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

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: 13.07.2025

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

Schweizerisches Tropeninstitut Basel
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Das Zentralnervensystem des Kopfes und seine postembryonale Entwicklung bei *Bellicositermes bellicosus* (Smeath.) (Isoptera)

Von HERMANN HECKER

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 297

II. Kurze Schilderung der untersuchten Termitenart 299

III. Arbeitsmethoden 300

IV. Äußere Morphologie 302
a) Definitionen 302
b) Lagebeziehungen des Gehirns 303
c) Bau des Kopf-ZNS 305
d) Kopfnerven 308

V. Innere Struktur 315
a) Cytologie 316
b) Strukturen des Kopf-ZNS 320

VI. Quantitative Untersuchungen 337
a) Oberschlundganglion 338
b) Unterschlundganglion 341
c) Verhältnis USG/OSG 342
d) Prozentualer Anteil der Zentren am Gesamtvolumen des OSG 342

VII. Diskussion 345

Literatur 348
Résumé 350
Summary 351

I. Einleitung

Unter den Insekten wecken vor allem die sozial lebenden durch ihre vielfältigen Erscheinungsformen und komplexen Verhaltensweisen das Interesse der Forscher. Deshalb ist auch das Zentralnervensystem dieser Tiere von vielen Autoren untersucht worden, indem man in ihm besondere Strukturen, die mit dem Sozialverhalten zusammenhängen, zu finden hoffte. 1850 begann DUJARDIN das Nervensystem und hauptsächlich das Gehirn von Hymenopteren zu studieren, wobei er bei Bienen in sezierten Cerebralganglien die Corpora pedunculata entdeckte. Später bearbeitete VILLANES (1887) Wespen, gefolgt von KENYON (1896), der den Feinbau des Bienengehirns beschrieb. Weitere wichtige

Arbeiten nach der Jahrhundertwende sind: HOLMGREN (1909, Isoptera), VON ALTEN (1910, Hymenoptera), PIETSCHKER (1911, Formicidae), VON ROSEN (1913, *Kalotermes flavicollis, Reticulitermes lucifugus*), THOMPSON (1913–19, *Reticulitermes flavipes,* soziale Hymenoptera) und BRETSCHNEIDER (1913–24, Insecta). Eingehend hat HANSTRÖM (1926–40) neben verschiedenen Arthropoden auch das Zentralnervensystem von *Zootermopsis nevadensis* beschrieben. BRUN (1923–32) und PANDAZIS (1930) bearbeiteten soziale Hymenopteren. SCHRADER (1938) schilderte die Entwicklung des ZNS von *Ephestia kühniella.* NEDER (1958) untersuchte Wachstumsallometrien des Schabengehirns und RATZERDORFER (1952) verglich quantitativ die Ausbildung der Cerebralganglion-Abschnitte bei verschiedenen Insektenordnungen. VOWLES (1954/55), einer der wenigen Physiologen auf dem Gebiet des Insekten-ZNS, experimentierte mittels elektrischer Reizeffekte an den Corpora pedunculata von Bienen und Wespen.

Alle diese Arbeiten haben gezeigt, daß sich die Gehirne sozialer Insekten in ihrem Bau von denjenigen anderer Hexapoden hauptsächlich durch die starke Ausdifferenzierung der Corpora pedunculata, denen wichtige Schaltfunktionen zukommen, unterscheiden und die bei den Hymenopteren den höchsten Entwicklungsstand erreichen. Dazu kommt noch, daß der Polymorphismus dieser Tiere sich auch im Grade der Ausbildung einzelner Cerebralganglienzentren widerspiegelt.

Frühere Untersuchungen am Gehirn von Isopteren (HOLMGREN, 1909, VON ROSEN, 1913, THOMPSON, 1916, HANSTRÖM, 1930, 1940) waren vor allem niederen Termiten gewidmet. Sie beschrieben stark entwickelte Corpora pedunculata und Kastenunterschiede im Bau der Cerebralganglien, die sich hauptsächlich in der verschiedenen Ausbildung des optischen Apparates äußern. Funktionelle Augen, Augennerven und Lobi optici sind im Gegensatz zu den sterilen Kasten der Arbeiter und Soldaten nur bei geflügelten Männchen und Weibchen vorhanden. Bei Geschlechtstieren, die nach dem Schwärmen und der Koloniegründung im Dunkeln leben und deren Augen somit von keinem Nutzen mehr sind, verliert das optische System seine Funktionstüchtigkeit und wird abgebaut.

Neuerdings unternahm ZUBERI (1959–63) den Versuch, die Gehirne mehrerer, auch höherer Termitenarten aus den Familien der *Mastotermitidae, Hodotermitidae* und *Termitidae* miteinander zu vergleichen.

Es schien uns nunmehr angezeigt, das Zentralnervensystem des Kopfes einer höheren Termitenart einmal eingehender zu untersuchen. Die Wahl fiel auf die große, hügelbauende *Bellicositermes bellicosus* (Smeath.), die einen starken Polymorphismus aufweist. Anatomisch-histologisch wird der Bau des Kopf-ZNS, vor allem das Gehirn der verschiedenen Kasten untersucht und verglichen. Weil seine postembryonale Entwicklung bei Termiten noch nie vollständig abgeklärt worden ist, verfolgen wir die Ausdifferenzierung und das Wachstum der Ganglien vom ersten indifferenten Larvenstadium an über die Larven- und Nymphenstadien bis zu den Adulttieren. Dies soll zeigen, wann die verschiedenen Gehirnzentren angelegt werden, wie sie sich weiter entwickeln und von welchem Zeitpunkt an sich Kastenunterschiede bemerkbar machen. Die anatomischen Befunde werden durch quantitative Untersuchungen ergänzt und in diesem Zusammenhang diskutiert.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Geigy, für seine Anregungen, sein stetes Interesse an dieser Dissertation und für den Arbeitsplatz am Schweizerischen Tropeninstitut herzlich danken. Herrn Dr. E. Ernst spreche ich für seine Ratschläge, das Sammeln und Determinieren der Termiten meinen Dank aus. Dies gilt auch für alle meine Freunde und Kollegen, die mir im Laufe dieser Studie in irgendeiner Weise behilflich waren.

II. Kurze Schilderung der untersuchten Termitenart

Untersucht wurde das Kopf-ZNS von *Bellicositermes bellicosus* (Smeath.) aus der Familie der *Termitidae*. Nach EMERSON (1928) finden wir sie nur in Afrika, wo ihr Verbreitungsgebiet auf dem Kontinent im Norden durch den 15. Breitengrad begrenzt wird, während es im Süden an der Ostküste in Natal bei 28° und im Westen bei 18° S-Breite endet.

B. bellicosus lebt hauptsächlich in den Savannen; aber auch in Waldbezirken, außer im geschlossenen aequatorialen Regenwald des Kongo, kommt sie vereinzelt vor.

Nach GRASSÉ (1937) und GRASSÉ & NOIROT (1958/1961) wohnen diese Termiten in meist flachen und zum Teil unterirdischen Kuppelbauten. Selten besitzen die Nester Turmaufsätze, ein Keller ist nicht besonders gut ausgebildet. Dies sind Unterschiede zu der verwandten Art, *B. natalensis*. Die äußere Hülle des Baus besteht aus einem von wenigen Lüftungskanälen durchzogenen dicken Erdmantel, der den bewohnten inneren Kern mit der zentralen Königinzelle und den Pilzgärten vor klimatischen und mechanischen Außeneinflüssen schützt.

König und Königin leben zusammen in ihrer Zelle, die durch enge, nur für Arbeiter (nicht aber für die Soldaten!) passierbare Gänge mit der übrigen Kolonie verbunden ist. Sie werden von Arbeitern gefüttert und gepflegt. Die Fortbewegung der Königin ist durch die enorme Hypertrophie des Abdomens (Physogastrie) beinahe verunmöglicht. Auch der kleinere König kann die Zelle nicht verlassen. Das Geschlechtstierpaar widmet sich allein der Fortpflanzung und Vermehrung seines Staates.

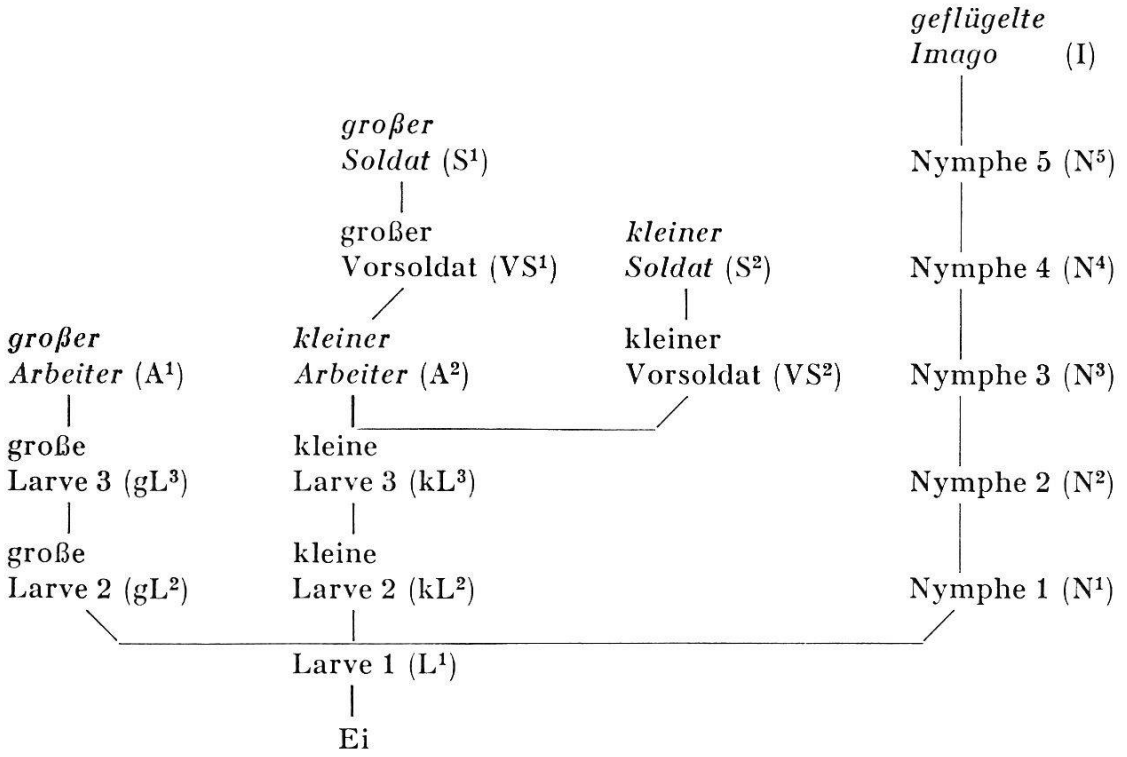
Die Feindabwehr besorgt eine separate Kaste, die großen und kleinen Soldaten. Sie packen Angreifer (vor allem Ameisen) mit ihren starken Mandibeln und verschließen akzidentell im Bau entstehende Öffnungen mit ihren großen gepanzerten Köpfen. Die bei andern Termiten wichtige Stirndrüse ist bei *Bellicositermes* von geringer Bedeutung, obwohl sie speziell beim großen Soldaten gut ausgebildet ist.

Auch bei den Arbeitern finden wir große und kleine Formen. Ihre Aufgaben sind vielgestaltig, indem ihnen der Aufbau, der Abbruch nicht mehr gebrauchter Teile der Kolonie sowie die Umgestaltung des Nestes obliegen. Sie atzen das Königspaar und die Soldaten, die wegen ihrer spezialisierten Mundwerkzeuge nicht selbständig fressen können, sowie die Brut mit vorbereiteter Nahrung. Tagsüber gedeckt von Galerien, nachts gelegentlich auch unter freiem Himmel, sammeln die Arbeiter Holz und andere cellulosehaltige Stoffe, die von *B. bellicosus* im Gegensatz zu *B. natalensis* nicht gespeichert, sondern nach Zerkauen sogleich in den Pilzgärten angelegt werden. Dort wird die Cellulose von den Pilzen für die Termiten zur weiteren Verwertung aufgeschlossen.

Zwischen großen und kleinen Arbeitern besteht keine absolute Arbeitsteilung. Doch zeigen sich hiefür gewisse Ansätze. Die kleinen Arbeiter sind hauptsächlich im Innern des Nestes beschäftigt. Sie betreuen das Königspaar, die Pilzgärten und die Brut. Daneben sind sie es, die die meisten Nestreparaturen ausführen. Die Nahrungssuche besorgen vor allem große Arbeiter. Wir treffen aber beinahe immer einige kleine Formen mit den großen zusammen und umgekehrt. In den verschiedenen Aufgabenbezirken überwiegen dennoch deutlich entweder die großen oder die kleinen Arbeiter (mündliche Mitteilung von Dr. E. Ernst, Schweizerisches Tropeninstitut, Basel).

Neben diesen ausgewachsenen Kasten finden wir Eier und Jungtiere (meist Larven genannt) in allen Entwicklungsstadien im Nest. Larven, die zu Soldaten oder Arbeitern werden, sind das ganze Jahr hindurch vorhanden; Nymphen, die zu jungen Geschlechtstieren heranwachsen, nur zu gewissen Zeiten.

Die postembryonale Entwicklung und die Kastendifferenzierung wurden von BATHELLIER (1924) und neuerdings von NOIROT (1955) geklärt:



Die von uns verwendeten *Bellicositermes bellicosus* stammten zum größten Teil aus Ostafrika (Ifakara, Tanzania). Sie sind von Mitarbeitern des Schweiz. Tropeninstituts, den Drs. E. Ernst, E. Hofmann und W. Häusermann, in den Jahren 1962–65 gesammelt worden. Geflügelte Geschlechtstiere fixierte Dr. E. Ernst 1964 an der Elfenbeinküste. Diese Termiten unterscheiden sich weder in ihrer äußeren Morphologie noch im Gehirnbau von denjenigen aus Ostafrika.

III. Arbeitsmethoden

a) Unterscheidung der Larven- und Nymphenstadien

TABELLE 1

	Kopfbreite (mm)			*Kopfbreite* (mm)	
	Extremwerte	Mittelwerte		Extremwerte	Mittelwerte
L^1 (31)	0,5 –0,62	0,55	N^1 (12)	0,74–0,82	0,76
kL^2 (50)	0,7 –0,85	0,77	N^2 (26)	1,0 –1,15	1,07
gL^2 (45)	0,9 –1,05	0,94	N^3 (40)	1,5 –1,65	1,56
kL^3 (34)	1,15–1,25	1,21	N^4 (39)	1,95–2,22	2,12
gL^3 (61)	1,65–1,85	1,74	N^5 (27)	2,65–2,92	2,76

(Anzahl der gemessenen Tiere in Klammern.)

Um die Häutungsstadien von Larven und Nymphen abzugrenzen, wurde die Breite der Kopfkapseln gemessen. Diese Werte der einzelnen Stadien überschneiden sich nicht, so daß einwandfrei sowohl bei den Larven als auch bei den Nymphen je fünf Gruppen gefunden werden. Die Nymphen besitzen im Gegensatz zu den Larven in allen Stadien Flügelscheiden an Meso- und Metathorax. Bei der N^1 sind die Flügelanlagen noch ganz klein, werden aber bei den folgenden Stadien größer und gut sichtbar.

Tabelle 1 zeigt die Kopfkapselbreiten der Larven und Nymphen von *B. bellicosus* als Ergänzung zu NOIROT (1955), der Larven von *B. natalensis* gemessen hat. Die Werte der beiden nahe verwandten Arten zeigen eine weitgehende Übereinstimmung.

b) Histologie

Der größte Teil des Tiermaterials wurde in Bouin-Dubosq, Carnoy und Formol 4% fixiert. Für Neurosekretfärbungen wurden wässerige Fixierungen gebraucht, wie Helly's Gemisch und eine Modifikation von Bouin (nach HALMI, 1952). Zur Darstellung von Nervenfasern bewährte sich die Fixierung in Alkohol 85% am besten.

Das Entwässern und Einbetten der Termitenköpfe erfolgte über Alkohol, Butanol, Butanol-Paraffin-Gemische in Paraffin (Schmelzpunkt 62° C) mit Zusatz von bis zu 8% Bienenwachs. Diese Mischung weist sowohl für harte Adulttiere wie auch für weichere Larven und Nymphen gute Schneideigenschaften auf.

Für Übersichten und Neurosekret wurde 5–7 μ dick geschnitten, für Nervenbahnenverlauf 10–12 μ.

Gefärbt wurde mit Haematoxylin nach Heidenhain, Delafield, Gallocyanin und Azan. Neurosekretgrana in den großen Zellen der Pars intercerebralis ließen sich mit Chromhaematoxylin-Phloxin (GOMORI, 1941), noch besser mit der Paraldehyd-Fuchsin-Modifikation nach HALMI (1952) darstellen. Die Nervenfaserfärbung mit herkömmlichen Rezepten ergab sowohl für Block- als auch für Schnittimprägnation negative Resultate. Ansätze einer Faserversilberung zeigten sich bei Schnitten nach den Methoden von Bodian (in ROMEIS, 1948), UNGEWITTER (1951) und BETCHAKU (1960).

Eine brauchbare Darstellung der Nervenelemente von *Bellicositermes* gelang erst durch eine selbst ermittelte Kombination und Modifikation dieser Methoden. Die Schnitte werden aufgeklebt, entparaffiniert, celloidiniert und über Alkohol in dest. Wasser verbracht. Darauf folgt:

1. Vorbehandlung

Kupfersulfat ($CuSO_4 \cdot 5\,H_2O$)	2 g	40° C	2 Std.
dest. Wasser	100 ml		

2. dest. Wasser 3mal
3. Imprägnation

Silbernitrat	2 g		
Harnstoff (Katalysator)	20 g	40° C	24 Std.
dest. Wasser	100 ml		

4. dest. Wasser 1mal
5. Entwickeln (Reduktion der Silberionen)

wasserfreies Natriumsulfit	10 g		
Hydrochinon	2 g	40° C	10 Min.
Harnstoff (Katalysator)	20 g		
dest. Wasser	100 ml		

6. dest. Wasser 3mal.

Um gleichmäßigere 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 Umrisse 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, wägt 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 Kasten von *B. bellicosus* betrachten wir die geflügelte Imago (Männchen und Weibchen), von der die sterilen Kasten 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 Kasten 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 Stirndrüse.

Prognathe und orthognathe Kopfhaltung beeinflussen die mor-

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

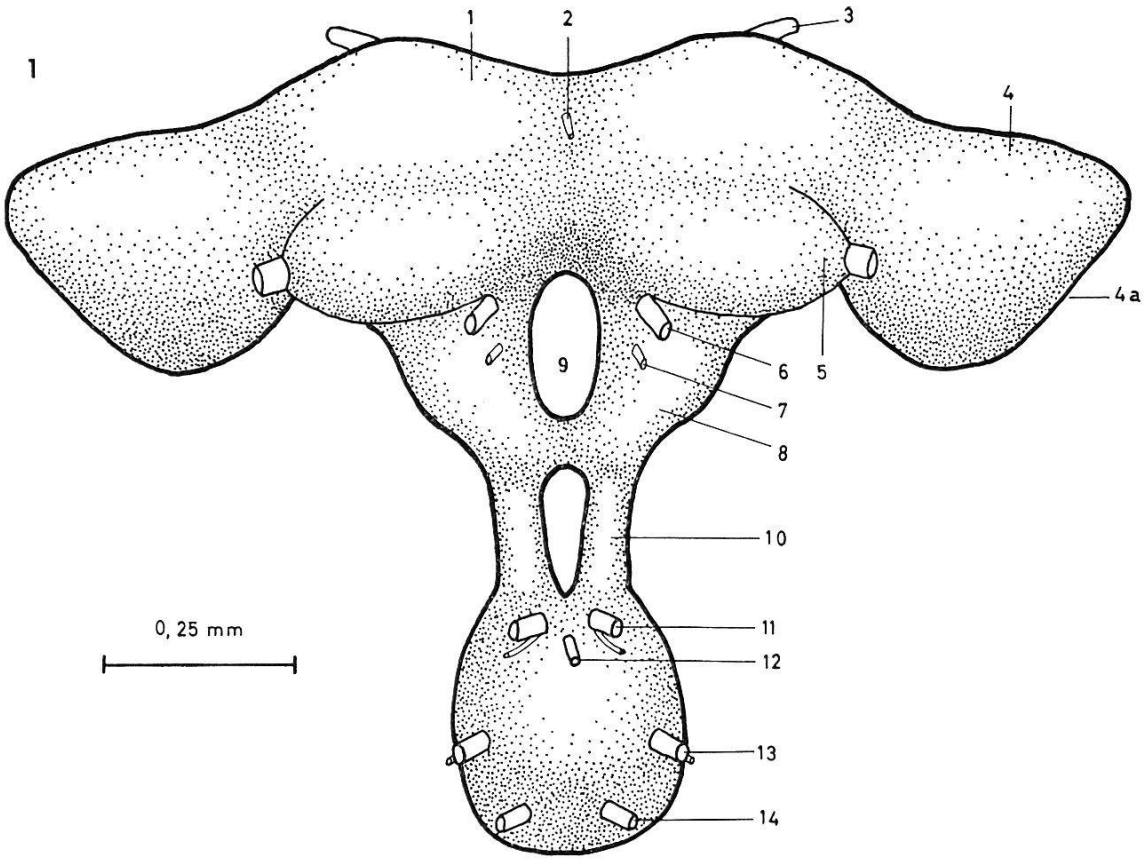
Nach den adulten Kasten sind die Verhältnisse bei den Entwicklungsstadien zu untersuchen. Ober- und Unterschlundganglion der ersten Larve füllen die zwei vorderen Drittel der Kopfkapsel sowohl in der Höhe als auch in der Breite weitgehend aus. Hinter dem ZNS nimmt die erst schwach ausgebildete Muskulatur 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.

