

(Aus dem Histologischen Institut der Universität Jósef Piłsudski  
und dem Zoologischen Staatsmuseum in Warszawa.)

## ÜBER DEN GEHIRNBAU DER KÄFER.

Von

Dr. H. JAWŁOWSKI.

Mit 29 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Juni 1936.)

In bezug auf den Gehirnbau sind bis jetzt nur wenige Imagines von Käferarten untersucht worden. Die wichtigsten Arbeiten auf diesem Gebiet haben BRETSCHNEIDER und HOLSTE geliefert. Ein größeres Material wurde bei Untersuchungen über die Gehirne der Käferlarven berücksichtigt, namentlich hat BEIER den Bau des Gehirnes für Larven einer ganzen Reihe Käferfamilien beschrieben.

Meine Studien über den Gehirnbau beziehen sich vor allem auf *Lucanus cervus* L., *Oryctes nasicornis* L. (Imago und Larve) und *Cybister laterimarginalis* D. Andere Käfer, wie *Hydrous aterrimus* E. und *Hydrophilus caraboides* L. wurden nur teilweise untersucht. Ferner habe ich auch bereits beschriebene Käferarten, wie z. B. *Dytiscus marginalis* L., *Tenebrio molitor* L. und teilweise *Hydrous piceus* L. aufs neue bearbeitet. Dies geschah zwecks eines genauen Vergleiches der mich interessierenden Käfer mit anderen Arten. Dabei erwies sich, daß meine Untersuchungsergebnisse mit denjenigen meiner Vorläufer nicht immer übereinstimmen.

Die Methoden, welcher ich mich bei den Untersuchungen bediente, wurden zum Teil in meiner vorigen Arbeit angegeben. Zu den Experimenten wurden frei lebende Insekten verwendet. *L. cervus* und teilweise auch *O. nasicornis* stammen aus Rumänien, aus der Umgebung von Jassy, wo ich in dem Zoologischen Institut der Universität Jassy, unter der liebenswürdigen Beihilfe von Dr. W. RADU das gesammelte Material zu bearbeiten begonnen habe. Die übrigen Käfer wurden im mittleren Polen gesammelt. In den meisten Fällen habe ich das Gehirn völlig herauspräpariert. Bei Anwendung der CAJALSchen Impregnationsmethode habe ich mich einer stärkeren Silberlösung bedient als sie von ROMEIS (13. Aufl. § 1558) empfohlen wurde, und zwar nicht schwächer als 3%. Es verdient Aufmerksamkeit, daß die Impregnationsmethode nicht bei allen Käferarten gleich befriedigende Resultate gibt. So z. B. färben sich *D. marginalis*, *C. laterimarginalis*, *H. piceus* und *H. aterrimus* viel schlechter als *L. cervus* und *O. nasicornis*. Die schlechtesten Erfolge erzielte ich mit der Impregnation bei *D. marginalis* und *C. laterimarginalis*, bei welchen sich eigentlich nur die Tracheen färbten. Außerdem

habe ich zur Färbung der Gehirne Eisenhämatoxylin, Hämatoxylin von BÖHMER und die ALTENSche Methode angewandt. Das Material wurde in 96% Alkohol oder in Formalin 1 : 5 fixiert.

### Äußerer Gehirnbau.

Das Gehirn von *L. cervus* nimmt im Kopf, welcher bei dieser Käferart ziemlich groß ist, sehr wenig Platz in Anspruch. Wenn man die bei *L. cervus* sehr in die Länge gestreckten Sehlappen nicht mitzählt, so erweist sich das Gehirn der Bienenarbeiterin als absolut größer als ein

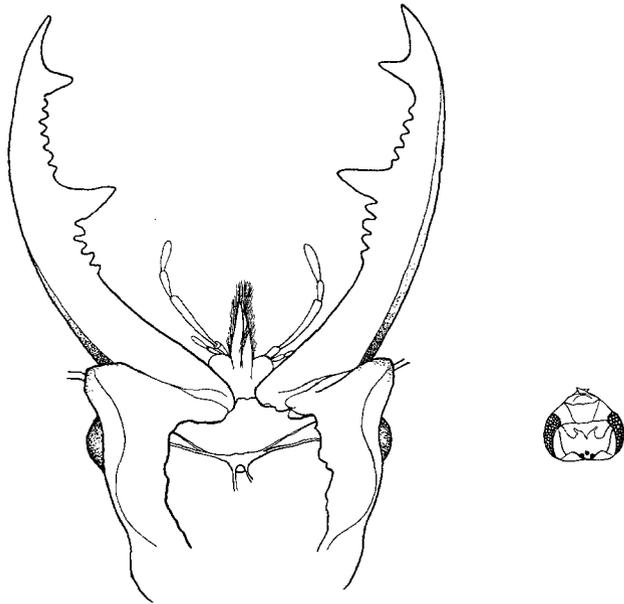


Abb. 1. *Lucanus cervus* und *Apis mellifica* — Köpfe mit entblößtem Gehirn.

mittelgroßes Gehirn von *L. cervus* (Abb. 1). Wie auf der Zeichnung zu sehen ist, befindet sich das Gehirn von *L. cervus* im vorderen Kopftheile und nähert sich, seiner Gestalt nach, einem Dreieck (Abb. 2). Die beiden Hemisphären sind miteinander breiter verwachsen als z. B. bei *D. marginalis* oder *H. piceus*. Die Sehlappen sind, wie bereits erwähnt, sehr verlängert, dabei kürzer beim Weibchen als beim Männchen. Auf der Vorderoralseite geht vom Gehirn nur ein Nervenpaar ab. Die Nerven beginnen auf kleinen Erhebungen auf dem Deutocerebrum und verlaufen anfänglich fast parallel zu den Sehlappen. Analoge Nerven bei anderen Käfern werden Antennalnerven genannt, jedoch die Benennung „Antennolobrofrontalnerven“ scheint mir im gegebenen Fall eine passendere zu sein, da die Nerven aus einigen Bündeln bestehen, von denen die wichtig-

sten schon im Namen selbst erwähnt sind. Alle diese Nerven trennen sich erst ziemlich weit vom Gehirn.

Die Schlundkonnective sind bei *L. cervus* ziemlich stark entwickelt und sehr lang. Die Tritocerebralkommissur verläuft in der Nähe des Gehirnes. Der von der Aboralseite abgehende Nervus tegumentalis (*Nt*) ist sehr schwach ausgebildet, auf Präparaten kaum sichtbar. Von hinten geht aus dem Gehirn, ähnlich wie bei allen Käfern, ein Paar sympathischer Nerven ab, welches in meinen Zeichnungen nicht vermerkt wurde<sup>1</sup>.

Von anderen von mir untersuchten Käfern zeigte das Gehirn von *O. nasicornis* (Abb. 3) die größte Ähnlichkeit mit demjenigen von *L. cervus*, *L. cervus* und *O. nasicornis* gehören zu den nahe verwandten Familien *Lucanidae* und *Scarabeidae*. MICHELS<sup>2</sup> hat eine Beschreibung des äußeren Gehirnbaues für *O. nasicornis* gegeben, ließ aber den Nervus tegumentalis unberücksichtigt, der übrigens bei dieser Art, ähnlich wie bei *L. cervus*, sehr schwach entwickelt ist. Der größte Unterschied zwischen den Gehirnen dieser beiden Käfer besteht in der Gestalt der Sehlappen, welche bei *O. nasicornis* breiter und kürzer sind.

Deutlichere Unterschiede treten beim Vergleich des Gehirnes von *L. cervus* mit dem von HOLSTE beschriebenen Gehirn von *D. marginalis* auf, und zwar ist das Gehirn der letztgenannten Art mehr nach den Seiten gestreckt. Die Antennal- und Labrofrontalnerven gehen vom Gehirn, wie bekannt nicht in einem gemeinsamen Bündel, sondern getrennt ab. Der Nervus tegumentalis bei *D. marginalis* ist gegenüber demselben von *L. cervus* und *O. nasicornis* sehr stark entwickelt und geht vom Gehirn etwas höher ab. Die Sehlappen sind ziemlich breit, mit dem Gehirn durch einen schmalen Stiel verbunden. Der tritocerebrale Teil ist bei *D. marginalis* viel besser als bei *L. cervus* und *O. nasicornis* ausgebildet.

Andere von mir untersuchte Gehirne von Wasserkäfern, wie z. B. von *C. laterimarginalis* (Abb. 4), oder *H. piceus* (Abb. 5) und *H. aterrimus* wiesen äußerlich in vielen Hinsichten mehr Ähnlichkeit mit *D. marginalis* auf als mit den Repräsentanten der *Scarabeidae* oder *Lucanidae*. So besaßen sie alle z. B. ein sehr stark entwickeltes Tritocerebrum, einen getrennt abgehenden Labrofrontalnerv und sehr gut ausgebildeten Nervus tegumentalis.

Nach HOLSTE befinden sich bei *D. marginalis* rudimentäre Larvenaugen auf den Sehlappen der Imago (l. c. Abb. 2). Auf meinen Präparaten fand ich keine Spur so gestalteter Augen, weder bei *D. marginalis* noch bei anderen untersuchten Käfern. Als rudimentäre Larvenaugen könnten

<sup>1</sup> Ebenfalls haben sich bei allen untersuchten Käfern die Befunde von BRETSCHEIDER und HOLSTE bestätigt, daß diese Nerven den im Vorderteil des Protocerebrum befindlichen Zellen entspringen (Abb. 16).

<sup>2</sup> Die von MICHELS gegebene Zeichnung (l. c. 13) kann jedoch irreführen, da nach ihr vom Protocerebrum ein Nervenpaar abzugehen scheint, welches aber in Wirklichkeit die Verlängerung der Antennolabrofrontalnerven ist.

einzig nur die körnigen Pigmentanhäufungen angesehen werden, welche ich auf der hinteren breiten Seite des Sehlappens gefunden habe.

### Innerer Gehirnbau.

#### *Die pilzförmigen Körper.*

Die Lage der pilzförmigen Körper ist bei *L. cervus* ungefähr dieselbe, wie bei *D. marginalis*. Nur der Stiel (Pilzstiel) ist vielleicht bei *L. cervus* etwas mehr senkrecht im Verhältnis zum Deutocerebrum gelegen.

Die Benennung „Becher“ kann für Käfer, wie dies richtig HOLSTE bemerkte, nur durch Analogie zu den Hymenopteren beibehalten werden. Dieses Gebilde hat nämlich bei den Käfern wenig Gemeinsames mit der eigentlichen Becherform.

