

Zeitschrift:	Acta Tropica
Herausgeber:	Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band:	23 (1966)
Heft:	4
Artikel:	Das Zentralnervensystem des Kopfes und seine postembryonale Entwicklung bei "Bellicositermes bellicosus" (Smeath.) (Isoptera)
Autor:	Hecker, Hermann
Kapitel:	IV: Äussere Morphologie
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-311347

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 30.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Um gleichmäßiger und intensivere Faserfärbung zu erhalten, ist es angezeigt, die Imprägnation und das Entwickeln (Punkte 3 bis 6) zu wiederholen. Die weitere Behandlung mit Goldchlorid, Oxalsäure usw. erfolgt nach dem Rezept von Bodian (in ROMEIS, 1948).

Das Ergebnis ist eine braune bis schwarze Färbung der Faserelemente und Zellkörper des Nervengewebes. Leider läßt sich eine bräunliche Hintergrundtönung nicht vermeiden, die speziell beim Photographieren etwas stört.

Das Gelingen der Imprägnation hängt weitgehend von der Fixierung ab. Eine intensive Durchfixierung, wie z. B. mit dem Bouin-Duboscq-Gemisch, ist für diese Methode ungeeignet. Das haben unsere Erfahrungen an *B. bellicosus* gezeigt, indem das Nervengewebe nachher zu kompakt ist, Silberionen nicht eindringen und deshalb keine Imprägnation stattfinden kann. Ein weniger gutes Fixierungsmittel, wie z. B. Alkohol 85%, garantiert eine lockerere Struktur der Faserelemente, fixiert wohl auch die Zwischensubstanzen nicht so stark und ermöglicht somit eine Imprägnation.

c) Quantitative Untersuchungen

Um das Kopf-ZNS und seine Zentren bei den verschiedenen Kasten und Entwicklungsstadien von *B. bellicosus* quantitativ zu vergleichen, wählten wir im Prinzip die Arbeitsmethode, die HANSTRÖM (1926) für seine Arthropodenuntersuchungen angegeben hatte, wobei hier jedoch darauf geachtet wurde, daß alle zu vergleichenden Ganglien gleich fixiert und nachbehandelt wurden. Damit erreichten wir einen konstanten Schrumpfungsfaktor, der auch den Vergleich absoluter Zahlenwerte gestattet.

Als Färbung wurde Eisenhaematoxylin nach Heidenhain gewählt, da diese eine gute Abgrenzung der einzelnen Hirnabschnitte ermöglicht. Die Umrissse der Kopfganglien und der verschiedenen Zentren wurden durch vollständige Schnittserien bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichentubus dargestellt, worauf diese mit einem Planimeter ausgemessen wurden. Um die absoluten Volumina zu erhalten, werden die erhaltenen Zahlen durch die Flächenvergrößerung der Zeichnungen dividiert und anschließend mit der Schnittdicke multipliziert.

Eine andere Methode wendet RATZERDORFER (1952) an, die auf Millimeterpapier gezeichnete Serien ausschneidet, wählt und mittels Vergleichswerten die Volumina errechnet. Wir haben jedoch die planimetrische Methode vorgezogen, da sie weniger Fehlerquellen aufweist.

d) Rekonstruktion

Die Gehirne der drei wichtigsten Typen (geflügelte Imago, kleiner Soldat, erste Larve) wurden zum besseren Vergleich rekonstruiert. Dazu benützten wir dieselben Schnittserien wie für die quantitativen Untersuchungen. Die Cerebralganglienumrisse wurden im gleichen Maßstab vergrößert auf Karton von 0,9 mm Stärke (entsprechend einer Schnittdicke von 7 μ) gezeichnet, ausgeschnitten und aufeinandergeklebt.

IV. Äußere Morphologie

a) Definitionen

Die Kopfhaltung der verschiedenen Kasten und Entwicklungsstadien von *B. bellicosus* ist nicht einheitlich. Soldaten und Vorsoldaten tragen ihre Köpfe mit nach vorne, bzw. nur leicht nach

unten gerichteten Mandibeln (prognath). Bei Geschlechtstieren, Arbeitern, Nymphen und Larven ist die Stellung des Kopfes stärker orthognath. Um Lage und Bau des Gehirns zu beschreiben und innerhalb von *B. bellicosus* vergleichen zu können, müssen wir alle Köpfe einheitlich orientieren. Gewählt wurde für alle Typen rein prognathe Haltung, bei der die Mandibeln rostral (vorne), die Fontanelle dorsal (oben), Mentum, Submentum und Foramen magnum ventral (unten) an der Kopfkapsel liegen.

Das Zentralnervensystem (ZNS) des Kopfes besteht aus Oberschlundganglion (OSG) und Unterschlundganglion (USG). Als Gehirn beschreiben wir das OSG (= Cerebralganglion, Supraoesophagealganglion), d. h. das dem Bauchmark übergeordnete Zentrum. Wir sind uns klar, daß die Bezeichnung «Gehirn» bei den Insekten eine andere Wertigkeit besitzt als z. B. bei Wirbeltieren. Das geht schon daraus hervor, daß in den anschließenden Ganglien des Bauchmarks (inkl. USG) noch etliche Zentren mit z. T. ausgeprägt autonomer Funktion folgen.

