

Zakład Biologii i Parazytologii. Instytut Biologiczno-Morfologiczny. Wydział Lekarski.
Akademia Medyczna w Lublinie
Kierownik: prof. dr hab. Wanda Stojałowska

R o m a n G I E R Y N G

Ośrodki wzrokowe muchówek (*Diptera*)

Зрительные центры двукрылых (*Diptera*)

Optic Lobes in *Diptera*

Owady, u których wzrok spełnia ważną rolę w życiu, mają dobrze rozwinięte oczy złożone, a ośrodki wzrokowe są największymi ośrodkami w ich mózgu. Ośrodki te mają bardzo złożoną strukturę i wg Z a w a r z i n a (10) są jedynymi ośrodkami nerwowymi owadów wykazującymi strukturę ekranową przypominającą strukturę kory mózgowej kręgowców.

Płaty oczne muchówek zasługują na uwagę, ponieważ mają nieco odmienną budowę niż płaty oczne innych owadów, na co zwrócił uwagę H a n s t r ö m (7). Dotyczy to płytki zwojowej (*lamina ganglionaris*), która u niektórych wyższych muchówek wyodrębnia się z reszty płatu ocznego i przemieszcza w bezpośrednie sąsiedztwo siatkówki oka złożonego. W pracy tej przeprowadzono badania porównawcze między ośrodkami wzrokowymi różnych muchówek, ponieważ wydawało się interesujące, czy istnieje związek między strukturą płatów ocznych muchówek a ich stanowiskiem systematycznym, trybem życia i stopniem filogenetycznego rozwoju, a zwłaszcza między strukturą tych ośrodków a częstotliwą ostrością wzroku. Na zagadnienie to zwrócił uwagę A u t r u m (1). Aby uzyskać bardziej obiektywne wyniki, do badań włączono również metody biometryczne.

MATERIAŁY I METODY

Do badań użyto 43 gatunków muchówek należących do 15 rodzin. Tab. 1 zawiera spis badanych gatunków z uwzględnieniem ich przynależności systematycznej, podanej wg T r o j a n a (9). Gatunki oznaczone gwiazdką użyte były do badań biometrycznych.

Wypreparowane mózgi muchówek utrwalono płynem Bouina, zatopiono w parafinie i krojono na mikrotomie, stosując grubość skrawków od 4 do 10 μ m. Część materiału barwiono hematoksyliną żelazistą wg Heidenhaina, do większości natomiast zastosowano metodę srebrzenia wg Holmesa w modyfikacji B l e s t a (3).

Do badań biometrycznych wybrano 8 gatunków; u 5 uwzględniono samce i samice, u 3 pozostałych tylko samice. Wszystkie owady ułożono odpowiednio w 18 grup, które porównywano (tab. 1, 2). Z uzyskanych serii skrawków mózgu owadów sporządzono rysunki (za pomocą okularu rysunkowego i mikroskopu) całego mózgu jak też płatów ocznych z uwzględnieniem ich części mor-

Tab. 1

Podrząd	Rodzina	Gatunek
I. Orthorrhapha Nematocera	<i>Tipulidae</i>	<i>Tipula paludosa</i> Meig. * <i>Tipula czizeki</i> de Jong. <i>Tipula couckeii</i> Tonn. <i>Pales scurra</i> (Meig.) <i>Pales pratensis</i> (L.)
	<i>Limoniidae</i>	<i>Lomonia quadrimaculata</i> (L.)
	<i>Bibionidae</i>	<i>Bibio marci</i> L.
	<i>Lycoriidae</i>	<i>Sciara</i> sp.
	<i>Chironomidae</i>	
II. Orthorrhapha Brachycera	<i>Tabanidae</i>	<i>Tabanus bromius</i> L. <i>Tabanus lundbeckii</i> Lyng. <i>Tabanus montanus</i> Meig. <i>Tabanus schineri</i> Lyng. <i>Tabanus maculicornis</i> Zett. <i>Tabanus autumnalis</i> L. <i>Chrysops pictus</i> Meig. * <i>Chrysops rufipes</i> Meig. <i>Chrysops relictus</i> Meig. <i>Chrysops caecutiens</i> (L.) * <i>Chrysozona pluvialis</i> (L.) <i>Chrysozona hispanica</i> (Seil.)
	<i>Stratiomyidae</i>	* <i>Stratiomys longicornis</i> (Scop.) <i>Stratiomys furcata</i> Fabr. <i>Chloromyia formosa</i> (Scop.)
	<i>Asilidae</i>	
III. Cyclorrhapha Aschiza	<i>Syrphidae</i>	<i>Volucella pellucens</i> (L.) <i>Eristalis intricarius</i> (L.) <i>Syrphus balteatus</i> (Dag.) <i>Syrphus vitripennis</i> Meig. <i>Syrphus corellae</i> Fabr. <i>Didea fasciata</i> Macq. <i>Myiostropa florea</i> (L.) <i>Xanthandrus comtus</i> (Herr.)
IV. Cyclorrhapha Schizophora	<i>Otitidae</i>	<i>Ceroxys urticae</i> (L.)
	<i>Sepsidae</i>	* <i>Sepsis violacea</i> Meig.
	<i>Muscidae</i>	<i>Phania viarum</i> R.-D. <i>Graphomyia muculata</i> (Scop.) * <i>Stomoxys calcitrans</i> (L.) * <i>Musca domestica</i> L.
	<i>Calliphoridae</i>	<i>Pollenia</i> sp. <i>Phormia terrae-novae</i> R.-D.
	<i>Sarcophagidae</i>	<i>Sarcophaga</i> sp. <i>Echinomyia magnicornis</i> Zett.
	<i>Larvaevoridae</i>	<i>Echinomyia fera</i> (L.) * <i>Exorista larvarum</i> (L.)

Tab. 1. Wartości średnie (M) i średni błąd standardowy (SE) danych podstawowych w $\text{mm}^3 \times 10^{-3}$
 Means (M) and standard error of mean (SE) of the data in $\text{mm}^3 \times 10^{-3}$

