diese sinnesstiftführenden Flächenkegel sind unregelmässig über die Fühlerkeule verteilt. Auf der nach aussen gerichteten Keulenseite liegen sie meist weit auseinander, auf der dem Kopf zugekehrten Seite dagegen befinden sie sich, namentlich im analen Drittel, in der Umgebung der beiden Sinnesgruben B und C nahe beisammen, berühren sich aber nicht. Ihre Zahl beträgt nach Auszählungen pro Flagelle ca. 420-450.

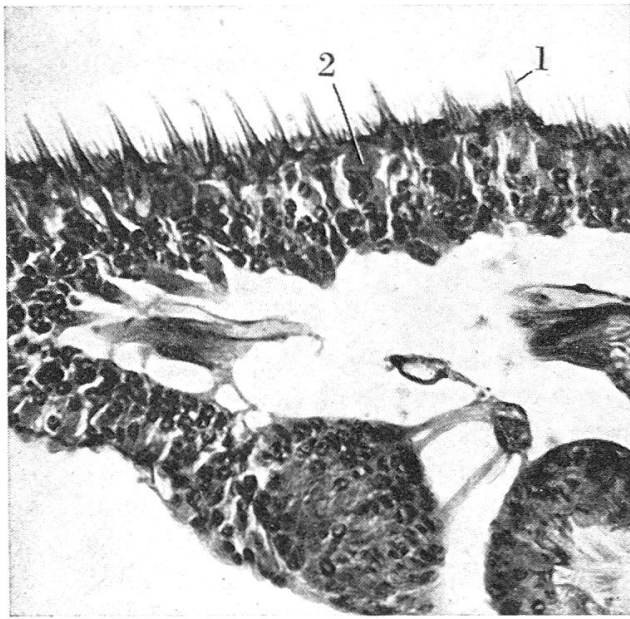


Abb. 4. — Längsschnitt durch das Flagellum mit grossen Sinneshaaren (1) und Flächenkegeln (2). Vergr. 800 \times .

Von den *einfachen Sinnesgruben* (Abb. 3 D), die etwas in den Fühler versenkte Flächenkegel darstellen, sind 38-40 pro Fühler vorhanden. Ihre Sinnesstäbchen sind etwas länger als diejenigen der Flächenkegel. Die Grubenöffnung zeigt einen verdickten Chitinring und einen Kranz kräftiger Borsten, die Schutzhaare darstellen. Die einfachen Sinnesgruben sind in der Umgebung der beiden zusammengesetzten Sinnesgruben B und C in mehreren Reihen angeordnet.

Auf der dem Kopf zugekehrten Seite des Flagellum liegen 3 *gekammerte, zusammengesetzte Sinnesgruben*, die nach LIEBERMANN (27) ebenfalls als Geruchsorgan anzusprechen sind (s. Abb. 1 ABC und Abb. 5). Sie sind Einstülpungen eines Teils der Flagel-

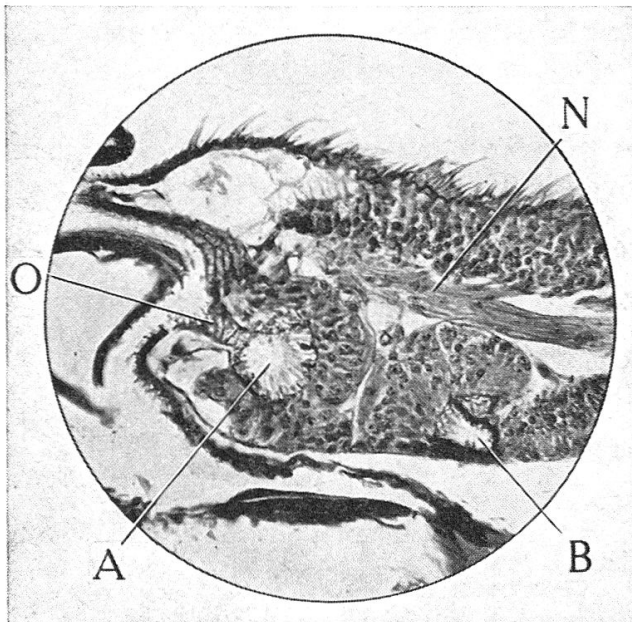


Abb. 5 a.

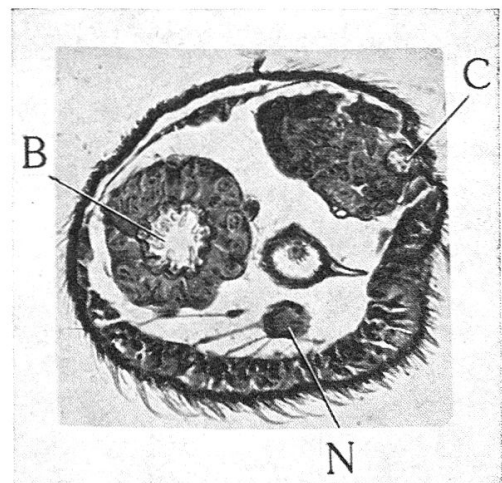


Abb. 5 b.

Abb. 5. — Längs- (a) und Querschnitt (b) durch die gekammerten zusammengesetzten Sinnesgruben A, B und C (vergl. Abb. 1). Die Öffnung der Sinnesgrube A liegt im Hohlraum zwischen Pediculus und Flagellum (0). N Antennennerv (Vergr. 600 \times).

lenoberfläche mit allen daraufstehenden Borsten, Haaren und stiftführenden Flächenkegeln. Alle 3 sind flaschenförmig, 3 resp. 4 — kammrig gebaut, mit einem verschieden langen z.T. gewundenen Hals, in dem reusenförmig starke Borsten sitzen und deren Öffnung ebenfalls mit starren Borsten ausgestattet ist, die das Eindringen von Schmutz verhindern.

Die Öffnungen der zwei dreikammrigen Sinnesgruben B und C münden auf der Höhe des Ansatzes der Arista frei an die Oberfläche der Keule. In der Aufsicht können sie als sehr feine, ovale Löcher festgestellt werden. Die dritte Sinnesgrube A, die vierkammrig und etwas grösser als die beiden andern ist, öffnet sich in einem S-förmig gewundenen schmalen Gang in den rostralen Teil der spaltenförmigen Höhlung, die zwischen dem Scharnierzapfen des Pediculus und der dazupassenden Einbuchtung des Flagellum liegt (Abbildung 1 und 5 a). Ihre Öffnung nach aussen ist also in dieser Höhlung versteckt und sie steht mit der freien Luft nicht direkt in Verbindung.

Die Funktion dieser Sinnesgrube als Geruchsorgan erscheint nach diesen Befunden ziemlich fraglich zu sein, da ein mit Duft beladener Luftstrom nur sehr schwer und langsam zu seiner versteckten Öffnung gelangen kann. Zudem scheint auch der dünne, gewundene Zuführungsgang für einen raschen Luftzutritt in das Sinnesorgan nicht besonders geeignet zu sein. Bei den Sinnesgruben B und C sind die Öffnungen dagegen so gelegen, dass Duftpartikel durch den kurzen Gang zu den Sensorien eindringen und sie reizen können.

Im Flaschenkörper der gekammerten Sinnesgruben gewahrt man feine, spatelförmige, sehr dünnwandige Sinnesstäbchen (*s. Abb. 5a, b*), die in die Höhle der Sinnesgruben hineinragen, sie z.T. fast ausfüllend. Zu jeder der gekammerten Sinnesgruben entsendet der Antennennerv einen starken Ast, der mit den grossen, spindelförmigen Sinneszellen in Verbindung steht.

Eine Auszählung der Sinnesstäbchen der drei Sinnesgruben ergab folgende Zahlen :

Grube A	40– 45
Grube B	28– 30
Grube C	25– 30
Total	93–105 Sinnesstifte

Dazu kommen an Sinnesstiften :

Einfache Sinnesgruben .	38– 40
Flächenkegel	420–450
Total Sinnesstifte . . .	551–595 / Antenne

Ein Vergleich der Zahl der total auf den Antennen von *Musca* vorhandenen Sinnesstäbchen mit den Zahlen, die LIEBERMANN (27) bei verwandten Dipteren fand, ergibt folgendes Bild :

	Stäbchen in Gruben	Flächenkegel	Total
<i>Musca domestica</i> L.	131-145	420- 450	551- 595
<i>Musca corvina</i> FABR.	868	2700	3568
<i>Muscina stabulans</i> HUN.	2560	1000	3560
<i>Calliphora erythrocephala</i> MEIG. ♂♂	1130	3000-4000	4130-5130
	2430	3000-4000	5420-6420
<i>Lucilia caesar</i> L. ♂♂	270	3500-4000	3770-4270
	440	4000	4400

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass die als Geruchsorgane anzusprechenden Sinnesstäbchen der Flächenkegel und der einfachen und gekammerten Sinnesgruben auf den Flagellen der Antennen von *Musca* im Vergleich mit anderen verwandten Dipteren in auffallend geringer Zahl vorhanden sind. Demzufolge ist auch anzunehmen, was im folgenden noch experimentell bewiesen wird, dass *Musca domestica* sicherlich keine hervorragende Geruchsleitungen aufzuweisen hat.

II. DIE SINNESFUNKTIONEN DER ANTENNEN VON MUSCA

Die Antennen besitzen bei den meisten Insekten nicht nur Geruchsfunktion, sondern sind auch Sitz anderer Sinnesorgane (7). Bei *Musca domestica* sind diese Verhältnisse noch wenig bekannt. Analogieschlüsse aus den Erkenntnissen bei anderen Musciden sind nicht zulässig, da *Musca* als ausgesprochen synanthrope Form eine gewisse Ausnahmestellung einnimmt.

Die Sinnesfunktionen der Antennen von *Musca* wurden durch das Verhalten von entfühlerten und normal Fühler tragenden Fliegen gegenüber verschiedenen Reizen vergleichend geprüft. Mit Hilfe einer feinen Uhrmacherpinzette lassen sich leicht Scapus und Flagellum, die sinnesorgantragenden Teile der Antennen, unter Zurücklassung des Pediculus entfernen.

Zu allen Versuchen verwendeten wir Fliegen, die vom ersten Lebenstag an nur Wasser und Zucker als Futter erhalten hatten und die 3-5 Tage alt waren. Die Weibchen wiesen jeweils fast unentwickelte Ovarien auf.

A. Allgemeine Beobachtungen

Bis zu zwei Stunden nach der in der Kältestarre der Fliegen durchgeführten Operation verhalten sich die Fliegen in den Käfigen auffallend ruhig und sie sind im Gegensatz zu den normalen Fliegen

wenig fluglustig. Sie sitzen meist am selben Orte und putzen sich konstant den Kopf, dann aber auch den ganzen Körper. Dieser Putzreflex tritt nach SZYMANSKY (42) und WIESMANN und LOTMAR (50) allgemein bei entfühlerten Fliegen auf, und er ist auf das Fehlen der Antennen zurückzuführen. Drei bis vier Stunden nach der Entfernung der Antennen fliegen sie dann aber fast ebenso lebhaft im Käfig umher wie die normalen Fliegen und leben ohne wesentliche Sterblichkeit über eine Woche. Sie nehmen auch Wasser und Zucker zu sich.

B. Ausfallerscheinungen bei den entfühlerten Fliegen

Bei den entfühlerten Fliegen fallen einige Sinnesfunktionen aus, deren Rezeptoren demnach in den Antennen, speziell in den Flagellen sich befinden müssen.

1. Geruchssinn

Bei den Musciden sitzt der Geruchssinn, wie HARTUNG (19) bei *Calliphora* und LIEBERMANN (27) bei vielen Musciden beweisen konnten, in den Flagellen der Antenne. Diese sind auch bei *Musca* mit Sinnesorganen ausgestattet, die als Geruchsorgane (Flächenkegel und Geruchsgruben) anzusprechen sind (s. S. 122-123).

