

Sonderdruck — Nicht im Handel

**Schweizer Archiv für
Neurologie, Neurochirurgie und Psychiatrie**

Archives Suisses de Neurologie, Neurochirurgie et de Psychiatrie

Archivio Svizzero di Neurologia, Neurochirurgia e Psichiatria

Band 100

Heft 2

**Über Glomeruli im Zentralnervensystem von
Vertebraten und Invertebraten**

Von K. Akert und U. Steiger (Zürich)

7. Über Glomeruli im Zentralnervensystem von Vertebraten und Invertebraten^{1,2}

Von K. AKERT und U. STEIGER

Einleitung

In neuester Zeit hat der Begriff «Glomerulus» in der Hirnforschung besondere Aktualität erlangt. Man versteht darunter einen synaptischen Komplex, an welchem eine Vielzahl von Elementen beteiligt ist, im Gegensatz zur einfachen Synapse zwischen einem präsynaptischen und einem postsynaptischen Element. Wir verdanken die optische Auflösung dieser winzigen, hochkomplizierten Gebilde in erster Linie der Elektronenmikroskopie, wobei sich *Szentágothai* und Mitarbeiter sowohl durch rein beschreibende Studien wie auch durch die zusätzliche Verwendung der Degenerationsmethoden besonders hervorgetan haben. Mikroelektrophysiologische Daten über die Erregungsübertragung im Bereich der Glomeruli verdanken wir *Eccles* und seiner Schule. Die Mehrzahl der Untersuchungen dieser Art bezogen sich bisher auf Glomeruli der Kleinhirnrinde des Säugetiers. Die folgenden Ausführungen sollen aber zeigen, daß relativ komplexe Glomeruli bereits im Neuropil des Insektengehirns vorkommen, mit welchem wir uns seit einiger Zeit eingehend befassen.

Der Nierenglomerulus war bekanntlich die Entdeckung *Malpighis* (1681). Es scheint, daß *Meynert* den Begriff Glomerulus (= Knäuel) als Erster für die Bezeichnung eines neuroanatomischen Sachverhaltes verwendet hat (1878), und zwar für die Beschreibung der knäuelartigen Kontaktregion zwischen den Faserendigungen der Fila olfactoria und den Verzweigungen der Mitralzell-Dendriten im Bulbus olfactorius. Man nennt die entsprechende Schicht seither Zona glomerulosa. Diese Glomeruli sind relativ leicht erkennbar, und die Bezeichnung ist einleuchtend. In der Darstellung von *Cajal* aus dem Jahre 1901 (Abb. 1) sind der Übersichtlichkeit halber die präsynaptischen und postsynaptischen Knäuel, die in Wirklichkeit ineinandergreifen und sich überdecken, separat gezeichnet.

Kenyon (1896) hat eine analoge Situation im Antennen-Hügel des Hymenopterengehirns vorgefunden und nannte die entsprechenden Gebilde bei der Honigbiene ebenfalls Glomeruli; wir werden darauf nicht näher eingehen.

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung (Nr. 3807).

² Tatkräftige Mithilfe bei der Verfassung dieser Arbeit verdanken wir Fräulein *C. Sandri*, Fräulein *R. C. Hug* und Fräulein *S. Frischknecht*.

Von besonderem Interesse ist die Entdeckung der Glomeruli im Kleinhirn. Als Erster hat sie *Cajal* (1894, 1896) beschrieben. Es handelt sich um die Kontaktgebiete zwischen den aufsteigenden Moosfasern und den Dendriten der Körnerzellen. *Cajal* verwendete den Ausdruck: «nidos cerebellosos». Die Benennung dieser zerebellären Nester als «Glomeruli» stammt von *Held* (1897). Die ersten elektronenmikroskopischen Beschreibungen des zerebellären Glomerulus erfolgte durch *Gray* (1961), *Palay* (1961) und *Szentágothai* (1962). Darauf werden wir in einem der folgenden Abschnitte näher eingehen.

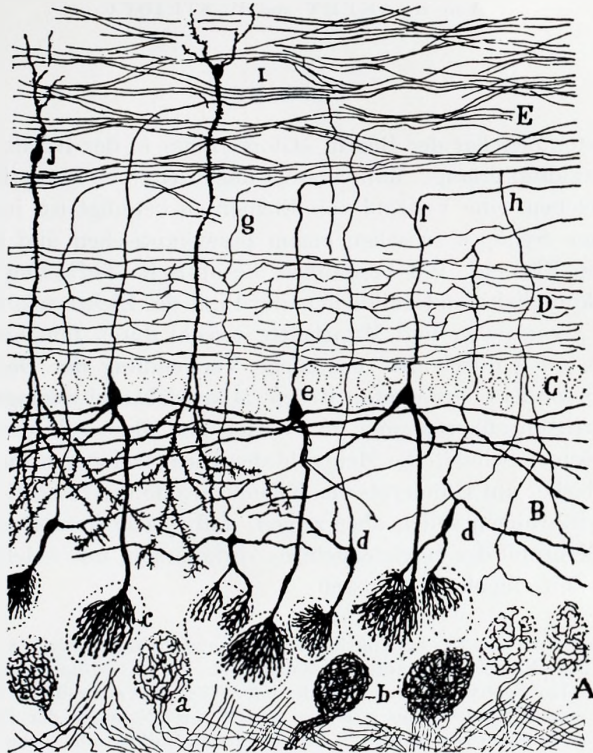


Abb. 1. Bulbus olfactorius des Säugetieres nach *Cajal* ([1901], Abb. 1). A = Zona glomerulosa, welche die Kontakte zwischen den knäuelförmigen Endigungen der Olfactoriusfasern (B) mit den Verzweigungen der Mitralzeldendriten (d) enthält. C = Schicht der Mitralzellen. Der Übersichtlichkeit halber sind die Kontaktelemente gesondert dargestellt.

