Vergleichende Untersuchungen über

das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (Forficula auricularia L.)

mit Bemerkungen über die Gehirne und Kopfdrüsen eines Springschwanzes (Tomocerus flavescens Tullb.), einer Termitenarbeiterin (Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr.) und der indischen Stabheuschrecke (Dixippus morosus).

Von

K. F. Kühnle, Eßlingen a. N.

Mit Tafel IX—XIII und 39 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart.)

Gliederung.

I.	Einleitung	8
II.	Arbeitsweise	0
III.	Bemerkungen über Körperbau und Lebensweise des Ohrwurms p. 15	5
IV.	Die Kopfdrüsen	9
V.	Das Gehirn und die Kopfnerven von Forficula p. 16	ő
	1. Übersichtüber die Gehirnteile (synonymische Tafel) p. 16	5
	2. Lageverhältnis des Gehirns im Kopf und der Gehirn	
	teile unter sich p. 17	0
	3. Das Oberschlundganglion:	
	A. Protocerebrum p. 17	9
	a) Zentralkörper p. 18	2
	b) Ersthirnlappen [a) Haupt-, β) Nebenlappen] p. 18	5
	c) Hirnbrücke p. 19	
	d) Faserzüge und Verschmelzungen p. 19	
	e) Zellrinde p. 19	
	f) Pilze [a) Hüte, β) Stiele, γ) Zellen] p. 19	
	g) Sehlappen	8

11

Jenaische Zeitschrift. Bd. L.

B. Deuterocerebrump.	213			
a) Riechlappen p.	216			
b) Nebenriechmasse p.	216			
c) Deuterozerebrale Nerven p.	221			
C. Tritocerebrum und tritozerebrale Nerven . p.	225			
4. Schlundkonnektive und Unterschlundgangl	ion			
und ihre Nerven p.	23 2			
5. Das sympathische Kopfnervensystem p.	239			
VI. Bemerkungen über die Kopfdrüsen und Gehirne von Tomocerus				
flavescens Tullb., Eutermes peruanus f. aequatorianus (Holm	GR.			
Arbeiterin), Dixippus morosus Q p. 243, 246 und p.	255.			

Innerhalb aller Abschnitte ist der Stoff nach folgenden Gesichtspunkten gegliedert: 1. Lage und Abgrenzung des Gehirnteils. 2. Form und Größe. 3. Struktur. 4. Zellrinde (Schichtzahl, Fehlen, Zellgröße und Zellfärbung). 5. Einströmungen. 6. Beziehungen zu den übrigen Hirnteilen: a) Verschmelzungen, b) Faserbrücken. 7. Zugehörige Nerven (Ursprung, Dicke, Verlauf, Verzweigungen, Bestimmung, Zugehörigkeit, Homologisierung).

Zum Vergleich sind bei jedem einzelnen Punkt vor allem die Gehirne niederer Insekten herangezogen, nämlich: 1. Lepisma; 2. Tomocerus; 3. Oedipoda, Caloptenus und Melanoplus; 4. Gryllotalpa und Gryllus; 5. Forficula; 6. Dixippus; 7. Periplaneta; 8. Eutermes; sodann auch 9. Camponotus, Myrmica, Lasius; 10. Apis, Vespa; 11. Dytiscus; 12. Fulgora.

Zum Aufsuchen von Einzelheiten s. die Tabelle auf p. 165.

Einleitung.

Unter den zahlreichen Untersuchungen, welche sich auf Insektengehirne beziehen, kann man drei Gruppen unterscheiden. Erstens die Arbeiten der älteren Zeit, in welcher die Technik noch nicht soweit fortgeschritten war, daß man vollständige Schnittserien durch die Insektengehirne legen konnte. Zweitens die histologischen Arbeiten, welche die moderne Technik benützen und vorzugsweise die Form der Neurone und den Verlauf der Bahnen festzustellen bestrebt sind. Und drittens die neueren

Arbeiten, in welchen die anatomischen Befunde unter biologischen und speziell tierpsychologischen Gesichtspunkten betrachtet werden¹).

Wohl konnten viele Teile des Gehirns schon von den älteren Autoren (Dujardin 1850, Leydig 1864, Rabl-Rückhard 1875, Dietl 1876, Berger 1878, Flögel 1878) erkannt werden, aber die Verbindungen der Teile wurden erst durch die histologischen Studien aufgeklärt; es sind in dieser Hinsicht vor allem die Arbeiten von Viallanes (1886—1893), Cuccati (1888), Kenyon (1896) und Haller (1904) wichtig.

Zu einer theoretischen Verwertung der Einzelbeobachtungen führt nur die vergleichende Methode, welche nicht allein die phyletische Verwandtschaft der Gattungen und Arten, sondern auch die biologischen Verhältnisse der einzelnen Arten in Betracht zieht; Charakteristisch für diese neuere Richtung sind die Arbeiten von Jonescu und Pietschker (1909 und 1910) über die Gehirne der Bienen und Ameisen, welche auf Veranlassung von Prof. H. E. Ziegler in Jena ausgeführt wurden. Die Vergleichung der drei Gehirnformen innerhalb einer Art, nämlich der Gehirne des &, des \(\perp \) und der Arbeiterin bot reichliche Gelegenheit, die Beziehungen zwischen dem Bau des Gehirns und den Lebenstätigkeiten ins einzelne zu verfolgen. Derselben Richtung gehört auch die Arbeit von H. v. Alten an, welcher zahlreiche Hymnopterengehirne vergleichend untersuchte.

In phyletischer Hinsicht mußten die Gehirne der niederen Insekten als besonders wichtig gelten. So untersuchte O. BÖTTGER ebenfalls unter Leitung von Prof. ZIEGLER das Gehirn von Lepisma saccharina L.

Auch ich ging bei dieser Arbeit, welche ich im Wintersemester 1910 im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule in Stuttgart unter Leitung von Prof. Ziegler begonnen habe, von der Absicht aus, die Gehirne niederer Insekten vergleichend zu untersuchen. Ich bearbeitete das Gehirn des sog. Ohrwurmes, Forficula auricularia L., welcher gewöhnlich zu den Orthopteren gestellt und in neuerer Zeit häufig in die besondere Insektenordnung der Dermapteren gebracht wird. Es lagen über dieses Gehirn bisher nur sehr wenige Beobachtungen vor. Die genaue Untersuchung ergab, daß das Gehirn sich ziem-

¹⁾ Die wichtigsten Resultate der biologischen Betrachtungsweise sind zusammengefaßt in dem Vortrag von Prof. Ziegler auf der Baseler Zoologenversammlung (1911). (Die Gehirne der Insekten, Naturwiss. Wochenschr. 1912, Bd. XI, Nr. 28.)

lich weit von denjenigen anderer Gradflügler entfernt, und in mancher Hinsicht als ursprünglicher anzusehen ist. In dem Bestreben, ein noch primitiveres Gehirn zu finden, wandte ich mich den Collembolen zu und untersuchte Tomocerus flavescens Tullb. 1).

Auch von den Phasmiden (Gressorien) war bisher noch kein Vertreter auf den Bau des Gehirns untersucht; ich zog daher die bekannte indische Stabheuschrecke, Dixippus morosus, ebenfalls zum Vergleich heran.

Da mir im Stuttgarter Institut zahlreiche Exemplare einer südamerikanischen Termite, Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr. zur Verfügung gestellt wurden, versuchte ich die Gehirne dieser Tiere zu bearbeiten, welche wegen des Vergleiches mit den sozialen Hymmopteren besonders interessant erschienen. Das Material erwies sich aber für den vorliegenden Fall als nicht günstig konserviert, so daß ich über die Termitengehirne bloß vereinzelte Beobachtungen machen konnte.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER, möchte ich auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit und für das Interesse, das er ihr entgegenbrachte, herzlich danken.

II. Arbeitsweise.

Während man bei den Wirbeltieren durch die Golgimethode so großartige Erfolge erreicht hat, ist bekanntlich ein zuverlässiges Mittel für die Neuronenfärbung bei den Wirbellosen noch nicht vorhanden. Die Methoden, welche für die Wirbeltiere erprobt sind, lassen sich gewöhnlich nicht auf Wirbellose übertragen, oder es sind die nötigen Modifikationen noch nicht gefunden. Auch bestehen in dieser Hinsicht große Unterschiede unter den Wirbellosen; selbst unter den Tieren einer Klasse, z. B. bei den Insekten, anscheinend sogar unter Tieren derselben Art. Die besonderen Nervendarstellungsmittel, die für ein bestimmtes Insekt gute Resultate liefern mögen, ergeben nämlich nur wenige Prozent brauchbarer Präparate und lassen bei anderen Insekten meist völlig im Stich. Man weiß zunächst nicht, ob dieses "launische" Verhalten von einer besonderen Empfindlichkeit des Darstellungsmittels (gegen die Durchführungsflüssigkeiten — also von der Behandlung selbst) herrührt, oder — was andere, z. B. Lenhossék, vermuten — von Verschiedenheiten des funktionellen oder Ernährungszustandes der Zelle im Augenblick des Todes.

¹⁾ Es dürfte dies neben dem Gehirn des Lederlaufkäfers, Procrustes coriaceus (nach Haller), wohl das einfachste und primitivste Gehirn sein, welches bis jetzt bei Insekten bekannt wurde.

Von einem guten Nervenfärbungsmittel müßte man verlangen: 1. deutliche Differenzierung der Fasern, 2. womöglich elektive Färbung der Elemente, 3. Darstellung des Zusammenhangs der Zellfortsätze mit dem Zellkörper, 4. Unterscheidbarkeit der eigentlichen nervösen Bildungen von anderen, namentlich von Nervenstützgeweben (Glia). Diesen Forderungen wird zurzeit noch kein Darstellungsmittel gerecht.

Leider scheinen meine Versuchstiere, Forficula und Dixippus, zu jenen Arthropoden zu gehören, die für unsere Imprägnationsmethoden gänzlich ungeeignet sind, wie dies O. vom RATH 1894 bereits für eine lange Reihe festgestellt hat (Larve von Tenebrio, Vespa, Apis, Formica, Campodea für die Chromsilbermethoden). Meine Versuche nach den Angaben von Golgi, Cajal (nach E. J. London im Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. LXVI, 1905), Bielschowsky (Neurofibrillenversilberung nach Böhm und Oppel, 1908, § 670, nach Lee und Mayer, 1910, p. 343ff. und nach Zimmermann in der Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. XXV, 1908, p. 10) und von Kenyon (Kaliumbichromat - Kupfersulfat - Formol - Silbernitrat s. Journ. Comp. Neurology, Vol. VI, 1896 und Americ. Nat., Vol. XXX, 1896, Vol. XXXI, 1897 oder Jonescu a. O., p. 115) sowie die Versuche mit Vitalfärbung durch Methylenblau nach Ehrlich (Böhm und Oppel, 1908, § 622; Lee und MEYER, 1910, § 294ff.) und durch Alizarin nach FISCHEL (Internat. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. I, 1908, p. 73) blieben ohne Ergebnis. Ich war daher auf die allgemeinen Mittel der Fixierung und Färbung angewiesen.

Von den zahlreichen, für andere Insekten empfohlenen Fixierungsmitteln machte ich die besten Erfahrungen mit Formol und Osmiumsäure. Beide Chemikalien sind in der Nerventechnik seit langem geschätzt. Ich verwendete das Formol ca. 10 % jeig in wässeriger Verdünnung und ließ die ganzen weichen Köpfe frisch gehäuteter Tiere durchschnittlich 12 Stunden in der Lösung liegen. Vor dem Entwässern wurde das Formol mit Wasser ausgewaschen. Ich erhielt so z. T. sehr deutliche Differenzierungen der Faserzüge. Doch sind die Ergebnisse durchaus nicht konstant. Vielmehr zeigten sich häufig Quellungen und Vakuolisierung in der Fasersubstanz, ohne daß ich die unmittelbare Ursache hiervon sicher zu erkennen vermochte. Vermutlich greift das Formol bei längerer Einwirkung das Nervengewebe an. Doch sind diese Veränderungen häufig der Unterscheidung einzelner Teile förderlich. Das Formol wäre demnach für die Nervensubstanz ein "differenzierendes Fixiermittel" im Sinn

APÁTHYS (LEE und MEYER, 1910, p. 21).

Instruktive Bilder liefert auch die Fixierung und Schwärzung mit "Überosmiumsäure" (Osmiumtetroxyd) und ihren Gemischen, besonders der Flemmingschen Lösung. Sie hat schon in O. vom Rath einen begeisterten Anwalt gefunden (vgl. z. B. "Über Nervenendigungen usw." in "Berichte d. Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.", Bd. IX, 1894, Heft 2, p. 10 ff.!). Auch Boettger hat mit Flemmingscher Lösung bei Lepisma gute Ergebnisse erhalten (a. O. p. 814). Die mit Osmiumgemischen erzeugten Bilder

sind aber überraschend verschieden von den Formolbildern. Quellungen und Schrumpfungen scheinen hier nicht vorzukommen. Die Zellen. besonders die Pilzzellen, sind scharf begrenzt, sei es durch Schwärzung ihrer Wände oder wahrscheinlicher der vorbeigehenden Zellfortsätze. Der Zellkörper erscheint merkwürdigerweise sehr hell. Die Fasern bräunen sich zart, aber ziemlich gleichartig und daher unübersichtlich. Bei der geringen Durchdringungskraft der Osmiumsäure müssen bei dieser Arbeitsweise die Gehirne freipräpariert oder doch durch Abtragen der chitinösen Kopfdecke bloßgelegt werden. - Ich versuchte außerdem eine Reihe von Fixierungsmitteln, die für das Zentralnervensystem anderer Insekten empfohlen wurden, die aber bei Forficula keine befriedigenden Präparate lieferten; nämlich Salpetersäure in vielen Konzentrationen und Einwirkungszeiten: $25^{0}/_{0}$, $10^{0}/_{0}$, $5^{0}/_{0}$, $3^{0}/_{0}$, in wässeriger und in alkoholischer Lösung (empfohlen von Jonescu 1908 für Apis); Sublimatalkohol und Sublimatessigsäure, empfohlen von Pietschker 1910 für Camponotus (a. O. p. 2); Gilsons Gemisch heiß und kalt und in Petrunke-WITSCHS Modifikation (Zool. Jahrb., 1910, Bd. XIV, Abt. f. Anat. u. Ontog., p. 573), empfohlen von H. v. Alten, 1910, a. O. p. 154 und Zenkersche Lösung. Alkohol 100 % (von Pietschker empfohlen) gibt manchmal sehr brauchbare Bilder. Ungenügend war die Fixierung mit Hennings Gemisch in der Abänderung von Jonescu (a. O. p. 120, Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. VII, 1900 und Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904). Übrigens scheint diese Lösung auch bei anderen Insekten zu versagen (vgl. H. v. Alten, 1910, a. O. p. 514; O. BÖTTGER, 1910, a. O. p. 814). Ebenso bot Hoffmanns Mischung (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXXIX, p. 683), die ich für die Collembolen versuchte, keine besonderen Vorteile für die Erkennung des Faserverlaufes.

Bekanntlich bereitet das harte Chitin der Insektenkopfkapsel meist Schwierigkeiten beim Schneiden und stellt mindestens die Gewinnung lückenloser Serien in Frage. Da die Präparation des Gehirns einige Übung verlangt und da das Schneiden des ganzen Kopfes an und für sich aus vielen Gründen vorzuziehen ist, so versuchte ich es lange mit den empfohlenen Chitinweichungsmitteln. Obwohl alle diese Versuche ohne Erfolg blieben, halte ich es für nützlich, in Kürze die verwendeten Chemikalien aufzuführen. Ich benutzte Kaliumhypochlorit (KClO "Javellesches Wasser") und Natriumhypochlorit (NaClO "Laberraques Wasser"), beides konzentriert und in wässeriger Verdünnung 1:4 (Zool. Anz., 1885, p. 333; Lee und Meyer, 1910, § 821); Höllenstein und Zitronensäure nach Schmidt (Zeitschr. f. wissensch. Mikr., 1910, p. 215); Formol nach HAMANN (LEE und MEYER, 1910); Paraffin von 600 48 Stunden (!) lang flüssig nach GÜNTHER (LEE und MEYER, 1910), HENNINGS Gemisch, Salpetersäure 25 %, 10 %, 5 %, 3 %, wässerig und alkoholisch, und absoluten Alkohol, der allmählich mit 49 6/0 iger Salpetersäure bis zu 12 % angesäuert wurde (LEE und MEYER, 1910). Besonders Salpetersäure schien mir geeignet, da sie ja zugleich als Nervenfixierungsmittel wirken sollte. Tatsächlich erzielte ich in allen Fällen nur

mit Natrium- und Kaliumhypochlorit und mit Salpetersäure Weichung und Lösung des Chitins. Aber die Gewebe waren dann — entgegen den Angaben in der Literatur — bereits angegriffen. Außerdem wurde das so erweichte Chitin bei der nachfolgenden Entwässerung viel härter und spröder, als es zu Beginn der ganzen Prozedur war, so daß nur die Einbettung in eine wasserlösliche Masse übrig geblieben wäre. Ich vermute, daß diese Erweichung des Chitins nur auf Quellung und Wasseraufnahme beruht, also einem Vorgang, der durch die Nachbehandlung wieder rückgängig gemacht wird.

Ich war also zunächst, bis mir frisch gehäutete Tiere zur Verfügung standen, auf die Präparation der Gehirne beschränkt. Diese ist in zweierlei Weise möglich. Entweder wird das Gehirn völlig aus dem Kopf gelöst und herausgenommen, was bei der Zartheit und Kleinheit des Objekts, dem Vorhandensein langer Schlundkonnektive und eines chitinösen inneren Kopfgerüstes ziemliche Übung voraussetzt. Mindestens muß in diesem Fall das Gehirn nach oberflächlicher Freilegung vorläufig gehärtet werden, um Deformationen der ursprünglich weichen Hirnmasse vorzubeugen. Es genügt hierzu, den Kopf einige Minuten in Osmiumsäure zu halten. Jetzt erst kann das Gehirn völlig gelöst und herausgenommen werden. Oder: man läßt das Gehirn im Kopf, schält nur den Chitinpanzer ab und entfernt vorsichtig die Oberkiefer, die härtesten Kopfteile. Das innere Chitinskelett macht beim Schneiden meist keine Schwierigkeit. man das Abschälen der Kopfdecke an dem mit Paraffin durchtränkten und eingebetteten Kopf vornimmt, so verdient diese Methode unbedingt den Vorzug, da das Chitin leicht absplittert und das Gehirn unverletzt bleibt.

. Es ist einleuchtend, daß das Schneiden der von Natur weichen Köpfe frisch gehäuteter Tiere die meisten Vorteile gewährt. Zum Studium der natürlichen Lageverhältnisse der Organe im Kopf ist es unerläßlich. Um das Vorhandensein und die Bestimmung der feinsten Kopfnerven zu erkennen, ist es das einfachste und auch wohl das einzig ausreichende Darstellungsmittel. Die allgemein geschätzten Arbeiten von VIALLANES (1886/87) z. B. sind hinsichtlich dieser beiden Punkte eben durch die Präpariermethode entschieden beeinträchtigt.

Das Chitin frisch gehäuteter Tiere ist stundenlang weich, schneeweiß und durchlässig für Fixier- und Färbungsflüssigkeiten. Dann wird es rasch schmutziggrau, endlich hart und schwarz- bzw. gelblichbraun. Zum Durchtränken (4 Stunden und mehr) und Einbetten verwendet man vorteilhaft — besonders bei schon etwas erhärtetem Chitin — härtere Paraffin sorten $(56^{\circ}-62^{\circ})$ und schmilzt zur Erzielung von Bändern weiches Paraffin vorne an den Block. Meine Schnitte sind 5, 7 und 10 μ dick. Wegen des Chitins ist Eiweißglyzerin als Aufklebemittel dem bloßen Wasser vorzuziehen.

Die besten Färbungen erhielt ich mit Hämatoxylin-Delafield, Eosin und Säurefuchsin, sowie durch Schwärzung mit Flemmingscher Lösung (die Reduktion des Überosmiumsäureanhydrids [Osmiumtetroxyds] durch rohen Holzessig oder Pyrogallol). Leider zeigte sich, daß die Ganglienzellen, die Fasermasse und die übrigen Kopforgane

sehr verschiedene Zeiten für die beste Färbung erfordern. Zu einer deutlichen Faserfärbung muß man z.B. fast alles übrige stark überfärben. Es ist wohl möglich, daß die Färbbarkeit der Fasersubstanz durch die Einwirkung von Formol noch verringert wird.

Um die Raumverhältnisse und die komplizierten Verästelungen der Pilzstiele leichter zu verstehen, fertigte ich ein Wachsplatten-

modell.

Ganz besondere Sorgfalt erfordert die Bestimmung der Schnittrichtung. Ich fertigte wie üblich Schnitte in den drei Richtungen des Raumes: 1. Querschnitte: senkrecht zur Längsachse des Kopfes, 2. Sagittalschnitte: parallel der Medianebene, 3. Frontal- oder Horizontalschnitte: senkrecht zu beiden vorigen und ungefähr parallel der Stirn ("sections latérales" nach VIALLANES). Ich orientierte nach dem vom Thorax abgetrennten Kopf, nicht nach dem Gehirn oder nach dem ganzen Körper 1). Nimmt man bei der Benennung der Schnittrichtung auf den ganzen Körper des Tieres Bezug, so entstehen Schwierigkeiten in der Vergleichung der Schnittrichtungen bei verschiedenen Insekten, da die Stellung des Kopfes zum Körper bekanntlich sehr schwankt. Um also z. B. die entsprechenden Schnittbilder der Gehirne von Forficula und Acridiern zu bekommen, müssen die Horizontalschnitte von Forficula mit den Querschnitten von Oedipoda und umgekehrt die Querschnitte von Forficula mit den Horizontalschnitten ("sections latérales") von Oedipoda verglichen werden.

Vgl. z. B. Fig. 5, Taf. IX (hor.) dieser Arbeit mit Fig. 13 (vert.) von Viallanes 1887 und Fig. 20, Taf. X (quer) dieser

Arbeit mit Fig. 24 (hor.) von VIALLANES.

Es hat sich ferner gezeigt, daß die bloße Bezeichnung als Horizontal-, Quer- und Sagittalrichtung nicht allen Ansprüchen genügt, da bei der Kompliziertheit des inneren Gehirnbaues schon die unvermeidlichen Abweichungen von jenen drei mathematischen Normalebenen bedeutende Unterschiede der Schnittbilder verursachen. Ich suchte daher die Richtungen durch Berücksichtigung der gleichzeitig getroffenen Kopfteile genauer zu bestimmen und in eine Figur ein-

zuzeichnen (Fig. 32, Taf. IX).

Die zur Untersuchung bestimmten Tiere konnte ich mir leicht selbst beschaffen. Die Ohrwürmer lassen sich in großen Mengen während der warmen Jahreszeit einsammeln (s. auch den Abschnitt über Lebensweise). Etwas mühsamer ist der Fang der Springschwänze zwischen Steinen, auf Rinde und unter faulendem Laub (vgl. R. W. Hoffmanns biologische und methodische Angaben, a. O. p. 681). — Die indischen Stabheuschrecken sind bekanntlich leicht zu züchten. — Die Termiten stellte mir das Stuttgarter Zoologische Institut zur Verfügung. Die Bestimmung der Termiten (Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr. aus Guayaqil [Ecuador]) verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Escherich-Tharandt.

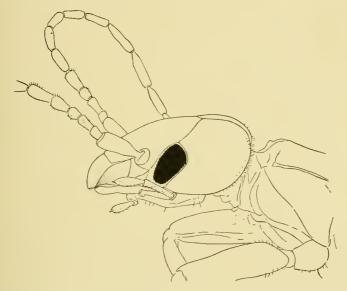
¹⁾ Infolge der verschiedenen Kopfstellung von Forficula, Oedipoda und Apis weicht meine Bezeichnungsweise von derjenigen VIALLANES und JONESCUS ab (vgl. auch p. 170).

Herrn Prof. Dr. Cäsar Schäffer-Hamburg danke ich für die freundliche Bestimmung der Collembolen.

III. Bemerkungen über Körperbau und Lebensweise des Ohrwurmes.

(Textfig. 1, Fig. 32, Taf. IX.)

Der untersuchte Ohrwurm ist Forficula auricularia L. d und \$\partial Imago. Er ist in Württemberg unter dem Namen "Klemmer" oder "Ohrenwuseler" wohlbekannt und gefürchtet, da er nach dem Volksglauben dem schlafenden Menschen in den Gehörgang eindringt und mit seinen Zangen das Trommelfell zerstört.



Textfig. 1. Seitenansicht des Kopfes von Forficula auricularia & Imago. Zeichenapparat Abbé. (Sinnesstifte auf den Tastern!) Vergr. 1:9.

Die Familie der Forficuliden ist bekanntlich die einzige der Derma(to)pteren. Diese Gruppe rechnet man gewöhnlich zu den Orthopteren. Sie unterscheidet sich aber von den übrigen Abteilungen der Gradflügler in verschiedenen Stücken so sehr (z. B. Flügel, Zangen), daß sie vielleicht als ebenbürtige Ordnung von jenen abgetrennt werden muß und von vielen schon abgetrennt wird. Ich bemerke im voraus, daß auch der Bau des Gehirns von dem typischer Orthopteren in vielen Punkten abweicht.

Von den in Deutschland heimischen Arten der Ohrwürmerfamilie: Labidura riparia Leach, Labia minor Leach, Chelidura albipennis Meg., Chelidura acanthopygia Géné, Anechura bipunctata F. und Forficula auricularia L. ist letztere leicht kenntlich an den

15gliederigen Fühlern und den bei d stark gekrümmten Zangen. Dieser "gemeine Ohrwurm" ist in der Umgebung von Eßlingen a. N. bei Stuttgart weitaus der häufigste. Im Hochsommer, der ja 1911 abnorm heiß und trocken war, konnte ich mir auf Feldern, an Rainen, auf Holzplätzen mit leichter Mühe Dutzende von Tieren dieser Art verschaffen. Die lichtscheuen Ohrwürmer sitzen am Tage unbeweglich in ihren Schlupfwinkeln, in Ritzen, unter Holz, Rinde, Laub, Lumpen und allem Möglichen, was einigermaßen Deckung gewährt, eingeklemmt und platt angepreßt. So konnte ich in der besten Zeit Gesellschaften von oft 30-50 Tieren auf einmal aufheben. Aufgescheucht laufen sie mit großer Behendigkeit davon, um im nächsten Schatten, am ersten Stein sich anzuschmiegen und regungslos dort zu verharren. Sobald es kühler wird - im vorigen Jahr Ende September - nimmt ihre Häufigkeit rasch ab: wenigstens sind die Tiere nicht mehr leicht zu entdecken. Doch findet man sie noch lange im herbstlichen Laub. Immer seltener begegnet man den d, die zuletzt ganz verschwinden. Jedenfalls sterben die & im alten Jahr ab. doch ist es auch von den 9 unwahrscheinlich, daß sie den Winter überstehen. Die Mehrzahl von ihnen stirbt noch im Herbst; einige wenige findet man allerdings noch im Dezember im Waldlaub. -- Ziemlich häufig ist um diese Zeit im Waldlaub ein anderer Vertreter der Forfikuliden: Chelidura acanthopygia Géné. Diese Gattung unterscheidet sich von Forficula und den übrigen Forficuliden als Imago durch den Mangel der Hinterflügel und durch ihre 12 gliederigen Fühler. Außerdem sind bei Forficula auricularia die Zangen sichelförmig, am Grund verbreitert, und berühren sich dort, bei Chelidura dagegen wenig gekrümmt, behaart, am Grund nahezu drehrund und weit voneinander abstehend.

Über die Morphologie und innere Anatomie der Ohrwürmer ist verschiedenes veröffentlicht. Ich werde mich hierüber kurz fassen, wenigstens insoweit, als diese Verhältnisse nicht in unmittelbaren Beziehungen zum Gehirn stehen. Der ganze Körper der Forficuliden ist stark dorsoventral abgeplattet. Die gelbrot, hell- bis schwarzbraune Färbung ist auf der Unterseite nur wenig heller. Sie wechselt bei den einzelnen Arten an Kopf, Fühlern, Beinen, Zangen, Pronotum und Flügeldecken. Bei manchen Arten ist der Hinterleib samt den Zangen fein behaart. Der - von oben gesehen - fast dreieckige Kopf wird ungefähr in der Längsrichtung des Körpers getragen, ähnlich der Kopfhaltung der Gespenstheuschrecken, während ihn bekanntlich die hüpfenden Gradflügler fast senkrecht nach unten strecken (Prognathie - Hypognathie) (vgl. Fig. 32, Taf. IX, Textfig. 1). Auf der Oberseite des Kopfes verläuft eine Längsfurche, die sich in seiner halben Länge in zwei quere Furchen gabelt (Textfig. 1). Letztere ziehen jederseits zum Auge, gabeln sich hier nochmals und ziehen dem Augenumfang entlang nach unten zu den Mundwerkzeugen. Der vordere Ast endet an einem kleinen dreieckigen Schaltstück hinter dem Oberkiefer. Jene beiden Querfurchen bezeichnen äußerlich den Anfang der mächtigen Mandibelmuskeln, die die hintere Schädelkapsel oben erfüllen. Die Gliederzahl der langen, viel be-

wegten Fühler schwankt zwischen 12 und 30. Sie beträgt bei der Imago von Forficula auricularia 15. Die Größe und Farbe der einzelnen Glieder ist verschieden. Das große, keulenförmige erste Glied (der "Fühlerschaft", "scapus") ist bei F. aur. Imago meist etwas blasser als die übrigen dunkelbraunen (die "Fühlergeißel"), andererseits ist das zweite und vierte Glied viel kürzer als alle anderen. Von antennalen Sinnesorganen sollen nach Otto vom Rath "nur auf der Fläche stehende Sinneskegel verschiedener Gestalt" vorkommen, "zu welchen jeweils eine Sinneszellengruppe gehört". Leydig beschreibt sowohl auf der Fläche stehende kurze blasse Dornen als auch gewöhnliche Gruben (O. v. RATH: Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, Heft 3, 1888). Die Stelle, wo der Fühler mit dem keulenförmigen Grundglied in den Kopf eingelassen ist, wird von einem dicht genarbten Ring umgeben. Die großen schwarzen Netzaugen haben einen ungefähr elliptischen Umriß. Ich schätze die Zahl der Teilaugen (Ommatidien) auf etwa 200-300. Punktaugen (Ozellen) fehlen 1). Mundwerkzeuge sind vermöge der Lage des Kopfes nach vorn gerichtet ("prognath"). Sie zeigen den für Gradflügler typischen Bau. Die am Grunde breiten, dann scharf gekrümmten Oberkiefer laufen in zwei spitze Zähne aus (vgl. Blattiden mit 4-6 Spitzenzähnen). Die Unterlippe besitzt nur ein Paar Kauladen. Die Endglieder, sowohl der Unterkiefertaster als der Unterlippentaster, sind durch ein langes, zapfenförmiges Sinnesorgan ausgezeichnet, das anscheinend nur den Forficuliden zukommt und nach RATH an ein entsprechendes Organ der Chilopoden erinnert. RATH gibt auch eine Abbildung davon. - Das Innere der Kopfkapsel ist großenteils von Ober- und Unterschlundganglion und von Muskulatur erfüllt. Die Muskeln sitzen jederseits an einer Sehne an. Diese zieht nach vorn zu den Mandibeln. Von den Kopfdrüsen des Ohrwurmes wird unten in einem besonderen Abschnitt die Rede sein (p. 159)2).

Die Verhältnisse der Brust und des Hinterleibes interessieren hier weniger; es soll daher nur einiges besonders Auffallende angeführt werden. Ganz abweichend von denen der übrigen Gradflügler sind die Flügel der Ohrwürmer gebaut. Die kurzen, schuppenförmigen Vorderflügel sind ungeadert. Die häutigen Hinterflügel mit ihrer eigenartigen und ganz abweichenden Aderung sind im Ruhezustand dreifach gefaltet, was nur bei wenigen anderen Insekten auch vorkommt. Trotzdem werden sie von den Vorderflügeln nicht völlig bedeckt. Die Ohrwürmer können ihre Flügel durch die Kraft der Flügelmuskeln nicht entfalten, sie benutzen hierzu merkwürdigerweise ihre Zangen. Durch Rückbildung können Hinterflügel (Chelidura) oder Vorder- und Hinterflügel (Anisolabis Fieb. in Istrien) fehlen.

¹⁾ Bei einer einzigen außereuropäischen Art sollen Punktaugen vorkommen.

²⁾ Das für die Heuschrecken beschriebene (Paulowna 1895) Blutkreislauforgan des Kopfes ist beim Ohrwurm nicht typisch ausgebildet.

Die Beine sind beim gemeinen Ohrwurm gelb; die Füße der Forficuliden sind dreigliederig (vgl. Blattiden fünfgliederig, Phasmiden und Mantiden fünfgliederig, Acrididen dreigliederig, Locustiden viergliederig, Grylliden zwei- bis dreigliederig!). Das zweite Fußglied ist bei Forficula und Chelidura lappen- bis herzförmig, bei Labia zylindrisch.

Der Hinterleib besteht bei d Ohrwürmern aus 10 Ringen, was für Gradflügler typisch ist; bei 2 dagegen nur aus acht, da der achte und neunte Ring bis auf kleine Reste rückgebildet sind. Die Begattungsglieder der Männchen sind (nach TUMPEL) paarig mit Ausnahme von Forficula auricularia, wo "der eine dieser beiden Zweige nicht ausgebildet ist". Die Zangen der Ohrwürmer entsprechen den Raifen (Cerci) anderer Gradflügler. Ihre Form wechselt bei den & der einzelnen Arten, nur wenig bei den ?. Auch sind die Zangen der o viel kräftiger als die der \(\text{.} \) Bei letzteren ist die Krümmung nur schwach, die bei o vorkommenden Zähne sind kleiner oder fehlen beim ? derselben Art. Die Zangen dienen den Ohrwürmern zum Entfalten der Flügel, zum Festhalten bei der von hinten (mit abgekehrten Köpfen) ausgeübten Begattung und zu einer wenig wirksamen Verteidigung (vielleicht mehr Schreckstellung). Die zwischen den Zangen nach unten gebogene Afterklappe wird bei den Ohrwürmern Pygidium genannt. Ihre Form wechselt. Das Tracheensystem besitzt zwei Hauptstämme. Am Thorax befinden sich nur zwei Paar Stigmen, von denen das erste weitklaffende der Vorderbrust angehört. Die sog. "Luftsäcke", blasige Erweiterungen, fehlen den Ohrwürmern. Der Kanmagen besitzt statt der üblichen Hornzähne sechs hornige Borsten (TUMPEL). Der Mitteldarm, der sich vom Vorderdarm klappenartig abschließen läßt, besitzt abweichend von den anderen Gradflüglern keine Anhänge. Die Angaben über die Zahl der Malpighischen Gefäße gehen weit auseinander (3--10 oder 30-40). Die Ohrwürmer (nach Heymons 1893, Meinert 1863 nur die Larven, nach Tümpel 1901, Vosseler [115] überhaupt) sind noch ausgezeichnet durch den Besitz von "Stinkdrüsen", Blasen mit drüsigen Wänden, die an den Seiten des dritten und vierten Hinterleibsringes münden (vgl. VOTTELER 1890). Quält man Ohrwürmer durch Anfassen oder Drücken, so spritzt aus diesen Mündungen ein feiner Strahl eines Sekrets aus, das deutlich nach Karbol riecht (Ohrwurmgeruch!). Manche Blattiden besitzen ähnliche Drüsen, die den charakteristischen Schabengeruch verursachen sollen, im 5., 6. oder 7. Segment (TÜMPEL). Nach HEYMONS sollen sie aber Blattiden und Grylliden fehlen: a. O. p. 53).

Das Zentralnervensystem besteht wie gewöhnlich aus der Bauchganglienkette und dem Gehirn sowie einem sympathischen oder Eingeweidenervensystem. Die im Kopf liegenden Teile desselben sollen unten näher besprochen werden. Die Anzahl der Ganglien und ihre Verteilung wechseln bekanntlich innerhalb derselben Insektenordnung ganz erstaunlich. Es ist ein Bestreben vorhanden, die ursprünglichen, vereinzelten Nervenzentren weiter zu zentralisieren, so daß im allgemeinen phylogenetisch hochstehende Insekten wenige Ganglien besitzen. Bei Forficuliden kommen auf die Brust drei, auf

den Hinterleib sechs Ganglien. Ich füge hier einige vergleichende Bemerkungen an: Bei den Physopoden und bei manchen Libellen sind die drei Brustganglien so verschmelzen, daß nur zwei Knoten vorzuliegen scheinen. Die Zahl der Abdominalganglien schwankt ererheblich; es sind bei Acridiern, Locustiden und Grylliden 5, bei Blattiden 6, bei Mantiden, Phasmiden 7 Ganglien beschrieben, bei Perliden 6, Ephemeriden 7, Libellen 7, Physopoden 1.

Auch über die Lebensweise der Ohrwürmer liegen Veröffentlichungen vor (s. Quellentafel Fischer 1854, Lucas 1898, Schwartz 1908). Man ist zwar im allgemeinen unterrichtet über ihr Verhalten gegen Licht, Feuchtigkeit, Wärme, über ihre Nahrung, Nutzen und Schaden, Geselligkeit, Begattung, Eiablage, Brutpflege, Entwicklung, Lebensdauer. Aber es fehlen die systematischen Versuche über ihre Sinnesfähigkeiten, Orientierungsvermögen, Gedächtnis usf., wie sie z. B. von Ameisen und Termiten vorliegen. Gerade solche Beobachtungen wären von besonderem Wert für das Verständnis und die Deutung der gehirnanatomischen Befunde. — Im folgenden gebe ich eine Übersetzung von biologischen Angaben H. Fischers (1854), eines überaus gewissenhaften und zuverlässigen Autors:

Die Q legen ihre Eier in Erdhöhlen, unter Steinen und an feuchten Orten ab, bewachen sie und tragen sie auch hier und dorthin, damit sie immer in der nötigen Feuchtigkeit sind; sie bedecken die Eier mit hrem Körper, bebrüten sie sozusagen und sammeln sie wieder zusammen, wenn sie zerstreut wurden. Die ausgekrochenen Larven kriechen unter die Mutter, welche mehrere Stunden über ihnen bleibt.

Die Antennen der Larven von Forficula auricularia haben zuerst 8, dann 9, später 14 Glieder. Die Zahl der Segmente des Hinterleibs ist schon bei den Larven nach dem Geschlecht verschieden, wie beim ausgebildeten Tier; während die Geschlechtsunterschiede an den Zangen bei den Larven noch nicht deutlich zu sehen sind.

Die Forficuliden nähren sich hauptsächlich von pfanzlichen Stoffen; sie gehen in die Blüten, deren Nektar sie genießen; auch die Blumenblätter, besonders von Georginen (Dahlia) fressen sie in der Morgenzeit. Sie nagen Äpfel an, weshalb sie in Obstgärten schädlich sind. Bei Mangel anderer Nahrung sind sie auch mit sich zersetzenden Pflanzenteilen zufrieden. Ohne Nahrung eingeschlossen, fressen sie sich selbst auf. Vielleicht nützen sie zuweilen durch Vertilgen anderer Insekten. — Parasiten sind die Ichneumoniden, Gregarinen und Filaria sp.

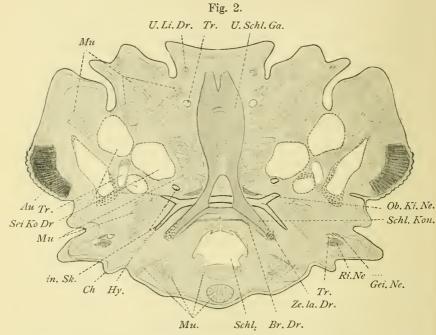
IV. Die Kopfdrüsen.

(Textfig. 2—4, 28; Fig. 11, Taf. IX; Fig. 13, 24, Taf. X; Fig. 38, Taf. XII; Hi Ko Dr, Schl Dr, ULi Dr, Sei Ko Dr, fa Bli.)

Was die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurmes (Imago) betrifft, so finde ich in der Literatur lediglich die Angabe, daß bei Forficula gigantea ein Paar Speicheldrüsen vorkommen, und daß

solche Speicheldrüsen bei Forficula auricularia fehlen (H. FISCHER 1854). Allerdings hat Heymons 1895, a. O. p. 52f., einige Angaben über die embryonale Anlage der Kopfdrüsen gemacht. Nach diesem Forscher gibt es im Kopf des Forficula-Embryos 3 Paar Speicheldrüsen.

Sie entstehen als Wucherungen der Hypodermiszellen und "bilden jederseits der Oberfläche anliegende kompakte Klumpen"



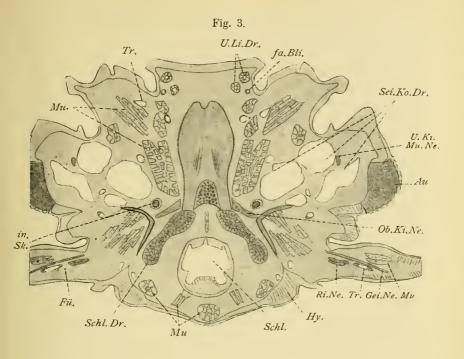
Textfig. 2-4. Forficula aur. L. Q Im.; Unterschlundkommissuren, (Dritthirnkommissuren), Drüsen. Horizontalschnitte (Richtung A auf Fig. 32, Taf. IX). Vergr. 1:55.

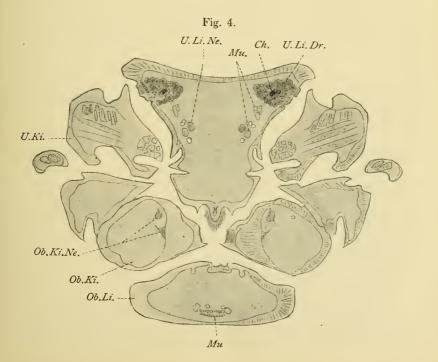
Textfig. 2. Schlundkonnektive mit zwei Unterschlundkommissuren des Dritthirns; Seitenkopfdrüsen, Unterlippendrüse: faden- bis flaschenförmige Blindsäcke; drei Fühlernerven.

Textfig. 3. Dasselbe. Außerdem hantelförmige Schlunddrüse.

Textfig. 4. Dasselbe. Mundwerkzeuge; Unterlippendrüse; Unterlippennerv; Oberkiefernerv.

aus ungewöhnlich großen Zellen mit unregelmäßigen, stark sich färbenden Kernen. Ein Paar entsteht am Eingang der Mundhöhle im inneren Mandibelwinkel, ein 2. in dem Mentumabschnitt der Unterlippe, ein 3. kugeliges von zweifelhafter Funktion im Hinterkopf mündet rechts und links auf der "Postgula", einer Chitinplatte hinter dem Submentum.





Diese Drüsen sind nach HEYMONS den Speicheldrüsen der Grillen und Schaben nicht homolog, wohl auch nicht den angeblich mesodermalen Speicheldrüsen der Myriapoden.

Ein besonderes Drüsenpaar von unbekannter Funktion, das bisher unbeachtet blieb, nennt Heymons "Kopfdrüsen" (!). Ihre Einstülpungsöffnung liegt "zu den Seiten" der beiden Stipites des 1. Maxillenpaars. Diese Drüsen seien den Herbstschen "Kopfdrüsen" der Chilopoden homolog.

Es scheint also über die Kopfdrüsen der Forficula-Imago überhaupt nichts Positives bekannt zu sein. Ich habe im Kopf 4 (oder 5) Drüsenpaare gefunden. Zunächst fällt eine sehr große Drüse in die Augen, deren geräumige Säcke in den Seitenteilen des Kopfes einen großen Raum einnehmen. Sie mündet an der Unterseite des Wangenteiles nahe der Ansatzstelle der Mandibel (Fig. 13, Fig. 24, 25, Taf. X; Textfig. 2, 3 Sei Ko Dr). Es ist offenbar die Drüse, die Heymons "Kopfdrüse" nennt, die ich aber genauer "Seitenkopfdrüse" nennen will. Sie besteht aus mehreren großen Säcken, welche in der Nähe der Mündung zusammenfließen und durch einen ganz kurzen Ausführgang ausmünden. Die Drüse hat in den Säcken ein flaches, kubisches Epithel, von welchem sich an der Innenseite eine dünne Chitinlamelle abhebt. Ein Sekret ist im Innern nicht zu erkennen. Am Ausführgang ist ein Zylinderepithel zu bemerken, welches in die gewöhnliche Hypodermis übergeht, wie auch die Chitinauskleidung der Drüse kontinuierlich in das äußere Chitin übergeht. Wie Heymons ausdrücklich bemerkt, ist die Funktion der Drüse unbekannt. Jedenfalls ist das Sekret wässrig, da auf den Schnitten sich kein gefärbter Inhalt vorfindet.

