

Über das Gehirn des Wolfsmilchschwärmers (*Deilephila Euphorbiae*).

Von

Dr. Fr. Bretschneider (Stuttgart).

Mit 10 Figuren im Text und Tafel 20.

Einleitung, Material und Methode.

Im Jahre 1914 hatte Herr Professor MÜHLSCHLEGEL (Göppingen) im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule zu Stuttgart eine Reihe von Schnittserien durch die Gehirne verschiedener Schmetterlinge hergestellt, um die unter Leitung von Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER an verschiedenen Insektenordnungen unternommenen vergleichend-anatomisch-physiologischen Untersuchungen (Bienen: JONESCU 1909; Ameisen: PIETSCHKER 1910; Apterygoten: BÖTTGER 1910, KÜHNLE 1913; Orthopteren: KÜHNLE 1913, BRETSCHNEIDER 1914b; Coleopteren: BRETSCHNEIDER 1914a und b) auch auf Lepidopteren auszudehnen. Die Arbeit wurde durch den Krieg unterbrochen. Um die Schnitte nicht ungenützt liegen zu lassen, habe ich es unternommen, sie wissenschaftlich auszuwerten und die besten Bilder durch Zeichnung festzuhalten, wozu mir Herr Professor MÜHLSCHLEGEL sein Material in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte. Die zu untersuchenden Arten wurden so ausgewählt, daß Schmetterlinge mit verschiedener Lebensweise, verschiedenen Instinkten und verschiedenartiger Ausbildung der Sinnesorgane verglichen werden können. Es liegen Schnittserien durch den Kopf von folgenden Schmetterlingen vor:

1. Schwärmer: *Deilephila Euphorbiae*, Wolfsmilchschwärmer, fliegt in der Dämmerung.
2. Arctiidae: *Callimorpha dominula*, die Jungfer, ein bei Tage fliegender Bärenspinner.

3. Spinner: *Lasiocampa quercus*, Eichenspinner, ♂ fliegt auch bei Tage; *Bombyx mori*, Seidenspinner.

4. Tagfalter: *Papilio podalirius*, Segelfalter, und *Papilio machaon*, Schwalbenschwanz; *Pieris brassicae*, Kohlweißling.

Die Schnitte wurden von MÜHLSCHLEGEL durch die ganzen in Paraffin eingebetteten Köpfe mit dem JUNGschen Schlittenmikrotom je 10 μ dick hergestellt. Gefärbt wurde nach dem von mir bei *Periplaneta* und anderen Insekten ausgearbeiteten und 1914b beschriebenen modifizierten MALLORYschen Verfahren, das sich auch bei Lepidopteren durchaus bewährte. Voraussetzung für gute Bilder ist die an der gleichen Stelle erwähnte Formol-Alkoholkonservierung. Die farbigen Tafelabbildungen sollen diese Färbung wiedergeben. Sie sind daher in derselben Weise gezeichnet wie die meiner Arbeit über die Küchenschabe beigegebenen Tafeln. Sie sind insofern schematisiert, als die Zahl der Zellen und Glomerulen einer geringeren Schnittdicke als einem 10 μ Schnitte entspricht, während für den Faserverlauf der ganze Schnitt herangezogen wurde. Diese Möglichkeit ist einer der Vorteile, welche Zeichnungen vor Photographien voraushaben.

Da auch meine Zeit beschränkt ist, habe ich zuerst die Schnitte von *Deilephila Euphorbiae* (Imago), dem Wolfsmilchschwärmer, ausführlicher bearbeitet und im folgenden mit den bekannten Insektengehirnen verglichen. Bekanntschaft mit dem typischen Bauplan des Insektengehirns, wie er am schönsten bei *Periplaneta orientalis* in Erscheinung tritt, muß ich voraussetzen. Ich schließe mich daher eng an meine Arbeit über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers an (1914b). Was von den dort beschriebenen Verhältnissen nicht abweicht, wurde kurz gefaßt oder weggelassen.

Unsere bisherigen Kenntnisse über das Lepidopterengehirn.

1878 hat FLÖGEL zum ersten Male die neueren Schnitt- und Färbemethoden auf das Insektengehirn angewendet und eine Übersicht über den „einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen“ veröffentlicht. Die Arbeit FLÖGELS trägt den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, der aber eine weitere Ausführung nicht mehr folgte. Auf die dort den Lepidopteren gewidmeten fünf Seiten beschränken sich bis heute unsere Kenntnisse über die Histologie des Gehirns der Schmetterlinge. FLÖGEL hat allerdings die wichtigsten vergleichend-anatomischen Merkmale scharf und richtig erfaßt, seine Arbeit leidet aber an

ungenügender Anschaulichkeit, da er nur vier Mikrophographien (Schnitte von *Cossus ligniperda*) gibt, deren Wert sehr beschränkt ist.

FLÖGEL sagt, daß das Gehirn der Schmetterlinge dem der Orthopteren sehr nahe stehe, sogar näher als das der Käfer. Er erkennt bei *Cossus ligniperda* jederseits zwei schöne Becher, allerdings sehr viel kleiner als bei *Periplaneta*, aber von vollkommener Becherform. „Die Wand ist dick, die Höhlung nicht bedeutend, die Zahl der Zellen gering.“ Die Stiele der beiden Becher fließen in einen zusammen. Die Balken liegen unterhalb des zweiteiligen Zentralkörpers. Der rückläufige Stiel (das Vorderhorn FLÖGELS) endet mit mehreren Ästen an der Vorderfläche des Gehirns. Der Lobus olfactorius ist ungemein stark ausgebildet; sehr große Geruchskörper stehen an der Peripherie. Die pilzförmigen Körper als Ganzes (das Gerüst FLÖGELS) treten bei *Cossus* im Vergleich mit *Periplaneta* sehr zurück gegenüber den umhüllenden Faserzügen. Bei *Sphinx Ligustri* findet FLÖGEL wesentlich dasselbe wie bei *Cossus*. Bei *Vanessa polychloros* und *Cheimatobia brumata* sollen die Becher jederseits zu einem verschmolzen sein, aber noch zwei getrennte Faserbündel entspringen lassen. FLÖGELS vorläufige Befunde an Raupen und Puppen übergehe ich, da ich sie noch nicht nachprüfen konnte.

JOHNAS hat 1911 in seiner Arbeit über das Facettenauge der Lepidopteren auch den Lobus opticus des Gehirns berührt. Ein näheres Eingehen hierauf lohnt sich jedoch nicht, da er seine ungenauen Befunde über die optischen Ganglien mit einer falschen und sinnverwirrenden Nomenklatur belegt hat, worüber ich mich 1914b (S. 338) genügend geäußert habe.

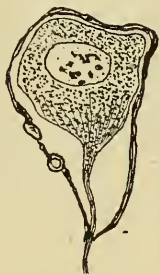
Lageverhältnisse des Gehirns von *Deilephila Euphorbiae*.

Die mir vorliegenden Schnittserien von *Deilephila* haben frontale Richtung, d. h. gehen senkrecht zum Boden und senkrecht zur Längsachse des Tieres (Nomenklatur nach JONESCU 1909). Da der Kopf nicht wie bei *Periplaneta* senkrecht zur Körperachse getragen wird, sondern fast in der Verlängerung des Körpers, so entsprechen im wesentlichen die Frontalschnitte der Schmetterlinge den Horizontalschnitten bei *Periplaneta* und umgekehrt. Die pilzförmigen Körper z. B. liegen bei den Schmetterlingen fast horizontal, wenig nach vorn geneigt. Sie werden daher in Frontalschnitten quer getroffen (Taf. 20, Fig. 1—3). Die Brücke öffnet sich hufeisenförmig bei *Deilephila* nach unten, bei *Periplaneta* nach hinten. Die Einteilung des Gehirns in Oberschlundganglion mit

Proto-, Deutero- und Tritocerebrum und in Schlundkonnective und Unterschlundganglion läßt sich nach Lage und Struktur, sowie den abgehenden Nerven ohne größere Schwierigkeiten bewerkstelligen. Wir beginnen mit den vergleichend-anatomisch wertvollsten Teilen des Protocerebrums, den pilzförmigen Körpern.

Die pilzförmigen Körper.

Im Verhältnis zur Gesamtgröße des Gehirns und des Protocerebrums im besonderen treten die pilzförmigen Körper stark zurück. Sie sind vollkommen symmetrisch und liegen nahe der dorsalen Wand des Gehirns. Die Becher und Becherzellen bilden nach rückwärts haubenförmige Ausbuchtungen, die Pilzzellhauben von KÜHNLE (1913). Folgen wir einer Frontalschnittserie von



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Textfig. 1—3. Zelltypen aus dem Gehirn von *Deilephila Euphorbiae* nach Konservierung mit Formol-Alkohol und Färbung mit MALLORYSchem Gemisch und Hämatoxylin. Textfig. 1. Riesenzelle aus dem Unterschlundganglion, unipolar. Textfig. 2. Bipolare und multipolare Zellen aus der Pars intercerebralis. Textfig. 3. Unipolare Zellen vom Becherzellentypus aus dem Unterschlundganglion.

hinten her, so treffen wir in den zuerst noch getrennten Pilzzellhauben je zwei deutlich getrennte Becherzellengruppen. Die Becherzellen sind kleine, eng zusammengelagerte Zellen mit scharf gezeichneter Wandung und wenig Plasma, aber großem chromatinreichem Kern (Textfig. 3). Ihre Lagerung und die gelegentlich sichtbaren Fortsätze lassen sie als unipolare Zellen erkennen, deren Axone sich oralwärts sammeln. Im Schnitt 5, also nach 40 μ , erscheint dann in der Mitte die Glomerulensubstanz der Becher, zuerst als zwei sich berührende Halbringe, deren konkave Seiten sich lateral- bzw. medialwärts öffnen. In die Höhlungen sieht man die Fortsätze der Becherzellen einströmen. Auf Schnitt 5 ist noch der größte Teil der Höhlung von Becherzellen erfüllt; auf Schnitt 6 treten sie stark gegen die Fasern zurück, und auf

Schnitt 7, den Taf. 20, Fig. 1 wiedergibt, sind nur noch wenige Zellen in der Höhlung vorhanden. Der innere Becher (*i. B.*) bildet schon auf Schnitt 6 einen Ring, der äußere (*ä. B.*) ist auf Schnitt 7 lateral noch ein wenig offen (Taf. 20, Fig. 1) und ist erst auf Schnitt 9 vollkommen geschlossen. Die Becherglomerulen sind sehr eng gedrängt und sehr klein, kleiner als die Becherzellen. Die Naht der mit abgeplatteter Grenzfläche eng aneinanderliegenden Becher ist nicht sehr scharf (Taf. 20, Fig. 1), besonders ventral ist der Übergang ein kontinuierlicher (Taf. 20, Fig. 2). An der inneren Becherwand sieht man zahlreiche Fasern aus den Bechern austreten und zwischen den von den Zellen einströmenden Fasern plötzlich endigen. Da sich gelegentlich auch eine Faserverzweigung unmittelbar beobachten läßt, darf ich annehmen, daß in gleicher Weise wie bei *Periplaneta* und den Hymenopteren auch bei Lepidopteren die Becherglomerulen von den Dendriten der Becherzellen gebildet werden. Im Innern der Becherhöhle erscheinen, der gemeinsamen Wandung angedrückt, die Querschnittsbilder der Faserbündel, die den Anfang der Pilzstiele bilden (Taf. 20, Fig. 1 *Sz*). Abgesehen von den Einströmungsstellen sind die Becher nach außen scharf von einer Neurilemmsscheide umgrenzt. Von den umgebenden Zellen treten Fasern nur an den offenen Stellen ein (Taf. 20, Fig. 1 u. 2). Auf Schnitt 10 sind keine Zellen in den Bechern und keine Einströmungen mehr zu sehen. Die Brennpunkte der immer noch sehr dicken elliptischen Glomerulennasse werden von den quergeschnittenen Stielen eingenommen. Geht man nun frontalwärts weiter, so tritt unerwarteterweise eine neue Becherzellengruppe auf, die auf Schnitt 11—13 ihre Fasern mit deutlicher Einströmung in die Glomerulennasse entsendet. Schnitt 12 ist in Taf. 20, Fig. 2 wiedergegeben. Ich stelle also bei *Deilephila* das Vorhandensein eines dritten, dorsal-oralwärts von den beiden anderen gelegenen Bechers fest. Gegen die Bezeichnung Becher könnte man einwenden, daß die Bechernatur hier nicht so ausgesprochen ist, da keine Zellen in den Hohlraum eindringen und da die Fasern dieses dritten Bechers keinen gesonderten Pilzstiel bilden, sondern sich den beiden anderen Stielen beigesellen, die in den folgenden Schnitten nahe zusammenrücken. Bei Schnitt 13 beginnt ein sehr starkes Faserbündel dorsal von den Stielen in horizontaler Richtung durch die Glomerulennasse durchzutreten, was auf Schnitt 14—17 noch deutlicher wird. Die Zellen dieses sehr starken Faserbündels liegen lateral unter den Zellen des äußeren Bechers. Sie sind etwas größer als die Becher-

zellen, meist länglich geformt mit gegen die Becher ausgezogenem Fortsatz. Diese Einströmung zwischen die Becherglomerulen kann nicht als weiterer Becher betrachtet werden, da die Fasern sich nicht den Pilzstielen beigesellen, sondern geradewegs durchgehen, eine Querkommissur in die andere Gehirnhälfte bilden und dort wieder mit den Becherglomerulen in Verbindung treten. Es liegen aber in den Schnittbildern alle Anzeichen dafür vor, daß die durchtretenden Fasern ihre Dendriten in die Becherglomerulen entsenden, so daß wir hier eine breite Verbindungsbahn der beiderseitigen pilzförmigen Körper vor uns haben. Ferner gehen eine Anzahl dieser Fasern nach dem Austritt aus den Pilzen zu der von Schnitt 12—15 auftretenden Brücke (Taf. 20, Fig. 2 Br). In Schnitt 16—18 wird die Stelle der verschwundenen Brücke von zahlreichen Querfaserzügen (Kommissuren) eingenommen, die den bei Schnitt 19 beginnenden Zentralkörper einhüllen. Ihnen gesellen sich auch noch Fasern von jenem die Becher durchquerenden Bündel bei. Wir dürfen daher in letzterem auch eine Verbindung der Pilze mit der Brücke und dem Zentralkörper erblicken. Ferner lassen Schnitt 15 und 16 mit jeder wünschenswerten Deutlichkeit erkennen, daß ein starkes Faserbündel aus der lateral-medialen in die orale Richtung umbiegt. Sein Querschnitt, der den Durchmesser eines Pilzstiels hat, läßt sich in allen folgenden Schnitten (15—30) weiterverfolgen. Das Bündel tritt seitlich am Zentralkörper vorbei, senkt sich dann etwas nach außen und löst sich teils in den Glomerulen des Deuteroocerebrums auf, teils tritt es ins Unterschlundganglion über. Es ist der bei *Periplaneta* und allen anderen Insekten stets vorgefundene Riechstrang, der die Verbindung des Deuteroocerebrums, also des Zentrums der Antenne, mit den pilzförmigen Körpern herstellt. Seine Zellen liegen hier allerdings deutlich lateral der Pilze, während sie sonst gewöhnlich in der Pars intercerebralis beobachtet wurden. Deilephila bestätigt also die von mir aufgestellte Annahme, daß die Becherglomerulen das Verbindungsorgan der Pilze mit den Sinneszentren und den übrigen Teilen des Nervensystems sind. Die zweifellos auch vorhandene Verbindung mit dem Opticusganglion konnte nicht einwandfrei festgestellt werden, da das letztere sehr nach vorne gelagert ist und erst auf Schnitt 20 mit dem übrigen Protoocerebrum in Verbindung tritt. Während der dorsal der Stiele und der durchtretenden Faserzüge gelegene Teil der Becherglomerulen in Schnitt 13 und 14 verschwindet, setzen sich die Becher ventral der Stiele noch bis zu Schnitt 17 fort. Von Schnitt