Die Becherzellen (*Bz*) sind bei *L. cervus* (Abb. 6) in zwei sehr nahe nebeneinander gelegenen Gruppen angeordnet. Die von den Becherzellen ausgehenden Fasern bilden eine Art Trichter in der Mitte einer jeden Gruppe. Die Becherglomeruli (*Bg*, Abb. 6, 14) umlagern die Füßchen von vorne und von den Seiten. Auf die Verbindungen der pilzförmigen Körper mit den Sinnesorganen, welche sich in den Becherglomeruli befinden, werde ich noch im weiteren, bei Beschreibung des Protocerebrum zurückkommen. Dicht unter den Becherglomeruli fließen die von jeder Gruppe abgehenden kleinen Pilzstiele (*kP*) in einen Stiel zusammen. Die Balken (*Ba*) sind sehr dick und knotig, eigentlich aus mehreren Teilen zusammengesetzt. Nach der Beschreibung von KÜHLE zu urteilen ähneln sie etwas den entsprechenden Gebilden bei *Forficula auricularia*. Die Balken sind mehr asymmetrisch als diejenigen bei *D. marginalis*. Die schichtartige Struktur des Stieles (*P*) und des rückläufigen Stieles (*R*) kann man auf den horizontalen und sagittalen Schnitten des Gehirns beobachten. Der Stiel besteht aus zwei Hauptschichten, von denen die äußere fast gänzlich die innere umhüllt, wogegen im rückläufigen Stiel eine etwas andere Anordnung der Schichten auftritt. Das Ende des rückläufigen Stieles weist bei *L. cervus* eine Erweiterung in T-förmiger Gestalt auf.

Im Zusammenhang mit der Beschreibung des rückläufigen Stieles und der Balken mag hervorgehoben werden, daß ich nicht nur bei *L. cervus*, sondern bei allen von mir untersuchten Käfern Fasern beobachtet habe, die in diese Teile der pilzförmigen Körper eintreten (s. auch Deutocerebrum). Analoge Fasern bei Hymenopteren nennt BARENDRECHT „effe-rente Fasern“. Zweifellos erfolgen die Verbindungen zwischen den Neuriten der Becherzellen und den Dendriten anderer Zellen innerhalb der Balken oder der rückläufigen Stiele in Übereinstimmung mit den Angaben von BARENDRECHT für die Hymenopteren. Auf welche Weise jedoch diese Verbindungen bei Insekten zustande kommen, bleibt bis jetzt noch ungeklärt. Bei Käfern, ähnlich wie bei den von BARENDRECHT

beschriebenen Hymenopteren, besitzen die Balken keine Verlängerungen und enden blind.

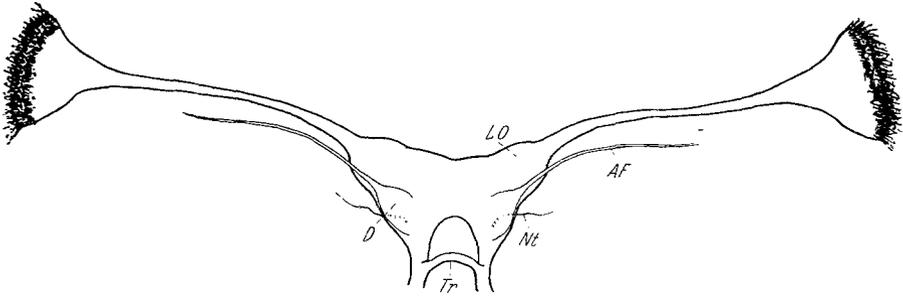


Abb. 2. *Lucanus cervus* — das Gehirn von der Oralseite gesehen.

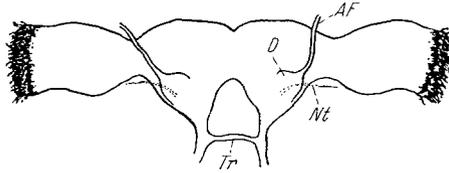


Abb. 3. *Oryctes nasicornis* — das Gehirn von der Oralseite gesehen.

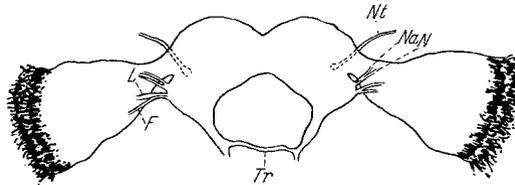


Abb. 4. *Cybister laterimarginalis* — das Gehirn von der Seite des Ausgangs von wichtigeren Nerven (ungefähr Oralseite).

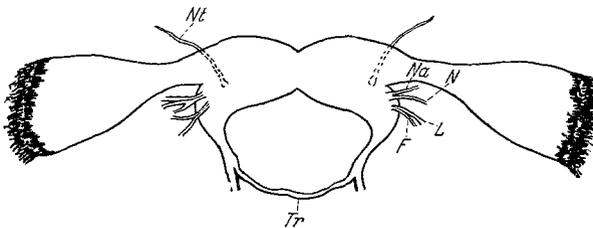


Abb. 5. *Hydrus piceus* — das Gehirn von der Seite des Ausgangs von wichtigeren Nerven (ungefähr Oralseite).

Sehr ähnliche pilzförmige Körper besitzt *O. nasicornis* (Abb. 7). Sie weichen von den entsprechenden Organen bei *L. cervus* darin ab, daß die Becherzellengruppen hier weiter voneinander entfernt sind. Bei *L. cervus* umgeben die Becherglomeruli beide kleine Stiele und bilden

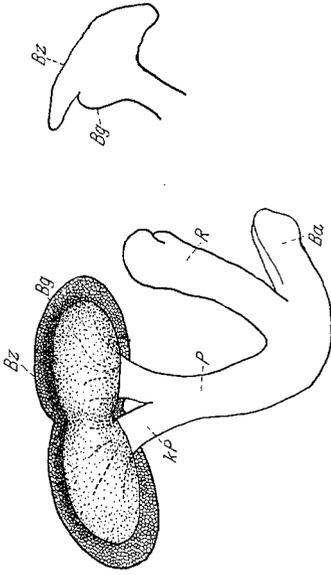


Abb. 7. *O. nasicornis* — pilzförmige Körper.

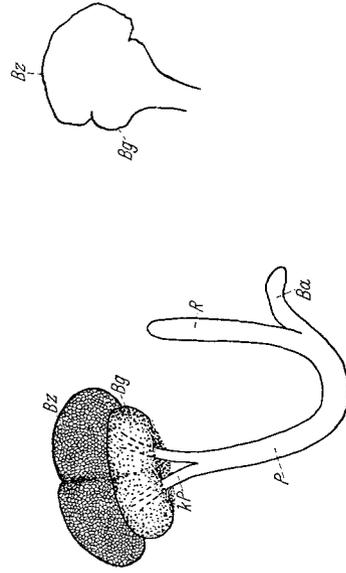


Abb. 9. *H. piceus* — pilzförmige Körper.

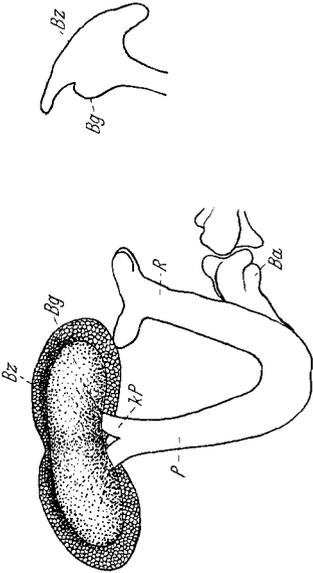


Abb. 6. *I. cervus* — pilzförmige Körper.

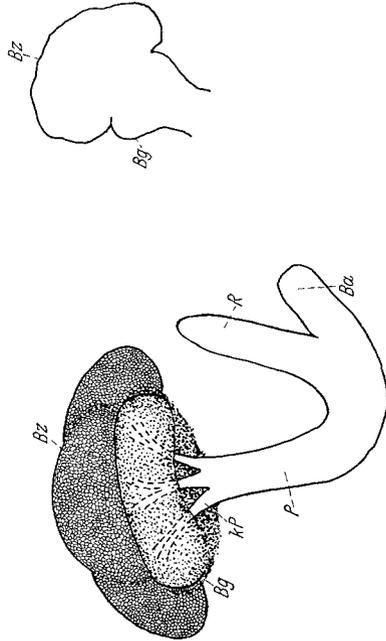


Abb. 8. *C. laterimarginatis* — pilzförmige Körper.

nur eine unbeträchtliche Einsenkung von hinten zwischen ihnen. Bei *O. nasicornis* ist hingegen die Einteilung in zwei Glomeruli deutlicher ausgeprägt. Der Stiel ist bei *O. nasicornis* an der Basis etwas dicker als bei *L. cervus*. Die Endung des rückläufigen Stiels weist keine T-förmige Gestalt auf. Sie ist eher kugelförmig. Die Balken sind ebenso dick wie bei *L. cervus*. Der innere Bau des Stieles, des rückläufigen Stieles und des Balkens ist etwas mehr kompliziert als bei *L. cervus*.

Die aus zwei Zellengruppen bestehenden Becher treten wahrscheinlich überhaupt bei der Familie *Scarabeidae* auf. BRETSCHNEIDER beschreibt z. B. für *Cetonia aurata* ebenfalls doppelte Becher mit sogar ganz deutlich doppelten Becherglomeruli.

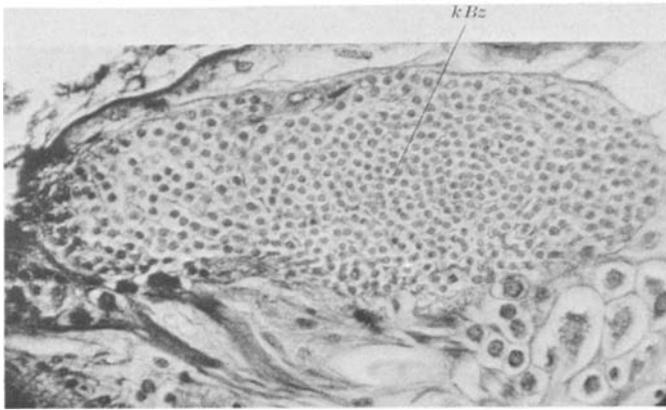


Abb. 10. *D. marginalis* — Eisenhämatoxylin, Schnitt  $5\ \mu$  dick durch eine der drei Zellengruppen der pilzförmigen Körper in ungefähr sagittaler Richtung  $\times 85$ .

Viel mehr unterscheiden sich von den beschriebenen Arten die pilzförmigen Körper bei *D. marginalis*, *C. laterimarginalis* (Abb. 8) mit einem Wort, bei Vertretern der Familie *Dytiscidae*. Die Becher selbst sind etwas mehr voneinander entfernt. Die Becherzellen sind eher in kugelförmige als in flache Gruppen angeordnet. Bei *C. laterimarginalis* sowohl als auch bei *D. marginalis* bestehen die Becher aus drei Zellengruppen.