Außerdem habe ich folgende einzellige Drüsen gefunden, welche bisher anscheinend nicht bekannt waren:

- 1. eine pharyngeale oder Schlunddrüse;
- 2. eine größere Drüse an der Unterlippe, welche ich Labialdrüse nennen will und ein daneben liegendes, sehr kleines, flaschenförmiges Gebilde, welches wahrscheinlich auch eine Drüse darstellt und das ich deswegen als flaschenförmige Drüse bezeichne;
- 3. eine Drüse im oberen Hinterkopf, die ich Occipitaldrüse nenne.

Ich beschreibe zuerst die Unterlippen- oder Labialdrüse (ULiDr), da sie die größte ist und den histologischen Bau am deutlichsten erkennen läßt. Sie liegt in den Seitenteilen

der Unterlippe, wie Textfig. 4 zeigt, und besitzt eine beträchtliche Länge (Textfig. 2-4, 28). Den histologischen Bau kann man am besten verstehen, wenn man sie aus einer Verdickung und Einstülpung der Hypodermis ableitet. Man findet im Inneren kleine Zellen, welche mit Hypodermiszellen Ähnlichkeit haben; am äußeren Rande aber große Zellen mit dunkel sich färbenden Kernen. Diese letzteren Zellen haben offenbar drüsigen Charakter. Die Drüse hat keinen einheitlichen Ausführgang, vielmehr bemerkt man längs der Drüse einen etwas hervorstehenden Chitinstreifen, der eine deutliche Streifung senkrecht zur Oberfläche aufweist und in welchem offenbar die ganz feinen nicht verfolgbaren Ausfuhrgänge der Zellen münden (Textfig. 4, Mü). Die kleinen Hypodermiszellen, welche das Innere der Drüsenmasse erfüllen, scheinen z. T. noch die Fähigkeit der Chitinabsonderung zu besitzen, denn man findet hier unregelmäßige Klumpen, welche dieselbe gelbe Farbe wie dicke Chitinteile zeigen.

Die pharyngeale oder Schlunddrüse (Schl Dr) (Textfig. 3, 28; Fig. 38, Taf. XII) besitzt ebenfalls beträchtliche Größe. Sie ist ein langgezogenes flaches Organ, das auf Horizontalschnitten (s. Fig. 32, Taf. IX) hantelförmige Bilder liefert (Textfig. 3). Sie liegt in der Gegend des Mandibelgelenkes, an der hinteren und lateralen Schlundwand, zwischen dieser und den Schlundkonnektiven, und am Hypopharynx. Ihr Bau gleicht vollkommen dem der Unterlippendrüse, doch sind die kleinen Kerne auf die schmale Mitte der Hantel beschränkt, während die verdickten Enden einen kleinen Hohlraum umschließen. Chitinbrocken waren bei dieser Drüse nicht vorhanden.

Die Occipitaldrüsen oder Hinterkopfdrüsen (HiKoDr) sind viel kleiner als die beiden vorigen. Sie entspringen in der Halsgegend oberhalb des Darmrohres von der Hypodermis, da, wo die beiden Haupttracheenstämme aus der Brust in den Kopf übertreten und setzen sich kurze Zeit nach vorne und oben in den Kopf hinein fort. Ihr Bau weicht einigermaßen von dem der vorigen ab. Die Zellen sind nämlich viel kleiner als jene großen charakteristischen Drüsenzellen und zwar sind alle ungefähr gleich groß, da die sehr kleinen Kerne in der Mitte fehlen. Die Färbung wird mit Hämatoxylin ebenfalls tief dunkelblau.

Endlich ist bei Forficula vielleicht noch eine sehr kleine Drüse in der Oberlippe vorhanden, die ebenfalls mit der Hypodermis der Mundhöhle in enger Verbindung steht. Doch konnte ich die drüsige Natur des Gebildes nicht sicherstellen.

Die Homologisierung dieser Drüsen mit den Embryonaldrüsen Heymons ist wohl noch nicht mit aller Sicherheit durchzuführen. Seine Mundhöhlendrüse und Mentumdrüse sollen sich allerdings erst spätembryonal bzw. nachembryonal entwickeln. Wahrscheinlich entspricht die hantelförmige Schlunddrüse seiner Mundhöhlendrüse, die Unterlippendrüse seiner Mentumdrüse. Die Hinterkopfdrüsen liegen zwar ähnlich. Aber diejenige des Embryos besitzt einen Ausfuhrgang, der auf der Platte hinter dem Submentum mündet, während die der Imago ohne einheitliche Mündung ist und eine Wucherung der Hypodermiszellen im dorsalen Nacken darstellt. Die Entstehungsstellen sind demnach nicht homolog.

Man darf außerdem vermuten, daß irgendeine der Imagokopfdrüsen von Forficula auricularia der großen thorakalen
Speicheldrüse von Forficula gigantea homolog ist. Denn die
Homologie ist nicht nach der endgültigen Lage der ausgebildeten
Drüse zu beurteilen, sondern nach dem Entstehungsort, der hier
durch die Mündung des Speichelgangs bezeichnet wird. Nach
Fischers (übernommener) Abbildung und nach der Angabe
TÜMPELS (1901, p. 167) mündet nun jene Speicheldrüse an den
Mundwerkzeugen (TÜMPEL: "in die Mundhöhle"). Demnach
kämen als ihr Homologon die Unterlippendrüse oder die Schlunddrüse des gemeinen Ohrwurmes und auch die Heymonsche Hinterkopfdrüse des Embryos in Betracht 1). Es bleibt zu untersuchen,
ob diese als Rückbildung oder als Anfangsstadium anzusprechen ist.

In den übrigen Insektenordnungen sind Kopfdrüsen so häufig, daß ein Vergleich um so interessanter wäre, als ihre Ausbildung und Funktion sehr schwankt. Ich erwähne hier nur einige Vorkommen bei niederen Insekten: Hoffmann (1908) unterscheidet bei Tomocerus plumbeus L., einem Collembolen, zwei "Kopfnieren" (a. O., p. 678) und eine "hantelförmige Drüse" (a. O., Taf. XXXIX, Fig. 21, 22). Die Speicheldrüsen von Schaben, Heuschrecken und Grillen wurden schon erwähnt (vgl. Heymons 1895, p. 53; Packard 1909, p. 331). Sie stellen einen besonderen Typ dar und gehen von der Unterseite des Segments der

¹⁾ Allerdings innerviert der Speicheldrüsennerv die Hinterhauptsdrüse, also nicht das Homologon der großen Speicheldrüse des Thorax.

zweiten Maxillen aus. Janet bildet für Myrmica rubra "Mandibeldrüsen" und "Labialdrüsen" ab (s. bei Pietschker, Textfig. 1, 3, 4) 1). Bei den höheren Insekten sind die Kopfdrüsen meist sehr zahlreich und bedeutend modifiziert.

V. Das Gehirn und die Kopfnerven des gemeinen Ohrwurms.

Übersicht der Gehirnteile²).

(Zugleich synonymische Tafel und Nachschlageregister.)

Ich halte es für nützlich und notwendig, eine Übersicht der einzelnen Gehirnteile vorauszuschicken, obwohl schon Jonescu (1908) eine solche für Apis mellifica gegeben hat. Wir werden aber sehen, daß seine Einteilung nicht in allen Stücken auch für Forficula zutrifft, da einerseits Teile des Bienengehirns unserem Tier fehlen, andererseits hier weitere Gehirnteile unterschieden werden können. Außerdem sind die Bezeichnungen der Autoren sehr vielfältig, was das Verständnis häufig erschwert. Da das Forficulidengehirn in hohem Grade mit dem der Akridier übereinstimmt, so kann ich meistens die Namengebung VIALLANES (1887) übernehmen. Zweifellos ist es ebenso wichtig, das Fehlen wie das Vorkommen eines Hirnteiles festzustellen. Ich gebe daher im folgenden eine möglichst vollständige Übersicht aller bisher gefundenen Teile des Insektengehirns, in welcher auch die dem Ohrwurm fehlenden Gehirnteile aufgeführt sind 2):

A. Oberschlundganglion (cerveau — Viallanes 1886; ganglion cérébroïde, z. B. Bugnion 1908; Supraösophagealganglion; ganglion susoesophagéal; Rückenhirn, Dorso cerebrum — Kenyon 1896; Scheitelhirn, Acrocerebrum — Häckel; Großhirn — Burmeister).

I. Protocerebrum — VIALLANES 1886 (EHi) (Ersthirn; Grundstock, Primäranschwellung — DIETL 1876) p. 179

¹⁾ Über die Kopfdrüsen von Termiten (Nasuti) vgl. Grassi 1893, von Eutermes peruanus Arbeiter und von Dixippus morosus s. u. p. 247 u. 255.

²⁾ Schematische Übersichtsbilder der Hirnteile ("Diagramm", "Grundriß") findet man z. B. in VIALLANES: "Système nerveux", 1893, Taf. X (auch wiedergegeben in PACKARD "Textbook") und in Berlese "Gli Insetti", Bd. I.

00	K. F. Kunnte,
1.	Die Pilze (Pi) (corps pédonculés — Dujardin 1850; stalked bodies — Packard 1880; gestielte Körper — Leydig; corpo fungiformo — Bellonci; pilz(hut)förmige Körper — Jonescu; mush room bodies) p. 197 a) Die Pilzhüte (hantelförmige Körper, Lappen mit Windungen ("lobes à convolutions") — Dujardin, Leydig; Becher — Flögel; gobelet — Yung; calice — Viallanes; calix — Newton, Packard) 1). 1. Der äußere obere Pilzhut: "Außenpilz" p. 198 2. Der innere obere Pilzhut: "Innenpilz" p. 198
	3. Der untere Pilzhut: "unterer Pilz" p. 198
	b) Die Pilzstiele (<i>Sti</i>) (Gerüst — Flögel): entsprechend den drei Pilzhüten p. 200
	1. Der Außenstiel (AuSti)
	2. Der Innenstiel (In Sti).
	3. Der untere Stiel (<i>Un Sti</i>).
	Jeder Stiel zerfällt wieder bei Forficula wie anscheinend bei allen Insekten in:
	 α) einen Stamm (Stm) — Jonescu; (Hinterast — Flögel; gemeinsamer Stiel — Dietl, Berger; la tige — Viallanes; cauliculus, pedunculus — Newton) p. 200
	 β) eine rückläufige Wurzel (rü Wu) (vordere Wurzel — Kenyon, Jonescu; tubercule antérieur — Du- JARDIN, VIALLANES; corne antérieur — Yung; oberer
	Stiel — Dietl; Vorderhorn — Flögel). p. 201 γ) eine innere Wurzel (in Wu) — Kenyon, Jonescu; (tubercule interne — Dujardin, Viallanes; Balken — Flögel; unterer Stiel — Dietl;
	poutre — Yung) p. 201 Diese innere Wurzel des Außen- und Innen- stiels erzeugt beim Ohrwurm noch zwei weitere Äste: am Außenstiel: αα) den Außenstab (Au Stb),
	$\beta\beta$) , Außenzapfen (AuZa),

aa

 $\beta\beta$)

Innenstab (In Stb),

Innenzapfen (In Za).

am Innenstiel:

¹⁾ Abweichend von den bisher bekannten Insekten, die einen oder zwei Pilzhüte haben, besitzt Forficula nach meinen Untersuchungen deren drei, die allerdings miteinander verschmelzen.

- δ) Die Trauben Böttger 1910 (nur bei Lepisma gefunden).
 2. Die Protozere bralloben, Ersthirnlappen (EHiLa) p. 185
 - - b) Die Sehknollen (les tubercules optiques VIALLANES), die bei Forficula nicht als selbständige Teile erscheinen 1).
 - c) Die Nebenlappen (Ne La) (les lobes latéraux du protocérébron moyen — VIALLANES) p. 187
- 3. Der Zentralkörper (ZeKö) Flögel 1878 ("Kern", medianes Kommissurensystem Leydig; fächerförmiges Gebilde Dietl 1876, Berger 1878; corps central Viallanes 1887; Zentralganglion Haller 1905), p. 182 bestehend aus
 - a) der äußeren Schale (äu Scha) b) der inneren Schale (in Scha) (capsules — VIALLANES)
 - c) zwei Knollen (tubercules du corps central VIAL-LANES; Ozellarglomerulen — KENYON), die bei Forficula wohl fehlen.
- 4. Die Hirnbrücke (*HiBr*) (le pont des lobes protocérébraux VIALLANES; the fibrillar arch KENYON 1896) p. 190
- 5. Die Ozellenknollen (les tubercules ocellairs VIAL-LANES): da bei Forficula aur. Ozellen nicht vorhanden sind, so fehlen auch diese Gebilde.
- 6. Die Sehlappen (Se La) (lobi optici) p. 208
- 7. Die Ersthirnnerven:
 - 1. der Sehnerv;
 - 2. nach Janet: der unpaare Sympathikus (Schl Ma Ne) mit seinen Ganglien;
 - 3. paariger Nerv unbekannter Bestimmung (nur bei Eutermes gefunden, vgl. p. 253!).
- II. Deuterocerebrum (Zw Hi) VIALLANES; Zweithirn . p. 213
 - 1. Der Riechlappen (Ri La) Leydig; (Antennenanschwellungen, Bulbus olfactorius Dietl, Jonescu; Antennennervenlappen Rabl-Rückhardt; lobus olfactorius Flögel, Bellongi u. a.; lobe olfactif Viallanes) p. 216

¹⁾ Die Abschnitte 2c, d und 3a, b, c faßt VIALLANES zusammen als protocérébron moyen — VIALLANES.

2. Die Nebenriechmasse oder parosmetische Masse (Ne Ri Ma) (le lobe dorsal — VIALLANES; Dorsalmasse — JONESCU) p. 216
3. Le lobe olfactif accessoire — VIALLANES (Acridier), das
Riechläppchen: fehlt wohl bei Forficula (vgl. p. 217).
4. Die Zweithirnnerven:
1., 2. die zwei (sensorischen) Riechnerven (Ri Ne) p. 222
3. der sensorische Hörnerv (Janet) des Ameisenfühlers:
fehlt Forficula;
4. der (motorische) Geißelnerv (Gei Ne) p. 222
5. der (motorische) Schaftnerv (Scha Ne) p. 223
6. der paarige Sympathikus (Gf Tr Ne) mit den Ge-
fäß- und Tracheenganglien, manchmal mit Verbindungs-
nerven zwischen den Gefäßganglien und den Maxillen-
nerven (Dytiscus — Holste) oder jenen und den
Sehnerven und Mandibelnerven (Melolontha — Straus-
Dürcкнеім) р. 242
7. der Tegumentarnerv (Acridier, Gryllus — VIAL-
LANES; Dytiscus — HOLSTE): fehlt Apis (JONESCU),
Camponotus (Pietschker) und Forficula.
III. Tritocerebrum (Dr Hi) - VIALLANES, Dritthirn (entspricht
den Schlundganglien der Dekapoden — VIALLANES) p. 225
1. Fasermasse und Zellrinde des Dritthirns;
2. die zwei Dritthirnkommissuren (Br Dr) ("Schlundring",
"annulus oesophageus"): entsprechen den Hinterschlund-
kommissuren der Crustaceen p. 226
3. le lobe "glomérulé" — Viallanes; der Bällchenlappen
der Acridier: fehlt wohl bei Forficula (vgl. p. 225);
4. Nerven des Dritthirns
1. nach VIALLANES: der Oberlippennerv (Ob Li Ne);
2. nach Viallanes u. a.: das unpaare sympathische
System: die Stirnkonnektive (Sti Kon), das Stirn-
ganglion (Sti Ga) und der Schlundmagennerv (Schl
Ma Ne) mit 1-3 Anschwellungen;
3. nach Janet u. a.: Nerv des unteren Schlundöffners
$(Schl \ Off \ Ne);$
4. nach Lyonnet u. a.: Nerv zu Hypopharynx und
Schlund (aus dem Konnektiv) 1);
5. nach Haller: Schläfengrubennerv der Küchen-
schabe und Myriapoden (vgl. aber Bretschneider!).

1) Möglicherweise mit einem der vorigen identisch oder homolog.

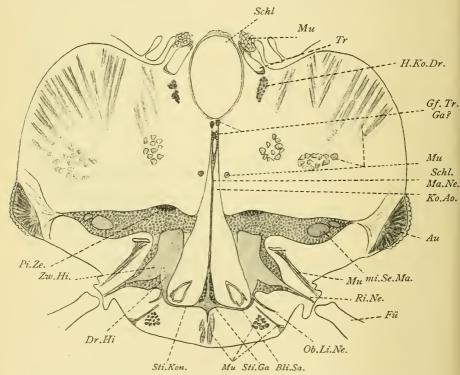
¹⁾ Möglicherweise mit einem der vorigen identisch oder homolog.

- 17. ein vorderer und hinterer Tentoriumnerv (Tomocerus HOFFMANN) p. 237
 18. eine Verbindung mit einem
- 5. Ganglion oberhalb des Unterschlundganglions (vgl. Textfig. 9 Ga!) (Tomocerus Hoffmann) p. 237

Lageverhältnis des Gehirns im Kopf und der Gehirnteile unter sieh.

Textfig. horiz.: Fig. 40, Taf. XII; Textfig. 5; sagitt.: 6; körperlich 9, 11; zum Vergleich Textfig. 7—24, 29, 35—37; Fig. 39, Taf. XII.

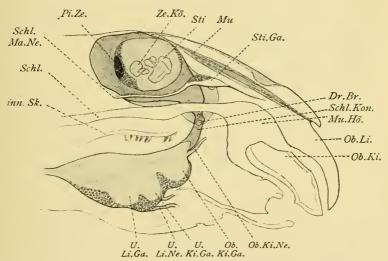
Ein flüchtiger Vergleich von Sagittalschnitten durch Insektenköpfe zeigt schon, daß die Lage des Gehirns im Kopf be-



Textfig. 5. Forficula & Imago: Lage im Kopf, Horizontalschnitt (Richtung C auf Fig. 32, Taf. IX); Ersthirn tief tangential, äußere und mittlere Sehmasse; unteres Ende der Pilzzellen; Riechnerv aus Zweithirn; Oberlippennerv aus Dritthirn; Stirnkonnektiv umzieht die dorsalen Blindsäcke der Mundhöhle; Stirngang linn; daraus vorderer Nerv und Schlundmagennerv mit dem Finterhirnknoten; Mündung der Kopfaorta; in deren Wand die "Gefäß- und T. "eenganglien" des unpaaren Sympathikus; Darmquerschnitt; zwei Haupttracheenstämme zum Kopf; Hinterkopfdrüsen. Vergr. 1:100.

trächtlichen Schwankungen unterliegt. Wahrscheinlich kommt diesen Verhältnissen z. T. sogar stammesgeschichtlicher Wert zu. Trotzdem ist ihnen bisher nur ungenügende Beachtung geschenkt worden, z. T. aus dem rein äußerlichen Grunde, weil sie nur durch Schneiden ganzer Köpfe, nicht bloß der isolierten Gehirne zur Anschauung kommen. Es ist daher zurzeit noch zu wenig Vergleichsmaterial vorhanden, um alle Ursachen der verschiedenen Lagerung zu erkennen.

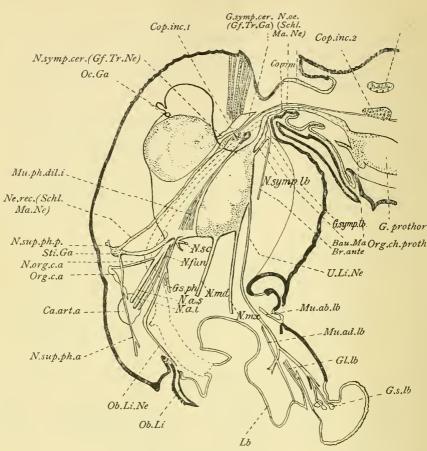
Selbstverständlich wird schon durch das verschiedene Tragen des Kopfes und seine verschiedene Anheftung am Thorax die Lage des Gehirns im Raum völlig verändert. Z. B. werden — bei gleicher Lagerung des Hirns im Kopf — alle dorsal gerichteten Hirnflächen eines prognathen Insekts (mit horizontaler Kopflängsachse), z. B. Forficula, bei einem hypognathen Insekt



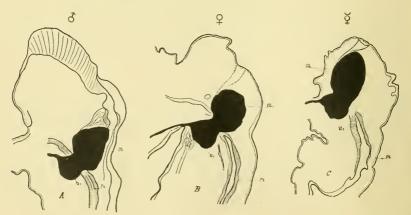
Textfig. 6. Forficula auricularia of Imago; Lage im Kopf; Sagittalschnitt (median) (Kombination); Ersthirn median aufgeschnitten: Pilzzellen (tangential), Zentralkörper, Pilzstiele; Zweithirn: weit nach vorn reichend; Stirnganglion mit vorderem Nervchen und Schlundmagennerv; Schlundkonnektiv mit zwei Dritthirnkommissuren; Oberkiefernerv, Unterschlundganglion mit drei Ganglien. Vergr. 1:50.

mit senkrechter Kopflängsachse, z. B. Heuschrecken rostralwärts sehen, alle kaudalen Hirnteile — z. B. die Pilzhüte — werden hier dorsalwärts zu suchen sein usw. (vgl. z. B. Textfig. 6 mit 20, 23, 31, 37).

Übrighers ergibt sich hieraus, daß Benennungen von Gehirnteilen nach ihrer Lage im Raum möglichst zu meiden sind, da sie bei vielen Insekten durch die veränderte Hirnlage nicht mehr zutreffen. Ich werde verschiedentlich auf diesen Punkt zurückkommen müssen (z. B. p. 214).



Textfig. 7. Myrmica rubra Arbeiterin nach Janet aus Pietschker 1911. Lage im Kopf.



Textfig. 8. Apis mellifica L.; Lage im Kopf. Nach Jonescu 1908.

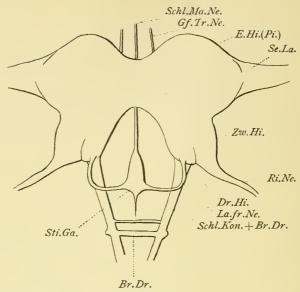
Hier soll nur gezeigt werden, inwiefern die Lage des Gehirns im Kopf und der Gehirnteile unter sich wechselt. Die Veränderungen betreffen in der Hauptsache:

- 1. Die allgemeine Lage des Oberschlundganglions im Kopf. Dieses liegt häufig unmittelbar unter oder hinter der Stirndecke (z. B. Lepisma, Forficula \mathcal{S} und \mathcal{S} , Apis \mathcal{S} , Textfiguren 6, 8 \mathcal{A} , vgl. Böttgfr a. O., Fig. 17, Taf. XXX), in anderen Fällen mehr oder weniger in der Mitte der Kopfkapsel (z. B. Periplaneta [Haller a. O.!], Melanoplus Textfig. 12, Myrmica \mathcal{S} Textfig. 7, Apis \mathcal{S} Textfig. 8 \mathcal{S} , Camponotus [?]) und wohl selten nahe ihrem Hinterrand (Apis \mathcal{S} Textfig. 8 \mathcal{S}) Und wohl selten nahe ist jedenfalls das Vorhandensein und die Lage von Sinnesorganen mit bestimmend (s. Apis Jonescu 1910, p. 127).
- 2. Die Lage des Unterschlundganglions. Diese wechselt bekanntlich in sehr weiten Grenzen. Es liegt entweder weit ab vom Oberschlundganglion (z. B. Dixippus Textfig. 13, Heuschrecken Textfig. 12) oder diesem mehr oder weniger genähert, aber immer noch von ihm gesondert (Forficula Textfig. 6, Periplaneta Textfig. 17) oder gänzlich mit ihm verschmolzen (sehr viele saugende und leckende Insekten und Würmer, Textfig. 20, 21, 22; 24) oder im anderen Extrem gar nicht mehr in der Kopfkapsel, sondern im Prothorax (z. B. Mückenlarven s. Packard a. O. Fig. 628 und 629) oder gar mit dem Prothorakalganglion verschmolzen.
- 3. Die Länge und Dicke der Schlundkonnektive 2). Sie muß dementsprechend wechseln. Sehr lang und dünn sind die Konnektive bei Dixippus (Textfig. 13), kürzer und dick bei Forficula (Textfig. 6) und Periplaneta (Haller), und äußerlich nicht mehr zu unterscheiden bei den meisten saugenden und leckenden Insekten (Apis Textfig. 22, 24; Myrmica Textfig. 7; Tomocerus Textfig. 19). Welches in dieser Hinsicht und bezüglich der Lage des Unterschlundganglions die ursprünglichen Verhältnisse sind, ist wohl noch nicht in allen Stücken zu entscheiden. Jedenfalls ist aber die völlige Verschmelzung sekundär und durch die flüssige Nahrung ermöglicht 3). Anscheinend besteht für alle Teile des Nervensystems das Streben nach Konzentration und Vereinheitlichung.

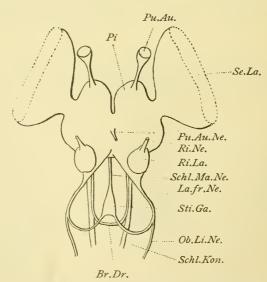
¹⁾ Für die übrigen untersuchten Insekten geben die Autoren keine diesbezüglichen Bilder (z. B. DIETL, VIALLANES, BUGNION).

²⁾ S. p. 232 u. 249.

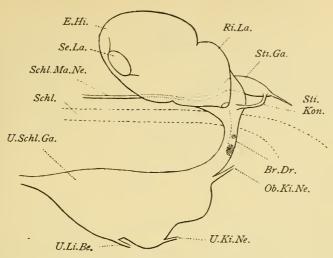
³⁾ Vgl. aber p. 228 u. 250.



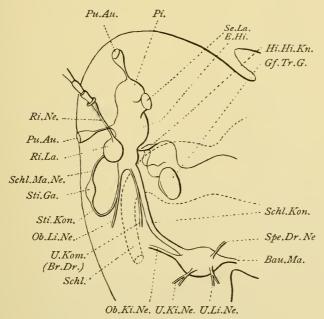
Textfig. 9. Forficula auricularia L. 3 Im. Gehirn von oben und vorne. Rekonstruktion. Schema. Dritthirnkommissuren doppelt, unselbständig (mit Konnektiv verwachsen). Vergr. 1:54.



Textfig. 10. Caloptenus femur rubrum (Feldheuschrecke). Gehirn von oben vorne. Präparation. Nach PACKARD aus Second Report of the United St. Entom. Comm. 1880. Querkommissur des Dritthirns (einfach, fast selbständig); Labrofrontalnerv. Vergr. 1:19.

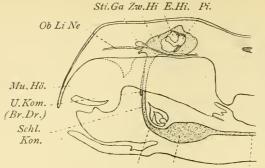


Textfig. 11. Forficula auricularia L. 3 Im. Gehirn von der Seite, Rekonstruktion. Vergr. 1:66. (Zur Lage im Kopf vgl. Textfig. 6!)



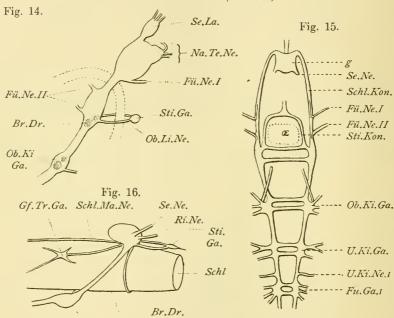
Textfig. 12. Caloptenus femur rubrum¹) (Acridier); Lage des Gehirns im Kopf und Lageverhältnis der Gehirnteile. Nach Packard aus Second Report of the United States Entomological Commission 1880. Vergr. 1:19.

¹⁾ Anderweitig von PACKARD als Melanoplus bezeichnet!



Textfig. 13. Dixippus morosus ♀ Imago, indische Stabheuschrecke! Lage im Kopf; Sagittalschnitt (Kombination); Unterschlundkommissur (Dritthirnbrücke). Vergr. 1:18.

in.Sk. U.Ga. Kon.(Bau.Ma.)

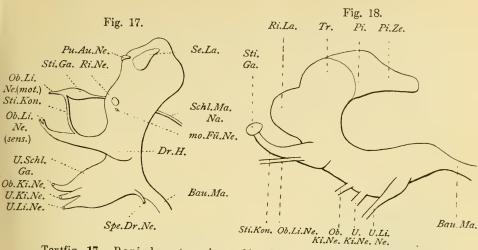


Bau.Ma. U.Schl.Ga. Schl.Kon.

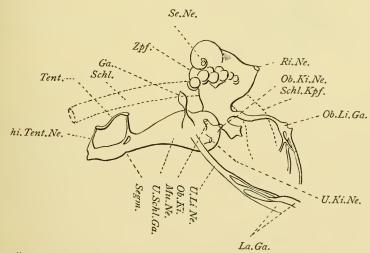
Textfig. 14. Sim oce phalus sima (Phyllopode). Vorderer Teil des Nervensystems, Seitenansicht. Schema nach WILLIAM A. CUNNINGTON 1902. Dritthirn unterhalb des Schlunds mit den Nerven der II. Antenne und dem Stirnkonnektiv, das demgemäß den Schlund umfaßt. Nerven des Integuments (Nerven der Nackenorgane und Tegumentarnery).

Textfig. 15. Apus. Vorderer Teil des Nervensystems. Nach dem modifizierten Schema von Zaddach und Lankester aus William A. Cunnington 1902. Dritthiru unterhalb des Schlundes, doppelte Kommissur desselben. g., Gehiru", Se.Ne. Augennerv, Schl.Kon. Schlundkonnektiv, Fü.Ne I Antennarius I, Fü.Ne.II Antennarius II major, Sti.Kon. Stirukonnektiv, Ob.Ki.Ga. Oberkieferganglion, U.Ki.Ga. Unterkieferganglion, U.Ki.Ne.I Nerv der II. Maxille, Fu.Ga. Ganglion des 1. Beinpaares.

Textfig. 16. Cossus ligniperda L. (Weidenbohrer); Raupe. Gehirn seitlich. Präparation. Nach Liénard 1880. Vgl. mit Textfig. 14!: Dritthirn oberhalb des Schlundes, daher umfaßt die Kommissur des Dritthirns diesen, während ihn das Stirnkonnektiv nicht mehr umfaßt. Dritthirnkommissur ganz selbständig. Paarige Eingeweideganglien lateral vom Schlund (statt dorsal).



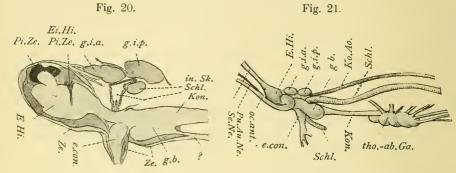
Textfig. 17. Periplaneta orientalis; Lageverhältnis der Hirnteile. Seitenansicht eines Modells¹). Vergr. ca. 1:70. Nach Bretschneider 1913. Textfig. 18. Lepisma saccharina L. ("Silberfischchen"); Lageverhältnis der Hirnteile. Nach Böttger 1910. Tr Stelle der Trauben.



Textfig. 19. Gehirn von Tomocerus plumbeus L. (Springschwanz); Lageverhältnis der Gehirnteile. Rekonstruktion. Nach R. W. HOFFMANN 1908 (a. O. Taf. XXXIX, Fig. 23). Vergr. 1:84.

¹⁾ Nach den Untersuchungen von F. Bretschneider-Stuttgart, (Naturwissenschaftliche Wochenschr. 1913, Bd. XII, p. 155). Der Umriß wurde mir freundlichst zur Verfügung gestellt.

4. Der Neigungswinkel zwischen Rückenhirn und Bauchhirn. Seine Schwankungen sind den Forschern ebenfalls schon lange bekannt. Sie sind zwar z. T. auf die Länge der Konnektive zurückzuführen, lassen sich aber durchaus nicht völlig aus diesem Umstand erklären. Nach VIALLANES (1887) setzt sich ursprünglich das Scheitelhirn unter ganz geringer Neigung ("une trentaine de degrés") in der Richtung der Bauchganglienkette fort. Dieser Zustand findet sich jetzt noch bei Krebsen.



Textfig. 20/21. Fulgora maculata (Hemipter); Lageverhältnis der Teile; Oberschlundganglion: Pilz und Pilzzellen, Hinterpilzzellen, Nerven zu Augen, Ozellen, Fühlern ("ocello-antennaire"!?), Tritozerebrum? ("éminences coniques"); Unterschlundganglion, gemeinsames Brust-Hinterleibsganglion; Schlund, Aorta, Gefäß- und Tracheenganglion. (Vorderes und hinteres "susintestinal".) Textfig 20. Sagittalschnitt. Vergr. 1:24 (?!). Textfig. 21. Präparation. Vergr. 1:9(?). Nach Bugnion 1908, verkl.

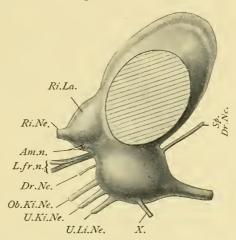
Meines Wissens ist bis jetzt — abgesehen von den Wanzen (s. unten!) — noch kein Insekt von diesem Typus gefunden. — Im zweiten Fall steht das Oberschlundganglion mehr oder weniger senkrecht auf dem Unterschlundganglion. Diese Stellung zeigt — bei sehr dünnen Konnektiven — ungefähr Melanoplus (nach Packard; Textfig. 12). — Im dritten Fall ist das Oberschlundganglion so weit nach hinten gebogen, daß seine Längsachse fast parallel zum Unterschlundganglion verläuft. Zu diesem Typ gehören Forficula (Textfig. 6) (mit verkürzten) und Dixippus (Textfig. 13) (mit langen Schlundbändern). — Schließlich ist vielleicht eine vierte Abteilung zu unterscheiden, in welcher das Rückenhirn nachträglich wieder in die ursprünglichste Lage zurückkehrt: die Hemiptere Fulgora (Textfig. 20) zeigt die Anordnung der Crustaceen, aber mit ganz kurzen äußeren Schlundkonnektiven (Bugnion 1908, p. 335).

JONESCU nimmt als Scheitel dieses Hirnwinkels die Ursprungsstelle des Labrofrontalnerven, als einen Schenkel die

Richtung des mittleren Ozellennerven, als andern die des Bauchmarks an (a. O. p. 127). Diese Definition ist für Forficula und viele andere Orthopteren nicht möglich. Da durch Hypognathismus das Unterschlundganglion häufig nicht mehr in der Richtung des Bauchmarks liegt, so bilde den einen Schenkel die Längsachse des Bauchhirns, den anderen die des Rückenhirns. Die Ursprungsstelle des Labrofrontalnerven liegt auf letzterem Schenkel; der Scheitel des Winkels liegt veränderlich und ist ohne Belang; er liegt eben auf dem Schnitt beider Schenkel. Demnach beträgt der Hirnwinkel von Forficula ca. 20°, von Dixippus ca. 5°, von Periplaneta nach Hallers Zeichnung ca. 30°, von Melanoplus

nach Packard ca. 90°, von Apis & nach Jonescu ca. 120°, von Fulgora nach Bugnion ca. 150°.

5. Endlich wechseln auch die Lageverhältnisse der einzelnen Gehirnteile. Z. B. ist der Sehlappen mehr oder weniger weit vom Hirnstock entfernt. — Das Unterschlundganglion liegt bald ganz hinter der Eintrittsstelle der Schlund-



Textfig. 22. Apis mellifica L. \(\xi\). Lageverhältnis der Hirnteile. Nach Jonescu 1908.

konnektive (Forficula Textfig. 6), bald zum geringen Teil davor (Eutermes Textfig. 31). Außerordentlich stark wechselt die Lage des Tritozerebrums. Ich werde bei der Besprechung der einzelnen Hirnteile auf diese Lageverhältnisse zurückkommen.

A. Das Oberschlundganglion.

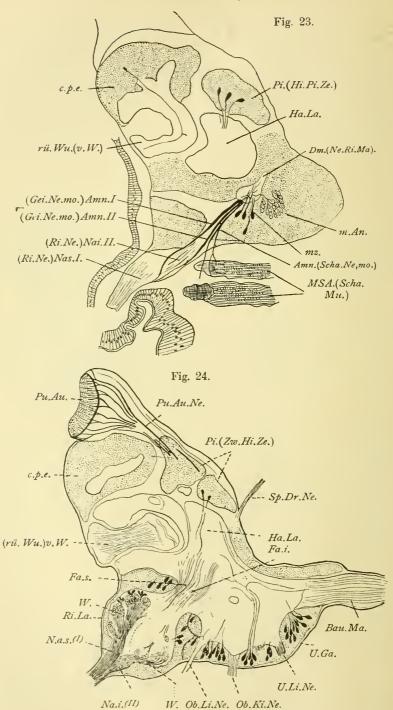
I. Protocerebrum.

Synon.: Ersthirn, Grundstock (DIETL 1876).

Abbildung: horiz.: Fig. 1—8, 33—38; 40; Taf. IX—XIII; Textfig. 5; quer: Fig. 15—27; sagitt.: Fig. 9—12, Taf. IX, Textfig. 6

(E Hi).

Seit VIALLANES (1886/87) weiß man, daß das Oberschlundganglion der Gliederfüßer durch die Verschmelzung von mindestens 3 Paar Ganglien entsteht. Diese ist aber bei den meisten



Textfig. 23/24. Apis mellifica L. J. Lageverhältnis der Hirnteile. Nach JONESCU 1908. Vergr. 1:100.

Insekten so innig und vollzieht sich so früh während der Embryonalentwicklung, daß die nachträgliche Unterscheidung der drei Gehirnabschnitte, des Proto-, Deutero- und Tritocerebrums, bei der Imago einigermaßen schwierig wird. Die Sonderung wird ermöglicht durch Kerben und Einschnitte, die sich zwischen den Teilen erhalten, und durch den Ursprung homologer Nerven. Sie ist bei Insekten mit langen Schlundkonnektiven und gesondertem Unterschlundganglion noch leichter als bei solchen, bei denen das Unterschlundganglion nahe an das Oberschlundganglion herangerückt und mit ihm teilweise verschmolzen ist. Aus dem ersten dieser drei Urganglien entsteht das Protocerebrum.

Größe, Lage, Teile. Das Protocerebrum oder Ersthirn übertrifft an Größe die beiden folgenden Abschnitte, die nur als Anhängsel desselben erscheinen. Es nimmt aber bei Insekten nicht mehr die erste und vorderste Stelle ein wie bei den Crustaceen, wo sich die Konnektive nur wenig (ca. 30°) über die Achse der Bauchganglienkette erheben, sondern ist durch die bereits erwähnte Rückbeugung der Konnektive weit nach oben und rückwärts verschoben (VIALLANES). Bei Forficula ist diese Rückbiegung der Konnektive so stark, daß das Protocerebrum den hintersten Hirnteil darstellt und bis zum hinteren Ende des Unterschlundganglions zurückreicht (Textfig. 6). Sein Bau zeigt viele Ähnlichkeit mit dem Ersthirn der Acridier. VIALLANES unterscheidet dort (1887) fünf Haupteile des Protocerebrums:

- 1. das Mittelersthirn mit dem Zentralkörper (le protocérébron moyen Viallanes 1887);
- 2. die Protozerebralloben oder Ersthirnlappen (les lobes protocérébraux);
- 3. die Pilze (les corps pédonculés VIALLANES-DUJARDIN);
- 4. die Sehlappen oder Lobi optici;
- 5. die Brücke der Ersthirnlappen (le pont des lobes protocérébraux — Viallanes 1887; Ozellarnervenbrücke — Jonescu 1908).

Ozellenganglien, Ozellennerven und -glomerulen kommen Forficula nicht zu, da hier keine Ozellen vorhanden sind. Auch sind die Sehknollen (les tubercules optiques — VIALLANES) nicht als besondere Teile von den Protozerebralloben abgesetzt. Ebenso scheinen die Knollen des Zentralkörpers (les tubercules du corps central — VIALLANES, identisch mit den Ozellenglomerulen von KENYON und JONESCU) zu fehlen.

Alle fünf Teile des Ersthirns bestehen aus Fasermasse und einer zugehörigen Ganglienzellrinde.

1. Der Zentralkörper.

Synon.: s. Übersicht p. 165.

Abbildung: horiz.: Fig. 3, 4, 27, 33-35; Taf. IX-XIII; Textfig. 5, 34, 35; quer: Fig. 20-25, Taf. X; sagitt.: Textfig. 6.

Lange bevor Viallanes den Begriff des Protocerebrums geschaffen hatte, war dieser Hirnteil wegen seiner Größe von den Autoren als "eigentliches Oberschlundganglion", "Hirnstock" oder "Grundstock" bezeichnet worden (z. B. von Dietl 1876). In seinem Zentrum war schon den ersten Beobachtern ein bohnenförmiger "Kern" durch seine eigenartige Gestalt und scharfe Begrenzung aufgefallen. Nun fand VIALLANES bei dem Studium des Acridiergehirns, daß noch andere Fasermassen in der Mitte des Ersthirns wohl abgegrenzt sind, nämlich:

- 1. le lobe médian (unpaar unter dem corps central);
- 2. les lobes latéraux (paarig zu beiden Seiten des medianen).

Diese drei Teile faßte er mit dem altbekannten Zentralkörper unter dem Namen "protocérébron moyen" zusammen. Da nun die Verhältnisse bei Forficula auricularia L. ganz ähnlich sind wie bei den Acridiern, so könnte man die Viallanesschen Bezeichnungen einfach übernehmen. Doch halte ich es für richtiger, diese zwei Abschnitte als mediane Teile des Protocerebrums mit den Protozerebralloben zusammenzufassen, statt mit dem Zentralkörper. Es scheint auch, daß sie bei höheren Formen verschwinden oder mit dem Ersthirn verschmelzen, während der Zentralkörper von allen Hirnteilen die geringste Form- und Größenveränderung durch die ganze Formenreihe hinauf aufweist.

Form, Teile, Lage. Der Zentralkörper besteht bei Forficula auricularia L. aus zwei unpaaren Fasergebilden von ungefähr Kugelhaubenform, die ineinander gestülpt sind und ihre Höhlung nach vorn kehren (Fig. 3, 4, Taf. IX; Fig. 33-36, 29, 30, in Sch, äu Sch). VIALLANES bezeichnet sie bei Acridiern als "obere und untere Kapsel". Hier wie dort ist die hintere Schale größer als die vordere und bedeckt diese völlig. Auch ist bei dieser kleineren Kapsel die Höhlung kaum mehr angedeutet. Querschnitte zeigen übrigens, daß auch die äußere Schale ziemlich von der Kugelhaubenform abweicht und sich mehr einem halbringförmigen Wulst nähert (Fig. 20 äu Sch. Taf. X).

Faserhof (Fa Ho). Der Zentralkörper ist ringsum, besonders aber hinten, von einem lichten Hof umgeben, in dem ziemlich wirre, lockere Fasern verlaufen, die, von anderen Hirnteilen kommend, in die beiden Hauben, vornehmlich in die hintere, eintreten (Fig. 3 äu Sch, Taf. IX, XIII¹). Nach VIALLANES gibt es einen solchen Faserhof auch bei den Acridiern ("atmosphère fibreuse").

Bei Forficula grenzt der Zentralkörper seitlich an die Hauptlappen des Ersthirns (s. u.!) Ha La Textfig. 28, ventral und dorsal an deren mediane Verschmelzungen, vorne an die "Zapfen" der Außenstiele (vgl. die Pilze!) Za Fig. 4, Taf. IX; Fig. 33-35, Taf. XI, Textfig. 26; hinten ist er nur durch die hintere Ersthirnkommissur (Br hi H) von den Zellen der "pars intercerebralis" (Haller 1905) getrennt (Fig. 33, 34). Die "Stäbe" und besonders "die Zapfen" (vgl. die Pilzstiele!) greifen ventral und besonders dorsal weit nach rückwärts über die innere Kapsel hinweg (Fig. 20, Taf. X; Fig. 33, 34, Textfig. 6). Bei den Acridiern scheint der Zentralkörper zunächst ganz anders zu liegen. rücksichtigt man aber die veränderte Lage des Kopfes der Heuschrecken gegenüber den Ohrwürmern, so zeigt sich im Gegenteil die genaueste Übereinstimmung beider. Auch bei allen übrigen bisher untersuchten Insekten besitzt der Zentralkörper dieselbe Lage und Form. Nur Lepisma scheint eine geringe Ausnahme zu machen. Bei ihr ist nämlich nach Böttger 1910, a. O. p. 830 "die untere Hälfte massiger als die obere".

