

Strukturuntersuchungen am Gehirn von *Formica*

WOLFGANG GOLL

Zoologisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Stuttgart-Hohenheim
(Direktor: Prof. Dr. O. PFLUGFELDER)

Eingegangen am 14. Februar 1966

Inhalt

A. Einleitung	144
B. Material und Methoden	145
C. Das Gehirn und seine Nerven	146
D. Die Gehirnabschnitte	148
I. Protocerebrum	148
1. Die Pilzkörper	149
a) Morphologie und Nomenklatur	149
b) Die Pilzkörperneuronen	150
c) Die Becherstruktur	158
d) Bahnen zu den Pilzkörpern	163
e) Endigung pilzkörperfremder Fasern in den Bechern	163
f) Funktionsweise der Pilzkörperneuronen	164
2. Die Protocerebralloben	167
a) Aufbau	168
b) Faserverlauf	169
Verbindungen mit den Pilzkörpern	169
Verbindungen mit dem Zentralkörper	177
Kommissuren	178
3. Der Zentralkörper	179
a) Aufbau	179
b) Verbindungen mit anderen Gehirnteilen	179
c) Fasersysteme	180
Bahnen zu den Protocerebralloben und zum Deutocerebrum	180
Verbindungen mit den Pilzkörpern	180
Fasern zur Kommissur zwischen beiden Protocerebralhälften	180
Fasern zu den Knollen	182
d) Zusammenstellung der gefundenen Fasersysteme	184
II. Deutocerebrum	184
a) Aufbau	185
b) Verbindungen mit der Peripherie	186
c) Verbindungen mit anderen Hirnpartien	186
d) Fasersysteme	189
Endigung des sensorischen Antennennervs	189
Bahnen zum Protocerebrum	192
Segmentale Interneuronen	192
e) Zusammenstellung der Fasersysteme	194
E. Struktur und Funktion	195
Zusammenfassung	203
Summary	205
Literatur	206

A. Einleitung

Mit der Entdeckung der Pilzkörper im Gehirn der Ameisen durch DUJARDIN (1850) wird nicht nur der Anstoß zur Untersuchung des Insektengehirns gegeben, sondern gleichzeitig beginnt auch die Diskussion um die Beziehungen zwischen der Ausbildung der Pilzkörper und der „Intelligenzhöhe“ der Insekten, die von nun an die Morphologen beschäftigt. Zunächst werden diese Ideen von LEYDIG (1864) aufgegriffen, der sich ebenfalls der Beschreibung der Pilzkörper eingehend widmet. Er gliedert das Gehirn auf in die „primären Hirnlappen oder den Grundstock des Gehirns, die gestielten Körper, die Lappen für die Antennennerven und die Sehlappen“. Fortgesetzt werden diese vor allem vergleichend-morphologischen Arbeiten am Hymenoptergehirn von RABL-RÜCKHARDT (1873) und FLÖGEL (1878), der erstmalig ein Mikrotom benutzt und Hirnschnitte anfertigt. Ihren Höhepunkt erreichen diese Untersuchungen bei VIALLANES (1886—93). Seine Arbeitsmethoden sind Vorbild über Jahrzehnte hinweg und finden ihren Niederschlag noch bei JONESCU (1909), PIETSCHKER (1911) und JAWLOWSKI (1934, 1953).

Den ersten wichtigen Beitrag zur Erforschung des Insektengehirns mit spezifischen Methoden liefert KENYON (1896) bei *Apis*. Nicht mehr der Hirnteil ist jetzt Objekt der Untersuchung, sondern das einzelne Neuron. CAJAL u. SANCHEZ (1915, 1921) bei verschiedenen Insekten, HANSTRÖM (1921, 1923) bei *Araneen* und (1928) bei *Periplaneta*, BARENDRICHT (1931) bei *Psithyrus* und *Bombus*, PFLUGFELDER (1936—1937) bei *Hemipteren*, SANCHEZ (1936—1937, 1941) bei *Apis*, POWER (1943—1950) bei *Drosophila* und VOWLES (1955) bei *Apis* und Ameisen beweisen die Nützlichkeit und Unübertreffbarkeit der Imprägnationsmethoden für den Nachweis des Verlaufs einzelner Neuronen.

Zu den Färbemethoden traten in den letzten Jahren als weitere Methoden zur Strukturuntersuchung im ZNS der Insekten Elektronenmikroskopie (MEYER, 1956; HESS, 1958; WIGGLESWORTH, 1959; TRUJILLO-CENOZ, 1959 und 1962; TREHERNE, 1960; PIPA, 1961; ASHHURST, 1961; TRUJILLO-CENOZ u. MELAMED, 1962; SMITH u. TREHERNE, 1963; LANDOLT, 1965), Studium der Faserdegeneration nach lokaler Läsion (VOWLES, 1955) und elektroanatomische Untersuchungen (VOWLES, 1961, zit. nach HUBER, 1962b und 1965; MAYNARD, 1956).

Neuere Arbeiten verdanken ihre Ergebnisse meist der Anwendung mehrerer der genannten Methoden (ROEDER, 1948; COOK, 1951; HUGHES, 1953 und WIGGLESWORTH, 1959).

Die physiologischen Untersuchungen der letzten Jahre, es sind vor allem die Arbeiten von HUBER (1952—1965), VOWLES (1961 zit. nach

HUBER, 1962b und 1965) und ROWELL (1963) zu nennen, vermochten eine Reihe funktioneller Zusammenhänge im Insektengehirn aufzuzeigen und einzelnen Hirnabschnitten bestimmte Funktionen zuzuschreiben.

Für den Morphologen trat jetzt die Frage nach den Beziehungen zwischen einzelnen Hirnteilen, nach der „Verschaltung“ der Neuronen untereinander in den Vordergrund, von VOWLES als funktionelle Anatomie bezeichnet. Einen Beitrag hierzu will auch die vorliegende Arbeit leisten. Zum einen sollen die bisher über das Ameisengehirn vorliegenden Ergebnisse erweitert werden, zum anderen soll aber dort, wo dies möglich scheint, auf Berührungspunkte zwischen neuromorphologischer und neurophysiologischer Forschung hingewiesen werden.

Herrn Professor Dr. PFLUGFELDER danke ich nicht nur für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und für seine Anregungen, sondern auch für mehrere hundert, von ihm in den dreißiger Jahren nach Silberimprägnationsmethoden behandelte Ameisengehirne, die er mir in uneigennütziger Weise zur Verfügung stellte. Diese Präparate bilden das Grundgerüst der Arbeit. Herrn Professor Dr. HUBER (Köln) danke ich für zahlreiche Ratschläge und Auskünfte, die dem Gang der Untersuchungen sehr förderlich waren. Die Arbeit wurde gefördert durch ein Stipendium der Fritz-Thyssen-Stiftung.

B. Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten Larven, Puppen und Imagines von *Formica rufa* und *Formica pratensis*.

I. Färbung und Metallimprägnation

Färbung

Fixierung: Gemische nach DUBOSQ-BRASIL, CARNOY und „Susa“ nach HEIDENHAIN.

Färbung: Kernechtrot-Kombination (Kernechtrot, Orange-G, Methylblau und Anilimblau); Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Säurefuchsin gegenfärbung, Trichrom nach GOMORI.

Schnittdicke: 7 μ .

Schnittimprägnation

Fixierung: Formaldehyd-Kochsalzlösung (1 Teil 40 % Formol, 8—9 Teile 0,9 % NaCl-Lösung).

Imprägnation: Methode von HOLMES (in: CARLETON & DRURY, 1957), Modifikation der Methode von HOLMES nach BLEST (1961).

Schnittdicke: 15—20 μ .

Stückimprägnation

Benutzt wurde eine Modifikation der „raschen“ Methode von GOLGI nach PFLUGFELDER (1936—1937).

Schnittdicke: 15 μ .

II. Elektronenmikroskopie

Die herauspräparierten Gehirne wurden in Osmiumsäure bei pH 7,2 fixiert und block- oder mit Bleicitrat schnittkontrastiert. Einbettung erfolgte in Vestopal und Epon. Untersucht wurden die Objekte mit dem Zeiss-Elektronenmikroskop EM 9. Den Herren Dr. G. SCHUBERT und Dr. H. STREBLE danke ich für die Bearbeitung.

III. Studium der Faserdegeneration nach lokaler Läsion

Über Methoden zur Koagulation berichten WYSS (1945), VOWLES (1955), OBERHOLZER u. HUBER (1957) und BALLINTJN (1961).

Läsion mit Hochfrequenz: Mit einer 8μ -Elektrode wurde bei einer Frequenz von 4 MHz lädiert, wobei die indifferente Elektrode in den Thorax eingeführt war. Die Koagulationsdauer betrug bei Spannungen zwischen 5 und 20 V je etwa 3 sec.

Hitzeläsion: Um eine bis auf die Spitze isolierte Nadel war ein Heizdraht gelegt, dessen Stromstärke bei 2 V zwischen 0 und 4 A eingestellt werden konnte. Besonders geeignet ist diese Anordnung zur Ausschaltung peripherer Kernbezirke.

Bereits 3 Tage nach der Läsion waren die zerstörten Nervenfasern so weit degeneriert, daß sie sich im angefärbten Schnittpräparat von den übrigen Fasern unterscheiden ließen (vgl. VOWLES, 1955). Nach der Läsion und Degeneration wurden die Gehirne herauspräpariert, in „Susa“ nach HEIDENHAIN fixiert und mit der Kernechtrot-Kombination gefärbt. Schnittdicke: 7μ .

Trotz verschiedener Theorien (Zusammenfassung bei ZEIGER, 1938) sind die chemischen Umsetzungen, die sich bei Silberimprägnationen — vor allem bei der Methode nach GOLGI — abspielen, immer noch unbekannt. Zahlreiche verschiedene, nacheinander ablaufende und einander bedingende Vorgänge bewirken die Launenhaftigkeit und Elektivität der Methoden. Optimale Konzentrationen der einzelnen Lösungen und die Zeitdauer ihrer Einwirkung sind nur empirisch zu ermitteln oder gar dem Zufall überlassen, wenn als reduzierendes Agens Sonnenlicht verwendet wird (Versuche, das Sonnenlicht durch UV-Strahlung zu ersetzen, schlugen fehl. Es wurde ein Osram Höchstdruckbrenner HBO 200 benutzt, dessen spektrale Emission zwischen 3650 und 5770 Å liegt).

Diese Unsicherheit in der Anwendung der Imprägnationsmethoden überträgt sich auch auf die Auswertung. Wohl wenige Methoden in der Histologie bedürfen so gründlicher Einarbeitung und kritischer Betrachtung. Die Unterscheidung tatsächlich vorhandener Strukturen von Kunstprodukten, die Entscheidung darüber, ob imprägnierte Strukturen einem oder mehreren Neuronen angehören, ob verschiedene Strukturen tatsächlich Unterschiede aufweisen oder ob dies nur durch unvollständige Imprägnation vorgetäuscht wird, setzt große Erfahrung voraus. Voraussetzung für Deutungsversuche muß in jedem Fall die Auswertung einer großen Anzahl von Schnitten sein. Vergleiche mit Ergebnissen, die mit anderen Untersuchungsmethoden erzielt wurden, vermögen oft weiterzuhelfen.

C. Das Gehirn und seine Nerven

Afferente und efferente Nerven und eine doppelte Kette zentraler Ganglien, die lateral durch Kommissuren und longitudinal durch Konnektive verbunden sind, bilden das Nervensystem der Insekten. Jedes Segment enthielt ursprünglich ein Ganglienpaar, jedoch erfolgte sekundär eine Zusammenlagerung oft mehrerer Ganglien. Aus den präoralen Kopfganglien entwickelte sich auf diese Weise das Oberschlundganglion oder Gehirn, aus den postoralen das Unterschlundganglion.

Einen Überblick über die Topographie der Kopfganglien einer Ameise und der davon ausgehenden Nerven vermittelt Abb. 1, entstanden in Anlehnung an JANET (1905), PIETSCHKER (1911) und THOMPSON (1913).

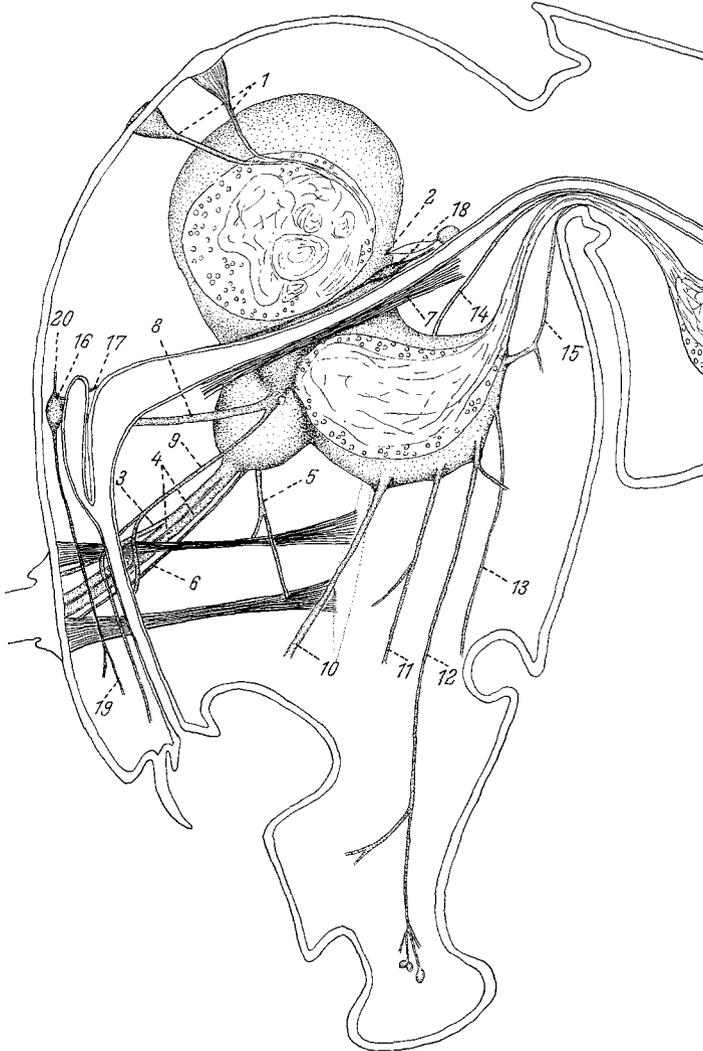


Abb. 1. Übersicht über die Gehirnnerven von *Formica*. In Anlehnung an JANET (1905), PIETSCHKER (1911) und THOMPSON (1913). Erklärung im Text

Im Protocerebrum entspringen

- a) die Ocellar- (1) und Okularnerven und
- b) die Nerven der Corpora cardiaca (2).

Zum Deutocerebrum führen

- a) der Chordotonalnerv (3),
- b) die N. antennalis superior und inferior (4),
- c) der N. scapus (5) und
- d) der N. funiculus (6).

Vom Tritocerebrum gehen aus

- a) der Tritocerebralnerv, der den *Musc. dil. inf. pharyng.* (7) innerviert,
- b) die Konnektive des Frontalganglions (8) und
- c) die Labralnerven (9). Sie innervieren die unteren sensiblen Teile des Labrums, die Muskulatur und sensiblen Elemente des Pharynx.

Zum Unterschlundganglion führen

- a) die Mandibular- (10), Maxillar- (11) und Labialnerven (12),
- b) der N. accessorius (13), der das Labium innerviert,
- c) der Speicheldrüsenerv (14) und
- d) die sympathischen Nerven des labialen Nervenzentrums.

D. Die Gehirnabschnitte

Wie bei allen Insekten wird das Oberschlundganglion der Ameisen von Proto-, Deuto- und Tritocerebrum gebildet.

Das Protocerebrum empfängt Nervenfasern von den Komplexaugen und den Ocellen. Folgende Neuropilemassen lassen sich unterscheiden:

- Die optischen Ganglien,
- die Pilzkörper,
- der Zentralkörper,
- die Protocerebralbrücke,
- die Protocerebralloben und
- die neurosekretorisch tätige Pars intercerebralis.

Das Deutocerebrum besteht aus zwei Teilen, einem sensorischen und einem motorischen, die Fasern von den Sinneszellen der Antennen empfangen und über Motoneurone die Antennenmuskeln innervieren.

Das Tritocerebrum stellt eine einheitliche Neuropilemasse dar und verbindet das Gehirn mit dem stomatogastrischen Nervensystem.

I. Protocerebrum

Die physiologischen Untersuchungen der letzten hundert Jahre am Zentralnervensystem der Insekten (Zerstörung von Sinneszellen, Entfernung von Gehirnteilen, Durchtrennung von Konnektiven, Zerstörung engbegrenzter Hirnpartien und elektrische Reizung) weisen darauf hin, daß Reflexe und Verhaltensmuster zwar in den segmentalen Ganglien koordiniert werden, ihre Steuerung aber vom Gehirn durch Hemmung und Aktivierung erfolgt (Zusammenfassung der Literatur bei HUBER, 1965). Die verantwortlichen Strukturen konnten vor allem im Proto-

cerebrum, nämlich in den Pilzkörpern, Protocerebralloben und im Zentralkörper lokalisiert werden.

1. Die Pilzkörper

Die Pilzkörper liegen als paarige Gebilde im Protocerebrum. Interneuronen, deren Zellkörper die beiden Becher jedes Pilzkörpers umgeben, bilden das Becherneuropilem (Calyx), den Stiel (Pedunculus) und die beiden Wurzeln (α - und β -Lobus). Seit DUJARDIN (1850) werden die Pilzkörper als wichtige Assoziationszentren für komplexe Verhaltensweisen

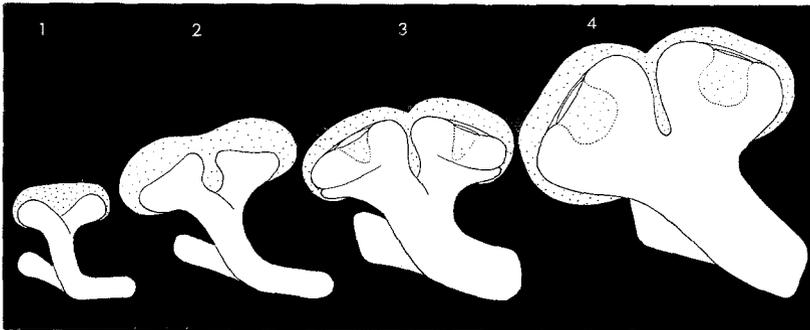


Abb. 2. Pilzkörpertypen im Hymenoptergehirn. Zusammengestellt nach v. ALTEN. Zellkörperbereiche punktiert. 1 keulenförmiger Typ der Tenthrediniden; 2 Schalen-
typ der Cynipiden und Siriciden; 3 Kelchtyp der Ichneumoniden und Braconiden; 4 Bechertyp der Aculeaten

angesehen, doch blieben Bestätigung dieser Annahme und Analyse der Vorgänge neueren Untersuchungen vorbehalten (HUBER, 1955—1965; VOWLES, 1965, 1961 a, b; ROWELL, 1963).

Trotz mehrmaliger histologischer Bearbeitung, es sind vor allem die Arbeiten von KENYON (1896), HANSTRÖM (1928), BARENDRECHT (1931) und VOWLES (1955) zu nennen, konnten Struktur und Verlauf der Pilzkörperneuronen nicht vollständig aufgeklärt werden. Zahlreiche Faserzüge verbinden die Pilzkörper mit anderen Hirnbereichen, jedoch ist bislang wenig über ihre Verknüpfung mit den Pilzkörperneuronen bekannt.

Sollen Aussagen über die Funktion der Pilzkörper in Zukunft möglich sein, so ist Klärung dieser Probleme unerläßliche Voraussetzung.

a) Morphologie und Nomenklatur

Einen Überblick über die Ausbildung der Pilzkörper der Hymenopteren verdanken wir v. ALTEN (1910), der folgende Pilzkörpertypen beschreibt:

einen keulen- oder kolbenförmigen Typ bei den Tenthrediniden (1 in Abb. 2),

einen Schalentyp bei den Cynipiden und Siriciden (2),
einen Kelchtyp bei den Ichneumoniden und Braconiden (3) und
einen echten Bechertyp bei den Aculeaten (4).

Die höchste Differenzierungsstufe unter den Hymenopteren weisen nach unseren Kenntnissen die Pilzkörper der Aculeaten — und damit auch der Formiciden — auf.

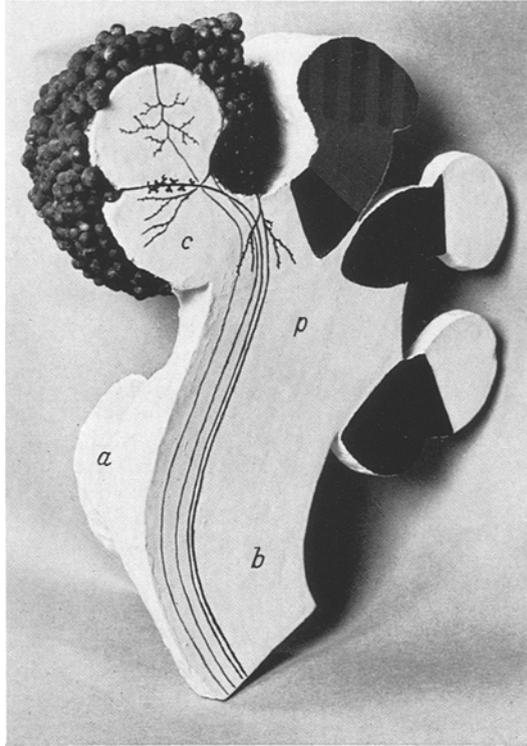


Abb. 3. Pilzkörper von *Formica rufa*. Rekonstruktion (nur eine Pilzkörperhälfte modelliert). *a* α -Lobus; *b* β -Lobus; *p* Pedunculus; *c* Calyx

Die unterschiedliche Benennung der Pilzkörperteile wurde von VOWLES (1955) revidiert. „Calyx“ und „Pedunculus“ behält er bei, ersetzt aber die irreführenden Bezeichnungen wie „vordere Wurzel“ und „Cauliculus“ durch α -Lobus, „Balken“ und „hintere Wurzel“ durch β -Lobus (Abb. 3).

b) Die Pilzkörperneuronen

Zwei verschiedene Zellsorten sind am Aufbau der Pilzkörper beteiligt: die eigentlichen Pilzkörperneuronen, deren Fasern die Pilzkörper nicht

verlassen und Neuronen, die von anderen Gehirnteilen zu den Pilzkörpern ziehen und dort Endverzweigungen ausbilden (pilzkörperfremde Zellen).

Die Zellkörper (Globuli). Die Zellkörper sämtlicher Pilzkörperneuronen liegen im und um den Calyx. Frühere Untersucher unterscheiden mehrere Zellkörpergruppen, die sich durch unterschiedliche Kerngröße und Chromatinstruktur trennen lassen:

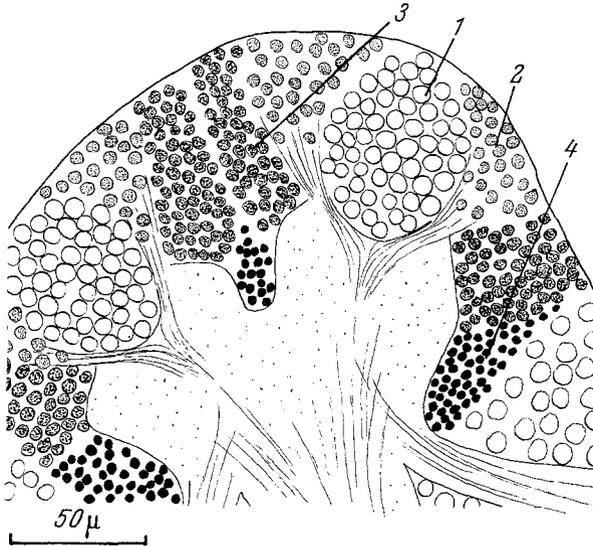


Abb. 4. Zellgruppe im Calyx einer älteren Puppe

Zahl der Zellgruppen im Calyxbereich	Objekt	Bearbeiter
3	<i>Apis</i>	JONESCU 1909
2	<i>Camponotus</i>	PIETSCHKER 1911
4	<i>Camponotus, Lasius</i>	THOMPSON 1913
1	<i>Formica</i>	BARENDRECHT 1931
1	<i>Bombus</i>	BARENDRECHT 1931
4	<i>Camponotus, Formica, Eciton, Paraponera, Cryptocerus</i>	VOWLES 1955

BARENDRECHT (1931) und JAWLOWSKI (1934) stellten fest, daß einigen Untersuchern (PIETSCHKER, THOMPSON) nicht vollständig ausgebildete Imagines vorlagen und führen die unterschiedlichen Angaben darauf zurück. Mit Kernechtrot-Kombination, Trichrom nach GOMORI und Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN — Säurefuchsin gefärbte Präparate zeigen, daß sich bei Puppen kurz vor der Imaginalhäutung — den Angaben THOMPSONs entsprechend — tatsächlich vier Zellkörpergruppen unterscheiden lassen (Abb. 4). Während Gruppe 2, 3 und 4 in Abb. 4

bereits Fasern ausgebildet haben, stellt Gruppe I den Rest einer Imaginalscheibe dar (BAUER bezeichnet sie 1904 als „Bildungsherd“), aus der die umliegenden Zellen hervorgegangen sind. Die Zellen der peripheren Gruppe 4 dürften somit die ontogenetisch ältesten, die der zentralen Gruppe die jüngsten Neuronen der Pilzkörper sein (vgl. BARENDRECHT).