Die pilzförmigen Körper der Familie *Hydrophilidae* ähneln im allgemeinen mehr den entsprechenden Gebilden bei Vertretern der Familie *Dytiscidae* als bei *L. cervus* oder den *Scarabeidae*. So z. B. sind bei *H. piceus* (Abb. 9) die Becherzellen ebenso kugelförmig angeordnet wie bei *Dytiscidae* und die Becher ebenso voneinander entfernt. Doch unterscheiden sich die pilzförmigen Körper der *Hydrous*-Gattung von denjenigen der *Dytiscidae* dadurch, daß Stiel, rückläufiger Stiel und Balken bei ihr bedeutend dünner sind. Die Becherzellen bilden allem Anschein nach weniger zahlreiche Gruppen. Der größte Unterschied zwischen den *Hydrophilidae* und *Dytiscidae* besteht aber darin, daß die Becherzellen

bei den ersten zwei, und nicht drei Gruppen bilden. In dieser Hinsicht nähert sich die Familie *Hydrophilidae* den Repräsentanten der *Lucanidae* und *Scarabeidae*.

Die Befunde von HOLSTE und BEIER, daß jede Becherzellengruppe in ihrer Mitte eine Anhäufung größerer Zellen enthält, finden keine Bestätigung in meinen Untersuchungen. Überhaupt habe ich bei keinem Käfer, auch nicht bei *D. marginalis* größere zentrale Zellen in der Gruppenmitte gefunden. Im Gegenteil, es treten dort sogar kleinere Zellen auf, obgleich der Unterschied ein sehr geringer ist (Abb. 10). Bei Färbung mit Hämatoxylin, und besonders auf dickeren Schnitten kommen dunklere Massen in der Mitte jeder Becherzellengruppe zum Vorschein, dies sind aber nur Erscheinungen, die infolge der Zellenverdichtung entstehen. In einigen Fällen habe ich bei Larven zwischen den Becherzellen in der Mitte größere Zellen gefunden, sie bilden jedoch keine Gruppen und ich bin nicht sicher, ob sie eigentliche Globulineuronen sind. Möglicherweise erscheinen die größeren Zellen zwischen den Becherzellen in Zusammenhang mit der Verwandlung der Insekten<sup>1</sup> und dadurch ließe sich die Tatsache erklären, daß eine Reihe Autoren, welche wahrscheinlich nicht völlig entwickelte Imagines untersuchten, diese Zellen beobachten.

#### *Schlappen.*

Ich begnüge mich hier nur mit den wichtigsten Angaben über den Bau des Schlappens von *L. cervus* und über dessen Zusammenhang mit dem Protocerebrum. Bei verschiedenen Insekten wurden die Lappen mitsamt dem ganzen Auge als Sinnesorgane eingehend untersucht (ZAWARZIN, CAJAL). Die Schlappen sind, wie schon erwähnt, bei *L. cervus* breit mit dem Gehirn verwachsen. In ihrer Gestalt weichen die Lappen von denjenigen der bisher untersuchten Käfer ab, da sie auf ihrer ganzen Fläche schmal und in die Länge gestreckt sind. Eine Erweiterung befindet sich nur am Anfang und am Ende des Lappens. Die Lamina ganglionaris ist bedeutend von der Medulla externa entfernt. Zwischen Lamina ganglionaris und Medulla externa verlaufen sehr lange Fasern, die den Schlappen eine stark verlängerte Form verleihen. Die Kreuzung dieser Fasern (*aK*) befindet sich unweit von der Medulla externa (*Me*, Abb. 11). Dieser Teil besteht, wie dies aus der Zeichnung ersichtlich ist, aus zwei leicht erkennbaren Schichten und einer dritten, die schwerer auszusondern ist. Die von der Medulla externa zur Medulla interna ziehenden Fasern sind nicht lang, da die Entfernung zwischen diesen zwei Sehmassen eine sehr geringe ist. Die innere Kreuzung der Fasern zwischen Medulla externa und interna tritt ziemlich deutlich auf. Die Medulla interna ist bei *L. cervus* in zwei Teile zerspaltet. HANSTRÖM findet mit Recht, daß solcher Bau überhaupt allen Käfern eigen sei. Ob jedoch

<sup>1</sup> Einige meiner Larven waren schon im Übergang ins Puppenstadium begriffen.

hier eine vollständige Spaltung vorliegt, kann ich nicht sicher behaupten. Auf meinen Präparaten sind beide Teile deutlich sichtbar. Sie sind den entsprechenden Teilen ähnlich, welche DOMINGO SANCHEZ für Lepidopteren beschrieben hat. Ich nenne sie also nach diesem Autor „Foco ovoideo“ und „Foco laminar“. Die äußere Körnerschicht der Medulla externa ist auf den ungefähr wagerechten Schnitten des Sehlap-pens leicht zu erkennen. Sie ist aus kleinen Zellen (*Ze*) zusammengesetzt, die im unteren Teil des Sehlap-pens zahlreicher werden. Die anderen Körnerschichten von Medulla interna und externa bilden zwei Zellen-gruppen mit Zellen von ver-schiedener Größe. Eine von ihnen (*vZ*) befindet sich im vorderen Teil, die andere (*hZ*) im hinteren Teil des Sehlap-pens. Die größeren Zellen in der vorderen Gruppe sind unweit des Foco ovoideo gelegen. Die Zellen der hinteren Gruppe zerfallen sehr deutlich in große und kleine. Die kleineren befinden sich medialwärts, die größeren näher des Randes des Sehlap-pens. Auf der Abbildung (Abb. 11) des Schnittes sind eigentlich nur die kleineren Zellen sichtbar.

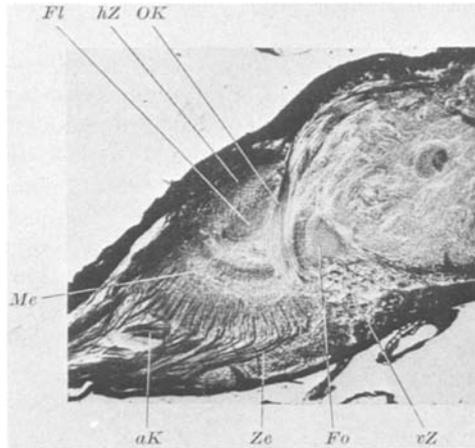


Abb. 11. *L. cervus* — CAJAL Impräg., Schnitt  $5\mu$  dick durch den Sehlap-pen. (Richtung auf Abb. 22 *I*)  $\times 35$ .

Von den vom Sehlap-pen nach dem Protocerebrum zu abgehenden Bündeln ist dasjenige, welches von der Medulla externa abgeht, das größte. Dieses Bündel verläuft zwischen Foco laminar und Foco ovoideo. Ein ähnlicher Verlauf der Fasern zwischen zwei Teilen der Medulla interna tritt wahrscheinlich überhaupt bei allen Käfern auf. Jedenfalls beschrieb BRETSCHNEIDER bei *Cetonia aurata* wahrscheinlich analoge, auf dieselbe Weise von der Medulla externa abgehende Fasern. Die Zellen, welche diese Fasern entsenden, befinden sich in der Gruppe der obenerwähnten größeren Zellen im vorderen Teil des Sehlap-pens. Zweifellos können sie den von ZAWARZIN beschriebenen Zellen gleichgestellt werden, welche sich ebenfalls im vorderen Teil des Sehlap-pens bei der *Aeshna*-Larve befinden. Diese Zellen geben nach ZAWARZIN einerseits Dendriten nach Medulla externa und andererseits Neuriten nach dem Protocerebrum ab. Von anderen Faserbündeln, welche vom Sehlap-pen zum Protocerebrum bei *L. cervus* sowie bei anderen von mir untersuchten Käfern ziehen, gelang es mir noch zwei auszusondern. Beide gehen von der Medulla interna ab. Das eine, dickere, verläuft vom Foco ovoideo nach vorne, das zweite,

dünnere nach hinten. Wahrscheinlich kommt dieses letztere Bündel teilweise aus dem Foco laminar und zum Teil aus dem Foco ovoideo. Obwohl ich nicht nachzuforschen vermochte, aus welchen Zellen die Fasern stammen, nehme ich an, daß hier die Angaben von ZAWARZIN zutreffen dürften, nach denen die Zellen, welche Fasern nach dem Protocerebrum entsenden, sich ebenfalls im hinteren Teil des Sehlappons, in der Nähe der Protocerebralloben befinden. Diese Zellen sind auf der Zeichnung von ZAWARZIN vermerkt worden (l. c. Taf. II).

#### Protocerebrum.

Zwecks genauer Bestimmung der inneren Gehirnteile sei gleich gesagt, daß ich den oberen Gehirnteil die Partie nenne, welche sich ungefähr zwischen den Bechern und den Enden der rückläufigen Stiele befindet. Als vorderen bezeichne ich den Gehirnteil von der Seite der rückläufigen Stiele und als den hinteren denjenigen von der Seite der Stiele. Nebenbei sei bemerkt, daß diese Einteilung nicht ganz der natürlichen Lage des Gehirnes in der Chitinkapsel entspricht.

Das Protocerebrum sowie das ganze Gehirn von *L. cervus* ist mit einer ziemlich harten Hirnhaut (Neurilemm) bedeckt (*Im*; Abb. 12). Die Hirnhaut von *D. marginalis* und *C. laterimarginalis* weicht etwas von derjenigen bei *L. cervus* ab.

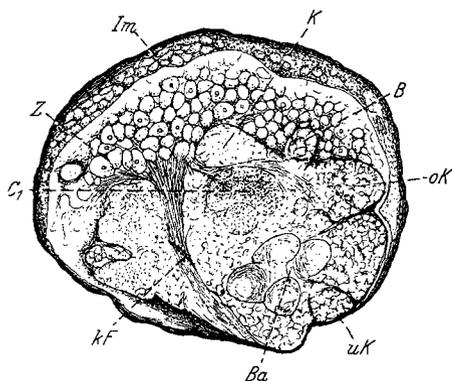


Abb. 12. *L. cervus* — Sagittalschnitt durch die Mitte des Gehirnes (Richtung auf Abb. 22 I<sub>2</sub>).