Bringt man unter den mit Nylontüll überzogenen Boden der Flugkäfige (s. Abb. 6) eine kleine Schale mit gärendem Fliegenfutter, dann sammeln sich innert kurzer Zeit die im Käfig befindlichen normalen Fliegen über dieser Geruchsquelle in grösseren Mengen an, stülpen den Rüssel durch die Tüllmaschen gegen die Geruchsquelle aus und versuchen dieselbe mit dem Rüssel, auch ohne tarsalen Reiz, zu erreichen. Diese Reaktionen kann man mit den verschiedensten riechenden Stoffen auslösen (s. S. 144). Das Rüsselausstossen flaut nach einiger Zeit ab, weil auf den olfaktorischen Reiz keine kontaktchemischen, tarsalen und oralen Reize folgen.

Stubenfliegen ohne Flagellen laufen über die Geruchsquelle ohne anzuhalten hinweg. Sie löst auch keinen Rüsselreflex aus. *Durch die Entfernung der Flagellen ist auch bei Musca wie bei anderen Fliegen der Geruchssinn ausgeschaltet.*

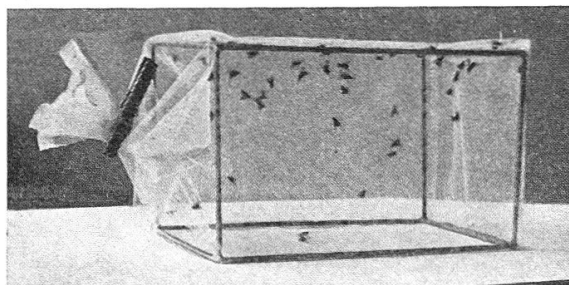


Abb. 6. — Mit Nylontüll überzogener Fliegenkäfig.

2. Feuchtigkeitssinn

Dass die Feuchtigkeit der Nahrung auch bei Ausschaltung aller anderen Reize imstande ist, positive hydrotaktische Bewegungen auszulösen, ist auch bei Fliegen bekannt und von McINDOO (31) bei *Lucilia*, *Calliphora* und *Phormia* und von KRIJGSMAN (24,25) bei *Stomoxys* und *Lyperosia* nachgewiesen.

Im Leben der Stubenfliege spielt Feuchtigkeit, resp. Wasser eine bedeutende Rolle. In trockener Zimmerluft verlieren freifliegende Fliegen durch Wasserabgabe innert 6–8 Stunden bis zu 30 % ihres Körpergewichts. Solche durstige Fliegen reagieren auch auf sehr geringe Spuren von Wasserdampf, die z.B. von einem angefeuchteten Filterpapier ausgehen.

In einem Nylontüllkäfig befanden sich 50 normale Fliegen, die 5 Stunden kein Futter oder Wasser erhalten hatten. Unter den Boden des Käfigs kommt eine kleine, offene Petrischale (\varnothing 55 mm) mit einer Filterpapierrondelle. Diese wird mit verschiedenen Mengen von Wasser von Zimmertemperatur (22–24 Grad C) angefeuchtet und das Verhalten der durstigen Fliegen im Käfig beobachtet.

Bis zu einer Menge von 0,05 ml Wasser pro Filterpapier sammelten sich die durstigen Fliegen über der Feuchtigkeitsquelle an und versuchten, angeregt durch die Wasserdampf-atmosphäre mit dem ausgestreckten Rüssel das Filterpapier zu erreichen. Bei höheren Wassergaben entstanden zeitweise über dem nassen Filterpapier Ansammlungen bis zu 20 Fliegen. Der Rüsselreflex tritt, wie bei Geruchsreizen, auch durch den Feuchtigkeitsreiz ohne Tarsenkontakt in Erscheinung. Nach 2–3 Minuten verliert der Feuchtigkeitsköder seine Lockwirkung. Immerhin bleiben in der Folgezeit die Fliegen auf ihren Wanderungen über der Feuchtigkeitsquelle meist kurz stehen und rüsseln dann oft ein paarmal durch die Gazemaschen hindurch. Satte Fliegen reagieren praktisch nicht auf Wasserdampf.

Bei den gleichen Versuchen, durchgeführt mit entfühlerten, durstigen Fliegen, laufen die Fliegen über die Feuchtigkeitsquelle hinweg, ohne sie zu beachten. *Demnach steht fest, dass in den Flagellen des Musca-fühlers Sinnesorgane vorhanden sind, mit denen Fliegen Feuchtigkeit feststellen können, und diese Wahrnehmungen mit Rüsselausstossen beantworten.*

Der Feuchtigkeitssinn ist bei den Insekten wohl allgemein in den Antennen lokalisiert (35).

3. Wärme- oder Temperatursinn

Die Stubenfliege ist bekanntlich sehr termophil. Ihre Vorzugstemperatur liegt nach HERTER (20), NIESCHULZ (34) und THOMSEN (43) zwischen 38 und 42°C.

Der Nachweis des Temperatursinnes geschah nach folgender Methode :

Unter den Boden des Nylontüllkäfigs wurde als Wärmequelle eine kleine offene resp. geschlossene Petrischale aufgestellt, die mit 40°C heissem Wasser gefüllt war. Als Kontrolle diente eine gleiche leere Schale. Es wurde nun das Verhalten von 50 im Käfig befindlichen Fliegen, die Zucker und Wasser ad libitum zur Verfügung hatten, gegenüber diesen Wärmequellen untersucht.

Wurde eine offene Heisswasserschale verwendet, dann bildete sich über derselben sehr rasch eine starke Ansammlung von Fliegen, die lebhaft den Rüssel gegen den warmen Wasserdampf ausstreckten. Wurde die Petrischale mit dem Deckel geschlossen, so dass nur trockene Wärme auf die Fliegen einwirken konnte, dann entstanden auf diesen kleinen Wärmeplatten innert kurzer Zeit ebenfalls starke Fliegenansammlungen. Die Fliegen laufen von allen Seiten auf diesen Wärmepunkt zu, bearbeiten ihn kurze Zeit mit dem ausgestülpten Rüssel und bleiben dann meist ruhig auf der Wärmequelle oder in ihrer nächsten Umgebung sitzen. Wie Versuche mit entflügelten Fliegen zeigten, laufen die Fliegen die Wärmequelle aus Distanzen von 6–8 cm gradlinig an.

Daraus geht hervor, dass Wärme einerseits die satten Fliegen anlockt und sie zum Verharren auf der Wärmequelle veranlasst und andererseits, dass feuchte und trockene Wärme den Rüsselreflex auslöst. Besonders stark ist der Rüsselreflex beim warmen Wasserdampf.

Auch bei anderen Fliegen regt der Temperatursinn bei gewissen Temperaturen zum Fressen an. So reagieren nach KRJIGSMAN (24, 25) *Lyperosia* und *Stomoxys* auf Wärmereize mit Ausstrecken des Rüssels und mit Stechversuchen (von WIESMANN und LOTMAR (50) bestätigt). *Musca* verhält sich also in dieser Beziehung wie blutsaugende Dipteren.

Diese Wärmeveruche mit entfühlerten Fliegen ausgeführt, zeigten, dass diese Tiere weder auf trockene noch auf feuchte Wärme reagieren. Sie laufen über die Wärmequelle hinweg ohne von derselben zum Anhalten oder gar zum Rüsselausstossen angeregt zu werden.

Bei *Musca* liegen demnach die Sinnesorgane, die auf Wärmereize ansprechen im *Pediculus* der Antennen. Mit den Tarsen nehmen die Tiere, wie die entfühlerten Fliegen zeigten, keine Wärmereize wahr.

4. Erschütterungs- und Luftströmungssinn

Erschüttert man einen Käfig mit normalen Fliegen nur leicht, dann fliegen die Tiere sofort von der Käfigwand weg. Entfühlerte Fliegen dagegen reagieren in gleicher Weise nur auf ziemlich starke Erschütterungen des Käfigs.

Bläst man längs der inneren Wandung eines Nylontüllkäfigs einen kalten oder warmen Luftstrom, dann hören die normalen Tiere momentan im Käfig zu fliegen auf und es sammelt sich ein Teil der Fliegen in diesem Luftstrom an und die Tiere stellen sich zu demselben mit dem Kopf zur Strömungsrichtung ein. In dieser Stellung verharren die Fliegen oft längere Zeit. *Musca* zeigt also eine typische Anemotaxis.

Beim selben Versuche, mit entfühlerten Fliegen durchgeführt, stehen die zufällig im Luftstrom befindlichen Fliegen ebenfalls still, orientieren sich aber nicht wie die normalen Fliegen mit dem Kopf gegen den Luftstrom. Es sammeln sich auch keine Fliegen im Luftstrom an. Nach einiger Zeit beginnen sich die entfühlerten Fliegen im Luftstrom zu putzen, namentlich den Kopf und sie führen diese Putzbewegungen längere Zeit aus. Man erhält den Eindruck, dass diese Fliegen den Luftstrom nur partiell wahrnehmen und dadurch irritiert, die in Wirklichkeit nicht vorhandenen Fühler durch intensive Reinigung wieder in Funktion setzen wollen. Diese Beobachtungen lassen darauf schliessen, dass die Antennen für die Richtungsperzeption strömender Gase in erheblichem Grad verantwortlich zu machen sind.

Lässt man entfühlerte Fliegen in einem Zimmer frei fliegen, dann stellt man weitere Ausfallserscheinungen fest, die mit dem Fehlen des Luftströmungssinnes in Beziehung stehen. Der Flug der entfühlerten Fliegen im Raum ist deutlich langsamer als derjenige der normalen Fliegen. Weiter sind jene nicht fähig, wie die fühlert tragenden Fliegen eine Wand oder ein Fenster anzufliegen, ohne mit dem Kopfe anzustossen. Im Laufen auf senkrechten oder waagrechten Flächen, sowie beim Landen auf letzteren, sind die entfühlerten Fliegen dagegen nicht sichtbar behindert.

Das Sinnesorgan, mit dem *Musca* Luftströmungen und Erschütterungen wahrnimmt, ist wie bereits HOLLICK (21) an *Muscina stabulans* feststellte, das Johnstonsche Organ, das im 2. Fühlerglied, im Scapus, gelegen ist (s. Abb. 2).

5. Kontaktchemischer Sinn

Während bei Hymenopteren (7) und bei vielen Lepidopteren (48) die Antennen auch Sitz von Kontaktchemorezeptoren sind, bei deren Berührung mit Wasser oder Zuckerwasser die Tiere den Reiz mit Entrollen ihres Rüssels beantworten, erzielt man bei der Reizung der Antennen von *Musca* mit Zuckerwasser keinen Rüsselreflex. Dass die Antennen der Dipteren keinen chemotaktischen Sinn aufweisen, ist eigentlich verständlich, da sie einerseits nicht so beweglich sind wie die Antennen der Hymenopteren und Lepidopteren und andererseits wegen ihrer Lage am Kopf und ihrer relativen Kleinheit mit einer Nahrung enthaltenden Unterlage gar nicht in Berührung kommen können. Die Geschmacksfunktionen werden von den Tarsen (10, 13, 33) und vom Fliegenrüssel übernommen.

C. Normale Lebensfunktionen entfühlerter Fliegen

Einige wichtige Lebensfunktionen, die bei anderen Insekten mit dem Geruchssinn und damit mit den Antennen in Zusammenhang

stehen, können auch von fühllosen Stubenfliegen ohne Hemmungen ausgeführt werden.

1. Auffinden von Nahrung

Legt man in einen kleinen oder grösseren Flugkasten geruchlich wahrnehmbares oder wie Zucker geruchloses Futter, dann finden auch die fühllosen Fliegen diese Nahrung sehr bald, und zwar ausschliesslich durch den tarsalen, kontaktchemischen Sinn. Derselbe ist absolut unabhängig von den Antennen und vom Geruch der jeweils wahrgenommenen Substanz. Man kann daher entführte Fliegen in einem Zuchtkasten ebensolange am Leben erhalten wie normale.

Der kontaktchemische Sinn der Tarsen spielt, namentlich beim Auffinden von geruchloser Nahrung, wie Zucker, Wasser, frischer Milch etc., d.h. Stoffe, die zur Vorzugsnahrung der Stubenfliege gehören (49), eine ausschlaggebende Rolle. Mit diesem Sinn sind auch fühllose Fliegen fähig, freifliegend in einem grösseren Raume Zuckerwasser zu ihrer Ernährung zu finden, wie aus dem folgenden Versuch hervorgeht:

Im Labor ($6 \times 6 \times 3,5$ m) bei einer Lufttemperatur von 23°C wurden um 10 Uhr 200 am Tage vorher entführte und 200 fühltragende Stubenfliegen frei fliegengelassen. An drei verschiedenen Orten stellten wir je einen angefeuchteten, zuckerhaltigen mit Dimetilan vergifteten roten Fliegenteller auf, zählten zu verschiedenen Zeiten die gefangenen Fliegen und sortierten dieselben nach fühllosen und normalen Fliegen aus (s. Tabelle 1).