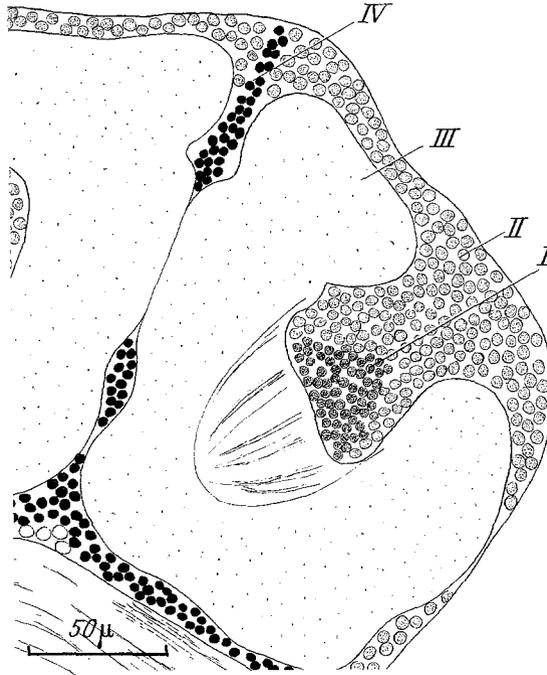


Abb. 5. Zellgruppen im Calyx einer Imago. Erklärung im Text

Bei den Imagines (Abb. 5) ist die Imaginalscheibe verschwunden und die Zellen des Calyx sind ausdifferenziert. Übereinstimmend mit BARENDRECHT lassen sich vier Zellgruppen angeben:

- | | |
|----------------------|---|
| Innere Globulizellen | I kleine Zellen im Zentrum des Calyx (I in Abb. 5), |
| | II periphere größere Zellen im Calyx (II in Abb. 5); |
| äußere Globulizellen | III große Zellen um den Randwulst (III in Abb. 5), |
| | IV äußere kleine Zellen um den Becher (IV in Abb. 5). |

Der Faserverlauf. KENYON (1896) weist darauf hin, daß die Fasern der Pilzkörperneuronen verschiedene Strukturen aufweisen und be-

schreibt bei *Apis* zwei Fasertypen. SANCHEZ (1941) bestätigt KENYONs Befunde. VOWLES (1955) erweitert die Kenntnisse über den Verlauf der Fasern der zentralen Gruppe: Läsionen ergeben, daß die Fasern dieser Gruppe direkt in den Calyx führen und dort einen Ring um die in den Pedunculus eintretenden Fasern bilden. In diesem Ring verlaufen sie

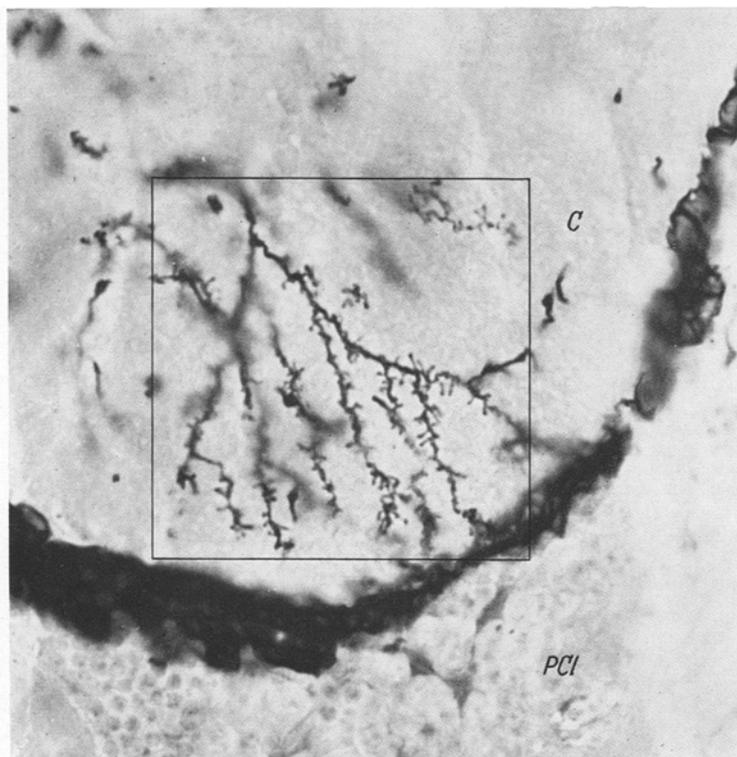


Abb. 6. Fasertyp I/II. C Calyxneuropilem; PCI Protocerebrallobus

teilweise bis zur gegenüberliegenden Seite und treten dann in die Mitte des Stieles ein, ziehen nach unten und bilden einen Ast zum α -Lobus und zum β -Lobus. Auch KIETZ (1960) vertritt diese Ansicht, dürfte sie aber von VOWLES übernommen haben.

Die Fasern der inneren Globulizellen. BARENDRECHT stellt bei *Bombus* fest, „daß es zwischen dem Verlaufe der Fasern der großen peripheren und dem der kleinen zentralen Zellen keinen prinzipiellen Unterschied gibt“. Nach KENYON weisen bei *Apis* die Fasern der großen peripheren Zellen zwar mehr Dendriten auf als die der zentralen, doch unterscheiden sich die Dendriten auf meinen Versilberungen nicht. Typische Dendritenzweigungen zeigen Abb. 6 und 9, I/II. Einen Ring der Fasern der

zentralen Zellkörper im Calyx, wie ihn VOWLES beschreibt, konnte weder durch Versilberung noch durch Läsion nachgewiesen werden; die Fasern treten in den Pedunculus direkt ein (Abb. 11). Verschieden scheinen bei beiden Neurongruppen lediglich die Lage der Dendriten im Calyx und der Verlauf der Axone vor dem Eintritt in das Becherneuropilem zu sein.

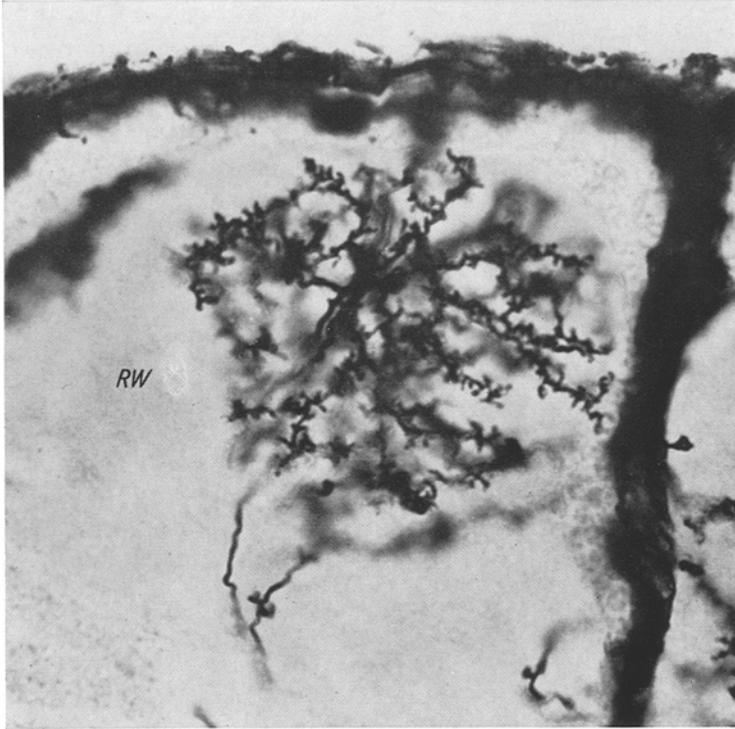


Abb. 7. Fasertyp III. RW Randwulst

α . Die Fasern der kleinen zentralen Globuloneuronen. Sie führen vom Zellkörper am Grund des Calyx zur Mitte des Pedunculus. Der Dendrit spaltet sich ab und zieht zur Calyxwand (Abb. 11, *Ib* und *c*). Die Dendriten der mehr am Rande dieser Gruppe liegenden Neuronen verzweigen sich direkt am Axon (Abb. 11, *Ia*). Abb. 10, *I* gibt den Bereich wieder, in dem die Dendriten der Neuronen liegen.

β . Die Fasern der größeren peripheren Globuloneuronen. Sie ziehen von ihren Zellkörpern zum inneren Rand des Bechers und geben im Becherwulst und an dessen unterem Ende Dendriten ab (Abb. 11, *II*). Sie weisen gleiche Struktur wie bei Typ I auf. Abb. 10, *II* zeigt die Lage der Dendriten im Calyx.

Äußere Globulizellen

γ . Die Fasern der großen Zellen um den Randwulst. BARENDRECHT nimmt an, daß diese Neuronen in den Randwulst eintreten und dort Dendriten abgeben, die die spezifische Form des Wulstes bewirken. Meine Präparate bestätigen diese Vermutung. Die Dendriten

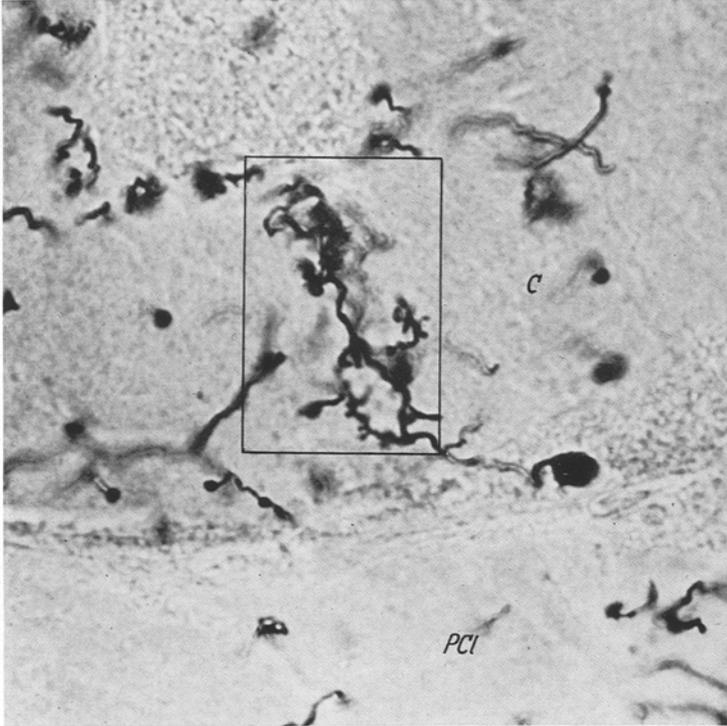


Abb. 8. Fasertyp IV. *C* Calyxneuropilem; *PCI* Protocerebrallobus

dieser Fasern (Abb. 7 und 9, *III*) sind zahlreicher als bei *I* und *II* und führen vom Axon nach allen Seiten. Diese Fasern treten nur im Randwulst auf (Abb. 10, *III*).

δ . Die Fasern der äußeren kleinen Zellen. Von den der Außenwand des Bechers anliegenden Zellkörpern führen die Axone ins Zentrum des Bechers, wo sie umbiegen und in den Pedunculus eintreten (Abb. 11, *IV*). Die Dendriten unterscheiden sich deutlich von den anderen Fasertypen (Abb. 8 und 9, *IV*). Bis auf den oberen Teil des Randwulstes sind diese Fasern überall in der Calyxwand auffindbar (Abb. 10, *IV*).

VOWLES (1955) stellte durch Läsionen im Gehirn von *Apis* fest, daß die vom Calyx in den Pedunculus eintretenden Fasern weiter führen

und sich in eine Faser zum α -Lobus und in eine zum β -Lobus aufzweigen. Während ihres Verlaufs behalten sie gleiche räumliche Lage bei. Im Widerspruch zu FLÖGEL (1878), JONESCU (1909), BRETSCHNEIDER (1921) (zit. nach LUCHT-BERTRAM, 1962), HANSTRÖM (1928) und BARENDRECHT (1931), die Verbindungen zwischen den β -Loben der beiden Pilzkörper beschreiben, treten nach VOWLES die Pilzkörperneuronen nicht über den

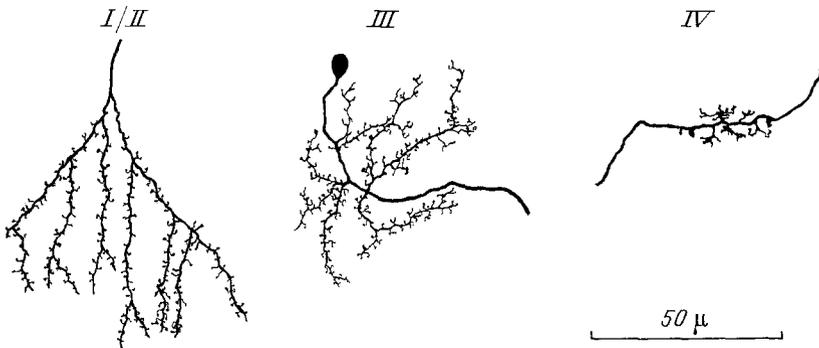


Abb. 9. Dendritenverzweigungen der Pilzkörperneuronen. Golgi-Imprägnation. I, II, III, IV Pilzkörperneurontyp I, II, III und IV

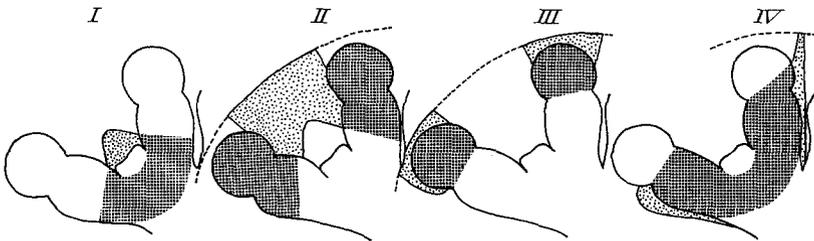


Abb. 10. Dendriten der Fasertypen im Calyx (dicht punktiert). Locker punktiert: Zellkörperbezirke. I, II, III, IV Pilzkörperneurontyp I, II, III und IV

β -Lobus hinaus. Bei *Formica* bestätigen sowohl Imprägnation als auch Läsion, daß die beiden β -Loben nicht miteinander in direkter Verbindung stehen.

Die Messung der Querschnittsfläche von α - und β -Lobus ergab ungefähr gleiche Werte (etwa $3000 \mu^2$). Da die Fasern in beiden Loben dieselbe Struktur aufweisen, kann geschlossen werden, daß auch gleiche Faseranzahl vorliegt und sich daher alle Fasern in einen Zweig zum α - und einen zum β -Lobus aufspalten dürften. Durch Koagulation und Verfolgung der degenerierten Fasern wurde nachgewiesen, daß sich Axone aller vier Fasertypen sowohl im α - als auch β -Lobus befinden.

HANSTRÖM beschreibt bei *Periplaneta* (1928) und bei Araneen (1921 und 1923) wohlausgebildete Neurite der Pilzkörperneuronen. Den Pilzkörperneuronen der Ameisen (*Formica rufa*, *F. pratensis*, *Camponotus ligniperda*) dagegen fehlen — nach meinen Präparaten zu urteilen — deutlich erkennbare Terminalverzweigungen, doch weist das Eintreten pilzkörperfremder Systeme in den Pedunculus, α - und β -Lobus auf

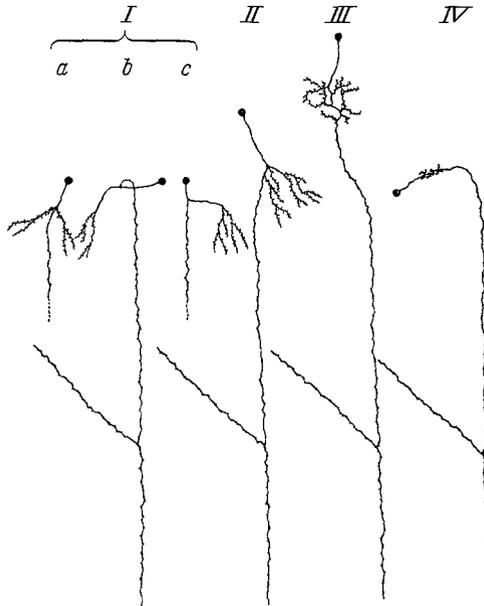


Abb. 11. Neurontypen im Pilzkörper von *Formica*. I Pilzkörperneurontyp I; a im Randwulst, b im oberen Calyxbereich, c im unteren Calyxbereich; II, III, IV Pilzkörperneurontyp II, III und IV

Synapsen in diesen Pilzkörperteilen hin. Stummelförmige Fortsätze an den Axonen der Pilzkörperneuronen — wie sie durch Versilberung sichtbar werden — sind der einzige morphologische Hinweis (Abb. 12). Ähnliche „Endköpfchen“ fand LEGHISSE (1942) durch Versilberung in der Ganglienkette von *Carausius*, und HESS (1958) führte für die Abdominalganglien von *Periplaneta* den elektronenmikroskopischen Nachweis, daß solche „terminal buttons“ in andere Fasern eindringen und wahrscheinlich Synapsen darstellen. Es ist also kein Grund vorhanden, sich der Meinung BARENDRECHTS anzuschließen, der das Fehlen aller Verzweigungen an den Axonen der Pilzkörperneuronen in seinen und KENYONS Präparaten als „eine Eigentümlichkeit eben der Methode“ deutet. Es kann vielmehr angenommen werden, daß die Endköpfchen Teile der Synapsen darstellen.

Durch Läsion kleiner Globulizellgruppen konnte der Verlauf der Pilzkörperneuronen festgestellt werden. Abb. 13 gibt die Ergebnisse wieder: Die Fasern der Zellgruppen I und IV verlaufen demnach im Zentrum der zugehörigen Pedunculus-, α - und β -Lobushälfte, dann folgen nach außen die Axone der Gruppen II und III. Verfolgung der Fasern der median gelegenen und lateralen Zellkörper der Gruppe III ergab, daß die Fasern der lateralen die Begrenzung jeder Pilzkörperhälfte bilden,

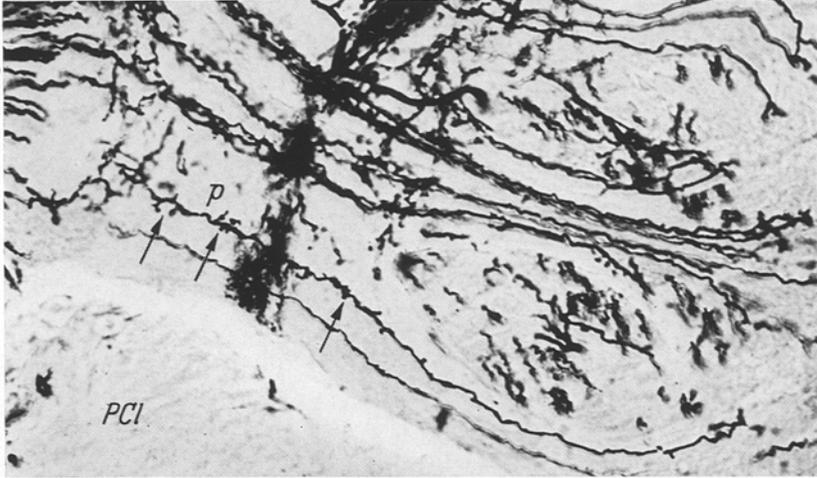


Abb. 12. Pilzkörperneuronen im Pedunculus mit Endknöpfchen (Pfeil). Golgi-Imprägnation. *p* Pedunculus, *PCI* Protocerebrallobus

während die Fasern der medianen an die Fasern der Zellgruppe II anschließen. Die Läsion der peripheren Zellgruppe IV gelang nur bei einem Gehirn hinreichend eindeutig.

Am Übergang des Pedunculus in den α - und β -Lobus spalten sich die Axone der posterior im Pedunculus verlaufenden Neuronen am weitesten dorsal, dann folgen die im Zentrum gelegenen; die anterior verlaufenden teilen sich am weitesten ventral. Die Fasern der ersteren Neuronen liegen also im α -Lobus dorsal, die der zweiten im Zentrum, die der letzteren dagegen ventral (Abb. 14). An der Aufzweigungsstelle entsteht auf diese Weise die bereits von PIETSCHKER beschriebene „Hörnchen“-Struktur (Abb. 15).

c) Die Becherstruktur

Bei vielen Insektengruppen zeigen die Pilzkörperbecher im lichtmikroskopischen Bild Zonen dichter liegenden Neuropilems, die oft als

Glomeruli ausgebildet sind. Sie stellen die Bereiche im Calyx dar, in denen die Neurite pilzkörperfremder Fasern Synapsen mit den Dendriten der Pilzkörperneuronen eingehen. Nach TRUJILLO-CENOZ u. MELAMED

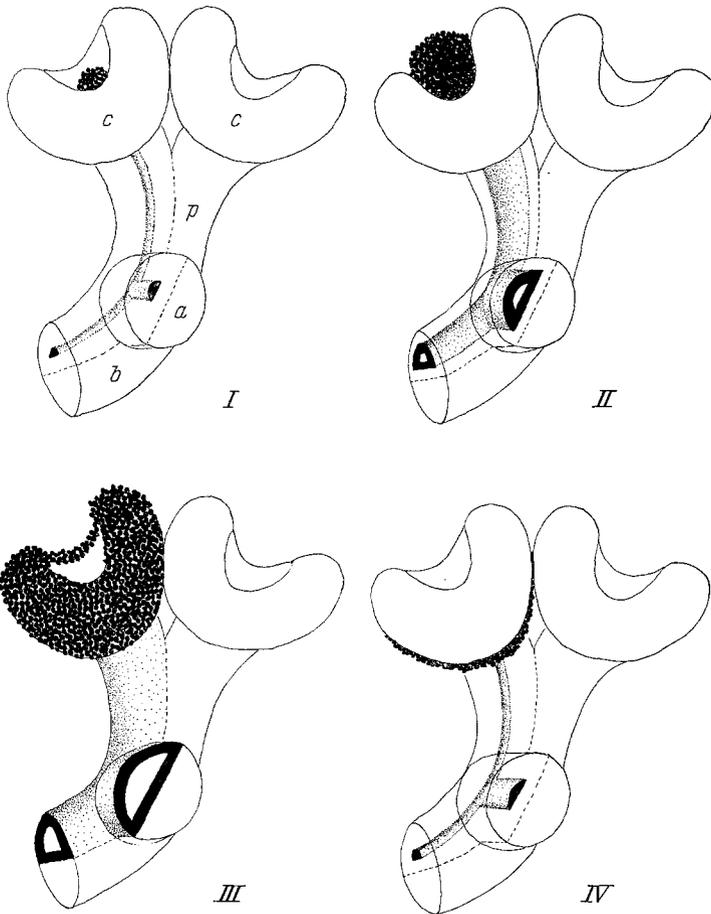


Abb. 13. Verlauf der Fasergruppen I, II, III und IV im Pilzkörper.
a α -Lobus; b β -Lobus; c Calyxneuropilem; p Pedunculus

(1962) bestehen diese Gebilde bei *Acromirmex* (Formicidae) und *Archophileurus* (Scarabaeidae) aus einer zentralen Nervenendigung, die von einer großen Menge Fasern geringeren Durchmessers umgeben wird. Zwei Möglichkeiten funktioneller Organisation werden genannt:

1. Die zentralen Endigungen stellen praesynaptische Fasern dar. Nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über die Polarität der Synapsen im Calyx sind sie dann Teile pilzkörperfremder Neuronen.