Die Struktur des Zentralkörpers ist ebenfalls eigenartig und z. T. rätselhaft. Er besteht nämlich aus einem Fasergeflecht, das dichter ist als das des übrigen Ersthirns. Diese Fasermasse ist nun meistens durch radiär verlaufende Spalten in rosettenförmig nebeneinander liegende Fächer geteilt ("fächerförmiges Gebilde" Dietl 1876). Diese Gliederung, die durch eintretende Faserbündel verursacht wird — bei der Ameise (Pietschker 1910, p. 39) liegen sogar zahlreiche Kerne in den Zwischenräumen — wurde wiederum bei allen Insekten, mit Ausnahme von Lepisma, beobachtet. Die Zahl der Fächer soll sogar für dieselbe Art konstant sein: bei Acheta = Gryllus campestris und Gryllotalpa vulgaris je 8 (Dietl 1876), bei Periplaneta ebenfalls 8 (Flögel 1878), bei der Biene 10 (Dietl 1876). — Auch bei

¹⁾ HALLER beobachtete bei Apis, daß Fasern von den Protozerebralloben und von den Sehganglien in den Zentralkörper eintreten (a. O. Fig. 8, 27, 28).

Forficula ist eine Fächerung durch radiale Faserbündel angedeutet, die meist von hinten in die große äußere Schale eintreten, sie durchbrechen und noch in die innere Kapsel eindringen (vgl. Taf. XIII). Doch ist es unmöglich, hier von einer eigentlichen Teilung zu sprechen oder gar die Anzahl der Teilfächer anzugeben. Keinesfalls ist diese Struktur so deutlich, wie dies Dietl für Gryllotalpa abbildet. Daß die durch die Fasern erzeugte Fächerung hier nur scheinbar ist, geht auch aus Querschnitten hervor. Hier zeigen sich deutliche Kreischen mit schwarzem Mittelpunkt. Dieser letztere ist jedesmal ein quer getroffenes Faserbündelchen, die Kreischen aber sind die radiären "Spalten", die also in Wirklichkeit Röhren sind. — Auffallend schien mir noch, daß bei Osmiumkonservierung die innere Kapsel sich häufig stärker schwärzt als die äußere (vielleicht infolge Glomerulenstruktur; vgl. Dixippus, p. 258).

Viallanes beschreibt und zeichnet für die Acridier eine umfangreiche Ganglienzellmasse des Zentralkörpers in der "pars intercerebralis". Auch bei Forficula sind ähnliche Zellen in dieser Gegend vorhanden, die ihre Fortsätze z. T. in den Faserhof um den Zentralkörper schicken. Da ich aber nie solche Axone wirklich in den Zentralkörper eindringen sah, und da die entsprechenden Zellen nicht senkrecht gegen ihn, sondern seitlich gerichtet sind, so möchte ich sie größtenteils den Ersthirnlappen zuzählen. Auch bei Lepisma scheinen keine Zellen zum Zentralkörper zu gehören (Böttger 1910). Dagegen finde ich unter ihm, den medianen Enden der Stiele anliegend, sowie an seinem seitlichen Rand sehr häufig Pakete kleiner Zellen, die vielleicht der Neuroglia angehören (z. B. Taf. XIII). Ähnliches fand Böttger bei Lepisma und Pietschker bei Camponotus.

Die Faserverbindungen des Zentralkörpers sind zahlreich und wohl ausgebildet. Ich beobachtete Bündel

- 1. zu den Hauptlappen des Ersthirns aus der konvexen Fläche der größeren Kapsel, sowie aus dem seitlichen Rande;
- 2. zu beiden Nebenlappen (s. u.!) des Ersthirns, Bündel, die aus der leicht konkaven Vorderfläche der kleineren Kapsel hervordringen und zunächst ihr entlang hinter den "Stäben" der Pilzstiele (s. u.!) verlaufen (*Br hi NZ*, Fig. 34, Taf. XI, XIII). Wahrscheinlich auch
- 3. zu den medianen Enden der Stiele (?);
- 4. zu den Pilzen und
- 5. zu den Riechlappen.

Eine Verschmelzung der größeren Zentralkörperkapsel mit den drei Loben des Viallanesschen Mittelersthirns, wie sie bei den Acridiern vorhanden ist (Viallanes 1887), scheint Forficula zu fehlen.

Bei verschiedenen Insekten wurden hinter oder unter dem Zentralkörper kleine paarige Faserballen gefunden, die "Knollen des Zentralkörpers" (les tubercules du corps central Viallanes), nämlich bei Acridiern (Viallanes 1887), Apis 1908, Camponotus (Pietschker 1910). Jonescu und Kenyon (Apis) fassen sie als Ozellenglomerulen auf. Auch diese Gebilde konnte ich bei Forficula nicht nachweisen (vgl. dagegen Dixippus p. 258!).

2. Die Protozerebralloben.

Die Haupt- und Nebenlappen des Ersthirns.)

Abbildung: horiz.: Fig. 1—7, Taf. IX; Fig. 33—38, Taf. XI bis XIII; quer: Fig. 15—27. Taf. X; sagitt.: Fig. 9—12, Taf. IX; Ha La und Ne La.)

Die Protozerebralloben oder Ersthirnlappen sind auch bei Forficula paarige Gebilde von erheblicher Größe. Sie verschmelzen unten (Fig. 24, Taf. X; Fig. 36) und oben (Fig. 20, Taf. X) in der Medianebene und sind auch durch mehrfache Kommissuren auf der Oberseite (Brob H Fig. 1, 24, Taf. X), Unterseite (Brun H Fig. 37), Vorderseite (Brvo N Fig. 33) und Hinterseite (Br hi H Fig. 33, 34) miteinander verbunden. Auf ihrer Außenseite tragen sie als Fortsätze die Sehlappen (Se La Fig. 7, Taf. IX), auf der unteren Hinterseite die Pilze (Fig. 12 Pt, Taf. IX), deren Stiele sich nach vorn fortsetzen und so die Ersthirnlappen durchbohren. In der Mitte lassen sie einen Raum frei, der hauptsächlich vom Zentralkörper und den medianen Verzweigungen der Pilzstiele erfüllt wird (Fig. 4, Taf. IX; Fig. 34).

Die Struktur der Ersthirnlappen entspricht den Angaben früherer Autoren. Eine äußerst feine und dichte Grundsubstanz, die aus kleinsten Pünktchen und Fäserchen zu bestehen scheint, die sog. "Punktsubstanz" älterer Forscher, wird von Zügen aus dickeren, lockeren Fasern in allen Richtungen durchzogen, deren Verlauf in dem Wirrsal nur selten längere Zeit zu verfolgen ist. Quer getroffen erscheinen diese Züge als lichte Hohlräume, die von wenigen dunklen Punkten erfüllt sind (z. B. Brqu Taf. XIII). Eine grundsätzliche Unterscheidung der Punktsubstanz von der Fasersubstanz kann wohl nicht aufrecht erhalten werden.

Die Fasermasse der Ersthirnlappen wird außen, hinten und vorne von einer Zellrinde von wechselnder Dicke umhüllt. Ihre Zellen sind von mittlerer Größe. Sie ordnen sich — wie mehrfach beschrieben wurde (z. B. von Haller) — zu Gruppen zusammen. Die Zellen jeder Gruppe lassen ihre Fasern zusammenströmen; diese treten dann durch gemeinsame Einströmungspforten in die Fasermasse des Gehirns ein (z. B. Ei Taf. XIII).

Ich fand Faserverbindungen der Ersthirnhauptlappen:

- 1. nach den Pilzen (Br me HP und Br la HP Fig. 35);
- 2. nach der inneren Sehmasse (Br Hin Sm Fig. 24, Taf. X; Fig. 35, Taf. XI, XIII);
- 3. nach der mittleren Sehmasse (Br H mi Sm Fig. 7, Taf. IX; Fig. 24, 23, 22, Taf. X; Fig. 37, Taf. XII);
- 4. zu den Nebenlappen (Br NH Fig. 33);
- 5. zum Mittelstück der Nebenlappen (s. u.!) (Br H Mi Fig. 34, Taf. XI, XIII);
- 6. zum Riechlappen ("Riechstrang") (Br HR Fig. 5, Taf. IX), wahrscheinlich auch
- 7. zum Zentralkörper.

Außer diesen Faserbrücken bestehen Verschmelzungen (aus "Punktsubstanz", "soudures" von Viallanes):

- 1. eine obere mit den Lappen der Gegenseite *VschmoH* Fig. 20, Taf. X);
- 2. eine untere mit diesen Lappen *Vschm un H* Fig. 20, 24, Taf. X; Fig. 36);
- 3. zwischen Haupt- und Nebenlappen (*Vschm H N* Fig. 35, Taf. XI, XIII);
- 4. zwischen den Ersthirnlappen und der "parosmetischen" oder "Nebenriechmasse" des Zweithirns (s. u.!) (*Vschm E Z* Fig. 6, 10, Taf. IX; Fig. 36);
- 5. zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse (*Vschm H in Sm* Fig. 23, Taf. X; Fig. 36);
- 6. vielleicht auch zwischen Ersthirn und Dritthirn (Fig. 7, 10, 11, Taf. IX).

Außer dem Zentralkörper gehören nach Viallanes noch drei kleine Lobi zum "Mittelersthirn" (protocérébron moyen), nämlich die paarigen lobes latéraux und der unpaare lobe médian. Ich halte es aber — wie schon erwähnt — für richtiger, diese drei Lobi als Teile der Protozerebralloben aufzufassen. Ich unterscheide die lobes latéraux als "Nebenlappen" von den Protozerebralloben Viallanes", den "Hauptlappen" und bezeichne beide

zusammen als "Ersthirnlappen". Der lobe médian von VIALLANES verbindet als "Mittelstück" die beiden "Nebenlappen" und ist eine der vielen Verschmelzungen der beiden Ersthirnhälften.

Die Nebenlappen (NeLa) (nach Viallanes: les lobes latéraux du protocérébron moyen) liegen vorwärts und etwas median von den Hauptlappen. Sie geben auf Horizontalschnitten meist füllhornartige Bilder (Fig. 33, 34). Sie grenzen hinten an die Hauptlappen und an die Stiele (HaLa und Sti Fig. 34), seitlich und vorne an den tiefen seitlichen Spalt zwischen Erstund Zweithirn (SpEZ), median an das "Mittelstück" (Mi) und die medianen Teile der Stiele bzw. an den großen "Riechstrang" (BrHR), unten und oben gehen sie bis zum Neurilemm.

In der Struktur unterscheiden sie sich wie das Mittelstück in keiner Weise von den Hauptlappen. Auch aus diesem Grunde faßt man die Nebenlappen besser mit den Hauptlappen zusammen als mit dem Zentralkörper, der bekanntlich viel dichter gefasert ist.

Die Nebenlappen besitzen bei Forficula Faserverbindungen nach dem Zentralkörper, nach den Stielen, dem Riechlappen, den Hauptlappen und unter sich. Sie stellen also einen der am besten verbundenen Hirnteile dar und sind daher für Orthopteren wohl von besonderer Wichtigkeit. Von oben nach unten beobachtet erscheint zuerst ein kräftiges Faserbündel zwischen den Nebenlappen jeder Seite (Fig. 33 Br vo N). Es liegt vor den medianen Enden der Pilzstiele und tritt aus dem medianen Rande des Füllhorns aus. Fast gleichzeitig scheint eine schwächere Kommissur hinter den medianen Stielenden demselben Zweck zu dienen. Sie kommt aber aus dem verjüngten Teil der Nebenlappen, also aus der Füllhornspitze. Sodann kommen Faserbrücken wohl zu den "Zapfen" der medianen Stielenden (Br N Za Fig. 33). Sie treten ebenfalls aus den Füllhornspitzen. Gleichzeitig geht ein Bündel aus dem lateralen Füllhornrand zu den angrenzenden Hauptlappen und dringt tief in diese ein (Br N H Fig. 33). Endlich verläßt noch ein sehr kompaktes Bündel zum Riechlappen auf dieser Höhe den Nebenlappen (BrNR Fig. 33). Es verläßt ganz vorne die Mitte des breiten Füllhornrandes und dringt als breites Band durch den Riechlappen bis zu seinem äußersten lateralen Rand. Seine Fasern breiten sich in den hellen Zwischenräumen zwischen den Glomerulen aus. Nochmal etwas tiefer erscheint eine sehr kräftige Brücke - ähnlich der vorigen — zwischen den Nebenlappen jeder Hirnhälfte. Sie liegt wieder hinter den medianen Stielenden und gibt deutliche Zweige ab, die nach hinten in die konkave Fläche der kleinen Zentralkapsel eindringen (Br hi N Z K Fig. 34), vielleicht auch solche nach vorn in die Stielenden. Bei Forficula finden sich also von den Nebenlappen ausgehend:

- 1. eine vordere Brücke zu den Nebenlappen der Gegenseite zu oberst BrvoN;
- 2. wahrscheinlich eine hintere obere Brücke zu den Lappen der Gegenseite;
- 3. eine hintere untere Brücke zu den Lappen der Gegenseite, zur kleinen Zentralkapsel (und vielleicht zu den Stielen) Br hi N Z;
- 4. eine seitliche Brücke zu den Hauptlappen des Ersthirns Br H N;
- 5. eine besondere hintere Brücke zu den Zapfen der Stiele BrNZa (?) (vielleicht == 3.?);
- 6. eine vordere Brücke zu den Riechballen BrNR.

An Verschmelzungen, d. h. an Stellen, wo sich die "Punktsubstanz" der früheren Autoren in diejenige benachbarter Hirnteile gleichartig fortsetzt, konnte ich von oben nach unten folgende feststellen: Ganz oben werden die Nebenlappen durch die medianwärts gerichteten Wurzeln der Stiele auf einen schmalen Streifen zusammengedrängt, der sich median nach hinten, und lateral nach der Außenseite in die Hauptlappen fortsetzt und median außerdem nach innen und unten mit dem Mittelstück und den Nebenlappen der Gegenseite verschmilzt. Diese letzte Verschmelzung wird nach unten immer breiter und ist nur ganz kurz durch das mächtige proto-deuterocerebrale Faserbündel ("Riechstrang") unterbrochen. Durch diese Unterbrechung und nur in diesem Augenblick erscheint das Mittelstück selbständig. hierher waren die Nebenlappen von den Hauptlappen leidlich geschieden. Auch äußerlich zeigte sich die Trennung durch eine deutliche Furche (SpHN Fig. 33), die von dem tiefen protodeuterozerebralen Spalt ausging. Nun beginnt aber auch eine Verschmelzung der Nebenlappen mit den Hauptlappen nach der Außenseite (Vschm HN Taf. XIII). Noch etwas tiefer fließen Hauptlappen, Nebenlappen und sogar Zweit- und Dritthirn zu einer zusammenhängenden Masse ineinander; das Mittelstück ist in dieser Tiefe schon verschwunden (Fig. 6, Taf. IX; Fig. 36).

Vergleichen wir wieder diese Befunde mit den Verhältnissen bei Acridiern, so zeigen sich sonderbarerweise Unterschiede, denn VIALLANES fand umgekehrt die Verschmelzung der drei Lappen (Nebenlappen und Mittelstück) vorne, d. h. auf Forficula übertragen: oben, während sie hinten völlig getrennt sind; außerdem ist dort die obere (d. i. unsere hintere) Kapsel des Zentralkörpers vorne mit jenen drei Teilen verwachsen, hinten aber frei. Auch diese Verschmelzung (bei Forficula: oben mit der hinteren Kapsel) scheint Forficula zu fehlen.

Zu den Nebenlappen gehört ein Teil der Ganglienzellen im tiefen Spalt zwischen Erst- und Zweithirn $(S \not p E Z)$. Sie sind durch Größe und Färbung nicht ausgezeichnet. Ich fand eine Einströmung mit zahlreichen Fasern (Ei Taf. XIII).

Das "Mittelstück" der Protozerebralloben (Mi) (le lobe médian von Viallanes) liegt bei Forficula unmittelbar vor den medianen Teilen der Pilzstiele (Fig. 4, Taf. IX, XIII). Es hat die Form eines Querbalkens, dessen Langseiten leicht sanduhrförmig einwärts geschwungen sind. Es ist aber nur sehr schwach entwickelt und kann als bloße quere Verschmelzung der paarigen Nebenlappen angesehen werden. Doch mag es immerhin — mit Viallanes — als besonderer Gehirnteil aufgefaßt werden, da andere Gehirnteile Faserbrücken dorthin senden.

Ein kräftiges Bündel geht von den beiden seitlichen Enden zwischen den medianen Teilen der Pilzstiele und den Nebenlappen zu den Hauptlappen und vielleicht weiter zu den Stämmen der Stiele (Br Mi H Fig. 34, Taf. XI, XIII). Es liegt unmittelbar unter den hinteren Kommissuren der Nebenlappen und kreuzt die mächtigen Bahnen, die vom Zweithirn zum Ersthirn gehen (den "Riechstrang"). Diese Kreuzung, die übrigens keine echte Durchflechtung ist, ist eine der auffälligsten Stellen des Forficula-Gehirns (Taf. XIII).

Außerdem setzt sich unser Mittelstück durch seitliche Verschmelzungen unmittelbar in die Nebenlappen und Riechlappen fort. Die Verschmelzung mit den Nebenlappen findet sich oben und unten (Vschm Mi N Fig. 33, 35); nur in der Mitte erscheint das Mittelstück durch den "Riechstrang" selbständig Fig. 34). Mit dem Riechlappen ist das Mittelstück nur unten verschmolzen (Vschm Mi R Fig. 35, Taf. XI, XIII). Bei den Acridiern fand VIALLANES allerdings nur vorne eine Verschmelzung der drei Lappen seines protocérébron moyen, die der oberen von Forficula entsprechen würde. Hinten erscheinen sie dort getrennt.

3. Die Hirnbrücke.

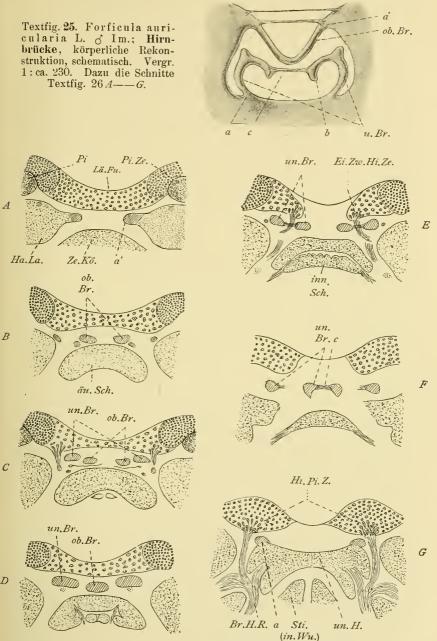
Synon.: s. p. 165!

Abbildung: horiz.: Fig. 6, Taf. IX; Fig. 36, 37, Taf. XI, XII; Hi Br. Textfig. 26; quer: Fig. 25, Taf. X; körperl. Textfig. 25.

Obwohl die Hirnbrücke ein charakteristischer und regelmäßig vorkommender Teil des Insektengehirns zu sein scheint, wurde sie wegen ihrer Kleinheit und versteckten Lage erst 1887 von Viallanes mittels der Schnittmethoden entdeckt. Sie bildet bei den Acridiern einen hochgeschwungenen Bogen über dem Zentralkörper, der brückenartig zwischen den Hauptlappen des Ersthirns ausgespannt ist. Ähnlich sind Form und Lage bei Apis und Camponotus. Da sie nicht aus Faserbündeln, sondern aus "Punktsubstanz" besteht, so möchte ich den irreführenden Namen "Faserbrücke" (fibrillar arch Kenyon 1896) vermeiden. Die Bezeichnungen "Ozellarnervenbrücke" (Jonescu) und "Nervenbrücke" (Pietschker) gründen sich auf die Annahme Jonescus, daß die Hirnbrücke "eine chiasmatische Bahn der Ozellennerven" darstelle (a. O. p. 142). Diese für Apis nachgewiesenen "engen Beziehungen zu den Ozellarnervenfasern" scheinen aber nicht allgemein und wesentlich zu sein. Denn bei Tieren mit Stirnaugen sind besondere Ozellenganglien ausgebildet, die Ozellarglomerulen (les tubercules ocellairs VIALL.). Außerdem ist die Hirnbrücke bei Insekten vorhanden und wohl ausgebildet, denen Ozellen fehlen. Meistens entsprechen aber teilweise oder ganz rückgebildeten Organen eben solche Nervenzentren (vgl. Libelle: rudimentäre Fühler und Riechlappen; Typhlopone und Anophtalmus fehlende Augen und Sehlappen; Eutermes peruanus ¥ (s. u. p. 252!) fehlende Augen und rudimentäre Sehlappen). Endlich fand Pietschker bei einer und derselben Art (Camponotus ligniperdus) die Hirnbrücke gleich gut entwickelt, ob nun Ozellen fehlten (\) oder nicht (♂, ♀).

Auch bei Forficula ist die Hirnbrücke wohl ausgebildet, obwohl Ozellen hier und anscheinend überhaupt 1) bei Forficuliden nicht vorkommen. Sie liegt normal entsprechend der veränderten Gehirnlage hinter dem Zentralkörper. Völlig abweichend ist aber ihre Form. Ich gebe in Textfig. 26 eine Reihe von Horizontalschnitten, die die Hirnbrücke quer treffen. Durch deren Kombination erhält man den merkwürdigen und komplizierten Verlauf des Organes (Textfig. 25). Bei Apis ein einziger, plumper und wenig

¹⁾ S. p. 157 Fußnote.



Textfig. 26A—G. Querschnitte der Hirnbrücke von Forficula auricularia L. & Im.; Horizontalschnitte des Gehirns (Richtung E in Fig. 32, Taf. IX; Umrisse mit Abbe, schematisiert. A oberster, G tiefster Schnitt, oben im Bild ist hinten am Tier. In G: Ringstrang in drei Äste gespalten, deren einer zu den Hinterpilzzellen geht. Vergr. 1:188.

gekrümmter Bogen besteht sie bei Forficula eigentlich aus drei schlanken, hochgeschwungenen Bögen. Man könnte sie in eine untere Doppelbrücke (uBr Textfig. 25) und in eine obere einfache Brücke zerlegen (o Br). Die Doppelbrücke besteht aus zwei Bögen, von denen jeweils die medialen Bogenenden kürzer sind als die lateralen. Diese stehen auf dem unteren, medialen Teil der Hauptlappen auf (a), jene endigen frei und ohne sich zu berühren (b). Doch sind sie durch einen kurzen Faserstrang medianwärts vereinigt (c). Die obere, einfache Brücke (o Br) steht sozusagen auf dem Kopf. Ihre Pfeiler endigen auf dem oberen, medialen Teil der Hauptlappen (a'). Der mediane, scharf gekrümmte Teil dieser Brücke ragt zwischen die zwei Bögen der Doppelbrücke hinein. Einen Zusammenhang beider Brücken konnte ich nicht feststellen. Da, wo die einfache Brücke oben dem Hauptlappen aufsitzt (a'), sind zwei deutliche dünne Faserbündel zwischen den Hauptlappen ausgespannt: dies sind die schon erwähnten hinteren Ersthirnkommissuren.

Beziehungen zwischen der Hirnbrücke, den Pilzen und den großen Zwischenhirnzellen ("pars intercerebralis") sind nach der Richtung des Faserverlaufes höchst wahrscheinlich vorhanden, der exakte Verlauf im einzelnen ist aber überaus schwierig und mühsam zu verfolgen. (Über die mediane Faserkreuzung unter der Hirnbrücke s. u. p. 195!)

Bei der vieluntersuchten Periplaneta und bei Lepisma haben wir keine Angaben über Vorhandensein und Ausbildung der Hirnbrücke. Leider nimmt auch die Altensche Arbeit, die zahlreiche Arten der Hautflüglerordnung behandelt, keinen Bezug auf diese vermutlich nicht konstanten Verhältnisse.

4. Die Faserzüge innerhalb der Ersthirnlappen.

Die Fasermasse der Protozerebralloben besteht bekanntlich aus der "Punktsubstanz" der früheren Beobachter und aus Bündeln von groben Fasern, die die Punktsubstanz kreuz und quer, aber vollkommen regelmäßig und symmetrisch, durchsetzen. Die "Punktsubstanz" stellt einfach die letzten und überaus feinen Verästelungen jener Faserbündel vor, die sich innig verflechten. Nach Flögel (1878) schwankt das Massenverhältnis zwischen Punktsubstanz und Faserbündeln. Bei Cossus fand er z. B. die ganzen Ersthirnlappen aus Faserzügen bestehend; d. h. also, daß dort die Verästelung und Verflechtung der Fasern weniger weit geht (vgl. u. p. 256: Dixippus!). Bei Forficula gibt es dagegen ziemlich

viel "Punktsubstanz". Die Faserzüge, die sie durchziehen, sind meist sehr mühsam zu verfolgen, wenn sie nicht längere Zeit parallel der Schnittrichtung verlaufen.

Der Riechstrang. Außer den anderweitig beschriebenen Faserbündeln möchte ich noch auf einen Faserzug näher eingehen, der an Größe und Deutlichkeit alle übrigen weit übertrifft: es ist das mächtige proto-deuterozerebrale Bündel, der "Riechstrang", der bereits mehrfach erwähnt wurde. Bei günstiger Schnittrichtung sieht man den Hauptlappen der ganzen Länge nach von hinten nach vorn in der Richtung der Pilzstämme, aber etwas tiefer und mehr medial von einem lichten Gang durchbrochen, in dem das grobdrähtige und sehr breite Bündel verläuft. Seine Fasern kommen von den Zellen unter oder hinter den Pilzen, die an Größe den Zwischenhirnzellen (pars intercerebralis) wenig nachstehen (Fig. 11, Taf. IX; Textfig. 26 Hi Pi Ze). Diese Zellen sind überaus typisch und weitverbreitet. Ich bezeichne sie als "Hinterpilzzellen". Nach vorne kann man die Fasern bis zu den lateralen Zellen des Riechlappens verfolgen. Sie treten aus diesen zwischen den Glomerulen hindurch und bilden ein kräftiges Bündel, das aus mehreren Strängen besteht. Dieser Riechstrang zieht vom Riechlappen nach hinten ins Protocerebrum (Br HR Fig. 34) — nicht zu verwechseln mit einem ähnlichen, etwas höheren Faserzug vom Riechlappen zum Nebenlappen (BrNR Fig. 33) — und gabelt sich etwa auf der Höhe des Zentralkörpers in drei Äste: einen lateralen in den Hauptlappen (und vielleicht weiterhin in den Sehlappen), einen rückwärtigen zu den Hinterpilzzellen, und einen mehr medialen, ebenfalls rückwärtigen in den medialen Teil der Hauptlappen (Fig. 5, Taf. IX; Textfig. 26). Vielleicht treten auch einige von diesen letzteren Fasern in den Zentralkörper. Auf Sagittalbildern (Fig. 11, Taf. IX) erscheint der rückwärtige Ast wie eine Art Pilzstiel; die Gabelung erscheint als sternförmige Kreuzung oder als Faserwirbel. Sie entspricht wohl dem "Wurzelgeflecht" Flögels bei Periplaneta.

Die Hinterpilzzellen wie auch der Faserzug sind typische Bildungen, denn sie finden sich mit großer Beständigkeit bei fast allen untersuchten Insekten (vgl. Apis Textfig. 23, Dixippus Textfig. 39, Ödipoda Textfig. 37, Fulgora Textfig. 20). Es wäre möglich, daß dieses Bündel das Homologon des bei Eutermes gefundenen unteren rückläufigen Pilzstieles bildet (s. u. p. 252!) (Textfig. 34 urü Wu).

Auf die Verschmelzungen und Faserbrücken der beiderseitigen Ersthirnlappen habe ich schon eingangs (p. 185 ff.) hingewiesen. Ich fasse hier sämtliche bei Forficula gefundenen Verschmelzungen und Kommissuren zusammen. Sie sind z. T. erst unten näher beschrieben. Es gibt demnach:

- 1. eine obere Verschmelzung der Hauptlappen jeder Seite: *Vschm ob H* Fig. 20, Taf. X;
- 2. eine untere Verschmelzung ebenso: *Vschm un H* Fig. 20, 24, Taf. X;
- 3. eine Verschmelzung zwischen Haupt- und Nebenlappen derselben Seite: $Vschm\ H\ N$ Fig. 35, Taf. XI, XIII;
- 4. eine Verschmelzung zwischen Ertshirnlappen und Nebenriechmasse ("parosmetischer Masse") des Zweithirns: *Vschm E Z* Fig. 6, 10, Taf. IX; Fig. 36;
- 5. eine Verschmelzung zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse: *Vschm H in Sm* Fig. 23, Taf. X; Fig. 36;
- 6. zwei Verschmelzungen zwischen Nebenlappen und Mittelstück: *Vschm Mi N* Fig. 33, 35;
- 7. eine obere Faserbrücke zwischen den Hauptlappen jeder Seite: *Br ob H* Fig. 1, Taf. IX; Fig. 24, Taf. X;
- 8. eine untere Faserbrücke zwischen denselben: Brun H Fig. 37;
- 9. eine hintere Faserbrücke zwischen den Hauptlappen: Br h H Fig. 33, 34;
- eine vordere Faserbrücke zwischen den Nebenlappen jeder Seite (vor den medianen Pilzstielen): Brvo N Fig. 33;
- 11. eine hintere Faserbrücke zwischen den Nebenlappen jeder Seite (hinter den medianen Pilzstielen) und dem Zentralkörper: Br hi NZ Fig. 33;
- 12. eine seitliche Faserbrücke zwischen Haupt- und Nebenlappen derselben Seite: BrHN Fig. 33;
- 13. eine seitliche Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Mittelstück: Br H Mi Fig. 34, Taf. XI, XIII;
- 14. eine seitliche obere Faserbrücke zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse: Br H in Sm Fig. 35, Taf. XI, XIII;
- 15. eine seitliche untere Faserbrücke zwischen Hauptlappen und mittlerer Sehmasse 1): Br H m Sm Fig. 7, 24, 23, 22, Taf. X; Fig. 37;
- 16. zahlreiche Faserbündel zwischen innerer und mittlerer Sehmasse: mi Kr Fig. 23, 21, Taf. X;

¹⁾ Eventuell zwischen den mittleren Sehmassen jeder Seite.

- 17. zahlreiche Faserbündel zwischen mittlerer und äußerer Sehmasse ("äußere Kreuzung"): äu Kr Fig. 22—25;
- 18. eine Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Zentralkörper Br H Z K (?);
- 19. eine hintere Faserbrücke zwischen den Nebenlappen und Stielzapfen (?): Br N Za Fig. 33;
- 20. eine hintere Faserbrücke zwischen Zentralkörper und Pilzhüten (?);
- 21. eine Faserbrücke zwischen Zentralkörper und Riechlappen (?);
- 22. eine vordere (obere) Faserbrücke zwischen den Nebenlappen und Riechlappen derselben Seite: BrNR Fig. 33;
- 23. eine vordere (etwas tiefere) Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Riechlappen ("Riechstrang"): $Br\ HR$ Fig. 5, 34;
- 24. eine mediale Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Pilzhut: Br me H Pi Fig. 35;
- 25. eine laterale Faserbrücke zwischen Hauptlappen und Pilzhut: Br la HPi Fig. 35, Taf. XI, XIII;
- 26. eine (obere) Faserbrücke zwischen den Riechlappen jeder Seite: BrR Fig. 33; Fig. 6, Taf. IX;
- 27. eine Verschmelzung zwischen Riechlappen und Mittelstück: *Vschm Mi Ri* Fig. 35, Taf. XI, XIII;
- 28. zwei (untere) Faserbrücken zwischen den Dritthirnhälften jeder Seite: *Br Tr* Fig. 13, 28, Taf. X; Textfig. 2.

Hier erwähne ich noch eine merkwürdige Faserkreuzung, die — äußerst zart und schwer aufzufinden — auf Horizontalschnitten (in der Richtung *B* auf Fig. 32, Taf. IX) median, vor der Hirnbrücke und gleich unter der hinteren Kapsel des Zentralkörpers liegt. Die Herkunft ihrer Fasern ist nicht sicher zu ermitteln. Wahrscheinlich kommen sie aus den Hauptlappen und geher zur Hirnbrücke. VIALLANES und HALLER haben an dieser Stelle ebenfalls Faserkreuzungen abgebildet.

5. Die Zellrinde des Ersthirns.

Das Ersthirn (Protocerebrum) ist größtenteils von einer Zellhülle bedeckt, deren Mächtigkeit von 1 bis ca. 6 Schichten wechselt. Ihre Zellen sind im allgemeinen klein, z. B. im Vergleich mit denen von Dixippus. Sie unterscheiden sich gegenseitig, besonders nach Größe und Färbbarkeit. Man kann fünf Typen unterscheiden; 1. die normalen Ganglienzellen von mittlerer Größe und Färbbarkeit, die z. B. Haupt- und Nebenlappen, Riechlappen und Dritthirn umgeben; 2. die Zellen der

Pilze und der äußeren und mittleren Sehmassen, die - besonders die ersteren - sich durch Kleinheit und höchste Färbbarkeit hervortun. Der Übergang von diesen kleinen dunklen Zellen zu denen der Umgebung ist nicht allmählich, sondern plötzlich und unvermittelt; 3. "Riesenzellen", die nur vereinzelt und an bestimmten Stellen der Zellrinde vorkommen, finden sich meist in der medianen Längsfurche zwischen den Pilzhügeln jeder Seite (hintere Pars intercerebralis, Zwischenhirnzellen) (Taf. XIII, Ri Ze). Sie besitzen im Gegensatz zu allen anderen einen sehr großen Zellkern mit deutlichem Nukleolus; ihr Querschnitt hat ungefähr das 10fache 1) einer gewöhnlichen Ganglienzelle; 4. vielleicht kommt den Zellen hinter oder unter den Pilzen (Hinterpilzzellen) und median von ihnen (Zwischenhirnzellen) auch eine besondere Stellung zu. Sie sind größer als die Normalzellen, und von den Hinterpilzzellen geht bekanntlich der Riechstrang durch das ganze Ersthirn zu lateralen Zellen des Riechlappens; 5. sehr kleine Zellen, die mit Ausnahme der Chromatinkörner sich nur ganz schwach färben. Sie kommen - immer vereinzelt oder in ganz kleinen Gruppen - auch innerhalb der Fasermasse vor und liegen z. B. häufiger unterhalb und seitlich vom Zentralkörper. Sie werden z. T. als Kerne der Stützgewebszellen (Neuroglia) aufgefaßt (vgl. Taf. XIII).

Über die Zugehörigkeit der verschiedenen Zellpartien zu den einzelnen Teilen des Ersthirns wird in den betreffenden Abschnitten gesprochen (Pilzzellen p. 202, Opticuszellen p. 212, Nebenlappen p. 189, Zentralkörper p. 184).

Die Zellhülle ist vorne im Winkel zwischen den Riechlappen (vor dem "Mittelstück" der Nebenlappen und vor der Faserbrücke der beiden Riechlappen) nur ganz dünn und fehlt völlig auf der Dorsal- und Ventralseite des Ersthirns (vgl. z. B. Fig. 10—12, Taf. IX; Textfig. 6!).

Von den zahlreichen Einströmungen der Zellfasern in die Markmasse ("Faserpforten") fällt besonders eine deutliche Pforte lateral von den Pilzen auf: Textfig. 29 Ei; eine weitere größere Pforte liegt da, wo der Sehlappen dem Hauptlappen aufsitzt und zwar dorsal. Merkwürdig sind auch die deutlichen Einströmungen der Zwischenhirnzellen durch die Bögen der Hirnbrücke: Textfig. 26 Ei Zw Hi Ze.

¹⁾ Dasselbe Verhältnis findet Flögel (1878) bei Aeschna mixta, einer Wasserjungfer.

Hier erwähne ich noch eine sonderbare Zellgruppe, die jederseits zwischen den Pilzen und den Sehlappen liegt. Es liegen hier mehrere Riesenzellen beisammen (Fig. 22, 23 Rie Ze), die sich auch durch ihre Färbung von den Nachbarzellen unterscheiden. Diese Riesenzellen entsprechen vielleicht den Ganglienbildungszellen, die Heymons beim Forficulaembryo beschreibt.

6. Die Pilze.

Synon.: s. Tab. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Fig. 3-6, Taf. IX; Fig. 33-37, Taf. XI, XII, XIII; Fig. 29, Taf. IX; quer: Fig. 26, Taf. X; Körperl. Fig. 29 u. 29a, Taf. IX; sagitt.: Fig. 10-12.

Die Pilze sind bekanntlich von besonderer Bedeutung, weil sie vor allem komplizierten Instinkten dienen und bei den höher entwickelten Formen wahrscheinlich auch den Sitz des Gedächtnisses darstellen.

Über die Pilze von Forficula sagt Flögel (a. a. O. p. 574), bisher der einzige Gewährsmann für dieses Objekt: "... ein sehr wesentlicher Unterschied (nämlich gegenüber Blatta [Periplaneta] orientalis) stellt sich auf den ersten Blick bei den "Bechern" heraus. Der "Hinterast" begibt sich freilich ebenso nach oben und hinten; indes gibt es hier nicht vier, sondern nur zwei Körper, welche als die verschmolzenen Becher angesehen werden müssen. Sie sind nicht mehr becherförmig, sondern stellen sich als rundliche Massen dar, von allen Seiten bekleidet mit sehr kleinen Ganglienzellen. (Bei genauem Zusehen findet man aber doch seichte Vertiefungen.)"

Demgegenüber stellte ich folgendes fest: Forficula auricularia L. besitzt jederseits nicht ein, sondern zwei Pilze, nämlich einen oberen Sammelpilz, der aus drei Teilpilzen besteht und einen unteren einfachen Pilz. Infolge ihrer eigenartigen Lage sieht man sie nur auf gewissen schiefen Schnitten alle zusammen, während andere Schnitte nur einen oder zwei Pilze zeigen.

Eigenartig ist auch ihre Lage im Gehirn. Während sonst die Pilze dem Gehirn dorsal aufsitzen und ihre Stiele fast senkrecht nach unten senden (vgl. Periplancta orientalis (Haller), Camponotus ligniperdus: H. Pietschker, a. O. Textfig. 14; Apis mellifica L.: Jonescu a. O. Textfig. 10 A u. 13; Wespe nach Viallanes: Jonescu Textfig. 10 B; zahlreiche Hymenopteren: v. Altens Textfiguren), lagern sie bei Forficula ganz caudal und etwas nach unten verschoben. Diese ungewöhnliche

Lagerung ist aber nur die Folge einer veränderten Lage des ganzen Gehirns, da die Pilze und ihre Stiele zu den übrigen Gehirnteilen eine ähnliche Lage haben wie in anderen Gehirnen.

Die beiden (der untere einfache und der obere Sammelpilz) Pilze unterscheiden sich in mehreren wesentlichen Stücken. Der hintere oder untere ist wesentlich kleiner als der vordere oder obere (Fig. 12, Taf. IX ob. Pi u. u Pi). Er liegt diesem dicht an, ja seine Markmasse ist anscheinend ein wenig in die des oberen eingelassen. Sein breiter Pilzhut ist gewölbt und zeigt auf wenigen Schnitten seichte Einsenkungen an der Stelle, wo die Fasern aus den zugehörigen Zellen in die Fasermasse des Pilzes einströmen. Diese Form hat schon Flögel für Forficula angegeben. Sie scheint bei Orthopteren die häufigste zu sein, da sie fast allen bisher untersuchten Vertretern zukommt und bis jetzt nur bei den Pilzen von Oedipoda und Periplaneta der Bechertyp gefunden ist.

Der Pilz zeigt zweierlei Struktur. Auf Sagittalschnitten (Fig. 12, Taf. IX) erscheint in der Mitte des Pilzes ein Zapfen von feinsten Fasern, die von den Pilzzellen herkommen und in den Stiel weitergehen. Dieser zentrale Teil erscheint demnach als die unmittelbare Fortsetzung des Pilzstiels nach rückwärts. In der Zapfenachse verläuft eine enge Höhlung, in welcher wenige Fäserchen liegen, die ebenfalls von den zum Pilz gehörigen Ganglienzellen herkommen. An der Stelle, wo die Höhlung nach außen mündet und die Zellfasern in sie eintreten, erscheint sie leicht trichterartig erweitert. Um jeden Zapfen herum liegt nun ein Mantel kleiner Faserbällchen, die an die Glomeruli des Riechlappens erinnern, jedoch weit kleiner sind (Fig. 6, 12, 26, Taf. IX bis XIII, Pi Bä). Böttger hat für Lepisma ebensolche Faserbällchen beschrieben, welche die Stiele umgeben. Er hat sie in der Art erklärt, daß die zu den großen Fasern des Stils gehörigen Dendriten als Seitenästchen von den Fasern abgehen und in diesen Faserbällchen mit anderen Endbäumchen in Verbindung treten, was ich auch für sehr wahrscheinlich halte.

Der obere Pilz jeder Seite übertrifft den eben beschriebenen unteren fast um das doppelte an Volumen. Indessen ist er nicht etwa ein Pilz in vergrößertem Maßstab, sondern sozusagen aus drei Pilzen zusammengesetzt. Er besitzt nämlich drei dichtfaserige zentrale Zapfen, je mit umgebenden Faserbällchen, mit je einem Einströmungstrichter für die Zellfasern und je mit zugehörigen Ganglienzellen. Diese drei Einzelpilze liegen seitlich

nebeneinander ungefähr in derselben Horizontalebene (Fig. 26, Taf. X, In Pi u. Au Pi). Zwei von ihnen gehören wieder enger zusammen (Au Pi) und erscheinen auf manchen, namentlich Querschnitten wie ein einziger Einzelpilz. Der dritte dagegen ist immer besser getrennt und selbständiger (In Pi). Und zwar ist dieser selbständige Einzelpilz stets der innerste von den dreien, d. h. der mediane; der mittlere und der äußere, also die mehr lateralen sind die näher zusammengehörigen. Diese Trennung in drei Einzelpilze, die innerlich durch die Struktur so deutlich wird, ist äußerlich kaum angedeutet. Von außen erscheint der obere Pilz — abgesehen von geringen Kerben in der Zellenmasse — als einheitlich.

Das Lageverhältnis der Pilze unter sich ist von phylogenetischem Interesse, wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren hervorgeht, so besonders aus der H. v. Altens für die Hymenopteren. Dieses Lageverhältnis wird bei Formen mit völlig getrennten Pilzen durch die sogenannte Spaltfurche ("la scissure" von VIALLANES) bezeichnet (Textfig. 10 von Pietschker 1910) oder, wo diese nicht selbst erscheint, durch eine gemeinsame Tangente an die beiden kreisförmigen Tangentialschnitte der Pilzhüte. Nun besitzt aber Forficula unvollständig getrennte Pilze, so daß Tangentialschnitte das Bild zweier sich schneidender Kreise oder Ellipsen ergeben. In diesem Fall entspricht der Spaltfurche eine Linie, die durch die beiden Schnittpunkte geht. Schnitte, die die breite Hutfläche der Pilze tangential treffen, müssen bei Forficula von hinten oben nach unten vorn geführt sein. Derartige Schiefschnitte zeigen, daß der untere Pilz ziemlich genau hinter oder unter dem oberen liegt (Fig. 26, Taf. X, uPi). Die Trennungsfurche verläuft also quer und horizontal. - Die Lage der Teilpilze des oberen großen Pilzes ist bereits bezeichnet worden.

Forficula besitzt also jederseits zwei Pilze, die hinter- oder übereinander liegen. Die beiden sind einander nicht gleichwertig. Der untere, kleinere ist ein großer einfacher Pilz, der obere, viel größere ist ein zusammengesetzter oder Sammelpilz, der aus drei Teilpilzen besteht, die einzeln etwas kleiner sind als der untere selbständige Einzelpilz. Von diesen drei oberen Pilzen habe ich die beiden äußeren enger zusammen gefaßt, da sie auch in einen einzigen Stiel übergehen. Wir werden also drei Stiele finden: den Stiel des unteren Pilzes, den des inneren oberen und den der beiden äußeren oberen Pilze.

Die Pilzstiele.

Synon.: s. Tab. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Fig. 1—5, Taf. IX; Fig. 29, 29 a, 31, Taf. IX; Fig. 33—35, Taf. XI, XIII; quer: Fig. 14 bis 27, Taf. X; sagitt.: Fig. 11, 12, Taf. IX; Textfig. 6.

