Das Hormonsystem der Insekten auf Grund neuer Forschungsergebnisse

Von Manfred Gersch

Mit 11 Abbildungen im Text

Physiologische Probleme der verschiedensten Art sind bei den Insekten wie bisher bei keiner anderen Tiergruppe unter den Wirbellosen untersucht worden. Wie groß Wissen und Interesse auf diesem Gebiet sind, zeigt die Tatsache, daß es allein vier zusammenfassende Darstellungen über die Insektenphysiologie gibt (Wigglesworth 1956; Chauvin 1948; Roeder 1953; Kusnezow 1953). Für keine andere Tierklasse der Wirbellosen liegt dagegen eine ähnliche spezielle lehrbuchmäßige physiologische Darstellung vor.

Was für die Physiologie der Insekten allgemein im Vergleich zur Physiologie anderer Klassen der Wirbellosen zutrifft, läßt sich im speziellen auf die Verhältnisse der Hormonphysiologie übertragen. Es dürfte heute sicher sein, daß auch bei allen Wirbellosen mit dem Vorkommen von Hormonen zu rechnen ist, trotz der Tatsache, daß manche Tiergruppen in dieser Hinsicht noch ganz unerforscht sind, wie z. B. die Echinodermen, oder daß bei anderen bisher nur wenige Hinweise vorliegen, wie bei Mollusken und Anneliden. Von den hormonalen Verhältnissen wirbelloser Tiere sind am besten die der Metamorphosehormone der Insekten bekannt. Hier liegen bekanntlich über den Nachweis hormonaler Regelung der Häutungsschritte hinaus auch genauere Hinweise über das Zusammenwirken verschiedener Hormone vor.

Außerdem ist ein hormonaler Einfluß auf den physiologischen Farbwechsel erwiesen, wenn auch bisher nur an ganz wenigen Objekten experimentell näher untersucht. Schließlich beziehen sich die jüngsten Erkenntnisse hormonaler Wirkungen bei Insekten auf Faktoren, die die Bewegungen verschiedener innerer Organe wie Darm, Malpighische Gefäße, Herz usw. steuern. Dagegen soll hier nicht auf die völlig zweifelhafte Frage der Geschlechtshormone und ebensowenig auf die vereinzelt stehenden Befunde über gonadotrope Hormone bei Insekten eingegangen werden, zumal die letzteren sicherlich durch die neueren Ergebnisse eine ganz andere Deutung verdienen.

Es ist selbstverständlich unmöglich, in diesem Rahmen die zahlreichen älteren und neueren Ergebnisse über Metamorphosehormone der Insekten darzustellen. Dafür gibt es mehrere neue Übersichten und Zusammenfassungen (Piepho 1951; Wigglesworth 1954). Vielmehr sollen hier nur die wesentlichsten Tatsachen

über die Metamorphosehormone insoweit in aller Kürze gestreift werden, als sie in unmittelbarer Beziehung zu einem umfassenderen Verständnis über das Hormonsystem der Insekten erforderlich sind.

Schon mit der ersten Arbeit über die wirksamen Faktoren der Metamorphosevorgänge bei Insekten wurden durch KOPEC (1922) zwei entscheidende Feststellungen getroffen, die für weitere Untersuchungen wegweisend gewesen und auch für unsere heutige Auffassung noch bestimmend sind. Außer dem Nachweis hormonaler Beeinflussung der Metamorphosevorgänge mit Hilfe von Schnürungen am Schwammspinner (*Lymantria dispar*) war es die Feststellung, daß das Gehirn ein solches Hormon erzeugen muß. Die von da an bis zum heutigen Tage von verschiedener Seite in oft sinnvoll erdachten und experimentell geschickt ausgeführten Versuche mit Hilfe von Schnürungen, Implantationen, Transplantationen und Blutübertragungen haben diese ersten Befunde bestätigt und weiter ausgebaut. Als eines der letzten wichtigen Ergebnisse unter der Vielzahl anderer soll die Isolierung des Metamorphosehormons in kristallisierter Form aus den Prothoracaldrüsen des Seidenspinners erwähnt werden (BUTENANDT und KARLSON 1954).

Für das Metamorphosegeschehen der Insekten sind nach der heute allgemein angenommenen Auffassung drei inkretorische Organe von Bedeutung: Neurosekretorische Zellen im Gehirn, die Prothoracaldrüsen und die Corpora allata. Die larvale Häutung wird durch das Hormon der Corpora allata gesteuert. Das in den neurosekretorischen Zellen des Gehirns gebildete Hormon, das uns bisher nur durch seine Wirkungsweise, nicht aber als chemischer Körper bekannt ist, veranlaßt die Prothoracaldrüsen zur Ausschüttung des eigentlichen Verpuppungshormons. Die Metamorphose vollzieht sich dementsprechend durch Zusammenwirken von drei Hormonen. Inwieweit dieses Schema geeignet ist, alle Vorgänge der Metamorphose bei Insekten zu erklären, muß sich in Zukunft erweisen. So haben Versuche bei der Küchenschabe in neuester Zeit ergeben (CHADWICK 1955; NUTTING 1955), daß eine Verpuppung auch nach Entfernung der Prothoracaldrüsen eintreten kann. Ebenso wurde bei *Rhodnius* gezeigt (WIGGLESWORTH 1955), daß die Häutung unterbleibt, wenn die Hämocyten blockiert sind, während die Prothoracaldrüsen unbeeinflußt bleiben. Diese Befunde lassen mit einem noch komplizierteren Wirkungsmechanismus rechnen.

Alle Untersuchungen zur Metamorphose der Insekten haben, ungeachtet der noch offenen Fragen, im einzelnen übereinstimmend, ergeben, daß bei Häutung und Verpuppung hormonale Faktoren beteiligt sind, die dem Gehirn und zumindest einem der Anhangsgebilde des Gehirns (Corpora allata) entstammen. Diese Tatsache erscheint für die weitere Betrachtung des Hormonsystems der Insekten über die Perspektive der Metamorphose hinaus von Bedeutung.

Das Vorkommen von Hormonen im Nervensystem der Insekten ist aber nicht nur auf das Gehirn beschränkt (GERSCH 1955; UNGER 1956). Auch aus anderen Teilen des zentralen Nervensystems ließen sich hormonale Wirkungsfaktoren extrahieren. Offenbar steuern derartige Neurohormone aus Gehirn und anderen Teilen des Nervensystems verschiedenartige Prozesse im Insektenkörper. Die

neuesten Kenntnisse beziehen sich auf die Steuerung der rhythmischen Bewegung von Eingeweiden. Die erste Feststellung dieser Art machte KOLLER (1948) an Malpighischen Gefäßen. Durch Extrakte von Gehirn und Corpora cardiaca werden diese zu stärkerer rhythmischer Bewegung veranlaßt. Darmbewegungen wurden dagegen durch die genannten Extrakte gehemmt, hingegen durch Darmextrakte und Extrakte der Corpora allata gefördert (KOLLER 1955). Ebenso wird die Kontraktilität der Ovidukte von *Dixippus morosus* durch Gehirnextrakte gesteigert, durch Extrakte der Corpora cardiaca und Corpora allata hingegen gehemmt (ENDERS 1956).

Die Untersuchungen an der Mückenlarve *Corethra* haben gleichfalls den Nachweis hormonaler Steuerung der Darmbewegungen erbringen können und darüber hinaus gezeigt, daß es sich hierbei um Neurohormone handelt, die durch experimentellen Eingriff freigesetzt werden können (GERSCH 1952, 1955). Dieses Objekt ist trotz seiner geringen Größe für derartige Experimente deshalb besonders geeignet, weil es infolge seiner Durchsichtigkeit gestattet, das Ergebnis experimenteller Eingriffe am lebenden Objekt genau zu verfolgen. Auf Grund der Durchsichtigkeit ist es beispielsweise mühelos möglich zu beobachten, wie nach Fütterung einer Larve im Mitteldarm antiperistaltische Wellenbewegungen einsetzen, welche die Verdauungsfermente zu dem in diesem Fall als Ort der Verdauung dienenden Pharynx transportieren. Diese antiperistaltischen Wellenbewegungen werden hormonal gesteuert. Den Ausgangspunkt für alle weiteren Befunde über hormonale Beeinflussung der Darmbewegungen bildet die Feststellung, daß Darmbewegungen in gleicher Weise wie nach Fütterung auch nach Reizung irgendeines Ganglions ausgelöst werden können (Abb. 1).

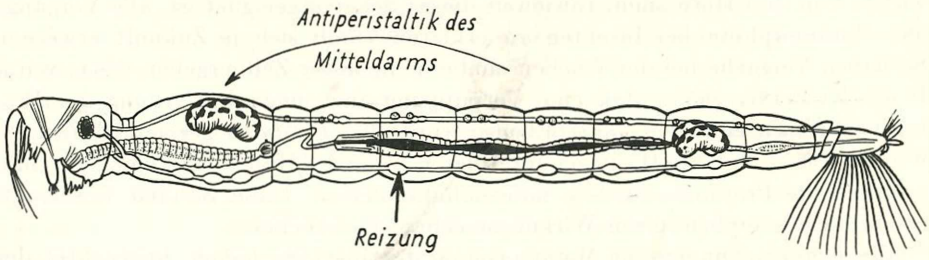


Abb. 1. Einsetzen antiperistaltischer Wellenbewegungen nach Reizung eines Ganglions der Bauchkette (nach GERSCH 1955).