2. Die zentralen Endigungen stellen postsynaptische Fasern dar, sind also Teile der Pilzkörperneuronen.

Bei *Formica* zeigen Schnitte (Abb. 16), daß die dünneren Fasern über 60% der Fläche einnehmen, während die zentralen Endigungen nur maximal 40% beanspruchen. Dieses Verhältnis kann auch auf das dreidimensionale Gebilde, den ganzen Becher, übertragen werden. Berechnungen ergaben, daß das Volumen sämtlicher Dendritenverzweigungen

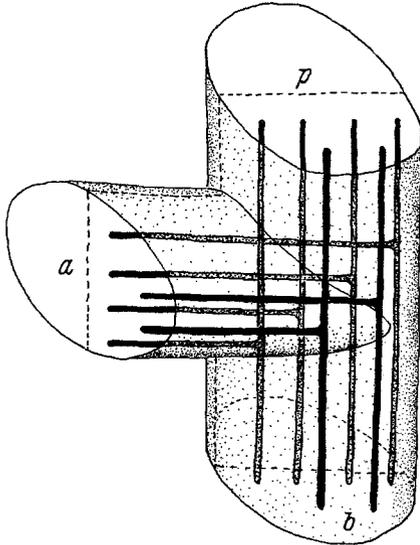


Abb. 14

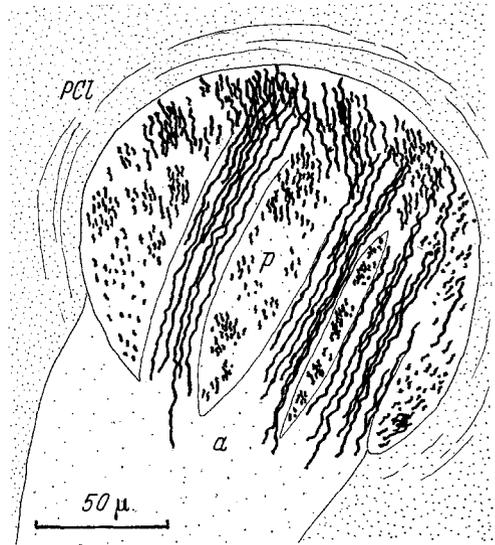


Abb. 15

Abb. 14. Aufspaltung der Pilzkörperneuronen in α - und β -Lobus. *a* α -Lobus; *b* β -Lobus; *p* Pedunculus

Abb. 15. „Hörnchenbildung“ am Übergang des Pedunculus in α - und β -Lobus. Horizontalschnitt, Golgi-Imprägnation. *a* α -Lobus; *p* Pedunculus; *PCI* Protocerebrallobus

der Pilzkörperneuronen etwa 75% des Bechervolumens ausmachen muß. Da außerdem Durchmesser und Mitochondrienstruktur der dünnen Fasern auf elektronenmikroskopischen Schnitten den Axonen im Pedunculus entsprechen, den zentralen Endigungen gleichende Fasern auch im Protocerebrallobus auftreten, darf angenommen werden, daß die zentralen Endigungen nicht den Pilzkörperzellen entsprechen, sondern pilzkörperfremden Fasern.

Anzumerken ist, daß die von TRUJILLO-CENOZ u. MELAMED bei *Acromirmex* untersuchten Strukturen im Gegensatz zu den Verhältnissen bei vielen anderen Insekten — wie etwa bei *Archophileurus* oder *Melolontha* in Abb. 17 — keine Glomeruli darstellen können, da im Calyx der Ameisen keine ausgebildet sind (vgl. Abb. 9 und 10).

Nicht erwähnt werden von TRUJILLO-CENOS u. MELAMED Gliazellen im Calyx. Ebenso wie die Perikaryenschicht (LANDOLT, 1965) sind bei *Formica* auch die Pilzkörperneuropilembereiche dicht von Gliazellen durchsetzt, deren Zellkörper am Rand der Fasermassen liegen. Ihre fein verzweigten Fortsätze (Abb. 18) ziehen durch das gesamte Neuropilem.

Glomeruli. Glomerulus-Neuropilem besteht aus vielen dicht nebeneinander liegenden Verzweigungen prä- und postsynaptischer Elemente, die

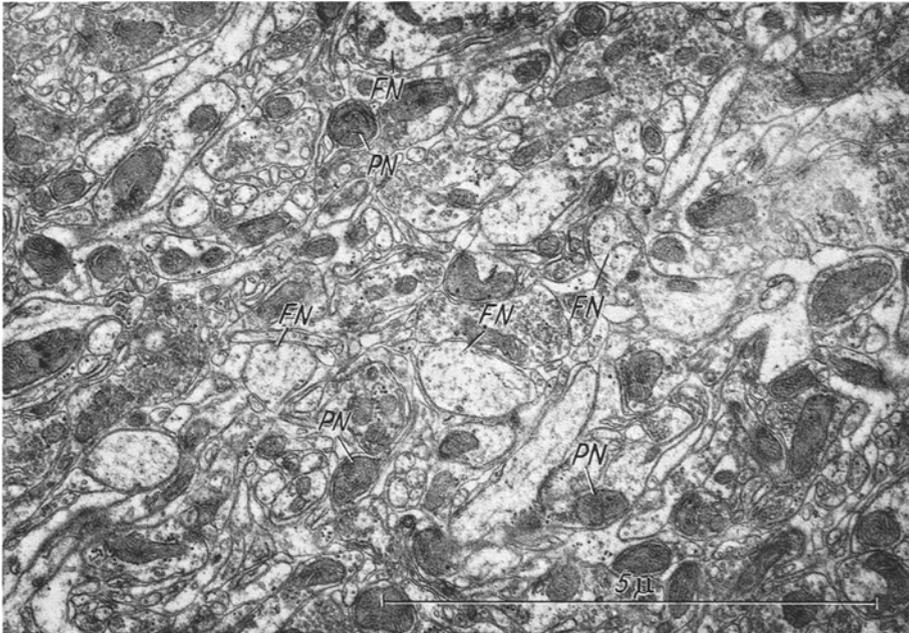


Abb. 16. Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Schnittes durch das Calyxneuropilem von *Formica rufa*. Frontalschnitt. *PN* Pilzkörperneuronen; *FN* Verzweigungen pilzkörperfremder Neuronen

sich als Stellen dichter liegenden Neuropilems von den umliegenden undifferenzierten Fasermassen abheben (MAYNARD, 1962).

Glomeruli treten bei Vertebraten im Cerebellum, im Nucleus rotundus und im Lobus olfactorius auf. Nach ALLISON (1953) treten in jeden Glomerulus des Lobus olfactorius des Kaninchens 26 000 Fasern aus dem Tractus ein, während nur je 90 postsynaptische Fasern die Glomeruli verlassen. Bei den Insekten liegen Glomeruli im Deutocerebrum und im Calyxneuropilem. Während HANSTRÖM (1928) für viele Coleopteren und für *Periplaneta* Glomeruli im Calyx beschreibt, fehlen sie den hoch spezialisierten Hymenopteren.

Bei *Melolontha* sind die Becherglomeruli ausschließlich Bildungen der Pilzkörperneuronen, da die Endigungen der pilzkörperfremden Fasern

im Becher nur wenig verzweigt sind (Abb. 17). Die Dendriten jedes Pilzkörperneurons bilden mehrere Glomeruli.

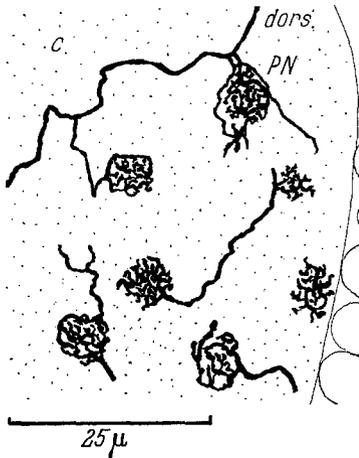


Abb. 17. Glomerulusstrukturen als Bildungen der Pilzkörperneuronen (PN) im Calyx (c) von *Melolontha*. Golgi-Imprägnation. dors. dorsal

Während im Deutocerebrum der Insekten (s. S. 194) und im Lobus olfactorius der Vertebraten (ALLISON) Transformation der Erregungen in den Glomeruli von vielen präsynaptischen auf wenige postsynaptische Fasern stattfindet, ist dies bei den Pilzkörpern nicht der Fall. Bis jetzt ist nur Polarität der Synapsen in einer Richtung, von pilzkörperfremden Fasern zu den Pilzkörperneuronen bekannt (VOWLES, 1955, 1961, zit. HUBER, 1965; MAYNARD, 1956). Da letztere weit zahlreicher und verzweigter sind (s. S. 157 und 167), scheint Transformation von wenigen präsynaptischen auf viele postsynaptische Fasern stattzufinden.

Da bei den Hymenopteren die Synapsen im Calyx nicht auf begrenzte Glomerulibezirke beschränkt sind, vermögen pilzkörperfremde Fasern und Pilzkörperneuronen (Ausnahme bei pilzkörperfremden Fasern s. S. 164) überall im Calyx Synapsen zu bilden. Bei gleichem Calyxvolumen

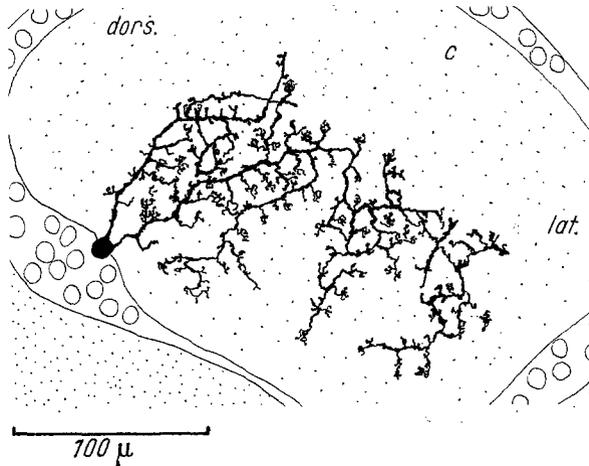


Abb. 18. Gliazelle im Calyx (c) von *Formica rufa*. Golgi-Imprägnation. dors. dorsal; lat. lateral

können dadurch mehr Kontaktstellen ausgebildet werden, stärkere funktionelle Differenzierung bei mehr Koordinationsmöglichkeiten könnte die Folge sein. Ob dies der Fall ist, müssen physiologische Untersuchungen zeigen.

d) Bahnen zu den Pilzkörpern

PANDAZIS (1930), PIETSCHKER (1911) und VOWLES (1955) geben eine Zusammenstellung der Faserzüge zu den Pilzkörpern; PANDAZIS und PIETSCHKER nach Anwendung gewöhnlicher Färbemethoden, VOWLES nach Versilberung mit der Methode von HOLMES.

Zusammenstellung der Bahnen

		Untersucher			
Verbindungen zum Becher:					
drittes optisches Ganglion	-Becher	V	G	Pa	
zweites optisches Ganglion	-Becher	V	G	Pa	
Tuberculum opticum	-Becher	V			
Protocerebrallobus	-Becher		G		Pi
Becher der anderen Hemisphäre	-Becher				Pi
sensorischer Deutocerebralteil	-lat. Becher	V	G	Pa	
sensorischer Deutocerebralteil	-med. Becher	V	G	Pa	
sens. DC der anderen Hemisphäre	-Becher			Pa	
Unterschlundganglion	-Becher	V			
Verbindungen zum Pedunculus:					
Pedunculus der anderen Hemisphäre	-Pedunculus				Pi
Zentralkörper	-Pedunculus			Pa	
Protocerebrallobus	-Pedunculus		G		
β -Lobus der anderen Hemisphäre?	-Pedunculus		G		
Verbindungen zum α -Lobus:					
α -Lobus der anderen Hemisphäre	$-\alpha$ -Lobus	V			
drittes optisches Ganglion	$-\alpha$ -Lobus	V			
zweites optisches Ganglion	$-\alpha$ -Lobus	V			
Tuberculum opticum	$-\alpha$ -Lobus	V			
Protocerebrallobus	$-\alpha$ -Lobus		G		
sensorischer Deutocerebralteil	$-\alpha$ -Lobus	V	G		
Unterschlundganglion	$-\alpha$ -Lobus	V			
Verbindungen zum β -Lobus:					
Fasermasse unterhalb des ZK	$-\beta$ -Lobus	V			
Zentralkörper	$-\beta$ -Lobus		G		
Protocerebrallobus der anderen Hemisphäre	$-\beta$ -Lobus		G		
Protocerebrallobus der gleichen Hemisphäre	$-\beta$ -Lobus		G		
motorischer Deutocerebralteil	$-\beta$ -Lobus	V			
Unterschlundganglion der gleichen Hemisphäre	$-\beta$ -Lobus	V			
Unterschlundganglion der anderen Hemisphäre	$-\beta$ -Lobus	V			

Abkürzungen: V=VOWLES, Pa=PANDAZIS, Pi=PIETSCHKER, G=GOLL.

e) Endigung pilzkörperfremder Fasern in den Bechern

Die zwischen Calyx und Pedunculus in die Pilzkörper eintretenden Fasern weisen im Calyx gleichartige Endverzweigungen auf (vgl. KENYON,

1896, Pl. XXI, 26 und 27). Eine Ausnahme machen die Neuronen, die den Protocerebrallobus, α - und β -Lobus, Pedunculus und Calyx miteinander verbinden (Abb. 31).

Die Fasern der Bahnen vom Deutocerebrum und von den Protocerebralloben geben in beide Becher Verzweigungen ab (Abb. 20). Für die anderen Faserzüge steht der Nachweis noch aus.

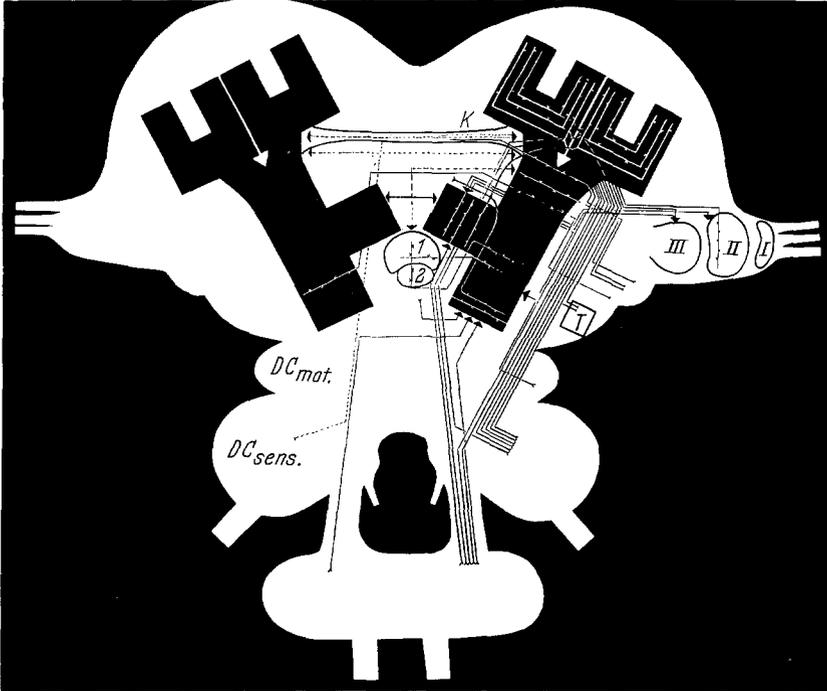


Abb. 19. Faserzüge zu den Pilzkörpern. Die durch Versilberung gefundenen Bahnen sind mit ausgezogenen Linien dargestellt, die mit gewöhnlichen Färbemethoden entdeckten sind strichliert. Pfeile geben an, wo die Endverzweigungen nicht bekannt sind. DC_{sens} sensorischer Deutocerebralteil; DC_{mot} motorischer Deutocerebralteil; K Kommissur; T Tuberculum opticum; I, II, III erstes, zweites und drittes optisches Ganglion; 1 oberer Zentralkörperteil; 2 unterer Zentralkörperteil

Die Endverzweigungen der Faserzüge vom dritten und vom zweiten optischen Ganglion und vom sensorischen Deutocerebralteil zum lateralen und medianen Calyx sind in allen Becherbezirken zu finden, während diejenigen der Fasern von den Protocerebralloben vorwiegend in den oberen Teilen der Becherwand liegen (Abb. 22).

f) Funktionsweise der Pilzkörperneuronen

MAYNARD (1956) kommt durch elektrische Reizung der Antennenerven und Verfolgung der dadurch hervorgerufenen Erregungen im Pilz-

körper von *Periplaneta* zu dem Schluß, daß die Pilzkörperneuronen Erregungen vom Calyx in den Pedunculus und von dort in den α - und β -Lobus leiten. VOWLES (1955 und 1961, zit. nach HUBER, 1965) gibt

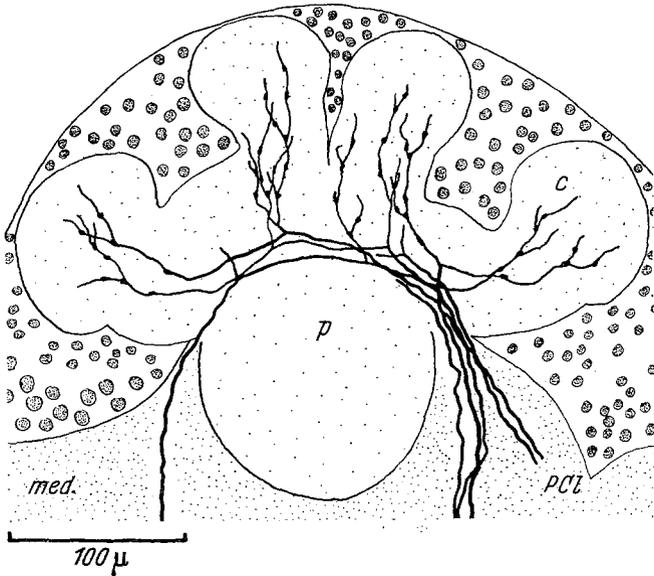


Abb. 20. Endigung der Fasern des Tractus olf.-glob. in den Bechern der Pilzkörper. Frontalschnitt, Golgi-Imprägnation. *c* Calyx; *p* Pedunculus; *PCI* Protocerebrallobus; *med.* median

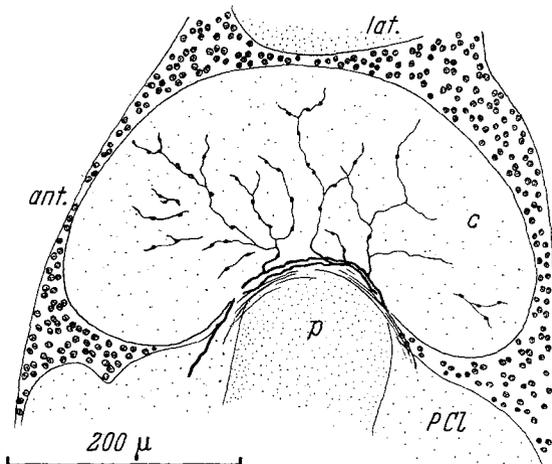


Abb. 21. Aufzweigung einer Faser des Tractus olf.-glob. im Pilzkörperbecher. Horizontalschnitt, Golgi-Imprägnation. *c* Calyx; *p* Pedunculus; *PCI* Protocerebrallobus; *ant.* anterior; *lat.* lateral

aufgrund morphologischer und elektrophysiologischer Untersuchungen zwei Möglichkeiten für die Erregungsleitung im Pilzkörperan: Sensorische Fasern vom Deutocerebrum und den optischen Ganglien bilden im α -Lobus und Calyx Synapsen mit den Pilzkörperneuronen. Im Fall A (1955) findet nach Interaktion der übermittelten Erregungen im β -Lobus des Pilzkörpers Ableitung der resultierenden Muster an motorische Zentren statt, während in B (1961) die vom α -Lobus zu den sensorischen Zentren ziehenden Bahnen als Rückkoppelung zur Sensorik dienen (Abb. 23).

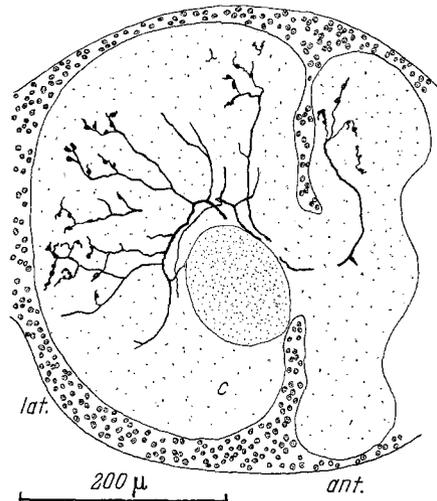


Abb. 22. Endigungen von Neuronen, die vom gleichseitigen Protocerebrallobus zum Calyx (c) führen. Horizontalschnitt, Golgi-Imprägnation. *ant.* anterior; *lat.* lateral

Anhand von Strukturuntersuchungen läßt sich über die Funktionsweise der Pilzkörperzellen wenig aussagen: die Anatomie legt die Annahme nahe, daß α - und β -Lobus funktionelle Parallelen aufweisen, da sowohl die Pilzkörperneuronen als auch die Endigungen fremder Fasern in beiden Gebilden gleich strukturiert sind und die Struktur des Calyx davon abweicht.

Calyx. Die eintretenden Systeme geben in beide Becher Verzweigungen ab. Mit wenigen Seitenästen erstrecken sie über einen Großteil jeden Bechers und erfassen sämtliche Neuropilebereiche (Abb. 20 u. 22). Trotz kleiner Abweichungen weisen sie den gleichen Verzweigungstyp auf. Nur das bereits genannte System, das Protocerebrallobus, Becher, α - und β -Lobus verbindet, verhält sich abweichend (Abb. 31). Die auf bestimmte Becherbereiche beschränkten Dendriten der einzelnen Gruppen von Pilzkörperneuronen zeigen Unterschiede (Abb. 9):

Die im unteren Becherteil liegenden Dendriten der Gruppen I und II erfassen je etwa $1/45$ ($100\,000\ \mu^3$) des Calyxvolumens, die auf den Randwulst beschränkten Dendriten der Gruppe III je etwa $1/50$ ($90\,000\ \mu^3$) und die Neurone der Gruppe IV nur ungefähr $1/1000$ ($4000\ \mu^3$). Die Auszählung der Fasern im elektronenoptischen Bild eines Querschnitts durch den Pedunculus ergab, daß jeder Pilzkörper aus etwa $50\,000$ Zellen besteht (LANDOLT lieferte 1965 den elektronenmikroskopischen Nachweis, daß jeder Zellkörper ein Axon ausbildet). Diese Zahl stimmt gut überein

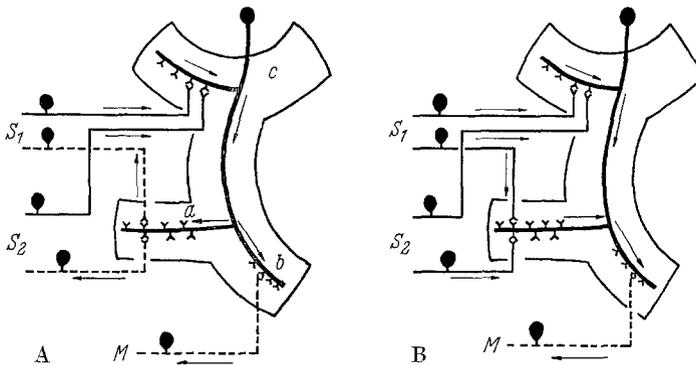


Abb. 23. Erregungsleitung im Pilzkörper. Nach VOWLES, aus HUBER, 1965. S_1, S_2 sensorische Zentren; M motorisches Zentrum; a α -Lobus; b β -Lobus; c Calyx

mit der Zählung FLÖGELS, der für *Periplaneta* $34\,000$ Zellen pro Pilzkörper angibt. Bei *Formica* enthält jeder Calyx also die Dendriten von $25\,000$ Pilzkörperneuronen, wobei jedes $1/1000$ bis $1/45$ des Calyxvolumens erfaßt. Starke Verflechtung der Fasern untereinander ist damit gewährleistet.

