

Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene.

Von

C. N. JONESCU aus Jassy (Rumänien).

Hierzu Tafel 10—14 und 13 Figuren im Text.

Einleitung.

Der Bienenstaat ist seit alten Zeiten für unzählige Imker und Naturfreunde ein Gegenstand sorgfältiger Beobachtung gewesen. Recht genau kennt man die verschiedenen Aufgaben, welche den drei Bienenwesen, der Drohne, der Königin und der Arbeiterin, in dem Bienenstaat zufallen¹⁾. Den verschiedenen Tätigkeiten entsprechen verschiedene Instinkte und überhaupt verschiedene Geistesanlagen. Demgemäß kann man erwarten, daß die Gehirne der drei Formen in entsprechender Weise verschieden sind.

In der Tat weicht das Gehirn der Drohne in seinem Aussehen von demjenigen der Königin sehr stark ab, und das Gehirn der Königin ist auch von demjenigen der Arbeiterin erheblich verschieden. Die Vergleichung der drei Gehirne bietet daher großes theoretisches Interesse. Wir haben hier eine selten günstige Gelegenheit, zu zeigen, daß die Verschiedenheit der Instinkte und der geistigen Fähigkeiten auf der Verschiedenheit der Gehirne beruht.

Meine erste Aufgabe bestand darin, möglichst genaue Bilder der Gehirne der Drohne, der Königin und der Arbeiterin zu geben, was am besten durch die Herstellung von Plattenmodellen geschehen konnte. Zweitens mußte ich den inneren Bau des Gehirns in anatomischer und histologischer Hinsicht eingehend studieren und die verschiedene Ausbildung der einzelnen Teile bei den drei Gehirnen beachten. Dabei war es unvermeidlich, auch die Ge-

1) Abgesehen von den Angaben, welche in den Lehrbüchern der Bienenzucht enthalten sind, kommen vor allem die wichtigen Schriften von v. BUTTEL-REEPEN in Betracht: Sind die Bienen Reflexmaschinen? (1900) und: Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates (1903).

hirne anderer Hymenopteren und überhaupt anderer Insekten zum Vergleich beizuziehen.

Ich unternahm diese Arbeit im zoologischen Institut in Jena auf den Rat meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor H. E. ZIEGLER, der mich auf die große biologische und anatomische Wichtigkeit dieser Untersuchung aufmerksam machte. Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Prof. ZIEGLER für die vorzüglichen Ratschläge, welche ich von ihm im Verlaufe der Arbeit bekam, meinen herzlichen Dank aussprechen.

Historische Bemerkungen.

Die ältesten Beobachtungen über das Bienengehirn dürften diejenigen von SWAMMERDAM (1737) sein, ferner sind aus der älteren Zeit die Angaben von CUVIER (1809) und TREVIRANUS (1818) erwähnenswert. Diese Autoren mußten sich auf die Beschreibung der äußeren Gestalt des Gehirns beschränken, da man die Schnittmethode damals noch nicht kannte.

Ueber den inneren Bau des Gehirns machten DUJARDIN (1850) und LEYDIG (1864) die ersten wertvollen Beobachtungen. Ersterer entdeckte die pilzhutförmigen Körper, letzterer erkannte an Schnittbildern schon die wesentlichen Teile der inneren Organisation.

Alle Angaben der älteren Zeit beziehen sich fast ausschließlich auf das Gehirn der Arbeiterin.

Eine vergleichende Bearbeitung der drei Formen des Bienengehirns liegt überhaupt bis jetzt in der Literatur nicht vor.

Wohl hat BRANDT (1876) schematische Bilder des Gehirns der drei Formen der Bienen gegeben und auf die hauptsächlichsten Unterschiede aufmerksam gemacht. Aber zu jener Zeit war die mikroskopische Technik noch nicht so weit entwickelt wie jetzt, und unsere Kenntnis des Baues des Insektengehirns hat seither große Fortschritte gemacht. — Aus der großen Zahl von Arbeiten, welche das Gehirn der Insekten betreffen, hebe ich hier nur wenige hervor, welche für unseren Zweck besonders wichtig sind.

Im Jahre 1878 erschien eine Arbeit von FLOEGEL, in der der Verfasser das Gehirn der Insekten vergleichend untersucht hat. Obgleich der größte Teil der Bilder von FLOEGEL unklar ist, zeigt seine Klassifikation der Insekten nach der Organisation des Gehirns einen bedeutenden Fortschritt. FLOEGEL bestätigt die Theorie von DUJARDIN (1850), welcher die pilzhutförmigen Körper (les corps pédonculés) als die „Organe der Intelligenz“ bei den Insekten ansah.

VIALLANES (1886--1887) studierte die Gehirne der Wespen und Orthopteren. In dem Kapitel „Modifications du cerveau dans les différents types d'Insectes“ (1887) betont er die Unterschiede in der Form und Struktur des Insektengehirns sehr scharf; er sagt: „le cerveau de la Guêpe diffère de celui de la Sauterelle autant que le cerveau de l'homme diffère de celui de la Grenouille“. VIALLANES ist der Meinung, daß die Form und Struktur des Gehirns mit folgenden physiologischen Bedingungen in Beziehung stehe: 1) mit der Art der Nahrung, 2) mit der Entwicklung der Sinnesorgane, 3) mit der Entwicklung der psychischen Fähigkeiten.

VIALLANES versucht auch von der Gliederung des Gehirns einen Schluß auf die Gliederung des Insektenkopfes zu ziehen. Er legt dar, daß der Kopf der Insekten aus 6 Segmenten (Somiten), von denen 3 präorale und 3 postorale sind, gebildet wird und daß jedem Segmente ein Ganglienpaar entspricht. Das Gehirn (das eigentliche Oberschlundganglion) besteht nach diesem Verfasser aus 3 zusammengeschmolzenen Ganglienpaaren, welche den 3 präoralen Segmenten entsprechen, und zwar das 1. Ganglienpaar (Protocerebrum) für das I. Kopfsegment, welches die Zone der pilzhutförmigen Körper, Facettenaugen und der Ocellen umfaßt, das 2. Ganglienpaar (Deutocerebrum) für das II. Kopfsegment, welches die Antennenzone bildet. Das 3. Ganglienpaar (Tritocerebrum) für das III. Kopfsegment innerviert die Labralzone. Der Labralnerv wäre also nach VIALLANES der Tritocerebralnerv.

Das Unterschlundganglion stellt nach VIALLANES 3 verschmolzene Ganglienpaare dar, welche die 3 postoralen Segmente (mandibular, maxillar, labial) innervieren.

Die wichtigsten Arbeiten von CHARLES JANET und besonders seine „Anatomie de la tête du *Lasius niger*“ (1905) stimmen aber mit den Resultaten VIALLANES' nicht überein.

Die letzte Arbeit (1905) von JANET hat für die Erklärung des Kopfproblems der Insekten neue Tatsachen gebracht. JANET hat auf Grund morphologischer und ontologischer Beweise gezeigt, daß das Labrum und das Stomenteron präantennale Bildungen sind, also dem I. Kopfsegment entsprechen. Es ist aber nicht annehmbar, daß eine präantennale Bildung durch ein postantennales Nervenzentrum innerviert wird. Infolgedessen glaubt der Verfasser, daß die Wurzeln der Labral- und auch Frontalganglionnerven dem Protocerebrum angehören. Diese Annahme hatte aber eine Lücke, indem der Verfasser bei *Myrmica rubra* (1899) keinen Nerv für das Tritocerebrum fand. Später entdeckte er in seiner Arbeit

über die Anatomie des Kopfes von *Lasius niger* (1905) einen dicht hinter dem Labralnerv auf der Medianlinie gelegenen unpaaren Nerv, welcher den Muskel „dilatateur inférieur du pharynx“ innerviert. JANET findet, daß der äußere Ursprung dieses Nerven zwischen den Deutocerebral- und Mandibularnerven liegt. Deshalb hat er ihn als „Tritocerebralnerv“ betrachtet.

Ganz verschieden ist die Hypothese von HALLER (1904). Dieser Autor behauptet, daß bei den Myriopoden dem I. antennalen Segment das Deutocerebrum (die Antennalnerven), dem II. antennalen Segment das Tritocerebrum (der Nerv für das Kopfglied) entsprechen.

Weiter homologisiert HALLER den Tegumentarnerv der Thoracostraken mit dem Nerven des Kopfgliedes der Myriopoden, welcher „sich bei *Blatta* erhält und bei der Biene in jenem von KENYON als inneren motorischen beschriebenen Nerv der Antenne zu suchen ist“.

Dieser „innere motorische Nerv der Antenne“ ist von HALLER als Tritocerebralnerv bei den Bienen angenommen.

Die Meinungen über die Gliederung des Gehirns gehen also auseinander. Nach VIALLANES wird der Labralnerv, nach JANET der Nerv „dilatateur inférieur du pharynx“, nach HALLER der innere motorische Nerv der Antenne als Tritocerebralnerv angenommen.

Die Hypothese HALLERS über das Tritocerebrum und ebenso seine Homologisierung der Kopfnerven scheinen mir unannehmbar. Erstens kann man nicht den Tegumentarnerv der Thoracostraken mit dem „inneren motorischen Nerv der Antenne“ der Bienen homologisieren. Ein Tegumentarnerv existiert bei den Orthopteren (VIALLANES) und auch bei Bienen, von KENYON als „Salivary nerve“ beschrieben. Ich habe selbst den Ursprung dieses Nerven eingehend untersucht. Zweitens dürfen wir nicht von vornherein annehmen, daß der innere motorische Nerv der Antenne der Tritocerebralnerv wäre, denn allein die Tatsache, daß er die Muskeln der Antenne innerviert, berechtigt uns nicht, ihn als Tritocerebral-, sondern nur als Deutocerebralnerv zu betrachten. Es bleibt die Hypothese JANETS zu kontrollieren und der Ursprung seines Tritocerebralnerven genau zu untersuchen.

Ebenso mangelhaft sind die Angaben der Autoren über den Ursprung der anderen Kopfnerven, wie wir weiter sehen werden. Ich glaube, daß eine der Schwierigkeiten für die Erklärung des Kopfproblems der Insekten auch eben darin liegt, daß unsere

Kenntnisse über den Ursprung der Kopfnerven völlig unzureichend sind. Ich komme im speziellen Teil meiner Arbeit auf dieses Problem zurück.

Einen Fortschritt unserer Kenntnisse über den Bau des Bienen-gehirns verdanken wir der Arbeit von KENYON (1896). Er brachte eine neue technische Methode in Anwendung: die GOLGI-Methode. Für die gewöhnlichen Präparate fixiert er die abgetrennten Gehirne in einer Lösung 10—20-proz. Formol. Vorgezogen wird aber noch die folgende Lösung: 10-proz. Kaliumbichromat 40 Teile, 5-proz. Kupfersulfat 40 Teile, Formol 20 Teile. Die Gehirne bleiben 24 Stunden in dieser Lösung von Formolbichromat und dann 4—5 Tage in Silbernitrat 1-proz. Die imprägnierten Gehirne werden mittels absoluten Alkohols in Celloidin eingebettet. Durch diese Imprägnationsmethode erhält KENYON nur 15—20 Proz. genügend imprägnierte Präparate, aber zur Kontrolle vergleicht er seine Präparate mit den entsprechenden, welche er durch die gewöhnlichen Methoden erhält, wie die Lösung von RATH oder sein Kupfer-Hämatoxylin.

In dem allgemeinen Teil seiner Arbeit beschreibt KENYON den motorischen Nerv der Antenne unter dem Namen: „antenna-motor-internus“. Der „Nerf tégumentaire“ von VIALLANES wird von KENYON als rein motorisch angesehen. Er innerviert die Speicheldrüsen und wird deshalb von KENYON „Salivary nerve“ benannt.

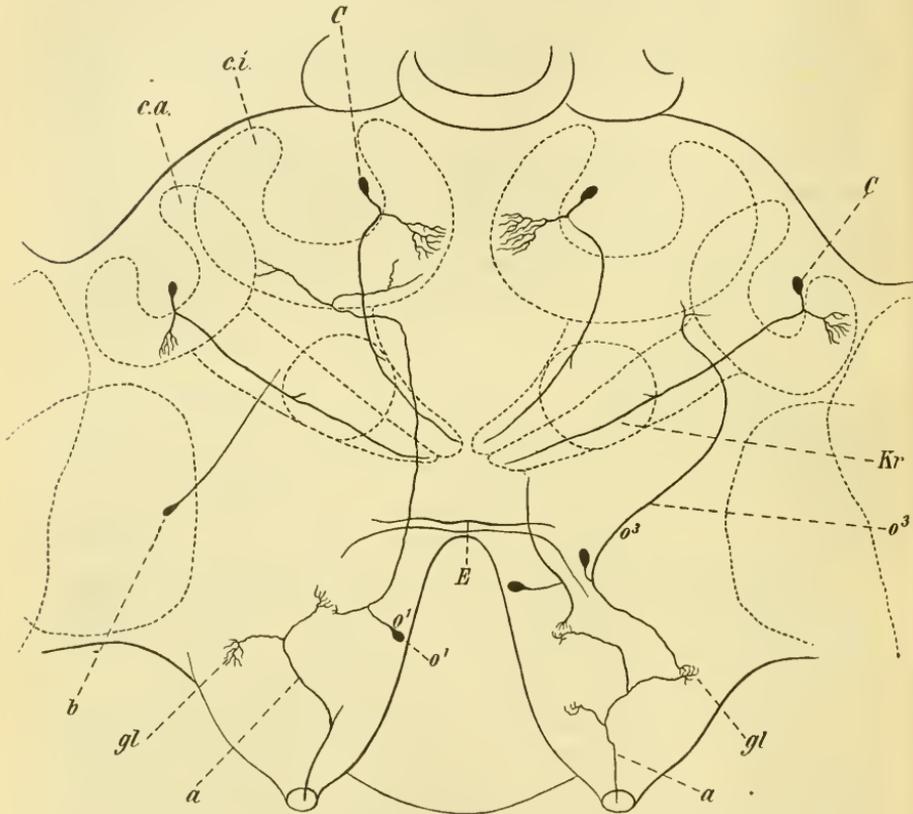
Vom histologischen Standpunkt betrachtet KENYON die Y-förmige Zelle (unipolare Ganglienzelle) als die typische Ganglienzelle des Bienen-gehirns und vielleicht aller Arthropoden. Er unterscheidet 6 Modifikationen dieser typischen Zelle im Bienen-gehirn:

1) Rezeptorische (sensible) Elemente (Afferent or sensory fibers), bei welchen der Zellkörper an dem peripherischen Organ (Sinnesorgan) sich befindet und der Neurit nach dem Gehirn geht und da mit einem Endbäumchen (Glomerulus) endet (Textfig. 1 a); z. B. die sensiblen Fasern der Antennalnerven.

2) Verbindungselemente (Connecting fibers), deren Zellen außerhalb der Fasermasse liegen und die typische Y-förmige Form besitzen. Diese verhältnismäßig großen Zellen senden den Dendrit in die Fasermasse und setzen sich mit den Ausläufern der sensiblen Fasern in Beziehung, während der Neurit den sensorischen Reiz in das Zentralorgan weiterleitet. So z. B. die Zellen und Fasern, welche die Antenna-Cerebralbündel bilden (Textfig. 2 o¹, o³). Ihre Dendriten setzen sich mit den sensiblen Fasern (a) der

Antenne in Beziehung und ihre Neurite führen den Reiz weiter nach den Bechern (pilzhutförmigen Körpern).

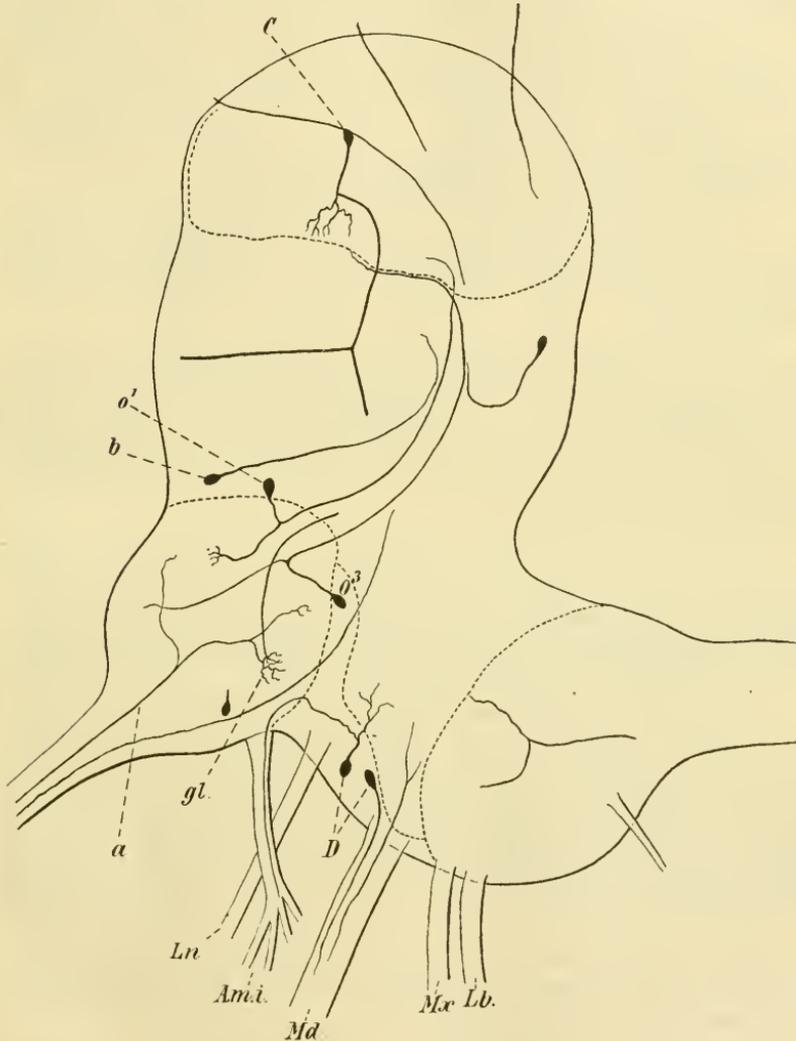
3) Die Elemente der pilzhutförmigen Körper (The cells of the Mushroom Bodies). Diese Elemente sind nach der Chromsilbermethode nur mit großer Schwierigkeit zu verfolgen. Die Ganglienzelle der Becher stellt ebenfalls eine Y-förmige Zelle dar. Der



Textfig. 1. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene. Die Beziehung der Neuronen (nach KENYON). *a* sensible Elemente der Antennen, *o*¹, *o*³ Verbindungselemente, *gl* Glomerule (Endbäumchen), *b* Assoziationselemente, *c.a.* äußere Becher, *c.i.* innere Becher, *C* ein Element der pilzförmigen Körper, *E* Kommissuralelemente, *Kr* die Stiele (Stämme) und ihre Kreuzung.

Stammfortsatz gabelt sich sogleich in 2 Aeste: der kürzere — der Dendrit — verzweigt sich reichlich in den Wänden der Becher; der längere — der Neurit — dringt in den Stamm bis zu dem Punkt (*Kr*), wo sich die sogenannte Kreuzung der Stämme befindet, und teilt sich hier dichotomisch. Der eine Zweig geht in die

vordere Wurzel, der andere in die innere, wo sie plötzlich endigen (Textfig. 1 und 2 C). KENYON findet, daß die Zellen der Becher einen auffallenden Kontrast gegen die anderen Zellen des Gehirns zeigen. Er vergleicht sie mit den PURKINJESCHEN Zellen des Kleinhirns der Säugetiere. Er zeichnet sogar einige von diesen Zellen



Textfig. 2. Ein Sagittalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene. Die Beziehung der Neuronen (nach KENYON). *a* sensible Elemente der Antennalnerven, *o*¹, *o*² Verbindungselemente, *gl* Olfactivglomeruli (Endbäumchen), *C* Elemente des pilzförmigen Körpers, *D* motorische Elemente, *b* Assoziations-elemente, *Ln* Labialnerv, *A.m.i* antenno-motor-internus, *Md*, *Mx*, *Lb* Mandibular-, Maxillar-, Labialnerv.

mit protoplasmatischen Verlängerungen, also eine Uebergangsform zu den multipolaren Zellen der höheren Tiere. Er betrachtet die Zellen der pilzhutförmigen Körper als die Träger der intellektuellen Vorgänge („Intellectiv cell“) nicht nur wegen ihrer Form, sondern auch, weil sie mit allen anderen Teilen des Gehirns in Beziehung stehen.

4) Motorische Elemente (Efferent fibers). Diese großen Zellen befinden sich in der Gehirnrinde; sie senden Dendriten in die Fibrillärsubstanz, während der Neurit durch die Fasermasse in den motorischen Nerv übergeht. So z. B. die Elemente des inneren motorischen Nerven der Antenne (Textfig. 2 D).

5) Kommissuralelemente (The commissural fibers), deren Zellen von ihm nicht gefunden sind. Ihre Fasern aber bilden die verschiedenen Kommissuren des Gehirns, wie die Dorsalkommissuren (Textfig. 1 E).

6) Assoziationselemente, welche die obengenannten Elemente verbinden. KENYON beschreibt diese Zellen mit sehr reichlichen Verzweigungen, welche in verschiedene Teile des Gehirns gehen. Er fügt dieser Gruppe noch die breiten Fasern der Ocellarnerven und diejenigen hinzu, welche an der dorsalen Oberfläche des Ventrocerebrums vorübergehen.

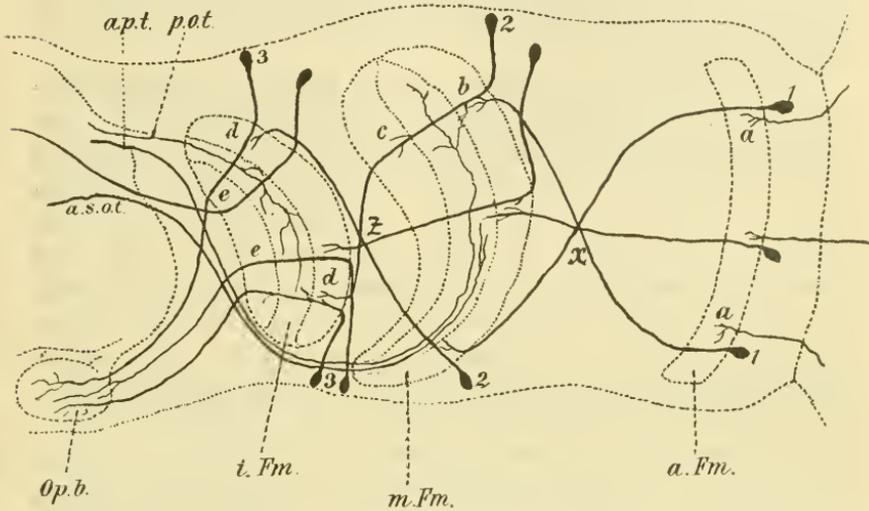
KENYON weist durch seine sorgfältigen anatomisch-mikroskopischen und histologischen Studien nach, daß die pilzförmigen Körper mit allen übrigen Teilen des Gehirns in Verbindung stehen. Vielleicht kann man darin einen Beweis dafür sehen, daß die erwähnte Hypothese von DUJARDIN richtig ist.

Hinsichtlich des Deutocerebrums stimmt KENYON der Ansicht von CUCCATI (1888) über die Maschenstruktur der Fasern, welche das Antennalganglion („Antennalmorula“) bilden, nicht bei und behauptet, daß die sensiblen Fasern mit den anderen Arten von Fasern nur durch Kontiguität in Beziehung stehen. Er beschreibt einen einzigen „Antenno-sensory nerve“, der in den Endbäumchen (Glomerulen) endet.

Das Zentralganglion steht mit der Ocellarnervenbrücke (the fibrillar arch) und mit den Ocellarglomerulen und auch mit den Ocellarnerven in Verbindung.

KENYON sah motorische Zellen auf der Ventralseite des Ventrocerebrums (Unterschlundganglion); dieser Befund widerspricht den Annahmen von FAIVRE (1857) und BINET (1894), welche in dem Unterschlundganglion ein dorsales motorisches und ein ventrales sensibles Gebiet angenommen haben.

Eine andere Arbeit KENYONS (1897) zeigt uns die interessanten Beziehungen der Neuronen in dem Lobus opticus der Bienen. Er unterscheidet hier drei fibrilläre Massen (die äußere, die mittlere und die innere Fibrillärmasse), dann eine äußere Kreuzung zwischen der äußeren und der mittleren Fibrillärmasse und eine innere Kreuzung zwischen der mittleren und der inneren Fibrillärmasse (Textfig. 3).



Textfig. 3. Die Beziehung der Neuronen in dem Lobus opticus der Bienen (nach KENYON). *a.Fm* äußere Fibrillärmasse, *m.Fm* mittlere Fibrillärmasse, *i.Fm* innere Fibrillärmasse, *Op.b* Optic body (der optische Kern), *x* äußere Kreuzung, *z* innere Kreuzung, *a.s.o.t* antero-superior optic Tract, *a.p.t* antero-posterior Tracts, *p.o.t* posterior optic Tracts.

Der Reiz der Retina wird in das Gehirn durch 6 oder 7 Bahnen weitergeführt und mindestens 3 Neuralelemente (Neurone) nehmen an der Ueberführung eines einzigen Reizes (Stimulus) teil. Die hier vorgeführte schematische Textfig. 3 zeigt die verschiedenen Bahnrichtungen des Reizes im Gehirne, wie sie KENYON festgestellt hat; der Reiz geht von der Retina zu

den pilzhutförmigen Körpern	
durch 3 Elemente	1 a—2 b—(<i>a.s.o.t</i>)
dem optischen Kern (optic body)	
durch 3 Elemente	1 a—2 b—3 d
dem hinteren Teil des Gehirns	
durch 3 Elemente	1 a—2 b—(<i>a.p.t</i>)
oder durch 4 Elemente	1 a—2 b—3 d (<i>p.o.t</i>)

Material und Methode.

Den größten Teil des Materials bekam ich von Herr Lehrer WACHS, Bienenzüchter aus Jena, dem ich bei dieser Gelegenheit meinen besten Dank ausspreche.

Ich habe eine große Zahl von Schnittserien, nämlich Sagittal-, Frontal- und Horizontalschnitte des Gehirns der Puppen und der ausgebildeten Tiere von allen drei Formen der Bienen angefertigt¹⁾. Zur Vergleichung untersuchte ich das Gehirn von *Bombus terrestris*.

Als bestes Fixierungsmittel für das Gehirn der Puppen finde ich 3-proz. Salpetersäure, welche sehr deutliche Bilder für den Verlauf der Fasern gibt (die Puppen sind in toto fixiert; manchmal ist der Hinterleib weggeschnitten). Für die weit entwickelten Puppen brauchte ich mit Erfolg die HENNINGSsche Mischung (Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XVII, 1900 oder PAUL MEYER und LEE, Mikr. Technik, 1907), wo ich aber nur 3-proz. statt 25-proz. Salpetersäure nahm²⁾. Ebensogute Präparate für die Nervenfasern gewann ich mit der FLEMMINGSchen Fixiermethode. Die gewöhnlichen Präparate wurden mit Hämatoxylin und Ammoniumrubinpikrat nach APÁTHY oder mit Bleu-de-Lyon-Ammoniumpikrat gefärbt.

Als spezielle Methode benutzte ich die Imprägnation mit Silbernitrat. Die GOLGI-Methode gibt nicht immer gute Resultate, deshalb habe ich die Methode von RAMÓN Y CAJAL und diejenige von BIELSCHOWSKY und WOLFF für die Darstellung der Neurofibrillen (P. MEYER und LEE, Mikr. Technik, 1907, p. 352—353) vorgezogen. Ich brachte das frische Material — die Puppen besonders — mehrere Tage in eine Lösung von 1-proz. Silbernitrat im Dunkeln bei 30° Temperatur. Nach der Auswaschung (3 Stunden) und der Reduktion (24 Stunden) mit Pyrogallussäure habe ich durch Alkohol 70-proz., 95-proz. abs. Alk. und Xylol in Paraffin eingebettet und dann geschnitten. Mit dieser Methode (CAJAL) wird nur der Lobus olfactorius gut imprägniert. Die Nachvergoldung der Schnitte und die Reduktion mit 5-proz. Ameisensäure oder Fixiernatronbad

1) Ich verstehe hier unter Frontalschnitten solche Schnitte, welche der Vorderfläche des Kopfes parallel sind. Die Horizontalschnitte gehen senkrecht zur Vorderfläche des Kopfes, also parallel zur Längsachse des ganzen Tieres und senkrecht zur Medianebene.