Reizversuche dieser Art, systematisch auf alle Ganglien der *Corethra*-Larve ausgedehnt (Cerebral-, Unterschlund-, Thoracal- und Abdominalganglien), erbrachten den Nachweis, daß in jedem Fall eine antiperistaltische Bewegung des Darmes angeregt werden kann. Lediglich nach Reizung des Cerebralganglions zeigte sich insofern eine Besonderheit, als sofort im Augenblick des Brennreizes eine deutliche Reaktion im Mitteldarm auftrat und einen Transport seines Inhaltes in den Pharynx verursachte. Einige Minuten nach dieser ersten Anti-

peristaltik des Mitteldarmes setzten erneute, meistens schwächere Pumpbewegungen ein, die nun länger andauert. Diese beiden Reaktionen sind sicher in der Weise zu erklären, daß der Brennreiz zunächst unmittelbar einen Nervenreiz verursacht, der sich über das stomatogastrische System auf den Darm auswirkt, während die später einsetzenden Bewegungen des Mitteldarmes ihre Ursache in hormonalen Faktoren haben, wie sie nach Reizung der einzelnen Ganglien der Bauchkette in ganz entsprechender Weise zu beobachten sind.

Daß hormonale Faktoren, die durch Nervenreizung der *Corethra*-Larve zur Ausschüttung gelangen, die Bewegungen des Darmes steuern, ließ sich durch andere Versuchsanordnungen noch eindeutiger erweisen. Dem betreffenden Tier wurden vor der Ausführung des eigentlichen Versuches zwei Ganglien in zwei alternierenden Abdominalsegmenten ausgeschaltet, dadurch also die Nervenverbindung nach vorn und hinten über diese Ganglien hinaus unterbrochen. Auch in diesem Fall verursacht die Reizung des dazwischen liegenden noch unbeschädigten Ganglions antiperistaltische Bewegungen des Darmes, die sich über seine ganze Länge ausdehnen. Diese Tatsache läßt sich nur mit der Wirkungsweise neurohormonaler Faktoren aus der Bauchkette erklären.

Auch die Versuche mit dem isolierten Darm der *Corethra*-Larve sprechen eindeutig für eine hormonale Steuerung der Darmbewegungen. Bei einem in Ringerlösung befindlichen isolierten Darm halten die Pumpbewegungen für längere Zeit an. Sie können dadurch zum Stillstand gebracht werden, daß die Ringerlösung laufend erneuert wird. Offenbar wird mit dem Durchsaugen der Ringerlösung ein anfangs vorhandenes Neurohormon weggespült (Abb. 2). Auf diese Weise ließ sich zugleich eine Versuchsanordnung entwickeln, mit deren Hilfe in einwandfreier

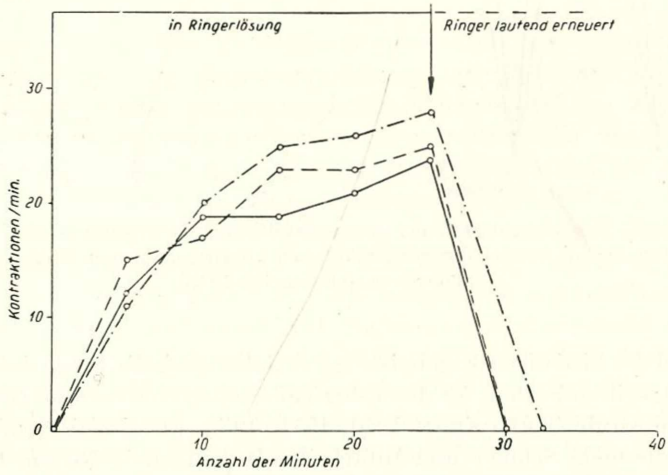


Abb. 2. Reaktion des isolierten Darmes in Ringerlösung. Antiperistaltische Bewegungen durch Anwesenheit von Neurohormonen, durch Auswaschen Bewegungsstillstand (nach Gersch 1955).

Weise die Wirkung anderer Stoffe getestet werden konnte. Der isolierte Darm bleibt bis zum Auftreten stärkerer Pumpbewegungen als Beweis seiner Aktionsfähigkeit und Vitalität in der gleichen Ringerlösung. Danach wird die Ringerlösung bis zum Eintreten des Bewegungsstillstandes des Darmes erneuert, was in 5 bis 10 Minuten erreicht wird. An dem in dieser Weise stillgelegten Darm konnte die Wirkung verschiedener Substanzen geprüft werden.

Nervenextrakt von *Corethra*, *Blatta orientalis* sowie *Dixippus morosus* vermag den zur Ruhe gebrachten Darm von *Corethra* zu neuer Kontraktionstätigkeit anzuregen (Abb. 3). Aus dieser Tatsache ist ersichtlich, daß der hormonale Faktor weder art-, gattungs- noch ordnungsspezifisch ist. Weiterhin läßt sich der Befund, daß Extrakt sowohl des Gehirns als auch des Bauchmarks in gleicher Weise wirksam sind, nur so deuten, daß derartige Hormone in allen Teilen des Nervensystems, nicht aber nur im Gehirn auftreten.

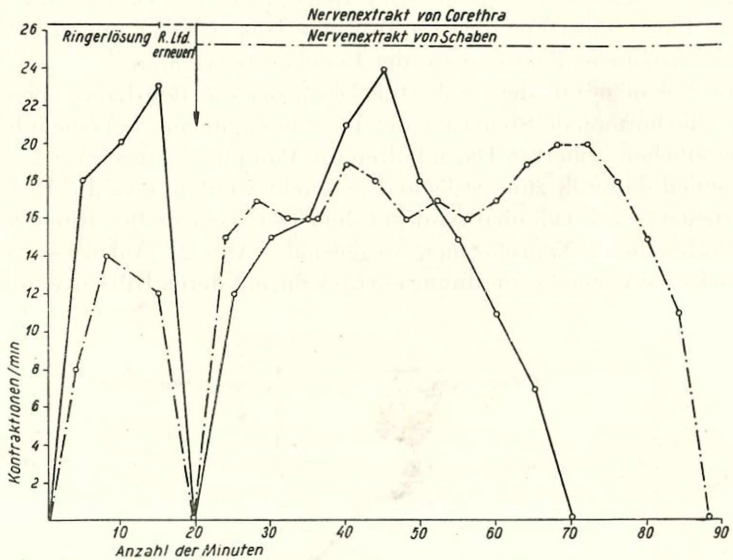


Abb. 3. Wiederingangsetzung antiperistaltischer Bewegungen am isolierten Darm durch Nervenextrakt nach vorausgegangener Stillegung des Darmes (nach GERSCH 1955).

Auf Grund der bisherigen Ergebnisse lag es nahe, auch die Frage der Steuerung der Herztätigkeit zu prüfen, für die bisher gewöhnlich eine nervöse Beeinflussung angenommen wurde (KRIJGSMAN 1950, 1951, 1952; FLOREY 1952). Die Untersuchungen, die mein Schüler und Mitarbeiter H. UNGER (1956) am Herzen der Küchenschabe (*Blatta orientalis* und *Periplaneta americana*) durchführte, erbrachten über die Befunde zur Frage der Steuerung der Herztätigkeit hinaus noch weitere Einblicke zum Problem des Hormonsystems der Insekten ganz all-

gemein. Auch hier ließen sich aus den verschiedenen Anteilen des Nervensystems (Gehirn, Corpora cardiaca, Corpora allata und den Ganglien des Bauchmarks) hormonale Substanzen durch ihre beschleunigende Wirkung auf die Herztätigkeit nachweisen. Dabei zeigte sich auffälligerweise ein Antagonismus zwischen den Extrakten verschiedener Nervenanteile. Extrakte der Corpora cardiaca und des Gehirns ohne Drüsen führten zu einer Erhöhung der Herzpulsationen, während Corpora allata-Extrakt die Herztätigkeit zum Stillstand brachte (Abb. 4). Versuche mit Bauchmarkextrakt von *Blatta orientalis* und *Aeschna*-Larven auf die Herztätigkeit der *Aeschna*-Larven erbrachten auch hier den Nachweis, daß die herzaktiven Substanzen nicht art-, gattungs- oder ordnungsspezifisch sind.