L.p.	Nazwa gatunków	m — objęt. mózgu		Lo — lobi optici		Lg — lamina ganglionaris		Me — medulla externa		Mi — medulla interna		m — Lo mózg bez pł. oczn.		
		M	SE	M	SE	M	SE	M	SE	M	SE	M	SE	
		1		2		3		4		5		6		
1.	<i>Tipula czizeki</i> ♂	3	112,7	1,2	38,07	1,05	3,11	0,004	9,50	0,23	3,79	0,21	74,8	1,49
2.	<i>Tipula czizeki</i> ♂	2	113,2	19,9	38,35	1,51	3,41	0,374	9,80	1,61	4,07	0,89	74,9	18,45
3.	<i>Chrysops relictus</i> ♂	3	185,1	7,6	137,60	9,13	19,08	2,210	26,49	1,24	11,40	1,07	47,6	1,81
4.	<i>Chrysozona pluvialis</i> ♂	3	245,9	33,1	203,43	36,50	23,77	1,508	36,20	5,91	15,17	1,46	42,5	7,32
5.	<i>Exorista larvarum</i> ♂	3	362,8	82,8	288,67	68,85	35,89	8,704	60,50	14,47	24,20	5,69	74,2	14,05
6.	<i>Exorista larvarum</i> ♂	4	347,5	32,5	262,77	27,38	31,58	6,426	53,72	4,44	21,10	1,30	84,8	6,02
7.	<i>Sepsis violacea</i> ♂	3	29,5	1,8	18,02	1,68	2,18	0,119	5,23	0,48	2,34	0,33	11,5	0,41
8.	<i>Stratiomys longicornis</i> ♂	3	559,1	71,2	78,00	69,10	78,57	15,706	89,27	15,72	35,81	4,95	81,2	10,43
9.	<i>Stratiomys longicornis</i> ♂	3	497,6	28,3	405,37	35,47	51,68	4,204	82,60	4,16	28,31	0,36	92,2	10,70
10.	<i>Stomoxys calcitrans</i> ♂	3	155,2	10,3	116,30	7,39	17,25	1,416	27,28	2,26	12,43	1,55	39,0	3,60
11.	<i>Stomoxys calcitrans</i> ♂	3	141,8	13,9	101,69	11,71	14,56	1,739	25,47	3,30	10,47	1,55	40,1	2,61
12.	<i>Musca domestica</i> ♂	3	151,1	18,0	107,18	14,60	15,23	1,509	20,50	0,45	11,07	0,36	43,9	4,14
13.	<i>Musca domestica</i> ♂	3	118,9	3,3	77,93	2,46	10,93	0,210	18,29	0,44	9,43	0,18	41,1	1,46
14.	<i>Tipula czizeki</i> ♂	5	113,0	6,3	38,18	0,75	3,23	0,138	9,62	0,53	3,90	0,31	74,8	5,89
15.	<i>Exorista larvarum</i> ♂	7	354,1	35,9	273,87	30,31	33,43	4,835	56,63	6,12	22,43	2,35	80,3	6,57
16.	<i>Stratiomys longicornis</i> ♂	6	528,3	36,9	441,68	38,34	65,12	9,436	85,93	7,43	32,06	2,78	86,7	7,13
17.	<i>Stomoxys calcitrans</i> ♂	6	148,5	8,3	108,99	7,00	15,90	1,169	26,38	1,83	11,45	1,08	39,6	2,00
18.	<i>Musca domestica</i> ♂	6	135,0	10,9	92,55	9,31	13,8	1,179	19,39	0,57	10,25	0,41	42,5	2,07

Tab. 2. Wartości średnie (M) i średni błąd średniej arytmetycznej (SE) wskaźników struktury mózgu oraz stosunku Lo do m-Lo (oznaczenie symboli w tab. 1)
 Means (M) and standard error of mean (SE) of the indices of the brain structure and of the relationship of Lo to m-Lo (symbols as in Table 1)

L.p.	Nazwa gatunków	Liczba osobników	Lo/m		Lg/Lo		Me/Lo		Mi/Lo		Lo/m—Lo	
			M	SE	M	SE	M	SE	M	SE	M	SE
			1		2		3		4		5	
1.	<i>Tipula czizeki</i> ♂	3	33,7	0,95	8,2	0,23	25,0	0,95	10,0	0,6	0,51	0,02
2.	<i>Tipula czizeki</i> ♂	2	34,7	4,78	8,9	1,32	25,7	5,21	10,5	1,9	0,54	0,11
3.	<i>Chrysops relictus</i> ♂	3	74,1	1,90	13,8	0,72	19,3	0,43	8,3	0,2	2,91	0,30
4.	<i>Chrysozona pluvialis</i> ♂	3	81,6	4,66	12,3	1,70	18,0	1,51	7,8	1,0	5,37	1,88
5.	<i>Exorista larvarum</i> ♂	3	79,0	1,24	12,4	0,25	20,9	0,02	8,4	0,0	3,80	0,27
6.	<i>Exorista larvarum</i> ♂	4	75,4	1,14	11,6	1,17	20,6	0,60	8,2	0,6	3,09	0,19
7.	<i>Sepsis violacea</i> ♂	3	60,8	2,39	12,2	0,57	29,0	0,27	12,9	0,8	1,55	0,17
8.	<i>Stratiomys longicornis</i> ♂	3	85,1	2,01	16,2	0,95	18,5	1,27	7,5	0,3	6,03	1,07
9.	<i>Stratiomys longicornis</i> ♂	3	81,2	2,89	12,8	0,97	20,5	1,01	7,1	0,5	4,57	0,79
10.	<i>Stomoxys calcitrans</i> ♂	3	74,9	1,18	14,9	1,32	23,4	0,66	10,6	0,8	3,01	0,18
11.	<i>Stomoxys calcitrans</i> ♂	3	71,4	1,61	14,3	0,20	24,9	0,36	10,2	0,4	2,52	0,19
12.	<i>Musca domestica</i> ♂	3	70,6	1,92	14,4	1,01	19,8	2,64	10,7	1,4	2,43	0,23
13.	<i>Musca domestica</i> ♂	3	65,5	0,82	14,0	0,55	23,5	0,20	12,1	0,4	1,90	0,07
14.	<i>Tipula czizeki</i> ♂	5	34,1	1,61	8,5	0,47	25,3	1,74	10,2	0,7	0,52	0,04
15.	<i>Exorista larvarum</i> ♂	7	76,9	1,06	12,0	0,65	20,7	0,33	8,3	0,3	3,39	0,20
16.	<i>Stratiomys longicornis</i> ♂	6	83,2	1,80	14,5	0,96	19,5	0,86	7,3	0,3	5,30	0,68
17.	<i>Stomoxys calcitrans</i> ♂	6	73,2	1,19	14,5	0,61	24,2	0,48	10,4	0,4	2,77	0,16
18.	<i>Musca domestica</i> ♂	6	68,0	1,48	14,2	0,52	21,7	1,44	11,4	0,7	2,16	0,16

fologicznych. Następnie za pomocą planimetru zmierzono powierzchnię tych struktur z rysunków i po odpowiednim przeliczeniu obliczono ich objętość dla każdego osobnika. Niezależnie od tego obliczono procentowy udział objętości płatów ocznych w objętości mózgu i procentowy udział objętości poszczególnych płytek wzrokowych w objętości całego płata ocznego (wskaźniki). W ten sposób uzyskano dla każdego osobnika 11 danych, 6 cech podstawowych i 5 wskaźników (tab. 1, 2). Wyniki liczbowe poddano analizie statystycznej. Każdą z cech i każdy wskaźnik opisano za pomocą następujących charakterystyk statystycznych: liczebność grupy: n , zasięg wartości pomiaru: x

minimum do x maximum, średnia arytmetyczna: $M = \frac{\sum x}{n}$

odchylenie standardowe: $SD = \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}}$

średni błąd średniej arytmetycznej: $SE = \sigma_{\bar{x}} = \frac{\sigma_{\bar{x}}}{\sqrt{n}}$

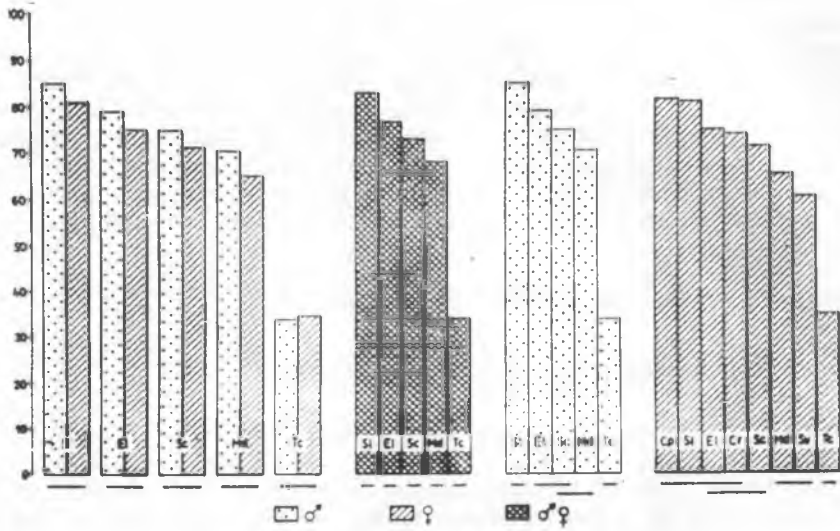
Istotność różnic średnich arytmetycznych między poszczególnymi grupami sprawdzono za pomocą testu t-Studenta. Średnie wartości badanych wskaźników przedstawiono graficznie za pomocą histogramów. Statystyczną istotność różnic między tymi średnimi zaznaczono na rycinach przez wspólne podkreślenie porównywanych średnich. Zatem różnią się one w sposób istotny, o ile nie są wspólnie podkreślone.

