

Absolute Anzahl und Verteilung der Zellen im Hirn der Honigbiene

W. WITTHÖFT

Zoologisches Institut der Universität Münster
(Direktor: Prof. Dr. Dr. h.c. B. RENSCH)

Eingegangen am 15. März 1967

Inhalt

A. Einleitung	160
B. Material und Methode	161
C. Die Zellkerngrößen	162
D. Die Anzahl der Neurone im Arbeiterinnen- und Drohnenhirn	164
1. Allgemeine Beschreibung der Zellverteilung im Hirn und Abgrenzung der Gebiete	164
2. Die Gesamtzellanzahl	166
3. Neuronenzahl in den einzelnen Hirngebieten	167
a) Die Corpora pedunculata	167
b) Der Protocerebrallobus	169
c) Die neurosekretorischen Zellen	169
d) Der Lobus opticus	170
e) Das Deutocerebrum	171
E. Beziehungen zwischen Zell- und Faseranteil des Hirns	173
F. Die Neuroglia	174
G. Diskussion	178
Zusammenfassung	179
Summary	181
Literatur	182

The Total Number and Distribution of Cellular Elements in the Brain of the Honey Bee

Abstract. The total number of cells in the brain of a worker and a drone of *Apis mellifica* was calculated by counting the nuclei. The worker's brain contains $851,458 \pm 15\%$ cells, while the drone's contains $1,209,681 \pm 15\%$. The total number of Glia cells is estimated to be a little more than 5% of the total number of cells for both castes.

A. Einleitung

Bei den zahlreichen Untersuchungen an Insektenhirnen ist oftmals auch die absolute Größe und die spezielle Struktur zu den hirnhängigen Leistungen in Beziehung gesetzt worden (vgl. z.B. JONESCU, 1909; HOLMGREN, 1916; PANDAZIS, 1930; GOOSSEN, 1949). Über die absolute Anzahl der zellulären Elemente in diesen nervösen Zentren liegen jedoch

bisher immer nur Schätzungen vor. Es schien deshalb notwendig, einmal möglichst genau die gesamte Zellzahl und auch die Zellzahl in den einzelnen Hirngebieten zu berechnen. Da wir wohl am besten über die vielfältigen Sinnes- und Instinktleistungen der Honigbiene unterrichtet sind (FRISCH, 1965), schien es lohnend, derartige Untersuchungen bei dieser Art vorzunehmen. Dabei ergab sich zugleich das Problem, in welcher Weise sich die Ausprägung der verschiedenen Kasten in der Verteilung der Zellen in den einzelnen Regionen auswirkt. Untersucht wurden deshalb Arbeiterinnen und Drohnen.

Erst nach Abschluß meiner Untersuchungen wurde mir eine kurze Darstellung der Zellzahlen in verschiedenen Insektenhirnen und darunter auch im Bienenhirn von FARRELL und KUHLENBECK (1964) bekannt. Aber auch hier handelt es sich offenbar weitgehend um Schätzungen. Zudem finden sich keine Angaben über die Verteilung der Zellen in den einzelnen Hirngebieten.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. B. RENSCH, danke ich für die Stellung des Themas aus seinem Arbeitsbereich und für wertvolle Hinweise während der Untersuchungen.

B. Material und Methode

Das Bienenmaterial stellte mir freundlicherweise die Lehr- und Versuchsanstalt für Bienenzucht in Münster zur Verfügung. Dafür möchte ich an dieser Stelle dem Leiter, Herrn Landwirtschaftsrat SCHULZ-EVERDING, sowie Herrn Imkermeister GALL herzlich danken.

Zunächst wurde versucht, Hirne von kurz vor dem Schlupf stehenden und von frisch geschlüpften Bienen zu verwenden, weil die Köpfe wegen des noch nicht verfestigten Chitins ganz geschnitten werden konnten. Derart gewonnene Werte erwiesen sich aber als ungenau, weil die Hirne noch Mitosen aufwiesen. Für die definitiven Zählungen wurden deshalb die Gehirne aus dem Kopf älterer Bienen herauspräpariert. Fixierung in Bouin 8—10 Std, Überführung über Methylbenzoat, Benzol, Benzol-Paraffin in Paraffin. Zur Feststellung der räumlichen Form der Zellkerne fertigte ich Schnittserien in verschiedenen Ebenen des Hirns an. Zur Färbung dienten Naphtharazin, Hämatoxylin nach Delafield, Gallocyanin, Toluidinblau und Paraldehydfuchsin.

Bei den Zählungen schloß ich die Perineuriumzellen aus, weil sie oftmals bei der Präparation zerstört werden. Die Tracheen- und Tracheolenwandzellen, die nicht immer sicher identifiziert werden konnten und nach elektronenoptischen Befunden LANDOLTS (1965) am Gehirn der Waldameise auch nur zahlenmäßig gering sein sollen, wurden in der Gesamtzellanzahl einbegriffen. Sofern nicht anders angegeben, beruhen alle Zahlenangaben auf Ergebnissen, die an einem Arbeiterinnen- und einem Drohnenhirn von jeweils definiertem Volumen gewonnen wurden. Die allgemeinen Beschreibungen der Zellkern-Verteilung, -Dichte und -Größe beruhen aber auf Untersuchungen an mehreren Arbeiterinnen- und Drohnenhirnen. Die Voluminawerte erhielt ich durch maßstabgerechte Übertragung des Umfangs der einzelnen Hirnstrukturen auf Papier. Diese Flächen wurden ausplanimetriert, mit der Schnittdicke multipliziert und schließlich durch die Endvergrößerung dividiert.

Die Methode von WIERSMA (1957) und BECKER (1965), die Berechnung der zellulären Elemente in nervösen Zentren aufgrund der Auszählung der Nucleoli der Zellkerne vorzunehmen, ist meines Erachtens mit größeren Fehlerquellen verbunden, weil die Nucleoli nicht immer eindeutig zu identifizieren und in manchen Zellkernen zahlreich oder garnicht vorhanden sind. Ich habe es deshalb vorgezogen, die Berechnung der Zellanzahlen auf der Basis der Auszählung der Zellkerne vorzunehmen. Deshalb wurde auch eine Schnittdicke von 6μ gewählt, die den Durchmesserwerten der am häufigsten vorkommenden Zellkerne entsprach und die noch die Anfertigung lückenloser, einwandfreier Serien garantierte. Da die Hirne streng bilateralsymmetrisch gebaut sind, habe ich die Anzahl der Zellkerne jeweils nur für eine Hälfte bestimmt und den Wert dann verdoppelt. Die Zellkerne wurden mittels eines Zeichentubus der Firma Wild bei einer 1120fachen Vergrößerung auf Papier übertragen und anschließend ausgezählt. Von der Möglichkeit, Mikrophotographien von Ausschnitten anzufertigen, sie zu vergrößern und auszuzählen, habe ich abgesehen, da ich einzelne Zellkernegebiete nicht geschlossen in das Gesichtsfeld bekommen konnte und mir daher leicht Überdeckungsfehler unterlaufen wären.

Doppelt bearbeitete Proben aus zellkerndichten Gebieten lehrten, daß bei der Übertragung der Zellkerne wie auch beim anschließenden Auszählen nur minimale Fehler entstanden (Durchschnitt 3,2%). Sehr viel höher liegt jedoch die Fehlergrenze, die durch unterschiedliche Zellkerndurchmesser und -dichten bedingt ist. Es ist nicht vermeidbar, daß einige Zellkerne — insbesondere die größeren — genau in der Mitte geschnitten und deshalb doppelt gezählt werden. Aus diesem Grunde wurden einzelne Zellkerne verschiedener Gebiete über mehrere Schnitte hinweg verfolgt und somit ein angenähertes Maß für die Fehlergrenze gefunden. Unter Einschluß der Übertragungsfehler muß insgesamt mit einem Fehler von $\pm 15\%$ gerechnet werden. Die Fehlergrenze ist jedoch bei den Kerngebieten weit unterschritten, deren Kerndurchmesser etwa dem Wert der Schnittdicke entspricht und die eine geringe Zellkerndichte aufweisen.