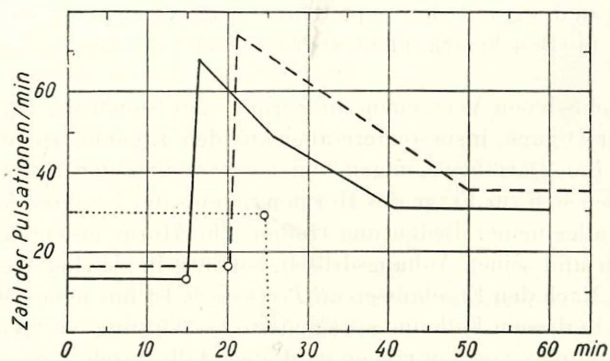


Abb. 4. Einfluß der Extrakte von Gehirn, Corpora cardiaca und Corpora allata von *Periplaneta* auf die Herztätigkeit von *Periplaneta orientalis* (nach UNGER 1956).

Die Trennung der Extrakte von Gehirn, Corpora cardiaca, Corpora allata, Unterschlundganglion und der Bauchganglienkette mit Hilfe der Papierchromatographie führte zu dem bemerkenswerten Ergebnis, daß im Zentralnervensystem von *Periplaneta* mehrere Neurohormone vorkommen. In den Ganglien des Bauchmarks wurden drei verschiedenartige papierchromatographisch trennbare und physiologisch austestbare Hormone festgestellt, von denen zwei außerdem auch im Gehirn und in den Corpora cardiaca und eines schließlich noch in den Corpora allata vorkommen. Alle drei Hormone beeinflussen die Herztätigkeit. Bei dem einen handelt es sich um Acetylcholin, die beiden anderen sind in chemischer Hinsicht noch unbekannt. Sie lassen sich aber sowohl durch einige chemische als auch durch ihre physiologischen Eigenschaften charakterisieren. Beachtlich ist dabei, daß sie antagonistisch das Herz beeinflussen.

Die eine Substanz, von UNGER als Neurohormon *D* bezeichnet, bewirkt neben Frequenzsteigerung auch Vergrößerung der Amplitude des Herzens. Im Papierchromatogramm ist diese Substanz nach Anwendung verschiedener Lösungsmittel durch spezifische Fluoreszenz und Farbreaktionen bei geeigneter Entwicklung zu fassen. Sie wurde im Cerebralganglion, in den Corpora cardiaca, im Unter-

schlundganglion, in den übrigen Ganglien des Bauchmarks und in der Hämolymphe festgestellt*).

Die andere Substanz, von UNGER als Neurohormon *C* bezeichnet, kommt neben Neurohormon *D* in den gleichen Nervenbezirken, darüber hinaus noch in den Corpora allata vor. Besondere chemische Eigenschaften lassen sich hier durch papierchromatographische Trennung nicht anführen. In physiologischer Hinsicht bewirkt dagegen das herausgelöste Eluat beim Herzen eine Frequenzsteigerung bei gleichzeitiger Verkleinerung der Amplitude, so daß starke Dosen Herzstillstand in der Systole verursachen.

Den dritten hormonalen Wirkungsfaktor stellt, wie erwähnt, auf Grund der physiologischen Hinweise am Herzen von *Periplaneta* ebenso wie am Darm von *Corethra* in Verbindung mit der papierchromatographischen Trennung Acetylcholin dar, das im Bauchmark, nicht aber im Gehirn mit den Anhangsdrüsen angetroffen wird.

Aus den verschiedenen Versuchen zur hormonalen Steuerung der Bewegungstätigkeit innerer Organe, insbesondere aber aus den Ergebnissen über die Steuerungsfaktoren der Darmbewegungen von *Corethra* und der Herztätigkeit von *Periplaneta* lassen sich zur Frage des Hormonsystems der Insekten folgende Feststellungen von allgemeiner Bedeutung treffen. Die Hormone entstammen nicht nur dem Gehirn und seinen Anhangsdrüsen, sondern in gleicher Weise auch den Bauchganglien. Nach den Ergebnissen an *Periplaneta* ist mit mehreren Hormonen zu rechnen, die in diesem Fall eine antagonistische Wirkung besitzen.

Ein dritter Komplex von Vorgängen wird gleichfalls durch hormonale Prozesse gesteuert: der physiologische Farbwechsel. Unter den Insekten sind hier zwei Fälle bisher näher untersucht. Bei der Stabheuschrecke (*Dixippus morosus*) erfolgt der Farbwechsel auf äußere Reize wie Licht, Temperatur und Feuchtigkeit in der Weise, daß diese einen Nervenreiz auslösen, der über das Gehirn die Ausschüttung eines Hormons verursacht (GIERSBERG 1928; ATZLER 1930; JANDA 1934; DUPONT-RAABE 1951). In einem verhältnismäßig einfachen Schnürungsversuch läßt sich hier die hormonale Steuerung demonstrieren (Abb. 5). Das Vorderende eines so geschnürten Tieres ist dunkel, das Hinterende dagegen hell. Diese Verschiedenheit erklärt sich durch die Wirkung eines vom Kopf bzw. Gehirn ausgehenden „Verdunklungshormons", dessen Ausbreitung infolge der Schnürung auf das Vorderende beschränkt bleibt. In neueren Versuchen gelang es, die Wirksamkeit eines „Aufhellungsfaktors" nachzuweisen (GERSCH und MOTHES 1956). Ebenso wie bei *Periplaneta* treten hier die beiden Neurohormone C und D im Gehirn, den Corpora cardiaca und dem Bauchmark auf (GERSCH und UNGER 1957). Neurohormon C verursacht selbst in vitro eine Verdunkelung der Hypodermis, Neurohormon D dagegen eine Aufhellung (Abb. 6, 7).

Das zweite unter den Insekten hinsichtlich des physiologischen Farbwechsels näher untersuchte Objekt ist wiederum die Larve von *Corethra*. Die Pigment-

*) Anmerkung während der Korrektur: Aus dem Nervensystem von *Periplaneta* konnte dieses Hormon inzwischen isoliert, rein dargestellt und an verschiedenen biologischen Testen geprüft werden (GERSCH, UNGER, FISCHER, 1957).

zellen auf den Tracheenblasen, von denen sich ein Paar im Thorax, das zweite Paar im 7. Abdominalsegment befinden, passen sich durch verschiedenen Grad der Expansion dem Untergrund an. Dies beruht auf Ausbreitung oder Abkugelung der Farbzellen, wobei sie sich gleichzeitig auf den Tracheenblasen entlang bewegen. Bei ausgesprochener Helladaption finden sich die Melanophoren stark zusammengezogen an den beiden Enden der Tracheenblasen, wohingegen sie bei Dunkelanpassung über die ganze Oberfläche ausgebreitet sind. Diese Veränderungen beruhen nach verschiedenen neueren Untersuchungen mit Hilfe von Schnürungen, Injektionen, Gewebeimplantationen und Nervenreizung ebenfalls auf hormonalen Faktoren, die vom Nervensystem ausgehen (KOPENEC 1949; DUPONT-RAABE 1949; HADORN und FRIZZI 1949; GERSCH 1956). Die früheren Versuchsergebnisse hatten auch hier den Nachweis von einem wirksamen Hormonfaktor im Gehirn erbracht. Jetzt zeigt sich aber, daß außer denjenigen im Gehirn auch die in den übrigen Teilen des Nervensystems auftretenden Hormone den Farbwechsel bei *Corethra* beeinflussen (GERSCH 1956).

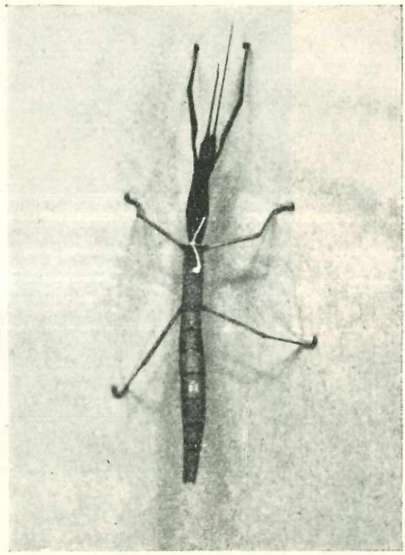


Abb. 5. Schnürung von *Dixippus morosus*. Vorderteil durch Einwirkung eines „Verdunklungshormons" dunkel, hinterer Teil dagegen heller.