Sti. AuSti. AuSti. In Sti. In Sta. In Za. U Sti

"Stiele" heißt man bekanntlich die nach vorn gehenden Fortsetzungen der Pilzhutfasermassen, die in die Protozerebralloben eindringen. Bezüglich ihrer Form, Lage und Ansatzstelle verhalten sie sich zu diesen Fasermassen ganz wie natürliche Pilzstiele zu ihren Pilzhüten. Förficula besitzt nun jederseits drei Stiele. Einer davon entstammt dem einfachen unteren Pilz, die beiden anderen dem oberen Sammelpilz. Von den drei Teilpilzen des letzteren bildet der mediane einen Stiel für sich, während die Fasern aus den beiden lateralen Teilpilzen noch vor ihrem Eintritt in die Protozerebralloben zu einem einzigen Stiel zusammenfließen. Der Verlauf der drei Stiele ist sehr ähnlich und die beiden Stiele des oberen Pilzes gleichen sich auch in der Verzweigungsweise. Diese Verzweigung gestaltet ihren Verlauf einigermaßen kompliziert. Sie durchziehen die Protozerebralloben, bogenförmig nach innen sich krümmend und gabeln sich in Äste (Fig. 29, Taf. IX). Dabei liegen sie stets dicht aneinander und ergänzen sich zu einem im Querschnitt etwa kreisrunden oder ovalen Stab. Ihre jeweilige gegenseitige Lagerung geht am klarsten aus Querschnitten des Stiels hervor. Ich werde von nun an zur leichteren Unterscheidung den Stiel des unteren Pilzes den "unteren Stiel" heißen (u Sti, in den Figuren grau), ferner den des medialen Teilpilzes den "Innenstiel" (In Sti, in den Figuren rot) und den von den Lateralpilzen den "Außenstiel" (Au Sti, in den Figuren graurot). Zunächst liegt der untere Stiel am meisten lateral und zugleich am tiefsten; der Innenstiel liegt medial und am höchsten, der Außenstiel hält die Mitte. Und zwar liegen alle drei Querschnitte in einer Geraden, die also schief von oben

innen nach unten außen verläuft (Fig. 5, 25-22,

29a: a, Taf. IX u. X). Gleich darauf sinkt der Außenstiel zwischen dem unteren und dem Innenstiel in die Tiefe, so daß die Querschnitte

ein Dreieck bilden (Fig. 21—18, 29a: b, Taf. IX).

Diese Lagerung bleibt nun während des ferneren Verlaufs im allgemeinen bestehen. Die Stiele ziehen nun jederseits nach vorn, zugleich ein wenig nach innen und oben (Fig. 4, 12, 29, Taf. IX; Fig. 33—35). Vorne, nahe an der Peripherie der Protozerebralloben, biegen sie medianwärts um und wenden sich für eine kurze Strecke nach innen und ein wenig nach oben (Fig. 2, 11, 12, 16—14, Taf. IX u. X).

Nun zweigt von sämtlichen drei Stielen je ein Ast ab, der nach innen und nach unten bis zur Medianebene zieht. Die Verzweigungsstelle heißt Flögel (1878), Astwinkel" (Fig. 2, 3, 29, Taf. IX, 16-14, Taf. X In Wu). Diese drei Äste entsprechen den "inneren Wurzeln" Jonescus und anderer Autoren und den "Balken" Flögels. Die drei anderen Teiläste biegen bald nach der Abzweigung zurück, so daß sie einen Winkel von beiläufig 450 mit der ursprünglichen Richtung der Stämme bilden... "rückläufige Wurzeln" (Fig. 11, 12, 1, 29, 16—18, Taf. XI u. X, rü Wu). Da sich die gegenseitige Lagerung der Stiele kaum ändert, so erscheint der bisher ventrale untere Stiel infolge der Biegung zu oberst (Fig. 14, 15, 11, 12). Übrigens ist dieser rückläufige Ast des unteren Stiels nur ganz kurz, während die entsprechenden Äste des Außenund des Innenstiels ziemlich lang und massig sind (Fig. sag. 11, 12; quer 15-21; hor. 1, 29). Diese letzteren enden ziemlich scharf begrenzt und ohne erhebliche Schwellung in der Fasermasse der Protozerabralloben 1).

Kehren wir nun zu den drei Innenwurzeln zurück, so liegt hier der "untere Stiel", wie zu erwarten ist, vorne unten, die beiden anderen ungefähr untereinander, hinter dem "unteren". Wieder ist letzterer am dünnsten, der Außenstiel am stärksten entwickelt (Fig. 3, 26, 29a: d). Auch hört der "untere Stiel" in der Medianebene ohne weitere Verzweigungen auf. Nicht so die beiden anderen. Von diesen richtet sich der Außenstiel kurz vor der Medianebene dorsalwärts zu einem senkrechten Stab (Au Stb) auf, der auch ventralwärts einen kurzen Fortsatz trägt, an welchem die beiderseitigen Stiele sehr dicht zusammentreten. Auch der Innenstiel bildet einen ähnlichen senkrechten Stab vor dem eben genannten (In Stb). Die beiden Stäbe scheinen sich mit denen der Gegenseite zu berühren (Fig. 4, 3, 2, 5, 29, Taf. IX; 15—20, Taf. X; 33—35, Taf. XI; Textfig. 6).

Kurz bevor sich der Außenstiel zu dem genannten senkrechten Stab aufrichtet, gibt er einen weiteren kleinen Ast ab,

¹⁾ Die Angabe Flögels, daß das "Vorderhorn", d. h. die rückläufige Wurzel bei Forficula "kompliziert verästelt" sei, ist demnach unrichtig.

welcher im Bogen nach hinten oben und medianwärts geht, und als kurzer Zapfen (Au Za) vor dem Zentralkörper endet. Er überdeckt noch ein wenig die innere, kleinere Schale desselben (Fig. 10—20; 3, Taf. IX u. X; 33, 34, Taf. XI; Textfig. 6, Au St Fig. 29, Taf. IX).

Der Innenstiel geht parallel dem Außenstiel und zeigt ganz dieselben Bildungen je vor den entsprechenden des Außenstiels, einen dorsalgerichteten Stab (In Stb Fig. 16, 17; 2, 3, 33; 29, Taf. IX—XI) und einen hinteren Zapfen (In Za Fig. 17—20; 2, 3, 33; 29). Zur Unterscheidung bezeichne ich die Bildungen des Außenstiels als Außenstab und Außenzapfen, die des Innenstiels als Innenstab und Innenzapfen.

Struktur. Die Pilzstiele scheinen aus lauter parallel verlaufenden Fasern zu bestehen. Über den Verlauf der Fasern findet man einige Angaben bei Kenyon und Haller. Ob die Stiele von einer Neurilemmscheide umhüllt sind, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen; doch sind ihre Schnittbilder immer scharf von den angrenzenden Hirnteilen abgesetzt und (bei Osmiumbräunung) sogar von einer deutlichen Linie umrissen. Merkwürdig schien mir ferner, daß sich bei Formolbehandlung die Längsschnitte der Stiele optisch anders verhalten als die Querschnitte, und die inneren Wurzeln anders als die rückläufigen. Sämtliche Querschnitte sind äußerst dicht und färben sich viel intensiver als die Fasermasse der Hauptlappen, auch tiefer als der Zentralkörper; die Längsschnitte der Stämme und der rückläufigen Wurzeln dagegen erscheinen locker faserig und viel heller als die Protozerebralloben. VIALLANES machte zum Teil ähnliche Beobachtnigen: Bei den Akridiern schwärzte sich die innere, aber auch die rückläufige Wurzel viel dunkler als der Stamm des Stiels. - Tracheen konnte ich nie im Innern der Stiele finden, während sie bekanntlich alle anderen Hirnteile durchsetzen.

Die Pilzzellen.

Die beiden Pilze sind jederseits von einer Zellmasse haubenartig bedeckt, die sich von den angrenzenden Zellen scharf abhebt. Dies rührt daher, daß sich die Pilzzellen durch ihre dichte Stellung, ihre Kleinheit und starke Färbbarkeit vor allen andern, besonders vor den Zwischenhirnzellen (pars intercerebralis) auszeichnen. An Färbbarkeit übertreffen sie nicht nur die übrigen Ganglienzellen, sondern alle übrigen Gewebe des Kopfes bei weitem. Es ist beachtenswert, daß die Zellen der Pilze, also gerade der Hirnteile mit

höchster Funktion, an Größe hinter den andern zurückstehen. Die Intensivität der Färbung scheint mir weniger auf einer erhöhten Farbenempfindlichkeit zu beruhen, als auf der dichten Lagerung und vor allem auf dem Verhältnis der Kerngröße zur Plasmamasse. Der Kern nimmt nämlich auf Schnitten den größten Teil der Zellfläche ein, das übrige Plasma umhüllt ihn als verhältnismäßig schwacher Überzug. Bezüglich dieses Kernverhältnisses, der Größe, Dichtigkeit und somit auch der Färbbarkeit ähneln die Pilzzellen am meisten den lateralen Zellen des Sehlappens.

Lage, Schichtzahl, Gruppierung. Median grenzen die Pilzzellen an die sehr großen "Zwischenhirnzellen" (pars intercerebralis nach Haller), lateral an die ebenfalls ziemlich kleinen, aber helleren Opticuszellen. Zu beiden Seiten der Pilzhüte reicht die Zellhaube herab bis zu der Fasermasse der Ersthirnlappen oder doch ganz nah an diese heran. Die Pilzhüte selbst sitzen den Ersthirnlappen ziemlich dicht auf, so daß fast keine Ganglienzellen dazwischen Platz haben. Diese Verteilung der Zellen ist bei den verschiedenen Insekten anscheinend verschieden. Ich werde unten darauf zurückkommen (p. 207). Die Schichtzahl der Pilzzellen beträgt zirka sieben.

Manchmal ist es durch Schrumpfung möglich, eine Anordnung der Pilzzellen in vier Gruppen wahrzunehmen, die wohl den vier Teilpilzen entsprechen. Vgl. auch p. 207! Über die Hinterpilzzellen und die Zwischenhirnzellen vgl. p. 196, Fig. 6 u. 11, Taf. IX.

Bei Forficula scheinen alle Faserfortsätze durch nur vier Faserpforten, die sich wie leichte Trichter in die Pilzhüte einsenken, in diese einzuströmen. Und zwar kommt je eine Einströmung auf einen Teilpilz. Bei anderen Pilztypen scheinen die Faserpforten zahlreicher zu sein und oft unregelmäßig zu liegen. Bei Acridiern liegen alle Pforten in einer Rinne, die an der inneren Becherwand ringsherum verläuft. Bei der indischen Stabheuschrecke Dixippus morosus konnte ich keine Gesetzmäßigkeit der vielen Einströmungen finden. Nach Flögel senden bei Periplaneta die "Grund"-, "Rand"- und "Füllzellen" ihre Fortsätze in die becherförmigen Pilzhüte, die ventralen "Außenzellen" dagegen direkt in die Stiele. Bei Dytiscus, wo Pilzhüte noch fehlen, strömen alle Fasern in der Art jener Außenzellenfortsätze direkt ins Ersthirn. Wenn die Pilzhüte sich aus derartigen ursprünglichen Verhältnissen entwickelt haben, so könnte entsprechend der dritte

("untere") Pilz von Forficula jenen ventralen "Außenzellen" homolog sein. — Von den übrigen untersuchten Insekten liegen meines Wissens keine Angaben über die Zahl und Anordnung der Pilzeinströmungen vor.

Zwischen den Pilzen und den übrigen Gehirnteilen bestehen zahlreiche Faserverbindungen, wie für andere Insekten von früheren Forschern festgestellt wurde. VIALLANES findet bei Acridiern und bei Gryllus folgende Bahnen, die von den Pilzen ausgehen (vgl. das Schema a. O. 1893, Taf. X): 1. zum Pilz der Gegenseite, 2. zur inneren Sehmasse, 3. zum Zentralkörper, 4. zum Riechlappen der gleichen und der Gegenseite. Haller, der Imprägnations- und Vitalfärbungen verwenden konnte, fand bei Periplaneta or., Apis und Vespa - ohne die Befunde bei den verschiedenen Objekten immer ganz scharf zu sondern - (vgl. a. O. 1905, p. 252) Verbindungen: 1. mit dem Sehganglion, 2. mit der "ganzen Pars intercerebralis", 3. mit der "unteren Schlundganglienmassse und hierdurch selbstverständlich mit dem ganzen Bauchmark", 4. mit dem "Zentralganglion". Bei Forficula auricularia L. waren die entsprechenden Bahnen nur zum Teil nachzuweisen. Vgl. die Zusammenstellung auf p. 194.

Vergleichen wir unsere Befunde über die Pilzhüte von Forficula auricularia L. und ihre Stiele mit denen von anderen Orthopteren, so kommen hierfür nur wenige Arbeiten in Betracht. Am genauesten sind die Verhältnisse bei den Acridiern bekannt (Caloptenus italicus und Oedipoda coerulescens) durch VIALLANES 1887. Über "Acheta campestris" (jetzt Gryllus campestris L.) und Gryllotalpa vulgaris L. hat DIETL 1876 das Wesentlichste ermittelt. Periplaneta orientalis ist zwar schon mehrfach bearbeitet (Flögel 1878; Newton 1879; Bellongi 1881/82; Haller 1904). Sie weicht aber gerade in diesen Dingen sehr weit von Forficula ab und ist in bezug auf die Pilze den höchstentwickelten Hautflüglern zu vergleichen. Auch hat der letzte Bearbeiter des Periplaneta-Gehirns, Haller, sein Augenmerk hauptsächlich auf den Faserverlauf und die Histologie gerichtet. Flögel hat bekanntlich schon 1878 eine Übersicht über die Pilzformen gegeben und darin 12 Typen aufgestellt. Er faßt dort unter dem Typus Forficula die Gehirne von Forficula, Acridium (jetziger Name?, vermutlich nicht Acridium aegypticum L. nach TUMPEL 1901) u. a. zusammen. Ich werde daher zunächst zeigen, daß Forficula von den Acridiern bezüglich der Pilzausbildung ganz abweicht.

Nach VIALLANES (1887, a. O. p. 36) hat der Pilz der Acridier die Form einer Kugelhaube, deren Höhlung vom Gehirn abgekehrt ist, d. h. es ist bereits die Becherform vorhanden. Forficula besitzt aber diese noch nicht, sondern pilzhutähnliche Pilze mit nur unmerklichen Einsenkungen. Die Wölbung ist also hier umgekehrt, dem

Hirn abgekehrt (Fig. 3—5, Taf. IX). Bei Acridiern findet man im Innern des Pilzbechers eine Furche (sillon), die die einströmenden Fasern aufnimmt und die bei Forficula ebenfalls fehlt. — Im übrigen ist der einzige Acridierpilz nach VIALLANES' Beobachtung einheitlich. Forficula besitzt aber jederseits zwei Pilze, von denen einer wieder aus Teilpilzen zusammengesetzt ist (Fig. 12, 29, Taf. IX, Fig. 26, Taf. X). Schon diese wenigen aber wesentlichen Unterschiede würden genügen, um die Trennung der Acridier vom Forficulatypus zu rechtfertigen. — Wenn nun VIALLANES' Beobachtung zutrifft, so sind außerdem dort auch die Stämme einheitlich. Forficula hat aber drei deutliche Stiele 1).

Ferner enden bei Acridiern die beiden Wurzeln je mit einer Verdickung, aber ohne weitere Verästelungen. Bei Forficula fehlen Verdickungen und zwei von den inneren Wurzeln (nämlich die des Außen- und Innenstiels) bilden je zwei kleine Endäste (die "Stäbe" und "Zapfen" (Fig. 16, Taf. X; Fig. 33, Taf. XI; Fig. 29, Taf. IX). - Weiter enden bei Acridiern beide Wurzeln völlig außerhalb der Fasermasse und umgeben von den Ganglienzellen, ähnlich wie ich es bei der rückläufigen Wurzel von Eutermes sah (Textfig. 35) und wie dies in geringerem Grad auch bei Periplaneta zu sein scheint (s. HALLERS Textfig. 6, p. 212). Bei Forficula sind aber beide Stielenden von Fasermasse umgeben (Fig. 2, Taf. IX; Fig. 12, 16, Taf. IX u. X). Am nächsten kommen die Stiele den protozerebralen Zellen an der Stelle, wo sie sich gabeln (Fig. 3, Taf. IX, Fig. 12, Taf. IX). Sie erreichen diese Zellen aber nicht oder berühren sie kaum, während sie bei Acridiern an dieser Stelle eine mächtige Knolle in dem "sillon latéral" bilden, die von Zellen bedeckt ist (VIALLANES, a. O. Fig. 29). - Endlich zeigt bei Acridiern die innere Wurzel mehr vorwärts (im Sinne der Lage des Heuschreckengehirns), d. h. nicht so scharf medianwärts und vor allem etwas von hinten nach vorne. Auf die Lageverhältnisse bei Forficula übertragen, müßte dann bei uns die innere Wurzel von unten außen nach oben innen ziehen; sie zieht aber tatsächlich umgekehrt von oben außen nach unten innen (Fig. 16, Taf. X). - Es ist daher wohl begründet, Forficula vom Typus der Acridier, aber auch von dem von Gryllus und Gryllotalpa abzutrennen. Letztere

¹⁾ Man könnte — Viallanes Beobachtung als zutreffend vorausgesetzt — die Acridier-Pilzstiele als Mittelstufe zwischen den dreifachen Stielen (von Forficula) und den einfachen (z. B. von Dixippus) auffassen. Viallanes zeichnet nämlich Spuren einer 3-Gliederung der Stämme, ohne ihnen weitere Beachtung zu schenken. Außerdem bildet er die Querschnitte der rückläufigen Wurzeln deutlich zweiteilig ab, erwähnt dies aber im Text nicht. Beide Tatsachen stimmen aber genau mit den entsprechenden Verhältnissen bei Forficula überein. Vielleicht kann dies als Anfang einer Verschmelzung aufgefaßt werden. (Doch ist es unwahrscheinlich, daß auf diesem Wege die innige Vermischung und Durchkreuzung der Stielfasern bei Hymenopteren sich entwickelt.)

besitzen nach DIETL 1876 einheitliche Pilze und Stiele ohne Verästelungen der inneren Wurzel, ebenso wie die Acridier, von denen sie sich aber durch ihre "plattenförmigen" Pilzhüte unterscheiden.

Einen weiteren Typus stellt unter den Gradflüglern Periplaneta vor. Hier gibt es jederseits zwei Pilze mit je einem Stielchen. Die kurzen Stielchen verschmelzen bald zu einem gemeinsamen Stamm, der sich dann wie gewöhnlich in zwei Wurzeln gabelt. Verästelungen der inneren Wurzel fehlen. Leider sind wir noch nicht imstande, die Beziehungen und die Homologisierung der Pilze von Periplaneta und Forficula festzustellen. VIALLANES unterläßt es in seiner Arbeit über das Acridiergehirn, dieses mit dem Gehirn von Periplaneta zu vergleichen, "parceque dans ces groupes la structure cérébrale diffère d'une manière assez notable de ce que nous venous de décrire chez le criquet". Die Pilzhüte von Periplaneta zeigen eine ganz merkwürdige Ähnlichkeit mit denen sozialer Hymenopteren, wie bereits betont wurde. Dies sollen aber nur Konvergenzbildungen sein. Ob bei Periplaneta eine "Kreuzung" der Stiele besteht, ist meines Wissens immer noch nicht festgestellt.

Die große Veränderlichkeit der Stiele wird besonders durch die Befunde bei Lepisma und Vespa erwiesen. Bei den den Orthopteren nahestehenden Apterygoten fand nämlich Böttger (Lepisma saccharina L., 1910) überraschend abweichende Verhältnisse. Als Pilz findet sich dort eine vollkommene Faserkugel 1) mit deutlichen kleinen Ballen (Glomerulen). Interessant sind hier die Stielbildungen. Jede Wurzel verästelt sich vielfach und jedes Ästchen endet sofort in einer Faserknolle; es entstehen so traubenförmige Gebilde. Böttger unterscheidet eine vordere und eine hintere Traube. Vielleicht ist letztere²) den Verästelungen der inneren Wurzel bei Forficula homolog. — Die Veränderlichkeit in der Ausbildung der Stiele geht auch aus den Verhältnissen bei Vespa hervor. Hier sind sonderbarerweise - da doch der Pilzhut seine höchste Ausbildung erlangt und riesige Größe annimmt - die beiden Wurzeln stark rückgebildet und nur durch dünne Faserzüge angedeutet 3) (VIALLANES).

Nach Flögel 1878 soll auch der "Astwinkel", d. h. der Winkel zwischen dem nach hinten (bzw. oben) ziehenden Stamm der Pilzstiele und der inneren Wurzel verschieden ausgebildet sein. Dieses "Knie" der Stiele ist scharf umgebogen bei Periplaneta und Forficula,

dagegen sanft bei Dytiscus.

Da durch die Untersuchungen an Hymenopteren eine "Kreuzung" der Stielfasern festgestellt wurde (Jonescu, p. 138, v. Alten), und Kenyon den Faserverlauf im einzelnen mittels Imprägnation nach-

¹⁾ Oder vielmehr zwei Dreiviertelskugeln.

²⁾ Nicht die vordere, wie Böttger vermutet, da nicht die vordere oder rückläufige Wurzel verästelt ist (Angabe Flögels), sondern die innere Wurzel.

³⁾ Zweifellos ist eine diesbezügliche Bemerkung von Jonescu 1908 (a. O. p. 139) irrtümlich.

weisen konnte, so ist es naheliegend, diese Kreuzung auch bei Forficula zu suchen. Bei Apis (Fig. 31 A, Taf. IX) kommt von jedem Pilz ein Ast; beide Äste verschmelzen für kurze Zeit zur "Kreuzung", um dann sich wieder in die beiden Wurzeln zu gabeln. Die Fasern aus den zwei Ästen treten in der Kreuzung zusammen und gabeln sich je in zwei Zweige. Ein Faserzweig geht in die innere, der andere in die rückläufige Wurzel. Jede Wurzel enthält somit Fasern von beiden Ästen und Pilzen. Die Wurzeln sind also ganz anders gebaut als die Äste und nicht, wie man zunächst annimmt, eine entsprechende Gabelung der Stämme, nur nach der entgegengesetzten Seite. Die Äste sind aus gleichartigen Fasern zusammengesetzt ("rein"), die Wurzeln aus verschiedenartigen ("gemischt"). - Gehen wir jetzt zu Forficula über, so fehlt überhaupt eine Verschmelzung der Stiele. Diese bleiben vom Anfang bis zum Schluß gesondert und aus gleichen Fasern, d. h. Fasern eines einzigen Pilzes zusammengesetzt. Zur Bildung der Wurzeln gibt es zwar auch eine Gabelung, aber die Stiele überkreuzen und überlagern sich nur (als ganze Gebilde); sie durchkreuzen und durchdringen sich nicht. Wir haben somit bei Apis eine einzige rückläufige Wurzel mit gemischten Fasern, bei Forficula zwei rückläufige Wurzeln mit reinen Fasern, ferner: bei Apis sind Äste und Wurzeln verschiedenartig, jene rein, diese gemischt, bei Forficula sind beide gleichwertig: rein. Diese beiden bedeutsamen Unterschiede machen aber eine Homologisierung der Forficula- und Apispilze unmöglich (Fig. 31 A u. B, Taf. IX).

Die Anordnung der Pilzzellen ist ebenfalls verschieden, wie schon oben angedeutet wurde (und p. 203). Bei Forficula reichen die kleinen Pilzzellen bekanntlich zu beiden Seiten der Hüte herab bis ganz oder nahe an die Ersthirnlappen; bei Ödipoda und Caloptenus liegen dagegen gewöhnliche Ganglienzellen zwischen der Unterseite des Pilzhutes und den Hauptlappen; die Pilzzellen reichen nicht an diese heran (s. VIALLANES, 1887, a. O. Taf. II, Fig. 13; Taf. VI, Fig. 45). Dieser Unterschied ist wohl unwesentlich und erklärt sich dadurch, daß bei Forficula die Pilzhüte den Hauptlappen ziemlich satt aufliegen, bei Ödipoda aber etwas abstehen. Noch auffälliger ist dieser Unterschied der Zellenanordnung bei Eutermes peruanus \(\pi \). Die eigentlichen Pilzzellen kommen hier kaum über die Ränder der becherförmigen Hüte herab (s. u. p. 252 u. Textfig. 32).

Übersicht über die verschiedenen Pilztypen der Insekten.

Im folgenden gebe ich eine Zusammenstellung der Modifikationen, die bisher an den Pilzen der Insekten beobachtet wurden. Die Abänderungen betreffen die Pilzzellen, die Pilzhüte, die Zahl und die Wurzeln der Stiele.

Die Pilzzellen sind von den benachbarten Zellen in Größe und Färbung entweder gar nicht oder nur wenig oder deutlich

differenziert; sie können in ein, zwei oder drei Gruppen angeordnet sein (nach der Zahl der Pilzhüte).

Die Pilzhüte können ganz fehlen, einfach, zweifach oder dreifach ausgebildet sein. Sie sind bald völlig voneinander getrennt, bald mehr oder weniger verwachsen. Auch ihre Größe schwankt außerdentlich. Sie haben die Form einer Platte, eines kleinen Höckers, einer Keule, einer Schale, eines Kelches mit großem Randwulst oder eines Bechers ohne Rand.

Meist teilt sich der Stamm des Pilzstiels in zwei Wurzeln, die innere und die rückläufige Wurzel. Eutermes besitzt noch eine zweite (untere) rückläufige Wurzel, Dixippus hat eine dritte "untere Wurzel". Gewöhnlich ist nur ein einziger Stiel jederseits vorhanden, nur Forficula hat deren drei.

Die rückläufige Wurzel endet meist blind, bei Lepisma dagegen mit einer "Traube". Die Endigung liegt bald innerhalb, bald außerhalb der Fasermasse; das Ende ist keulenförmig verdickt oder unverdickt. Die gewöhnlich unverästelte Wurzel soll bei Schmetterlingen kompliziert verästelt, bei der Wespe dagegen rückgebildet sein.

Die innere Wurzel endet meist unverästelt. Bei Forficula aber bildet sie zwei dorsale¹), bei Dixippus zwei medianwärtige Äste, bei Lepisma eine "Traube". Ihr Ende ist bald breit, bald spitz, bald keulenförmig Es liegt innerhalb oder außerhalb der Fasermasse. Der Zwischenraum zwischen den Wurzelenden der beiden Hirnhälften (die "Naht") ist meist eng, zuweilen aber sehr weit.

7. Die Sehlappen.

Synon.: s. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Fig. 6, 7, Taf. IX; Fig. 35
bis 38, Taf. XI; Textfig. 6; quer: Fig. 18—25, Taf.

X; Körperl. Textfig. 9, 11; sagitt.

Se.La., äu.Se.Ma., mi.Se.Ma., in.Se.Ma., äu.Kr., mi.Kr., in.Kr.

Die Sehlappen von Forficula sind, wie bei anderen Insekten paarige seitliche Fortsätze der Ersthirnlappen. Sie entspringen bei Forficula ziemlich tief an den Lobusseiten und ziehen lateralwärts und etwas nach abwärts zu den Fazettenaugen. Texfig. 6, Fig. 37, 38, 40, 7, 24, 25, Taf. IX—XII Se La.

¹⁾ Allerdings nur die inneren Wurzeln des Innen- und Außenstiels, nicht auch des unteren Stiels.

	Hemipteren 3, 4), kl.Flieg.? 3) Collembole¹, Procrustes cor.? Tabanus9, größere Flieg.? 3) Aeschna 3) Dytiscus 8, 5), Hydrophilus 3) Dixippus morosus¹, Gryllotalpa 6,, Gryllus 6) Forficula¹, Aeridier 7 Kleine Schmetterlinge 3) Thysanuren 9) Cyninid. 3, 8). [Troceriden 8)	Naht sehr weit Gossus ³ , Sphinx ³ , Vanessa ³ , Ifach (?), Naht eng, E. breit Eutermes per. Arb. ¹) Gumponotus ¹¹ , Formica ³ , Pompilus ³ , Ichneumon ³ , ³)	Aculeaten 2, 3, 8, 11), o. Vespa Vespa 3, 7)
IV. Innere Wurzej	If, E. innerh., unveräst., ohne K., dazuein., unverästelt sale Aste, ohne Keule If(?)! ⁶), E. außerh., unv. K. If(?)! ⁶), E. außerh., unv. K. If(?)! ⁶), E. außerh., unv. K. Ifach, unveristelt sale Aste, ohne Keule Ifach, E. außerh., unv. K. Ifach, unveristelt sale Aste, ohne Keule Ifach, E. außerh., unv. K. Ifach, with traube Ifach, dick Ende spitz Ifach, mit Traube Ifach Ifach, mit Traube Ifach	Naht sehr weit Gossus ³ , Sphinx ³ , Van Ifach (?), Naht eng, E. breit Blatta ² , ³) (= Peripl.) Eutermes per. Arb. ¹) Gamponotus ¹ , Form Periodic and Pompilus ³ , Ichneum Periodic and Pompilus ³ , Ichneum	1 ,, Ende spitz
III. Rückläufige Wurzel	If, E.innerh, unveräst., ohne Ifach, I K., dazuein, unterer Stiel": Aste Ifach, unverästelt fach, 1 Ifach, 2fach 14), Ende innerh., un- 3f. 13), verästelt, ohne Keule 1f.(?)16), E. außerh., unv., K. If.(?)16, kompliziert fach, unv., K. If.(?)16, in mit Traube I I mit Traube I I ache s I nit Traube I I ache s I nit Traube I I ache s I nit I nit I raube I I ache s I nick s	kompliziert verästelt Ifach (?) obere und untere rückl. W. Ifach	lfach rückgebildet iv — Dreiviertels: o — oh
II. Pilzhüte	fehlen "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "" "	sehr klein groß rrmassiv, groß undwulst, groß	"." "." Ende spitz 2f., Kelch m. Randw., riesig rückgebildet Abkürzungen: K. = Kenle: E. = Ende: Dreiv = Dreiviertels: o - ohne: 1f - einfach
I. Pilzzellen	undifferenziert Ifach, wenig differenz. 1 " deutlich " 1 " wenig " 1 " deutlich deutlich differenziert Ifach (?) deutlich diff. Ifach (?) deutlich diff. 2 " undeutlich diff. 2 " " " " " " " " " " " " " " " " " "	2 " deutl. differenz. 2 " " 2 " " 2 " " " " " 2 " " " " " "	01 01 2 2
	11 9.8.4.7. 6.7. 8.0.0.1.1.9.1 1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1.1	13. 15. 16.	17.

Nach Haller 1904. 1) Nach Kühnle 1913 (Tomocerus flav. Tullb.).

Abbildung von Bugnion 1908 (s. Textfig. 20) besitzt aber die Hemiptere Fulgora keulenförmige Pilze und deutliche Pilzzellen. — 5) Nach Berger 1878. — 6) Nach Diete 1876. — 7) Nach Viallanes (Oedipoda und Caloptenus). — 8) Nach Alten 1910. — 9) Nach Börterr 1910 (Lepisma sacch. L.). — 10) Nach Pierschker 1910. — 11) Nach Jonescu 1908. — 12) Zwei Gruppen gehören wieder näher zusammen. — 13) Einer davon aus drei Teilpilzen bestehend. — 14) Eigentlich auch drei wie bei der inneren Wurzel; die rückläufige Wurzel des - 17) Der Fasermasse. — 3) Nach FLÖGEL 1878. unteren Stiels ist aber sehr kurz. - 15) Entsprechend der Zahl der Zellgruppen. - 16) Vgl. Fußnote p. 205. Sie haben ungefähr die Form spitzer Paraboloide, doch ist die nach vorn gerichtete Fläche stärker gewölbt als die hintere (Fig. 37, 38). Mit der breiten Grundfläche sitzen sie den Protozerebralloben auf. Doch erscheinen sie durch eine mäßige Einschnürung an dieser Stelle ein wenig von jenen abgesetzt. Seitwärts hängen sie durch die Sehnervenbündel mit der subretinalen Nervenbündelschicht und den Augen zusammen.

Histologisch besteht der Sehlappen aus der in drei Sehmassen und die subretinale Nervenbündelschicht gegliederten Fasersubstanz, und den Sehganglienzellen, die die Fasermassen allseitig umkleiden. Die drei Sehmassen liegen als äußere, mittlere und innere Fasermasse seitlich nebeneinander. Sie stehen durch Verbindungsfasern miteinander, mit den Protozerebralloben und wohl auch mit den übrigen Gehirnteilen in Beziehung. Diese Verbindungen wurden wegen ihres Faserverlaufs als "innere" (Jonescu 1904), "mittlere" und "äußere" Kreuzung bezeichnet. (Fig. 23, 24, Taf. X inn, mi, äu Kr).

Die Gesamtheit der aus der äußeren Fasermasse zum Auge tretenden Nerven heißt subretinale Schicht (su Büsch). Sie besteht aus zahlreichen dünnen Bündeln. Jedes einzelne Bündelchen entspricht offenbar einem Ommatidium des Fazettenauges. Die Zahl der Fazetten berechnet sich auf mindestens 200. somit sind ebensoviele Bündelchen anzunehmen. Sie vereinigen sich zu einem Strang, der in die äußere Fasermasse übergeht. Die Fasern treten in diese hinein und lassen sich durch sie hindurch bis zur mittleren Fasermasse weiter verfolgen. (Textfig. 6; Fig. 24, 25, Taf. X).

Die äußere Fasermasse *äu Se Ma* hefert dreieckige bis nierenförmige Horizontal- und Querschnittbilder (*äu Sm* Fig. 22—25, Taf. X; Fig. 37, 38, Taf. XII). Sie hat also ungefähr die Form einer plankonvexen bis konkavkonvexen Linse, die ihre erhabene Seite lateralwärts kehrt und mit der hohlen Innenseite über die mittlere Fasermasse etwas hergestülpt ist.

Die mittlere Fasermasse (mi Se Ma) ist voluminöser als die beiden andern. Sie liegt entsprechend der Richtung des Sehlappens etwas höher als die äußere (Fig. 20-25, Taf. X; Fig. 36 bis 38, Taf. XI. Ihre Form ist nicht leicht aus Schnitten zu erschließen. Sie gleicht ungefähr einem Ellipsoid oder einer bikonvexen Linse. Dieser Körper ist jedoch gewissermaßen in sich gedreht. Auf oberen Horizontalschnitten verläuft nämlich der Längsdurchmesser der Linse annähernd von hinten nach vorn,

und die flachere Wölbung des Ellipsoids oder - die Fasermasse als Linse gedacht - die Linsenfläche sieht fast nach außen (Fig. 36). Nach unten zu dreht sich aber jener Längsdurchmesser der Linse in der Horizontalebene nach vorne um ca. 70° (Fig. 37, Taf. XII; Fig. 7, Taf. IX), so daß er schließlich unten nur wenig von der Querrichtung des Kopfes abweicht und die Linse demnach nahezu nach vorn schaut (Fig. 38). — Eine entsprechende Drehung besteht von vorne nach hinten, wie sich aus den Vertikalschnittserien ergibt. Diese zeigen, daß der Längsdurchmesser vorne mehr dorsoventral verläuft (Fig. 20, Taf. X), dann sich in der Querebene dreht (Fig. 21-24) und hinten sehr schräg von oben innen nach unten außen zieht (Fig. 25, Taf. X), also sich stark der Horizontalebene nähert; d. h. die Linsenfläche sieht vorne nach außen (lateralwärts), hinten dagegen schräg nach oben. - Auch das Maß der Linsenwölbung ist verschieden: die oberen Horizontalschnittbilder und auch die vorderen Vertikalschnittbilder sind nahezu Kreise (Fig. 36, 7, 20, Taf. IX-XI). Andererseits zeigen die unteren Horizontal- und die hinteren Vertikalschnittbilder starke Abplattungen in der oben beschriebenen Richtung Fig. 30; 25, Taf. XII u. X. — Die innere Struktur der mittleren Fasermasse zeigt die Dreiteilung in zwei periphere dunklere Schichten aus radiären und eine mittlere (zentrale) helle Zone von tangential verlaufenden Fasern, wie sie von dem Sehlappen der Libelle und Biene bekannt ist (BERGER 1878 und JONESCU 1908). Doch ist der Gegensatz der Schichten bei weitem nicht so deutlich wie bei ienen Formen.

Die Faserverbindung zwischen mittlerer und äußerer Fasermasse ist unter dem Namen "äußere Kreuzung" bekannt (äu Kr). Sie ist indessen wohl kaum eine Kreuzung im Sinne einer Übereinanderlagerung der Faserbündel (analog der Opticuskreuzung der meisten Fische). Bei Forficula ist es nun ziemlich schwierig festzustellen, ob man sich den Faserverlauf im einzelnen als Durchdringung und Durchflechtung — ähnlich derjenigen der höheren Wirbler — oder aber als eine Art schwach gewundener Schraubenfläche vorstellen muß. Zu welch letzterer Auffassung Jonescu bei der Honigbiene gekommen ist (s. dessen anschauliche Abbildung a. O. Taf. 13, Fig. 34). Diese Schwierigkeit beruht vor allem auf der dichten Aneinanderlagerung von äußerer und mittlerer Fasermasse, so daß der Zwischenraum, in dem sich die Fasern zur äußeren Kreuzung anordnen, bei Forficula äußerst klein ist. v. Alten fand übrigens ähnliche Verhältnisse und da-

her ähnliche Schwierigkeiten bei manchen Hymenopteren. Bei Forficula sprechen zwar manche Horizontalquerschnitte für eine Durchflechtung Fig. 37). Verfolgt man aber Querschnittserien nach rückwärts, so erhält man auf den vorderen Schnitten regelmäßig zunächst ein breites Band, das zwischen den vorderen ventralen Teilen der äußeren und mittleren Fasermasse verläuft; auf den rückwärts folgenden Schnitten wendet sich dann der plötzlich schmal gewordene Strang allmählich nach der dorsalen Fläche der mittleren Fasermasse. Noch weiter rückwärts erscheint ein schwacher Strang, der von der Oberseite der äußeren zur ventralen Fläche der mittleren Fasermasse streicht und so den ersten kräftigen Strang zu kreuzen scheint. Zum Schluß erscheint die Verbindung wieder als breites Band. Diese Bilder würden für die Anordnung der Fasern in einer Schraubenfläche sprechen. Diese äußere Kreuzung erscheint nur auf Querschnitten deutlich. Die Zellen der äußeren und mittleren Sehmasse ähneln in Größe. Dichte und Färbbarkeit den Pilzzellen, während diejenigen der inneren Sehmasse in diesen Stücken den gewöhnlichen Ganglienzellen gleichen.

Die innere Fasermasse (in Se Ma) ist die kleinste von den drei Sehmassen. Sie liegt am höchsten und schließt sich den Protozerebralloben unmittelbar an, doch ist sie schon ziemlich selbständig und von jenen leidlich gesondert. Ihre Form ist unregelmäßig. Wenn man sie im großen und groben als Ellipsoid betrachtet, so liegt dessen größte Axe nahezu horizontal und in einer Querebene des Gehirns. Während die mittlere Fasermasse z. T. fast kreisförmige Querschnitte liefert, sind die entsprechenden Schnittbilder der inneren Fasermasse länglich elliptisch, nierenförmig bis dreieckig, nicht selten (auf vorderen Querschnitten) auch füllhornartig. Die Unregelmäßigkeit ihrer Form beruht z. T. darauf, daß sie sich der mittleren Fasermasse stellenweise eng anschmiegt (Fig. 20—25, Taf. X).

Die Faserverbindung der mittleren Fasermasse mit der inneren ist die sog. "mittlere Kreuzung" (mi Kr). Sie besteht aus zweierlei Fasern: 1. direkten Bahnen zwischen mittlerer Fasermasse und Protozerebralloben und eventuell anderen Hirnteilen und 2. Verbindungen mit der inneren Fasermasse. Die Fasern der letzteren Art sind verhältnismäßig schwach entwickelt. Sie durchdringen und überkreuzen mehrfach die Bündel der ersten Sorte. Auf etwas schiefen Vertikalschnitten wird diese mittlere Kreuzung tangential getroffen. Man findet dort von vorn nach hinten von der mittleren Fasermasse ausgehend

- 1. zuvorderst ein Bündel aus ihrem ventralen Teil (und zwar aus der dunkelgefärbten peripheren Schicht) zur inneren Fasermasse (Fig. 20, 21, Taf. X); dahinter
- 2. ein auffallend kräftiges Bündel zu den Loben und wahrscheinlich weiterhin zur mittleren Fasermasse der Gegenseite, das aus mindestens zwei parallelen Teilsträngen besteht. Es entspringt dorsal aus der mittleren Fasermasse und ist an seinem Ursprung so mächtig, daß die mittlere Fasermasse dort wie in einen Stiel ausgezogen erscheint (Fig. 22, Taf. X); dahinter und dieses Bündel (Nr. 2) durchdringend
- 3. ein zweites ventrales Bündelchen zur inneren Fasermasse (Fig. 23, Taf. X); sodann
- 4. die hintere Hälfte des durchdrungenen kräftigen Bündels Nr. 2 (Fig. 23, 24, Taf. X); endlich

5. ein drittes Bündelchen zur inneren Fasermasse (Fig. 25, Taf. X).

Auf Schnitten, die nahezu horizontal geführt, hinten aber etwas ventralwärts geneigt sind, findet man von oben nach unten zunächst ein einfaches Bündel aus der hinteren Fläche der mittleren zur inneren Fasermasse, sodann zahlreiche dünne Fäserchen, die die innere Fasermasse quer durchziehen; endlich ganz ventral ein Bündel, das aus der vorderen proximalen "Ecke" der mittleren Fasermasse kommt, sich im Bogen nach rückwärts direkt in die Ersthirnlappen wendet und kurz nach dem Eintritt in zwei Äste spaltet. Der eine dringt quer durch den Lobus nach vorne und verliert sich dort, der andere bleibt an der rückwärtigen Lobusoberfläche und ist fast bis zur Medianebene zu verfolgen. Er setzt sich wohl auf der Gegenseite bis zur mittleren Fasermasse fort.

Da die innere Fasermasse bei Forficula noch nicht weit von der Masse der Ersthirnlappen abgerückt ist, so finden sich noch keine scharf gesonderten Bündel von ihr zu den Loben. An Stelle der "inneren Kreuzung" vermittelt eine breite, etwas dorsalgerichtete Verschmelzung den Zusammenhang (Fig. 22—25, Taf. X).

II. Deuterozerebrum.

Synon:: s. p. 165.

Abbildungen: horiz.: Fig. 2-7, Taf. IX; Fig. 33-38, Taf. XI-XIII, Textfig. 6; quer: Fig. 13, 14, Taf. X; Körperl.: Textfig. 9, 10; sagitt.: Fig. 9, 10, Taf. IX; Textfig. 6.

Auf das Protozerebrum, die Region der Pilze und Augen, folgt nach vorne das Deutozerebrum oder Zweithirn (Zw Hi),

das dem Antennalsomit entspricht und deshalb die Fühler innerviert, auf dieses das Tritozerebrum (*Dr Hi*), über dessen Zugehörigkeit und Funktion die Ansichten weit auseinander gehen (Fig. 10, Taf. IX, Fig. 36, Taf. XI).

Über das Verhältnis des Tritozerebrum zum Deuterozerebrum muß zunächst folgendes bemerkt werden: Das Deuterozerebrum zerfällt nach Viallanes bei Oedipoda coerulescens, Caloptenus italicus und den Orthopteren, ja wahrscheinlich bei den Insekten überhaupt in zwei wohlgetrennte und durch Lage und Struktur scharf unterschiedene Teile: einen ventralen Lobus olfactorius, der durch eine eigenartige Glomerulenstruktur ausgezeichnet ist und eine dorsale sogenannte "Dorsalmasse", die die gewöhnliche Faserstruktur des übrigen Gehirns aufweist (Textfig. 37). Das Tritozerebrum findet VIALLANES bei jenen Heuschrecken und Orthopteren überhaupt als einen deutlich abgegrenzten Bezirk, der nach oben und hinten an das Deuterozerebrum angrenzt und sich ventralwärts unmittelbar in den Schlundring fortsetzt. Dagegegen ist dieser Hirnabschnitt nach demselben Forscher bei Vespa vulgaris, Vespa crabro und sozialen Hymenopteren stark reduziert und seine Abgrenzung völlig unmöglich, so daß man seine Lage nur aus der Austrittsstelle eines Nerven erschließen kann, der nach VIALLANES der Tritozerebralnerv ist. Dieselben Verhältnisse hat später Jonescu für Apis mellifica und Pietschker für Camponotus ligniperdus festgestellt. Die höheren Hymenopteren sind daher für das Studium des Tritozerebrums ungünstig. Andererseits eignen sich hiefür die oben genannten Gradflügler; ihr Studium läßt zugleich die ursprüngliche Organisation des Insektengehirns am leichtesten erkennen.

