

Das Gehirn und die Sinnesorgane der Aphanipteren.

Von

BERTIL HANSTRÖM.

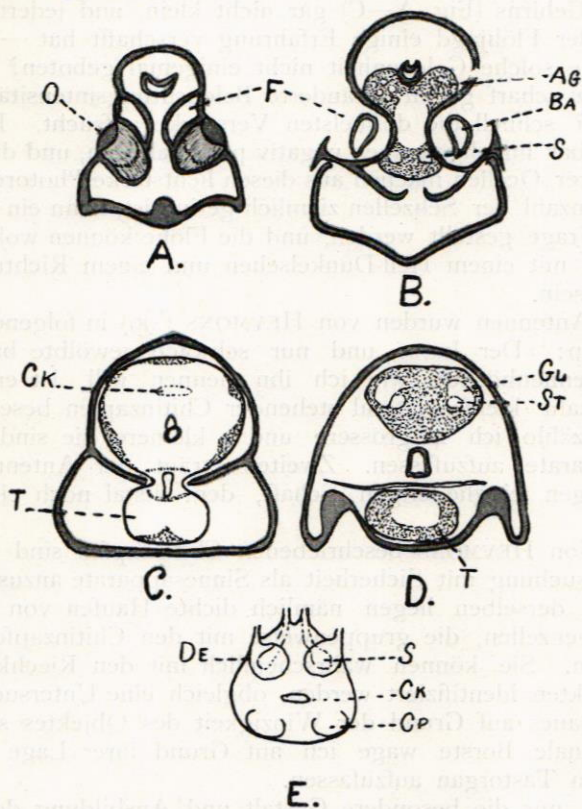
(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Lund.)

Die Morphologie des Zentralnervensystems der Aphanipteren wurde von BRANDT ('79) beschrieben. Bisher fehlte aber eine Untersuchung des inneren Baues des Gehirns eines parasitischen Insekts gänzlich, obgleich die parasitische Lebensweise immer von ziemlich ausgedehnten Veränderungen in Bau und Ausbildung der Sinnesorgane und folglich auch von Veränderungen im Baue des peripheren und zentralen Nervensystems begleitet wird. Wenn auch die Flöhe nur zeitweilige (temporäre) Schmarotzer sind, die ihren Wirt nur behufs Nahrungsaufnahme angehen und ihn nachher verlassen und ihre ganze Entwicklung ausserhalb des Wirtes durchmachen, hat die parasitische Lebensweise doch den Bau des ganzen Körpers beeinflusst.

Die Veränderungen im Baue der Sinnesorgane betreffen hauptsächlich die Augen, aber auch die Antennen sind eigenartig gestaltet und haben eine ungewöhnliche Lage. Da die Flöhe sich an dunklen Orten aufhalten, wurden die Augen mehr oder weniger vollständig rückgebildet. Mehrere Arten sind blind, und Komplexaugen kommen niemals vor. DAHL ('99) glaubt jedoch Rudimente von zusammengesetzten Augen hinter den Ocellen von *Pulex canis* gesehen zu haben — bei *Pulex irritans* können solche gar nicht gefunden werden. Die Ocellen sind bei der letztgenannten Art, wie überhaupt bei den mit Ocellen ausgerüsteten Aphanipteren, zwei an der Zahl, weshalb das unpaare Stirnauge rückgebildet worden ist. Nur zwei Ocellen besitzen ausser die Aphanipteren auch die meisten Termiten, Hemipteren, Homopteren und die Nachtschmetterlinge (die Tagfalter haben keine) wie auch einzelne Gattungen anderen Insektenordnungen, z. B. *Blatta* und *Grylotalpa*.

Die Ocellen von *Pulex irritans* wurden von GRENACHER ('79) beschrieben. DEGENER ('26) zitiert diese Beschreibung in fol-

gender Weise: »Das Auge ist rings von einer dicken Chitinkapsel umschlossen, in welche die bikonvexe Corneallinse eingesetzt ist und die vollkommen undurchsichtig erscheint. Sie ist birnenförmig und richtet ihre Spitze nach innen und unten. Die Retina enthält kein Pigment.»