TABELLE 1

*Fang von normalen und entführten Stubenfliegen
auf 3 mit Dimetilan vergifteten Zuckerwasserfliegentellern
im Verlaufe von 24 Stunden*

Nach ... Std.	Zahl der gefangenen Fliegen	
	entführt	normal, mit Fühlern
1 h	15	72
2 h	37	108
4 h	64	154
6 h	82	183
8 h	105	188
24 h	126	195

Auch frei im Zimmer fliegend finden demnach die entführten Fliegen einen Zuckerköder, von dem sie fressen und durch das Dimetilan an Ort und Stelle innert kurzer Zeit abgetötet werden.

Diese Tatsache ist dadurch zu erklären, dass die entfühlerten Fliegen, gleich wie die normalen, bei ihrem konstanten Umherlaufen und -fliegen über kurz oder lang zu den vergifteten Zuckerködertellern gelangen, den Zucker tarsal wahrnehmen, und diese Wahrnehmung dann mit Rüsselausstossen und Fressen beantworten.

Die normalen, fühlertragenden Fliegen werden rascher in grösserer Zahl zu den feuchten Köderstellen hingelockt, weil sie im Gegensatz zu den fühllosen Fliegen die Feuchtigkeit auf den Tellern auf eine kurze Distanz hin wahrnehmen und, dem Gefälle der Feuchtigkeit entgegenlaufend, zum Teller gelangen.

2. Copula

Eine grosse Anzahl von Insekten weist einen sogenannten Sexualduftstoff auf, durch den die unbefruchteten Weibchen die Männchen aus mehr oder weniger grosser Distanz zur Copula anlocken (14). Nach LIEBERMANN (27) müssen auch Musciden, wie *Lucilia caesar*, *Phaonia errans*, *Platystoma unbarum* etc. einen weiblichen Sexualduftstoff ausscheiden, den die Männchen mit den Antennen wahrnehmen. Männchen dieser Fliegen ohne Antennen sind nicht in der Lage, die Weibchen zu finden und auch zu erkennen.

Musca domestica verhält sich in dieser Beziehung ganz anders. In den Käfigen begannen die entfühlerten Männchen schon nach kurzer Zeit mit normalen und auch mit entfühlerten Weibchen Copulationsversuche auszuführen, die zu normalen, erfolgreichen Copulationen führten. Zahlenmässig konnten zwischen den Copulationen normaler und entfühlter Männchen mit normalen oder ebenfalls fühllosen Weibchen keine fassbaren Unterschiede gefunden werden.

Wie besondere Versuche zudem ergeben hatten, führten auch männliche Fliegen, deren Rüssel bis zur Basis abgeschnitten war und die ausserdem auch keine Fühler mehr hatten ganz normale Copulationen durch. Der sogenannte « Fliegenkuss » (vergl. WEST (45)) konnte in diesem Falle nicht erfolgen und er hat anscheinend bei der Copulation keine ausschlaggebende Bedeutung.

Nach den vorliegenden Versuchen weist *Musca* keinen Sexualduftstoff auf, der von den Männchen mit den Antennen wahrgenommen werden muss, sondern das Auffinden der Weibchen zur Copula wird in der Hauptsache rein optisch gelenkt.

Dass bei den von LIEBERMANN (27) untersuchten Fliegen ein Sexualduftstoff zum Finden der Geschlechter vorhanden sein muss, ist aus der Lebensweise dieser Tiere verständlich. Es sind durchwegs Fliegen, die einzeln leben und deshalb für gewöhnlich ihren Geschlechtspartner auf Distanzen finden müssen. Bei *Musca* dagegen leben Männchen und Weibchen meist in grosser Zahl am selben Ort in Ställen, auf Misthaufen, in Küchen etc. und sie finden sich schon durch kurze Flüge oder sogar laufend. Da die sehr fluglustigen *Musca*-Männchen

auch ihresgleichen, dann tote Fliegen, schwarze Tupfen in der Grösse einer Fliege usw. zur Copula anfallen, also rein telotaktisch orientierte Bewegungen ausführen, finden sie bei der dichten Besiedlung der Aufenthaltsorte der Stubenfliegen nach kürzerer oder längerer Zeit rein optisch einen willigen Geschlechtspartner.

III. GERUCHSLEISTUNGEN DER STUBENFLIEGE

Zum besseren Verständnis der Geruchsleistungen der Stubenfliege müssen noch ein paar biologische Eigentümlichkeiten besprochen werden, die mit dem Riechvermögen der Fliegen in engerem Zusammenhang stehen.

A. Beweglichkeit der Antennen

In der Ruhelage sind die beiden Antennen parallel zueinander ganz schwach vom Kopfe abgehoben, wobei die Flagellenspitze nur wenig über den Rand der Stirngrube herausragt. Mit einer feinen Nadel kann man die Antennen, ohne sie abzubrechen, maximal senkrecht zum Kopfe aufstellen, doch schnellen sie aus dieser künstlichen Lage sofort wieder in ihre Ruhestellung zurück.

Hält man eine Fliege an den Extremitäten fest und bringt sie dann durch Anblasen zur Ausführung von normalen Flugbewegungen, dann werden die Fühlerkeulen entweder in die Stirngrube eingezogen oder sie verharren, leicht vibrierend, in der Ruhelage. Auch auf warme oder kalte Luftströmungen, sowie auf Anblasen mit Duftstoffen, auf die die Stubenfliege sonst positiv reagiert, beim Lecken von Nahrung oder auf Berührung der Antennen, verharren die Fühler in ihrer Normallage oder sie werden in die Stirngruben eingezogen.

Die Antennen von *Musca* führen demzufolge nur sehr geringe Bewegungen aus, was auch durchaus verständlich ist, da sie einen nur sehr schwach ausgebildeten antennalen Muskelapparat aufweisen; besteht derselbe doch nur aus 4 Muskelfasern.

Die Stubenfliege verhält sich auch in der Beweglichkeit der Antennen anders als nahe verwandte Dipteren.

HARTUNG (19) machte bei *Calliphora erythrocephala* die Beobachtung, dass eine stillsitzende Fliege, der man langsam von vorne ein Stück faules Fleisch oder eine mit Honig bestrichene Nadel nähert, alsbald die Antennen hebt und mit ihnen meist vibrierende Bewegungen ausführt. Gleichzeitig laufen die Fliegen auf das Fleischstückchen oder den Honig zu. Nähert man aber den Tieren ein Stückchen Watte oder eine saubere Nadel, dann verharren die angelegten Antennen ohne jegliche Bewegung in der Ruhelage.

Weiter stellte LIEBERMANN (27) fest, dass die von ihm untersuchten Musciden bei der Ausführung von Flugbewegungen die

Antennen aus der Ruhelage automatisch senkrecht oder in einem Winkel von 45° zur Stirnplatte abheben. Durch dieses Aufstellen der Antennen können die in der Ruhelage gegen die Stirngrube gewendeten Geruchssinnesgruben mit dem Duft des Luftstroms in Berührung kommen, die in der Luft suspendierten Riechstoffpartikel auffangen und namentlich beim Fluge sozusagen ausschöpfen.

Bei *Musca* befinden sich die drei gekammerten Geruchsgruben, wie bereits ausgeführt, ebenfalls auf der dem Kopf zugewendeten Seite der Flagellen. Da nun *Musca* weder beim Anlaufen eines Geruchsköders noch beim Fliegen die Antenne aufstellt, und so die grossen Geruchsgruben nicht dem Duft- resp. Luftstrom exponiert, scheinen die nach LIEBERMANN zur geruchlichen Fernorientierung besonders wichtigen grossen Sinnesgruben bei *Musca* in ihrer Funktion gehemmt zu sein.

Die Nahorientierung geschieht wahrscheinlich in der Hauptsache durch die über die ganze Oberfläche der Flagellen verteilten Flächenkegel. Ihre Zahl ist aber im Vergleich zu anderen Fliegen gering, wodurch verständlich wird, dass, wie wir noch feststellen werden, *Musca* Geruchsreize, die von ihrer Nahrung ausgehen, nur auf relativ kurze Distanz wahrnimmt.

B. Herdentrieb

Wenn man sich eingehender mit *Musca* befasst, dann stösst man bei den verschiedensten Gelegenheiten immer wieder auf ein Phänomen, das man als Herdentrieb bezeichnen könnte.

Man beobachtet sehr oft, dass eine Fliege auf ihren Wanderungen einen Tropfen Zuckerwasser, eine tote Fliege etc. findet und an diesen Gegenständen intensiv zu saugen beginnt. In der Regel erscheint innert kurzer Zeit eine zweite Fliege, die an derselben Stelle den Rüssel ansetzt und oft sogar die erste Fliege zu verdrängen versucht. Meist kommen dann sehr rasch hintereinander weitere Fliegen, die genau an derselben Stelle rüsseln und saugen, so dass dann bald eine mehr oder weniger grosse Traube von rüsselnden und oft sich balgenden Fliegen entsteht. Dabei tritt häufig der Fall ein, dass ein genau gleicher Zuckertropfen etc. wenige cm neben dem starkbesiedelten, lange Zeit von den Fliegen gar nicht beachtet wird.

Solche Massenansammlungen entstehen besonders häufig in Fliegenkasten mit hungernden Fliegen. Aber auch bei frei im Zimmer fliegenden und auch bei satten Fliegen sind solche Massenansammlungen zu finden. Man kann sie auch im Stall unter gewissen Bedingungen beobachten.

Dieses Herdentrieb-Phänomen, das im Leben der Stubenfliege anscheinend eine ziemliche Bedeutung besitzt, wurde eingehend untersucht.

Zu diesen Versuchen wurden in der Hauptsache die allseitig mit Nylontüll überzogenen Drahtgestellkäfige benützt, in denen sich jeweils 50 Stubenfliegen, 25 Männchen und 25 Weibchen, befanden.

1. Versuch

Auf zwei gleich grosse, 4×4 cm Glasplatten wurde je ein quadratisches 1 cm^2 grosses Filterpapierstückchen gelegt, mit Zuckerwasser getränkt und die beiden Glasplatten in Abständen von 10 cm direkt unter den Boden des Gazeekäfigs gebracht und zwar so, dass die durstigen Fliegen den Zuckerköder mit ihrem Rüssel ohne Mühe durch die Tüllmaschen erreichen konnten. Der Köder war optisch für die Fliegen nicht sichtbar, da der Käfig auf einem weissen Filterpapier stand. Die Lockwirkung des Zuckers wurde durch seine Feuchtigkeit bedingt. Tarsal konnte er nicht festgestellt werden (s. Abb. 7).

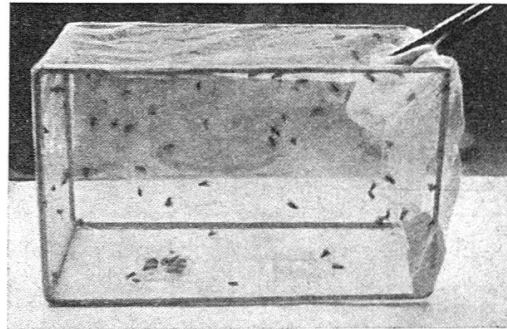


Abb. 7. — Unter dem Nylontüll des Fliegenkäfigs befinden sich zwei zuckerwassergetränkte Filterpapiere auf Glasplättchen. Am Plättchen links sitzen saugend Fliegen, das Plättchen rechts ist nicht besiedelt.

Die Besiedlung der beiden Frassköder wurde 10 mal je eine Minute an zwei abwechselungsweise verwendeten Käfigen registriert und nach jeder Beobachtungsminute wurden die beiden Köderplättchen in ihrer Lage vertauscht und ausserdem eine Pause von 10 Minuten eingeschaltet (s. Tabelle 2).