Pedunculus, α - und β -Lobus. Der Bau der Axone der einzelnen Pilzkörperneuronen läßt keine Unterschiede erkennen. Sowohl im Pedunculus als auch im α - und β -Lobus haben die Neurite gleiche Struktur.

Auch die Endigungen der pilzkörperfremden Systeme zeigen in allen drei Pilzkörperbereichen das gleiche Bild: jede Faser erfaßt einen größeren Teil der Querschnittsfläche (Abb. 33, 35 und 36) und steht damit mit Pilzkörperneuronen in Verbindung, deren Dendriten über einen größeren Bereich des Calyx verteilt sind und allen vier Zelltypen angehören dürften.

2. Die Protocerebralloben

Die Protocerebralloben werden von Histologen und Physiologen gleichermaßen gemieden, da ihre undifferenzierten Neuropilemassen („diffuse neuropil“ MAYNARD, 1962) zwar den Großteil des Proto-

cerebrums ausmachen, jedoch bis heute keinerlei strukturellen Unterschiede erkennen ließen, die zu einer Aufteilung der Loben in verschiedene Bereiche berechtigt hätten. Seit FLÖGEL (1878), der für *Periplaneta* 6 Lobusbezirke angibt, wurde immer wieder eine derartige Gliederung versucht, doch mußten die Versuche aus genannten Gründen scheitern.

Während die Daten physiologischer Untersuchungen allein noch zu wenig Anhaltspunkte liefern, scheint es aussichtsreich, durch Anwendung

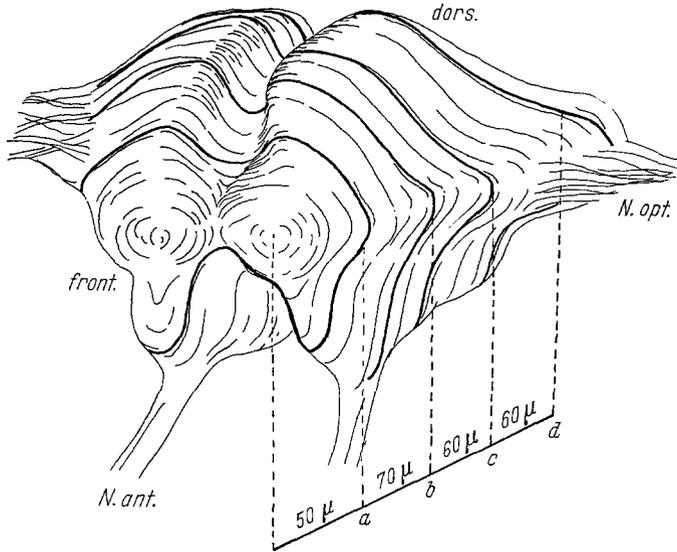


Abb. 24. Darstellung der Schnittebenen *a*, *b*, *c* und *d* in Abb. 25. *dors.* dorsal; *N. ant.* Nervus antennalis; *front.* frontal; *N. opt.* Nervus opticus

spezifischer histologischer Methoden und durch Synthese von Histologie und Physiologie (s. S. 200) weiterzukommen.

a) Aufbau

Die Protocerebralloben weisen in verschiedenen Hirntiefen unterschiedlichen Bau auf. Abb. 25 a—c und d zeigen Querschnitte durch verschiedene Regionen des Protocerebrums bei *Formica rufa*; Abb. 24 vermittelt die Übersicht über die Schnittebenen.

Protocerebrallobusbereiche bei *Formica*:

1 Im vordersten Bereich des Protocerebrums sind beide Protocerebralloben eng miteinander verbunden (Abb. 25 a und Abb. 26), und die Verästelungen geben eine Vielzahl reich verzweigter, gleich strukturierter Fasern wieder, die über den ganzen Lobusquerschnitt verteilt liegen (Abb. 26 und 28).

2 Weiter in Richtung zum β -Lobus hin findet Trennung der Neuronen beider Protocerebralloben statt (Abb. 25 b und 27). Durch Versilberung lassen sich verschiedene Fasersysteme feststellen, die die α -Loben umgeben. Ihre Verzweigungen bewirken vor allem ein Zunehmen der Lateralloben.

3 Auf der Höhe der β -Loben (Abb. 25 c) erfahren die Lateralloben ihre größte Ausdehnung, da mehrere verschiedene Neurongruppen in diesem Bereich mit zahlreichen Verzweigungen nebeneinander liegen (Abb. 29).

4 Die Lobusbereiche vor dem Übergang zum Deuto- und Tritocerebrum (Abb. 25 d) sind durch eine Kommissur miteinander verbunden und stehen mit absteigenden Hirnbahnen in Verbindung (HUBER, 1959, 1960; ROWELL, 1963).

b) *Faserverlauf*

Die Bahnen zu anderen Hirnteilen kommen aus den Lateralloben.

Verbindungen bestehen zwischen dorsalen Laterallobusbereichen (Abb. 59, 1) und

1 den Pilzkörperbechern (Abb. 29, 3) und

2 dem motorischen Deutocerebralteil (Abb. 29, 3).

Von mediodorsalen Laterallobusbereichen (Abb. 59, 2) ziehen Fasern 3 über den Pedunculus und die dorsale Kommissur (Abb. 29, 1 und 2 und Abb. 34) zum Zentralkörper,

4 über den Pedunculus und die dorsale Kommissur zum Pedunculus der Gegenseite,

5 über den Pedunculus zum β -Lobus der Gegenseite (Abb. 29, 2 und Abb. 36) und

6 zum zweiten optischen Ganglion (Abb. 29, 4).

Von ventralen Bereichen der Protocerebralloben (Abb. 59, 3) führen Fasern

7 zum oberen Zentralkörperteil (Abb. 29, 6) und

8 zum unteren Zentralkörperteil (Abb. 29, 5).

Ob Fasern von diesen Bezirken auch zum Pilzkörper- β -Lobus führen, ist nicht sicher; Verzweigungen in den β -Loben (Abb. 29, 9), die Ähnlichkeit mit den Kollateralen der Protocerebrallobusneuronen im Pedunculus und α -Lobus aufweisen, scheinen auf eine solche Verbindung hinzuweisen.

Verbindungen mit den Pilzkörpern. Besonders bemerkenswert ist die enge Verbindung der Protocerebralloben mit den Pilzkörpern, die nach den reizphysiologischen Untersuchungen von HUBER (1952—1965) im Insektengehirn zwar angenommen werden mußte, über deren Struktur aber bislang nichts bekannt war.

Bereits gewöhnliche Färbemethoden lassen auf den Schnitten Faserbahnen erkennen, die von Kernbezirken ventral (2 Gruppen), lateral

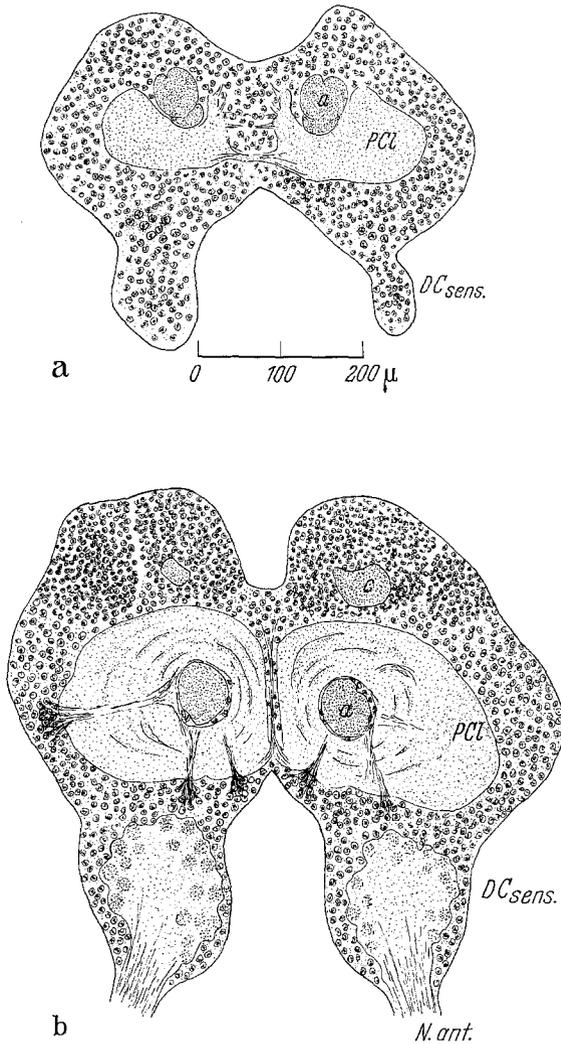
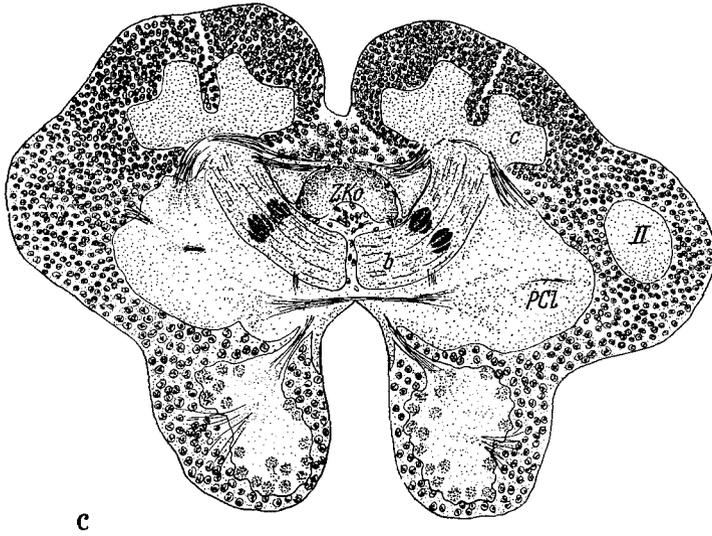


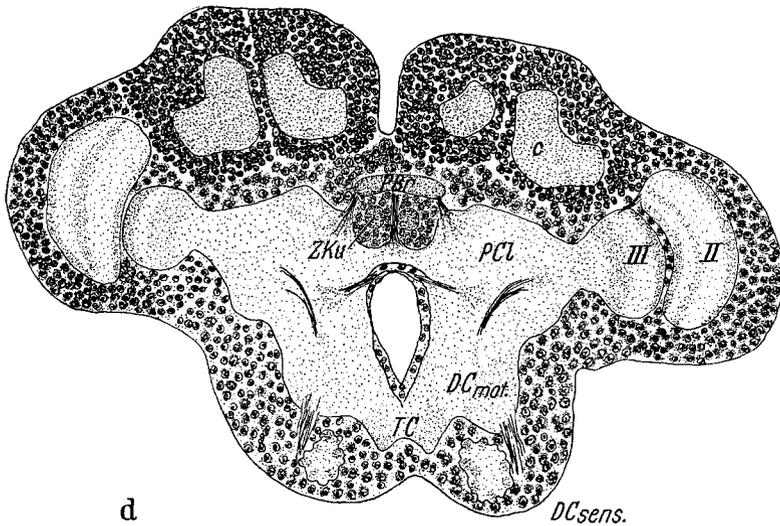
Abb. 25. Frontalschnitte durch das Gehirn von *Formica*. Kernechtrot-Kombination. *a* α -Lobus; *b* β -Lobus; *c* Calyx; *ZKo, ZKu* Zentralkörper; *PBr* Protocerebralbrücke; *II, III* zweites und drittes optisches Ganglion; *DCsens.*, *DCmot.* Deutocerebrum; *TC* Tritocerebrum; *PCI* Protocerebrallobus

(1 Gruppe) — wie aus Abb. 25b ersichtlich — und dorsal (1 Gruppe) im Protocerebrallobusneuropilem zu den Pilzkörpern führen.

Verlauf der Fasern der lateralen Gruppe: Diese Neuronen sind Teile eines reich verzweigten Systems, das vom Protocerebrallobus einerseits in α - und β -Lobus und andererseits in beide Becher führt. Im α -Lobus



c



d

Abb. 25 c u. d

konzentrieren sich die Verzweigungen auf den Bereich hinter der Aufspaltungsstelle, während sie im β -Lobus überall anzutreffen sind (Abb. 30 und 31). In den Bechern zweigen sich die Fasern auf und ziehen bis in

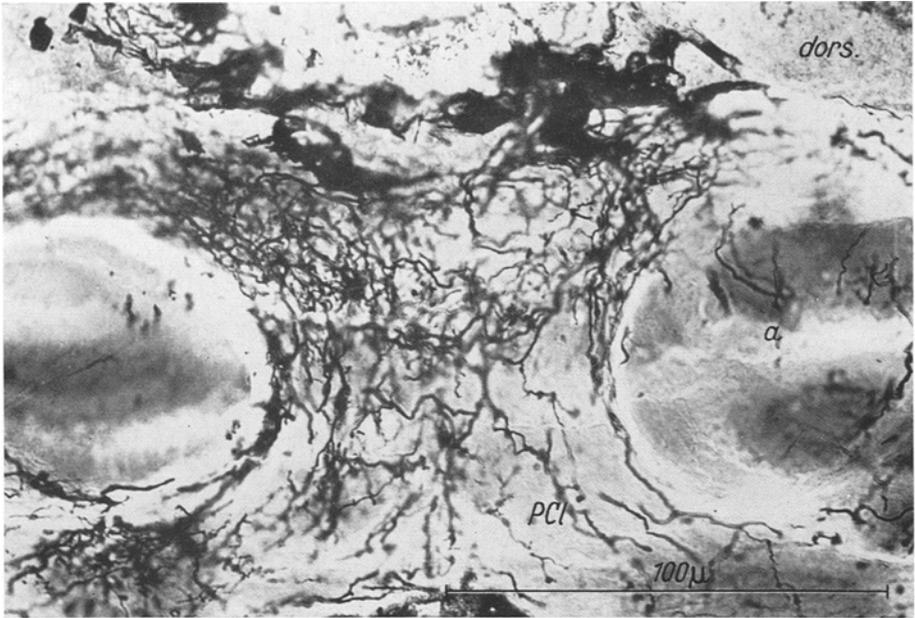


Abb. 26. Imprägnation im Protocerebrallobus auf der Höhe des Schnittes 25a.
α α -Lobus; *PCI* Protocerebrallobus; *dors.* dorsal

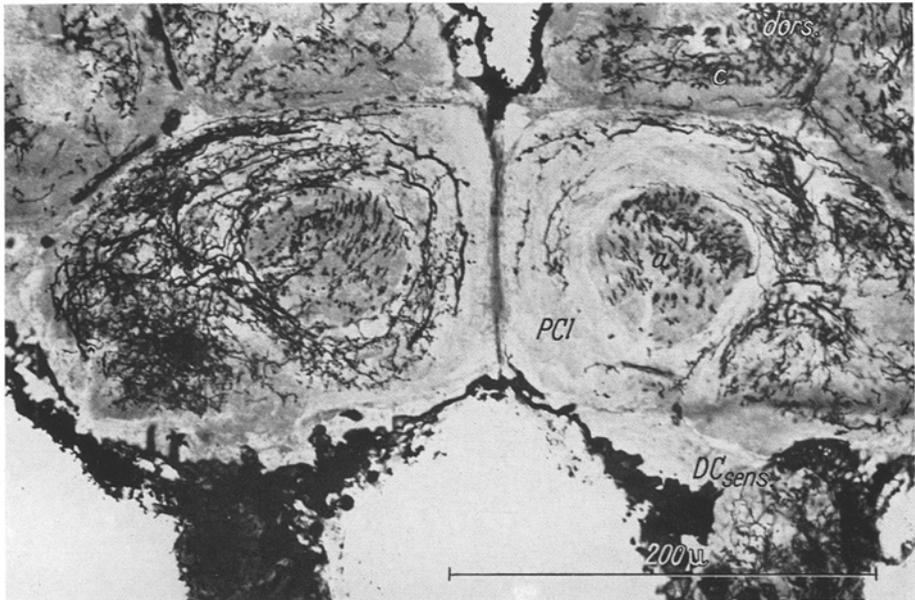


Abb. 27. Imprägnation im Protocerebrallobus auf der Höhe des Schnittes 25b.
α α -Lobus; *c* Calyx; *DCsens.* sensorischer Deutocerebralteil; *PCI* Protocerebrallobus;
dors. dorsal

den Randwulst, so daß sämtliche Becherbezirke mit dem System in Verbindung stehen. Im Protocerebrallobus selbst bilden sie einen Teil der ausgedehnten Fasermassen, die den α -Lobus umgeben (Abb. 28 und KENYON, 1896, Pl. XXI, 23 und XVII).

Die Neuronen der dorsalen und ventralen Gruppen konnten nur bis in den α -Lobus verfolgt werden. Mit den lateralen Gruppen zusammen bilden sie ein System, das den α -Lobus kreisförmig umgibt und in diesen eindringt.

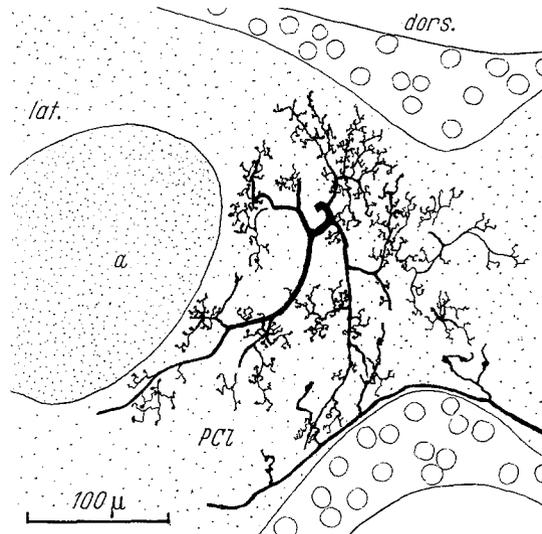


Abb. 28. Endverzweigungen einer Protocerebrallobusfaser im vorderen Teil des Protocerebrums. Golgi-Imprägnation. *a* α -Lobus; *PCL* Protocerebrallobus; *dors.* dorsal; *lat.* lateral

In Abb. 32 werden Teile eines ebenfalls mit den Protocerebrallöben in Zusammenhang stehenden Fasersystems sichtbar, das nicht nur Becher, α - und β -Lobus, sondern auch den Pedunculus erfaßt; vollständige Darstellung gelang nicht.

Eintretende Fasern im Pedunculus, α - und β -Lobus. Im Pedunculus (Abb. 35), α -Lobus (Abb. 33) und β -Lobus (Abb. 29, 2) liegen eine Reihe gleichartiger Verzweigungen pilzkörperfremder Fasern.

Pedunculus: Neuronen, die in den Lateralloben ihren Ursprung haben (1 und 2 in Abb. 29 und 34), ziehen sowohl anterior (1 in Abb. 34) als auch posterior (2 in Abb. 34) am Pedunculus vorbei und führen zu den medianen Protocerebrallobuspartien. In den Pedunculus geben sie Verzweigungen ab (Abb. 35). Ob alle Fasern solche Verzweigungen ausbilden, kann anhand von Imprägnationen nicht beurteilt werden.

Die im β -Lobus des Pilzkörpers der Gegenseite gefundenen Neurite (10 in Abb. 29 und 36) sind die Fortsetzungen eines Teiles der Axone dieser Protocerebrallobusneuronen. Abb. 36 stellt die Rekonstruktion eines solchen Systems dar.

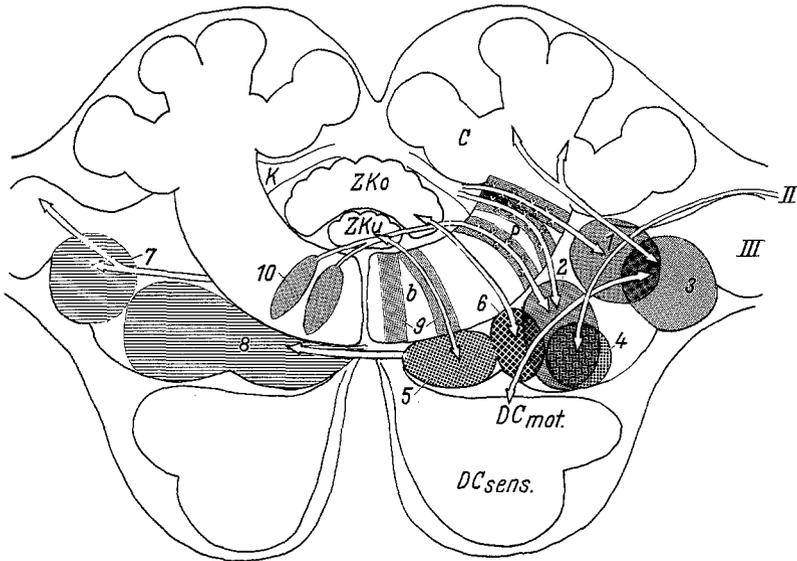


Abb. 29. Schematische Zusammenstellung der verschiedenen Neuronengruppen im Protocerebrallobus und ihre Bahnen zu anderen Gehirnteilen. Die einzelnen Gruppen sind nur in jeweils einer Hemisphäre eingetragen. *b* β -Lobus; *c* Calyx; *DC sens.*, *DC mot.* Deutocerebrum; *p* Pedunculus; *K* Kommissur; *ZKo*, *ZKu* Zentralkörper; *II*, *III* zweites und drittes optisches Ganglion. Die einzelnen Neuronengruppen sind: 1 und 2 Endverzweigungen von Neuronen, die zum Pedunculus, zur Kommissur zwischen beiden Pilzkörpern und zum β -Lobus der Gegenseite führen (10). Die beiden letztgenannten Systeme geben im gleichseitigen Pedunculus Kollateralen ab. 3 Verzweigungsbereich von Nervenzellen (deckt sich mit 7), die zu den Bechern der Pilzkörper und zum Deutocerebrum führen. 4 Bahn und Neurite von Fasern aus dem zweiten optischen Ganglion. 5 und 6 Endverzweigungen von Fasern, die zum unteren und oberen Zentralkörperteil ziehen. 7 Kommissur vom dritten optischen Ganglion und den ventrocaudal davon gelegenen Lobusbereichen zur anderen Hemisphäre. 8 Kommissur zwischen beiden Hemisphären und ihr Einzugsbereich. 9 Kollateralen von Fasern unbekannter Herkunft in den β -Loben. 10 Bahnen vom Laterallobus zum Pilzkörper- β -Lobus der anderen Hemisphäre

Die restlichen Fasern ziehen über die dorsale Kommissur zum Zentralkörper und zum Pedunculus der Gegenseite.

α -Lobus: Die bereits von VIALLANES (1887), KENYON (1896), JONESCUS (1909) und VOWLES (1955) erwähnten Verzweigungen, die überall im α -Lobus zu finden sind, gehören den Systemen an, die die Pilzkörper-

abschnitte miteinander verbinden (Abb. 30—32). Auch hier erfaßt jede Faser einen größeren Bereich der Querschnittsfläche.