Die Figuren A—D repräsentieren die Schnitte Nr. 16, 27, 35 und 41 in einer 44 Schnitte betragenden Schnittserie durch den Kopf von *Pulex irritans*, die vom Anfang der Mundteile bis zum hinteren Ende des Gehirns geführt wurde. Das Gehirn selbst wurde an den Schnitten 19—44 getroffen und hat eine wirkliche Länge von 0,2 mm. Fig. E stellt ein schematisiertes Rekonstruktionsbild des Gehirns dar, das von oben gesehen ist. *Ag* = Antennalglomeruli; *Ba* = Basalteile der Antennen; *Ck* = Zentralkörper; *Cp* = Corpora pedunculata; *De* = Deuterocephalon; *F* = Antennengruben; *Gl* = Glomeruli der Corpora pedunculata; *O* = Ocellen; *S* = Sehzentren; *St* = Stiele der Corpora pedunculata; *T* = Thoracalganglion.

Diese Beschreibung enthält zwei nicht ganz korrekte Punkte. Erstens ist die Richtung der Augenachse im Verhältnis zu der

Medianebene, wie Fig. A zeigt, nach oben und aussen, und zweitens habe ich gefunden, dass die Cornealinse bei frisch getöteten Tieren im durchfallenden Lichte vollkommen durchsichtig ist. Es würde auch merkwürdig sein, wenn dies nicht der Fall wäre; die Ocellen von *Pulex* sind im Verhältnis zu der Grösse des Kopfes und des Gehirns (Fig. A—C) gar nicht klein, und jedermann, der sich bei der Flöhjagd einige Erfahrung verschafft hat — und wem wurde eine solche Gelegenheit nicht einigemal geboten? — weiss, dass *Pulex* scharf gegen veränderte Beleuchtungsintensität reagiert und dabei schnell die dunkelsten Verstecke aufsucht. Die Flöhe sind offenbar im allgemeinen negativ phototaktisch, und die grossen Linsen ihrer Ocellen machen aus diesen lichtstarke Photoreceptoren. Da die Anzahl der Sehzellen ziemlich gering ist, kann ein Bildsehen nicht in Frage gestellt werden, und die Flöhe können wohl vermutlich auch mit einem Hell-Dunkelsehen und einem Richtungssehen zufrieden sein.

Die Antennen wurden von HEYMONS ('99) in folgender Weise beschrieben: »Der kurze und nur schwach gewölbte basale Teil oder Antennenhöcker, wie ich ihn nennen will, ist erstens mit einer Anzahl kleiner lateral stehender Chitinzapfen besetzt. Von letzteren zähle ich 4 grössere und 3 kleinere, sie sind wohl als Sinnesapparate aufzufassen. Zweitens trägt der Antennenhöcker einen langen eingliederigen Schaft, dem distal noch eine Borste aufsitzt.»

Die von HEYMONS beschriebenen Chitinzapfen sind nach meiner Untersuchung mit Sicherheit als Sinnesapparate anzusehen. An der Basis derselben liegen nämlich dichte Haufen von bipolaren Sinnesnervenzellen, die gruppenweise mit den Chitinzapfen zusammenhängen. Sie können wahrscheinlich mit den Riechkegeln anderer Insekten identifiziert werden, obgleich eine Untersuchung des feineren Baues auf Grund der Winzigkeit des Objektes schwer ist. Die terminale Borste wage ich auf Grund ihrer Lage mutmasslich als ein Tastorgan aufzufassen.