C. Die Zellkerngrößen

Die Zellkerngrößen schwanken in einigen Hirngebieten erheblich. In Tabelle 1 wurden deshalb für verschiedene Hirngebiete die kleinsten und größten Kerndurchmesser sowie die aus jeweils 200 Kerngrößenmessungen resultierenden Mittelwerte angegeben. Nach RISLER (1954) bleiben die Zellen bei der Drohne während der Ontogenese im Hirn haploid und nur die Zellen des Hüll- und Gliagewebes werden nach dem zweiten Larvenstadium diploid oder auch polyploid. Demnach müßten die Zellkerne der Drohne gegenüber denen der Arbeiterin, die ja diploide Zellen besitzt, kleiner sein. Dies trifft jedoch nicht auf alle Zellkerne zu. OEHNINGER hatte 1913 beim Vergleich von Zellkerngrößen aus verschiedenen Geweben von Puppen gefunden, daß die Zellkerne der Drohne zum Teil größer als die der Arbeiterinnen aus den entsprechenden Gebieten sind. Nach meinen eigenen Befunden sind die Globulizellen der Corpora pedunculata und die Belegzellen des Lobus opticus in der Regel bei der Drohne etwas kleiner als bei der Arbeiterin. Lediglich im Bereich des Lobus opticus treten bei der Drohne absolut größere Zellkerne in der subretinalen Nervenbündelschicht und bei den Zellen auf, die in den

Tabelle 1. *Durchmesser von Zellkernen einzelner Hirngebiete von Arbeiterin und Drohne in μ . Die Durchschnittswerte beziehen sich auf 200 Messungen bei 1120facher Vergrößerung*

Kaste	Arbeiterin		Drohne	
	Durchschnittswerte	Min.- Max.-werte	Durchschnittswerte	Min.- Max.-werte
Hirnbereich				
Corpora pedunculata, große Becherzellen	5,7	4,2—6,6	5,4	4,1—6,4
Corpora pedunculata, kleine Becherzellen	3,8	2,8—6,5	3,5	2,5—6,4
Deutocerebrum	6,6	4,9—11,6	5,7	4,6—9,8
Chiasma I	3,8	2,7—5,4	5,8	3,0—8,9
Chiasma II	3,8	2,5—5,4	4,3	3,3—6,4
Subretinale Zellen	4,6	3,6—5,4	5,4	4,3—6,9
Lobus opticus, Belegzellen	3,5	2,7—4,4	3,3	2,1—5,4
Protocerebrum	6,2	4,3—12,5	5,9	4,1—11,8

Chiasmata liegen. Auch im Bereich des Proto- und Deutocerebrums sind im Durchschnitt die Kerne bei der Arbeiterin größer als bei der Drohne. Im allgemeinen zeigen die Kerngrößen in den Bereichen der Globulizellen und auch in der subretinalen Zone bei beiden Kasten nur geringe Größenschwankungen. Den angegebenen Durchschnittswerten entspricht dabei die größere Anzahl der Zellkerne. Im Gebiet der neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis haben die Kerne bei beiden Kasten eine durchschnittliche Größe von etwa $6,4 \mu$. Von diesem Wert weichen nur wenige Kerne ab. Dabei erweist sich, daß die Kerne der neurosekretorischen Zellen nicht die größten Zellkerne im Bienenhirn sind. Auf der ventralen Seite der Pars intercerebralis, im Deutocerebrum und lateral vom protocerebralen Neuropilem liegen Neurone mit größerem Kerndurchmesser. Nun wurde zwar in diesen großen Neuronen ebenfalls die Produktion von Sekreten vermutet, aber das ist trotz der zu beobachtenden Granulationen in diesen Zellen mit Sicherheit nur bei wenigen Insektengruppen nachgewiesen worden (GERSCH, 1964).

Sehr heterogen sind die Kerngrößenverhältnisse bei den Gliazellen. Im Bereiche des Bechergrundes der Corpora pedunculata kommen Gliazellkerne vor, die die Größe der Globulizellkerne sowohl übertreffen als auch ganz erheblich unterschreiten können. Bei der Drohne sind die Gliazellkerne in der Regel etwas größer als bei der Arbeiterin (vgl.

Tabelle 2. Die Gliazellkerngrößen in μ . Die Durchschnittswerte beziehen sich auf 50 Kerngrößennmessungen bei 1120facher Vergrößerung. a Längster Kerndurchmesser, b Breitester Kerndurchmesser

Kaste		Arbeiterin		Drohne		
		Durchschnittswerte	Min.- Max.-werte	Durchschnittswerte	Min.- Max.-werte	
Hirnbereich	Corpora	a	4,0	2,6—6,3	5,7	3,6—7,9
	pedunculata	b	2,3	1,7—2,7	3,2	1,8—5,0
Proto-cerebrum	a	4,1	3,3—6,3	4,8	2,7—6,3	
	b	3,1	1,9—3,2	3,4	1,9—3,6	
Subretinale Zone	a	3,4	2,5—4,5	4,2	2,0—5,7	
	b	3,1	1,9—3,2	3,8	2,0—3,9	

Tabelle 2). Schnittserien, die durch verschiedene Ebenen des Hirns ausgeführt wurden, zeigen, daß die Gliazellkerne in ihrer äußeren Form mehr elliptisch bis langgestreckt sind, während die Neurone meist runde bis leicht ovale Kerne aufweisen.

Um einen Überblick über die individuellen Kerngrößenschwankungen zu erhalten, wurden die Kerngrößen von fünf weiteren Hirnen jeder Kaste bestimmt. Die Resultate wichen nur gering von den in Tabelle 1 angegebenen Durchschnittswerten ab (Maximale Schwankung: $\pm 1,1 \mu$). Bei Berücksichtigung der überall auftretenden gleichen Dichteverhältnisse dürfte die Anzahl der Zellkerne wohl mit der Schwankung der Volumina der Zellkernegebiete korreliert sein. Entsprechend müßten größere Zellanteilvolumina auch mehr Zellkerne enthalten.

D. Die Anzahl der Neurone im Arbeiterinnen- und Drohnenhirn

1. Allgemeine Beschreibung der Zellverteilung und Abgrenzung der Gebiete

Die Neuropilemstrukturen sind bei beiden Morphen nicht immer von Neuronenlagen umgeben. Sowohl im Bereiche des Protocerebrallobus und des Deutocerebrums als auch der Lamina ganglionaris und der Medulla externa treten Teile des Neuropilems direkt an das Perineurium heran. Die Zellkernzahlen in beiden Hemisphären sind ebenso wie die Voluminawerte der bilateralen Neuropilemstrukturen gleich hoch. Die Auszählung der Zellkerne der beiden inneren Becher der Corpora pedunculata bei der Arbeiterin führte zueinander sich entsprechenden Ergebnissen. Geringe Abweichungen sind einerseits auf Übertragungsfehler und andererseits auf die nicht immer mögliche genaue Abgrenzung der äußeren Globulizellen zwischen den beiden Bechern zurückzuführen (vgl. Tabelle 4). Dieser Befund steht damit auch im Einklang mit den

Ergebnissen von HUBER (1955), der mit Hilfe elektrophysiologischer Ableitungen bei Grillen gefunden hat, daß die Corpora pedunculata beider Hemisphären gleiche funktionelle Potenzen besitzen.

Die Zellverteilung innerhalb der optischen Loben ist verschieden. Die Belegzellen des Lobus opticus sind auf der dorsalen Seite des Hirns weit weniger zahlreich als auf der ventralen Seite. Besonders dicht liegen die Belegzellen zwischen der Medulla externa und der Medulla interna

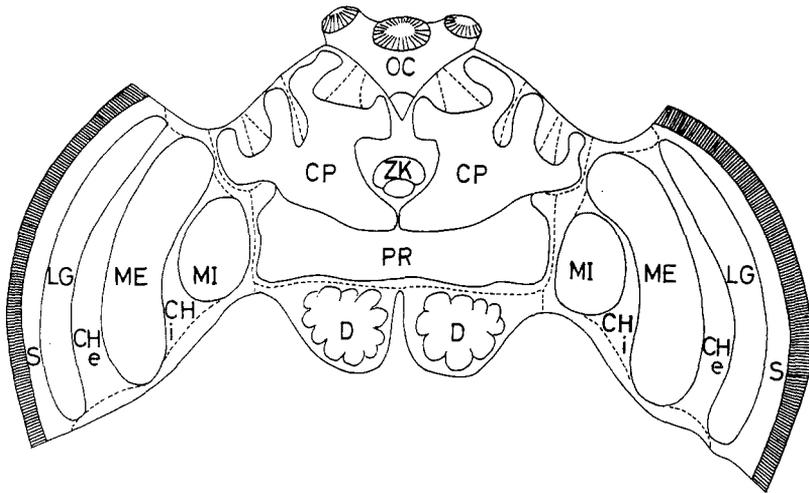


Abb. 1. Schematischer Frontalschnitt durch das Hirn der Arbeiterin. Gestrichelte Linien: Abgrenzung der Hirngebiete. *CH_e* Chiasma externa; *CH_i* Chiasma interna; *CP* Corpora pedunculata; *D* Deutocerebrum; *LG* Lamina ganglionaris; *ME* Medulla externa; *MI* Medulla interna; *OC* Ocellen; *PR* Protocerebrum; *S* subretinale Zone; *ZK* Zentralkörper

auf der Höhe des Deutocerebrums. Mit Ausnahme der Belegzellen des Lobus opticus der Drohne, die auf der Höhe der Corpora pedunculata und zwischen den beiden inneren Schmassen im Gegensatz zur Arbeiterin lockerer liegen, ist die Dichte der Zellkerne in den einzelnen Hirngebieten bei den beiden Kasten im allgemeinen gleich.