TABELLE 2
*Besiedlung der beiden Zuckerköder I und II
während je einer Minute*

Nach	Köder		Zuerst besiedelter Köder		Bemerkungen
	I	II	I	II	
1'	0	18	—	+	
2'	9	0	+	—	
3'	17	3	+	—	
4'	0	26	—	+	
5'	24	0	+	—	
6'	12	17	+	+	gleichzeitig besiedelt
7'	3	21	—	+	
8'	12	18	+	+	gleichzeitig besiedelt
9'	21	2	+	—	
10'	14	17	+	+	gleichzeitig besiedelt

Diese Versuchsreihe zeigt, dass in der Regel der zuerst von einer Fliege gefundene Zuckerköder viel stärker von anderen, nachfolgenden Fliegen aufgesucht wird als der Köder, dessen Besiedlung später erfolgt. Werden beide Köder gleichzeitig von je einer Fliege gefunden, dann halten sich die Besiedlungen der beiden Köder ziemlich die Waage.

In vielen Fällen ist es vorgekommen, dass die Fliegen vom zweitbesiedelten Köder frassen, aber nach kurzer Zeit auf den erst- und stark besiedelten Köder überwechselten und sich in die kleine Traube der fressenden Fliegen eindrängten.

2. Versuch

Um festzustellen, ob der Herdentrieb eventuell durch einen *Eigen-geruch* der Fliegen (« fly factor » nach BARNHART & CHADWICK (5)), verstärkt durch die immer grösser werdende Fliegenansammlung, gelenkt sein könnte, wurde der gleiche Versuch mit 50 entfühlerten, schwach hungrigen Fliegen durchgeführt, aber mit dem Unterschied, dass die Zuckerköder innen auf dem Boden des Käfigs sich befanden und dadurch den Fliegen tarsal zugänglich waren (s. Tabelle 3).

TABELLE 3

*Besiedlung der beiden Zuckerköder I und II
von entfühlerten Fliegen während je einer Minute*

	Köder		Zuerst besiedelter Köder	
	I	II	I	II
1'	12	2	+	—
2'	10	0	+	—
3'	5	16	—	+
4'	1	8	—	+
5'	7	10	+	+

} gleichzeitig
besiedelt

Auch bei den fühllosen Fliegen entscheidet die erste, den Köder aufsuchende und von ihm fressende Fliege über die Stärke seiner weiteren Besiedlung. Die entfühlerten Fliegen verhalten sich also in dieser Beziehung gleich wie die normalen Fliegen.

Der Herdentrieb hat, da auch Tiere ohne Geruchssinn ihn besitzen, mit dem Geruchssinn der Fliegen nichts zu tun.

3. Versuch

In die Käfige mit je 50, 3–4 Stunden hungrigen, normalen resp. entfühlerten Fliegen wurde jeweils ein leeres Glasplättchen und ein solches, auf das mit Gummi arabicum 1 resp. 4 tote Fliegen aufgeklebt waren, gebracht. Es wurde das Verhalten der Fliegen beobachtet und

die während je 1 Minute die Glasplatten aufsuchenden Fliegen gezählt. Nach jeder Minute wurden die Glasplatten in ihrer Lage vertauscht und die Fliegen weggejagt (s. Tabelle 4).

TABELLE 4

Besiedlung der Glasplättchen mit 0, 1 und 4 toten Fliegen während je einer Minute

	Glasplatte		Glasplatte		Glasplatte, entführte Fliegen	
	1 tote Fliege	leer	4 tote Fliegen	leer	4 tote Fliegen	leer
1'	13	1	23	2	19	3
2'	16	2	29	3	21	0
3'	14	3	38	0	17	2
4'	17	0	28	2	25	0
5'	15	2	31	4	12	1
Summe	76	8	149	11	94	6

Die Versuche zeigen mit grosser Deutlichkeit, dass sowohl eine einzelne tote Fliege als besonders eine kleine Gruppe von 4 toten Fliegen andere Fliegen in grosser Zahl anlocken. Normale und entführte Fliegen verhalten sich gleich, so dass wiederum eine geruchliche Orientierung bei der Entstehung der Massenansammlungen ausgeklammert werden kann. Zudem steht fest, dass es zur direkten Auslösung einer Massenansammlung keiner lebenden, saugenden Fliegen bedarf, sondern dass auch tote Fliegen die gleiche Wirkung ausüben. *Der Herdentrieb scheint also rein optisch ausgelöst zu werden.* Die hungrigen Fliegen belecken die toten Tiere sowie auch ihre nächste Umgebung, eine Erscheinung, auf die auch ASCHER und LEVINSON (3) hinweisen. Namentlich bei den 4 toten Fliegen zeigten die zugewanderten Fliegen eine starke Erregung.

4. Versuch

Ein weiterer Beweis dafür, dass der Herdentrieb bei *Musca* auf optischer Basis beruht, konnte durch einen Versuch mit Attrappen geliefert werden.

Auf zwei Glasplättchen, 4×4 cm, wurden je 5, aus schwarzem resp. weissem Glanzpapier ausgestanzte runde Papierchen (Ø 5 mm) getrennt als flacher Boden aufgeklebt, in einen Nylonkäfig mit 50, 3 Stunden hungrige Fliegen gebracht und darauf das Verhalten der Fliegen wie

bei den vorausgehenden Versuchen beobachtet. Nach jeder Beobachtungsminute wurden die Glasplättchen in ihrer Lage verändert und damit auch die Fliegen von denselben weggejagt (s. Tabelle 5).

TABELLE 5

Fliegenbesuch auf den Attrappen während je einer Minute

	Glasplatte		Glasplatte mit Tupfen		Tupfen auf Glasplatte mit Zuckerwassertropfen		Glasplatte mit Tupfen entflügelte Fliegen	
	leer	schwarze Tupfen	weiss	schwarz	weiss	schwarz	weiss	schwarz
1'	2	18	4	17	9	26	1	12
2'	3	16	4	16	4	29	0	11
3'	4	21	6	21	6	19	1	16
4'	3	22	4	23	5	38	1	17
5'	2	27	5	24	9	27	2	9
Summe	14	104	23	101	33	139	5	65

Die Versuche zeigen, dass die schwarzen Tupfen von den Fliegen bis 5 mal stärker besucht wurden als die weissen Tupfen; oft wurden sie direkt angeflogen. Wie bei einem fressbaren Köder entstanden auf den schwarzen Tupfen oft auch kleine Ansammlungen von Fliegen, die die Attrappen häufig mit ihrem Rüssel betupfen. Die leeren und die mit weissen Tupfen versehenen Glasplatten wurden nur zufällig besucht und meist rasch wieder verlassen. Fliegenansammlungen entstanden hier nie.

Wurden die Tupfen mit Zuckerwasser beködert, dann erwiesen sich die schwarzen Tupfen immer noch 4 mal attraktiver als die weissen und auf den schwarzen Tupfen entstanden starke Ansammlungen von rüsselnden Fliegen. Während jeder Versuchsminute wurde immer wieder festgestellt, dass die Fliegen von den weissen Tupfen direkt auf die schwarzen übersiedelten und sich dann dort zwischen die anderen fressenden Fliegen drängten. Bei den entflügelten Fliegen konnte man in der Regel ein gradliniges, direktes Anlaufen der schwarzen Tupfen beobachten. Die schwarzen Tupfen wurden demnach von den Fliegen optisch wie kleine Ansammlungen von fressenden Fliegen wahrgenommen und sie reagieren auf dieselben auch dementsprechend, mit Zulaufen oder Zufiegen, Stehenbleiben und meistens auch mit Rüsseln. Sobald sich dann einige Fliegen bei den Attrappen befinden, wirken dieselben auf weitere Fliegen ebenfalls optisch anziehend, wodurch dann grössere und kleinere Ansammlungen von Fliegen entstehen.

5. Versuch

An je 25 ♂ und ♀ wurden die Facettenaugen mit in Nagellack aufgelöstem Sudan-Schwarz verklebt. Die geblendeten Tiere kamen in einen Nylonkäfig, auf dessen Boden sich auch zwei Glasplättchen mit je einem mit Zuckerwasser imprägnierten Filterpapierstückchen befanden.

Die Fliegen verhielten sich ausserordentlich ruhig und putzten sich sehr oft und lange die Augen mit den Vorderbeinen. Während die sehenden Fliegen beim Gehen einander entweder ausweichen oder auf einander zulaufen, laufen die geblendeten Fliegen ohne von einander Notiz zu nehmen, aneinander vorbei. Wenn eine der geblendeten Fliegen durch Tarsenkontakt die Zuckerlösung fand, leckte sie sofort von derselben, aber dadurch entstanden keine Fliegenansammlungen wie bei den sehenden Tieren unter denselben Umständen. Die geblendeten Fliegen liefen an fressenden Tieren vorbei ohne sie zu bemerken.

Dies ist ein weiterer Beweis für die rein optische Orientierung von Musca bei der Erscheinung des Herdentriebes.

6. Versuch

Die Hauptwirkung des alten *Klebfiegenfängers* ist ebenfalls weitgehend auf dem Herdentrieb der Stubenfliege begründet.

In einem Zimmer mit 500 freifliegenden Fliegen wurden in einem Abstand von einem Meter zwei gleichbelichtete Fliegenfänger aufgehängt. Bei einem liess man die gefangenen Tiere am Fliegenfänger kleben, beim anderen dagegen entfernte man fortlaufend die gefangenen Fliegen.

Innert 2 Stunden fingen sich am Fliegenfänger, an dem die Fliegen belassen wurden, mit ansteigender Schnelligkeit 86 Fliegen (49 Männchen und 37 Weibchen) und am anderen Fliegenfänger total 19 Fliegen (11 Männchen und 8 Weibchen), und zwar die Hauptmenge in den ersten 30 Minuten.

Die klebenbleibenden Fliegen gaben, wie in Versuch 3 die dort verwendeten toten Fliegen, Anlass zur Bildung von Fliegenansammlungen.

7. Versuch Fliegenansammlungen an Wärmequellen

Fliegenansammlungen, durch den Herdentrieb ergänzt, kann man auch mit Wärmequellen hervorbringen. Haben erst ein paar Fliegen, meist laufend, die Wärmequelle gefunden, dann zieht diese kleine Ansammlung, wie in Versuch 3 die 4 toten, aufgeklebten Fliegen, optisch wieder Fehr und mehr andere Fliegen aus der Nähe an. Besonders in Ställen kann man solche Fliegenansammlungen an Wärmespots an Decken etc. finden. Diese Orte zeichnen sich meist durch das Vorhandensein von sehr viel Fliegenkot aus.

C. Weitere Bemerkungen zum Herdentrieb

Der eigentümliche Herdentrieb bei *Musca domestica* hängt wahrscheinlich mit dem geselligen Zusammenleben in ihrem Biotop zusammen. Er macht sich einerseits beim Auffinden von Wärmequellen, dann aber ganz besonders beim Nahrungserwerb der Fliegen bemerkbar. Der Herdentrieb ist sicherlich, zusammen mit dem tarsalen kontaktchemischen Sinn, eine sehr wichtige *Zusatzleistung* zum Geruchssinn der Fliegen, der, wie wir noch sehen werden, eine nur geringe Reichweite aufweist. Von grösster Bedeutung ist er auch bei nicht riechenden Nahrungsstoffen (Zucker, frischer Milch etc.). Mit dem Herdentrieb finden die Fliegen rein optisch ausgiebige Nahrungsquellen, die für die Nahrung-suchende Fliege bereits durch andere fressende Fliegen markiert sind.

Der « fly-factor » von BARNHART & CHADWICK (5), eine Geruchspur, die fressende Fliegen auf einem Köder zurücklassen, und der dadurch besonders attraktiv wird, spielt beim Herdentrieb sicherlich eine ganz untergeordnete Rolle, da einerseits auch die fühllosen Fliegen in gleicher Weise wie die normalen reagieren und andererseits unsere Zuckerköder durch den Besuch der Fliegen nicht attraktiver wurden, also in unserem Falle Geruchsspuren durch die fressenden Fliegen nicht in auffallender Weise entstanden sind (vergl. DETHIER (15)).