Abgrenzung des Zweithirns. Bei Forficula ist die Abgrenzung des Tritozerebrums schon nicht mehr so deutlich wie bei jenen Saltatorien; dies zeigt der Sagittalschnitt (Fig. 10, Taf. IX EH und ZwH). Hier ist das Tritozerebrum in seiner größten Ausdehnung getroffen. Da nun — nach den Figuren B. Hallers (1905) und M. J. Dietls (1876) zu schließen — auch Blattiden und Grylliden *ein wohlgesondertes Tritozerebrum haben, so liefert unser Befund einen weiteren Unterschied zwischen Forficuliden und Orthopteren und eine weitere Stütze der Ansicht, daß die Forficuliden als gleichwertige Gruppe den übrigen Orthopteren gegenüber stehen.

Bei Forficula bildet das Deuterozerebrum, zu beiden Seiten des Schlundes nach vorn unten gehend, paarige Anhänge der Protozerebralloben, denen es mit breiter Basis aufsitzt: Textfig. Schnitte zeigen indes, daß diese breite Berührungsfläche nur äußerlich besteht. Innerlich ist eine scharfe Grenze gegen das Protozerebrum hingezogen. Ein tiefer Spalt senkt sich von oben und außen nach unten und besonders weit nach innen, so daß Proto- und Deuterozerebrum nur innen und unten durch eine Verschmelzung zusammenhängen (Sp E Zw Fig. 9, 10, 12; 3-7, Taf. XIII; Fig. 40). Da nun bei Forficula der Riechlappen den dorsolateralen Teil des Zweithirns ausmacht (Fig. 9, Taf. IX), so ist er durchweg durch jenen Spalt vom Protozerebrum getrennt; seine Verbindungsfasern nach dem Protozerebrum müssen alle zuerst ventralwärts herabsteigen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Nur der ventrale und mediane Teil des Deuterozerebrums kommt in direkte Berührung mit dem Protozerebrum (Fig. 10, 6, 7, Taf. X). Der erwähnte Spalt ist mit Neurilemm ausgekleidet und von Ganglienzellen erfüllt, die teils dem Proto-, teils dem Deuterozerebrum angehören. Da der Einschnitt naturgemäß in der Mitte am schmalsten ist, so kann man einen dorsalen und einen ventralen Zellhaufen unterscheiden (Fig. 9, Taf. IX). Von außen nach innen beobachtet ist zunächt der ventrale Zellhaufen der größere, sodann verschmälert sich die Spalte rasch, bald berühren sich Erst- und Zweithirn in der Mitte, so daß der dorsale Zellhaufen jetzt von ventralen abgetrennt ist (Fig. IX, Taf. IX). Nun verschwindet der Haufe, so daß der Ventralteil des Zweithirns mit dem Ventralteil des Ersthirns verschmilzt (Fig. 10, Taf. X). Noch weiter medianwärts hört der Riechlappen auf: der dorsale Zellhaufen kann sich jetzt nach vorne ausdehnen; er geht der Vorderfläche des Ersthirns entlang bis zur oberen Fläche des Dritthirns herab (Fig. 11, Ze do Dr Hi, Taf. IX). Dieser Zellbelag setzt sich ununterbrochen bis zur Medianebene fort: Er wird immer schwächer und bedeckt in der Mediane das mittlere Ersthirn in einer einzigen Schicht (Textfig. 6), um jenseits von ihr wieder anzuschwellen und spiegelbildlich sich fortzusetzen. (Über den sonstigen Zellbelag des Zweithirns wird unten p. . . .) berichtet. Die Abgrenzung des Zweithirns ist nach hinten gegen das Ersthirn viel deutlicher als nach vorne gegen das Dritthirn. Das ist merkwürdig, da doch die Zusammenziehung von Erst- und Zweithirn viel älter ist als die Anlagerung des Dritthirns, das ursprünglich unterhalb des Schlundes lag. Es erklärt sich wohl z. T. aus dem Bestreben des Dritthirns, sich rückzubilden. (Weiteres über die Abgrenzung des Zweithirns gegen das Dritthirn s. u. p. . . .)

Die Einteilung des Zweithirns in einen Lobus olfactorius oder Riechlappen (Ri La) und eine "dorsale" Fasermasse gilt auch für Forficula. Doch ist die Bezeichnung "Dorsalmasse" hier unzutreffend. Die Ohrwürmer tragen den Kopf bekanntlich nach vorn, seine Längsachse nahezu in der Körperlängsachse, ganz anders als die Heuschrecken, die die Mundwerkzeuge nach unten richten. Vgl. Fig. 32, Taf. X, Textfig. 1 mit Textfig. 7,9. Ihr Kopf steht senkrecht auf der Körperachse. Da aber die Lage der Organe im Kopf fast gleich bleibt, so müssen z. B. alle Hirnteile, die bei Oedipoda nach vorne sehen, bei Forficula nach oben gerichtet sein (s. auch oben p. 171!) . . . Es war also zu erwarten, daß diejenigen Bezeichnungen VIALLANES, die sich auf die Lage gründen, Schwierigkeiten machen würden. Tatsächlich liegt der bei Oedipoda vorne ventral gelegene Lobus olfactorius bei Forficula dorsal, Viallanes "Dorsalmasse" aber ventral (Fig. 10, Taf. IX.) Ich will daher statt "Dorsalmasse" die Bezeichnung "Nebenriechmasse" (Ne Ri Ma) oder "parosmetische") Masse" anwenden. - Die Bezeichnung "Riechlappen" oder "Lobus olfactorius" ist zuweilen für das ganze Zweithirn verwendet worden. Bei den höheren Hymenopteren mag dies hingehen, da hier die "Dorsalmasse" anscheinend schwächer ausgebildet ist. Bei Gradflüglern ist aber das Größenverhältnis umgekehrt: die "Dorsalmasse" übertrifft den Riechlappen weitaus an Rauminhalt. verwende daher die Bezeichnungen im Sinne ihres Schöpfers VIALLANES und verstehe unter Riechlappen nur den durch Glomerulenstruktur ausgezeichneten Teil des Zweithirns.

Die allgemeine Lage des Riechlappens (Ri La) wurde schon oben beschrieben. Es muß noch erwähnt werden, daß er sich hinten lateral an der Nebenriechmasse ziemlich tief nach unten fortsetzt (Fig. 9, Taf. IX, Fig. 35, Taf. XI). Dies hängt vielleicht damit zusammen, daß der Riechnerv ebenfalls unten außen vom Zweithirn abgeht und bis zum Eintritt in die Antenne schief abwärts verläuft (Fig. 13, Taf. X). — Die Lage der Nebenriechmasse (Ne Ri Ma) ergibt sich hieraus von selbst. Sie erfüllt durchaus den ventralen Teil des Zweithirns und dringt nur vorne vor dem Riechlappen nach oben (Fig. 9, Taf. IX).

¹⁾ Aus $\pi a \varrho \acute{a} =$ neben und $\mathring{o} \sigma \mu \widetilde{\eta} =$ Geruch (griech.).

Trennung von Riechlappen, Nebenriechmasse und Dritthirn. Dieser nach oben dringende Teil der Dorsalmasse macht einige Schwierigkeiten. Seine Sonderung vom Riechlappen ist besonders lateral auffallend scharf. Hier sind diese beiden Abschnitte des Zweithirns sogar durch eine deutliche, Neurilemm ähnliche Lamelle getrennt. Die Kontur der beiden Fasermassen ist an dieser Stelle dorsal und ventral durch eine Furche unterbrochen, in welche die Ganglienzelleu eindringen. Diese scharfe Trennung, die ganz an diejenige des Zweithirns vom Ersthirn erinnert, scheint mir auffällig, weil sie innerhalb eines und desselben Gehirnsomiten — nämlich des Zweithirns verläuft. Man ist versucht, jene trennende Lamelle für die Grenze zwischen Zweit- und Dritthirn zu halten, um so mehr als eine solche Trennungslinie nach vorne nicht mehr erscheint. Trotzdem dürfte die fragliche Fasermasse noch deuterozerebral sein. Denn erstens tritt sie nie in enge Beziehuung zu dem Gehirnteil, der zweifellos Dritthirn ist. Andererseits verschmilzt sie unmerklich, also mit breiter Berührungsfläche mit der Nebenriech-Endlich verschwindet jene Trennungslamelle medianwärts bald; ja, unsere Fasermasse verschmilzt jetzt so innig mit dem Riechlappen, daß die Annahme der Grenze zwischen Riechlappen und Nebenriechmasse fast willkürlich wird. Nun sollte doch die Unterscheidung dieser beiden Teile vermöge der verschiedenen Struktur leicht sein. Es scheint aber, als ob medianwärts auch die Nebenriechmasse in ihrem hinteren Teil die charakteristische Struktur des Riechlappens aufweise. Denn auf medialen Schnitten ist die Anordnung der Glomerulen derart, daß man sie eher nach vorn zur Nebenriechmasse als nach hinten zu den Glomerulen des Riechlappens zählen möchte (Fig. 10, Taf. IX, Ri Lä). Die Anwesenheit eines weiteren "Riechläppchens" neben dem großen Olfactorius ist auch deshalb nicht unwahrscheinlich, weil VIALLANES bei Acridiern einen deutlichen "lobe olfactif accessoire" gefunden hat. Jedenfalls ist aber dieser bei Forficula auricularia L. nicht kugelig und nicht so einheitlich und selbständig wie dort.

Größe. Es scheint bei Insekten allgemein zuzutreffen, daß das Zweithirn dem Ersthirn, das Dritthirn wieder dem vorigen an Größe nachsteht. Auch bei Forficula ist dies so. Immerhin ist hier das Zweithirn sehr voluminös. Daß die Riechlappen wohl entwickelt sind, ist bei Nachttieren, die so eifrig ihre Fühler benützen, zu erwarten. Dagegen muß die starke Entfaltung der Nebenriechmasse, die bekanntlich hier den Riechlappen

an Größe bedeutend übertrifft, wunder nehmen. Besonders beachtenswert ist der Umstand, daß die Größe dieser parosmetischen
Masse in den verschiedenen Insektenordnungen so außerordentlich schwankt. Der Grund hierfür dürfte schwer zu sagen sein,
solange man nicht über die Funktion dieses Hirnteils unterrichtet
ist. Leider machen die meisten Autoren über die Ausbildung
der Nebenriechmasse keine Angaben, so daß der Vergleich
schwer fällt.

Struktur. Wie schon mehrfach erwähnt, ist der Riechlappen durch eine eigenartige Struktur ausgezeichnet, die anscheinend für den Arthropoden-Riechlappen überhaupt bezeichnend ist. Sie ähnelt sogar stark der Olfactoriusstruktur des Wirbeltiergehirns - ein Fall von merkwürdiger Konvergenz. Die Fasermasse gliedert sich in große Ballen (Ri Bä), die aus einem dichten Gewirr feinster Nervenfäserchen bestehen. In den helleren Zwischenräumen zwischen diesen Ballen verlaufen gröbere Nervenbündel, die an die Ballen herantreten, sich verzweigen und sie umspinnen (Taf. XIII). Diese Riechballen haben von den Autoren verschiedene Namen erhalten: "Glomeruli" (BETHE, Carcinus maenas), "Ballen" (DIETL 1876; "Acheta" camp., Gryllotalpe vulg.), "Riechpolster"; "Geruchskörper" (Flögel 1878: Insekten aus vielen Ordnungen). Über die Beziehungen dieser Riechballen zu den Ganglienzellen des Riechlappens und zu den Fasern der sensiblen Fühlernerven haben schon Jonescu, Pietschker und Böttger im Anschluß an die Untersuchungen von Bethe und Kenyon berichtet. Böttger gab ein hypothetisches Schema der Neurone des Riechlappens, welches ich auch für sehr wahrscheinlich halte.

Bei Oedipoda und Caloptenus (VIALIANES 1887) sind die dichtfaserigen Glomerulen in Form eines Hohlzylinders angeordet. Die lockeren Verbindungsfasern aus dem Gehirn verlaufen etwa parallel in der Längsachse dieses Zylinders. Der kugelige "lobe olfactif accessoire" zeigt dieselbe Bällchenstruktur, aber ohne eine lockere Mitte (Textfig. 37, $Ri L\ddot{a}$).

Auch bei Apis mellifica (Jonescu 1908) und Camponotus ligniperdus (Pietschker 1910) besteht eine periphere Schicht von Riechballen und eine zentrale von blasser, "homogener"(?) Fasermasse. Kenyon hat diese Anordnung zu der Bezeichnung "antennal morula" veranlaßt. Bei Apis soll der größere Teil der Riechballen auf der medialen, der oberen und der unteren Seite des Sehlappens liegen (Jonescu), bei Camponotus dagegen die

Verteilung gleichmäßig sein (Pietschker). Ihre Zahl schwankt dort nach der Entwicklungsstufe und dem Geschlecht.

Bei Forficula konnte ich niemals jene ausgesprochene zylindrische Anordnung bemerken. Die Riechballen sind etwa gleichmäßig auf die Oberfläche des Riechlappens verteilt. Ihre Zahl ist so groß, daß nur wenig Raum für den mittleren Teil, die lockere, hellere Fasermasse übrig bleibt. Ich fand diese letztere überhaupt nur selten deutlich ausgebildet. Über die Funktion des Riechbällchens der Nebenriechmasse (lobe accessoire), das bekanntlich bei Forficula viel weniger hervortritt als bei den Acridiern, ist nichts bekannt.

Zellrinde und Faserpforten. Die rückwärtige Zellrinde des Zweithirns (Fig. 9, 10, Taf. IX) habe ich gelegentlich seiner Abgrenzung gegen das Protozerebrum beschrieben (p. 215!). Der rückwärts gelegene Teil dieser Zellen sendet seine Fasern nach hinten ins Ersthirn, der vorn gelegene nach vorne in den Riechlappen. Die Zellen des tiefen Spalts gehören somit dem ersten und dem zweiten Gehirnsomiten an. Sie haben die normale Größe, wie die Zellen des Zweithirns überhaupt. Hier finden sich auch einzelne der merkwürdigen Riesenzellen. Ihre dicken Wände färben sich mit Hämatoxylin etwas rötlich, ihr Zelleib färbt sich dunkler als sonst, so daß die Chromatinkörner, die sonst scharf auf hellem Grund erscheinen, kaum sichtbar werden.

Auf der Außenseite setzt sich der Zellbelag in die Tiefe fort. Dieser letztere Teil gehört ausschließlich dem Zweithirn und zwar dem Riechlappen an. Ich konnte eine mächtige Einströmung beobachten, welche zwischen den tiefsten Riechballen des Riechlappens hindurchgeht, in sein glomerulenfreies Inneres eintritt und sich in jene Bahn fortsetzt, die ins Ersthirn übergeht, und die ich unter dem Namen "Riechbaln" schon oben beschrieben habe (S. 193!).

Die Zellenbekleidung auf der medianen, schlundwärtigen Seite des Riechlappens (Fig. 3, 4, 5, Taf. IX; Taf. XIII Ze me Zw Hi) hängt kaudal mit den Zellen des tiefen Spalts zusammen. Oben setzt sie sich ganz dünn bis zur vorderen Riechlappenspitze fort, verschwindet aber hier bald. Hinten, im Winkel zwischen mittlerem Ersthirn und Riechlappen liefert sie dreieckige Querschnitte; die Zellen bilden vier fünf bis Lagen übereinander. Sie setzt sich hier in die Tiefe fort und verschwindet in dem Augenblick, wo das Dritthirn auftritt (Taf. XIII). Diese Gruppe sendet ihre Fasern in die Nebenriechmasse, vielleicht auch zu einem geringen

Teil in die Deuterozerebralkommissur und in das Dritthirn (Fig. 13, Taf. X).

Eine weitere Gruppe befindet sich an der Lateralseite des Zweithirn (Ze la Zw Hi). Sie sitzt aber viel tiefer als die vorige (Fig. 7, 8, Taf. IX; Fig. 36, Taf. XI). Hinten hängt sie ebenfalls mit den Zellen des Spaltes zusammen und reicht unten nach vorne bis zur Austrittsstelle der dicken Fühlernerven. An der dicksten Stelle liegen vier bis fünf Zellen übereinander. Diese Gruppe verschwindet wenig tiefer als der Fühlernerv. Sie gehört zur Nebenriechmasse, vielleicht auch z. T. noch zu den tiefsten Teilen des Riechballens (Fig. 8, Taf. IX).

Eine rostrale, sehr ansehnliche Zellmasse (Ze la Dr Hi) verläuft von oben nach unten in dem Winkel zwischen Dritthirn und Nebenriechmasse (Fig. 6, 7, 8, Taf. IX; Taf. XIII; Fig. 12, Taf. IX). Sie beginnt da, wo die mediale Gruppe aufhört, fast gleichzeitig mit der Nebenriechmasse und reicht tief nach unten. Sie liegt also im allgemeinen höher als die laterale Zellgruppe. Unten bekleidet sie den Teil des Dritthirns, der landläufig schon als Schlundkonnektiv bezeichnet wird. Der Belag ist bis zu sieben Zellen mächtig. Diese Zellmasse gehört z. T. zur Nebenriechmasse und entsendet dahin ihre Faserstränge, zum andern Teil schickt sie mehrere Stränge ins Dritthirn und ist also auch diesem Hirnteil zuzurechnen. Zwei Einströmungen in Zweit- und Dritthirn sind auf Fig. 8 abgebildet.

Wir haben somit vier Zellgruppen, die meist ineinander übergehen: eine hintere im tiefen Spalt, eine außenseitliche tiefere, eine innenseitliche höhere und eine vordere. Die Zellenhülle des Zweithirns ist also beim erwachsenen Tier nicht allseitig, besonders dorsal und ventral ist die Fasermasse nur von Neurilemm bedeckt (Fig. 10, Taf. IX). Es ist bemerkenswert, daß eine Zellgruppe verschiedenen Gehirnsomiten angehört (vgl. Fig. 8, Taf. IX). Man muß wohl annehmen, daß eine solche Gruppe aus mehreren Einzelgrüppehen entstand, die nachträglich verschmolzen. Bei den Acridiern spricht Viallanes auch von gemeinsamen Teilen der Zellrinde, aber in anderem Sinne. Ein Vergleich mit seinen Sagittalbildern zeigt, daß die Zellmasse bei jenen Heuschrecken wesentlich anders gelagert ist (vgl. auch Textfig. 37). Auch ist es sehr zweifelhaft, ob die Zellgruppen von Forficula denen von Periplaneta (Haller), Apis (Jonescu) und Camponotus (Pietschker) entsprechen.

Die Verschmelzungen und Faserbrücken zwischen dem Zweithirn und Ersthirn wurden schon oben beschrieben.

Deuterocerebrale Nerven.

Das Zweithirn (Deuterocerebrum) versorgt die Fühler mit mächtigen Nervensträngen. Außer diesen, von allen Beobachtern gefundenen Nerven, nehmen häufig noch sehr feine Nervchen ihren Ursprung in dieser Hirnregion. Über deren Zahl und Zweck lauten die Angaben verschieden. Es ist aber nicht durchaus sicher, ob immer abweichende Verhältnisse vorliegen, bei ihrer Feinheit können diese Fäserchen sehr leicht übersehen oder mit bindegewebigen Strängen und dergleichen verwechselt werden.

VIALLANES fand bei den beiden Acridiern einen Fühlernerven mit zwei Wurzeln, einer im Riechlappen, der anderen in der Nebenriechmasse ("Dorsalmasse"). In einem feinen "nerf accessoire" aus dem Riechlappen vermutet er einen motorischen Fühlernerven. Außer diesen entspringen ein nerf tégumentaire und die Wurzel des Frontalganglienkonnektivs aus seiner "Dorsalmasse".

Nach Janet, der die früheren Angaben von Kenyon und Hallfr z. T. korrigiert hat, finden sich bei Myrmica und Lasius:

- 1. ein dicker sensorischer Nerv mit Riechfunktion,
- 2. ein dicker, sensorischer Nerv, wahrscheinlich mit Gehörfunktion,
- 3. ein dünner motorischer Merv zum Fühlerbasal glied ("Fühlerschaft"),
- 4. ein dünner motorischer Nerv zu den Fühlergliedern ("Fühlergeißel"),
- 5. ein "nerf chordotonal antennaire", der vom Hörnerv (Nr. 2) abzweigt.

Nach Jonescu findet man bei Apis mellifica:

- 1., 2. zwei dicke sensorische Fühlernerven,
- 3., 4. zwei dünne motorische Nerven der Fühlergeißel,
- 5. einen dünnen motorischen Fühlerschaftnerven. Ein nerf chordotonal fehlt.

Die Befunde Jonescus weichen also von denen Viallanes in verschiedener Hinsicht ab. Jonescu erklärt dies so (a. O. S. 155): "... 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." Nun wäre es sehr wohl möglich, daß bei Apis und Acridiern so wesentliche Unterschiede bezüglich der Fühlerinnervierung bestehen; nach meinen Feststellungen bei Forficula halte ich es aber

für wahrscheinlicher, daß VIALLANES sich hinsichtlich der Wurzeln getäuscht hat.

Ich fand bei Forficula zwei mächtige Fühlernerven (Ri Ne). Beide entspringen aus den Riechballen des Lobus olfactorius, der hintere aus der tieferen Gegend. Sie sind gleich dick und schon beim Austritt aus dem Gehirn individualisiert, verlaufen aber innerhalb des Kopfes nach außen und etwas abwärts eng aneinander geschmiegt, so daß sie allerdings leicht für einen einzigen Nerven gehalten werden können (Fig. 13, Taf. X; Textfig. 6). Erst im Fühlerschaft treten sie weiter auseinander (Textfig. 2, 3). Obwohl ich ihre Endigungen in Fühlersinnesorganen nicht mehr fand, glaube ich, diese beiden Nerven für sensorisch erklären zu dürfen, da beide Wurzeln im sensorischen Riechlappen liegen. Sie wären demnach den beiden sensorischen Fühlernerven von Apis (JONESCU) und Lasius-Myrmica (JANET) homolog zu setzen.

Außer diesen zwei dicken findet man im Fühler noch einen dünnen, selbständigen Nerven, den ich analog den Befunden von Janet für motorisch halte (Textfig. 2, 3 Gei Nc). Er entspringt höchst wahrscheinlich in der Nebenriechmasse unter den beiden andern, denen er anfangs dicht angeschmiegt ist. Bald aber, noch im Kopf, löst er sich von ihnen und entsendet einen Zweig nach unten zu den Muskeln des Basalfühlerglieds, der sich noch mehrmals verästelt (AzScha). Diese Muskeln (SchaMu) liegen in der seitlichen Höhlung des chitinösen inneren Kopfgerüsts (in. Sk.) (Fig. 13, Taf. X). Der Hauptast des Nerven geht weiter zum Fühler. Er innerviert wohl die Muskeln der Fühlergeißel. Dieser Befund ist interessant, weil er sich mit den Angaben Janets für die Ameise deckt. Auch hier gibt es einen dünnen Nerven der Segmente, der selbständig den Fühler durchläuft. Bei Apis dagegen verflechten sich nach Jonescu die entsprechenden Fasern sogleich mit den beiden dicken sensiblen Nerven (a. O. Textfig. 13, p. 161). Interessant ist, daß sich dieser motorische Nerv bei Forficula strukturell von den beiden sensorischen unterscheidet. Letztere erscheinen meist kompakt. Ihre dichte Faserung zeigt sich nur durch eine zarte Längsstreifung. Der motorische Nerv dagegen besteht aus wenigen, auffallend großen Fasern. Diese liegen locker und lassen hellere Zwischenräume zwischen sich.

Zu diesem motorischen Nerven der Fühlergeißel mit seinem Ast für den Fühlerschaftmuskel kommt bei Forficula noch ein besonderer motorischer Nerv für das Grundglied des Fühlers. (Scha Ne): Der äußerst feine Strang kommt aus der oberen und

vorderen Nebenriechmasse, durchbricht für sich die laterale Zellrinde des Zweithirns und innerviert ebenfalls die Muskeln des Fühlerschaftes in der Tentoriumhöhlung. Er ist nur auf Querschnitten leicht zu verfolgen. Dieser Nerv ist wohl Forficula, Myrmica und Apis gemeinsam ("Nerv des Basalgliedes der Antenne", "Fühlerschaftnerv") (Fig. 13, Taf. X Scha Ne). Ich vermute, daß auch der nerf accessoire der Acridier (VIALLANES) ihm homolog ist (schwerlich der "tégumentaire").

Es ist ganz erstaunlich, wie groß die Unterschiede auch in diesem Stück sind. Forficula hat wie Myrmica nur einen einzigen spezifischen Basalgliednerven; Apis dagegen deren zwei (mit gemeinsamer Wurzel). Trotzdem werden auch bei Forficula die Muskeln des Basalglieds von zwei Nerven versorgt, nämlich eben von dem besonderen Fühlerschaftnerven, außerdem von einem Ast des motorischen Fühlergeißelnerven. Dieser Ast ist zudem viel stärker entwickelt als jener selbständige Nerv. Die Muskeln des Fühlerschafts sind in zwei Paaren als Adduktoren und Abduktoren angeordnet; das äußere Paar ist vorn oben an der Fühlerbasis inseriert, das mediale Paar unten hinten. Sämtliche vier Muskeln erhalten Zweige des motorischen Astes, während der dünne selbständige Schaftnerv anscheinend nur das innere Muskelpaar versorgt.

Die bisher besprochenen Nerven gehören zweifellos zum Zweithirn, da sie alle die Fühler versorgen. Außer ihnen gibt es noch zwei Nerven, die vielleicht deuterozerebral sind, über deren Zugehörigkeit man aber noch nicht einig ist.

VIALLANES beschreibt einen nerf tégumentaire, der — ziemlich mächtig - die "Dorsalmasse" nach rückwärts verläßt und direkt nach oben geht, "pour gagner les téguments céphaliques". JONESCU glaubte nun diesem Tegumentarnerv seinen Speicheldrüsennerv gleichsetzen zu müssen Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen: denn die Zeichnung von VIALLANES zeigt deutlich den Ursprung des tégumentaire in der Nebenriechmasse. Der Speicheldrüsennerv von Jonescu entspringt aber aus ventralen Zellen des Unterschlundganglions. Allerdings durchquert er dieses und sogar Teile des Oberschlundganglions, ehe er das Gehirn verläßt. Aber die Verwechslung zweier Nerven aus Ober- und Unterschlundganglion - allenfalls denkbar bei Hymenopteren — ist bei den Gradflüglern mit ihren langen Schlundkonnektiven nicht anzunehmen. Außerdem ist es wohl möglich, daß Apis gar keinen tégumentaire besitzt, da er ja auch Forficula fehlt. (Vgl. auch Eutermes s. p. 254!)

Ein letzter deuterozerebraler Nerv ist der sogenannte paarige Sympathicus Gf Tr Ne (Textfig. 5, Fig. 20-25, Taf. X). Er entspricht beim Ersthirn dem unpaarigen Sympathicus, dem sogenanten Nervus recurrens. Es sind zwei sehr feine Stränge. Ihren Ursprung verlegte VIALLANES (Acridier) in die Nebenriechmasse unmittelbar vor die vordere Deuterozerebralkommissur, ebenso Janet bei Myrmica und Lasius. Bei Forficula liegt ihr Ursprung ähnlich wie bei den Acridiern nahe der Medianebene, und zwar sehr hoch, da wo die Nebenriechmasse ins Ersthirn übergeht. VIALLANES konnte über die Zugehörigkeit keine bestimmten Angaben machen. Bei Dixippus fand ich aber den Ursprung weit nach vorne gegen das Dritthirn gerückt, so daß mit großer Wahrscheinlichkeit die Nebenriechmasse als Ausgangspunkt des paarigen Sympathicus erscheint. Der Nerv, der bei Acridiern senkrecht das Gehirn verläßt, wendet sich bei Forficula gleich nach dem Austritt nach hinten und liegt anfangs noch dem Gehirn an. Sein Ursprung ist daher auf Horizontal- und Sagittalschnitten leicht zu übersehen. Sein weiterer Verlauf wird unten bei dem sympathischen Nervensystem besprochen (p. 242).

Ich stelle die bisherigen Ergebnisse über die Fühlernerven in folgender Übersicht zusammen:

Insekt, Beobachter	Sensorische Fühler- nerven, Zahl, Wurzel	Motorische Geißelnerven	Motorische Schaftnerven
A cridier nach VIALLANES 1887	1 sensorischer Füh- lernerv mit 2 Wur- zeln	1 motorischer (?) nerf. accessoire	_
Acridier-VIAL- LANES. Deu- tung Jonescus	1 sensorischer Füh- lernerv mit 1 Wur- zel (die 2. Wurzel liefert motorische Fasern)		
Apis nach Jo- NESCU 1904	2 sensorische Füh- lernerven mit je 1 Wurzel	2 motorische Geißel- nerven, mit den sensorischen ver- schmelzend	2 motorische Schaftnerven, je selbständig
Myrmica, Lasius nach JANET 1899, 1905	wie Apis	1 motorischer Geißel- nerv selbstän- dig, kein Ast zum Schaftmuskel	1 motorischer Schaftnerv, selbständig
Forficula	wie Apis	wie Ameise, aber mit Ast für den Schaft	

III. Tritocerebrum.

Synon.: s. p. 52.

Abbildungen: horiz: Fig. 7, Taf. IX; Fig. 36-38, Taf. XII; Dri Hi. Textfig. 5, 21; quer: Fig. 13, 14, Taf. X; Textfig. 9, 11 (körperlich); sagitt.: Fig. 10, 11, Taf. IX; Textfig. 6.

Das Tritozerebrum oder Dritthirn ist der kleinste von den drei Hirnabschnitten und liegt bei Forficula am weitesten vorne. Es wird an seiner Außenseite von der Nebenriechmasse des Deutozerebrums bedeckt (Fig. 7, 8, Taf. IX; Fig. 36) und ist sozusagen in eine Bucht des Deutozerebrums neben dem Schlundrohr eingelassen. Auf einigen Horizontalschnitten erscheint es sogar wie ein Ausläufer des Protozerebrums nach vorne. Diese Auffassung scheint auf den ersten Blick gewagt. Sie würde aber erklären, daß Janet den Labrofrontalnerv (der bei Forficula aus dem Tritozerebrum kommt), aus dem Protozerebrum herleitete 1). Ventralwärts hängt das Dritthirn mit den Schlundkonnektiven zusammen: es zieht sich an denselben abwärts und bildet unter dem Schlund die Tritozerebralkommissuren (Dritthirnbrücken) [UKom (Br Dr)] zwei schmale Querbrücken, welche die beiderseitigen Tritozerebra verbinden (Fig. 13, 28, Taf. X; Textfig. 2). Ich fand zwei solche Brücken, eine stärkere und eine schwächere. während die früheren Autoren nur von einer einzigen Kommissur sprechen. Das Tritozerebrum ist somit der einzige Abschnitt des Oberschlundganglions, der z. T. subösophageal liegt. Diese Ausnahme erklärt sich dadurch, daß ursprünglich das ganze Dritthirn unter dem Schlund lag, wie unten ausführlicher beschrieben ist 2).

Die Schlundkonnektive sind nicht lediglich eine Fortsetzung des Dritthirns, wie es bei äußerlicher Betrachtung den Anschein hat, sondern die Hauptmasse ihrer Fasern gehört zu dem Ersthirn und Zweithirn.

Die Struktur des Dritthirns ist die gewöhnliche lockere Faserstruktur. Ein kleiner tritozerebraler Lobus mit Riechballenstruktur, wie ihn VIALLANES bei den Acridiern fand (Textfig. 37!) scheint Forficula zu fehlen.

¹⁾ Weiteres über die Abgrenzung des Dritthirns gegen das Zweithirn s. oben p. 214-217.

²⁾ Janet scheint anzunehmen, daß auch Protozerebrum und Deutozerebrum den Schlund umfassen, d. h. subösophageale Teil besitzen, was aber meines Wissens den histologischen Befunden widerspricht! (s. in Pietschker 1910, Textfig. 6, S. 23).

Die Zellrinde dieses Abschnittes ist ebenso wie die Fasermasse nur mäßig entwickelt. Sie beschränkt sich auf die dorsale und die laterale Seite des Dritthirns. Beide Zellgruppen sind vereinigt mit Zellgruppen des Zweithirns, besitzen aber deutliche Faserstränge, die in das Dritthirn gehen (Fig. 8, Taf. IX). Die dorsale Zellgruppe (Ze do Dr Hi Fig. 10, 11, Taf. X) geht ohne erkennbare Grenze in den medialen Zellhaufen (Ze me Zw Hi) des Zweithirns (Fig. 5, Taf. IX; Fig. 36, Taf. XII) über; die laterale (Ze la Dr Hi Fig. 7, 8, Taf. IX; Fig. 36, Taf. XII) erscheint als Fortsetzung der rostralen Gruppe des Deutozerebrums (Fig. 6, 8, Taf. IX, XIII; Textfig. 2). Diese laterale Gruppe breitet sich auch medianwärts auf der Dorsalseite des Tritozerebrums aus (Fig. 10, Taf. IX) und setzt sich entlang den Schlundkonnektiven tief nach unten fort. Wie weit, läßt sich aus dem in Textfig. 23 abgebildeten Schnitt erkennen. Die Zellbekleidung fehlt demnach medianwärts, wo das Dritthirn an den Schlund grenzt und vorne (Fig. 8, Taf. IX), ganz tief auch lateralwärts (Textfig. 2), ebenso an den beiden Kommissuren (Fig. 13, Taf. X).

Die Zellen der tritozerebralen Ganglienrinde unterscheiden sich in Größe, Dichtigkeit und Färbung nicht wesentlich von denen der anderen Hirnabschnitte (abgesehen von den Pilz- und Sehlappenzellen). Die Dicke der Rinde wurde meist schon bei dem deutozerebralen Zellbelag angegeben; sie beträgt bei dem den Schlundbändern anliegenden Teil ziemlich tief noch 3—4 Zellagen, höher oben 6—8.

Besonders differenzierte Verbindungsbahnen vom Dritthirn zu den andern Hirnteilen konnte ich nicht verfolgen; wohl aber steht das Tritozerebrum durch unmittelbare Berührung in Beziehung zum Deutozerebrum (Fig. 10, 7, 8, Taf. IX), wahrscheinlich auch zum Protozerebrum (Fig. 11, 7, Taf. IX). Auf Schnitten wie Fig. 8, Taf. IX scheint sich das Protozerebrum ohne deutliche Grenzen in die Schlundbänder fortzusetzen. So ist es möglich, daß der Labrofrontalnerv, der zum Tritozerebrum gehört, doch dem Ersthirn zugerechnet werden konnte (Janet).

Ich komme nun nochmals auf die Bahnen zurück, welche die beiden Tritozerebra verbinden. Diese Tritozerebralkommissur [UKom(BrDr)], die den oben erwähnten Proto- und Deutozerebralkommissuren entspricht, verläuft merkwürdigerweise ventralwärts um den Darm herum (Fig. 13, Taf. X; Textfig. 2). Dieser sonderbare Verlauf erklärt sich — wie bereits erwähnt — durch die ursprüngliche Lagerung des Tritozerebrums. Die Trito-

zerebralkommissur besitzt eine gewisse theoretische Bedeutung, indem sie zu der Auffassung Anlaß gibt, daß das Tritozerebrum einem besonderen Segment entspricht. Das Dritthirn begleitet die eigentlichen Schlundbänder nach abwärts und hinten bis zum chitinösen Kopfgerüst (inn SK Textfig. 2). Bis hierher ist es von jenen durch eine neurilemmartige Grenze deutlich geschieden, doch erscheinen beide äußerlich einheitlich. Nun trennen sie sich: die Schlundbänder gehen nach hinten zum Unterschlundganglion, die Schenkel des Dritthirns gehen medianwärts und vereinigen sich hier.

Diese Verbindungsbrücke bildet also einen zweiten, kleinen "Schlundring". Obwohl wenig bekannt, ist sie unter diesem Namen oder als "Querkommissur" schon 1762 von Lyonet dargestellt worden. Liénard, der sie neuerdings (1880) wieder untersuchte, hat sehr interessante Unterschiede in ihrer Ausbildung gefunden. Erst Viallanes hat aber ihr Wesen als Tritozerebralkommissur erkannt; er faßt das Tritozerebrum als ein segmentales Ganglion auf und homologisiert das zugehörige Segment mit demjenigen der zweiten Antenne der Crustaceen.

Vergleichende Betrachtung des Tritocerebrums.

Es ist in der Tat sehr interessant, die Verhältnisse, welche ich bei Forficula gefunden habe, mit denen bei Crustaceen zu vergleichen. Ich gebe in Textfig. 15 ein Bild des Nervensystems von Apus, welches ich einer Arbeit von Cunnington (1902) entnehme. Ich sehe davon ab, daß der erste Antennennerv auf die Schlundkommissuren gerückt ist, da er, wie Cunnington darlegt, doch vom Gehirn entspringt. Wir finden eine lange Schlundkommissur und an deren unteren Ende ein Ganglion mit zwei Querbrücken; von diesem entspringt der Nerv der zweiten Antenne Aus demselben Ganglion geht ein "Oberlippennerv" hervor, der den Schlund umgreift; ich homologisiere diesen Oberlippennerv mit dem Labrofrontalnerven der Insekten und die doppelte Querkommissur des Ganglions mit der von mir bei Forficula gefundenen doppelten Querbrücke. Daraus ergibt sich der Schluß, daß das Tritozerebrum ein segmentales Ganglion ist und dem Ganglion der zweiten Antenne der Crustaceen entspricht, wie VIALLANES richtig vermutet.

Demnach bestehen auffallend nahe Beziehungen zwischen den betreffenden Verhältnissen bei Crustaceen und denjenigen

der niederen Insekten, was bei phylogenetischen Schlüssen über den Ursprung der Insekten einen wertvollen Anhaltspunkt bietet.

Wir müssen nun noch darauf achten, welche Lageveränderungen das Tritozerebrum und seine Kommissur erfahren hat.

Man kann sich leicht vorstellen, daß das Dritthirn ursprünglich an dem Schlundkonnektiv hinter dem Schlund lag, wo wir das Ganglion bei Crustaceen finden (Fig. 28 A, Taf. X; Textfigur 14, 15) und daß es nach oben gewandert ist und dem Gehirn sich angeschlossen hat, wobei aber natürlich die zugehörige Querkommissur unter dem Schlund geblieben ist 1). Infolgedessen muß der Faserstrang, welcher zur Kommissur geht, eine Strecke weit an dem Schlundkonnektiv entlang laufen, um dann unter dem Darm hindurch zur anderen Seite zu gehen. In diesem Fall scheint die Querkommissur äußerlich nicht die beiden Tritozerebra, sondern die Schlundkonnektive zu verbinden. Einen solchen Verlauf sahen wir bei Forficula; er soll nach den Angaben von Liénard auch bei Blattiden (Periplaneta), Grylliden, Coleopteren (Necrophorus, Blaps) und Lepidopteren-Raupen (Pieris) vorkommen. Vgl. die Fig. 28 B, Taf. X.

Die nächste Abänderung besteht darin, daß die Kommissur von den Schlundkonnektiven sich trennt und selbständig den Schlund umgreift. Diese Verhältnisse findet man nach Liénard bei Blattiden (Panesthia [?]), Gressorien (Mantis), Saltatorien (Locusta, Oedipoda, Caloptenus ²)), sehr vielen Coleopteren (Larven und Imagines), Hymenopterenlarven (Tenthredo) und Lepidopteren-Raupen (Cossus, Gastropacha, Sericaria, Liparis). Vgl. Fig. 28 E, Taf. X; Textfig. 16, 10, 29.

Der sozusagen entgegengesetzte Fall besteht darin, daß die Kommissur des Dritthirns nahe an das Unterschlundganglion zu liegen kommt. Dieser Fall tritt ein, wenn das Unterschlund-

¹⁾ Das Dritthirn der Blattiden und Hemipteren scheint nach den Abbildungen von Hofer und Haller (von Hofer ziemlich abweichende Figur!) und Bretschneider: Textfig. 17 und Bugnion Textfig. 20/21 von dem aller übrigen Insekten nach Form und Lage abzuweichen. Anscheinend haben diese Tiere hierin ursprünglichere (den Krebstieren näherstehende) Verhältnisse bewahrt.

²⁾ Caloptenus und Ödipoda (nach PACKARD, Textfig. 10) und die Phasmide Dixippus morosus scheinen zwischen dem Typus von Forficula und dem der Cossus-Raupe zu vermitteln, denn die Querbrücke zieht noch den Konnektionen entlang, ist aber bereits selbstständig und ihr Ursprung am Gehirn auch äußerlich zu erkennen (Textfig. 13).

ganglion näher an das Oberschlundganglion herantritt. Dieser Fall ist nach Liénard vorhanden bei Odonaten (Libellula, Aeschna, Agrion) und bei Trichopteren (Phryganiden). Fig. 28 C, Taf. X.

Bei manchen Insekten ist das Unterschlundganglion sozusagen mit dem Oberschlundganglion verschmolzen, wobei die Tritozerebralkommissur ganz in das Unterschlundganglion aufgenommen wird. Dieser Fall tritt besonders bei Insekten mit saugenden und leckenden Mundwerkzeugen auf, welche einen engen Schlund haben. Hierher gehören nach Liénard die Rhynchoten (Cicada, Pentatoma, Notonecta, Naucoris, nach E. Bugnions Fig. 8 (1908) auch Fulgora maculata), die Imagines von Lepidopteren und Dipteren, die Hymenopteren [Imagines und von einigen auch die Larven (Vespa)] (Fig. 28 D, Taf. X; Textfig. 7, 20—24).

Die zuletzt besprochenen Abänderungen, besonders die Annäherung des Unterschlundganglions an das Oberschlundganglion scheinen in stammesgeschichtlicher Hinsicht keine große Bedeutung zu haben, denn wir finden bei Schmetterlingsraupen verschiedene der oben angeführten Typen; dasselbe gilt für die Käfer. Die Ursachen dieser Abänderungen dürften nicht immer leicht festzustellen sein.

Tritozerebrale Nerven.

Nach der vorstehenden Darstellung gehört zum Dritthirn der Labralnerv (Labrofrontalnerv), der zur Oberlippe und zu dem Frontalganglion geht. Diese Ansicht ist schon von Viallanes ausgesprochen worden (für Oedipoda, Caloptenus, Vespa crabro und communis). Janet ist allerdings "auf Grund morphologischer und ontologischer Studien" der Meinung, daß Labrum und Stomenteron präantennale Bildungen sind, also dem 1. Kopfsomit angehören; er muß infolgedessen die Hypothese aufstellen, daß die Wurzeln der zugehörigen Nerven, also des Labral- und Frontalganglionnerven im Ersthirn liegen. Diese würden dann ihre Fasern durch Zweit- und Dritthirn hindurchsenden. Janet hat darüber keine histologische Untersuchung angestellt, und meine Untersuchungen an Forficula geben für diese Meinung keinen Anhalt. Der Vergleich mit Crustaceen spricht aber gegen Janets Annahme.

Der Labralnerv verläßt bei Forficula das Tritozerebrum unmittelbar neben dem Konnektiv zum Frontalganglion, aber bereits selbständig, während er häufig mit dem Konnektiv eine gemeinsame Wurzel besitzt. In diesem Fall kommt er als Labrofrontalnerv aus dem Gehirn und gibt bald nach dem Austritt einen Labralastab (Apis-Jonescu, Oedipoda-Viallanes). Labralganglien, wie sie Hoffmann (1908) für Tomocerus beschrieb (Textfig. 19 Ob Li Ga) und ich sie bei der indischen Stabheuschrecke fand, scheinen Forficula zu fehlen.

Statt des Labrofrontalnerven sieht Janet den Nerv des Musculus dilatator inferior pharyngis, des "unteren Schlundöffners" als Tritozerebralnerven an. (Vgl. Pietschker 1911 a.O.,
Textfig. 7.) Dieser ist unpaar, entspringt aber mit paariger Wurzel
unten in der vorderen Ösophagusöffnung des Gehirns. Janet
fand ihn nur bei Lasius niger \subsetneq , während er ihm bei Myrmica
"wegen seiner Kleinheit (?) entgangen ist". Auch Jonescu und
Pietschker fanden einen entsprechenden Nerven bei Apis und
Camponotus ¹). Jonescu beschreibt seinen Ursprung in "eigentümlichen Anschwellungen zu beiden Seiten und etwas nach oben
von den Labralganglien".