18 an sind die Pilze durch den im Verhältnis zu den großen Bechern auffallend kleinen Querschnitt der Stiele vertreten. In Schnitt 16—19 lassen die beiden eng nebeneinanderliegenden Stiele einen inneren faserigen Kern von einer äußeren, den Kern halbringförmig (dorsal offen) umgebenden feinglomeruligen Masse unterscheiden. In Schnitt 20 erscheint in der Mitte zwischen Zentralkörper und Pilzstielen, aber mehr dorsal nahe der Oberfläche des Gehirns der Querschnitt des rückläufigen Stiels, etwas kleiner als der Querschnitt der Pilzstiele, aber von Anfang an dreiteilig. Er besteht wie bei anderen Insekten aus sehr feinkörniger Glomerulensubstanz. In Schnitt 24 findet die im Frontalschnitt knieförmige Vereinigung der beiden Stiele statt. Ist also der rückläufige Stiel kurz und dünn, so erscheint der Balken um so stärker. Außer dem medialwärts umbiegenden Balken finden wir aber noch zwei weitere Stielenden vor, deren knollig angeschwollene Enden sogar noch eine weitere Teilung zuließen (Taf. 20, Fig. 3). Wir haben hier einen Zustand, wie ich ihn ähnlich 1914a bei einigen Käfern beschrieben, jedoch noch stärker differenziert, so daß er stark an die Verhältnisse bei Forficula (KÜHNLE 1913) und an die Trauben bei Lepisma (BÖRTGER 1910, HOLMGREN 1916) erinnert. Man wird daher diese Endigung der Stiele als primitiven Charakter ansprechen dürfen. Die eigentlichen Balken (*Ba*) sind nicht horizontal wie gewöhnlich bei den Insekten, sondern mit etwa 35° gegen die Horizontalebene nach abwärts geneigt (Taf. 20, Fig. 3). Sie stoßen median nicht zusammen, sondern lassen eine breite Fuge zwischen sich, in welche sich die unmittelbar vor den Balken befindliche Vorderwand des Gehirns einsenkt. Der Balken ist durchweg zweiteilig, der dorsale Teil geht etwas weiter medial als der ventrale (Taf. 20, Fig. 3), beide endigen mit knolligen Anschwellungen, wobei sie noch teilweise in Verbindung treten. Von den beiden anderen Stielenden, die ebenfalls mit mehreren Anschwellungen enden, liegt das eine dorsal-medial von der lateralen Ursprungsstelle des Balkens (Taf. 20, Fig. 3 *St* 3), das andere in der lateralen Verlängerung des Balkens (*St* 4). Bei der Vereinigung der fünf Stiele (Pilzstiel, rückläufiger Stiel, Balken und zwei weitere Stielenden [*St* 3 u. 4]), die alle in sich wieder mindestens zweiteilig sind, findet ein so reger Faseraustausch statt, daß es nicht möglich war, bestimmte Regeln festzustellen. Gegen die umgebenden Teile des Gehirns (Protocerebrum) sind die Stiele nicht so scharf abgegrenzt, wie wir das von Periplaneta und anderen Insekten gewohnt sind. Da eine

besondere Neurilemmscheide fehlt, ist Faserübertritt in die Stiele möglich und an manchen Stellen sehr wahrscheinlich, jedoch nirgends so stark, daß man von einer Fasereinströmung reden könnte. Man muß daher wohl auch für Lepidopteren an der Regel festhalten, daß die Pilzstiele wesentlich in sich geschlossene Gebilde sind, in denen die Endbäumchen der Axone der Becherzellen in komplizierte Verbindung untereinander treten.

KOPEC hat 1918 durch Beobachtung der Ausfallserscheinungen bei Exstirpation des Ober- oder des Unterschlundganglions Reflexe und Instinkte bei Raupen und Faltern zu lokalisieren versucht. Die Koordination der Beinbewegung ist hiernach vom Oberschlundganglion unabhängig, dagegen muß sich dort ein Zentrum für die Koordination aller zur Nahrungsaufnahme dienenden Bewegungen befinden. Ferner fehlt den enthirnten Faltern der Kopulationsinstinkt ganz, sowohl ♂ wie ♀. Beim ♀ wird auch die Eiablage unkoordiniert. Der enthirnte Schwammspinner (*Lymantria dispar*) z. B. legt ohne Gehirn seine Eier lose, einzelt und ohne Wolle frei am Boden ab. Die komplizierteren Instinkte müssen also ihren Sitz im Gehirn haben. Da ich HOLMGREN darin durchaus zustimme, daß, wie für die erworbenen Bahnen (das Gedächtnis) so auch für die ererbten Bahnen (die Instinkte) hauptsächlich diejenigen Gehirnteile in Betracht kommen, die reiche eigene Zellgruppen besitzen, so kann es sich mit großer Wahrscheinlichkeit nur um die pilzförmigen Körper als Sitz dieser Instinkte handeln, zumal da bei Ausübung dieser Instinkte alle Sinnesorgane mitwirken müssen. Denn kein Teil des Gehirns, der gleichzeitig eine nennenswerte eigene Zellgruppe besitzt, ist so gut mit allen Sinneszentren verbunden wie die pilzförmigen Körper. Der ebenso gut verbundene Zentralkörper enthält keine eigene Zellgruppe, dürfte daher auch aus diesem Grunde nur zur unmittelbaren Vermittlung einfacherer Tätigkeiten dienen, vielleicht eben der erwähnten Koordination aller zur Nahrungssuche und Aufnahme dienenden Bewegungen. Leider erwähnt KOPEC nichts über den etwaigen Einfluß einseitiger Enthirnung auf die Instinkte. Dies würde eine Beurteilung der von DEMOLL 1917 aufgeworfenen Frage gestatten, ob der „Gedächtnisschatz“ der beiderseitigen, meist sehr scharf voneinander getrennten pilzförmigen Körper derselbe oder irgendwie verschieden sei. DEMOLL benützt meine beiden 1914 b gegebenen Schemata über den Neuronenverlauf im Oberschlundganglion und weist auf das Auffällige hin, das darin liegt, daß dort keine direkten Verbindungsfasern der beiderseitigen

pilzförmigen Körper gegeben sind. Zu einem solchen Schluß darf jenes Schema nicht benützt werden, da es nur die wichtigsten und sichersten Neurone enthält, also von vornherein unvollständig ist. Wenn zwar eine Verbindung der beiderseitigen Stiele bei *Periplaneta* geleugnet werden muß, so ist doch eine Verbindung der beiderseitigen Becher sehr wahrscheinlich. Bei *Deilephila* konnte ich nun diese allerdings wichtige Faserbahn mit genügender Deutlichkeit verfolgen.

Vergleichend-anatomische Betrachtung der Pilze.

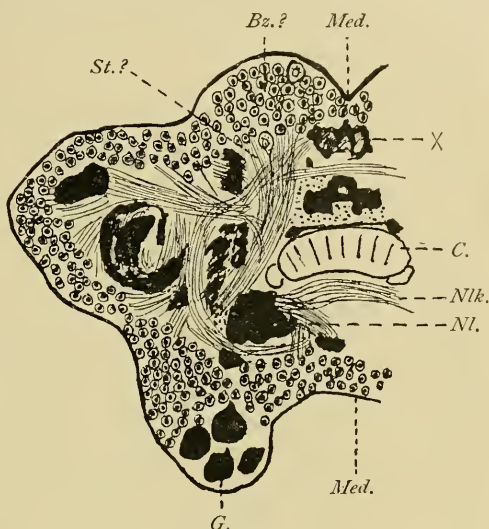
Die pilzförmigen Körper von *Deilephila* zeigen durch ihre relativ geringe Zellenzahl, durch die Dreizahl der Einströmungen (Becher), durch die zarte Entwicklung der Stiele, die reiche Verzweigung derselben und ihre verhältnismäßig unscharfe Begrenzung gegen das übrige Protocerebrum primitive Charaktere. Sie schließen sich unter den bekannten Insektengehirnen am engsten an *Forficula* an. Beide zeigen durch ihre reichen Stielendigungen Ähnlichkeit mit *Lepisma saccharina*, wo durch BÖTTGER 1910 traubenförmige Stielenden festgestellt wurden. HOLMGREN hat nun 1916 *Lepisma* noch einmal bearbeitet und nicht unwesentliche Zusätze zu BÖTTGERS Befunden gemacht, worauf hier kurz eingegangen werden muß. Er schreibt: „Zu hinterst liegt das nach den Seiten hin zugespitzte Protocerebrum, das hinten in zwei kegelförmigen, großen Loben ausgezogen ist. Diese Loben bezeichne ich als Medialloben“ (S. 233). Diese Medialloben bestehen aus je zwei Globulizellgruppen, die durch ihre kleinen stark chromatischen Zellen deutlich hervortreten (S. 235). Die Fasern sammeln sich zu zwei Bündeln, bilden zwei Stiele und die „Faserkugel“ besteht eigentlich aus zwei gegeneinander gerichteten Faserhalbkugeln (Homologa der Becher). „Es gibt also schon bei *Lepisma* zwei Globuli, zwei Gruppen von Stielglomeruli und zwei Stiele.“ Die Zahl der Beeren, in denen die Stiele enden, hat HOLMGREN auf 13 erhöht, er findet 4 an der hinteren, 9 an der vorderen Traube. Für sehr wichtig zum Vergleich der Pilze erachtet es nun HOLMGREN, daß seine aus den Globulizellen (Pilzzellen, Becherzellen) bestehenden Medialloben ihrem Namen zum Trotz nicht medial zusammenstoßen, sondern eine Gruppe Zellen zwischen sich haben. Aus dieser Zellgruppe macht HOLMGREN einen besonderen „Nackenlobus“, obgleich seine Abbildungen so wenig wie diejenigen BÖTTGERS eine besondere Hervorwölbung, einen Lobus erkennen lassen. In einer brieflichen Mitteilung gibt mir HOLMGREN allerdings

eine Skizze, in der er diesen Nackenlobus als besondere kleine Ausbuchtung andeutet. Trifft dies zu, so kann ich dem doch keine besondere Bedeutung beimessen. Diese medialen Zellgruppen sind nichts anderes als Teile der Pars intercerebralis, die auch bei anderen Insekten medial zwischen den Pilzen liegen. Bei *Periplaneta* bilden ihre Fasern den Riechstrang oder gehen zur Brücke und zum Zentralkörper. Auf S. 257 heißt HOLMGREN den Teil selbst Pars intercerebralis. Zugunsten von HOLMGREN spricht besonders seine kurze Bemerkung über das Gehirn von *Grasiella praestans* (S. 240): „Es liegen nämlich die Globuli mehr lateralwärts als bei *Lepisma* und zwischen die Globuli der Gegenseiten sind zwei Nackenloben von ansehnlichen Dimensionen hineingeschoben.“ Daß aber die Übertragung dieses auffallenden Verhaltens auf *Lepisma* nicht unbedingt notwendig ist, geht aus der vergleichenden Zusammenstellung HOLMGRENS hervor, in der er schreibt (S. 241): „Nackenloben nicht ausgebildet (*Lepisma*), wohl entwickelt (*Grasiella*)“. Dieses vermeintliche Abrücken der pilzförmigen Körper von der Mediallinie benützt nämlich HOLMGREN neben anderen Gründen dazu, um bei *Tomocerus* die von KÜHNLE und mir gemachte Annahme zu bestreiten, daß die Homologa der Pilze bei *Tomocerus* in Zellen und Fasern zu suchen sind, die die gleiche Lage haben wie bei höheren Insekten (Textfig. 4 und 5, Bz). Die Pilzzellhauben KÜHNLES sollen nichts weiter sein als jene „Nackenloben“. Er schreibt (S. 256): „Nun behaupte ich, das die Nackenloben mit den „Pilzzellhauben“ (Globuli I oder II) nichts Gemeinsames haben, und beweise dies leicht, indem ich konstatiere, daß diejenigen Faserbündel, welche KÜHNLE als Stiele (Textfig. 4 S7) bezeichnet hat, teils zu der Protocerebralbrücke und dem Zentralkörper gehen, teils in die Protocerebralloben und in die Schlundkommissuren eintreten.“ Ich kann in diesem verschiedenartigen Faserverlauf keinen entscheidenden Grund gegen die Annahme finden, daß sich unter diesen Fasern diejenigen befinden, die als Vorläufer der Stiele aufzufassen sind. Sie sind hier nur so wenig zahlreich und so wenig differenziert, daß sie von den Fasern der Pars intercerebralis (Riechstrang, Verbindungen zu Brücke und Zentralkörper u. a.) nicht scharf getrennt werden können. Auch bei *Periplaneta* gehen Fasern aus der Pars intercerebralis direkt in die Schlundkonnektive über (1914 b, Textfig. 12, Neuron 19). Die von KÜHNLE und HOLMGREN angewandten Methoden sind nur geeignet, größere Faserbündel nachzuweisen,

können aber nicht einzelne Fasern in ihrem Verlauf feststellen. Die Bilder HOLMGRENS, von denen ich in Textfig. 4 eines wiedergebe, lassen ganz gut die Deutung zu, daß wir in den Fasern *St* die Vorläufer der Pilze samt ihren Verbindungsfasern nach verschiedenen Gehirnteilen erblicken. Dann müßten in der Nähe der „Stiele“ deren Dendriten Homologa der Becherglomerulen bilden.