Sinnesphysiologisch gehört der Herdentrieb der Fliegen zum Typ der temporären, fluktuierenden « associations » im Sinne von ALVERDES (1) bei denen sich Einzelindividuen, durch Taxien geführt, zusammen finden. In unserem Fall wird der Herdentrieb durch eine Orthokinese (FRÄNKEL und GUNN (17)) ausgelöst, die die Tiere zum geruchlosen Köder führt, auf dem sie dann durch kontaktchemische Reize festgehalten werden. Die nachfolgenden Fliegen werden visuell herbeigelockt, und je grösser die Ansammlung wird, auf desto grössere Distanz erstreckt sich dann die visuelle Orientierung für die anderen Fliegen.

D. Distanzen, aus welchen Geruchsstoffe wahrgenommen werden

Zur Feststellung der Distanz, aus der hungrige Stubenfliegen in ruhender Luft Geruchsstoffe wahrnehmen, wurde die folgende Methodik angewendet :

In einen allseitig mit Nylontüll (Maschenweite 4 mm²) überzogenen Drahtfliegenkäfig wurden 50 Stubenfliegen (25 Männchen und 25 Weibchen) gebracht. Der in einer kleinen Petrischale befindliche Geruchsstoff wurde von aussen her unter den Käfig gestellt und zwar so, dass der Rand der Schale auf dem Tüll des Bodens satt auflag. Die Fliegen konnten die Ködersubstanz weder mit den Tarsen noch mit dem ausgestreckten Rüssel erreichen. Durch Heben des Fliegenkäfigs wurde die Distanz

zwischen der Köderschale und dem Boden des Käfigs sukzessive vergrößert und jeweils das Verhalten der Fliegen beobachtet.

Während 5 Minuten wurden fortlaufend die über dem Köder stehenbleibenden und rüsselnden Fliegen ausgezählt. Hierauf wurde der Köder entfernt und mit einem 2. resp. 3. Fliegenkäfig der gleiche Versuch ein zweites und drittes Mal durchgeführt.

Als Geruchsköder wurden Substanzen verwendet, die eine bekannte Lockwirkung auf *Musca* ausüben (s. Tabelle 6).

TABELLE 6

*Fliegenbesuch während je 5 Minuten über Geruchsködern,
die in verschiedenen Distanzen dargeboten wurden.
Nur stillstehende und rüsselnde Fliegen wurden notiert.
Mittel aus drei Versuchen.*

Abstand des Geruchsköders vom Boden des Fliegenkäfigs	Ködersubstanzen					Durstige Fliegen, nasses Fil- terpapier
	Fliegen- larven- futter	Pferde- mist	Milch- säure 0,1 %	Aethanol 0,1 %	Isovaler- aldehyd 0,05 %	
Direkt unter Tüll	63	89	54	46	72	23
1 cm » »	52	68	50	43	58	16
2,5 cm » »	23	24	5	2	6	5
5 cm » »	9	10	3	1	1	2
7,5 cm » »	5	0	0	0	0	0
10 cm » »	0	0	0	0	0	0

Aus diesen Versuchen ist ersichtlich, dass *Musca* in ruhender Luft eine zum Teil stark riechende Duftquelle nur aus relativ kurzer Distanz wahrnimmt und dann den Duftreiz in bekannter Weise mit Stehenbleiben und Rüsseln beantwortet (s. S. 127). Satte und hungrige Fliegen verhalten sich übrigens gleich, nur mit dem Unterschiede, dass die letzteren auch auf Wasserdampf reagieren. Auch Feuchtigkeit wird von den durstigen Fliegen nur auf kurze Distanz wahrgenommen.

Dass auch freifliegende *Musca* Duftstoffe im Zimmer ungefähr auf gleiche Distanzen finden und die Reize dann mit gerichtetem Gehen beantworten, wird im folgenden Kapitel gezeigt werden (s. S. 146).

E. Versuche mit Geruchsstoffen

Angaben aus der Literatur

In der älteren, einschlägigen Literatur findet man viele Angaben über Stoffe und Substanzen, die auf die Stubenfliege eine Lockwirkung ausüben. Sehr eingehend befassten sich mit diesem Problem amerikanische Forscher, die auch verschiedene Fliegenfallen entwickelten.

Die Prüfung der Köderstoffe geschah meist in oder direkt ausserhalb von Viehställen (6, 91, 33, 23, 41, 37, 38, 26) dann auch im Laboratorium (2, 39, 11, 12) und in hierzu besonders konstruierten Olfaktometern (5, 22, 30, 15, 16).

Während die älteren Arbeiten sich hauptsächlich mit Naturstoffen als Lockmittel beschäftigen, versuchte man später das wirksame Prinzip dieser Köder zu erfassen, indem man definierte Substanzen prüfte.

Bei den Naturstoffen sind es besonders tierische und vegetabilische Produkte, die in Fäulnis oder Gärung übergehen und die dann, wie AWATI (4) nachwies, je nach dem Grade der Zersetzung die Fliegen verschieden stark anlocken. Die untersuchten definierten Geruchsstoffe wie Alkohole, Aldehyde, organische Säuren, Azetate, Propionate, Kohlehydrate etc. entstehen zum grössten Teil bei der Zersetzung organischen Materials und sie scheinen für die Lockwirkung derselben verantwortlich zu sein (vgl. AWATI (4)).

Interessant ist, dass *Musca*, wie z.B. aus den Köderfallenversuchen von RICHARDSON (37) (1957) und SPEYER (41) hervorgeht, auch auf geruchlose Stoffe, wie verschiedene Kohlehydrate in wässriger Lösung und nach CRUMB und LYON (11, 12) auch auf CO_2 und CO_2 abspaltende Substanzen reagiert. Es ist sehr wohl möglich, dass diese mit Zuckerwasser beköderten Fallen zum Teil durch Wasserdampfabgabe, zum Teil auch durch den von DETHIER (15) beschriebenen Effekt eine gewisse Köderwirkung aufweisen.

In diesem Zusammenhang ist auch von Interesse, dass, trotzdem *Musca* Zucker und andere Kohlehydrate gern frisst und für ihren Lebensunterhalt braucht, man sie im Freien nie auf Blüten honigleckend findet, wie dies nach HAMMER (18) für viele verwandte Dungfresser zutrifft. Die Stubenfliege reagiert auf honigspendende Blüten fast gar nicht, wie entsprechende eigene Versuche zeigten (49).

Eigene Versuche mit Geruchsstoffen

Zur Prüfung der Lockwirkung verschiedener Geruchsstoffe auf die Stubenfliege verwendeten wir ein sehr einfaches Olfaktometer, bestehend aus einem 1 m langen Glasrohr, Durchmesser 5 cm, in dessen Mitte ein Saugstutzen eingeschmolzen ist. Die beiden Enden des grossen Glasrohrs wurden mit paraffinierten Gummistopfen verschlossen, die durch ein kurzes Glasrohr durchbohrt sind. An diese Glasrohre wird je eine 100 ml Glasflasche angeschlossen, deren eine die auf feuchtem Filterpapier aufgetragene Geruchssubstanz und deren andere ein mit Wasser angefeuchtetes Filterpapier enthält. Wird der Saugstutzen an ein schwaches Vacuum angeschlossen, dann zirkuliert in einem Schenkel der grossen Glasrohre ein Duftstrom, in dem anderen ein normaler Luftstrom. Das Olfaktometer wird genau waagrecht auf einem Stativ montiert und von oben gleichmässig belichtet. Vor Versuchsbeginn bringt man in das grosse Glasrohr 50 satte Fliegen und nachdem sich dieselben ungefähr gleichmässig im Rohr verteilt haben, schaltet man das Vacuum ein und beobachtet das Verhalten der Fliegen.

Mit diesem Olfaktometer lassen sich nur qualitative Geruchsprüfungen durchführen, indem nur festgestellt werden kann, ob ein

bestimmter Stoff für die Fliegen eine Geruchswirkung hat oder nicht. Für unsere Zwecke genügte aber diese Feststellung vollkommen.

Auf den Lockgeruch reagieren nur die Fliegen im Duftstrom, während die Tiere im Luftstrom entweder ungeordnet umherlaufen oder irgendwo am Glase stillsitzen. Da der Luftstrom in beiden Schenkeln des Olfaktometers nur sehr gering ist, sich eingeblassener Rauch in der Sekunde nur 6–10 cm bewegt, tritt bei den Fliegen keine Anemotaxie ein.

Im Duftstrom zeigen die Fliegen, je nach der Qualität des Duftes, eine mehr oder weniger starke Erregung. Es laufen einzelne bis viele Fliegen dem Duftstrom entgegen oder stellen sich in ihren Längsachsen mit dem Kopf zum Duftstrom und beginnen mit dem Rüssel die Unterlage betupfend, das Glasrohr abzusuchen. Bald darauf fangen die Fliegen im Duftstrom an, mit den vorderen Extremitäten den Rüssel, den Kopf und vor allem die Antennen eifrig und lange zu putzen. Dieser durch den Duftstrom ausgelöste Putzreflex hängt, wie dies SZYMANSKI (42) und WIESMANN & LOTMAR (50) nachwiesen, damit zusammen, dass die antennalen Geruchsreize, gleich wie bei den vorausgehend besprochenen Versuchen, den Rüsselreflex auslösen, aber weder mit dem Rüssel noch den Tarsen kontaktchemisch etwas Fressbares festgestellt wird. — Olfaktorischer und kontaktchemischer Sinn sind demzufolge bei *Musca* sehr eng miteinander gekoppelt.

Je nach Duftquelle verliert der Duftstrom nach maximal 5 Minuten seinen Reiz. Die stärksten Reaktionen treten immer kurz nach dem Einschalten des Vacuums ein.

Für die definierten Substanzen wurde durch Verdünnungsreihen die wirksamste Duftkonzentration festzustellen versucht.

Mit diesen Substanzen führten wir auch Versuche im Nylonkäfig durch, wobei unter den Boden des Käfigs ein kleiner Petrischalendeckel (\varnothing 4 cm) gestellt wurde, in dem die zu prüfende Substanz in gleicher Menge wie im Olfaktometer auf ein rundes Filterpapier gebracht wurde. Es kam uns dabei darauf an zu bestätigen, dass die Fliegen auch unter diesen Bedingungen wie im Olfaktometer auf die Substanzen mit Rüsselreflex antworteten. Die Ergebnisse all dieser Versuche sind in Tabelle 7 aufgeführt.

Unter den geprüften *Naturstoffen* hatten im Olfaktometer *frische Milch* und *Rohrzuckerlösung* keine Wirkung (s. S. 131). *Malzextrakt*, *Pferdemist* und *Schweinmist* erzeugten eine gerichtete Wanderung der Fliegen gegen den Duftstrom und lösten auch starke Rüssel- und Putzreflexe aus. Schwächer reagierten die Fliegen auf den Duft von *Käse*, *saurer Milch* und *Blutmehl* und nur gering auf den Duft überreifer *Bananen*.

Unter den *definierten Substanzen*, auf die die Fliegen im Olfaktometer meist mit Laufen gegen den Duftstrom, starkes Rüsseln und nachfolgendes Putzen reagierten, finden sich Stoffe, die sich bei der Zersetzung organischer Substanzen bilden, wie die Alkohole, organische

TABELLE 7
Geruchsversuche mit T-Rohr und im Nylonkäfig

	T-Rohr-Versuche			Nylonkäfig
	Laufen gegen Duftstrom	Rüssel-reflex	Putz-reflex	Rüssel-reflex
<i>Naturstoffe</i>				
Käse gemahlen	+	++	+	nicht ausgeführt
Milch frisch	—	—	—	
Milch sauer	++	++	++	
Blutmehl feucht	++	++	++	
Bananen überreif	+	+	+	
Rohrzucker 20 % + H ₂ O . .	—	—	—	
Malzextrakt 20, 50, 100 % .	++++	+++	++	
Pferdemist, frisch	++++	++++	+++	
Schweinemist	++++	+++	+++	
<i>Definierte Substanzen</i>				
Aethanol 0,5 ml	++	++	+	+
Isopropylalkohol . . 0,02 ml	+++	++	++	++
Isoamylalkohol . . . 0,01 ml	+++	++	++	++
n-Butanol 0,01 ml	+++	+++	++	+
Essigsäure 0,01 ml	+++	++	++	++
Milchsäure 0,05 ml	+++	+++	++	++
Buttersäure 0,05 ml	++	++	++	++
Ameisensäure 0,01 ml	++	+	++	++
Ammoniak 0,01 ml	++	+	+	++
Valeriansäure 0,01 ml	+	+	+	—
Isovaleraldehyd . . . 0,01 ml	+++	++++	+++	+++
Benzaldehyd 0,1 g	+	—	—	—
Formaldehyd 0,01 ml	++	+	+	+
Chloroform 0,05 ml	++	+	+	+
Bromoform 0,05 ml	++	++	++	++
Benzol 0,05 ml	—	nicht geprüft		+
Toluol 0,05 ml	—		—	++
Cyclohexanol 0,05 ml	—			++
Xylol 0,05 ml	—			+
Parathion 0,01 ml	++	+	+	++
Diazinon 0,01 ml	++	++	+	++
Isolan 0,01 ml	+++	++	++	++

Legende: — keine Reaktion
 + schwache »
 ++ zieml. starke »
 +++ starke »
 ++++ sehr starke »

Säuren, Ammoniak und zum Teil auch die Aldehyde. Das Isovaleraldehyd erzeugte unter den geprüften Substanzen die stärkste Reaktion, die der Wirkung des frischen Pferdemistes und des Malzextraktes fast

gleichzusetzen ist, eine volle Bestätigung der Angaben von DETHIER und Mitarbeitern (16).