Glomeruli im Gehirn der Waldameise

Das «Gehirn» der Ameise besteht aus einem doppelseitigen Ganglienkomples, der den Oesophagus umfaßt. Am mächtigsten sind die sogenannten Pilzkörper (*Corpora pedunculata*) entwickelt, die jederseits aus Pilzhut und Stiel bestehen. Dieser Sachverhalt ist schon vom französischen Forscher

Dujardin (1850) festgestellt worden, der auch die Vermutung aussprach, daß die Pilzkörper Ausdruck der bei den Sozialinsekten hochentwickelten psychischen Funktionen sind – eine Hypothese, die zahlreiche Forscher immer wieder fasziniert zu haben scheint (*Forel* [1907], *Brun* [1923], weitere Literatur siehe *Steiger* [1967]) und die auch den Befunden der modernen Forschungsstandzuhalten scheint (*Huber* [1967]). Die genauere mikroskopische Unter-

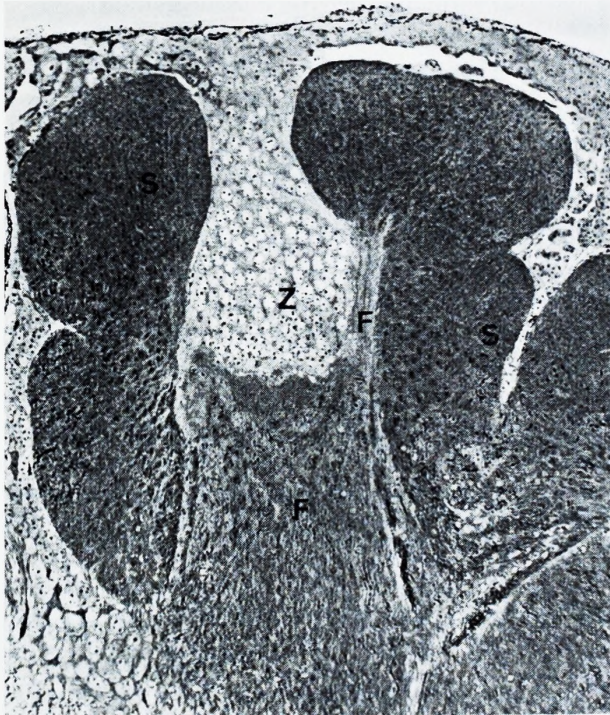


Abb. 2. Corpus pedunculatum der Waldameise. Z = Perikaryonschicht (Globulizellen). S = Synapsenschicht, genannt Kelch, welche aus einem dichten Neuropil besteht. Die dunklen Punkte darin sind charakteristisch (*Leydigsche Punktsubstanz*); sie entsprechen den Glomeruli in Abb. 4. F = efferente Fasern. Phasenkontrast. Primärvergrößerung 150 \times .

suchung, die namentlich auf *Leydig* (1864) zurückgeht, ergab, daß der Pilzhut aus einer mehrfachen Lage von Nervenzellen besteht, die sehr dicht nebeneinanderliegen und zwei kelchförmige Fasergebiete überdachen. Die letzteren umgeben den Stiel des Pilzes und werden als «Kelche» bezeichnet (Abb. 2). *Leydig* bemerkte in der Fasersubstanz der Kelche winzige Punkte. Seither wurde diese Substanz als *Leydigsche Punktsubstanz*

bezeichnet; sie spielte im 19. Jahrhundert und insbesondere während der kampfumwehten Bewährungszeit der Neuronentheorie eine bedeutende Rolle (*Retzius* [1905]). Es darf hier vorweggenommen werden, daß die Leydigischen Punkte nichts anderes sind als die erst im Elektronenmikroskop sichtbaren Glomeruli. Gleichzeitig sei festgestellt, daß durch die elektronenmikroskopischen Bilder die Neuronentheorie aufs neue bestätigt wird, denn auch an den Synapsen des Insektengehirns bleibt die Einheit und Diskontinuität der Nervenzelle gewahrt.

1. Perikaryenschicht und Globulizellen

Die elektronenmikroskopische Untersuchung am *Corpus pedunculatum* wurde von *Landolt* (1964) in unserem Institut in Angriff genommen. Die bereits erwähnte oberflächliche Zellschicht besteht aus einem dichtgefügteten Mosaik von sogenannten Globulizellen, die von lichtmikroskopisch kaum sichtbaren Gliazellfortsätzen getrennt werden (Abb. 3). An zahlreichen Stellen stehen die Globulizellen durch «Fenster» *Landolt* und *Ris* (1966) in direkter Verbindung miteinander. Jede Globulizelle sendet einen Stammfortsatz ins Kelchfasergeflecht, das wir als «Neuropil» bezeichnen. Betont sei die Tatsache, daß im Bereich des Globulizellagers (Perikaryenschicht) keine afferenten Fasern und keine axosomatischen Synapsen angetroffen werden. Hier stoßen wir auf eine prinzipielle Abweichung des Insektenhirn-Griseum von demjenigen (sei es Rinde oder Kerngebiet) des Wirbeltiers. Im Insektengehirn besteht eine scharfe Trennung zwischen Zellager einerseits und Synapsenschicht andererseits, die darauf beruht, daß die Neuronen keine Dendriten am Perikaryon besitzen, sondern die entsprechenden Faserverzweigungen vom Stammfortsatz ausstrahlen lassen. Das Gesetz der synapsenlosen Perikaryenschicht wird höchstens durch die Existenz der obgenannten somatomatischen Kontakte von *Ris* und *Landolt* (1966) durchbrochen, deren funktionelle Bedeutung aber noch nicht eindeutig geklärt ist (möglicherweise elektrische Synapsen).

2. Synapsenschicht und Glomeruli

Steiger (1967) hat die elektronenmikroskopische Untersuchung am *Corpus pedunculatum* fortgesetzt und sich speziell mit der Synapsenschicht befaßt. Hier fand er inmitten eines zunächst verwirrend anmutenden Faserfilzes ein einheitliches Bauprinzip vor, nämlich das der Glomeruli (Abb. 4). Diese bestehen aus einem zentralen Endkolben einer afferenten Nervenfasers, der auf Grund seines Reichtums an synaptischen Organellen (Bläschen und Mitochondrien) eindeutig als präsynaptische Faserendigung identifiziert werden kann; um dieses Zentrum gruppieren sich zahlreiche feinste Fasern.