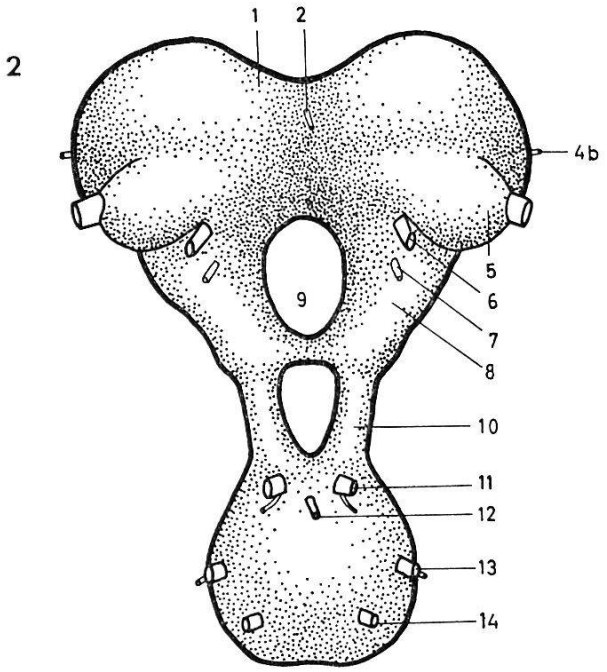
c) Bau des Kopf-ZNS

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.





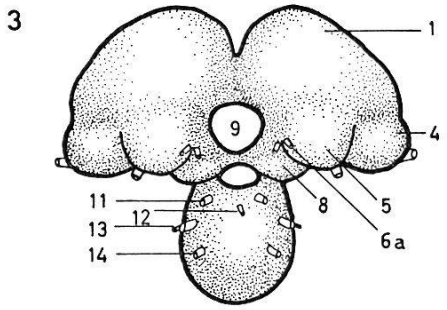


Abb. 1. Rekonstruktion des Ober- und Unterschlundganglions, Rostralansicht; geflügeltes Geschlechtstier (I).
Abb. 2. Kleiner Soldat (S^2).
Abb. 3. Erstes Larvenstadium (L^1).

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 Oesophagnerv
8 Tritocerebrum
9 Oesophagalraum
10 Schlundkonnektiv
11 Mandibelnerv
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—160 μ.

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 dazugehörenden 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 dazugehörenden Nerven. Konnektive, die Ober- und Unterschlund-

ganglion verbinden, sind bei der ersten Larve äußerlich noch nicht sichtbar, da sie erst 5—10 μ 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

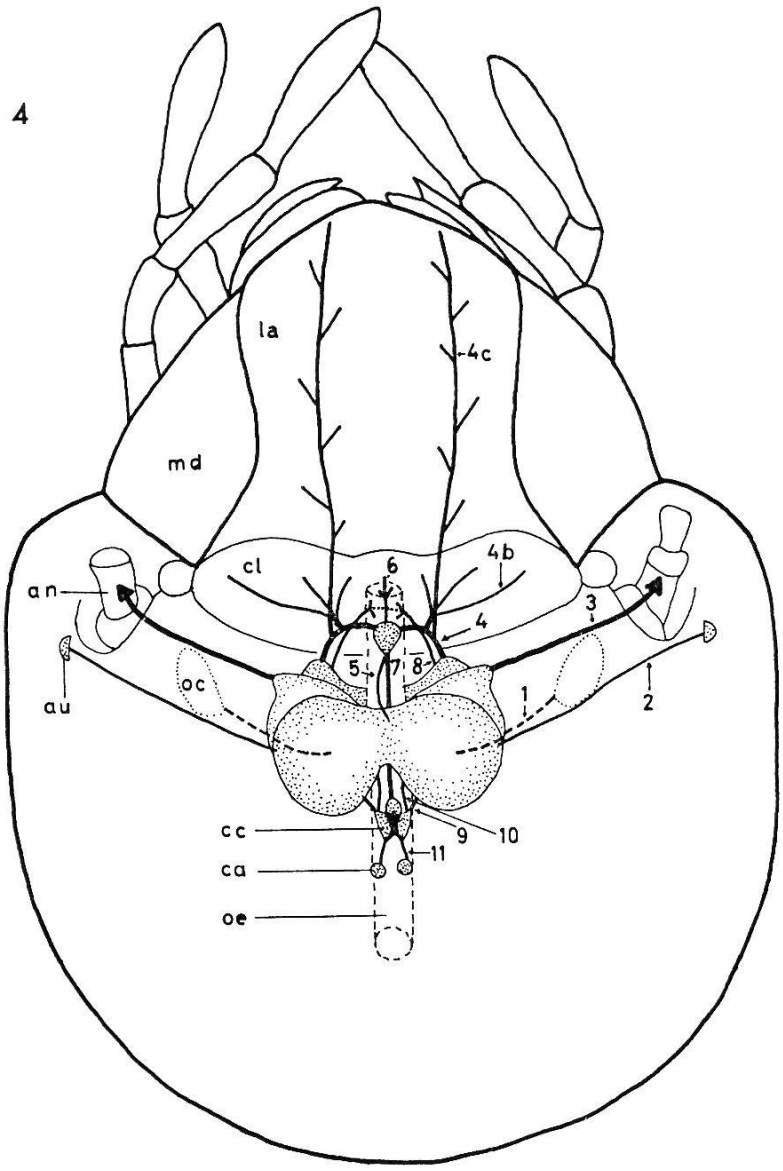
Die Kopfnerven (Abb. 4 und 5) wurden wegen ihrer afferenten und efferenten Bedeutung für das ZNS untersucht, wobei uns hauptsächlich ihre Wurzeln interessieren. An dieser Stelle sei auf die Arbeiten von RICHARD (1950, 1952) hingewiesen, der bei *Kalo-*

Abb. 4. Halbschematische Darstellung der Lagebeziehungen des ZNS und der Kopfnerven, gezeigt am Beispiel des großen Arbeiters (A^1). Dorsalansicht.
Abb. 5. Seitenansicht.

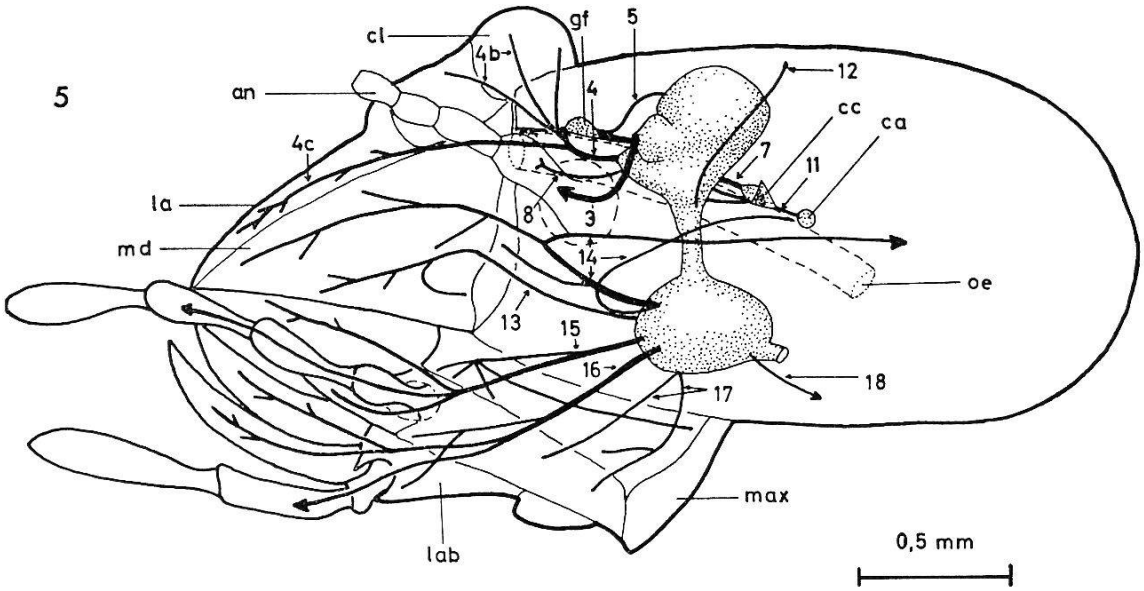
an: Antenne, au: Augenrudiment, ca: Corpus allatum, cc: Corpus cardiacum, cl: Clypeus, gf: Frontalganglion, la: Labrum, lab: Labium, md: Mandibel, max: Maxille, oc: Lage der Ocelle bei Geschlechtstieren, oe: Oesophag.

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

4


la
4c
md
cl
6
4b
an
3
4
5
7
8
oc
au
1
2
cc
9
10
11
ca
oe

5


cl
gf
5
4b
12
an
4
cc
ca
4c
7
11
la
8
3
md
14
oe
13
15
16
18
17
max
lab
0,5 mm

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 Kasten.

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. Wieweit 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 dazugehörendes 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 spätern 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, dickere 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.

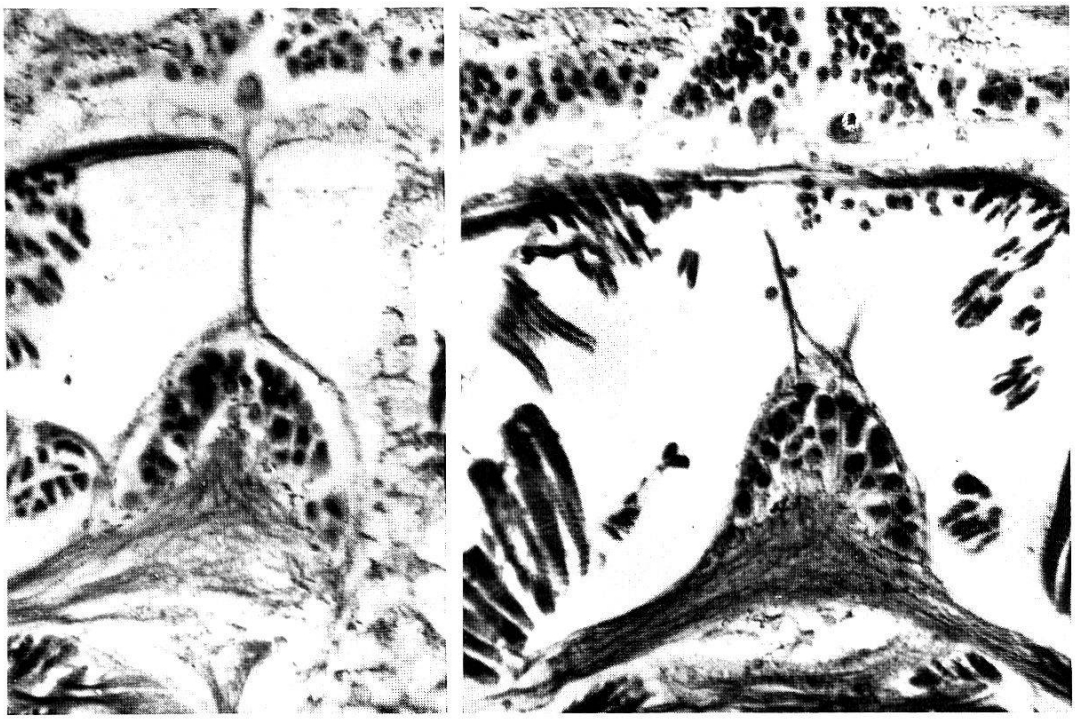
Schon die erste Larve besitzt eine deutliche Anlage dieses Nervs, die in den folgenden Stadien verstärkt wird. Die Trennung in sensibeln und motorischen Teil liegt bei jüngeren Stadien näher beim ZNS und rückt im Laufe der Entwicklung von ihm weg, bis der Adultzustand erreicht wird.

Die auffallend starke Ausbildung besonders des sensibeln 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 ×; drittes Nymphenstadium (N^3).
Abb. 7. Paarige Anlage des N. connectivus mit zwei großen Neuronen im OSG, ebenfalls N^3. Vergrößerung 255 ×.

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 Kasten vor.

Die stomatogastrischen Nerven

Die Nervenversorgung des Vorderdarmes ist bei allen Kasten 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 Ventriculargangliion (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 Kasten 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 Mandibelnerv 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 mediane 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, dünnere 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

Sehkommissur

Corpora pedunculata (paarig)
- Globulizellen
- Calyx
- Pedunculus
- Cauliculus
- Balken
- untere rückläufige Wurzel

Zentralkörper
Protocerebralbrücke
Ventralkörper (paarig)
Protocerebralkommissur
Pars intercerebralis
Ocellennerven (paarig)
Augennerven (paarig)
Konnektivnerv
Nerven der Corpora cardiaca (2 Paare)

Deutocerebrum
- Deutocerebralkommissur
- Antennennerven (paarig)

Tritocerebrum
- Tritocerebralkommissur
- Frontolabralnerven (paarig)
- Oesophagnerven (paarig)
- Tegumentnerven (paarig)

Schlundkonnektive (paarig)

Unterschlundganglion

Mandibelzentrum
- Mandibelnerven (paarig)
- Hypopharynxnerv
- Nerven der Corpora allata (paarig)

Maxillenzentrum
- Maxillennerven (paarig)

Labialzentrum
- Labialnerven (2 Paare)
- Jugalnerven (paarig)

a) Cytologie

Das ZNS des Kopfes setzt sich aus verschiedenen Zelltypen zusammen. Wir finden folgende Nervenzellen mit Leitungsaufgaben:

— Verbindungs- und Schalt- bzw. Assoziationsneurone (Syn.),
— motorische Neurone oder Motoneurone,
— neurosekretorische Zellen.

Gliazellen dienen als Stützelemente, und Tracheen sorgen für die Sauerstoffzufuhr. Die genannten Gebilde sind alle ectodermalen

Ursprungs. Im Gegensatz dazu ist das Perilemma, d. h. die Hülle, welche das ZNS und die Nerven umgibt, ein Produkt des Mesoderms.

Neurone

Die Neurone von *B. bellicosus* entstehen während der Embryonal- und Postembryonalentwicklung aus Neuroblasten. Im ersten Larvenstadium ist erst eine kleine Anzahl von Nervenzellen fertig ausgebildet. Im OSG sind dies ausschließlich Schalt- und Verbindungsneurone, während im USG bereits vereinzelte Motoneurone gefunden werden. Neurosekretzellen lassen sich in diesem Stadium noch nicht nachweisen. In den zweiten Entwicklungsstadien (kL^2, gL^2 und N^1) findet eine weitgehende Ausdifferenzierung aller drei Zelltypen statt. Die assoziativen Neurone werden stark vermehrt, Motoneurone auch im OSG angelegt und erste Neurosekretzellen differenziert. Die letzten Neuroblasten bilden sich aber erst kurz nach der imaginalen Häutung zu fertigen Neuronen um. Dies erkennen wir daran, daß bei frisch gehäuteten, wenig pigmentierten Adulttieren immer noch Neuroblastenteilungen beobachtet werden. Bei älteren, vollständig auspigmentierten Tieren sind keine Mitosen mehr feststellbar.

Die Neuroblasten besitzen einen etwas länglichen Kern (4 bis 9 μ ϕ) mit granulösem, ziemlich locker angeordnetem Chromatin und meist einem Nucleolus (Abb. 8). Ihr Plasmaanteil ist im Verhältnis zum Kern recht ansehnlich. Reizleitende Fortsätze fehlen den Neuroblasten noch und entstehen erst bei der Umwandlung zu Neuronen. Dies äußert sich auch darin, daß im ZNS junger Entwicklungsstadien, die viele Neuroblasten und wenig Neurone besitzen, das Verhältnis Kern-/Fasermasse deutlich zugunsten der Kernkalotten betont ist. Es ändert sich im Laufe der Weiterentwicklung, wenn sich immer mehr Neurone differenzieren. Die auswachsenden Fortsätze bilden dann gegenüber dem Zellkörperanteil eine zusehends voluminösere Fasermasse.

Der Zelleib der Neurone besteht aus einem Kern mit meist einem, selten zwei oder mehreren Nucleoli und dem umgebenden Plasma. Kerngröße, Chromatindichte und Plasmaanteil schwanken je nach Neurontyp. Alle sind unipolar, d. h. sie besitzen nur einen Zellfortsatz, der sich in Axon (efferent) und Dendriten (afferent) aufteilt.

Auf Grund sämtlicher optisch festgestellten Gegebenheiten kommen wir zu folgender Funktionsbeschreibung. Verbindungs- und Schaltneurone (assoziative Neurone) nehmen sensible Reize auf, die über afferente Fasern in ein Sinneszentrum (z. B. Lobus opticus, Deutocerebrum usw.) gelangen. Diese Impulse werden ent-

weder direkt auf motorische Neurone übertragen, wodurch auf kürzestem Weg eine Impulsumkehr vorgenommen wird; oder sie werden mit solchen aus anderen Sinneszentren assoziiert und dann an efferente Elemente abgegeben. Als weitere Möglichkeit können Verbindungsneurone die Reize zu speziellen Schaltstellen weiterleiten, wo eine reiche Assoziation von Impulsen aus verschiedenen Sinneszentren stattfindet. Von da aus werden die resultierenden Reize zu motorischen Zellen geleitet. Die einzelnen Sinneszentren und Schaltstellen sind später noch zu behandeln. Ihrem Bau nach lassen sich Verbindungs- und Schaltneurone bei *B. bellicosus* nicht unterscheiden. Alle assoziativen Neurone (Abb. 8 b + c) sind relativ klein, variieren aber doch in ihrer Größe. Es sind Zellen mit chromatinreichem Kern und wenig Cytoplasma. Am kleinsten sind die Schaltneurone der Corpora pedunculata (Globulizellen), deren Kern 4—6 μ ϕ aufweist, viel Chromatin besitzt und nur von einer ganz dünnen Plasmaschicht umgeben ist (Abb. 8 b). Jene des Lobus opticus sind etwas größer, und die Assoziationsneurone der weiteren Zentren des Kopf-ZNS sind am größten. Ihre Kerne weisen bis 10 μ ϕ auf, und ihr Plasmateil ist bedeutend besser ausgebildet als bei den Globulizellen (Abb. 8 c).