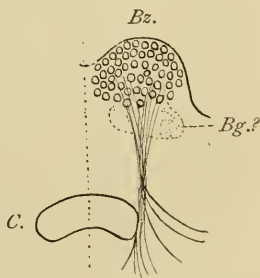
KÜHNLE und ich haben solche in neben den Stielen liegenden nicht scharf abgegrenzten Massen vermutet (Textfig. 5, *Bg?*). Ich halte es für möglich, daß dasselbe für die „hintersten dorsalen Faserballen“ des Gehirns gilt, die HOLMGREN für „vollständig rätselhaft“ ansieht (Textfig. 4 *x*). Ich

teile daher nicht die Ansicht HOLMGRENS, daß der „nebenlappenähnliche Globularapparat“ von *Tomocerus* (Textfig. 4 *Nl* u. *Nlk*) nicht nur dem Nebenlappen der Pterygoten entspreche, sondern auch die Homologa der Pilze einschließe (Stielglomeruli und Stielkommissuren, S. 269). Hierauf komme ich noch zurück (S. 452). Die nach meiner Überzeugung unbedeutende Entwicklung der Pilze bei *Tomocerus* ver-



Textfig. 4. Horizontalschnitt durch das Gehirn von *Tomocerus plumbeus* (nach HOLMGREN). *St.?* Stiel nach der Auffassung KÜHNLES, *Bz.?* Becherzellen nach derselben Deutung, *x* fragliche Glomerulumbildungen (vielleicht Becherglomerulen?), *C.* Zentralkörper, *Nlk.* Nebenlappenkommissur, *Nl.* Nebenlappen, *G.* Glomerulen des Deutocerebrums, *Med.* Medianebene.

Textfig. 5. Schema der pilzförmigen Körper und des Zentralkörpers im Gehirn von *Tomocerus flavescens* (nach KÜHNLE). *Bz.* Becherzellen (entsprechen den Globuli). *Bg.* Becherglomerulen (entsprechen den Stielglomerulen). *C.* Zentralkörper.



anlaßt mich, auch bei den übrigen Apterygoten: Campodea, Japyx, Machilis die Homologa der Pilze in erster Linie in den unter die Zellen der Pars intercerebralis (Nackenloben) gemengten

Globulizellen und unter den von dort ausgehenden mit Brücke und Zentralkörper in Verbindung tretenden Fasern zu suchen. Wenn bei Japyx und Campodea infolge Fehlens der Augen und Sehlappen eine Seitwärtsverlagerung der Pilze noch plausibel erscheinen könnte, so gilt das gleiche nicht für Machilis und Tomocerus (vgl. S. 456).

Aus den erwähnten Gründen kann ich den von HOLMGREN aus dem Vergleich von Japyx, Machilis und Tomocerus heraus unternommenen Versuch, meine 1913 und 1914 b aufgestellte Arbeitshypothese über das umgekehrte Verhältnis in der Entwicklung der pilzförmigen Körper und des Zentralkörpers zu widerlegen, nicht als gelungen anerkennen. Das gleiche gilt für den Satz HOLMGRENS (S. 280): „Die größten Pilze unter den Insekten treffen wir nicht unter den Insekten mit hoher „Intelligenz“, sondern bei Japyx!“ Ich konnte mich nicht überzeugen, daß es sich bei den erwähnten Gebilden, ebenso wie auch bei den riesig entwickelten Globuli von Limulus wirklich um Homologa der pilzförmigen Körper handelt. Ihre Bedeutung im Gehirn bleibt noch fraglich und ihre Ähnlichkeit mit den pilzförmigen Körpern ist nur als Analogie aufzufassen.

Brücke und Pars intercerebralis.

Medial zwischen den beiderseitigen pilzförmigen Körpern, ventral vom Zentralkörper begrenzt, liegt die Pars intercerebralis. In ihr befindet sich die hufeisenförmige, nach unten offene Brücke. Sie besteht gewöhnlich ganz aus Glomerulensubstanz, bei Deilephila jedoch nur die beiderseitigen Wölbungen, während die Mitte von einer Faserkommissur gebildet wird. Sie beginnt in der erwähnten Frontalschnittserie zu $10\ \mu$ in Schnitt 12 (Fig. 2 *Br*) jederseits als kleine, leicht gebogene, ventral konkave Glomerulennasse. Die Glomerulen sind von länglicher Form und der Längserstreckung der Brücke parallel angeordnet. Gleich zu Beginn ist eine sehr deutliche Fasereinströmung von den ventral der Becher gelegenen Zellen zu beobachten. Diese Zellen sind etwas größer als die Becherzellen und orientieren sich mit ihren Achsenfortsätzen gegen die Brücke (Taf. 20, Fig. 2). Die meisten derselben sind vom Typus der Becherzellen mit großem, chromatinreichem Kern (Textfig. 3). Dazwischen sind einige multipolare Zellen eingestreut (Fig. 2) vom Typus der Textfig. 2. Da diese ventral und medial der Pilze gelegene Zellgruppe mit den Bechern, von denen sie durch Neurilemm getrennt ist, nichts zu tun hat, müssen wir sie

zur Pars intercerebralis rechnen. In Schnitt 14 vermehren sich die Fasereinströmungen in die Brücke von allen Seiten, besonders auch von der medial-ventralen Seite, also der konkaven Seite der Brücke. Faserübertritt zwischen der rechten und linken Hälfte der Brücke findet bis Schnitt 14 nicht statt. Erst auf Schnitt 15 sind die beiderseitigen Brückenteile durch ein breites Faserband verbunden. Ein Übergreifen der Glomerulennasse tritt also im Gegensatz zu *Periplaneta* und anderen Insekten nicht ein. Die medianen Enden der beiderseitigen Glomerulenteile der Brücke machen noch eine kleine Biegung nach vorn, so daß auf Schnitt 16 noch die letzten Enden derselben zu finden sind. Gleichzeitig tritt in Schnitt 15 und 16 der erwähnte, von lateral gelegenen Zellen ausgehende, durch die Becher hindurchtretende Faserzug teilweise an die Brücke heran und gibt Fasern in dieselbe ab. Auch mit dem unter ihr gelegenen Zentralkörper tritt die Brücke zweifellos in Faserverbindung. Von den Verbindungen zu anderen Gehirnteilen ist ein breiter Faserzug zu den optischen Ganglien mit Sicherheit zu verfolgen, obgleich dieselben erst von Schnitt 20 an in Erscheinung treten. Solange es von Schnitt 17—20 in frontaler Richtung verläuft, läßt sich dieses Bündel an den Querschnittsbildern verfolgen. Es steht dann an Umfang kaum dem mehr medialwärts, seitlich vom Zentralkörper verlaufenden Riechstrang nach. Die Befunde bei *Deilephila* sprechen also nicht gegen meine mehrfach geäußerte Anschauung, daß wir in der Brücke ein Organ vor uns haben, das die Eindrücke der beiderseitigen optischen Ganglien zu verknüpfen hat. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß auch noch andere Gehirnteile, wie der Zentralkörper, die unmittelbaren optischen Kommissuren oder die Protocerebrallappen, besonders die Nebenlappen dieser Aufgabe dienen. Die Brücke ist ja trotz der großen Augen und der großen optischen Ganglien bei *Deilephila* nicht sehr stark ausgebildet, sie ist sogar schwächer als bei *Periplaneta*, wo doch die optischen Ganglien weniger gut entwickelt sind. Man kann dies auch dem gänzlichen Fehlen der Ozellen bei *Deilephila* zuschreiben, die bei *Periplaneta* wenigstens noch rudimentär vorhanden sind. Gerade die Ozellarnerven konnten ja stets zur Brücke verfolgt werden, so daß wir eine wichtige Aufgabe der Brücke in der Verknüpfung der Eindrücke der Punktaugen mit denjenigen der Facettenaugen sahen (1914 b, S. 291). HOLMGREN 1916 macht jedoch darauf aufmerksam, daß unter den Apterygoten *Japyx* und *Campodea* trotz Fehlen der Facettenaugen und Ozellen eine wohlentwickelte

Brücke besitzen. Die Brücke könne deshalb nicht ausschließlich optischen Eindrücken dienen. Als psychisches Organ könne sie aber nur eine untergeordnete Rolle spielen (S. 286).

Außer den bereits genannten, die Brücke versorgenden Zellen der Pars intercerebralis besitzt dieselbe bereits vor dem Erscheinen der Brücke auf Schnitt 6—12 medial ventral der Becher eine reiche Zellgruppe, deren Fasern sich frontalwärts sammeln und in erster Linie das Faserpolster des Zentralkörpers bilden. Diese Zellen sind größtenteils vom Typus der Becherzellen, aber etwas größer. Dazwischen befinden sich aber ziemlich reich bedeutend größere Zellen vom Typ der Textfig. 1 und 2, die teils unipolar, teils bipolar oder gar multipolar sind. Jedoch bilden sie kein Syncytium. Auf Schnitt 15—17 erscheint dorsal-medial jederseits eine unbedeutende, aber deutlich abgegrenzte Zellgruppe, deren Fasern in ventral-medialer Richtung sich hinter dem Zentralkörper kreuzen und in die andere Hemisphäre übertreten. Ihre Bedeutung bleibt fraglich.

Der Zentralkörper.

Die Glomerulensubstanz des Zentralkörpers beginnt auf Schnitt 19 hantelförmig, wird auf Schnitt 20 größer und trapezförmig (dorsal breiter); auf Schnitt 21 tritt deutliche Zweiteilung auf. Der dorsal kleinere, spindelförmig nach den beiden Seiten ausgezogene Teil besteht aus feinen Glomerulen und läßt keine weitere Teilung zu. Der größere untere Teil, der den oberen tellerartig trägt, zeigt zahlreiche Faserbündeleinströmungen von der ventralen Seite her, wodurch seine feine Glomerulensubstanz in eine ganze Anzahl Teile geteilt erscheint. Auf Schnitt 23 verschwindet der obere Teil, der untere verliert seinen mittleren Zusammenhang. Die seitlich sich noch etwas frontalwärts fortsetzenden Glomerulenmassen sind auf Schnitt 25 ebenfalls verschwunden. Der Zentralkörper wird da, wo keine Fasern eintreten, von Neurilemm umgeben. Neurilemmkerne sind häufig, Ganglienzellen aber fehlen in unmittelbarer Umgebung des Zentralkörpers. Vor dem Zentralkörper liegen starke Querkommissuren der optischen Ganglien und des Deuteroerebrums, von welchen abgehende Dendriten deutlich in den Zentralkörper verfolgt werden konnten. Überhaupt ist der Zentralkörper in ein dichtes Netz vorbeiziehender Fasern eingesponnen, woran sich Fasern aus sämtlichen Gehirnteilen beteiligen. Das regelmäßige Eintreten von Faserbündeln in den Zentralkörper erinnert an die Fadenverteilung in Spinnerei-

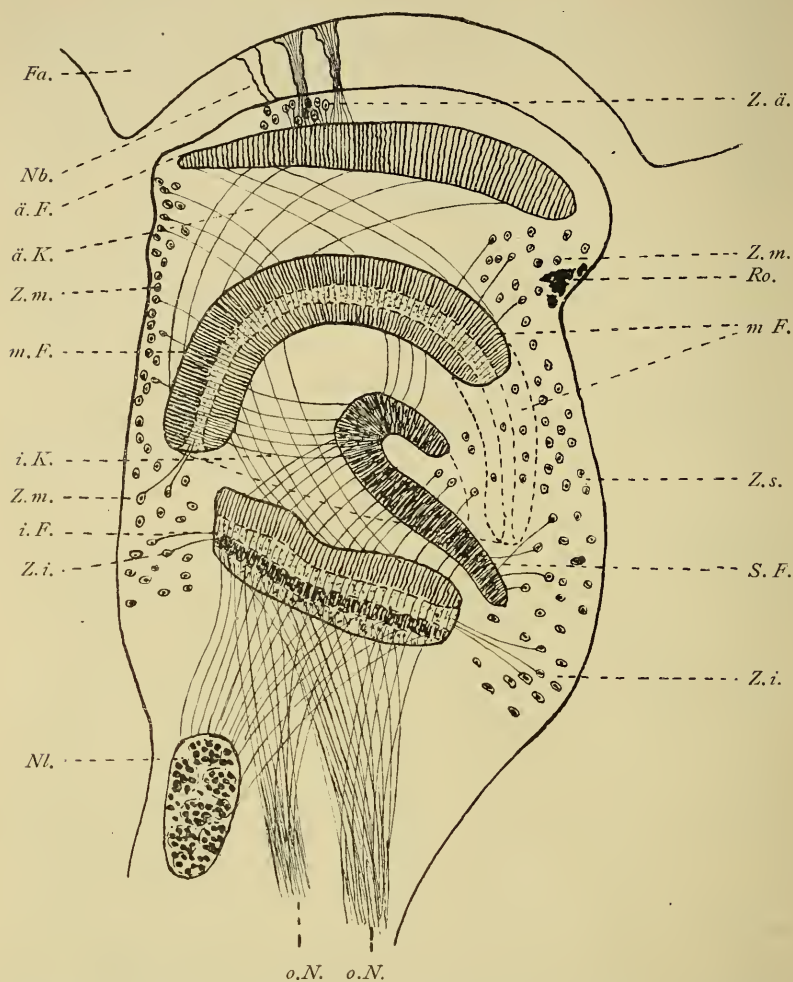
maschinen. Darum hat wohl schon BERGER den Zentralkörper als Verteilungsorgan der Faserzüge aufgefaßt. Daß er jedoch nicht nur Verteilungsorgan, sondern in erster Linie Assoziationsorgan ist, wird durch seine reiche Glomerulensubstanz bewiesen. Seine Größe ist bei *Deilephila* nicht unbedeutend, tritt aber gegenüber niederen Insekten im Verhältnis zur Gesamtgröße des Gehirns stark zurück. Er scheint funktionell teilweise von den pilzförmigen Körpern abgelöst zu werden, wie ich 1913 u. 1914 b näher ausführte.

Die optischen Ganglien.