Von den zum Protocerebrum gehörenden Zellen befinden sich bei *L. cervus* ähnlich wie bei anderen Käfern die größten in der Pars intercerebralis. Die Lage der Pars intercerebralis hat HOLSTE genau bezeichnet. Diese Zellen (*Z*) sind bei *L. cervus* (Abb. 12) und *O. nasicornis* weniger groß als bei *D. marginalis* oder *C. laterimarginalis* (Abb. 13). Auch untereinander weisen sie keine so starke Größenunterschiede auf als dies bei den von mir untersuchten Vertretern der Familie *Dytiscidae* der Fall ist. Bei allen von mir untersuchten Käfern stimmt die Anordnung der Zellen der Pars intercerebralis ungefähr mit den diesbezüglichen Angaben von BRETSCHNEIDER überein. Jedoch die Lage der größeren Zellen im Verhältnis zu den kleineren unterliegt Änderungen bei verschiedenen Familien. Was die anderen Zellen betrifft, welche das Protocerebrum bedecken und welche BRETSCHNEIDER orale, laterale und ventrale Zellen nennt, so bedecken sie das Protocerebrum bei *L. cervus* ohne abgegrenzte Gruppen zu bilden und fließen auch mit den Zellen

der Pars intercerebralis zusammen (Abb. 14). Die dickste Schicht bilden sie von hinten. Die Leitungsbahnen, welche diesen Zellen entspringen, sind bei den Käfern sehr wenig untersucht worden. Ich vermochte nicht alle nachzuforschen und werde auf sie im weiteren noch zurückkommen.

Die Kommissur (*K*), welche die rechte und linke Hälfte der Protocerebrallöben (*Pl*) miteinander verbindet, ist bei *L. cervus* (Abb. 15) kürzer und mehr gebogen als bei *D. marginalis* und *C. laterimarginalis*. Außerdem ist sie bei *L. cervus* gänzlich mit Zellen der Pars intercerebralis bedeckt, was aber bei den zwei anderen genannten Arten nicht der Fall ist.

Im vorderen Teil des Gehirnes, etwas unterhalb des Endes des rückläufigen Stieles befinden sich bei *L. cervus* und auch bei anderen Käfern die sog. optischen Kerne (*Op*; Abb. 16, 18, 25). Diese Kerne waren bis jetzt bei den Käfern noch nicht bekannt. Sie wurden zum erstenmal von VIALLANES bei Hymenopteren und später bei einigen Orthopteren beschrieben. Die optischen Kerne weisen einen glomerulösen Charakter auf, bei Käfern sind es ziemlich längliche Gebilde, und sehen auf den Sagittalschnitten des Gehirnes aus als ob sie aus zwei Teilen zusammengesetzt seien.

Die Brücke hat bei *L. cervus* (Abb. 15) eine weniger gestreckte Gestalt als bei *D. marginalis* und *C. laterimarginalis*. Zweifellos ist eine Verbindung der Brücke mit den optischen Zentren vorhanden. Nämlich

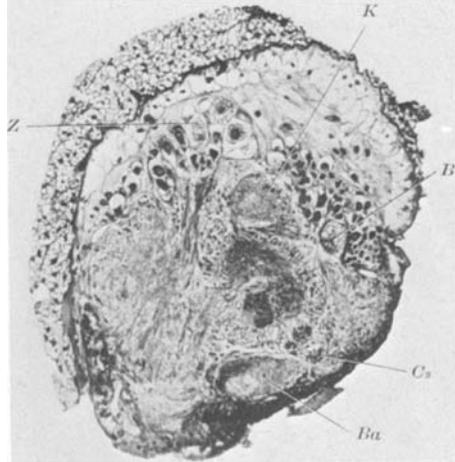


Abb. 13. *C. laterimarginalis* — Eisenhämatoxylin, Schnitt  $5 \mu$  dick durch das Gehirn (ungefähre Richtung auf Abb. 22 III).  $\times 45$ .

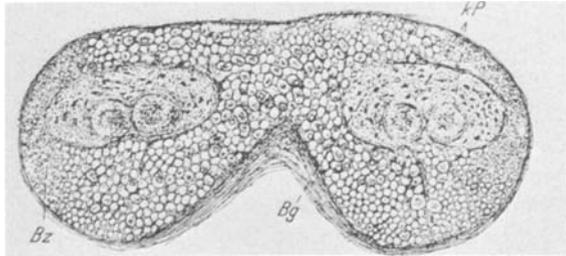


Abb. 14. *L. cervus* — Schnitt in der Becherglomerulenebene (Richtung auf Abb. 22, I<sub>1</sub>).

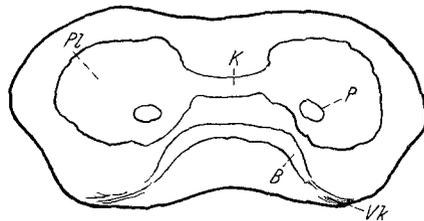


Abb. 15. *L. cervus* — Schnitt durch die Brücke etwas oberhalb der o. optischen Kommissur (ungefähre Richtung auf Abb. 22, I<sub>1</sub>).

dort, wo sich die Enden der Brücke am meisten der oberen optischen Kommissur nähern, machen sich sehr kleine Faserbündel erkennbar, welche die Kommissur mit der Brücke verbinden (*Vk*). Dagegen ist die Verbindung der Brücke mit den Antennalglomeruli, soweit sie überhaupt existiert, bei weitem nicht so deutlich, wie es *HOLSTE* beschreibt. In meinen Präparaten habe ich keine solche Verbindungen gefunden, und konnte nur feststellen, daß bei *L. cervus*

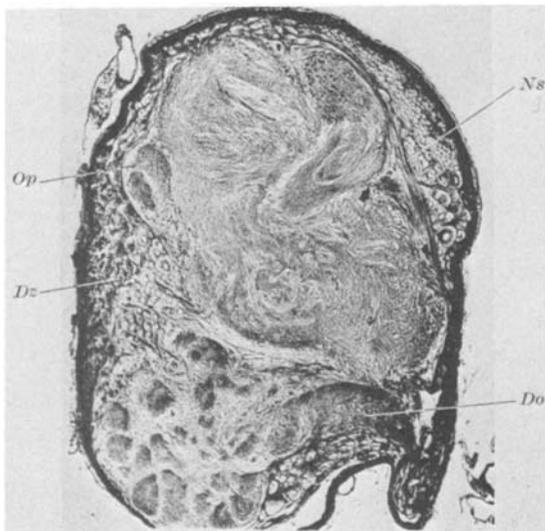


Abb. 16.

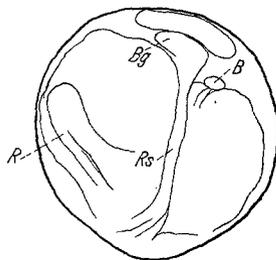


Abb. 17.

Abb. 16. *L. cervus* — CAJAL Impräg., Gehirnschnitt  $5\ \mu$  dick durch den oberen, dem Sehlappen näher gelegenen Teil des Stieles und durch die Antennalglomeruli (Richtung ein wenig sagittal)  $\times 50$ .

Abb. 17. *O. nasicornis* — ungefähr sagittaler Schnitt längs des Riechstrangs.

und *O. nasicornis* die vom Deutocerebrum zu den Becherglomeruli ziehenden Faserbündel sehr nahe der Brücke verlaufen (Abb. 17).

Etwas unterhalb der Brücke, noch weiter nach hinten dem Gehirn zu, befindet sich ein sehr dickes Faserbündel. Es ist die obere optische

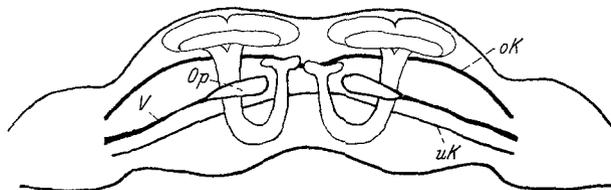


Abb. 18. *L. cervus* — schematische Darstellung des Verlaufs der unteren und oberen optischen Kommissur und der Lage der optischen Kerne.

Kommissur (*oK*). Sie verläuft dicht an der Hinterwand des Gehirnes. In *BRETSCHNEIDERS* Beschreibung blieben die optischen Kommissuren fast völlig unberücksichtigt und *HOLSTE* gibt ihren Verlauf ganz fehlerhaft an. Die obere optische Kommissur ist vor allem die Verlängerung

des Bündels, welches von der Medulla externa abgeht. Möglicherweise ziehen aber auch durch diese Kommissur Fasern, welche aus der Medulla interna kommen. Die Kommissur ist auf allen Präparaten meiner Käfer sichtbar.

Nach KENYON hat sie bei Bienen ihren Ursprung in der Medulla interna und nicht externa. Die untere optische Kommissur (*uK*) ist die Verlängerung des Bündels, welches von der Medulla interna ausgeht. Sie verläuft ebenfalls im hinteren Teil des Protocerebrum und umgibt die Balkenenden. Auf der vorderen Seite des Gehirnes befindet sich noch ein Faserbündel, welches wie gesagt vom Foco ovoideo abgeht.

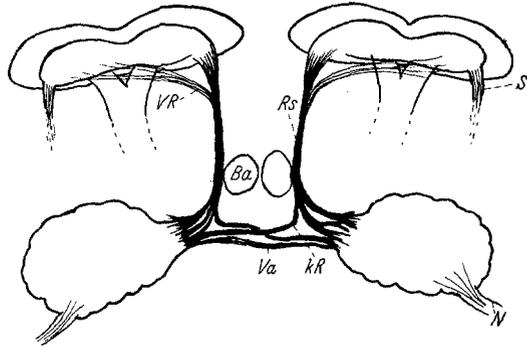


Abb. 19. *O. nasicornis* — schematische Darstellung der Riechbahnen.

Dieses Bündel (*V*) vermittelt die Verbindung der optischen Kerne mit den Sehorganen. Der Verlauf aller erwähnten Nervenbahnen ist ersichtlich worden. Was die Verbindungen der pilzförmigen Körper mit den Sinnesorganen betrifft, so sind von ihnen am besten die Riechstränge (*Rs*; Abb. 19) entwickelt. Sie sind aus Neuriten gebildet, welche von den Deutocerebralzellen nach den Becherglomeruli zu verlaufen. Bei *L. cervus* und *O. nasicornis*, sowie wahrscheinlich auch bei anderen Käfern gibt dieses Bündel Verästelungen ab (*VR*). Die Verästelungen richten sich nach den äußeren Antennalglomeruli zu und treten wahrscheinlich in sie hinein, obgleich dies auf den Präparaten nicht nachweisen ließ.

Über das Auftreten von Riechbahnen bei Käfern hat unter anderen auch BRETSCHNEIDER geschrieben. Auf meinen Präparaten von *L. cervus* und *O. nasicornis* konnte ich jedoch die von

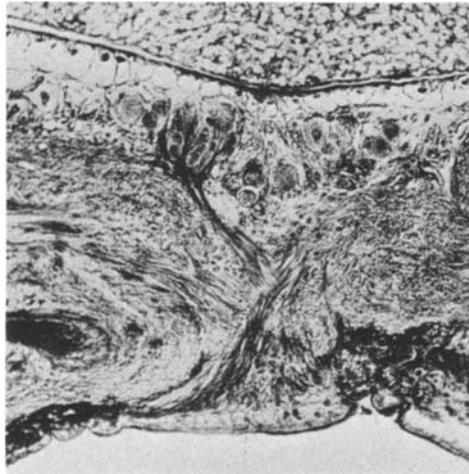


Abb. 20. *D. marginalis* — ALTENSche Methode nach HOLSTE, Schnitt 5 µ dick durch den oberen Gehirnteil (ungefähre Richtung auf Abb. 22, *IV*) × 50.