Als Grundtyp aller Kästen von *B. bellicosus* betrachten wir die geflügelte Imago (Männchen und Weibchen), von der die sterilen Kästen der Arbeiter und Soldaten morphologische und funktionelle Abwandlungen sind. Den Ausgangstyp für alle weiteren Stadien stellt das erste, indifferente Larvenstadium dar. Nach diesen Gesichtspunkten gliedern sich die nun folgenden Betrachtungen.

b) Lagebeziehungen des Gehirns

Bei adulten Geschlechtstieren (Geflügelten) liegt das Supraoesophagealganglion in der vorderen Hälfte der Kopfkapsel, hinter dem Clypeus, zwischen den Facettenaugen und vor der Stirndrüse, die das Gehirn caudal berührt. Darüber finden wir die chitinöse Kopfdecke. Wie sein Name aussagt, ist das OSG über dem Oesophag gelegen, welcher von der Mundöffnung her, zwischen dem beidseitig von ihm gelegenen Tritocerebrum, ventrocaudalwärts zieht, um den Kopf durch das Foramen magnum thorakalwärts zu verlassen. Die Tritocerebralkommissur verbindet unter dem Oesophag die rechte und linke Tritocerebralhälfte miteinander. Unter dem Oesophag und senkrecht unter dem Gehirn, mit diesem durch zwei Konnektive verbunden, finden wir das USG, das den Anfang des Bauchmarks (Abb. 4 und 5) bildet.

Das Kopf-ZNS füllt die Kopfkapsel nur zu einem geringen Teil aus. Das Gehirn der Geschlechtstiere beansprucht zwar mit den seitlichen optischen Loben (Abb. 1) und den dicken, kurzen Augennerven die ganze Breite des zur Verfügung stehenden Raumes; aber der übrige, vom ZNS freie Teil, vor allem der hintere Ab-

schnitt der Kopfkapsel, wird von verschiedenen Organen und besonders von der Mundgliedmaßen-Muskulatur eingenommen.

Vor dem OSG, auf dem Oesophag, liegt das Frontalganglion des stomatogastrischen Nervensystems. Zum gleichen Apparat gehört das Hypocerebralganglion. Es steht in engem Kontakt mit den Corpora cardiaca und befindet sich caudo-ventral vom Gehirn auf der caudo-dorsalen Seite des Vorderdarmes (Abb. 4 und 5). Noch etwas weiter caudo-ventral sind die Corpora allata zu lokalisieren. Darunter und beidseitig des Oesophags liegen bei frisch gehäuteten Geschlechtstieren die Ventraldrüsen, die der Prothoraxdrüse holometaboler Insekten entsprechen und nach der imaginalen Häutung sukzessive zurückgebildet werden. Die Ventraldrüsen kommen bei allen Entwicklungsstadien und bei sämtlichen frisch zu Adulttieren gehäuteten Kästen von *B. bellicosus* vor.

Je länger die funktionellen Geschlechtstiere im Dunkel des Nestes leben, desto mehr werden das OSG und vor allem die optischen Loben reduziert. Diese bilden nur noch kleine laterale Anhänge am Gehirn. Wir werden im histologischen Abschnitt auf diesen Abbau zurückkommen (Abb. 12). Hier sei nur erwähnt, daß das Gehirn bei alten Männchen und Weibchen dementsprechend einen noch geringeren Platz in der Kopfkapsel einnimmt als bei den Geflügelten.

Bei der Kaste der Arbeiter besitzen beide Formen ungefähr gleiche Cerebralganglien ohne äußerlich sichtbare optische Loben (Abb. 4 und 5). Im bedeutend geringeren Kopf des kleinen Arbeiters nimmt das Gehirn deshalb verhältnismäßig mehr Raum ein als beim großen Arbeiter.

Die Soldaten sind durch die starke Vergrößerung ihrer Köpfe gekennzeichnet, die beim großen Soldaten besonders extrem ist. Das Gehirnvolumen hält aber mit der Mächtigkeit des Kopfes nicht Schritt. Das OSG des kleinen Soldaten, welches praktisch gleich groß ist wie dasjenige der Arbeiter und ebenfalls keine äußerlich sichtbaren Augenzentren aufweist (Abb. 2), liegt im vorderen Viertel der Kopfkapsel. Beim großen Soldaten, mit etwas stärker ausgebildetem Gehirn, befindet sich dieses gar nur im vordersten Sechstel des riesigen Kopfes. Auch in der Höhe und der Breite nimmt das ZNS der Soldaten weniger Raum ein als bei Arbeitern und Geschlechtstieren. Die voluminösen Köpfe der Soldaten bieten vor allem Raum für die stark ausgebildete Mandibelmuskulatur und im Falle des großen Soldaten für die enorme Stirn-drüse.

Prognathe und orthognathe Kopfhaltung beeinflussen die mor-

phologischen Lagebeziehungen der Ganglien im Kopf von *B. belluscous* nicht.

Nach den adulten Kasten sind die Verhältnisse bei den Entwicklungsstadien zu untersuchen. Ober- und Unterschlundganglion der ersten Larve füllen die zwei vorderen Drittel der Kopfkapsel sowohl in der Höhe als auch in der Breite weitgehend aus. Hinter dem ZNS nimmt die erst schwach ausgebildete Muskulatur der Mundgliedmaßen dieses Stadiums nur wenig Raum ein. Die bei der geflügelten Imago mit dem Gehirn genannten und mit diesem in Lagebeziehung gestellten Organe liegen alle ganz nahe beim ZNS. Auch das USG befindet sich direkt unter dem Cerebralganglion. Verbindende Konnektive sind noch kaum sichtbar ausgebildet (Abb. 3). Wenn wir die folgenden Entwicklungsstadien in Richtung der verschiedenen Kasten betrachten, so sehen wir, daß nach jeder Häutung der Adultzustand näher rückt. Die Kopfkapsel vergrößert sich überall stärker als das Gehirn, wobei der zusätzlich entstehende Raum vor allem von der synchron stark wachsenden Muskulatur eingenommen wird. Die Diskrepanz zwischen den Zunahmen von Kopf- und Gehirnvolumen ist in der Entwicklungsreihe zu den Geschlechtstieren am kleinsten. Sie prägt sich in den Stadien zu kleinen und großen Arbeitern stärker und in denjenigen zu kleinen und großen Soldaten am stärksten aus.

c) Bau des Kopf-ZNS

Das Gehirn geflügelter Männchen und Weibchen (Abb. 1) weist eine starke laterale Ausdehnung auf, und die auffälligen optischen Loben berühren seitlich beinahe die Augenbasis. Man erkennt zwei protocerebrale Hemisphären, die dorsal wenig, caudal aber deutlich von einer Einbuchtung getrennt sind. Diese zwei Hügel werden, wie die Histologie zeigt, hauptsächlich von den beidseitig im Innern gelegenen Globulizellmassen der Corpora pedunculata gebildet. In ihr dorsales Gebiet münden die Ocellennerven. An der vorderen Verwachsungsnaht der zwei Protocerebrumhälften tritt der unpaare Nervus connectivus aus dem Gehirn zum Frontalganglion aus.