Thermische Reizung des Nervensystems verursachte in jedem Falle eine Expansion der Melanophoren. Es ist dabei gleichgültig, ob das Cerebralganglion oder eines der Ganglien der Bauchkette gereizt wird (Abb. 8). Hierfür ist aber nicht der direkte Nervenreiz, sondern das durch Nervenreizung zur Ausschüttung gebrachte Hormon bestimmend. Die hormonale Beeinflussung der Reaktion der Melanophoren ließ sich durch geeignete Schnürung bei vorheriger Unterbrechung des Nervensystems und späterer Reizung in verschiedener Weise erbringen. In dem einen Falle wurde zunächst das 2. Abdominalganglion ausgeschaltet und dadurch an dieser Stelle die nervöse Verbindung zwischen dem vorderen und hinteren Körper unterbrochen. Nach Abklingen des dadurch verursachten Schocks, d. h. einige Tage später, erfolgten Schnürungen an drei Körperstellen: 1. zwischen Kopf und Thorax zur Ausschaltung des „Kopffaktors", 2. zwischen Thorax und Abdomen, um den hormonalen Einfluß vom Abdomen aus auf die Melanophoren der Tracheenblasen des Thorax auszuschalten und 3. zwischen 5. und 6. Abdominalsegment zur Isolierung auch der hinteren Tracheenblasen. Reizt man nach dieser Vorbereitung das 4. Abdominalganglion, so ist eine Ausbreitung des Nervenreizes über das 2. Abdominalganglion hinaus in diesem Falle nicht möglich. Die Melanophoren der vorderen Tracheenblasen verändern sich dementsprechend

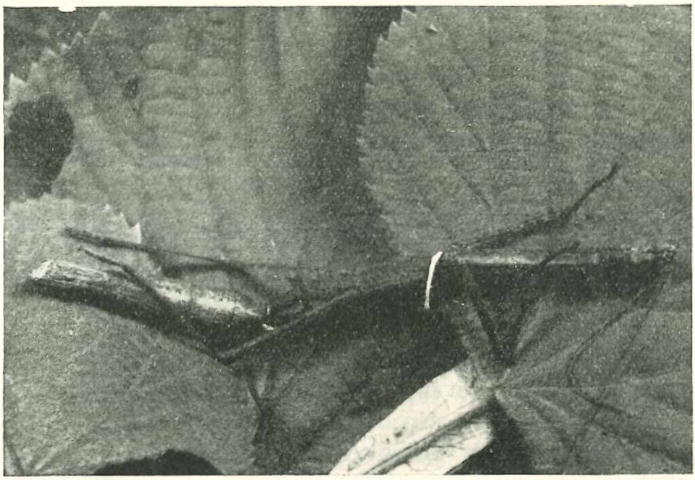
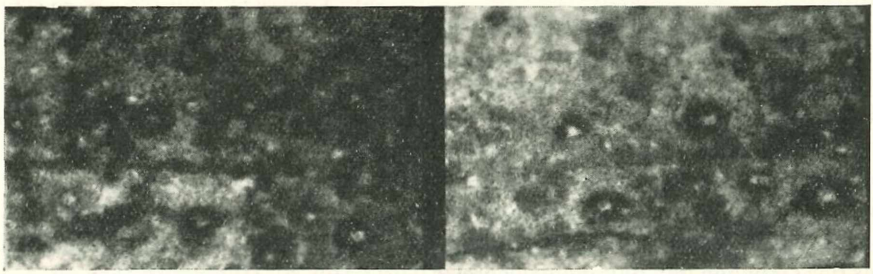
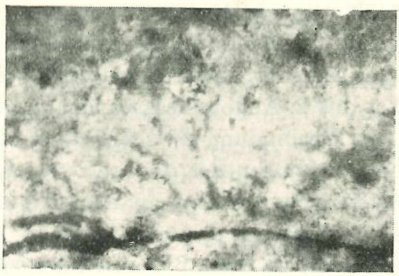


Abb. 6. *Dixippus morosus* mit 2 Ligaturen. Aufhellung des hinteren Endes nach Injektion von Neurohormon D, Mittelstück als Kontrolle (nach GERSCH und MOTHES 1956).

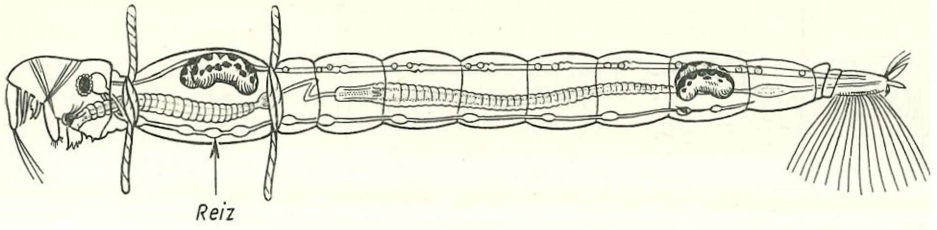


a b



c

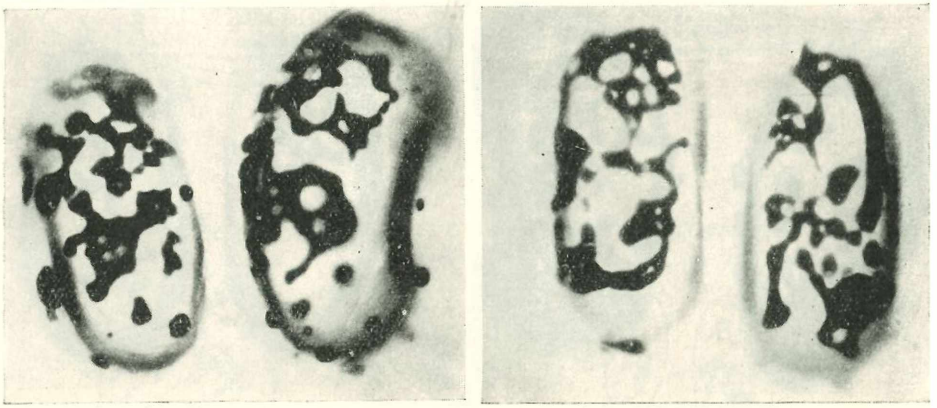
Abb. 7. Nachweis der antagonistischen Wirkung von Neurohormon C und D aus dem Nervensystem von *Dixippus* auf die Hypodermis von *Dixippus* in vitro: a) Durch Einwirkung von Neurohormon C Verdunklung; b) Kontrollstück in Ringerlösung; c) durch Einwirkung von Neurohormon D Aufhellung (nach GERSCH und MOTHES 1956).



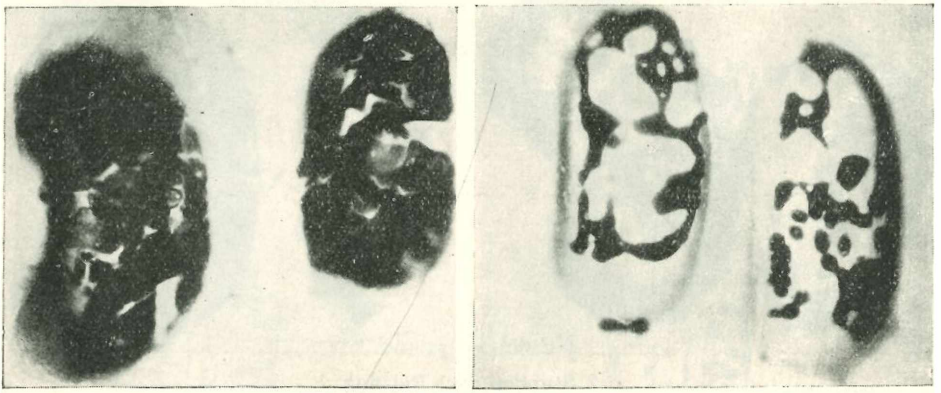
a

vordere Tracheenblasen

hintere Tracheenblasen



vor der Reizung

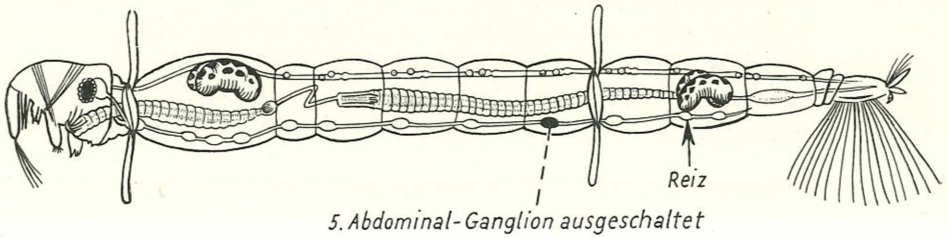


4 Stunden nach Reizung

b

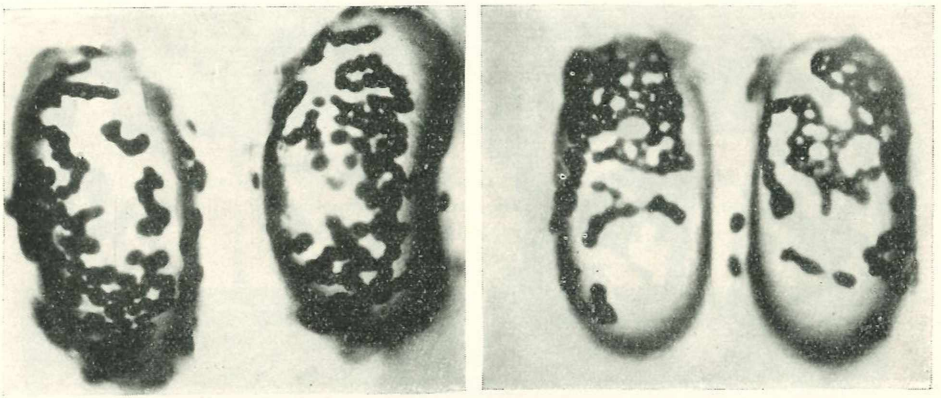
Abb. 8. Reizung des Nervensystems bewirkt Expansion der Melanophoren

a) Versuchsanordnung schematisch. b) Verhalten der Melanophoren der vorderen Tracheenblasen und zum Vergleich der hinteren Tracheenblasen (Mikrofotos nach GERSCH 1956).