Der Wolfsmilchschwärmer fliegt in später Dämmerung, sein Flug ist sehr rasch, er saugt im Schweben. Nebenaugen fehlen ihm wie allen Schwärmern. Die Facettenaugen sind durchaus nicht klein und auch die Sehlappen (*Lobi optici*) eher größer wie bei *Papilio*. Sie sind zusammen größer als das ganze übrige *Protocerebrum*. Im Gegensatz zu anderen Insekten liegen die Sehlappen nicht lateral vom Gehirn, sondern lateral-frontal, so daß in einer Frontalschnittserie von vorn her zuerst die Sehlappen mit dem Unterschlundganglion erscheinen, dann erst das *Deutocerebrum* und zuletzt das übrige *Protocerebrum*. Wenn die Balken beginnen, hört das Ganglion opticum auf. In der Nomenklatur der einzelnen Teile, die leider in der Literatur sehr verschieden ist und zu Mißverständnissen führen kann, schließe ich mich an meine Arbeiten von 1914 an (Nomenklaturfrage 1914 b, S. 338). *Deilephila* (und ebenso *Papilio*) haben, wie ich das bei *Cetonia aurata* 1914 a zum ersten Male beschrieb, außer den auch bei anderen Insekten (z. B. *Tenebrio*, Hymenopteren, Libellen) beobachteten drei Fibrillärmassen noch eine vierte, sich von der Seite her zwischen die zweite und dritte einschiebende Fibrillärmasse, die ich bei *Cetonia* Seitenfibrillärmasse nannte. Ich will, um nicht neue Benennungen einführen zu müssen, diesen Namen hier übernehmen, obgleich er für die Verhältnisse bei *Deilephila* nicht ganz passend erscheint (Textfig. 6 S.F.). Textfig. 6 zeigt in einem nach Frontalschnitten kombinierten Schema den Bau des Lobus opticus. Behandelt man, wie üblich, die einzelnen Teile in der Reihenfolge von außen nach innen, so muß man in der Frontalschnittserie von vorne beginnen.

Die Facettenaugen sind, wie besonders aus der Pigmentlagerung geschlossen werden kann, typische Superpositionsaugen. Sie sind an ihrem proximalen Ende von einer Grenzmembran bekleidet, durch deren Öffnungen neben Tracheen die Fortsätze der

Retinazellen treten. Diese sammeln sich zu Büscheln, welche die Nervenbündelschicht BERGERS bilden. Auf einem Schnitt werden etwa 40 Bündel getroffen (auf dem Schema Textfig. 6



Textfig. 6. Schematischer Schnitt durch den Lobus opticus von *Deilephila Euphorbiae*. Vergr. 130 linear. *Nl.* Nebenlappen, *Z.i.* Zellen der inneren Fibrillärmasse, *i.F.* innere Fibrillärmasse, *Z.m.* Zellen der mittleren Fibrillärmasse, *i.K.* innere Kreuzung, *m.F.* mittlere Fibrillärmasse, *ä.K.* äußere Kreuzung, *ä.F.* äußere Fibrillärmasse, *Nb.* Nervenbündelschicht, *Fa.* Facettenauge, *Z.ä.* Zellen der äußeren Fibrillärmasse, *Ro.* Reste der Ozellen? *Z.s.* Zellen der Seitenfibrillärmasse, *S.F.* Seitenfibrillärmasse, *o.N.* optische Nerven.

angedeutet durch *Nb.*). Die Bündelschicht ist kurz und gedrängt. Die Nervenbündel treten durch entsprechende Öffnungen der bindegewebigen Gehirnhülle ein und verteilen sich dann sofort

wieder in einzelne Fasern. Die Nervenbündel sind sehr stark mit Bindegewebe und besonders Pigmentzellen bekleidet. Besondere Pigmentanhäufungen sind distal nahe der Grenzmembran der Facettenaugen und proximal dem Gehirn angelagert. Die Zwischenräume sind von Blutlakunen erfüllt.

Das erste (äußere) Ganglion opticum besteht aus einer distalen Zellschicht, der Körnerschicht BERGERS, und der ersten (äußeren) Fibrillärmasse. Die Zellen der Körnerschicht stimmen in Größe und Typus mit den Becherzellen überein (Textfig. 3), sie lagern nicht zusammen, sondern zwischen die eintretenden und sich verteilenden Fasern der Nervenbündel eingestreut (Textfig. 6 *Z. ä.*). Ihre Zahl ist gering, sie übertrifft wohl kaum die Zahl der Ommatidien. Sie senden ihre Fortsätze in proximaler Richtung in die äußere Fibrillärmasse. Diese (Textfig. 6 *ä. F.*) hat die Form einer leicht gewölbten Kugelhaube mit dem Auge zugewendeter Konvexseite. Sie wiederholt also die Form des Facettenauges in etwas abgeschwächtem Maße. Der Bau der Fibrillärmasse ist, wie bei anderen Insekten, ein siebartiger (vgl. Textfig. 7); die Zahl der Löcher des Siebes ist den zahlreichen eintretenden Retinafasern entsprechend sehr groß. Die dazwischen stehen bleibenden Markpfeiler sind ähnlich



Textfig. 7. Längsschnitt (sagittal) durch die äußere Fibrillärmasse des Sehlappens des Mehlkäfers. Mikrophotographie des Verfassers. *F* Fett, *Mu* Muskeln.

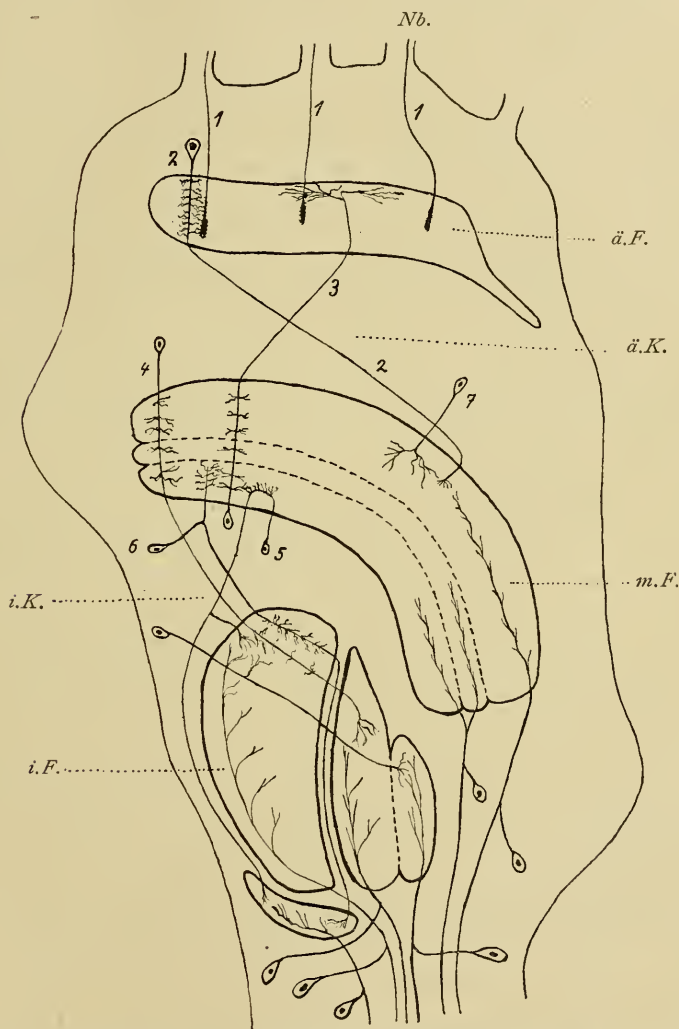
wie bei *Cetonia* relativ dünn und zart. ZAWARZIN 1914 spricht bei *Aeschna*, wo das Bild der äußeren Fibrillärmasse sehr ähnlich ist, von palisadenförmiger Faseranordnung. Soweit sich der Faserverlauf verfolgen läßt, bestätigt er meine 1914 a geäußerte Anschauung, daß die aus der Retina kommenden Fasern der Nervenbündelschicht in den Markpfeilern der äußeren Fibrillärmasse ihre Endbäumchen haben, daß die Achsenfäden der Zellen der Körnerschicht durch die Löcher des Siebes treten, ihre Dendriten in die Markpfeiler entsenden und dann die äußere Kreuzung bilden. Diese Anschauung fand inzwischen eine glänzende Bestätigung durch die Arbeit ZAWARZINS 1914, dem es gelang, mit Hilfe spezifischer Nervenfärbungen den Verlauf der meisten Neurone der optischen Ganglien bei den *Aeschna*larven aufzuklären (Textfig. 8).

Er sah die Fasern der Nervenbündelschicht in der Markschieht (= Fibrillärmasse) des ersten Ganglions mit kolbenförmigen Anschwellungen enden, die wahrscheinlich aus einem Neurofibrillennetz bestehen (Textfig. 8, Neuron 1). Die Zellen der Körnerschicht schicken ihre Fortsätze durch das erste Ganglion hindurch, wo sie „in der ganzen Ausdehnung desselben zahlreiche Kollateralen“ abgeben (Neuron 2). Ich stimme ZAWARZIN zu, wenn er glaubt, mit einiger Sicherheit die Behauptung aufstellen zu können, daß jedem Ommatidium ein durchziehender Körnerzellenfortsatz entspricht. ZAWARZIN findet außer diesen Zellen mit durchtretenden Fasern noch in der äußeren und inneren Körnerschicht Zellen, deren Fortsätze in der Markschieht enden, die er deshalb Lokalzellen nennt. Diese Zellen scheinen bei *Deilephila* zu fehlen, wie überhaupt die innere Körnerschicht; denn an der inneren Wand der äußeren Fibrillärmasse finden sich nur einige Gliazellen, welche die austretenden Faserbündel stützen. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß Neurone wie das Neuron 3 der Textfig. 8, deren Zellen proximal von der zweiten Fibrillärmasse liegen, ihren Fortsatz in distaler Richtung durch diese hindurchsenden, die äußere Kreuzung bilden helfen und ihre Endbäumchen in der äußeren Fibrillärmasse ausbreiten, auch bei *Deilephila* zahlreich sind. Wir dürfen das schon daraus schließen, daß die Zahl der Fasern, welche die äußere Kreuzung bilden, die Zahl der Zellen der Körnerschicht um ein Vielfaches übertrifft.

Die äußere Faserkreuzung (*Chiasma*, Textfig. 6 *ä. K.*) besteht nicht in der Kreuzung einzelner Fasern, sondern ganzer Faserbündel, zu welchen sich die aus der Fibrillärmasse austretenden Einzelfasern sammeln. Im Frontalschnitt erscheinen dann jeweils zwischen zwei längsgetroffenen Faserbündeln der Kreuzung die reihenförmig angeordneten Querschnitte senkrecht zu ihnen verlaufender Bündel. Auch Tracheen mischen sich reichlich dazwischen. Bei *Aeschna* treten die sich kreuzenden Bündel nach ZAWARZIN (S. 190) durch die Löcher einer gefensterten Membran, von der die Fibrillärmasse proximal begrenzt wird (wie das Photo 4 ZAWARZINS deutlich zeigt). Eine solche Membran konnte ich bei *Deilephila* nicht wahrnehmen. Während sich die äußere Fibrillärmasse bei vielen Insekten mehrschichtig zeigt, wie ZAWARZIN es von *Aeschna* beschrieb^o und ich von *Cetonia*, erscheint sie bei *Deilephila* einheitlich, höchstens distal etwas dichter, aber ohne scharfe Grenze.

Auf die äußere Kreuzung folgt das gewaltig entwickelte

zweite Ganglion opticum, bestehend aus der zweiten (mittleren) Fibrillärmasse (Textfig. 6 *m.F.*) und den zugehörigen, fast auf allen Seiten dieselbe umgebenden Zellen (*Z.m.*). Die mittlere Fibrillärmasse hat die Form eines dickwandigen, stark gewölbten



Textfig. 8. Schlappen der Libellenlarve (*Aeschna*). Schema des Neuronenverlaufs nach ZAWARZIN. *Nb.* Nervenbündelschicht, *ä.F.* äußere, *m.F.* mittlere, *i.F.* innere Fibrillärmasse, *ä.K.* äußere, *i.K.* innere Kreuzung.

Bechers, der sich in proximaler und teilweise apikaler Richtung öffnet. Der größte Durchmesser dieses Bechers wurde zu $540\ \mu$ gemessen (in der Textfig. 6 ist die größte Ausdehnung durch die

gestrichelte Linie angedeutet). Seine Wandung ist lateral gegen die Faserkreuzung, sowie frontal und dorsal vollkommen geschlossen, dagegen verschwindet sie auf der ventralen Seite immer mehr, je weiter man in der Frontalschnittserie nach rückwärts vorschreitet. Die Stärke der Wölbung übertrifft alles, was von anderen Insekten bekannt ist. Dies bringt es mit sich, daß fast jede Schnittrichtung die Masse längs und quer trifft, sowie alle Übergänge vom Längs- zum Querschnitt zeigt. Beide Schnittrichtungen lassen erkennen, daß sie im Prinzip denselben Bau hat wie die äußere Fibrillärmasse, nämlich einen siebförmigen. Der palisadenförmige Querschnitt unterscheidet sich von dem der äußeren Fibrillärmasse lediglich durch die größere Dicke der Palisaden (Markpfeiler) und die deutliche Schichtung. Es lassen sich wenigstens 10 Schichten in der Markmasse unterscheiden; bei *Tenebrio* konnte ich sieben feststellen, *ZAWARZIN* bei *Aeschna* sogar 18. Die Schichtung kommt, wie *ZAWARZIN* nachweist, davon her, daß die Dendriten und Neuriten, die sich in der Markmasse aufsplintern, lagenweise angeordnet sind (Textfig. 8 *m. F.*). Am deutlichsten ist eine Zwischenlage stark verdünnter Glomerulensubstanz etwa in der Mitte der Fibrillärmasse, wie es ähnlich auch bei *Aeschna* und *Cetonia* der Fall ist. In dieser Zwischenlage ist der siebförmige Bau weniger deutlich ausgeprägt und auch durch quer geschnittene Fasern unterbrochen (Textfig. 6). Im Längsschnitt zeigen sich in gleicher Weise wie ich 1914 a bei *Cetonia* und 1914 b bei *Tenebrio* feststellte, zwischen größeren Löchern des Siebes kleinere in regelmäßiger Verteilung. Die Bündel der äußeren Kreuzung zerfallen in mehrere und splintern schließlich in Fasern auseinander, die in die Löcher der mittleren Fibrillärmasse eintreten. Am Eingang derselben befinden sich reichlich Gliazellen, aber fast keine Ganglienzellen. Im Gegensatz zu *Aeschna*, wo *ZAWARZIN*'s Photographie zwischen den einströmenden Kreuzungsfasern eine dicke Schicht Ganglienzellen zeigt, liegen nämlich nur ganz wenige von den Zellen der mittleren Fibrillärmasse (*Z. m.*) distal an der konvexen Seite der Wölbung. Diese Zellen liegen vielmehr zum größten Teil frontal, wo sie allerdings teilweise zwischen die Fasern der Kreuzung eindringen, ferner dorsal über der dorsalen Wölbung der Fibrillärmasse und dorsal-proximal in der Verlängerung derselben (Textfig. 6 *Z. m.*). Die Einströmungen der dorsalen Zellen gehen teilweise durch die Kreuzungsfasern hindurch und verstärken so den Eindruck der Kreuzung (wie bei *Cetonia*, wo die entsprechenden Zellen aber ventral liegen). Doch handelt es