Motoneurone werden vereinzelt schon bei der ersten Larve im USG angelegt. Bereits zu diesem Zeitpunkt sind sie größer als alle anderen Neurone. Ihr Kern mißt 6—12 μ ϕ, besitzt ein lockeres Chromatingerüst mit meist einem Nucleolus. Ihr Plasmaleib ist groß. In den folgenden Häutungsstadien wachsen diese Motoneurone heran, und auch im OSG werden sie vom 2. Stadium an ausdifferenziert. Die Größe dieser Zellen ist beträchtlich, erreichen sie doch im USG von Soldaten Durchmesser bis zu 25 μ, wovon der Kern bis 18 μ einnimmt (Abb. 8 d). Die Motoneurone des OSG sind nicht so groß und messen höchstens 18 μ ϕ (Kern 12 μ ϕ). Ihre Dendriten nehmen von Schalt- und Verbindungsneuronen Reize auf und leiten sie über das Axon zu Erfolgsorganen.

In ihrer Gestalt gleichen die Neurosekretzellen der Pars intercerebralis (Abb. 8 e) motorischen Neuronen, und es wird angenommen, daß sie aus solchen durch Spezialisierung entstanden sind. Auch sie sind groß (ϕ bis 20 μ), besitzen einen relativ chromatinarmen Kern (ϕ bis 10 μ) mit einem oder auch zwei bis mehreren Nucleoli. Trotz ihrer Sekretionsfunktion finden sich in Neurosekretzellen, wie in den anderen Neuronen, Neurofibrillen, die auf Reizleitung hindeuten. Nur bei wenigen Tieren, die sich gerade in der imaginalen Häutung befanden, war es möglich, Sekretgrana im Cytoplasma anzufärben. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß diese spezialisierten Neurone nur zu gewissen Zeiten aktiv sezernieren.

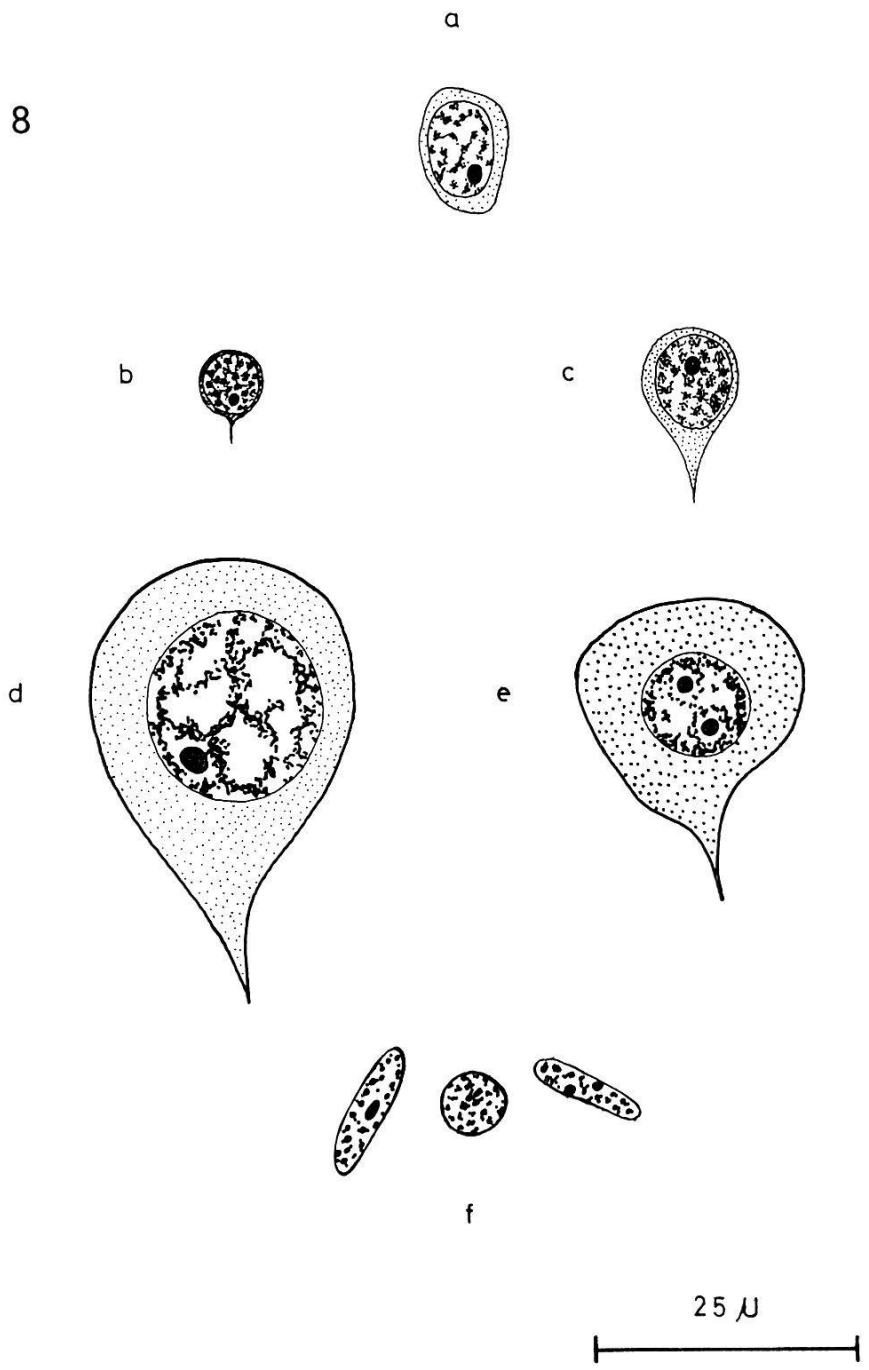


Abb. 8. Zell- und Kerntypen des ZNS nach Haematoxylinfärbung (Heidenhain).

a Neuroblast aus dem OSG einer ersten Larve (L^1).
b Globulizelle (Corpora pedunculata) eines kleinen Arbeiters (A^2).
c Assoziationsneuron aus dem Deutocerebrum des A^2.
d Motoneuron (USG) eines kleinen Soldaten (S^2).
e Neurosekretzelle aus der Pars intercerebralis eines alten Weibchens (♀).
f Gliakerne eines geflügelten Geschlechtstieres (I); der mittlere Kern stammt aus dem Deutocerebrum, die zwei länglichen Kerne aus dem Antennennerv.

Gliazellen

Die Gliazellen im ZNS und in den Nerven von *B. bellicosus* sind Stützelemente ohne nervöse Leitungsaufgaben und liegen zwischen den Neuronen. Hauptsächlich anhand ihrer charakteristischen Kerne (Abb. 8 f) lassen sie sich erkennen, indem sie eine deutliche Kernmembran, einen Nucleolus und lockeres, in einzelne Schollen verteiltes Chromatin besitzen. Je nach ihrer Lage weisen die Kerne verschiedene Gestalt auf. In Ganglien, sei es zwischen Zellkörpern oder in der Fasermasse, sind sie rund bis schwach oval, in den Kopfnerven hingegen langgestreckt, spindel- bis stäbchenförmig. Gliazellen sind vom ersten Larvenstadium an vorhanden. Eine Aufteilung in verschiedene Typen, wie das z. B. bei Wirbeltieren möglich ist, läßt sich bei *B. bellicosus* nicht vornehmen. Die Gliazellen zeigen unter sich keine strukturellen Unterschiede und scheinen nur Formabwandlungen eines einzigen Typs darzustellen.

Tracheen

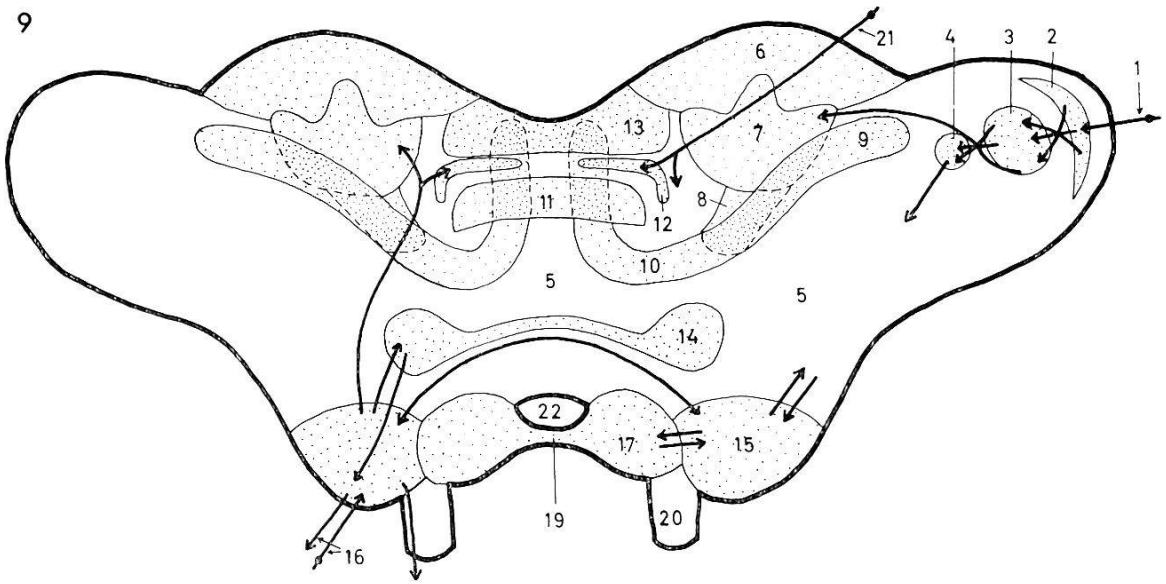
Tracheenabzweigungen der großen Kopfstämme treten in das Gehirn und USG ein und sorgen mit mannigfaltigen Verzweigungen für den Gasaustausch in diesen funktionell aktiven Organen. Ihre Chitinstruktur verleiht zudem dem ZNS eine gewisse innere Festigung.

Perilemma

Das Perilemma besteht nach SCHARRER (1939) aus einer dem ZNS und den Nerven anliegenden einschichtigen mesodermalen Perineuriumzellage, deren Kerne den Gliakernen ähnlich sind. Diese Zellen bilden nach außen die Neurallamelle, eine Hülle, die sich bei den Kasten von *B. bellicosus* auf eine ganz feine Lamelle beschränkt. Die erste Larve besitzt nur die Perineuriumzellschicht, welche dann in den folgenden Entwicklungsstadien die Neurallamelle bildet.

b) Strukturen des Kopf-ZNS

Bei der Aufstellung der nun folgenden topographischen Schemata werden auch die möglichen Funktionen der verschiedenen Gehirnteile diskutiert. Wir haben die uns gesichert erscheinenden Reizleitungsrichtungen in den Abb. 9 und 10 mit entsprechenden Pfeilen markiert.



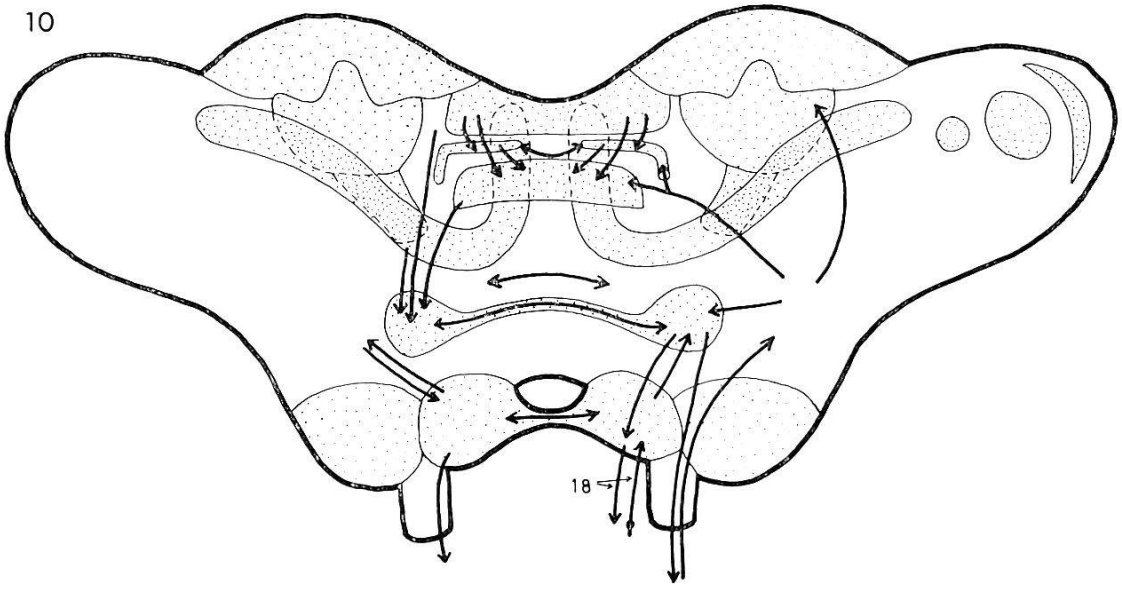


Abb. 9. Schema der nervösen Verbindungen der OSG-Zentren. Der Faserverlauf und die wahrscheinliche Richtung der Reizleitung wird durch Pfeile markiert. Lobus opticus, Ocellennerv und Deutocerebrum.

Abb. 10. Übrige, in Abb. 9 nicht dargestellte Verbindungen der Protocerebralloben, Corpora pedunculata, Zentralkörper, Protocerebralbrücke, Ventralkörper und Tritocerebrum.

1	Nervus opticus	
2	Lamina ganglionaris	
3	Medulla externa	
4	Medulla interna	
5	Protocerebrallobus	
6	Globulizellen	Corpora pedunculata
7	Calyx	Corpora pedunculata
8	Pedunculus	Corpora pedunculata
9	Cauliculus	Corpora pedunculata
10	Balken und untere rückläufige Wurzel	Corpora pedunculata
11	Zentralkörper	
12	Protocerebralbrücke	
13	Pars intercerebralis	
14	Ventralkörper	
15	Deutocerebrum	
16	Antennennerv	
17	Tritocerebrum	
18	Tritocerebralnerven	
19	Tritocerebralkommissur (Schlundkommissur)	
20	Schlundkonnektiv	
21	Ocellennerv	
22	Oesophag-Durchtritt	

Protocerebrum

Den Hauptanteil des Gehirns bildet das Protocerebrum, das über dem Deuto- und Tritocerebrum liegt. Es umfaßt Augen-, Ocellen- und Assoziationszentren sowie die Pars intercerebralis.

Lobi optici

Die lateralen optischen Loben, die Augenzentren, sind bei den geflügelten Männchen und Weibchen aus drei Fasermassen mit dazugehörenden Kerngebieten zusammengesetzt. Distal (links in Abb. 11) liegt die Lamina ganglionaris in Form einer halben Hohlkugel, deren Höhlung nach medio-rostral schaut. Von massiger Gestalt ist die Medulla externa, die das größte Volumen der drei Abschnitte des Lobus opticus besitzt. Die oval-kugelige Medulla interna, an der Innenseite mit dem zentralen Protocerebrum verbunden, ist der kleinste der drei Teile.

Die Zellen des Lobus opticus sind Verbindungs- und Schaltneurone, dazwischen finden sich, wie in allen Teilen des ZNS, Gliaelemente. Solche bilden auch zwischen Medulla interna und externa, zwischen Medulla externa und Lamina ganglionaris je eine kompakte Stützstruktur, die durch enge Zusammenballung von Zellen entstanden ist.

Alle afferenten Nervenfasern kommen vom Auge in die Lamina ganglionaris (Abb. 9), die sie teils durchqueren und sich direkt zur Medulla externa ziehen, oder die Reize werden von den Neuronen der Lamina ganglionaris übernommen und dann zur äußeren Medulla weitergeleitet. Dazwischen liegt das Chiasma externa (gekreuzte Pfeile in Abb. 9), das eine räumliche Kreuzung von vielen, aber nicht aller Fasern bewirkt. Das innere Chiasma, zwischen Medulla externa und interna, ist weniger ausgeprägt als das äußere, weil weit mehr Fasern direkt zur Medulla interna ziehen, ohne sich zu kreuzen. Ein deutliches Faserbündel verläßt die äußere Medulla, zieht hinter der Medulla interna durch, wobei aus dieser weitere Fasern aufgenommen werden. Es bildet so die direkte Verbindung zum Calyx der Corpora pedunculata und die Sehkommissur, die über dem Zentralkörper die optischen Loben beider Seiten verbindet. Der Großteil der Nervenbahnen aber verläßt die Medulla interna und tritt in den Protocerebrallobus ein, wo sie mit assoziativen Neuronen dieses Gebiets in Kontakt treten (Abb. 9).

Die direkte Verbindung vom Lobus opticus zum Deutocerebrum, wie sie Zuberi (1963) bei anderen Termitenarten beschreibt, konnte bei *B. bellicosus* nicht bestätigt werden.

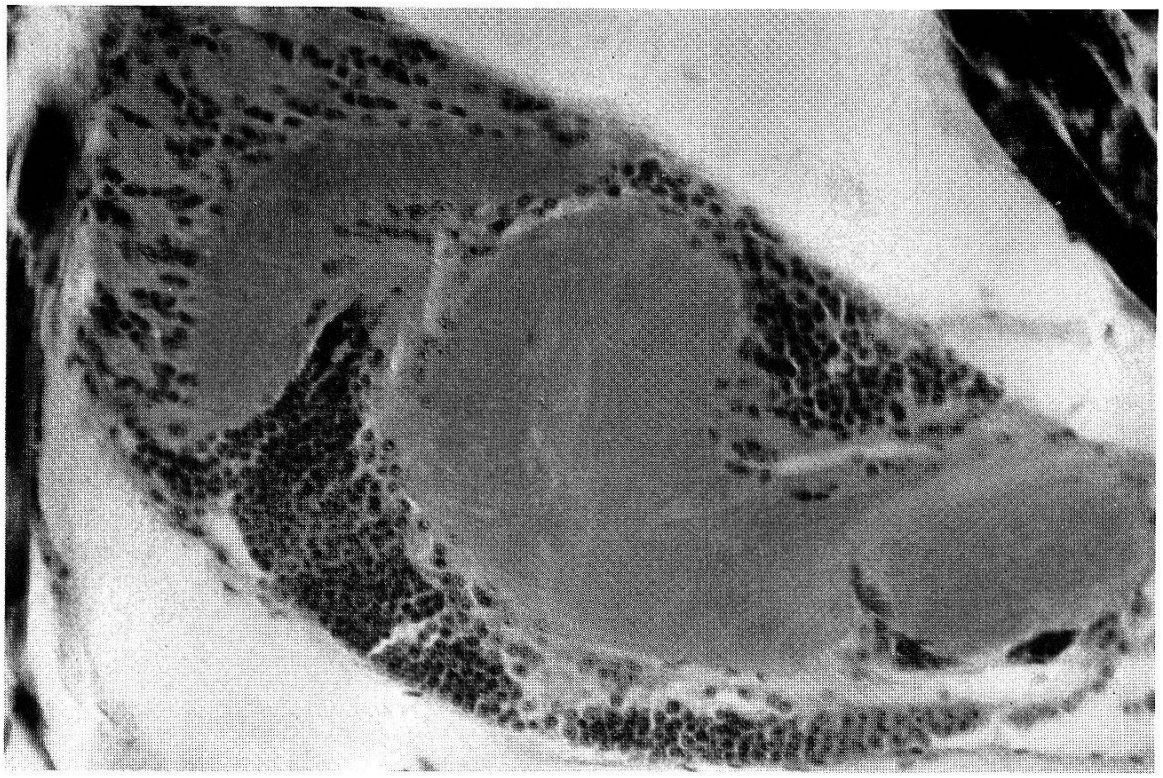
Der Funktionsverlust der Augen und Augennerven bei alten Geschlechtstieren erfaßt auch die einzelnen Teile des Lobus opticus (Abb. 12). Am stärksten werden die Neurone der Lamina ganglionaris zurückgebildet, so daß diese nur noch aus einem schmalen, sichelförmigen Band besteht. Medulla externa und interna werden auch rudimentär, und im gleichen Maße reduzieren sich die Faserverbindungen, wie die beiden Chiasmata, die Bahnen zum Corpus pedunculatum und zum Protocerebrallobus. Im Gegensatz zur großen Zahl der abgebauten Neurone bleiben die Gliaelemente bestehen und werden, wie schon der zurückgebildete Augennerv gezeigt hat, von der Reduktion nicht erfaßt.

Die Untersuchung von männlichen Geschlechtstieren aus jungen Kolonien von *B. bellicosus*, die nach dem Schwärmen während acht Monaten in Zucht gehalten worden sind, zeigte bereits einen weitgehenden Abbau des optischen Systems. Somit geht die Sehfähigkeit der Geschlechtstiere schon bald nach dem Eingraben und der Koloniegründung verloren.