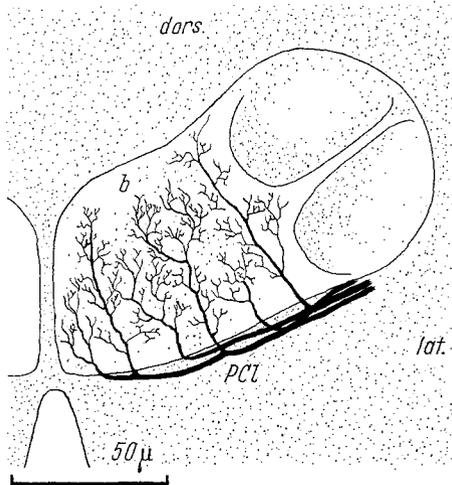


Abb. 30. Rekonstruktion der Faserverzweigungen aus dem Protocerebrallobus im β -Lobus. Golgi-Imprägnation. *b* β -Lobus; *PCL* Protocerebrallobus; *dors.* dorsal; *lat.* lateral

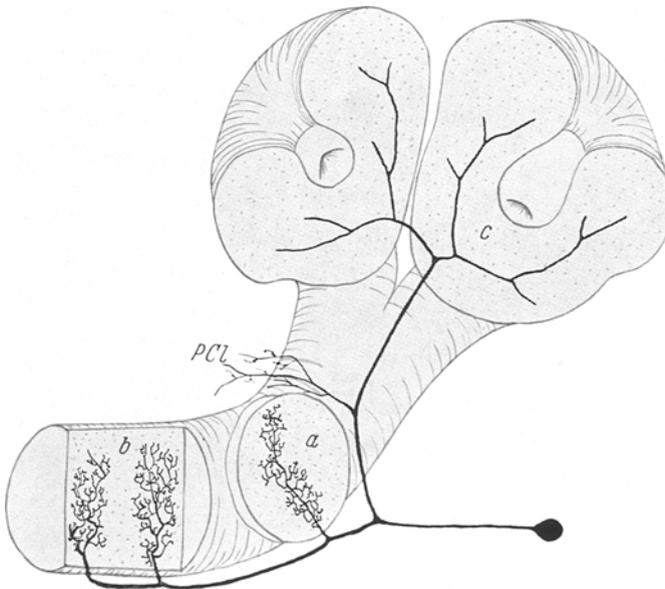


Abb. 31. Rekonstruktion des gesamten Faserverlaufs. *a* α -Lobus (angeschnitten); *b* β -Lobus (angeschnitten); *c* Calyx; *PCL* Protocerebrallobus

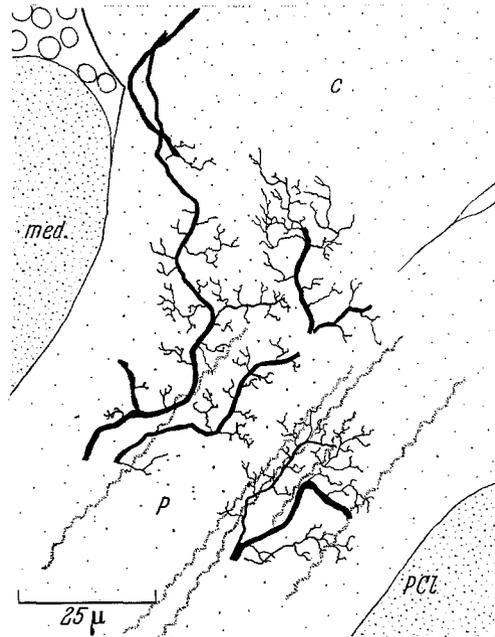


Abb. 32. Teilweise Imprägation von Neuronen aus dem Protocerebrallobus im Pedunculus. Golgi-Imprägation. Frontalschnitt. *c* Calyx; *p* Pedunculus; *PCI* Protocerebrallobus; *med.* median

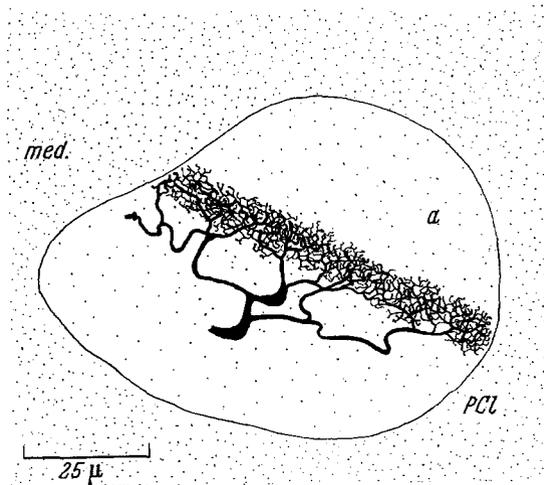


Abb. 33. In den α -Lobus eintretende Faser mit Endverzweigungen. Querschnitt durch den α -Lobus. Golgi-Imprägation. Frontalschnitt. *a* α -Lobus; *PCI* Protocerebrallobus; *med.* median

β -Lobus: Die den im β -Lobus liegenden Verzweigungen (Abb. 29, 10) zugehörigen Axone wurden nicht gefunden.

Verbindungen mit dem Zentralkörper. Von den Protocerebrallobusbereichen ventral des Pilzkörper- β -Lobus führen Fasern zum Zentral-

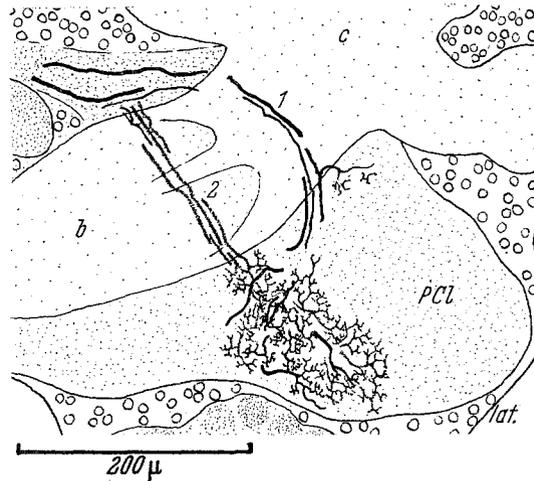


Abb. 34. Fasern vom Laterallobus zur Commissur zwischen den beiden Pilzkörpern. Frontalschnitt, Golgi-Imprägnation. *b* β -Lobus; *c* Calyx; *PCI* Protocerebrallobus; *1* Fasern, die anterior in den Protocerebralloben zur Commissur ziehen; *2* Fasern, die posterior in den Protocerebralloben zur Commissur ziehen; *lat.* lateral

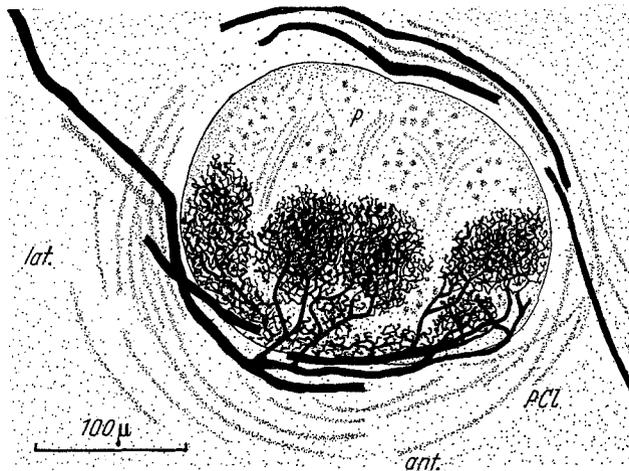


Abb. 35. Verzweigungen der Neuronen aus dem Protocerebrallobus im Pedunculus. Horizontalschnitt, Golgi-Imprägnation. *p* Pedunculus; *PCI* Protocerebrallobus; *ant.* anterior; *lat.* lateral

körper, deren Ursprung im Neuropilem des Protocerebrallobus in zwei Bezirke aufgeteilt ist: von einem medianen Bereich ziehen die Fasern zum unteren (5 in Abb. 29 und 37) und von dem lateral davon gelegenen zum oberen Zentralkörperteil (6 in Abb. 29).

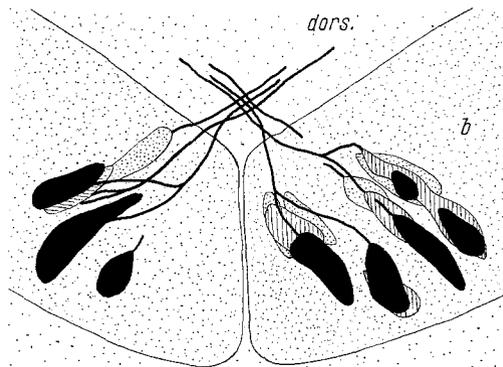


Abb. 36. In den β -Lobus (*b*) eintretendes Fasersystem. Rekonstruktion nach drei Schnitten von je $15\ \mu$ Dicke. *dors.* dorsal

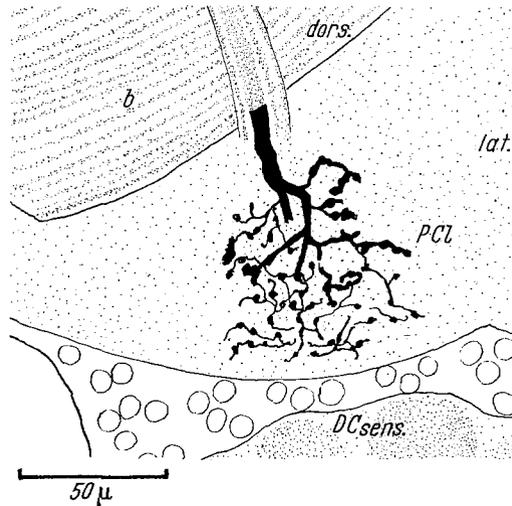


Abb. 37. Verzweigungen einer zum unteren Zentralkörperteil führenden Faser im Protocerebrallobus. Golgi-Imprägnation, Frontalschnitt. *b* β -Lobus; *DCsens.* sensorischer Deutocerebralteil; *PCI* Protocerebrallobus; *dors.* dorsal; *lat.* lateral

Kommissuren. Neben der engen Verbindung der Protocerebralloben im vordersten Teil des Hirns und der dorsalen Kommissur, die zwischen den beiden Pilzkörpern verläuft, stellen zwei weitere Kommissuren die Verknüpfung beider Hemisphären her: ein Teil der Kommissur zwischen

den beiden dritten optischen Ganglien führt zu den ventral davon gelegenen Lobusbereichen und verbindet diese miteinander; außerdem ist im ventrocaudalen Protocerebralteil eine mächtige Kommissur ausgebildet. 7 und 8 in Abb. 29 veranschaulichen, welche Teile des Protocerebrums von beiden erfaßt werden.

3. Der Zentralkörper

Im Gegensatz zu den Pilzkörpern besteht das Neuropilem des Zentralkörpers nur aus den Endigungen von Neuronen, die von anderen Hirnteilen herführen und deren Zellkörper zum Teil den Zentralkörper umgeben. Segmentale Interneuronen, die das Zentralkörperneuropilem nicht verlassen, sind nicht bekannt. Die Zentralkörperteile stellen einen Sammelpunkt von Fasern aus allen wichtigen Teilen des Gehirns dar. Elektrophysiologische Untersuchungen über die Steuerung der Lokomotion und des akustischen Verhaltens bei Orthopteren (HUBER, 1955—1965) ergaben, daß dem Zentralkörper, der sowohl mit der Afferenz als auch mit absteigenden Hirnbahnen verbunden ist, wesentliche integrierende Tätigkeit zukommt (s. S. 197). Diese Befunde werfen die Frage nach den zugrunde liegenden Strukturen auf.

a) *Aufbau*

Der Zentralkörper liegt als unpaares Organ im Medianteil des Protocerebrums zwischen den beiden Pilzkörpern. Er gliedert sich in drei Bezirke auf, die durch zahlreiche Zellkörper voneinander getrennt sind (Abb. 38):

- 1 oberer Zentralkörperteil (ZKo),
- 2 unterer Zentralkörperteil (ZKu) und
- 3 Knollen (Kn).

Die beiden Knollen („tubercules du corps central“ VIALLANES, 1887) liegen als kugelförmige Gebilde ventral des Zentralkörpers. Obwohl sie von mehreren Autoren (VIALLANES, 1887; KENYON, 1896; KÜHNLE, 1913; BRETSCHNEIDER, 1921; BALDUS, 1924; PFLUGFELDER, 1936—1937 und BIERBRODT, 1942) als selbständige Strukturen im Insektengehirn beschrieben wurden, gibt es Untersucher (THOMPSON, 1913 und 1914; BARENDRECHT, 1931), die sie für die Fortsetzung der β -Loben halten. Obwohl die Möglichkeit besteht, daß die Knollen mit den Pilzkörpern in Verbindung stehen, zeigen sowohl Versilberungen als auch Läsionen, daß keine Pilzkörperneuronen aus den β -Loben in die Knollen übertreten.

b) *Verbindungen mit anderen Gehirnteilen*

Gefunden wurden Faserzüge zwischen dem Zentralkörper und

- 1 den Protocerebralloben,
- 2 der Kommissur, die dorsal des oberen Zentralkörperteils zwischen den beiden Protocerebralhälften verläuft,

- 3 dem β -Lobus der Pilzkörper,
- 4 dem sensorischen Teil des Deutocerebrums und
- 5 der Protocerebralbrücke.

Eine Verbindung mit dem Pilzkörperpedunculus (beschrieben von PFLUGFELDER, 1936—1937 bei Hemipteren, PANDAZIS, 1930 und PIETSCHKER, 1911 bei Ameisen; PIETSCHKER ist sich jedoch nicht sicher)

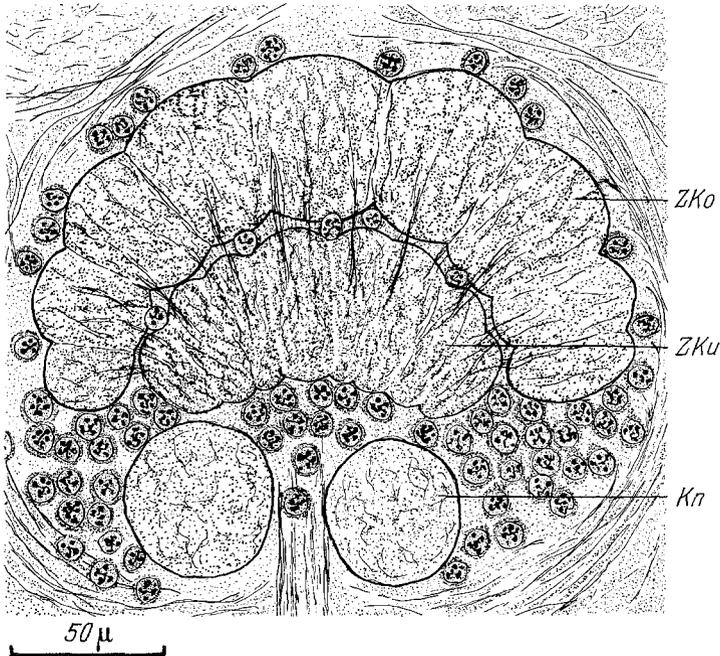


Abb. 38. Zentralkörper von *Formica rufa*. Schrägschnitt, Kernechtrot-Kombination.
Kn Knollen; ZKo, ZKu oberer und unterer Zentralkörperteil

scheint über die in Abb. 34 dargestellten Neuronen möglich, da ein Teil von der Kommissur zum Zentralkörper zieht. Die Verbindung zum Lobus opticus (HANSTRÖM, 1928 bei *Periplaneta*), die Bahn zum Tritocerebrum (PFLUGFELDER, 1937) und die Verbindung mit dem Unterschlundganglion (PIETSCHKER, 1911) konnte ich nicht sicher nachweisen. Eine direkte Verbindung des Zentralkörpers mit den Bechern der Pilzkörper, wie sie PIETSCHKER erwähnt, existiert nach meinen Beobachtungen nicht.

c) Fasersysteme

Bahnen zu den Protocerebralloben und zum Deutocerebrum. Vom medianen Bereich der ventralen Protocerebrallobuspartien (Abb. 39 und

2 in Abb. 40) und vom sensorischen Teil des Deutocerebrums (Abb. 39 und 1 in Abb. 40) führen Fasern zu den beiden Zentralkörperteilen. Sie treten im oberen und unteren Zentralkörperteil beidseitig ein und führen bis zum anderen Ende durch; in Abständen geben sie Verzweigungen ins Zentralkörperneuropilem ab. Diese Fasern bewirken wohl die Aufspaltung in einen oberen und unteren Zentralkörperteil. KENYON (1896) zeigt

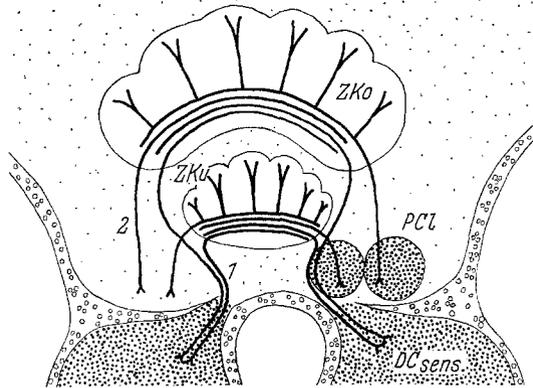


Abb. 39. Bahnen von den Protocerebralloben und vom Deutocerebrum zum Zentralkörper. Schema. *ZKo*, *ZKu* oberer und unterer Zentralkörperteil; 1 Verbindung Zentralkörper-Deutocerebrum; 2 Verbindung Zentralkörper-Protocerebralloben; *PCL* Protocerebralloben; *DCsens.* sensorischer Deutocerebralteil

bei *Apis* Teile dieser Systeme auf, vermag sie aber nicht vollständig darzustellen.

Verbindungen mit den Pilzkörpern. Während es bei Anwendung gewöhnlicher Färbemethoden nicht gelingt, Bahnen zwischen den Pilzkörpern und dem Zentralkörper aufzuzeigen, geben spezifische Methoden (Golgi-Imprägnation) Hinweise.

Abb. 41 zeigt eine Faser, die den oberen Zentralkörperteil mit dem β -Lobus der Pilzkörper knapp unterhalb der Aufspaltungsstelle in α - und β -Lobus verbindet. Die Verzweigung im oberen Zentralkörperteil ist nur teilweise imprägniert, dürfte sich aber über den ganzen Neuropilembereich erstrecken.

Ein weiteres Fasersystem zwischen dem Zentralkörper und den Pilzkörpern ist in Abb. 42 dargestellt. Im Pilzkörper erstrecken sich die Verzweigungen über den ganzen Querschnitt an der Aufspaltungsstelle in α - und β -Lobus, im oberen und unteren Zentralkörperteil ist die Faser auf kleinere Bereiche beschränkt.

Fasern zur Kommissur zwischen beiden Protocerebralhälften. Im oberen und unteren Zentralkörperteil wurden mehrere Fasertypen gefunden,

deren Verzweigungen in beiden Teilen auf einzelne „Strahlen“ beschränkt sind und die alle in die — zwischen den Bechern der beiden Pilzkörper verlaufende — Kommissur dorsal des Zentralkörpers einmünden (Abb. 45). Von dort führen sie zu verschiedenen Protocerebrallobus-

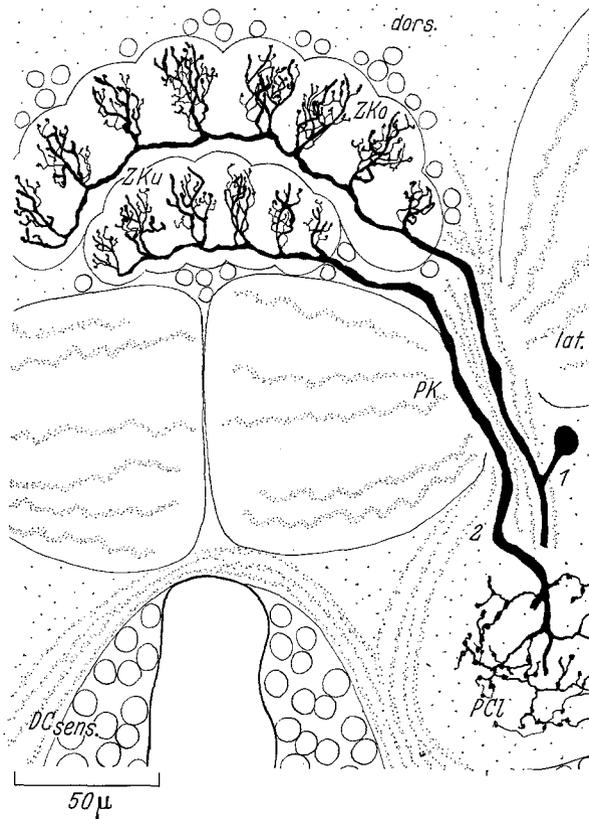


Abb. 40. Wie Abb. 39, Golgi-Imprägnation. Rekonstruktion. PK Pilzkörper; dors. dorsal; lat. lateral

bereichen (1 und 2 in Abb. 29 und 34), ein Teil wahrscheinlich auch zu den optischen Ganglien. Die Zellkörper liegen dorsal der Kommissur, zwischen der Kommissur und dem oberen Zentralkörperteil und zwischen diesem und dem unteren Zentralkörperteil.

Fasern zu den Knollen. Zu den Knollen führen Neuronen, die von der Pars intercerebralis zwischen beiden Knollen hindurch ventralwärts verlaufen. Sie geben Kollateralen in beide Knollen ab und verbinden sie miteinander (Abb. 43). Verfolgt wurden diese Neuronen bis zwischen die

β -Loben der beiden Pilzkörper. Vermutlich handelt es sich um Fasern des Tractus chiasmaticus zum Tritocerebrum.

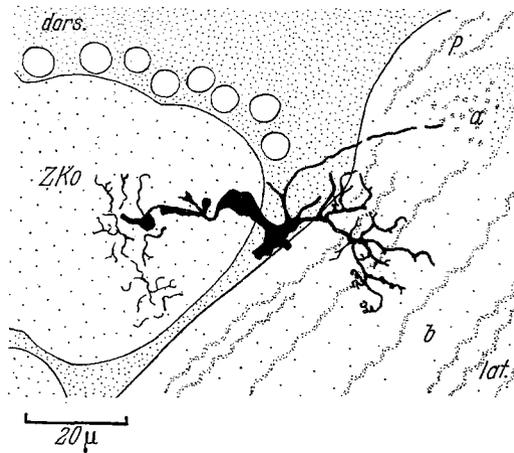


Abb. 41

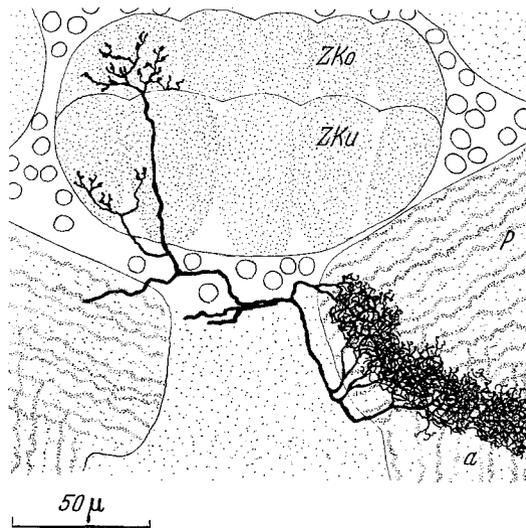


Abb. 42

Abb. 41 u. 42. Verbindungen zwischen dem Zentralkörper und den Pilzkörpern. Golgi-Imprägnationen. *ZKo*, *ZKu* oberer und unterer Zentralkörperteil; *a* α -Lobus; *b* β -Lobus; *p* Pedunculus; *dors.* dorsal; *lat.* lateral

Neuronen, die von lateral in das Neuropilem zwischen dem unteren Zentralkörperteil und den Knollen eintreten, verzweigen sich sowohl in den Knollen als auch in den beiden anderen Zentralkörperteilen (Abb. 44).

d) Zusammenstellung der gefundenen Fasersysteme

Der Zentralkörper bei *Formica* ist bilateralsymmetrisch gebaut. Ein Teil der Fasern tritt lateral ein und bildet in sämtlichen Neuropilembereichen des Zentralkörpers Endverzweigungen aus, während die anderen Fasern

1 von der Kommissur dorsal zwischen den Bechern beider Pilzkörper und 2 von ventral zwischen den beiden Pilzkörper- β -Loben

bis in den Zentralkörper verfolgt werden konnten (Abb. 45). Diese Fasern bleiben mit ihren Verzweigungen im Zentralkörper auf einzelne „Strahlen“ beschränkt.