2) Die Mischung war demnach folgende: 8 Teile 3-proz. Salpetersäure, 8 Teile $\frac{1}{2}$ -proz. Chromsäure, 12 Teile gesättigter Lösung von Sublimat in 60-proz. Alkohol, 6 Teile gesättigter wässriger Lösung von Pikrinsäure und 21 Teile absol. Alkohol.

5-proz. gab aber sehr deutliche Bilder für das Studium des Verlaufs der Fasern in Verbindung mit ihren Zellen.

Für die Rekonstruktion ¹⁾ habe ich die Schnitte mit dem großen Projektionsapparat (nach Prof. GREIL und Dr. KOEHLER) 50-fach vergrößert gezeichnet. Die Firma CARL ZEISS hatte die Güte, diesen Apparat dem Zoologischen Institut auf einige Wochen leihweise zu überlassen, wofür ich hier auch meinen Dank aussprechen möchte.

Für die Plattenmodelle wurden Wachsplatten von 1 mm Dicke gebraucht; zur Kontrolle habe ich das binokulare Mikroskop von Seibert verwendet, mit welchem ich die Gehirne des ausgebildeten Tieres mit meinen Modellen verglich, um die kleinen Fehler an der Oberfläche zu verbessern. Meine Modelle werden durch die Firma Friedrich Ziegler in Freiburg i. B. in weißem Wachs ausgeführt und vervielfältigt.

Die allgemeine Beschreibung der verschiedenen Teile des Gehirns.

Im allgemeinen versteht man unter „Gehirn“ bei den Insekten die in der Kopfhöhle liegenden Ganglienmassen mit Ausnahme des Eingeweide-Nervensystems (Stomatogastric System, Sympathicus). Die Nomenklatur der verschiedenen Bestandteile des Gehirns ist eine sehr komplizierte, und ich halte es daher für nötig, ehe ich zu meinen eigenen vergleichenden Beschreibungen übergehe, eine Zusammenfassung der wichtigsten bisher gewonnenen Resultate zu geben und dabei die Benennungen zu erklären.

Eine ausführliche Arbeit über das Insektengehirn ist diejenige von VIALLANES (1886—1887, 1893). Seine Resultate sind bestätigt und noch erweitert durch die Arbeiten von CUCCATI (1888), BINET (1894), KENYON (1896—1897) und die letzten Veröffentlichungen von HALLER (1904) und JANET (1896—1905).

Das Gehirn besteht aus zwei über dem Schlund liegenden Ganglien, den bekannten „Oberschlundganglien“, welche durch Konnektive mit den unter dem Schlund liegenden „Unterschlundganglien“ verbunden sind.

Es ist bemerkenswert, daß diese beiden Ganglien bei den Bienen sehr eng miteinander verbunden sind, so daß man von einem Durchbruch des Oesophagus durch die ganze nervöse Masse sprechen kann. Bei primitiveren Formen der Insekten, z. B. den

1) KARL PETER, Die Methoden der Rekonstruktion, Greifswald 1906.

Orthopteren, sind die Konnektive, welche die zwei Schlundganglien verbinden, verhältnismäßig lang, so daß diese weiter entfernt voneinanderliegen. Interessant ist es, daß in manchen Fällen diese Konnektive sehr lang sind und die Unterschlundganglien schon im Prothorax liegen (z. B. bei der Coleoptere *Rhizotrogus*, BINET 1894). Dieses Verhalten ist wahrscheinlich auch der Grund gewesen, warum VIALLANES unter dem „Gehirne“ (Cérébron) bei den Insekten nur die nervöse Masse der Oberschlundganglien verstehen wollte, denn diese liegen immer im Kopf.

VIALLANES nimmt an, daß der Kopf der Insekten und auch der Crustaceen durch Verschmelzung von 6 Segmenten entstanden ist und jedes Segment ein Ganglienpaar besitzt. Bei dieser Verschmelzung sind die 3 Ganglienpaare der 3 präoralen Segmente zum Oberschlundganglion zusammengetreten; die 3 Ganglienpaare der hinteren 3 postoralen Segmente zum Unterschlundganglion. Die Nervenknotten der ersten Segmente treten zum sogenannten Protocerebrum zusammen und bilden den größten Teil des Oberschlundganglions. Hier liegen die Zentren sowohl für die psychischen Betätigungen als auch die Sehzentren.

Am Protocerebrum bilden sich an den Seiten die Sehlappen und am oberen Teil entspringen die Ocellarnerven. In seinem Innern finden wir die pilzhutförmigen Körper, diese charakteristischen Organe der Insektengehirne, die sogenannten Intelligenzorgane. Die Antennenanschwellungen werden aus den Nervenknotten des II. Segments gebildet. Dieser Teil des Gehirns heißt nach VIALLANES Deutocerebrum und hier vermutet man die Zentren für die Tast-, Geschmack- und wahrscheinlich auch Gehörempfindungen.

Aus den Nervenknotten des III. Segmentes geht das Tritocerebrum (VIALLANES) hervor; bei Bienen bildet es die Wurzeln der Labrofrontalnerven.

Während VIALLANES unter dem Gehirn der Insekten nur die Oberschlundganglien, d. h. das Proto-Deuto-Tritocerebrum versteht, rechnen andere Autoren und besonders BINET auch noch die Unterschlundganglien dazu. Dieses mit um so mehr Recht, da FAIVRE experimentell nachgewiesen hat, daß hier die motorischen Zentren der Bewegung liegen.

Wie wir schon bemerkten, ist auch das Unterschlundganglion durch Verschmelzung dreier Ganglienpaare entstanden. Es bildet die Nerven der 3 postoralen Segmente: die Mandibular-, Maxillar- und Labialnerven.

Die Ausführungen BINETS stützen sich auf die schon früher bekannte Tatsache, daß sowohl die 3 Paar Ganglien des Cerebrums als auch diejenigen der Unterschlundganglien nicht erst im erwachsenen Tier, sondern schon in der Larve zum Cerebrum resp. Unterschlundganglion verschmolzen sind. BINET schreibt dieser frühzeitigen Verschmelzung der Ganglien eine hohe biologische Bedeutung zu, denn letztere sind Träger der wichtigsten Lebensfunktionen des Insekts. Daher rechnet BINET zu dem Gehirn auch die Unterschlundganglien, wenn diese auch in manchen Fällen schon im Prothorax liegen.

KENYON schließt sich diesen Ausführungen von BINET an und beschreibt als Dorsocerebrum die Oberschlundganglien, als Ventrocerebrum die Unterschlundganglienmassen. Die Verschmelzungshypothese von VIALLANES ist im allgemeinen von den Autoren angenommen worden, nur hat CH. JANET nachzuweisen versucht, daß sowohl die Labralnerven als auch das Labrum selbst Bildungen des I. Segments sind und nicht, wie VIALLANES es tut, als Gebilde des 3. Somiten aufgefaßt werden können. Demgemäß wies JANET als Tritocerebralnerv den kleinen motorischen Nerv nach, der den Muskel „Dilatator inferior pharyngis“ innerviert.

An der dorsalen Oberfläche des Dorsocerebrums (Oberschlundganglien) sehen wir die Ocellarnerven (Fig. 30, 31) austreten und zwei symmetrische Anschwellungen — die pilzhutförmigen Körper — (DUJARDIN 1850) oder Globuli (BETHE und HALLER, 1904).

Das Protocerebrum (VIALLANES 1886) bildet den größten Teil des Gehirns; es besteht aus einem mittleren Teil, den eigentlichen Oberschlundganglien, welche auf den Seiten in die Lobi optici (*L.o*) übergehen und an der dorsalen Oberfläche die Ocellarnerven (*On*) entsenden. Am vorderen unteren Teil des Protocerebrums liegen die Antennenanschwellungen (*Aa*) oder die Lobi olfactorii (Deutocerebrum VIALLANES). Unter ihnen entspringen die Labralnerven, die bei den Bienen ein sehr wenig entwickeltes „Tritocerebrum“ bilden.

Das mittlere Protocerebrum besteht aus einer äußeren Zellschicht und einer inneren Fibrillärmasse, welche in mehrere Bestandteile differenziert ist. Es gibt nämlich eine fibrilläre Grundmasse: „die Protocerebralloben“ (Textfig. 7 *Pt*) und in der Mitte dieser Grundmasse differenzieren sich folgende Fibrillärorgane, welche nach ihrer natürlichen Lage von vorn nach hinten folgendermaßen angeordnet sind:

- a) die Becher und die Stiele der pilzhutförmigen Körper (Taf. 11, Fig. 13 *c.i, c.e, St, IW*),
- b) der Zentralkörper (Fig. 21 *CK*),
- c) die Kerne des Zentralkörpers (les tubercules du corps central, VIALLANES; die Ocellarglomerulen, KENYON) (Fig. 22 *Ogl*),
- d) die Ocellarnervenbrücke (le pont des lobes protocérébraux VIALLANES; the fibrillar arch, KENYON) (Fig. 30 *Br*),
- e) die Ocellarnerven (Fig. 30 *On*).

Die pilzhutförmigen Körper sind zwei wichtige Organe des Gehirns der Insekten. Um eine genaue Vorstellung des pilzhutförmigen Körpers zu bekommen, betrachten wir zunächst das Schnittbild (Fig. 13) und dann das Bild des Wachsmodells (Taf. 10, Fig. 7, 8, 9, 10), welches einen pilzhutförmigen Körper der Drohne darstellt. Jeder pilzhutförmige Körper ist bei der Biene von zwei Bechern aus Fibrillärschubstanz gebildet; diese liegen an der Dorsal-seite des Gehirns und ihre Höhlungen sind innen und außen mit einer Schicht kleiner Zellen — der sogenannten Zellschicht — bekleidet. Von der unteren Seite der Becher gehen zwei Stiele oder Stämme (Pedunculi, NEWTON; The stalks of the Mushroom Bodies, KENYON)¹⁾ aus, welche nach unten und innen gerichtet sind, bis sie sich in einem Punkt vereinigen. Ich habe diesen Vereinigungspunkt die Kreuzung der Stiele genannt, weil an dieser Stelle, wie man weiter sehen kann, die Fasern nach zwei verschiedenen Richtungen sich verzweigen, nämlich ein Teil wendet sich nach vorn, der andere nach innen. In Übereinstimmung mit KENYON habe ich den vorderen fibrillären Fortsatz unter dem Namen „die vordere Wurzel“ (*v. W*) (The anterior Root of the Mushroom Body, KENYON) und den inneren Faserzug als „die innere Wurzel“ (*I W*) (The inner Root, KENYON) beschrieben.

Die beiden Becher mit ihren Zellschichten, ihren Stämmen und Wurzeln bilden einen pilzhutförmigen Körper. Die Stiele und die Wurzeln dringen in die fibrilläre Masse der Protocerebrallöben ein.

Der Zentralkörper (Fig. 21 *CK*) stellt auch ein dem Gehirn der Insekten eigentümliches Organ dar. Er liegt in dem Winkel, der von den Stielen der pilzhutförmigen Körper gebildet wird. Dieses Organ hat die Gestalt zweier übereinander liegender Gewölbe von fibrillärer Natur und scheint mit der konkaven Seite nach unten auf den inneren Wurzeln (Fig. 30) zu ruhen. Die äußere

1) Gemeinsamer Stiel, DIETL, BERGER (1876, 1878); La tige, VIALLANES (1886).

Kapsel bildet nach hinten zwei Kerne, von VIALLANES als „Tubercules du corps central“ beschrieben (Fig. 22 *Ogl*).

An der hinteren Seite der Protocerebralloben (hinter dem Zentralkörper) findet man die Ocellarnervenbrücke, ein eigentümliches Organ, das zuerst von VIALLANES (1886) bei *Vespa* unter dem Namen „le pont des lobes protocérébraux“ und später von KENYON (1896) unter dem Namen „The fibrillar arch“ beschrieben ist. Dieses Organ (Fig. 30 *Br*) hat das Aussehen eines Bogens oder vielmehr einer Brücke, die nur sehr wenig gebogen ist und mit ihrer Wölbung nach unten gerichtet sich mit ihren Rändern auf die Protocerebralloben zu stützen scheint.

Lobus opticus. Wenn wir einen Frontalschnitt durch das Gehirn der Arbeitsbiene betrachten (Taf. 12, Fig. 21), sieht man, daß der Lobus opticus eine seitliche Verlängerung des Protocerebrums ist. Er besteht aus einer äußeren Zellschicht und einer zentralen Fibrillärmasse, die in mehrere Teile geschieden ist. An der Fig. 21 sehen wir in der Reihenfolge von außen nach innen folgende Teile:

1) Die subretinale Nervenbündelschicht (Taf. 12, Fig. 21 *SNbs*), welche den Lobus opticus mit dem Facettenauge verbindet. (*La couche post-rétiniennne*, VIALLANES 1886).

2) Eine Fibrillärmasse, die den Lobus opticus wie eine konkav-konvexe Linse bedeckt (Fig. 21 *AFm*), und zwar mit der Konkavfläche nach außen. Dies ist „la masse ganglionnaire VIALLANES“, welche ich nach KENYON unter dem Namen „die äußere Fibrillärmasse“ beschreiben will.

3) Etwas nach innen liegt eine zweite Fibrillärmasse, welche die Form einer konkav-konvexen Linse besitzt. Dies ist das „äußere Marklager“ nach BERGER, hier als „die mittlere Fibrillärmasse“ beschrieben (Fig. 21 *MFm*). Sie ist mit ihrer konkaven Seite nach innen gerichtet.

4) Die dritte Fibrillärmasse (inneres Marklager, BERGER; *la masse médullaire interne*, VIALLANES) ist noch weiter nach innen gelegen. Sie hat eine kugelige Form und wird als „innere Fibrillärmasse“ beschrieben (Fig. 21 *IFm*). Die äußere Fibrillärmasse ist mit der mittleren durch Fasern verbunden, welche die „äußere Kreuzung“ (Fig. 21 *AKr*) bilden. Die mittlere Fibrillärmasse steht mit der inneren durch eine „mittlere Kreuzung“ von Fasern, welche der „inneren Kreuzung“ der Autoren entspricht (Fig. 21 *MKr*), und die innere Fibrillärmasse ebenso mit dem Gehirne durch Fasern, die sich ebenfalls nach innen kreuzen und so eine „innere Kreuzung“

(Fig. 20 *IKr*) bilden, im Zusammenhang. Diese letztere Kreuzung ist nur bei den Puppen klar zu sehen und hat mit den beiden anderen *AKr* und *MKr* keine große Aehnlichkeit. In der Tat nehmen wir, wie die anderen Autoren, die äußere (*AKr*) und die innere (*MKr*) Kreuzung als echte Kreuzungen an.

Tabelle der Teile des Gehirns und ihrer Benennungen.

I. Das Oberschlundganglion. (Le Cerveau, VIALLANES 1886; Dorsocerebrum, KENYON 1896.)

A. Protocerebrum.

- a) Die Protocerebrallöben oder die fibrilläre Grundmasse des Protocerebrums. (Les lobes protocérébraux, VIALLANES 1886.) (Fig. 13, 20.)
- b) Die pilzförmigen (pilzhutförmigen) Körper. (Les corps pedunculés, DUJARDIN 1850).
- c) Der Zentralkörper (FLOEGEL 1878). Fächerförmiges Gebilde (DIETL 1876). (Fig. 22 *CK*.)
- d) Die Kerne des Zentralkörpers. (Les tubercules du corps central, VIALLANES; Ocellarglomerulen, KENYON.) (Fig. 22 *Ogl*.)
- e) Die Ocellarnervenbrücke. (Le pont des lobes protocérébraux, VIALLANES; the fibrillar arch, KENYON 1896.) (Fig. 24 *Br*.)
- f) Die Ocellarnerven (Fig. 31 *On*).
- g) Lobus opticus (Sehlappen, LEYDIG 1864).
 - 1) die subretinale Nervenbündelschicht (la couche des fibres post-retiniennes VIALLANES) (Fig. 21 *SNbs*),
 - 2) die äußere Fibrillärmasse (Fig. 21 *AFm*),
 - 3) die äußere Kreuzung (Fig. 21 *AKr*),
 - 4) die mittlere Fibrillärmasse (Fig. 21 *MFm*),
 - 5) die mittlere Kreuzung (*MKr*), entspricht der inneren Kreuzung der Autoren,
 - 6) die innere Fibrillärmasse (*IFm*),
 - 7) die innere Kreuzung (*IKr*).

B. Deutocerebrum.

- a) Die Antennenanschwellungen (Riechlappen, LEYDIG; Lobe olfactif, Taf. 10, Fig. 1 *Aa*).
- b) Die sensiblen Antennalnerven I und II (Taf. 10, Fig. 1 *An*).
- c) Die motorischen Nerven der Antenne (Taf. 11, Fig. 19 *Amn'*).

C. Tritocerebrum

nach VIALLANES: der Labrofrontalnerv (Taf. 14, Fig. 37
Lfrn).

nach HALLER: der innere motorische Nerv der Antenne.

nach JANET: le nerf du muscle dilatateur inférieur du
pharynx (Fig. 41 *Trn*).

II. Das Unterschlundganglion. (Ventricerebrum, KENYON).

a) Verbindungskonnektive des Oberschlundganglions mit
dem Ventrocerebrum.

b) Mandibular-
c) Maxillar-
d) Labial- } Ganglion (Fig. 38 *Md, Mx, Lbn*).

Die Lage des Gehirns im Kopfe.

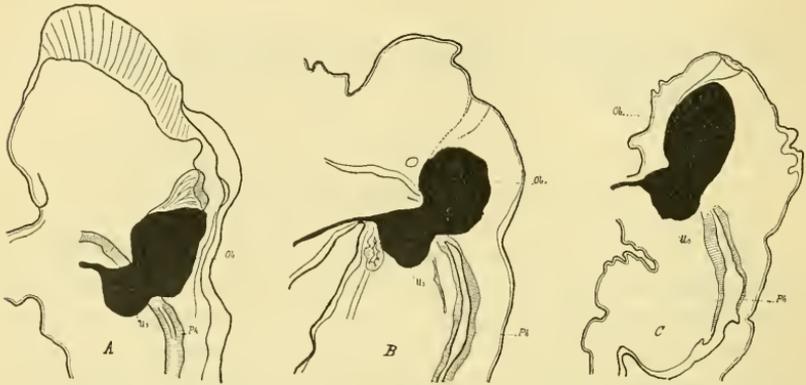
Das Gehirn der Bienen nimmt den größten Teil der Höhlung des Kopfes ein; es ist von allen Seiten von einer großen Masse von Fettkörpern, Oenocyten, Speicheldrüsen, Tracheen usw. umgeben.

Die Lage des Gehirns in dem Kopf der Bienen ist verschieden. Man braucht nur drei Sagittalschnitte zu vergleichen (Textfig. 4), um eine Idee zu bekommen, wie die Lage des Gehirns innerhalb des Kopfes bei den drei Bienenformen sich unterscheidet.

Bei den Drohnen (Textfig. 4 A) findet sich das Gehirn dicht hinter der vorderen Wand gelegen. Diese Lage läßt sich vielleicht aus der hohen Entwicklung der zusammengesetzten Augen erklären. Die Ocellen haben eine völlig andere Lage als die der Königin und der Arbeitsbiene, aber die Ocellarnerven besitzen am Gehirn denselben Ursprung. Wie wir wissen, sind die Ocellen bei Arbeiterinnen und Königinnen in Gestalt eines Dreiecks auf der Oberseite des Kopfes angeordnet, so daß ihr Gesichtsfeld nach oben gerichtet ist; bei den Drohnen liegen die Ocellen ebenfalls im Dreieck, jedoch auf der vorderen oder frontalen Seite des Kopfes, und ihr Gesichtsfeld ist demgemäß nach vorn gerichtet. Die sehr stark entwickelten Facettenaugen nehmen nicht nur die seitliche, sondern auch die oberen Partien des Kopfes ein, so daß man vermuten könnte, daß bei den Drohnen die zusammengesetzten Augen auf der dorsalen Kopffläche die Funktion erfüllen, der bei der Königin und den Arbeiterinnen die Ocellen dienen. Warum die Ocellen bei den Drohnen auf die Vorderfläche des Kopfes

gewandert sind, das ist eine Frage, deren Behandlung an dieser Stelle zu weit führen würde. Ich neige der Ansicht zu, daß die Ocellen der Drohnen dazu dienen, um der Königin beim Hochzeitsflug aus der Nähe folgen zu können. Ich nehme überhaupt an, daß die Punktaugen (wie es nach BUTTEL-REEPENS Versuchen der Fall zu sein scheint) das Sehen in der Nähe vermitteln.

Auf Sagittalschnitten durch den Kopf der Königin (Textfig. 4 B) läßt sich erkennen, daß das Gehirn eine mehr mittlere Lage einnimmt. Dabei bleiben die Beziehungen der Ocellarnerven zum Gehirn die gleichen wie bei der Drohne.



Textfig. 4. Drei mediale Sagittalschnitte des Gehirns der Bienen. Zeichenapparat Abbe l^8 (halb schematisiert). A Drohne, B Königin, C Arbeiterin, *Ob* Oberschlundganglion, *Us* Unterschlundganglion, *Ph* Schlund.

Bei der Arbeitsbiene (Textfig. 4 C) ist der Vorgang der Verlagerung des Gehirns noch weiter fortgeschritten; in diesem Fall liegt das Gehirn noch näher der hinteren Wand der Kopfhöhle. Es ist bemerkenswert, daß das Gehirn eine gleiche Lage bei der Ameise einnimmt, wie sich aus den Zeichnungen JANETS (1905) erkennen läßt (loc. cit. Pl. 3 u. 4, Fig. F, G, J). Auch bei der Arbeitsbiene behalten die Ocellarnerven die gleiche Lagebeziehung zum Gehirn wie bei den anderen beiden Formen. Ein anderer Unterschied besteht in der Verschiedenheit des Neigungswinkels des Gehirns. Wir sehen auch in den Sagittalschnitten (Textfig. 4), daß der vom Dorsocerebrum und dem Bauchmark gebildete Winkel bei den drei Formen der Bienen verschieden ist. Zur Konstruktion dieses Winkels betrachten wir als Scheitelpunkt die Ursprungsstelle des Labralnerven. Der eine Schenkel hat die Richtung des mittleren Ocellarnerven, der andere stellt die Gerade vor, welche sich durch die Längsachse des Bauchmarks legen läßt. Der von diesen

beiden Geraden gebildete Winkel ist, wie schon gesagt, bei den drei Formen der Bienen verschieden. Am größten ist er bei den Drohnen, bei denen das Gehirn am stärksten vornüber geneigt ist; etwas kleiner ist er bei der Königin und noch kleiner bei der Arbeitsbiene, wo er ungefähr gleich einem rechten ist.

Die pilzhutförmigen Körper.

Die pilzhutförmigen Körper sind zwei charakteristische Organe des Gehirns der Insekten, welche bei den sozialen Hymenopteren ihre höchste Ausbildung erreichen. DUJARDIN (1850) hat sie zum ersten Mal unter dem Namen „les corps pédonculés“ beschrieben und betrachtete sie als die Organe des Intellekts der Insekten. Eine vergleichende Studie dieser Körper hat später FLOEGEL (1878) an verschiedenen Ordnungen der Insekten gemacht; er bestätigt die Hypothese DUJARDINS. Ferner haben die Arbeiten von BRANDT (1876—1879), FOREL (1874) und VIALLANES (1893) im allgemeinen die vergleichend-anatomischen Unterschiede im Gehirne der Hymenopteren klargestellt. Aber eine eingehende vergleichende Studie über die pilzhutförmigen Körper und besonders über deren Unterschiede bei den drei Formen der Bienen existiert bis jetzt nicht.

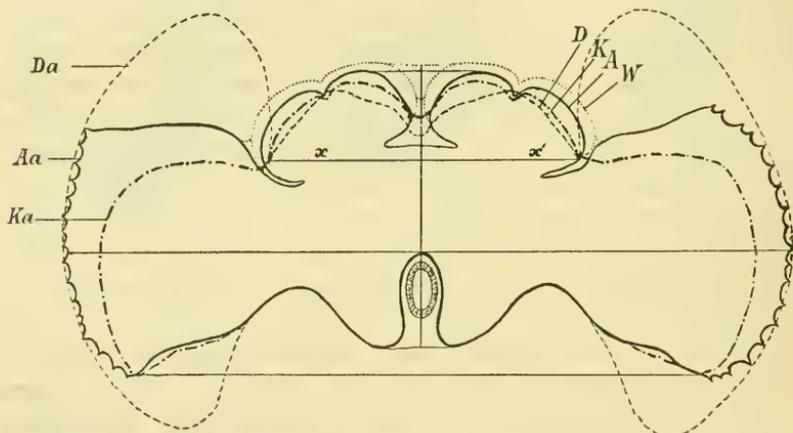
An den pilzhutförmigen Körpern unterscheidet man die außen gelegenen Zellmassen und die innen gelegenen Fasermassen; letztere bilden die „Becher“ und die „Stiele“. BETHE und HALLER gebrauchen die Bezeichnung „Globuli“, welcher Name sich auf die Form bezieht, im Sinne von kugelförmigen Anschwellungen. In der vorliegenden Arbeit habe ich die Bezeichnung „pilzhutförmige Körper“ vorgezogen, wobei ich die Zellschicht und einen inneren fibrillären Teil (die Becher mit ihren Stielen) unterscheide.

Wenn man die Gehirne der drei Formen der Bienen von vorne betrachtet (siehe die Modelle Taf. 10, Fig. 1, 2, 3), bemerkt man in dem oberen Teil der Oberschlundganglien zwei Anschwellungen, welche voneinander durch eine mediane Furche getrennt sind. Jede Anschwellung stellt einen pilzhutförmigen Körper vor. Beim ersten Blick auf die Modelle sieht man, daß diese Körper bei den drei Formen der Bienen in der Größe verschieden sind. Bei der Königin und den Drohnen sind sie kleiner als bei den Arbeitsbienen; bei den Drohnen relativ am kleinsten. Die beiden pilzhutförmigen Körper sind voneinander durch eine mediane Furche getrennt,

welche VIALLANES „le sillon cérébral médian“ nennt. Jeder pilzhutförmige Körper hat auf seiner Oberfläche eine Längsfurche (Spaltungsfurche), welche die Grenze der beiden Becher bezeichnet (la Scissure du corps pédonculé, VIALLANES 1886). Diese Furche ist für die von mir angestellte Vergleichung von besonderer Wichtigkeit.

Die Form eines pilzhutförmigen Körpers ist im allgemeinen oval und von vorn nach hinten ein wenig zusammengedrückt; wir unterscheiden an ihm eine Höhe, eine Dicke und eine Breite.

Vergleichen wir die einzelnen Bienenformen, so erreicht die Breite bei der Arbeitsbiene die größte Ausdehnung. Man kann diese Unterschiede an den Modellen (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3) sehen oder an den medianen Frontalschnitten, welche das Diagramm



Textfig. 5. Das Diagramm der drei Formen der Bienen und der Wespe. ----- *D* Drohne, -.-.-.- *K* Königin, ———— *A* Arbeiterin, *W* Wespe. *Da* Lobus opticus der Drohne, *Aa* Lobus opticus der Arbeitsbiene, *Ka* Lobus opticus der Königin.

(Textfig. 5) deutlich darstellt. Ich habe die Linie ($x-x'$), welche die beiden am weitesten voneinander entfernten Punkte der äußeren Becher verbindet, ins Auge gefaßt und gefunden, daß diese Linie am längsten bei der Arbeitsbiene ist, etwas kürzer bei der Drohne und am kürzesten bei der Königin. In meinen Bildern der Frontalschnitte der Gehirne, die in 50-facher Vergrößerung gezeichnet sind, habe ich gefunden, daß die Maximallängen dieser Linien die folgenden sind:

Arbeitsbiene	61	mm
Drohne	57	„
Königin	50	„

Wir können somit feststellen, daß die Breite der pilzhutförmigen Körper in der Reihenfolge: Königin, Drohne, Arbeitsbiene, sukzessive zunimmt, oder mit anderen Worten: das Gehirn der Arbeitsbiene ist nach der Breite am meisten entwickelt. Indem ich meine Präparate mit den Zeichnungen von VIALLANES (1886) und HALLER (1904) verglich, kam ich zu dem Schluß, daß diese Linie ihre Maximallänge bei den Wespen erreicht.