WYNIKI

Płaty oczne zbudowane są z trzech oddzielnych ośrodków o strukturze glomerul: płytki zwojowe (*lamina ganglionaris*), zewnętrznej (pierwszej) płytki rdzeniowej (*medulla externa*) i wewnętrznej (drugiej) płytki rdzeniowej (*medulla interna*). Płytki te połączone są ze sobą krzyżującymi się włóknami nerwowymi, tworzącymi chiazmy. Włókna łączące zewnętrzną płytkę rdzeniową z wewnętrzną płytką rdzeniową tworzą chiazwę wewnętrzną, a włókna łączące płytkę zwojową z zewnętrzną płytką rdzeniową — chiazwę zewnętrzną. Płytkę zwojową położoną najbliżej siatkówki oka złożonego połączona jest z nim za pomocą nerwów wzrokowych. Do każdego z tych ośrodków należy zaliczyć grupy ciał komórkowych leżących na obwodzie płata ocznego (warstwa korowa). Niektórzy autorzy nie używają podanej nomenklatury i ośrodki te numerują kolejno według ułożenia w płacie ocznym. Najbardziej zewnętrznie położoną *lamina ganglionaris* określają jako pierwszy ośrodek wzrokowy, środkową *medulla externa* jako drugi ośrodek wzrokowy, a wewnętrzną *medulla interna* jako trzeci ośrodek wzrokowy.

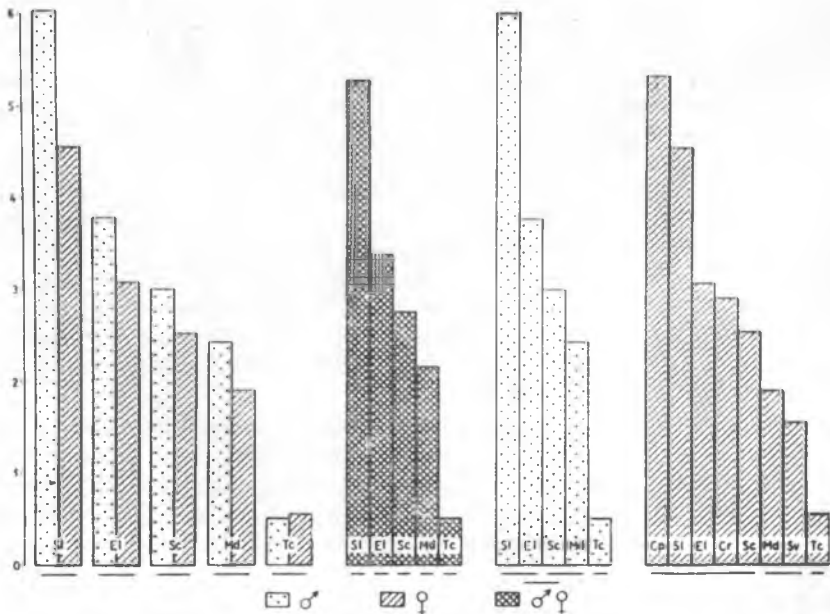
Istnieją pewne różnice ilościowe i jakościowe w budowie płatów ocznych u badanych gatunków muchówek. Badania wykazały, że objętość płatów ocznych tych owadów przewyższa znacznie objętość pozostałej części mózgu łącznie ze zwojem podprzełykowym (ryc. 1) i wynosi od 60 do 85%. Wyjątkiem jest *T. czizeki*, u której płaty oczne są stosunkowo mniejsze i stanowią 34% objętości mózgu.

Niezależnie od istniejących różnic między poszczególnymi gatunkami, istnieją także różnice w wielkości płatów ocznych w obrębie płci tego samego gatunku. U samców płaty oczne są na ogół większe niż u samic, tylko u *T. czizeki* procentowy wskaźnik płatów ocznych samców i samic jest zbliżony. Róż-



Ryc. 1. Stosunek objętości płatów ocznych do objętości mózgu
The relation of the volume of the optic lobes to the volume of the brain

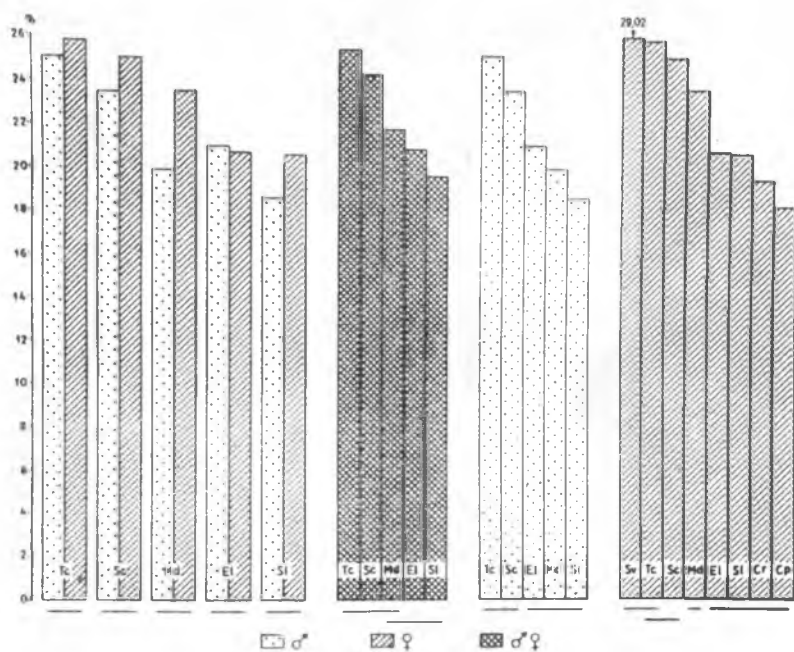
nice w wielkości płatów ocznych występują także u samic dwóch gatunków z rodziny *Tabanidae*; u samic *Ch. pluvialis* wynoszą one 81,5%, a u samic *Ch. relictus* — 74%. Znacznie wyraźniejsze różnice wystąpiły przy po-



Ryc. 2. Stosunek objętości płatów ocznych do objętości mózgu bez płatów ocznych
The relation of the volume of the optic lobes to the volume of the brain without the optic lobes