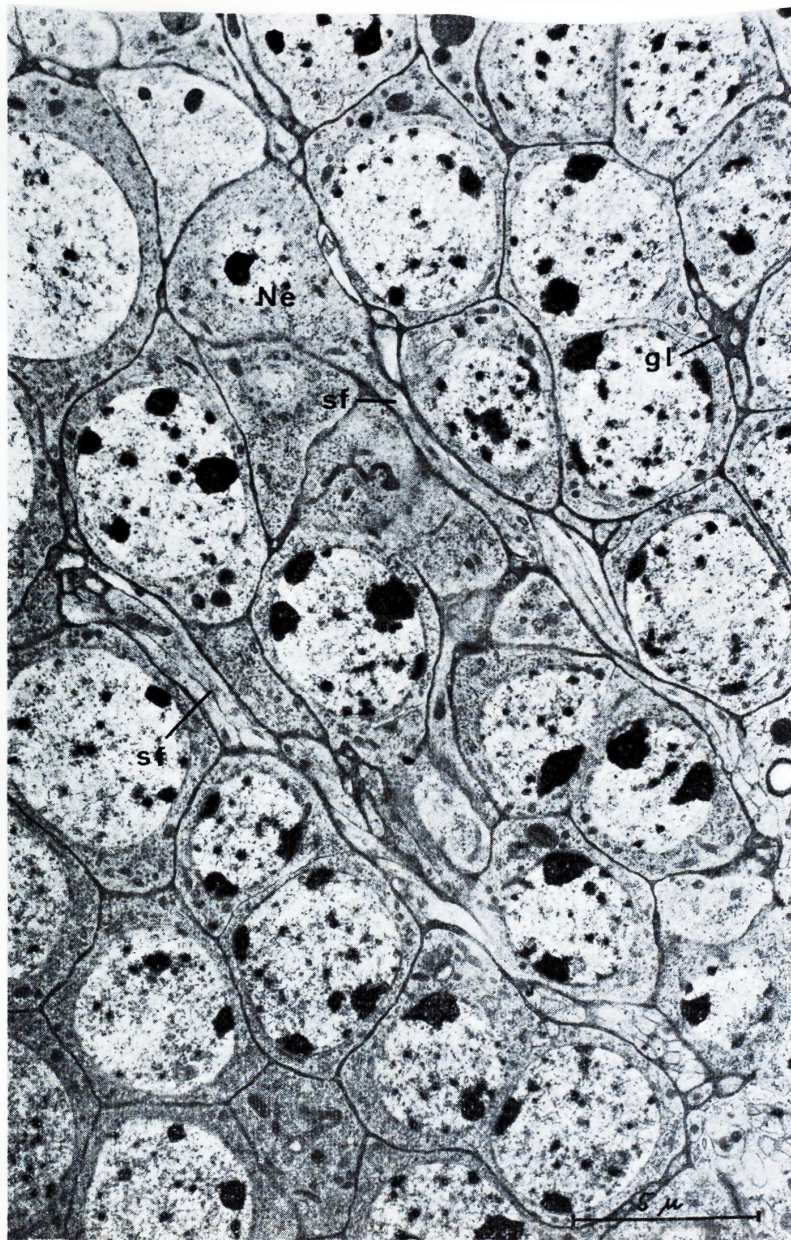


Abb. 3. Elektronenoptische Aufnahme eines epithelähnlichen Verbandes von Globulizellen aus dem Zellzapfen (Z in Abb. 2) des Corpus pedunculatum. Man beachte das dichtgefügte Mosaik von unipolaren Nervenzellen, die von dünnen, dunklen Gliafortsätzen voneinander getrennt sind (gl). Bei (Ne) erkennt man eine Zelle mit Abgang des Stammfortsatzes (sf).
 Primärvergrößerung 2500 \times .

die ungefähr radiär angeordnet sind. Pro Einzelschnitt sind bis zu einem Dutzend solcher Fortsätze vorhanden, die durch einen feinen Spalt von etwa 100 Å vom präsynaptischen Endkolben getrennt bleiben. Nicht selten trifft man Querschnitte durch Synapsen, welche durch einen etwas verbreiterten (150–200 Å) und mit elektronendichtem Material gefüllten Spalt sowie durch die Verdichtung der postsynaptischen Membran besonders gekennzeichnet sind. Die Details sind in der Dissertation *Steiger* (1967) beschrieben. Erwähnenswert ist die Tatsache, daß pro Glomerulus mit etwa 50 Kontakten zu rechnen ist. Das Kelchneuropil ist nun dadurch gekennzeichnet, daß in regelmäßigen Abständen Glomeruli im Faserfilz eingebettet liegen. *Steiger* hat errechnet, daß in den Kelchen der Corpora pedunculata etwa 1 Million Glomeruli vorhanden sind.

Bereits *Trujillo-Cenoz* und *Melamed* (1962) haben die eigenartige synaptische Konfiguration der Glomeruli im Kelchneuropil von Insekten in elektronenmikroskopischen Aufnahmen bemerkt. Die damalige Fixationstechnik ließ allerdings die genaue Polarität der Synapsen nicht erkennen. Heute können wir eindeutig feststellen, daß es sich dabei um Kontakte der im Kelchneuropil endigenden afferenten Nervenfasern mit dem Dendritenwerk der Globulizellen handelt. Der Glomerulus ist also die Baueinheit der afferenten Verdrahtung. Die efferenten Fasern ziehen in den Pedunculi weiter, um vermutlich in den sogenannten Beta-Lobes (*Kenyon* [1896], *Fowles* [1955], *Wigglesworth* [1959]) zu endigen. Noch ein weiteres wichtiges Detail ist den früheren Untersuchern entgangen: Die postsynaptischen Dendriten stehen untereinander und mit dem zentralen Endkolben in innigem Kontakt durch sogenannte «tight junctions». Bei einer Ameisenart konnte *Steiger* (1967) sogar intrinsische «tight junctions» nachweisen, das heißt postsynaptische Dendriten, die sich im Innern des zentralen Endkolbens aufzweigen und dort mit präsynaptischen Membranstellen solche Schmelz-Kontakte bilden. Man ist heute immer mehr zur Ansicht gekommen, daß Zellbrücken dieser Art infolge des erniedrigten Membranwiderstandes den interzellulären Ionenaustausch erleichtern, und hat sie als «elektrische Synapsen» bezeichnet (*Gray* [1966]). Abgesehen von diesen besonderen Kontakten scheint die Aufgabe der Glomeruli in der Vermittlung von afferenten Signalen auf ein reich aufgegliedertes Dendritennetz zu bestehen. Dieses Netz von 50 Millionen Faseranzweigungen konvergiert auf ein tausendfach reduziertes Grundnetz von Globulizellen und deren efferente Fasern. Das Arrangement erinnert ganz an ein Kapillarsystem, welches die zu- und abführenden Gefäßbröhen auf einen tausendfachen Stromquerschnitt erweitert. Der Sinn dieser riesigen Expansion der für die Informationsübertragung ausschlaggebenden Kontaktfläche ist vorläufig unklar. Man wird aber kaum fehlgehen mit der Annahme, daß sich hier die entscheidende Funktion zentralnervöser Tätigkeit