Vergleichen wir nunmehr die Höhe der pilzhutförmigen Körper. Das Diagramm zeigt uns die medianen Frontalschnitte der drei Formen der Bienen im Vergleich mit Wespen. Man sieht, daß der pilzhutförmige Körper bei der Arbeitsbiene am meisten gewölbt ist, d. h. daß er hier die größte Höhe erreicht (Textfig. 5 *A*); bei der Königin ist die Wölbung schon geringer (*K*), während bei den Drohnen der pilzhutförmige Körper zusammengedrückt erscheint (*D*). Ich habe auch die Konturen des pilzhutförmigen Körpers der Wespe eingetragen (*W*), um zu zeigen, daß bei dieser Gattung die Höhe desselben ihr Maximum erreicht.

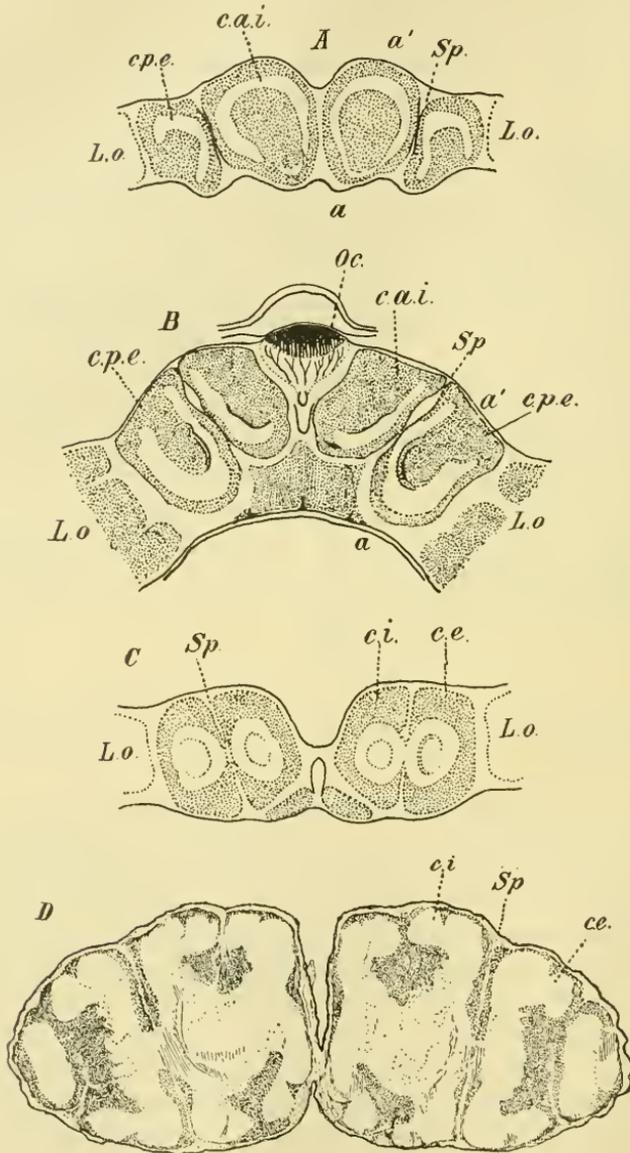
Was die Dicke anbetrifft, so finden wir sie unter den Bienen am stärksten ausgebildet bei der Arbeiterin, an zweiter Stelle bei der Königin, am schwächsten bei der Drohne. Der höchste Punkt wird auch hier von *Vespa* erreicht.

Die verschiedene Lage der Furche der pilzhutförmigen Körper

(la Scissure du corps pédonculé, VIALLANES).

Wir haben gesehen, daß jeder pilzhutförmige Körper auf seiner Oberfläche eine Furche hat, welche genau an der Grenzlinie der beiden Becher liegt. Die Autoren haben diese Linie als eine von vorn nach hinten gehende Linie beschrieben, welche den äußeren Becher von dem inneren trennt. Ich habe diese Furche auch an meinen Plattenmodellen erhalten und finde, daß sie bei den drei Formen der Bienen verschieden liegt. Im Gehirn der Königin hat diese Furche folgende Lage: ihr vorderes Ende ist von der medianen Intercerebralfurche weiter entfernt als ihr hinteres Ende (Textfig. 6 *A*). Der Neigungswinkel der Spaltungsfurche zur medianen Intercerebralfurche ist bei der Drohne und Königin kleiner, während bei der Arbeitsbiene die Spaltungsfurche beinahe, bei der Wespe aber vollständig parallel zur Intercerebralfurche liegt (Textfig. 6 *D*).

Die Gründe hierfür liegen in der verschiedenen Entwicklung der Becher, wie nachher gezeigt werden wird.



Textfig. 6. Horizontalschnitte des Gehirns der Bienen und der Wespe. A Königin, B Drohne, C Arbeitsbiene, D Wespe. (A, B, D Originale, D nach VIALLANES.) *c.a.i.* die vorderen inneren Becher, *c.p.e.* die hinteren äußeren Becher, *c.i.* die inneren Becher, *c.e.* die äußeren Becher, *Sp* Spaltungsfurche, *Oc* das mediane Scheitelaug (Ocell), *Lo* Lobus opticus.

Die Vergleichung der Becher.

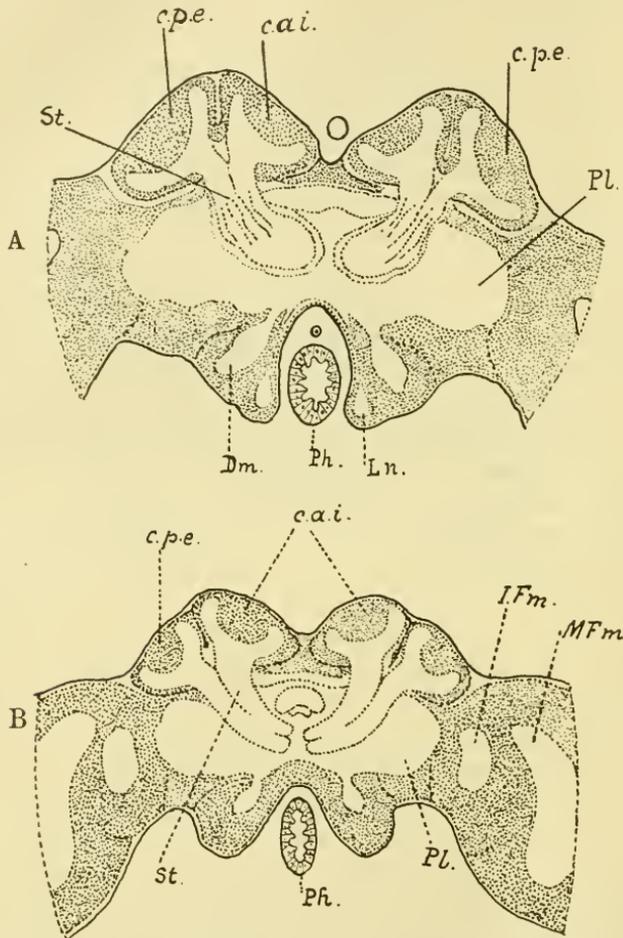
Jeder pilzhutförmige Körper hat im Innern zwei Bildungen aus Fibrillärsubstanz, welche wie zwei nebeneinander befindliche Becher¹⁾ aussehen. Das sind die „Calices“ nach der Benennung NEWTONS (1879). Man sieht an den Frontalschnitten, daß es einen inneren und äußeren Calyx (Becher) gibt. Jeder Becher sieht bei einem Frontalschnitt wie ein Hufeisen aus. Aber wenn man die Frontalschnitte bei der Drohne von vorn nach hinten verfolgt, konstatiert man, daß die inneren Becher in einer mehr nach vorn gelegenen Ebene als die äußeren liegen. Die Becher, welche die Autoren die „inneren“ nennen, sind ein wenig weiter nach vorne zu gelegen, und ihre Höhlungen blicken ebenfalls nach vorn. Diese Anordnung ist bei der Königin und Drohne sehr ausgeprägt, während sie bei der Arbeitsbiene weniger ausgebildet ist. Aus diesem Grunde habe ich die inneren Becher der Königin und Drohne unter dem Namen „die vorderen inneren Becher“ beschrieben. Die von den Autoren „äußere“ genannten Becher sind bei diesen letztgenannten Formen (Königin und Drohne) etwas nach hinten gelegen und ihre Höhlungen sind ebenfalls nach hinten gerichtet. Ich habe diese Becher die „hinteren äußeren Becher“ genannt. Die Ausdrücke „äußere und innere Becher“ darf man nur bei der Wespe und Arbeitsbiene anwenden, wo die Längsfurche der Becher von vorn nach hinten verläuft (Textfig. 6 D). Diese Richtung der Längsfurche ist durch das beträchtliche Wachstum des vorderen Randes des äußeren Bechers nach vorne und des hinteren Randes des inneren Bechers nach hinten zu erklären. Man versteht jetzt, daß die Lage der Becher die Lage der Längsfurche bestimmt und daß der Unterschied in der Richtung der Längsfurche von dem Wachstum der Becher abhängig ist. Zusammenfassend können wir sagen, daß es bei zwei Formen der Bienen (Drohne und Königin) zwei vordere innere und zwei hintere äußere Becher und nur bei der Arbeitsbiene und Wespe zwei äußere und zwei innere Becher gibt.

Die Form und die Größe der Becher.

Wie man an den Modellen (Taf. 10, Fig. 1, 2, 3) und an den Frontalschnitten des Gehirns (Textfig. 7, 8) sehen kann, sind die vorderen inneren Becher und die hinteren äußeren Becher bei der

1) FLOEGEL (1878).

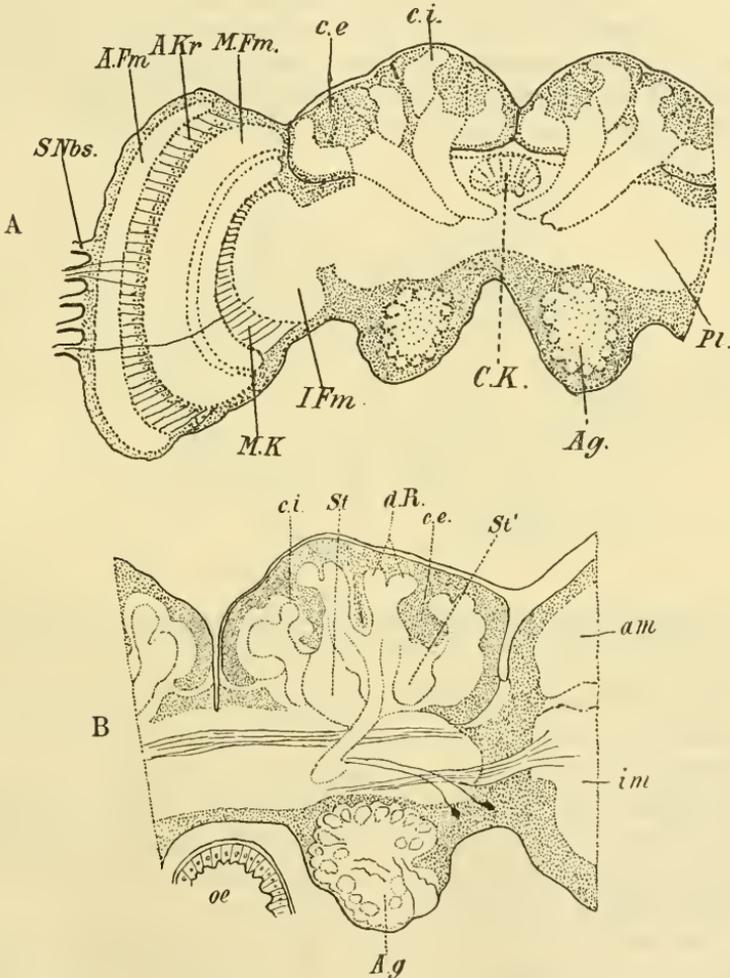
Königin und bei der Drohne gleich gestaltet, bei den Arbeitsbienen aber nicht allein größer an Volumen, sondern auch etwas verschieden in der Gestalt.



Textfig. 7. Zwei Frontalschnitte des Gehirns der Drohne (A) und der Königin (B) (ausgebildete Tiere). *c.p.e.* die hinteren äußeren Becher, *c.a.i.* die vorderen inneren Becher, *Pl* Protocerebralloben, *St* Stiele, *Dm* Dorsalmasse, *I.Fm* innere Fibrillarmasse, *M.Fm* mittlere Fibrillarmasse.

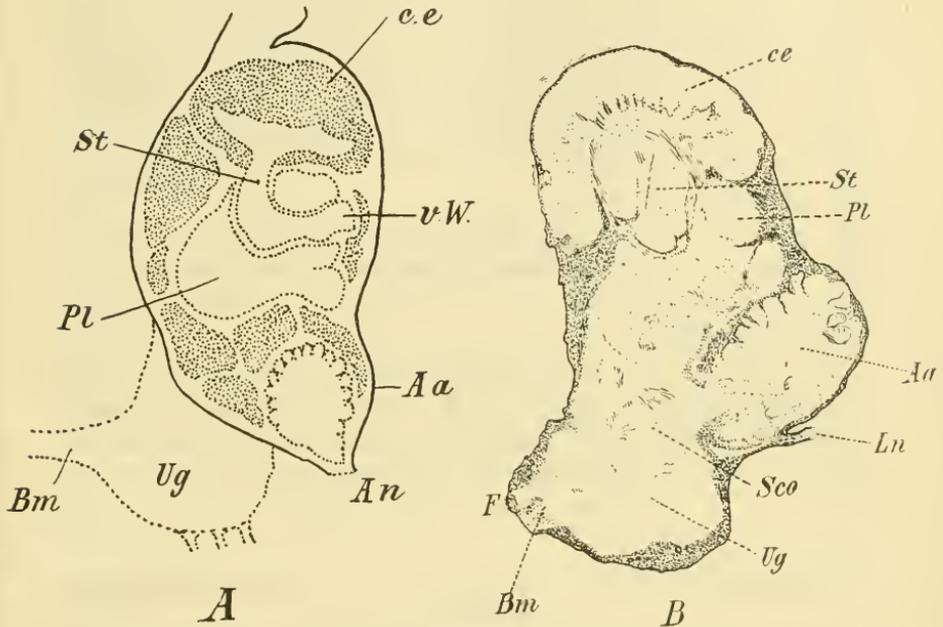
Die Becher der Bienen sind im allgemeinen oval; sie scheinen seitlich etwas zusammengedrückt zu sein. Die inneren Becher sind, wie KENYON richtig beschrieben hat, vorne breiter und hinten, wahrscheinlich der Ocellarnerven wegen, etwas enger; dies ist besonders ausgeprägt beim Gehirn der Königin, wie man an einem Horizontalschnitt sehen kann (Textfig. 6).

Ein charakteristisches Merkmal bei allen drei Formen der Bienen und auch beim *Bombus* ist die gleichmäßige Dicke der Wände und der Ränder. Bei der Arbeitsbiene ist der Becher am Rand abgerundet. Etwas verschieden ist die Sache bei *Vespa*. Nach den Abbildungen von VIALLANES (1886), BERLESE (1907) und HALLER (1904) (Fig. loc. cit., Textfig. 10) sehen wir genau, daß die Wände viel dicker als bei der Arbeitsbiene sind und ihre Ränder



Textfig. 8. Zwei Frontalschnitte des Gehirns der Arbeitsbiene (A) und der Wespe (B) (ausgebildete Tiere; A Original, B nach HALLER). *c.e* äußere Becher, *c.i* innere Becher, *MFm* mittlere Fibrillärmasse, *AKr* äußere Kreuzung, *AFm* äußere Fibrillärmasse, *SNbs* subretinale Nervenbündelschicht, *MKr* mittlere Kreuzung (innere Kreuzung der Autoren), *IFm* innere Fibrillärmasse, *CK* Zentralkörper, *Ag* Antennalganglion, *d.R.* doppelte Ränder, *St, St'* Stiele.

gestützt erscheinen. Diese Bildung ist durch das bedeutende Wachstum der vorderen Wände der Becher erklärt. Besonders bei Wespen, wie man an einem Sagittalschnitt sehen kann (Textfig. 10), sind die vorderen Wände der Becher nach vorne sehr stark entwickelt und die hinteren Wände nach hinten, so daß sie über die Fibrillärmasse der Protocerebralloben herabzuwachsen scheinen.



Textfig. 10. Zwei Sagittalschnitte des Gehirns der Biene (A) und der Wespe (B) (letztes Bild B nach VIALLANES). *c.e.* äußere Becher, *St* Stiele, *v.W.* vordere Wurzel, *Pl* Protocerebralloben, *Aa* Antennenanschwellungen, *Ln* Labralnerv, *Sco* Unterschlundkommissur, *Ug* Unterschlundganglion, *Bm* Bauchmark.

Die Neigung der Längsfurche der Becher ist jetzt leicht erklärlich durch das Wachstum der Becher, und zwar wachsen die inneren vorderen Becher nach hinten und die äußeren hinteren nach vorne. Dieses Wachstum erreicht das Maximum besonders bei *Vespa*, wo wir die Ausdrücke „äußere und innere Becher“ im eigentlichen Sinne brauchen können.

Ich gebe in der folgenden Tabelle die Hauptmerkmale wieder, welche uns eine Vergleichung des Gehirns der Bienen miteinander und mit dem der verwandten Formen, besonders mit *Bombus* und *Vespa*, erleichtern.

Tabelle.

Die Becher immer gleich	Zwei innere und zwei äußere Becher	}	Die Becher stellen das Maximum in der Entwicklung dar. Die Zellschicht und die Höhlung sind mehr gewölbt. Die Wände sind dicker als bei den Arbeitsbienen. Die Ränder sind doppelt und nach innen gebogen. Wespe
			Die Becher sind im allgemeinen größer als bei der Königin. Die Zellschicht mehr gewölbt und die Höhlung größer als bei der Königin. Die Wände und die Ränder haben dieselbe Dicke. Der höchstentwickelte Typus der Bienen: Arbeitsbiene
	Zwei vordere innere Becher und zwei hintere äußere Becher	}	Die Zellschicht der Becher wenig gewölbt. Die Höhlung größer als bei den Drohnen. Die Wände und die Ränder haben dieselbe Dicke: Königin
			Die Zellschicht der Becher ist nicht mehr gewölbt, sondern sie bildet äußerlich eine gerade Linie. Die Höhlung weniger entwickelt als bei der Königin. Die Wände und die Ränder der Becher haben dieselbe Dicke . . . Drohne.

Die Stämme und die Wurzeln der pilzhutförmigen Körper.

Um die Beschreibung zu erleichtern, habe ich ein Wachsmo-
 dell der pilzhutförmigen Körper hergestellt. Taf. 10, Fig. 7, 8, 9, 10
 stellt das Modell des pilzhutförmigen Körpers einer Drohne dar.
 Man kann bei der vergleichenden Beschreibung von diesem Modell
 oder von den Frontal- und Sagittalschnitten ausgehen. Vom Grunde
 jedes Bechers setzt sich ein zylindrischer Stamm fibrillärer Natur
 fort. Die beiden Stämme nähern sich, bis sie sich berühren und
 zusammen in schiefer Richtung gegen die Medianebene verlaufen.
 Man spricht daher von dem äußeren und inneren Stamm bis zu
 der Vereinigungsstelle (Fig. 35 *Kr*). Hier scheinen sich die Stämme
 zu durchdringen (Fig. 35, 36) und hier teilen sich die Fasern
 dichotomisch (Textfig. 2); ein Zweig ist frontalwärts gerichtet und
 der andere medianwärts. Diese wichtige Stelle beschreibe ich unter
 dem Namen: „Die Kreuzung der Stämme“ (Fig. 35 *Kr*). Die Ge-
 samtheit der Nervenfasern, welche von der Kreuzung ausgehend
 frontalwärts sich richten, bilden die „vordere Wurzel“ (The anterior

Root of the Mushroom Body, KENYON 1896 [*v. W.*]). Die beiden vorderen Wurzeln (Textfig. 10A) (*v. W.*) dringen in die fibrilläre Masse der Protocerebralloben ein, begeben sich frontalwärts, wobei sie mit ihren entsprechenden Stämmen einen Winkel etwas kleiner als 70° bilden und endigen plötzlich an dem Neurilemm, wie die Sagittalschnitte zeigen (Textfig. 10). Die anderen Nervenfasern, welche medianwärts gerichtet sind, bilden ebenfalls eine Wurzel, welche von KENYON unter dem Namen „The inner Root“ beschrieben war. Diese innere Wurzel (Fig. 13 *IW*) ist sowohl in dem Modell als auch in den Frontalschnitten zu sehen. Die beiden inneren Wurzeln endigen in der Nähe der Medianlinie unterhalb des Zentralkörpers, ohne sich direkt zu berühren. Die Lage der Stämme und der Wurzeln ist dieselbe bei allen drei Formen der Bienen, nur ihre Dicke ist verschieden. Sie erscheinen bei Arbeitsbienen dicker als bei der Königin oder der Drohne; ebenso sind sie dicker bei dem ausgebildeten Tiere als bei der Puppe. Das ist ein Beweis, daß die Zahl der Assoziationsfasern zugenommen hat. Das Maximum der Entwicklung findet man bei der Wespe, wo die Stämme und Wurzeln so dick sind, daß sie von der fibrillären Grundmasse sehr schwer zu unterscheiden sind. Diese Entwicklung hat FLOEGEL veranlaßt, das Gehirn der Wespe in eine ganz besondere Gruppe zu stellen.

Die Entwicklung und die Struktur der pilzhutförmigen Körper.

Das vergleichende Studium der jungen Stadien in der Entwicklung der pilzhutförmigen Körper erleichtert die Erklärung der komplizierten Form und Struktur bei dem ausgebildeten Tiere. Wir werden darum die beiden Bilder (Taf. 14, Fig. 35, 36) vergleichen. Fig. 35 zeigt einen pilzhutförmigen Körper nach einem Frontalschnitt des Gehirns einer jungen Puppe. Daneben (Fig. 36) sieht man den entsprechenden Schnitt eines pilzhutförmigen Körpers von einer alten Arbeiterin. Auffallend ist die Beziehung zwischen der fibrillären Substanz und der umgebenden Ganglienzellrinde. Bei der Puppe ist die fibrilläre Masse noch nicht vollständig entwickelt, während sie bei dem ausgebildeten Tiere eine viel größere Masse bildet.

Bei der Puppe sind die Becher noch nicht ausgebildet (Fig. 35). Man unterscheidet zwei fibrilläre Massen, welche mit zwei Stämmen in Verbindung stehen. In beiden Bechern über-

wiegen noch die Ganglienzellen an Masse über die fibrilläre Substanz; die letztere hat noch keine becherförmige Gestalt, sondern besitzt statt der Höhlung des Bechers nur eine kleine Vertiefung. Wir haben hier ein Stadium, welches dem von FLOEGEL (loc. cit., Taf. 24) und HALLER (loc. cit., Fig. 6 B) für *Blatta* gegebenen Bild ziemlich ähnlich ist.

Man unterscheidet vom topographischen Standpunkte zwei Arten von Zellen in der Ganglienzellrinde. Oberhalb jedes Bechers sieht man drei Gruppen von Ganglienzellen (Fig. 35, 36 1, 2, 3): eine mittlere (2) und zwei laterale Gruppen (1, 3). Die beiden letzteren bilden im wesentlichen eine einzige Gruppe, welche die mediane wie ein Ring umgibt (wie schon HALLER bemerkte). Diese drei Gruppen von Zellen sind voneinander und von dem übrigen Teil der Ganglienzellrinde durch ein Neurogliaznetz getrennt. Ich habe die Nervenfasern dieser drei Gruppen von Ganglienzellen in mehreren Schnittserien verfolgt und bin zu der Ueberzeugung gekommen, daß sie ausschließlich den Stamm bilden, und zwar die mediane Gruppe (2), den mittleren Teil des Stammes und die der Lateralgruppen den peripherischen Teil (A). Man kann also diese Zellen als spezifische Ganglienzellen der Stämme und der Wurzeln betrachten. Bei dem ausgebildeten Tiere findet man sie in der Höhlung der Becher, welche sie ausfüllen (Taf. 14, Fig. 36 1, 2, 3).

Die anderen Zellen umgeben die drei erwähnten Gruppen (Taf. 14, Fig. 35, 36 4). Beim ausgebildeten Tier liegen diese Zellen außerhalb der Becher, deshalb werde ich sie als Ganglienzellen der Wände beschreiben.

Fig. 36 zeigt die vollständig entwickelten Becher der Arbeitsbiene. Diese Becher sind durch eine große Längsfurche getrennt (*Sp*); ihre Wände gelangen durch Wachstum bis nahe an die äußere Oberfläche und endigen in abgerundeten Rändern. Eine große Konkavität befindet sich in der Mitte, wo jetzt die drei Gruppen von Ganglienzellen (1, 2, 3) liegen.

Bei jungen Puppen haben viele Wandzellen ihre Fortsätze noch nicht gebildet. Während der weiteren Entwicklung im Puppenstadium entstehen noch mehr Fortsätze der Zellen und dadurch nimmt die Fasermasse zu; infolgedessen wachsen die Becher nach oben, bis sie die drei Ganglienzellgruppen (1, 2, 3) von allen Seiten umgeben, so daß die letzten in der Konkavität der Becher zusammengefaßt sind. Die Wandzellen (*Zc*) erzeugen offenbar Assoziationsfasern, welche die verschiedenen Teile der Becher miteinander oder mit anderen Gehirnteilen verbinden.

Assoziationsbahnen existieren schon bei den jungen Puppen (Fig. 35 5, 6), wo die Verbindungsfasern mit dem Lobus opticus oder mit der dorsalen Kommissur schon vorhanden sind. Ebenso das Faserbündel (7), welches die inneren Wände der beiden Becher in Verbindung bringt.

KENYON bemerkt, daß die Ganglienzellen der Becher zum Teil in der Form an die multipolaren Zellen der höheren Tiere erinnern. Meine Präparate zeigen, daß nur die Zellen der Mediangruppe (2) solche Form besitzen. Diese Zellen sind etwas größer als die übrigen und erhalten diese Form wahrscheinlich lediglich durch Zusammendrückung infolge ihrer dichten Lage.

Die Protocerebralloben und die Ocellarglomerulen.

Die in der Mitte des Protocerebrums gelegenen fibrillären Teile zeigen keine bedeutenden Verschiedenheiten bei den drei Bienenformen.

Die Protocerebralloben (Fig. 13 *Pl*) bilden vorne (Fig. 11, 17 *Pl*) zwei in der Medianlinie sich berührende Lappen, welche aber nach hinten zusammengeschmolzen sind (Fig. 13). An ihrer vorderen und unteren Seite befinden sich zwei kleine Anschwellungen, von VIALLANES als „Tubercules optiques“, von KENYON als „Optic bodies“ beschrieben. Man könnte diese Körper „optische Kerne“ nennen (Fig. 17 *o.K*). Die Protocerebralloben sind an allen Seiten von einer dünnen Schicht kleiner Assoziationszellen umgeben. Außerhalb dieser Schicht findet man eine Schicht großer Ganglienzellen (Verbindungselemente). Der obere Teil der Ganglienzellschicht, also die oberhalb des Zentralkörpers und auch in der Gegend der Ocellarnervenbrücke gelegene Schicht, ist von HALLER als „Pars intercerebralis“ beschrieben worden. Diese Schicht besitzt auffällig große Zellen. Solche Zellen sind aber nicht nur an der dorsalen Seite der Protocerebralloben lokalisiert, sondern ich habe sie auch auf der Ventralseite der Loben gefunden.

Die beiden Hälften der Protocerebralloben sind durch zahlreiche Kommissuren verbunden. VIALLANES und KENYON haben sie ausführlich beschrieben. Es gibt vornehmlich eine dorsale, eine ventrale, eine vordere und eine hintere Kommissur.

Die Dorsalkommissur (The superior dorso-cerebral Commissure, KENYON 1896) liegt nach KENYON oberhalb des Zentralkörpers und sendet die Fasern in die Stiele der pilzhutförmigen Körper. Hier

habe ich nur zu bemerken, daß diese Kommissur (Fig. 20 *Dc*) in den Frontalschnitten des Gehirns der Puppen nicht nur Fasern in die Stiele sendet, sondern noch eine direkte Verbindung mit den Wänden der inneren Becher aufweist. Einige Fasern begeben sich sogar in die äußeren Becher (Fig. 20). Die anderen Kommissuren verbinden hauptsächlich die beiden *Lobi optici* miteinander.