Abb. 1 zeigt die Abgrenzungen, wie sie für die einzelnen Hirngebiete getroffen wurden. Sehr geschlossen und damit gut abgrenzbar sind die Zellkernegebiete der Corpora pedunculata. Innerhalb der Becher handelt es sich um die median gelegenen, kleinen und die sie umgebenden lateralen, größeren Globulizellen. Bei den außerhalb der Becher gelegenen Globulizellen wurden bei der Auswertung größere und kleinere nicht unterschieden. Im Bereich der medianen Globulizellgruppe habe ich vereinzelt Zellkerne gefunden, die sich nur in der Größe, aber nicht in Form und Anfärbbarkeit von den Becherzellkernen unterschieden und

die deshalb nicht gesondert gezählt wurden. Unregelmäßig geformte Zellen, wie sie JONĚSCU für die mediane Zellgruppe beschreibt, habe ich nicht gesehen. Die Abgrenzung der Außenzellen zwischen den beiden Bechern erfolgte entlang der gliösen Faserzüge. Wenn diese nicht deutlich zu sehen waren, wurde eine gerade Verbindungslinie in der Mitte zwischen den beiden Bechern bis zum Perineurium gezogen. Von den Zellen, die den Protocerebrallobus umgeben, habe ich nur die neurosekretorische Zellgruppe gesondert untersucht. Eine Abgrenzung der protocerebralen Zellen gegenüber denen des Lobus opticus und des Deutocerebrums ist nicht eindeutig möglich. Sie erfolgte für die vorliegende Untersuchung in der in Abb. 1 wiedergegebenen Weise.

Nach den Angaben JONĚSCUS habe ich das Deutocerebrum an der Stelle abgegrenzt, wo der Labrofrontalnerv — ohne einen Tritocerebrallobus bei der Biene zu bilden — in das Hirn eintritt. Jeweils getrennt berechnet wurden die Zellen, die im sensorischen Bereich (Gebiet der Antennalglomeruli) und die im überwiegend motorischen Bereich (Gebiet der sog. Dorsalmasse) liegen. Innerhalb des Lobus opticus habe ich die kleinen Belegzellen, welche die Medulla externa und interna umgeben, zu einem Wert zusammengefaßt. Die einzelnen Zellen im Bereich der inneren und äußeren Kreuzung der Sehbahnen sind ohne Imprägnierung ihrer Fortsätze nicht eindeutig der jeweiligen Sehmasse zuzuordnen. Es wurden daher die Zellen innerhalb der Chiasmata und der subretinalen Zone jeweils gesondert berechnet. Für den Lobus opticus habe ich ferner die Anzahl der Zellen in der Lamina ganglionaris und die der größeren Lobus opticus-Zellen im Bereich der Medulla interna ermittelt.

2. Die Gesamtzellzahl

Die Gesamtzellzahl — unter Einschluß der Gliazellen in den Neuroplemmassen — beträgt für das Hirn der untersuchten Arbeiterin 851458 und für die Drohne 1209681. Wie Tabelle 3 lehrt, beruht die Differenz in der Anzahl der Zellen zwischen beiden Morphen auf der unterschiedlichen Ausbildung der optischen Loben. Obwohl das Drohnenhirn mehr als doppelt so groß wie das Arbeiterinnenhirn ist, enthält es relativ weniger Zellkerne. Wenn man die optischen Loben nicht mit einbezieht, so besitzt die Arbeiterin sogar fast 30000 Zellen mehr als die Drohne. In den Bezirken der Corpora pedunculata, des Protocerebrallobus und des Deutocerebrums ist bei der Arbeiterin der Anteil der Zellen an der Gesamtzellzahl jeweils höher. Bei beiden Morphen machen dabei die kleinen assoziativen Globulizellen den weitaus größten Teil aller Zellen aus. Die Anzahl der Neurone, die als Verbindungselemente angesehen werden (z. B. im Deutocerebrum), ist im Vergleich dazu gering. Aus der Gesamtzellzahl wird deutlich, daß keine direkte Proportionalität

Tabelle 3. Die Anzahl der Zellen im Hirn bei Arbeiterin und Drohne von *Apis m.* Sa I = Summe der Zellen einer Hirnhälfte, Sa II = Summe der Zellen im Gesamthirn

Kaste	Arbeiterin			Drohne		
	Sa I	Sa II	proz. Anteil	Sa I	Sa II	proz. Anteil
Corpora pedunculata	169744	339488	39,9	147505	295010	24,4
Lobus opticus	216356	432712	50,8	403829	807658	66,7
restl. Protocerebrum	19235	38470	4,5	22769	45539	3,8
Deutocerebrum	7351	14702	1,7	8265	16530	1,4
Glia der Faser-massen und subret. Zone	13043	26086	3,1	22472	44944	3,7
Gesamtzellzahl	425729	851458	100	604840	1209681	100

zwischen der Größe der einzelnen Hirnbezirke und der in ihnen enthaltenen Zellen besteht. In allen Hirngebieten der Arbeiterin ist die Zellenzahl relativ und im Falle der Corpora pedunculata sogar absolut höher als bei der Drohne.

3. Neuronenzahl in den einzelnen Hirngebieten

a) *Die Corpora pedunculata.* Die Corpora pedunculata (C. ped.) werden von fast allen Autoren als die wichtigsten Assoziationszentren im Insektenhirn angesehen. Die Zahl ihrer Globulizellen kann bei nahe verwandten Gruppen einen Hinweis auf die Assoziationsmöglichkeiten und damit die Leistungsfähigkeit eines Insektenhirns geben (vgl. z.B. GOOSSEN, 1949). Während die C. ped. der Arbeiterin mehr oder weniger in einer Ebene liegen, kann mit JONESCU bei der Drohne besser von einem vorderen, medianen und einem hinteren, lateralen Becher gesprochen werden, denn bei der Drohne überdeckt der laterale Becher den Lobus opticus ganz erheblich. Der Vergleich der absoluten Anzahl der Globulizellen in den C. ped. bei beiden Morphen lehrt, daß die Arbeiterin mit insgesamt 339488 Zellen der Drohne mit 295010 überlegen ist. Die Differenz zwischen den beiden Morphen von 44478 Zellen ist jedoch geringer, als es nach den Voluminawerten erwartet werden konnte. Daß die C. ped. bei der Drohne so relativ groß sind, ist vor allem auf die hochentwickelten primären Sinneszentren zurückzuführen (HANSTRÖM, 1928). Von den drei zu unterscheidenden Zellkerngruppen ist die Anzahl der lateralen Globulizellen der Becher am größten. Bei Arbeiterin und Drohne machen sie nahezu 50% der Gesamtzellzahl in

einem Becher aus. Die Anzahl der Außenzellen ist für beide Morphen beim inneren und äußeren Becher unterschiedlich. Während bei der Drohne der äußere Becher weniger Außenzellen als der innere hat, sind die Verhältnisse bei der Arbeiterin umgekehrt; hier entfallen auf den äußeren Becher etwa 9000 Zellen mehr als auf den inneren. Werden die Außenzellen einer Hirnhälfte zusammengefaßt — die Trennung der äußeren Globulizellen zwischen den Bechern ist nicht ganz exakt durchzuführen — so zeigt sich, daß die Zahl der Außenzellen bei Arbeiterin und Drohne fast übereinstimmt: Drohne 47411; Arbeiterin 48373. VOWLES (1955) und KIETZ (1960) vertraten die Ansicht, daß sich die inneren, kleineren Globulizellen aufgrund ihres unterschiedlichen Faserverlaufs funktionell von den äußeren lateralen unterscheiden. Die absoluten Anzahlen dieser Globulizellen sind bei beiden Morphen zahlenmäßig gleich. Jeder Becher hat zwischen etwa 17000 und 18000 Zellen. Der eigentliche Unterschied zwischen den beiden Morphen kommt in der Anzahl der größeren, lateralen Globulizellen zum Ausdruck, die bei der Arbeiterin mit fast 10000 Zellen in jedem Becher höher ist als bei der Drohne. In Tabelle 4 und 5 sind die Ergebnisse für die *C. ped.* der beiden Kasten dargestellt. In Klammern sind dabei auch die Werte angegeben, die für den inneren Becher der anderen Hirnhemisphäre der Arbeiterin ermittelt worden sind. Der Anteil der Globulizellen an der Gesamtzellzahl des Hirns beträgt bei der Arbeiterin 39,9%, bei der Drohne dagegen nur 24,4%. 1958 hat RENSCH darauf hingewiesen, daß „eine erhöhte Anzahl von Globulizellen ... wahrscheinlich kompliziertere und detailliertere Erregungsmuster ermöglicht“. Dies trifft für die Arbeiterin im vollen Umfange zu.