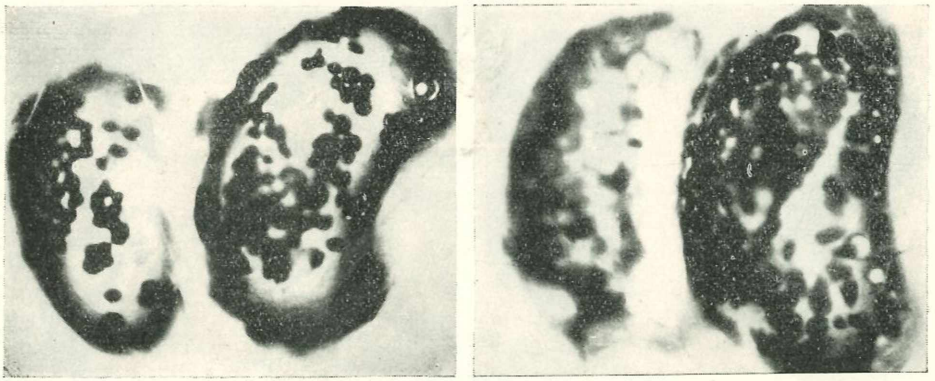


a

vordere Tracheenblasen hintere Tracheenblasen



vor der Reizung



2 Stunden nach Reizung

b

Abb. 9. Versuchsanordnung zum Nachweis des hormonalen Regulationsmechanismus. Reizung des 7. Abdominalganglions bewirkt Expansion der Melanophoren auf den hinteren Tracheenblasen. Die Melanophoren der vorderen Tracheenblasen bleiben unverändert, da der nervöse Reiz (Ausschaltung des 5. Abdominalganglions) und der hormonale Reiz (Ligatur 5. u. 6. Abdominalsegment) nicht wirksam sind.

in keiner Weise. Wird dagegen bei der sonst gleichen Versuchsausführung nur als kleine Änderung die Schnürung zwischen Kopf und Abdomen unterlassen, so zeigt sich nun nach Reizung des 4. Abdominalganglions eine schwache Expansion an den Melanophoren der vorderen Tracheenblasen. Zu erklären ist dieses Ergebnis vor allem auch im Vergleich zu dem anderen Versuch damit, daß jetzt geringe Mengen von Neurohormonen, die durch Nervenreizung freigesetzt werden,

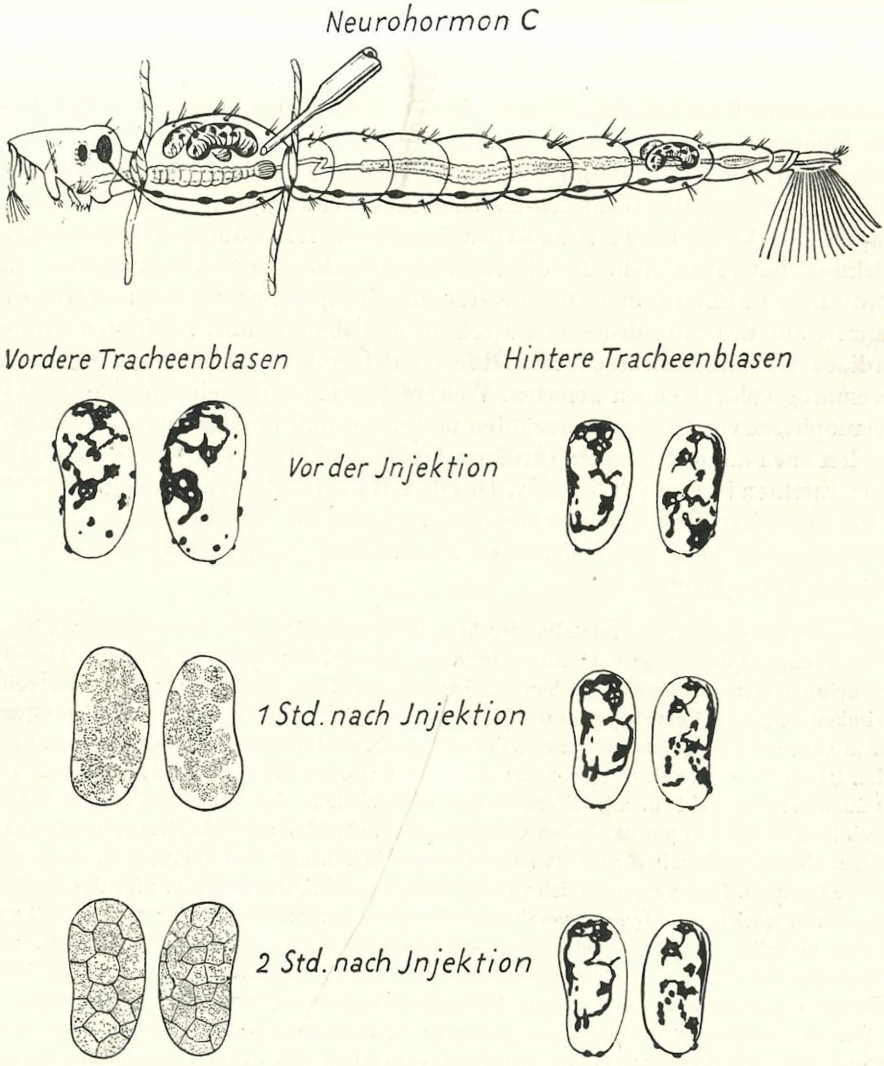


Abb. 10. Expansion der Melanophoren der vorderen Tarcheenblasen durch Einwirkung von Neurohormon C. Die Melanophoren der hinteren Tracheenblasen bleiben dagegen unverändert (Zeichnung nach Mikrophotographien angefertigt).

auf dem Wege über die Hämolymphe in den Thorax gelangen. Auch in anderer Weise konnte so der Nachweis hormonaler Beeinflussung der Melanophoren-Reaktionen geführt werden (vgl. GERSCH 1956), (Abb. 9).

Ebensowenig wie bei der Steuerung von Bewegungserscheinungen verschiedener innerer Organe beschränkt sich die Wirkung auf den physiologischen Farbwechsel ausschließlich auf arteigene Hormone, wie aus älteren und neueren Angaben ersichtlich ist (HANSTRÖM 1938, 1940; DUPONT-RAABE 1951; HADORN und FRIZZI 1949). Dementsprechend ergab die Prüfung der papierchromatographisch aus dem Nervensystem von *Periplaneta* extrahierten Neurohormone auf die Melanophoren der Tracheenblasen von *Corethra* deutliche Effekte. Acetylcholin und Neurohormon C verursachten eine Expansion (Abb. 10), Neurohormon D dagegen eine Kontraktion der Melanophoren. Es ist wahrscheinlich, daß auch bei *Corethra* mehrere Hormone im Gehirn und im Bauchmark vorhanden sind, was sich bisher jedoch auf Grund der technisch-methodischen Schwierigkeiten papierchromatographisch nicht wie bei *Periplaneta* erweisen, sondern nur durch die physiologische Wirkung feststellen ließ. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, daß KNOWLES, CARLISLE und DUPONT-RAABE (1955) Chromatophoren-aktive Substanzen aus der Sinusdrüse von Krebsen und dem Gehirn sowie den Corpora cardiaca der Stabheuschrecke mit Hilfe der Papierelektrophorese und der Papierchromatographie trennen konnten. Weitere Extrakte, die eine Wirkung auf die Melanophoren von Garneelen ausübten und sich durch Fluoreszenz auszeichneten, wurden auch aus den Corpora cardiaca des Wasserkäfers *Hydrous piceus* und anderer Insekten isoliert (DE LERMA, DUPONT-RAABE, KNOWLES 1955).

Die bisherigen Befunde sprechen also auch hier für eine Beteiligung mehrerer Neurohormone beim physiologischen Farbwechsel, wobei antagonistische Einwirkung wahrscheinlich ist.