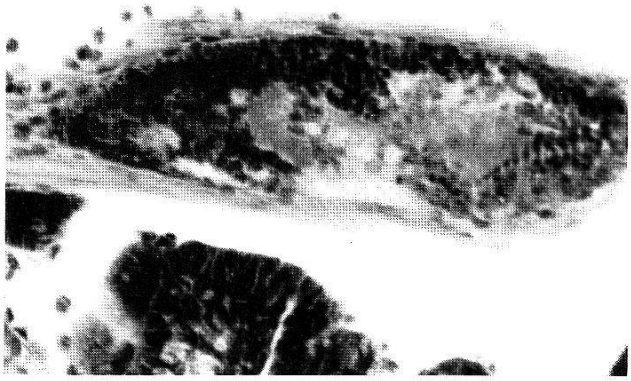
Bei der ersten Larve ist die Anlage des Lobus opticus noch nicht in drei Teile gegliedert (Abb. 14). Die Medulla interna ist schwach angelegt, und eine gemeinsame Bildung von Medulla externa und Lamina ganglionaris vorhanden. Nur wenige ausdifferenzierte Neurone bilden diese kleinen Fasergebiete. Daneben sind schon reichlich Gliazellen vorhanden. Die Faserverbindungen treten kaum in Erscheinung: Chiasmata existieren nicht, die Verbindung des Lobus opticus zum Calyx und zum Lobus protocerebralis ist schwach ausgebildet.

Im ersten und zweiten Nymphenstadium unterscheidet sich die Anlage des Lobus opticus nicht wesentlich von derjenigen der ersten Larve. Es sind mehr Neuroblasten zu Neuronen differenziert, so daß die beiden angelegten Faserteile an Volumen zugenommen haben. Die Verbindungen zwischen der äußeren und der inneren Anlage, die zu den Corpora pedunculata und dem Protocerebrallobus werden deutlicher. Dagegen fehlen die Chiasmata noch immer.

Im dritten Nymphenstadium teilt sich die äußere distale Fasermasse: der caudo-laterale Teil wird zur Lamina ganglionaris, der fronto-mediane Abschnitt zur Medulla externa. Die zahlreicheren afferenten Fasern aus dem sich differenzierenden Auge ziehen in die Lamina ganglionaris-Anlage. Die Verbindung zwischen Lamina ganglionaris und Medulla externa und von da zur inneren Medulla ist in beiden Fällen direkt, ohne Chiasma. Der gesamte Lobus opticus ist schon stark gewachsen. Weitere Mitosen zeigen, daß über die vierte und fünfte Nymphe der Lobus opticus sein Wachstum fortsetzt. Er nähert sich der Strukturierung adulter Tiere, indem



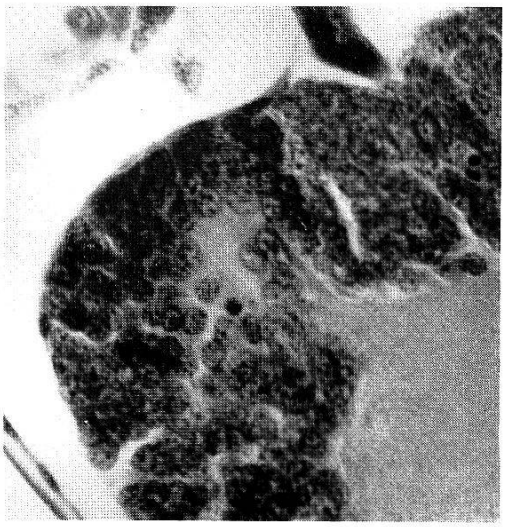
11



12

13

15



14

die einzelnen Abschnitte ihre endgültige Form und Lage erhalten (Abb. 15), die Chiasmata verwirklicht und die Faserverbindungen zu den anderen Zentren vervollständigt werden. Ähnliche Beobachtungen über Entwicklung und Reduktion des optischen Systems machte RICHARD (1950) an *Kalotermes flavicollis*.

In den Entwicklungsstadien der sterilen Kasten bis zu den Arbeitern und Soldaten bleibt die Anlage des optischen Lobus ungefähr auf dem Stand der ersten Larve stehen (Abb. 13 + 14). Es tritt eine ganz geringe Neuronenvermehrung ein, so daß die Wachstumsrate sehr klein ist. Die Trennung der äußeren Anlage in Lamina ganglionaris und Medulla externa wird selten verwirklicht, meistens aber unterdrückt. Eine Faserverbindung aus dem ebenfalls rudimentären Nervus opticus zur Lamina ganglionaris konnte nicht festgestellt werden. Auch die übrigen Relationen sind alle derart schwach, daß an der Funktionsfähigkeit dieses undifferenzierten optischen Apparates der sterilen Kasten zu zweifeln ist.

Aus dem Vorangehenden ergibt sich, daß das Auge und seine Zentren nur bei den ausschwärmenden Geschlechtstieren von *B. bellicosus* für eine kurze Zeitspanne ihres Lebens eine Bedeutung erlangen, um nachher wieder funktionslos zu werden. Bei allen anderen Kasten und Stadien müssen diese Leistungen durch andere Sinnesorgane und Zentren ersetzt werden.

Ocellennerven

Der sensible afferente Ocellennerv tritt beidseits ins dorsale Protocerebrum ein, worauf dieser Faserstrang oberhalb vom Calyx, zwischen Cauliculus und Globulizellen medio-ventral zur Protocerebralbrücke zieht. Ein Teil der Fasern geht in die Querverbindung der Brücke über, steht somit auch in engem Kontakt mit dem Zentralkörper. Die restlichen Fasern ziehen neben der Brücke ins ventrale Protocerebrum (Abb. 9). Ein eigentliches Ocellenzentrum, wie wir es im Falle der Augen im Lobus opticus finden, fehlt im ZNS von *B. bellicosus*. Die Verbindungen der Ocellen

---

Abb. 11. Lobus opticus einer geflügelten Imago (I). Von rechts nach links sind die Medulla interna, Medulla externa und die Lamina ganglionaris sichtbar. Der auf die ganze Fläche anschließende Nervus opticus ist angeschnitten. Frontalschnitt (wie auch Abb. 12—22), Vergr. 255 ×.

Abb. 12. Abgebauter Lobus und N. opticus eines alten Weibchens (♀). Vergr. 255 ×.

Abb. 13. Undifferenzierter Lob. opt. eines großen Arbeiters (A^1). Vergr. 510 ×.

Abb. 14. Anlage des Lob. opt. bei der ersten Larve (L^1). Die Lamina ganglionaris ist nicht sichtbar. Vergr. 510 ×.

Abb. 15. Bildung der Lamina ganglionaris im vierten Nymphenstadium (N^4). Medulla externa und interna treten deutlich in Erscheinung. Vergr. 255 ×.

zu den Ventralkörpern und zum Deutocerebrum, wie sie ZUBERI (1959) bei *Ancistrotermes latinotus* beschreibt, konnten wir bei *B. bellicosus* nicht finden.

Durch eine ähnliche Reduktion, wie wir sie beim optischen Apparat beobachtet haben, gehen sämtliche sensiblen Elemente der Ocellen bei alten Geschlechtstieren verloren. Da die oben beschriebenen Faserzüge im Gehirn der Geflügelten aus den Fortsätzen der primären Sinneszellen bestehen, werden sie vollkommen abgebaut, wodurch auch die Protocerebralbrücke an Mächtigkeit einbüßt.

Bei Larven, Arbeitern und Soldaten fehlt jegliche Anlage des Ocellensystems. Auch im ersten Nymphenstadium ist noch keine solche Bildung vorhanden.

Mit dem Auftreten der Ocellen im zweiten Nymphenstadium und der folgenden Ausdifferenzierung bis zu den adulten Tieren beginnt die Bildung der Faserverbindungen zu den genannten Abschnitten des Protocerebrum.

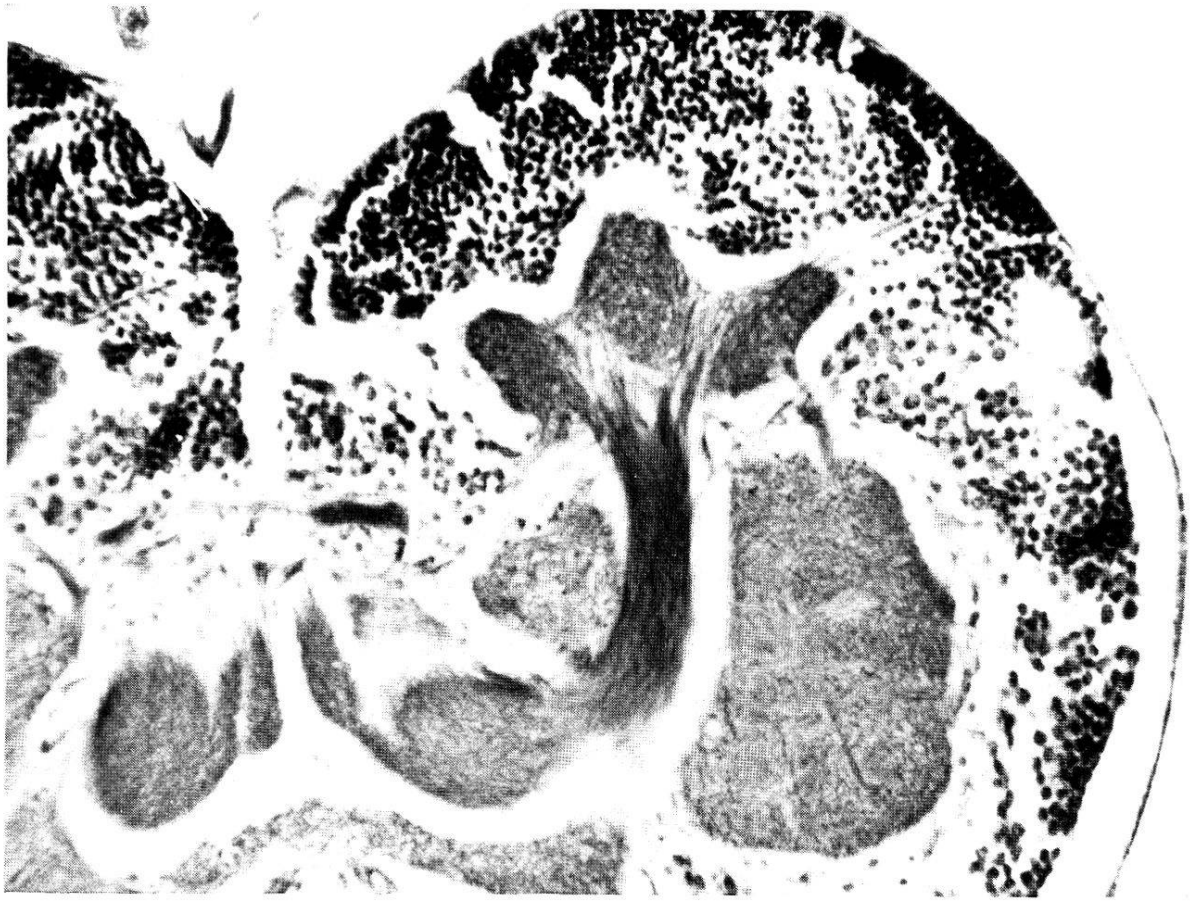
Es ergeben sich somit gewisse Parallelen in der Anlage, Ausdifferenzierung und Reduktion der Augen- und Ocellensysteme. Dennoch bestehen Unterschiede darin, indem im Falle der Ocellen bei Larven und asexuellen Kasten jegliche Anlage fehlt, die bei Nymphen erst vom zweiten Stadium an auftritt und indem im Gehirn kein eigenes, reines Ocellenzentrum besteht.

Corpora pedunculata

Die Corpora pedunculata beginnen caudal und dorsal im Protocerebrum und reichen weit nach frontal und ventral. Sie schließen von beiden Seiten die Pars intercerebralis, die Protocerebralbrücke und den Zentralkörper ein, der über ihren unteren, rückläufigen Wurzeln liegt. Über ihre Bedeutung wurden die verschiedensten Hypothesen aufgestellt. Teils wurden sie als «Intelligenzzentren» (BRUN, 1923), «psychische Zentren» (THOMPSON, 1913; HOLMGREN, 1916) bezeichnet, oder auch für Gedächtnisleistungen verantwortlich gemacht (BRETSCHNEIDER, 1914).

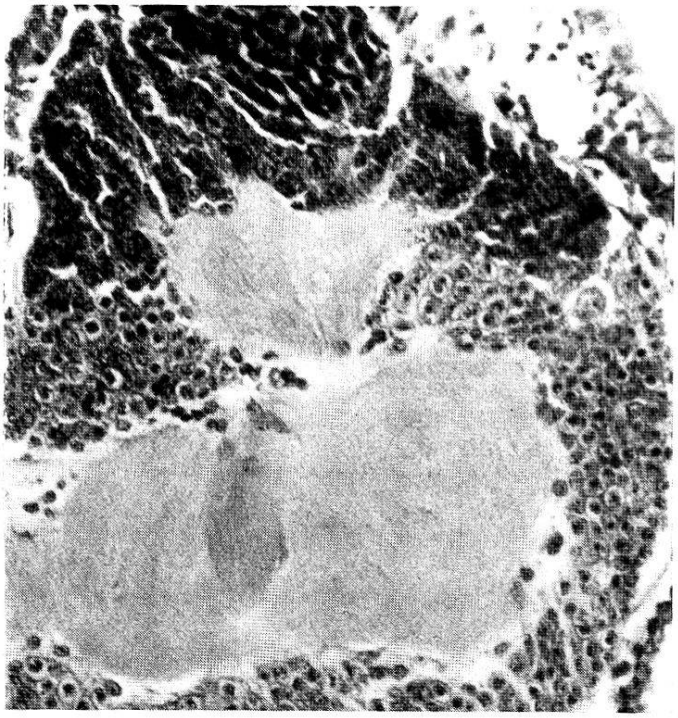
Die morphologisch-histologischen Untersuchungen lassen die dominierende Stellung der Corpora pedunculata im Gehirn von *B. bellicosus* und die Verbindungen mit anderen Zentren erkennen, so daß hier sicher ein bedeutendes Schalt-, bzw. Assoziationszentrum vorliegt.

Die Globulizellen der geflügelten Geschlechtstiere bilden in beiden Hemisphären eine flache Kuppe im dorso-caudalen Teil des Protocerebrum, die median von der Pars intercerebralis, lateral vom Lobus opticus begrenzt wird. THOMPSON (1913) zeigte bei



16

17



18

Abb. 16. Linkes Corpus pedunculatum eines kleinen Arbeiters (A^2). Aus der caudalen Globulizellkuppe (oben) ziehen die Fortsätze in den Calyx. Gebündelte Fasern formen den Pedunculus, der auf der Abb. nach unten zieht. Auch der medianwärts abgebogene Balken und der Anfang der unteren rückläufigen Wurzel sind zu erkennen. Silberimprägnation, Vergr. 255 ×.

Abb. 17. Anlage des Corp. ped. bei der ersten Larve (L^1). Spärliche Globulizellen (dunkel) neben Neuroblasten. Calyx und Pedunculus schwach. Silberimprägnation, Vergr. 255 ×.

Abb. 18. Starke Entwicklung des Corp. ped. zum zweiten Larvenstadium (gL^2). Viele Globulinzellen, Calyx deutlich, der caudalwärts ziehende Teil des Cauliculus ist angeschnitten. Vergr. 255 ×.

mehreren Ameisenarten, daß diese vier verschiedene Globulitypen besitzen. Im Gegensatz dazu sind diejenigen von *B. bellicosus* alle gleich. Die reizleitenden Fortsätze dieser Schaltneurone ziehen in den sogenannten Calyx (Abb. 16), der von unzähligen Verknüpfungsstellen afferenter Axone mit den Dendriten dieser Zellen gebildet wird. Dadurch kommt auch die Glomerulistruktur (= dichte Faserknäuel) des Calyx zustande. Lateral tritt ein starker Faserzug, der aus dem Protocerebrallobus und dem Lobus opticus stammt, median ein solcher aus dem Deutocerebrum, in den Calyx ein (Abb. 9 und 10). Die Axone der Globulizellen durchqueren den Calyx und bilden als dichtes Faserbündel den Pedunculus (Abb. 16), der nach frontal und leicht ventralwärts zieht. Vor dem oberen Teil des Deutocerebrum biegt er scharf nach median ab und teilt sich in Cauliculus und Balken. Der Cauliculus entsteht aus den dorsalen Fasern des Pedunculus, biegt zunächst nach caudal um und verläuft dann dorso-lateralwärts. Er endet an der Grenze zwischen den Globulizellen und dem Lobus opticus, direkt an der Perilemmawand mit einer schwachen Verdickung, die sich leicht nach ventral und caudal erstreckt. Der Balken, aus den ventralen Fasern des Pedunculus gebildet, ist kurz, verläuft medianwärts, um bald nach caudal umzubiegen. Von dieser Stelle an wird er, obwohl keine Strukturänderung eintritt, untere rückläufige Wurzel genannt; diese ist bei *B. bellicosus* lang und dick und verläuft unter dem Zentralkörper caudalwärts bis an das Ende des Gehirns (parallel zur unteren rückläufigen Wurzel der Gegenseite), wo noch eine leichte Ventralkrümmung erfolgt. Eine Verbindung zwischen rechter und linker Wurzel besteht nicht. Dorsal und median besitzt jede einen etwas von ihr abgehobenen Wulst, der den Zentralkörper beinahe berührt, jedoch nicht mit ihm in Faserverbindung steht. BRUN (1932) zeigt, daß die unteren rückläufigen Wurzeln bei sozialen Hymenopteren vorkommen und beweist anhand von Schnittserien, daß es sich um Teile der Corpora pedunculata und nicht um Ocellenzentren handelt.

Cauliculus und untere rückläufige Wurzel weisen je einen größeren Durchmesser auf als der Pedunculus, aus dem ihre Fasern stammen. Diese Volumenvergrößerung resultiert aus einer starken Verzweigung und Vernetzung der Fasern, vor allem gegen die Enden beider Abschnitte zu.

Die einzige, feststellbare efferente Verbindung der Corpora pedunculata zu anderen Zentren bilden Fasern, die aus der Umbiegungsstelle des Pedunculus zum Ventralkörper führen (Abb. 10). Eine direkte Verbindung zum Zentralkörper, wie sie THOMPSON (1913, 1914) bei Ameisen und Hummeln gesehen hat, besteht nicht.

Bei alten Geschlechtstieren, deren optische Zentren abgebaut

sind, zeigen die Corpora pedunculata ein beinahe gleiches Bild wie bei Geflügelten. Einzig jenes Faserbündel, welches vom Lobus opticus und vom Protocerebrallobus lateral in den Calyx eintritt, ist etwas schwächer geworden.

Da auch bei den sterilen, augenlosen Kasten die Corpora pedunculata gut ausgebildet sind, haben sie offensichtlich nicht nur optische Leistungen zu vollbringen, sondern wohl auch übergeordnete Schaltaufgaben und Funktionen zu erfüllen.

Die Globulizellkuppen großer und kleiner Arbeiter sind stärker gewölbt und mächtiger als bei den Geschlechtstieren. Ihre beidseitigen Zellgruppen berühren sich beinahe in der Medianen (Abb. 16), so daß sie die Pars intercerebralis ins Innere des Gehirns drängen (Abb. 21). Der Balken ist kürzer und der lateral in den Calyx eintretende Faserzug schwächer als bei Geflügelten, da die optischen Bahnen fehlen.

Die Verhältnisse bei den Soldaten und Vorsoldaten gleichen denjenigen bei den Arbeitern weitgehend. Lediglich die Globulikuppe ist etwas weniger mächtig und das Ende des Cauliculus weiter nach ventral abgebogen. Die enorme Stirndrüse der großen Soldaten hat keinen Einfluß auf die innere Gestalt des Gehirns.