Tabelle 4. Die Anzahl der Globulizellen in den Bechern der *Corpora pedunculata* der Arbeiterin. Sa I = Summe der Zellen einer Hirnhälfte, Sa II = Summe der Zellen beider Hirnhälften. In Klammern die Werte für den inneren Becher der anderen Hirnhemisphäre

Zelltyp	Äußerer Becher	Innerer Becher	Sa I	proz. Anteil
Große Becherzellen	42882	42324 (41415)	85206	50,2
Kleine Becherzellen	17886	18279 (18529)	36165	21,4
Außenzellen	28862	19511 (18877)	48373	28,4
Sa I	89630	80114 (78821)	169744	50
Sa II	179260	160228	339488	100

Tabelle 5. Die Anzahl der Globulizellen in den Bechern der Corpora pedunculata der Drohne. Sa I = Summe der Zellen einer Hirnhälfte, Sa II = Summe der Zellen beider Hirnhälften

Zelltyp	Äußerer Becher	Innerer Becher	Sa I	proz. Anteil
Große Becherzellen	34504	32006	66510	45,1
Kleine Becherzellen	16461	17123	33584	22,1
Außenzellen	21848	25563	47411	32,8
Sa I	72813	74692	147505	50
Sa II	145626	149384	295010	100

b) *Der Protocerebrallobus.* Die Protocerebralloben sind dorsal und ventral von nur wenigen Zell-Lagen umgeben. Daß dem protocerebralen Neuropilem zunächst eine Schicht kleiner Assoziationszellen aufliegt, wie es JONESCU (1909) beschrieb, kann ich nicht bestätigen. Die Zellschichten zwischen den Bechern der Corpora pedunculata und dem protocerebralen Neuropilem sind bei der Drohne zahlreicher als bei der Arbeiterin. Darauf dürfte vor allem zurückzuführen sein, daß die Drohne mit 45539 Zellen in diesem Hirnbezirk absolut mehr Zellen aufweist als die Arbeiterin mit 38470. In dieser Zahl sind dabei aber auch bindegewebige Zellen mit eingeschlossen, die insbesondere im Bereich der Pars intercerebralis mit den Tracheen in das Hirn eingedrungen sind. Die im Bereich der Pars intercerebralis liegenden Zellen wurden nicht gesondert berechnet, da sie sich nicht deutlich von den weiter lateral liegenden Zellen abgrenzen lassen. Ihre Anzahl beträgt bei beiden Morphphen etwa 3% der Gesamtzellzahl des Protocerebrallobus.

c) *Die neurosekretorischen Zellen.* Die zuerst von WEYER (1935) beschriebenen neurosekretorischen Zellen im Hirn der Biene sind später in Bezug auf ihre Struktur und ihren Sekretionszyklus vor allem von FORMIGONI (1956), DÖHMER (1958) und BIEDERMANN (1964) bearbeitet worden. Nach FORMIGONI ist die Anzahl der neurosekretorischen Zellen bei den drei Kasten der Honigbiene gleich hoch. BIEDERMANN gibt für die Arbeiterin etwa 120 Zellen an. Die Feststellung einer exakten Zahl von neurosekretorischen Zellen ist deshalb nicht möglich, weil nach FORMIGONIS Befunden die Neurosekretbildung bei den drei Kasten in Beziehung zur sozialen Lebensweise steht und infolgedessen in jedem Lebensabschnitt verschieden ist. Schwierig sind insbesondere die vordersten und hintersten Zellen dieser Zellgruppe gegenüber anderen Zellen abzugrenzen. Bei den von mir ausgewerteten Hirnen habe ich

nur die Hämatoxylinfärbung und keine Paraldehydfuchsinfärbung ausgeführt und deshalb die Anzahl der neurosekretorischen Zellen bei diesen Hirnen an Hand von Vergleichen mit Paraldehydfuchsin gefärbten Serien ermittelt. Außerhalb des Bereichs der neurosekretorischen Zellen habe ich mit Paraldehydfuchsin — auch bei mit Carnoy oder Formol fixierten Hirnen — keine Anfärbungen von Neurosekret beobachten können. Bei der Arbeiterin stellte ich 116, bei der Drohne 109 Zellen fest. Die Lage der neurosekretorischen Zellen ist bei der Drohne etwa die gleiche, wie sie BIEDERMANN für die Arbeiterin beschrieben hat. Auch hier werden manchmal die hinteren Zellen der neurosekretorischen Zellgruppe durch die Protocerebralbrücke in zwei Gruppen geteilt. Bei Berücksichtigung der individuellen Hirngrößenschwankungen kann mit FORMIGONI gesagt werden, daß die Anzahl der neurosekretorischen Zellen der Pars intercerebralis bei der Arbeiterin und der Drohne nahezu gleich hoch ist.

d) Der Lobus opticus. Da die optische Orientierung für das Leben der Biene große Bedeutung hat, sind bei beiden Morphen die optischen Loben mächtig entwickelt. Die Gesamtzellanzahl im Lobus opticus beträgt bei den von mir untersuchten Individuen für die Arbeiterin 432712 und für die Drohne 807658. Obwohl die optischen Loben der Drohne ein mehr als dreimal so großes Volumen haben wie die der Arbeiterin, ist die Gesamtzellzahl also noch nicht doppelt so hoch. Noch geringer ist die Differenz bei den kleinen Belegzellen der Lobus opticus. Diese Zellen, deren Bau dem Typ der Globulizellen der Corpora pedunculata entspricht (ZAWARZIN, 1914), umgeben hauptsächlich die Medulla externa und weniger zahlreich die Medulla interna. Die Arbeiterin besitzt mit 341712 derartiger „Assoziationszellen“ relativ mehr als die Drohne mit 554282. Es ist zu vermuten, daß diesen Belegzellen assoziative Funktionen zukommen und daß hier bereits die optischen Reize weitgehend zusammengefaßt und koordiniert werden. HOLMGREN (1916) faßt den Lobus opticus dementsprechend als ein wichtiges „psychisches Zentrum“ auf. Auch die Untersuchungen von JAWLOWSKI (1963) sprechen für eine weitgehende Unabhängigkeit des Lobus opticus von den Corpora pedunculata. Mit Ausnahme der Hymenopteren besaßen alle von ihm untersuchten Hirne aus verschiedenen Insektenordnungen nur schwach ausgebildete Faserzüge zwischen Lobus opticus und Corpora pedunculata.

Bei den Zellzahlen der subretinalen Schicht und der Chiasmata ist bei beiden Morphen eine Abstufung zu beobachten, die bei der Drohne allerdings in einer anderen Größenordnung liegt. Die Drohne hat in der subretinalen Schicht 104846, innerhalb der äußeren Kreuzung der Sehbahnen 63122 und innerhalb der inneren Kreuzung schließlich nur noch 21734 Zellen. Bei der Arbeiterin ist die absolute Kernanzahl etwa um

das zwei- bis dreifache niedriger als bei der Drohne (vgl. Tabelle 6). Die Summen dieser Zellen verhalten sich von Arbeiterin zur Drohne wie 1:3 (62490:189702). Bei den Chiasmata wurden nur die Zellkerne erfaßt, die innerhalb der Kreuzung der Sehbahnen liegen. Während in der äußeren Kreuzung die Zellen fast ausschließlich an der Medulla externa perlschnurartig aneinandergereiht sind, liegen die Zellen der inneren Kreuzung an beiden begrenzenden Sehmassen. Die Zellkerne der inneren Kreuzung der Sehbahnen sind im Gegensatz zu denen der äußeren in

Tabelle 6. Die Anzahl der Zellen im Lobus opticus bei Arbeiterin und Drohne. Sa I = Summe der Zellen einer Hirnhälfte, Sa II = Summe der Zellen beider Hirnhälften

Kaste	Arbeiterin			Drohne		
	Sa I	Sa II	proz. Anteil	Sa I	Sa II	proz. Anteil
Belegzellen	170856	341712	78,9	277141	554282	68,6
große Lobus opticus-Zellen	8488	16976	3,9	19814	39628	4,9
Chiasma I	2103	4206	0,9	10867	21734	2,7
Chiasma II	9174	18348	4,2	31561	63122	7,8
Lamina ganglionaris	5767	11534	2,7	12023	24046	3,1
Subretinale Zellen	19968	39936	9,4	52423	104846	12,9
Gesamtzellzahl	216356	432712	100	403829	807658	100

der Regel lockerer gelagert. Am Übertritt der Sehbahnen aus der Lamina ganglionaris in das äußere Chiasma sind nur wenige Zellkerne zu finden. Die Arbeiterin zeigte in der Lamina ganglionaris 11534, die Drohne 24046 Zellkerne. Verglichen mit den Voluminawerten der Lamina ganglionaris ist die Anzahl der Zellen bei der Arbeiterin in diesem Bereich relativ merklich höher als die der Drohne. FRISCH hat 1959 die Anzahl der Ommatidien pro Komplexauge bei der Arbeiterin auf etwa 5000 geschätzt. Da die Zellanzahl im Lobus opticus mit Ausnahme der Belegzellen bei der Arbeiterin um das zwei- bis dreifache niedriger ist als bei der Drohne, so müßte man bei der Drohne mit 10—15000 Ommatidien je Auge rechnen. Das würde auch der Feststellung GOOSSENS (1949) entsprechen, wonach die Facettenzahl mit der Zellzahl im Lobus opticus korreliert ist.