Dass die genannten Substanzen auf die Fliegen eine gewisse geruchliche Lockwirkung ausüben, erscheint verständlich. Diese Düfte sind gekoppelt mit Substanzen, die die Stubenfliegen fressen. Auch der Ammoniak, auf den die Tiere mit allen Reaktionen antworten, kommt bei den für Fliegen fressbaren, namentlich eiweisshaltigen Substanzen vor.

Weniger verständlich scheint es, dass die Fliegen auch auf Chloroform, Bromoform, Benzol, Toluol, Cyclohexanol, Xylol, und dann vor allem auf die zwei Phosphorsäureester-Insektizide Parathion und Diazinon, sowie das Carbamat Isolan in niedrigen Konzentrationen in gleicher Weise ansprechen wie auf die übrigen geprüften Duftstoffe.

Es ist sehr wohl möglich, dass in der Natur Stoffe mit ähnlichen Geruchskomponenten von den Fliegen zur Nahrungsaufnahme aufgesucht werden, z.B. Phosphorsäureesterverbindungen enthaltende Stoffe wie nach AWATI & SWAMINATH (4) faulende Fische, faulende Eier etc. Wahrscheinlicher erscheint aber auch, dass speziell die Stubenfliege als « Allesfresser » auf die verschiedensten Geruchsstoffe reagiert und praktisch jeder Geruchsquelle nachgeht, die sie aus meist nur kurzer Distanz wahrnimmt. Ob dann aber von der betreffenden Substanz gefressen wird oder nicht, entscheidet von Fall zu Fall der kontaktchemische Sinn der Tarsen und des Rüssels.

Dass *Musca* aber ausserdem ein paar Geruchsstoffe bevorzugt, die sie zu Zucker- und Eiweissquellen führen ohne die sie nicht leben und auch nicht geschlechtsreif werden können (ASCHER & LEVINSONS (3), (49)) ist ebenfalls verständlich, doch findet sie dieselben nicht auf grosse Distanzen, sondern durch ihren Suchtrieb, durch ihr konstantes Umherlaufen und Umherfliegen sozusagen per Zufall. Die folgenden Zimmerversuche belegen diese Ansicht:

In einem grossen, möblierten Zimmer ($8 \times 7 \times 3$ m) wurden jeweils 500 frisch aus dem Zuchtkasten gefangene Fliegen frei fliegengelassen. Die zu prüfenden Köder wurden auf Filterpapierrondellen auf Glasplatten aufgetragen, auf einem Tisch im Raum aufgestellt. Während 4×5 Minuten wurde der Fliegenbesuch bei den Ködern und den Kontrollen ausgezählt. Die Versuche wurden so durchgeführt, dass der Geruchs- und der Kontrollköder jeweils für sich allein, sowie vergleichend zusammen geprüft wurde, wobei dann die Köder 40 cm auseinander lagen.

Als Ködersubstanzen mit Geruchs- und Frasswirkung wurden verwendet 10 %iger Malzextrakt und 0,5 mg Isovaleraldehyd in 25 %igem Zuckerwasser, beide 1 cm³ pro Rondelle.* Diese Köder hatten einen sehr deutlichen Geruch, der sich, namentlich bei Isovaleraldehyd nach und nach auch der Zimmerluft mitteilte. Das Zimmer

* Diese Isovaleraldehydkonzentration ergab im Nylonkäfig eine starke Nahwirkung

wurde jeweils nach 30 Minuten gelüftet und die wenigen entwichenen Fliegen wieder der Gesamtpopulation zugegeben. Nach 2 Stunden wurden die Versuche abgebrochen und die Fliegen vernichtet. Als duftlosen Kontrollköder verwendete man 1 ml 25 %iges Zuckerwasser, ebenfalls auf eine Filterpapierrondelle gegeben. Die Resultate dieser Versuche sind in Tabelle 8 aufgeführt.

TABELLE 8

Besuch der Köder in 4×5 Minuten und Durchschnittsbesuch während 5 Minuten

Malzextrakt 10 %		Zuckerwasser 25 %		E*	Isovaleraldehyd 1,5 mg		Zuckerwasser 25 %		E
Total	Ø 5'	Total	Ø 5'		Total	Ø 5'	Total	Ø 5'	
91	22,7	—	—	} 4	70	17,5	—	—	} 2
88	19,5	84	21,0		62	13	65	16,2	
		38	9,5	38			40	10	20

* Attraktionskoeffizient: $2\left(\frac{100 \cdot K}{K + B} - 50\right)$ K Besuch des zu prüfenden Geruchsköders.
B Besuch der Vergleichsköder.

Eine Analyse der Versuchsergebnisse zeigt verschiedene interessante Gesichtspunkte :

Vorauszuschicken ist, dass die Fliegen sowohl vom Malzextrakt, dem gezuckerten Isovaleraldehyd als auch vom Zuckerwasser fressen.

Wurden Malzextrakt und Zuckerwasser zusammen den Fliegen geboten, dann sammelten sich durchschnittlich doppelt so viele Fliegen auf dem Malzextrakt als auf dem Zuckerwasser an. Dieselben Resultate erhielt man im Prinzip auch mit dem Isovaleraldehyd. Der geruchlich markierte Köder lockte also besser als der geruchlose Köder. Auffallend ist aber, dass auch das geruchlose Zuckerwasser einen ganz ansehnlichen Fliegenbesuch aufwies. Verständlich wird dieses Ergebnis, wenn man den Fliegenbesuch der jeweils einzeln exponierten Geruchs- und Kontrollköder betrachtet. Die Geruchsköder lockten in diesem Falle jeweils nur unbedeutend mehr Fliegen an als das geruchlose Zuckerwasser. Demzufolge haben die auf den Tisch aufliegenden Fliegen beide Köder in gleicher Weise festgestellt und gefunden, und zwar den Geruchsköder in nächster Nähe durch den Geruch desselben und sicherlich auch durch den von ihm ausgehenden Wasserdampf und das Zuckerwasser durch das Feuchtigkeitsgefälle, das zu ihm hinführt. Sobald eine Fliege den Köder direkt betritt, signalisiert in beiden Fällen der tarsale, chemotaktische Sinn die Nahrung und die Fliege beginnt zu fressen. Eine leckende Fliege lockt, wie wir feststellten, optisch andere an und durch den nun einsetzenden Herdentrieb

entsteht nach und nach eine grössere Ansammlung von Fliegen. Der Herdentrieb führt also sowohl beim Geruchsköder als auch beim geruchlosen Zuckerwasser einen Grossteil der Fliegen zum betreffenden Köder. Entscheidend ist dabei, dass vom Köder gefressen wird, da sonst, wie Vergleichsversuche mit Isovaleraldehyd ohne Zuckerzugabe ergaben, die Fliegen vom Köder nicht fressen und dadurch auch kein Herdentriebeffekt entsteht.

Bei diesen Zimmerversuchen war auffallend, dass der Geruchs-, wie auch der Zuckerköder von den ersten Fliegen fast ausnahmslos laufend aufgefunden wurde. In der ersten Zeit, wenn die Köder noch nicht besiedelt waren, bemerkte man oft Fliegen, die in einer Distanz von 8–10 cm an dem Köder vorbeiliefen, ohne sie zu beobachten.

Von den jeweils freigelassenen, gleichaltrigen und gleichgefütterten 500 Fliegen reagierten auf die Geruchsköder innert der Versuchsdauer von 20 Minuten nur jeweils ca. $\frac{1}{4}$ der Fliegen. Die übrigen sassen oder liefen am Boden, den Wänden oder dem übrigen Mobiliar umher, oder flogen kurze Distanzen von einem Gegenstand zum anderen. Die die Köder besuchenden Tiere kamen auf ihren Flügen nur zufällig auf den Tisch, wo sie dann aus kurzer Distanz die Köder auffanden. Eine typische Distanzwirkung konnte bei keinem der Köder festgestellt werden, trotzdem dieselben nach kurzer Zeit das Zimmer deutlich mit ihrem Duft erfüllten.

Ein weiterer Beweis für die nur kurze Distanzwirkung und relativ geringe Empfindlichkeit des Geruchssinnes der Stubenfliege liefern auch die interessanten Laborversuche von ASCHER (2), der die Lockwirkung des sehr stark riechenden Schweinemistes für *Musca vicina* in einer Peetgrady-Kammer und auch in kleinen Fliegengazekäfigen ($90 \times 60 \times 47$ cm) studierte. Der Schweinemistköder befand sich jeweils in 20 resp. 10 cm hohen Glaszylindern, die als Fallen mit einem halslosen Glastrichter verschlossen waren (Methode DETHIER (15)).

Während ASCHER (2) in den kleinen Fliegenkäfigen von den jeweils 500 Weibchen und Männchen im Schweinemistköder innert 2 Stunden 80–90 % fing, gingen in der Peetgrady-Kammer nur 23–25 % der Fliegen in die Köderfallen. Diese grossen Unterschiede in der Lockwirkung des stark riechenden Köders in einem grossen und einem kleinen Raum zeigen auch wieder, dass die Fliegen nur auf geringe Distanz einen Geruchsköder wahrnehmen. Sie müssen nahe an denselben gelangen, bis sie gerichtet auf ihn reagieren. Ein weiterer deutlicher Beweis hierfür sind die Beobachtungen ASCHERS (2) am Köder selbst. In der ersten Zeit der Köderexposition wurden nur wenig Fliegen zur Öffnung des Glastrichters der Falle gelockt. Die Fliegen sammeln sich dagegen sehr rasch im Umkreise von 10–20 cm rund um den Köder an, d.h. im Duftfelde des Köders, das nach ASCHER (2) aus der Stelle austritt, wo der Trichter dem Glaszylinder aufliegt. Die Fliegen folgen nun diesem Duftgefälle und laufen zum Trichter und hierauf in die Falle. Die Trichteröffnung selbst hat nach ASCHER (2)

keine Lockwirkung. Wird der Trichter ganz dicht auf dem Glaszylinder befestigt, dann verliert die Köderfalle ihre Lockwirkung komplett. Der aus dem Trichter austretende Duft genügt nicht mehr zum Anlocken der Fliegen, trotzdem die Trichteröffnung nur 20 resp. 10 cm über dem Boden der Käfige gelegen ist.

Im Widerspruch zu unseren Befunden, wonach im Köderversuch die Stubenfliegen nur auf kurze Distanzen auch sehr stark riechende Stoffe, wie z.B. Schweinemist, geruchlich wahrzunehmen vermögen, scheinen die Angaben aus der Literatur zu stehen, nach denen trüchtige Weibchen geeignete Eiablageplätze, namentlich tierischen Mist auf mehr oder weniger grosse Distanzen finden (45).