Nicht nur die besondere Gestalt und Ausbildung der Sinnesorgane sondern auch die Gestalt des Kopfes und die Lage der Mundteile haben den Bau des Nervensystems der Aphanipteren beeinflusst. OUDEMANS hat ('08) die Aphanipteren in primitiver gebaute *Fracticipita* und höher entwickelte *Integrincipita* eingeteilt, weil der Kopf der vorigen aus zwei Gliedern zusammengesetzt sein sollte. 1909 hat er gefunden, dass der Kopf der *Fracticipita* nicht aus zwei, sondern aus vier Gliedern zusammengesetzt ist, die er Pseudosegmente nennt, und 1914 schliesslich beginnt er zu glauben, dass diese »Pseudosegmente« wirkliche Doppelsegmente darstellen sollten, da er sieben Kopfanhänge zählt (antennæ, labrum, epipharynx, mandibulæ, maxillæ, hypopharynx und labium)

und die Insekten bekanntlich ausserdem ein Interkalarsegment besitzen. Nach OUDEMANS ('08) sollte das vordere Glied des Kopfes der Fracticipita in der vertikalen Ebene um das »Tuber centrale« wie um einen Gelenkkopf etwas beweglich sein. Dies wird von WAGNER ('26) verneint, der in dem Tuber centrale (von ihm »Trabecula centralis« genannt) eine Stütze der Seitenwände des Kopfes sieht, die »infolge der von beiden Seiten bedeutend zusammengedrückten Kopfform leicht nach innen hin eingedrückt werden und auf das cerebrale Ganglion einen Druck ausüben könnten, welches Ganglion gerade oberhalb und hinter der Trabecula centralis liegt«. Eine solche Trabecula ist nun bei *Pulex* nicht vorhanden; da die Antennengruben aber auch bei dieser Gattung sehr tief in den Kopf eingebuchtet sind (F, Fig. A, B), so dass sie vor dem Gehirn (Fig. A) beinahe medial zusammenstossen, kann dieser Zusammenstoss wahrscheinlich denselben Nutzen gewähren und einen seitlichen Druck auf das Gehirn verhindern, den die Flöhe auf Grund der parasitischen Lebensweise oft vertragen müssen.

Die gewaltige Ausbildung der Antennengruben bewirkt nun, dass der vordere Teil des Gehirns an Querschnitten stundenglasähnlich zusammengedrückt wird (Fig. B), während das Gehirn von oben gesehen beinahe rund, aber ein wenig birnförmig nach vorn ausgezogen ist (Fig. E). Merkwürdiger sind aber die gegenseitigen Lagebeziehungen der verschiedenen Gehirnteile.

Die stechenden Mundteile sind alle weit nach vorn verlagert und vor den Augen gelegen, während die Antennen hinten, in der Nähe der Augen aber oberhalb derselben ihren Ursprung nehmen. Die Sehnerven ziehen deshalb in die untersten, die Antennennerven in die obersten Partien des vorderen Teils des Gehirns hinein, wo auch ihre Zentren (S, Ag, Fig. B) gelegen sind. Nach hinten liegen aber wie gewöhnlich bei anderen Insekten der Zentralkörper im Zentrum und die Corpora pedunculata (Ck, Fig. C; Gl, St, Fig. D) im hintersten Teil des Gehirns. Die Sehzentren der Ocellen, die bei anderen Insekten immer eine dorsomediale Lage haben, sind bei *Pulex* ventral gelegen, während die Antennalganglien statt dessen dorsal liegen — der hintere Teil des Gehirns hat aber eine normale Lage!

Die runde Form des Gehirns der Puliciden ist bei den Insekten sehr ungewöhnlich. Sie steht mit der Rückbildung der Komplexaugen und ihrer Zentren in Beziehung, die bei anderen Insekten lateral liegen und eine gewaltige Ausdehnung des Gehirns in dieser Richtung veranlassen. Diese Gestalt des Gehirns kommt aber bei den Arachnoiden vor, deren Komplexaugen auch wie die der Aphanipteren degeneriert, aber durch laterale Linsenocellen ersetzt worden sind, die nur unbedeutend entwickelte Sehzentren haben.