e) *Das Deutocerebrum.* Die Anzahl der Zellkerne im Deutocerebrum beider Morphen entspricht den absoluten Voluminawerten. Während

für den überwiegend motorischen Bereich des Deutocerebrums die Anzahl der Zellen bei den beiden Kasten gleich hoch ist, besteht der eigentliche Unterschied im sensorischen Bereich (vgl. Tabelle 7). Die Zellen, welche die Antennalglomeruli umgeben, werden als Verbindungselemente angesehen (JONĚSCU). Von diesen Zellen besitzt die Drohne mit 11218 absolut mehr als die Arbeiterin mit 9408. Nach PANOW (1959) enden in den Glomeruli die Fühlerneuriten, deren Verzweigung die Glomerulibildung hervorruft. Werden in diesem Zusammenhang die Ergebnisse von VOGEL (1923) und DOSTAL (1959) berücksichtigt, die Angaben über

Tabelle 7. *Die Anzahl der Zellen im Deutocerebrum. Sa I = Summe der Zellen einer Hirnhälfte, Sa II = Summe der Zellen beider Hirnhälften*

Bereich	Arbeiterin	Drohne
sens. Bereich	4704	5609
mot. Bereich	2647	2656
Sa I	7351	8265
Sa II	14702	16530

die Verteilung und Anzahl der Sensillen auf den Antennen machten, so entspricht die Zahl von etwa 15000 Sensilla placodea auf den Fühlern der Drohne gegenüber nur 5776 bei der Arbeiterin den absoluten Voluminawerten der Antennalglomeruli bei den beiden Kasten (LUCHT-BERTRAM, 1962). Da die Sensilla placodea jeweils 12—20 Sinneszellen besitzen, muß innerhalb der Antennalglomeruli eine weitgehende Konzentration der Erregungen stattfinden (ĤANSTRÖM, 1928). Die Zahl der Antennalglomerulen ist bei der Arbeiterin größer als bei der Drohne (JONĚSCU). Somit sind vermutlich die Fühlerneuriten in den Antennalglomeruli bei der Arbeiterin sehr viel reicher als bei der Drohne verzweigt. Da das Deutocerebrum keine eigenen Assoziationszellen des Globulizelltyps aufweist, ist anzunehmen, daß die Beziehungen zwischen Deutocerebrum und Corpora pedunculata enger sind als etwa die zwischen Lobus opticus und Corpora pedunculata. Dafür spricht der Befund bei den Typhloponen, deren Corpora pedunculata nicht an Größe verlieren, wenn die Sehzentren gänzlich verkümmert sind (PANDAZIS, 1930). ĤANSTRÖM hatte 1928 bereits auf die Beziehungen zwischen den höchsten Assoziationszentren und den Sinneszentren des Geruchs hingewiesen und in neuerer Zeit wird diese Hypothese durch die Untersuchungen von JAWLOWSKI (1963) unterstützt. Bei Insekten mit reduzierten Antennen und geringem antennalen Sinnesapparat hatte JAWLOWSKI gefunden, daß die Becher- und Stielglomeruli der Corpora pedunculata schwach ausgebildet sind. Die hohe Anzahl der Sensillen und die Größe der Antennalglomeruli scheint bei der Drohne damit

wesentlich die Größe der Corpora pedunculata zu beeinflussen. Die Anzahl der motorischen Zellen im Bereich der Dorsalmasse entspricht den absoluten Voluminawerten dieser Struktur.

E. Beziehungen zwischen Faser- und Zellanteil

Werden die Voluminawerte des Zellanteils zu denen des Faseranteils in Beziehung gesetzt, so zeigt sich, daß der Faseranteil bei der Arbeiterin den Anteil des Zellgebietes im Gesamthirn weit übertrifft. Während bei der Arbeiterin das Gesamthirn zu 61,3% aus Fasermassen besteht, sind

Tabelle 8. *Größe des Zell- und Faseranteils in Prozent der Volumina-Werte bei der Arbeiterin*

Bereich	Volumen in mm ³	Zellanteil in %	Faseranteil in %
Corpora pedunculata	0,181	37,8	62,2
Deutocerebrum	0,0293	32,7	67,3
Lobus opticus	0,398	56,3	43,7
Gesamthirn	0,848	38,7	61,3

Tabelle 9. *Größe des Zell- und Faseranteils in Prozent der Volumina-Werte bei der Drohne*

Bereich	Volumen in mm ³	Zellanteil in %	Faseranteil in %
Corpora pedunculata	0,138	47,6	52,4
Deutocerebrum	0,0361	36,4	63,6
Lobus opticus	1,301	58,6	41,4
Gesamthirn	1,744	53,4	46,6

es bei der Drohne nur 46,6%. Ganz entsprechende Relationen zeigen die Corpora pedunculata (Tabelle 8 und 9). Der Unterschied in der Größe der Corpora pedunculata ist bei beiden Morphen demnach weniger auf den Unterschied in der Größe des Zellanteils, als vielmehr auf die größeren Fasermassen bei der Arbeiterin zurückzuführen. Ob die Größe der Fasermassen bei den Corpora pedunculata der Arbeiterin dabei mehr auf die Fortsätze der Globulizellen in den Bechern, deren Zahl ja bei der Arbeiterin absolut höher ist, oder aber auf eine größere Anzahl von Nervenfasern aus anderen Hirnbereichen zurückzuführen ist, muß offen bleiben.

Im Lobus opticus übertrifft bei beiden Morphen der Zellanteil den Faseranteil und bei der Arbeiterin ist der Wert des Zell- gegenüber dem des Faseranteils nur geringfügig kleiner als bei der Drohne. LUCHT-BERTRAM hat 1962 bereits darauf hingewiesen, daß die Sehmassen bei der Arbeiterin relativ größer als bei der Drohne ausgebildet sind. Die relative Dickenzunahme der Sehmassen bei der Arbeiterin erfolgt auf Kosten der Chiasmata (GOOSSEN). Daß der Zellanteil im Lobus opticus den des Faseranteils übertrifft, dürfte auf die zellkernarmen Gebiete der Chiasmata zurückzuführen sein, die in den Zellanteil einberechnet worden sind.

Im Deutocerebrum ist der Faseranteil gegenüber dem Zellanteil größer. Meine Voluminaberechnungen für die Antennalgglomeruli bestätigen die Ergebnisse von LUCHT-BERTRAM, wonach die Drohne die absolut größten Antennalgglomeruli besitzt. Wenn frühere Bearbeiter (JONESCU, GEJVALL, 1934) die Größe dieser Struktur bei beiden Kasten für nahezu gleichgroß beschrieben haben, so mag dies zum Teil darauf beruhen, daß die Antennalgglomeruli der Arbeiterin auf Maximalschnitten einen wesentlich größeren Durchmesser als die der Drohne aufweisen. Bei getrennter Untersuchung des sensorischen und des überwiegend motorischen Bereiches wird deutlich, daß sich die beiden Morphen nur in der Größe der Antennalgglomeruli unterscheiden. An der Größe der Antennalgglomeruli sind einerseits die Fühlerneuriten und andererseits die Dendriten und Neuriten der im Deutocerebrum gelegenen Interneurone beteiligt, wobei von den letzteren die Neuriten den glomerulifreien, zentralen Bereich der Antennalgglomeruli bilden (JONESCU). Entsprechend der höheren Anzahl der Interneurone ist damit die Struktur bei der Drohne absolut größer als bei der Arbeiterin. Ebenso wie beim Lobus opticus ist aber auch hier das Verhältnis zwischen der Größe des Zell- und Faseranteils bei der Arbeiterin etwas mehr als bei der Drohne zugunsten des Faseranteils verschoben. Der überwiegend motorische Bereich ist dagegen bei beiden Morphen entsprechend der Zellanzahl fast gleichgroß.

Aus den Ergebnissen folgt, daß die Beziehungen zwischen Zell- und Faseranteil bei der Beurteilung der Leistungsfähigkeit eines Hirns stärker als bisher üblich berücksichtigt werden muß. Die Befunde am Arbeiterinnenhirn zeigen, daß hier auf kleinem Raume eine höchstmögliche Konzentration von Zell- und Faseranteil entfaltet wurde und daß insbesondere der höhere Faseranteil mehr Verknüpfungsmöglichkeiten und damit auch eine rationellere Verarbeitung der Reize im Gegensatz zur Drohne ermöglicht.

F. Die Neuroglia

Das Interesse der Neurobiologen hat sich erst in letzter Zeit verstärkt den Neuron-Glia-Beziehungen bei den Insektenhirnen zugewendet.