Im ersten Larvenstadium finden wir nur wenige ausdifferenzierte Globulizellen, die eine kleine, von Neuroblasten umgebene Gruppe bilden (Abb. 17). Auch die afferenten Faserzüge, die sich mit den Dendriten der Corpora pedunculata-Zellen verästeln, sind äußerst schwach entwickelt, so daß der Calyx noch sehr klein ist. Auch die Anlagen des Pedunculus, Cauliculus und des Balkens weisen geringe Größe auf. Der Cauliculus erreicht die Perilemmawand noch nicht, und der nur leicht nach caudal abbiegende Balken endet unter der Zentralkörperanlage, so daß nicht von einer unteren rückläufigen Wurzel gesprochen werden kann. Die efferente Verbindung der Corpora pedunculata aus der Umbiegungsstelle des Pedunculus in den Balken, die zum Ventralkörper führt, ist schwach angelegt. Alle in Entwicklung begriffenen Teile des Gehirns, nicht nur die Corpora pedunculata, sind bereits von zahlreichen Gliazellen begleitet, die sich vor allem im Grenzgebiet zwischen den verschiedenen Zentren befinden.

Vergleichen wir die zweiten Entwicklungsstadien (kL^2, gL^2, N^1) mit der ersten Larve, so stellen wir fest, daß die Corpora pedunculata stark gewachsen sind. Viele ausdifferenzierte Schaltneurone bilden jetzt eine schon große Globulizellkuppe (Abb. 18). Weil auch die afferenten Faserzüge stärker geworden sind, tritt der Calyx deutlich in Erscheinung. Ein kräftiger Pedunculus zieht nach fronto-ventral, und der Cauliculus erreicht die Perilemmawand. Der Balken biegt gleich nach caudal in die auswachsende

untere rückläufige Wurzel um, die jetzt beinahe bis an das Hinterende des Gehirns reicht. Auch der dorso-mediane Wulst der Wurzel ist bei den zweiten Stadien vorhanden. Wie alle Faserzüge, ist die efferente Verbindung zum Ventralkörper deutlich ausgebildet.

Die schwache Anlage der Corpora pedunculata bei der ersten Larve erfährt eine auffällige Entwicklung beim Übergang zum zweiten Stadium. Dies deutet wohl auf eine Funktionssteigerung hin, welche sowohl bei den Entwicklungsstadien zu Arbeitern und Soldaten als auch zu Geschlechtstieren beträchtlich sein muß.

Über die folgenden Larven und Nymphen bis zu den Adulttieren differenzieren sich die Corpora pedunculata fertig aus. Hauptsächlich findet noch Wachstum und Verstärkung der einzelnen Abschnitte und Verbindungen statt.

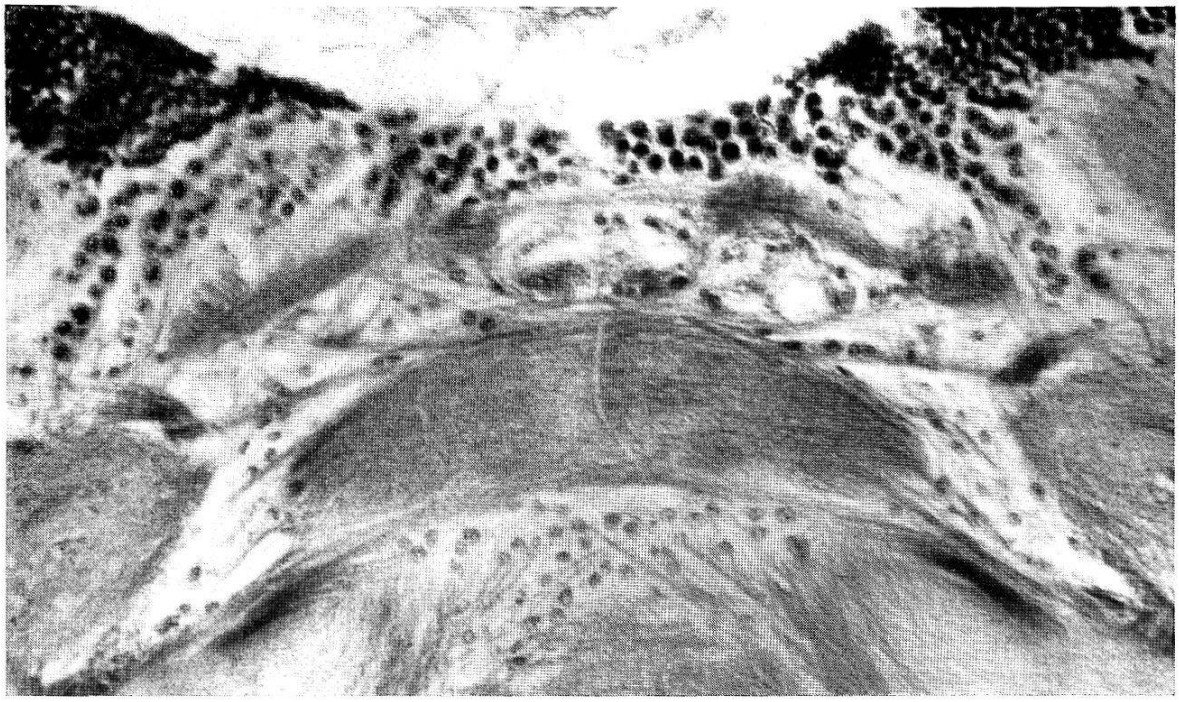
Zentralkörper

Ein weiteres wichtiges Schaltzentrum ist der Zentralkörper, der über den unteren rückläufigen Wurzeln und zusammen mit der Protocerebralbrücke vor der Pars intercerebralis liegt. Er ist ein dichter Faserblock, dessen Hinterseite konvex und dessen Vorderseite leicht konkav ist (Abb. 19). Ventral, unweit der Medianen, besitzt der Zentralkörper Vorsprünge, die in engem Kontakt mit den Wülsten der untern rückläufigen Wurzeln stehen, ohne jedoch mit diesen eine Verbindung einzugehen. Seine Zellkörper liegen in der Pars intercerebralis, zusammen mit solchen der Protocerebralbrücke, die, wie wir noch sehen werden, mit dem Zentralkörper stark verbunden ist (Abb. 19). Afferente Fasern treten caudal, dorsal und lateral aus den Protocerebralloben und der Brücke in den Zentralkörper ein (Abb. 9 und 10). Sie alle kommen in ihm untereinander und mit den Fortsätzen der zentralkörpereigenen Neurone in engen Kontakt. Auf ihrem inneren Verlauf findet für viele eine Kreuzung zur Gegenseite statt, hingegen werden die übrigen nicht in das Chiasma hineinbezogen. Unten an der leicht konkaven Vorderseite bündeln sich die efferenten Bahnen und ziehen zu den Ventralkörpern (Abb. 10).

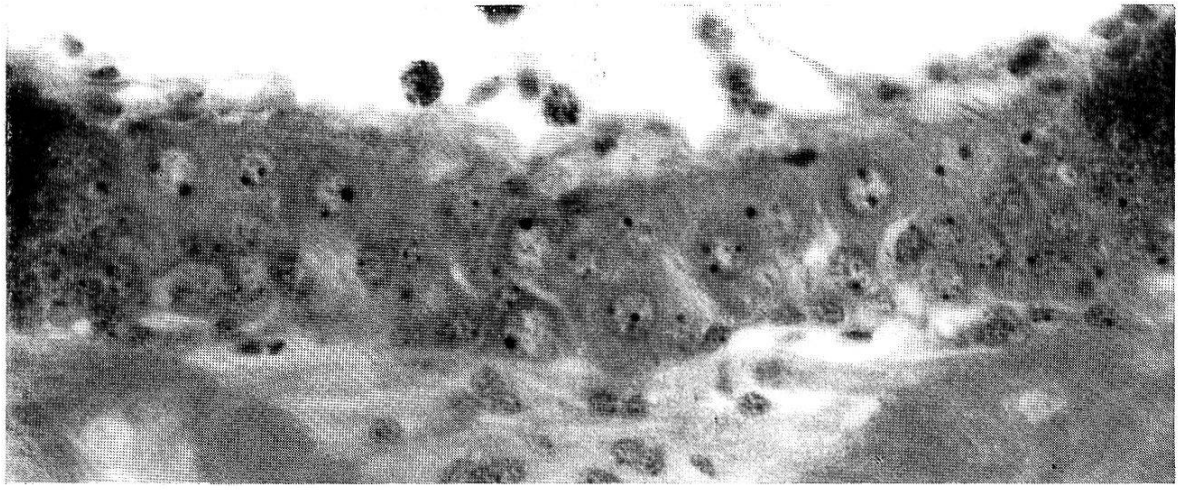
Bei alten Geschlechtstieren ist der Zentralkörper etwas kleiner geworden. Auch die afferenten und efferenten Verbindungen sind schwächer, da vor allem Faserzüge aus dem optischen System und den Ocellen fehlen. Doch macht der gesamte Apparat durchwegs einen funktionstüchtigen Eindruck.

Der Zentralkörper und seine Faserverbindungen bei sterilen Kasten zeigen das gleiche Bild wie bei den Geflügelten, einzig fehlen die afferenten Bahnen der Ocellen und des Lobus opticus.

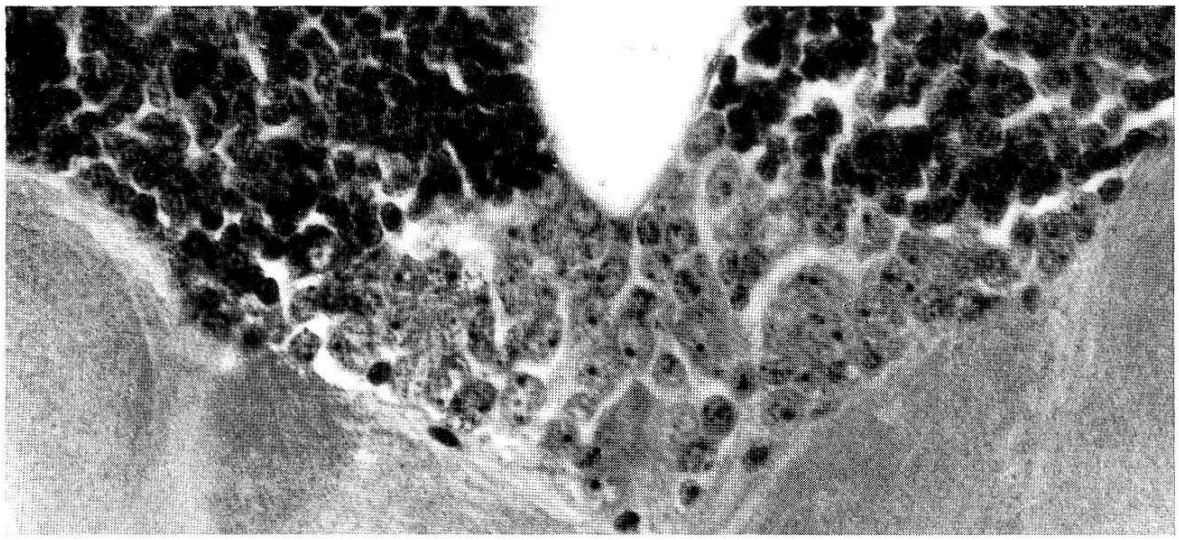
Seine Anlage ist schon bei der ersten Larve deutlich ausdiffe-



19



20



21

Abb. 19. Zentralkörper und Protocerebralbrücke (I). Fasern treten caudal (oben) aus der Brücke und den Protocerebralloben in den Zentralkörper ein. Bahnen verlassen ihn rostral (unten), um zu den Ventralkörpern zu ziehen. Silberimprägnation, Vergr. 255 ×.

Abb. 20. Große Zellen der Pars intercerebralis (♀). Am untern Bildrand sind Gliakerne zu erkennen. Vergr. 510 ×.

Abb. 21. Die von den mächtigen Globulizellkuppen ins Innere des Gehirns gedrängte Pars intercer. eines kleinen Arbeiters (A^2). Vergr. 510 ×.

renziert. Die dazugehörenden Schaltneurone bilden mit denjenigen der Protocerebralbrücke einen wesentlichen Teil der Pars intercerebralis und sind neben den Neuroblasten als dichte Gruppe gut sichtbar.

Die folgende Entwicklung zeigt keine Besonderheiten, indem durch kontinuierliche Differenzierung und stetiges Wachstum über die nächsten Stadien der Adultzustand erreicht wird. Der Zentralkörper weist also im Gegensatz zu den Corpora pedunculata keine sprunghafte Ausbildung vom ersten zu den zweiten Stadien auf, da er von Beginn der postembryonalen Entwicklung an schon gut angelegt ist.

Protocerebralbrücke

Die Protocerebralbrücke liegt direkt hinter dem Zentralkörper und verbindet den rechten und linken Protocerebrallobus. Sie besteht beidseitig aus einem vertikalen und einem horizontalen Abschnitt, der vor der Medianen endet und mit der Gegenseite durch Fasern verbunden ist (Abb. 19). Aus den Protocerebralloben, den Ocellennerven und dem Deutocerebrum ziehen afferente Bahnen ein, die mit brückeneigenen Elementen in Kontakt treten, welche ihrerseits den Zentralkörper versorgen (Abb. 9 und 10).

Die Brücke der alten Geschlechtstiere hat, weil die Ocellenbahnen fehlen, etwas an Volumen verloren. Die übrigen Verbindungen bleiben alle bestehen, was auch für Arbeiter und Soldaten zutrifft.

Die postembryonale Entwicklung aus der Anlage im Gehirn der ersten Larve geht analog wie beim Zentralkörper vor sich.

Ventralkörper

Die Ventralkörper, zwei kompakte Fasermassen, liegen im rostralen Protocerebrum, vor den unteren rückläufigen Wurzeln, hinter dem Deutocerebrum und etwas tiefer als der Zentralkörper. Sie werden von der Protocerebralkommissur, die in engem Kontakt mit der Deutocerebralkommissur steht, verbunden (Abb. 10). Das Zellgebiet der Ventralkörper liegt neben den rückläufigen Wurzeln, unter der Pars intercerebralis, und besteht aus großen assoziativen Neuronen, deren Fortsätze rostralwärts in die Ventralkörper ziehen. Dort übernehmen sie Reize, die aus dem Zentralkörper, den Corpora pedunculata, den Protocerebralloben, dem Deutocerebrum und dem Tritocerebrum eintreffen, um sie zu den motorischen Zentren des Deuto-, Tritocerebrum und durch die Schlundkonnektive ins USG zu leiten (Abb. 9 und 10).

Diesen Sachverhalt findet man bei allen Kasten und auch bei alten Geschlechtstieren von *B. bellicosus*.

Der Anlage des ersten Larvenstadiums fehlen noch viele Neurone, die erst in späteren Stadien fertig gebildet werden.

Pars intercerebralis

Das Zellgebiet der Pars intercerebralis (Abb. 20 und 21) beginnt dorsal zwischen den Globulizellkuppen und erstreckt sich bis zu den rückläufigen Wurzeln. Davor liegen die Protocerebralbrücke und der Zentralkörper. Im obersten Abschnitt befinden sich, dicht beisammen, zwei mediane und zwei laterale Gruppen neurosekretorischer Zellen, die mit ihren Axonen die Corpora cardiaca-Nerven versorgen. Zum Teil mit diesen Zellen vermischt, aber hauptsächlich unter ihnen, folgen die assoziativen Neurone der Protocerebralbrücke und des Zentralkörpers. Dazwischen liegen, wie überall im ZNS, zahlreiche Gliazellen (Abb. 20 und 21).

Die Pars intercerebralis funktioneller Geschlechtstiere unterscheidet sich wenig von derjenigen der Geflügelten, außer daß die Plasmakörper der Neurosekretzellen (Abb. 20), vor allem bei den Weibchen, etwas größer sind.

Da bei Arbeitern und Soldaten die Globulizellkuppen stärker medianwärts rücken, wird die Pars intercerebralis mehr ins Innere des Gehirns gedrängt (Abb. 16 und 21). Auch sind die Neurosekretzellen kleiner als bei Geflügelten.

Die Anlage im ersten Larvenstadium wird von der weit nach innen ragenden Perilemmawand in zwei Hälften geteilt. Assoziative Neurone sind neben Neuroblasten und Gliazellen vorhanden, hingegen fehlen die Neurosekretzellen. In den folgenden Entwicklungsstadien verschwindet die Trennung der beiden Pars intercerebralis-Hälften. Es entstehen weitere Schaltneurone, und die neurosekretorischen Zellen werden ausdifferenziert.

Protocerebralloben

Die Protocerebralloben bestehen aus vielen Schaltneuronen, denen Reize von allen sensiblen Zentren des Gehirns und durch die Schlundkonnektive auch aus dem USG übermittelt werden (Abb. 9 und 10). Daraus entstehen unzählige Möglichkeiten der Assoziation, die durch Querverbindungen noch vermehrt werden. Aus den Protocerebralloben ziehen Bahnen zu den Corpora pedunculata, zum Zentralkörper, ins Deuto- und Tritocerebrum (Abb. 9 und 10).

Der Aufbau der Protocerebralloben mit seinen peripheren Kerngebieten gleicht sich bei allen Kasten, lediglich fehlen den alten Geschlechtstieren, den Arbeitern und Soldaten die einziehenden Bahnen aus den Lobi optici und den Ocellen.

Im Gehirn der ersten Larve nehmen die Protocerebralloben gegenüber den andern Zentren viel mehr Raum ein als bei Adulttieren. Die spezialisierten Zentren entwickeln sich erst nachträglich stärker und gelangen möglicherweise später zu Bedeutung als die Protocerebralloben. Ihre Weiterentwicklung besteht darin, daß sich die restlichen Neuroblasten zu Neuronen differenzieren und die Verbindungen von und zu den anderen ZNS-Teilen verstärkt werden.

Deutocerebrum

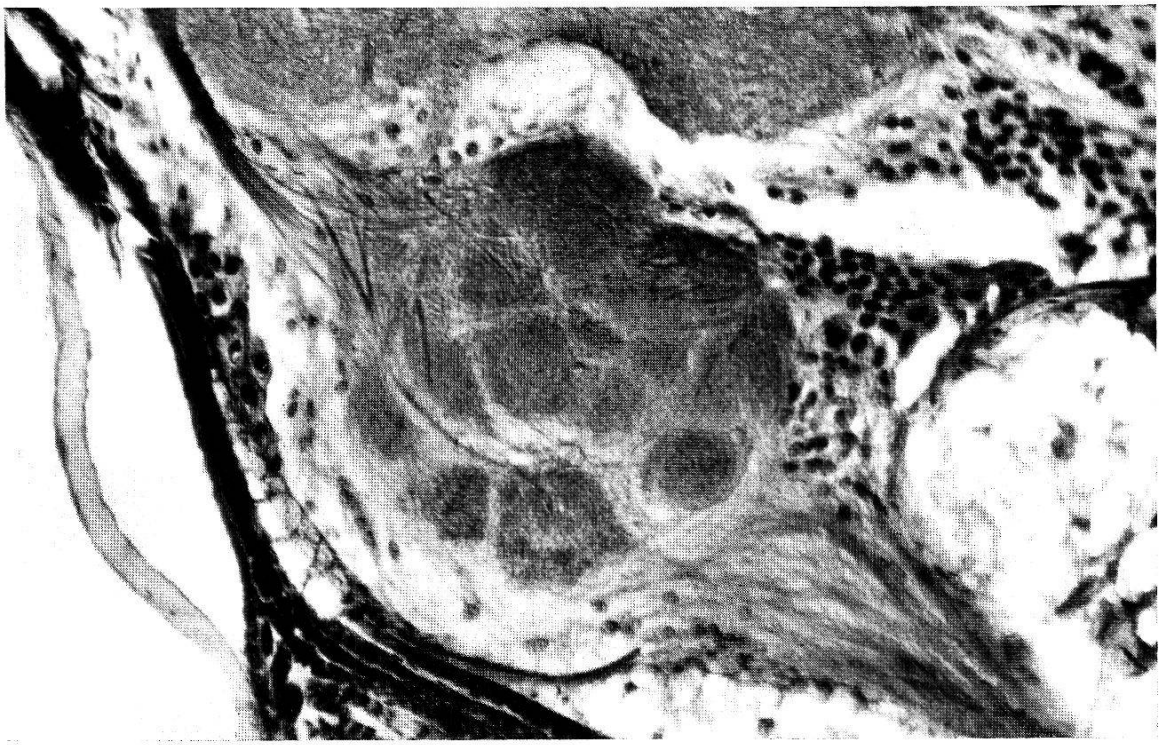
Das Deutocerebrum bildet die paarigen Antennenzentren, welche beidseitig vor dem Protocerebrum, medianwärts vom Lobus opticus liegen. Der dorsal nur lockere Kontakt mit den Protocerebralloben wird ventral enger und ventro-median schließt das Tritocerebrum an das Deutocerebrum an.