Über das Auftreten von Riechbahnen bei Käfern hat unter anderen auch BRETSCHNEIDER geschrieben. Auf meinen Präparaten von *L. cervus* und *O. nasicornis* konnte ich jedoch die von

diesem Autor angeführten Fasern nicht finden, welche in entgegengesetzter Richtung, d. h. von den Zellen der Pars intercerebralis zu den Antennalglomeruli verlaufen. Die den Zellen der Pars intercerebralis entspringenden Fasern verlaufen zwar sehr nahe von der oberen Partie des Riechstranges, aber sie gelangen nur bis zum Zentralkörper, wo sie abrupt umkehren und von oben diesen Gehirnteil bedecken. Diese Fasern bilden den sog. aboralen Strang, welcher auf den Zeichnungen von HOLSTE (l. c.  $H_5$ ;  $H_6$ ) dargestellt worden ist. Die obenerwähnten, von

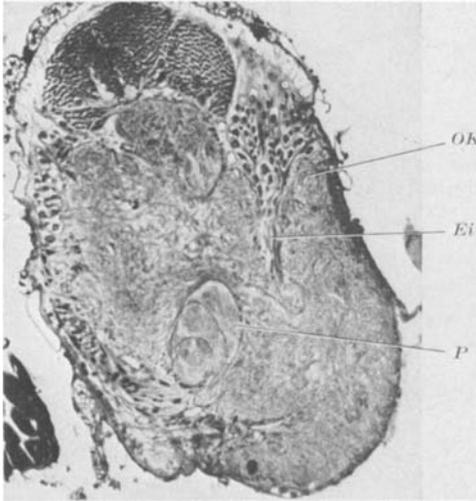


Abb. 21. *C. laterimarginalis*—Eisenhämatoxylin, Schnitt  $5 \mu$  dick durch das Gehirn (ungefähre Richtung auf Abb. 22, III)  $\times 40$ .

BRETSCHNEIDER für *T. molitor* und *P. americana* angegebenen Verbindungen der Antennalglomeruli mit den Fasern, welche aus den Zellen der Pars intercerebralis kommen, hat auch HANSTRÖM nicht gefunden.

Die Verbindungen der pilzförmigen Körper mit den Sehorganen sind schwerer nachzuforschen. Bei Imaginesstammen wahrscheinlich die von den Schlappen in die Becher verlaufenden Fasern wenigstens teilweise aus der oberen optischen Kommissur. Auf der Außenseite des Bechers (Abb. 19) ist noch ein eintretendes Faserbündel (*S*) deutlich sichtbar, woher je-

doch die Fasern des Bündels kommen, vermochte ich nicht nachzuforschen. Nach KENYON existieren mehrere Verbindungen der Riech- und Sehorgane mit den pilzförmigen Körpern. Wahrscheinlich stammt das obenerwähnte Faserbündel ebenfalls von einem dieser Sinnesorgane.

Im vorderen Teil des Protocerebrum gehen Fasern von den Zellen der Pars intercerebralis und vor allem von den größten von ihnen, den Riesenzellen (*Z*) zu den Schlundkonnektiven ab (Abb. 12, 13). Diese Fasern bilden Bündel (*KF*), welche sich kreuzen, was ich nicht nur bei *L. cervus* sondern auch bei allen von mir untersuchten Käfern, ebenfalls bei *D. marginalis* (Abb. 20) festgestellt habe. Bei der letztgenannten Art gehen die sich kreuzenden Fasern viel weiter auseinander als bei *L. cervus* und *O. nasicornis*. HOLSTE hat bei *D. marginalis* keine Kreuzung dieser Fasern festgestellt. Nach der von ihm beigefügten Zeichnung (l. c.  $S_1$ ) zu urteilen, hatte dieser Autor etwas andere Fasern

vor sich als ich und BRETSCHNEIDER, welcher ebenfalls behauptete, daß solche Kreuzungen bei den von ihm untersuchten Insekten auftreten. Das Hauptbündel, welches von den erwähnten Zellen der Pars intercerebralis nach den Schlundkonnectiven verläuft, befindet sich vor- und nicht hinter dem Zentralkörper. Ähnlich verlaufende Fasern, wie sie HOLSTE auf der zitierten Zeichnung vermerkt hat, nämlich solche, die den Zellen der Pars intercerebralis entspringen und hinter den Zentralkörper treten, habe ich ebenfalls auf Sagittalschnitten von *L. cervus* und *O. nasicornis* gefunden. Es sind jedoch nur wenige Fasern und ihr weiterer Verlauf unterhalb des Zentralkörpers ist schwer nachzuprüfen. Die von den Riesenzellen der Pars intercerebralis zu den Schlundkonnectiven abgehenden Fasern kreuzen sich zweifellos nicht nur bei Käfern, sondern bei allen Insekten (HANSTRÖM gibt diese Fasern für *P. americana* auf seiner Zeichnung 385 als ungekreuzt an). Was die Funktionen dieser Zellen anbelangt, so scheint mir die Vermutung von BRUN richtig, daß hier motorische Zellen vorliegen.

Ähnlich wie BRETSCHNEIDER und HOLSTE habe ich auf den Präparaten meiner Exemplare Einströmungen von anderen Zellen der Pars intercerebralis in die Brücke und den Zentralkörper gefunden. Auf sagittalen oder ungefähr sagittalen Schnitten sind bei allen meinen Käfern sehr deutliche Einströmungen (*Ei*) sichtbar, welche aus den im Hinterteil des Protocerebrum befindlichen Zellen und zum Teil auch aus den Zellen der Pars intercerebralis stammen. Die Einströmungen ziehen nach unten, anfänglich in der Richtung der Stiele, dann aber gehen die Fasern nach verschiedenen Richtungen auseinander. Ich füge eine Abbildung dieses Gehirnteiles von *C. laterimarginalis* bei (Abb. 21), wo sie besonders gut zu sehen sind. Bei *L. cervus* habe ich auch Fasern gefunden, welche unmittelbar von diesen Zellen zu den Schlundkonnectiven ziehen. Auf ungefähr horizontalen Schnitten (Abb. 23) lassen sich Einströmungen (*E*) bemerken, welche ungefähr in der Richtung der optischen Kerne verlaufen. Nach der Zeichnung von KÜHLE zu urteilen (l. c. 18), beobachtete dieser Autor wahrscheinlich ähnliche Einströmungen bei *Forficula auricularia*, obwohl er dort keine optische Kerne fand.

Von den im vorderen und oberen Teil des Protocerebrum befindlichen Zellen gehen kleine Faserbündel ab, welche in die Protocerebrallöben eintreten. Die Bündel sind bei den von mir untersuchten Repräsentanten der Familie *Dytiscidae* besser ausgebildet als bei *L. cervus* und *O. nasicornis*.

Der Bau des Zentralkörpers und seiner Verbindungen mit anderen Gehirnteilen stimmt nach meinen Angaben in allen wesentlichen Zügen mit der Beschreibung von HOLSTE überein. Eine Ausnahme bildet das Verhältnis des Zentralkörpers zur parosmetischen Masse (Dorsalmasse, Lobe dorsal). Wie ich nämlich im weiteren erklären werde,

darf die von BEIER, BRETSCHNEIDER und HOLSTE angegebene parosmetische Masse den entsprechenden Gehirnpartien, welche VIALLANES und andere Autoren für andere Insekten beschreiben, nicht gleichgestellt werden. Ich habe auch an den von HOLSTE auf seiner Zeichnung (l. c.  $H_5$ ) vermerkten Stellen die Zellen nicht gefunden, wenigstens nicht bei *L. cervus* und *O. nasicornis*, deren Fasern die „dorsale Kommissur der parosmetischen Masse“ bilden sollen. Die Kommissur selbst ist gut sichtbar. Sie zieht im oralen Querstrang (*Or*), welcher unter dem Zentralkörper verläuft. Der orale Querstrang besteht aus verschiedenen Fasern,

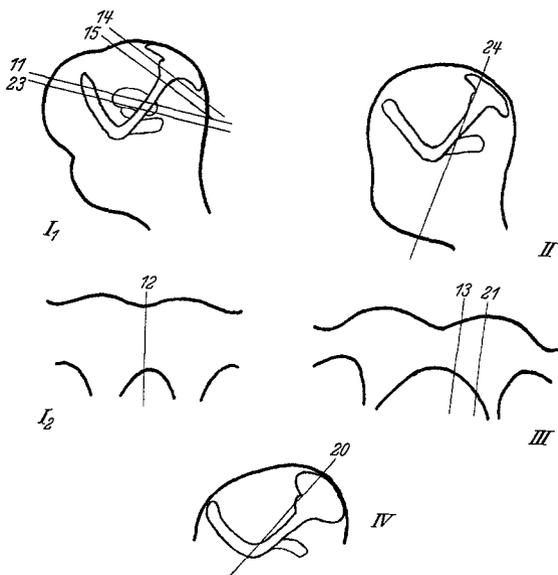


Abb. 22. I, *L. cervus* — ungefähre Schnitttrichtungen auf Abb. 11, 14, 15, 23. I<sub>2</sub>, *L. cervus* — ungefähre Schnitttrichtung auf Abb. 12. II *O. nasicornis* — ungefähre Schnitttrichtung auf Abb. 24. III *C. laterimarginalis* — ungefähre Schnitttrichtungen auf Abb. 13, 21. IV *D. marginalis* — ungefähre Schnitttrichtung auf Abb. 20. Die Fläche des Schnittes verläuft schräg zur Abbildung. IV.

von denen einige auf der Zeichnung (Abb. 24) ersichtlich wurden. Sie sind wahrscheinlich mit den Fasern analog, welche in den Zentralkörper eintreten und von HANSTRÖM für *P. americana* auf Fig. 385 angegeben wurden. Der aborale Querstrang ist bei *L. cervus* und *O. nasicornis* zweifellos schwächer als bei *D. marginalis* entwickelt.

Die Einteilung des Zentralkörpers ist bei Käfern überhaupt wenig deutlich ausgeprägt, weniger deutlich übrigens als bei Orthopteren, was ich auf meinen eigenen Präparaten von *Gryllotalpa vulgaris* und *Gryllus domesticus* feststellen konnte. Die kleine, ventral vom Zentralkörper gelegene Glomerulimasse ( $C_3$ ) ist bei allen untersuchten Käfern ungefähr gleich (Abb. 13; 23).