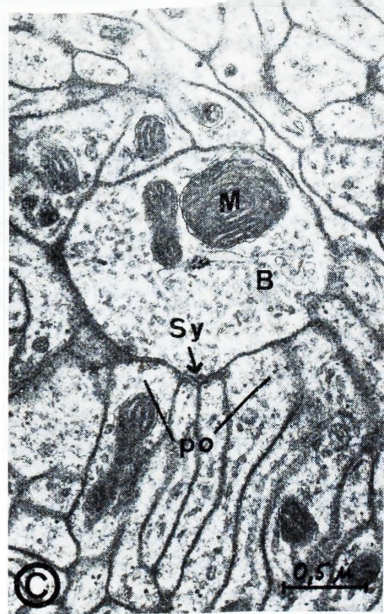


Abb. 4. A: Ausschnitt vom Kelchneuropil (S in Abb. 2) bei schwacher elektronenmikroskopischer Vergrößerung. Die dunklen Punkte in Abb. 2 erweisen sich als zentrale Endkolben (Ek), um die sich eingermaßen radiär viele feinste (postsynaptische) Fasern gruppieren. Primärvergrößerung 2500 \times . B und C: Glomeruli bei etwas stärkerer Vergrößerung. Man erkennt, daß die zentralen präsynaptischen Endkolben (Ek) typische präsynaptische Organellen enthalten: synaptische Bläschen (B), Mitochondrien (M) und vereinzelte Glykogengranula (g). An einigen Stellen sind andeutungsweise synaptische Kontakte (Sy) erkennbar, ebenso die postsynaptischen Fasern (po), Gliafortsätze (gl). Primärvergrößerung 20000 \times .

abspielt: die Integration. Dies würde mit anderen Worten bedeuten, daß den Dendriten und den dendritischen Synapsen im Neuropil ein hohes Maß an integrativer Tätigkeit zukommt. Diese Hypothese ist nicht neu (Chang [1952], Bishop [1956], Jung [1953]), jedoch fehlen die Beweise. Die klare Trennung des Dendritenbaums von der Perikaryenschicht im Insekten-

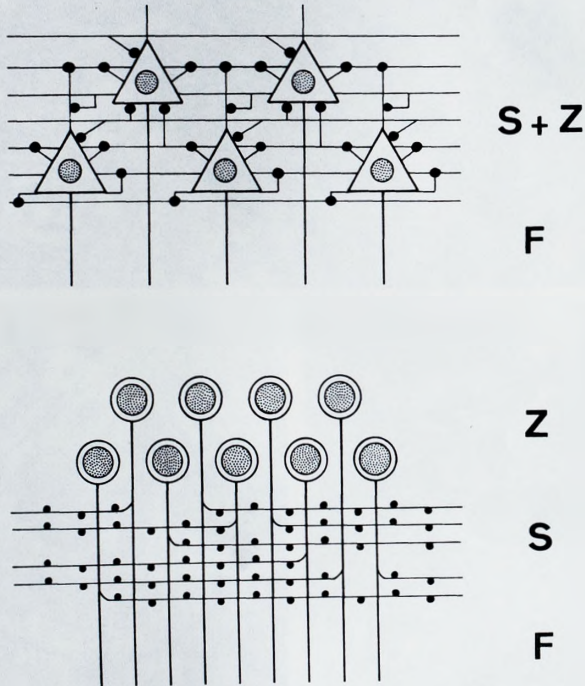


Abb. 5. Gegenüberstellung der Hirnrinde eines Säugetieres (oben) mit Insektenganglion (unten). S = Synapsenlager, Z = Nervenzellen, F = Faserlager. Bei der Hirnrinde ist zu beachten, daß sich die Synapsenlager zwischen den Nervenzellen befinden und die Efferenzen über Faserbündel (F) austreten (Weiße Substanz). Beim Ganglion hingegen findet man eine strikte Trennung zwischen Zell- und Synapsenlager, wobei die dendritischen Fortsätze der Zellen mit afferenten Endigungen synaptischen Kontakt nehmen.

neuropil bietet eine außerordentliche Chance zur experimentellen Überprüfung dieser Hypothese und einen einmaligen Vorteil gegenüber dem ZNS der Wirbeltiere, wo das Neuropil sich mit dem Perikaryenlager vermischt (Abb. 5).

Glomeruli im Gehirn der Wirbeltiere

Die vorstehenden Untersuchungen am Ameisengehirn haben in hohem Maße von der in den letzten Jahren erfolgten deskriptiven und experimentellen Analyse der Glomeruli im ZNS der Vertebraten profitiert. Im folgenden sollen ein paar Beispiele kurz zur Darstellung gelangen, wobei die zerebellären Glomeruli etwas eingehender behandelt werden, weil hier die Situation am weitesten abgeklärt erscheint.

1. Glomeruli in der zerebellären Körnerschicht

Eine detaillierte Berichterstattung über die neuesten Forschungsarbeiten auf diesem Gebiete wird durch das Bulletin des «Neurosciences Research Programm» (*Bell und Dow* [1967]) geboten. Die klassischen Arbeiten von *Cajal* (1894, 1896) und *Held* (1897) finden dabei eine glänzende Bestätigung. Der um eine Moosfaserendigung gruppierte Glomerulus ist dem der Ameise auf den ersten Blick ähnlich. Ungefähr 20 Dendriten von Körnerzellen bilden die postsynaptische Rosette. Durch diese Schaltung gelangt die afferente Information über das immense Aggregat von etwa 10^{10} Körnerzellen via Parallelfasern zu den Dendriten der Purkinjezellen. Der Glomerulus birgt aber noch mindestens ein weiteres Verdrahtungselement in sich. Dieses wurde erstaunlicherweise ebenfalls schon von *Cajal* (1907) erkannt: es handelt sich um die Kontakte mit den Golgizellen. *Hamori* und *Szentágothai* (1966) konnten mittels Golgi Imprägnation (lichtmikroskopisch) und elektronenmikroskopischen Degenerationsstudien die Details dieser Anordnung abklären (Abb. 6). Die Axone der Golgizellen bilden Synapsen innerhalb des Glomerulus – und zwar mit den Körnerzell-Dendriten. Wahrscheinlich existieren noch weitere Verbindungen zwischen Golgizell-Dendriten und Moosfaserendkolben. Die Golgizellen ihrerseits stehen mit Kollateralen der Körnerzellen in Verbindung. *Eccles, Llinas* und *Sasaki* (1966) bewiesen in elektrophysiologischen Experimenten, daß es sich hierbei um eine negative Feedbackschleife handelt, über welche die Tätigkeit der Körnerzellen gesteuert werden kann.

2. Glomeruli im Thalamus

Bis vor kurzem hat man die thalamischen Schaltstellen nur unter dem Gesichtspunkt einer einfachen Relation des afferenten zum corticopetalen Neuron betrachtet. Das klassische Beispiel ist das der Sehbahn, in welcher das Corpus geniculatum laterale eben diese Umschaltung retinaler Afferenzen auf die Sehrinde bewerkstelligt. Zwar darf erwähnt werden, daß bereits von *Monakow* (1914) die Situation etwas komplexer beschrieb, indem er von kleinen thalamischen Schaltzellen sprach.