Ein Antennenzentrum wird aus verschiedenen Elementen gebildet. Aus dem Fühler treten afferente, sensible Fasern ein, die sich verästeln und mit den Dendriten der deutocerebralen Assoziationsneurone dichte Knäuel, die sogenannten Glomeruli, bilden (Abb. 22). Die Axone dieser Zellen leiten Reize weiter zu den Corpora pedunculata, zum Zentralkörper, ins Grundprotocerebrum und durch die Deutocerebralkommissur zum Zentrum der Gegenseite (Abb. 9). Ein Faserübertritt ins Tritocerebrum und ins USG wird auch beobachtet. Daneben finden sich, vor allem im ventralen Deutocerebrum, einige motorische Neurone, welche Impulse entweder direkt von eigenen Schaltzellen oder aus dem Ventralkörper erhalten und diese durch den ventralen Teil des Antennennervs zu den Effektoren leiten. Die Ansicht von ZUBERI (1963), daß die motorischen Bahnen des Antennennervs bei *Trinervitermes tchadensis* aus dem USG stammen, können wir bei *B. bellicosus* nicht bestätigen.

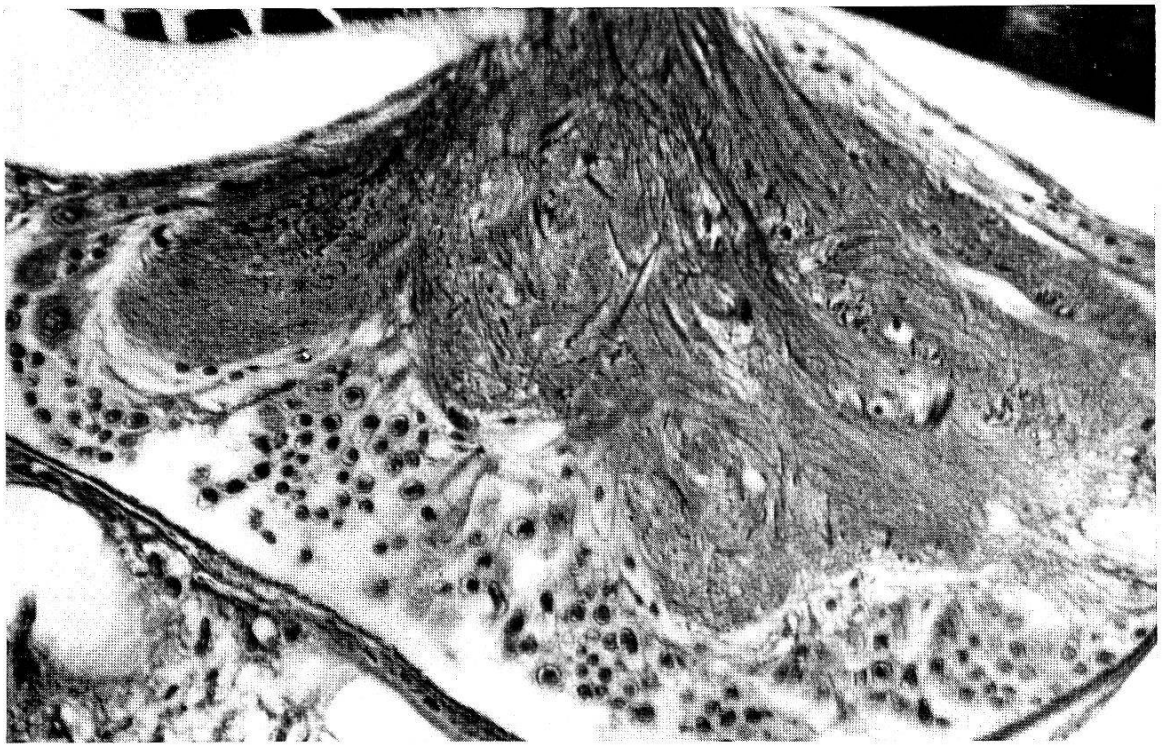
Die sensible Bedeutung des Deutocerebrum ist viel stärker als die Motorik, da nur die eigene Antennenmuskulatur motorisch zu versorgen ist. Die Verbindungen zu anderen ZNS-Teilen und das Deutocerebrum selbst sind bei allen Kasten und auch bei alten Geschlechtstieren gut ausgebildet.

Schon die erste Larve besitzt ein Deutocerebrum, welches bereits etliche afferente Fasern aus den Antennen erhält, sowie assoziative Neurone und die Verbindungen zu den anderen Zentren in ihrer Anlage aufweist. Die Verästelungen im Deutocerebrum selbst sind noch nicht so ausgeprägt, daß eine Glomerulistruktur entsteht. Auch fehlen der ersten Larve motorische Elemente.

Das Deutocerebrum macht vom ersten zum zweiten Stadium



22



23

Abb. 22. Deutocerebrum einer geflügelten Imago (I). Unten rechts der Antennennerv, in der Mitte die sog. «Glomeruli», oben links der Faserzug zu den Corpora pedunculata. Silberimprägnation, Vergr. 255 ×.

Abb. 23. Parasagittalschnitt durch das USG (I). Die Faserbezirke der drei verwachsenen Abschnitte sind in ihrem ventralen Bezirk schwach getrennt. Rostral (links) zwei große Motoneurone, nach rechts folgen die Mandibel-, Maxillen- und Labialzentren. Oben ist der Übergang in ein Schlundkonnektiv sichtbar. Silberimprägnation, Vergr. 255 ×.

eine bedeutende Entwicklung durch. Viele weitere Neurone haben sich aus Neuroblasten differenziert, im Faserteil tritt die Glomerulistruktur auf, die Verbindungen zum übrigen Kopf-ZNS werden stärker und die ersten motorischen Elemente sichtbar, so daß es über die folgenden Stadien nur noch wenig braucht, um den Adultzustand zu erreichen.

Die frühe Anlage der Antennenzentren und die starke Ausdifferenzierung bei allen Kasten, im Gegensatz zum optischen System und den Ocellen, zeigt uns, daß das Deutocerebrum im Leben aller Entwicklungsstadien und Kasten eine wichtige Rolle von Anfang an spielt.

Tritocerebrum

Das Tritocerebrum, der dritte und kleinste Gehirnabschnitt, liegt ebenfalls paarig ventro-median am Deutocerebrum, beidseitig am Oesophag. Es erhält durch sensible Fasern seiner Nerven afferente Reize, welche von Dendriten tritocerebraler Neurone aufgenommen, geschaltet und weitergeleitet werden. Enge Beziehungen bestehen zu den Protocerebralloben, zum Deutocerebrum und zum USG (Abb. 9 und 10), jedoch ist das Tritocerebrum weder mit den Corpora pedunculata noch mit dem Zentralkörper direkt verbunden. Die wenigen motorischen Neurone, die ihre Axone in die gemischten tritocerebralen Nerven senden, werden von eigenen Schaltzellen und hauptsächlich von den Ventralkörpern versorgt. Rechte und linke Hälfte sind unter dem Oesophag durch die Schlundkommissur miteinander verbunden. Hinter dem Tritocerebrum verlaufen direkte Fasern aus dem Proto- und Deutocerebrum nach ventral zum USG und bilden zusammen mit denjenigen aus dem Tritocerebrum die Schlundkonnektive, die Verbindung zum USG. Ferner enthalten die Konnektive auch Axone, die aus dem USG zum Grundprotocerebrum aufsteigen und Reize nach oben leiten (Abb. 9 und 10). Diese Verhältnisse sind bei allen adulten Tieren von *B. bellicosus* gleich.

Die postembryonale Entwicklung des Tritocerebrum bietet außer der anfänglich geteilten Wurzel des Labralnervs und des Frontalkonnektivs wenig Besonderheiten und zeigt hauptsächlich Wachstum, Neuronendifferenzierung und Anlage von motorischen Zellen von den zweiten Stadien an.

Unterschlundganglion

Das USG erhält afferente Reize von den sensiblen Fasern seiner Nerven, aus dem OSG und auch aus den Thorakalganglien. Sie

werden von Assoziationsneuronen übernommen und entweder zu eigenen motorischen Neuronen oder in das OSG und wahrscheinlich auch ins Bauchmark geleitet.

Eine innere Gliederung in Mandibel-, Maxillen- und Labialzentren läßt sich nicht genau durchführen, da die drei Abschnitte eng verwachsen sind und ineinander überführen (Abb. 23). Das Kerngebiet des USG liegt hauptsächlich frontal und ventral. Zwischen assoziativen Neuronen finden sich, besonders im Gebiet der Mandibel- und Maxillenzentren, Motoneurone; auch Gliaelemente sind häufig.

Das USG der Soldaten ist etwas länglicher, die Motoneurone sind größer und treten deutlicher hervor als bei Geschlechtstieren und Arbeitern. Sonst sind keine mikroskopisch sichtbaren Unterschiede zwischen den Kasten ausgebildet.

Im ersten Larvenstadium gliedert sich die Fasermasse noch recht deutlich in die drei Abschnitte der Mandibel-, Maxillen- und Labialzentren, hingegen bilden ausdifferenzierte Neurone und die Neuroblasten eine einheitliche, auch lateral dicke Kalotte. Das USG besitzt im Gegensatz zum OSG bereits motorische Neurone, die im Laufe der postembryonalen Entwicklung noch an Größe zunehmen.

In den zweiten Stadien sind die drei Faserbezirke stärker verwischt und mehr Neurone differenziert. Durch das Auswachsen der reizleitenden Fortsätze dieser Nervenzellen nimmt die Fasermasse gegenüber den Kernschichten stärker zu. Diese Entwicklung schreitet bis kurz nach der imaginalen Häutung fort, wenn sämtliche Neuroblasten zu Neuronen und alle Faserverbindungen ausdifferenziert sind.

VI. Quantitative Untersuchungen

Um die im anatomisch-histologischen Teil gemachten Aussagen über das Wachstum des Kopf-ZNS und über die Größenanteile der verschiedenen Zentren zu untermauern, haben wir auch quantitative Untersuchungen angestellt.

Alle angegebenen absoluten Werte der Gesamt- und Teilvolumina wurden anhand histologisch präparierter Gewebe erhalten und umfassen Faser- und Kerngebiete.

Im folgenden geben wir zunächst die absoluten Volumina sowohl des OSG und gewisser seiner Zentren als auch diejenigen des USG. Nachher werden das USG und die Gehirnzentren mit dem OSG, dessen Masse als 100% eingesetzt wird, verglichen.

Die schwer abzugrenzenden Gebiete der Pars intercerebralis und der Ventralkörper wurden zum Volumen der Lobi protocerebrales gerechnet, da sie sich für volumetrische Messungen zu wenig exakt begrenzen lassen. Im Falle des USG wurde wegen seiner stark verwachsenen Zentren nur das Gesamtvolumen untersucht.

a) Oberschlundganglion

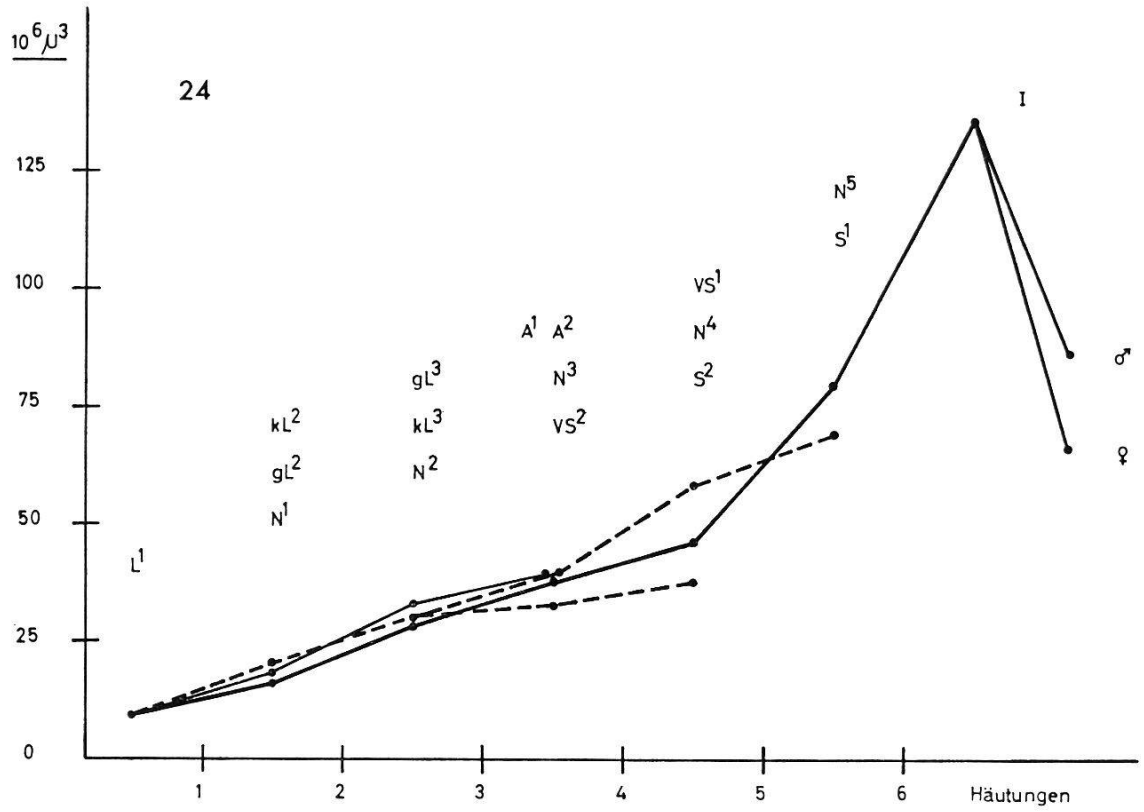
Die Volumina des OSG sind in Abb. 24 graphisch dargestellt. Sie schwanken bei der ersten Larve zwischen 6.10^6 und 11.10^6 μ^3. Die Kopfganglien verschiedener Tiere des gleichen postembryonalen Häutungsstadiums zeigen starke Größenunterschiede, da sie in kontinuierlichem Wachstum begriffen sind. Das Gehirn wird über die Larvenstadien größer und erreicht bei kleinen und großen Arbeitern und kleinen Soldaten 40.10^6 μ^3. Das OSG und auch die einzelnen, sich entsprechenden Gehirnteile besitzen bei diesen drei Kasten ähnliche Volumina. Das des großen Soldaten liegt bei 70.10^6 μ^3, dasjenige der Geflügelten reicht gar bis 135.10^6 μ^3, um bei alten Weibchen wieder auf 65.10^6 μ^3 abzusinken. Bei alten Männchen ist die Abnahme weniger stark.

Die Steigerung respektive Abnahme des Gesamtvolumens der Cerebralganglien wird hauptsächlich durch den Entwicklungszustand der einzelnen Gehirnteile bedingt. Es sind dies vor allem die Protocerebralloben, die Corpora pedunculata, das Deuto- und Tritocerebrum, bei Nymphen und Geschlechtstieren kommen noch die optischen Loben dazu. Die Zunahme des Gehirnvolumens von der ersten Larve zu den sterilen Kasten wie auch zur vierten Nymphe erfolgt mehr oder weniger gleichförmig, steigert sich aber zur geflügelten Imago über das fünfte Nymphenstadium (Abb. 24).

Die Entwicklungsgänge der optischen Loben und der Corpora pedunculata weichen von der Kurve des Gesamtvolumens deutlich ab.

Lobi optici

Die Volumina der Lobi optici (Abb. 25) messen bei der ersten Larve $0{,}2.10^6$ bis $0{,}4.10^6$ μ^3. Diejenigen der weiteren Larven, der Arbeiter und Soldaten bleiben praktisch auf diesem Stand stehen, dagegen werden, über die Nymphenstadien, bei Geflügelten Werte von 35.10^6 μ^3 erreicht. Die Zuwachsrate von der dritten über die vierte und fünfte Nymphe zur Imago wird von Stadium zu Stadium größer. Der extreme Abbau der Lobi optici bei alten Geschlechtstieren drückt sich auch in den Volumenzahlen deutlich aus, indem diese für Männchen und Weibchen bei 7.10^6 μ^3 liegen.



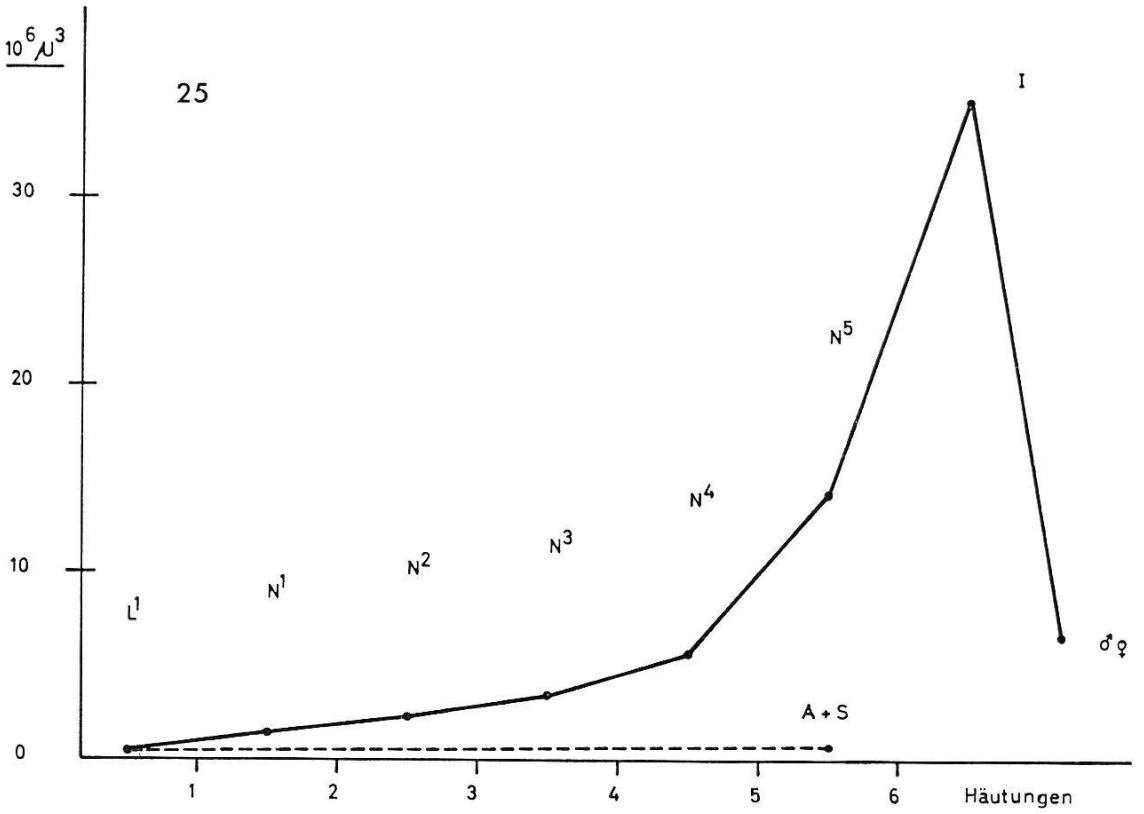
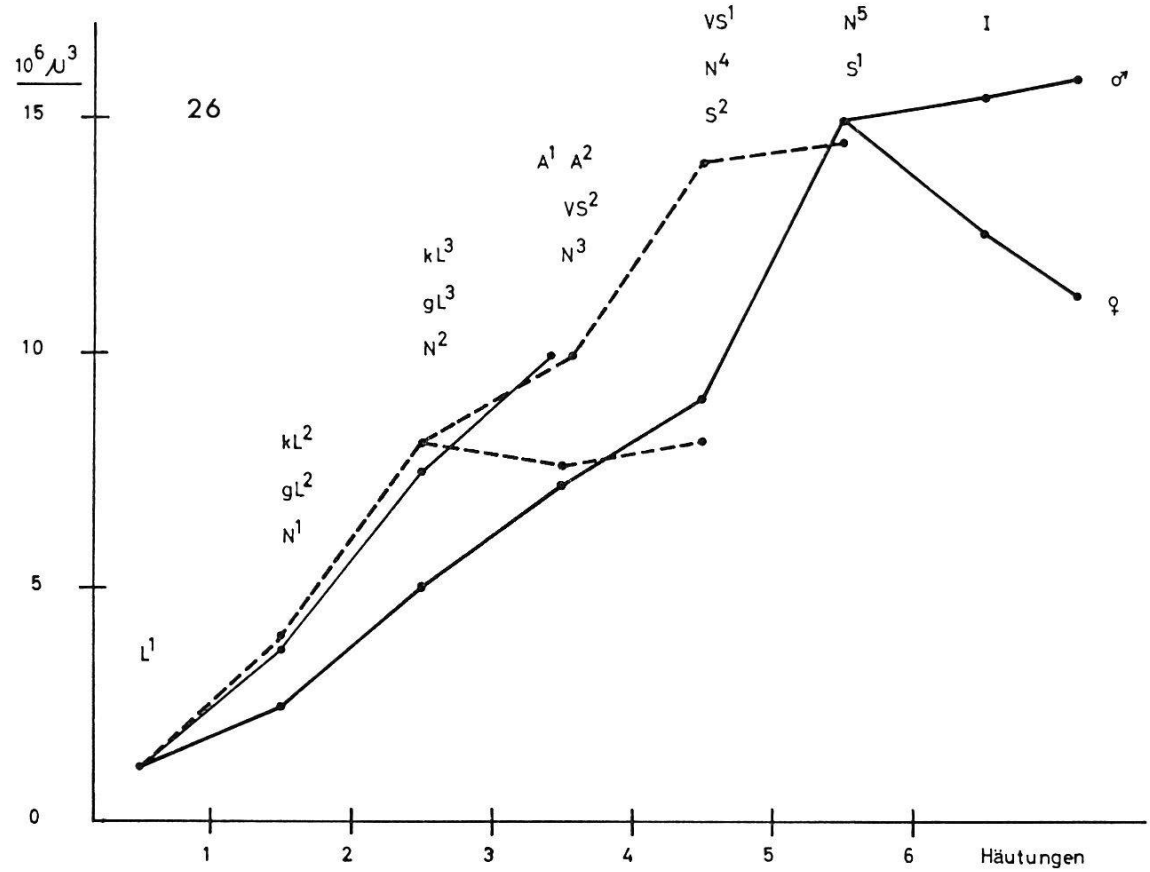