Etwas unterhalb des Zentralkörpers, zu dessen beiden Seiten, befinden sich kleine Lappen (*M*; Abb. 24, 25), welche in bezug auf ihre Lage und in bedeutendem Maße auch auf ihre Verbindungen am meisten an die von VIALLANES als Nebenlappen (*lobe latéral*) beschriebenen Gebilde erinnern. Die Lage dieser Lappen bei den Käfern und ihr Verhältnis zu anderen Gehirnteilen habe ich auf einer ganzen Reihe in verschiedenen Richtungen des Gehirnes verlaufender Schnitte untersucht. Sie gehören zweifellos dem Protocerebrum an. Ganz fehlerhaft haben BEIER, BRETSCHNEIDER und HOLSTE diese Lappen mit der parosmetischen Masse identifiziert. Obwohl die parosmetische Masse schwer vom Protocerebrum abzugrenzen ist, so befindet sie sich doch im Deutocerebrum, wie dies VIALLANES angibt.

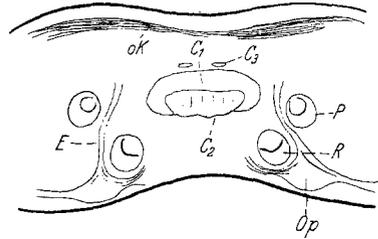


Abb. 23. *L. cervus* — Schnitt längs der Einströmungen, welche in der Richtung der optischen Kerne verlaufen (Richtung auf Abb. 22, I<sub>1</sub>).

#### *Deutocerebrum.*

Das Deutocerebrum ist mit Zellen (*Dz*) bedeckt, welche den Spalt zwischen ihm und dem Protocerebrum ausfüllen (Abb. 16). Die Zellen

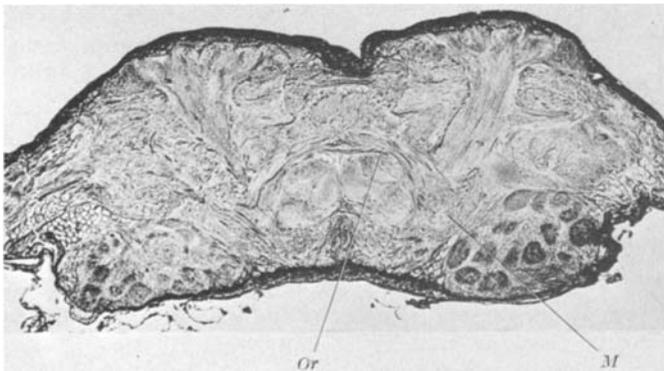


Abb. 24. *O. nasicornis* — CAJAL *impräg.*, Schnitt 5 µ dick durch das Gehirn (ungefähre Richtung auf Abb. 22, II) × 45.

bilden die dickste Schicht im Vorderteil und auf den Seiten des Gehirnes. Sie gehören teilweise dem Proto- und teilweise dem Deutocerebrum an. Von manchen dieser Zellen gehen Fasern-Dendriten ab, die in die rückläufigen Stiele eintreten. Die größten der Zellen entsenden wahrscheinlich Neuriten, welche die Balken umgeben und nach den Schlundkonnectiven hinabsteigen. Von den anderen auf dem Deutocerebrum befindlichen

Zellen lassen sich deutlich Gruppen aussondern, welche Faserbündel ins Innere der Antennalglomeruli entsenden. Ähnliche Zellengruppen sind schon bei anderen Insekten beobachtet worden.

Die Verbindung des Proto- und Deutocerebrum kommt im Hinterteil des Gehirnes zustande, wo zwischen den beiden Hemisphären verlaufende Querkommissuren sichtbar sind. Die parosmetische Masse (*Do*) befindet sich hinten, hinter dem Nebenlappen, wie dies aus den Zeichnungen zu sehen ist (Abb. 25, 16). Als parosmetische Masse bezeichne ich den Teil, welcher unmittelbar mit den Antennalglomeruli verbunden ist. VIALLANES hat in seinen diesbezüglichen Beschreibungen und Zeichnungen deutlich betont, daß die parosmetische Masse mit den entsprechenden Antennalglomeruli in Verbindung steht. Dagegen haben HOLSTE und BRETSCHEIDER in ihren Beschreibungen der Teile, welche sie fehlerhaft als parosmetische Masse bezeichneten, keine Verbindungen mit den entsprechenden Antennalglomeruli festgestellt. Bei den Käfern ist die parosmetische Masse nicht sehr groß. Die Antennalglomeruli sind bei der Familie *Scarabeidae* und bei *L. cervus* gut entwickelt (Abb. 16, 24). Über die Verbindungen dieser Glomeruli mit den Becherglomeruli habe ich schon vorher geschrieben. Es mag hier noch hervorgehoben werden, daß die Fasern aus den Antennalglomeruli in mehreren Bündeln ausgehen. Einige von ihnen (*KR*; Abb. 19) treten in die entgegengesetzten Riechstränge ein. Demnach enthält der Riechstrang zum Teil schon gekreuzte Fasern. Diese Teilkreuzung der Fasern, obwohl von einem etwas abweichenden Verlauf, beschreibt ebenfalls HANSTRÖM für *P. americana*. Der Verlauf dieser Fasern von den Deutocerebralzellen im Inneren der Antennalglomeruli stimmt ebenfalls mit der Beschreibung von HANSTRÖM für *P. americana* überein. Ich habe auf meinen Präparaten das Bündel gefunden, welches die Verbindung der beiden Antennalglomeruli vermittelt (*Va*) und welches der obengenannte Autor für *P. americana* angibt. HOLSTES Zeichnung (l. c. Abb. 8) illustriert den Verlauf der Nervenbahnen in diesen Gehirnteilen bei Käfern auf sehr ungenaue Weise.

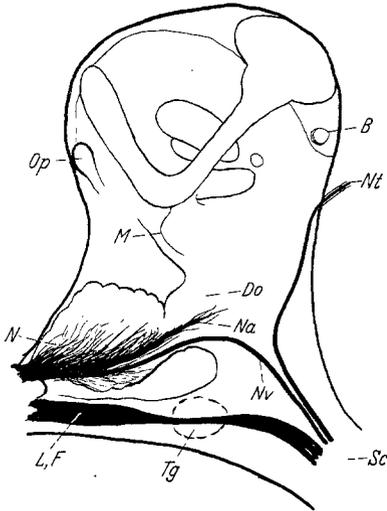


Abb. 25. Schematische Darstellung der wichtigeren Gehirnteile und des Verlaufs der Wurzeln einiger Nerven bei Wasserkäfern, vor allem bei *D. marginalis*, von Seitenansicht. (In Wirklichkeit ist der Corpus centrale vor den Stiel nicht so stark vorgeschoben, wie es auf der Zeichnung ersichtlich ist.)

Die antennalen sensiblen Nerven (*N*) bilden die dickste Schicht von der äußeren Seite der Glomeruli olfactores, auf dieser Seite verlaufen wahrscheinlich auch alle motorischen Nerven. Die Herkunft und der Verlauf dieser Fasern ist jedoch nicht ganz klar. Nach BRETSCHNEIDER (Bd. 52) zu urteilen können die Zellen, welche motorische Fasern zur Antenne abgeben, sich bei Insekten nicht nur im Deutocerebrum aber auch im Protocerebrum befinden. Bei *Hydrophilidae* und *Dytiscidae*, wo die Antennalnerven aus dem Deutocerebrum getrennt von den Labrofrontalnerven ausgehen und daher sich leichter nachforschen lassen, habe ich zwischen den zur Antenne ziehenden Nerven ein Nervenbündel gefunden (*Nv*; Abb. 25), das seinen Ursprung in den Schlundkonnektiven hat. Demnach befinden sich also die Zellen, welche die Fasern entsenden, überhaupt außerhalb des eigentlichen Gehirnes. Das Bündel tritt aus dem Gehirn von dessen äußerer Seite aus, zusammen mit anderen Antennalnerven, wahrscheinlich mit motorischen Fasern *N. a. accessorius*. Ein ähnliches in die Antenne eintretendes Faserbündel habe ich ebenfalls bei der Larve *T. molitor* gefunden. Wahrscheinlich treten die Fasern, welche die Antenne mit dem Unterschlundganglion verbinden, bei allen Insekten auf.

Nach HOLSTE besitzt der *N. tegumentalis* seinen Ursprung im Deutocerebrum. Jedoch schon HANSTRÖM meinte, daß der analoge *N. tegumentarius* bei den Insekten nicht im Deutocerebrum, sondern im Tritocerebrum wurzelt. Meine Untersuchungen veranlassen mich mit voller Sicherheit zu behaupten, daß dieser Nerv (*Nt*; Abb. 25) ebenfalls in den Schlundkonnektiven wurzelt. Bei *D. marginalis* geht er fast zusammen mit den bis jetzt unbekanntem, in die Antenne eintretenden Nervenfasern aus und teilt sich in der Gegend des Deutocerebrum. *N. tegumentarius* verläuft dicht vor dem Verlassen des Gehirnes nahe an dessen Oberfläche.

Mit der Herkunft der Labrofrontalnerven, welche bei *L. cervus* und den *Scarabeidae* durch das Deutocerebrum ziehen, befaße ich mich im nächsten Abschnitt.

#### *Tritocerebrum.*

Das Tritocerebrum zeichnet sich bei *L. cervus* und *O. nasicornis* durch nichts besonderes aus. Die Zellen, welche das Deutocerebrum von oben und von den Seiten umgeben, dringen auch unter das Deutocerebrum ein. Das ganze Tritocerebrum besteht eigentlich fast ausschließlich aus Nervenbahnen. Die Tritocerebralgglomeruli (*Tg*; Abb. 25) sind sehr schwach ausgebildet. Es sind eigentlich nur ein wenig anders als das umgebende Neuropilem gefärbte Stellen.

Bei allen *Hydrophilidae* und auch bei *T. molitor* ist das Tritocerebrum gut entwickelt. Bei *D. marginalis* sind Nervenbahnen sichtbar, welche von den zwischen dem Deuto- und Tritocerebrum befindlichen Zellen nach der Richtung der Schlundkonnektive verlaufen. Die Tritocerebral-

glomeruli (*Tg*) sind bei diesen Arten auch besser entwickelt als bei den Vertretern der Familie *Scarabeidae*. Am besten ausgebildete Tritocerebralgglomeruli treten bei *H. piceus* und *T. molitor* auf. Sie sind bedeutend kleiner als die Antennalgglomeruli. Überhaupt unterscheiden sich die Tritocerebralgglomeruli sehr stark von den Antennalgglomeruli. Im Vergleich mit den Orthopteren sind die Tritocerebralgglomeruli der Käfer viel schwächer ausgebildet — möglicherweise sind es auch nicht ganz analoge Gebilde.