Ich suchte nun auch bei Forficula nach einem entsprechenden Nerven des "unteren Schlundöffners" und glaube, diesen in einem feinen unpaaren Fädchen gefunden zu haben, das den medianen Schlundmuskel zwischen den Schlundkonnektiven innerviert. Das sehr dünne Nervchen ist also auch sehr kurz. Zudem liegt ihm jener Muskel meistens dicht an. Es gelingt daher nur selten, bei glücklicher Schnittrichtung, diesen Nerven zur Anschauung zu bringen. Er entspringt median aus der oben erwähnten dünnen Querbrücke, die parallel mit der dicken Tritozerebralkommissur die Dritthirnhälften verbindet. Vielleicht entspricht diese Querbrücke den paarigen Wurzeln, die der Nerv bei Lasius, Camponotus und Apis aufweist. (Dadurch wäre aber die Homologisierung mit der doppelten Crustaceenkommissur hinfällig.)

Kennyon läßt sogar den Speicheldrüsennerven bei Apis an den Seiten des Dritthirns entspringen. Jonescu hat aber nachgewiesen, daß dies unrichtig ist, da die Zellgruppe des Speicheldrüsennerven auf der Ventralseite des Unterschlundganglions liegt.

HALLER endlich betrachtet den "inneren motorischen Antennennerven" als Tritozerebraherv, eine Ansicht, die kaum verständlich ist, da ja hiernach die Antenne zwei Somiten angehören müßte, einem antennalen und einem tritozerebralen, postantennalen!

¹⁾ Vgl. auch Cossus p. 232.

Die kümmerliche Entwicklung des Dritthirns erklärt sich dadurch, daß es einem Kopfabschnitt entspricht, der — bei Crustaceen wohl entwickelt — bei den Insekten rudimentär geworden oder gänzlich geschwunden ist. Dort versorgt es nämlich die zweiten oder äußeren Fühler, deren Homologon den Myriapoden und Insekten fehlt. Außerdem liefert es den motorischen Nerv der Augenstiele'), ferner den "Tegumentarnerv" und — aus besonderen Anschwellungen, den "Schlundganglien" — den Labrofrontalnerven, sowie die "Längs"- und die "Querkommissur", d.h. die Schlundkonnektive und die "Dritthirnkommissur".

Da nun der Augenstielnerv und der Nerv des zweiten Fühlers samt seinem Lobus bei den Insekten geschwunden und das "Ösophagusganglion" nunmehr ins Gehirn einbezogen ist, so entspricht das Dritthirn der Insekten nur dem Schlundganglion der Krebse. Dieses ist aber nach Janet protozerebral, so würde also nach Janet von den "tritozerebralen" Bildungen der Dekapoden für Forficula und Insekten überhaupt nichts übrig bleiben. Das Insektentritozerebrum wäre eventuell eine Neubildung. Oder müßte man die Querbrücke und den Janetschen "Tritozerebralnerv" auch als protozerebral annehmen. Das Homologon des Janetschen Tritozerebralnerven scheint für die Dekapoden nicht bekannt zu sein.

VIALLANES beschreibt bei Crustaceen auch einen "Tegumentarnerven" des Dritthirns. Merkwürdigerweise kommt bei
Gryllus und Acridiern ein Tegumentarnerv aus der "Dorsalmasse"
(Nebenriechmasse), also aus dem Zweithirn (VIALLANES 1887
und 1893)²). Haller homologisiert bekanntlich den Tegumentarnerv der Thorakostraken mit dem Nerven des Thömesvaryschen
"Kopforgans" der Myriapoden und mit dem des "weißen
Flecks" ("Schläfengrube") der Küchenschabe. Bei Forficula
konnte ich, wie erwähnt, keine Tegumentarnerven finden.

Schließlich will ich noch zwei kleine Nervenfäserchen erwähnen, die ganz tief von den Schlundkonnektiven oder von den höchsten Teilen des Unterschlundganglions entspringen und zum Schlund bzw. Hypopharynx gehen. Sie sind wahrscheinlich sensorisch. Ich kann nicht entscheiden, ob diese Nerven als trito-

¹⁾ Also merkwürdigerweise Bildungen des Primärkopfes (was vielleicht zugunsten Janets Annahme spricht).

²⁾ Der Acridier-"Tegumentarnerv" hat daher mit dem Tegumentarnerv der Krebse nichts zu schaffen, und die Benennungen sind ungenügend und irreführend.

zerebral anzusehen sind oder schon dem Bauchhirn angehören. In dieser Hinsicht wäre wohl eine Untersuchung der Raupe des Weidenbohrers (Cossus ligniperda Fabr.) von Wert, bei der anscheinend (Lyonnet 1762) der Nerv aus der Querbrücke des Dritthirns kräftiger entwickelt ist.

B. Die Schlundkonnektive und das Unterschlundganglion.

Synon: s. p. 165.
Abbildungen: horiz.: Textfig. 2, 3, 27; sagitt.: Textfig. 6, 28; Schl Kon. körperl. 9, 11.

Die Schlundkonnektive der Insekten sind bekanntlich die Längsverbindung zwischen Ober- und Unterschlundganglion. Sie umfassen den Schlund und bilden mit jenen Ganglien den "Schlundring". Die vielfach gebrauchten Ausdrücke "Schlundkommissuren" oder gar "Längskommissuren" sind zu verwerfen, da hierdurch die Unterscheidung der Längs- und Querbrücken erschwert und verwischt wird. Milne Edwards und Yung, die die Namen geschaffen haben, bezeichneten als "Kommissuren" die queren Faserbrücken, als "Konnektive" die Verbindungen in der Längsachse des Körpers. Häufig enthalten die Schlundkonnektive (im weiteren Sinne) die Unterschlundkommissur des Dritthirns, die sich in anderen Fällen (s. oben beim Dritthirn p. 228) von den eigentlichen Konnektiven loslösen und zum selbständigen "kleinen Schlundring" (annulus oesophageus) werden kann.

Länge, dicke, Querschnitt. Die Schlundkonnektive der Insekten zeigen bekanntlich große Unterschiede der Länge und Form, wie schon in dem Abschnitt über "die Lage des Gehirns" (p. 173) gezeigt wurde. Während sie z. B. bei Heuschrecken sehr lang und dünn sind (Textfig. 10, 13, Fig. 28 E, Taf. X), werden sie bei Wasserjungfern (Fig 28 C, Taf. X) nahezu und bei den meist saugenden und leckenden Insekten (Fig. 28 D, Taf. X, Textfig. 7, 20—24) ganz in das Gehirn einbezogen. Bei Forficula haben die Schlundkonnektive mittlere Länge (Textfig. 6, 11; Fig. 28 B, Taf. X). Dem entspricht eine größere Dicke gegenüber den Heuschrecken. Ihr Querschnitt, der bei der indischen Stabheuschrecke als kleines Kreischen erscheint, ist bei Forficula viel größer, länglich oval und wird manchmal — in einer bestimmten Höhe — strichartig dünn.

Der Verlauf vom Ober- zum Unterschlundganglion, der mehr oder weniger gerade (Dixippus, Textfig. 13), gekrümmt (Forficula, Textfig. 11), geknickt (Caloptenus nach Packard, Textfig. 12); senkrecht (Dixippus) oder schlief (Caloptenus) sein kann, geht am besten aus dem Vergleich der Figuren hervor.

Sonderbar erscheint es mir, daß die Einmündung der Konnektive in das Unterschlundganglion nicht bei allen Insekten an derselben Stelle liegt. Sie befindet sich bei Forficula und anscheinend in den meisten Fällen (Caloptenus nach PACKARD, bei Dixippus tiefer) vorne oben; manchmal aber ziemlich weit hinten, hinter dem Mandibelganglion (Eutermes, Textfig. 31).

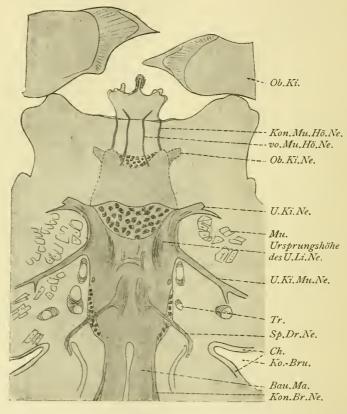
Beziehungen. Im Abschnitt über das Dritthirn wurde schon erwähnt (p. 225 und 228), daß die Schlundkonnektive nur äußerlich als einfache Fortsetzung des Dritthirns erscheinen, tatsächlich aber Fasern aus allen drei Gehirnabschnitten enthalten. Ebendort wurde auch gezeigt, daß den anscheinend einheitlichen Konnektiven — vielleicht unter demselben Neurilemm — eine tritozerebrale Unterschlundkommissur angelagert ist, die bei anderen Insekten ganz von den Konnektiven getrennt ist (p. 228). Die bei Forficula bestehende doppelte Querbrücke zwischen den beiden Konnektiven, welche an die Phyllopoden erinnert, ist also keine tatsächliche Verbindung derselben, sondern eine Verbindung der Dritthirnhälften.

Aus dem oben Gesagten, sowie aus Fig. 28, Taf. X ergibt sich ohne weiteres, daß die Schlundkonnektive (im weiteren Sinne) von Forficula — und wohl aller Insekten — denen der Phyllopoden — und wahrscheinlich der Krebstiere überhaupt — nicht homolog sind. Bei den Crustaceen liegen die Schlundkonnektive zwischen Zweithirn und Dritthirn, bei den Insekten zwischen Dritthirn und Mandibelganglion. Vielleicht sind die Phyllopodenkonnektive als Teil des Zweithirns anzusehen, da die Antennennerven häufig an ihrem Grund entspringen (z. B. Apus, Textfig. 15).

Die Struktur der Konnektive ist bei Forficula grob- und lockerfaserig. Sie färben sich an Formolpräparaten mit Hämatoxylin und Säurefuchsin nur ganz wenig und licht. Aus Sagittalund besonders aus Querschnitten erkennt man, daß die lichten Konnektive nur zum kleinsten Teil in die dunkler gefärbte Fasermasse des Unterschlundganglions eindringen, zum größeren Teil eine direkte Verbindung nach den Bauchganglien darstellen (Fig. 24, Taf. X). Im Innern der hellen, porösen Konnektivquerschnitte befinden sich

mehrere (2—3) dunklere und dichtere Zentren, wohl Querschnitte von besonderen Faserbündeln, die sich — streng paarig — lange weiterverfolgen lassen 1).

Bei Forficula entspringt auch ein Paar sehr feiner Nerven aus den Konnektiven; von ihnen wird gelegentlich der Nerven des Unterschlundganglions die Rede sein (p. 239).

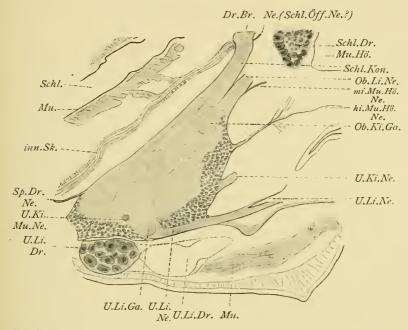


Textfig. 27. Forficula auricularia of Imago; Unterschlundganglion; Horizontalschnitt (Kombination); Schlundkonnektive eintretend; Oberkiefernerv; Nervchen aus den Schlundkonnektiven zur hinteren Mundwand und Hypopharynx; dasselbe aus dem Unterschlundganglion; Unterkiefernerv mit Ast; Nerv zur Muskulatur des Unterkiefers; Nerv zur Hinterkopfdrüse; Bauchkonnektive; Nerv aus diesem; Oberkiefer. Vergr. 1:88.

Die den Konnektiven nur in ihrem obersten Teil angelagerten Zellen sind wohl dem Dritthirn zuzuzählen (Fig. 13, Taf. X; Textfig. 2 $Ze \, la \, Dr \, Hi$).

¹⁾ Über die Struktur der Schlundkonnektive anderer Insekten — besonders über entsprechende Faserzentren in ihnen — finde ich keine Angabe in der Literatur.

Das Unterschlundganglion (U Ga) wurde — und wird z. T. noch heute — nicht als Bestandteil des Insektengehirns anerkannt (als "Bauchlirn", "Ventrocerebrum" [Kenyon], "kleines Gehirn" oder "Cerebellum" [Burmeister]), da es in seinem Bausehr an den Typus der gewöhnlichen Bauchganglien erinnert und stammesgeschichtlich sicher von solchen abzuleiten ist; und da es auch manchmal nicht mehr im Kopf, sondern fern vom Oberschlundganglion im ersten Brustring liegt und zuweilen sogar mit



Textfig. 28. Forficula auricularia of Imago; — Unterschlundganglion; Sagittalschnitt (Kombination); Schlundkonnektiv; Unterschlundkommissur quer; daraus Nervchen zur hinteren Mundwand; Oberkiefernerv mit Ast zur Mundwand; Nervchen zur Mundwand; Unterkiefernerv; Unterlippennerv mit Ästen; Nerv zur Unterkiefermuskulatur (quer); Nerv zur Hinterkopfdrüse; Mundhöhle; Schlund; inneres Chitinskelett; Unterlippendrüse (ganze Länge umrissen); Schlunddrüse. Vergr. 1:160.

den Brustganglien verschmilzt. Andererseits unterscheidet sich das Unterschlundganglien funktionell von den Bauchganglien (s. die physiologischen Versuche von Faivre 1857, auch in Berlese, Packard und in Kolbe 1893, p. 423), und kann auch mit dem "Rückenhirn" ("Dorsocerebrum" [Kenyon]; "großes Gehirn" [Burmeister]; "Scheitelhirn", "Acrocerebrum" [Haeckel]) zu einer einzigen Masse verschmelzen. Ferner ist selbst das Oberschlundganglion in bezug auf seine Lage bedeutenden Veränderungen

unterworfen, da es — abgesehen von dem oben Angeführten (p. 171) — ebenfalls in der Brust (Metathorax!) liegen kann (z. B. bei den kopflosen Larven und Tönnchenpuppen der Musciden).

Die Größe und Form des Unterschlundganglions ersieht man leicht aus den Längs-, Quer- und Horizontalschnitten (Fig. 24, Taf. X, Textfig. 6, 27, 28). Es ist langgestreckt walzig, unten stark gewölbt, oben abgeplattet, hinten etwas spitz ausgezogen.

Teile, Struktur. Das Unterschlundganglion besteht bekanntlich aus mindestens drei Ganglien, welche die Segmente der Mundwerkzeuge versorgen, dem Mandibel-, Maxillar- und Labialganglion. Sie sind bei Forficula wie bei allen Insekten medial und in der Längsrichtung innig verschmolzen. Doch sind die einzelnen Fasermassen noch durch tiefe Kerben getrennt, die mit Ganglienzellen erfüllt sind (Textfig. 6). Im Innern findet man die drei Kommissuren, welche früher selbständig waren, wie dies die Crustaceen zeigen (z. B. Apus, Textfig. 15). Die Struktur des Unterschlundganglions ist noch ziemlich unbekannt und müßte wohl aus dem Bau der typischen Bauchganglien erklärt werden.

Die Zellrinde ist besonders mächtig auf der Unterseite, oben dagegen spärlich; hier trennt sie die Schlundkonnektive, die der eigentlichen Ganglienmasse aufgelagert sind (Fig. 24, Taf. X).

Die Nerven des Unterschlundganglions. Die Zahl der Nerven des Unterschlundganglions scheint in den verschiedenen Insektenordnungen beträchtlich zu schwanken — wenn man nicht annehmen will, daß manche wegen ihrer großen Feinheit bei einzelnen Insekten übersehen wurden.

Bei der Biene finden Binet und Jonescu fünf Nervenpaare: die Mandibel-, Maxillen- und Labialnerven, gemischte Nerven mit doppelten Wurzeln; den motorischen (nach Kenyon und Jonescu), "Speicheldrüsennerv" und einen Nerven mit unbekannter Bestimmung (vermutlich dem "nerf de la glande labiale" von Janet homolog).

Die Ameise (Myrmica rubra \nothing , Lasius niger \nothing — Janet; Camponotus ligniperduns $\nothing\nothing\nothing$, $\nothing\nothin\nothin\nothing\nothin\nohin\nothing\nothing\nothing\nothin\nohin\nohin\nohin\nohin\nohin\$

einem Collembolen, außer diesen Nerven merkwürdige Nervenschlingen und ein kleines Ganglienknötchen etwas oberhalb des Unterschlundganglions, dazu zwei Nerven zum Tentorium (s. Textfig. 19).

Eine größere Zahl von Nerven wurde bei verschiedenen Orthopteren gefunden (Vfrhöff 1903, Börner u. a.). Bei einer Mantodee (Polypsilota striata) zeichnet Verhöff außer den Nerven der Mundwerkzeuge - jedes Paar Mundwerkzeuge hat hier zwei Paar Nerven, ein besonderes hinteres, etwas schwächeres Paar zu den Tastern — noch vier weitere Nervenpaare: das 1. mäßig starke und das 2. sehr feine Paar mit unbekannter Bestimmung, ein 3. mäßiges Paar zu den Speicheldrüsen und ein 4. sehr kräftiges Paar entlang den Konnektiven zur Muskulatur des Verhöffschen "Mikrothorax" (nach Börner [Zoolog. Anzeiger 1903, p. 305] aber durchs Hinterhauptsloch zu den Speicheldrüsen im Thorax, die dem zweiten Maxillensegment angehören). Ebenso ist es bei einer Blattodee (Monachoda), nur ist hier an Stelle des kümmerlichen 2. Paares ein Bündel feinster Nervenfäserchen vorhanden: das 4. Paar ist anfangs mit dem Bauchmark verwachsen und spaltet sich erst später ab. Verhöffs Homologisierung dieser Nerven mit den Kieferfußnerven der Chilopoden und seine Ableitung eines 4. Thoraxsegmentes der Insekten ist bekanntlich auf scharfen Widerspruch gestoßen (SILVESTRI, Zoolog. Anzeiger 1902, Nr. 680; BÖRNER 1903, Nr. 695-96).

HOLSTE (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1910) beschreibt für Dytiscus marginalis L. außer den Mundwerkzeugnerven zwei "Jugularnerven", von denen der erste den "oberen Kopfdrehmuskel" im Prothorax, ein feiner Ast von ihm einen unbekannten Kopfteil innerviert, während der zweite kräftigere mehrere Kopfbeweger versorgt und den Konnektivnerven der Brustganglien entspricht.

Bei Forficula fand ich außer den drei Paar Nerven der Mundwerkzeuge noch eine ganze Anzahl anderer Nerven. Ich lasse es dahingestellt, ob diese den Verhöffschen Nerven homolog gesetzt werden können und müssen. Die kräftigen Mandibelnerven Ob Ki Ne von Forficula entspringen unmittelbar unter der Einmündung der Schlundkonnektive (Textfig. 6, 27, 28), begleiten diese einige Zeit, gehen dann seitwärts und bilden einen Knoten 1), von dem ein Ast nach hinten zum Mandibelmuskel und

¹⁾ Der aber — anders als der entsprechende bei Dixippus — keine Ganglienzellen besitzt.

zwei weitere Äste nach vorn in die Mandibel selbst ausgehen. Von letzteren liegt der eine an der Unterseite, der andere schwächere an der Oberseite der Mandibel. Vom Mandibelnerv zweigt sich gleich nach seinem Austritt aus dem Unterschlundganglion ein feiner Ast ab, der nicht ansteigt, wie der Mandibelnerv, sondern fast wagrecht nach vorn zur Schlundwand geht. Dieses Zweigchen wird bei Forficula sehr leicht übersehen; es ist aber bei Dixippus kräftiger und viel länger entwickelt (Textfigur 28 mi Mu Hö Ne, mittlerer Mundhöhlennerv").

Die Nerven der 1. Maxillen (Textfig. 6, 27, 28 U Ki Ne) entspringen in mittlerer Länge und Tiefe des Unterschlundganglions. Sie kommen aus einem mächtigen Ganglion, sind außerordentlich dick und teilen sich bald in zwei Äste.

Die Nerven der 2. Maxillen (Labialnerven) (Textfig. 6, 28 *ULi Ne*) sind ebenfalls sehr kräftig und treten aus dem tiefsten Punkt ziemlich weit hinten aus dem Unterschlundganglion aus. Sie ziehen fast sagittal nach vorn und geben sehr früh einen dünnen Zweig ab. Sie werden je von einem dünnen Nerven begleitet, denn ich nicht weiter verfolgen konnte und der vielleicht dem Tasternerv Verhöffs entspricht.

Ein 4. Nervenpaar (Textfig. 27 *UKi Mu Ne*), nur wenig schwächer als die vorigen, verläßt das Ganglion auf gleicher Höhe wie die Unterkiefernerven, zieht scharf nach hinten und außen und geht zur Muskulatur der Unterkiefer ("Unterkiefermuskelnerv").

Ein 5. Nervenpaar (Textfig. 27, 28 Sp dr Ne), das wieder schwächer als das vorige, aber immerhin sehr auffällig ist, entspringt zu hinterst und hoch oben (auf Horizontalschnitten erscheint es nach dem Mandibelnerv) und geht nach rückwärts. Es verläßt den Kopf und zieht im Nacken nach oben. Ich konnte es bis zur Hinterhauptdrüse (s. Kopfdrüsen p. 164) verfolgen. Dieser Nerv ist also mit größter Wahrscheinlichkeit das Homologon der oft gefundenen Speicheldrüsennerven. Allerdings ist auffällig, daß diese Hinterhauptsdrüse, die hiernach der großen Speicheldrüse von Forficula gigantea homolog wäre, nicht an den Mundwerkzeugen sitzt, wo sie jedenfalls bei Forficula gigantea mündet. Heymons hat aber bei der Embryonalanlage seiner Hinterkopfdrüse einen Gang beobachtet, der auf der Platte hinter dem Submentum mündet.

Ein 6. Nervenpaar (Textfig. 27 Kon Br Ne "Konnektiv-brustnerv" oder Brustkonnektivnerv) verläßt sehr weit rück-

wärts, schon im Thorax, die beiden Stränge des Bauchmarks. Nach der Richtung seiner Fasern ist es aber nicht dem 1. Brustganglion, sondern noch dem Unterschlundganglion zuzurechnen. Es entspricht zweifellos denjenigen Nerven, die bei Monachoda (Blattoden) und Polypsilota (Mantoden) anfangs ebenso mit dem Bauchmark verwachsen sind und dann (nach Verhöff) die Muskulatur des "Mikrothorax" innervieren. Ich lasse ihre Funktion dahingestellt, halte aber die Ansicht Börners (Zool. Anz. 1903) für unwahrscheinlich, der sie für die Speicheldrüsennerven erklärt, da ja das vorhergehende Paar diese Drüsen versorgt.

Ein weiteres Paar von sehr feinen Nerven tritt weiter vorn, zwischen dem Ober- und Unterkiefernerv aus dem Unterschlundganglion, zieht nach vorn und verteilt sich vielfach an bürstenartigen Chitingebilden an der hinteren und unteren Wand der Mundhöhle (Textfig. 28 hi Mu Hö Ne "hinterer Mundhöhlennerv").

Ein 8. Paar von ebenfalls äußerst feinen Nerven entspringt ganz vorn, zwischen den eintretenden Schlundkonnektiven. Es durchbricht den dortigen dicken Zellbelag und erreicht bald seinen Bestimmungsort, die Schlundwand und den Hypopharynx (Textfigur 27 vo Mu Hö Ne "vorderer Mundhöhlennerv").

Endlich erwähne ich hier ein 9. Paar winzig feiner Nerven, die etwas höher als die vorigen, aus den Schlundkonnektiven kommen und nach kurzem Verlauf im Hypopharynx, vielleicht auch in den angrenzenden Schlunddrüsen enden (Textfigur 27 Kon Mu Hö Ne "Konnektivmundhöhlennerv". Es ist nicht unmöglich, daß dieses letzte Paar Nerven noch dem Tritozerebrum angehört.

Das sympathische Kopf-Nervensystem.

("Eingeweidenerven").

Abbildungen: horiz.: Textfig. 5; Fig. 6, 7, 28, Taf. IX u. X; Textfig. 9, 11 (körperl.); sagitt.: Textfig. 6; quer: Fig. 13—25, Taf. X; Vergl. Textfig. 12. 17, 7, 36.

Bekanntlich entspringt aus jedem Knoten der Bauchganglienkette ein feiner Nerv, der zwischen den Konnektiven nach rückwärts geht, auf der Höhe des folgenden Knoten sich in zwei Äste teilt, deren jeder nahe der Gabelung ganglienartig anschwillt und dann neben den Seitennerven der zentralen Kette zu den Muskeln des Stigmenverschlusses zieht (Locusta viridissima nach Leydig). Diesem "Sympathikus der Ganglienkette" — der übrigens

bei Dytiscus fehlt und funktionell durch Abdominalnerven vertreten wird (Holste 1910) — entsprechen die sympathischen Nerven des Gehirns, die man "Eingeweidenerven" genannt hat. Sie zerfallen in den unpaaren und den paarigen Sympathikus.

Das unpaare System besteht aus dem "Stirnganglion" Sti Ga (Frontalganglion) und seinem Konnektiv, dem "Stirnnerv" Sti Kon sowie den Nerven aus diesem Ganglion, vor allen dem "Schlundmagennerv" Schl Ma Ne ("nervus recurrens" früherer Beobachter) mit seinen Ganglienanschwellungen. Die Konnektive verlassen bei Forficula das Dritthirn unmittelbar neben den Oberlippennerven (Fig. 7, 8, Taf. IX, Textfig. 5). Dasselbe wurde z. B. bei Lepisma (Boettger 1910), Amponotus (Pietschker 1910), Palinurus (VIALLANES 1893), Myrmica (JANET 1899) Dytiscus (Holste 1910) festgestellt. Diese örtliche Zusammengehörigkeit scheint bei allen Insekten zuzutreffen. Bei einzelnen besitzen Frontalkonnektiv und Oberlippennerv sogar eine einzige gemeinsame Wurzel: "Labrofrontalnerv" La fr Ne (Apis Jonescu 1908, Gryllus Viallanes 1887/93). Bei Forficula gibt das Konnektiv bald nach dem Austritt aus den Gehirn dorsalwärts einen Ast ab (Fig. 10, Taf. IX) - bei verschiedenen Insekten wurden solche Äste beschrieben; sie sollen bei Dytiscus (Holste) fehlen zieht dann selbst etwas aufwärts und im Bogen um zwei merkwürdige dorsale Blindsäcke Bli Sa der Mundhöhle 1) und ihre Rückziehmuskeln Sg Mu herum, wendet sich medianwärts und geht in das Stirnganglion über (Fig. 11, Taf. IX, Textfig. 5).

Das Stirnganglion (Sti Ga) ist beim Ohrwurm ziemlich groß und auffällig langgezogen (Textfig. 6) (bei Dixippus und Dytiscus liefert es gleichseitige Dreiecke als Horizontalschnittbilder (Textfig. 36). Seine Lage geht aus Textfig. 5 und 6 hervor. Ganglienzellen finden sich nur dorsal und lateral in seinem hinteren Teil (Fig. 6, Taf. IX, Textfig. 5, 6). Die Eintrittsstellen²) der Konnektive sind vorne. Im Gegensatz zu Myrmica (Janet), wo das Ganglion deutlich in paarige Knoten geteilt ist (s. Pietschker 1910 a. a. O. Textfig. 2 p. 12 und Textfig 4, p. 14), finden sich beim Ohrwurm keine Anzeichen mehr, daß hier eine Verschmelzung ehemals paariger Partien vorliegt. — Bei Oedipoda und Caloptenus sind nach Viallanes 1893 statt des einen Stirn-

¹¹2) Über die Lageveränderung der Konnektive bei Insekten und Krebsen s. Tritozerebrum.

¹⁾ Ähnliche Blindsäcke der Mundhöhle fand ich auch bei Dixippus morossus.

ganglions drei mediane Knoten verhanden. VIALLANES verallgemeinert diesen Befund zu Unrecht und bezieht ihn auf alle Insekten.

Aus dem Stirnganglion treten bei Forficula, abgesehen von einem Paar feinster, ganz kurzer Nervchen zu medianen Schlundmuskeln nur zwei unpaare, mediane Nerven: Nach vorn zieht ein dünnes Nervenfäserchen in die Oberlippengegend, zu vorderen Schlundmuskeln (Textfig. 5, 6). Es ist viel schwächer und kürzer als sein Homologon bei Dixippus (vgl. Textfig. 36) und Myrmica (Janet, Textfig. 1 und 2 bei H. Pietschker). Seine Wurzel scheint im Gegensatz zu Myrmica einfach.

Einen "praefrontalen Nervenplexus", wie er bei Dytiscus besteht (Holste), konnte ich bei Forficula nicht finden.

Kräftig entwickelt ist dagegen der zweite Nerv des Stirnganglions, der sogenannte Schlundmagennerv (N. stomatogastricus) Schl Ma Ne oder "rückläufige Nerv" (Fig. 6, 7, Taf. IX; Textfig. 5, 6). Er zieht in der Medianebene unmittelbar auf dem Darm und unter der Kopfaorta liegend nach rückwärts, geht also unter dem Gehirn hindurch. Bald darauf schwillt er zu einem kleinen Knoten, dem unpaaren "Hinterhirnknoten" Hi Hi Kn (Ganglion hypocerebrale (STRAUS-DÜRCKHEIM u. a.) oder G. occipitale (HEYMONS) an, das nach hinten den Schlundmagennerv weiterschickt, oder aber, wie bei Forficula und Melolontha nach hinten in zwei Äste ausläuft (Textfig. 5). Die Zahl dieser unpaaren Ganglien und das Verhalten des Schlundmagennerven hinter der ersten Anschwellung, dem Hinterhirnknoten, soll nämlich in den verschiedenen Ordnungen und sogar innerhalb derselben Insektenordnung sehr wechseln. Bei Dytiscus z. B. fehlt der Hinterhirnknoten ganz (Holste). Der Schlundmagennerv sendet zahlreiche Ästchen nach rechts und links auf den Schlund und endet meist auf dem Magen in einem bald paarigen (Melolontha), bald unpaaren (Dytiscus) "Magenknötchen" (Ganglion ventriculare nach Holste u. a., G. splanchnicum nach Heymons), das also bei der Imago nicht mehr im Kopf liegt, diesem aber ursprünglich angehört.

Ein paariges, sehr feines Nervchen aus dem vordersten Teil des Schlundmagennervs, bald hinter seinem Austritt aus dem Stirnganglion, zieht nach außen und unten und begleitet den Schlund an seiner Seite weit nach hinten. Es ist bei vielen Insekten vorhanden und soll nach Blanchard u. a. eine Verbindung mit dem "Gefäßganglion" herstellen (s. u.).

Der Schlundmagennerv und die Magenknötchen sollen Vorderdarm und Speicheldrüsen innervieren (bei Dytiscus ziehen zwei Nervenfäden über Kau- und Lymphmagen). Da bei Forficula die Speicheldrüsen ziemlich rückgebildet sind, dürfte hauptsächlich der Darm in Betracht kommen. [Mittel- und Enddarm werden vom Hoden-Darmnerven des letzten Abdominalganglions versorgt (Dytiscus nach Faivre)].

Das bisher besprochene unpaare System stellt nach den Ergebnissen von Janet den protozerebralen Sympathikus dar, wärend es nach Viallanes u. a. dem Dritthirn zuzurechnen ist.

Der paarige Sympathikus GfTrNe besteht aus einem Paar oft sehr kurzer Stränge und zwei Paar "seitlichen" oder "peripheren" Ganglien, den "Gefäß-" und "Tracheenganglien" am hinteren Ende der Stränge. Janet nennt die Knoten neuerdings "postzerebrale sympathische Ganglien", eine fragliche Verbesserung, da ja auch der unpaare Schlundmagennerv ein postzerebrales Ganglion bildet: den unmittelbar hinter dem Gehirn liegenden "unpaaren Hinterhirnknoten". — Die paarigen Eingeweidenerven sind analog dem vorigen unpaaren als deuterozerebraler Sympathikus anzusehen. Ihr Ursprung wurde schon bei den Nerven des Zweithirns besprochen (p. 224). Beide Nerven sind beim Ohrwurm sehr fein und sind meist nur auf Querschnitten zu verfolgen. Sie verlaufen hier nicht "zu beiden Seiten des Schlundrohrs", wie für viele Insekten angegeben wird (z. B. Kolbe, Kenntnis d. Ins., 1893, p. 419), sondern dorsal vom Schlund: seitlich und weiter hinten mehr ventral in den Wänden der Kopfaorta (Fig. 20-25, Taf. X). Diese erweitert sich vorn tubenförmig und mündet unter dem Gehirn (Textfig. 5 Ko Ao Mii) frei aus. Die paarigen Nerven nähern sich nach hinten allmählich dem unpaaren Schlundmagennerv und scheinen schließlich mit ihm zu einer kleinen flachen Anschwellung, dem oben genannten unpaaren Hinterhirnknoten, zu verschmelzen. Ich konnte an demselben aber keine Ganglienzellen feststellen. Gleichzeitig schwellen die Seitenwände der Kopfaorta stark an und bilden nacheinander zwei Paar kugelige Körper von eigentümlicher, drüsenartiger Struktur (Textfig. 5 Gf Tr Ga). Das vordere Paar liegt tiefer und mehr seitlich, das hintere etwas höher und mehr median. Ihre Struktur erinnert sehr wenig an die nervöser Zentren. An den tiefgefärbten Zellen waren niemals Faserfortsätze wahrzunehmen. Vielleicht sind die Organe drüsiger Natur oder jenen birnförmigen Gebilden in den Herzkammern der Insekten zu vergleichen, die nach J. Dogiel

1877 "apolare Nervenzellen des Herzens" sind. Ich kann nicht entscheiden, ob die Anschwellungen den "Gefäß-" und den "Tracheenganglien" mancher anderer Insekten entsprechen. Nach Kolbe 1893 und dessen Gewährsmännern E. Blanchard 1858, E. Brandt 1879, nach Holste u. a. sind nämlich die beiden vorderen Ganglien der paarigen Eingeweidenerven Gefäßganglien; das 2. Paar versorgt die Kopftracheen. — Erst jetzt, hinter den Anschwellungen der Gefäßwand, machen sich die zwei rückwärtigen Ausläufer des "unpaaren Hinterhirnknotens" von der Aorta frei und legen sich dem Darmrohr auf. Bei Forficula weichen also die Verhältnisse einigermaßen ab: die paarigen und der unpaare Eingeweidenerv verlaufen in der Aortenwand; wahrscheinlich fehlen ein eigentliches unpaares Hinterhirnganglion (mit Zellbelag) und die paarigen Gefäß- und Tracheenganglien. Vielmehr verschmelzen die paarigen Schlundmagennerven mit dem unpaaren. Nach Heymons sind die entsprechenden Ganglien während die Embryonal- und Larvenentwicklung noch vorhanden (vgl. Dixippus).

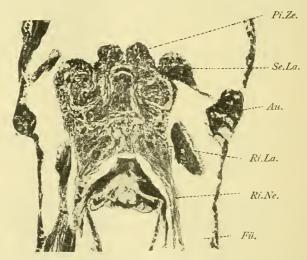
Bemerkungen über die Kopfdrüsen und Gehirne von Tomocerus flavescens Tullb., Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr. (Arbeiterin), Dixippus morosus Q.

Zum Vergleich und zur besseren Beurteilung der Verhältnisse bei Forficula habe ich noch einige andere Insektenköpfe geschnitten, nämlich Tomocerus, Eutermes und Dixippus. Von diesen versprach besonders Eutermes wertvolle Ergebnisse, da ja die Termiten als soziale Tiere einen Höhepunkt der Gehirnentwicklung aufweisen mußten. Obwohl ich nur wenige Tiere jeder Art geschnitten habe, möchte ich doch die Ergebnisse hier kurz erwähnen, da besonders Eutermes und Dixippus Hirnteile besitzen, die noch von keinem anderen Typus bekannt sind. Dabei bietet die symmetrische Ausbildung der Teile eine Gewähr für die Richtigkeit der Beobachtung.

Tomocerus flavescens Tullb. (Textfig. 19, 29, 30) ist ein verhältnismäßig großer (ca. 8 mm) Springschwanz (Collembole). Bezüglich der Lageverhältnisse seines Gehirns und der Kopfnerven verweise ich auf die Arbeit Hoffmanns 1908 (vgl. auch Textfig. 19). Das Gehirn weist zwar schon die Hauptteile auf; es steht aber auf niedrigerer Stufe als das der Orthopteren und Dermatopteren.

Die Zellhülle ist nämlich nur dürftig entwickelt, bildet meist nur zwei Zellschichten und fehlt z. T. ganz. Die einzelnen Zellen sind ziemlich groß und liegen locker, so daß sie im ganzen wenig zahlreich sind.

Interessant sind die Pilze (Textfig. 30). Die Fasermassen der Pilzhüte und Stiele fehlen. Die Stiele sind durch wenige sehr dicke Fahrstränge vertreten, die sich hinten in die Pilzzellen verästeln. An der Hinterseite des Gehirns findet sich nämlich jederseits eine beträchtliche Erhebung, das Homologon der Pilzzellhaube. Diese Pilzzellen unterscheiden sich aber in Größe und Färbung kaum von denen der Umgebung. Diese niederste Stufe der Pilze ist meines Wissens noch bei einem Käfer, Procrustes

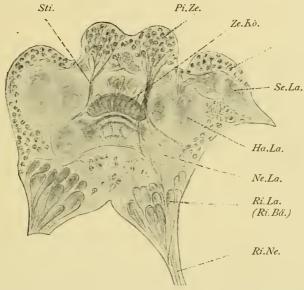


Textfig. 29. Tomocerus flavescens Tullb. (Springschwanz). Horizontaler Kopfschnitt. Hirnbrücke (unterhalb der Pilzzellen!). Photo retuschiert. Vergr. 1:160.

coriaceus, dem Lederlaufkäfer (nach Haller) und bei Tabanus (nach Flögel, vielleicht überhaupt bei größeren Fliegen und bei manchen Hemipteren) bekannt. Auch hier fehlen die Pilzhüte vollständig und auch die Zellhauben sind nur wenig oder gar nicht durch Färbung und Kleinheit der Zellen ausgezeichnet. Aeschna sowie Dytiscus und Hydrophilus entbehren zwar ebenfalls der Pilzhüte, aber die Pilzzellen sind deutlich von den übrigen Ersthirnzellen differenziert. Dabei ist bei Aeschna diese Zellhaube noch einheitlich (Flögel), bei Dytiscus (Berger, Flögel) und bei Hydrophilus (Flögel) schon zweifach.

Die Sehlappen Se La von Tomoverus flavesc. sind ebenfalls sehr ursprünglich, was bei den primitiven Augen — das Tier hat jederseits ca. 12 kugelige Facetten — und der Lebensweise des Tieres, das "blindlings" drauf losspringt, nicht erstaunlich ist. Sie liegen auffallend weit hinten und zeigen Anfänge einer Zweiteilung (Textfig. 29, 30). Es scheint, als ob sie in diesem Stück den Sehlappen von Julus ähnlich wären (vgl. Abbild. v. Haller, 1904, Fig. 2, Taf. XII).

Bei den Protozere bralloben scheint bereits eine Gliederung in Haupt- und Nebenlappen durchgeführt zu sein (Textfig. 30



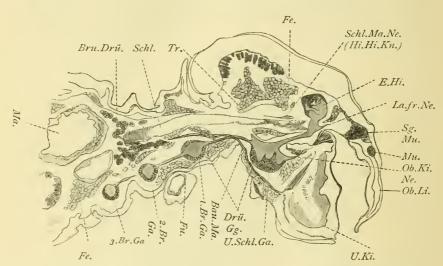
Textfig. 30. Tomocerus flavescens Tullb. Horizontalschnitt des Gehirus. Pilzhüte fehlen. Faserzüge statt der Stiele. Pilzzellen vor den übrigen Zellen nicht ausgezeichnet. Primitiver, zweiteiliger Sehlappen. Vergr. 1:200.

Ha La und Ne La). Der große Zentralkörper Ze Kö steht in inniger Beziehung zu dem medianen Verbindungsstück der beiden Nebenlappen. Hinter ihm liegt eine ansehnliche Hirnbrücke (Textfig. 29), deren einfacher Bogen im Gegensatz zu Forficula an die Brücken von Apis (Jonescu 1908, Fig. 31), Camponotus Pietschker 1910, Fig. 34) und Acridiern (Viallanes 1886, Fig. 21) erinnert.

Die Riechlappen RiLa fallen durch ihre mächtige Entfaltung auf. Ihre Größe entspricht den riesigen Fühlern von Tomocerus flavescens. Die Riechbällchen (Glomerulen) scheinen

statt der peripheren Anordnung bei Acridiern und Apis diesen ganz zu erfüllen. Sie sind sehr groß, dafür aber weniger zahlreich (Textfig. 29, 30).

Anm. Die Springschwänze bieten der mikroskopischen Untersuchung nicht unerhebliche Schwierigkeiten, besonders weil die Konservierungsflüssigkeiten meist ungenügend eindringen. Auch die von Hoffmann eigens für diesen Zweck hergestelle Mischung (a. O. p. 683) konnte den Mißstand nicht ganz beheben.



Textfig. 31. Eutermes peruanus f. aequatorianus. Holmgr. Arbeiter. Kombination. Sagittalschnitt durch Kopf und Brust. Oberschlundganglion: Pilzhut, Enden der oberen und unteren rückläufigen Wurzel; Labrofrontalnerv. Schlundkonnektiv weit hinten eintretend. Unterschlundganglion: Oberkiefernerv, drei Ganglien, Speicheldrüsennerv. Bauchmark: drei Brustganglien (Hinterleibsganglien fehlen!). Brustspeicheldrüse mit Ausfüngang und Mündung. Sympathisches Ganglion. Vergr. 1:54.

Eutermes peruanus f. aequatorianus Holmgr.

Abbildungen: horiz.: Textfig. 32, 33; sagitt: Textfig. 31, 34, 35.

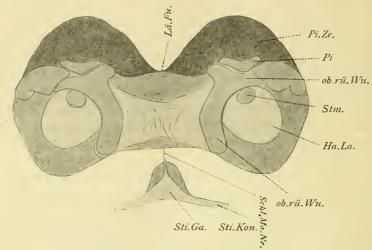
Das untersuchte Material, das ich in der Sammlung des Stuttgarter Zoologischen Instituts vorfand, stammt aus Guayaqil in Ecuador. Da die Schädelkapsel der Tiere, besonders der Nasuti, aus sehr festem Chitin besteht und mir keine frischgehäuteten Stücke zur Verfügung standen, da auch die Präparation des Gehirns bei der Kleinheit der Köpfe schwierig ist, so gelingt es nicht leicht, lückenlose Schnittreihen zu erhalten. Leider genügte die Konservierung in Alkohol nicht zur Aufklärung aller Einzelheiten.

Wenn ich meine Ergebnisse trotzdem veröffentliche, so geschieht dies deshalb, weil bisher - abgesehen von Grassis kurzen Angaben - überhaupt nichts vom Termitengehirn bekannt ist. Die Anatomie des Termitenkopfes weicht in einigen Stücken von der des Ohrwurms ab. Bei den Soldaten (NASUTI) würde dies noch mehr der Fall sein als bei der Arbeiterin, auf welche sich das Folgende bezieht. Doch will ich hier nur einige Beobachtungen über die Kopfdrüsen anführen. Die großen Seitenkopfdrüsen der Ohrwürmer fehlen der Termitenarbeiterin. Dagegen finden sich zwei hypodermale paarige Drüsen von ganz ähnlicher Struktur wie bei Forficula. Die eine ist dünn, z. T. bandförmig und zieht rechts und links dem Ösophagus entlang nach unten und hinten. Sie beginnt etwas tiefer als die Unterschlundbrücke des Dritthirns und liegt größtenteils der unteren der beiden Haupttracheen an, die in die Kopfkapsel eintreten. Hinten gewinnt sie den Zusammenhang mit der Hypodermis. Wegen dieser Lage halte ich sie für das Homologon der Hinterhauptsdrüse der Ohrwürmer. Dort ist sie aber viel schwächer ausgebildet als bei der Eutermes-Arbeiterin. Ein zweites Paar hypodermaler Drüsen liegt an der Hypodermis der hinteren Mundhöhlenwand, lateral von zwei großen Muskeln, die von dem die Schlundbänder umschließenden Tentorium zu den Unterkieferladen gehen. Sie sind kompakter und rundlicher als die vorigen und beginnen etwas tiefer als die Unterschlundbrücke. Über ihre Homologisierung kann ich nichts angeben, da ihre Lage von der der Schlunddrüse Forficulas ziemlich abweicht.