Rostral und etwas lateral erkennen wir rechts und links, auf gleicher Höhe wie die optischen Loben, die Vorwölbungen des Deutocerebrum, gekennzeichnet durch die Wurzeln der starken Antennennerven.

Ebenfalls vorne, ventro-median an das Deutocerebrum anschließend, liegen die zwei kleinen Vorsprünge des Tritocerebrum. Ihre Lage wird vor allem durch die Frontolabralnerven markiert.

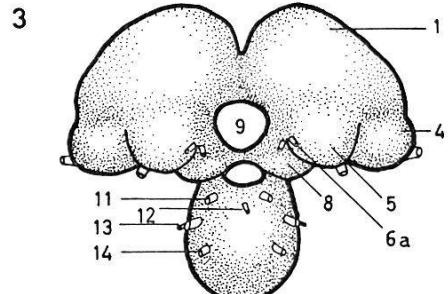
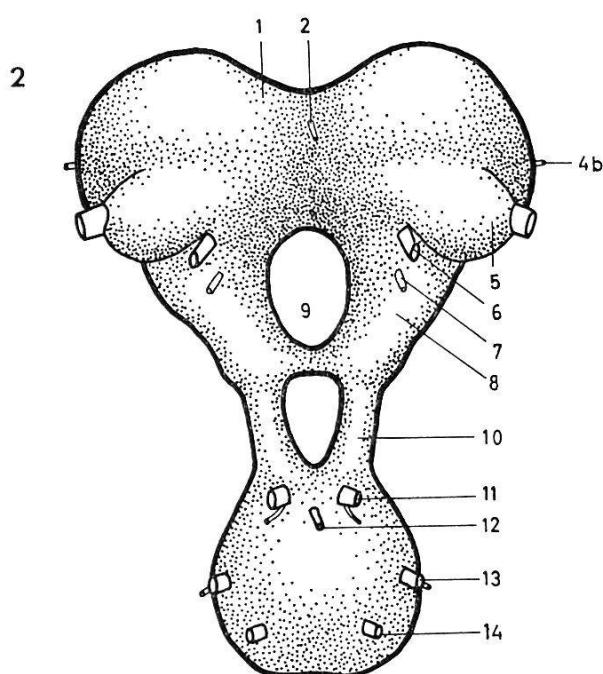
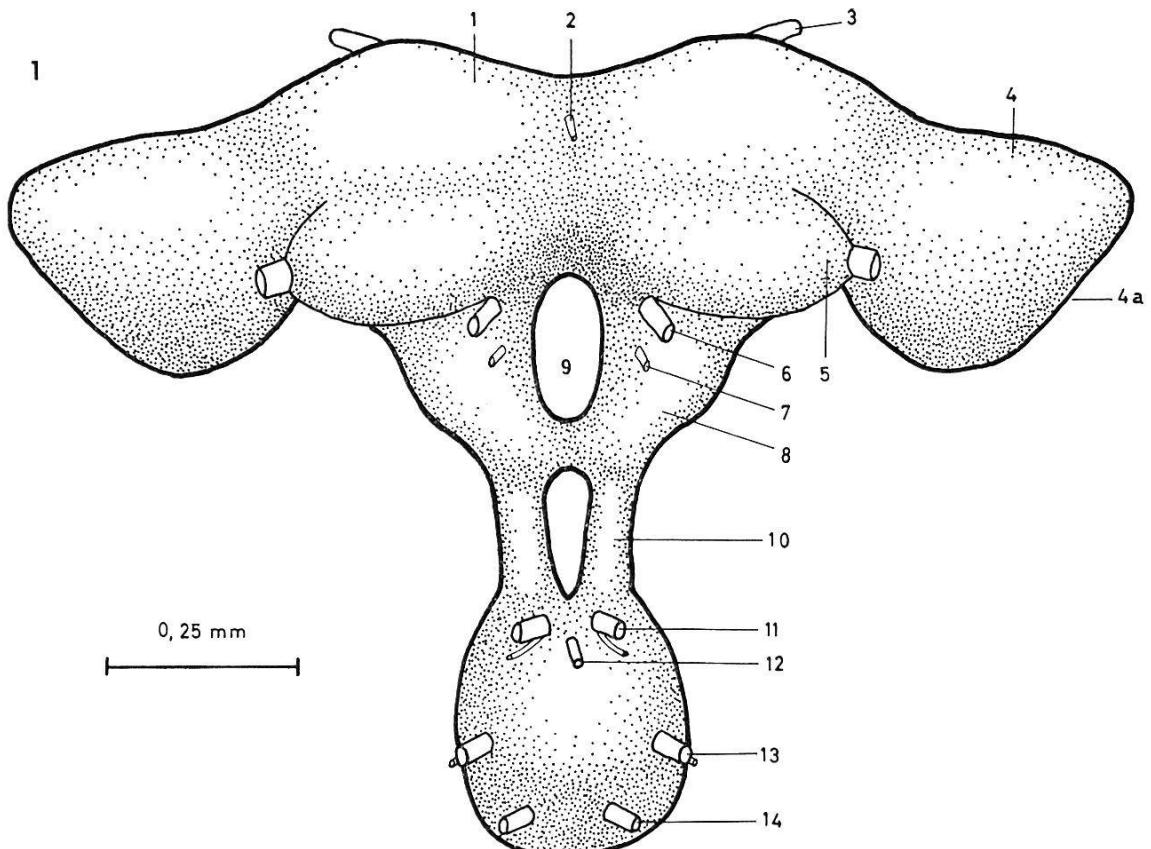


Abb. 1. Rekonstruktion des Ober- und Unterschlundganglions, Rostralansicht; geflügeltes Geschlechtstier (I).