Dieser Widerspruch ist sicherlich nur scheinbar, wenn man die Duftquellen der Köderfallen und der Eiablageplätze vergleicht. Während die gebräuchlichen Köderfallen wegen der kleinen Locksubstanzmenge nur geringe Duftmengen aufwiesen und abgeben, senden z.B. Düngerhaufen wegen ihrer Grösse auch grosse Duftmengen aus, die zudem auch sehr stark und zum Teil penetrant riechen. Diese Grossduftquellen können auf gewisse Distanzen auch von Tieren gefunden werden, die keine grossen Geruchsleistungen aufweisen, während die meist nur schwach duftenden Nahrungsquellen der Fliege, besonders dann aber die duftlosen, durch die unermüdlichen Suchflüge der Stubenfliege gefundenen und riechenden Stoffe dann aus kurzer Distanz festgestellt werden. Durch den Feuchtigkeitssinn, dann aber besonders durch den ausgesprochenen Herdentrieb werden auch andere suchende Fliegen auf ausgiebige Nahrungsquellen aufmerksam und optisch zu ihnen hingeführt. Im Stall finden sie auf ihren Flügen durch den Feuchtigkeits- und Wärmesinn die Kühe, deren Hautausscheidungen von den Fliegen als Sterinnahrung gefressen werden (49). Auch hier scheint sehr oft der Herdentrieb eine nicht unbedeutende Rolle zu spielen, indem an besonders ausgiebigen Stellen rasch Massenansammlungen entstehen.

IV. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die geringe Distanzwirkung der Geruchsorgane von *Musca domestica*, wie sie die vorliegenden Untersuchungen nahelegen, wird durch verschiedene Faktoren bedingt und sie ist durch die Ökologie und Biologie der Fliegen erklärlich.

Die Antennen als Träger der Geruchsorgane sind mit viel weniger Geruchssinnesstiftchen ausgestattet als die Fühler anderer Dipteren, namentlich solcher, die auf frischen Dung oder Aas angewiesen sind, und die sich ihre Zuckernahrung von Blüten holen. Weiter sind die Antennen von *Musca* sehr wenig beweglich, im Gegensatz zu denselben anderer verwandter Fliegen. Dadurch sind sie bei *Musca* hauptsächlich zur Nahorientierung befähigt und die Tiere finden daher geruchlich

markierte Nahrung auch nur auf geringe Distanzen. Auch beim Fliegen, bei dem freilebende Fliegen die Antennen der Flugrichtung entgegen aufstellen und so mit den Sinnesgruben Duftpartikel von Nahrungsquellen auffangen, führt *Musca* diese Antennen-Aufstellung nicht aus, so dass auch die geruchliche Fernorientierung nicht besonders gut ausgebildet sein kann. Diese Fernorientierung, die in der Hauptsache beim Aufsuchen von Eiablageplätzen eine Rolle spielt, wird eigentlich erst dadurch ermöglicht, dass diese Orte in der Regel ein sehr starkes Duftfeld aussenden, das auch von olfaktorisch schwach reagierenden Tieren gefunden werden kann. Zudem reagiert *Musca* als « Allesfresser » auf die verschiedensten Duftstoffe positiv, auch auf Stoffe, die als Nahrungsträger gar nicht in Frage kommen können.

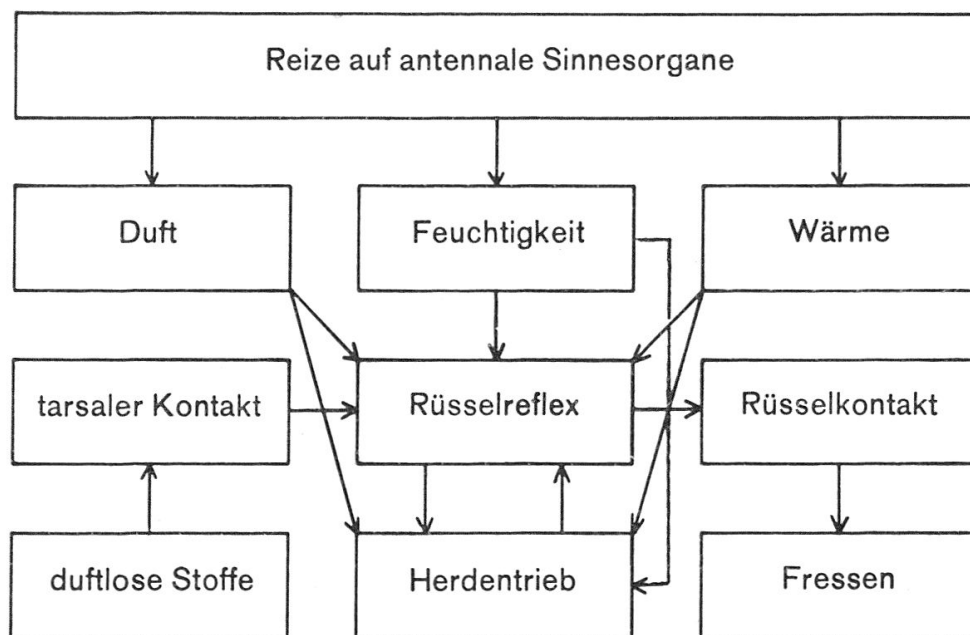


Abb. 8. — Schema des Auffindens der Nahrung durch *Musca*.

Da zudem die Nahrung in der Regel mit Feuchtigkeit gekoppelt ist und antennale Sinnesorgane auch auf sehr geringe Feuchtigkeitsmengen ansprechen, ist die Fliege befähigt, dem Feuchtigkeitsgefälle entgegenfolgend, geruchlose Nahrung wie Zuckerlösungen usw. zu finden. Mit dem Wärmesinn, ebenfalls in der Antenne lokalisiert, gewahren die Fliegen auf kurze Distanz auch Wärmequellen, die ihnen in vielen Fällen, z.B. beim Vieh im Stall, ebenfalls Nahrung bieten.

Auf diese Reize, Geruch, Feuchtigkeit und Wärme antwortet die Stubenfliege mit Ausstossen des Rüssels und mit Such- und Fressbewegungen auch ohne direkten, tarsalen Kontakt. Durch diese drei, nur auf kurze Distanz wirkenden Reize, werden die Fliegen zu den

Nahrungsquellen geführt. Dazu kommt sekundär noch der optisch gelenkte Herdentrieb, der als Zusatzleistung zu den antennalen Sinnesfunktionen aus etwas grösserer Distanz als die drei Sinne, die Fliege auf ausgiebige Nahrungsquellen aufmerksam macht (s. Abb. 8). Mit ihm finden auch fühllose Fliegen Futter, da er schlussendlich durch tarsale Reize von den Futterquellen ausgehend, zustande kommt. In allen Fällen entscheidet aber darüber, ob ein durch die verschiedenen Reize gefundener Stoff gefressen oder abgelehnt wird, der kontakt-chemische Sinn der Tarsen und des Rüssels.

Aus allen diesbezüglichen Beobachtungen kann geschlossen werden, dass das Rüsselausstrecken und der darauffolgende Fressakt durch verschiedene Sinnesorgane und Sinneseindrücke gesteuert wird, je nachdem es sich um duftlose Nahrung oder um eine solche, gekoppelt mit Duft, Feuchtigkeit oder Wärme handelt. Im ersten Falle sind das auslösende Element, z.B. Süßigkeitsgrad, tarsale Sinneswahrnehmungen, im zweiten Falle antennal perzipierte Reize, verbunden mit kontakt-chemischen Reizen.

Die geringe Distanzwirkung der Sinnesorgane, die die Fliegen zu ihrer Nahrung führen, wird weiter kompensiert durch das konstante Umherwandern und die Suchflüge, die die Stubenfliegen ausführen. Dieses Verhalten bringt die Fliegen in die Nähe der Nahrung, von wo sie dann durch verschiedene Sinnesreize direkt zur Nahrung geführt werden.

Auch das Biotop von *Musca* ermöglicht es ihr, auch ohne grosse Geruchsleistungen zu zusagender und ausreichender Nahrung zu kommen. Sie ist als ausgesprochen synanthrope Form kein eigentliches « Freilandtier » wie die anderen Dung- und Fleischfliegen. Die Nahrung solcher Tiere ist relativ selten und auch nicht auf engem Raum lokalisiert, weshalb diese Fliegen auch sehr gute Geruchsleistungen aufweisen müssen und nach LIEBERMANN (27) auch aufweisen. *Musca* gehört dagegen zu denjenigen Insekten, die infolge ihrer grossen Anpassungsfähigkeit und Plastizität dem Menschen überallhin folgen und sie ist überall in menschlichen Wohnungen und Tierställen zu finden. Es wird sogar die Ansicht vertreten (COBB (8)), dass der Mensch die Stubenfliege direkt zu einem domestizierten Insekt gemacht habe und dass, wenn der Mensch nicht ungewollt der Stubenfliege Nahrung, Unterschlupf und Brutplätze geschaffen hätte, *Musca domestica* heute ein seltenes Insekt darstellen würde. *Musca* findet, namentlich in landwirtschaftlichen Gebieten im Stall, auf dem Tiermist, im Haus, namentlich in der Küche, alles, was sie zur Nahrung und Fortpflanzung braucht (49). Zudem ist sie in der Nahrung wenig wählerisch und daher kein Geruchsspezialist.

Alle diese Tatsachen machen es verständlich, dass es bis anhin nicht gelungen ist, einen Geruchsköder für die Stubenfliege zu finden, mit dem man einerseits auf grössere Distanzen Stubenfliegen anlocken könnte, und der andererseits auch eine so starke Lockwirkung aufweist,

die die Konkurrenz der natürlichen Lockstoffe im Biotop der Fliege aushält. Künstliche Geruchsstoffe haben zudem nur in sehr engen Grenzen eine Lockwirkung und da diese Stoffe flüchtig sind, ist die Dauer der Attraktivwirkung zeitlich stark beschränkt. Mit der nur geruchlich attraktiven Köderfalle ist es meiner Ansicht nach nicht möglich, *Musca* namentlich in Viehställen erfolgreich zu bekämpfen, sondern sie kann höchstens als Zusatz zu den anderen Bekämpfungsmassnahmen eine beschränkte Bedeutung erlangen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich mit den Sinnesfunktionen der Antennen von *Musca domestica* im Zusammenhang mit dem Köderproblem.

In einem ersten Kapitel wird die Morphologie und Histologie der Antennen besprochen und festgestellt, dass die Fühler im Vergleich zu denjenigen verwandter Dipteren relativ arm an Geruchsorganen sind.

Die Sinnesfunktionen der Antennen wurden vergleichend an normalen und entfühlerten Fliegen gegenüber verschiedenen Reizen studiert. Bei den entfühlerten Fliegen fallen aus: Geruchssinn, Feuchtigkeitssinn, Wärmesinn, Erschütterungs- und Luftstörungssinn. Ein kontaktchemischer Sinn ist in den Antennen, wie auch bei anderen Dipteren, nicht vorhanden. Normale Fliegen beantworten Geruchs- und Feuchtigkeits- sowie Wärmereize auch ohne tarsalen Kontakt durch den Rüsselreflex. Entfühlerte freifliegende Fliegen finden in gleicher Weise wie normale Fliegen eine im Zimmer aufgestellte Zuckernahrung und fühllose Männchen sind auch fähig eine normale Copula auszuführen. Im Gegensatz zu anderen Dipteren besitzt *Musca* keinen Sexualduftstoff.

Die Antennen von *Musca* führen nur sehr geringe Bewegungen aus, denn sie werden weder beim Fliegen noch gegenüber Duftstoffen aus ihrer Ruhelage gebracht, wiederum im Gegensatz zu anderen verwandten Musciden. Daraus wird geschlossen, dass weder die geruchliche Nah- noch die Fernorientierung bei *Musca* grosse Leistungen aufweist, was auch aus dem Bau der Antennen zu schliessen ist.

Eine wichtige Zusatzleistung zum Geruchssinn und namentlich zum Auffinden der geruchlosen Nahrung, stellt ein eigentümlicher Herdentrieb bei *Musca* dar, der sich darin äussert, dass fressende Einzelfliegen andere zu ausgiebigen Nahrungsquellen führen, an denen dann innert kurzer Zeit grössere oder kleinere Fliegenansammlungen entstehen. Durch verschiedene Versuche konnte bewiesen werden, dass dieser Herdentrieb rein optisch ausgelöst wird und mit einem Eigengeruch der Fliegen in keinem Zusammenhang steht. Auch Wärmequellen werden zum Teil durch den Herdentrieb gefunden.

Sinnesphysiologisch gehört der Herdentrieb zum Typ der temporären, fluktuierenden Ansammlungen im Sinne von ALVERDES (1).