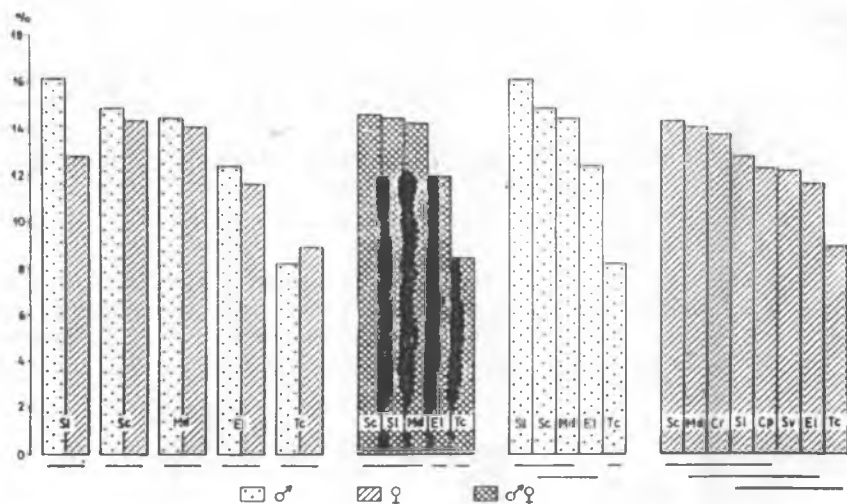
równaniu objętości płatów ocznych z objętością pozostałych części mózgu łącznie ze zwojem podprzełykowym (ryc. 2). Okazało się, że płaty oczne na ogół kilkakrotnie przewyższają pozostałe części mózgu, i tak u *S. longicornis* są one 5 razy, u *E. larvarum* 3,35 razy, u *S. calcitrans* 3 razy, a u *M. domestica* 2,3 razy większe od pozostałych części mózgu. Jedynie u *T. czizeki* płaty oczne są o połowę mniejsze od pozostałych części mózgu. Także przy tym zestawieniu wyraźnie widoczne są różnice między samicami i samcami, np. u samców *S. longicornis* płaty oczne są większe od pozostałych części mózgu ponad 6 razy, a u samic 4,6 razy.

Porównując poszczególne ośrodki wzrokowe z całym płatem ocznym stwierdzono, że u wszystkich badanych gatunków stosunkowo największym ośrodkiem jest zewnętrzna płytka rdzeniowa i stanowi ona od 18% płatu ocznego u samic *Ch. pluvialis* do 29% u samic *S. violacea* (ryc. 3). Na drugim miejscu

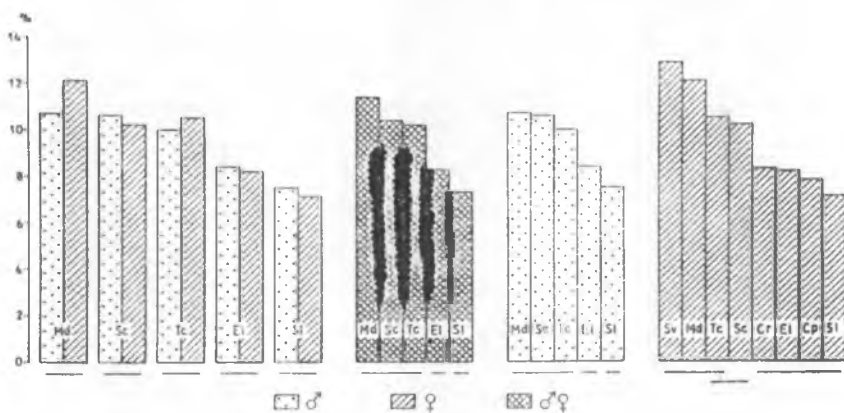


Ryc. 3. Stosunek objętości *medulla externa* do objętości płatu ocznego
The relation of the volume of the *medulla externa* to the volume of the optic lobe

występuje płytka zwojowa od 8,1% u samców *T. czizeki* do 16% u samców *S. longicornis* (ryc. 4). Najmniejszą częścią płatów ocznych jest wewnętrzna płytka rdzeniowa, która stanowi od 7% u samic *S. longicornis* do 12,9% u samic *S. violacea* płatu ocznego (ryc. 5). Jedynie u *S. violacea* procentowy wskaźnik wewnętrznej płytki rdzeniowej jest nawet nieco większy (12,9%) niż płytki zwojowej (12,15%). Istotnych różnic płciowych we wskaźnikach przedstawiających procentowy udział poszczególnych ośrodków wzrokowych w płatach ocznych nie stwierdzono. Niewielkie różnice wykazują, że płytka zwojowa i zewnętrzna płytka rdzeniowa stanowią większy procent płatów ocznych u samców. Większe różnice natomiast występują między

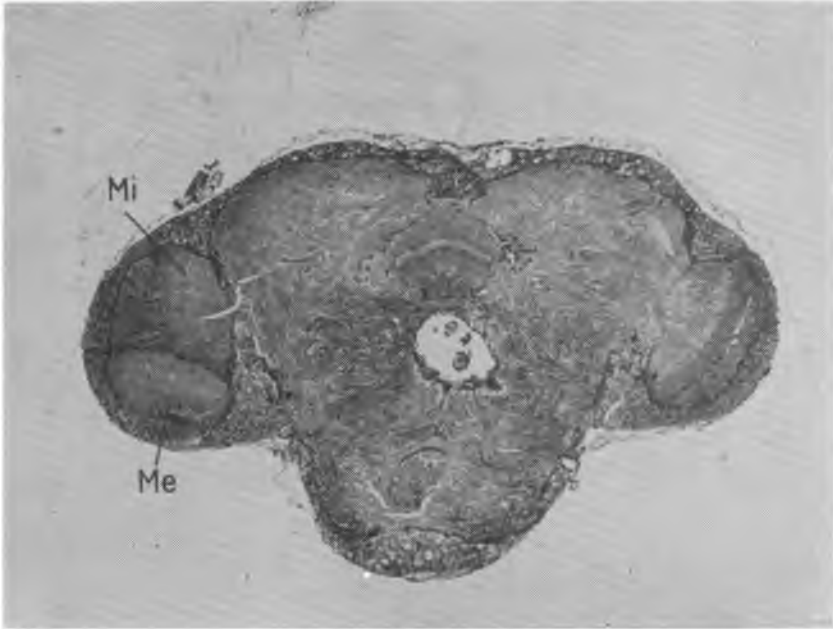


Ryc. 4. Stosunek objętości *lamina ganglionaris* do objętości płatu ocznego
The relation of the volume of the *lamina ganglionaris* to the volume of the optic lobe

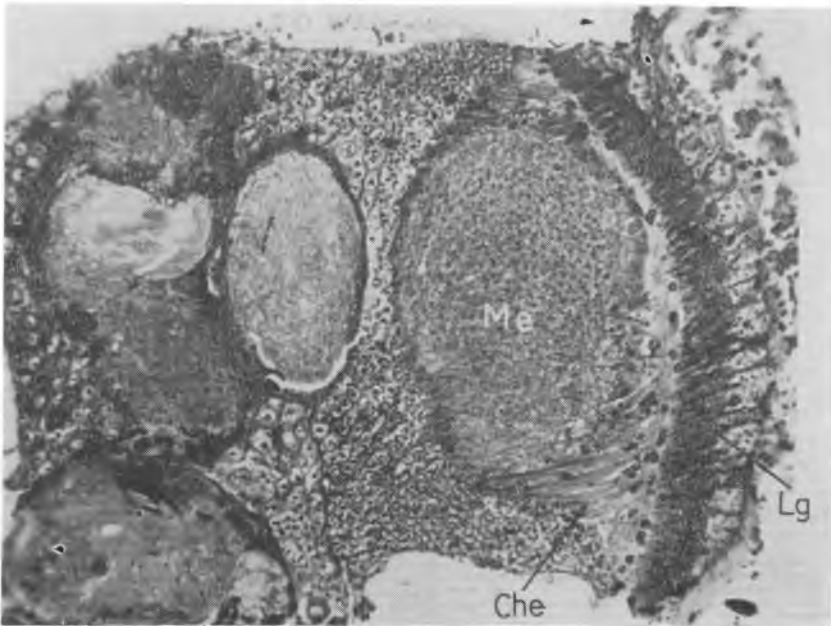


Ryc. 5. Stosunek objętości *medulla interna* do objętości płatu ocznego
The relation of the volume of the *medulla interna* to the volume of the optic lobe