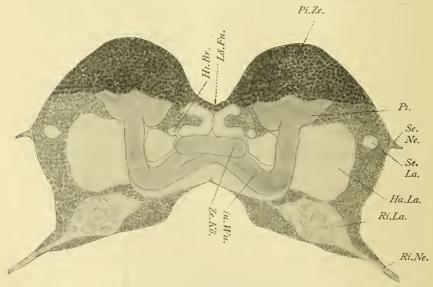
Die Speichelgänge von den Brustdrüsen (*Drü Gä* Textfig. 31) ziehen rechts und links von der unteren Grenze des Unterschlundganglions nach vorne, gehen nochmals ein wenig nach oben und münden nebeneinander in einer medianen Vertiefung am Boden der Mundhöhle vor dem Unterschlundganglion. Es gibt hier also im Unterschied zu sehr vielen anderen Insekten (z. B. Forficula gigantea) keinen gemeinsamen, unpaaren Ausführgang.

Gehirn. Grassis Bemerkungen beziehen sich auf Termes lucifugus. Sie finden sich in Übersetzung bei O. Böttger, 1910 a. O. p. 812. Seine zugegebenen Schnittbilder sind aber für sich nicht verständlich. Einzelheiten werden von ihm nicht interpretiert. Tatsächlich ist es gerade für das Verständnis des Termitengehirns sehr nützlich, die Verhältnisse bei anderen niederen Insekten schon zu kennen.

Form, Größe, Lage, Hirnteile. Die äußere Form weicht nicht unerheblich von den gewohnten Bildern ab. Bekanntlich

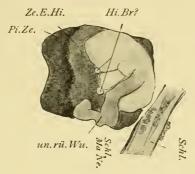


Textfig. 32. Eutermes peruanus f. aequatorianus. Holmgr. Arbeiter. Horizontalschnitt. Oberer rückläufiger Stiel mit pilzförmigem Ende ("oberer Pilz"). Mittlerer (eigentlicher) Pilz oben gestreift. Stirnganglion mit Konnektiven und Schlundmagennerv. Vergr. 1:200.

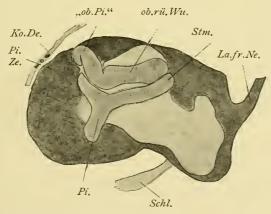


Textfig. 33. Dasselbe. Tieferer Schnitt. Massige Pilzhüte; hohe Zellhaube; Pilzstiele: Stamm und innere Wurzel; rückgebildeter Sehlappen; "Seh"-Nerv; Zahl der Zellen. Vergr. 1:200.

beeinflußt die Ausbildung der Pilze die Gestalt der Hirnoberfläche, wie z. B. Alten für die Hautflüglergruppen gezeigt hat. Nun ist bei Termes die Zahl der Ganglienzellen und besonders der Pilzzellen ganz erstaunlich groß. So sehen wir an der Hinterfläche des Gehirns mächtige, plötzlich steil ansteigende Hervortreibungen, die die Pilzkuppe der Ameisen, Bienen und Wespen an Größe wohl noch übertreffen (*Pi Ze* Textfig. 32, 33). Es liegt sehr nahe, das Termitengehirn mit dem der Ameise zu vergleichen, da doch



Textfig. 34. Dasselbe. Sagittalschnitt. Pilzzellen; untere rückläufige Wurzel mit "unterem Pilz"; Hirnbrücke? Schlundmagennerv; Schlund.



Textfig. 35. Dasselbe. Sagittalschnitt, mehr seitlich. Riesige Pilzkuppe. Becherförmiger Pilzhut. Stiele: Stamm und obere rückläufige Wurzel mit "oberem Pilz". Labrofrontalnerv. Vergr. 1:243.

die biologischen Verhältnisse so viele Ähnlichkeiten aufweisen. Allerdings weichen die Termiten in ihrer Organisation beträchtlich von den Ameisen ab, was auch durch ihre systematische Stellung zum Ausdruck kommt. Wir werden unten sehen, daß auch die Ähnlichkeit der Pilzkuppen (Größe) rein äußerlich ist.

Ein weiterer Umstand ist von größtem Einfluß auf die äußere Form des Gehirns: das Lageverhältnis des Oberschlundganglions zum Unterschlundganglion oder die Länge der Schlundkonnektive. Während bei Ameisen und Bienen Ober- und Unterschlundganglion vollständig zusammengerückt sind und eine einheitliche Masse bilden, besitzt Eutermes lange Konnektive: Oberund Unterschlundganglion sind weit voneinander entfernt, wie bei vielen andern niederen Insekten, so bei Lepisma sacch. L. (Thysanure), Forficula aur. L. (Dermatoptera), Dixippus mor. (Bazilla), verschiedenen Heuschrecken. In diesem Stück gleicht also das soziale Archipter vielen seiner "niederen" Verwandten. Es ist allerdings nicht festgestellt, daß lange Konnektive für niedere Insekten typisch wären. Vielmehr sagt VIALLANES mit Recht, daß Form und Struktur des Insektengehirns von physiologischen Bedingungen abhängen, nämlich von der Art der Nahrung (Länge der Konnektive), von der Entwicklung der Sinnesorgane (große Augen der Libelle - großer Sehlappen ihres Gehirns, rudimentäre Fühler - rudimentäre Riechlappen desselben Tieres), endlich von den psychischen Fähigkeit. Dem unbeschadet scheinen mir obige Beispiele dafür zu sprechen, daß auch die systematische Stellung, d. h. die verwandtschaftlichen Beziehungen eine wesentliche Rolle bei der äußeren Form des Insektengehirns spielen. Auch die guere Unterschlundbrücke des Dritthirns ist bei Eutermes wie bei anderen niederen Insekten infolge der langen Konnektive noch frei, d. h. noch nicht in das Unterschlundganglion einbezogen. Übrigens macht diese Querbrücke den Vorteil, der nach VIALLANES durch lange Konnektive gewährt ist, z. T. illusorisch, da sie den Spielraum für den Schlund ganz wesentlich verkleinert. (Die Bedeutung der systematischen Stellung für die Hirnausbildung wird aber noch deutlicher durch den inneren Gehirnbau erwiesen; s. u.).

Außerdem scheinen mir Ausnahmen von der VIALLANESSchen Regel zu bestehen; so sind doch die Hemipteren typische Sauger, trotzdem sind Ober- und Unterschlundganglion bei Fulgora nur wenig verschmolzen, während Brust- und Hinterleibsganglien dieser Tendenz ganz extrem gefolgt sind (zusammen ein Knoten). Vielmehr erinnern die Verhältnisse sehr an Periplaneta mit ihren beißenden Mundwerkzeugen (vgl. Textfig. 21 mit 17). Umgekehrt beißen die allermeisten Ameisen, trotzdem sind Bauch- und Scheitelhirn aufs innigste verschmolzen, jedenfalls vielmehr als bei Fulgora (Textfig. 7).

Endlich wird die äußere Gestalt des Termitengehirns charakterisiert und von der normalen Gestalt sehr unterschieden durch

das Fehlen äußerlicher Sehlappen. Da die Termiten völlig blind sind, so bildet dieser Fall ein hübsches Gegenbeispiel zum rudimentären Olfactorius der Libellen und ist eine weitere Stütze der Ansicht Viallanes. (Vgl. die Sehlappen p. 252.) Er bestätigt auch den Satz Hallers über die Beziehung zwischen Pilzen und Sehlappen, wonach die Ausbildung der Pilze im umgekehrten Verhältnis zu der der Sehlappen steht.

Wir haben oben gezeigt, daß die Lage des Gehirns im Kopf, ebenso der Winkel zwischen Ober- und Unterschlundganglion bedeutenden Schwankungen unterworfen ist. So liegt nach Jonescu bei der Drohne das Gehirn unmittelbar der vorderen, bei der Arbeitsbiene der hinteren Wand der Kopfkapsel an und hält bei der Königin eine mittlere Lage ein. Umgekehrt liegt beim Ameisenmännchen das Gehirn am weitesten rückwärts, etwa zentral in der Kopfhöhle, bei der Arbeiterin dicht hinter der vorderen Chitinwand (Pietschker). Jonescu ist der Ansicht, daß die Lage des Gehirns vom Vorhandensein und der Lagerung der Ozellen abhängt. Auch bei der Ameise ist nach Pietschker die Entwicklung der Sinneslappen von Einfluß auf die Lage. Bei der Termitenarbeiterin entsprechen die Lageverhältnisse des Gehirns denen der Ameisenarbeiterin und der Drohne (Textfig. 31, 8). Allerdings würde die Erklärung Jonescus für Eutermes nicht passen, da ja Ozellen fehlen. — Der Begriff des Hirnwinkels wurde schon oben besprochen (p. 178). In dieser Hinsicht scheint mir die Termitenarbeiterin der Bienenarbeiterin zu gleichen (Textfig. 31).

Das Gehirn der Arbeitstermite besteht aus den gewöhnlichen Hauptteilen, Ersthirn mit Pilzen und Zentralkörper, Zweithirn, Dritthirn und Unterschlundganglion; nur der Sehlappen ist fast ganz rückgebildet. Ob die Protozerebralloben wie bei Gradflüglern aus Hauptlappen und Nebenlappen mit einem medianen verbindenden Mittelstück bestehen, konnte ich nicht feststellen. Dagegen scheint eine wohlentwickelte Hirnbrücke vorhanden zu sein (Hi Br Textfig. 33, 34).

Die Pilze zeigen — wie zu erwarten — sehr auffällige Abweichungen. Jederseits ist ein mächtiger Pilz verhanden, der allerdings zwei Einsenkungen besitzt (Textfig. 33 Pi). Diese erscheinen auf Horizontalschnitten sehr flach, schalenförmig (nicht so auf Sagittalschnitten, wo sich ein deutlicher Becher zeigt (Textfig. 35). Außerdem ist die Fasermasse so dick, daß — wenig-

stens auf Horizontalschnitten — das Bild eines massiven Bechers, eines Pilzes mit schwach konkaver Hutfläche, entsteht.

Die größte Abweichung und das charakteristische Merkmal des Termitengehirns bilden aber die Pilzstiele. Ihr Stamm geht wie gewöhnlich nach vorn, gabelt sich hier aber nicht in zwei, sondern in drei Wurzeln: außer der inneren und der rückläufigen (oberen) Wurzel (= der "vorderen" Wurzel der Hautflügler) gibt es noch eine untere rückläufige Wurzel (Textfig. 34 un rii Wu). Die innere Wurzel spaltet sich wahrscheinlich nochmals in zwei Teile, die unter und vor dem Zentralkörper enden (Textfig. 33 inn Wu). Die obere rückläufige Wurzel ist sehr kräftig, zieht fast parallel dem Stamm nach rückwärts, macht ein scharfes Eck, um außerhalb der Fasermasse keulenartig zu enden (Textfig. 35 ob rü Wu). Da diese mächtige Endkeule ganz von Zellen umgeben ist, macht sie - besonders auf Horizontalschnitten - den Eindruck eines oberen Pilzes ("ob Pi" Textfig. 32, 35). Die untere rückläufige Wurzel (un rü Wu Textfig. 35) dringt mit ihrem sonderbar gestalteten (zweimal gebogenen) Ende noch tiefer in die Zellen ein als bei der oberen Wurzel. Sie erreicht aber nicht die charakteristischen Pilzzellen. Bei der Termite erreichen somit die Pilzstiele ihre mächtigste Entwicklung; ihre verdickten Enden sind sozusagen das Gegenstück ihrer verdickten Anfänge, der Pilzhüte. Die "oberen" und "unteren Pilze" sind aber jedenfalls den mittleren nicht gleichwertig. Diese eigentlichen ("mittleren") Pilze zeigen merkwürdigerweise nicht die ausgesprochene Becherform der sozialen Hymenopteren, die auf Oberflächengewinnng ausgeht; dagegen eine mächtige kompakte Fasermasse. Der Vergleich mit den Pilzen der Wespe zeigt diesen sehr sonderbaren Unterschied am deutlichsten (vgl. auch die ganz verschiedene Ausbildung der Pilzstiele).

Medianwärts von den Pilzen findet sich bei Eutermes noch ein weiterer paariger Anhang des Ersthirns (Textfig. 33), dessen Bedeutung ich nicht ermittelt habe.

Der Sehlappen ist beim Arbeiter von Eutermes pernanus äußerlich gänzlich geschwunden und seine Stelle nur durch den gleich wohl vorhandenen "Seh"nerv bezeichnet. Innerlich findet sich noch ein ganz kleiner einheitlicher Rest der ursprünglichen drei Fasermassen (Se La Textfig. 33). Dieser Faserrest ist von wenigen zugehörigen Zellen umgeben, die bekanntlich durch ihre intensivere Färbung von den gewöhnlichen Zellen abstechen und den Pilzzellen ähneln. Die Arbeiterin von Eutermes peruanes beweist also — wie die

blinde Typhlopone (nach Rabl-Rückhardt) und Anophtalmus tellkampfii, dem aber anscheinend auch der Sehnerv fehlt (nach Packard 1909, S. 24) —, daß verkümmerten oder verschwundenen Sinneswerkzeugen auch rückgebildete oder fehlende Nervenzentren entsprechen. — Besonders interessant ist der eben noch nachzuweisende Rest des sehr langen Sehnerven (s. u. bei den Kopfnerven).

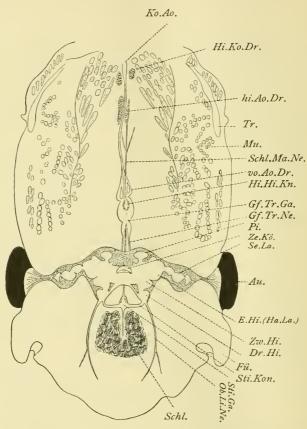
Die Riechlappen besitzen deutliche, zahlreiche Glomerulen, sind aber verhältnismäßig klein. Man müßte hiernach annehmen, daß das Geruchsvermögen der Termiten nicht sehr hoch entwickelt ist. Zwar zeigen die Versuche Escherichs, daß der Nestgeruch eine große Rolle spielt, doch haben sie auf ihren gebauten Wegen, Gängen und Galerien den Geruchssinn jedenfalls weniger nötig zur Orientierung.

Eutermes besitzt auch eine außerordentlich kräftige Unterschlundkommissur des Dritthirns. Sie besitzt — abweichend von Forficula und den Heuschrecken — einen Ganglienzellbelag. Ob sie — wie bei Dixippus — nur einfach, oder — wie bei Forficula und Phyllopoden — doppelt ausgebildet ist, konnte ich nicht sicherstellen. Ersteres halte ich für wahrscheinlicher.

Die langen, im Querschnitt kreisrunden Schlundkonnektive sind eine Strecke weit völlig von dem inneren Chitinskelett des Kopfes umschlossen, dessen Bau anscheinend ziemlich von dem üblichen abweicht. Das Unterschlundganglion ist durch die abweichende Lage des Mandibelganglions vor der Eintrittsstelle der Schlundkonnektive ausgezeichnet.

Bezüglich der Kopfnerven ist der "Sehnerv" besonders merkwürdig. Obwohl die drei Sehmassen auf einen kleinen, einheitlichen Rest rückgebildet sind, findet sich noch ein sehr langer, dünner "Sehnerv" (Se Ne), der zur Hypodermis zieht. Die Hypodermiszellen sind an dieser Stelle etwas in die Länge gezogen. Es ist nicht zu entscheiden, ob diese Zellen funktionslos geworden sind oder nun einem anderen Zweck dienen. Hier erwähne ich auch den unpaaren Nervus recurrens aus dem Frontalganglion und den paarigen sympathischen Darmnerv zu den Ganglien der Kopfaorta. Ich sah noch zwei weitere paarige Nerven, von denen meines Wissens einer, vielleicht auch beide bisher keine Homologa bei anderen Insekten besitzen. Der eine tritt lateral vom Pilz aus dem Ersthirn, der andere unterhalb des Pilzes ebenfalls aus dem Ersthirn, vielleicht auch aus dem hintersten Teil des

Zweithirns. Beide ziehen nach außen hinten und oben. Der letztere Nerv entspricht vielleicht dem Tegumentarnerv der Acridier aus deren Nebenriechmasse (VIALLANES 1887). — Der Riechlappen entsendet die Fühlernerven RiNe (2?) (Textfig. 33), das Dritthirn die kräftigen Labrofrontalnerven LafrNe (Textfig. 35) zur Ober-



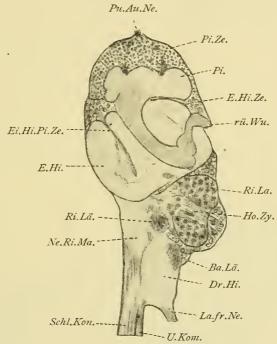
Textfig. 36. Dixippus morosus ♀ Im. Horizontalschnitt des Kopfes. Kombination. Einfacher Pilz; Zentralkörper; Sehlappen mit drei Sehmassen; Zweithirn; Dritthirn wohl abgesetzt und groß; Oberlippennerv; Stirnganglion mit Konnektiven, vorderem und Schlundmagennerv; unpaarem Hinterknoten; paarige Eingeweidenerven mit Gefäß- und Tracheenganglien und drüsigem Organ; zwei Paar Kopfdrüsen. Vergr. 1:27.

lippe und zum Frontalganglion *Sti Ga* (Textfig. 32). — Am Unterschlundganglion fand ich außer den Oberkiefer-, Unterkiefer- und Unterlippennerven noch zwei Nerven, die nach ihrer Austrittsstelle und Richtung dem Speicheldrüsennerv und dem Unterkiefermuskelnerv von Forficula entsprechen.

Dixippus morosus Q = Caurasius morosus (Brunner v. Wattenwyl und Redtenbacher).

Abbildungen: horiz.: Textfig. 36; sagitt.: Textfig. 37, 38, 39; Pilz: Fig. 30, Taf. IX.

Die viel gezüchtete Stabheuschrecke gehört bekanntlich zur Familie der Phasmiden, die durch mancherlei morphologische und biologische Besonderheiten interessant sind (Mimikry, Schaukelinstinkt, Schutzstellungen, Farbenwechsel, Parthenogenesis, Fehlen der Flügel usw.)¹). Der Kopf ist — wie der Körper überhaupt —



Textfig. 37. Ödipoda coerulescens; Lageverhältnis der Hirnteile, Sagittalschnitt nach VIALLANES 1887. Vergr. 1:37. Vgl. hiermit Fig. 39. Taf. XII.

in die Länge gestreckt; dadurch erscheinen auch die Abmessungen der inneren Teile vielfach verändert. Hier will ich nur kurz erwähnen, daß ich zwei hypodermale Kopfdrüsen fand, von denen die eine zweifellos der Hinterhauptsdrüse der Ohrwürmer und der Termitenarbeiterin entspricht, die andere ganz kleine rechts und links dem Schlund entlang zieht.

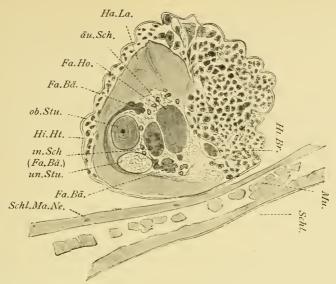
¹⁾ Vgl. WALDEMAR SCHLEIP, Der Farbwechsel von Dixippus morosus, Zool. Jahrb. 1910, Bd. XXX.

Das Gehirn ist im Verhältnis zur Größe des Kopfes klein. Seine Lage im Kopf sowie das Lageverhältnis seiner Teile habe ich schon oben im Abschnitt über den Ohrwurm erwähnt (p. 170 ff.).

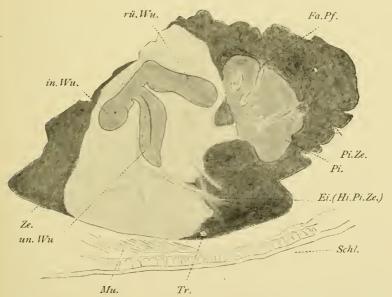
Die Pilze (Pi) der Stabheuschrecke (Textfig. 36, 29, 39) sind in mehrfacher Hinsicht interessant. Sie sind jederseits nur in der Einzahl vorhanden, wie dies auch bei der Maulwurfsgrille (Gryllotalpa vulgaris L.) der Fall ist (Dietl 1876). Die Form der Hüte ist ungefähr die einer massiven Halbkugel, deren gewölbte Fläche vom Gehirn abgekehrt ist, ebenso wie bei Gryllotalpa. Die Stabheuschrecken stehen also in dieser Hinsicht der Maulwurfsgrille näher als unseren Feldheuschrecken, bei denen der Pilz nach Viallanes schon die Becherform (einer hohlen Halbkugel, deren konkave Fläche vom Gehirn abgekehrt ist) aufweist. Die Pilzhüte haben zahlreiche, mächtige Einströmungen, in deren Anordnung ich noch keine Regelmäßigkeit finden konnte

Die Stiele der Pilze (vgl. Fig. 30, Taf. IX; körperlich) sind durch eine Besonderheit ausgezeichnet, welche sie von allen bisher bekannten Insektengehirnen unterscheidet. Sie haben konzentrischen Bau, wie die der Maulwurfsgrille (nach Dietl 1876); aber der Stamm teilt sich vorn nicht nur in zwei, sondern in drei Wurzeln: außer der inneren (inn Wu) und der rückläufigen (vorderen) Wurzel (rii Wu) gibt es hier noch eine untere Wurzel (un Wu). An der Verzweigungsstelle der drei Wurzeln liegt eine deutliche Einströmung von Fasern der vorderen Ersthirnzellen in den Stiel (vermutlich - der Richtung nach - in den Stamm). Die rückläufige Wurzel endet zwar nicht in der Zellhülle (wie bei der Küchenschabe und der Termitenarbeiterin), sondern innerhalb der Fasermasse (ähnlich dem Ohrwurm). Aber sie geht im Unterschied von diesem weiter rückwärts und erreicht sogar den Pilzhut wieder (ohne in sichtbare Beziehung zu ihm zu treten [Textfig. 39]). Sie ist ferner nach außen gekrümmt, was in geringerem Grade schon beim Ohrwurm der Fall war. -Die innere Wurzel besitzt zentral einen dünnen, viel dunkler ge-

¹⁾ Das Gehirn der Stabheuschrecke ist im allgemeinen ein ausnehmend günstiges Studienobjekt. Seine Elemente, Zellen und Fasern sind sehr groß und daher der histologischen Untersuchung viel leichter zugänglich als die vom Ohrwurm. In Querschnitten des Sehlappens (also Sagittalschnitten des Kopfes) fand ich z. B. deutliche Bilder der Einströmungen, Zellfortsätze, Verbindungrn der Zellen unter sich, ähnlich denen, die Haller 1905 (a. O. Taf. XVI, Fig. 18) vom Riechlappen der Küchenschabe (Periplaneta orientalis) gegeben hat.



Textfig. 38. Dixippus morosus ♀ Im. Sagittalschnitt, fast median. Zentralkörper: äußere (hintere) und innere (vordere) Schale; letztere mit Faserballen; darunter zahlreiche Knollen (tubercules VIALLANES); oberhalb eine Knolle mit Faserzug, alles umhüllt vom "Faserhof". Hirnbrücke. Stiele: innere Wurzel quer mit oberem und unterem Ast, letzterer eben endend. Schlundmagennerv. Vergr. 1:160.



Textfig. 39. Dasselbe. Sagittalschnitt, etwas mehr medial als Schnitt, Taf. XII, Fig. 39. Einfacher Pilz mit vielen Einströmungen Pilzzellen wenig vor den übrigen ausgezeichnet. Stiele: hinteres Ende des Stammes tangential; rückläufige Wurzel längs, innere Wurzel quer, untere Wurzel längs. Zentraler Faserstrang in letzteren. Einströmungen. Verg. 1:160.

färbten Faßerstrang, der weniger deutlich auch den anderen Wurzeln zukommt (Textfig. 39). Sie gabelt sich medianwärts in zwei Zapfen, die untereinander liegen (Textfig. 38 ob Stu und un Stu). Der untere Zapfen endigt früher als der obere, welcher die Medianebene erreicht. — Die untere Wurzel geht von der Abzweigungsstelle hinter der inneren Wurzel und seitlich vom Zentralkörper fast genau abwärts (Textfig. 39). Alle drei Wurzeln endigen blind. Die untere Wurzel ist vermutlich wie die innere und rückläufige Wurzel als Homologon der Trauben (Lepisma—Böttger 1910) anzusehen.

Die Zellen der Pilze sind durch Kleinheit und tiefere Färbung deutlich von den angrenzenden zu unterscheiden. Eine ventrale Partie scheint von den dorsalen Teilen etwas abgesondert (*Hi Pi Ze* Textfig. 39).

Die Sehlappen (SeLa) zeigen keine auffälligen Abweichungen, das Größenverhältnis ist ähnlich wie beim Ohrwurm (Textfig. 36).

Der Zentralkörper (ZeKo) (Textfig. 36, 38) besteht wie gewöhnlich aus einer größeren äußeren (hinteren) und einer kleineren inneren (vorderen) Kapsel. Bei letzterer konnte ich Glomerulenstruktur beobachten ($FaB\ddot{a}$).

Viallanes entdeckte bekanntlich unterhalb des Zentralkörpers die sogenannte Knolle des Zentralkörpers (la tubercule du corps central). Während sie bei den Feldheuschrecken nur in einem Paar vorhanden ist und beim Ohrwurm jedenfalls fehlt, gibt es bei der Stabheuschrecke eine große Anzahl solcher Körper, die — unter der inneren (vorderen) Schale gelegen — vermutlich den Knollen entsprechen (Fa Bä Textfig. 38). Sie erscheinen mit ihrer Glomerulenstruktur wie abgelöste Teile dieser inneren Schale. Bei einzelnen von ihnen lassen sich ausstrahlende Faserzüge beobachten. Besonders eine Knolle, die als einzige oberhalb der inneren Schale liegt, sendet einen dickeren Faserstrang nach vorn, in großem Bogen um den oberen Stumpf der inneren Wurzel herum und anscheinend wieder nach hinten (Textfigur 38).

Eine abgegrenzte Fasermasse unterhalb und median von den Pilzen entspricht wohl der Hirnbrücke (*HiBr*). Sie ist viel deutlicher als beim Ohrwurm entwickelt und erscheint lateralwärts zweiteilig (Textfig. 38).

Auf die zahlreichen Faserzüge innerhalb des Ersthirns, die hier mit aller wünschenswerten Klarheit hervortreten, kann ich hier nicht eingehen.

Vom Zweithirn scheint der wohlabgesetzte, etwas seitliche Riechlappen (RiLa) mit seinem Riechbällchen die ventrale Nebenriechmasse an Größe zu übertreffen (vgl. dagegen Forficula, p. 176) (Textfig. 37).

Das Dritthirn (*Dr Hi*) ist verhältnismäßig sehr groß ausgebildet und vom Zweithirn durch einen dorsalen und lateralen Spalt in der Fasermasse abgeschnürt (vgl. dagegen Forficula). Seine Unterschlundkommissur ist wie bei den Feldheuschrecken und anscheinend den meisten Insekten und im Gegensatz zu Forficula nur einfach. Sie liegt lange nach unten unter demselben Neurilemm wie die Schlundkonnektive und entfernt sich auch tiefer nur ganz wenig von ihnen. (Übergang und Mittelstufe zwischen Forficula und Cossus-Raupe vgl. Textfig. 11 und 16.) Ihr Querschnitt ist, wie der der langen Schlundkonnektive, kreisrund. Letztere (*Schl Kon* Textfig. 13) enthalten (auf Horizontalschnitten) merkwürdige Kerne oder kleine Zellen, die sich mit Hämatoxylin sehr tief färben.

Das Unterschlundganglion (*UGa* Textfig. 13), ist etwa walzenförmig. Die drei Ganglien der Mundwerkzeuge — beim Ohrwurm durch tiefe Einschnitte in die Fasermasse gesondert — sind hier kaum angedeutet. Die Konnektive treten vorn und ziemlich tief in das Ganglion ein (vgl. dagegen Eutermes p. 266, 68).

Von Kopfnerven fällt besonders der mächtige Oberlippennerv (Ob Li Ne) auf. Er ist — infolge der Länge des Kopfes — viel länger als beim Ohrwurm und gabelt sich vorn in zwei Äste, von denen der innere besonders die dorsale Wand der Mundhöhle versorgt. Er verläßt das Dritthirn abweichend von Apis, Forficula und anderen Insekten schon gesondert vom Frontalkonnektiv und selbständig, und zwar ein wenig mehr seitwärts und tiefer als die Konnektive zum Frontalganglion (StiKo). Diese letzteren sind auffällig kurz und viel dicker als die Oberlippennerven. Das Ganglon selbst (Sti Ga) entsendet nach vorn einen sehr feinen Nerven, nach hinten einen kräftigen "Recurrens" oder "Schlundmagennerv" (Schl Ma Ne) als unpaaren Sympathicus. Außerdem sind die paarigen sympatischen Nerven aus dem Zweithirn vorhanden (GfTrNe). Da diese Teile viel größer und klarer als bei Forficula ausgebildet sind, so will ich sie etwas ausführlicher beschreiben. Der "Schlundmagennerv" bildet kurz hinter dem Gehirn ein kleines, normal gebautes Ganglion, d. h. mit innerer Fasermasse und umgebenden

Zellen, und geht von dem Ganglion ebenso kräftig noch weit nach hinten (Hi Hi Kn Textfig. 36). Dieses Ganglion entspricht dem Ganglion hypocerebrale oder occipitale (Heymons) anderer Insekten. Es kann zuweilen fehlen (Dytiscus nach Holste 1910). Die beiden paarigen Nerven — man könnte sie nach ihrer Bestimmung (J. H. Strauss-Dürkheim 1828, L. Blan-CHARD 1851, E. BRANDT 1879 u. a.) analog dem "Schlundmagennerv" "Gefäßtracheennerven" heißen — münden viel weiter hinten in die "paarigen sympathischen Ganglien" oder "Gefäßganglien". Diese unterscheiden sich aber wesentlich vom Stirnund "Occipitalganglion", indem keine Sonderung der Fasermasse von der Zellmasse durchgeführt ist, sondern die Zellen in den Faseransammlungen zerstreut liegen. Im allgemeinen liegen die meisten Zellen an den lateralen Seiten, der größere Teil der Fasermasse liegt median. Diese Ganglien befinden sich bei Dixippus nicht auf der Seite des Darmes, wie z. B. bei der Cossusraupe (s. Textfig. 16), sondern ganz dorsal und berühren sich median beinahe. Sie liegen der Wand der Kopfaorta (Ko Ao) innig an. Es sind zwei solcher Ganglienpaare zu unterscheiden: die vorderen, in welche unten der paarige Sympathicus mündet, viel kleiner und schlanker als die hinteren größeren und ovalen. Sie sind nur durch eine Kerbe voneinander getrennt und ganz gleich gebaut. Vermutlich entsprechen sie den vier sympathischen Ganglien der Küchenschabe (Hofer, Br. 1887). Nach Lyonnet u. a. versorgt das erste dieser sympathischen Ganglienpaare das Rückengefäß, während das zweite nach Straus-Dürckheim, Brandt u. a. Tracheen innerviert. Einen Verbindungsnerven zwischen den Gefäßganglien und den Maxillarnerven (Dytiscus - G. Holste) oder dem Sehnerven und Mandibelnerven (Melolontha - Straus-DÜCRKHEIM) konnte ich bei Dixippus nicht finden. — Nun gibt es in der Embryonalentwicklung von Forficula, Gryllus und Blattiden (nach Heymons 1895 a. O., p. 45-50) noch weitere sympathische Ganglien, die z. T. nachträglich aus dem Kopf in den Thorax verlagert sind oder andere Wanderungen ausgeführt haben. Bei Forficula (jungen Larven) bildet der Schlundmagennery ein vorderes (Ganglion occipitale) und ein hinteres Ganglion (G. splanchnicum) — nach anderen Autoren G. hypocerebrale und ventriculare genannt. Bei jungen Larven von Forficula gehen vom Ganglion occipitale aus statt eines unpaaren Schlundmagennerven zwei laterale Nerven weiter und bei Grylliden sind sogar die splanchnischen Ganglien paarig. Außerdem liegen nach Heymons zwei "Ganglia allata" am Schlund, bei Forficula oberhalb desselben in der Mittellinie verbunden, bei Blattiden und Grylliden unverbunden. Diese unterscheiden sich aber genetisch von den übrigen, da sie an der Maxillenbasis entstehen und erst später aufwärts und rückwärts wandern. — Bei Dixippus ist der Nervus recurrens und sein vorderes Ganglion (occipitale) unpaar wie bei Forficula. Hier (bei Dixippus) ist der Schlundmagennerv aber auch hinter diesem Ganglion unpaar. Das Ganglion splanchnicum (ventriculare) liegt — wenn vorhanden — jedenfalls nicht mehr im Kopf.

Es gibt nun noch weitere ganglienförmige Gebilde im Kopf der Stabheuschrecke, denen ich aber lieber drüsigen Charakter zusprechen möchte, nämlich ein Paar größere, die hinter den großen paarigen Sympathicusganglien diesen unmittelbar anliegen und zwei Paar kleinere weiter hinten im Kopf. Die vorderen größeren Gebilde (vo Ao Dr Textfig. 36) stehen in engstem Zusammenhang mit der Kopfaorta, wahrscheinlich gilt dies auch von den hinteren. In den vorderen Gebilden befindet sich je ein länglicher Hohlraum, der von einer dicken, Cuticulaähnlichen Schicht ausgekleidet ist. Die tief sich färbenden Zellen sind von mittlerer Größe, lagern dicht und sind mit zahlreichen Chromatinkörnchen erfüllt. — Den beiden hinteren Gebilden (hi Ao Dr) fehlt der Hohlraum, dagegen haben ihre Zellen ein ganz ähnliches Aussehen.

Bezüglich der Nerven des Unterschlundganglions will ich nur kurz anführen, daß die Austrittsstellen der Mundwerkzeugnerven ziemlich anders als bei Forficula, nämlich nahe beieinander und weit vorn am Unterschlundganglion liegen. Diese Nerven sind alle zweifach ausgebildet (vgl. Blattiden und Mantiden nach Verhöff, p. 227). Von dem Mandibelnerv geht ein feiner Ast dorsalwärts zum Boden der Mundhöhle¹). Er entspricht wohl einem ähnlichen, aber viel schwächeren Zweig des Mandibelnerven von Forficula (p. 238).

¹⁾ Die Nerven der Mundwerkzeuge bilden bei Dixippus z. T. gangliöse Anschwellungen, wie sie ähnlich bei Tomocerus (HOFFMANN) (Textfig. 9) und Myrmica (JANET) (s. PIETSCHKERS Textfig. 1—3) bestehen.

Quellentafel.

ALTEN, HANS VON, 1910, Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns. Jen. Zeitschr., Bd. XLVI, p. 511—590.

APATHY, S., 1897, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. aus d.

zool. Stat. z. Neapel, Bd. XII.

BAUER, VIKTOR, 1904, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. Anatomie, Bd. XX, p. 123—152.

LA BAUME, W., 1908, Beobachtungen an lebenden Phasmiden in der Gefangenschaft. Zeitschr. w. Ins., Biol., Bd. IV, p. 52—57.

Becker, E., 1903, Anatomie comparée des glandes céphaliques chez les Collembola (russisch). Mém. Soc. Amis. Sc. nat. Anthrop. Ethnogr. Univ. Moscou, T. XCVIII. Trav. Sect. Zool., T. XIII. Journ., T. III, Nr. 5, p. 1—19.

Bellonci, Morphologia del sistema nervoso centrale della Squilla Mantis. Ann. d. Mus. civ. d. Genova, Vol. XII, p. 78.

Ders., 1881—1882, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfattori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Academia dei Lincei.

Ders., 1886, Intorno al ganglio ottico degli arthropodi superiori. Internation. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. III, Heft 6.

Berger, 1878, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. d. zool. Inst. Wien und Triest, Bd. I, p. 1—48; 5 Taf.

Berlese, A., 1905—1908, Gli Insetti, Vol. I.

Bernstein, A., Die Beziehungen der Zentralorgane des Nervensystems zu den seelischen Tätigkeiten.

Bethe, A., 1895, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas nebst Angaben. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.

Ders., 1897 und 1898, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L und LI.

Ders, 1897, Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Aus d. physiol. Inst. d. Univ. Straßburg. Bonn.

Ders., 1898, Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Aus d. physiol. Inst. d. Univ. Straßburg. Bonn 1898.

Ders., 1900, Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen. Bonn.

Ders., 1902, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Zentralbl., Bd. XXII.

Ders., 1903, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. BINET, 1894, Contribution à l'étude du système nerveux sousintestinal des insectes. Journ. d'Anat. et Physiol. (DUVAL), Vol. XXX, p. 449—450. Paris.

- Blanchard, Em., 1846, Recherches anatomiques et zoologiques sur les système nerveux des Animaux sans vertèbres. Du système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. nat., Sér. 3a, T. V.
- Ders., 1858, Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. d. Sc. nat., Sér. 4, T. X.
- BÖRNER, 1903, Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W. VERHOEFFS. Zool. Anz. 1903, Nr. 695/696, p. 290.
- BÖRNER, KARL, 1906, Das System der Collembolen nebst Beschreibung. Mitt. nat. Mus. Hamburg, Jahrg. 23, p. 147—188.
- BÖTTGER, O., 1910, Das Gehirn eines niederen Insekts (Lepisma saccharina L.). Jen. Zeitschr. f. Nat., p. 801—844; 2 Taf.
- BOUVIER, M. E. L., 1893, HENRI VIALLANES, Sa vie et ses traveaux. Ann. d. Sc. nat., Sér. 7, T. XV.
- Brandt, J. F., 1835, Bemerkungen über die Mund-, Magen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. d. Sc. de St. Pétersbourg, T. III, 2 Part.
- Brandt, E., 1876, Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenoptersus Insects. The Annals and Magazine of Natural History, Vol. XVIII, 4. Serie.
- Ders., 1879, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Käfer. Horae Societatis entomologicae rossicae, T. XV, St. Petersburg.
- Ders., 1879, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren. St. Petersburg.
- BRUNNER V. WATTENWYL, C., 1882, Prodromus der europäischen Orthopteren. Leipzig.
- BRUNTZ, L., 1904 und 1908, Les reins labiaux des Thysonoures. Anat. et Physiol. Arch. zool. expér. (4), T. II, p. 89-93.
- Bugnion, E. und Popoff, N., 1908, Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgore tacheté des Indes et de Ceylon (Fulgora maculata). Journ. f. Psychologie u. Neurologie, Bd. XIII, p. 326—354.
- BURMEISTER, 1832, Handbuch der Entomologie. Berlin.
- BUTTEL-REEPEN, H. v., 1900, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig. CARRIÈRE, JUSTUS, 1885, Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-
- anatomisch dargestellt. München und Leipzig. Cuccati, J., 1888, Über die Organisation des Gehirns der Somomya
- Cuccati, J., 1888, Uber die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala.
- DIETL, M. J., 1876, Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool., T. XXVII, p. 489; Taf. XXXVI—XXXVIII.
- Ders., Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. Sitzungsbericht d. Kgl. Akad. d. Wiss., Bd. LXXVII, I. Abt., Taf. I.
- DIMMOCK, G., Curious habit of Forficula auricularia. Psyche, Bd. IV, Nr. 122/123.
- DOHRN, H., 1863—1867, Versuch einer Monographie der Dermopteren. Stettiner Entomol. Zeitung, Bd. XXIV, 1863; Bd. XXV, 1864; Bd. XXVI, 1865; Bd. XXVIII, 1867.

DUJARDIN, 1850, Mémoire sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 3, T. XIV, p. 185; Taf. IV.

ESCHERICH, K., 1899, Ameisenpsychologie. München.

Ders., 1906, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig.

Ders., 1909, Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig.

FABRE, 1879, Souvenirs entomologiques.

Ders., 1882, Nouveaux souvenirs ent.

FAIVRE, E., 1857, Du cerveau des Dytisques considéré en rapport avec la locomotion. Ann. d. Sc. nat., Zool., T. VIII.

Ders., 1858, Études sur la Physiologie des nerfs cranien chez le Dytisque. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 4, T. IX.

Ders., 1860, De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques. Ebenda, T. VIII.

Ders., 1862, Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez le Dytisque. Ebenda, T. XVII.

FISCHER, H., 1854, Orthoptera europaea. Leipzig.

Flögel, J. H. L., 1878, Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.

FOREL, 1894, Gehirn und Seele. Bonn.

Ders., 1902, Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinns bei den Insekten. Aus den Verhandl. d. V. Intern. Zoologenkongr. z. Berlin. August 1901.

Ders., 1901, Les sensations des insects. Como.

Ders., 1910, Das Sinnesleben der Insekten.

FRÖHLICH, C., 1903, Die Odonaten und Orthopteren Deutschlands. Jena. GRABER, V., 1877, Die Insekten.

Ders., 1882 und 1883, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör des Insekten. Arch. mikr. Anat., Bd. XX u. XXI.

GRASSI, B. e SANDIAS, 1893, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi osservazioni sui loro costumi. Catania.

HALLER, B., 1905, Über den allgemeinen Bauplan des Tracheaten syncerebrums. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. LXV, p. 181—279. Bonn.

Ders., 1908, Bemerkungen zu APATHYS Verwahrung im Zool. Anz., Bd. XXXII, Nr. 12/13. Anat. Anz., Bd. XXXII, p. 109-110, (Kontinuität des Nervensystems).

HAUSER, G., 1880, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool.

HENNEGUY, F., 1903, Sur la multiplication des cellules ganglionnaires dans les centres nerveux chez les Insectes à l'état de larves et de nymphes. Bull. Sc. ent. France, p. 324—326. Ders., 1904, Les insectes. Paris.

HEYMONS, R., 1893, Über die Entwicklung des Ohrwurmes (Forficula auricularia), Sitzungsber, d. Ges. Naturfr. Berlin, Nr. 5, p. 127—131,

Ders., 1894, Über die Fortpflanzung der Ohrwürmer. Sitzungsber. d. Ges. Naturfr. Berlin.

Ders., 1895, Die Embryonalentwicklung von Dermopteren und Orthopteren. 33 Fig., 12 Taf.

- Hofer, B., 1887, Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparats von Blatta. Nova Acta der K. Leop.-Carol. deutschen Akad. d. Naturfr., Bd. LI, Nr. 6.
- HOFFMANN, R. W., 1904, Über den Ventraltubus von Tomocerus plumbeus L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz., Bd. XXVIII.
- Ders., 1908, Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus L.
 III. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIX, p. 598—689; Taf. XXXVI—XL.
- Holste, Georg, 1910, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCVI, p. 419—476; 12 Textfig.
- Janet, Ch., 1894, Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonnaux chez les fournies. Paris.
- Ders., 1899, Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris.
- Ders., 1899, Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la fourmi (Myrmica rubra). Extract des Mémoires de la Société Zoologique de France, Paris.
- Ders., 1905, Anatomie de la tête du Lasius niger. Paris.
- Ders., 1909, Sur la morphologie de l'insecte. Limoge.
- Jonescu, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLV, p. 111—180; 13 Textfig., 5 Taf.
- KENYON, C. F., 1896, The brain of the Bee. The Journal of Comparative Neurology, Vol. VI.
- Ders., The mearing and structure of the so-colled "Mush room Bodies" of the Hexapod brain. The American Naturalist, Vol. XXX.
- Ders., 1897, The optic lobes of the Bee's brain in the light of recent neurological methods. The American Naturalist, Vol. XXXI.
- Kolbe, H. J., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Krause, A. H., 1907, Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen. Jena.
- Leydig, Fr., 1864, Vom Bau des tierischen Körpers. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen.
- LIÉNARD, VALÈRE, 1880, Recherches sur le système nerveux des Arthropodes. Constitution de l'anneau oesophagien. Arch. f. Biol., Bd. I, p. 381-391.
- LUBBOCK, J., 1873, Monograph of the Collembola and Thysanura. London.
- Lucas, W. J., 1898, Note on the Life-history of Forficula auricularia. The Entomologist, Vol. XXXI, p. 138. June.
- Lyonet, P., 1762, Traité anat. de la chenille qui ronge le bois de saule. La Haye; Taf. XVIII, Fig. 1, 576 pp.
- MEINERT, Fr., 1863, Anatomia Forficularum. Kopenhagen.
- MICHELS, 1880, Beschreibung des Nervensystems von Oryctes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV, p. 641; Taf. XXXIII—XXXVI.

Newton, E. F., 1879, On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quarterly Journal of micr. Science, T. XIX.