In fast allen älteren Arbeiten über das Insektenhirn wird die Neuroglia wenig oder garnicht erwähnt. SCHARREER stellte 1939 ein Schema über die Verbreiterung der Glia im Protocerebrum und Deutocerebrum der Schabe auf, wonach die Neuropilemassen sowohl gegen Zellschichten als auch gegen andere Neuropilemassen durch ein Glianetz getrennt sind. Angaben über den Lobus opticus und die dortigen Gliazellverhältnisse fehlten jedoch. Die lichtmikroskopischen Untersuchungen von WIGGLESWORTH (1960) und die elektronenmikroskopischen Studien von SMITH und TREHERNE (1963) wurden zum größten Teil von LANDOLT (1965) bestätigt, der sich in einer elektronenmikroskopischen Untersuchung an der Perikaryonschicht der Corpora pedunculata der Waldameise speziell mit den Neuron-Glia-Beziehungen beschäftigte. Danach sind die Gliazellen, deren Fortsätze mehrere Neurone umgeben können, hauptsächlich direkt unter dem Perineurium und an den Neuropilemassen lokalisiert. LANDOLT schätzte das Verhältnis von Neuronenzahl zu Gliazellanzahl auf 50:1, mindestens jedoch 10:1. Nach seinen Abbildungen befinden sich zahlreiche Gliafortsätze zwischen den Neuronen in den Bechern der Corpora pedunculata. Dies steht mit der Tatsache im Einklang, daß Tracheen und Tracheolen, die nach bisherigen elektronenoptischen Untersuchungen stets durch Glia von den Neuronen isoliert sind, in die Becher eindringen. Es gibt aber auch Stellen, an denen die Neuronen ohne Gliafortsätze direkt in Kontakt miteinander treten. Der Autor macht jedoch keine Angaben darüber, ob sich zwischen den Globulizellen der Becher Gliazellkerne befinden. JONESCU hat bereits darauf hingewiesen, daß die medianen, kleinen Becherzellen von den lateralen, größeren durch ein Glianetz getrennt sind. Darüber hinaus habe ich solche gliösen Faserzüge auch zwischen den Außenzellen der beiden Becher der Corpora pedunculata und — wenn auch nicht immer deutlich ausgeprägt — zwischen den Außenzellen des äußeren Bechers und den Zellen des Lobus opticus gefunden. Zwischen den Globulizellen der Becher konnten mit den üblichen Färbungen keine Gliazellkerne mit Sicherheit identifiziert werden. Auf guten Maximalschnitten, bei denen das Perineurium über den Bechern nicht zerstört war, habe ich einzelne Gliazellkerne über dem Globulizellbereich festgestellt. Ihre Zahl beschränkt sich jedoch auf zwei bis vier Kerne pro Becher und Maximalschnitt. Am Bechergrunde ist die Anzahl der Gliazellkerne größer. Wahrscheinlich übernehmen diese Zellen den weitaus größten Anteil der gliösen Versorgung der Becherzellen. Zumeist sind die Gliazellkerne lichtmikroskopisch von denen der Neurone dadurch unterschieden, daß sie kleiner, weniger anfärbbar und in der Form elliptisch bis langgestreckt sind. Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Gliazellkerngrößen verschiedener Hirngebiete basierend auf der jeweils größten Längen- und Breitendurchmesser der Kerne.

Auf die regellose Verteilung der Gliazellkerne innerhalb der Faser-massen haben schon mehrere Autoren hingewiesen (vgl. u. a. BAREN-DRECHT, 1931; KIETZ, 1960). Für die vorliegende Untersuchung konnte die Anzahl der Gliazellkerne mit Sicherheit nur für die Neuropilem-massen und für die Gliazellen, die direkt unter der Retina liegen, er-mittelt werden. Alle übrigen Gliazellkerne sind in der Anzahl der Neu-ronen mit einbegriffen. Beim Vergleich der Anzahl der Gliazellkerne am Bechergrunde der Corpora pedunculata bei den beiden Morphen zeigt sich, daß ihre Häufigkeit der der in den Bechern enthaltenen Globuli-zellen proportional ist. So handelt es sich bei den beiden Bechern der Arbeiterin um insgesamt 2124 Gliakerne gegenüber von nur 1699 bei der Drohne. Entsprechend den unterschiedlichen Voluminawerten der Neuropilemassen wurden für die Stiele der Corpora pedunculata bei der Arbeiterin 4680 und bei der Drohne 3952 Gliazellkerne ermittelt. Der größere Teil dieser Kerne liegt zumeist am Fasermassenrand gegen das protocerebrale Neuropilem hin und an der Eintrittsstelle der Becher-neuriten in die Stiele der Corpora pedunculata. Nur wenige Gliazellkerne sind regellos über das Neuropilem der Stiele verstreut. Auch das übrige protocerebrale Neuropilem ohne Zentralkörper weist bei der Arbeiterin mit 5710 absolut mehr Gliazellkerne auf als die Drohne mit 3832. Damit ist die Anzahl der Gliazellkerne bei der Arbeiterin weitaus höher, als es nach den Voluminawerten der Fasermassen erwartet werden konnte. Ähnliche Relationen zwischen Gliakernanzahl und Größe der Neuro-

Tabelle 10. Die Anzahl der Gliazellen der Faserbereiche und der subretinalen Zone. Sa I = Summe der Zellen einer Hirnhälfte, Sa II = Summe der Zellen beider Hirnhälften

Hirnbereich	Arbeiterin	Drohne
innerer Bechergrund der C. ped.	1001	868
äußerer Bechergrund der C. ped.	1123	831
Stiele der Corpora ped.	2340	1976
Zentralkörper	531	820
Protocerebrum	2855	1916
Deutocerebrum	1010	1380
Medulla interna	536	279
Medulla externa	31	94
Subretinale Gliazone	3616	14308
Sa I	13043	22472
Sa II	26086	44944

pilemassen sind beim Zentralkörper und dem Deutocerebrum zu beobachten, wobei aber hier die Drohne die jeweils absolut höheren Kernanzahlen besitzt (vgl. Tabelle 10). Der Zentralkörper, dem keine eigenen Zellgruppen zugehören, zeigt in seiner absoluten Größe bei den beiden Morphen nur geringe Unterschiede (JONESCU, LUCHT-BERTRAM). Die von LUCHT-BERTRAM festgestellte negative Korrelation zwischen der relativen Größe der Zentralkörper und der der Corpora pedunculata trifft auch für die Anzahl der Gliakerne in diesen Strukturen zu. Bei der

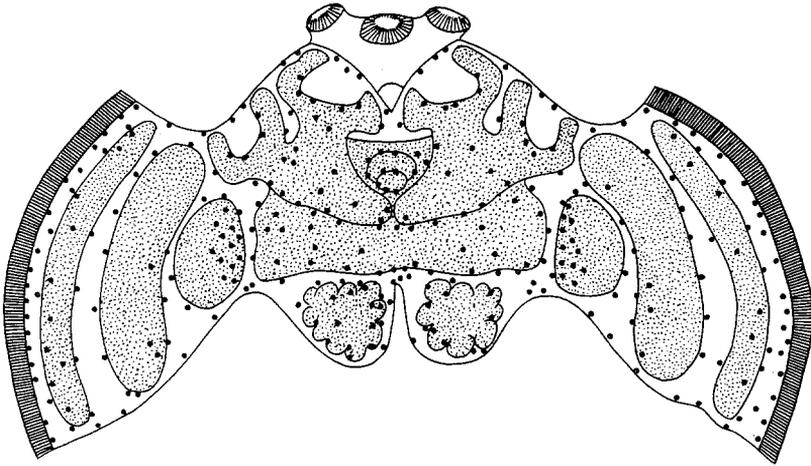


Abb. 2. Schematischer Frontalschnitt durch das Hirn der Arbeiterin. Schema der Gliazellkernverteilung. Schwarze Punkte: Gliazellkerne. Punktiert: Neuropilemassen. Hirnbereiche wie in Abb. 1

Drohne wird der Zentralkörper von 1640 und bei der Arbeiterin von nur 1062 Kernen umgeben. Bei den Gliakernen des Neuropilems der Corpora pedunculata hingegen weist die Arbeiterin absolut mehr Gliazellkerne auf. Beim Deutocerebrum liegen die Gliakerne hauptsächlich zwischen den Antennalglomeruli, während der zentrale, glomerulifreie Bereich nur sehr wenige enthält. Im Bereich der Eintrittsstelle der Antennennerven sind ebenfalls Gliazellkerne zu beobachten. Der Unterschied in den Gliakernanzahlen bei beiden Morphen dürfte hier einerseits auf die absolut größere Struktur bei der Drohne und andererseits darauf zurückzuführen sein, daß die absolut größere Oberfläche der Antennalglomeruli bei der Arbeiterin eine bessere gliöse Versorgung der Glomeruli vom Rande her möglich macht.

Im Lobus opticus bestehen ebenfalls keine einheitlichen Verhältnisse. Mit Ausnahme der Medulla interna, die bei der Arbeiterin mit 536 Gliazellkernen fast doppelt so viele Kerne wie die Drohne aufweist, ist

bei letzteren die Anzahl der Zellkerne der Medulla externa und der subretinalen Gliazone absolut höher. Auffallend gering ist die Anzahl der Gliazellkerne im Faserbereich der Medulla externa, denn es wurden für die Arbeiterin nur 31 und für die Drohne 94 Kerne ermittelt. Sowohl im Bereiche der inneren wie auch der äußeren Kreuzung der Sehbahnen liegen dicht am Neuropilemrand Gliazellkerne, die aber nicht immer mit Sicherheit von den Neuronen unterschieden werden konnten. Diese Kerne sind ebenso wie die Gliazellen, die unterhalb des Perineuriums und in der Lamina ganglionaris liegen, mit in die Anzahl der Neurone für die betreffenden Hirnbezirke einbezogen worden. Abb. 2 gibt einen schematischen Überblick über die Verteilung der Gliazellkerne im Hirn. Insgesamt gesehen ist die Anzahl der Gliazellkerne gegenüber der Anzahl der Neurone außerordentlich gering. Sie dürfte nach meinen Befunden an den Neuropilemassen und den Beobachtungen in den Zellbereichen, besonders der Hirnrinde, nur wenig mehr als 5% der Gesamtzellzahl des Hirns betragen.