Abb. 24. Absolute Volumina der Oberschlundganglien aller Entwicklungsstadien und Kasten von *B. bellicosus*. Die aufeinander folgenden Stadien sind verbunden. ♂ und ♀ = alte Geschlechtstiere. (Alle weiteren Abkürzungen siehe Entwicklungsschema S. 300).

Abb. 25. Absolute Volumina der Lobi optici. Die Entwicklungsgänge zu den sterilen Kasten sind in der gestrichelten Linie zusammengefaßt.



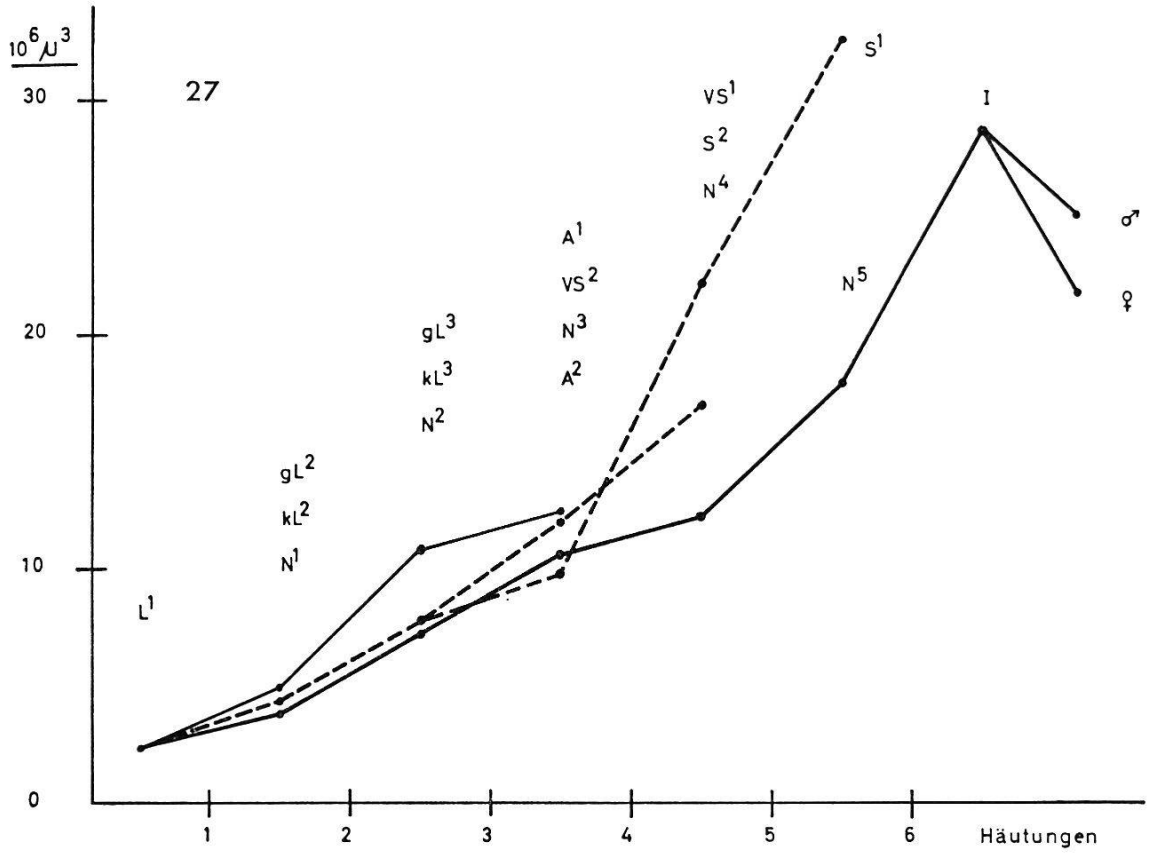


Abb. 26. Absolute Volumina der Corpora pedunculata.

Abb. 27. Absolute Volumina der Unterschlundganglien.

Corpora pedunculata

Die Corpora pedunculata (Abb. 26) entwickeln sich aus der $10^6 \mu^3$ messenden Anlage der ersten Larve zu den kleinen und großen Arbeitern, wo sie in beiden Fällen $10.10^6 \mu^3$ erreichen. Die Werte des kleinen Soldaten liegen etwas tiefer, bei $8.10^6 \mu^3$. Die Corpora pedunculata der großen Soldaten weisen mit $14{,}5.10^6 \mu^3$ ein größeres Volumen auf. Die Zunahme zu den Geschlechtstieren verläuft anfangs langsamer, steigt dann zum fünften Nymphenstadium an, welches Corpora pedunculata von $15.10^6 \mu^3$ besitzt. Bei geflügelten Weibchen ist das Volumen im Durchschnitt bereits auf $12{,}5.10^6 \mu^3$ reduziert und wird mit der Zeit bis auf $11.10^6 \mu^3$ verkleinert. Die Werte der Männchen erfahren hingegen noch eine Steigerung und erreichen $16.10^6 \mu^3$. Daß das Corpora pedunculata-Volumen der Männchen nicht reduziert wird, stellt eine Ausnahme dar, da sonst alle Gehirnteile alter Geschlechtstiere, bei Männchen meist etwas weniger als bei Weibchen, an Größe einbüßen. Die Angaben von THOMPSON (1916) stimmen mit unseren Resultaten nicht überein, indem sie bei *Leucotermes flavipes* gefunden hat, daß die Corpora pedunculata der Arbeiter absolut größer sind als die der Geschlechtstiere und Soldaten. Untersuchungen an sozialen Hymenoptera (JONESCU 1909, VON ALTEN 1910, HANSTRÖM 1926, GEJVALL 1935 an *Apis mellifica*, THOMPSON 1913 an Ameisen) zeigen, daß das Volumen der Corpora pedunculata bei Arbeiterinnen größer ist als das der Geschlechtstiere. Einzig die Arbeit VON ALTEN (1910) an Hummeln und Wespen entspricht diesen Befunden nicht, indem die Corpora pedunculata der Weibchen größer sein sollen als die der Arbeiterinnen und Männchen.

Die Kurven der Volumenzunahme und auch die Reduktion bei alten Geschlechtstieren des Zentralkörpers, der Protocerebralloben, des Deuto- und Tritocerebrum verlaufen ähnlich wie diejenigen des Gesamtvolumens. Wir werden noch auf ihre prozentualen Anteile am Gehirn (= relative Werte) zurückkommen.

b) Unterschlundganglion

Das Volumen des USG (Abb. 27) mißt bei der ersten Larve im Durchschnitt $2{,}4.10^6 \mu^3$ und steigt zu den keinen Arbeitern auf $10.10^6 \mu^3$ an. Der große Arbeiter besitzt mit $12.10^6 \mu^3$ ein größeres USG, das beim kleinen Soldaten gar $17.10^6 \mu^3$ Inhalt hat. Das Maximalvolumen weist der große Soldat mit $33.10^6 \mu^3$ auf, im Gegen-

satz zu den Geflügelten mit nur $29.10^6\ \mu^3$. Die Reduktion vermindert bei alten Königinnen das USG-Volumen auf durchschnittlich $22.10^6\ \mu^3$, das bei alten Männchen nicht unter $24.10^6\ \mu^3$ absinkt.

c) Verhältnis USG/OSG

Nehmen wir das Gesamtvolumen des OSG als 100%, so erreicht das USG der ersten Larve 25% des OSG-Volumens. Dieses Verhältnis bleibt zum kleinen Arbeiter gleich. Zum großen Arbeiter steigt es aber auf gut 30% an, indem das USG stärker zunimmt als das OSG. Die größte Zahl weisen große und kleine Soldaten mit 45% auf. Bei der geflügelten Imago mit großem Gehirn resultieren für das USG nur 20%, die bei alten Geschlechtstieren allerdings auf über 30% ansteigen, da das OSG und seine Zentren stärker reduziert und im Volumen vermindert werden als das USG.

Daraus resultiert, daß nach Verkleinerung gewisser Zentren und vor allem der Lobi optici der Geschlechtstiere ein ähnliches USG/OSG-Verhältnis entsteht wie bei Arbeitern. Die auffallend große Prozentzahl des USG der Soldaten dürfte mit der, gegenüber den anderen Kasten, gesteigerten motorischen Funktion des USG, welches die starken Mandibeln mit ihrem riesigen Muskelapparat innerviert, in Zusammenhang stehen.

d) Prozentualer Anteil der Zentren am Gesamtvolumen des OSG (Abb. 28)

Die am Aufbau des OSG prozentual maßgeblich beteiligten Zentren sind die Lobi optici, Corpora pedunculata, die Protocerebralloben (inklusive Pars intercerebralis und Ventralkörper), das Deutocerebrum und das Tritocerebrum, während der Zentralkörper wegen seines geringen Anteils (weniger als 0,5%) weggelassen wurde.

Lobi optici

Die Augenloben (Abb. 28) der ersten Larve machen 4% des gesamten Hirnvolumens aus. Zu den Arbeitern und Soldaten findet nur eine geringe absolute Vergrößerung statt, so daß mit wachsendem Cerebralganglion der Prozentanteil der optischen Loben auf rund 1% absinkt. Zu den geflügelten Geschlechtstieren entwickeln sich die Lobi optici stark, so daß sie 26% der OSG-Masse bilden.

Durch die enorme Steigerung dieses Gehirnteils wird einerseits das Gesamtvolumen stark vergrößert, andrerseits natürlich der relative Anteil anderer Zentren verkleinert. Die geflügelte Imago besitzt gegenüber sterilen Kasten mächtige Lobi optici. Vergleicht man sie aber mit gewissen Tagfaltern (Lepidoptera), die als «Augentiere» bezeichnet werden und deren Lobi optici bis 73% des OSG ausmachen (BRUN, 1926), so wird ersichtlich, daß die Ausbildung des optischen Apparates auch bei Geflügelten gegenüber solchen Insekten keinen besonders hohen Stand erreicht.

Der Rückgang der Lobi optici alter Geschlechtstiere wirkt sich auf die Prozentzahlen aus, indem diese bei Männchen und Weibchen auf 8—10% reduziert wurden.

Corpora pedunculata

Die Corpora pedunculata (Abb. 28) des ersten Larvenstadiums sind, wie wir im qualitativen Teil gesehen haben, noch recht schwach entwickelt und bilden nur 12% des Gehirns. Infolge der starken Ausdifferenzierung zu den kleinen und großen Arbeitern steigen die Corpora pedunculata bei beiden Kasten auf 25% an. Bei den kleinen und großen Soldaten liegen die Werte regelmäßig etwas tiefer, bei 21%. Am kleinsten sind sie bei den Geflügelten mit 10% (Lobus opticus!), um zu den Männchen wieder auf 18%, bei Weibchen auf 17% anzusteigen. Diese Erhöhung beruht beim Weibchen auf der stärkeren Reduktion anderer Zentren, vor allem der Lobi optici, womit das Gesamtvolumen kleiner wird. Beim Männchen verlieren die Corpora pedunculata nicht an Volumen, hingegen werden die übrigen Abschnitte des OSG vermindert.

Die von BRUN (1926, 1932) untersuchten Ameisenarbeiterinnen von *Lasius umbratus* weisen relative Werte auf, die wie bei *B. bellicosus* bedeutend größer sind als die der Geschlechtstiere. Es existiert zudem bei *L. umbratus* ein ausgeprägter Sexualdimorphismus, indem der Prozentanteil der Corpora pedunculata am OSG bei Weibchen entschieden höher ist als bei Männchen (Arbeiterin: 34%, Weibchen 24%, Männchen 13%). Diesen Sachverhalt bestätigt auch eine Arbeit über *Apis mellifica* (GEJVALL, 1935).

Lobi protocerebrales

Die Protocerebralloben (Abb. 28) sind am Anfang der postembryonalen Entwicklung prozentual am größten und ihr Anteil am Gehirn beträgt 62%. Je nachdem sich die spezialisierten Zentren entwickeln, wird er zu adulten Kasten kleiner und schwankt

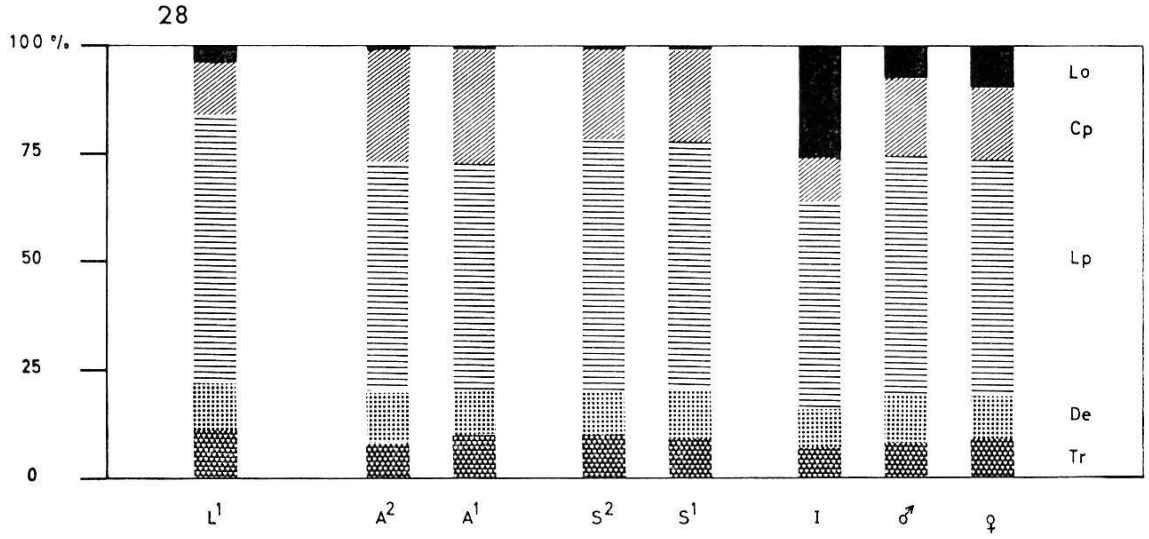


Abb. 28. Relativer Anteil der Zentren am Gehirnvolumen (= 100%).

Lo = Lobi optici
Cp = Corpora pedunculata
Lp = Lobi protocerebrales
De = Deutocerebrum
Tr = Tritocerebrum

in der Regel zwischen 50 und 60%. Am kleinsten ist der relative Anteil bei der geflügelten Imago mit 48% (Lobus opticus!). Darauf folgen die Arbeiter und alten Geschlechtstiere mit 53—55% und schließlich die Soldaten mit rund 58%.

Deutocerebrum

Der Anteil des Deutocerebrum (Abb. 28) zeigt nur kleine Schwankungen. Die relativen Werte liegen bei den Entwicklungsstadien von der ersten Larve an und bei allen Kasten im Bereich von 9—12%.

Tritocerebrum

Das Tritocerebrum (Abb. 28) zeigt etwas größere Unterschiede in seinem prozentualen Anteil. Dieser vermindert sich von der ersten Larve zu den kleinen Arbeitern ein wenig stärker als zu den großen Arbeitern, den großen und kleinen Soldaten. Bei den Geflügelten liegen die Werte noch etwas tiefer, doch erfolgt zu den alten Geschlechtstieren trotz absoluter Volumeneinbuße ein leichter Anstieg.

VII. Diskussion

Unter den Gehirnzentren fallen die Corpora pedunculata durch ihren verschieden starken Ausbildungsgrad bei den diversen Insektenordnungen auf. Nach RATZERDORFER (1952) fehlen sie im Gehirn von *Lepismachilis notata,* hingegen findet BÖTTGER (1910) in einer anderen Familie der Thysanuren, bei *Lepisma saccharina,* den Corpora pedunculata ähnliche Strukturen. Die Schabe, *Blattella germanica,* besitzt gut ausgebildete Corpora pedunculata (RATZERDORFER, 1952; SANCHEZ Y SANCHEZ, 1933; BRETSCHNEIDER, 1914). Ihre höchste Entwicklung erreichen sie aber bei den sozialen Hymenoptera (JONESCU, 1909; VON ALTEN, 1910; THOMPSON, 1913 usw.). Bei Coleoptera, Lepidoptera und Diptera wiederum sind sie schwach ausgebildet oder fehlen ganz (BRETSCHNEIDER, 1914; BRUN, 1926, 1932; SCHRADER, 1938; RATZERDORFER, 1952). Hieraus geht hervor, daß die Ausbildung der Corpora pedunculata von der systematischen Stellung der betreffenden Insekten unabhängig ist. Bei niederen Hexapoden, aber auch bei solchen, die systematisch hoch stehen, sind sie oft klein oder gar rudimentär. Am stärksten sind die Corpora pedunculata bei sozialen Insekten und hauptsächlich bei Hymenopteren ausgebildet.

Auch bei den Termiten nehmen sie im Gehirn eine dominierende Stellung ein (THOMPSON, 1916; HANSTRÖM, 1930, usw.). Wie wir gesehen haben, sind die Corpora pedunculata bei *Bellicositermes bellicosus* zu Beginn der postembryonalen Entwicklung bereits schwach angelegt, zeigen beim Übergang zum zweiten Stadium eine sprunghafte Ausdifferenzierung und wachsen zu den adulten Kasten weiterhin stark an. Sie erreichen bei ausgewachsenen Tieren einen etwas komplexeren Bau als bei den verwandten Schaben (BRETSCHNEIDER, 1914; SANCHEZ Y SANCHEZ, 1933).