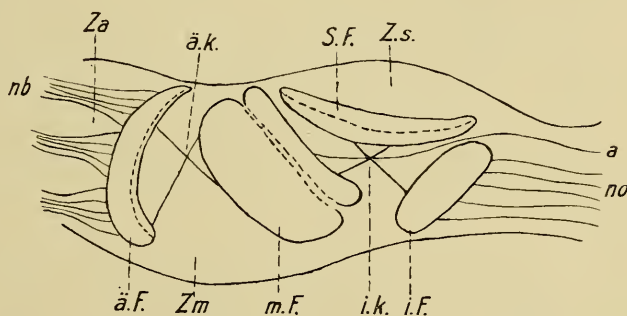
sich hier um den Durchtritt einzelner Fasern, nicht ganzer Bündel. Die Axone dieser Zellen treten durch die Fibrillärmasse durch, wo sie wohl Dendriten abgeben. Sie entsprechen dem Neuron 4 der Textfig. 8; bei der großen Zellenzahl dürften auch Lokalzellen wie Neuron 7 darunter sein. Die Zellen selbst sind vom Typus der Becherzellen (Textfig. 3), aber noch kleiner und sehr eng gedrängt. Was ZAWARZIN (S. 201) von *Aeschna* sagt, daß die Zellen in ein alveoläres Stützgewebe eingelagert sind, gilt auch für *Deilephila*. Bei stärkerer Formolbehandlung schrumpfen die Zellen und die Hüllsubstanz erscheint als Netz. Die dorsalproximal in der Verlängerung der dorsalen Becherwand der mittleren Fibrillärmasse gelegene Zellgruppe besteht aus größeren Zellen vom Typus der Textfig. 1, deren Fortsätze in distaler Richtung in die Fibrillärmasse einströmen, besonders reichlich in die mittlere dünnere Lage (Textfig. 6). Sie entsprechen wohl Neuronen, wie sie ähnlich auch von ZAWARZIN bei *Aeschna* gefunden wurden (Textfig. 8). Von der großen frontal gelegenen Zellgruppe gehen Fasern auch in distaler Richtung in die erste Fibrillärmasse zurück, wie ich mehrfach deutlich erkennen konnte. RADL (1902) und JONESCU (1909) beschrieben an der Stelle Zellen mit T-förmigen Fortsätzen, wobei der eine Ast in die erste, der andere in die zweite Fibrillärmasse verläuft. Diesen letzteren Ast leugnet ZAWARZIN bei *Aeschna* und spricht von Zellen mit rückläufigem Fortsatz, der im Bogen vor der zweiten Markschicht umkehrend sich nur in der ersten verzweigt. Diese würden dann nur den Charakter von Lokalzellen tragen, die sich an der Weiterleitung der Reize nicht beteiligen können. Die Bedeutung der Tatsachen, daß die Zelle weit von der ersten Fibrillärmasse entfernt ist, daß die Fasern einen Umweg an der zweiten Markschicht vorbei machen und sich an der Kreuzung beteiligen, ist dann nicht einzusehen. Ohne eine entscheidende Beobachtung beitragen zu können, scheint mir die Auffassung JONESCUS doch die wahrscheinlichere zu sein.

Die Seitenfibrillärmasse wölbt sich von der ventralen Seite aus in den Hohlraum der 2. Fibrillärmasse vor, wobei sie deren becherartige Wölbung bis zu einem gewissen Grade in verkleinertem Maßstabe wiederholt (Textfig. 6 *S.F.*). Ihre Wandung ist frontal, dorsal und medial vollkommen geschlossen. Der laterale Abschluß hört nach rückwärts allmählich auf, schließlich auch der dorsale. Ventral und aboral ist die Becherhöhlung offen. Ventral lagert die größte Zellmasse des ganzen Lobus

opticus, die nicht nur die Höhlung ausfüllt, sondern auch, wenn nach rückwärts die ventrale Seite der 2. Fibrillärmasse allmählich verschwindet (der in Textfig. 6 punktierte Teil), den ganzen Raum derselben einnimmt. Die Zellen sind vom Becherzellentypus wie die der 2. Fibrillärmasse. Sie sind reihenweise angeordnet und sammeln ihre Fortsätze in dorsaler Richtung zur Einströmung in die Seitenfibrillärmasse. Ventral-lateral nahe der Hirnhaut findet man zwischen diese Zellen eingestreut eine ziemlich reichliche Anzahl von Pigmentzellen, die infolge starker Pigmentanhäufung fast schwarz erscheinen. Sie gehen bis an die äußere Fibrillärmasse und schieben sich noch zwischen die äußere und mittlere Fibrillärmasse ein. Ihre Bedeutung ist ohne Betrachtung der Entwicklungsgeschichte nicht einzusehen. Da ich die Entwicklung bei *Deilephila* nicht beobachten konnte, darf ich vorerst den Analogieschluß aus meinen Befunden an *Tenebrio* ziehen (1914 b, S. 334), daß sie wie dort Überreste der verschwundenen und von Phagozyten abgebauten Larvenzellen darstellen. Die Pigmentanhäufung ist aber bei *Deilephila* viel größer als bei *Tenebrio*, sie erstreckt sich über 20 Frontalschnitte. Der Bau der Seitenfibrillärmasse läßt zwei Schichten unterscheiden, aber nicht scharf trennen. Auch ist er nicht so deutlich siebartig wie ich es bei *Cetonia* sah, sondern ähnelt den Bechern der Pilze. Die innere, mediale Wand der Seitenfibrillärmasse liegt der 3., inneren Fibrillärmasse fast parallel, ist durch starke Faserbündel mit ihr verbunden, hängt aber nirgends unmittelbar mit ihr zusammen (Textfig. 6). Wenn bei den weiter rückwärts gelegenen Frontalschnitten der frontale, laterale und dorsale Teil der Seitenfibrillärmasse verschwindet und nur noch der mediale mit spitzem Winkel an die 3. Fibrillärmasse anstößt und gleichzeitig von der 2. Fibrillärmasse nur noch der dorsale Teil, der senkrecht auf der Längsachse der 3. Fibrillärmasse steht, sichtbar ist, erinnert das Bild in der gegenseitigen Lage dieser drei Fibrillärmassen und dem Verlauf der dazwischenliegenden Faserkreuzung täuschend an die Verhältnisse bei *Cetonia aurata*, wo ich mich 1914 a zur besonderen Benennung der Seitenfibrillärmasse veranlaßt sah (vgl. Textfig. 6 mit Textfig. 9). Daß bei *Cetonia* die Seitenfibrillärmasse dorsal gelegen ist, braucht bei der verschiedenen Lagerung des Gehirns im Kopfe und der Augen uns nicht von der Homologisierung abzuhalten.

Es fragt sich nun, worin bei anderen Insekten das Homologon der nicht unbedeutenden Seitenfibrillärmasse und ihrer

großen Zellgruppe zu suchen ist? Ich habe 1914b bei *Tenebrio molitor* einen kleinen proximalen Anhang der 2. Fibrillärmasse beschrieben, der kontinuierlich in die 3. Fibrillärmasse übergeht und habe denselben schon 1914a mit der Seitenfibrillärmasse von *Cetonia* homologisiert. Diese Annahme läßt sich wohl mit den Befunden von JOHNAS an den optischen Ganglien der Lepidopteren vereinigen, soweit seine ungenauen und falsch benannten Zeichnungen zum Vergleich tauglich sind. Er findet die 3. Fibrillärmasse (nach seiner Benennung das 3. Opticusganglion) „an der distalen Basis in eine größere Ventral- und eine kleinere Dorsalhälfte gespalten“. Seine Fig. 28, die *Coenonympha pamphilus* betrifft, läßt den Schluß zu, daß wir es in der kleineren Dorsalhälfte wahrscheinlich mit der Seitenfibrillärmasse zu tun haben.



Textfig. 9. Schema des Schlappens von *Cetonia aurata* (Goldkäfer). *nb.* Nervenbündelschicht, *Za.* Zellen der äußeren, *Zm* der mittleren, *Z.s.* der Seitenfibrillärmasse, *ä.F.* äußere, *m.F.* mittlere, *S.F.* Seiten-, *i.F.* innere Fibrillärmasse, *ä.k.* äußere, *i.k.* innere Kreuzung, *no.* Nervus opticus.

Hiernach wäre letztere als ein abgespaltener Teil der 3. Fibrillärmasse aufzufassen. Diese Annahme wird unterstützt durch die Tatsache, daß die 3. Fibrillärmasse trotz ihrer Größe bei *Cetonia* und ähnlich auch bei *Deilephila* fast keine eigenen Zellen besitzt, sondern von der großen Zellgruppe der Seitenfibrillärmasse mitversorgt wird. Der Übertritt der Fasern von der Seitenfibrillärmasse in die 3. Fibrillärmasse erfolgt nicht einzeln, sondern in Bündeln, zwischen denen reichlich Stützgewebe eingelagert ist. Glomerulensubstanz fehlt in dieser Faserbündelschicht gänzlich, so daß eine Trennung der beiden Fibrillärmassen gerechtfertigt erscheint. Die Abbildungen, die ZAWARZIN von *Aeschna* gibt, lassen es nicht zu, eine Entscheidung zu treffen, welcher Teil seiner mehrteiligen 3. Fibrillärmasse mit der Seitenfibrillärmasse zu homologisieren wäre (vgl. Textfig. 8).

ZAWARZIN übernimmt (S. 215) anscheinend von CAJAL die Angabe, daß bei den Lepidopteren und Dipteren eine innere Kreuzung (Chiasma) fehle und das 3. optische Ganglion abweichend von den anderen Gruppen gebaut sei. Diese Angabe kann ich für Lepidopteren berichtigen: *Deilephila* hat eine sehr deutliche innere Kreuzung (Textfig. 6 *i.K.*) und der Bau des 3. optischen Ganglions mit der eigentümlichen Seitenfibrillärmasse steht auch nicht vereinzelt, da ich ihn ähnlich auch bei *Cetonia* feststellen konnte und die Befunde an anderen Käfern (*Tenebrio*) einen kontinuierlichen Übergang zu dem gewöhnlichen Bild wahrscheinlich erscheinen lassen. Auch in der inneren Kreuzung von *Deilephila* sind es nicht einzelne Fasern, sondern ganze Faserbündel, die, mit Stützzellen umgeben, sich kreuzen. Die Kreuzung wird dadurch kompliziert, daß der Faserverlauf ein dreifacher ist: 1. von der konkaven Innenseite der mittleren Fibrillärmasse zur 3. Fibrillärmasse, 2. von derselben Innenseite zur Seitenfibrillärmasse, 3. von der Seitenfibrillärmasse zur 3. Fibrillärmasse. Fasern, die wie bei *Cetonia* (Textfig. 9, Faser a) von der 2. Fibrillärmasse unter Umgehung der 3. unmittelbar ins Ober-schlundganglion eintreten, konnte ich bei *Deilephila* nicht finden (Textfig. 6).

Die 3. (innere) Fibrillärmasse hat die Gestalt einer bikonvexen Linse (wie bei *Cetonia*), die unter etwa 30° gegen die Vertikalebene geneigt ist. Das dorsal-laterale Ende nähert sich stark dem dorsal-medialen Ende der 2. Fibrillärmasse und steht nahezu senkrecht auf ihr, während das ventral-mediale Ende sich unter spitzem Winkel an die Seitenfibrillärmasse anlehnt (Textfig. 6 *i.F.*). Etwa in der Mitte der 3. Fibrillärmasse ruft auf der lateralen Seite ein starkes oral-aboral ziehendes Faserbündel eine auffallende Einbuchtung hervor. Auch die mediale Seite geht an ihrem aboralen Ende in konkave Form über. Die 3. Fibrillärmasse läßt sich leicht in vier fast gleich starke Schichten einteilen, die in lateral-medialer Richtung sich folgendermaßen hintereinander gliedern: 1. Palisadenschicht mit starken Markpfeilern, welche die Fasern der inneren Kreuzung aufnehmen, 2. dünnere Faserschicht mit längs- und quergeschnittenen Fasern und wenigen Glomerulen, 3. dichte Glomerulenschicht, 4. dünnere Schicht mit verschiedenen verlaufenden Fasern; aus ihr treten die optischen Faserbündel ins Protocerebrum ein (Textfig. 6 *o.N.*). Die Zellen der 3. Fibrillärmasse (*Z.i.*) sind wenig zahlreich. Eine Gruppe liegt ventral in unmittelbarer Fortsetzung der viel zahl-

reicheren Zellen der Seitenfibrillärmasse, von denen sie sich durch ihre erheblichere Größe unterscheiden lassen. Sie bilden eine deutliche, teilweise das Bild einer Faserkreuzung zeigende Einströmung in die zweite, dünnere Schicht der 3. Fibrillärmasse. Eine weitere Gruppe noch etwas größerer Zellen liegt auf der dorsal-medialen Seite und schickt ihre Fasern in Bündeln in ventral-lateraler Richtung in das Marklager. Einige dieser Bündel lassen sich durch alle vier Schichten hindurch verfolgen. An der frontalen Seite werden ventrale und dorsale Zellagen durch eine bogenförmige dünne Zellschicht verbunden. Der Faserverlauf ist hier wesentlich komplizierter, vermutlich verlaufen viele Fasern ähnlich, wie es ZAWARZIN bei *Aeschna* feststellen konnte (vgl. Textfig. 8).

Die vom 3. Ganglion opticum ins Gehirn abgehenden Nervenbündel können im wesentlichen in fünf Teile geteilt werden: Zwei Teile sammeln sich aus der 3. Fibrillärmasse zu einem starken Faserstrang, der im Bogen aufwärts geht, wo er von der Oberfläche des Gehirns nur durch eine dünne Zellage getrennt ist. Der obere Teil splittert sich in einer eigentümlichen, ziemlich scharf abgegrenzten Glomerulennasse des Protocerebrums auf, welche die Nebenlappen der Protocerebrallöben darstellt (Textfig. 6 *N.L.*). Der zweite kleinere Teil (*o.N.*) geht im Bogen ventral an dieser Masse vorbei gegen die Mitte des Protocerebrums, wo er sich hinter dem Balken in verschiedene Stränge spaltet und die Verbindung mit dem Zentralkörper und der Brücke herstellt. Zwei weitere Bündel gehen mehr ventral und aboral gemeinsam ins Protocerebrum (*o.N.*), worauf sich das eine mehr dorsal und aboral wendet und eine Verbindung mit der Brücke und wahrscheinlich den Pilzen herstellt. Das andere (4.) Bündel verläuft horizontal unter dem Zentralkörper vorbei als Kommissur auf die Gegenseite und läßt zugleich deutlich wahrnehmbare Dendriten in den Zentralkörper eintreten. Ein 5. ziemlich starkes Bündel tritt aus der 3. Fibrillärmasse an der ventralen Gehirnsseite in kräftigem Bogen unmittelbar ins Unterschlundganglion über. Außer diesen stärkeren 5 Bündeln treten noch nicht näher zu verfolgende Einzelfasern vom Lobus opticus ins Protocerebrum über.