Die verschiedenartigen Feststellungen über Wirkungsweisen von Neurohormonen führen zwangsläufig zu der Frage nach ihrer Herkunft. Hierbei liegt es nahe, die physiologischen Erscheinungen mit morphologischen Beobachtungen über Vorkommen von neurosekretorischen Zellen im Nervensystem der Insekten in Beziehung zu setzen. Neurosekretorische Zellen sind bei Vertretern aus verschiedenen Insektenordnungen in den dorsalen und lateralen Hirnhälften (Pars intercerebralis) festgestellt worden (WEYER 1937; SCHARRER 1937 bis 1956; REHM 1954 u. a.). Diese Zellen unterscheiden sich schon auf frühen Stadien durch ihre Größe von gewöhnlichen Ganglienzellen, obgleich auch sie Nervenfortsätze aufweisen. Charakteristisch für sie ist besonders die Anhäufung von Sekreten in Form zahlreicher Granula. Fast ausschließlich werden neurosekretorische Zellen nur für das Cerebralganglion beschrieben. Nur ganz vereinzelte Hinweise deuten die Möglichkeit an, daß auch in den Ganglien der Bauchkette neurosekretorische Zellen vorkommen, so z. B. nach SCHARRER (1955) im Unterschlundganglion bei der Schabe *Leucophaea* und nach DAY (1940) im Unterschlundganglion und einigen Abdominalganglien der Motte *Ceretonia catalpae*.

Für die Erklärung der Wirkung mehrerer Neurohormone könnte gegebenenfalls der Befund von SCHARRER (1955) im Zentralnervensystem der Schabe *Leucophaea maderae* Bedeutung gewinnen. Hier wie bei der Wanze *Iphita limbata* (NAYER 1955) wurden zwei verschiedenartige, durch ihre Färbung unterschiedene Typen neurosekretorischer Zellen festgestellt. Obgleich es naheliegen könnte, die physiologischen Befunde über das Auf-

Tab. I.

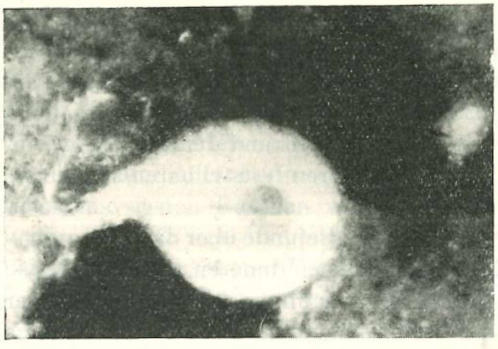
Übersicht über Vorkommen neurosekretorischer Zellen und Hormone bei Metazoen

Tierstamm	Hinweise zum Vorkommen neurosekr. Zellen	Neuro-sekretion	Hormon-vorkommen
Spongien		?	?
Coelenteraten		?	?
Plathelminthen	Turbellarien (*Leptoplana*, TURNER 1946)	+	?
Nemathelminthen	(GERSCH 1957)	+	+
Anneliden	Polychaeten (B. SCHARRER 1937; SCHAEFER 1939; DEFRETIN 1952, 1955; BOBIN u. DURCHON 1952; DURCHON u. FRÉZAL 1955; CLARK 1955)	+	+
	Oligochaeten (B. SCHARRER 1937; HARMS 1947; HUBL 1953, 1956; BRANDENBURG 1957)	+	+
Sipunculiden	(HARMS 1921; STEHLE 1953)	+	+
Mollusken	Gastropoden (B. SCHARRER 1937; GABE 1943, 1949, 1953; LEMCHE 1955; HUBL 1956)	+	+
	Lamellibranchier (GABE 1955; LUBET 1955)	+	?
	Cephalopoden (YOUNG 1936; THORE 1936; BOGORAZE u. CACAL 1944)	+	+
Arthropoden	Crustaceen Entomostracen (SAMASSA 1891; CARLTON 1897; PJATAKOV 1955) Malacostracen (HANSTRÖM 1931, 1934, 1937; SAWAYA 1942; MENDES 1942; BLISS 1951; ENAMI 1949, 1951; AMAR 1950, 1953; BLISS u. WELSH 1952; PASSANO 1951, 1952, 1953, 1954; GABE 1952; KNOWLES 1953, 1954; CARLISLE 1953; MIYAWAKI 1955; MATSUMOTO 1954; DURAND 1956)	+	+
	Xiphosuren (B. SCHARRER 1941)	+	+
	Arachnoideen (LEGENDRE 1954; GABE 1954, 1955)	+	?
	Myriapoden (GABE 1952, 1954)	+	?

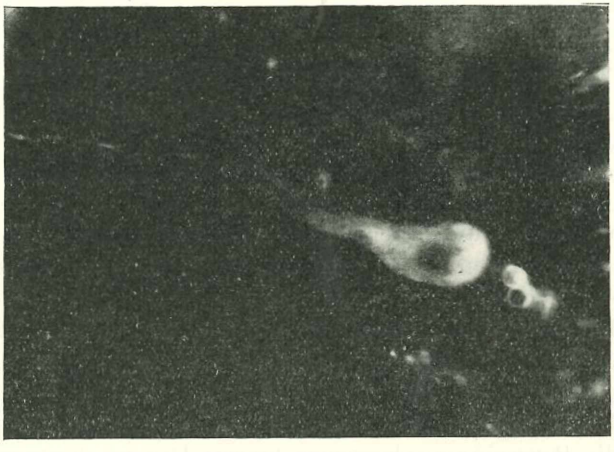
Tierstamm	Hinweise zum Vorkommen neurosekr. Zellen	Neuro-sekretion	Hormon-vorkommen
Arthropoden	Insekten	+	+
	Apterygoten (DENIS 1928; HANSTRÖM 1940, 1953)		
	Ephemeroidea (ARVY u. GABE 1950, 1952, 1953, 1954)		
	Libelluloidea (CAZAL 1948; ARVY u. GABE 1952, 1953)		
	Orthopteroidea (POISSON u. SELLIER 1947; DUPONT-RAABE 1951, 1952, 1954; LHOSTE 1953)		
	Blattoidea (SCHARRER 1941, 1951, 1952)		
	Hemipteroidea (WIGGLESWORTH 1940; HANSTRÖM 1938; NAYAR 1955)		
	Hymenopteroidea (WEYER 1935; PALM 1948; L' HÉLIAS 1950, 1952; THOMSEN 1954; NAYAR 1954)		
	Coleopoteroidea		
	Neuropteroidea (DAY 1940; PEREZ 1940; VOGT 1942; PESSON 1942; POSSOMPÈS 1947, 1948; WILLIAMS 1947; E. THOMSON 1948; DE BUEN 1950; REHM 1950, 1951, 1955; M. THOMSEN 1951, 1952, 1954; ARVY, BOUNHIOL u. GABE 1953; SCHMIDT u. WILLIAMS 1953; NAYAR 1954, LUKOSCHUS 1955; GRANDORI u. CARE 1954; GRANDORI u. GRANDORI 1954		
Echinodermaten		?	?
Chordaten	Tunicaten	(+)	(+)
	Acranier	?	?
	Vertebraten	+	+
	In allen Klassen von den Cyclostomen bis zu den Säugetieren		

Erklärung: + Vorkommen erwiesen
(+) = Vorkommen unsicher
? = bisher unbekannt, nicht untersucht

treten verschiedener hormonaler Substanzen aus dem Nervensystem der Insekten mit den morphologischen Beobachtungen über das Vorkommen strukturell oder färberisch verschiedenartiger neurosekretorischer Zellen in Beziehung zu setzen, sind die bisherigen Befunde für einen solchen Vergleich noch viel zu ungenügend. Eine solche Möglichkeit erscheint aber denkbar, zumal bei Krebsen erwiesen ist, daß die im Augenstiel der Krabbe *Sesarma* auftretenden β-Zellen das Häutungsgeschehen und die sog. γ-Zellen den Farbwechsel beeinflussen (ENAMI 1949, 1951).



a



b

c

Abb. 11. Neurosekretorische Zellen a) aus dem Unterschlundganglion von *Blatta orientalis* (Dunkelfeld-Aufnahme; FÜLLER) b) aus dem 6. Abdominalganglion von *Periplaneta americana* mit deutlich erkennbarer Sekretbahn (Dunkelfeld-Aufnahme: FÜLLER). c) aus dem 2. Abdominalganglion von *Corethra* (Dunkelfeld-Aufnahme: FÜLLER)

Auf Grund der physiologischen Feststellungen bei *Corethra* und *Periplaneta* tauchte sehr dringend die Frage auf, inwieweit sich hier außer im Cerebralganglion auch in den übrigen Bezirken des Bauchmarks neurosekretorische Elemente nachweisen lassen. Die Untersuchungen hierzu sind zwar noch nicht abgeschlossen. Es ist jedoch nach den bisherigen Befunden damit zu rechnen, daß solche Zellgruppen außer im Cerebralganglion auch im Bauchmark sowohl bei *Corethra* als auch bei *Periplaneta* vorkommen (FÜLLER, noch unveröffentlicht, Abb. 11). Genauere Untersuchungen werden hier zeigen müssen, ob sich eine Beziehung zwischen der Zahl der Zellen in den einzelnen Ganglien und dem nach Nervenreizung sowohl am Darm als auch an den Melanophoren feststellbaren Wirkungsgrad ergibt.