G. Diskussion

Die mit der vorliegenden Untersuchung erstmalig ermittelten absoluten Zellanzahlen in den einzelnen Hirnabschnitten von Arbeiterin und Drohne stehen im Einklang mit den Befunden von JONESCU, GEJVALL und LUCHT-BERTRAM. Es ergab sich, daß in jedem Hirngebiet der Arbeiterin und der Drohne die Zellanzahl mit der absoluten Volumengröße ansteigt, daß dabei aber keine direkte Proportionalität besteht. Insbesondere trifft dies für die Corpora pedunculata zu. Der Unterschied in der Größe dieses Hirngebietes besteht zwischen den beiden Morphen einerseits in der höheren Anzahl der Globulizellen, andererseits aber besonders in der wesentlich größeren Ausbildung der Fasermassen bei der Arbeiterin. Demgegenüber sind Lobus opticus und Deutocerebrum bei der Drohne absolut größer als bei der Arbeiterin, die jedoch in beiden Gebieten relativ mehr Zellen aufweist. Auch zeigt sich, daß die Arbeiterin im Gegensatz zur Drohne einen größeren Faser- als Zellanteil besitzt. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Verzweigungen der Nervenfasern in allen Hirngebieten bei der Arbeiterin zahlreicher sind als bei der Drohne und daß die Arbeiterinnen, wie es LUCHT-BERTRAM formulierte, die Reize zwar zum Teil nicht so vielfältig wie die Drohnen perzipieren, sie aber jedoch besser verarbeiten können.

Ein Vergleich der Zellanzahl im Bienenhirn mit der in anderen Insektenhirnen ist noch nicht möglich. GUTHRIE (1961) gab für die optischen Loben bei *Gerris* eine Anzahl von 374000 Zellen gegenüber nur 50000 für das restliche ZNS an. Es handelt sich dabei allerdings um Berechnungen aufgrund einzelner, ausgezählter Schnitte. Die hohe An-

zahl der Zellen im Lobus opticus weist ebenso wie bei der Biene auf die große Bedeutung der optischen Orientierung für das Leben dieser Tiere hin. Weitgehend auf Schätzungen beruhen die Angaben von FARRELL und KUHLENBECK über die Anzahl der Neurone im Hirn verschiedener Insektengruppen. Die dabei angegebenen Volumina-Werte für das Gesamthirn der Bienenarbeiterin weisen eine Variationsbreite von fast 50% ($0,68-1,35 \text{ mm}^3$) auf. Sie widersprechen den Angaben GEJVALLS, LUCHT-BERTRAMS und meinen eigenen Befunden. LUCHT-BERTRAM hat mehrere Hirnvolumina jeder Kaste berechnet und dabei gefunden, daß gerade bei der Arbeiterin die geringsten individuellen Hirnvolumina-schwankungen auftreten. Auch die Angaben von 320 000—360 000 Zellen im Hirn der Arbeiterin entspricht nicht meinen eigenen Untersuchungen. Meine Zellkernmessungen lassen zudem erkennen, daß die Anzahl der Zellen bei gleicher Dichte mit dem jeweiligen Zellanteilvolumen korreliert ist. Die Variationsbreite von nur 40 000 Zellen kann deshalb einer Hirngrößenschwankung von 50% nicht entsprechen. Für das Schabenhirn geben FARRELL und KUHLENBECK eine Zellanzahl von 1 200 000 an. Nach den Berechnungen NEDERS (1960) besitzt *Periplaneta* ein durchschnittliches Hirnvolumen von $0,848 \text{ mm}^3$. FARRELL und KUHLENBECK geben demgegenüber einen Wert von $2,0 \text{ mm}^3$ an. Bei Berücksichtigung der Tatsache, daß einerseits die Corpora pedunculata bei der Schabe keine kleineren Globulizellen besitzt und andererseits die optischen Loben absolut kleiner als bei der Biene sind, dürfte die Zahl von 1 200 000 gegenüber der der Biene von nur 360 000 als zu hoch angesetzt sein. Die Zellzahlen von FARRELL und KUHLENBECK bieten also keine sicheren Vergleichsmöglichkeiten, zumal auch keine Angaben über die Zellverteilung in den verschiedenen Hirnbezirken gemacht werden.

Zusammenfassung

1. Die Gesamtzellzahl in jeweils einem Hirn der Arbeiterin und der Drohne von *Apis mellifica* wurde durch Kernauszählung berechnet. Die Anzahl der Zellen im Hirn der Arbeiterin beträgt $851458 \pm 15\%$, im Drohnenhirn $1209681 \pm 15\%$. Die absolut höhere Anzahl der Zellen des Drohnenhirns ist auf die unterschiedliche Ausbildung der optischen Loben zurückzuführen. Ohne die Lobi optici enthält das Arbeiterinnenhirn etwa 30 000 Zellen mehr als das Drohnenhirn.

2. Die Corpora pedunculata besitzen bei der Arbeiterin $339488 \pm 15\%$ und bei der Drohne $295010 \pm 15\%$ Globulizellen. Der Anteil der Außenzellen und der medianen, kleinen Globulizellen ist bei beiden Morphen gleich hoch. Die Differenz in der Zellanzahl zwischen Arbeiterin und Drohne beruht auf der unterschiedlichen Anzahl der lateralen, größeren

Becherglobulizellen, von denen die Arbeiterin pro Becher jeweils etwa 10000 Zellen mehr besitzt als die Drohne.

3. Die absoluten Zellzahlen des Lobus opticus betragen bei der Arbeiterin $432712 \pm 15\%$, bei der Drohne $807658 \pm 15\%$. Von der subretinalen Nervenbündelschicht über die Chiasmata II und I nehmen die Zellzahlen größenordnungsmäßig im Verhältnis von 3:2:1 ab, wobei jedoch die Drohne das zwei- bis dreifache mehr an Zellen aufweist als die Arbeiterin. Mit $341712 \pm 15\%$ Belegzellen besitzt die Arbeiterin relativ mehr „Assoziationszellen“ als die Drohne mit $554282 \pm 15\%$. Die Zellzahl der Lamina ganglionaris und die Zahl der größeren Lobus opticus-Zellen im Bereich der Medulla interna ist bei der Drohne jeweils um mehr als das doppelte höher als bei der Arbeiterin (vgl. Tabelle 6).

4. Das Deutocerebrum enthält bei der Arbeiterin insgesamt $14702 \pm 15\%$, bei der Drohne $16530 \pm 15\%$ Zellen, wovon auf den sensorischen Bereich bei der Arbeiterin 9408 und bei der Drohne 11218 entfallen. Im überwiegend motorischen Bereich ist die Anzahl der Zellen bei beiden Morphen nahezu gleich hoch (Arbeiterin $5294 \pm 15\%$, Drohne $5312 \pm 15\%$).

5. Innerhalb der Neuropilemassen liegen bei der Arbeiterin insgesamt $18854 \pm 15\%$ Gliazellkerne, bei der Drohne $16328 \pm 15\%$. Bei beiden Morphen besteht eine umgekehrte Proportionalität zwischen der Gliazellanzahl des Zentralkörpers und der der Corpora pedunculata. Die Drohne weist im Bereich des Zentralkörpers, des Deutocerebrums und des Lobus opticus ohne Medulla interna eine absolut höhere Gliakernanzahl als die Arbeiterin auf (vgl. Tabelle 10). Die Gesamtanzahl der Gliazellen wird für jede Kaste auf wenig mehr als 5% der Gesamtzellanzahl des Hirns geschätzt.

6. Am Gesamthirn der Arbeiterin nimmt der Zellanteil 38,7% und der Faseranteil 61,3% ein. Beim Drohnenhirn verhält sich der Zell- zum Faseranteil wie 53,4% zu 46,6%. Für die Corpora pedunculata bestehen ähnliche Relationen. Der Größenunterschied der Corpora pedunculata zwischen den beiden Morphen ist weniger auf den Zell- als auf den größeren Faseranteil bei der Arbeiterin zurückzuführen. Lobus opticus und Deutocerebrum weisen bei beiden Kästen nahezu gleiche Relationen zwischen Faser- und Zellanteil auf. Innerhalb des Deutocerebrums besitzt die Drohne die größten Antennalglomeruli, während der überwiegend motorische Bereich — die sog. Dorsalmasse — nahezu gleichgroß ist.

7. Die Zellkerngrößen sind mit Ausnahme der Zellkerne der subretinalen Nervenbündelschicht und der Chiasmata bei der Drohne im

Durchschnitt etwas geringer als bei der Arbeiterin. Bei den Gliazellen sind die Verhältnisse umgekehrt, hier besitzen die Drohnen im Durchschnitt größere Kerne.