Abb. 2. Kleiner Soldat (S²).

Abb. 3. Erstes Larvenstadium (L¹).

- 1 Protocerebrum
- 2 Konnektivnerv
- 3 Ocellennerv
- 4 Lobus opticus
- 4a Eintrittsfläche der optischen Fasern
- 4b rudimentärer Augennerv
- 5 Deutocerebrum mit Antennennerv
- 6 Frontolabralnerv

- 6a Labralnerv (rechts) und Frontalnerv (links) getrennt
- 7 Oesophagennerv
- 8 Tritocerebrum
- 9 Oesophagalraum
- 10 Schlundkonnektiv
- 11 Mandibelner
- 12 Hypopharynxnerv
- 13 Maxillennerv
- 14 Labialnerv

Das Tritocerebrum flankiert beidseitig den Oesophag, und seine Kommissur umfaßt ihn auf der Ventralseite.

Unter dem Tritocerebrum verlassen die sogenannten Schlundkonnektive das Gehirn und verbinden es nach ventral und leicht caudal mit dem Unterschlundganglion. Sie besitzen bei Geflügelten die beträchtliche Länge von $130\text{--}160\ \mu$.

Die verwachsenen Abschnitte des Cerebralganglions lassen sich äußerlich noch abgliedern. Beim Unterschlundganglion ist die Gliederung nicht so klar, da die ursprünglichen drei Ganglienpaare zu einem Gebilde von länglich-ovaler Gestalt ohne besondere äußere Strukturierung verschmolzen sind. Eine grobe Gliederung in Mandibel-, Maxillen- und Labialbezirke, die sich von oben nach unten folgen, kann nur anhand der entsprechenden Nervenwurzeln erkannt werden (Abb. 1). Caudal und ventral verlassen zwei Konnektive das Unterschlundganglion und ziehen durch das Foramen magnum zu den Thoraxganglien.

Funktionelle Könige und Königinnen besitzen auffallend reduzierte optische Loben. Die übrigen Bauverhältnisse bleiben äußerlich gleich wie bei jungen Geflügelten.

Die Gehirne von Arbeitern und Soldaten (Abb. 2) weisen bis auf die äußerlich nicht sichtbaren Lobi optici eine ähnliche Gliederung wie das Oberschlundganglion der Geschlechtstiere auf. Die rechte und linke Hemisphäre des Protocerebrum sind durch eine tiefe Furche deutlich in zwei Kuppen gegliedert. Den Grund dafür bildet, wie wir später noch sehen werden, die enorme caudale Vorwölbung der Globulizellen der Corpora pedunculata (Abb. 16). Ocellennerven fehlen, und die Nervi optici sind wie die dazugehörigen optischen Loben rudimentär.

Deuto- und Tritocerebrum zeigen gleiche Verhältnisse wie bei den Geschlechtstieren, und auch die Schlundkonnektive sind gut ausgebildet.

Das Unterschlundganglion der Arbeiter und Geflügelten ist gleich aufgebaut. Das der Soldaten zeigt auch keine Gliederung in die ursprünglichen Teile, ist aber etwas mehr in die Länge gestreckt. Dies ist der einzige, äußerlich ersichtliche Unterschied im Kopf-ZNS der Soldaten und Arbeiter.

Das Gehirn der ersten Larve (Abb. 3) wird von den deutlichen protocerebralen Hemisphären dominiert. Die Anlagen der Lobi optici werden von ihnen beinahe ganz überdeckt. Diese bilden latero-ventral je einen kleinen Vorsprung, der bereits durch einen noch sehr dünnen Nervus opticus mit der undeutlichen Augenanlage verbunden ist. Auf gleicher Höhe liegen medianwärts die kleinen Höcker des Deuto- und Tritocerebrum mit ihren dazugehörigen Nerven. Konnektive, die Ober- und Unterschlund-

ganglion verbinden, sind bei der ersten Larve äußerlich noch nicht sichtbar, da sie erst $5-10 \mu$ lang sind. Das USG selbst ist kugelförmig, zeigt keine äußere Gliederung und entsendet dieselben Nervenwurzeln, wie wir sie für die Adulttiere schilderten (Abb. 3).

In den folgenden Stadien der postembryonalen Entwicklung erfolgt im Gehirn starkes Wachstum und Ausdifferenzierung der verschiedenen Abschnitte. Die Zunahme der optischen Loben in der Nymphenreihe bis zu den Geschlechtstieren ist bemerkenswert; hingegen findet bei Larven und Vorsoldaten nur sehr geringes Wachstum statt. Deuto- und Tritocerebrum staffeln sich deutlicher übereinander, was vor allem an den Nervenwurzeln ersichtlich wird, die mit jeder Häutung auseinanderrücken. Auffällig ist auch die enorme Streckung der Schlundkonnektive. Das Unterschlundganglion zeigt hauptsächlich Wachstum, jedoch kaum Formveränderung.