Durch Käfigversuche konnte festgestellt werden, dass *Musca* in ruhender Luft Geruchsköder nur in Distanzen von 5–7 cm wahrnimmt und den Duftreiz durch Rüsselreflex beantwortet.

In einem weiteren Kapitel werden kurz die aus der Literatur bekannten Versuche mit Geruchsstoffen besprochen und dann eingehender eigene Versuche mit Geruchsstoffen aufgeführt. Die Prüfung der Lockwirkung verschiedener Geruchsstoffe, Naturstoffe (9), sowie definierter Substanzen (22) erfolgte in einem einfachen Olfaktometer, wie auch im Fliegenkäfig selbst. Dabei ergab sich, dass *Musca* nicht nur auf Stoffe reagiert, die ihr Nahrung bieten, oder deren Duft gekoppelt ist mit fressbaren Substanzen, sondern auch auf absolut fremde Stoffe wie z.B. Bromoform, Chloroform, Benzol, Toluol, Cyclohexanol, Xylol, dann auf Phosphorsäureester-Insektizide (Parathion und Diazinon), sowie auf das Carbamat Isolan anspricht. Dies deutet daraufhin, dass *Musca* praktisch jeder Geruchsquelle nachgeht, die sie aus kurzer Distanz wahrnimmt. Ob dann aber von der betreffenden Substanz gefressen wird oder nicht, entscheidet jeweils der kontaktchemische Sinn der Tarsen und des Rüssels.

Durch Zimmerversuche mit geruchlosen- und Geruchsködern konnte festgestellt werden, dass, bei gleichzeitiger Prüfung der beiden Köder, der Geruchsköder ca. doppelt so attraktiv war wie der geruchlose, aber wenn jeder Köder für sich aufgestellt wurde, in der Fängigkeit der Köder praktisch kein Unterschied bestand. Bei beiden Ködern wirkte sich neben der geruchlichen oder durch Feuchtigkeit bedingten Lockwirkung auch der Herdentrieb stark aus. Eine deutliche Distanzwirkung konnte weder beim Geruchsköder noch beim geruchlosen Köder (Zucker) festgestellt werden. Daraus wird geschlossen, dass der Geruchssinn von *Musca* allgemein eine relativ geringe Empfindlichkeit und auch eine geringe Reichweite aufweist, was auch durch weitere Beispiele aus der Literatur belegt wird.

Im Schlusskapitel werden die verschiedenen Faktoren diskutiert, die die geringe Distanzwirkung der Geruchsorgane von *Musca* bestimmen und in Zusammenhang mit der Ökologie und Biologie der Stubenfliege gebracht. Daraus ergibt sich, dass man von einem reinen Geruchsköder in der Fliegenbekämpfung nicht viel erwarten darf und dass er höchstens als Zusatz zu anderen Bekämpfungsmassnahmen eine beschränkte Bedeutung erlangen kann.

VI. ZITIERTE LITERATUR

1. ALVERDES, F., 1927. *Social Life in the Animal World*. New York, Harcourt Brace & Co. 1927.
2. ASCHER, K. R. S., 1958. *The attraction of the Levant Housefly, Musca vicina Marqu. to natural breeding media*. Acta tropica, 15, S. 1–14.

3. ASCHER, K. R. S. and LEVINSON, Z. H., 1956. *The influence of protein addition to the larval diet on oviposition of the housefly*. Riv. Parasit., 17, S. 217-222.
4. AWATI, R. P. and SWAMINATH, C. S., 1920. *Bionomics of houseflies. III. A Preliminary note on attraction of Houseflies to certain fermenting and putrefying substances*. Indian Journ. Med. Res., 7, S. 560-567.
5. BARNHART, C. S. and CHADWICK, L. E., 1953. A « fly-factor » in attractant studies. Science, 117, S. 104-105.
6. BUCK, J. E., 1915. *Fly Baits*. Circ. 32 Alabama Agric. Expt. Sta. Auburne, pp. 22.
7. BUDDENBROCK, W. VON, 1952. *Vergleichende Physiologie. Bd. 1 Sinnesphysiologie*. Verlag Birkhäuser, Basel 1952.
8. COBB, N. A., 1910. *The Housefly*. Nat. Geogr. Mag., 21, S. 371-380.
9. COOK, W. C., 1926. *The effectiveness of certain paraffin derivatives in attracting flies*. Jl. Agc. Res., 32, S. 247-258.
10. CROW, S., 1932. *The sensitiveness of the legs of certain Calliphoridae to Saccharose*. Physiol. Zool., 5, S. 16-48.
11. CRUMB, S. E. and LYON, S. C., 1917. *The effect of certain chemicals upon oviposition in the Housefly, Musca domestica L.* Jl. Econ. Entom., 10, S. 532-536.
12. CRUMB, S. E. and LYON, S. C., 1921. *Further observations on the effect of certain chemicals upon oviposition in the Housefly*. Jl. Econ. Entom., 14, S. 461-465.
13. DEONIER, C. C. and RICHARDSON, C. H., 1935. *The tarsal chemoreceptor response of the housefly, Musca domestica L., to Sucrose and Levulose*. Ann. Ent. Soc. Amer., 28, S. 467-474.
14. DETHIER, V. G., 1947. *Chemical Insect Attractants and Repellents*. Philadelphia, The Blakiston Co. 1947.
15. DETHIER, V. G., 1955. *Mode of action of Sugar Baited Fly Traps*. Jl. Econ. Entom., 48, S. 235-239.
16. DETHIER, V. G., HACKLEY, B. E. and WAGNER-JAUREGG, F., 1952. *Attraction of Flies by Iso-Valeraldehyde*. Science, 115, S. 141-143.
17. FRAENKEL, G. and GUNN, D. L., 1940. *The Orientation of animals*. Oxford Univ. Press 1940.
18. HAMMER, O., 1941. *Biological and ecological investigations on Flies associated with pasturing cattle and their excrement*. Copenhagen 1941, Bianco Lucos Bogtrykkeri A/S.
19. HARTUNG, E., 1935. *Untersuchungen über die Geruchsorientierung bei Calliphora erythrocephala*. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 22, S. 119-144.
20. HERTER, K., 1924. *Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten*. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 1, S. 221-283.
21. HOLLICK, F. S. J., 1940. *The fly on the Dipterous Fly Muscina stabulans*. Trans. Roy. Soc. London (B), 230, S. 357-421.
22. HOSKINS, W. M. and CRAIG, R., 1934. *The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer*. J. Econ. Ent., 27, S. 1029-1034.
23. IMMS, A. D. and HUSAIN, M. A., 1919. *Field experiments on the chemotropic responses of Insects*. Ann. Appl. Biol., 6, S. 269-293.
24. KRIJGSMAN, B. J., 1930. *Reizphysiologische Untersuchungen an blutsaugenden Arthropoden im Zusammenhang mit ihrer Nahrungswahl I. Stomoxys calcitrans*. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 11, S. 702-729.
25. KRIJGSMAN, B. J. and WINDRED, G. L., 1930. *Reizphysiologische Untersuchungen etc. II. Lyperosia exigua*. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 11, S. 730-758.
26. LAAKE, E. W., PARMAN, D. C., BISHOP, F. C. and ROARK, R. C., 1931. *The chemotropic responses of the Housefly, the green bottle fly and the black bottlefly*. U. S. Dept. Agric. Wash. Techn. Bull. 270.
27. LIEBERMANN, A., 1925. *Korrelation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden*. Zeitschr. f. Morphol. und Oekologie d. Tiere, 5, S. 1-97.
28. LODGE, O. C., 1916. *Fly Investigations Reports. IV. Some inquiries into the Question of Baits and Poisons for flies, being a Report on the experimental Work carried out during 1915 for the zoological Society of London*. Proc. Soc. Zool. London, 1916, S. 458-518.

29. LODGE, O. C., 1918. *An Examination of the sense relation of flies*. Bull. Ent. Res., 9, S. 141-151.
30. McINDOO, N. E., 1928. *Responses of Insects to smell and taste and their value in Control*. Jl. Econ. Entom., 21, S. 903-909.
31. McINDOO, N. E., 1933. *Olfactory responses of blowflies, with and without antennae, in a wooden Olfactometer*. Jl. agric. Res., 46, S. 607-625.
32. MINNICH, D. E., 1929. *The chemical sensitivity of the legs of the blowfly, Calliphora vomitoria Linn. to various Sugars*. Zeitschr. f. vergl. Physiol., 11, S. 1-55.
33. MORRILL, A. W., 1914. *Experiments with housefly baits and poisons*. Jl. Econ. Ent., 7, S. 268-274.
34. NIESCHULZ, O., 1935. *Über die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und die Vorzugstemperatur von Musca domestica und Fannia canicularis*. Zool. Anzeiger, 110, S. 225-233.
35. PIELOU, D. P., 1940. *The Humidity behaviour of the mealworm Tenebrio molitor L. II. The humidity receptors*. Jl. Exper. Biol., 17, S. 126-154.
36. REIFF, M. 1958. *Über unspezifische Abwehrreaktionen bei polyvalentresistenten Fliegenstämmen. (Grundlagen zur Resistenzforschung, 9. Mitteilung)*. Rev. Suisse Zool., 65, S. 411-418.
37. RICHARDSON, C. H., 1916. *The attraction of Diptera to Ammonia*. Ann. Ent. Soc. Amer., 9, S. 408-419.
38. RICHARDSON, C. H., 1917. *The response of the housefly to certain foods and their fermentation products*. Jl. Econ. Entom., 10, S. 102-109.
39. RICHARDSON, C. H. and RICHARDSON, E. H., 1922. *Is the housefly in its natural Environment attracted to Carbon-Dioxyde?* Jl. Econ. Entom., 15, S. 425-430.
40. SCHUCKMANN, W. v., 1926. *Über Fliegen, besonders ihre Rolle als Krankheitsüberträger und Krankheitserreger und ihre Bekämpfung*. Sammelreferat. Zentralblatt f. Bakteriologie. 1. Abt. 81, S. 529-581.
41. SPEYER, E. R., 1920. *Notes on chemotropism in the housefly*. Ann. Appl. Biol., 7, S. 124-140.
42. SZYMANSKI, J. S., 1918. *Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere. 4. Über Putzreflexe bei Insekten*. Pflügers Archiv, 170, S. 1-244.
43. THOMSEN, M. 1938. *Stuefuen (Musca domestica) og Sticckfuen (Stomoxys calcitrans)*. 176 de Beretning fra Forsøgslaboratoriet, København 1938.
44. WELLS, R. W., 1931. *Some observations on electrified Screens and Traps*. Jl. Econ. Entom., 24, S. 1242-1248.
45. WEST, L., 1951. *The housefly*. London, Constable and Co. Ltd. 1951.
46. WIESMANN, R., 1943. *Eine neue, wirksame Methode zur Bekämpfung der Fliegen in Ställen*. Schweiz. Archiv f. Tierheilkunde, 85, S. 25-37.
47. WIESMANN, R., 1958. *Neue Erkenntnisse über die Insektizidresistenz. 14. Behandlungsbericht der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie 1957*. Paul Parey, Hamburg und Berlin. 1958. S. 10-16.
48. WIESMANN, R., 1960. *Untersuchungen über den Sitz des kontaktchemischen Sinnes bei Lepidopteren*. Jl. Insect Physiol., 4, im Druck.
49. WIESMANN, R., 1960. *Zum Nahrungsproblem der freilebenden Stubenfliege, Musca domestica*. Angew. Zool. Heft 2, S. 159-181.
50. WIESMANN, R. und LOTMAR, R., 1949. *Beobachtungen und Untersuchungen über den Wirkungsbereich des neuen Repellent « Kik-Geigy »*. Acta tropica, 6, S. 293-349.
51. WIETING, J. O. G. and HOSKINS, W. M., 1939. *The olfactory responses of flies in a new type of insect olfactometer. II. Responses of the housefly to Ammonia, Carbon Dioxyde and Ethylalcohol*. Jl. Econ. Entom., 32, S. 24-29.
52. WIGGLESWORTH, V. B. and GILLET, J. D., 1934. *The Function of the antennae by Rhodnius*. Jl. Expt. Biol., 11, S. 120-139 und 408-410.