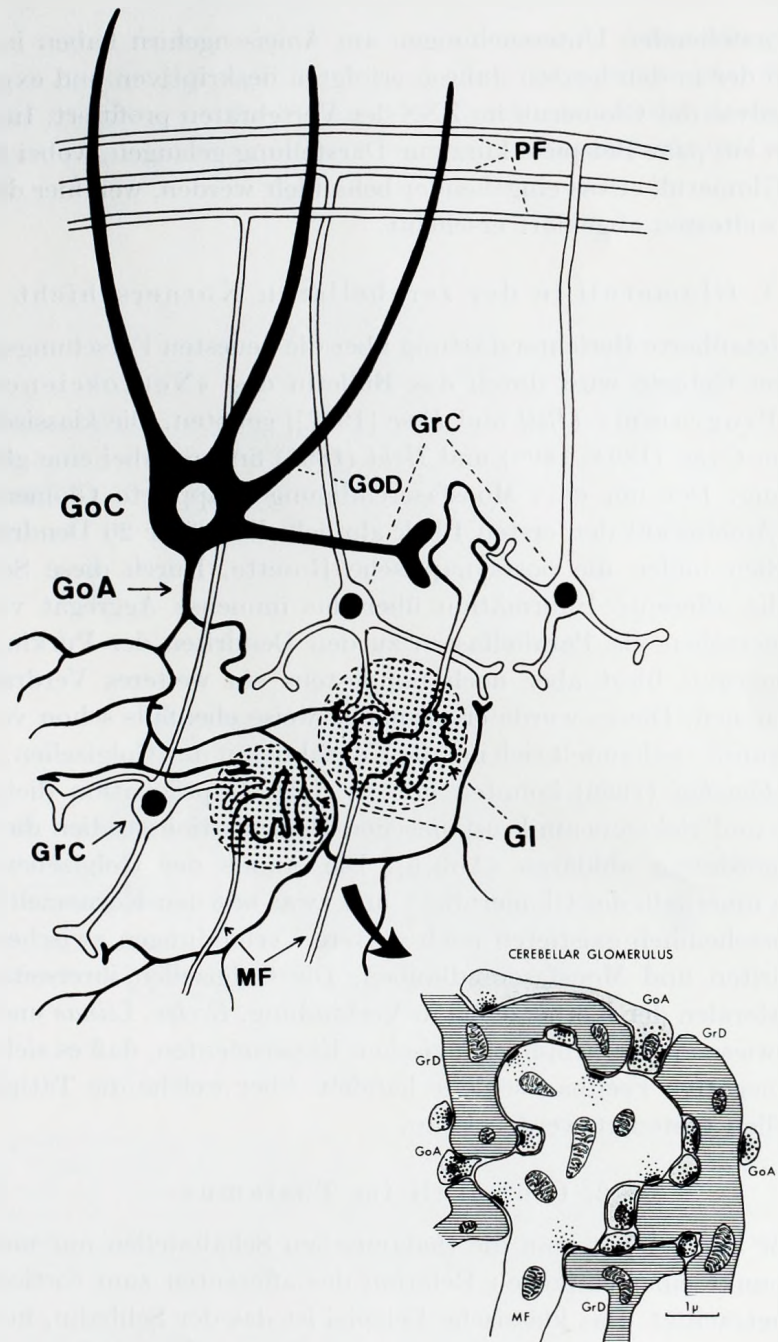


Abb. 6. Der Kleinhirnglomerulus (schematisch dargestellt nach Hamori und Szentágothai [1966], Abb.7 und Eccles et al. [1966], Abb.1). Für die nähere Erläuterung siehe Text. MF: Moosfaseraxon, GrC: Körnerzellen, GrD: Dendriten der Körnerzellen, GoC: Golgizelle, GoA: Golgiaxon, GoD: Golgidendrit, PF: Parallelfaser, Gl: Glomerulus (punktierte Scheibe).