Wir sehen, daß die äußerlich sichtbaren Gehirn- und Unterschlundganglionteile in der ersten Larve bereits angelegt sind. Die postembryonale Entwicklung scheint hauptsächlich aus Wachstum sowie verschiedenartiger Ausdifferenzierung und Ausgestaltung gewisser Zentren gemäß den kastenmäßigen Normen zu bestehen.

d) Kopfnerven

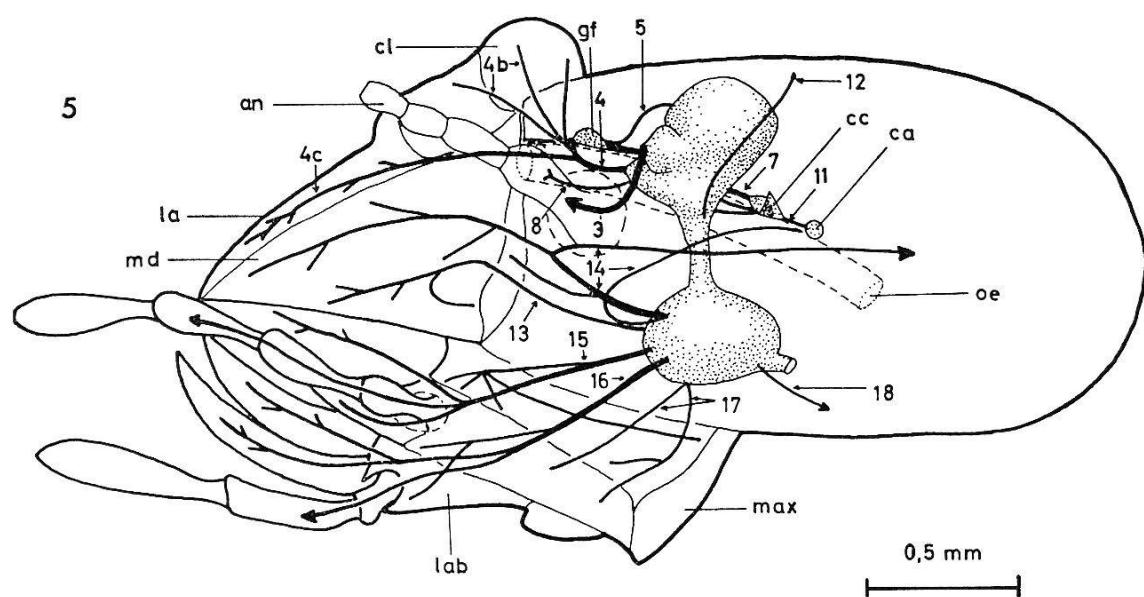
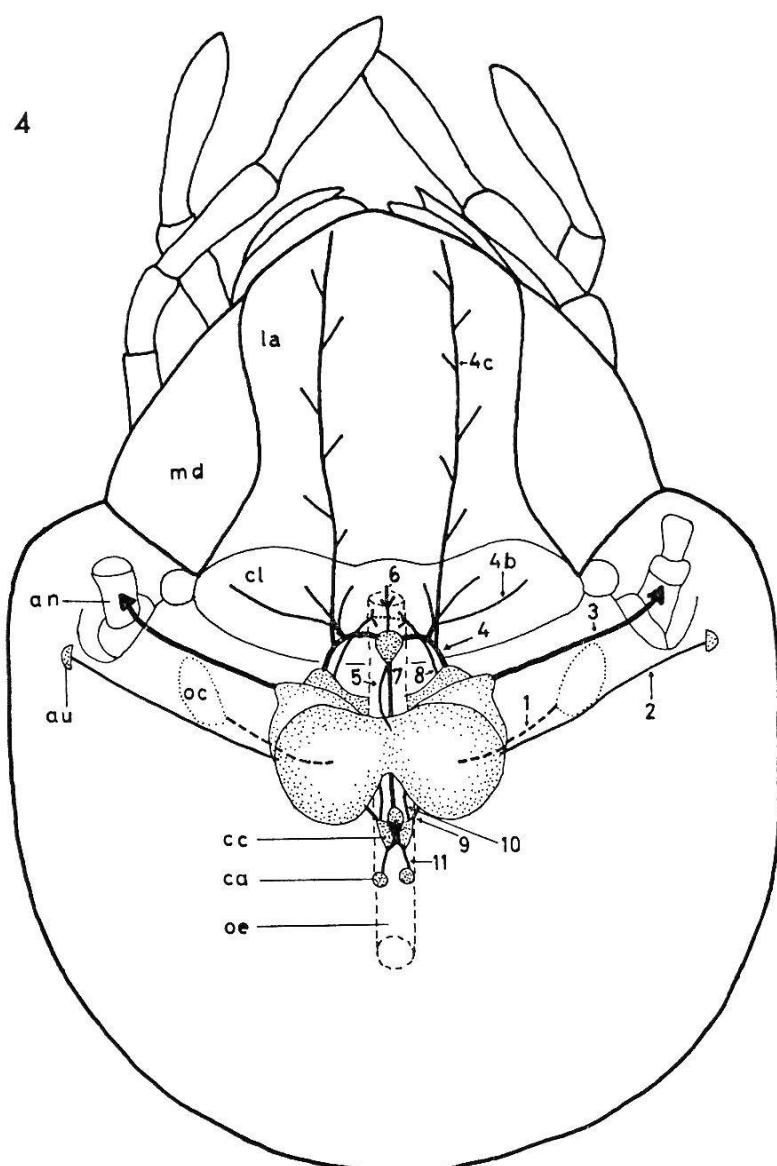
Die Kopfnerven (Abb. 4 und 5) wurden wegen ihrer afferenten und efferenten Bedeutung für das ZNS untersucht, wobei uns hauptsächlich ihre Wurzeln interessieren. An dieser Stelle sei auf die Arbeiten von RICHARD (1950, 1952) hingewiesen, der bei *Kalo-*

Abb. 4. Halbschematische Darstellung der Lagebeziehungen des ZNS und der Kopfnerven, gezeigt am Beispiel des großen Arbeiters (A^1). Dorsalansicht.