Besondere Aufmerksamkeit verdient der Labrofrontalnerv (*L, F*). Bei *Scarabeidae* läßt sich der Verlauf dieses Nerven nur sehr schwer erforschen. Dagegen ist er bei *Hydrophilidae* (Abb. 25) bedeutend leichter zu erkennen. Im Widerspruch zu viele Angaben über Käfer und auch über einige andere Insekten, wurzelt dieser Nerv gar nicht, oder höchstens nur mit wenigen Fasern im Tritocerebrum, sondern er hat vielmehr seinen Ursprung in den Schlundkonnektiven, also zweifellos außerhalb des eigentlichen Gehirns. Nach dem Verlassen der Schlundkonnektiven verjüngt sich der Labrofrontalnerv heftig und ändert etwas seine Richtung, dann erweitert er sich bedeutend und verläuft geradlinig bis zum Ausgang aus dem Tritocerebrum. Nur die beträchtliche Erweiterung, welcher der Labrofrontalnerv nach dem Verlassen der Tritocerebralgglomeruli unterliegt, dürfte vielleicht darauf hinweisen, daß sich dem Bündel, welches von den Schlundkonnektiven kommt, im Tritocerebrum neue Fasern zugesellen. Wie bekannt teilt sich der Labrofrontalnerv nach dem Verlassen des Gehirnes in zwei Nerven: den labralen und den frontalen. Es mag nicht unmöglich sein, daß der eine von ihnen im Tritocerebrum und der zweite, wie gesagt, außerhalb des Gehirnes wurzelt. Mehr wahrscheinlich scheint mir jedoch die Annahme, daß beide Nerven ihren Ursprung außerhalb des Oberschlundganglions haben. Aus meinen Untersuchungen dürfte hervorgehen, daß die labrofrontalen, also sympathischen Nerven aus Zellen kommen, die außerhalb des Gehirnes gelegen sind.

Auf Grund der gegenwärtigen Angaben ist schwer zu sagen, welche der untersuchten Käfer-Imago das best ausgebildete Gehirn besitzt. Das Gehirn von *L. cervus* scheint jedoch in dieser Hinsicht eine der niedrigeren Stellungen einzunehmen, vor allem deswegen, daß es im Vergleich mit den Gehirnen anderer Käfer sehr klein im Verhältnis zur gesamten Körpergröße ist.

#### **Käferlarven, insbesondere Larve *O. nasicornis*.**

Die von mir untersuchten Larven *O. nasicornis* befanden sich in den letzten Larvalstadien. Das Gehirn der Larve (Abb. 26) ist kleiner als dasjenige der Imago. Wenn wir die Sehlappen mitzählen, wird dieser Unterschied selbstverständlich noch größer. Das Gehirn der Larve nimmt in der Chitinkapsel eine ähnliche Lage wie bei der Imago ein.

Nach MICHELS verlassen der Antennal- und der Labrofrontalnerv zusammen das Gehirn und trennen sich voneinander auf einer gewissen Entfernung von diesem. Bei meinen Exemplaren sind die Nerven eigentlich schon dicht am Gehirn oder gleich nach seinem Verlassen getrennt. Außer den genannten Nerven habe ich bei meinen Exemplaren noch ein Nervenpaar (*No*; Abb. 26) gefunden, welches etwas höher als die Antennalnerven abgeht. MICHELS erwähnt diese Nerven überhaupt nicht.

Aus der Zeichnung, welche die wichtigeren von mir festgestellten Gehirnteile der Larven darstellt, tritt deutlich hervor, daß die pilzförmigen Körper der Larve (Abb. 27) etwas von diesen Organen bei der Imago abweichen. Die Becher sind weiter voneinander entfernt und mehr gerundet als bei der Imago, wo sie quergestreckt sind. Die Becherzellen legen sich nicht in so flache Gruppen, wie bei der Imago. Der rückläufige Stiel und die Balken sind deutlich doppelt. Die Asymmetrie kann stärker ausgeprägt sein. Am deutlichsten sind die Riechstränge und die Kommissuren zu erkennen, welche die linke Hemisphäre mit der rechten verbinden. Auf den Seiten des Protocerebrum befinden sich Zellenanhäufungen (*Oc*), aus welchen sich die Sehlappen entwickeln. BRETSCHEIDER hat diese Zellen bei der Larve *Cetonia aurata* beobachtet. Es mag noch hervorgehoben werden, daß das obenerwähnte Nervenpaar bei der Larve *O. nasicornis* von diesen Zellenanhäufungen ausgeht, obwohl bei *O. nasicornis* keine Sehorgane bekannt sind. (Von den Zellengruppen, die ungefähr an derselben

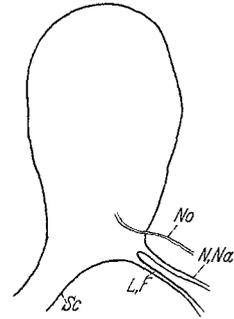


Abb. 26. *O. nasicornis*, Larve — das Gehirn von Seitenansicht.

Stelle gelegen sind, nehmen bei *T. molitor* die mit anderen Nerven das Gehirn verlassenden Ocellarnerven ihren Anfang.) Möglicherweise sind dies rudimentäre Nerven. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei Larven der obenerwähnten Art infolge ihrer Lebensbedingungen die Augen

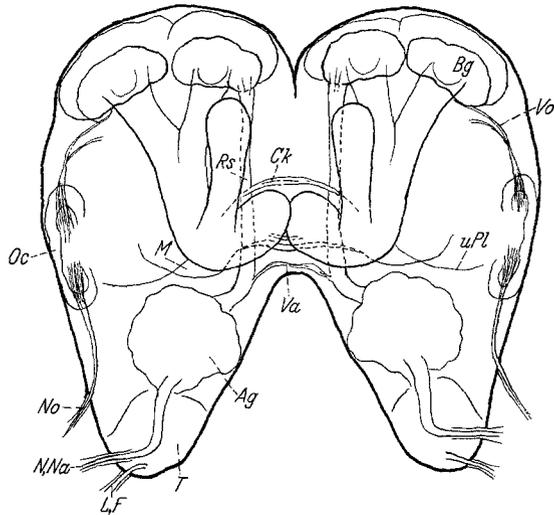


Abb. 27. *O. nasicornis*, Larve — schematische Darstellung der wichtigeren Gehirnteile von der vorderen Seite.

verloren gehen (sie leben unter einer Schicht von Erde und Holz), Beispiele sind nämlich bekannt, daß Käferlarven und Imagines, welche z. B. in Höhlen leben, keine Augen haben, obwohl ihnen anverwandte, auf der Erde lebende Arten diese Organe besitzen.

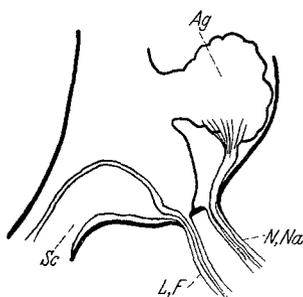


Abb. 28. *O. nasicornis*, Larve — schematische Darstellung der wichtigeren Teile der unteren Gehirnpartie von Seitenansicht.

Das Protocerebrum der Larve von *O. nasicornis* unterscheidet sich von demjenigen der Imago vor allem durch den Mangel an Brücke. Nur bei einigen Larven habe ich sie spurenweise vorgefunden. Aufmerksamkeit verdient ebenfalls die Tatsache, daß bei diesen Larven an der Stelle, wo sich der Zentralkörper befinden sollte, eine breite Kommissur (*CK*) zu sehen ist, die wahrscheinlich der Oralquerstrang entspricht. Als Zentralkörper könnte man wohl die Verdichtungen in den mittleren Partien dieser Kommissur betrachten. Es wären allerdings nur Anlagen des Zentralkörpers.

Der Nebenlappen ist schwächer entwickelt als bei der Imago. Das

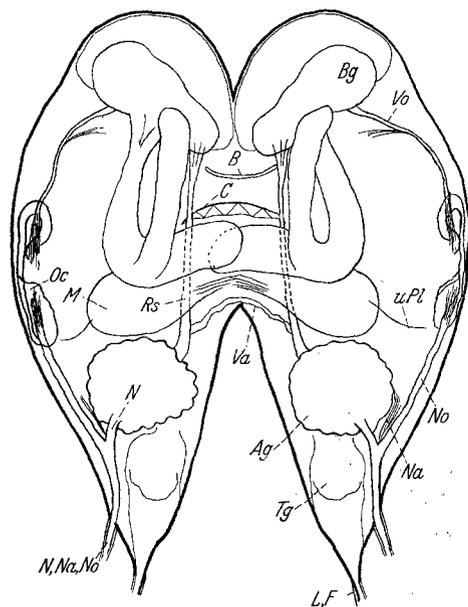


Abb. 29. *Tenebrio molitor*, Larve — schematische Darstellung der wichtigeren Gehirnteile von der Vorderseite.

Deutocerebrum weist keine besonderen Merkmale auf. Die Antennalgglomeruli sind etwas kleiner als bei der Imago. Die Antennalnerven (*N*; *Na*; Abb. 27, 28) ziehen anfänglich nach unten und biegen dann dicht vor dem Verlassen des Gehirnes nach vorne um. Gleich bei dieser Biegung geht der Labrofrontalnerv aus. Ähnlich wie bei der Imago entspringt dieser Nerv nicht dem Tritocerebrum, sondern kommt aus den Schlundkonnektiven (Abb. 28). Das Tritocerebrum ist mehr in die Länge gestreckt. Ich habe auch keine eigentlichen Tritocerebralgglomeruli gefunden, und anstatt derer nur ein etwas mehr verdichtetes Neuropilem festgestellt.

Geringere Verschiedenheiten zwischen dem Gehirn der Imago und der Larve finden wir bei *T. molitor* (Abb. 29). Sowohl Brücke als Zentralkörper sind hier bei der Larve vorhanden, obwohl in viel kleinerem Aus-

maß als bei der Imago. Der Zentralkörper (*C*) besteht eigentlich nur aus einem Teil. Endlich bei *D. marginalis* sind Brücke und Zentralkörper der Larve fast gleich groß wie diejenigen der Imago (über den Gehirnbau der Larve *D. marginalis* urteile ich auch nach meinen eigenen Präparaten).