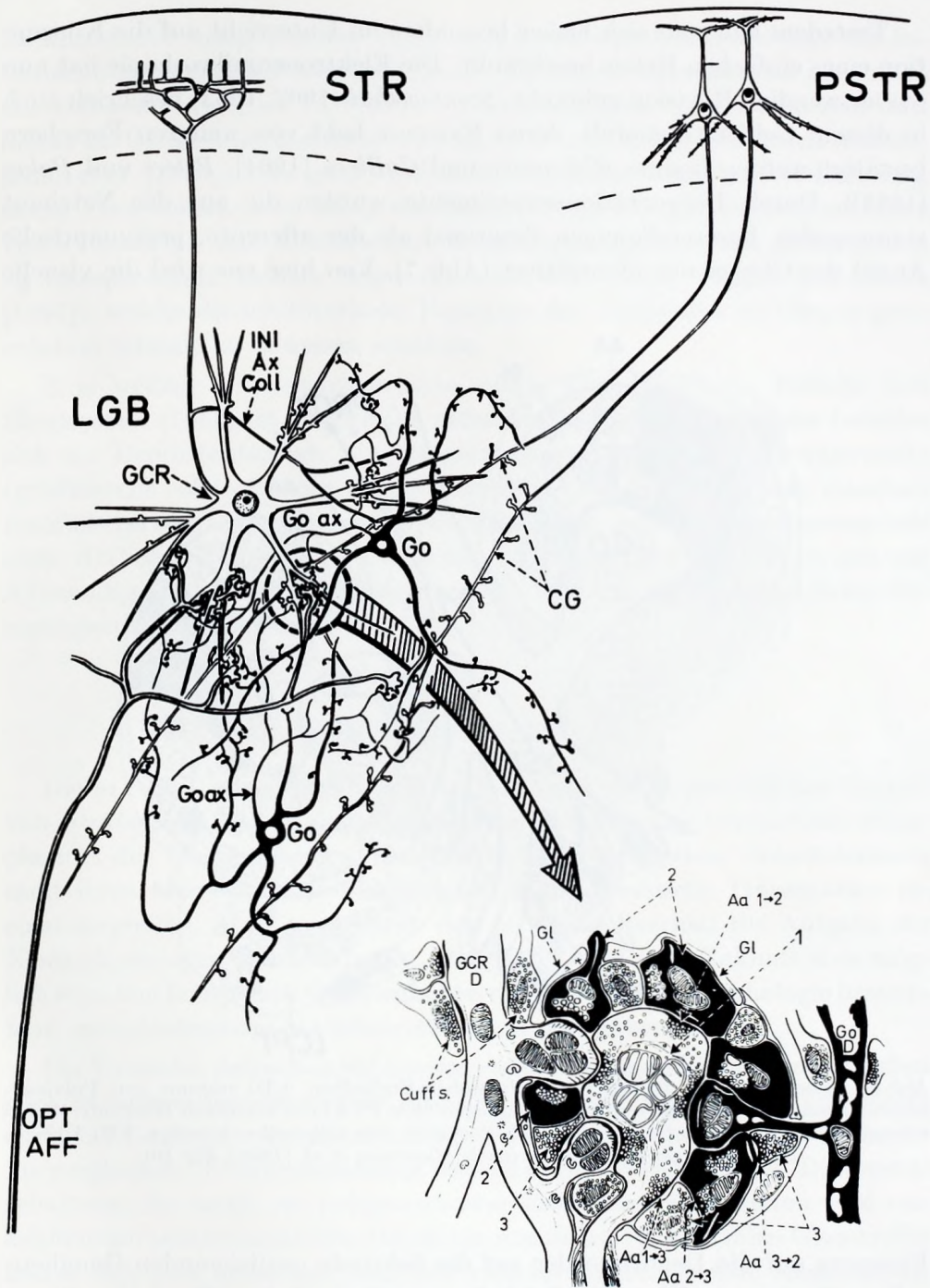


Abb. 7. Glomerulus des Corpus geniculatum laterale (LGB). Der zentrale präsynaptische Kolben des Glomerulus entspricht der Optikusaxonendigung: er verbindet sich nach links mit einem Dendriten der LGB Ganglienzelle (GCRD). Ferner ist der Kolben umgeben von Golgizellen (Go)-Fortsetzten. Goax: Golgiaxon, GoD: Golgidendrit. Ferner sind Afferenzen aus dem Cortex (Striär [STR] und Parastriär [PSTR]) angedeutet. (Nach Szentágothai et al. [1966], Fig. 19.)

Trotzdem hat man sich bisher besonders im Unterricht auf die Konzeption eines einfachen Relais beschränkt. Die Elektronenmikroskopie hat nun die notwendige Revision gebracht. *Szentágothai* (1962, 1963) beschrieb auch in diesem Gebiet Glomeruli, deren Existenz bald von weiteren Forschern bestätigt werden konnte (*Colonnier und Guillery* [1964], *Peters und Palay* [1965]). Durch Degenerationsexperimente wurden die aus der Netzhaut stammenden Faserendigungen (boutons) als der afferente, präsynaptische Anteil des Glomerulus identifiziert (Abb. 7). Von hier aus wird die visuelle

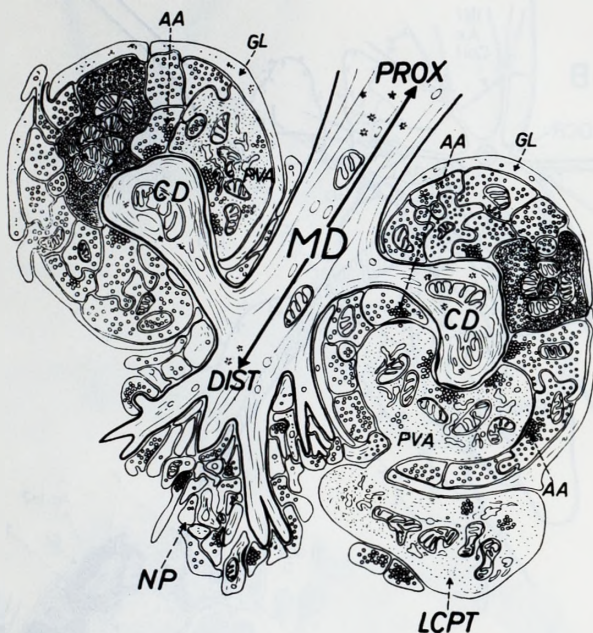


Abb. 8. Glomerulus des Pulvinar: Dendritischer Endkolben (CD) stammt von Pulvinar-neuron. Daraufhin konvergieren Axonendigungen (AA, PVA) von kortikaler Herkunft. Wahrscheinlich sind in diesem Glomerulus auch Fortsätze von Golgizellen beteiligt. NP: Übriges Neuropilgebiet im Pulvinar (nach *Majorossy et al.* [1965], Fig. 10).

Erregung auf die Dendriten der auf die Sehrinde projizierenden Ganglienzellen übertragen. Über die Zahl der postsynaptischen Dendriten liegen noch keine exakten Angaben vor. Dagegen weiß man, daß sich eine Reihe weiterer Elemente am Gefüge des Glomerulus beteiligen: Zunächst sind es wiederum Axone von Golgizellen, welche Synapsen mit den postsynaptischen

Dendriten der Ganglienzellen bilden und somit eine Kontrolle über die Informationsübertragung ausüben wie im Kleinhirn. Dazu kommt aber noch ein weiteres Schaltglied in Form von corticofugalen Axonen, die sich teils direkt im Glomerulus auflösen, teils mit den Golgizellen verbinden (*Szentágothai* et al. [1966]). Man geht wohl nicht fehl, diese komplexe Verdrahtung, deren Einzelheiten noch der gründlichen Nachprüfung bedürfen, im Sinne von «Vorwärts»- und «Rückwärts»-Regelungen im Sinne von *Eccles* (1964) zu interpretieren. Bereits liegen Berichte vor (*Angel. Magni* und *Strata* [1967]), welche die inhibitorische Funktion der Golgizellen im Corpus geniculatum laterale zu beweisen scheinen.

Eine weitere Glomerulusvariante wurde von *Majorossy, Réthelyi* und *Szentágothai* (1965) im Pulvinar gefunden (Abb. 8). Im Zentrum befindet sich ein Dendritenfortsatz, der Impulse von einer Reihe konvergierender (größtenteils corticofugaler) Axone empfängt. Die dunkle Tönung einzelner Endfüße im elektronenmikroskopischen Bild läßt auch hier die Anwesenheit eines dritten Elementes vermuten. Möglicherweise handelt es sich um Axonendigungen von Golgizellen, welche auf den intraglomerulären Erregungsaustausch regulierend einwirken dürften.

Vergleichende Betrachtungen

Die in Abb. 7 wiedergegebenen Befunde am Corpus geniculatum laterale von *Szentágothai* und Mitarbeitern (1966) verraten eine verwirrende Komplexität der Glomerulusstruktur, indem 3–4 verschiedene Schaltelemente samt ihren molekulären Ausrüstungen für die chemische Transmission ineinandergreifen. Zwar wird durch den neuen Sachverhalt die Aufgabe der Neurophysiologen nicht einfacher, aber dafür wird es in Zukunft eher möglich sein, den komplexen Gegebenheiten der Perzeptions-Psychologie brauchbare neurobiologische Modellvorstellungen gegenüberzustellen.