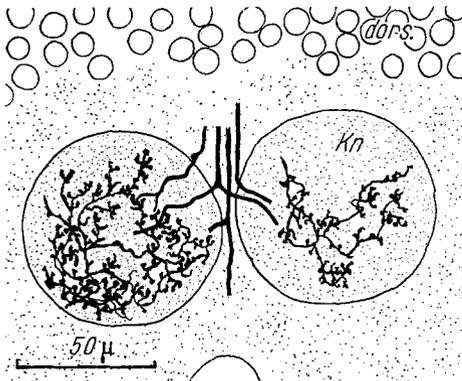


Abb. 43

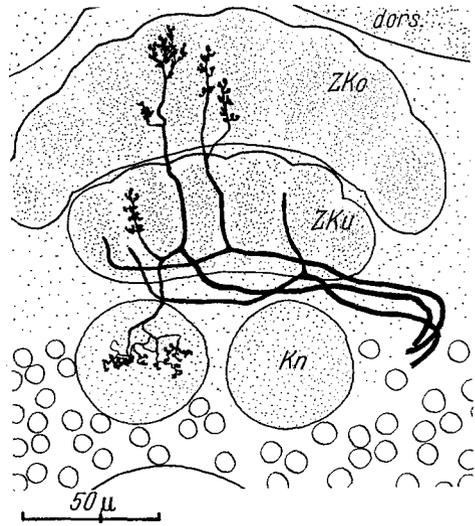


Abb. 44

Abb. 43 und 44. Neuronen, die die Knollen mit dem oberen und unteren Zentralkörperteil und anderen Hirnbereichen verbinden. Golgi-Imprägnationen. dors. dorsal; ZKo, ZKu oberer und unterer Zentralkörperteil; Kn Knollen

II. Deutocerebrum

Mit Ausnahme der Proturen besitzen alle Insekten ein Antennenpaar. Dieses ist meist mit vielen Sinneszellen versehen, die allein oder in Gruppen mit entsprechenden cuticularen Bildungen zu Sensillen angeordnet sind. Bei *Bombyx* kommt eine Sensille im Durchschnitt auf $1400 \mu^2$, bei *Necrophorus* auf $25 \mu^2$ Antennenoberfläche (SCHNEIDER, 1964). Als antennale Sinnesleistungen sind Mechanorezeption, Chemorezeption mit Sinneszellen für Geruch und Geschmack, Hygrorezeption und Thermo-rezeption bekannt (SCHNEIDER, 1964). Bei *Apis* (LACHER, 1964) ist jeder untersuchte Rezeptortyp auf nur eine Reizmodalität spezialisiert.

Durch Ableitung von den Sensillen und Elektroantennogramme kann Auskunft über die Kodierung der Reize in der Antenne erhalten werden. Über den Antennennerv gelangt die Information in das Deutocerebrum.

Die Ergebnisse morphologischer Untersuchungen lassen vermuten, daß hier Aufteilung der Meldungen auf Bahnen zu anderen Hirnpartien, vor allem zum Protocerebrum, stattfindet. Nach welchen Funktionsprinzipien dabei vorgegangen wird, werden physiologische Arbeiten zeigen müssen; diese können aber erst dann erfolgreich durchgeführt werden, wenn Klarheit über die Cytoarchitektonik des Deutocerebrums besteht, wenn bekannt ist, welche Neuronen an welcher Stelle in das Funktionsgeschehen eingreifen.

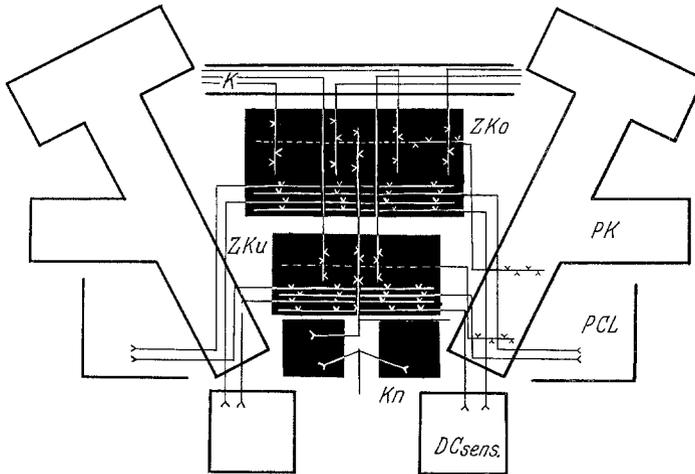


Abb. 45. Zusammenstellung der zum Zentralkörper führenden Fasern. *ZKo*, *ZKu* oberer und unterer Zentralkörperteil; *Kn* Knollen; *PCL* Protocerebrallobus; *PK* Pilzkörper; *K* Kommissur; *DCsens.* sensorischer Deutocerebralteil

KENYON (1896), HANSTRÖM (1928), SANCHEZ (1936—1937, 1941) und PFLUGFELDER (1936—1937) lieferten die ersten Arbeiten mit spezifischen Färbemethoden, die durch Imprägnation nach GOLGI und BLEST und Elektronenmikroskopie erweitert werden sollen.

a) Aufbau

Das Deutocerebrum besteht bei den Ameisen aus zwei strukturell und funktionell verschiedenen Teilen, einem sensorischen und einem motorischen.

Sensorischer Deutocerebralteil. Der sensorische Teil macht bei der Arbeiterin knapp 10% der Gesamthirnmasse aus (PANDAZIS gibt für *Formica sanguinea* 9,3% an) und enthält Antennaglomeruli, in denen die sensorischen Antennenfasern Synapsen mit den Interneuronen des Gehirns bilden.

Motorischer Deutocerebralteil. Die Unterscheidung und Abgrenzung des motorischen Teils von den anderen Kopfganglien ist nicht einfach. Die Untersucher geben verschiedene Ganglien als Ursprungsorte der motorischen Antennennerven an:

antennomotorische Nerven stammen von	Objekt	Bearbeiter
Proto-, Deuto- und Tritocerebrum	<i>Apis</i>	KENYON 1896
Deutocerebrum	<i>Apis</i>	JONESCU 1909
Deutocerebrum	<i>Apis</i>	SANCHEZ 1936—37
		SANCHEZ 1941
Deutocerebrum	<i>Hemipteren</i>	PFLUGFELDER 1936—37
Deutocerebrum	<i>Camponotus</i>	PIETSCHKER
Deutocerebrum	<i>Camponotus,</i> <i>Formica, Eciton,</i> <i>Paraponera,</i> <i>Cryptocerus</i>	VOWLES 1955
Unterschlundganglion	<i>Drosophila</i>	POWER 1946

VOWLES stellte 1955 klar heraus — und dieser Befund stimmt mit meinen Beobachtungen überein — daß zwischen den antennomotorischen Zentren beider Gehirnhälften eine Kommissur dorsal des Oesophagus verläuft: ... “this implies that the lobes are of deutocerebral nature, unlike the similar structure in *Drosophila*”.

b) Verbindungen mit der Peripherie

Fünf Nervenpaare verbinden das Deutocerebrum mit der Peripherie.

Sensorische Nerven. Von den primären Sinneszellen der Antennen führt der sensorische Antennennerv (Nervus antennalis inferior und superior) zum sensorischen Teil des Deutocerebrums. Vom präantennalen Chordotonalorgan zieht der N.org.c.a. zum Deutocerebrum und vereinigt sich kurz vor dem Eintritt mit dem N. ant. inf. und sup. (PIETSCHKER, JANET). Ein Teil der Fasern dieser Nerven endigt nicht im sensorischen Deutocerebralteil, sondern zieht durch zum motorischen Zentrum (VOWLES, 1955 und Abb. 46).

Motorische Nerven. Der Nervus scapus (Abb. 47) innerviert jeden der vier am Basalglied der Antenne ansetzenden Muskeln.

Der Nervus funiculus (Abb. 48) zieht in die Antenne und betätigt die Muskeln der einzelnen Antennenglieder.

c) Verbindungen mit anderen Hirnpartien

Verbindungen zum motorischen Teil führen:

- 1 vom motorischen Deutocerebralteil der Gegenseite.
- 2 vom gleichseitigen sensorischen Deutocerebralteil. Es handelt sich um stark verzweigte Fasern, die im sensorischen Teil in mehreren Glomeruli zugleich Synapsen bilden (Abb. 49).

- 3 vom β -Lobus des gleichseitigen Pilzkörpers. Diese Verbindung wurde von mir nicht gefunden, VOWLES (1955) erwähnt sie aber ausdrücklich.
 4 von der ventral des dritten optischen Ganglions gelegenen Masse des Protocerebrallobus der gleichen Hemisphäre.
 5 vom Unterschlundganglion der gleichen Seite.

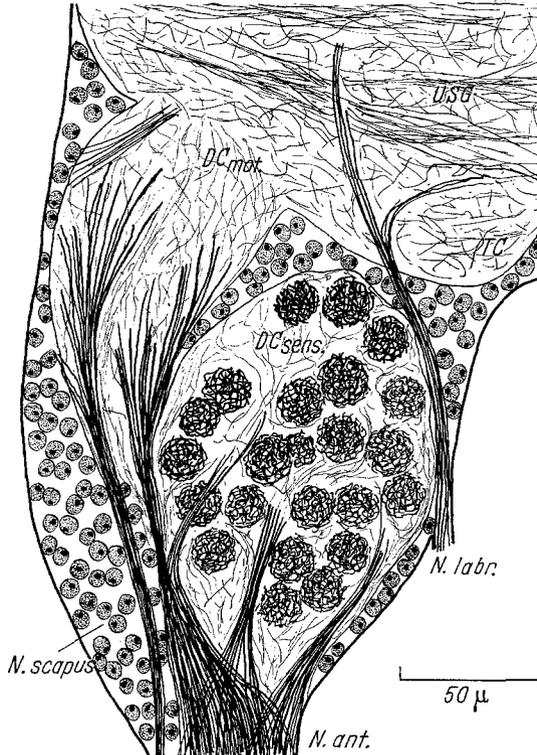


Abb. 46. Schnitt durch den motorischen und sensorischen Deutocerebralteil. Imprägnation nach BLEST. *DC sens.*, *DC mot.* sensorischer und motorischer Deutocerebralteil; *TC* Tritocerebrum; *USG* Unterschlundganglion; *N. ant.* Nervus antennalis; *N. labr.* Nervus labralis; *N. scapus* Nervus scapus

Einige Präparate (Imprägnationen nach GOLGI und BLEST) lassen den Schluß zu, daß

6 vom motorischen Zentrum Fasern durch das Unterschlundganglion hindurch direkt zum Bauchmark ziehen.

Verbindungen zum sensorischen Teil des Deutocerebrums führen:

- 1 vom medianen Becher des gleichseitigen Pilzkörpers,
- 2 vom lateralen Becher des gleichseitigen Pilzkörpers,
- 3 vom α -Lobus des Pilzkörpers der gleichen Hemisphäre,

- 4 vom oberen Zentralkörperteil (Abb. 39 und 40),
 5 vom unteren Zentralkörperteil (Abb. 39 und 40),
 6 vom dritten optischen Ganglion,
 7 vom Protocerebrallobus (3 in Abb. 29),

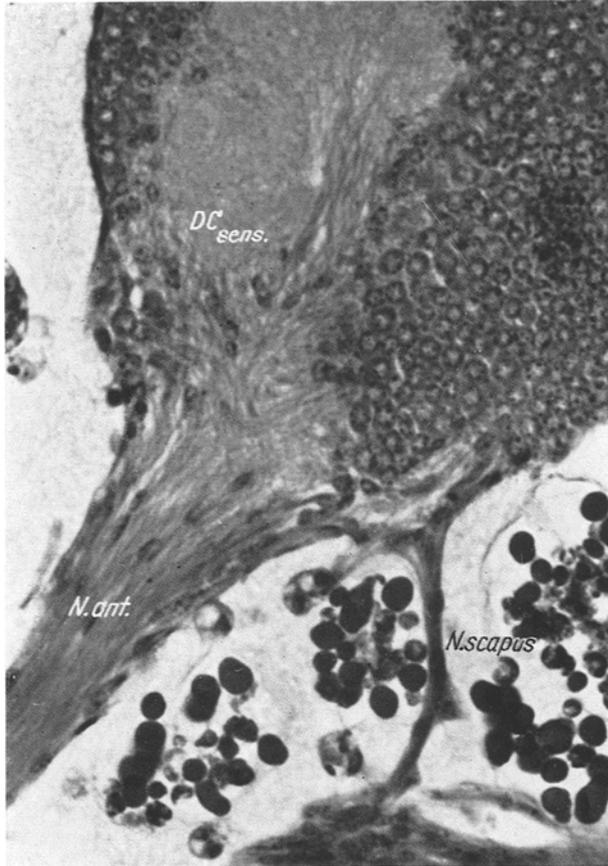


Abb. 47. Nervus scapus. *DC_{sens.}* sensorischer Deutocerebralteil; *N. ant.* Nervus antennalis

8 vom sensorischen Deutocerebralteil der anderen Hemisphäre und
 9 vom motorischen Deutocerebralteil der gleichen Seite die bereits auf-
 geführte Verbindung.

Verschiedene Imprägnationen geben auch Hinweise auf einen Faser-
 zug zwischen sensorischem Deutocerebralteil und den Pilzkörperbechern
 der anderen Hemisphäre (vgl. PANDAZIS, 1930 und JAWLOWSKI, 1953).
 Eindeutiger Nachweis steht noch aus.

d) *Fasersysteme*

Endigung des sensorischen Antennennervs im Deutocerebrum. Der Großteil der Fasern des N. ant. sup. und inf. endigt im sensorischen Teil des Deutocerebrums und bildet in den Antennalgglomeruli Synapsen mit

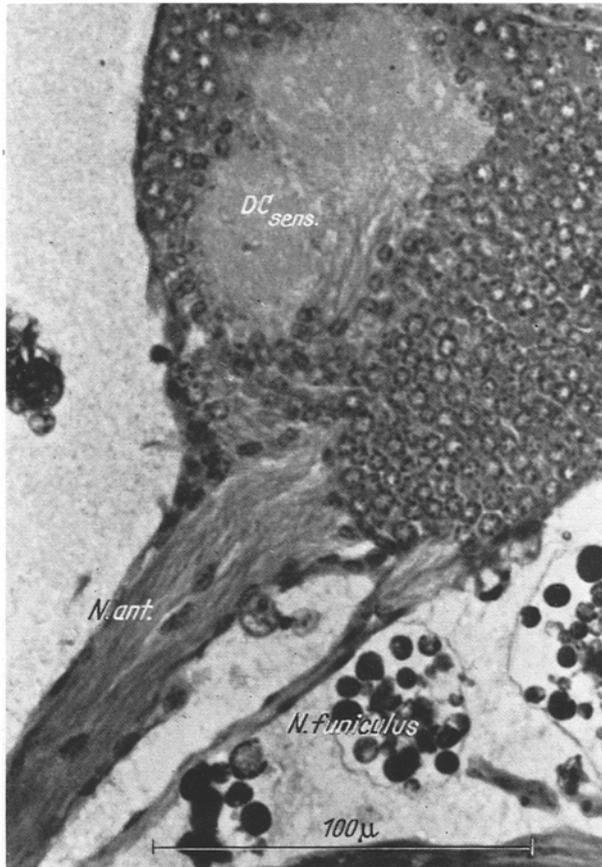


Abb. 48. Nervus funiculus. $DC_{sens.}$ sensorischer Deutocerebralteil; $N. ant.$ Nervus antennalis

Bahnen, die das Deutocerebrum mit den anderen Hirnpartien verbinden. Hinter der Eintrittsstelle in das Deutocerebrum erfolgt Aufspaltung des Nervs in mehrere Bündel, die in verschiedene Bezirke des sensorischen Teiles ziehen. Jede Faser tritt in nur einen Glomerulus ein (Abb. 50). KENYON (1896) beschreibt bei *Apis* Neuronen, die sich im Deutocerebrum verzweigen und mehrere Glomeruli erfassen. Da auch HANSTRÖM (1928) und PELUGFELDER (1936—1937) KENYONs Angabe nicht bestätigen, ist

anzunehmen, daß er hier Teile der in Abb. 55 dargestellten Interneuronen für Antennenfasern hielt.

HANSTRÖM (1928) schätzt die Anzahl der primären Sinneszellen auf der Antenne von *Apis* auf über 1 Million. Für *Vespa crabro* gibt er etwa 900—1000 Antennalglomeruli für jede Deutocerebralhälfte an. Ein ähnlicher Wert kann auch für *Apis* angenommen werden. In einen

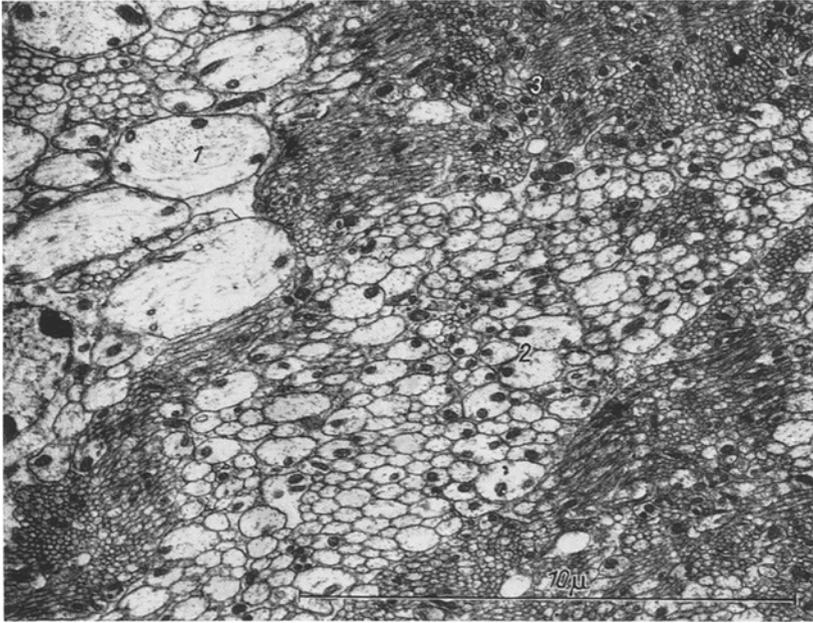


Abb. 51. Querschnitt durch den sensorischen Antennennerv kurz vor dem Eintritt in das Deutocerebrum. Elektronenmikroskopische Aufnahme. 1, 2, 3 drei Gruppen von Fasern verschiedenen Durchmessers

Glomerulus müssen folglich — wenn keine Axonverzweigungen stattfinden — mehrere hundert Antennenfasern eintreten. Das bedeutet, „daß eine erhebliche Konzentration der Reize stattfindet ...“ (HANSTRÖM, 1928).

Bei *Formica pratensis* besteht der sensorische Antennennerv aus 50000—60000 Fasern (Auszählung auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen); jede Deutocerebralhälfte enthält ungefähr 200 Glomeruli. Da aber nicht alle Antennenfasern im sensorischen Deutocerebralteil enden, dürfte die Zahl von 300 Faserendigungen pro Glomerulus nicht ganz erreicht werden.

Unterschiede im Durchmesser der Antennenfasern erlauben eine Aufteilung in mindestens drei verschiedene Gruppen (Abb. 51):

	Faserdurchmesser (in μ)	Anzahl der Fasern
1	1,5 — 3	etwa 150
2	0,2 — 0,8	etwa 15000
3	0,05 — 0,2	etwa 40000

Auch motorische Nerven aus dem Deutocerebrum enthalten Fasern verschiedenen Durchmessers, die sich in Gruppe 1 und 2 einordnen lassen. Da Fasern der Gruppe 3 in motorischen Nerven nicht gefunden wurden, kann für sie mit Sicherheit sensorische Tätigkeit angenommen werden, während 1 und 2 auch motorische Elemente sein können.

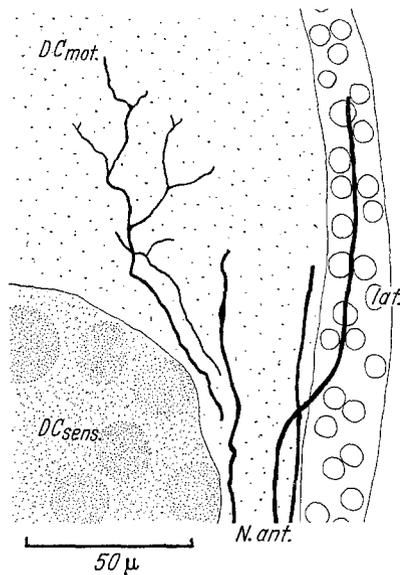


Abb. 52. Endigung des Antennennerves im motorischen Deutocerebralteil. Golgi-Imprägnation. *DCsens.* sensorischer, *DCmot.* motorischer Deutocerebralteil; *N. ant.* Antennennerv; *lat.* lateral

HERAN (1959) wies bei *Apis* durch elektrophysiologische Untersuchungen efferente Erregungen im N. ant. inf. und sup. nach, möglicherweise ein Hinweis auf Motoneuronen.

Während die Terminalverzweigungen der im sensorischen Teil endenden Antennenfasern auf engem Raum liegen, sind sie bei den zum motorischen Teil ziehenden Fasern weniger zahlreich, aber weiträumiger verteilt (Abb. 52).

Bahnen zum Protocerebrum. Die Fasern der einzelnen Bahnen zum Protocerebrum stehen mit sämtlichen Bezirken des sensorischen Deutocerebralteiles in Verbindung, wie die Verfolgung eines zum medianen Pilzkörperbecher führenden Faserzuges des Tractus olf.-glob. ergab.

Abb. 54 zeigt die Verteilung von Fasern dieser Bahn auf einzelne Bereiche des Deutocerebrums. Die zugehörigen Zellkörper liegen medio-dorsal im Deutocerebrum, ventral der Deutocerebralkommissur (ZK).

Jede dieser Nervenfasern endet mit wohlausgebildeten Terminalverzweigungen (Abb. 53) in nur einem Antennalglomerulus.

Segmentale Interneuronen. Im sensorischen Deutocerebralteil verlaufen Neuronen, die die einzelnen Glomeruli untereinander verbinden

und das Deutocerebrum nicht verlassen (Abb. 55). Ihre Zellkörper liegen median und lateral der Neuropilemasse (Abb. 54, *As*). Hinweise auf diese

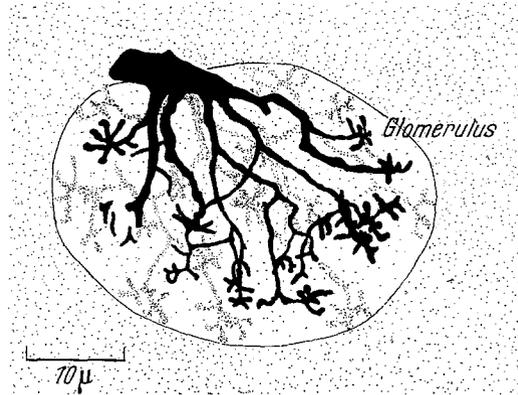


Abb. 53. Endigung einer Faser des Tractus olf.-glob. in einem Antennalglomerulus. Golgi-Imprägnation

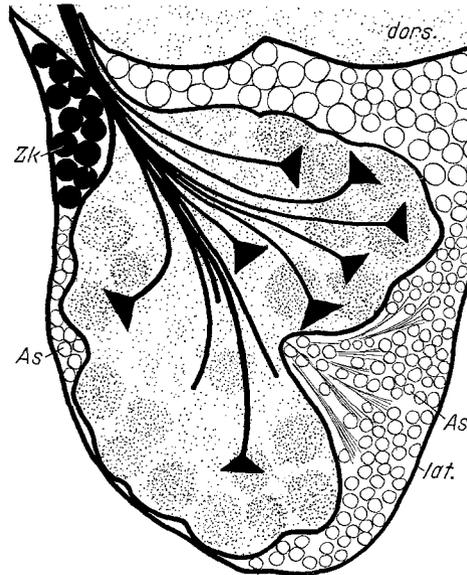


Abb. 54. Aufteilung eines Faserzuges des Tractus olf.-glob. im Deutocerebrum. Schema nach Golgi-Imprägnationen. *dors.* dorsal; *lat.* lateral; *As* Zellkörper segmentaler Interneuronen; *Zk* Zellkörper der Fasern des Tractus olf.-glob.

Fasersysteme finden sich auch bei SANCHEZ (1941), doch fehlt die Darstellung des gesamten Systems.