Beim Vergleich der Innenstruktur des Gehirnes der beschriebenen Larven finden wir also ziemlich große Unterschiede. Bei den einen sehen wir z. B. nur Anlagen von Brücke und Zentralkörper, bei anderen sind diese Organe gut ausgebildet. Im Stadium Imago weichen hingegen die Insekten in dieser Hinsicht gar nicht voneinander, sie besitzen immer fast gleich große Brücke und Zentralkörper. Ob die erwähnten Unterschiede in der Gehirnstruktur der Larven von dem Entwicklungsgrad der Sinnesorgane abhängig sind, dürften erst Untersuchungen an einem größeren Material entscheiden. Jedenfalls besitzt die Larve *D. marginalis* von den drei untersuchten Larven das best entwickelte Sehorgan wie auch die größte Brücke und besonders den größten Zentralkörper.

Zum Schluß der vorliegenden Arbeit möchte ich Herrn Prof. Dr. M. KONOPACKI und Herrn Dr. J. DOMANIEWSKI, Direktor des Zoologischen Staatsmuseums in Warszawa (Państwowe Muzeum Zoologiczne) meinen verbindlichsten Dank aussprechen für die mir erwiesene Hilfe und Erleichterungen. Herrn Dr. OSTROUCH und Dr. S. SEKUTOWICZ danke ich für die Ausführung der Mikrophotographien.

### Zusammenfassung.

1. Die Becher von *L. cervus* bestehen aus zwei sehr nahe gelegenen Zellengruppen. Aus zwei Zellengruppen gebildete Becher befinden sich bei *O. nasicornis* wie auch wahrscheinlich bei anderen, zu *Scarabeidae* gehörenden Käfern. Auch *H. piceus* und *H. aterrimus* (*Hydrophilidae*) besitzen aus zwei Zellengruppen zusammengesetzte Becher. Bei *L. cervus* und *O. nasicornis* sind die Becherzellengruppen flach, bei *H. piceus* und *H. aterrimus* eher kugelförmig, ähnlich wie bei Vertretern der *Dytiscidae*, wo aber ihre Anzahl drei, nicht zwei beträgt.

2. Innerhalb der genannten Becherzellengruppen befinden sich bei keinem Käfer Anhäufungen von größeren Zellen, wie dies HOLSTE und BEIER angeben. Im Gegenteil habe ich fast bei allen Käferimagines das Auftreten kleinerer Zellen in der Becherzellengruppe beobachtet, obwohl diese Unterschiede kaum merkbar sind. Innerhalb der Becher befindet sich nur eine größere Zellenverdichtung.

3. Die Käfer besitzen optische Kerne, welche entsprechenden, von anderen Autoren beschriebenen Gebilden bei Hymenopteren und einigen Orthopteren gleichgestellt werden können.

4. Die Fasern der oberen optischen Kommissur stammen hauptsächlich aus der Medulla externa. Diese Kommissur verläuft zwischen den zwei zerspalteten Teilen der Medulla interna und zieht dann im hinteren Teil des Gehirnes nach dem zweiten Schläppchen zu. Die Medulla interna entsendet die ebenfalls sich im Hinterteil des Protocerebrum

befindende untere optische Kommissur und ein Faserbündel nach dem Vorderteil des Protocerebrum, zu den optischen Kernen.

5. Die Fasern, welche im Vorderteil des Protocerebrum aus den Riesenzellen der Pars intercerebralis kommen, kreuzen sich bei Käfern und zweifellos überhaupt bei allen Insekten.

6. Zusammen mit den Antennalnerven entspringt dem Gehirn der Käfer ein Faserbündel, welches bis jetzt noch nicht bekannt war. Dieses Bündel kommt aus den Schlundkonnektiven, es beginnt also außerhalb des Gehirnes.

7. Der Nervus tegumentarius (N. tegumentalis) wurzelt weder im Deuto- und Tritocerebrum, noch überhaupt im Gehirn, sondern er kommt aus den Schlundkonnektiven unweit der neubeschriebenen Fasern. Der N. tegumentarius ist bei den von mir untersuchten Repräsentanten der Familien *Dytiscidae* und *Hydrophilidae* viel stärker entwickelt als bei den *Scarabeidae* und bei *Lucanus cervus*.

8. Der Labrofrontalnerv stammt wie die obenerwähnten Nerven ebenfalls nicht aus dem Gehirn, da er auch aus den Schlundkonnektiven ausgeht. Möglicherweise enthält er auch Fasern, die aus dem Tritocerebrum stammen.

9. Die Fasern (Efferente Fasern), welche in die rückläufigen Stiele eintreten, stammen hauptsächlich aus den vorne, zwischen dem Proto- und Deutocerebrum gelegenen Zellen.

10. Bei der Larve von *O. nasicornis* befindet sich außer den bereits bekannten (MICHELS), vom Gehirn abgehenden Nerven noch ein Nervenpaar. Dieses letztere hat seinen Ursprung in den Zellenanhäufungen, welche sich bei der Imago nach BRETSCHNEIDER zu den Sehlappen entwickeln. Allem Anschein nach sind dies Ocellarnerven, obwohl die Larve *O. nasicornis* keine Sehorgane besitzt.

11. Die Gehirnteile, welche von früheren Autoren für die Käfer als parosmetische Masse (Lobe dorsal) beschrieben wurden, können diesen Teilen bei anderen Insekten nicht gleichgestellt werden.

12. Die Larve *O. nasicornis* besitzt nur spurenweise ausgebildeten Zentralkörper und Brücke.

13. Ähnlich gestaltete rudimentäre Larvenaugen, wie sie HOLSTÉ (l. c. Abb. 2) angegeben hat, habe ich bei keinem der untersuchten Käfer, auch nicht bei *D. marginalis* gefunden. Als rudimentäre Larvenaugen dürften nur die körnigen Pigmentanhäufungen auf der hinteren breiten Seite des Sehlappens gelten.

#### Literaturverzeichnis.

- Barendrecht, G.: Die Corpora pedunculata bei den Gattungen *Bombus* und *Psithyrus*. Internat. Tidskr. Zool. utgiven Av. Nils Holmgren **12** (1931). —  
 Beier, M.: Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Coleopterenlarven. Z. Zool. **130** (1928). — Bretschneider, F.: Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jena. Z. Naturwiss. **52**, 45 (1914). — Über die Gehirne des Goldkäfers und des Lederlaufkäfers. Zool. Anz. **43** (1914). —

**Hanström, B.:** Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin 1928. — **Holste:** Das Gehirn von *Dytiscus marginalis* L. Z. Zool. **120** (1923). — **Jawlowski, H.:** Beitrag zur Kenntnis des Baues der Corpora pedunculata einiger Hymenopteren. Fol. morph. (Warszawa) **5** (1934). — **Kenyon, F. C.:** The brain of the bee. J. comp. Neur. **6** (1896). — **Kühle, K. F.:** Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*). Jena. Naturwiss. **50**, 43 (1913). — **Michels, H.:** Beschreibung des Nervensystems von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Z. Zool. **34** (1880). — **Sanchez, D.:** Datos para el conocimiento histogenico de los centros opricos de los insectos. Trab. Labor. Invest. biol. Univ. Madrid **14** (1916). — **Viallanes, H.:** Le cerveau du criquet. Ann. des Sci. natur. Zool., VII. s. **2** (1887). — **Zawarzin:** Die optischen Ganglien der *Aeschna*-Larven. Z. Zool. **108** (1914).

## Erklärung der Abkürzungen.

<i>AF</i>	Antennolabrofrontalnerv.	<i>Me</i>	Medulla externa.
<i>Ag</i>	Antennalgglomeruli.	<i>N</i>	Nervus antennalis.
<i>aK</i>	äußere Kreuzung.	<i>Na</i>	Nervus antennalis accessorius.
<i>B</i>	Brücke.	<i>No</i>	Nervus oclarius.
<i>Ba</i>	Balken.	<i>Ns</i>	Nervus sympaticus paarig.
<i>Bg</i>	Becherglomeruli.	<i>Nt</i>	Nervus tegumentalis.
<i>Bz</i>	Becherzellen.	<i>Nv</i>	neu beschriebene Fasern.
<i>C</i>	Zentralkörper bei Larve <i>T. moli-</i> <i>tor</i> .	<i>Oc</i>	Sehlappen bildende Zellanhäu- fungen.
<i>C<sub>1</sub></i>	äußerer Zentralkörper.	<i>oK</i>	obere optische Kommissur.
<i>C<sub>2</sub></i>	innerer Zentralkörper.	<i>Op</i>	optische Kerne.
<i>C<sub>3</sub></i>	kleine Glomerulimasse.	<i>Or</i>	oraler Querstrang.
<i>Ck</i>	Kommissur bei Larve <i>O. nasi-</i> <i>cornis</i> .	<i>P</i>	Pilzstiel.
<i>D</i>	Deutocerebralerhebung	<i>Pl</i>	Protocerebralloben.
<i>Do</i>	parosmetische Masse (Dorsal- masse).	<i>R</i>	rückläufiger Stiel.
<i>Dz</i>	Deutocerebralzellen.	<i>Rs</i>	Riechstrang.
<i>E</i>	von hinten in der Richtung der optischen Kerne zu verlaufende Einströmungen.	<i>S</i>	Strang von unten nach den Be- cherglomeruli.
<i>Ei</i>	Einströmungen aus den Zellen des Hinterteils des Protocerebrum.	<i>Sc</i>	Schlundkonnektive.
<i>F</i>	Frontalnerv.	<i>T</i>	Tritocerebrum.
<i>Fo</i>	Foco ovoideo.	<i>Tg</i>	Tritocerebralgglomeruli.
<i>Fl</i>	Foco laminar.	<i>Tr</i>	Tritocerebralkommissur.
<i>hZ</i>	hintere Zellengruppe im Seh- lappen.	<i>uK</i>	untere optische Kommissur.
<i>Im</i>	Neurilemm.	<i>uPl</i>	unterer Teil der Protocerebral- loben.
<i>K</i>	Kommissur zwischen beiden Pro- tocerebralloben.	<i>V</i>	Verbindungen der Sehlappen mit den optischen Kernen.
<i>kBz</i>	kleine Becherzellen.	<i>Va</i>	Verbindung zwischen beiden An- tennalgglomeruli.
<i>kF</i>	aus Riesenzellen gehende, sich kreuzende Fasern.	<i>Vo</i>	Verbindung der Becherglomeruli mit den die Sehlappen bildenden Zellen.
<i>kP</i>	kleiner Pilzstiel.	<i>Vk</i>	Verbindung der Brücke mit der oberen optischen Kommissur.
<i>KR</i>	gekreuzte Fasern, welche in die Riechstränge eintreten.	<i>VR</i>	Verästelung des Riechstrangs.
<i>L</i>	Labralnerv.	<i>vZ</i>	vordere Zellengruppe in Lobus op- ticus.
<i>Lo</i>	Lobus opticus.	<i>Z</i>	Riesenzellen.
<i>M</i>	Nebenlappen.	<i>Ze</i>	äußere Körnerschicht von Medulla externa.