Die Ocellarglomerulen (Fig. 22 *Ogl*), die man auch als Kerne der Ocellen bezeichnen könnte, zeigen auch dieselbe Form und Struktur bei allen drei Bienenformen (Drohne, Königin und Arbeitsbiene). Sie stehen in direkter Beziehung mit dem äußeren Teil des Zentralkörpers. Fasern von der *Pars intercerebralis* (HALLER) dringen durch den Zentralkörper in die Ocellarglomerulen ein und gelangen dann weiter als Ocellarnervenfasern in die Ocellen. Charakteristisch finde ich einen Teil der Fasern, welche aus den inneren Kapseln des Zentralkörpers kommen und eine Kreuzung vor dem Eintritt in die Ocellarglomerulen bilden (siehe Frontalschnitt Fig. 22).

Die Ocellarnervenbrücke

(Fig. 24, 27, 30 *Br*).

zeigt auch bei allen drei Formen der Bienen große Uebereinstimmungen. Sie entsteht aus den Fasern, welche von den Ganglienzellen der *Pars intercerebralis* kommen. Man kann dieses fibrilläre Organ als eine chiasmatische Bahn der Ocellarnerven betrachten, denn die Frontal- und Sagittalschnitte beweisen, daß sie mit den Ocellarnervenfasern in enge Beziehung treten. Das hat mich veranlaßt, sie als Ocellarnervenbrücke zu bezeichnen, da die Benennungen von VIALLANES: „le pont des lobes protocérébraux“ und von KENYON: „the fibrillar arch“ diese Beziehungen nicht ausdrücken.

Lobus opticus

(Schlappen, LEYDIG 1864).

Vom topographischen Standpunkt aus finde ich bei den drei Formen der Bienen einige Unterschiede in der Größe und Lage des *Lobus opticus*. Bei der Königin ist er am kleinsten und scheint ein wenig nach unten gebogen zu sein (vergl. die Bilder Taf. 10, Fig. 1, 2, 3). Bei der Arbeitsbiene ist er größer als bei

der Königin und hat dieselbe Form, während er bei der Drohne auffallend groß erscheint, was offenbar mit der Größe der Augen zusammenhängt. Das Diagramm (Textfig. 5) veranschaulicht den Unterschied.

Außerdem ergibt sich aus der Vergleichung der Horizontalschnitte untereinander, daß bei der Arbeitsbiene der Lobus opticus in derselben Ebene mit dem Protocerebrum sich befindet, während er bei der Drohne nach hinten gebogen ist.

Die Drohne hat die größten Sehlappen aber verhältnismäßig kleine pilzhutförmige Körper. Die Entwicklung der Sehlappen steht im umgekehrten Verhältnis zu der Entwicklung der pilzhutförmigen Körper, wie schon HALLER (1904) bei anderen Insekten bemerkt hat.

Die Bestandteile des Lobus opticus sind deutlich in den Frontalschnitten einer Puppe (Fig. 20) zu sehen. Ein Vergleich mit einem Frontalschnitt des Lobus opticus bei dem ausgebildeten Tiere (Textfig. 8 A') zeigt uns, daß die fibrillären Massen beim ausgebildeten Tier größer sind als bei den Puppen und infolgedessen scheinbar enger beisammenliegen.

Ich beschreibe nun die einzelnen Teile des Lobus opticus.

Die subretinale Nervenbündelschicht und die äußere Fibrillärmasse.

(La Couche des fibres post-rétiniennes und La lame ganglionnaire, VIALLANES.)

Diese beiden Teile habe ich zusammen beschrieben, da sie in engem Zusammenhang stehen. Die äußere Fibrillärmasse des Lobus opticus der Bienen (Taf. 11, 12, 13 *AFm*) hat die Form einer Kapsel oder einer konkav-konvexen Linse, deren Gestalt der Form des Facettenauges entspricht. Ihre konkave Fläche ist nach innen gerichtet. Auf den Frontalschnitten erscheint sie größer als auf den Horizontalschnitten.

Während diese Fibrillärmasse bei den Drohnen (Fig. 33) eine beträchtliche Größe besitzt — wegen der hohen Entwicklung der Facettenaugen — ist sie bei der Arbeitsbiene (Fig. 21) und Königin (Fig. 16) kleiner.

Ich will die Struktur dieser äußeren Fibrillärmassen nur bei den Drohnen beschreiben, da sie bei den beiden anderen Formen prinzipiell dieselbe ist.

Man unterscheidet (Fig. 32) drei Schichten: 1) eine äußere

Ganglienzellschicht (*A*), welche mit „la couche à noyaux“ von VIALLANES übereinstimmt; 2) eine mittlere (*B*), die langgezogene Spindeln von Fibrillärsubstanz enthält; sie ist „la couche des palissades“ von VIALLANES, welche den größten Teil der Fibrillärmasse bildet. Die dritte innere Schicht (*C*) ist dünn und besteht aus einer Reihe kleiner Zellen, die ein inneres Fibrillennetz (*ghh'*) bilden.

Die äußere Schicht (*A*) besitzt birnförmige Ganglienzellen (*Gz*), deren Fortsätze nach zwei entgegengesetzten Richtungen gerichtet sind. Die einen (*a*) gehen direkt in die Nervenbündel (*Nb*), die anderen in die Spindeln der mittleren Schicht (*B*). Zwischen den Ganglienzellen der äußeren Schicht sieht man Fasern, welche direkt aus den Spindeln kommen und in die Nervenbündel übergehen.

Die mittlere oder die Spindelschicht besteht aus einer mehr oder weniger großen Anzahl von Bündeln (Spindeln *Sp*) von fibrillärer Substanz. Zwischen diesen liegt ein sog. Neurogliazetz aus Zellen und Fasern, welche durch eine geringere Färbung und Imprägnation charakterisiert sind.

Zur Struktur der Spindeln ist zu bemerken: bei Anwendung der gewöhnlichen Färbungsmethoden scheinen sie aus einer einzigen Masse oder Faser zu bestehen. Bei eingehender Untersuchung der nach der Methode von CAJAL erlangten Präparate sieht man, daß eine Spindel nicht nur aus einer einzigen Faser, sondern aus mehreren feinen Nervenfasern besteht, welche nebeneinander liegen. Diese Fasern sind zum Teil Verlängerungen der Fasern des äußeren Chiasma und laufen durch die Spindeln direkt in die subretinalen Nervenbündel. Andererseits kommen Nervenfasern aus der äußeren Ganglienzellschicht in die Spindeln und gehen ohne Unterbrechung durch die Spindel in das äußere Chiasma über. Schließlich gibt es noch Fasern, welche die Spindeln mit den Zellen des sog. Neurogliazetzes (HALLER) in Beziehung setzen, indem sie seitlich an den Spindeln austreten.

Die beiden Spitzen der Spindeln liegen in einer hellen Zone, welche die mittlere Schicht begrenzt. In der unteren hellen Zone findet man eine Reihe kleiner runder und manchmal ovaler Zellen, die an ein feines Fibrillennetz sich anschließen. Diese Zellen bilden die „innere Schicht der äußeren Fibrillärmasse“ (*c*). Zwischen je zwei Spindeln findet sich nur eine, manchmal auch zwei solcher Zellen.

Während die äußere Fibrillärmasse ebenso wie die subretinale Nervenbündelschicht nach außen von einer Neurilemmenschicht mit

spindelförmigen Kernen umgeben ist, wird sie nach innen durch ein dreifaches Fibrillennetz abgeschlossen, wie es besonders bei den Drohnen deutlich sichtbar ist. Man unterscheidet ein mittleres dickes Netz (*g*) und zwei äußere dünnere (*h*, *h'*). Diese drei Fibrillennetze scheinen von den Fortsätzen der Zellen (*f*) und (*i*), die zu beiden Seiten liegen, gebildet zu werden. Eine mit Kernen versehene Membran wie sie HALLER (loc. cit. Taf. 16, Fig. 23 b) bei *Eristalis* an der inneren Oberfläche der äußeren Fibrillärmasse gezeichnet hat, existiert bei der Biene nicht. Diese Fibrillenschichten (*ghh'*) entsprechen wahrscheinlich der vierten Schicht, die von PARKER (1897) bei Crustaceen in der ersten (d. h. äußeren) Fibrillärmasse unter dem Namen „The layer of Punktsubstanz“ beschrieben wurde, weil sie nur eine fibrilläre Struktur besitzt.

Die oben beschriebenen Spindeln sind in Gruppen angeordnet. Bei Drohnen besonders bilden jedesmal 3—7 eine Gruppe und die Fasern, die von innen nach oben ausgehen, sammeln sich zu Bündeln, welche unter dem Namen „Nervenbündel“ in das Facettenauge eintreten. Sie bilden also die subretinale Nervenbündelschicht.

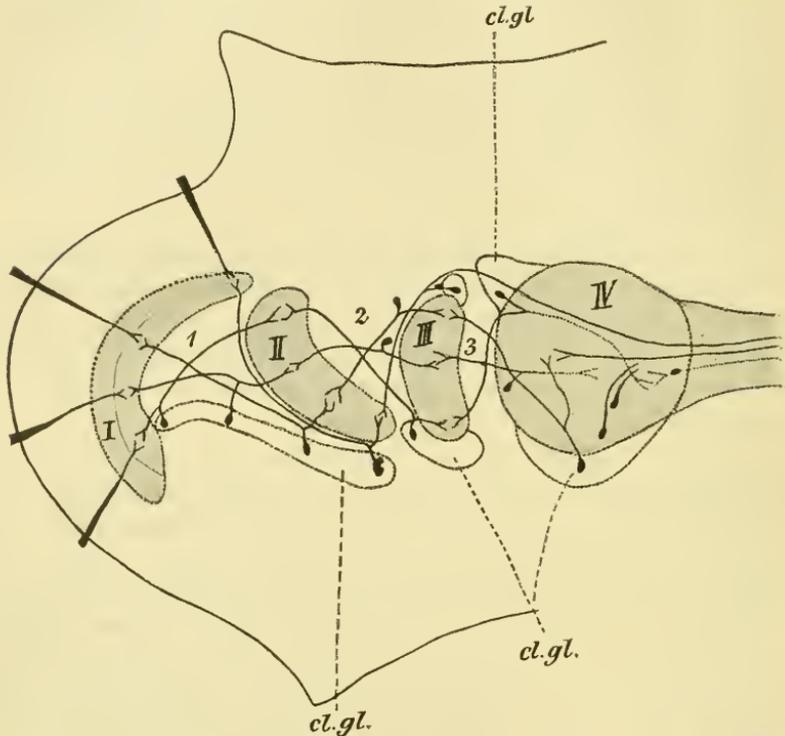
An den äußeren Enden der Spindeln zieht sich ein feines Fibrillennetz hin, welches aber viel schwächer ist als die erwähnten Fibrillennetze (*ghh'*), welche am inneren Ende der Spindeln liegen. Die Fasern dieses äußeren Netzes gehen von Zellen aus, welche mehr oder weniger regelmäßig zwischen den Spindeln und ihren äußeren Fortsätzen liegen. Zellen gleicher Art liegen zwischen den Spindeln, und ihre Fasern bilden hier ein Netz, welches als „Neuroglianetz“ (HALLER) bezeichnet wird. Ich muß die Frage offen lassen, ob diese Zellen wirklich Neurogliazellen oder aber Assoziationszellen sind. In den Präparaten sind diese Zellen weniger gefärbt.

Die äußere Kreuzung (*AKr*).

Diese Kreuzung ist nur in den Horizontal- und Sagittalschnitten zu erkennen (Fig. 34). In den Frontalschnitten (Taf. 11, Fig. 21) bilden die Fasern kein eigentliches Chiasma; man sieht die Fasern (Fig. 21 *AKr*), welche von dem unteren Rand der mittleren Fibrillärmasse (*MFm*) nach dem oberen und vorderen Rand der äußeren Fibrillärmasse gehen.

Ueber den cellulären Ursprung der Chiasmafasern existieren zwei verschiedene Auffassungen. Nach dem Schema KENYONS (Textfig. 3) entspringen die Fasern des äußeren Chiasma aus der distalen Ganglienzellschicht der äußeren Fibrillärmasse, gehen von außen nach innen und enden in der mittleren Fibrillärmasse.

Ein anderes Schema ist von PARKER (1897) bei Crustaceen aufgestellt (Textfig. 11). Nach diesem Verfasser haben die Chiasma-



Textfig. 11. Schematische Darstellung des Lobus opticus der Crustaceen (nach PARKER). Die Beziehung der Neuronen. I, II, III, IV erste, zweite, dritte, vierte Fibrillärmasse, 1, 2, 3 erste, zweite, dritte Kreuzung, *cl.gl.* Ganglienzellschicht.

fasern den umgekehrten Verlauf; sie entspringen nämlich aus der Zellschicht, welche die zweite Fibrillärmasse umgibt. Der Stammfortsatz dieser Zellen sendet eine Kollaterale in die Fibrillärmasse II, der größte Fortsatz aber geht als Chiasmafaser von innen nach außen in die Fibrillärmasse I. Eine solche Anordnung ist auch von HALLER (1904) bei Gomphus und bei der Biene gefunden.

Die Meinung KENYONS kann ich bei den Bienen teilweise bestätigen, da ich auch Zellen in der äußeren Fibrillärmasse gefunden habe, deren Fortsätze durch die Spindeln gehen und als

Chiasmafasern nach innen in die mittlere Fibrillärmasse sich begeben; aber der größte Teil der Chiasmafasern nimmt seinen Ursprung aus den Zellen, welche die mittlere Fibrillärmasse umgeben, genau wie sie PARKER und HALLER abgebildet haben; diese Chiasmafasern gehen von innen nach außen.

Die Verbindung der Fasern mit ihren Zellen ist nur in den Horizontalschnitten leicht zu verfolgen (Fig. 34). So habe ich bei den Drohnen durch die Neurofibrillenmethode sehr klare Bilder gewonnen, welche die beiden Arten von Fasern erkennen lassen.

Es gibt drei verschiedene Zellengruppen, welche an der äußeren Kreuzung beteiligt sind. Die Zellen a , a' , a'' , welche die mittlere Fibrillärmasse umgeben, schicken eine Kollaterale in die mittleren Fibrillärmassen. Der Neurit dieser Zellen bildet eine Chiasmafaser, welche distal in die Spindelschicht geht und in die subretinale Spindelschicht sich fortsetzt. Diese Zellen sind von mittlerer Größe¹⁾. Eine andere Gruppe von größeren Zellen (a) umgibt äußerlich den mittleren Teil des Chiasma (AKr) und ihre Fortsätze gehen als Chiasmafasern nach außen in die Fibrillärmasse ein. Die dritte Gruppe von Zellen liegt distal in der äußeren Fibrillärmasse; von ihnen ist aber schon gesprochen worden. Ihre Neurite gehen durch die Spindeln, werden dann Fasern des äußeren Chiasma und setzen sich in die mittlere Fibrillärmasse fort.

Die mittlere Fibrillärmasse.

Die mittlere Fibrillärmasse (MFm) hat die Form einer konkav-konvexen Linse von fibrillärer Natur, deren distale konvexe Oberfläche mit dem äußeren Chiasma und deren proximale konkave Fläche mit dem mittleren Chiasma in Verbindung steht.

Kleiner bei der Königin (Fig. 16), nimmt diese Fibrillärmasse eine mittlere Größe bei der Arbeitsbiene (Fig. 21) ein und erreicht das Maximum der Ausdehnung bei Drohnen (Fig. 33).

Die größte Achse der mittleren Fibrillärmasse findet sich in der Frontalebene, ganz ähnlich wie wir es schon bei der äußeren Fibrillärmasse gesehen haben. Man findet die größte Länge in der Frontalebene bei den Drohnen entsprechend der Größe ihrer Augen, eine kleinere Länge bei der Arbeitsbiene, die kleinste bei der Königin. Auch in der Horizontalebene ist die mittlere Fibrillär-

1) Eine direkte Verbindung dieser Fasern noch mit anderen Zellen von der äußeren Fibrillärmasse, so wie HALLER bei Gomphus und Eristalis abgebildet hat, kann ich in unserem Falle nicht bestätigen.

masse bei der Drohne größer als bei der Arbeiterin und bei der Königin.

Die mittlere Fibrillärmasse ist von allen Seiten von einer Zellschicht umgeben. Die verschiedenen Zellgruppen wie „Rindenbeleg des Gehirns und das keilförmige Ganglion“ BERGERS bilden eine und dieselbe Schicht, welche eine ringförmige Gestalt hat; sie umschließt die Fasermasse des äußeren Chiasma und die äußere Fibrillärmasse. Diese Masse hat nicht nur eine Verbindung durch die mittlere Kreuzung mit der inneren Fibrillärmasse, sondern auch eine mit den Protocerebralloben mittels eines „großen breiten Bündels“ (Fig. 34 *Bb*). Dieses entspringt aus dem oberen vorderen und unteren Rand der Fibrillärmasse und sendet Fasernbündel in alle Richtungen nach den verschiedenen Teilen des Gehirns. Diese Bündel sind erstens von VIALLANES (1886) und später von CUCCATI (1888) und KENYON (1896) ausführlich beschrieben. Die Autoren haben aber ihren Zusammenhang nicht erkannt.

In der Frontalebene kreuzen sich die Fasern, welche aus dem oberen Rand kommen, mit denjenigen des unteren Randes (Fig. 13 *IKr*). Verfolgen wir die Frontalschnitte (Taf. 11), so erscheinen in der Fig. 13 zwei Bündelchen: das eine entspringt aus dem oberen Rande der mittleren Fibrillärmasse und dringt in die Protocerebralloben ein (*OT*). Ein Teil der Fasern begibt sich in die Becher, ein anderer mit dem ersten gekreuzten Teil geht nach unten und tritt mit einem Zweig des „Fasciculus opticus antennalis“ direkt in Verbindung. Ich habe dieses Bündel unter dem Namen „der obere Teil des breiten Bündels“ beschrieben. Dieselben Schnitte zeigen ebenfalls ein Bündel (*Ut*), das, aus dem unteren Rande der mittleren Fibrillärmasse kommend, direkt in die Protocerebralloben hineintritt. Es bildet mit dem ersten (*OT*) oben erwähnten Bündelchen eine Kreuzung, indem es auch Fasern nach oben in die Becher und nach unten in den Fasciculus antennalis sendet. Diese beiden Bündelchen (*Ot*, *Ut*) sind von den Autoren nicht erwähnt.

Der mittlere Teil des breiten Bündels ist auf den Horizontalschnitten sichtbar, und zwar tritt er am vorderen Rand der mittleren Fibrillärmasse (Fig. 34 *F.s.a*) aus der hellen Zone aus, richtet sich nach innen und verzweigt sich gleich in zwei Bündelchen. Der Verzweigungspunkt (Fig. 34 *V*) liegt bei der Drohne merkwürdigerweise ziemlich weit von den Protocerebralloben entfernt. Von diesem Verzweigungspunkt läuft das hintere Bündel, das bekannte „faisceau supéro-postérieur“ von VIALLANES, nach hinten

(*F.s.p*) und verbindet sich durch das Kommissurensystem mit dem entsprechenden von der anderen Seite.

Die Zellengruppe dieser Fasern findet sich (Fig. 34 *a''*) neben dem vorderen Rand der mittleren Fibrillärmasse, und die Zellengruppe der Kommissuren an der hinteren Seite (*b'*).

Ein anderes Bündelchen, das in einer tieferen Ebene (wenn wir die Horizontalschnitte von oben nach unten verfolgen) liegt, richtet sich von dem Verzweigungspunkt (*V*) nach vorne und tritt endlich in das Protocerebrum ein. Dies ist das vorderste Bündel und entspricht zum Teil dem „faisceau supéro-antérieur) von VIALLANES (*F.s.a*), dessen Ursprung in der Zellgruppe *a''* liegt. Mittels der vorderen Kommissur (*AC*), welche ursprünglich aus der Zellgruppe *Y* entspringt, setzt sich das Bündelchen (*F.s.a*) weiter auf die entgegengesetzte Seite fort.

Hier muß ich noch ein drittes Bündelchen erwähnen, welches von dem Verzweigungspunkt (*V*) direkt in die innere Fibrillärmasse eindringt (Fig. 34 *Ab*), das anastomosierende Bündel („le faisceau anastomotique“ von VIALLANES). — Die verschiedenen Teile des „breiten Bündels“ sind also folgende:

- | | | |
|--|---|--|
| Direkte Verbindung
der äußeren Fibril-
lärmasse mit dem
Gehirn durch das
„breite Bündel“ | } | 1) Oberer Teil (<i>Ot</i>), aus dem oberen Rand entspringend
— das vordere Bündelchen (<i>F.s.a</i>),
2) Mittlerer Teil, aus dem vorderen Rand entspringend
— das anastomosierende Bündel (<i>f.a</i>),
— das hintere Bündelchen (<i>F.s.p</i>),
3) Unterer Teil (<i>Ut</i>), aus dem unteren Rand ent-
springend. |
|--|---|--|

Die Struktur der mittleren Fibrillärmasse ist bei allen drei Formen der Bienen dieselbe. Man unterscheidet eine helle mittlere Zone, welche von einer proximalen und einer distalen dunkleren Zone begrenzt ist. Die helle Zone besitzt ebenfalls eine mediane dunklere Zone, welche durch feine Tangentialfasern erzeugt ist.

Die Bildung der Zonen ist von dem Verlauf der Fasern abhängig. Es gibt nur zwei Arten von Fasern in der Fibrillärmasse, welche eine bestimmte Richtung haben, und zwar radiäre und tangentielle Fasern. Die radiären Fasern bilden den größten Teil der Masse. Wie wir schon gesehen haben (Taf. 13, Fig. 32), senden die Zellen der äußeren Schicht *a*, *a'*, *a'''* Fortsätze in die mittlere Fibrillärmasse, welche senkrecht in die äußere dunklere Zone eindringen. Durch die Imprägnationsmethode wird diese Zone viel besser imprägniert als die mittlere und die innere Zone und ihre Fasern sind auf den Horizontalschnitten schief getroffen. Die

Frontalschnitte zeigen aber feine radiäre Fibrillen, die ununterbrochen durch die ganze Masse verlaufen und sich weiter medianwärts in die mittlere Kreuzung fortsetzen. Alle diese radiären Fasern senden in die helle Zone kleine Fortsätze von tangentialen Fasern, welche ein wahres Fibrillennetz hier bilden und so die genannte mittlere dunklere Zone erzeugen. Diese Zone steht mit dem oben erwähnten breiten Bündel in Verbindung.

Die innere Fibrillärmasse.

Auch diese innere Fibrillärmasse ist bei den Drohnen größer als bei der Königin und Arbeiterin, bei letzteren beiden Formen aber kaum merklich verschieden.

Weil diese Masse (*IF'm*) bei den Puppen einfachere Verhältnisse in der Struktur zeigt und dadurch die Erklärung der Struktur beim ausgebildeten Tier erleichtert wird, will ich die Puppen als Ausgangspunkt unserer Beschreibung nehmen. Das wird auch eine Vergleichung mit dem Lobus opticus der Crustaceen ermöglichen.

Die Form und die Lage dieser Masse unterscheidet sich bedeutend von den anderen beiden Massen. Ich beziehe mich auf die Horizontal- und Frontalschnitte (Fig. 34, 27). Die Masse besteht bei den Puppen (Drohnen) aus zwei deutlich begrenzten Fibrillärmassen: einer hinteren konkav-konvexen, von vorn nach hinten zusammengedrückten Linse (Fig. 34 *M'*) und einer vorderen mehr bikonvexen und kleineren fibrillären Linse (*M*), welche in der Konkavität der ersteren (*M'*) gelegen ist. Zwischen den beiden Massen (*M*, *M'*) läuft ein später noch zu beschreibendes Bündel von tangentialen Fasern. Die beiden Linsen bilden zusammen einen eiförmigen Körper, welcher in den Frontalschnitten (Fig. 21, 22) einen sphärischen Umriß, in der Horizontalebene einen ovalen aufweist. Die beiden Linsen zeigen während der Entwicklung die Tendenz einer Konzentration zu einer einzigen Masse, so daß sie bei dem ausgebildeten Tiere nicht mehr so deutlich zu unterscheiden sind; deshalb wurden sie von Autoren bei Wespen und Bienen als eine einzige Masse beschrieben.

Die ganze äußere Oberfläche der hinteren Linse (*M'*) ist von den Fasern der mittleren Kreuzung bekleidet, während die Linse *M* keine direkten Fasern von dem mittleren Chiasma erhält, sondern nur indirekt durch die Linse *M*.

Die ganze innere Fibrillärmasse ist von einer Ganglienzell-

schicht umgeben, welche durch die Faserbündel in vier Gruppen geteilt erscheint, und zwar zwei vordere Zellgruppen (c, c') für die vordere Linse M und zwei hintere Gruppen (b, b') an der hinteren Oberfläche der Linse M' . Die Zellen der Gruppe b verzweigen sich ebenso wie die der Gruppe a' der mittleren Masse (MFm): Sie senden einen Fortsatz distal in die mittlere Kreuzung, und der andere Fortsatz dringt senkrecht in die Linse M' ein, so daß die letztere eine radiäre Struktur annimmt. Die Zellgruppen b', c, c' bilden größtenteils die innere Linse M und die tangentialen Fasern zwischen den beiden Linsen. Die äußere Linse M' erinnert an die Struktur der mittleren Fibrillärmasse. Sie zeigt eine radiäre Struktur und ist von zwei dünnen dunkleren Zonen begrenzt. Die vordere Linse M hat eine homogene Struktur, d. h. sie läßt keine Schichten unterscheiden. Die Fasern durchlaufen ununterbrochen die beiden Linsen und gehen in die Bündel, welche in den Protocerebralloben enden.

Die innere Fibrillärmasse zeigt interessante Beziehungen zu den Protocerebralloben. VIALLANES hat zwei, CUCATTI und KENYON mehrere Bündel beschrieben. Man könnte aber die Fasern in zwei große Bündel gruppieren. Man unterscheidet ein großes Bündel (Fig. 34 Vb) der vorderen Linse M und ein anderes Bündel (Hb), welches zwischen den beiden Linsen aus den Tangentialfasern hervorgeht.

Das vordere Bündel (Vb)¹⁾ verzweigt sich gleich nach dem Austritt aus der vorderen Linse M in mehrere kleine Bündelchen. Ein Teil dieser Bündelchen richtet sich schräg nach unten in den „optischen Kern“ (tubercule optique von VIALLANES, Fig. 17 OK); die anderen dringen in die Protocerebralloben, wo die Fasern sich kreuzen und dann sich in allen Richtungen zersplittern (vorzugsweise in die Becher und die Antennalbündel).

Das hintere Bündel²⁾ (Fig. 34 Hb) stellt die Fortsetzung der tangentialen Fasern zwischen den beiden fibrillären Linsen dar. Die beiden Bündel, das vordere und das hintere (Vb u. Hb), sind bei dem ausgebildeten Tiere so stark entwickelt, daß sie eine einzige Masse zu bilden scheinen.

Die Fasern, welche von der inneren Fibrillärmasse in die Protocerebralloben gelangen, überkreuzen sich vielfach, und insofern

1) Dies entspricht teilweise dem „faisceau inféro-antérieur“ von VIALLANES, oder dem „Anterior optic Tract“ KENYONS.

2) Dies entspricht dem „faisceau inféro-postérieur“ von VIALLANES, oder den „Posterior optic Tracts“ KENYONS.

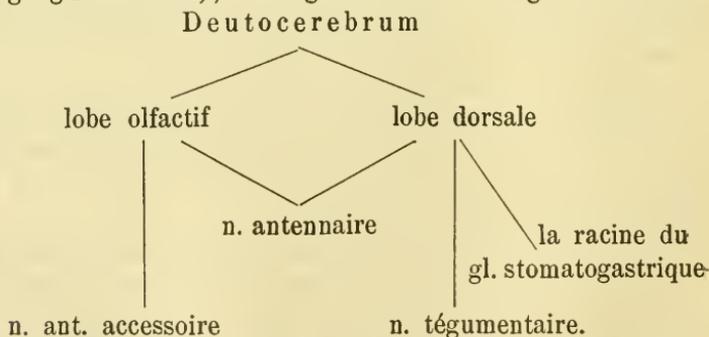
kann man von einer dritten Kreuzung sprechen (Fig. 20, *IKr.*), welche ich die innere Protocerebralkreuzung nennen will.