Die Tatsache, daß schon bei Ameisen solche Glomeruli im ZNS anzutreffen sind, ist äußerst bemerkenswert. Diese erweisen sich allerdings als von relativ einfacher Bauweise. Am ehesten lassen sie sich mit dem Kleinhirn-Glomerulus vergleichen. Übereinstimmung besteht in der rosettenartigen Divergenzschaltung, das heißt, ein präsynaptischer Endkolben im Zentrum wird von zahlreichen postsynaptischen Dendriten umrahmt. Im Kleinhirn-Glomerulus findet sich aber außerdem noch ein «drittes Element», eine Modulationschaltung in Form von Golgi-Axonendigungen. Diese stehen über chemische Synapsen (mit präsynaptischen Transmitterbläschen ausgerüstet) mit den postsynaptischen Körnerzellendriten in Verbindung und können offenbar deren Ansprechbarkeit drosseln. Eine solche Anordnung scheint im Kelch-

neuropil der Ameise zu fehlen. Umgekehrt gibt es eine Besonderheit im Ameisenneuropil, die bisher in der zerebellären Körnerschicht nicht angetroffen wurde: Die «tight junctions», also Membranverschmelzungen zwischen den postsynaptischen Dendriten untereinander und mit der Membran des präsynaptischen Endkolbens. Die Rolle dieser «tight junctions» als elektrische Synapsen wurde als Möglichkeit bereits angedeutet. Die weitere Frage lautet, ob diese «tight junctions» die Vorläufer jener Modulations-schaltung darstellen, die für die Glomeruli der Wirbeltiere von ausschlaggebender Bedeutung zu sein scheint und die auf jener Stufe durch chemische Übertragung gesichert wird. Hierüber wird von der weiteren Forschung dringend Aufschluß erwartet.

Die bisher gemachten Ausführungen könnten den Eindruck erwecken, als handelte es sich beim neuralen Glomerulus um eine Strukturform, die im Laufe der Stammesentwicklung der zentralen Grisea allerhöchste Differenzierungsgrade erreicht. Bisherige Kenntnisse der verschiedenen neuralen Organisationsstufen sprechen jedoch gegen eine solche Annahme. Im Rindengrau des Neopallium sind nämlich bisher Glomeruli nicht angetroffen worden (*Colonnier* [1966]), und auch im Corpus striatum, dem wohl höchstentwickelten Kernkomplex des Vorderhirns, scheinen Glomeruli zu fehlen (*Fox et al.* [1966]). Sollten sich diese negativen Befunde bestätigen lassen, dann wäre allein schon die Gegenüberstellung glomerulärer und aglomerulärer Grisea für die vergleichende Neurobiologie von größtem Interesse.

Zusammenfassung

Nach einer historischen Einführung des Begriffes des «neuralen Glomerulus» werden die Glomeruli im Kelchneuropil des Ameisengehirns näher beschrieben. Sie sind im Lichtmikroskop als winzige Punkte (Leydig'sche Punktsubstanz) erkennbar und bestehen – elektronenmikroskopisch betrachtet – aus einem zentralen präsynaptischen Faserendkolben mit rosettenartiger Anordnung einer Vielzahl (Größenordnung etwa 50) von sehr feinen postsynaptischen Dendriten. Ähnliche Glomeruli sind bereits im Gehirn der Wirbeltiere beschrieben worden, unter anderem im Kleinhirn und im Thalamus. Der Glomerulus im Corpus geniculatum laterale stellt eine hochkomplexe Schaltstelle zwischen peripheren, thalamischen und kortikalen Elementen dar und löst die bisherige Vorstellung einer einfachen Relaisübertragung in der Sehbahn ab. Auch im Kleinhirn sind die komplexen Verhältnisse durch die Zusammenarbeit von Neuroanatomen (*Szentágothai* und Mitarbeiter) und Neurophysiologen (*Eccles* und Mitarbeiter) bereits etwas aufgeklärt worden.

Ein Vergleich zwischen Glomerulus bei der Ameise und beim Säugetier ergibt Übereinstimmungen und Unterschiede. Bei der Ameise wird das Vorhandensein von «tight junctions», das heißt Membranverschmelzungen zwischen den postsynaptischen Dendriten einerseits und zwischen postsynaptischen Dendriten und präsynaptischem Endkolben andererseits, hervorgehoben. Möglicherweise handelt es sich dabei um elektrische Synapsen, welche die Informationsübertragung modulieren.

Summary

A brief historical survey is concerned with the term "Glomerulus" as recently used in neurology. The presence of glomeruli in the neuropil of the ant brain is reported. They appear as tiny dots in the lightmicroscope ("Punktsubstanz of *Leydig*"). However, examined in the electronmicroscope they consist of a central presynaptic end knob surrounded by a multitude (ca. 50) of radially arranged postsynaptic dendrites of the finest caliber. Similar glomeruli have been described before in the vertebrate brain, particularly in the cerebellum and in the thalamus. The glomerulus of the lateral geniculate body is most impressive because its complexity contrasts with the traditional view of a simple relay station in the visual pathway. The axo-dendritic junction between retinal afferent and thalamic relay cell is superimposed by converging corticofugal axon endings and those of thalamic interneurons. Some light has been thrown upon the cerebellar glomerulus by the admirable collaboration of neurohistologists (*Szentágothai* and collaborators) and electrophysiologists (*Eccles* and collaborators).

When comparing the invertebrate with the vertebrate glomerulus, some similarities and some differences in structure can be pointed out. The presence of "tight junctions" within the ant glomerulus is emphasized. They occur between postsynaptic dendrites as well as between them and the membrane of the presynaptic end knob. These tight junctions may play the role of electrical synapses and modulate the transfer function of the nearby chemical synapses.

Résumé

Après une brève introduction historique sur l'emploi du terme «glomérule» en neurophysiologie, les glomérules trouvés dans le neuropile du cerveau de la fourmi sont décrits en détail. On peut les reconnaître au microscope sous la forme de points minuscules (la matière punctiforme de *Leydig*). Mais, d'après les observations faites à l'aide du microscope électronique, ils consistent en un bouton présynaptique central, entouré d'une multitude de dendrites postsynaptiques (environ 50) de très petit calibre. Des glomérules semblables ont été déjà décrits dans le cerveau des mammifères, dans le cervelet et dans le thalamus. Les glomérules du corps genouillé latéral semblent être des relais très complexes entre les éléments périphériques, thalamiques et corticaux. Ceci s'oppose à la conception traditionnelle d'un transfert direct de l'excitation (1:1) dans les voies visuelles.

La complexité morphologique et fonctionnelle des glomérules du cervelet a déjà été partiellement éclaircie grâce à l'admirable collaboration de neuroanatomistes (*Szentágothai* et coll.) et de neurophysiologistes (*Eccles* et coll.). En comparant les glomérules des invertébrés avec ceux des vertébrés, quelques similitudes et quelques différences peuvent être mises en évidence. Les «tight junctions», une sorte de fusion de membranes soit entre des dendrites, soit entre le bouton présynaptique et les dendrites, semblent jouer un rôle important. Peut-être s'agit-il de synapses électriques qui moduleraient la fonction de transfert des synapses chimiques voisines.