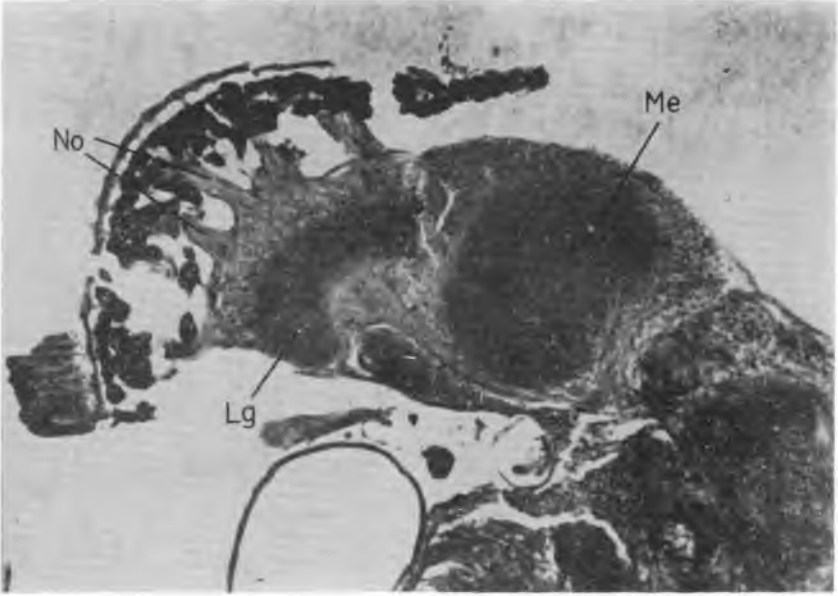
ędzy różnymi gatunkami. Należy podkreślić, że wielkość poszczególnych ośrodków w płacie ocznym jest wprost proporcjonalna do wielkości całego płatu, ale poszczególne ośrodki wykazują różnice w różnych gatunkach muchówek. Różnice te wskazują na pewne prawidłowości. U owadów mających lepiej wykształcone oczy (*S. longicornis*, *S. calcitrans*, *Ch. pluvialis* i *Ch. relictus*) płytka zwojowa stanowi większy procent płatu ocznego niż u owadów o oczach słabiej wykształconych (*T. czizeki* i *S. violacea*). Zewnętrzna płytka rdzeniowa stanowi natomiast większy procent płatu ocznego u owadów ze słabo rozwiniętymi oczami, a mniejszy u owadów o dużych oczach. Procentowy wskaźnik dla wewnętrznej płytki rdzeniowej u badanych muchówek kształtuje się bardzo różnie i nie można było w związku z tym zauważyć żadnych prawidłowości.