Abb. 5. Seitenansicht.

an: Antenne, au: Augenrudiment, ca: Corpus allatum, cc: Corpus cardiacum, cl: Clypeus, gf: Frontalganglion, la: Labrum, lab: Labium, md: Mandibel, max: Maxille, oc: Lage der Ocellen bei Geschlechtstieren, oe: Oesophag.

- | | |
|--|---------------------------------------|
| 1 Verlauf des Ocellennervs bei Geschlechtstieren | 9 lateraler Nerv des Corpus cardiacum |
| 2 Rudiment des Augennervs | 10 medianer Nerv des Corpus cardiacum |
| 3 Antennennerv | 11 Nerv des Corpus allatum |
| 4 Frontolabralnerv | 12 Nervus tegumentalis tritocerebri |
| 4b Äste der Clypeus- und Labral-muskulatur | 13 Hypopharynxnerv |
| 4c Labralnerv | 14 Mandibelner |
| 5 Konnektivnerv | 15 Maxillennerv |
| 6 Nervus procurrents | 16 vorderer Labialnerv |
| 7 Nervus recurrens | 17 hinterer Labialnerv |
| 8 Oesophagnerv | 18 Nervus jugalis |



termes flavicollis den Verlauf, die Verzweigungen und Innervationen der Kopfnerven genau beschrieben hat.

Es hat sich als notwendig erwiesen, gewisse histologische Tatsachen bereits in diesem Teil aufzuführen. Auf Einzelheiten werden wir später noch einmal zurückkommen.

Die weitaus größte Zahl der Nerven, die ihre Wurzeln im Kopf-ZNS haben, sind gemischter Natur. Nur wenige sind rein sensibel oder gar motorisch.

Die Anlagen der meisten Nerven finden sich bereits in der ersten Larve; sie wachsen und differenzieren sich im weiteren Verlauf der postembryonalen Entwicklung. Außer den Ocellen- und Augennerven, die nur bei Geschlechtstieren ausgebildet werden, entwickeln sich die übrigen Kopfnerven bei allen Kästen.

Nervus tömösvary

Die zwei Ocellennerven (Abb. 4) der Geflügelten verlassen die über den Facettenaugen gelegenen Tömösvary'schen Organe (Ocellen) und ziehen als dicke Stränge in den dorsalen Teil der protocerebralen Hemisphären. Sie bestehen aus den zentripetalen Fortsätzen der primären Sinneszellen der Punktaugen und sind rein sensibel.

Bei alten Geschlechtstieren werden sowohl die Ocellen als auch die dazugehörenden Nerven abgebaut. Es finden sich keine funktionellen Sinneszellen mehr, und der Nerv besteht nur noch aus den nicht reduzierten Stützelementen (Glia).

Die Arbeiter und Soldaten sowie alle Larvenstadien, Vorsoldaten und die erste Nymphe besitzen weder Ocellen noch Ocellennerven. Diese sind nur bei den Geflügelten zu finden und können dort vom zweiten Nymphenstadium an als hypodermale Anlage erkannt werden.

Nervus opticus

Von der Basalmembran des Facettenauges zieht der kurze, aber dicke, afferente N. opticus (Abb. 4) bei Geflügelten zum protocerebralen optischen Lobus.

Die Könige und Königinnen verlieren ihre Sehfähigkeit, da ihr optisches System funktionslos wird. Die Cornea des Facettenauges behält ihre ursprüngliche Gestalt, während die darunterliegenden Ommatidien keine Strukturen mehr erkennen lassen und mit Pigment angefüllt sind. An Stelle des N. opticus sind, wie beim Ocellennerv, nur noch Gliaelemente zu erkennen (Abb. 12).

Eine schwache Anlage der Augennerven besteht schon bei der ersten Larve und verbindet auf kürzeste Distanz die noch undeut-

liche, hypodermale Augenbildung mit dem Gehirn. Über die Nymphenstadien zu den Geschlechtstieren findet eine starke Entwicklung des Sehapparates statt. Wie weit er aber in den verschiedenen Stadien bereits fähig wäre, Funktionen zu übernehmen, kann anhand des histologischen Bildes allein nicht festgestellt werden. Sicher ist, daß schon vom ersten Nymphenstadium an Sinneszellen der Augenanlage mit ihren Fortsätzen neben Gliaelementen den N. opticus bilden. Ihre Anzahl wird beständig vermehrt. Die Pigmentierung der Augen setzt erst im 5. Nymphenstadium ein.

Zu den geschlechtslosen Kasten entwickelt sich die Augenanlage und der N. opticus der ersten Larve praktisch nicht weiter. Sie bleiben bis zu den Adulttieren gleich undifferenziert wie nach dem Schlüpfen. Die rudimentären «Augen» bestehen aus wenigen, verdickten Hypodermiszellen, der N. opticus ist lang, aber sehr schwach. Ob er überhaupt eine Funktion ausübt, ist ungewiß.

Nervus connectivus

Bei allen adulten Kasten verbindet dieser unpaare Nerv das mediane, vordere Protocerebrum mit dem stomatogastrischen Frontalganglion (Abb. 5). Er besteht aus dem Axon eines einzigen motorischen Neurons, verläßt das Protocerebrum, zieht im Bogen nach rostral und ventral und mündet ganz hinten ins Frontalganglion ein.

Eine Nervenverbindung des Gehirns mit dem Frontalganglion, über den N. connectivus, kann bei der ersten Larve nicht festgestellt werden, da noch kein dazugehöriges motorisches Neuron ausdifferenziert ist. Bei den nächsten Stadien sind eine oder zwei solcher Nervenzellen mit ihren Fortsätzen ausgebildet. Sind zwei motorische Neurone vorhanden, so entsteht dadurch eine doppelte Anlage des N. connectivus. Dieser Sachverhalt kann von der ersten bis zur dritten Nymphe, bei zweiten und ganz selten bei dritten Larvenstadien gefunden werden. Die einfache und die doppelte Anlage des N. connectivus kommt bei verschiedenen Tieren der gleichen Häutungsgruppe nebeneinander vor (Abb. 6 und 7). In ihrer späteren Entwicklung müssen die Nymphen und Larven mit doppelter Anlage eines der motorischen Neurone zurückbilden. Es werden nie Adulttiere mit paarigem N. connectivus gefunden.