Versuchen wir jetzt eine Vergleichung der Verhältnisse des Lobus opticus der Insekten bei den Puppen (Fig. 34) mit dem der Crustaceen nach PARKER (Textfig. 11), so können wir wohl annehmen, daß die äußere Fibrillärmasse dem „First optic Ganglion“, die äußere Kreuzung (*AKr*) der „First Decussation“; die mittlere Fibrillärmasse (*MFm*) dem „Second optic Ganglion“ und die mittlere Kreuzung (*MKr*) der „Second Decussation“ entsprechen. Weiter ist die Homologisierung ziemlich schwer. Wir können die Hypothese aufstellen, daß die hintere Linse (*M'*) der inneren Fibrillärmasse dem „Third optic Ganglion“ entspricht, die innere Linse (*M*) aber dem „Fourth optic Ganglion“. Dieses ist bei den Crustaceen weiter von der hinteren Linse (Third optic Ganglion) entfernt und zwischen den beiden Linsen bildet sich dann eine „Third Decussation“.

Deutocerebrum.

Der Ursprung der Kopfnerven.

Historisches. VIALLANES beschreibt unter „Deutocerebrum“ die Antennenanschwellungen. Er unterscheidet einen „lobe olfactif“ und einen „lobe dorsal“. Nach VIALLANES entspringen vier Paar Nerven aus dem Deutocerebrum: 1) ein „nerf antennaire“ mit zwei Wurzeln, 2) ein „nerf antennaire accessoire“, 3) ein „nerf tégumentaire“, 4) die Wurzel des Frontalganglionnerven (les nerfs du ganglion frontal); es ergibt sich also folgende Tabelle:



KENYON (1896) beschreibt den Lobus olfactorius als „antennal morula“, welche durch drei „antenna-cerebral Tracts“ mit dem Protocerebrum in Verbindung steht. Er unterscheidet nur einen

„antenna-sensory nerve“ und zwei „antenna-motor nerves“. Nach KENYON geht also in die Antenne nur ein großer „antennal nerve“. Diese Angabe, welche auch von HALLER (1904) gemacht wurde, ist von JANET (1905) bei Ameisen insofern korrigiert worden, als zwei große sensible Antennalnerven existieren, was ich auch bei den Bienen nachweisen konnte.

Nach JANET gehört das Deutocerebrum zu dem antennalen Somit. Die Nerven des Deutocerebrums sind nach diesem Verfasser bei den Ameisen folgende:

- 1) ein kleiner motorischer Nerv des Basalglieds der Antenne,
- 2) ein kleiner motorischer Nerv für die Muskel der Antennalsegmente,
- 3) ein großer sensibler Nervus olfactorius
- 4) ein großer sensibler Nerv, dessen Funktion noch nicht festgestellt ist (wahrscheinlich Gehörfunktion),
- 5) ein „nerf chordotonal antennaire“ von dem vorgenannten Nerven (4) entspringend. —

Das Deutocerebrum der Bienen — und so muß es im allgemeinen bei allen Insekten sein — besteht aus den Antennenanschwellungen und den motorischen Nerven der Antenne. Wie VIALLANES bei Orthopteren (1887) richtig gefunden hat, unterscheidet man auch hier in den Antennenanschwellungen der Bienen eine vordere oder ventrale Masse — den eigentlichen „Lobus olfactorius“ — welcher durch einen Stiel mit einer hinteren oder „dorsalen Masse“ verbunden ist. Ein Horizontalschnitt durch das Deutocerebrum einer Arbeitsbiene (Fig. 45) stellt diese zwei Teile deutlich dar.

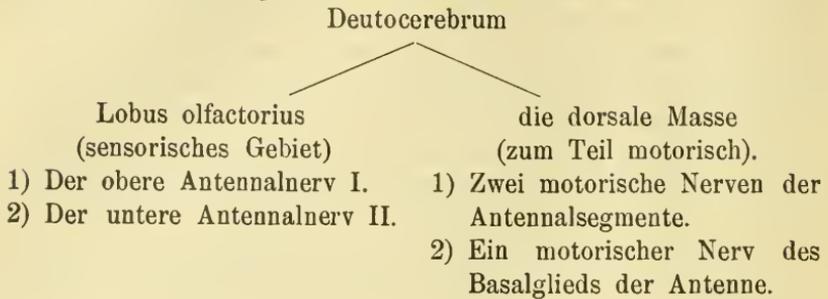
Die dorsale Masse enthält die verschiedenen Faserbündel, welche den Lobus olfactorius mit dem Protocerebrum verbinden. Dem Protocerebrum gehören also an:

- 1) Lobus olfactorius mit einer dorsalen Fasermasse,
- 2) zwei dicke sensible Antennalnerven,
- 3) zwei dünne motorische Nerven für die Muskeln der Antennalsegmente,

4) ein dünner motorischer Nerv des Basalglieds der Antenne.
Ein „nerf chordotonal“ habe ich bei der Biene nicht gefunden.

Die beiden Antennalnerven verzweigen sich in den Lobus olfactorius, welcher das sensorische Gebiet des Deutocerebrums bildet. Die anderen Nerven nehmen ihren Ursprung neben der dorsalen Masse des Lobus olfactorius. Wie wir weiter sehen werden, findet man in dieser Gegend große motorische Zellen,

von welchen die oben erwähnten motorischen Nerven ausgehen. Wir können dies folgendermaßen darstellen:



Lobus olfactorius.

Der Lobus olfactorius der Bienen hat die Form einer Kugel von fibrillärer Substanz, welche durch einen Stiel und eine von Fasern gebildete dorsale Masse mit dem Protocerebrum verbunden ist. Man unterscheidet die aus Ganglienzellen bestehende Rinde und die Fibrillärmasse. Die letztere besteht aus einem kortikalen oder peripheren Teil, in welchem die sogenannten Glomerulen (Endbäumchen) liegen, und einem zentralen Teil, der von einer blassen und homogenen Fibrillärmasse gebildet wird. Die Anordnung der Glomerulen an der Peripherie gibt der Kugel das Aussehen einer Morula. Der Ausdruck KENYONS „antennal morula“ ist nur teilweise richtig (bei der Arbeitsbiene), weil die Anordnung und die Zahl der Glomerulen nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei verschiedenen Formen derselben Art veränderlich ist. So erreicht bei der Arbeitsbiene die Zahl der Glomerulen das Maximum, während sie bei den Drohnen viel geringer ist. Ebenso findet man sie größer bei dem ausgebildeten Tiere als bei der Puppe. Die Schicht von Ganglienzellen, welche den Lobus olfactorius umgibt und bei den Puppen ihn allseitig einhüllt, ist beim ausgebildeten Tier in mehrere Zellgruppen geteilt. Man bemerkt eine große Zellgruppe auf der äußeren Seite (Fig. 45 *b*) und eine kleinere auf der inneren und oberen Seite des Lobus (*a*). Die letztere ist bei dem ausgebildeten Tiere (Textfig. 8 A, B) wegen der Entwicklung der Fasermasse an der medialen Seite nach hinten geschoben, so daß die Fasermasse das Neurilemm berührt. Somit entspricht die Anordnung der Ganglienzellen einer Puppe der Bienen dem, was HALLER bei Blatta gefunden hat.

Was die Natur dieser Zellen betrifft, bin ich der Meinung KENYONS, welcher sie nur als Verbindungselemente (connecting

fibers) betrachtete. Es gibt keinen Grund, in dieser Schicht auch motorische Elemente anzunehmen, da das motorische Gebiet an den Seiten der dorsalen Masse liegt (vergl. p. 160).

Der größte Teil der Glomerulen liegt auf der medialen, der oberen und der unteren Seite des Lobus olfactorius. Das zeigen die Frontalschnitte (Fig. 17). Auffallend ist die Konzentration der Glomerulen auf der oberen und unteren Seite des Lobus. In den nach der Imprägnationsmethode behandelten Präparate sind diese zwei letztgenannten Bereiche stärker schwarz gefärbt. Verfolgen wir die Sagittalschnitte (Fig. 37, 38, 39), so bemerken wir, daß in diesen Bezirken der gehäuften Glomerulen die beiden Antennalnerven enden — eine Tatsache von großer theoretischer Wichtigkeit. Die Antenne hat einen oberen und einen unteren sensiblen Nerv, der erstere endet an der oberen Seite des Lobus, der letztere an der unteren (Fig. 39).

Die Antennalnerven.

Vor allen Dingen muß ich bemerken, daß die Ergebnisse der Autoren über die Antennalnerven sehr mangelhaft sind. VIALLANES beschreibt bei *Vespa* (1886) und ebenso bei Orthopteren (1887) einen Antennalnerv mit zwei Wurzeln (einer vorderen und einer hinteren); die vordere Wurzel kommt aus dem Lobus olfactorius, die hintere aus der Dorsalmasse. In der Tat entspricht aber, wenn wir die Bilder von VIALLANES vergleichen, die hintere dieser Wurzeln unserem motorischen Antennalnerv (für die Segmente der Antenne), so daß nach seiner Beschreibung für den Lobus olfactorius der Wespen und Orthopteren nur eine Wurzel des Antennalnerven übrig bleibt.

KENYON unterscheidet ebenfalls nur einen großen Antennalnerv (The large antennal nerve), welcher in einen „antenna-sensory“ und einen „antenna-motor-externus“ differenziert ist. Während der erste aus dem Lobus olfactorius entspringt, ist die Wurzel des letzten außerhalb des Lobus gelegen. Mit anderen Worten, KENYON unterscheidet in dem Lobus olfactorius nicht zwei, sondern nur eine sensorische Wurzel eines einzigen „antenna-sensory nerve“.

JANET aber unterscheidet (in seinen neuesten Arbeiten, 1905) in der Antenne der Ameise zwei große sensible Nerven, wie ich bereits im historischen Teil dargelegt habe. Die Angaben von JANET stimmen im allgemeinen mit meinen Ergebnissen überein.

Der Verfasser hat aber über die Wurzeln dieser Nerven nichts Genaueres angegeben.

Ich finde in der Antenne der Bienen zwei dicke, vollständig individualisierte Nerven, welche ich in den Längsschnitten wie auch in den Querschnitten der Antenne verfolgt habe: einen Nervus antennalis superior (Textfig. 12 oder Fig. 6, 39 *N.a.s*) und einen Nervus antennalis inferior (Fig. 6, 39 *N.a.i*).

Im Querschnitt zeigen die Nerven einen runden scharfen Umriss (Taf. 10, Fig. 6) und jeder ist mit einer Neurilemmhülle bekleidet. Zwei zwischen den beiden Nerven auf den Seiten gelegene Tracheenstämme (Fig. 6 *Tr*) begleiten sie auf ihrem ganzen Verlauf. Die Nerven sind gleich entwickelt, d. h. sie besitzen dieselbe Größe und Dicke, wie die Querschnitte zeigen (Fig. 6).

Der obere Antennalnerv (Nervus antennalis superior, Fig. 39, 6 *N.a.s*) enthält sensible Fasern, welche von der oberen Seite der Antenne kommen. Er läuft nach innen, dringt in den Lobus olfactorius noch individualisiert ein und bildet hier eine dicke Wurzel (*W*) an dem oberen Teil der Antennalmorula, wo die Fasern in den Glomerulen enden. Wir können damit feststellen, daß der obere Antennalnerv sich nicht diffus in den Lobus olfactorius verästelt, wie man früher dachte, sondern eine eigene, in dem oberen Teil der Antennalmorula lokalisierte Wurzel besitzt.

Der untere Antennalnerv (Nervus antennalis inferior, Fig. 6, 39 *N.a.i*) läuft parallel mit dem ersten bereits erwähnten Nerv in die Antenne bis in den Eintrittspunkt in den Lobus olfactorius. Seine Wurzel richtet sich nach der unteren Seite der Antennalmorula, wo die Fasern in die Glomerulen gelangen. Ein Sagittalschnitt durch den Lobus olfactorius einer Puppe (Fig. 39) zeigt deutlich die Wurzel des unteren Antennalnerven, welche in dem unteren Gebiet der Antennalmorula liegt. Die beiden Wurzeln der Antennalnerven dringen also dicht nebeneinander an der vorderen Seite in die Antennalmorula ein und weichen dann gleich auseinander, die eine nach oben, die andere nach unten.

Es blieb mir nur ein unklarer Punkt; ich konnte nämlich nicht mit Sicherheit feststellen, ob ein Teil der Nervenfasern der beiden Antennalnerven an dem Eintrittspunkt in die Antennalmorula sich kreuzt. Bei dem ausgebildeten Tiere und besonders bei der Arbeitsbiene sind die Glomerulen so stark entwickelt und die Wurzeln sind so dick geworden, daß die Trennung in zwei Gebiete nicht mehr deutlich zu erkennen ist.

Hinsichtlich der feineren Struktur des Lobus olfactorius will

ich nur bemerken, daß KENYON (1896) mit der Ansicht CUCCATI (1888) über die Maschenstruktur der Glomerulen nicht übereinstimmt; KENYON behauptet die Kontiguität der sensiblen Fasern mit den anderen Arten von Fasern, welche in den Glomerulen zusammentreten. Der größte Teil der blassen Fibrillärmasse, welcher in der Mitte der Antennalmorula liegt, scheint von der äußeren Zellschicht des Lobus olfactorius auszugehen. Obgleich ich an der unteren Seite des Lobus noch große Ganglienzellen gefunden habe, bin ich der Meinung KENYONS, daß die Zellen, welche den Lobus olfactorius umgeben, nur Verbindungselemente sind. Sie senden einen Dendriten in die Glomerulen und der Neurit führt den Reiz in das Protocerebrum weiter. So entsteht aus den Fortsätzen dieser Zellen der Stiel und die ganze Dorsalmasse des Lobus olfactorius.

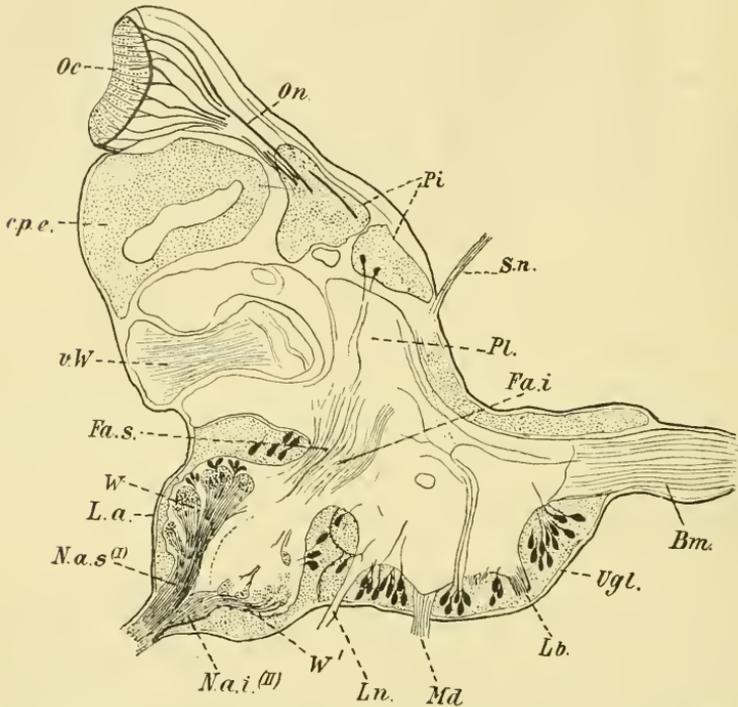
Die Verbindung des Lobus olfactorius mit dem Protocerebrum.

BELLONCI (1882) hat das erste Mal das „Olfactorius-Opticus“-Bündel bei *Grylotalpa* beschrieben, dessen physiologische Bedeutung eine sehr wichtige ist. CUCCATI (1888) beschreibt dasselbe Bündel bei *Somomya*. Ebenso VIALLANES (1886—1887) bei Wespen und Orthopteren.

Nach der Angabe dieser Autoren entspringt das Bündel aus dem Antennalganglion, richtet sich nach oben und sendet im weiteren Verlauf seines Weges Fasern in den Lobus opticus und das Protocerebrum. Der „faisceau optico-olfactif“ von VIALLANES entspringt aus den Bechern, steigt nach unten, hinter den Zentralkörper herab und zerteilt sich gleich in drei Bündelchen: 1) in die Antenne, 2) in ein Querbündel für die andere Seite des Gehirns, 3) in ein Bündel für den Zentralkörper. Dieselbe Beschreibung ist auch von BERLESE (1907) gegeben. Ein Teil dieses Bündels ist von HALLER (1904) als „Funiculus optico-antennalis“ abgebildet und beschrieben.

KENYON (1896) hat zuerst die Verbindungen des Lobus antennalis mit dem Protocerebrum mittels der Chromsilbermethode ausführlicher festgestellt. Er unterscheidet sogar drei Antennocerebral-Bündel: das innere (The inner antenno-cerebral Tract) entspricht zum Teil dem bereits oben genannten Olfactorius opticus und geht aus den Zellen, welche die Antennalmorula umgeben, hervor. Das mittlere (The middle antenno-cerebral Tract) ist ein

Zweig des ersten. Das äußere (The outer a. c. T.), viel länger als die anderen, entspringt aus den auf der oberen Seite der Antennalmorula gelegenen Zellen und richtet sich nach oben in die Stämme und Becher. Eine Verbindung dieser Bündel mit dem Lobus opticus ist nach KENYON — wie seine Bilder nachweisen — nicht vorhanden.



Textfig. 12. Ein Sagittalschnitt des Gehirns der Drohne. Projektionsapparat, Vergr. 100. *Oc* Ocell, *On* Ocellarnerv, *c.p.e.* hinterer äußerer Becher, *Pi* Pars intercerebralis, *Sn* Speicheldrüsenerv, *v.W.* vordere Wurzel, *Pl.* Protocerebralloben, *F.a.s.* Funiculus antennalis superior, *F.a.i.* Funiculus antennalis inferior, *W* Wurzel des *N.a.s.*, *L.a.* Lobus antennalis, *N.a.s. I* Nervus antennalis superior I, *N.a.s. II* Nervus antennalis superior II, *W'* Wurzel des *N.a.i.*, *Ln.* Labralnerv, *Md.* Mandibular-, Labialnerv, *Ugl.* Unterschlundganglion, *Bm.* Bauchmark.

Ich unterscheide nur zwei große Bündel, welche die Antennalmorula mit dem Protocerebrum verbinden, und zwar einen Funiculus antennalis superior (Fig. 38 *F.a.s.*) und einen Funiculus antennalis inferior (Fig. 38 *F.a.i.*).

Der Funiculus antennalis superior oder das obere Antennalbündel entspricht größtenteils dem „Fasciculus olfactorius-opticus“ der Autoren. Ich will es hier topographisch ausführlicher beschreiben.

Das Bündel entspringt aus den Zellen, welche das obere Gebiet

des Antennalganglions bilden. Ich habe Zellen von diesem Bereich gesehen, deren Stammfortsätze zwischen den Glomerulen in die mittlere Fibrillärmasche der Antennalmorula eindringen. Seitenzweige dieser Fortsätze verästeln sich in die Glomerulen und die Neurite laufen weiter, um das obere Bündel herzustellen.

Das Bündel zieht eine kurze Strecke rückwärts (Fig. 13, 20 *F.a.s.*, im Querschnitt gesehen), richtet sich nach oben und verästelt sich gleich in dem Punkt α (Fig. 22) in mehrere Bündelchen. In den Frontalschnitten ist das ganze Bündel leicht zu untersuchen. Während in den Sagittalschnitten das Bündel über dem unteren liegt (Fig. 38), zeigt dasselbe in den Frontalschnitten eine etwas nach innen medianwärts gelegene Lage (Fig. 13, 20). In den Schnitten (Fig. 13) hat das Bündel seine Lage zwischen den motorischen Zellgruppen des Frontalganglionnerven (*m.Fr.g*) und dem unteren Bündel (*F.a.i.*). Im folgenden Schnitte (Fig. 20, 21) sieht man das Bündel (*F.a.s*) wieder im Querschnitt und vollständig individualisiert. Es liegt zwischen dem Funiculus antennalis inferior (*F.a.i*) und der sensiblen Wurzel des Labrofrontalnerven (*LfrN*).

Der Schnitt (Fig. 22) zeigt, daß das Bündel sich in dem Punkte α in drei neue Bündelchen verzweigt. Das äußere (*Foa*) richtet sich auswärts und ist leicht in dem Schnitte (Fig. 22, 29) zu erkennen. Dies ist ein wichtiges Bündelchen, das in den Lobus opticus geht, und deshalb nenne ich es den Opticus-antennalis-Zweig des oberen Bündels. Die Fasern verästeln sich nicht nur in die innere Fibrillärmasse des Lobus opticus, sondern auch direkt in die mittlere Fibrillärmasse (Fig. 27).

Das mittlere Bündelchen (*mf*) ist in einem Schnitte weiter rückwärts bemerkbar (Fig. 29 *mf*). Es nimmt einen verhältnismäßig geraden Verlauf nach oben. Es sendet Fasern in die Stämme der Becher und tritt auch mit einem Faserbündel von einer Zellgruppe der „Pars intercerebralis“ in Verbindung (Textfigur 12). Es tritt somit das Bündel mittels der Ocellarnervenbrücke (*Br*) mit den Fasern der Ocellarnerven in Beziehung.

Das innere Bündelchen (Fig. 31 *if*) ist viel dünner und noch weiter rückwärts sichtbar. Es besteht aus einer geringen Zahl von Fasern, welche von dem Punkte α nach innen medianwärts einen Bogen beschreiben und sich in die andere Hälfte des Gehirns begeben, wo sie größtenteils in den Lobus opticus der anderen Seite eintreten.

Das größte aller drei ist das äußere oder das optische Bün-

delchen. Daraus folgt, daß die physiologischen Beziehungen zwischen dem Antennalgebiet und dem Lobus opticus als sehr wichtig zu betrachten sind. Da der sensible Antennalnerv I wahrscheinlich Geruchsreize leitet, so haben wir eine Verbindung von Geruchsempfindungen mit Gesichtsempfindungen. In diesem Sinne sprechen die Autoren (BELLONCI und VIALLANES) von einem Tractus olfactorius opticus.

Das untere Bündel, welches ich „Funiculus antennalis inferior“ nannte, liegt unter dem oberen bereits erwähnten Bündel, wie die Sagittalschnitte zeigen (Fig. 38), und etwas nach außen die Frontalschnitte (Fig. 13, 20 *Fai*); dieses Bündel ist bedeutend dicker und größer als das erste. Als seinen Ursprung betrachte ich die große Ganglienzellschicht, welche die Antennalmorula auf der äußeren Seite umkleidet.

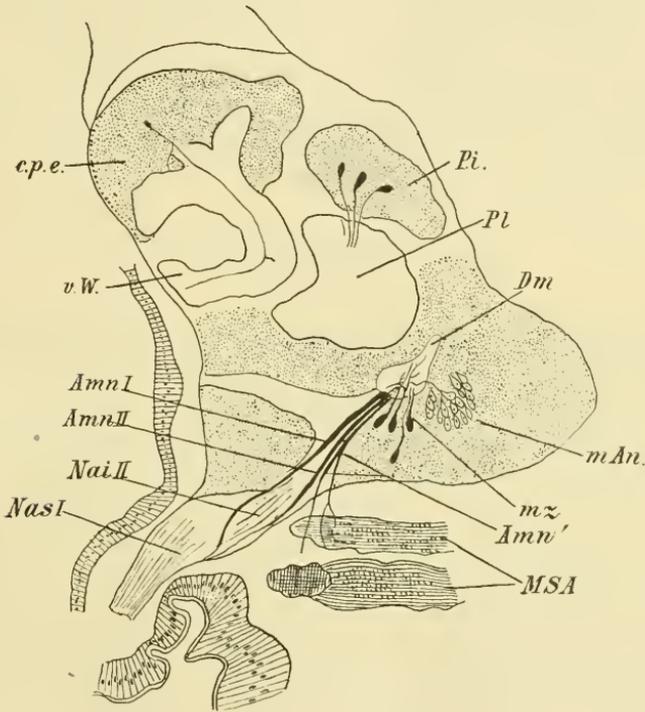
Wie schon erwähnt, schicken die Zellen die Stammfortsätze zwischen die Glomerulen; ihre Dendriten treten in der unteren Wurzel (*W'*) mit den sensiblen Fasern des Nervus antennalis inferior in Beziehung. Die Neuriten verlaufen weiter durch die mittlere maschenförmige Fibrillärmasse. Nachdem sie als Funiculus antennalis inferior einen großen Bogen nach oben in die Protocerebralloben gemacht haben, gehen sie unmittelbar in die Becher der pilzhutförmigen Körper, wo die Fasern sich zersplittern. Es ist mir gelungen, den ganzen Verlauf dieses Bündels in den Sagittalschnitten von der Antennalmorula bis in die Becher zu verfolgen; nur ein Teil des Bündels bleibt in den Protocerebralloben und steht hier mit Fasern der inneren Fibrillärmasse des Lobus opticus in Beziehung. Ein kleiner Teil der Fasern läßt sich auch in das Ventrocerebrum verfolgen.

Die motorischen Antennalnerven.

Die motorische Zellgruppe dieser Nerven liegt an den Seiten der Dorsalmasse hinter dem Lobus olfactorius (Fig. 13 *Amn*). Wie schon erwähnt, beschreibt JANET zwei motorische Antennalnerven bei der Ameise: der eine geht zu den Muskeln der Antennalsegmente, der andere zu den Muskeln des Basalgliedes der Antenne. Ich finde bei den Bienen (Textfig. 13) zwei deutliche Wurzeln der motorischen Nerven, welche von dem Bereich der Dorsalmasse ihren Ursprung nehmen. Die lateral liegenden motorischen Zellen senden die Stammfortsätze in die Dorsalmasse;

die Dendriten verzweigen sich hier, aber die Neuriten ziehen nach außen und bilden unmittelbar die beiden motorischen Wurzeln (Fig. 13 *Amn*). Diese laufen eine kurze Strecke nebeneinander, alsdann weichen sie auseinander und verästeln sich gleich in zwei dünne motorische Nerven.

JANET erwähnte einen dünnen Nerv für die Segmente der Antenne, der selbständig und individualisiert die ganze Antenne durchläuft. Ich finde aber — in einem Sagittalschnitt bei der



Textfig. 13. Sagittalschnitt des Gehirns der Drohne (vergl. Textfig. 12). Der Ursprung der motorischen Antennalnerven. *Amn I*, *Amn II* motorische Antennalnerven, *Nas I*, *Nai II* sensible Antennalnerven, *Amn'* motorische Antennalnerven des Basalgliedes der Antenne, *MSA* Musculi scapulae antennae.

Drohne (Textfig. 13) — daß die vordere Wurzel nicht als ein einheitlicher motorischer Nerv in die Antenne zieht, sondern sich sogleich gabelt. Die beiden Aeste begeben sich in die Antenne, und zwar je einer in einen der beiden Antennalnerven I und II. Wahrscheinlich verflechten sich ihre Fasern hier mit denen der sensiblen Antennalnerven, so daß man sie nicht weiter verfolgen kann. Ich bin auf diesen Gedanken gekommen, weil ich in allen

Quer- und Längsschnitten der Antennen diese beiden motorischen Nerven nicht unterscheiden konnte. Daraus folgt, daß die Antennalnerven I und II auch motorische Fasern enthalten, welche die Muskeln der Antennalsegmente innervieren.

Interessant finde ich die Tatsache, daß jedem Antennalnerven eine deutliche motorische Wurzel zugehört.

Die zweite Wurzel liegt hinter und dicht neben der anderen bereits beschriebenen (*Amn'*); sie gabelt sich ebenfalls in zwei dünne Nerven; diese treten aus dem Gehirne heraus und gehen an die Muskeln des Basalglieds der Antenne (Textfig. 13). Diese Muskeln liegen in der Höhlung des Tentoriums und dienen als Abduktor und Adduktor der Antenne. Ich habe einen von diesen beiden Nerven — in einem Frontalschnitt (Fig. 18 *Amn'*) — bis zu den Muskeln vollständig verfolgt.

Der Labrofrontalnerv

(Fig. 37 *Lfrn*).

Dieser Nerv besteht eigentlich aus zwei Nerven: dem Frontalganglionnerv¹⁾ und dem eigentlichen Labralnerv; beide besitzen aber eine einzige Wurzel. Sie vereinigen sich an dem Eintrittspunkt ins Gehirn und dringen — ohne einen Tritocerebrallobus bei den Bienen zu bilden — in das Gehirn ein. Die beiden Nerven innervieren nach JANET (1905) die verschiedenen Teile, welche aus demselben Kopfsegment entstehen, wie das Labrum und die Muskeln des oberen Teils des Schlundes.