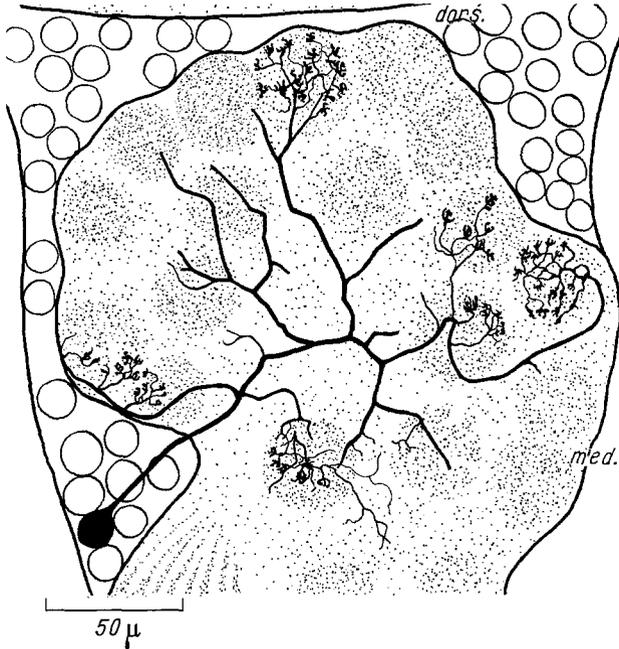


Abb. 55. Segmentale Interneuronen im sensorischen Deutocerebralteil. Golgi-Imprägnation. Rekonstruktion nach zwei Schnitten. *dors.* dorsal; *med.* median

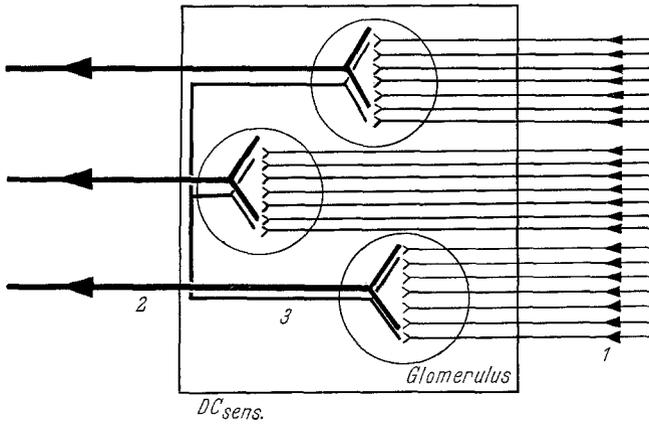


Abb. 56. Schema des Verlaufs der Neuronen im Deutocerebrum. *1* Antennenfasern; *2* segmentale Interneuronen; *3* Fasern vom Deutocerebrum zu anderen Hirnteilen; *DCsens.* sensorischer Deutocerebralteil

e) *Zusammenstellung der Fasersysteme*

In einem Schema sind die gefundenen Nervenbahnen zum Deutocerebrum zusammengestellt (Abb. 57).

Die Untersuchungen legen die Annahme nahe, daß im sensorischen Teil des Deutocerebrums Übertragungen der Reize von etwa 40000 bis 50000 Antennenfasern (Abb. 56, 1) auf nur wenige hundert weiterziehende Nervenfasern (Abb. 56, 2) stattfindet, wobei vielleicht durch die Interneuronen des Deutocerebrums (Abb. 56, 3) Interaktion stattfindet.

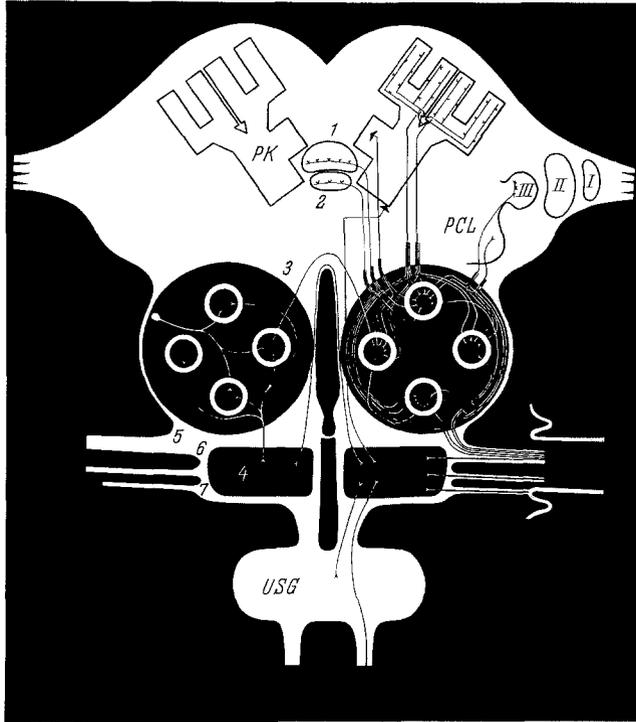


Abb. 57. Zusammenstellung der zum Deutocerebrum führenden Bahnen. *PCL* Protocerebrallobus; *PK* Pilzkörper; *USG* Unterschlundganglion; *I, II, III* erstes, zweites, drittes optisches Ganglion; *1* oberer Zentralkörperteil; *2* unterer Zentralkörperteil; *3* sensorischer Deutocerebralteil; *4* motorischer Deutocerebralteil; *5* N. ant. inf. und sup.; *6* N. funiculus; *7* N. scapus

Hinweise sind vorhanden, daß sich nicht nur der beschriebene Faserzug des Tractus olf.-glob. auf sämtliche topographischen Bezirke des sensorischen Deutocerebralteils aufteilt, sondern daß dies bei allen zum Protocerebrum führenden Bahnen der Fall ist.

E. Struktur und Funktion

Morphologische Untersuchungen zeigen die Struktur und den Verlauf einzelner Neuronen, die Lage ihrer Synapsen und ihre Beziehungen zu

den Nachbarneuronen, vermögen aber keinerlei Aufschlüsse über ihre funktionellen Eigenschaften zu geben. Ob ein Neuron hemmend oder erregend wirkt, welcher Art die das Neuron erreichenden oder verlassenden Signale sind, läßt sich nur durch physiologische Untersuchungen ermitteln.

Den tiefsten Einblick in Funktionszusammenhänge, die durch die Zusammenarbeit vieler Neuronsysteme im Gehirn der Insekten zustande kommen, vermochten bis jetzt das Setzen von engbegrenzten Läsionen und die elektrische Reizung bestimmter Hirnabschnitte zu vermitteln. Ihre Resultate ermöglichten in vielen Fällen die Zuordnung bestimmter zentralnervöser Funktionen zu einzelnen Hirnabschnitten (HUBER, 1955—1965; VOWLES, 1961; BUCHHOLTZ, 1961 und ROWELL, 1963). Ohne die bis jetzt noch fehlende weitergehende Analyse durch Ableitung der Potentiale einzelner Neuronen bei bekannten Ein- und Ausgängen, vermitteln Läsionen und Reizung aber nur ein grobes Bild von den Vorgängen im Zentralnervensystem: Nach Läsionen können nur mehr die Funktionen studiert werden, die der Rest des ZNS mit der Peripherie noch induziert und kontrolliert, und die elektrische Reizung läßt über den tatsächlich gereizten Hirnort und über die Zahl und die Lage der erfaßten Neuronen keine exakten Angaben zu.

Vergleiche zwischen morphologischen und physiologischen Ergebnissen lassen sich beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse also nur mit großen Einschränkungen ziehen. Der Morphologe vermag nicht mehr als dem Physiologen anhand morphologischer Befunde konkrete Strukturen für den Ablauf bestimmter funktioneller Vorgänge zur Diskussion zu stellen. Inwieweit diese aber tatsächlich dafür in Frage kommen, muß durch physiologische Analyse der Polarität der Synapsen und damit der Richtung der Signalleitung und Übertragung in Zukunft erarbeitet werden. Für die weitere Fragestellung haben solche Vorstellungen aber nicht unerheblichen Wert und tragen mit zu einer Annäherung zwischen morphologischer und physiologischer Forschungsrichtung bei.

Die bis jetzt unter Anwendung von Läsionen und elektrischer Reizung entstandenen Arbeiten haben vor allem Untersuchungen über die Atmung, den Gesang, die Lokomotion und das sexuelle Verhalten bei den Orthopteren (HUBER, 1955—1965; ROWELL, 1963) zum Inhalt. Der Versuch, für die Erklärung von Funktionszusammenhängen im Nervensystem der Orthopteren Strukturuntersuchungen am Hymenoptergehirn trotz fehlender vergleichend-morphologischer Untersuchungen heranzuziehen, ist gewagt. Die Ergebnisse der ersten am ZNS der Hymenopteren mit obengenannten Methoden durchgeführten Arbeiten (VOWLES, 1954—1961; VOSKRESENSKAYA, 1957), die große Übereinstimmung mit den bei den Orthopteren erhaltenen Befunden aufweisen, ermutigen jedoch zu diesem Unterfangen.

Die bisher untersuchten hirngesteuerten Verhaltensweisen und Bewegungen der Insekten gehören zwei Gruppen an (HUBER, 1962b):

1 Bewegungsmuster, deren Ablauf nur teilweise zentralnervös festgelegt ist. Sie können je nach Umweltbedingungen durch periphere Mechanismen moduliert werden: rezeptorgesteuerte Orientierungshandlungen wie Lokomotion, Kopulation, Eiablage und z.T. Respiration.

2 Bewegungsmuster, die vorwiegend zentral zusammengestellt werden und sich durch periphere Einflüsse in ihrem Ablauf nur unwesentlich beeinflussen lassen: Putzbewegungen, akustisches Verhalten, Flug.

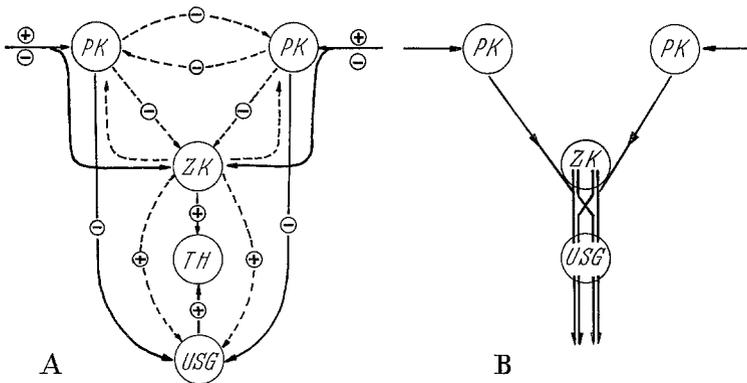


Abb. 58. Die Kontrolle von Lokomotion (A) und akustischem Verhalten (B) im Zentralnervensystem von *Gryllus*. Nach HUBER, 1960, 1962a. Erklärung im Text.
 PK Pilzkörper; Th Thorakalganglion; USG Unterschlundganglion;
 ZK Zentralkörper

a) Lokomotion und Lauterzeugung bei Orthopteren

Lokomotion. HUBER (1955, 1959, 1960, 1962a, b, 1965) bestätigt die Befunde von ROEDER (1937, 1953) und erweitert sie durch Untersuchungen an *Gryllus* und *Gomphocerus* (Abb. 58 A): Bezirke des Protocerebrums hemmen die motorische Aktivität. Wichtigstes Hemmareal sind die Pilzkörper. Läsionen und Pendelbewegungen des Kopfes nach Halbierung des Gehirns und Einstellung der Laufbewegung legen eine gegenseitige Hemmung der Pilzkörper nahe. Die von beiden ausgehenden Hemmwirkungen scheinen sich zu summieren. Die Aktivität der Pilz- und Zentralkörperneuronen wird durch afferente Erregungen moduliert. Der Zentralkörper ist an der Lokomotionskontrolle ebenfalls beteiligt. Nach seiner vollständigen Zerstörung durch Elektrokoagulation sinkt die motorische Aktivität bei *Gryllus* und *Gomphocerus* (vgl. dagegen BUCHHOLTZ, 1961 bei *Calopteryx*). Die aktivierenden Wirkungen des Zentralkörpers und des Unterschlundganglions summieren sich. Wendebewe-

gungen nach beiden Seiten können durch Reizung vieler Punkte in jeder Protocerebralhälfte ausgelöst werden.

Lauterzeugung. Bei *Gryllus* und *Gomphocerus* (HUBER, 1952—1965) arbeiten drei Abschnitte des ZNS bei der Lauterzeugung zusammen (Abb. 58B): die Pilzkörperneuronen, der Zentralkörper und Motoneuronen im zweiten bzw. dritten Thorakalganglion. Grillen und Heuschrecken singen auch dann noch, wenn nur das Gehirn, die sensorischen Antennenerven, eine Bahn vom Gehirn zu den Thorakalganglien und die Innervation der Singmuskeln intakt bleiben. Ein Pilzkörper zusammen mit dem intakten Zentralkörper reicht aus, das akustische Verhalten normal zu steuern, zwischen den Pilzkörpern bestehen also bei der Kontrolle der Lauterzeugung offensichtlich keine Rückwirkungen. In den Pilzkörpern werden sowohl Hemmpunkte als auch Erregungspunkte gefunden. Die Pilzkörper erhalten afferente Impulse von den Rezeptoren und bestimmen darüber, ob gesungen wird oder nicht oder ob begonnener Gesang fortgesetzt werden soll. Reizpunkte im Zentralkörper und im Bereich der absteigenden Hirnbahnen rufen abnorme Flügelbewegungen und Gesangsmuster hervor. Im Zentralkörper wird also wahrscheinlich das Kommando an den Thorax zusammengestellt. Bisher ist es nicht gelungen, durch Änderung des zugeführten Reizes den ausgelösten Gesang zu ändern.

b) *Gegenüberstellung physiologischer und morphologischer Ergebnisse*

Pilzkörper

Gegenseitige Hemmung der Pilzkörper. Das von VOWLES (Abb. 23B) angegebene Schema über die Erregungsleitung und die Polarität der Synapsen im Pilzkörper läßt erwarten, daß mehrere Pilzkörperteile an den Hemmvorgängen beteiligt sind.

Ob Hemmung auf direktem oder indirektem Weg erfolgt, lassen die physiologischen Untersuchungen bis jetzt nicht entscheiden.

Bahnen zum Calyx. Direkte Bahnen zwischen den contralateralen Pilzkörperbechern sind nicht bekannt; auch meine Versilberungen vermochten keine Hinweise darauf zu geben.

Über die Protocerebralloben sind zwei indirekte Wege denkbar, die jeder über mehrere Neuronen hinweg verlaufen.

Verbunden sind die Becher mit den Protocerebralloben

1. über Fasern, die ihren Ursprung in den Lateralloben haben (Abb. 29, 3) und von dort zu beiden Bechern ziehen, und

2. über Neuronen, deren Verzweigungen im Protocerebrallobus die α -Loben umgeben. Sie ziehen zu sämtlichen Pilzkörperteilen und verzweigen sich in beiden Bechern, im α - und im β -Lobus (Abb. 31).

Bahnen zum Pedunculus, α - und β -Lobus. Direkte Verbindungen scheinen zwischen den beiden Pedunculi, den beiden α -Loben und zwischen dem Pedunculus und dem contralateralen β -Lobus zu bestehen: 3 VOWLES (1955) beschreibt eine Verbindung bei *Apis* und *Formica* zwischen den beiden contralateralen α -Loben.

4 Neuronen aus den Protocerebralloben, die Verzweigungen in den Pedunculus abgeben, treten in die dorsale Kommissur ein (Abb. 29, 1 und 2; Abb. 34). Es sind Fasern bekannt, die die Kommissur ganz durchlaufen und in den Pedunculus der anderen Hemisphäre eintreten.

5 Neuronen aus den Protocerebralloben, die in den Pedunculus eintreten und sich dort verzweigen, ziehen wahrscheinlich weiter zum β -Lobus der Gegenseite (Abb. 29, 10 und Abb. 36).

Indirekte Faserverbindungen bestehen über die Protocerebralloben und über den Zentralkörper.

Hemmung in den Pilzkörpern. Hemmpunkte für die Lokomotion und die Lauterzeugung bei Grillen liegen im Calyxneuropilem und im Bereich der Zellkörper der Pilzkörperneuronen. Es kann daher angenommen werden, daß Pilzkörperneuronen an einer Kontrolle des Verhaltens durch Hemmung beteiligt sind. Ob solche Tätigkeit allen oder nur einem Teil dieser Zellen zukommt, ob also unter den Pilzkörperneuronen funktionelle Differenzierungen bestehen oder nicht, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Auch ist zu klären, ob Zusammenhänge zwischen den einzelnen Pilzkörperneurontypen und verschiedener funktioneller Tätigkeit bestehen. Sollte ein solcher Zusammenhang festgestellt werden, dann wäre es auch möglich, bestimmte funktionelle Vorgänge einzelnen Neuropilembereichen im Pilzkörper — dem Verlauf der Neuronen entsprechend — zuzuschreiben.

Verbindungen zwischen dem Zentralkörper und den Pilzkörpern. Zwischen dem Zentralkörper und den Pilzkörpern bestehen sowohl direkte als auch indirekte Verbindungen durch mehrere Neuronsysteme.

Direkte Verbindungen:

1 Verbindungen zwischen dem Zentralkörper und den Pilzkörper- β -Loben bei *Formica* sind in Abb. 41 und 42 dargestellt. Verzweigungen wurden in beiden Hirnteilen gefunden, doch die Erfassung des gesamten Faserverlaufs gelang nicht.

Da diese Fasern in die β -Loben eintreten, die nach der von VOWLES für die Pilzkörper (Abb. 23) vermuteten Richtung der Erregungsleitung die Ausgänge enthalten, kämen sie für die Übermittlung der Kommandos zum Zentralkörper in Frage, wie sie die reizphysiologischen Untersuchungen von HUBER (Abb. 58) nahelegen. Die Bestätigung dieser Vermutung durch physiologische Bearbeitung steht noch aus.

Indirekte Verbindungen:

Wesentlich besser ausgebildet sind Bahnen von den Pilzkörpern und vom Zentralkörper zu den Protocerebralloben, so daß durch Vermittlung von Interneuronen der Protocerebralloben Verbindung zwischen Zentralkörper und Pilzkörpern ebenfalls möglich wäre.

2 In Frage kommen Bahnen zwischen dem Zentralkörper und den ventralen Protocerebrallobusbereichen (Abb. 29, 5 und 6; Abb. 37, 39 und 40), zwischen dem Pilzkörperpedunculus — wahrscheinlich auch β -Lobus — und dorsalen und ventralen Bereichen im Protocerebrallobus (Abb. 29, 1 und 2; Abb. 34 und 35).

3 Aus der Kommissur dorsal des Zentralkörpers treten Fasern in beide Zentralkörperteile ein (Abb. 45). Sie gehören wahrscheinlich Systemen an, die vom Protocerebrallobusneuropilem über den Pedunculus (Abb. 29, 1 und 2) zur Kommissur ziehen.

Protocerebralloben

HUBER und ROWELL stellten fest, daß beim Verschieben der Elektroden spitze von dorsalen zu ventralen Protocerebrallobusbereichen die Latenzzeiten abnehmen und die Reaktionen starrer werden.

Die Reaktionen dorsaler Bereiche weisen Ähnlichkeit mit dem durch Reizung des Calyx erzielten Verhalten auf: Komplexe Verhaltensweisen wie Flucht oder Futtersuche werden bei *Gryllus* (HUBER, 1959, 1960) vorwiegend durch Reizpunkte im Calyx und lateralen Neuropilem ausgelöst, Hemmung der Lokomotion setzt sich bei Reizung im Bereich der „zentralen optischen Region“ (HUBER, 1960), einem Teil des lateralen Neuropilems im Protocerebrum, und in den Bechern langsam durch.

Die Reaktionen ventraler Neuropilembereiche gleichen den durch Reizung des Zentralkörpers erhaltenen Mustern: In ventralen Bereichen — vornehmlich zwischen Zentralkörper und Deutocerebrum — läßt sich die Ortsbewegung auch bei niederen Reizstärken augenblicklich hemmen. Die Latenzzeiten nehmen ab, Springen und Fliegen können aus dem Stand ausgelöst werden. Atypischer Gesang wird durch Reizpunkte im Zentralkörper, in den β -Loben und in den ventralen Protocerebrallobusteilen hervorgerufen (HUBER, 1960).

Bei *Schistocerca* (ROWELL, 1963) kann Lokomotion von vielen Hirnteilen aus induziert werden. In der dorsalen Protocerebralhälfte kommen Bewegungen nach langer Latenz (oft mehr als 10 sec) und nach einleitenden Kopf- und Antennenbewegungen in Gang, nach Reizung im Bereich der Lateralloben beginnt das Insekt sofort mit Laufbewegungen.

Im Einklang mit diesen Ergebnissen steht die Hirnstruktur bei *Formica*:

1 Die dorsalen Protocerebrallobusbereiche (Abb. 59, 1) haben engen Kontakt mit den Pilzkörperbechern (Abb. 29, 3) und stehen damit mit Systemen in Verbindung, die mit der Affferenz verschaltet sind (Abb. 58).
2 Die mediodorsalen Bereiche (Abb. 59, 2) sind mit dem Pedunculus verbunden (Abb. 29, 1 und 2), es kann also angenommen werden, daß

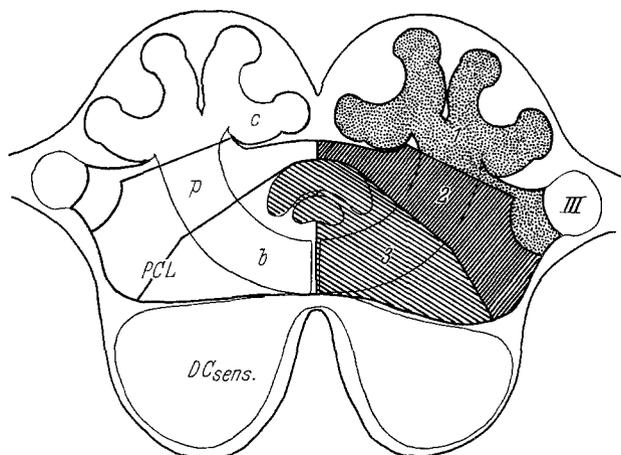


Abb. 59. Bereiche im Protocerebrum der Insekten (1, 2 und 3), die sowohl anatomisch als auch physiologisch in enger Beziehung stehen. *b* β -Lobus; *c* Calyx; *p* Pedunculus; *DCsens.* sensorischer Deutocerebralteil; *PCL* Protocerebrallobus; *III* drittes optisches Ganglion

sie weiter effektorwärts (vgl. Abb. 23 und 58) in das Funktionsgeschehen eingreifen.

3 Die ventralen Bereiche der Protocerebralloben (Abb. 59, 3) stehen in enger Verbindung mit dem Zentralkörper (Abb. 29, 5 und 6) und mit ableitenden Hirnbahnen. Die Auslösung starrer Reaktionen ist somit erklärbar. Bahnen von den ventralen Protocerebrallobusteilen zum β -Lobus sind anzunehmen, wurden bislang aber nicht sicher nachgewiesen.

In den Protocerebralloben finden sich Reizpunkte für die Hemmung und Aktivierung der Lokomotion (Drehbewegung, Futtersuche und Flucht) und der Atmung. Reizpunkte in verschiedenen Teilen der Protocerebralloben geben oft gleiche Antwort, Hemm- und Erregungspunkte liegen dicht nebeneinander (HUBER, 1959, 1960). Eine Erklärung geben die vielen weit verzweigten Neuronen, die meist größere Bereiche des Neuropilems erfassen, diffus verteilt liegen und allseitig verzweigt sind (Abb. 27 und 28).

Die Strukturuntersuchungen lassen auf eine wesentliche Beteiligung der Protocerebralloben bei der zentralnervösen Verarbeitung schließen. Durch Läsion und elektrische Reizung werden im Bereich der Protocerebralloben solche Bewegungsmuster ausgelöst, die nur teilweise zentralnervös festgelegt sind und durch afferente Einflüsse moduliert werden. Bewegungsmuster, die sich durch periphere Einflüsse nur unwesentlich ändern, wie beispielsweise die Lauterzeugung, werden dagegen durch Eingriffe in den Protocerebralloben nicht beeinflusst (HUBER, 1960, 1962b). Dies deutet auf enge Beziehungen der Protocerebralloben zu afferenten Eingängen hin.

Die zahlreichen Bahnen von den Protocerebralloben zu anderen Hirnteilen, vor allem zum Zentralkörper und zu den Pilzkörpern, liefern Grund zu der Annahme, daß dem Protocerebrallobusneuropilem wesentliche koordinative Tätigkeit im Insektengehirn zukommen muß.

Deutocerebrum

Reizpunkte im protocerebralen Neuropilem führen bei Orthopteren zur Erregung vorgeschalteter Interneuronsysteme, die die Fühlermotorik erregen oder hemmen und in ihrer Dauer und Intensität steuern (HUBER, 1959):

Bei Reizung in den Pilzkörpern wird die Fühlermotorik sowohl ipsi- als auch contralateral beeinflusst. Mechanische Verletzung des Zentralkörpers löst eigenrhythmische synchrone Antennenbewegungen aus, wobei offenbar beide Motoneurongruppen im Deutocerebrum gleichzeitig und über die gleichen Elemente entladen werden. Frequenz, Dauer und Intensität werden vom Protocerebrum gesteuert. Punkte im Einstrahlungsgebiet des Nervus opticus rufen contralaterale Steigerung oder Hemmung der Fühlerbewegung hervor.