Literatur

- Angel A., Magni F. and Strata P.: The excitability of optic nerve terminals in the lateral geniculate nucleus after stimulation of visual cortex. Arch. ital. Biol. 105, 104–117 (1967). – Bell C. C., Dow R. S.: Cerebellar Circuitry. Neurosci. Res. Prog. Bull. 5, 121–222 (1967). – Bishop G. H.: Natural history of nerve impulse. Physiol. Rev. 36, 376–399 (1956). – Brun R.: Vergleichende Untersuchungen über Insektengehirne mit besonderer Berücksichtigung der pilzhutförmigen Körper. Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat. 13, 144–172 (1923). – Chang H. T.: Cortical neurons with particular reference to the apical dendrites. In: The Neuron, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 27, 189–202, New York, Long Isl. Biol. Assoc. (1952). – Colonnier M. L.: The Structural Design of the Neocortex. In: Brain and Conscious Experience (Ed. J. Eccles). 1–25. Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1966. – Colonnier M. and Guillery R. W.: Synaptic organization in the lateral geniculate nucleus of the monkey. Z. Zellforsch. 62, 333–355 (1964). – Dujardin F.: Mémoires sur le système nerveux des insectes. Ann. sci. nat. (Zool.) 14, 195–205 (1850). – Eccles J. C.: The Physiology of Synapses. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1964. – Eccles J. C., Llinás R. and Sasaki K.: The mossy fibre-granule cell relay of the cerebellum and its inhibiting control by golgi cells. Exp. Brain Res. 1, 82–101 (1966). – Forel A.: Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. Vortr. V. Int. Zool. Kongr. Berlin 1901, pp. 57, München, Reinhardt, 4. Aufl. (1907). – Fox C. A., Hillman D. E., Siegesmund K. A., Sether L. A.: The primate globus pallidus and its feline and avian homologues. A Golgi and electronmicroscopic study. In: Evolution of the forebrain (Ed. R. Hassler, H. Stephan), 237–248. Thieme, Stuttgart 1966. – Gray E. G.: The granule cells, mossy synapses and Purkinje spine synapses of the cerebellum: Light and electron microscope observations. J. Anat. (Lond.) 95, 345–356 (1961). – Gray E. G.: Problems of interpreting the fine structure of vertebrate and invertebrate synapses. Int. Rev. Gen. exp. Zool. 2, 139–170 (1966). – Hamori J. und Szentágothai J.: Participation of golgi neuron processes in the cerebellar glomeruli: An electron microscope study. Exp. Brain Res. 2, 35–48 (1966). – Held H.: Beitrag zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze (II). Arch. Anat. Entw. gesch. 204–294 (1897). – Held H.: Beitrag zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze (III). Arch. Anat. Entw. gesch. 273–312 (1897). – Huber F.: Central Control of Movements and Behavior of Invertebrates. In: Invertebrate Nervous System (Ed. C. Wiersma), 333–351, Univ. Chicago Press 1967. – Jung R.: Allgemeine Neurophysiologie. Die Tätigkeit des Nervensystems. In: Hdb. inn. Med., Neurologie V/1, 1–181, Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. – Kenyon F. C.: The brain of the bee. A preliminary contribution to the morphology of the nervous system of the Arthropoda. J. comp. Neurol. 6, 133–210 (1896). – Landolt A. M.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Perikaryenschicht der Corpora pedunculata der Waldameise (*Formica lugubris* Zett.) mit besonderer Berücksichtigung der Neuron-Glia-Beziehung. Z. Zellforsch. 66, 701–736 (1965). – Landolt A. M. and Ris H.: Electron microscopic studies on somasomatic interneuronal junctions in the corpus pedunculatum of the wood ant. (*Formica lugubris* Zett.). J. Cell Biol. 28, 391–403 (1966). – Leydig F.: Vom Bau des tierischen Körpers. Hdb. vgl. Anat. Bd. I Tübingen: Lauppische B. handl. (1864). – Majorossy K., Réthelyi M. and Szentágothai J.: The large glomerular synapse of the pulvinar. J. Hirnforsch. 7, 415–432 (1965). – Malpighi M.: Philos. and Med. Bon. Soc. Reg. 2, 278–289 (*De Renibus*) Lugduni Batavorum (1687). – Meynert T.: Der Bau der Großhirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten, nebst einem pathol.-anat. Corollarium. Vierteljahrsschr. Psychiat. 1, 77 (1867); 2, 88 (1868). – Monakow von C.: Die Lokalisation im Großhirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde. Bergmann, Wiesbaden 1914. – Palay S. L.: The electron microscopy of the glomeruli cerebellosi. In: Cytology of Nervous Tissue. Proc. Anat. Soc. Great Britain and Ireland. p. 82–84. Taylor and Francis, London 1961. – Peters A. and Palay S. L.: The morphology of laminae A and A₁ of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body of the cat. J. Anat. (Lond.) 100, 451–486 (1966). – Ramon y Cajal S.: La fine structure des centres nerveux. Croonian Lecture. Proc. Roy. Soc. Lond. 40, 444–468 (1894). – Ramon y Cajal S.: El azul do metileno en los centros nerviosos. Rev. trim. microg. 1 (1896). – Ramon y Cajal S.: Estudios sobre la corteza cerebral humana. IV. Estructura de la corteza cerebral olfativa del hombre y mamíferos. Trab. Lab. Invest. Biol. (Cajal) 1, 1–140 (1902). – Ramon y Cajal S., Illera R.: Quelques nouveaux détails sur la structure de l'écorce cérébelleuse. Trav. Lab. rech. biol. (Inst. Cajal) 5, 1–22 (1907). – Retzius G.: Punktsubstanz, «nervöses Grau» und Neuronenlehre. Biol. Unters. Neue Folge 12, 1–20. Fischer, Jena 1905. – Szentágothai J.: Anatomical aspects of junctional transformation. Proc. XXII. Int. Congress Physiol. sci. Leiden 3, 119–136 (1962). – Szentágothai J.: The structure of the synapse in the lateral geniculate body. Acta anat. 55, 166–186 (1963). – Szentágothai J., Hamori J. and Tombol T.: De-

generation and Electron Microscope Analysis of the Synaptic Glomeruli in the lateral Geniculate Body. *Exp. Brain Res.* 2, 283–301 (1966). – *Trujillo-Cenoz O., Melamed J.*: Electron microscope observations on the calyces of the insect brain. *J. Ultrastruct. Res.* 7, 389–398 (1962). – *Vowles D. M.*: The structure and connexions of the corpora pedunculata in bees and ants. *Quart. J. micr. Sci.* 96, 239–255 (1955). – *Wigglesworth V. B.*: The histology of the nervous system of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II. The central ganglia. *Quart. J. micr. Sci.* 100, 299–313 (1959).