In Übereinstimmung mit früheren Autoren finden wir im Bau der Corpora pedunculata von *B. bellicosus* von Kaste zu Kaste nur wenig strukturelle Unterschiede. Doch die quantitativen Resultate zeigen, daß ihre relativen Werte bei großen und kleinen Arbeitern am höchsten, bei großen und kleinen Soldaten etwas geringer und bei den Geschlechtstieren am kleinsten sind.

Bau, Struktur und die Verbindungen mit anderen Gehirnzentren lassen auf komplizierte Schaltfunktionen der Corpora pedunculata schließen. Die starke Ausbildung dieser Zentren vor allem bei sozialen Insekten mit ihren kastengebundenen Verhaltensweisen, verlockte immer wieder zu spekulativen Deutungen. Solange jedoch exakte physiologische Untersuchungen fehlen, können anhand der rein anatomischen Befunde keine gesicherten Aussagen über ihre Funktion gemacht werden.

Außer den Corpora pedunculata befinden sich im Protocerebrum weitere wichtige Zentren; dies sind der Zentralkörper, die Brücke und die Ventralkörper. Letztere übermitteln durch ihre Verbindungen Impulse an motorische Zentren des OSG und des USG. Für die große Bedeutung dieser drei Zentren spricht nicht nur ihre vielfache Verknüpfung mit anderen Abschnitten des ZNS, sie sind auch bereits zu Beginn der postembryonalen Entwicklung deutlich angelegt und werden zu den adulten Kasten lediglich noch ausdifferenziert und größer.

Daß den Protocerebralloben wichtige assoziative Aufgaben zukommen, scheint durch die Vielzahl der vorgefundenen Verbindungen mit sämtlichen übrigen Gehirnzentren und auch mit dem USG genügend gesichert, auch wenn sie früher unter der Bezeichnung «Protocerebralrest» oder «undifferenziertes Protocerebrum» (HANSTRÖM, 1926, 1930) mehr oder weniger zur Seite geschoben worden sind.

Den Arbeitern und Soldaten sowie deren Larven fehlen funktionelle Augen. Die Verbindung mit der Umwelt und mit Artgenossen müssen andere Rezeptoren übernehmen, die bei *B. bellicosus* zum größten Teil in den Antennen zu suchen sind. Dementsprechend finden wir eine auffallend hohe Ausdifferenzierung des Deutocerebrum bei den sterilen Kasten und allen Larvenstadien. Aber auch bei Geschlechtstieren sind die Augen nur während einer kurzen Zeitspanne funktionstüchtig. Deshalb wird über die Nymphen das Deutocerebrum der Geflügelten annähernd gleich stark ausdifferenziert wie bei den Arbeitern und Soldaten. Der Volumenverlust des Deutocerebrum bei Männchen und Weibchen nach der Koloniegründung ist klein und viel geringer als derjenige der optischen Loben. Dies zeigt, daß die Antennen als Rezeptoren auch bei Geschlechtstieren mit reduzierten Augen wichtige Sinnesorgane bleiben.

Das Tritocerebrum versorgt neben der Innervierung von Labrum und Clypeus hauptsächlich das stomatogastrische Nervensystem.

USG und OSG stehen mittels vieler Nervenbahnen in enger Beziehung, so daß eine gegenseitige Beeinflussung und eine Steuerung des USG durch die Gehirnzentren möglich ist.

Zu Beginn der postembryonalen Entwicklung sind die meisten Elemente des Kopf-ZNS, so der Zentralkörper, die Protocerebralbrücke, die Ventralkörper, die Protocerebralloben, das Deutocerebrum, Tritocerebrum und USG bereits deutlich und angesichts der vorgeschrittenen Differenzierung offenbar funktionstüchtig angelegt. Ihre folgende Ausdifferenzierung zu den adulten

Kasten besteht hauptsächlich aus mehr oder weniger kontinuierlichem Wachstum durch Zell- und Faservermehrung.

Dagegen erfährt die anfänglich schwache Anlage der Corpora pedunculata von der ersten Larve zu den zweiten Stadien (kL^2, gL^2, N^1) sprunghaft rasch einen bedeutend höheren Ausbildungsgrad, der möglicherweise mit einer Funktionssteigerung zusammenhängt.

Bei den verschiedenen Nymphenstadien entwickeln sich die Abschnitte des Lobus opticus zeitlich gestaffelt, wobei vor allem die späte Ausbildung der Lamina ganglionaris und der Chiasmata auffällt (3./4./5. Nymphe). Da die Pigmentierung der Augen bei der letzten Nymphe einsetzt, wird offenbar das optische System erst gegen Ende der postembryonalen Entwicklung zur geflügelten Imago voll funktionell.

Die quantitative Untersuchung der histologisch gleich aussehenden Cerebralganglien geflügelter Männchen und Weibchen zeigt einen schwach angedeuteten Geschlechtsdimorphismus, indem die meisten Gehirnzentren der Männchen gegenüber den entsprechenden der Weibchen leicht höhere Werte aufweisen. Dieser Befund verstärkt sich mit zunehmendem Alter der Tiere, wobei außer den optischen Loben, die bei beiden extrem abgebaut werden, die übrigen Zentren des OSG beim Weibchen stärker verkleinert werden als beim Männchen.

Die im Bau des Kopf-ZNS vorgefundenen Unterschiede stehen möglicherweise zum Teil mit der Arbeitsteilung und dem divergierenden Verhalten der Kasten von *B. bellicosus* in Zusammenhang. So werden offensichtlich Augen und Ocellen der Geflügelten auf das Ausschwärmen hin angelegt und nach der Koloniegründung wieder abgebaut. Worauf dieser Abbau beruht, ließ sich nicht entscheiden; Phagocytose wurde keine beobachtet. Die Arbeiter haben innerhalb des Termitenstaates die kompliziertesten und vielseitigsten Aufgaben zu erfüllen. An Soldaten und Geschlechtstiere werden bescheidenere Ansprüche gestellt. Damit hängt eventuell der unterschiedliche relative Anteil und der leicht differierende Bau der Corpora pedunculata zusammen. Die gegenüber den Arbeitern und Geschlechtstieren gesteigerte motorische Leistung, welche das USG der Soldaten durch die Innervierung der mächtig entwickelten Mandibelmuskulatur vollbringen muß, bedingt vielleicht auch seine größere Dimensionierung bei dieser Kaste. Es wäre interessant, wenn in der Folge unsere Aussagen nach der physiologischen Seite hin vertieft werden könnten und wenn sich experimentell nachweisen ließe, in welchem Maße Kastenunterschiede im Bau des Kopf-ZNS tatsächlich auf verschiedene Verhaltensweise zurückzuführen sind.

Literatur

ALTEN, H. VON. (1910). Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns. — Jena. Z. Naturw. *46,* 511-590.

BATHELLIER, J. (1924). Sur le développement de *Macrotermes gilvus* Hag. comparé à celui de l'*Eutermes matangensis* Hag. — C. R. Acad. Sci., Paris *179,* 609-612.

BETCHAKU, T. (1960). A copper sulfate-silver nitrate method for nerve fibers of planarians. — Stain Technol. *35,* 215-218.

BÖTTGER, O. (1910). Das Gehirn eines niederen Insektes (*Lepisma saccharina* L.). — Jena. Z. Naturw. *46,* 801-844.

BRETSCHNEIDER, F. (1914). Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. — Jena. Z. Naturw. *52,* 269-362.

BRUN, R. (1923). Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne, mit besonderer Berücksichtigung der pilzhutförmigen Körper (Corpora pedunculata Dujardini). — Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat. *13,* 144-172.

BRUN, R. (1926). Zur vergleichenden Anatomie des Insektengehirns. — Verh. III. Int. Kongr. Ent. Weimar, p. 417-432.

BRUN, R. (1932). Zur Frage der sogenannten «Ocellarglomeruli» und der efferenten Verbindungen der pilzhutförmigen Körper (Corpora pedunculata) des Insektengehirns, speziell bei den sozialen Hymenopteren. — Zool. Anz. *97,* 145-155.

DUJARDIN, F. (1850). Mémoires sur le système nerveux des insectes. — Ann. Sci. Nat. (ser. 3) *14,* 195-205.

EMERSON, A. E. (1928). Termites of the Belgian Congo and the Cameroon. — Amer. Mus. Nat. Hist. *57,* 401-574.

GEJVALL, N. G. (1935). Untersuchungen über die relative und absolute Größe der verschiedenen Gehirnabschnitte von *Apis mellifera.* — K. fysiogr. Sällsk. Lund. Förh. *5,* 22-32.

GOMORI, G. (1941). Observations with differential stains on human islets of Langerhans. — Amer. J. Path. *17,* 395-402.

GOMORI, G. (1950).Aldehyde-fuchsin: a new stain for elastic tissue. — Amer. J. clin. Path. *20,* 665-666.

GOUIN, F. J. (1965). Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten. III. Das Nervensystem und die neurocrinen Systeme. — Fortschr. Zool. *17,* 189-237.

GRASSÉ, P. P. (1937). Recherches sur la systématique et la biologie des termites de l'Afrique Occidentale Française. — Ann. Soc. ent. Fr. *106,* 1-100.

GRASSÉ, P. P. & NOIROT, CH. (1958). Le comportement des termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphère des termitières et son renouvellement. — Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 11) *20,* 1-28.

GRASSÉ, P. P. & NOIROT, CH. (1961). Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. — Insectes soc. *8,* 311-359.

HALMI, N. S. (1952). Differentiation of two types of basophils in the adenohypophysis of the rat and the mouse. — Stain Technol. *27,* 61-64.

HANSTRÖM, B. (1926). Untersuchungen über die relative Größe der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. — Z. mikr.-anat. Forsch. *7,* 135-190.

HANSTRÖM, B. (1928). Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. — Berlin: Springer Verlag.

HANSTRÖM, B. (1930). Über das Gehirn von *T. nevadensis* und *Phyllium pulchri-*

folium nebst Beiträgen zur Phylogenie der Corpora pedunculata der Arthropoden. — Z. Morph. Oekol. Tiere *19,* 732-773.

HANSTRÖM, B. (1940). Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. — K. svenska Vetensk.-Acad. Handl. (ser. 3) *18,* 227-235.

HOLMGREN, N. (1909). Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. — K. svenska Vetensk.-Acad. Handl. *44,* 55-69.

HOLMGREN, N. (1916). Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. — K. svenska Vetensk.-Acad. Handl. *56,* 1-303.

JONESCU, C. N. (1909). Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. — Jena. Z. Naturw. *45,* 111-180.

KENYON, F. C. (1896). The brain of the bee. — J. comp. Neurol. *6,* 133-210.

NEDER, R. (1958). Allometrisches Wachstum von Hirnteilen bei drei verschieden großen Schabenarten. — Zool. Jb., Anat. *77,* 411-464.

NOIROT, CH. (1955). Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). — Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 11), *17,* 399-595.

PANDAZIS, G. (1930). Über die relative Ausbildung der Gehirnzentren bei biologisch verschiedenen Ameisenarten. — Z. Morph. Oekol. Tiere *18,* 114-169.

PIETSCHKER, H. (1911). Das Gehirn der Ameise. — Jena. Z. Naturw. *47,* 43-114.

RATZERDORFER, C. (1952). Volumetric indices for the parts of the insect brain. A comparative study in cerebralisation of insects. — J. N.Y. ent. Soc. *60,* 129-152.

RICHARD, G. (1950). Le phototropisme du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fabr.) et ses bases sensorielles. — Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 11) *12,* 485-603.

RICHARD, G. (1952). L'innervation et les organes sensoriels des pièces buccales du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fabr.). — Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 11) *13,* 397-412.

ROMEIS, B. (1948). Mikroskopische Technik. 15. Auflage. — München: R. Oldenbourg.

ROSEN, K. VON. (1913). Studien am Sehorgan der Termiten, nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben. — Zool. Jb., Anat. *35,* 625-664.

SANCHEZ Y SANCHEZ, D. (1933). Contribution à la connaissance de la structure des corps fongiformes (Calices) et de leurs pédicules chez la blatte commune, *Stylopyga (Blatta) orientalis,* L. — Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madrid *28,* 149-185.

SCHARRER, B. C. J. (1939). The differentiation between neuroglia and connective tissue sheath in the cockroach *(Periplaneta americana).* — J. comp. Neurol. *70,* 77-88.

SCHRADER, K. (1938). Untersuchungen über die Normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller nebst einigen Bemerkungen über das Corpus allatum. — Biol. Zbl. *58,* 52-90.

THOMPSON, C. B. (1913). A comparative study of the brains of three genera of ants, with special reference to the mushroom bodies. — J. comp. Neurol. *23,* 515-572.

THOMPSON, C. B. (1914). The posterior roots of the mushroom bodies in the worker of *Bombus* sp. — J. comp. Neurol. *24,* 283-289.

THOMPSON, C. B. (1916). The brain and frontal gland of the castes of the "white ant" *Leucotermes flavipes* Kollar. — J. comp. Neurol. *26,* 553-603.

THOMPSON, C. B. (1919). The development of the castes of nine genera and thirteen species of termites. — Biol. Bull. marine biol. Lab. *36,* 379-398.

UNGEWITTER, L. H. (1951). An urea silver nitrate method for nerve fibers and nerve endings. — Stain Technol. *26,* 73-76.

VILLANES, H. (1887). Centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (Guêpe). — Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 7) *2,* 5-100.

VILLANES, H. (1887). Centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés (Criquet). — Ann. Sci. Nat., Zool. (ser. 7) *4,* 1-120.

VILLANES, H. (1887). La structure du cerveau des orthoptères. — Bull. Soc. philom., Paris (ser. 7) *11,* 119-126.

VOWLES, D. M. (1954). The function of the corpora pedunculata in bees and ants. — Brit. J. Anim. Behav. *2,* 116.

VOWLES, D. M. (1955). The structures and connections of the corpora pedunculata in bees and ants. — Quart. J. micr. Sci. *96,* 239-255.

WEBER, H. (1954). Grundriß der Insektenkunde. 3. Aufl., Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

ZUBERI, H. A. (1959). Sur l'architecture du cerveau d'*Ancistrotermes latinotus* Silvestri et *Ancistrotermes crucifer* Sjöstedt. — C. R. Acad. Sci., Paris *248,* 288-291.

ZUBERI, H. A. (1959). La structure du cerveau de *Trinervitermes tchadensis* Sjöstedt en rapport avec le polymorphisme. — C. R. Acad. Sci., Paris *248,* 3341-3343.

ZUBERI, H. A. (1960). Sur quelques particularités de la structure du cerveau chez *Anacanthotermes ochraceus* Burmeister. — C. R. Acad. Sci., Paris *250,* 3506-3508.

ZUBERI, H. A. (1963). L'anatomie comparée du cerveau chez les termites en rapport avec le polymorphisme. — Bull. biol., France Belgique *97,* 147-208.

Résumé

1° Dans le présent travail, on a étudié, du point de vue anatomique et histologique, le système nerveux central (SNC) de la tête de *Bellicositermes bellicosus* ainsi que son développement postembryonnaire. Afin de mettre les nerfs en évidence, une méthode histologique s'appliquant aux termites a été mise au point en combinant et en modifiant diverses techniques déjà connues.

2° La position et le volume du SNC dans la tête, ainsi que sa segmentation externe, sont décrits pour les différentes castes et pour les différents stades d'évolution. Le SNC n'occupe que peu de place dans la capsule céphalique, ceci chez toutes les castes et en particulier chez les soldats. L'espace restant est réservé à la puissante musculature des appendices buccaux. Les cerveaux des petits et grands ouvriers comme celui des petits soldats sont de grandeur égale malgré les dimensions différentes de la tête.

3° Le SNC céphalique se compose de cellules nerveuses ectodermiques, de cellules névrogliques, de trachées et d'une enveloppe mésodermique, le périlème.

4° Le nervus connectivus, impair, peut être cependant pair chez les jeunes larves et les nymphes. Dans les premier et deuxième stades de développement, la racine du nerf frontolabral n'est pas encore soudée.

5° Les lobes optiques, leurs nerfs, les yeux à facettes et les ocelles ne se développent postembryonnairement que chez les adultes sexués. Ils perdront d'ailleurs leurs fonctions après la fondation de la colonie et seront largement détruits. Les corps pédonculés (Corpora pedunculata) sont bien développés chez *B. bellicosus,* mais montrent peu de différences structurelles dans les diverses castes. Ils évoluent à partir d'une ébauche peu visible au début du développement postembryonnaire. Le corps central et le pont protocérébral se situent très près l'un de l'autre. Les fibres efférentes du corps central vont

dans les corps ventraux qui, de leur côté, pourvoient certains éléments moteurs du SNC. Les trois parties du cerveau ci-dessus mentionnées sont bien développées chez les stades en évolution comme chez les adultes. Les corps pédonculés, le corps central, le pont protocérébral, les corps ventraux et les lobes protocérébraux sont, de par leur anatomie et leurs nombreuses connections avec d'autres centres, à considérer comme d'importants relais. La Pars intercerebralis comprend, en plus des cellules neurosécrétrices qui, chez les adultes sexués, sont particulièrement grosses, les neurones du corps central et du pont protocérébral.

6° Les yeux manquent chez les castes stériles et ne sont que d'un intérêt secondaire chez les animaux sexués. Par contre le Deutocerebrum de *B. bellicosus* est manifestement bien développé en un important centre sensitif.

7° Le Tritocerebrum sert aussi bien l'innervation du système stomatogastrique que l'innervation du labrum et du clypeus.

8° Les différents éléments du ganglion sous-œsophagien sont soudés intérieurement, donc difficiles à différencier. Les connections avec le ganglion sub-œsophagien sont importantes.

9° Afin de comparer les volumes relatifs des parties du cerveau par rapport à celui du ganglion sub-œsophagien, on a mesuré les volumes du ganglion sub-œsophagien, de ses centres, ainsi que celui du ganglion sous-œsophagal, et cela chez tous les stades évolutifs et chez toutes les castes.

10° On a essayé de trouver des relations entre l'anatomie du SNC céphalique et les différentes activités des castes.

Summary

1. The central nervous system (CNS) of the head and its postembryonic development was studied histologically in *Bellicositermes bellicosus*. By combining and modifying former techniques we developed a satisfactory method of staining the nerve fibres.

2. The relative position of the CNS in the head of the different castes and developmental stages and its external form are described. The CNS occupies in all castes and especially in soldiers only little space in the head capsule. The remaining part is taken up by the powerful muscles of the mouth parts. The brains of the minor and major workers and of the minor soldiers are equally large notwithstanding the different size of the head.

3. Ectodermal nerve cells, glia cells and tracheae as well as a mesodermal perilemma sheath contribute in forming the head CNS.

4. The unpair nervus connectivus may also be paired in young larvae and nymphs. In first and second developmental stages the root of the nervus frontolabralis does not yet show a coalescence.

5. The lobi optici of the protocerebrum, their nerves and the compound eyes as well as the ocellar system have a postembryonic development only in the sexuals. After the foundation of a colony they cease to function and degenerate to a high degree.

The corpora pedunculata are well developed in *B. bellicosus*, but show few structural caste differences. They develop from an original stage which is still very small at the beginning of postembryonic development. The central body and the pons protocerebralis are in close connection. The efferent tracts of the central body go to the ventral bodies which on their part supply motoric elements of the head CNS. The last named three sections of the supraoesophageal ganglion are well developed in the developmental stages and in the adult castes. Corpora pedunculata, central body, pons protocerebralis,

ventral bodies, and the protocerebral lobes are characterized by their structure and the multitude of connections with other centers as important switch points of communication. The pars intercerebralis contains besides the neurosecretory cells which are especially large in sexuals also the neurones of the central body and of the pons protocerebralis.

6. Eyes are not developed in asexual castes and are in sexuals too of secondary importance. On the other hand the deutocerebrum of *B. bellicosus* is evidently a very important center of perception and therefore well developed.

7. The tritocerebrum innervates the labrum and the clypeus and governs especially the stomatogastric nerve system.

8. The different parts of the suboesophageal ganglion are internally fused and cannot be distinctly separated. The fibrous connection with the brain is very considerable.

9. The volume of the brain, its centers and of the suboesophageal ganglion were measured in all developmental stages and castes. The relative portion of the different parts of the brain was compared with the volume of the supra-oesophageal ganglion.

10. It was attempted to find relationships between the organization of the head CNS and the castes with their different functions.