Die hier etwas ausführlicher dargestellten neueren Befunde über die Steuerungsfaktoren von Bewegungsvorgängen der verschiedenen inneren Organe ebenso wie auch über den Farbwechsel der Insekten zeigen zusammen mit den schon länger bekannten Metamorphosehormonen, daß sich ein umfassenderes Verständnis über das Hormonsystem der Insekten anzubahnen beginnt. Hierfür erscheint die Tatsache von allgemeinerer Bedeutung, daß recht verschiedenartige Phänomene durch Neurohormone beeinflußt werden können, von denen, nach den Befunden an *Periplaneta* zu schließen, mehrere Neurohormone im Nervensystem, d. h. nicht nur im Cerebralganglion, vorkommen können.

Auf Grund der jetzigen Befunde sind folgende Teile des Nervensystems als Hormonbildungs- bzw. Hormonspeicherorte anzusehen: Gehirn, Corpora cardiaca, Corpora allata, Unterschlundganglion, Thoracalganglien, Abdominalganglien. Dazu kommen als weitere Hormondrüsen die Prothoracaldrüsen, von denen bisher vor allem die Beteiligung bei der Metamorphose ersichtlich ist. Inwieweit Pericardialdrüsen und Oenocyten auch als Hormonspender zu betrachten sind, läßt sich noch nicht übersehen.

Mit diesen Ergebnissen werden zugleich zahlreiche Fragen aufgeworfen. Sie betreffen vor allem die Beziehungen der Neurohormone zueinander und ihre Bedeutung für spezifische Funktionen im Insektenorganismus. Hormone aus dem Gehirn beeinflussen das Metamorphosegeschehen, den physiologischen Farbwechsel und die Bewegungsmechanismen innerer Organe. Es taucht daher die Frage auf, ob die verschiedenartigen Prozesse durch jeweilig das gleiche Hormon gesteuert werden. Für den Farbwechsel und die Bewegungsvorgänge scheint dies nach den Versuchen an *Corethra*, *Periplaneta* und *Dixippus* zuzutreffen. Ob dieselben Hormone zugleich auch auf die Metamorphose Einfluß nehmen, bedarf weiterer Untersuchungen, die z. Z. bei uns im Gange sind. Hierbei erscheint die Tatsache bedeutungsvoll, daß die bisher genauer gekennzeichneten Neurohormone nicht nur dem Gehirn, sondern auch dem Bauchmark entstammen (GERSCH 1955, 1956; UNGER 1956; GERSCH und UNGER 1957). Eine verschiedenartige hormonale Wirkungsweise haben auch die Versuche von KARLSON und BÜCKMANN (1956) ergeben. Es konnte hier die Umfärbung der vor der Verpuppung stehenden Raupen des großen Gabelschwanzes (*Cerura vinula*) durch Prothoracaldrüsenhormon als erstes Zeichen der Metamorphose ausgelöst werden.

Eine tiefgreifende, vielseitige, Einwirkung der hormonalen Faktoren bei Insekten hat PFLUGFELDER (1937) bei *Dixippus* nachgewiesen, denn Entfernung der Corpora allata brachte hier eine allgemeine Wachstumsverhinderung mit sich, was auf Regulation des ganzen Stoffwechsels durch Hormone schließen läßt. Die Steuerung von Bewegungsmechanismen, Farbwechsel, Stoffwechsel (und vielleicht auch Metamorphose?) durch ein und dasselbe Hormon führt zu der Vorstellung, daß dadurch verschiedenartige Reaktionssysteme je nach deren Bau und Leistungsfähigkeit in der für sie typischen Funktionsweise angeregt werden können. Es drängt sich hier der ursprünglich für die Fermentwirkung ausgesprochene Vergleich in ähnlicher Form auf: So wie ein Hauptschlüssel Zugang zu den verschiedenartigsten Räumen verschafft, die ganz verschiedenen Zwecken dienen können, so läßt sich die verschiedenartige Wirkungsweise ein und desselben Hormons betrachten, wenn damit auch nicht erklären.

Die hormonalen Verhältnisse der Insekten führen noch zu einigen Erwägungen allgemeinerer Art. Als erster hat HANSTRÖM (1941) auf die auffällige Beziehung hingewiesen, die mit dem Komplex Gehirn-Corpora cardiaca-Corpora allata bei den Insekten, in dem System Gehirn-Augenstiel bei den Krebsen einerseits und in dem System Zwischenhirn-Hypophyse der Wirbeltiere andererseits entsteht.

Die morphologischen Untersuchungen über die Innervierung der beiden Anhangsdrüsen des Gehirns bei Insekten zeigen, daß Nervenstränge, die sog. Nervi corporis cardiaci, aus den neurosekretorischen Bezirken des Protocerebrums (Pars intercerebralis) in die Corpora cardiaca eintreten, von denen sich die Stränge der Nervi corporis allata abzweigen und zu den Corpora allata hinführen (HANSTRÖM 1940). Diese vom Gehirn stammenden Faserzüge enthalten Neurosekret, wie sich bei verschiedenen Insektenarten ergeben hat (HANSTRÖM 1940, 1941; E. SCHARRER und B. SCHARRER 1944; CAZAL 1948 u. a.). Die morphologische Beziehung in der Innervierung und die färberische Gleichheit der Neurosekrete der Zellgruppen im Gehirn mit denen der Corpora cardiaca, wie es besonders bei der Schabe *Leucophaea* auftritt (B. SCHARRER 1955), haben zu der Auffassung geführt, daß die Neurosekrete in den Zellen des Gehirns gebildet und auf Nervenbahnen zu den Corpora cardiaca als Speicherorte transportiert werden (vgl. E. SCHARRER und B. SCHARRER 1954). In völliger Übereinstimmung mit den morphologischen Befunden stehen die physiologischen Ergebnisse über das Vorkommen gleichartiger Neurohormone im Gehirn und in den Corpora cardiaca bei *Periplaneta* und *Dixippus* (UNGER 1956; GERSCH und MOTHES 1956; GERSCH und UNGER 1957). Danach handelt es sich bei den Corpora cardiaca um den Speicherort von nicht nur einem, sondern zumindest zwei Neurohormonen. Eines der beiden Neurohormone wurde darüber hinaus noch in den Corpora allata nachgewiesen und somit ihre Aufgabe als Speicherorgan ebenfalls wahrscheinlich gemacht. Neben diesen sprechen auch andere Versuchsergebnisse für eine Beziehung zwischen dem Gehirn und den Corpora allata (DAY 1943; B. SCHARRER 1952). Danach verursacht die Durchtrennung der Nervi corpora cardiaci beachtliche Veränderungen der Zellen der Corpora allata.

Parallel zu diesen Verhältnissen bei Insekten stehen die der Krebse mit dem System Gehirn-Augenstiel. Neurosekretorische Zellen mit histologisch feststellbaren Sekretionszyklen finden sich in bestimmten Bezirken des Cerebralganglions und in dem Organ X des Augenstiels. Hier dient nach Auffassung verschiedener Autoren (PYLE 1943; SMITH 1948; BOWMANN 1949 und E. u. B. SCHARRER 1954) die Sinusdrüse als Speicherorgan für die anderenorts gebildeten Sekrete.

Für die Wirbeltiere haben zahlreiche Untersuchungen den Nachweis führen können, daß neurosekretorische Zellen des Hypothalamus (Nucleus paraventricularis und Nucleus supraopticus) ein durch spezifische Farbreaktionen markierbares Sekret produzieren, das auf Nervenbahnen (Tractus supraopticus-hypophyseus, von PALAY, 1943 und SCHARRER, 1944 als „neurosecretory — pathway", als „neurosekretorische Bahn" von BARGMANN, 1949 und als „via neurosecretoria" von MAZZI, 1953 bezeichnet) zum Hypophysehinterlappen geleitet wird. Auf Einzelheiten kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Es sei daher auf zwei neuartige Zusammenfassungen dieses Gebietes verwiesen (E. u. B. SCHARRER 1954; W. BARGMANN 1954). Vergleichbar mit den erwähnten Systemen bei Insekten und Krebsen läßt sich hier von einem neurosekretorischen Zwischenhirn-Hypophyse-System sprechen, wobei die Neurohypophyse als Speicherorgan für die von den neurosekretorischen Zellen des Hypothalamus erzeugten Sekrete zu betrachten ist.

Überblickt man die bisherigen Angaben über das Vorkommen neurosekretorischer Zellen im Zentralnervensystem der wirbellosen Tiere, so treten, abgesehen von den in dieser Hinsicht am besten bekannten Gruppen unter den Arthropoden, neurosekretorische Elemente bei Vertretern von Plathelminthen, Anneliden und Mollusken (Tab. I) auf. Meistenteils handelt es sich noch um recht vereinzelt stehende Befunde. So ist ein Fall bei Plathelminthen bekannt (*Leptoplana*, TURNER 1946). Zahlreiche Beispiele liefern die Anneliden, wo neurosekretorische Zellgruppen in den Cerebralganglien von Polychaeten, beim Regenwurm und Blutegel beschrieben worden sind. Beim Regenwurm treten sie außerdem nach bisher vorliegenden Angaben in den vorderen Ganglien auf. Unter den Mollusken wurden vor allem bei zahlreichen Arten der Opisthobranchier neurosekretorische Elemente im Cerebralganglion nachgewiesen. Aber auch hier liegen Befunde über Vorkommen von neurosekretorischen Zellen in anderen Ganglien vor (GABE 1951, 1953).