Die Protocerebrallöben.

Als Protocerebrallöben bezeichnet man die paarigen Teile des Protocerebrums, die nach Abzug der besprochenen Teile (Pilze, Zentralkörper, Brücke, Pars intercerebralis, Sehlappen) noch

übrig bleiben. Sie liegen wesentlich zwischen den Pilzen, den Schlappen und dem Deutocerebrum. Viallanes hat bei seinen Untersuchungen an Orthopteren die Protocerebralloben in größere Hauptlappen und kleinere, dem Deutocerebrum näher gelegene Nebenlappen geteilt. Bei *Periplaneta* ließ sich diese Teilung kaum durchführen. Dagegen hat KÜHNLE die Nebenlappen bei *Forficula* und auch bei *Tomocerus* gefunden; HOLMGREN gebraucht den Ausdruck Nebenlappen bei Apterygoten und bei Nicht-Insekten. Bei Lepidopteren sind nun diese Nebenlappen ganz besonders schön ausgebildet. Sie sind bei *Deilephila* recht scharf abgegrenzt, größtenteils mit Neurilemm umkleidet, haben eine auffallende Glomerulenstruktur, eine besondere Zellgruppe mit becherähnlicher Einstromung und Verbindung mit den wichtigsten Teilen des Protocerebrums.

Die Hauptlappen des Protocerebrums sind bei *Deilephila* relativ groß und von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Sie enthalten viel mehr Glomerulenmasse, d. h. feinste Faserverbindungen, als das bei *Periplaneta* oder den Hymenopteren der Fall ist, wo die Pilze derart in den Vordergrund treten, daß die Loben wesentlich nur noch aus den sich kreuzenden und verteilenden Faserverbindungen bestehen und ihre Glomerulensubstanz kaum noch eine Rolle spielt. *Deilephila* stellt auch in dieser Hinsicht einen primitiven Typus dar, indem die Loben im Verhältnis zu den geformten Gebilden (Pilze, Zentralkörper, Brücke) groß entwickelt sind und zahlreiche Fibrillen enthalten, so daß sie als ein ursprüngliches Reflexzentrum aufgefaßt werden müssen. Hierfür spricht auch die auffallend geringe Zellenzahl der Hauptlappen. Denn, darin stimme ich HOLMGREN durchaus bei, erst die Einschaltung einer Zelle macht eine Verarbeitung des Sinnesindrucks (Verstand) oder sogar eine Aufspeicherung (Gedächtnis) denkbar, während Glomerulengebilde ohne Zellen wie der Zentralkörper und größtenteils die Hauptlappen des Protocerebrums nur eine direkte Überführung des Eindrucks auf andere, meist motorische Zentren ermöglichen wird (Reflexe). „In einer solchen Assoziationsbahn ist die Schaltzelle als das besonders »psychische« Organ aufzufassen“ (HOLMGREN 1916, S. 289). Die größte Zellanhäufung im Protocerebrum befindet sich aboral in der Nähe der pilzförmigen Körper. Dorsal, lateral und aboral der Becher sind es die Becherzellen selbst, medial die Zellen der Pars intercerebralis, ventral bleibt noch eine ziemlich große Gruppe, die den Hauptlappen angehört. Kurz nach Beginn der Stiele hören

diese Zellen auf und der Rest der Hauptlappen wird nur noch dorsal von wenigen Deckzellen bekleidet. Eine größere Zellgruppe schiebt sich von der Dorsalseite keilförmig zwischen Proto- und Deuteroerebrum ein. Ihre Axone gehören größtenteils dem Deuteroerebrum an.

Die Nebenlappen. Kommt man in einer Frontalschnittserie von vorne her, so trifft man unmittelbar hinter den Antennalglomerulen und dem Abgang des Antennalnerven, sobald die beiden Hälften des Oberschlundganglions zusammenhängend werden, die Balken und die beiden anderen Stielenden (Taf. 20, Fig. 3). Lateral von dem äußeren Stielende (*St. 4*) erscheint dann eine eiförmige, deutlich durch Neurilemm abgegrenzte Glomerulennasse, die unmittelbar an die Oberfläche des Gehirns anstößt. Sie hängt, wie erwähnt, durch ein stielartig starkes Faserbündel mit der 3. Fibrillärmasse des Lobus opticus zusammen (Taf. 20, Fig. 3 *o.N.* und Textfig. 6 *NZ.*). Sie besteht aus kleinen Glomerulen, die etwas größer als Becherglomerulen sind und sich zu größeren Ballen von Deuteroerebralgglomerulengröße zusammenlagern (4—7 auf einem Schnitt). Bei stärkerer Formolbehandlung lösen sich die Glomerulen in ein feines Fibrillennetzwerk auf, während bei gleicher Behandlung die Balken noch kompakt erscheinen. Auf den folgenden Schnitten läßt sich ein kleinerer, dorsaler Teil durch ein Faserbündel von einem gewissen ventralen unterscheiden. In die angrenzenden äußeren Wurzeln der Stiele (*St. 4*) treten deutlich eine Anzahl Fasern über (Taf. 20, Fig. 3 *NZ.*, *St. 4*). Viel kräftiger und auffallender ist aber die Verbindung, welche die Nebenlappen auf den folgenden Schnitten mit dem Zentralkörper eingehen, den sie ventral und dorsal mit Fasern umspinnen. Dann kommt noch eine stielartig starke, vollkommen horizontal verlaufende Kommissur der beiden Nebenlappen. Sie liegt hoch über dem Zentralkörper und ist von der Oberfläche des Gehirns nur durch eine dünne Schicht Belagzellen getrennt. Dorsal der Nebenlappen kommt dann noch eine nicht besonders große, aber deutlich abgegrenzte Zellanhäufung, deren Fasern mit schöner Einströmung in die Nebenlappen treten. Das Bild erinnert stark an den oben beschriebenen 3. Becher. Der Faserverlauf dürfte wohl auch ein ähnlicher sein wie bei den pilzförmigen Körpern. Doch dürfen wir deshalb nicht diese Gebilde als Pilze bezeichnen, da ihre Lagebegrenzung sie unzweideutig von jenen trennt. Die Nebenlappen gehen, wenn man sie weiter rückwärts verfolgt, mit einem etwas verdünnten „Stiel“, aber kontinuierlich in die Haupt-

lappen über, wobei ihre gröbere Glomerulenstruktur allmählich in die feinfibrilläre Struktur der letzteren übergeht.

Wie die Ausbildungsweise der Pilze, so darf auch das Vorhandensein und die große Bedeutung der Nebenlappen bei Lepidopteren als primitives Merkmal angesprochen werden. In beiden Merkmalen zeigen sich größere Ähnlichkeiten zwischen *Deilephila* und *Forficula* und wir dürfen den Satz KÜHNLES auch auf *Deilephila* übertragen, daß die Nebenlappen als einer der bestverbundenen Hirnteile wohl von besonderer Wichtigkeit sind. Sie mögen ähnlich dem Zentralkörper, vor dem sie sich aber durch den Besitz einer eigenen Zellgruppe auszeichnen, ein Reflex- und Assoziationszentrum 1. Stufe darstellen. Ihre Ausbildung und Bedeutung scheint ähnlich wie die des Zentralkörpers, mit dem sie ja stets eng verbunden sind, allmählich zurückzutreten, je mehr bei höheren Formen die pilzförmigen Körper sich als Assoziationsorgan entwickeln. Innerhalb der Ordnung der Orthopteren zeigt ja *Periplaneta* diese Entwicklungsrichtung in glänzender Weise.

Vergleichend-anatomische Betrachtung der Nebenlappen.

Zuerst war ich im Zweifel, ob ich die eben beschriebenen Nebenlappen von *Deilephila* wirklich mit den Nebenlappen VIALLANES und KÜHNLES homolog setzen dürfe oder ob ich ein in dieser Art noch nicht beschriebenes Gebilde vor mir habe. Da ein so großer Gehirnteil aber unmöglich neu auftreten kann, ohne ein Homologon bei anderen Insekten zu finden, habe ich mich überzeugt, daß wir hier die Nebenlappen in einer besonders ausgeprägten Form vor uns haben. Ein Vergleich mit den Befunden KÜHNLES bei *Forficula* zeigt uns als Ähnlichkeiten der dortigen Nebenlappen: Sie grenzen hinten an die Hauptlappen, vorn ans Deutocerebrum, sie besitzen Faserverbindung nach dem Zentralkörper, den Stielen, den Hauptlappen und unter sich (KÜHNLES Fig. 33 u. 34 geben recht ähnliche Bilder); zu den Nebenlappen gehört auch bei *Forficula* ein Teil Ganglienzellen, die eine Einströmung mit zahlreichen Fasern bilden (die Lage dieser Einströmung scheint allerdings bei *Forficula* auf der deuterozerebralen Seite zu sein); das Mittelstück der Protocerebralloben kann als bloße quere Verschmelzung der paarigen Nebenlappen angesehen werden. Unterschiede gegenüber *Forficula* wären: ein Unterschied in der Struktur der Haupt- und Nebenlappen wurde bei *Forficula* nicht beobachtet;

während KÜHNLE eine von mir nicht beobachtete Verbindung der Nebenlappen mit dem Deuterocephalon beschreibt, ist bei *Deilephila* die weitaus auffälligste Faserverbindung der Nebenlappen diejenige mit den optischen Ganglien.

Da die Nebenlappen offenbar ursprüngliche Gebilde sind, ist es von besonderem Interesse, sie bei tieferstehenden Formen weiter zu verfolgen. Nun hat ja BÖTTGER 1910 bei dem Silberfischchen (*Lepisma saccharina*) die Pilze in besonders primitiver Ausbildung vorgefunden. Er erwähnt aber in seiner Arbeit nichts von Nebenlappen. Ich bin zu der Überzeugung gekommen, daß dieses scheinbare Fehlen der Nebenlappen bei *Lepisma* nur darauf zurückzuführen ist, daß BÖTTGER den entsprechenden Gehirnteil wohl gesehen und beschrieben, aber nicht als Nebenlappen erkannt hat, denn ich glaube letztere mit Sicherheit in der „dorsalen Fasermasse“ wiederzufinden, die BÖTTGER vorn dorsal über den Protocerebrallappen beschreibt (Neuropilum dorsale). BÖTTGERS Fig. 3—5 lassen den Vergleich mit *Deilephila* sehr gut zu. Von dieser Masse aus gehen auch Fasern in die Stiele und Trauben der pilzförmigen Körper (S. 818), also ganz ähnlich wie bei *Deilephila*. „Nur die obersten Beeren hängen mit der Fasermasse der Protocerebrallappen zusammen, speziell mit demjenigen Teile, den ich ‚dorsale Fasermasse‘ genannt habe“ (S. 827). BÖTTGER hat also diese Masse nicht etwa als Teil der pilzförmigen Körper aufgefaßt, wozu bei der engen Verbindung immerhin die Möglichkeit bestände. 1916 hat nun HOLMGREN ebenfalls *Lepisma* untersucht und weicht teilweise von BÖTTGER ab. Die übrigens von BÖTTGER selbst nicht als ausnahmslos betrachtete Angabe, daß die Beeren seiner Trauben, d. h. die Endverzweigungen der Stiele, keine Fasern nach außen abgeben oder von außen empfangen, bezeichnet er als „unrichtig, denn sämtliche Beeren stehen durch Fasern miteinander und mit den Protocerebrallappen in der engsten Verbindung. Besonders von einem Faserball (Lateralkörper), welcher lateral vor der vorderen Traube gelegen ist, strömen ansehnliche Mengen von Fasern zwischen den Beeren und in dieselben hinein, so daß die Beeren von einem Faserwerk von Protocerebralfasern allseitig umgeben sind, wenigstens wenn sie nicht oberflächlich an der Neuropilemmasse liegen“ (S. 236). Ich glaube aus den Angaben und dem Bild HOLMGRENS entnehmen zu können, daß er in diesem Lateralkörper dasselbe Gebilde vor sich hatte wie BÖTTGER in seiner dorsalen Fasermasse, die ja, wie erwähnt, auch BÖTTGER in engem Zusammenhang mit den Beeren fand.

HOLMGREN schreibt weiter (S. 237): „Der Lateralkörper von *Lepisma* ist größer als bei übrigen Apterygoten und besitzt eine eigene Kommissur hinter dem Zentralkörper und unter den hinteren Beeren. Hierdurch bekommt der Lateralkörper das Aussehen eines Nebenlappens. Die Bilder, welche man von diesem »Nebenlappen« bekommt, erinnern so stark an die Nebenlappenbilder bei Pterygoten, daß die Meinung ohne Zweifel berechtigt ist, daß der Lateralkörper die Anfänge der Nebenlappenbildung wenigstens zum Teil einschließt“. S. 239 erwähnt HOLMGREN noch eine Kommissur der Lateralkörper als sogenannte Faserballkommissur. Ich teile die Ansicht HOLMGRENS, daß wir hier ein Homologon der Nebenlappen vor uns haben, charakterisiert hauptsächlich durch Lage, Struktur und Verbindung mit Zentralkörper und Pilzen, sowie eine starke Kommissur.

Nun hat bereits KÜHNLE 1913 bei dem Springschwanz *Tomocerus flavescens* TULLBERG ein noch primitiveres Insektengehirn vorgefunden. Die Protocerebralloben lassen sich auch hier in Haupt- und Nebenlappen gliedern. „Der große Zentralkörper steht in inniger Beziehung zu dem medianen Verbindungsstück der beiden Nebenlappen.“ KÜHNLES Fig. 30 spricht sehr dafür, daß diese Nebenlappen ohne weiteres mit den oben beschriebenen homolog zu setzen sind. HOLMGREN (1916) sucht in ihnen aber außerdem noch das Homologon der pilzförmigen Körper, wie ich bereits erwähnte (S. 433). Er heißt sie daher auch „Stielapparat“, an anderer Stelle auch „Globularapparat“. Er beschreibt sie bei *Tomocerus plumbeus* (S. 254): „Dorsolateral im Gehirn in der Höhe des vorderen Randes des Zentralkörpers und in den nächsten Querschnitten vor demselben findet man ziemlich bedeutende Glomerulimassen, welche medial eine Stielkommissur oberhalb und hinter dem Zentralkörper bilden.“ „Der Stielapparat (Nebenlappen, Textfig. 4 *N_e*) liegt mit seinem Distalteil auf der Dorsalfläche des Gehirns. Er bildet zwei Kommissuren hinter dem Zentralkörper (Textfig. 4 *N_{lk}*).“ Auf der vergleichenden Tafel (S. 262) sagt HOLMGREN über *Tomocerus*: „Mit nebenlappenähnlichem Globularapparat mit zwei Kommissuren. Ohne Lateralkörper.“ Damit rückt HOLMGREN den „nebenlappenähnlichen Globularapparat“ von *Tomocerus* und die „Lateralkörper“ von *Lepisma*, die meiner Ansicht nach homologe Gebilde sind, voneinander ab. Das hängt damit zusammen, daß er das Homologon des Globularapparates von *Tomocerus* bei *Lepisma* in den „zwei Lateralglobuli“, d. h. unseren pilzförmigen Körpern, sucht. Darum war ihm auch so

viel daran gelegen, die Pilze von der Mitte abzurücken, wie wir oben gehört haben (S. 431). Ich habe bereits bei Besprechung der Pilze auseinandergesetzt, daß ich mich nicht von der Notwendigkeit überzeugen konnte, gerade bei *Tomocerus* das Homologon der Pilze an einer ganz anderen als der bei Insekten üblichen Stelle zu suchen.