Ryc. 6



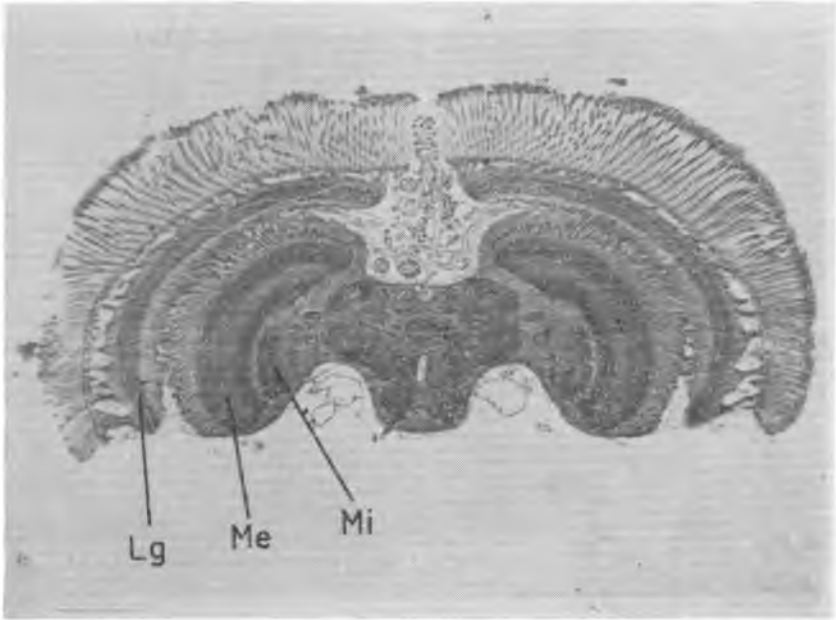
Ryc. 7



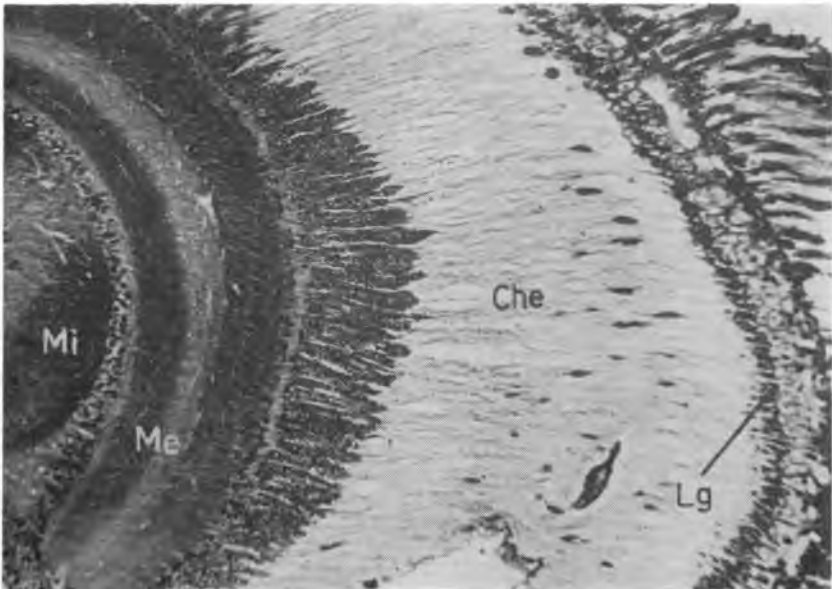
Ryc. 8



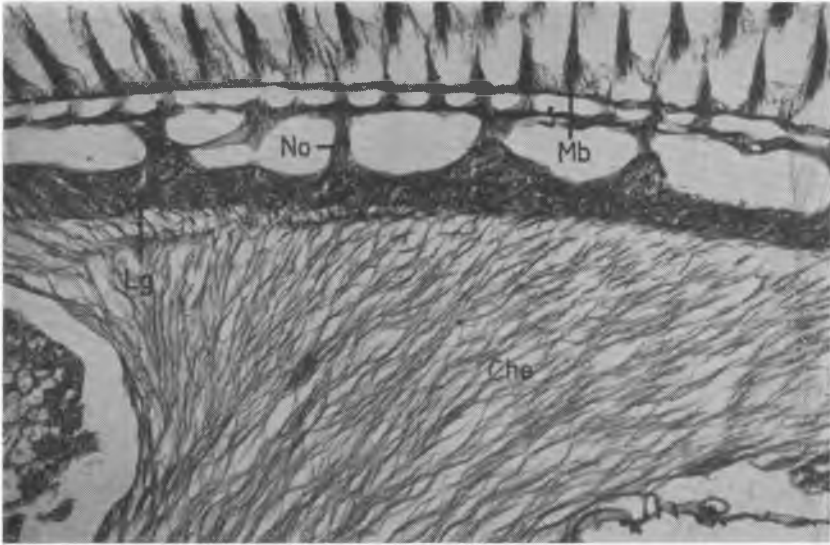
Ryc. 9



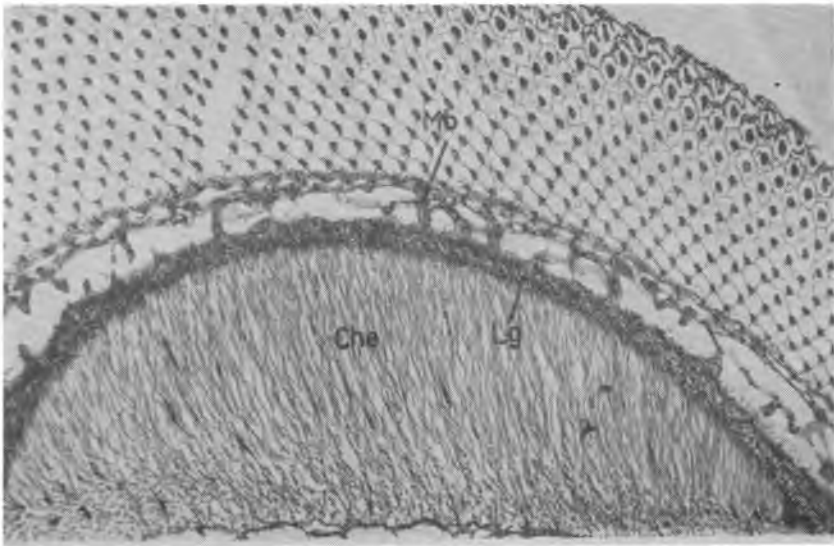
Ryc. 10



Ryc. 11



Ryc. 12



Ryc. 13

Niezależnie od tych różnic ilościowych, istnieją też różnice jakościowe w strukturze płatów ocznych badanych muchówek. Największe różnice występują pomiędzy najniższymi zorganizowanymi muchówkami z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera* a wszystkimi pozostałymi podrzędami muchówek. U muchówek z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera* stosunkowo małe płaty oczne są ściśle zespolone z płatami protocerebralnymi, tak że morfologicznie trudno je odgraniczyć od reszty mózgu (ryc. 6). Poza tym są one wychylone nie jak u większości muchówek w kierunku bocznym, ale bardziej w kierunku przednim, a wszystkie ich elementy są mocno ściśnięte. Wewnętrzna płytka rdzeniowa, zbudowana z dwóch charakterystycznych części, położona jest w tylnej części płatu ocznego i bezpośrednio styka się z płatem protocerebralnym. Zewnętrzna płytka rdzeniowa, położona bardziej ku przodowi, też styka się bezpośrednio z płatami protocerebralnymi. Najbardziej zewnętrzna płytka zwojowa ma położenie przednio-boczne. Jest charakterystyczne, że płytka zwojowa u owadów z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera* nie jest wyodrębniona z płatu ocznego jak u większości muchówek, ale jest w nim zagłębiona i leży w bezpośrednim sąsiedztwie zewnętrznej płytki rdzeniowej (ryc. 7), połączona z nią za pomocą bardzo krótkich krzyżujących się włókien *chiasma externum*. Jednocześnie płytka zwojowa jest oddalona od siatkówki oka złożonego, a nerwy wzrokowe są grube i zbudowane z licznych włókien nerwowych. Są one w związku z tym mniej liczne (ryc. 8 No). Taka struktura płatów ocznych występuje głównie u przedstawicieli rodziny *Chironomidae*. U przedstawicieli rodziny *Tipulidae* i *Limonidae* są nieco krótsze nerwy wzrokowe, ponieważ płytka zwojowa leży bliżej siatkówki oka złożonego. U przedstawicieli rodziny *Bibionidae*, płaty oczne zbudowane są natomiast nieco inaczej. Wprawdzie i w tym przypadku są one mocno wychylone w kierunku przednim, ale poszczególne płytki wzrokowe są od siebie oddalone (ryc. 9). Najbardziej oddalona jest płytka zwojowa od zewnętrznej płytki rdzeniowej, w związku z czym łączące obie te płytki włókna *chiasma externum* uległy wydłużeniu. Jednak i u tego gatunku płytka zwojowa nie jest jeszcze całkowicie wyodrębniona z płatu ocznego.

U wszystkich pozostałych wyższych muchówek z podrzędów *Orthorrhapha Brachycera*, *Cyclorrhapha Aschiza* i *Cyclorrhapha Schizophora* płytka zwojowa wyodrębnia się z reszty płatu ocznego i przesuwa się bliżej siatkówki oka złożonego (ryc. 10, 11 Lg). Jest ona mniej lub bardziej cienka, zbliżona kształtem do siatkówki oka złożonego i ułożona równolegle do błony podstawowej (*membrana basalis*) odgraniczającej oko od płatu ocznego (ryc. 11, 12 Mb). Ponieważ zewnętrzna płytka rdzeniowa zachowuje pierwotne swoje położenie w płacie ocznym, odległość jej od płytki zwojowej znacznie się zwiększa, a włókna *chiasma externum*, łączące obydwie te płytki, ulegają silnemu wydłużeniu (ryc. 11 Che). Włókna nerwów wzrokowych nie łączą się w pęczki, ale pojedynczo względnie po kilka przechodzą przez otworki w błonie podstawowej (ryc. 12 No). Jednak i u tych muchówek struktura płatów ocznych wykazuje pewne różnice zarówno między poszczególnymi podrzędami, jak też między rodzinami jednego podrzędu. W obrębie podrzędu *Orthorrhapha Brachycera* u *Asilidae* i *Stratiomyidae* płytka zwojowa jest dość gruba i niezbyt odległa od zewnętrznej płytki rdzeniowej (ryc. 10 Lg), a u przedstawicieli rodziny *Stratiomyidae* jest ona niejednakowej grubości, w związku z czym na niektórych odcinkach jest bardziej zbliżona, a na innych bardziej oddalona od siatkówki oka złożonego. W niektórych przypadkach występują

różnice w strukturze płatów ocznych między rodzajami jednej rodziny. Przykładem może być rodzina *Tabanidae*, u której rodzaj *Tabanus* ma bardzo cienką płytkę zwojową (ryc. 11, 12, 13 Lg), u rodzaju *Chrysozona* jest ona nieco grubsza, a u rodzaju *Chrysops* — najgrubsza i najbardziej oddalona od siatkówki oka złożonego. Należy zauważyć, że u rodzajów *Tabanus* i *Chrysozona lamina ganglionaris* jest najcieńszą płytką i najbardziej oddaloną od *medulla externa* spośród wszystkich badanych muchówek. Podobnie pewne różnice w strukturze płatów ocznych stwierdzono u przedstawicieli rodziny *Syrphidae* z podrzędu *Cyclorrhapha Aschiza*. Na ogół płytka zwojowa jest u tych owadów cienka i znacznie oddalona od zewnętrznej płytki rdzeniowej. U *Volucella pellucens* jest ona najcieńsza i najbardziej zbliżona do siatkówki oka złożonego, a u *Eristalis intricarius* — stosunkowo grubsza i mniej oddalona od siatkówki. U najwyższej stojących muchówek z podrzędu *Cyclorrhapha Schizophora* płytka zwojowa jest dość gruba, położona w pobliżu siatkówki oka złożonego. Jest ona znacznie oddalona od zewnętrznej płytki rdzeniowej, ale nie tak bardzo, jak u niektórych przedstawicieli z rodziny *Tabanidae* i *Syrphidae*. Wyjątek stanowi tu gatunek *Sepsis violacea*, u którego płytka zwojowa nie jest całkowicie wyodrębniona z płatu ocznego i leży blisko zewnętrznej płytki rdzeniowej. Ten układ przypomina nieco strukturę płata ocznego najniższych muchówek z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera*. Przeważnie wszystkie te owady mają słabo rozwinięte oczy i słabo latają.