Das Neuropilem des Gehirns wird von einer dünnen Schicht Ganglienzellen beinahe allseitig umhüllt; nur nach vorn, um den Antennalglomeruli (*Ag*, Fig. B), und nach hinten, in den Corpora pedunculata (*Gl*, Fig. D), ist diese Schicht dicker. Die Ganglienzellen sind überall klein und chromatinreich; die Globulizellen weichen nicht von dem Aussehen der übrigen Gehirnzellen ab, was auch bei anderen Arthropoden mit rückgebildeten Gehirnen der Fall ist. Das Neuropilem ist ebenfalls einförmig gebaut; von dichter Struktur sind aber: 1) die Sehzentren; 2) die Antennalglomeruli; 3) der Zentralkörper, und 4) die Glomeruli und Stiele der Corpora pedunculata.

Die Sehnerven schwellen im vorderen ventralen Teil des Gehirns zu kleinen Sehmassen (*S*, Fig. E) an, die durch eine Kommissur unter einander verbunden werden. Diese Kommissur ersetzt vielleicht die bei den Stirnagen anderer Insekten vorkommende Überkreuzung der Fasern der Ocellennerven; eine solche Kreuzung kommt nämlich bei *Pulex* nicht vor.

Die Antennalglomeruli (*Ag*, Fig. B) sind von dem bei anderen Insekten vorkommenden Bau; nur die Lage ist nicht die gewöhnliche. Der Zentralkörper hat aber eine gewöhnliche Lage (*Ck*, Fig. C); er ist eine sehr winzige Bildung, die anscheinend nicht aus lateralen Teilen zusammengesetzt ist, sondern wie bei den meisten Crustaceen homogen erscheint.

Die Corpora pedunculata sind wahrscheinlich wie bei den Pterygoten gestaltet. Ihre Ganglienzellen geben also Glomerulibildungen (*Gl*, Fig. D) und Stielen (*St*, Fig. D) den Ursprung; der winzigen Grösse zufolge habe ich jedoch den Verlauf der Stiele nicht verfolgen können. Das Vorhandensein einer Protocerebralbrücke konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen.

Das Gehirn der Puliciden ist offenbar durch die parasitische Lebensweise allzu verändert, vereinfacht und degeneriert um etwaige sichere phylogenetische Schlüsse zuzulassen. Die wenigstens oberflächliche Ähnlichkeit der Corpora pedunculata von *Pulex* mit denselben Bildungen solcher Pterygoten wie der Libellen und Hemipteren könnte aber vielleicht als ein Argument gegen Oudemans' (14) Theorie angeführt werden, dass die Aphanipteren vom Anfang an von flügellosen Insekten abstammen.

Zeichen des degenerierenden Einflusses der parasitischen Lebensweise auf das Gehirn der Aphanipteren sind:

1. die Einförmigkeit des Baues der Ganglienzellschicht;
2. die runde Gestalt des Gehirns, die auf dem Verschwinden der Komplexaugenzentren beruht;
3. das Vorhandensein von nur zwei Ocellennerven, weil das unpaare Stirnauge degeneriert ist;

4. der einfache Bau der Assoziationsorgane, also des Zentralkörpers und der Corpora pedunculata; und

5. die Abwesenheit oder ausserordentlich geringe Ausbildung der Protocerebralbrücke.

Ich habe soeben (1926) in einer Arbeit eine quantitative Untersuchung der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden veröffentlicht. Eine ähnliche Untersuchung des Gehirns von *Pulex* kann auf Grund der winzigen Grösse des Objektes nur ungefährliche Werte geben. Da *Pulex* aber das erste in dieser Hinsicht untersuchte parasitisch lebende Insekt ist, gebe ich unten eine Zusammenstellung der Resultate der quantitativen Untersuchung der Seh- und Riechzentren des Pulicidengehirns, mit den früher durch meine Arbeit ('26) bekannten Resultaten betreffs der Zusammensetzung anderer Insektengehirne verglichen.