Nerven zu den Corpora cardiaca

2 Nervenpaare, die ihren Ursprung in der Pars intercerebralis haben, verlassen das hintere untere Protocerebrum und innervie-

ren die Corpora cardiaca (Abb. 4 und 5). Ein Paar entspringt median, direkt über dem Oesophag, das andere etwas weiter unten und lateral. Beide zusammen treten an der Vorderseite in die C. cardiaca ein. Bei allen Kasten und Entwicklungsstadien ist diese Organisation anzutreffen. Unterschiede bestehen nur in Dicke und Länge der Nerven.

Nervus antennae

Die Antennennerven des Deutocerebrum sind bei allen Kasten von *B. bellicosus* gut ausgebildet. Aus jeder Deutocerebrumhälfte tritt ein Nerv (Abb. 4 und 5), der in Richtung Antenne verläuft und sich nach Zurücklegen von ungefähr einem Drittel der Distanz in zwei Äste aufspaltet (in unserem Schema nicht dargestellt). Der obere, dicke Ast ist der sensible, der untere, dünnere der motorische Teil des Antennennervs. Die sensiblen Fasern sind Fortsätze der primären Sinneszellen der Antenne und ziehen ins Deutocerebrum. Unter den afferenten verlaufen die efferenten Bahnen, die die Antennen-Muskulatur innervieren.

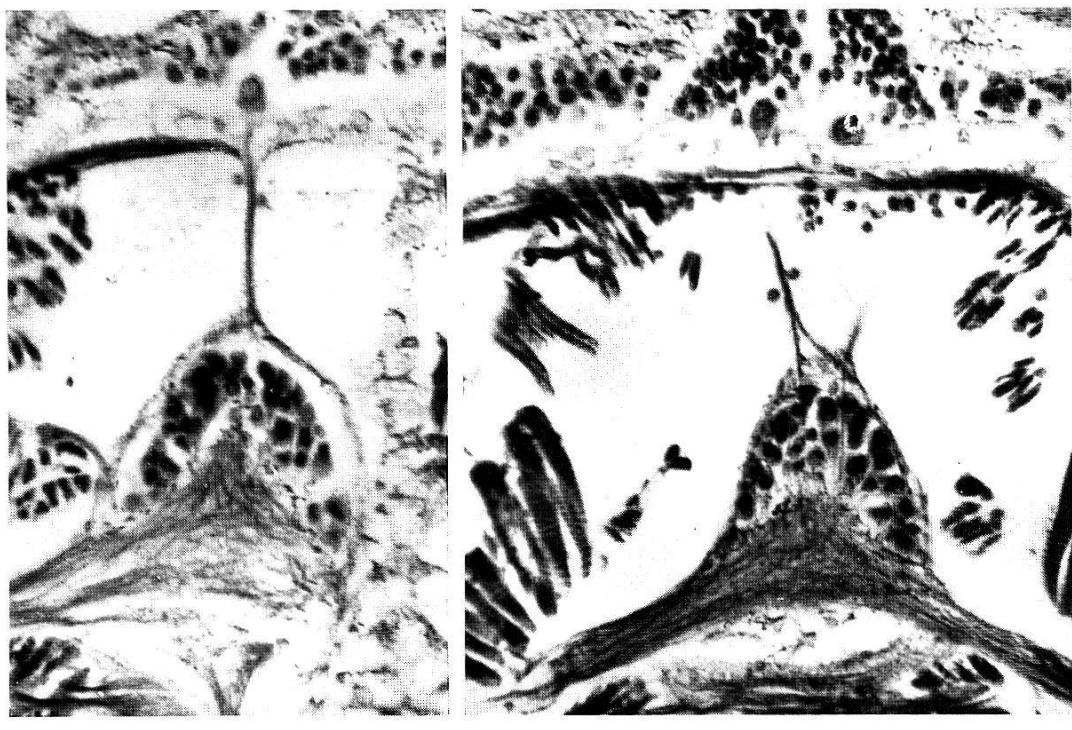
Schon die erste Larve besitzt eine deutliche Anlage dieses Nervs, die in den folgenden Stadien verstärkt wird. Die Trennung in sensiblen und motorischen Teil liegt bei jüngeren Stadien näher beim ZNS und rückt im Laufe der Entwicklung von ihm weg, bis der Adultzustand erreicht wird.

Die auffallend starke Ausbildung besonders des sensiblen Teils dieses Nervs bei allen Kasten und Entwicklungsstadien zeigt, daß die Antennen im Leben von *B. bellicosus* allgemein eine wichtige Rolle spielen, im Gegensatz zu den Augen, die nur für eine gewisse, kurze Zeit den Geschlechtstieren dienen.

Nervus fronto-labralis

Der paarige Frontolabralnerv stellt die Verbindung zwischen dem Tritocerebrum und dem Labrum, Clypeus und stomatogastrischen Nervensystem dar (Abb. 4 und 5). Es handelt sich um einen gemischten Nerv, der, ohne sich in sensible und motorische Äste zu spalten, vom Tritocerebrum nach rostral verläuft. Nach einer kurzen Strecke gabelt er sich. Ein Ast zieht weiter nach vorne und innerviert das Labrum (Labralnerv). Der andere Ast wird nochmals geteilt, wobei ein Teil in den Clypeus, der andere in den vorderen Abschnitt des Frontalganglions zieht (Frontalkonnektiv). Dies gilt für alle adulten Kasten.