HOLMGREN nimmt also einen tiefgreifenden Unterschied zwischen *Lepisma* und *Tomocerus* an, findet aber eine weitgehende Übereinstimmung zwischen *Tomocerus* und *Machilis*. Von *Machilis* schreibt er ebenfalls (S. 262): „Mit nebenlappenähnlichem Globulusapparat mit zwei Kommissuren. Ohne Lateralkörper.“ Die nähere Beschreibung lautet (S. 248): „In einer Querschnittserie bemerken wir in der Höhe des Zentralkörpers jederseits eine dicke Masse von Neuropilem, in welcher deutliche Glomeruli-ballen vorhanden sind.“ „Die Masse, welche mit ihrer Hauptmasse dorsolateral liegt, spitzt sich medialwärts kegelförmig zu und bildet hier teils eine vordere schmalere, teils eine hintere breitere Kommissur, welche hinten dorsal von dem Zentralkörper und vorne vor demselben liegt. Diese Kommissuren bilden einen oberen und vorderen Mantel um den Zentralkörper. Diese in Frage stehende Masse nebst den Kommissuren vertreten den Stielapparat.“ Uns fällt sofort die große Ähnlichkeit mit den uns bekannten Nebenlappen gerade von *Deilephila* auf, zumal da HOLMGREN außer den Verbindungen mit dem Zentralkörper auch eine solche mit den Augenganglien erwähnt. Beim Vergleich der Bilder HOLMGRENS mit den meinen nehme ich keinen Anstand, die fraglichen Teile zu homologisieren. HOLMGREN hat dies auch gefühlt, konnte sich aber nur zu teilweiser Homologisierung entschließen. Er schreibt (S. 248): „Daß der Stielapparat von *Machilis* den Nebenlappen der höheren Insekten nicht vollständig entspricht, geht aus dem reichlichen Vorhandensein der Glomeruli desselben hervor. Er entspricht (Stiel)Glomeruli + Nebenlappen.“ Nun habe ich aber gerade in den Nebenlappen der Lepidopteren Glomeruli in reichlicher Zahl vorgefunden. Und hier ist ein Zusammennehmen mit „Stielglomeruli“ ausgeschlossen, denn die Schmetterlinge haben doch Stielglomeruli in normaler typischer Ausbildungsweise als Becherglomerulen der pilzförmigen Körper. Da wir bei Lepidopteren am Nebenlappen auch eine besondere Zellgruppe mit schöner Einströmung fanden, wird die Homologisierung mit *Machilis* noch sicherer, denn HOLMGREN schreibt über entsprechende Zellen (S. 245): „Weniger deutlich ist eine dorsolateral in der

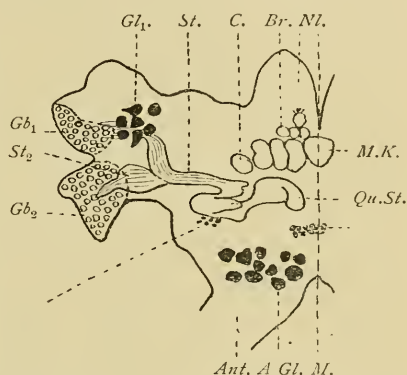
Höhe des Zentralkörpers gelegene Gruppe von ähnlichen Zellen. In dieser Zellgruppe sind aber zahlreiche gewöhnliche Ganglienzellen eingemischt, so daß sie keinen wohldifferenzierten Globulus bildet. Da aber mit derselben ein Glomeruliapparat (»Nebenlappen«) verbunden ist, repräsentiert sie doch ohne Zweifel einen Globulus.“ Ich will den Namen Globulus und Globularapparat (schließlich auch Stielapparat) für diese Gebilde nicht entgegen treten und habe nichts dagegen, wenn man sie auch für Lepidopteren anwenden will. Aber der Homologisierung dieser Gebilde mit den Pilzen, wozu HOLMGREN durch Weiterverfolgung bei anderen Formen gelangt, muß ich entschieden entgegen treten.

HOLMGREN vergleicht nämlich Machilis insbesondere mit Japyx, indem er schreibt (S. 248): „Daß die fraglichen Faserbildungen wirklich dem Stielapparat entsprechen, geht aus einem Vergleich mit Japyx sofort hervor. Hierbei ist das ähnliche Verhalten der Stielkommissuren von entscheidender Bedeutung.“ Bei Japyx besteht nämlich der laterale Teil der Protocerebralloben „aus den so überaus charakteristischen, sehr kleinen, stark chromatischen Globulizellen“. Diese „lateralen Globuli sind deutlich, wenn auch nicht vollständig zweiteilig“. Die Globulifasern sammeln sich zu dem sehr komplizierten System der Stiele, worauf wir hier nicht näher eingehen. Die Stiele ziehen im allgemeinen von der Seite gegen den Zentralkörper. Wichtig ist dabei, daß „der Proximalteil des Stielapparates und das Gebiet in der nächsten Umgebung der Verbindungsstelle des Hauptstieles mit dem rücklaufenden Stiel sich mit dem entsprechenden Gebiet der anderen Gehirnseite durch eine breite Kommissur verbindet, welche oberhalb und zum größten Teil hinter dem Zentralkörper verläuft“. „An der Umbiegungsstelle des rückläufigen Stieles liegt ein nicht unbedeutender Faserball, der mit der Ventralseite des zurückkehrenden Teiles des Stieles verbunden ist“ (S. 224). „Die erwähnte mediale Fasermasse entspricht dem »Nebenlappen« der Protocerebralloben. Dies geht durch ihre Verbindungen deutlich hervor. Verbunden ist sie nämlich mit dem Zentralkörper, mit den Stielen, mit dem Hauptlappen der Protocerebrallobe und mit dem Deutocerebrum.“ „Außerdem sind die beiden symmetrischen Hälften miteinander durch die breite Stielkommissur verbunden.“ HOLMGRENS Ansicht über diese Verhältnisse drückt der Satz aus: „Ich halte es für sehr plausibel, daß die Einheit Stiele und Nebenlappen, welche ich den Stielapparat nenne, ein ursprüngliches Verhältnis ist, welches nur bei den niedersten Insektengruppen be-

wahrt ist. In dieser Einheit, Stielapparat, dürften außerdem auch die Stielglomeruli mit einbezogen sein, wie es die Verhältnisse bei *Machilis* und *Tomocerus* uns lehren.“

Sehr ähnlich wie *Japyx* verhält sich *Campodea*, nur daß seine beiden Globuli fast noch mehr lateral liegen, die Stiele aber weniger kompliziert sind (Textfig. 10). Auch hier steht der „Stiel durch eine Faserkommissur vor dem Zentralkörper mit dem entsprechenden Stiel der anderen Seite in Zusammenhang“. Es ist kein Zweifel, daß die von HOLMGREN bei *Japyx* und *Campodea* beschriebenen Gebilde ihrer Struktur nach den pilzförmigen Körpern der höheren Insekten gleichen.

Auch könnte man die starke Komplikation der Stiele, wenn sie auch bei *Japyx* auffallend weitgehend ist, als primitives Merkmal auffassen, da ja auch *Forficula* und *Lepisma* kompliziertere Stiele haben wie die höheren Insekten. Auch die mit dem Zentralkörper in Verbindung tretende starke Stielkommissur, die den pilzförmigen Körpern höherer Insekten ganz fehlt, aber den Nebenlappen zukommt, kann nicht gegen HOLMGREN angeführt werden, da er ja in dem Globularapparat von *Japyx* und *Campodea* das vereinigte Homologon der Pilze und Nebenlappen erblickt. Dagegen



Textfig. 10. Schema des Gehirns von *Campodea* von oben, linke Hälfte (nach HOLMGREN). *Gb_{1,2}* Globulus 1 u. 2, *Gl.* Glomerulen des Globulus 1, *St.* Hauptstiel entsteht durch Vereinigung der Stiele der beiden Globuli, *C.* Zentralkörper, *Br.* Brücke, *Nl.* Nackenlobus, *M.* Medianlinie, *M.K.* Medialkörper, *Qu.St.* Querstück des Stielapparates, *A.Gl.* Antennalgglomerulen, *Ant.* Antennennerv.

liegt in der Zusammenlagerung und engen Verkettung der Nebenlappen mit den Pilzen zweifellos etwas Überraschendes, wenn man von den höheren Insekten gewohnt ist, die ganzen Hauptlappen des Proto-cerebrums und die Lobi optici dazwischen zu finden. Stets liegen die Pilzzellen dort an der dem Deutero-cerebrum abgewandten Seite und sind von der Mediallinie höchstens durch Zellgruppen der Pars intercerebralis getrennt. Ich habe aus diesem Grunde (neben anderen) schon 1918 Zweifel daran ausgesprochen, daß wir in diesem Globularapparat auch wirklich die Homologa der Pilze vor uns haben; hierin wurde ich vor allem auch dadurch bestärkt, daß HOLMGREN sowohl bei *Japyx* wie bei *Campodea* vollkommen

isoliert von den beiden seitlichen Globuli (Lateralglobuli, Textfig. 10 *Gb.*₁ u. ₂) noch einen Medialglobulus (bei *NZ.*) hinter dem Zentralkörper fand, gerade in der Lage, wo man die Vorläufer oder Homologa der Pilze von vornherein erwarten sollte. Er schreibt über *Campodea* (S. 214): „Unter den Zellen der Nackenlobe (Textfig. 10 *NZ.*) gibt es, besonders am Medialrand derselben, eine bedeutende Anzahl von kleinen, stark chromatischen Globulizellen, und können somit die Glomeruli der Nackenlobe, welche die Protocerebralbrücke bilden, schon aus diesem Grunde als einem dritten Globulus angehörend aufgefaßt werden. Aus vergleichend-anatomischen Gründen müssen sie so aufgefaßt werden.“ Über *Japyx Saussurei* schreibt er (S. 221): „Die medialen Globuli sind kleiner und bestehen aus zwei Gruppen von Globulizellen. Sie stehen in nächster Beziehung zu der Protocerebralbrücke, welche als die medial vereinten Stiele derselben angesehen werden muß.“ Ich sprach deshalb meine Ansicht dahin aus, daß ich diese kleinen Medialglobuli für die Vorläufer und Homologa der Pilze ansehe und nicht den gänzlich von ihnen getrennten, lateral gelegenen Globularapparat. Daß letzterer das Homologon der Nebenlappen ist oder mindestens enthält, scheint mir dagegen ziemlich sicher zu sein. HOLMGREN macht mich nun darauf aufmerksam, daß die eigentümliche seitliche Lagerung der Globuli, die er als Homologon der Pilze auffaßt, bei *Campodea* und *Japyx* durch das Fehlen der Augen und optischen Ganglien sich erklären lasse. Dies scheint mir nicht unmöglich zu sein und ich möchte daher für diese beiden Formen dieser Annahme nicht unbedingt widersprechen. Dieser Grund kann aber für *Tomocerus* nicht angeführt werden, wo doch die Augen und optischen Ganglien in normaler Lagerung vorhanden sind, aber der „nebenlappenähnliche Globularapparat“ noch weiter lateral liegt an der Grenze des Deutocerebrums. Dieser Gehirnteil ist nach meiner Ansicht nicht durch Reduktion nebenlappenähnlich geworden, sondern einfach nichts anderes als der Nebenlappen. Über die Frage nach dem Verbleib der pilzförmigen Körper bei *Tomocerus* habe ich bereits oben (S. 432) meine Ansicht dahin begründet, daß ihre Vorläufer an der Stelle zu suchen sind, wo aus den „Nackenloben“ Fasern sich stielartig sammeln (Textfig. 4 *Sz.*). Nur weitere vergleichende Untersuchungen und vor allem die weitergehende Anwendung spezifischer Methoden können die Frage endgültig klären.

Deutero-cerebrum und Trito-cerebrum.

Die Antennennerven und ihr Zentralorgan, das Deutero-cerebrum, sind bei *Deilephila* sehr gut entwickelt. Die Antennalzentren (Riechzentren) stehen also hinter der guten Ausbildung der optischen Zentren durchaus nicht zurück, so daß wir hier nicht von einem umgekehrten Verhältnis in der Entwicklung der Seh- und Riechorgane und -zentren sprechen können, vielmehr von einer Anpassung an die hohen Anforderungen, die ein rascher Flug in später Dämmerung an diese Schwärmer stellt. Eine scharfe Abgrenzung des Deutero-cerebrums gegen das Proto- wie gegen das Trito-cerebrum ist nicht überall möglich. Gut gelingt sie jedoch in der durch die Deutero-cerebralgglomerulen charakterisierten Hauptmasse desselben. Frontal von den Nebenlappen des Proto-cerebrums liegt eine feinglomerulige Masse ohne scharfe Grenze und ohne besondere Struktur, aber enger Verbindung mit der weiterhin vor ihr liegenden Zone der Deutero-cerebralgglomerulen. Diese Masse darf wohl als die parosmetische Masse (Nebenriechmasse KÜHNLES) angesprochen werden. Viel größer und schärfer abgegrenzt ist der Hauptteil des Deutero-cerebrums, die Zone der Antennalgglomerulen selbst. Sie grenzt an die Vorderfläche des Gehirns und bildet eine Vorwölbung derselben, den Lobus olfactorius. Die Ansatzstelle der Antenne am Kopfe liegt hoch dorsal-lateral über demselben, so daß der Antennalnerv nicht in frontaler Richtung, sondern steil nach oben abgeht. In der Antenne ist er zweiteilig, am ersten Antennalglied befinden sich große Sinnesorgane, die anscheinend die Stellung und Bewegung der Antenne bemessen und regulieren. Ich komme bei *Papilio* darauf zurück. Der Antennalnerv tritt mitten in die Glomerulenmasse ein und verteilt sich vom Zentrum aus nach allen Richtungen. Die einzelnen Fasern lassen sich meist in die Glomerulen verfolgen. Die sehr zahlreichen und recht großen Glomerulen haben wie gewöhnlich kortikale Anordnung, sie liegen am Rande eines Drehungsellipsoids, dessen Längsachse von dorsal-lateral nach ventral-medial geht. Einige besonders große Glomerulen stehen frontal-dorsal etwas von der Hauptmasse isoliert. Die Glomerulen haben die Form eines sehr dickwandigen Bechers, in dessen gegen die gemeinsame Mitte gerichtete Höhlung Fasern einströmen, um in seiner Wandung ein dichtes Flechtwerk zu bilden, das nur bei längerer Mazeration mit Formol als solches erkennbar wird. Wird eine solche Glomerule senkrecht zu ihrer Fasereinströmung getroffen, so erhält man das Bild eines Ringes dichter Glomerulensubstanz, dessen Mitte

von längs- und quergeschnittenen Fasern eingenommen wird. Die Zellen des Deuteroocerebrums liegen peripher unter der Wandung des Gehirns. Sie sind nur an zwei Stellen zu größeren Zellgruppen vereinigt, einmal frontal-dorsal in der Nähe der Einmündung des Nerven und dann ventral-lateral mit deutlicher Einströmung. Eine Gruppe an der Grenze des Deuteroocerebrums zum Protocerebrum wurde bereits erwähnt. Die Zellen sind größtenteils vom Becherzellentypus (Textfig. 3), eine Anzahl größere sind eingestreut (Textfig. 1 u. 2). Die Faserverbindungen des Deuteroocerebrums bieten nichts Besonderes: der Riechstrang verbindet es mit den Pilzen, die kräftige Deuteroocerebralkommissur mit der Gegenseite und dem Zentralkörper; sehr mächtig sind die Verbindungen mit dem Tritocerebrum und dem Unterschlundganglion.