Zewnętrzna płytka rdzeniowa jest gruba, o kształcie kapelusza grzyba, na przekrojach poprzecznych i horyzontalnych ma kształt nerkowaty. Stroną wypukłą skierowana jest ku oku, a wklęsłą w kierunku płatów protocerebralnych (ryc. 10—11 Me). Zbudowana jest z kilku warstw splotu włókien nerwowych. Można wyróżnić dwie warstwy zasadnicze o zwartym neuropilu i dużym powinowactwie z barwnikami. Są one oddzielone od siebie warstwą neuropilu mniej zwartego i o jaśniejszej barwliwości. U wyższych muchówek w warstwach tych można wyróżnić jeszcze podwarstwy, natomiast u niższych ośrodek ten ma bardziej jednolitą i zwartą strukturę oraz bardziej bryłowaty kształt (ryc. 7 Me). Trzeci ośrodek wzrokowy *medulla interna* leży bardzo blisko *medulla externa* od jej wewnętrznej, wklęsłej strony (ryc. 10, 11 Mi). U wszystkich badanych gatunków włókna *chiasma internum* łączące obie płytki rdzeniowe są bardzo krótkie. Jednak u niższych muchówek, a najbardziej u przedstawicieli z rodziny *Tipulidae* i *Limonidae*, obie płytki leżą tak blisko siebie, że na niektórych preparatach trudno je odgraniczyć, a *chiasma externum* jest prawie niewidoczna (ryc. 7). *Medulla interna* zbudowana jest z dwóch części (*foco ovoideo* i *foco laminar*), które u niższych muchówek nie są tak wyraźnie odgraniczone jak u wyższych.

U niektórych niższych muchówek z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera* i *Orthorrhapha Brachycera* zachowują się u postaci dorosłej zdegenerowane oczy larwalne, które podczas metamorfozy nie uległy całkowitej redukcji. Są to niewielkie skupienia pigmentu położone w tylnej części płatów ocznych. U *T. czizeki* włókna nerwowe tych oczek wchodzą do mózgu między siatkówką oka złożonego a płytkę zwojową, natomiast u *S. longicornis* wchodzą one między płytkę zwojową i zewnętrzną płytkę rdzeniową. Prawdopodobnie wiąże się to z tym, że u *S. longicornis* nastąpiło przesunięcie płytki zwojowej do siatkówki oka złożonego, a zdegenerowany ośrodek oczu larwalnych został bliżej zewnętrznej płytki rdzeniowej. U *Tipula czizeki* płytka zwojowa zachowuje

wuje pierwotne położenie i podczas metamorfozy nie przemieszcza się w kierunku siatkówki oka złożonego.

Do ośrodków wzrokowych oczu złożonych zalicza się guzki wzrokowe (*tubercula optica*), które zbudowane są ze zwartego neuropilu i mają kształt jajowaty. Są one parzyste i każdy z nich położony jest w dorsalno frontalnej części płatów protocerebralnych w okolicy zakończenia łądźek przednich ciał łądźkowatych. Guzki wzrokowe mają bezpośrednie połączenie z zewnętrzną płytką rdzeniową płatów ocznych za pośrednictwem grubego szlaku nerwowego. Szlak ten ma charakterystyczne dichotomiczne rozgałęzienie, a jego dolna gałązka biegnie w kierunku *deutocerebrum* i prawdopodobnie poprzez obrączkę okołoprzełykową dochodzi do zwoju podrzełykowego. Podobnie biegnący szlak obserwowano u *Leptinotarsa decemlineata* (4) i wydaje się, że jest on charakterystyczny dla większości owadów. Opis różnorodnych struktur guzka wzrokowego u owadów można znaleźć w pracy J a w ł o w s k i e g o (8).

DYSKUSJA

Płaty oczne muchówek są stosunkowo dobrze rozwinięte. Jednak u przedstawicieli rodziny *Tipulidae* są one o połowę mniejsze od pozostałych części mózgu, gdy tymczasem u wyższych muchówek objętość płatów ocznych kilkakrotnie przerasta objętość pozostałych części mózgu (np. u samców *S. longicornis* 6-krotnie). Istnieją pewne różnice wielkości płatów ocznych w obrębie płci. Samce mają na ogół większe płaty oczne niż samice, wyjątek stanowi *T. czizeki*, u której procentowy wskaźnik płatów ocznych samców i samic jest podobny. Bardzo interesujące okazało się położenie płytki zwojowej. H a n s t r ö m (7) zauważył, że ośrodek ten u muchówek nie leży w płacie ocznym jak u większości owadów, ale przesunięty jest w bezpośrednie sąsiedztwo siatkówki oka złożonego. Ponieważ zewnętrzna płytka rdzeniowa zachowuje swoje normalne położenie w płacie ocznym, prowadzi to do znacznego oddalenia tych dwu ośrodków, a co za tym idzie — do silnego wydłużenia łączących je, krzyżujących się włókien nerwowych *chiasma externum*. Jednak nie u wszystkich muchówek istnieje taki układ. U przedstawicieli niższych muchówek z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera* (*Chironomidae*, *Tipulidae*, *Limoniidae*) płytka zwojowa zachowuje swoje właściwe położenie w bocznych częściach płatu ocznego i jest oddalona od siatkówki oka złożonego. To różnorodne rozmieszczenie płytki zwojowej u muchówek nabiera szczególnego znaczenia fizjologicznego w związku z badaniami A u t r u m a (1, 2) oraz A u t r u m a i G a l l w i t z a (1951) nad częstotliwą (czasową) ostrością wzroku (*Zeitliches Auflösungsvermögen*) owadów. Autorzy ci udowodnili doświadczalnie, że owady szybko latające i prowadzące aktywny dzienny tryb życia odznaczają się dużą częstotliwą ostrością wzroku (*Calliphora* i *Apis*). *Calliphora* reaguje oddzielnymi prądami czynnościowymi na 200—300 błysków na sekundę zależnie od temperatury, a więc widzi jako oddzielne obrazy pojawiające się z częstotliwością 200—300 na sekundę. Owad ten przewyższa pod tym względem 10-krotnie człowieka. Natomiast owady słabo latające i prowadzące mało aktywny tryb życia względnie te, których aktywność przypada na okres nocny, kiedy wzrok nie odgrywa większej roli, odznaczają się niską częstotliwą ostrością wzroku (*Orthoptera*, *Blattoptera*). Owady te widzą jako oddzielne obrazy pojawiające się z częstotliwością od 8 do 10 na sekundę.