OUDEMANS, J. T., 1888, Beiträge zur Kenntnis der Thysanuren und Collembolen. Amsterdam,

PACKARD, 1880, The Brain of the Locust [Melanoplus femur rubrum]

Tractated from the second Report of the United States entomological commission, p. 223—242; Taf. IX—XV.

Ders., 1903, A textbook of Entomology.

PARKER, G. H., 1897, The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. aus d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. XII.

Pawlowna, 1895, Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopf verschiedener Orthopteren. Zool. Anz., 18. Jahrg.

Pierantoni, Umb., 1900/1901, Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortotteri saltatoris. Ausg. von N. v. Adelung. Zool. Zentralbl., 9. Jahrg., Nr. 23, p. 739—740.

QUÉNOT, L.,, Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol., T. XIV.

RABL-RÜCKHARDT, 1875, Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys. (REICHERT und DU BOIS-REYMOND).

REDTENBECHER, J., 1900, Die Dermatopteren und Orthopteren von Österreich-Ungarn und Deutschland. Wien.

Retzius, 1890—1895, Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen, Nr. 1—5.

RÖHLER, E., 1905, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Bd. XXII, Heft 2.

Rudow, F., 1873, Systematische Übersicht der Orthopteren Nordund Mitteldeutschlands. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., Bd. XLII.

RÜHL, Fr., Zur Biologie der Forficula-Arten. Mitt. d. Schweizer ent. Ges., Bd. VII.

RULAND, 1888, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI.

SAINT-REMY, 1890, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes tracheates. Arch. d. Zool. exp. et gén., 2. Sér., T. V.

Schäffer, Cäsar, 1896, Die Collembola der Umgebung von Hamburg und benachbarter Gebiete. Jahrb. der Hamburger wiss. Anstalten. Mitt. a. d. Naturhist. Mus., XIII.

Schenk, Otto, 1903, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. Morph., Bd. XVII, p. 573—618.

Schleip, Waldemar, 1910, Der Farbwechsel von Dixippus morosus. Zool. Jahrb. 1910, Bd. XXX.

SCHRÖDER, CHR., 1912, Handbuch der Entomologie. Leipzig.

Schwartz, M., 1908, Über den Schaden und Nutzen des Ohrwurmes (Forficula auricularia). Arb. biol. Abt., Gesundh.-Amt Berlin, Bd. VI, p. 487—492.

DE SINÉTY, R., 1901, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Liège.

- STRAUS-DÜRKHEIM, J. H., 1828, Considérations général sur l'anatomie comparée des animaux articulés aux quelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris. (Hanneton.) Thümpel, R., 1901, Die Gradflügler Mitteleuropas. Eisenach.
- VERHÖFF, K. W., 1905, Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biol.-physiol. Beiträgen. Act. Acad. Leop.-Carol. Halle, Bd. LXXXIV, p. 1-144.
- Ders., 1902, Über die Nerven des Metacephalsegments und die Insektenordnung Oothekaria. Zool. Anz., Bd. XXVI, Nr. 685, p. 20—31.
- VIALLANES, M. H., 1886, Sur la structure du cerveau des Hymenoptères. Bull. Sc. phil., 27. février.
- Ders., 1886, Le cerveau de la guèpe (Vespa crabro, V. vulgaris). Ann. d. Sc. nat., Zool., 7. Sér., T. II.
- Ders., 1886, Sur la structure interne du cerveau de la Guèpe. Assoc. franc., Nancy.
- Ders., 1886, Sur la structure de la substance ponctuée des Insects. Bull. Sc. phil. de Paris.
- Ders., 1886, La morphologie du squelette céphalique des Insectes. Bull. Sc. phil. de Paris.
- Ders., 1887, Études hist et org. sur les centres nerveux. V. Mem.: Le cerveau du Criquet (Oedipoda coerulescens et Caloptenus italicus). Ann. d. Sc. nat., Zool., 7. Sér., T. II, IV, p. 1-120.
- Ders., 1887, La Structure du cerveau des Orthoptères. Bull. Sc. phil. de Paris, 7. Sér., T. XI, p. 119-126. 12. février.
- Ders., 1893, Études histologiques et organologiques sur les organes de sens des animaux articulés. Ann. d. Sc. nat. Paris.
- Ders., Le ganglion optique de la Libellule. Ann. d. Sc. nat., Zool., 6. Sér., T. XVIII.
- Ders., Système nerveux des Articulés. Ann. d. Sc. nat., Zool., 7. Sér., T. XIV.
- Ders., Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ann. d. Sc. nat., Zool., 6. Sér., T. XIX.
- VOSSELER, JUL., 1890, Die Stinkdrüsen der Forficuliden. Arch. f. wiss. Anat., Bd. XXXVI, p. 565-578; 1 Taf.
- WASMANN, E., 1909, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart. 2. Aufl.
- WILLEM, VICTOR, 1899—1900, Recherches sur les Collemboles et les Thysanures. Mémoires couronnées et Mémoires des Savants étrangers publ. par l'Acad. Roy. d. Sc., d. lett. et d. beaux-arts d. Belgique, T. LVIII.
- Ders., 1897, Les yeux et les organes postantennaires des Collemboles. Ann. d. la Sc. ent. d. Belgique, T. XLI. Brüssel.
- ZIEGLER, H. E., 1902, Über den Begriff des Instinktes. Verhandl. d. deutschen zool. Ges.
- Ders., 1904, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Jena. 2. Aufl. 1910.
- Ders., 1912, Die Gehirne der Insekten. Naturw. Wochenschr., Bd. XI.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung (s. auch p. 165).

Ast wi Astwinkel (nach Flögel) = Stelle der Abzweigung der Wurzeln von den Stämmen.

Au Auge.

Au Pi Außenpilz.

Au Stb Außenstab.

Au Sti Außenstiel.

Au Za Außenzapfen.

äu Kr äußere Kreuzung.

au Scha äußere Schale (des Zentralkörpers).

äu Se Ma äußere Sehmasse.

Az Scha Ast (des Geißelnerven) zum Schaftmuskel des Fühlers.

Ba Lä Ballenläppchen des Dritthirns ("lobe glomérulé—VIALLANES).

Bau Ko Bauchkonnektiv.

Bau ma Bauchmark.

Bli Sa paariger Saugblindsack der Mundhöhlendecke.

Br hi H hintere Brücke (Kommissur) der Hauptlappen.

Brun H untere Brücke der Hauptlappen. Brob H obere Brücke der Hauptlappen.

Br HN Brücke zwischen Haupt- und Nebenlappen.

Br HM Brücke zwischen Hauptlappen und Mittelstück.

Br H Z Brücke zwischen Hauptlappen und Zentralkörper.

Br me HP mediale Brücke zwischen Hauptlappen und Pilzen. Br la HP laterale Brücke zwischen Hauptlappen und Pilzen.

Br Hin Sm Brücke zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse.

Br Hmi Sm Brücke zwischen Hauptlappen und mittlerer Sehmasse.

Br HRi Brücke zwischen Hauptlappen und Riechlappen ("Riechstrang").

Br vo N vordere Brücke der Nebenlappen unter sich.

Br hi NZ hintere Brücke der Nebenlappen unter sich und zum Zentralkörper.

Br NRi Brücke zwischen Neben- und Riechlappen.

Br N Za Brücke zwischen Nebenlappen und Zapfen.

Br Ri Brücke der Riechlappen unter sich.

Br Dr Brücke der Dritthirnhälften unter sich.

Br P Z Brücke zwischen Zentralkörper und Pilz.

Br qu eine Faserbrücke, quer getroffen.

Bru Drü Brustdrüsen.

1.—3. Br Ga 1.—3. Brustganglion.

Ch Chitin.

Dr Hi Dritthirn (Tritocerebrum) [ob E = oberes Ende].

Dr Ne Dritthirnnerv.

Drii Drüsenmasse.

Drü Gg Drüsengang.

e con "éminance conique" (Bugnion 1908) (= Dritthirn = Tritocerebrum?).

EHi Ersthirn (Protocerebrum).

E Hi La Ersthirnlappen.

E Hi Ze Ganglienzellbelag des Ersthirns.

Ei Einströmung.

Ei Hi Pi Ze Einströmung der Hinterpilzzellen.

Ei Zwi hi Ze Einströmung der Zwischenhirnzellen (der Pars intercerebralis).

Fa Bä Faserbällchen (Glomeruli).

fa Bli fadenförmiger Blindsack der Unterlippendrüse.

Fa Ho Faserhof (des Zentralkörpers).

Fa Pf Faserpforte (= Einströmungsstelle).

Fe Fettkörper.

Fu Fuß.

Fü Fühler (Antenne).

Fü Ne I Nerv des 1. (inneren) Fühlers bei Krustern.

Fü Ne II Nerv des 2. (äußeren) Fühlers bei Krustern.

Ga Ganglion.

g b "ganglion buccal" (BUGNION 1908) (wohl nicht das gebräuchliche Bukkalganglion, sondern das Unterschlundganglion).

Gei Ne Geißelnerv des Fühlers (motorisch).

Gf Tr Ga Gefäßtracheenganglion.

Gf Tr Ne Gefäßtracheennerv (paariger Eingeweidenerv).

gia "ganglion sus-intestinal antérieur" (BUGNION 1908) (= Gefäßganglion?).

g i p "ganglion sus-intestinal postérieur" (BUGNION 1908) (= Tracheenganglion?).

h hinten.

Ha La Hauptlappen (des Ersthirns).

hi Ao Dr hintere Aorta, drüsen".

Hi Br Hirnbrücke.

Hi Hi Kn unpaarer Hinterhirnknoten (ganglion hypocerebrale oder occipitale).

Hi Ht Hirnhaut (Neurilemm).

Hi Ko Dr Hinterkopfdrüse.

hi Mu Hö Ne hinterer Mundhöhlennerv.

Hi Pi Ze Hinterpilzzellen.

hi Tent Ne hinterer Tentoriumnerv (von Tomocerus).

Ho Zy lockerer Hohlzylinder in der Achse des Riechlappens (nur bei Heuschrecken — VIALLANES).

Hy Hypodermis.

inn Kr innere Kreuzung.

Inn Pi Innenpilz.

inn Scha innere Schale des Zentralkörpers.

inn Se Ma innere Sehmasse.

inn Sk inneres Chitinskelett des Kopfes.

Inn Stb Innenstab (der inneren Wurzeln).

Inn Sti Innenstiel (vom medialen Teilpilz).

inn Wu innere Wurzel (der Pilzstiele).
Inn Za Innenzapfen (Zapfen der inneren Wurzeln).

Kn Z Knollen des Zentralkörpers.

Ko Ao Kopfaorta.

Ko Ao Mii Mündung der Kopfaorta unter dem Gehirn.

Ko-Bru Grenze zwischen Kopf und Brust.

Ko De dorsale Decke der Kopfkapsel.

Kon Konnektive.

Kon Br Ne Konnektivbrustnerv (oder Brustkonnektivnerv).

Kon Mu Hö Ne Konnektivmundhöhlennerv (oder Mundhöhlenkonnektivnerv.

La Ga "Labiumganglion" [nach R. W. HOFFMANN 1908] bei Tomocerus plumbeus (nicht zu verwechseln mit dem Unterlippenganglion des Unterschlundganglions).

La fr Ne Labrofrontalnerv.

Lä Fu Längsfurche zwischen den Hirnhälften.

Ma Magen.

Mi Mittelstück der Nebenlappen.

mi Kr mittlere Kreuzung.

mi Mu Hö Ne mittlerer Mundhöhlennerv (Ast vom Oberkiefernerven). mi Se Ma mittlere Sehmasse.

Mu Muskel.

Mü Mündung.

Mu Hö Mundhöhle.

Mu We Mundwerkzeuge.

Ne Nerv.

Ne La Nebenlappen.

Ne Ri Ma Nebenriechmasse.

o oben.

Ob Ki Oberkiefer (Mandibel).

Ob Ki Ga Oberkieferganglion.

Ob Ki Ne Oberkiefernerv.

Ob Ki Mu Ne Oberkiefermuskelnerv.

Ob Li Oberlippe (Labrum).

Ob Li Ga Oberlippenganglion (nur bei Tomocerus) [nach Hoff-MANN 1908].

Ob Li Ne Oberlippennerv.

ob Pi oberer Pilz.

ob rü Wu obere rückläufige Wurzel.

ob Stu oberer Stumpf der inneren Wurzel (nur bei Dixippus).

ocant "nerf ocello-antennaire" (Bugnion 1908) der Leuchtzirpe (es wäre einzigartig, daß sich der — sonst protozerebrale — Punktaugennerv mit dem deutozerebralen Riechnerv verbindet).

Pi Pilz.

Pi Bä Pilzbällchen (Glomeruli).

Pi Ze Pilzzellen.

Pu Au Punktauge.

Pu Au Ne Punktaugennerv.

Ri Bä Riechbällchen (Glomeruli).

Ri La Riechlappen (Lobus olfactorius).

Ri Lä Riechläppchen (akzessorischer Lobus olfactorius) [der Nebenriechmasse?].

Ri Ne Riechnerven.

RiStr Riechstrang.

Ri Ze Riesenzellen.

rii Wu rückläufige Wurzel.

Scha Mu Schaftmuskeln.

Scha Ne Schaftnerv des Fühlers (motorisch).

Schl Schlund (Ösophagus).

Schl Dr Schlunddrüse.

Schl Kon Schlundkonnektiv.

Schl Kpf Schlundkopf (Pharynx).

Schl Ma Ne Schlundmagennerv ("Nervus recurrens").

Schl Öff Ne "Nerv des unteren Schlundöffners—Janet (aus der Dritthirnbrücke).

Segm Segmentgrenze des Unterschlundganglions (Tomocerus).

Sei Ko Dr. Seitenkopfdrüse.

Sei Ko Dr Mü Mündung der Seitenkopfdrüse.

Se La Sehlappen (Lobus opticus).

Se Ne Sehnerv.

Sg Mu Saugmuskel.

Spa E Z Spaltfurche zwischen Erst- und Zweithirn.

Spa HN Spaltfurche zwischen Haupt- und Nebenlappen.

Spa Pi Spaltfurche der Pilze.

Spe Dr Ne Speicheldrüsennerv.

Sti Stiel (der Pilze).

Sti Ga Stirnganglion (Frontalganglion).

Sti Kon Stirnkonnektiv ("Frontalnerv).

Stum Stamm (der Pilzstiele).

su Bü Sch subretinale Bündelschicht.

Tent Tentorium.

tho ab Ga Thorako-abdominalganglion.

Töm Ne Nerv zum Tömesvaryschen Organ ("weißen Fleck").

Ir Trachea.

unten.

U Ga Unterschlundganglion.

UKi Unterkiefer (I. Maxille).

UKi Ga Unterkieferganglion.

UKi Mu Ne Unterkiefermuskelnerv.

UKi Ne Unterkiefernerv.

UKom Unterschlundkommissuren (des Dritthirns) [= BrDr].

ULi Unterlippe (Labium, II. Maxillen).

ULi Dr Unterlippendrüse.

ULi Ga Unterlippenganglion.

ULi Ne Unterlippennerv.

un rü Sti unterer rückläufiger Stiel.

Un Sti unterer Stiel.

un Stu unterer Stumpf der inneren Wurzel (bisher nur bei Dixippus). UPi unterer Pilz.

vorn.

vo Ao Dr vordere Aorta,,drüsen".

vo Mu Hö Ne vorderer Mundhöhlennerv.

Vschm EZ Verschmelzung zwischen Ersthirn und Zweithirn.

" Hinn Sm Verschmelzung zwischen Haupt- und innerer Sehmasse.

,, HN Verschmelzung zwischen Haupt- und Nebenlappen. ,, Mi N Verschmelzung zwischen Mittelstück und Nebenlappen.

" Mi Rie Verschmelzung zwischen Mittelstück und Riechlappen (eventuell auch Dritthirn).

 $ob\ H$ obere Verschmelzung der Hauptlappen (Protocerebralloben).

" un H obere Verschmelzung der Hauptlappen.

x isolieries Riechbällchen (medial am Riechlappen, oberhalb und vorwärts vom Dritthirn) (Taf. XIII).

y hinteres medianes Gebilde des Termitenhirns, vielleicht die Endigung des unteren rückläufigen Stiels.

Za Zapfen (der inneren Wurzeln).

Ze Ganglienzellen.

Ze do Dr Hi dorsale Zellgruppe des Dritthirns.

Ze Einn Sm Zellen zwischen Ersthirn (Protocerebrum) und innerer Sehmasse.

Ze inn Sm Pi gewöhnliche Ganglienzellen zwischen innerer Sehmasse und Pilz.

Ze Kö Zentralkörper.

Ze la Dr Hi laterale Zellgruppe des Dritthirus (Tritocerebrums).

Ze la Zw Hi laterale Zellgruppe des Zweithirns (Deuterocerebrums).

Ze me Zw Hi mediane Zellgruppe des Zweithirns.

Ze Pi H gewöhnliche Ganglienzellen zwischen Pilzhut und Hauptlappen.

Ze Se La Zellen des Sehlappens.

Ze Sp E Z Zellbelag im "tiefen Spalt" zwischen Erst- und Zweithirn. Zpf "Zapfen, der vom hinteren Teil des oberen Zentralorgans zu dem periösophagealen Gefäß herabsteigt" (R. W. HOFFMANN 1908, a. a. O. p. 689).

Zw Hi Zweithirn (Deuterocerebrum).

Zwi hi Ze Zwischenhirnzellen (pars intercerebralis).

Tafelfiguren¹).

Tafel IX.

Fig. 1—7. Forficula auricularia L. & Imago. Horizontalschnittreihe. (Richtung D auf Fig. 32). 1 höchster, 7 tiefster Schnitt; unten ist rostral. Vergr. 1:72.

Fig. 1. Stiele: rückläufige Wurzeln des Außen- und Innenstiels längs, des unteren Stiels quer. Obere Faserbrücke der Hauptlappen.

Fig. 2/3. Stiele: innere Wurzeln des Außen-, Innen- und unteren Stiels längs; Innen- und Außenstäbe quer; Innen- und Außenzapfen. Unterer Stiel blind endigend. Äußere Zentralkörperschale. Obere Pilze. Riechlappen.

Fig. 4. Stiele: Abzweigung der Innen- und Außenstäbe. Innere

Zentralkörperschale. Hintere Faserbrücke der Nebenlappen.

¹⁾ Zellrinde blau; Pilzzellen dunkler; Fasermasse rötlich; Innenstiel dunklerot; Außenstiel graurot; unterer Stiel grau.

Fig. 5. Außen- und Innenpilz. Anfänge der Stämme von Außen-, Innen- und unterem Stiel. Außen- und Innenstäbe (unteres

Ende) quer. Riechstrang.

Fig. 6. Unterer Pilz mit Faserbällchen. Hirnbrücke. Verschmelzung von Ersthirn und innerer Sehmasse. Faserbrücke der Riechlappen. Stirnganglion mit zwei Konnektiven und Schlundmagennerv.

Fig. 7. Ersthirn unten gestreift. Nebenriechmasse. Riechnerv. Dritthirn mit Stirnkonnektiven. Mittlere und innere Sehmasse des Sehlappens. Direkte Faserbrücke der mittleren Sehmasse. Schlundmagennerv.

Fig. 8. Forficula auricularia L. A Imago. Gemeinsame Zellgruppe von Zweit- und Dritthirn. Horizontalschnitt (Richtung B auf Fig. 32). Ausschnitt. Der Schnitt liegt unmittelbar unter dem in Fig. 30 abgebildeten. Nebenriechmasse. Laterale Zellgruppe des Zweithirns. Zwei Fühlernerven. Dritthirn: Oberlippennerv, Abgang des Stirnkonnektivs, rostrale Zellgruppe des Zweithirns, die mit der lateralen des Dritthirns vereinigt ist. Einströmungen. Vergr. 1:107.

Fig. 9—12. Forficula auricularia L. of Imago. Sagittal-schnitte (ganz wenig von der Sagittalebene abweichend). 9 ist am meisten seitlich, 11 liegt wenig vor der Medianebene, 12 jenseits

derselben; rechts ist rostral. Vergr. 1:78.

Fig. 9. Ersthirn. Zweithirn: Riechlappen und Nebenriechmasse. Pilzzellen. Rostrale Zellgruppe des Zweithirns. Die tiefe Spaltfurche zwischen Erst- und Zweithirn.

Fig. 10. Außenpilz und unterer Pilz. Erst-, Zweit- und Dritthirn ventral verschmolzen. Riechlappen kleiner, vielleicht mit "Riechläppchen" ("accessoire"— VIALLANES: zur Nebenriechmasse gehörigen Faserbällchen. Dorsaler Ast des Labrofrontalnerven. Spaltfurche

kleiner. Dorsale Zellgruppe des Dritthirns.

Fig. 11. Oberschlundganglion: obere Pilze. Stiele: Außenstiel Stamm quer, ebenso der Stamm des Innenstiels; rückläufige Wurzel: unterer Stiel längs, Innenstiel Ende längs gestreift. Zweithirn: Nebenriechmasse erscheint nicht abgesetzt, sondern unmittelbare Verschmelzung von Erst- und Dritthirn. Hinterpilzzellen mit Einströmung (Riechstrang). "Wurzelgeflecht". — Dorsale Zellgruppe des Dritthirns im Zusammenhang mit der medialen des Riechlappens. Schlundkonnektiv. Drei Ganglien im Unterschlundganglion. Stirnkonnektiv quer. Mundhöhle mit dorsalem Blindsack und dessen Rückziehern. Schlunddrüse.

Fig. 12. Innenpilz und unterer Pilz. Stiele: Außenstiel: rückläufige Wurzel längs; Innenstiel: Stamm und rückläufige Wurzel je längs; unterer Stiel: rückläufige Wurzel längs. Nebenriechmasse. Hinterpilzzellen. Ausläufer der Zellgruppe der Spaltfurche. Rostrale

Gruppe des Zweithirns.

Fig. 29. Die Pilze des Ohrwurmgehirns, von vorn und oben. Körperliche Rekonstruktion. Schematisch. (Die mediane Verzweigung ist im Interesse der Deutlichkeit perspektivisch verzerrt, — das Ganze etwas in die Breite gezogen.) Oben ist kaudal.

Fig. 29a. Querschnitte der Pilzstiele, um deren gegenseitige Lagerung und Dicke zu zeigen. a, b, c Vergr. 1:180; c, d Vergr. 1:195. Schnittstellen s. Fig. 29.

Fig. 30. Dixippus morosus Q. Pilz der rechten Seite von

innen körperlich, schematisch; links ist rostral.

Fig. 31. Die Verschiedenwertigkeit der Pilzstiele von Ohrwurm und Biene. Schemata. — A. Apis (nach den Angaben Kenyons): Stämme rein, Wurzeln gemischt. Kreuzung. — B. Forficula: Stämme rein, Wurzeln auch rein, keine Kreuzung.

Fig. 32. Forficula aur. L. &. Kopf mit eingezeichnetem Gehirn. Seitenansicht, um die "Horizontal- und Querschnitt-

richtungen" genauer zu zeigen. Man vergleiche die Figuren:

Richtung A s. Textfig. 2-4

B s. Fig. 33—38, Taf. XI—XIII

" C s. Textfig. 5

" D s. Fig. 1—7, Taf. IX

" E s. Textfig. 26

F s. Fig. 27, Taf. X G s. Fig. 13—26, Taf. X

" H s. Fig. 26, Taf. X.

Tafel X.

Fig. 13—26. Forficula auricularia L. & Imago. Querschnittreihe. (Fig. 13: Vergr. 1:56). Schnittebene hinten etwas rückwärts geneigt. (Richtung G in Fig. 32.) 13 ist der vorderste, 27 der hinterste Schnitt; oben ist dorsal. Vergr. 1:44.

Fig. 13. Kombination. Riechlappen und Nebenriechmasse. Querbrücke der Riechlappen. Dritthirn mit zwei Unterschlundkommissuren. Zellen: laterale Gruppe des Riechlappens; mediale desselben, zugleich dorsale des Dritthirns; laterale Gruppe des letzteren. Zwei Riechnerven. Geißelnerv mit Ast zu den Schaftmuskeln. Schaftnerv aus Nebenriechmasse. Stirnganglion mit Schlundmagennerv (quer) und Seitennervchen, die vielleicht die Verbindung mit dem paarigen Sympathikus herstellen. Oberkiefernerven. Schlund. Kopfgerüst. Schlunddrüse. Seitenkopfdrüse. Vergr. 1:56.

Fig. 14. Riechlappen: hinteres Ende. Unterer Stiel: Verzweigung in innere Wurzel und rückläufige Wurzel (tangential). Innenstiel gestreift.

Fig. 15. Außenstiel: innere Wurzel gestreift. Innenstiel: Astwinkel und innere Wurzel tangential, Innenstäbe gestreift. Unterer Stiel: innere Wurzel tangential; Stamm quer, rückläufige Wurzel: Ende quer. Schlundmagennerv. Kopfgerüst.

Fig. 16. Außenstiel: Astwinkel und innere Wurzel längs. Innenstiel: Stamm und rückläufige Wurzel quer, innere Wurzel und

Innenstäbe längs. Unterer Stiel: Stamm quer.

Fig. 17. Ähnlich wie 16, aber: auch Stamm und rückläufige Wurzel des Außenstiels quer.

Fig. 18. Stämme dreiteilig; rückläufige Wurzeln zweiteilig. Außenstäbe und Außenzapfen.

Fig. 19. Sehlappen längs gestreift.

Fig. 20. Ende der Außen- und Innenzapfen über der inneren Zentralkörperschale. Paarige Eingeweidenerven. Mittlere und innere Sehmasse.

Fig. 21. Ende der rückläufigen Wurzeln. Äußere Sehmasse. Bündel zwischen innerer und mittlerer Sehmasse. Seitenkopfdrüse.

Fig. 22. Direktes Bündel zwischen mittlerer Sehmasse und Hauptlappen. Äußere Kreuzung. Riesenzelle.

Fig. 23. Zentralkörper. Mittlere Kreuzung. Riesenzellen.

Fig. 24. Subretinale Bündelschicht. Kopfaorta. Unterschlundganglion mit Konnektiven, Ast des Oberkiefernerven zur Muskulatur. Unterkiefernerv. Seitenkopfdrüse mit Mündung.

Fig. 25. Hirnbrücke. Konnektive mit zentralem Strang.

Fig. 26. Andere Querschnittserie etwas schiefer (Richtung H in Fig. 32). Außen-, Innen- und unterer Pilz je mit Faserbällchen und zentraler Röhre.

Fig. 27. Forficula auricularia & Nymphe. Querschnitt des Gehirns (Richtung F in Fig. 32). Innere Wurzeln. Außenstäbe.

Fig. 28. Das Dritthirn bei Krebsen und Insekten: Schemata. Dritthirn mit Antennarius II, Unterschlundkommissur, Stirnkonnektiv und Stirnganglion: rot. A nach CUNNINGTON 1902, C—E nach LIENARD u. v. a. — A. Phyllopoden (Simocephalus sima): Dritthirn unterhalb des Schlundes, ebenso dessen doppelte Kommissur. Stirnkonnektiv umgreift den Schlund. "Schlundkonnektiv" zwischen Zweit- und Dritthirn. Mundwerkzeugganglien getrennt. — B Forficula auricularia L.: Dermapteren. Dritthirn oberhalb des Schlundes, daher umgreift jetzt das Stirnkonnektiv den Schlund nicht mehr, dafür die Kommissuren. Kommissuren doppelt und unselbständig. Schlundkonnektive zwischen Dritthirn und Unterschlundganglion. Mundwerkzeugganglien verschmolzen. - C. Odonaten (nach den Angaben von Lienard). Unterschlundkommissur einfach. Unterschlundganglion nahe an diese herangerückt. - D. Hymenopteren: Dritthirn rückgebildet. Unterschlundganglion ganz ans Oberschlundganglion herangerückt. Schlundkonnektive und Unterschlundkommissur einbezogen. - E. Cossus-Raupe (ähnlich auch Acridier (Oedipoda-VIALLANES), Locustiden (Caloptenus femur rubr. - PACKARD) und Phasmiden (Dixippus): Unterschlundkommissur einfach und selbständig.

Fig. 29-32 siehe vorne bei Tafel IX.

Tafel XI.

Fig. 33—38. Forficula auricularia L. & Imago. Horizontalschnittserie. (Richtung B auf Fig. 32.) Vergr. 1:180.

Fig. 33. Ersthirn: Hauptlappen und Nebenlappen; obere Pilzhüte (verschmolzen); drei Pilzstiele: Stämme, innere Wurzeln (zwei davon je mit "Stäben" und "Zapfen"); Außenschale des Zentralkörpers. Zweithirn: Riechlappen mit Riechbällchen und Brücke zum Nebenlappen. Verschiedene Faserbrücken und Zellgruppen. Stirnganglion weit hinten.

Fig. 34. Neu: Ersthirn: Mittelstück; Innenschale des Zentral-

körpers.

Fig. 35. Neu: Ersthirn: Haupt- und Nebenlappen verschmolzen; Übergang der zwei oberen Pilze in ihre Stiele; unteres Ende der inneren Wurzeln. Schlundmagennerv (= Recurrens).

Tafel XII.

Fig. 36. Neu: Ersthirn: untere mediane Verschmelzung der Hauptlappen jeder Seite; unterer Pilz; links der Innenpilz noch gestreift; Hirnbrücke; innere und mittlere Sehmasse des Sehlappens. Zweithirn: Nebenriechmasse; Ursprung der Riechnerven. Dritthirn: Abgang des Stirnkonnektivs und der Oberlippennerven. Schlund.

Fig. 37. Neu: Ersthirn: Hauptlappen und unterer Pilz verschwinden oben. Unteres Ende der Hirnbrücke; mittlere und äußere

Sehmasse.

Fig. 38. Neu: Ersthirn: nur noch unteres Ende der Pilzzellen; zwei Sehmassen. Dritthirn: Übergang in die Schlundkonnektive. Oberes Ende der Schlunddrüse.

Fig. 39. Dixippus morosus (indische Stabheuschrecke, Phasmide). Sagittalschnitt. Photo, retuschiert: einfacher Pilz; ab-

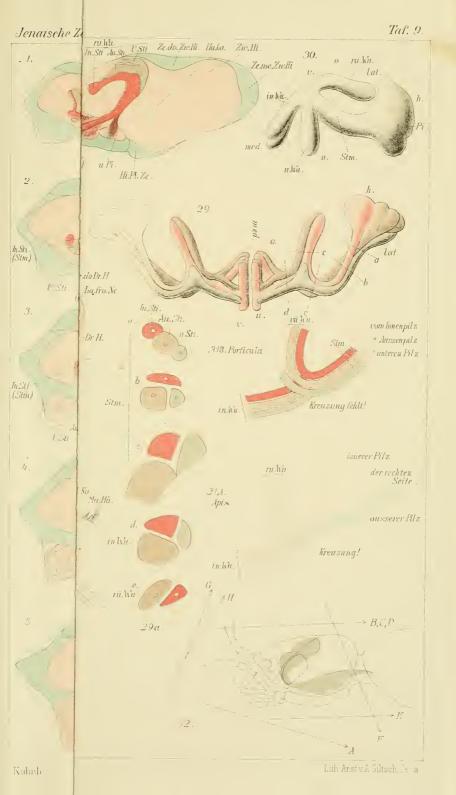
gesetztes Dritthirn; Dritthirnkommissur. Vergr. 1:45.

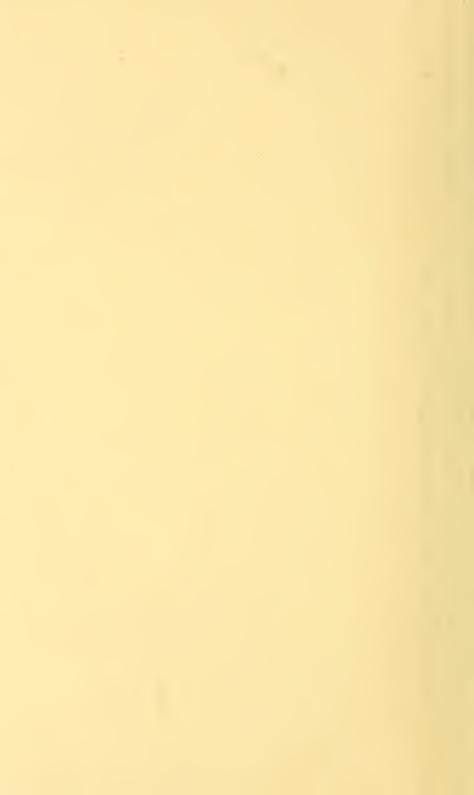
Fig. 40. Forficula auricularia o Imago; Lage im Kopf; Horizontalschnitt (Richtung B auf Fig. 32); Photo, retuschiert. Vergr. 1:45.

Taf. XIII.

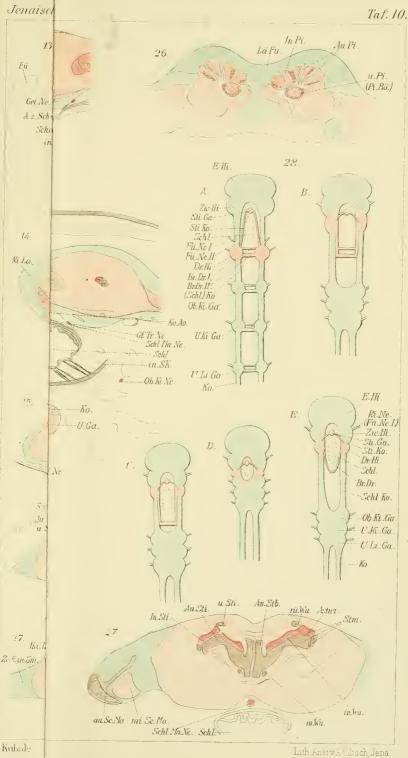
Forficula auricularia L. & Imago. Horizontalschnitt. (Richtung B auf Fig. 32). Der Schnitt liegt zwischen den beiden Schnitten, die in Fig. 34 und 35 abgebildet sind. Obere Pilze mit Faserbällchen und Einströmungen; Pilzzellen (Größe, Schichtzahl); Pilzstiele dreiteilig; grobfaserig; ihre medianen Enden ("Stäbe") tief getroffen; Zentralkörper zweischalig, mit Faserhof, an seinem linken Rand "Glia"zellen; Haupt- und Nebenlappen des Ersthirns verschmolzen; Verschmelzung zwischen Hauptlappen und innerer Sehmasse (tangenital); Mittelstück der Nebenlappen, verschmolzen mit dem Riechlappen bzw. der Nebenriechmasse; oberer Anfang des Dritthirns: Riechbällchen des Riechlappens; Zwischenhirnzellen mit Riesenzelle; oberste Zellen des Sehlappens (klein!); Zellen des tiefen seitlichen Spalts zwischen Ersthirn und Zweithirn mit Einströmung in den Nebenlappen; mediale Zellgruppe des Riechlappens (unterstes Ende) und vordere Zellgruppe desselben. Faserbrücken: 1. zwischen Pilz und Hauptlappen (vielleicht zum Sehlappen); 2. zwischen Hauptund Nebenlappen; 3. "Riechstrang" zwischen Riechlappen und Hauptlappen ("Kreuzung mit dem vorigen"); 4. "hintere Brücke der Nebenlappen" (angeschnitten); 5. hintere Brücke zwischen den Hauptlappen. - Verschmelzungen: 1. Haupt- und Nebenlappen; 2. Mittelstück und Nebenriechmasse; 3. Hauptlappen — Sehlappen. — Tracheen innerhalb der Fasermasse. Neurilemm.

Inhaltsverzeichnis am Anfang! Als Nachschlageregister die synonymische Tabelle p. 165!

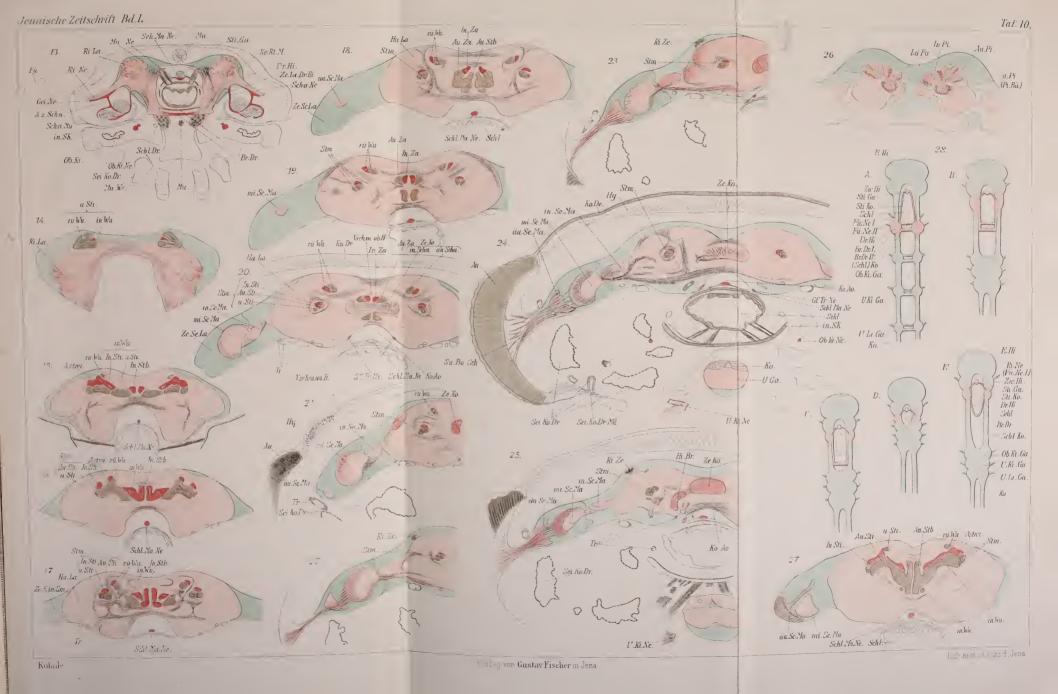
















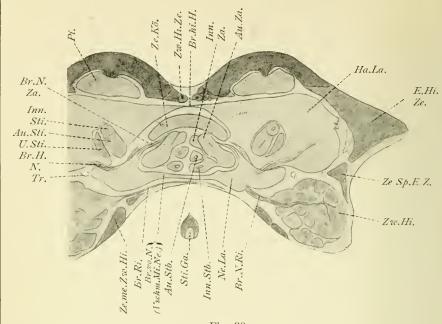
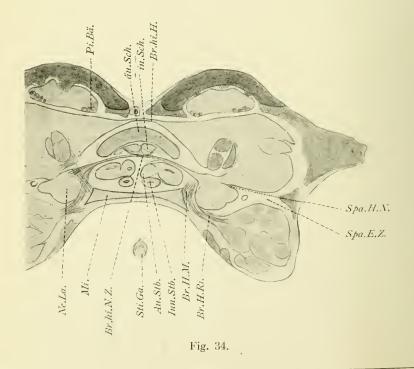
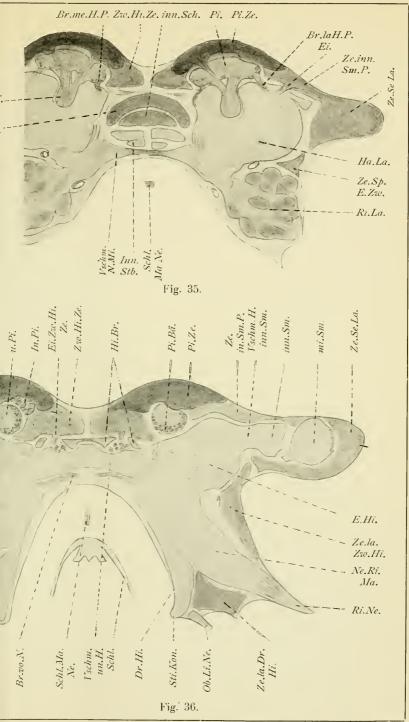
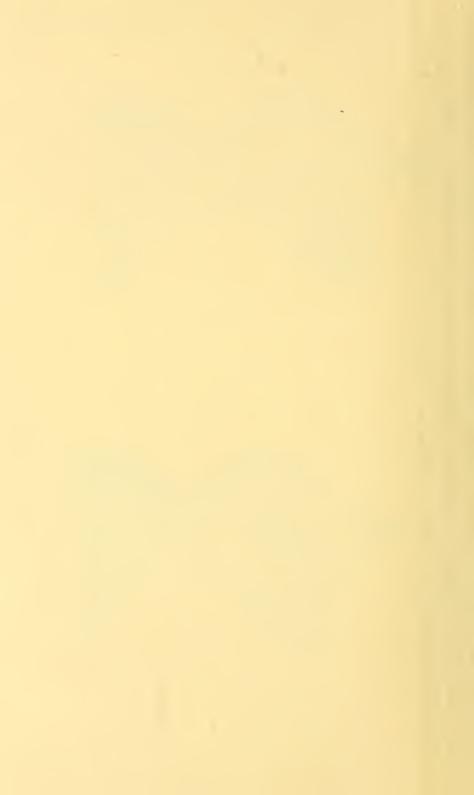
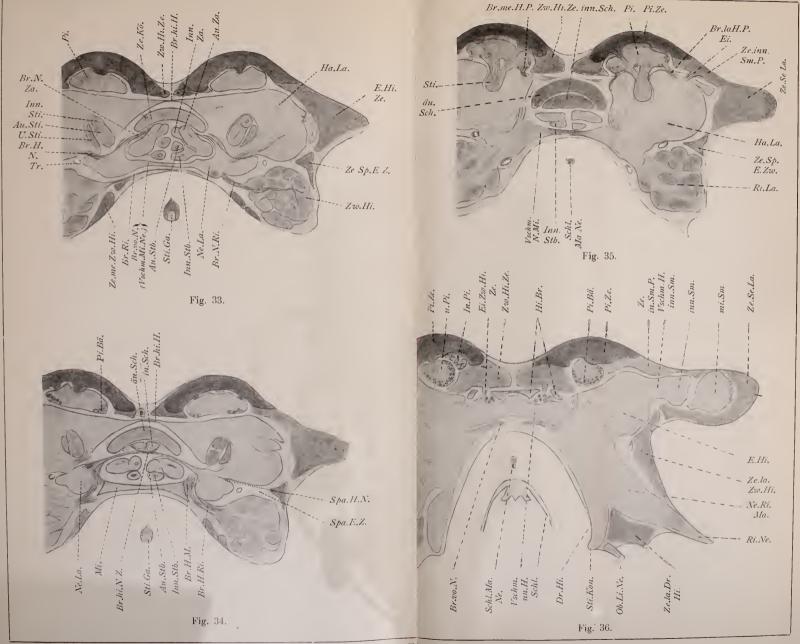


Fig. 33.













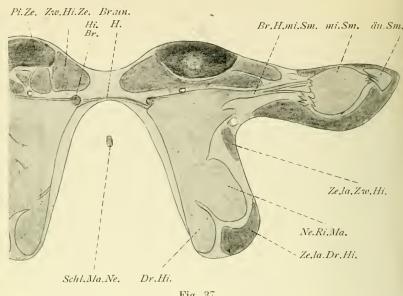
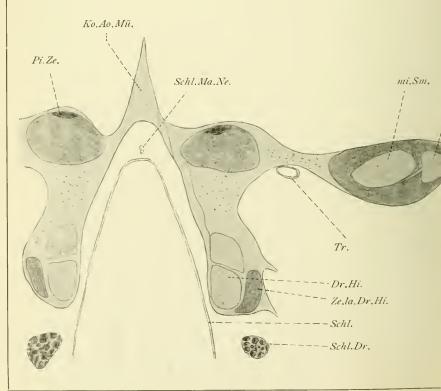
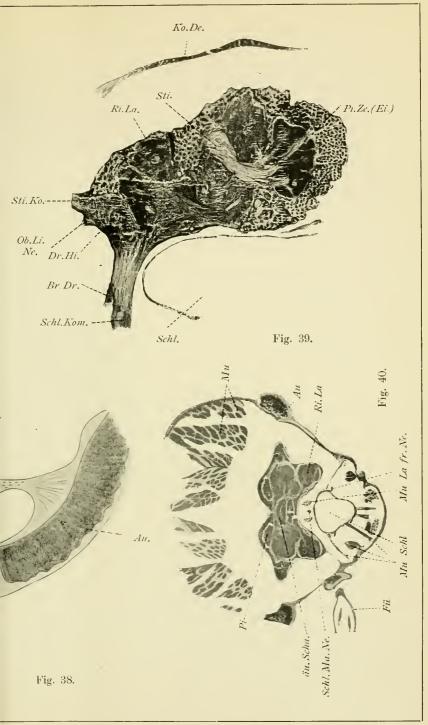


Fig. 37.





scher in Jena.