Die ersten Larven und alle zweiten Stadien (gL^2 , kL^2 und N^1) besitzen getrennte Wurzeln des Labralnervs und des Nervs zu



6

7

Abb. 6. Unpaare Anlage des Nervus connectivus, der das Frontalganglion (unten) mit dem Gehirn verbindet. Frontalschnitt, Silberimprägnation, Vergrößerung 255 \times ; drittes Nymphenstadium (N^3).

Abb. 7. Paarige Anlage des N. connectivus mit zwei großen Neuronen im OSG, ebenfalls N^3 . Vergrößerung 255 \times .

Clypeus und Frontalganglion. Das Verwachsen zum eigentlichen Frontolabralnerv erfolgt in den dritten Stadien (gL^3 , kL^3 und N^2), wobei die gemeinsame Wurzel noch ganz kurz und erst bei den Tieren nach der nächsten Häutung länger ist (bei Arbeitern im Adultzustand).

Nerven der vorderen, ventralen Oesophagmuskulatur

Alle Stadien von *B. bellicosus* weisen ein weiteres tritocerebrales Nervenpaar auf, welches seinen Ursprung unterhalb der Frontolabralnerven nimmt und die vorderste, ventrale Oesophagmuskulatur innerviert, ohne dem eigentlichen stomatogastrischen System anzugehören (Abb. 4 und 5). Die Nerven beider Seiten stehen unter dem Vorderdarm in kommissuraler Verbindung.

Nervus tegumentalis tritocerebri

Der aus jeder hinteren Tritocerebrumhälfte nach lateral und dorsal ziehende dünne Nerv endet an der Hypodermis des Kopfdaches. Die Sinnesborsten, die er nach HOLMGREN (1909) versorgen soll, wurden bei *B. bellicosus* nicht gefunden. Außer bei der ersten

Larve kommt dieser Nerv bei allen Entwicklungsstadien und Kästen vor.

Die stomatogastrischen Nerven

Die Nervenversorgung des Vorderdarmes ist bei allen Kästen und Entwicklungsstadien nach den gleichen Prinzipien angelegt (Abb. 4 und 5).

Der unpaare Nervus procurrens verläßt das Frontalganglion, zieht nach rostral, verzweigt sich mehrfach und innerviert die obere, vordere Oesophagmuskulatur.

Der unpaare Nervus recurrens verbindet das Frontal- mit dem Hypocerebralganglion. Von da aus zieht seine Fortsetzung weiter in den Thorax zum Ventricularganglion (HOLMGREN, 1909).

Verschiedene kleine Nervenpaare aus Frontal- und Hypocerebralganglion versorgen den Vorderdarm.

Die Unterschlundganglionnerven sind alle senso-motorisch gemischt. Da sich die einzelnen Nerven bei den Kästen und Entwicklungsstadien weitgehend entsprechen, geben wir nur die Situation der Geflügelten an.

Nervus mandibularis

Die Wurzeln des obersten Nervenpaares (Abb. 5) liegen nicht weit von der Medianen frontodorsal am Unterschlundganglion. Der Mandibelner verläuft nach vorne-oben, teilt sich in verschiedene Äste, die nach rostral oder caudal zur Muskulatur und zu den Sinneszellen der Mandibel führen.

An der Unterseite dieser Wurzel entspringt ein dünner Nerv (Abb. 5), der nach caudo-dorsal abbiegt und am Corpus allatum endet.

Nervus hypopharyngis

Der unpaare Nerv verläßt das mediale Unterschlundganglion (Abb. 5) direkt unterhalb der Mandibelnerven, zieht nach rostral, teilt sich in zwei Hauptäste und verzweigt sich im Hypopharynx. Ausnahmsweise und nur bei wenigen Tieren vereinigen sich die beiden Äste nicht zu einer unpaaren Wurzel und münden dicht nebeneinander ins USG. Außerdem wird der Hypopharynx von Abzweigungen der Maxillen- und Labialnerven innerviert.

Nervus maxillaris

Tiefer unten treten die Maxillennerven (Abb. 5) seitlich und vorne aus. Direkt nach dem Verlassen des ZNS teilen sie sich in zwei übereinanderliegende Äste. Der obere Teil ist dicker, verläuft nach vorne und innerviert mit je einer Abzweigung Lacinia, Galea und Palpus. Der untere, dünnerne Teil zieht mehr nach lateral und versorgt hauptsächlich die Maxillenmuskulatur.

Nervus labialis

Die Abschnitte des Labium werden von zwei Nervenpaaren innerviert: von einem größeren, welches vorne ganz ventral ins USG, und von einem dünnen, das ebenfalls ventral, aber weiter hinten einmündet (Abb. 5).

Nervus jugalis

Diesen Namen erhielt nach HOLMGREN (1909) ein dünnes Nervenpaar, das ganz hinten, an der Stelle des Konnektivaustritts, das USG verläßt und in die Halsregion zieht.

V. Innere Struktur

Wie wir oben gesehen haben, erkennt man schon äußerlich eine Gliederung des OSG in die drei klassischen Abschnitte des Insektengehirns. Das Proto-, Deuto- und Tritocerebrum lassen sich auch anhand ihrer inneren Strukturen deutlich abgrenzen, während sich das USG wegen der eng verwachsenen Mandibel-, Maxillen- und Labialzentren weniger übersichtlich darstellt.

Um den Aufbau und die Zusammensetzung dieser sechs Hauptabschnitte des Kopf-ZNS zu zeigen, geben wir zunächst eine Übersicht ihrer Teile und Nerven:

Oberschlundganglion

Protocerebrum

- Lobi protocerebrales (paarig)
- Lobi optici (paarig)
 - Lamina ganglionaris
 - Chiasma externa
 - Medulla externa
 - Chiasma interna
 - Medulla interna