A u t r u m stwierdził, że częstotliwa ostrość wzroku zależy od różnicy po-

tencjału pomiędzy komórkami siatkówki oka złożonego a komórkami płytki zwojowej, a nawet odległości siatkówki od płytki zwojowej. W świetle tych badań różnice w lokalizacji płytki zwojowej u muchówek są ściśle związane z czynnościami danego owada. Niższe muchówki z podrzędu *Orthorrhapha Nematocera* (z wyjątkiem rodziny *Bibionidae*), u których płytka zwojowa jest znacznie oddalona od siatkówki oka złożonego, odznaczałyby się niską częstotliwą ostrością wzroku. Wszystkie wyższe muchówki z podrzędów *Orthorrhapha Brachycera* i *Cyclorrhapha* odznaczają się wysoką częstotliwą ostrością wzroku, ponieważ u tych owadów płytka zwojowa jest położona na ogół blisko siatkówki oka. Jednak wśród muchówek istnieją pod tym względem różnice nawet między gatunkami tej samej rodziny. Najbliższą siatkówce oka złożonego jest położona płytka zwojowa u rodziny *Tabanidae* i *Syrphidae*. Stosunkowo bardziej oddalona jest ona od siatkówki u *Sepsis violacea* (*Sepsidae*), mimo że owad ten należy do wyższych muchówek. Odznacza się on prawdopodobnie niską częstotliwą ostrością wzroku, co ma swoje uzasadnienie w mało ruchliwym trybie życia. Jak z tego wynika, rozmieszczenie płytki zwojowej w płacie ocznym muchówki i jej oddalenie od siatkówki oka złożonego nie jest ściśle związane z przynależnością systematyczną, ale wiąże się z trybem życia. Wydaje się, że to znaczne oddalenie płytki zwojowej od siatkówki oka złożonego jest cechą filogenetycznie młodszą o czym świadczy rozmieszczenie jej u prymitywnych muchówek jak również i to, że w rozwoju osobniczym płytka ta rozwija się początkowo w obrębie płatu ocznego i dopiero podczas dalszego rozwoju poczwarki powoli wyodrębnia się i przemieszcza w bezpośrednie sąsiedztwo siatkówki oka złożonego. Stwierdzono to u *Calliphora vomitoria* (5) i u *S. longicornis* (6).

PIŚMIENNICTWO

1. Autrum H.: Z. vergl. Physiol., 32, 176—227, 1950.
2. Autrum H., Gallwitz U.: Z. vergl. Physiol., 33, 407—425, 1951.
3. Blest D.: Quart. J. Micr. Sci., 102, 413—417, 1961.
4. Gieryng R.: Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, sectio C, 14 141—159 Lublin 1959.
5. Gieryng R.: Z. Wiss. Zool. 171, 79—96, 1965.
6. Gieryng R.: Folia Soc. Sci. Lubl., sec. B, 9, 53—62, Lublin 1967.
7. Hanström B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Verl. J. Springer, Berlin 1928.
8. Jawłowski H.: Acta Anat., 53, 346—359, 1963.
9. Trojan P.: Klucz do oznaczania owadów Polski. Cz. 28. *Diptera*, PWN, Warszawa 1957.
10. Zawarzin A. A.: Isbrannye Trudy, 3 Izd. AN., SSSR, Moskwa—Leningrad 1950.

Otrzymano 28 X 1974.

OBJAŚNIENIA RYCIN

- Ryc. 6. Przekrój poprzeczny mózgu samca *Tipula czizeki*. Pow. 110×.
- Ryc. 7. Przekrój poprzeczny płatu ocznego samca *Tipula czizeki*. Pow. 190×.
- Ryc. 8. Przekrój poprzeczny płatu ocznego muchówki z rodziny *Chironomidae*. Pow. 300×.
- Ryc. 9. Przekrój horyzontalny mózgu samicy *Bibio marci*. Pow. 100×.
- Ryc. 10. Przekrój poprzeczny mózgu samca *Stratiomys longicornis*. Pow. 40×.
- Ryc. 11. Przekrój poprzeczny płatu ocznego samicy *Tabanus lundbecki*. Pow. 120×.
- Ryc. 12. Przekrój poprzeczny przez część płatu ocznego samicy *Tabanus bovinus*. Pow. 150×.
- Ryc. 13. Przekrój poprzeczny przez część płatu ocznego samicy *Tabanus bovinus*. Pow. 80×.

Cp — *Chrysozona pluvialis*, Cr — *Chrysops relictus*, Ml — *Exorista larvarum*, Md — *Musca domestica*, Sc — *Stomoxys calcitrans*, Sl — *Stratiomys longicornis*, Sv — *Sepsis violacea*,
Tc — *Tipula czizeki*
Che — *chiasma externum*, Lg — *lamina ganglionaris*, Mb — *membrana bazalis*, Me — *medulla externa*, Mi — *medulla interna*, No — *nerwy oczne (optic nerves)*

РЕЗЮМЕ

У 43 видов двукрылых отличающихся между собой систематической позицией, образом жизни, а также степенью филогенетического развития проведено гистологические исследования зрительных центров. Независимо от этого измерено объем этих центров, а полученные результаты подтверждено статистическим анализам. Кочстатировано существенные различия в строении зрительных долей и их величине между семьями, родами а также между самцами и самками одного вида. Различное размещение узловой пластинки (*lamina ganglionaris*) в зрительной доли связывается автором со способностью отличать изображения в зависимости от того с какой частотой они появляются (*zeitliches Aflösungsvermögen*), а затем с более или менее подвижным образом жизни.

SUMMARY

Histological examinations of the optic lobes in 43 species of *Diptera* were carried out. The examined *Diptera* were found to differ by taxonomic classification, living conditions and the degree of phylogenetic development. The measurements of the volume of the optic lobes were made and the results were statistically analyzed. According to the author significant differences were found in the structure and volume of the optic lobes among families and species. They were also found among the males and females of the same species. A different location of the lamina ganglionaris in the optic lobes depends, according to the author, on the capacity of differentiating pictures in relation to the frequency of their appearance (*zeitliches Aflösungsvermögen*), as a result of a more or less active way of life in the examined *Diptera*.

EXPLANATIONS OF 'FIGURES

Fig. 6. A transversal section of the brain in a *Tipula czizeki* male. Magn. 110X.

Fig. 7. A transversal section of the optic lobe in a *Tipula czizeki* male. Magn. 190X.

Fig. 8. A transversal section of the optic lobe in a two-winged fly from the *Chironomidae* family. Magn. 300X.

Fig. 9. A horizontal section of the brain in a *Bibio marci* female. Magn. 100X.

Fig. 10. A transversal section of the brain in a *Stratiomys longicornis* male. Magn. 40X.

Fig. 11. A transversal section of the optic lobe in a *Tabanus ludbecki* female. Magn. 120X.

Fig. 12. A transversal section of a part of the optic lobe in a *Tabanus bovinus* female. Magn. 150X.

Fig. 13. A transversal section of a part of the optic lobe in a *Tabanus bovinus* female. Magn. 80X.

Cp — *Chrysozona pluvialis*, Cr — *Chrysops relictus*, Ml — *Exorista larvarum*, Md — *Musca domestica*, Sc — *Stomoxys calcitrans*, Sl — *Stratiomys longicornis*, Sv — *Sepsis violacea*,
Tc — *Tipula czizeki*
Che — *chiasma externum*, Lg — *lamina ganglionaris*, Mb — *membrana bazalis*, Me — *medulla externa*, Mi — *medulla interna*, No — *nerwy oczne (optic nerves)*.