Ordnung	Gattung	Riechzentren in Prozent des		Sehzentren in Prozent des	
		ganzen Gehirns	ganzen Gehirns mit Ausnahme der Seh- u. Riechzentren	ganzen Gehirns	ganzen Gehirns mit Ausnahme der Seh- und Riechzentren
Orthoptera	<i>Agrion</i> ¹	1,3	7,6	80,9	455,3
Hemiptera	<i>Notonecta</i>	2,6	13,3	76,7	394,0
Lepidoptera	<i>Notodonta</i>	13,4	38,0	51,2	144,7
»	<i>Pieris</i>	2,3	12,4	79,5	437,1
Diptera	<i>Musca</i>	4,4	23,7	76,8	408,8
Hymenoptera	<i>Formica</i> ²	18,1	25,0	9,9	13,7
Aphaniptera	<i>Pulex</i>	7 ³	8 ³	1,5 ³	1,5 ³

¹ ältere Larve.

² Arbeiterin.

³ Ungefährlich.

Die Sehzentren von *Pulex* sind also ausserordentlich klein, was auf der Rückbildung der Komplexaugenzentren beruht. Die Riechzentren, in Prozent des ganzen Gehirns gerechnet, sind noch ziemlich gross; sie übertreffen nach dieser Berechnungsweise die der Gattungen *Agrion*, *Notonecta*, *Pieris* und *Musca*; aber in Prozent des ganzen Gehirns mit Ausnahme der primären Sinneszentren gerechnet, werden sie beinahe eben so klein wie bei dem »Augentier« *Agrion*. Dies ist vielleicht ein ziemlich unerwartetes Verhältnis, insbesondere da eine Korrelation zwischen der Entwicklung der Seh- und Riechsinn bei Vertretern mehrerer Tiergruppen gefunden worden ist (vgl. HANSTRÖM '26, P. 184!); man sollte erwarten, dass die Riechzentren von *Pulex* gut entwickelt

wären, da der Sehsinn offenbar sehr schlecht entwickelt ist. Die erwähnte Beobachtung steht aber mit den Grössenverhältnissen der Seh- und Riechzentren eines parasitisch lebenden decapoden Krebstieres, *Fabia subquadrata*, das in der Mantelhöhle von *Mytilus* lebt, in Übereinstimmung, wo die Sehzentren ebenfalls sehr klein, die Riechzentren jedoch schlechter als bei den meisten anderen untersuchten Crustaceen entwickelt sind. Die parasitische Lebensweise vermag offenbar keine Korrelation zugunsten der Riechzentren bei Rückbildung der Sehzentren während des Lebens im Dunkeln hervorzurufen.

Literatur.

- BRANDT (1879): Vergleichend-anatomische Skizze des Nervensystems der Insekten. Hor. Soc. Ent. Ross., Bd. 15.
- BRAUN (1925): Naturgeschichte der tierischen Parasiten des Menschen. In Braun-Seifert: Die tierischen Parasiten des Menschen. Erster Teil. Leipzig 1925.
- CHOLODKOWSKY (1914): Die systematische Stellung der Puliciden. Zool. Anzeiger. Bd. 43.
- DAHL (1899): Die Stellung der Pulicidien im Systeme. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 65.
- DEEGENER (1926): Nervensystem. Handbuch der Entomologie. Erste Lieferung. Bd. 1.
- (1926): Sinnesorgane. Ibidem.
- GRENACHER (1879): Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.
- HANSTRÖM (1926): Untersuchungen über die relative Grösse der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise. Zeitschr. f. mikr. anat. Forschung. Bd. VII.
- HEYMONS (1899): Die systematische Stellung der Puliciden. Zool. Anzeiger. Bd. 22.
- OUDEMANS (1908): Über den Ursprung der Suctoria. Tijdschrift voor Entomologie. 1908.
- (1909): Über den Ursprung der Suctoria. Novitates Zoologicae. 1909.
- (1914): Aanteekningen over Suctoria. XXIV. Entomologische Berichten. Bd. IV.
- WAGNER (1926): Zur Frage über den Kopfbau der Aphanipteren mit Berücksichtigung ihrer Systematik. Zool. Anzeiger Bd. LXVII.