Der Labrofrontalnerv entspricht dem Tritocerebralnerv von VIALLANES. Interessant ist zu bemerken, daß dieser Nerv bei den Bienen keinen Lobus äußerlich bildet, so wie VIALLANES bei Orthopteren einen solchen gefunden hat. Der Labrofrontalnerv enthält sensible und motorische Fasern. Die Wurzeln gehen aus dem Protocerebrum hervor, und zwar ziehen Fasern, welche dann in den Frontalganglionnerven gehen, unter der Deutocerebralkommissur hinweg (Fig. 20). Der größte Teil der Fasern aber kommt aus den Fasern der Deutocerebralkommissur und des Fasciculus antennalis superior. Die beiden verschmolzenen Wurzeln begeben sich nach unten und gabeln sich vor dem Ausgang aus

1) Das Frontalganglion, welches bei anderen Insekten schon durch LEYDIG, JANET, BORDAS u. a. bekannt wurde, ist ein unpaares Ganglion, welches oberhalb des Schlundes liegt und zum Eingeweidenervensystem gehört. Vom Frontalganglion gehen Nerven an die Muskulatur des Schlundes.

dem Gehirne in eine Wurzel des Frontalganglionnerven (Fig. 13 *NFr.g*), welche verhältnismäßig dünn bleibt, und in eine sensible Wurzel des Labralnerven (Fig. 37), welche viel dicker und etwas hinter der oberen Wurzel aus dem Gehirne heraustritt, nachdem sie eine sogenannte Tritocerebral-Unterschlundkommissur gebildet hat (Fig. 29 *Tr.uc*).

Die motorischen Zellgruppen des Labrofrontalnerven sind sehr deutlich lokalisiert. Die motorische Zellgruppe des Frontalganglionnerven liegt — wie die Bilder zeigen — (Taf. 11, Fig. 13 *m.Fr.g*) hinter dem Deutocerebrum zwischen dem Neurilemm des Gehirns und dem Fasciculus antennalis superior, oberhalb der motorischen Zellgruppe des Labralnerven. Die genannte Zellgruppe (*m.Fr.g*) — von VIALLANES bei Orthopteren gefunden — besteht bei den Bienen aus großen, deutlich unterscheidbaren motorischen Zellen (siehe auch Fig. 45). Etwas nach unten liegt die motorische Zellgruppe des Labralnerven (Taf. 11, Fig. 13 *m.Ln*). Diese ist mit der oben erwähnten (*m.Fr.g*) durch eine kleine Brücke von Ganglienzellen verbunden.

Aus der Beschreibung dieses Nerven geht hervor, daß er hinter dem Deutocerebrum liegt, weshalb ihn VIALLANES als Tritocerebralnerv bezeichnet hat. Weil er aber — wie JANET behauptet — dem Protocerebralsegmente zugehörige Organe (Labrum und die oberen Muskeln des Schlundes) innerviert, ist er von diesem Verfasser als Protocerebralnerv beschrieben worden. Der Nerv ist bei allen drei Formen der Bienen ziemlich gleich entwickelt.

Abgesehen von seinem Ursprung und seiner Beziehung zu den Segmenten könnte man ihn nach den Sagittalschnitten (Fig. 37) zu dem Unterschlundganglion rechnen. Das ist besonders deutlich bei den Bienen, bei welchen Tritocerebralloben als selbständige Teile nicht existieren. Außerdem zeigt die Wurzel des Labrofrontalnerven einen engen Zusammenhang mit dem Unterschlundganglion (Fig. 37).

Der Tritocerebralnerv von JANET.

HALLER (1904) sieht, wie bekannt, den inneren motorischen Nerv der Antenne als Tritocerebralnerv an. JANET (1905) aber hat eine andere Meinung, indem er bei den Ameisen den Nerv, welcher den Musculus dilatator inferior pharyngis innerviert, als Tritocerebralnerv bezeichnet hat, weil er hinter dem Labralnerv liegt. Obgleich dieser Nerv unpaar ist, besitzt er aber zwei

Wurzeln, deren Ursprung von JANET nicht untersucht ist. Ich habe bei dieser Gelegenheit den Ursprung festgestellt.

Bei den Bienen konnte ich diesen Nerven in den Frontalschnitten verfolgen (Taf. 14, Fig. 40—44). Der Schnitt (Fig. 41) zeigt die beiden Labralganglien (*Lgl*), welche auf den Seiten und etwas nach oben eine eigentümliche Anschwellung aufweisen. In der Gegend dieser Anschwellung findet man den Tritocerebralnerv von JANET (Fig. 41 *Tr.n*), und zwar ist er in mehreren Schnitten sichtbar (Fig. 41, 42).

Die motorische Zellgruppe (Fig. 40 *m.Tr.n*) liegt auf den Seiten der oben erwähnten Anschwellung des Labralganglions. Die motorischen Fasern laufen durch diese Anschwellungen hindurch und begeben sich dann in die Wurzeln des Tritocerebralnerven, welche den *Musculus dilatator inferior pharyngis* (Fig. 41 *Di.ph*) innervieren. In der Nähe der Austrittsstelle aus dem Gehirn gehen Fasern nach höher gelegenen Teilen des Gehirns ab, welche ich als die Dendriten dieser motorischen Fasern auffasse.

Ich betrachte als Tritocerebrum die oberhalb und etwas hinter dem Labralganglion gelegene kleine fibrilläre Masse (Fig. 41 *Trl*). Diese weist aber enge Beziehungen sowohl mit den Anschwellungen der Labralganglien als auch mit den Fasern der Protocerebralkonnectiven auf. Man könnte ebensogut annehmen, daß die obere Anschwellung der Labralganglien das Tritocerebrum von JANET ist. Das wäre aber nur eine Wahrscheinlichkeit, denn scharfe Grenzen für ein Tritocerebrum kann man hier nicht feststellen.

Das Unterschlundganglion (Ventricerebrum, KENYON 1896).

Die innere Topographie des Unterschlundganglions ist seit BINET (1894) ziemlich bekannt, aber nicht ganz zutreffend beschrieben. Es bildet eine einzige Masse, welche im wesentlichen drei verschiedene zusammengeschmolzene Ganglien darstellt, und zwar von vorn nach hinten gezählt; Mandibular-, Maxillar- und Labialganglion. Die Verschmelzung dieser drei Ganglienmassen ist sehr früh — wie BINET bemerkte — schon in dem Larvalstadium geschehen. Der Mandibularnerv besitzt nach BINET eine doppelte, nur mit motorischen Fasern versehene Wurzel. Dieser Verfasser beschreibt große motorische Zellen auf der dorsalen Seite des entsprechenden Mandibularganglions. Ebenso beschreibt BINET bei den Maxillar- und Labialnerven auch doppelte Wurzeln. Die beiden letztgenannten Nerven besitzen motorische

und sensible Fasern, welche letztere die in den Maxillen und dem Labium gelegenen Geschmacksorgane innervieren.

Die Fibrillärmasse der Unterschlundganglien sind aber nicht vollständig verschmolzen (siehe die Sagittalschnitte Fig. 37, 38). Die Grenzen zwischen den Ganglien sind aber schärfer in den Frontalschnitten. Man bemerkt eine Medianlinie zwischen den beiden Ganglien.

Im Gegensatz zu der Annahme BINETS finde ich die motorischen Zellgruppen des Unterschlundganglions nur auf der Ventralseite gelegen. Die Neurite treten von da ganz deutlich in die Fasermasse [des Unterschlundganglions und gehen dann in die drei Nerven (Mandibular-, Maxillar- und Labialnerv); die zugehörigen Dendrite verzweigen sich in der entsprechenden Fasermasse.

Die komplizierte Struktur des Ventrocerebrums bleibt noch zu untersuchen. Hier will ich nur den Ursprung des sogenannten „Salivary nerve“ von KENYON erörtern.

Der Speicheldrüsenerv

(Fig. 43, 44 *Sn*).

Dieser Nerv ist von VIALLANES (1887) als „nerf tégumentaire“ bei den Orthopteren [und von KENYON als „Salivary nerve“ bei den Bienen beschrieben.

Der Ursprung dieses Nerven wurde aber von KENYON nicht vollständig verfolgt¹⁾.

Ich bin der Ansicht von KENYON, der diesen Nerv der Bienen als motorisch ansah. In diesem Falle müssen wir aber annehmen, daß der von VIALLANES bei den Orthopteren gefundene „nerf tégumentaire“ ebenso als ein motorischer Speicheldrüsenerv zu betrachten ist.

Merkwürdigerweise hat JANET diesen Nerven bei der Ameise nicht beschrieben.

Nach KENYON entspringt der Speicheldrüsenerv an den Seiten des Tritocerebrums: dies ist aber nicht richtig. Es ist mir gelungen, in den Frontalschnitten den ganzen Verlauf dieses Nerven zu verfolgen. Die motorische Zellgruppe liegt nicht im Tritocerebrum, sondern auf der Ventralseite des Unterschlundganglions,

1) Einen „Nervus tegumentarius“ hat auch BETHE bei *Carcinus maenas* erwähnt. BETHE findet aber keine motorischen Elemente in diesen Nerven und behauptet, daß er der einzige rein rezeptorische (sensible) Nerv des ganzen Tieres ist.

und zwar zwischen dem Mandibular- und Maxillarganglion (Fig. 43, 44 *m.Sn*). Die motorische Wurzel (*m.W*) dringt nach oben in die Unterschlundganglienmasse ein, zwischen dem Maxillarkonnektiv und dem Maxillarganglion. Nachdem sie Dendrite (Fig. 44 *s.W*) in die Unterschlundganglienmasse, speziell in die Mandibular- und Maxillarkonnektive entsendet hat, geht sie nach oben und etwas schief nach außen durch die Fibrillärmasse der beiden Ganglien und läuft dann weiter als Speicheldrüsenerv hinter der inneren Fibrillärmasse des Lobus opticus. Der Nerv verläßt endlich das Gehirn und verzweigt sich — wie KENYON schon bemerkte — in die Speicheldrüsen.

Es gibt noch einen Nerv (Fig. 5 *x*) bei den Bienen, dessen Ursprung noch zu untersuchen bleibt. Er entspricht wahrscheinlich dem als „nerf de la glande labiale“ von JANET bei der Ameise beschriebenen Nerven.

Zusammenfassung der Resultate betreffs des Ursprung der Kopfnerven.

Die Verbindung des Lobus opticus mit dem Protocerebrum scheint mir nicht so kompliziert wie die Autoren beschrieben haben. Es existiert in der Tat ein breites Bündel (Fig. 34, welches die mittlere Fibrillärmasse, und zwei andere (*Vb*; *h.b*), welche die innere Fibrillärmasse mit dem Protocerebrum verbinden. Alle drei Bündel weisen in den Protocerebralloben eine Art Kreuzung auf, welche ich „die innere Kreuzung“ nannte.

Hinsichtlich der histologischen Struktur finde ich (Taf. 13, Fig. 34) die beiden Möglichkeiten, die von KENYON (1897) bei den Insekten (Textfig. 3) und die von PARKER (1897) (Textfig. 11) bei den Crustaceen beschriebene hier realisiert. Besonders die Art und Weise der Verzweigung der Ganglienzellen (Fig. 34 *a*, *a'*, *a''*) ähnelt gewissermaßen der der Crustaceen. Die Abweichung von dieser typischen Struktur ist in der Fig. 34 zu sehen.

Das Deutocerebrum besitzt zwei vollständig individualisierte Antennalnerven (*i.II*), deren Wurzeln (*W*, *W'*) in dem Lobus antennalis endigen. Aus der Dorsalmasse entspringen zwei kleine motorische Nerven für die Segmente der Antenne und ein motorischer Nerv mit zwei Aesten für die Muskeln des Basalgliedes der Antenne.

Die Autoren haben bis jetzt den Antennalnerv als einen mit sensiblen und motorischen Fasern versehenen Nerv, der drei verschiedene Funktionen zu erfüllen hat, beschrieben; er soll der

Tast-, Geruch- und auch nach CHILD der Gehörfunktion dienen. Man kann hier die Frage stellen, wo die Zentren dieser drei Funktionen lokalisiert sind.

Die Aehnlichkeit der Antennalglomerulen mit den olfactiven Glomerulen der Säugetiere (nach BELLONCI und RETZIUS) führt uns zu dem Schluß, daß die Antennalglomerulen der Insekten ebenfalls olfactiv sind. Das hat auch KENYON angenommen. Weil dieser Autor die speziellen Endungen der beiden anderen wichtigen Funktionen, den Tastsinn und das Gehör, nicht unterscheiden konnte, begnügte er sich mit dem theoretischen Schluß, daß in den Glomerulen die Endungen aller Arten von Antennalfasern diffus zusammenträfen.

Ich fand aber zwei distinkte Antennalnerven, deren Wurzeln (W , W') sehr deutlich in dem oberen und dem unteren Teil der Antennalmorula lokalisiert sind. Diese dicken Nerven besitzen auch zwei distinkte motorische Wurzeln, und wie ich gezeigt habe, fand ich auch zwei Antennalbündel, welche die entsprechenden Wurzeln (W , W') mit dem Protocerebrum verbinden. Es ergeben sich infolge dieser deutlichen Individualisierung zwei Gebiete in der Antennalmorula, welche zwei verschiedene Zentren bilden. Die Experimentalphysiologie hat über die Lokalisierung der Funktionen bis jetzt nichts feststellen können. Vom morphologischen Standpunkte aus aber können wir annehmen, daß sich zwei Zentren in diesen beiden Gebieten der Antennalmorula befinden. Es bleibt nun durch physiologische Experimente festzustellen, ob in der Tat die beiden Gebiete ein und dieselbe oder zwei verschiedene Funktionen zu erfüllen haben.

So haben die zahlreichen biologischen Untersuchungen von v. BUTTEL-REEPEN schon nachgewiesen, daß die Bienen eine sehr gut entwickelte Gehörfunktion besitzen. Man könnte vielleicht annehmen, daß der 1. Antennalnerv die Olfactiv-, der 2. Antennalnerv die Gehörfunktion zu erfüllen hat.

Der Labrofrontalnerv besitzt sensible und motorische Fasern. Die sensiblen Wurzeln treten unmittelbar mit dem Protocerebrum in Verbindung; die motorischen Zellgruppen liegen aber hinter dem Lobus olfactorius.

Der Tritocerebralnerv JANETS ($Tr.n$) entspringt oberhalb und etwas hinter dem Labralganglion. Seine motorische Zellgruppe ($m.Tr.n$) liegt auf den Seiten der Anschwellung ($Tr.a$) des Labralganglions. Man kann die Grenzen eines Tritocerebrallobes nicht genau feststellen.

Die Nerven des Unterschlundganglions besitzen motorische

und sensible Fasern, und die motorischen Zellen liegen hauptsächlich auf der Ventralseite.

Der Speicheldrüsenerv (Salivary von KENRON, 1896) ist ein motorischer Nerv, dessen motorische Zellgruppen auf der Ventralseite des Ventrocerebrums liegen (*m.Sn*), und zwar zwischen dem Mandibular- und Maxillarganglion.

Theoretische Betrachtungen.

Das Gehirn zeigt bei den drei Formen der Bienen bedeutende Unterschiede in der Form und Struktur.

Das Gehirn der Königin ist, seiner äußerlichen Form nach, am kleinsten (vergl. die Bilder Taf. 10, Fig. 1—3). Bei der Arbeiterin ist es erheblich größer. Bei der Drohne, welche bekanntlich einen bedeutend größeren Kopf hat als die weiblichen Tiere, sind zwar die Sehlappen entsprechend der Größe der Augen sehr groß entwickelt, das eigentliche Gehirn aber ist nicht größer als dasjenige der Arbeiterin.

In bezug auf die Teile des Gehirns unterscheide ich konstante und veränderliche Teile. Die Verschiedenheiten betreffen hauptsächlich nur die pilzförmigen Körper, die Antennenanschwellungen und die Sehlappen. Die inneren Fibrillärorgane wie die Protocerebralloben (*Pr.l*), der Zentralkörper (Fig. 21 *Ck*), die Ocellarglomerulen (Fig. 22 *Ogl*) und die Ocellarnervenbrücke (Fig. 24 *Br*) zeigen im allgemeinen eine konstante Struktur und sind bei den drei Formen nicht merklich verschieden.

Der Sehlappen (Lobus opticus) ist weitaus am größten am Gehirn der Drohne, viel kleiner am Gehirn der Arbeitsbiene und noch etwas kleiner am Gehirn der Königin. Diese verschiedene Größe der Sehlappen entspricht der verschiedenen Größe der Augen. In bezug auf den Bau stimmen die Sehlappen bei den drei Formen in den Grundzügen überein. Wir finden bei allen drei Formen eine äußere, eine mittlere und eine innere Fibrillärmasse und der Verlauf der Fasern, welche diese Fibrillärmassen verbinden, ist auch im wesentlichen derselbe. In bezug auf die innere Fibrillärmasse besteht allerdings ein Unterschied insofern, als bei der Drohne die Masse deutlicher in zwei Linsen getrennt ist (hintere *M*, vordere *M*) als bei der Königin und Arbeiterin.

Der Lobus opticus der Drohne läßt sich folglich leichter mit dem Lobus opticus der Crustaceen vergleichen, indem bei den Crustaceen vier Fibrillärmassen aufeinander folgen, von welchen die dritte und die vierte der vorderen (*M*) und der hinteren

Linse (*M*) der inneren Fibrillärmasse der Hymenopteren entsprechen. —

In physiologischer Beziehung ist anzunehmen, daß die drei Fasermassen des Lobus opticus zur Verarbeitung der optischen Eindrücke dienen. Dabei ist bemerkenswert, daß die Fasern von der äußeren Fibrillärmasse sämtlich in die mittlere Fibrillärmasse gehen, wobei sich auf Horizontalschnitten eine Kreuzung zeigt. Von der mittleren Fibrillärmasse geht die Hauptmasse der Fasern zu der inneren Fibrillärmasse, wobei man wiederum auf Horizontalschnitten eine Kreuzung bemerkt. Ein Teil der Fasern geht aber direkt in das Protocerebrum in Form des „breiten Bündels“, welches oben beschrieben wurde. Von der inneren Fibrillärmasse gehen zwei große Bündel (das vordere und das hintere Bündel) in die Protocerebrallöben.

Man wird nicht irre gehen, wenn man die großen Augen der Drohne und die Größe ihres Lobus opticus mit dem Hochzeitsflug in Beziehung bringt. Die Drohne verfolgt die Königin im Fluge, wozu ohne Zweifel ein gutes Sehvermögen nötig ist. Die Königin und die Arbeiterin können ein kleineres Auge haben, da ihnen wenigstens nicht die schwierigste Aufgabe zufällt, ein Insekt im Fluge zu verfolgen. Allerdings ist das Auge der Arbeitsbiene von großer biologischer Bedeutung und Dr. VON BUTTEL-REEPEN hat eingehend gezeigt, daß die Arbeitsbiene von optischen Eindrücken vielfach Gebrauch macht, indem sie sich die Lage ihres Stockes einprägt, und die Stelle, an welcher sie Futter gefunden hat, überhaupt die ganze Gegend in dem Maße in Erinnerung behält, daß sie durch optische Eindrücke geleitet, ihren Weg hin und zurück findet¹⁾. Die Lebensweise der Königin ist viel einfacher, indem sie außer dem Hochzeitsflug überhaupt keine Tätigkeit außerhalb des Stockes auszuüben braucht. Daher ist es begreiflich, daß ihr Auge und ihr Lobus opticus nicht so hoch entwickelt ist wie bei der Arbeiterin.

Was nun die Antennenanschwellungen (das Deutocerebrum) betrifft, so finden wir diese dem Volumen nach bei der Drohne und bei der Arbeiterin ungefähr gleich groß, während sie bei der Königin erheblich kleiner sind. In der inneren Struktur fand ich aber einen bedeutenden Unterschied, insofern dieses Organ bei der Drohne nicht so kompliziert gebaut ist als bei der Arbeiterin.

1) Daß die Farben der Blumen von den Bienen beachtet werden, und daß die Bienen sich des Ortes und der Farben der Blüten erinnern, ist durch mehrere Forscher ganz einwandfrei festgestellt worden (FOREL, v. BUTTEL-REEPEN, DETTO u. a.).

Die Zahl der Endbäumchen (Glomerulen) ist bei der Drohne erheblich geringer. Es ist also evident, daß die Sinnesfunktion der Antennen bei den Drohnen weniger hoch entwickelt ist als bei der Arbeitsbiene. Welcher Art diese Sinnesfunktion ist, kann deswegen nicht entschieden werden, weil über die Funktion der Sinnesorgane der Antenne verschiedene Meinungen bestehen.

In der Arbeit von O. SCHENK, welche im Jahre 1902 im Zoologischen Institut in Jena gemacht wurde, findet man Angaben über die verschiedenen Sinnesorgane der Antenne und über ihre Verteilung auf der Antenne der drei Bienenformen. SCHENK fand, daß die plattenförmigen Sinnesorgane („Sensilla placodea“) „Porenplatten“ oder „Membrankanäle“ der Autoren bei den Drohnen überaus zahlreich vorhanden sind; bei der Königin und der Arbeiterin aber weniger zahlreich. Er berechnete die Zahl dieser Organe für die beiden Antennen der Drohne annäherungsweise auf 31 000; für die beiden Antennen der Arbeiterin auf etwa 4000. Diese Sinnesorgane sind von einigen Autoren (VOM RATH, RUHLAND) mit Wahrscheinlichkeit für Gehörorgane erklärt worden. — SCHENK schließt sich dieser Meinung nicht an, und ich halte sie ebenfalls für sehr fraglich, da nicht einzusehen ist, warum die Drohnen ein besseres Gehörvermögen besitzen sollen als die Arbeiterin. Ich schließe mich lieber der Ansicht von NAGEL an, daß diese Sinnesorgane dem Geruchsvermögen dienen. Wenn man sich denkt, daß dieselben speziell für die Perzeption des Geschlechtsgeruchs, also hauptsächlich des Geruchs der Königin bestimmt sind, so wird die Tatsache verständlich, daß die Drohne diese Sinnesorgane in so großer Zahl besitzt.

Die Antenne der Drohne enthält außer den eben genannten Sinnesorganen noch eine Anzahl Grubenkegel „Sensilla coeloconica“ und einige FORELSche Flaschen „Sensilla ampullacea“. Wahrscheinlich dienen diese ebenfalls dem Geruchssinn, sind aber für Gerüche anderer Art bestimmt.

Ich habe bei der Drohne zwei deutlich getrennte sensible Nerven in die Antenne eintreten sehen, welche mit zwei Wurzeln an dem Antennalganglion entspringen. Es ist wahrscheinlich, daß die beiden Wurzeln eine verschiedene Funktion haben. Ich kann aber noch nicht entscheiden, ob die beiden Wurzeln zu verschiedenen Sinnesorganen gehören oder vielleicht nur verschiedenen Seiten der Antenne entsprechen.

Das Geruchsvermögen der Arbeiterin muß mannigfaltiger sein als dasjenige der Drohne. Nicht nur der Geruch der Königin und

überhaupt der Nestgeruch¹⁾ muß von ihr perzipiert werden, sondern auch der Wachsgeruch, die Blütengerüche und der Honiggeruch, wengleich die Blüten mehr durch den Gesichtssinn als durch den Geruchssinn aufgefunden werden, wie die Versuche von v. BUTTEL-REEPEN, DETTO u. a. gezeigt haben. Vielleicht kommen für die Arbeiterin auch noch Gerüche der Larven und Puppe in Frage.

Wir müssen also erwarten, daß die Arbeiterin zahlreiche und mannigfaltige Geruchsorgane auf ihren Antennen besitzt. In der Tat ist aus den erwähnten Untersuchungen von SCHENK zu entnehmen, daß die Arbeiterin eine große Zahl von Geruchskegeln „Sensilla basiconica“ auf den Antennen trägt, welche bei der Drohne überhaupt fehlen, und daß sie ferner zahlreiche Sinneshaare „Sensilla trichodea“ auf den Antennen besitzt, welche bei der Drohne nur spärlich vorhanden sind. Die Arbeiterin ist also durch zwei Arten von Sinnesorganen vor der Drohne bevorzugt. Außerdem besitzt sie Grubenkegel „Sensilla coeloconica“ und FORELSche Flaschen „Sensilla ampullacea“ in mäßiger Zahl, wie sie auch bei den Drohnen vorkommen. Die Arbeitsbiene besitzt aber die plattenförmigen Sinnesorgane „Sensilla placodea“ (Porenplatten) in viel geringerer Zahl als die Drohne, wie schon oben hervorgehoben wurde.

Die Königin verhält sich in bezug auf die Sinnesorgane der Antenne nahezu ebenso wie die Arbeiterin.

Da die Antenne bei der Arbeitsbiene mannigfaltige und biologisch sehr wichtige Organe enthält, finden wir bei ihr auch die Antennenanschwellungen des Gehirns auf der höchsten Stufe der Ausbildung. Die Antennalglomerulen (die Endbäumchen) sind bei der Arbeitsbiene viel zahlreicher als bei der Drohne. Die Königin steht in dieser Hinsicht gewissermaßen in der Mitte und hat also wahrscheinlich im Vergleich zur Arbeitsbiene schon eine Rückbildung erfahren. Ebenso wie bei der Drohne treten auch bei der Arbeitsbiene zwei sensible Wurzeln aus dem Antennalganglion in die Antenne hinein. Jedoch sind die Wurzeln nicht so deutlich getrennt wie bei der Drohne.

Während die Augen und die Antennen bei den drei Formen so große Verschiedenheiten zeigen, scheinen die Ocellen sich bei den drei Formen gleichartig zu verhalten. Die zugehörigen Gehirnteile, die zu den Ocellarnerven gehörigen Faserkerne (Ocellarglomerulen, KENYON) und die mit diesen in Verbindung stehende Ocellarnervenbrücke zeigen bei den drei Formen keine deutlichen Unterschiede.

1) Vgl. darüber die Darlegungen von v. BUTTEL-REEPEN (1900).

Schließlich müssen wir den pilzförmigen Körpern noch ein besonderes Interesse widmen. In ihnen treffen Bahnen aus allen Teilen des Gehirns zusammen. Insbesondere kommen große Faserbündel aus dem Lobus opticus und reichliche Fasern aus den Antennalganglien; auch bestehen Verbindungen mit den Ocellarnerven durch Vermittelung der Ocellarglomerulen und des Zentralkörpers.

Sicherlich sind also die pilzförmigen Körper ein Ort der Verknüpfung der verschiedensten Sinneseindrücke, wahrscheinlich auch der Ort der erworbenen Assoziationen. Insofern könnte man sie als Organe der Intelligenz betrachten, eine Meinung, welche schon von DUJARDIN (1850) ausgesprochen und späterhin hauptsächlich von FLOEGEL (1878) ausgeführt wurde.

FOREL hatte bei der Ameise gefunden, daß die pilzförmigen Körper bei den männlichen Tieren sehr klein seien und brachte diese Tatsache mit der geringeren Intelligenz der Männchen in Zusammenhang. Hinsichtlich der Ameise will ich hier keine bestimmte Meinung aussprechen, da eine diesbezügliche Untersuchung zur Zeit im Zoologischen Institut in Jena ausgeführt wird. Aber hinsichtlich der Bienen kann eine entsprechende Ansicht nicht aufgestellt werden, denn bei der Drohne sind die pilzförmigen Körper recht groß ausgebildet, größer als bei der Königin und kaum kleiner als bei der Arbeitsbiene. Dabei ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß der ganze Kopf und das ganze Gehirn der Drohne dem Volumen nach größer ist als bei der Arbeitsbiene, so daß also die pilzförmigen Körper ein relativ kleineren Teil des Gehirns bilden.

Die pilzförmigen Körper der Arbeitsbiene sind bedeutend größer als diejenigen der Königin, und diese Tatsache darf wohl mit den höheren geistigen Fähigkeiten der Arbeitsbiene in Beziehung gesetzt werden. Auch bestehen feinere Unterschiede in bezug auf die Gestalt und die Lage der Becher der pilzförmigen Körper, wie schon in der Tabelle p. 138 gezeigt wurde.

Jedenfalls bestehen Beziehungen zwischen den verschiedenen Instinkten und Tätigkeiten der drei Formen der Bienen einerseits und dem Bau des Gehirns andererseits, wenn wir auch nicht imstande sind, die Bahnen genauer zu bezeichnen, auf welchen die einzelnen Tätigkeiten beruhen. Die Verschiedenheit der Gehirne der Drohne, der Arbeitsbiene und der Königin entspricht offenbar der Verschiedenheit der Fähigkeiten und Tätigkeiten.

Zoologisches Institut Jena, 30. Dezember 1908.