Bahnen zum sensorischen Deutocerebralteil. Ein Tractus olfactorio-globularis, der den sensorischen Deutocerebralteil mit den Pilzkörpern und dem Zentralkörper verbindet, ist bei allen bisher darauf untersuchten Insekten bekannt. Bei *Formica* führen seine Bahnen zu beiden Bechern jedes Pilzkörpers (Abb. 20), zum α -Lobus und zum Zentralkörper, wo die Verzweigungen jeder Faser über das gesamte Neuropilem verteilt liegen (Abb. 39 und 40). Die Fasern vom Zentralkörper zu den sensorischen Deutocerebralteilen beider Hemisphären erfassen also dieselben Zentralkörperbereiche.

Da die sensorischen mit den motorischen Deutocerebralteilen durch Faserzüge verbunden sind (Abb. 49) und nachgewiesen ist, daß der Tractus olf.-glob. in beiden Richtungen Erregungen leitet (ROWELL, 1963), sind synchrone Entladungen der Motoneuronen in beiden Hemisphären durch Reizung im Zentralkörper vorstellbar. Beeinflussung dieser Neuronen durch Reizpunkte im Einstrahlungsgebiet des Nervus opticus und

in den Pilzkörpern wäre über direkte und indirekte Bahnen zwischen den Pilzkörpern und dem Zentralkörper aufgrund struktureller Untersuchungen ebenfalls denkbar.

Bahnen zum motorischen Deutocerebralteil. Zum motorischen Deutocerebralteil bei *Formica rufa* führen vom Protocerebrum Fasern von den β -Loben der Pilzkörper (VOWLES, 1955), von dorsalen Bereichen der Lateralloben (Abb. 29) und von posteroventralen Laterallobusbereichen. Von den dorsalen Laterallobusteilen und von den Pilzkörpern könnte Erregungsleitung zum motorischen Deutocerebralteil daher auch auf direktem Weg möglich sein, während vom Zentralkörper aus über die in Abb. 39 und 40 abgebildeten Systeme zu den posteroventralen Laterallobusbereichen Steuerung der motorischen Kerne im Deutocerebrum denkbar ist. Untersuchungen über die Richtung der Erregungsleitung in diesen Systemen müssen zeigen, ob derartige Vorstellungen zutreffen.

Als Koordinationsstellen synchronisierter Antennenbewegungen könnten der Zentralkörper und — mit Einschränkungen — die Kommissur zwischen beiden Deutocerebralteilen angesehen werden: Entgegen den Beobachtungen von HUBER (1959), der bei Reizung im lateralen Deutocerebrum von *Gryllus* keine contralateralen Antennenbewegungen hervorrufen konnte, berichtete ROWELL (1963) über die Auslösung synchroner Erregungen der contralateralen Fühlermotorik bei langandauernder Reizung im Deutocerebrum von *Schistocerca*, doch ist nicht bekannt, ob die Erregungen über die Kommissur oder über das Protocerebrum verliefen.

Zusammenfassung

1. Mit gewöhnlichen Färbemethoden, Metallimprägnation, Elektronenmikroskopie und Läsion mit Verfolgung der degenerierten Fasern wurde das Gehirn (Pilzkörper, Protocerebralloben, Zentralkörper und Deutocerebrum) der Ameise *Formica rufa* untersucht.

2. Im Pilzkörper wurden vier Zelltypen aufgefunden, die sich vor allem in der Lage der Zellkörper und der Struktur der Dendriten unterscheiden. Die Axone sämtlicher Zellen treten sowohl in den α - als auch β -Lobus ein. Kleine Stummel an den Axonen im Pedunculus, α - und β -Lobus werden als synaptische Bereiche angesehen. Durch Läsionen konnte der Verlauf der Axone der einzelnen Zellgruppen verfolgt werden.

Die von TRUJILLO-CENOZ u. MELAMED (1962) beschriebenen "central endings" sind als Teile pilzkörperfremder Neuronen anzusehen, während die "thin fibers" den Dendriten der Pilzkörperneuronen angehören.

Verzweigungen pilzkörperfremder Fasern finden sich in allen Teilen des Pilzkörperneuropilems. Die im Calyx endigenden Neuronen zeigen alle dieselbe Struktur. Für zwei Faserzüge wurde nachgewiesen, daß ihre

Neuronen in beide Becher Verzweigungen abgeben und somit mit sämtlichen Becherbereichen in Verbindung stehen. Die Endigungen der pilzkörperfremden Systeme im Pedunculus, α - und β -Lobus weisen untereinander den gleichen Bau auf, unterscheiden sich aber von den Verzweigungen im Calyx. Jedes Neuron erfaßt einen größeren Teil der Querschnittsfläche.

3. Im frontalen Bereich des Protocerebrums sind beide Protocerebralloben eng miteinander verbunden, weiter zum β -Lobus hin trennen sie sich vollständig. Auf der Höhe der β -Loben erfahren die Lateralloben ihre größte Ausdehnung, da mehrere verschiedene Neurongruppen ausgebildet sind: Fasern von den Lateralloben zum Calyx, zum Pedunculus und von da zur Kommissur dorsal des Zentralkörpers und zum α -Lobus der Gegenseite, von den ventralen Protocerebrallobusbereichen zum Zentralkörper. Bemerkenswert ist die enge Verknüpfung mit den Pilzkörpern, vor allem aber ein System, das Protocerebralloben, Calyx, α - und β -Lobus miteinander verbindet.

4. Der Zentralkörper ist ein bilateralsymmetrisch aufgebautes Gebilde, in das „Horizontalsysteme“ vom sensorischen Deutocerebralteil, vom Protocerebrallobus und von den β -Loben der Pilzkörper eintreten.

„Vertikalsysteme“ kommen von ventral und dorsal von der Kommissur zwischen den beiden Protocerebralhälften her.

Zwei Systeme wurden aufgefunden, die die Zentralkörperteile mit den Pilzkörpern verbinden.

5. Der motorische Teil des Deutocerebrums steht in enger Verbindung mit dem Protocerebrum und dem Unterschlundganglion und weist keine auffälligen Neuropilemstrukturen auf. Im sensorischen Teil dagegen sind die Antennaglomeruli als die Synapsenbereiche gegenüber den übrigen Fasermassen deutlich zu unterscheiden.

Von der Antenne führen etwa 60000 Nervenfasern zum Deutocerebrum. Ein Teil davon zieht direkt durch zum motorischen Teil. Der Antennennerv besteht aus drei Fasergruppen. Sensorische Tätigkeit kann nur für eine Gruppe (40000 Fasern mit je 0,05—0,2 μ Durchmesser) mit Sicherheit angenommen werden.

Jede Antennenfaser endet in nur einem Glomerulus. In jeden Glomerulus treten etwa 200 Antennenfasern ein.

Jede der vom sensorischen Deutocerebralteil zu anderen Hirnbereichen weiterziehenden Nervenfasern steht nur mit einem Glomerulus in Verbindung, doch kommen die Fasern der einzelnen Bahnen aus sämtlichen Bereichen des sensorischen Deutocerebralteiles.

Interneuronen im sensorischen Deutocerebralteil verbinden die einzelnen Glomeruli miteinander.

6. Struktur und Funktion. Es wird versucht, physiologische Befunde (elektrische Reizung, Läsion) auf Strukturen im Insektengehirn

zurückzuführen. Mögliche Verbindungen für eine gegenseitige Hemmung der Pilzkörper werden genannt, Bahnen zwischen Pilzkörpern und Zentralkörper sind ausgeführt. Strukturen und physiologische Befunde im Bereich der Protocerebralloben und ihre Beziehung zum Zentralkörper und zu den Pilzkörpern zeigen große Übereinstimmung.

Den Protocerebralloben scheint eine wesentliche koordinative Beteiligung bei Verarbeitungsvorgängen im Insektengehirn zuzukommen.

Summary

1. The brain of the ant *Formica rufa* has been studied (mushroom bodies, unstructured protocerebral neuropil, central body and deutocerebrum) with normal stains, silver impregnations, electron microscopy and lesions with subsequent degeneration of fibers.

2. The mushroom bodies mainly consist of four groups of nerve cells, differing in the location of the cell bodies and the structure of the dendritic arborizations. The axons of all these cells pass down the pedunculus, bifurcate and send branches to the α - and β -lobe. Little endings all over the axons are claimed to be synaptic regions. Lesions with following degeneration of the fibers show that axons of cell groups I and IV pass down to the α - and β -lobe in the middle of the neuropil. Groups II and III follow each other in the outer parts. "Central endings" described by TRUJILLO-CENOZ and MELAMED (1962) seem to belong to neurons from other lobes of the brain to the calyces, while the "thin fibers" are parts of mushroom body neurons.

Terminations of neurons arising from other cells, connecting the mushroom bodies with sensory and motor lobes of the brain, are present all over the mushroom body neuropil.

Endings in the calyx all show same structure. It could be pointed out that neurons of tracts originating from the antennal glomeruli and the lateral neuropil send arborizations in both calyces.

Terminations of tracts ending in pedunculus, α - and β -lobe all are developed in the same manner, but differ from those in the calyx. Each ending is connected with many mushroom body neurons, covering a great part of the area of those lobes in cross sections.

3. Mushroom bodies, protocerebral bridge and central body are surrounded by a large mass of unstructured neuropil of the protocerebral lobes. In the anterior part of the protocerebrum the unstructured neuropil of both hemispheres is closely connected, but in the other parts a clear boundary between the two hemispheres exists and no connections — except few commissures — can be seen.

Several different neuron systems have been found in the lateral lobes: One system connecting the lobes with the calyces of the mushroom bodies

and other tracts with arborizations in the pedunculus, one part entering the commissure dorsal of the central body, the other part terminating in the β -lobe of the other hemisphere. Further tracts are passing between ventral parts of the lateral neuropil and the central body.

4. The central body consists of three parts of neuropil, separated by cell-bodies. "Horizontal-systems", fibers from the antennal glomeruli, lateral neuropil and β -lobes enter the sides of the central body neuropil, while "vertical systems" enter from ventral between the two β -lobes and dorsal, leaving the commissure between the two hemispheres.

Two systems have been found connecting central body and mushroom bodies. Impregnations only show parts, so it is assumed that arborizations of these fibers also penetrate the unstructured protocerebral neuropil.

5. The antenno-motor center of the deutocerebrum is closely connected with protocerebral and subesophageal structures and shows equal distribution of neuropil unlike the sensory center, where synaptic glomerulus regions differ from the other parts of neuropil.

The antennal nerve consists of about 60000 fibers, the major part entering the sensory center. Some fibers pass by and terminate in the antenno-motor neuropil. Three groups of fibers could be detected in the antennal nerve, but it only seems to be shure for one group (40000 fibers with 0,05—0,2 μ diameter per fiber) to function as sensory fibers. Each fiber only enters one glomerulus, so that each glomerulus is claimed to receive about 200 incoming antennal fibers. Outgoing tracts to other lobes of the brain are in connection with all parts of the sensory center and each fiber has its terminations in only one deutocerebral glomerulus.

Segmental internuncials with cell-bodies lateral and medial of the neuropil unite several deutocerebral glomeruli.

6. Structure and function. It is tried to give some histological explanations for physiological results obtained by stimulation and lesions. Possible tracts for inhibition between the mushroom bodies and for connections between the mushroom bodies and the central body are enumerated.

Structures and physiological results in the neuropil of the lateral protocerebral neuropil and their relations to the central body, pedunculi and calyces of the mushroom bodies are in accordance.

The unstructured parts of the protocerebral neuropil seem to play an important coordinating role concerning integrative processes in the brain of insects.

Literatur

- ALLISON, A. C.: The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.* **28**, 195—244 (1953).
 ALTEN, H. v.: Zur Phylogenie des Hymenopterenhirns. *Jena. Z. Med. Naturw.* **46**, 517—590 (1910).

- ASHHURST, D.E.: The connective tissue sheath of the locust nervous system. A histochemical study. *Quart. J. micr. Sci.* **100**, 401—412 (1959).
- BALDUS, K.: Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirns der Larve und Imago von Libellen. *Z. wiss. Zool.* **129**, 557—620 (1924).
- BALLINTJUN, C.M.: Experimental production of very small lesions by electro-coagulation. *Experientia* (Basel) **17**, 412 (1961).
- BARENDRECHT, G.: Die Corpora pedunculata bei den Gattungen *Bombus* und *Psithyrus*. *Acta zool.* (Stockh.) **12**, 153—204 (1931).
- BAUER, V.: Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **20**, 123—152 (1904).
- BIERBRODT, E.: Der Larvenkopf von *Panorpa communis* L. und seine Verwandlung mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **68**, 49—136 (1924).
- BLEST, A.D.: Some modifications of HOLMES' silver method for insect central nervous system. *Quart. J. micr. Sci.* **102**, 413—417 (1961).
- BRETSCHNEIDER, F.: Über das Gehirn des Wolfmilchschwärmers (*Deilephila euphorbiae*). *Jena. Z. Med. Naturw.* **52**, 423—462 (1921).
- BUCHHOLTZ, CH.: Eine verhaltensphysiologische Analyse der Beutefanghandlung von *Calopteryx splendens* HARR. (Odonata) unter Berücksichtigung des optischen AAM nach partiellen Röntgenbestrahlungen des Protocerebrums. *Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken. Zool. Anz. Suppl.* **25**, 401—412 (1961).
- CAJAL, S.R., y D. SANCHEZ: Contribucion al concimiento de los centros nerviosos de los insectos. *Trab. Lab. investig. biol. de la Univ. de Madrid* **13**, 1—164 (1915). — — Sobre la estructura de los centros opticos de los insectos. *Rev. chil. Hist. Nat., Ano* **25** (1921).
- CARLETON, H.M., and R.A.B. DRURY: *Histological technique for normal and pathological tissues and the identification of parasites*, 3. ed., 343 p. London: Oxford Univ. Press 1957.
- COOK, P.M.: Observations on giant fibres of the nervous system of *Locusta migratoria*. *Quart. J. micr. Sci.* **92**, 297—305 (1951).
- DUJARDIN, F.: Mémoire sur le système nerveux des Insects. *Ann. d. Sci. Nat. (Zool.) Paris*, (3) **14**, 195—205 (1850).
- FLÖGEL, J.H.L.: Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insecten-Ordnungen. *Z. wiss. Zool., Suppl.* **30**, 556—592 (1878).
- GOMORI, G.: A rapid one-step trichrome stain. *Amer. J. clin. Path.* **20**, 661—664 (1950).
- HANSTRÖM, B.: Über die Histologie und vergleichende Anatomie der Sehganglien und Globuli der Araneen. *K. Svenska Akad. Handl.* **61**, 3—38 (1921). — Further notes on the central nervous system of Arachnides: Scorpions, Phalangids, and Trap-door spiders. *J. comp. Neurol.* **35**, 249—274 (1923). — Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin: Springer 1928.
- HERAN, H.: Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 103—163 (1959).
- HESS, A.: The fine structure of the nerve cells and fibers, neuroglia and sheaths of the ganglion chain in the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. biophys. biochem. Cytol.* **4**, 731—742 (1958).
- HUBER, F.: Verhaltensstudien am Männchen der Feldgrille (*Gryllus campestris*) nach Eingriffen am Zentralnervensystem. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg. Zool. Anz., Suppl.* **17**, 138—149 (1952). — Über die Funktion der Pilzkörper beim Gesang der Keulenheuschrecke *Gomphocerus rufus* L. (Acrididae). *Naturwissenschaften* **42**, 566—567 (1955).

- HUBER, F.: Auslösung von Bewegungsmustern durch elektrische Reizung des Oberschlundganglions bei Orthopteren (Saltatoria: Gryllidae, Acrididae). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Münster. Zool. Anz., Suppl. **23**, 248—269 (1959).
- Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und Lauterzeugung bei Grillen. Z. vergl. Physiol. **44**, 60—132 (1960).
- Lokalisation und Plastizität im Zentralnervensystem der Tiere. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wien. Zool. Anz., Suppl. **26**, 200—267 (1962a).
- Vergleichende Physiologie der Nervensysteme der Evertebraten. Fortschr. Zool. **15**, 165—213 (1962b).
- The role of the central nervous system in Orthoptera during the co-ordination and control of stridulation. Chapt. 17 in: Acoustic behaviour of animals (R.-G. BUSNEL, ed.), p. 440—488. Amsterdam-London-New York: Elsevier Publishing Co. 1964.
- Neural integration (central nervous system). Chapt. 7 in: The physiology of insects, vol. 2, p. 333—406. (M. ROCKSTEIN, ed.). New York: Academic Press Inc. 1965.
- HUGHES, G.M.: Giant fibres in dragonfly nymphs. Nature (Lond.) **171**, 87 (1953).
- JANET, CH.: Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Paris: Limoges, Ducourtieur et Gout 1905.
- JAWLowski, H.: Beitrag zur Kenntnis des Baues der Corpora pedunculata einiger Hymenopteren. Folia morph. (Warszawa) **5**, 137—150 (1934).
- Über die Struktur des Gehirns der Saltatoria. Ann. Univ. M. Curie-Skodowska, C, XIII **1**, 403—434 (1953).
- JONESCU, C.N.: Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Z. Med. Naturw. **45**, 1—68 (1909).
- KENYON, C.F.: The brain of the Bee. J. comp. Neurol. **6**, 133—210 (1896).
- KIETZ, D.: Untersuchungen über die Ontogenese der Corpora pedunculata bei *Apis mellifica* L. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. IX, **2**, 239—246 (1960).
- KÜHNLE, K.F.: Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia* L.). Jena. Z. Med. Naturw. **50**, 147—246 (1913).
- LACHER, V.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxid, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne (*Apis mellifica* L.). Z. vergl. Physiol. **48**, 587—623 (1964).
- LANDOLT, A.M.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Perikaryenschicht der Corpora pedunculata der Waldameise (*Formica lugubris* ZETT.) mit besonderer Berücksichtigung der Neuron-Glia-Beziehung. Z. Zellforsch. **66**, 701—736 (1965).
- LEGHISSA, S.: Peculari connessioni nervose nella catena ganglionare di *Carausius morosus*. Arch. Zool. Ital. **30**, 289 (1942).
- LEYDIG, F.: Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie Bd. I 1. Tübingen 1864.
- LUCHT-BERTRAM, E.: Das postembryonale Wachstum von Hirnteilen bei *Apis mellifica* L. und *Myrmeleon europaeus* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **50**, 543—575 (1962).
- MAYNARD, D.M.: Electrical activity in the cockroach cerebrum. Nature (Lond.) **177**, 529—530 (1956).
- Organization of Neuropil. Amer. Zoologist **2**, 79—96 (1962).
- MEYER, G.F.: Feinhistologische Untersuchungen an Insektenneuronen. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **75**, 389—400 (1956).

- OBERHOLZER, A. J. M., u. F. HUBER: Methodik der elektrischen Reizung und Ausschaltung im Oberschlundganglion (Gehirn) nicht-narkotisierter Grillen (*Acheta domestica* und *Gryllus campestris*). *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **15**, 185—192 (1957).
- PANDAZIS, G.: Über die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei biologisch verschiedenen Ameisenarten. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **18**, 114—169 (1930).
- PFLUGFELDER, O.: Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. *Zoologica* **34**, 1—102 (1936/37).
- PIETSCHKER, H.: Das Gehirn der Ameise. *Jena. Z. Med. Naturw.* **47**, 43—114 (1911).
- PIPA, R. L.: Studies on the hexapod nervous system. III. Histology and histochemistry of cockroach neuroglia. *J. comp. Neurol.* **116**, 15—22 (1961).
- POWER, M. E.: The brain of *Drosophila melanogaster*. *J. Morph.* **72**, 517—560 (1943).
- The antennal centers and their connections within the brain of *Drosophila melanogaster*. *J. comp. Neurol.* **85**, 485—517 (1946).
- The central nervous system of winged but flightless *Drosophila melanogaster*. *J. exp. Zool.* **115**, 315—339 (1950).
- RABL-RÜCKHARDT: Studien über Insektengehirne. I. Das Gehirn der Ameise. *Arch. Anat., Physiol., wiss. Med.* **42**, 480—499 (1875).
- ROEDER, K. D.: The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis (*Mantis religiosa* L.). *J. exp. Zool.* **76**, 353—374 (1937).
- Organization of the ascending giant fiber in the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. exp. Zool.* **100**, 95—106 (1948).
- Electrical activity in nerves and glia und Reflex activity and ganglion function. In: *Insect physiology* (K. D. ROEDER, ed.), p. 423—487. New York: John Wiley & Sons 1953.
- ROMEIS, B.: *Mikroskopische Technik*. München: Oldenbourg 1948.
- ROWELL, C. H. F.: A method for chronically implanting stimulating electrodes into the brains of locusts, and some results of stimulation. *J. exp. Biol.* **40**, 271—284 (1963).
- SANCHEZ, D.: Sur le centre antenno-moteur ou antennaire postérieur de l'abeille. *Trav. Lab. Rech. biolog. de la Univ. de Madrid* **31**, 164—236 (1936/37).
- Contribution à la connaissance des centres nerveux des insectes. Nouveaux apports sur la structure du cerveau des abeilles (*Apis mellifica*). *Trab. Inst. Cajal Invest. biol.* **33**, 165—236 (1941).
- SCHNEIDER, D.: Insect antennae. *Ann. Rev. Entomol.* **9**, 103—122 (1964).
- SMITH, D. S., and J. E. TREHERNE: Functional Aspects of the organization of the insect nervous system. In: *Advances of insect physiology*, vol. 1 (BEAMENT-TREHERNE-WIGGLESWORTH eds.). London and New York: Academic Press 1963.
- THOMPSON, C. B.: A comparative study of the brain of three genera of ants with special reference of the mushroom bodies. *J. comp. Neurol.* **23**, 515—572 (1913).
- TREHERNE, J. E.: Exchange of sodium ions in the central nervous system of an insect. *Nature (Lond.)* **191**, 1223—1224 (1961).
- TRUJILLO-CENOZ, O.: Study on the fine structure of the central nervous system of *Phobus labruscoe* L. (Lepidoptera). *Z. Zellforsch.* **49**, 432—446 (1959).
- Some aspects of the structural organization of the arthropod ganglia. *Z. Zellforsch.* **56**, 649—682 (1962).
- , and J. MELAMED: Electron microscope observations on the calyces of the insect brain. *J. Ultrastruct. Res.* **7**, 389—398 (1962).
- VIALLANES, H.: La structure du cerveau des Hyménoptères. *Bull. Soc. philom. Paris* **10**, 82—83 (1886).

- VIALLANES, H.: Le cerveau de la guêpe (*Vespa crabro* et *V. vulgaris*). Ann. Sci. nat., Zool. Paris VII, **2**, 5—100 (1887).
- Etudes histologiques et organologiques sur les organes des sens des animaux articulés. Ann. Sci. nat., Zool. Paris, (7) **14**, 405—456 (1893).
- VOSKRESENSKAYA, A.K.: On the role played by mushroom bodies of the supra-esophageal ganglion in the conditioned reflexes of the honey bee. Dokl. Akad. Nauk SSSR **112**, 964—967 (1957).
- VOWLES, D.M.: The function of the corpora pedunculata in bees and ants. Brit. J. Anim. Behav. **2**, 116 (1954).
- The structure and connexions of the corpora pedunculata in bees and ants. Quart. J. micr. Sci. **96**, 239—255 (1955).
- Neural mechanisms in insect behaviour. In: Current problems in animal behaviour (W.H. THORPE and O.L. ZANGWILL, ed.). London: Cambridge Univ. Press 1961 a.
- The physiology of the insect nervous system. In: International review of neurobiology, vol. **3**, p. 349—373. (D.C. PFEFFER and J.R. SMYTHIES, ed.). New York: Academic press 1961 b.
- Zit. nach HÜBER. Bericht über seine Untersuchungen von Juni 1958 — September 1961.
- WIGGLESWORTH, V.B.: The histology of the nervous system of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). III. The central ganglia. Quart. J. micr. Sci. **100**, 299—313 (1959).
- WYSS, O.A.M.: Ein Hochfrequenz-Koagulationsgerät zur reizlosen Ausschaltung. Helv. pharmacol. physiol. Acta **3**, 437—443 (1945).
- ZEIGER, K.: Physiko-chemische Grundlagen der histologischen Methodik, 202 S. Dresden und Leipzig: Dr. Dietrich Steinkopff 1938.

WOLFGANG GOLL

7301 Zell, Mettenhalde 11—1