Auffallend ist, was ich besonders deutlich auch bei *Papilio podalirius* beobachtete, daß ein großer Teil der Fasern des vereinigten Antennalnerven nicht ins Deuteroocerebrum eintritt, sondern an demselben vorbei ins Tritocerebrum geht. Ob es sich dabei um eine besondere Nervengruppe, etwa um die jener Sinnesorgane am Grunde der Antenne handelt, konnte ich noch nicht sicher feststellen. Das Tritocerebrum liegt ventral-lateral-aboral vom Deuteroocerebrum. Es ist eine ziemlich umfangreiche eiförmige Masse feinfaseriger Substanz mit zahlreichen Glomerulen, deren Größe kaum über die Becherglomerulen hinausgeht. Zellen besitzt das Tritocerebrum in mäßiger Anzahl, Faserverbindung mit Proto- und Deuteroocerebrum, am engsten aber mit dem Unterschlundganglion, gegen das besonders aboralwärts keine scharfe Grenze besteht. Das Tritocerebrum dient außer seinen gewöhnlichen Aufgaben, welche mit seiner Verbindung mit dem Frontalganglion in Beziehung stehen, hier auch einem Teil des Antennalnerven als Zentrum. Im übrigen besteht kein wesentlicher Unterschied gegenüber *Periplaneta*.

Schlundkonnektive und Unterschlundganglion.

Die Schlundkonnektive sind entsprechend der flüssigen Nahrung der Imago, die nur einen engen Raum für den Darm beansprucht, kurz und gedrunken. Sie erscheinen breit, da Deutero- und Tritocerebrum ihnen seitlich anlagern, während die eigentlichen Konnektivfasern an der Innenseite verlaufen. Das ziemlich große Unterschlundganglion enthält reichlich Zellen, die fast alle ventral in einem starken Polster vereinigt sind, das gegen die dorsale Fasermasse durch Neurilemm abgetrennt ist. Die

Zellen sind vorne teilweise vom Typus der Textfig. 2, in der Mitte sind Becherzellen (Textfig. 3) mit Einströmung in die Faser-masse häufiger, sehr charakteristisch sind aber die großen Zellen, die sich aboral zwischen die einmündenden Bauchmarkstränge einschieben. Unter ihnen wurden Riesenzellen von $54\ \mu$ Längs-erstreckung gemessen, wie Textfig. 1 eine darstellt. Ihre Fasern scheinen motorisch zu sein. Eine weitere Zellgruppe lagert frontal-lateral. Im übrigen besteht das Unterschlundganglion aus Faser-zügen mit dazwischen eingelagerter Neuropil (Glomerulen)masse, ohne daß Gebilde bestimmter Form sich differenziert hätten.

KOPEC hat 1918 durch Exstirpationsversuche an Raupen und Faltern festgestellt, daß die meisten einfachen Reflexe nicht im Oberschlundganglion, sondern im Unterschlundganglion (z. B. das suchende Umhertasten) oder in den Thorakalganglien (z. B. Totstellreflex) oder auch in den Abdominalganglien (z. B. Defäkation) ihr Zentrum haben. Das Unterschlundganglion übt aber einen hemmenden Einfluß auf alle Reflexe aus, nach seiner Entfernung sind sie alle (außer Totstellen) wesentlich gesteigert, „krampfartig“.

Zusammenfassung der Resultate über *Deilephila*.

1. Vergleicht man *Deilephila* mit *Periplaneta* und den Hymenopteren, so treten die pilzförmigen Körper im Verhältnis zur Gesamtgröße des Gehirns stark zurück. Außerdem können noch folgende weitere Eigenschaften derselben als primitive Merkmale aufgefaßt werden: Die relativ geringe Zellenzahl, die Dreizahl der Einströmungen (Becher), die zarte Entwicklung der Stiele, die reiche Verzweigung derselben in 4 Stielenden und ihre verhältnismäßig unscharfe Begrenzung gegen das übrige Protocerebrum. Dagegen sind die Becher auffallend dickwandig und glomerulenreich. Eine breite Faserbahn verbindet die beiderseitigen Becher miteinander. Unter den bekannten Insektengehirnen schließt sich *Deilephila* am engsten an *Forficula* an.

2. Trotz Fehlens von Ozellen ist die Brücke als beiderseitige Glomerulenmasse mit breiter medianer Kommissur wohl entwickelt. Sie mag trotzdem der Verknüpfung optischer Eindrücke dienen, da unter ihren zahlreichen Faserverbindungen diejenige mit den optischen Ganglien die stärkste ist.

3. Die optischen Ganglien sind entsprechend den hohen Anforderungen des Dämmerungssehens sehr gut ausgebildet. Insbesondere ist die von mir bei *Cetonia aurata* erstmals beobachtete Seitenfibrillärmasse, die als abgespaltener Teil der 3. Fibrillär-

masse aufgefaßt werden kann, sehr gut entwickelt und reich mit Zellen versehen.

4. Die Nebenlappen der Protocerebralloben sind bei *Deilephila* besonders schön ausgebildet. Sie sind ziemlich scharf abgegrenzt und größtenteils mit Neurilemm umkleidet, sie haben eine eigentümliche Glomerulenstruktur, eine besondere Zellgruppe mit becherähnlicher Einströmung, eine breite Kommissur über dem Zentralkörper, mit dem sie ebenfalls in enger Verbindung stehen. Ihre auffallendste Verbindung ist aber der stielartige Zusammenhang mit dem Ganglion opticum. Auch mit den Stielenden der pilzförmigen Körper tritt Faseraustausch ein.

Diese Ausbildungsweise der Nebenlappen darf auch als primitives Merkmal aufgefaßt werden, das sich am ähnlichsten bei *Forficula* und besonders bei *Apterygoten* wiederfindet. Am besten lassen sich *Machilis* und *Deilephila* miteinander vergleichen. Funktionell dürfte daher der Nebenlappen ähnlich wie der Zentralkörper ein Reflex- und Assoziationszentrum 1. Stufe sein, das bei höheren Insekten mit der hochgradigen Entwicklung der pilzförmigen Körper in seiner Bedeutung ebenso wie der Zentralkörper relativ zurücktritt. Der Sitz komplizierterer Instinkte dürfte nur in den pilzförmigen Körpern zu suchen sein, da sie allein unter allen Teilen des Oberschlundganglions eine größere Menge von Zellen besitzen. Bei Schmetterlingen wird es sich z. B. um die Kopulations- und Eiablageinstinkte handeln, die nachgewiesenermaßen im Oberschlundganglion lokalisiert sind. Dagegen werden Tätigkeiten, wie die Koordination der Nahrungsaufnahmebewegungen, die auch vom Gehirn ausgehen, auch von dem nicht mit besonderer Zellgruppe versehenen Zentralkörper geleitet werden können. Aber auch die Hauptlappen des Protocerebrums dürfen bei *Deilephila* in ihrer Bedeutung nicht unterschätzt werden.

5. Das Deutocerebrum und das Tritocerebrum dienen beide den kräftigen Antennalnerven als Zentrum und sind den Anforderungen der nächtlichen Lebensweise entsprechend vorzüglich entwickelt.

6. Das gut entwickelte Unterschlundganglion ist reichlich mit Zellen versehen; es ist der Sitz einfacher Reflexe und kann auch einen hemmenden Einfluß auf alle Reflexe ausüben.

Literaturverzeichnis.

- BÖTTGER, Das Gehirn eines niederen Insekts, *Lepisma saccharina* L. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1910, Bd. XLVI.
- BRETSCHNEIDER, Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. *Zoolog. Anz.* 1913, Bd. XLI, Nr. 12.
- Ders., Über das Gehirn und das Gedächtnis der Küchenschabe. *Naturw. Wochenschr.* 1913, N. F., Bd. XII, S. 154—156.
- Ders., Über die Gehirne des Goldkäfers und des Lederlaufkäfers. *Zool. Anz.* 1914, Bd. XLIII, Nr. 11.
- Ders., Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. *Jen. Zeitschr. f. Nat.* 1914, Bd. LII.
- Ders., Vergleichende Untersuchungen an Gehirnen als Beitrag zur Phylogenie der Arthropoden. *Naturw. Wochenschr.* 1918, Bd. XXXIII. Referat der Arbeit HOLMGRENS.
- DEMOLL, Die Sinnesorgane der, Arthropoden ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917, Vieweg.
- FLÜGEL, Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1878, Suppl.-Bd. XXX.
- HOLMGREN, Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychäten, Onychophoren, Xiphosomen, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 1916, Bd. LVI.
- JOHNAS, Das Facettenauge der Lepidopteren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1911, Bd. XCVII.
- JONESCU, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. *Jen. Zeitschr. f. Nat.* 1909, Bd. XLV.
- KOPEĆ, Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. *Zool. Jahrb., Abt. Phys.*, 1918, Bd. XXXVI.
- KÜHNLE, Das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*). *Jen. Zeitschr. f. Nat.* 1913, Bd. L.
- MÜHLSCHLEGEL, Das Gehirn der Insekten. *Aus der Heimat* 1915, Bd. XXVIII.
- PIETSCHKE, Das Gehirn der Ameise. *Jen. Zeitschr. f. Nat.* 1910, Bd. XLVII.
- RADL, Über spezifische Strukturen nervöser Zentralorgane. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1902, Bd. LXXII.
- ZAWARZIN, Histologische Studien über Insekten. IV. Die optischen Ganglien der *Aeschna*-Larven. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* 1914, Bd. CVIII.
- ZIEGLER, H. E., Über die Gehirne der Insekten. *Naturw. Wochenschr.* 1912, Bd. II, S. 433—442.
- Ders., Über die Prinzipien der Tierpsychologie. *Extrait du IX. Congrès international de Zoologie à Monaco* 1913. Rennes 1914.
- Ders., Der Begriff des Instinktes einst und jetzt 1920, 3. Aufl., Jena, G. Fischer.

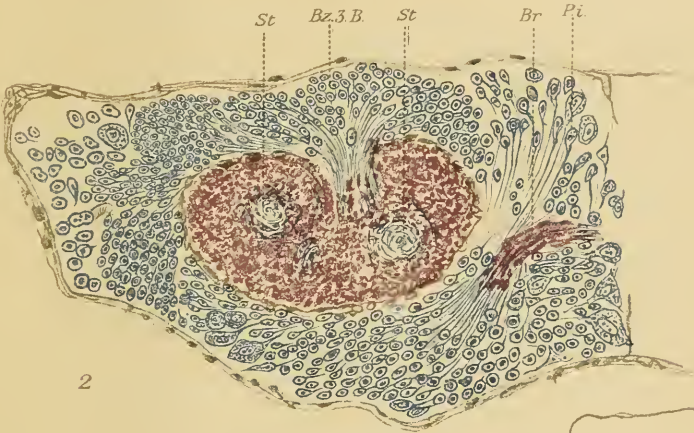
Tafelerklärung.

Taf. 20.

Fig. 1—3 stellen Teile von drei Schnitten aus einer Frontalschnittserie durch das Gehirn von *Deilephila Euphorbiae* dar. Vergr. 140 linear. Der Schnitt Fig. 1 liegt am weitesten rückwärts, die beiden Pilzzellhauben, von denen die eine gezeichnet ist, sind noch nicht durch nervöse Elemente verbunden. Der Schnitt zeigt die beiden Becher (*i. B.* innerer Becher, *ä. B.* äußerer Becher), im Innern der Becher noch einige Becherzellen, sowie die beginnenden Querschnitte der Stiele (*St.*). Der äußere Becher zeigt noch eine Einströmung von seitlichen Becherzellen (*Bz.*).

Der Schnitt Fig. 2 liegt weiter vorn, die beiden Gehirnhälften beginnen zusammenhängend zu werden. An den beiden Bechern von Fig. 1 sind die Einströmungen verschwunden, dafür sieht man in der Mitte deutlich die Querschnitte der Stiele (*St.*). Daneben sieht man die Einströmung des für *Deilephila* charakteristischen 3. Bechers (*j. B.*) mit den zugehörigen Zellen (*Bz.*). Medialwärts von den pilzförmigen Körpern erscheinen die Brücke (*Br.*) und die großen Zellen der Pars intercerebralis (*P. i.*). *D*=Darmquerschnitt.

Die Fig. 3 zeigt einen Teil eines weiter vorne liegenden Schnittes, kurz bevor die beiden Hälften des Oberschlundganglions sich wieder trennen; die Fortsetzung nach außen zum Sehganglion, sowie nach unten zum Tritocerebrum und Unterschlundganglion ist nicht gezeichnet. Der Schnitt zeigt die Endstücke der Stiele: *Ba.*=Balken; *St. 3* und *St. 4* die für Schmetterlinge charakteristischen weiteren Stielenden; ferner der Nebenlappen (*Nl.*) mit seiner starken Faserverbindung zum optischen Ganglion (*o. k.*) *Qu.*=Querschnitte von Faserbündeln. *D*=Teil des Darmquerschnitts.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [NF_50](#)

Autor(en)/Author(s): Bretschneider F.

Artikel/Article: [Über das Gehirn des Wolfsmilchschwärmers \(Deilephila Euphorbiae\). 423-462](#)