Literaturverzeichnis.

- 1) APÁTHY, S., Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. *Mittel. a. d. zool. Station zu Neapel*, Bd. XII, 1897.
- 2) BELLONCI, *Intorno alla struttura e alle connessione dei lobi olfattori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati*. *Reale Acad. d. Lincei*, T. XIII, 1881—1882, p. 3.
- 3) BERLEPSCH, *Die Biene und ihre Zucht mit beweglichen Waben*.
- 4) BERGER, *Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden*. *Arb. d. zool. Institut. Wien und Triest*, Bd. I, 1878.
- 5) BINET, *Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinale des Insectes*. *Journ. d'Anat. et Physiol. (DUVAL)*, Vol. XXX, 1894.
- 6) BERLESE, A., *Gli Insetti*, Vol. I, 1905—1908.
- 7) v. BUTTEL-REEPEN, *Sind die Bienen Reflexmaschinen?* Leipzig 1900.
- 8) — *Ueber die Bedeutung der Stirn- und der Seitenaugen bei der Honigbiene*, 1903.
- 9) — *Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates*, Leipzig 1903.
- 10) BRANDT, *Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenopterous Insects*. *The Annals and Magazine of Natural History*, Vol. XVIII, 4. Serie, 1876.
- 11) — EDUARD, *Vergleichend anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren*, St. Petersburg 1879.
- 12) BETHE, ALBRECHT, *Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas nebst Angaben* *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLIV, 1895.
- 13) — *Das Nervensystem von Carcinus maenas*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. L, 1897 und Bd. LI, 1898.
- 14) — *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden*. (Aus dem phys. Institut Univ. Straßburg.) Bonn 1897.
- 15) — *Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen*. *Biolog. Zentralbl.*, Bd. XXII, 1902, No. 7, 8.
- 16) — *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben?* (Aus dem physiol. Institut d. Univers. Straßburg.) Bonn 1898.
- 17) — *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems*, 1903.

- 18) CUCCATI, J., Ueber die Organisation des Gehirns der *Somomya erythrocephala*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLVI, 1888.
- 19) COWAN, Die Honigbiene, ihre Naturgeschichte. Anat. u. Phys.
- 20) CUVIER, Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 1809.
- 21) DATHE und v. BUTTEL-REEPEN, Lehrbuch der Bienenzucht, 1892.
- 22) DETTO, CARL, Blütenbiologische Untersuchungen. Sonderabdruck aus „Flora oder Allgem. bot. Zeitung“, 1905.
- 23) DUJARDIN, Mémoires sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. Nat., 3. Série, Zool., T. XIV, 1850.
- 24) DIETL, M. J., Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.
- 25) FLOEGEL, L. H. J., Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX, 1878.
- 26) FAIVRE, Annales des Sc. Natur., Zoologie, T. VIII, 1857.
- 27) FABRE, Souvenirs entomologiques, Paris 1879.
- 28) — Nouveaux souvenirs ent., 1882.
- 29) FOREL, A., Les Fourmis de la Suisse, Lyon 1874.
- 30) — Les sensations des Insectes, Como 1901.
- 31) GRABER, Die Insekten, Bd. II, 1877.
- 32) HALLER, B., Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickl., Bd. LXV, Bonn 1904.
- 33) HENNEGUY, F., Les Insectes, Paris 1904.
- 34) KENYON, C. F., The brain of the Bee. The Journal of Comparative Neurology, Vol. VI, 1896.
- 35) — The mearing and structure of the so-called „Mushroom Bodies“ of the Hexapod brain. The American Naturalist, Vol. XXX.
- 36) — The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological methods. The American Naturalist, Vol. XXXI, 1897.
- 37) KRAUSSE, H. A., Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen. Jena (Gustav Fischer) 1907.
- 38) LEYDIG, FR., Vom Bau des tierischen Körpers. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.
- 39) NEWTON, E. F., On the brain of the Cockroach (*Blatta orientalis*). Quarterly Journal of micr. Science, Vol. XIX, 1879.
- 40) PARKER, G. H., The retina and optic ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. XII, 1897.
- 41) PETER, CARL, Die Methoden der Rekonstruktion. Greifswald 1906.
- 42) RABL-RÜCKHARD, Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys. (REICHERT und DU BOIS-REYMOND), 1875.
- 43) RETZIUS, Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen, No. 1, 2, 3, 5, 1890—1895.
- 44) RÖHLER, ERNST, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Bd. XXII, 1905, Heft 2.

- 45) RULAND, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zeitschr. wiss. Zool., Vol. XLVI, 1888.
 - 46) SAINT-REMY, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes tracheates. Arch. de Zool. exp. et gén., 2. Série, T. V, 1890.
 - 47) SCHENK, OTTO, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb., Bd. XVII, 1902, Heft 3.
 - 48) SCHMIEDEKNECHT, OTTO, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena 1907.
 - 49) SWAMMERDAM, Biblia naturae Istoriam insectorum, 1737.
 - 50) TREVIRANUS, Biologie, Bd. V, 1818.
 - 51) VIALLANES, Le cerveau de la Guêpe (*Vespa crabro*, V. vulgaris). Ann. d. Sc. Natur., 7. Série, Zoologie, T. I, II, 1886.
 - 52) — Etudes histol. et organol. sur les centres nerveux V Mem.: Le cerveau du Criquet. (*Oedipa coerulescens* et *Caloptenus italicus*.) Ann. d. Sc. Nat., 7. Série, Zoologie, T. III, IV, 1887.
 - 53) — Etudes hist. et organol. Ann. d. Sc. Nat., 7. Serie, T. XIV, 1893.
 - 54) ZIEGLER, H. E., Ueber den Begriff des Instinkts. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1892.
 - 55) — Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Suppl.-Bd. VII der Zool. Jahrbücher, 1904, Festschrift zu WEISMANN'S 75-jähr. Geburtstag.
-

Erklärung der Tafelfiguren.

Buchstabenerklärung.

<i>Aa</i> Antennenanschwellung	<i>Lo</i> Lobus opticus
<i>Ab</i> anastomosierendes Bündel	<i>Ln</i> Labralnerv
<i>AC</i> vordere Kommissur	<i>M</i> Muskel
<i>AFm</i> äußere Fibrillärmasse	<i>Mc</i> Mandibularkommissur
<i>AKr</i> äußere Kreuzung	<i>Mdgl</i> Mandibularganglion
<i>Ann I, II</i> motorische Antennal- nerven	<i>m.f</i> mittleres Bündelchen des Fun- antennalis superior
<i>An I, II</i> sensible Antennalnerven	<i>m.Frg</i> motorische Zellgruppe des Frontalganglionnerven
<i>Bb</i> das breite Bündel	<i>m.An</i> motorische Zellgruppe der beiden motorischen Antennal- nerven
<i>Bm</i> Bauchmark	<i>m.Ln</i> motorische Zellgruppe des Labralnerven
<i>Br</i> Ocellarnervenbrücke	<i>MSn</i> motorische Zellgruppe des Speicheldrüsenerven
<i>c.e</i> äußere Becher	<i>m.W</i> motorische Wurzel des Speicheldrüsenerven
<i>c.i</i> innere Becher	<i>MFm</i> mittlere Fibrillärmasse
<i>c.a.i</i> vordere innere Becher	<i>MKr</i> mittlere Kreuzung (innere Kreuzung der Autoren)
<i>c.p.e</i> hintere äußere Becher	<i>m.Tr.n</i> motorische Zellgruppe des Tritocerebralnerven
<i>CK</i> Zentralkörper	<i>N.a.s</i> Nervus antennalis superior
<i>D.i.ph</i> Musculus dilatator inferior pharyngis	<i>N.a.i</i> Nervus antennalis inferior
<i>Dc</i> Dorsalkommissur	<i>N.r</i> Nervus recurrens
<i>Dm</i> die Dorsalmasse des Deuto- cerebrums	<i>NFrg</i> Nerv des Frontalganglions
<i>F.a.i</i> Funiculus antennalis inferior	<i>Ogl</i> Ocellarglomerulen
<i>F.a.s</i> Funiculus antennalis superior	<i>o.K</i> optische Kerne (les tuber- cules optiques VIALLANES)
<i>F.o.a</i> Funiculus opticus antennalis	<i>o.T</i> oberer Teil des breiten Bündels
<i>F.s.a</i> faisceau supéro - antérieur (VIALLANES)	<i>Ph</i> Schlund
<i>F.s.p.</i> faisceau supéro - postérieur (VIALLANES)	<i>P.i</i> Pars intercerebralis (HALLER)
<i>g</i> Ganglienzellgruppen	<i>Pl</i> Protocerebralloben
<i>Gl</i> Glomeruli (Endbäumchen)	<i>Sn</i> Speicheldrüsenerv
<i>h.B</i> hinteres Bündel der inneren Fibrillärmasse	<i>Sp</i> Spaltungsfurche der Becher
<i>IFm</i> innere Fibrillärmasse	<i>SNbs</i> subretinale Nervenbündel- schicht
<i>IKr</i> innere Kreuzung	<i>St</i> Stämme (Stiele) der Becher
<i>IW</i> innere Wurzel des pilzförmigen Körpers	<i>T'</i> Ein Zweig des Tentoriums
<i>Kr.s</i> die Kreuzung der Stiele	<i>Te</i> Tentorium
<i>L.a</i> Lobus antennalis	
<i>Lb</i> Labialnerv	
<i>Lfr.n</i> Labrofrontalnerv	
<i>Lgl</i> Labralganglion	

<i>Tr</i> Trachee	<i>Ve</i> Verbindungselemente
<i>Tr.l</i> Tritocerebralganglion	<i>v.W</i> vordere Wurzel des pilzförmigen Körpers
<i>Tr.n</i> Tritocerebralnerv	<i>W</i> oder <i>WN.a.s</i> Wurzel des N. ant. sup.
<i>Tr.uc</i> Tritocerebral-Unterschlundkommissur	<i>W'</i> oder <i>W'N.a.i.</i> Wurzel des N. ant. inf.
<i>Ugl</i> Unterschlungganglion	<i>WFr.n</i> Wurzel des Frontalganglionnerven
<i>UT</i> unterer Teil des breiten Bündels	<i>Zc</i> Wandzellen der Becher.
<i>VB</i> Vorderes Bündel der inneren Fibrillärmasse	

Tafel 10.

Die äußere Form des Gehirns der drei Formen der Bienen nach den Wachsmodellen gezeichnet (Fig. 1, 2, 3, 4). Projektionsapparat. Vergr. 50.

- Fig. 1. Das Gehirn der Königin von vorne gesehen
 Fig. 2. " " " Drohne " " "
 Fig. 3. " " " Arbeitsbiene " " "
 Fig. 4. " " " " " unten "
 Fig. 5. " " " " " der Seite "

Diese beiden Figuren (4 und 5) zeigen besonders die Lage und den Ursprung der Kopfnerven der Bienen.

Fig. 6. Längsschnitt (A und B) und Querschnitt (C) der Antenne einer Puppe (Drohne). Die Antennalnerven bleiben vollständig individualisiert. Zeichenapparat Abbe.

Fig. 7, 8, 9, 10. Ein pilzförmiger Körper der Drohne, nach dem Wachsmodell gezeichnet.

Fig. 7 von vorn, Fig. 8 von links, Fig. 9 von hinten, Fig. 10 von oben gesehen.

Tafel 11.

Frontalschnitte des Gehirns der Arbeitsbiene (Fig. 11, 12, 13), der Königin (Fig. 14, 15, 16) und der Drohne (Fig. 17, 18, 19).

Von vorn nach hinten aufeinanderfolgende und der Lage nach entsprechende Schnitte.

Alle Bilder der Tafeln 11, 12, 13 sind mit dem Projektionsapparat bei 50-facher Vergrößerung gezeichnet. Stets sind die Fibrillärmasse rot gemalt, die Ganglienzellenmassen blau.

Fig. 11. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene (Puppe) etwas vorne in der Gegend des Lobus antennalis (*L.a*) und der vorderen Wurzel (*v.W*).

Fig. 12. Ein Frontalschnitt etwas weiter nach hinten, welcher die Kreuzung der Stiele (*Kr.s*) und die Dorsalmasse des Deutocerebrums (*Dm*) trifft.

Fig. 13. Ein Schnitt etwas weiter nach hinten geführt als der in Fig. 12 abgebildete. Man sieht deutlich die pilzförmigen Körper

mit ihren Stämmen (*St*) und Wurzeln (*IW*), ebenso die direkte Verbindung der mittleren Fibrillärmasse mit den Protocerebralloben (*Pl*) durch *OT* und *UT* des breiten Bündels.

Fig. 14. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Königin (Puppe), entspricht der Fig. 11.

Fig. 15. Ein Schnitt weiter nach hinten als Fig. 14. In diesem Stadium sind die Becher noch nicht gut entwickelt. In dem Lobus antennalis sieht man die beiden Wurzeln der Antennalnerven.

Fig. 16. Mediale Frontalschnitte des Gehirns der Königin hinter dem in der Fig. 15 abgebildeten (entspricht der Fig. 13 der Arbeitsbiene).

Fig. 17. Frontalschnitt des Gehirns der Drohne (Puppe), den Fig. 14 und 11 entsprechend. Hier sieht man die beiden Protocerebralloben (*Pl*) auf der Medianlinie getrennt, und die optischen Kerne (*o.K.*).

Fig. 18. Ein Schnitt weiter hinter dem in der Fig. 17 abgebildeten. In diesem Schnitt sieht man besonders klar die motorischen Antennalnerven (*Amn' 1, 2*).

Fig. 19. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Drohne hinter dem der Fig. 18 in der Gegend der Kreuzung der Stiele. Hier sind die Becher gleich entwickelt. Das Bild entspricht den Figg. 16 und 13.

Tafel 12.

(Arbeitsbiene: Fig. 20, 21, 22. Königin: Fig. 23, 24, 25. Drohne: Fig. 26, 27, 28.)

Fig. 20. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene, etwas hinter dem in der Fig. 13 abgebildeten. Die Verbindung des Lobus opticus und Lobus antennalis mit den Protocerebralloben.

Fig. 21. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend des Zentralkörpers. Man beachte die drei Fibrillärmassen des Lobus opticus.

Fig. 22. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Ocellarglomerulen (*Og*) und des „Funiculus opticus antennalis“ (*F.o.a.*).

Fig. 23. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Königin hinter dem in der Fig. 16 abgebildeten. Die vorderen inneren Becher sind schon verschwunden. Die Verbindung der inneren Fibrillärmasse durch *VB* und der Antennalloben durch *Dm* mit den Protocerebralloben.

Fig. 24. Ein Schnitt etwas hinter dem oben erwähnten der Fig. 23. Hier sieht man die Ocellarnervenbrücke (*Br*) und die Ocellarglomerulen (*Og*).

Fig. 25. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Dorsalmasse.

Fig. 26. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Drohne etwas hinter dem in der Fig. 19 abgebildeten. Die vorderen inneren Becher (*c.a.i.*) sind nur teilweise, die hinteren äußeren (*c.p.e.*) in voller Größe getroffen. Hier sieht man auch die beiden Teile des Zentralkörpers.

Fig. 27. Ein Schnitt hinter dem oben erwähnten, in der Gegend der Ocellarnervenbrücke (*Br*) und der Ocellarglomerulen (*Og*). Die vorderen inneren Becher sind verschwunden.

Fig. 28. Ein Schnitt hinter dem der Fig. 27. Die drei Fibrillärmasse des Lobus opticus sind hier sehr gut sichtbar.

Tafel 13.

(Ganglienmasse blau, Fibrillärmasse rot.)

Fig. 29. Frontalschnitt des Gehirns der Arbeitsbiene, etwas hinter dem in der Fig. 22 abgebildeten. Der Schnitt hat die drei Fibrillärmasse des Lobus opticus, zwei Bündelchen (*mf*, *F.o.a*) des Funiculus ant. superior und das Labralganglion getroffen.

Fig. 30. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Ocellarnervenbrücke (*Br*).

Fig. 31. Ein Schnitt etwas nach hinten in der Gegend der Ocellarnervenbrücke und der Ocellarnerven (*On*).

Fig. 32. Die äußere Fibrillärmasse (*A*, *B*, *C*) und die subretinale Nervenbündelschicht (*SNbs*) nach einem Frontalschnitt des Lobus opticus der Drohne (Puppe). *A* die äußere Ganglienzellschicht, *B* die Spindelschicht, *Sp* eine Spindel mit mehreren Nervenfasern, *C* das fibrilläre Netz mit den Ganglienzellen (*f.i*), *g* das mittlere Fibrillennetz, *h*, *h'* die äußeren Fibrillennetze, *Nz* „Neurogliazelle“ (nach HALLER), *D* die äußere Kreuzung, *ak* Nervenfasern der äußeren Kreuzung, *N* Neurilemma, *a* Nervenfasern, *Gz* Ganglienzelle, *x*, *x'* die obere helle Zone der Spindelschicht.

Fig. 33. Ein Frontalschnitt des Gehirns der Drohne etwas hinter dem in der Fig. 28 abgebildeten. Die Fibrillärmasse des Lobus opticus zeigen hier das Maximum der Entwicklung. Man sieht auch den Speicheldrüsenerv (*Sn*).

Fig. 34. Ein Horizontalschnitt des Lobus opticus der Drohne (Puppe). Zeichenapparat. Vergr. 100. Die Beziehung der Neural-elemente. Die drei Fibrillärmasse und ihre Beziehung mit den Protocerebralloben. *A* äußere Ganglienzellschicht der äußeren Fibrillärmasse, *a*, *a'*, *a''*, *a'''* die Ganglienzellgruppen der mittleren Fibrillärmasse, *b*, *b'*, *c*, *c'* Zellgruppen der inneren Fibrillärmasse, *M* die vordere Linse, *M'* die hintere Linse der inneren Fibrillärmasse, *Bb* das breite Bündel, *V* der Verzweigungspunkt des mittleren Teils des breiten Bündels, *F.s.a* das vordere Bündelchen (le faisceau supéro-antérieur VIALLANES), *F.s.p* das hintere Bündelchen (le faisceau supéro-postérieur VIALLANES), *Ab* anastomosierende Bündel, *y* Ganglienzelle der vorderen Kommissur (*AC*), *Vb* vorderes Bündel der inneren Fibrillärmasse (*M*), *Hb* hinteres Bündel der inneren Fibrillärmasse (*M*).

Tafel 14.

(Ganglienmasse blau, Fibrillärmasse rot.)

Fig. 35. Der pilzförmige Körper aus einem Frontalschnitt durch das Gehirn einer jungen Puppe (Arbeitsbiene). Zeichenapp.

Abbe. *St.i* innerer Stamm, *St.a* äußerer Stamm, 1, 2, 3 drei Ganglienzellgruppen für die Höhlung der Becher, 4 Wandzelle, 5, 6 Assoziationsbahnen des Lobus opticus.

Fig. 36. Der pilzförmige Körper aus einem Frontalschnitt durch das Gehirn der Imago (eine alte Arbeitsbiene). 7, 7 die Verbindung der inneren Wände der Becher. Zeichenapparat Abbe. Dieselbe Vergrößerung wie in Fig. 35.

Fig. 37. Sagittalschnitt des Gehirns einer Drohne, in der Gegend des Labrofrontalnerven (*Lfr.n*). Diese, wie auch Fig. 38 und 39 mit Projektionsapparat 100-fach vergrößert und abgebildet.

Fig. 38. Sagittalschnitt weiter medianwärts als der oben erwähnte in Fig. 37. Man sieht die Verbindung des Lobus antennalis mit dem Protocerebrum durch *F.a.s* und *F.a.i*.

Fig. 39. Ein Schnitt weiter medianwärts. Man sieht die Wurzel der beiden Antennalnerven *I, II*. Die Verbindung des Lobus antennalis mit dem Protocerebrum. Der Ursprung der Mandibular-, Maxillar- und Labialnerven.

Fig. 40—44 von vorn nach hinten aufeinanderfolgende Frontalschnitte des Unterschlundganglions der Drohne. Zeichenapparat Abbe.

Fig. 40. Frontalschnitt des Unterschlundganglions. Hier sieht man die motorische Zellgruppe des Tritocerebralnerven (*m.Tr.n*).

Fig. 41. Ein Schnitt etwas nach hinten in der Gegend des Tritocerebralnerven (*Tr.n*) und Tritocerebrallobus (*Tr.l*).

Fig. 42. Ein Schnitt weiter nach hinten. Hier sieht man die Vereinigung der beiden Tritocerebralnervenwurzeln in dem Muskel *D.i.ph*.

Fig. 43. Ein Schnitt weiter nach hinten in der Gegend der Mandibularganglien und der motorischen Zellgruppen des Speicheldrüsenerven (*m.N.s*).

Fig. 44. Ein Schnitt etwas nach hinten. Der Ursprung des Speicheldrüsenerven liegt auf der Ventralseite des Unterschlundganglions.

Fig. 45. Ein Horizontalschnitt des Deutocerebrums (Arbeitsbiene). Zeichenapparat Abbe. Hier sieht man die motorische Zellgruppe (*m.Fr.g*) und die Wurzel (*WFr.n*) des Frontalgangliensnerven. Der Lobus antennalis (*L.a*) ist von zwei Gruppen von Zellen (*a, b*) als Verbindungselementen umgeben.

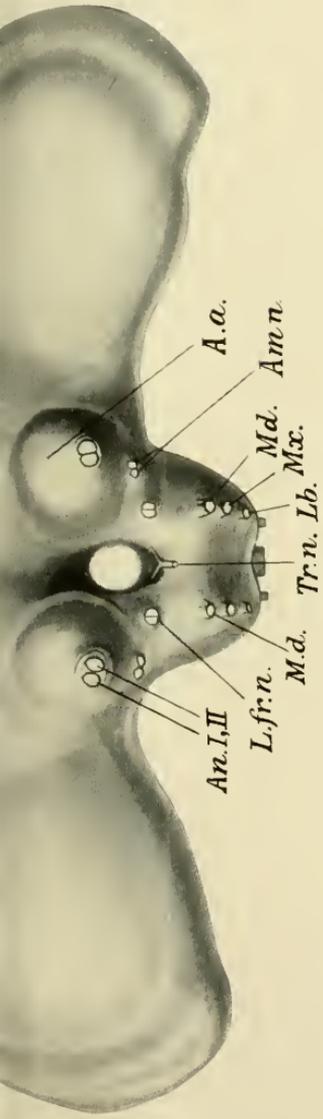


Fig. 7.

Fig. 4.

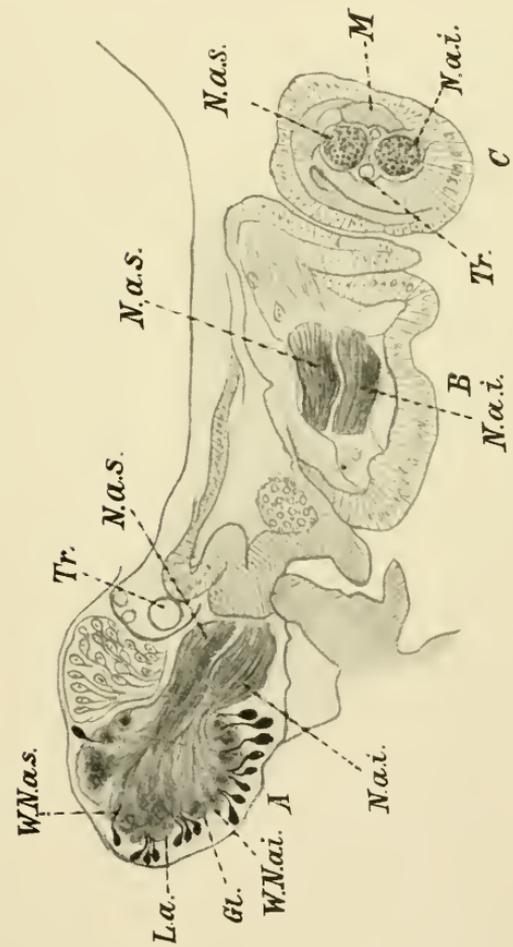


Fig. 6.

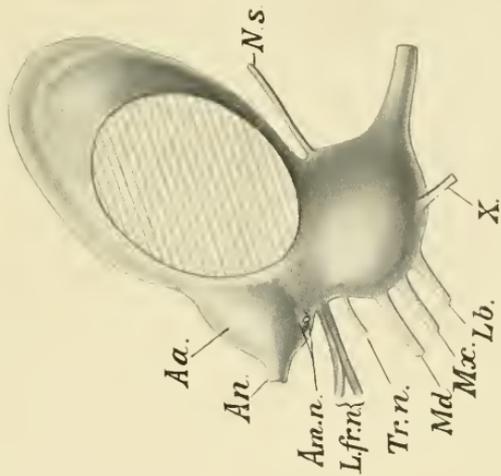


Fig. 5.

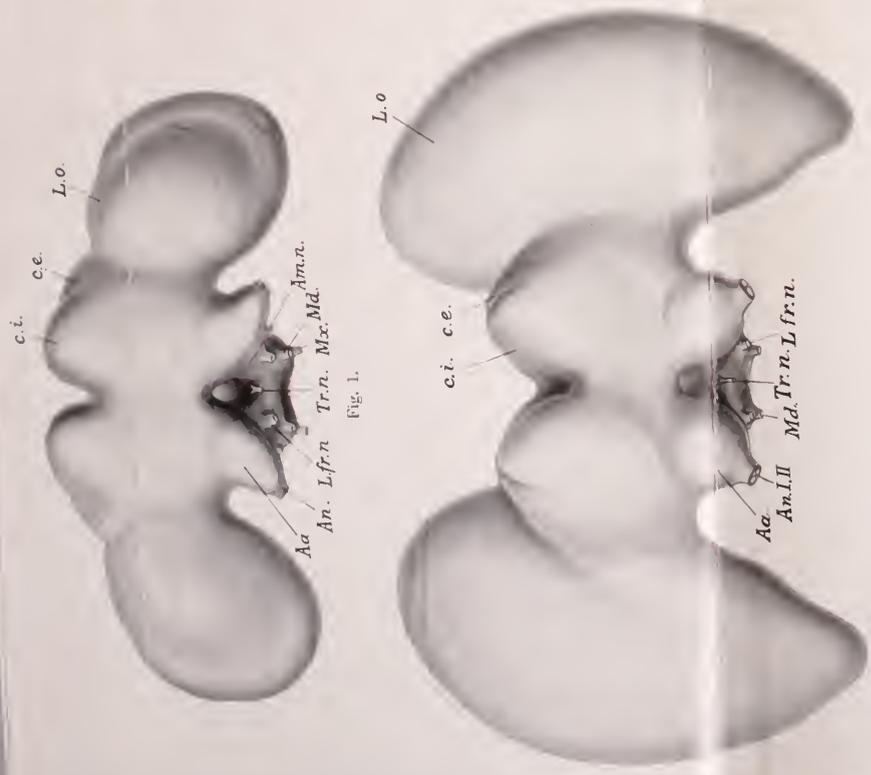


Fig. 1.

Fig. 2.

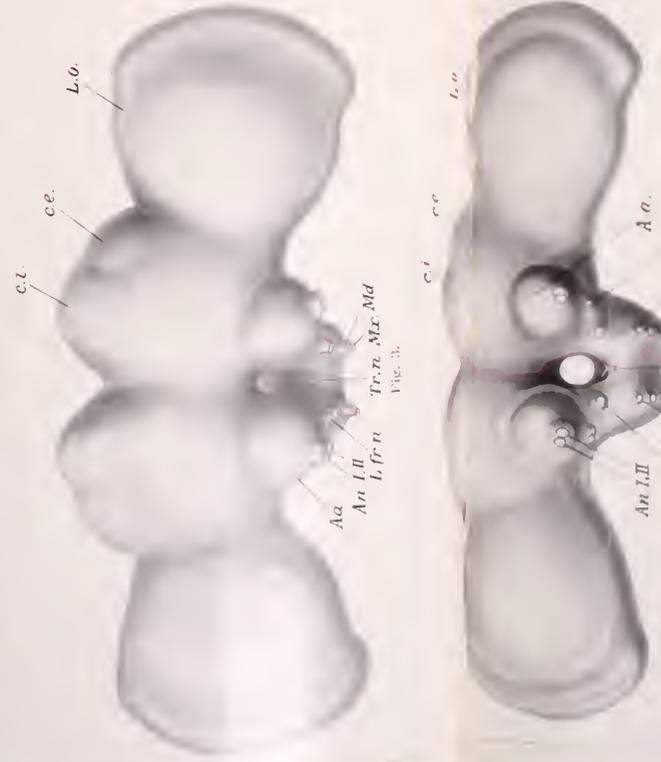


Fig. 3.