Summary

1. The total number of cells in the brain of a worker and a drone of *Apis mellifica* was calculated by counting the nuclei. The worker's brain contains $851\,458 \pm 15\%$ cells, while the drone's contains $1\,209\,681 \pm 15\%$. The greater number of cells in the drone's brain must be attributed to the different development of the optic lobes. Without the Lobi optici the worker's brain contains about 30000 cells more than the drone's brain.

2. The Corpora pedunculata in the worker have $339\,488 \pm 15\%$, and in the drone $295\,010 \pm 15\%$ Globuli cells. The proportion of external cells and of median, small Globuli cells is equally high in both castes. The difference between the number of cells in worker and drone is due to the different number of the lateral, larger Globuli cells of the calyx, the worker having about 10000 cells more per calyx than the drone.

3. The number of cells of the Lobus opticus amounts to $432\,712 \pm 15\%$ in the worker, and to $807\,658 \pm 15\%$ in the drone. From the sub-retinal layer of the bundle of nerves across the Chiasmata II and I the number of cells decreases in the ratio of 3:2:1. The drone, however, shows two to three times more cells than the worker. With $341\,712 \pm 15\%$ Globuli cells the worker has relatively more "associative cells" than the drone with $554\,282 \pm 15\%$. The number of cells of the Lamina ganglionaris and the number of the greater Lobus-opticus-cells in the zone of the Medulla interna in the drone is always more than twice the number of the worker (see table 6).

4. The Deutocerebrum of the worker contains on the whole $14\,702 \pm 15\%$ cells, that of the drone $16\,530 \pm 15\%$, of which belong to the sensory region in the worker 9408, and 11 218 in the drone. In the motory region the number of cells is nearly equally high in both castes (worker $5294 \pm 15\%$, drone $5312 \pm 15\%$).

5. Within the masses of neuropile there are on the whole $18\,854 \pm 15\%$ Glia cell nuclei in the worker, $16\,328 \pm 15\%$ in the drone. In both castes there is an inverse relation between the number of Glia cells of the central body and those of the Corpora pedunculata. In the sphere of the central body, the Deutocerebrum and the Lobus opticus without Medulla interna the drone has a greater number of Glia cell nuclei than the worker (see table 10). The total number of Glia cells is estimated to be a little more than 5% of the total number of cells for both castes.

6. In the total brain of the worker the proportion of cells is 38,7%, that of fibre 61,3%. In the drone's brain the proportion of cells to that of fibre is 53,4% to 46,6%. There is a similar relation for the *Corpora pedunculata*. The difference in size between the *Corpora pedunculata* of both castes is less due to the cell portion than to the greater part of fibre in the worker. *Lobus opticus* and *Deutocerebrum* in both castes have nearly equal proportions of fibre and cell parts. In the *Deutocerebrum* the drone has the greatest Antennal glomeruli, whereas the sphere related predominantly to motion — the so-called dorsal mass — is nearly the same size.

7. The size of the cell nuclei, those of the subretinal layer of the bundle of nerves and the Chiasmata excepted, is on an average a little less in the drone than in the worker. The relations of the Glia cells are reverse, here the drone's have greater nuclei on an average.

Literatur

- BARENDRECHT, G.: Die *Corpora pedunculata* bei *Bombus* und *Psithyrus*. Acta zool. (Stockh.) **12**, 153—204 (1931).
- BECKER, H.W.: The number of neurons, glial and perineurium cells in an insect ganglion. *Experientia* (Basel) **21**, 719 (1965).
- BIEDERMANN, M.: Neurosekretion bei Arbeiterinnen und Königinnen von *Apis m.* unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. *Z. wiss. Zool.* **141**, 256—308 (1964).
- DÖHMER, J.: Das neurosekretorische System der Honigbiene, insbesondere der Arbeiterinnen verschiedenen Alters. Math.-nat. Fak. d. Fr. Univ. Berlin, Diss. 1958.
- DOSTAL, B.: Riechfähigkeit und Zahl der Riechsinneselemente bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 179—203 (1959).
- FARRELL, S., and H. KUHLENBECK: Preliminary computation of the number of cellular elements in some insect brains. *Anat. Rec.* **148**, 369—370 (1964).
- FORMIGONI, A.: Neurosekretion et Organes endocrines chez *Apis mellifica*. *Ann. Sci. natur. Zool., Ser. 11*, **18**, 283—291 (1956).
- FRISCH, K. v.: *Aus dem Leben der Bienen*, 6. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
- *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- GEJVALL, N.G.: Untersuchungen über die relative und absolute Größe der verschiedenen Hirnzentren von *Apis m.* *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund, Förh.* **5**, 22—32 (1934).
- GERSCH, M.: *Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere*. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1964.
- GOOSSEN, H.: Untersuchungen an Gehirnen verschieden großer jeweils verwandter Coleopteren- und Hymenopterenarten. *Zool. Jb., Abt. Allg. Zool.* **62**, 1—64 (1949).
- GUTHRIE, D.M.: The anatomy of the nervous system in the genus *Gerris* (Hemiptera-Heteroptera) *Phil. Trans. B*, **244**, 65—102 (1961).

- HANSTRÖM, B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin: Springer 1928.
- HOLMGREN, N.: Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Kgl. svenska Vet.-Akad. Handl. **56**, 1—303 (1916).
- HUBER, F.: Über die Funktion der Pilzkörper beim Gesang der Keulenhuschrecke *Gomphocerus rufus*. Naturwissenschaften **42**, 566—567 (1955).
- JAWLOWSKI, H.: On the origin of corpora pedunculata and the structure of the tuberculum opticum (Insecta). Acta anat. (Basel) **53**, 346—359 (1963).
- JONESCU, C.: Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Z. Med. Naturw. **45**, 111—180 (1909).
- KLETZ, D.: Untersuchungen über die Ontogenese der Corpora pedunculata bei *Apis m.* Wiss. Z. d. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg **9**, 239—246 (1960).
- LANDOLT, A.M.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Perikaryenschicht der Corpora pedunculata der Waldameise (*Formica lugubris*). Mit besonderer Berücksichtigung der Neuron-Glia-Beziehung. Z. Zellforsch. **66**, 701—736 (1965).
- LUCHT-BERTRAM, E.: Das postembryonale Wachstum von Hirnteilen bei *Apis mellifica L.* und *Myrmeleon europaeus*. Z. Morphol. Ökol. Tiere **50**, 543—575 (1962).
- NEDER, R.: Allometrisches Wachstum von Hirnteilen bei drei verschieden großen Schabenarten. Zool. Jb. Anat. **77**, 411—464 (1960).
- OEHNINGER, M.: Über Kerngrößen bei Bienen. Verh. physik.-med. Ges., N.F. **42**. Zit. nach RISLER, H., s. u.!
- PANDAZIS, G.: Über die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei biologisch verschiedenen Ameisenarten. Z. Morphol. Ökol. Tiere **18**, 114—169 (1930).
- PANOW, A.A.: On the problem of glomerular structure formation of neuropyle of the olfactory lobe of the insect brain. Chair of Entomol. State Univ. Moscow. Zit. nach Ber. wiss. Zool. Dez. 1959.
- RENSCH, B.: Die Abhängigkeit der Struktur und der Leistungen tierischer Hirne von ihrer Größe. Naturwissenschaften **45**, 145—154 u. 175—180 (1958).
— Trends towards progress of brains and sense organs. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **24**, 291—303 (1959).
- RISLER, H.: Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (*A. m.*) und die Wiederherstellung der Diploidie bei den Drohnen. Z. Zellforsch. **41**, 1—78 (1954).
- SCHARREB, B.: The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach (*Periplaneta americana*) J. comp. Neurol. **70**, 77—88 (1939).
- SMITH, D.S., and J.E. TREHERNE: Functional aspects of the organization of the insect nervous system. In: J.W.L. BEAMENT, J.E. TREHERNE and V.B. WIGGLESWORTH (eds.), Advances in insect physiology I. New York: Academic Press 1963.
- VOGEL, R.: Zur Kenntnis des feineren Baus der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Z. wiss. Zool. **120**, 281—324 (1923).
- VOWLES, D.M.: The structure and connexions of the Corpora pedunculata in bees and ants. Quart. J. micr. Sci. **96**, 239—255 (1955).
- WEYER, F.: Über drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene *Apis m. L.* Zool. Anz. **112**, 137—141 (1935).

- WIERSMA, C.A.G.: On the number of nerve cells in a crustacean nervous system. *Acta physiol. pharmacol. neerl.* **6**, 135—142 (1957).
- WIGGLESWORTH, V.B.: The role of perineurium and glial cells in the mobilization of reserves. *J. exp. Biol.* **37**, 500—521 (1960).
- ZAWARZIN, A.: Histologische Studien über Insekten. VI. Die optischen Ganglien der *Aeschna* Larven. *Z. wiss. Zool.* **108**, 175—257 (1914).

Dr. WOLFGANG WITTHÖFT
Pädagogische Hochschule Westfalen-Lippe
Abteilung Münster II
44 Münster/Westf.
Vogel-von-Falkenstein-Str. 4