Fig. 4.



Fig. 10.



Fig. 9.



Fig. 8.



Fig. 7.

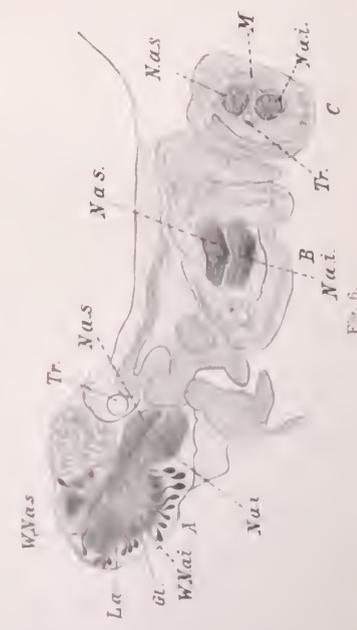


Fig. 6.

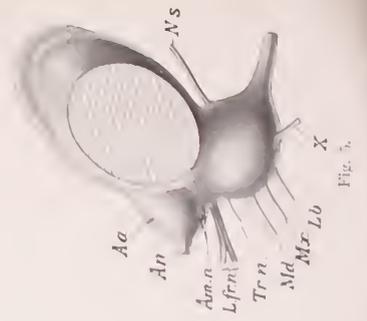
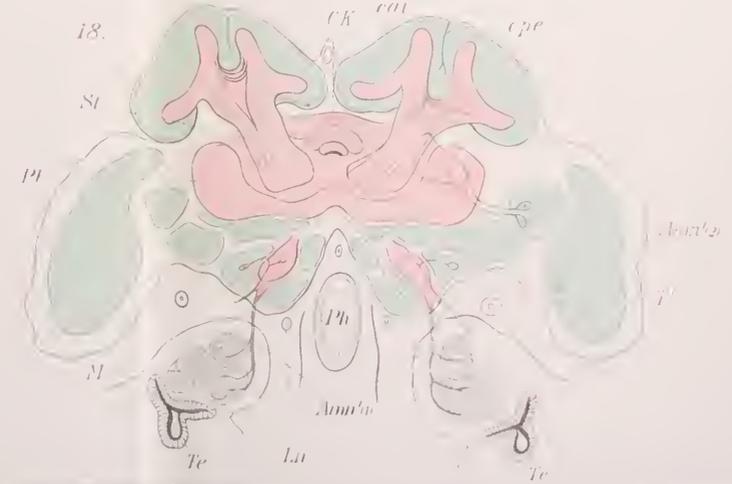
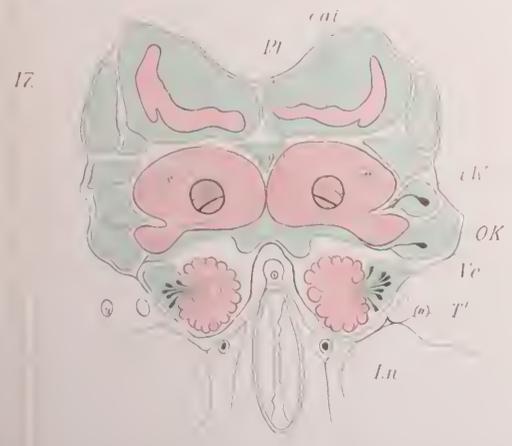
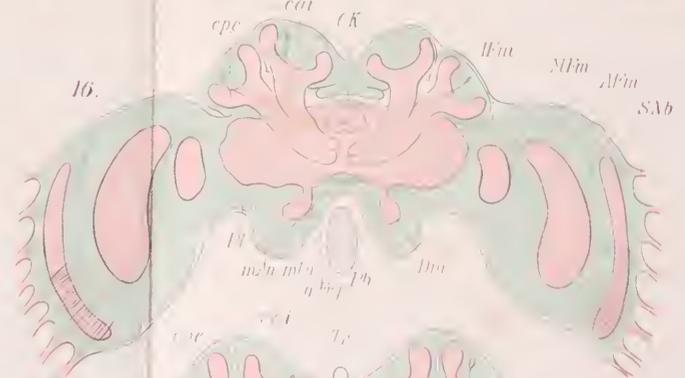
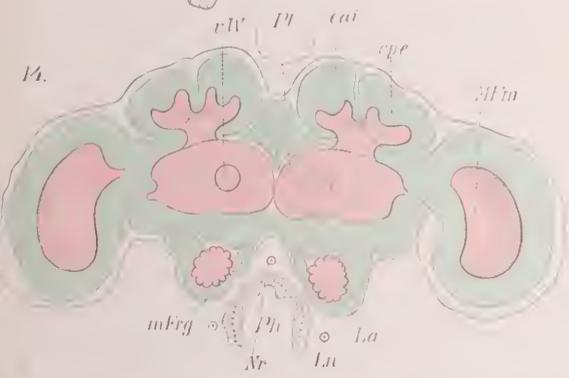
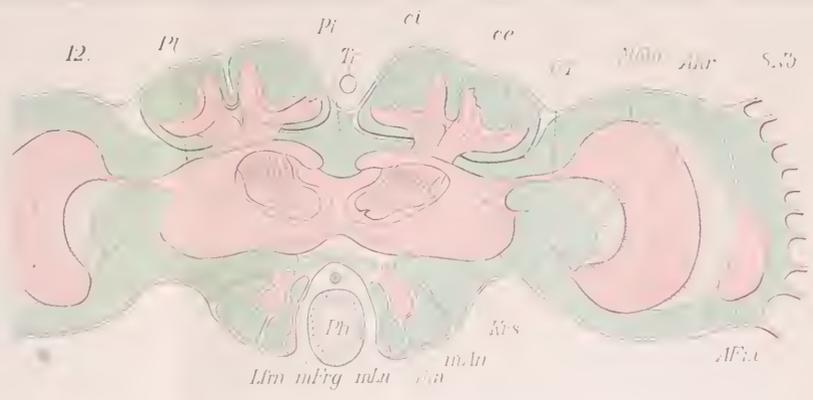
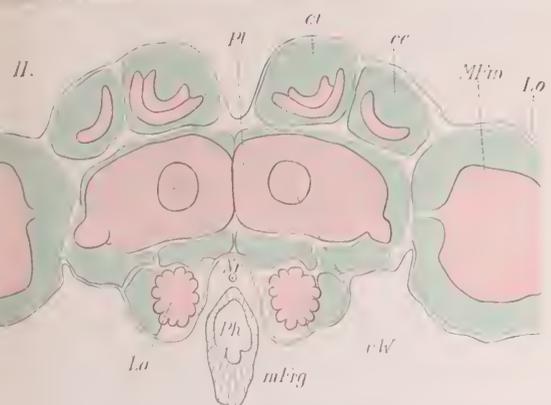


Fig. 5.

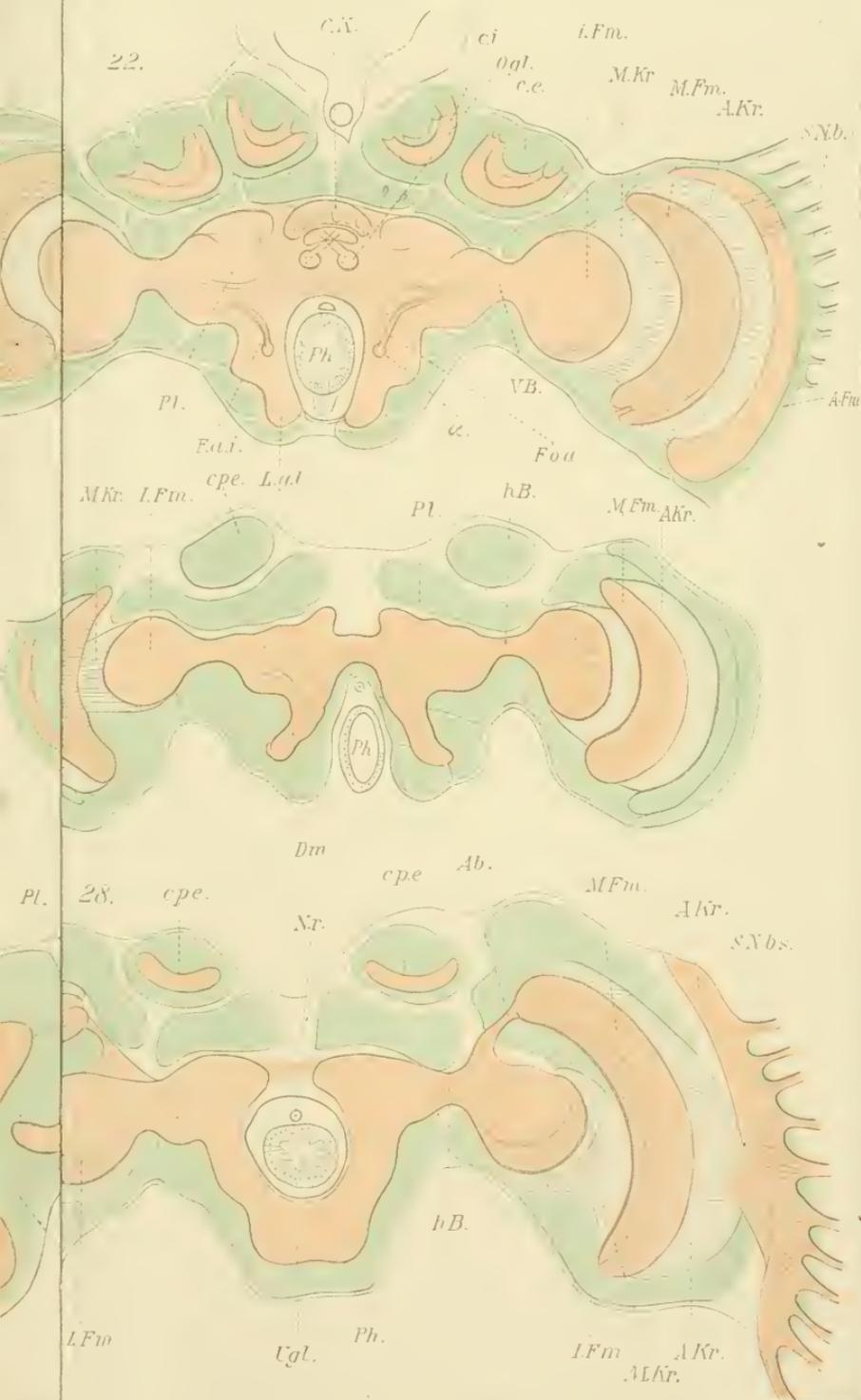


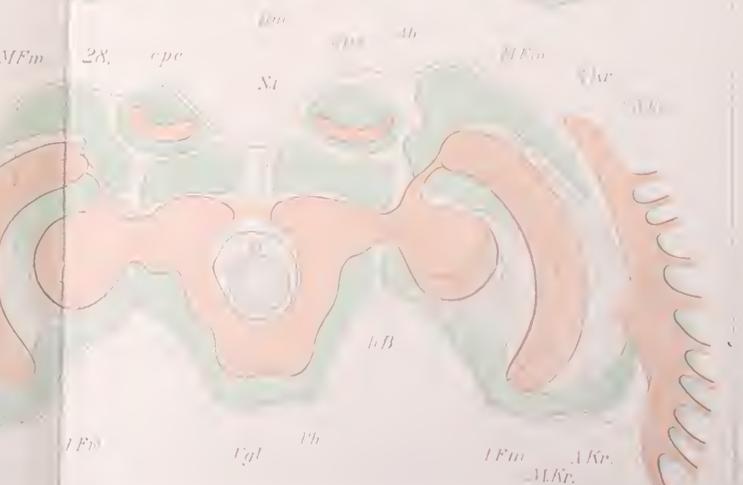
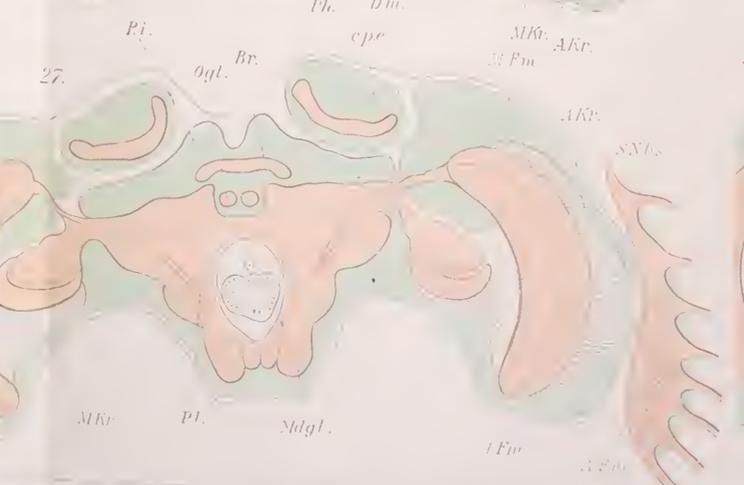
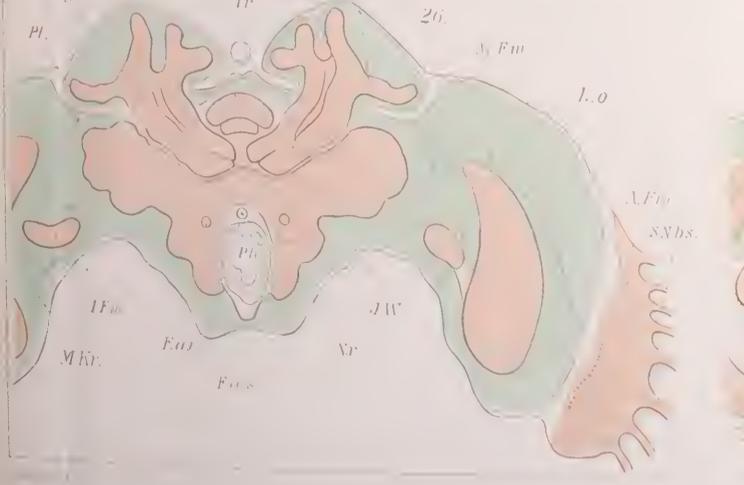
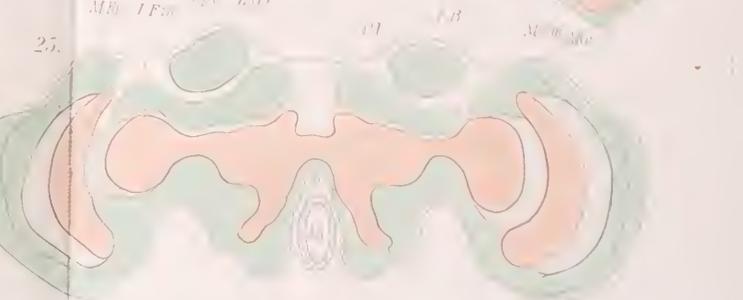
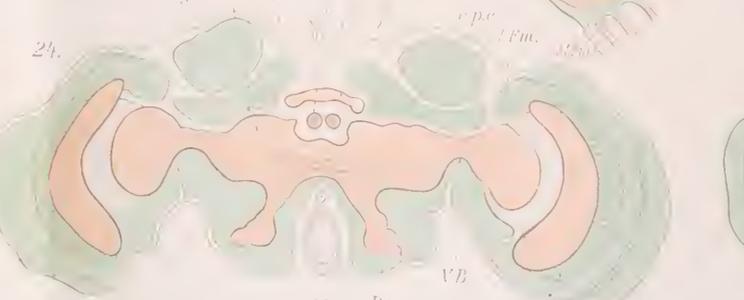
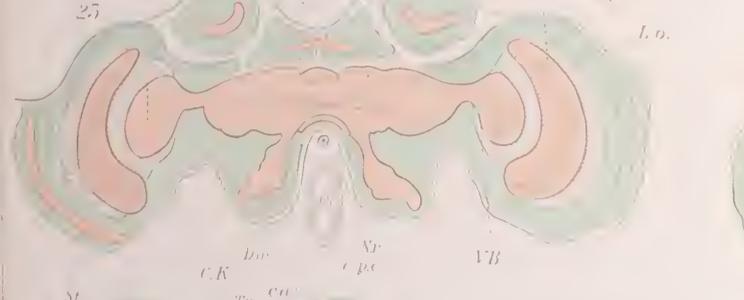
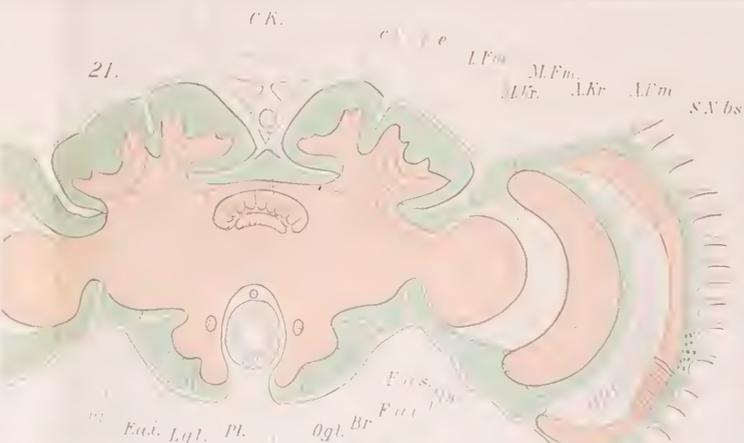
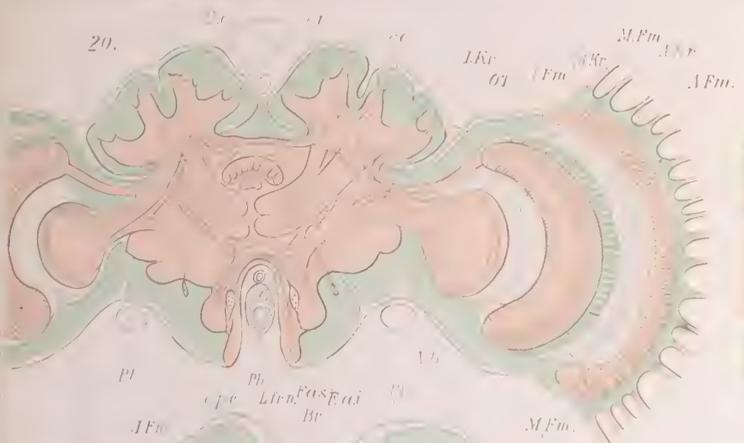


Gustav Fischer

11-15 Arbeiterm., 14-16 Königsm., 17-19 Drohnm.

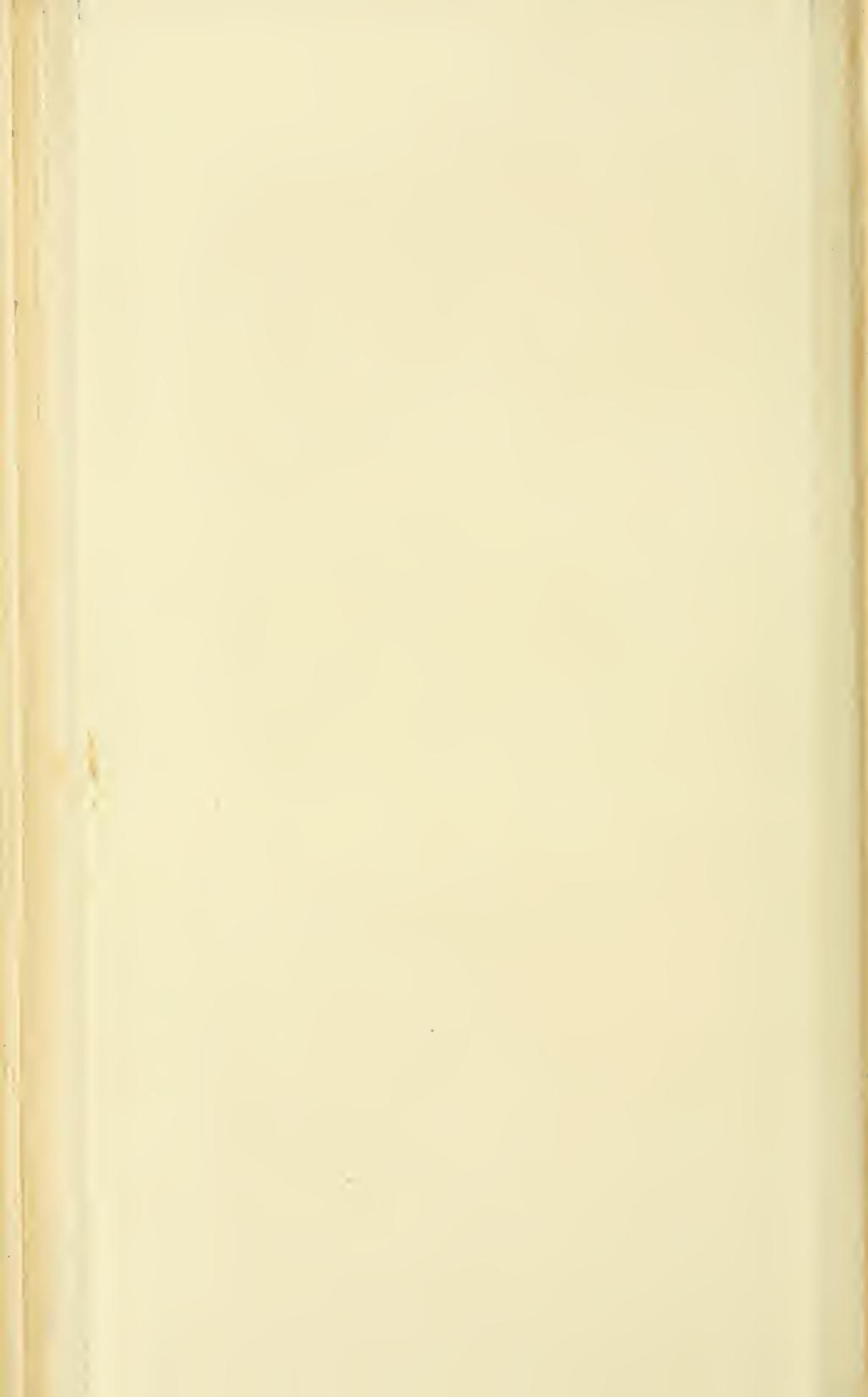






Gustav Fischer

20 22 *Aschlecin* 23 25 *Konigin* 26 28 *Drosoph*

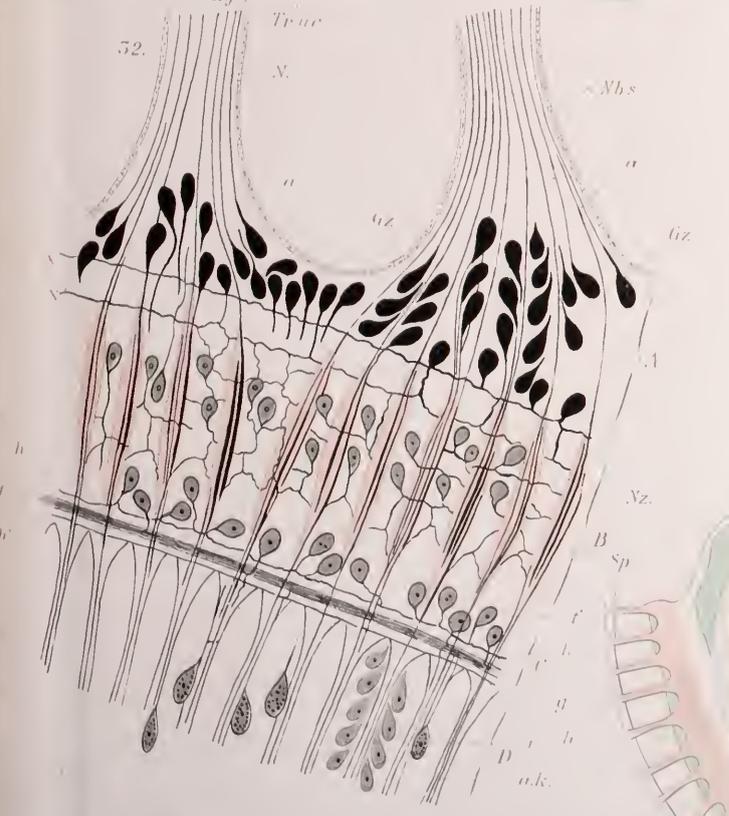




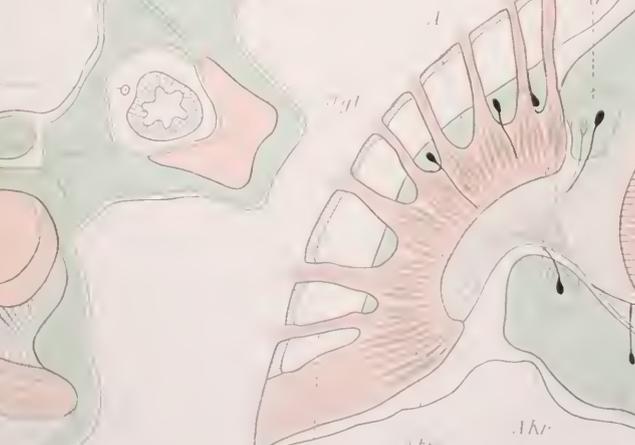
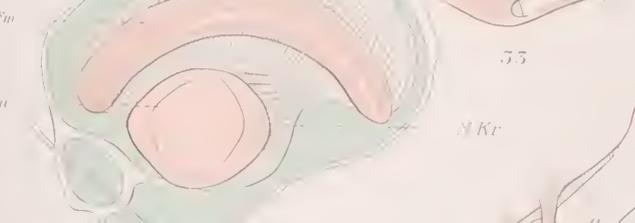
29.



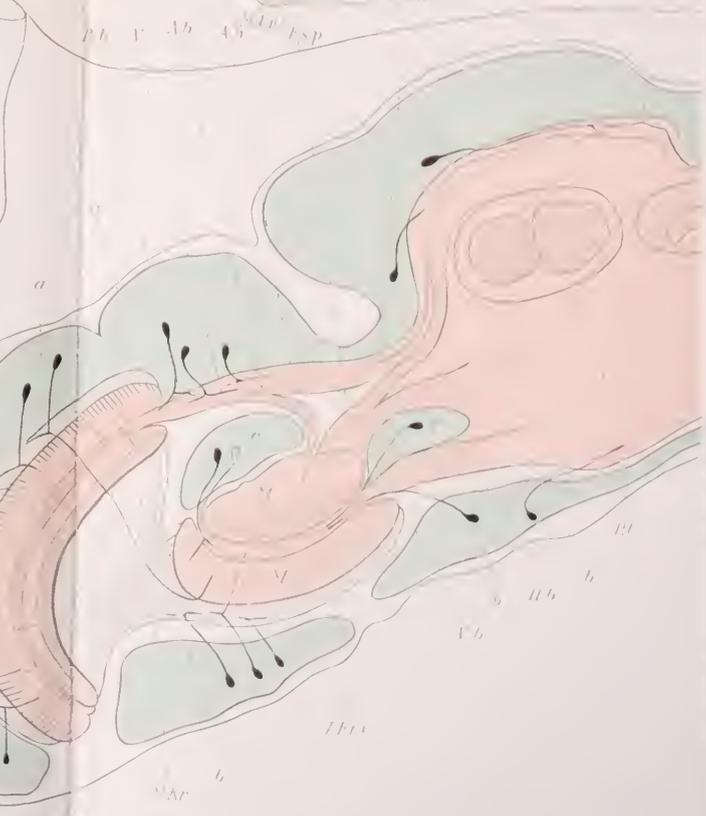
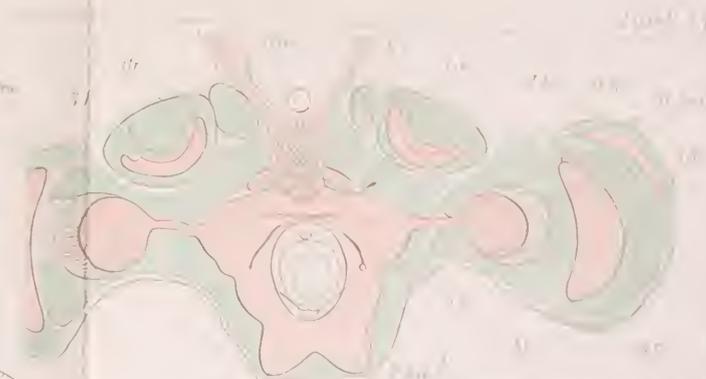
52.



30.



34.



29-31. *Ascaris*, 32-34. *D. hirs.*