Das Vorkommen neurosekretorischer Zellen im Tierreich (s. Zusammenfassung bei E. SCHARRER und B. SCHARRER), vor allem bezogen auf die niederen Tierformen, lehrt, daß solche Elemente im Nervensystem auftreten, ehe Ansätze zu einem sonstigen hormonalen Regulationsmechanismus bemerkbar sind. Die erste Form hormonaler Funktionen scheint sich also, wie die vergleichende Übersicht aufzeigt, mit den neurosekretorischen Zellen des Nervensystems zu repräsentieren. Neurosekretorische Zellen im Cerebralganglion und auch in anderen Bezirken des Zentralnervensystems (vordere Bauchganglien beim Regenwurm, Thoracal- und Abdominalganglien bei Insekten, Bauchganglien bei *Limulus*, Pedal- und andere Ganglien bei Prosobranchiern) stellen hierfür den Hinweis dar.

Diese Tatsache erlaubt es, die Hypothese aufzustellen, daß das Hormonsystem, das bei den höheren Tieren, insbesondere bei Wirbeltieren, wohl infolge der hier vorliegenden hohen Spezialisierung der Organsysteme neben dem primären Koordinationssystem des tierischen Organismus, dem Nervensystem, eine besondere Bedeutung und Ausbildung erfahren hat, in der ursprünglichsten Anlage aus dem Nervensystem entstanden ist. Die neurosekretorischen Elemente bei niederen Tiergruppen ließen sich dieser Auffassung gemäß als die primären Orte erster Hormonproduktion und damit als Ansätze für die Entstehung eines differenzierteren Hormonsystems überhaupt verstehen.

Für diese Auffassung lassen sich eine ganze Anzahl von Beobachtungen und Tatsachen morphologischer und funktioneller Art anführen, die teilweise in den früheren Abschnitten, allerdings ohne Beziehung zu dieser Vorstellung, einer möglichen Entstehung des Hormonsystems im Tierreich bereits gestreift worden sind. In erster Linie spricht das Auftreten neurosekretorischer Zellen im Gehirn und in anderen Bezirken des Nervensystems bei solchen Tieren, die sonst keine weiteren Hinweise hormonaler Tätigkeit bieten, dafür. Mollusken, Anneliden und Plathelminthen sind hierfür Beispiele. Für andere Gruppen, wie z. B. die Nemathelminthen, steht die Frage, ob überhaupt Ansätze neurosekretorischer Tätigkeit vorhanden sind, eben erst zur Diskussion.

Ebenso lassen sich auch physiologische Feststellungen als Stütze für die genannte Vorstellung nennen. Über die Wirkung von Neurohormonen können bisher nur einige Aussagen bei Insekten und Krebsen gemacht werden. Bei den Insekten erscheint in diesem Zusammenhang der Nachweis von Neurohormonen aus Gehirn und Bauchmark mit ihrer Beeinflussung der Bewegung innerer Organe, des Farbwechsels und gegebenenfalls auch anderer tiefgreifender Vorgänge des Stoffwechsels bedeutungsvoll.

Für eine erste Art neurohormonaler Differenzierung, die sich sowohl morphologisch als auch funktionell ausprägt, sprechen die bei Krebsen bestehenden Verhältnisse (ENAMI 1949, 1951), daß verschiedene neurosekretorische Zellen für jeweils unterschiedliche Funktionen verantwortlich sind. Für die Insekten ist dies in solcher Form noch nicht erwiesen. Immerhin liegt auch hier bei einzelnen Arten der Nachweis über das Vorkommen mehrerer hormonaler Faktoren vor (KNOWLES, CARLISLE, DUPONT-RAABE 1955; DE LERMA, DUPONT-RAABE KNOWLES 1955; L'HÉLIAS 1955; UNGER 1956; GERSCH und MOTHES 1956). Bei anderen Arten sind morphologisch und färberisch unterschiedene neurosekretorische Elemente beobachtet worden. Insgesamt weisen diese im einzelnen noch sehr lückenhaften Befunde auf eine Differenziertheit neurohormonaler Funktion auf diesem Stadium hin.

Die Vorstellung über die grundsätzliche Ableitung des Hormonsystems aus dem Nervensystem, die hier erstmalig zur Diskussion gestellt wird, ermöglicht schließlich, verschiedenartige Erscheinungsweisen wie, z. B. die so bemerkenswerte Parallele beim Zentralnervensystem zwischen Insekten—Krebsen einerseits und Wirbeltieren andererseits, zu erklären. Ebenso lassen sich die hormonalen Verhältnisse der Insekten im Vergleich zu denen anderer Wirbelloser verstehen. Die Tatsache, daß hier außer den neurosekretorischen Bezirken im Zentralnervensystem weitere Hormondrüsen auftreten, wie es für die Prothoracaldrüsen erwiesen, für die Pericardialdrüsen wahrscheinlich und für die Oenocyten möglich ist, dürfte mit der sonstigen Leistungsfähigkeit und funktionellen Beanspruchung dieser Tiergruppe im Zusammenhang stehen. Die Art der hormonal gesteuerten Prozesse ist daher hier vielfältiger. Damit könnte zunächst das Auftreten von speziellen Speicherorganen Erklärung finden, wie sie offenbar mit den Corpora cardiaca und den Corpora allata vorliegen. Es ist beachtenswert, daß derartige Speicherorgane in unmittelbarer Verbindung mit dem Cerebralganglion angelegt sind. Damit ist die Aufgabe neurosekretorischer Zellen als ursprünglichste Form hormonaler Funktionen ebenfalls betont. Über die neurosekretorische Tätigkeit des Nervensystems hinaus erscheinen erstmalig weitere Ansätze hormonaler Tätigkeit, wie sie mit den Prothoracaldrüsen gegeben sind. Vielleicht läßt sich in diesem Zusammen-

hang auch die Unsicherheit in der Beurteilung der Aufgaben von Pericardialdrüsen und Oenocyten besser würdigen.

Im Vergleich mit Insekten beschränkt sich das Hormonsystem der Krebse nach allen bisherigen Hinweisen auf die ursprüngliche Anlage in Verbindung mit dem Nervensystem. Eine differenziertere Form liegt wohl auch hier insofern vor, als außer den eigentlichen Produktionsorten innerhalb des Nervensystem noch ein Speicherorgan für die Neurohormone zur Verfügung steht, wie es nach allem die Sinusdrüse darstellt. In diesem Zusammenhang sei nochmals auf das Vorkommen zweier morphologisch-färberisch verschiedenartiger neurosekretorischer Zellen mit jeweils spezifischer hormonaler Funktion bei der Krabbe *Sesarma* hingewiesen (s. S. 161). Bei den morphologisch primitiveren und funktionell einfacheren Wirbellosen, bei denen sich vermutlich eine differenziertere Gliederung des Hormonsystems noch nicht nötig gemacht haben dürfte und daher nicht angelegt ist, deutet sich nach allem die erste Ausbildung des Hormonsystems ausschließlich in Form neurosekretorischer Zellen in verschiedenen Bezirken des Nervensystems an.

Im Rahmen dieser Vorstellung lassen sich die bei den Wirbeltieren in dem Zwischenhirn-Hypophyse-System bestehenden Verhältnisse als ein erhalten gebliebener ursprünglicher Organisationstyp innerhalb einer Differenzierungsstufe des Hormonsystems im Tierreich verstehen. Bei den Wirbeltieren hat sich dieses, bedingt durch die Spezialisierung und allgemeine Entwicklungsstufe dieser Tiergruppe, über die bei den Wirbellosen gültigen Verhältnisse hinaus zu einem sehr viel komplizierteren, in zahlreiche Organe gegliederten, dadurch vielseitig und tiefgreifend regulatorisch einwirkenden System entwickelt. Trotzdem scheint die Ursprünglichkeit und die auf die primäre Entstehungsart hinweisende Beziehung mit dem Nervensystem vor allem in Form des Zwischenhirn-Neurohypophyse-Systems erhalten geblieben zu sein. Hierbei sind die graduellen Unterschiede beachtenswert, wenngleich es bei allen Klassen der Wirbeltiere in grundsätzlich übereinstimmender Form angetroffen wird. Die Übereinstimmung bezieht sich vor allem auf den Komplex Nucleus supraopticus — Nucleus paraventricularis der Amnioten, der dem Nucleus praeopticus der Anamnier homolog ist. Dagegen bestehen insofern Unterschiede zwischen Amnioten und Anamniern, als bei den letzteren außerdem noch neurosekretorische Zellen im Mittelhirn nachgewiesen worden sind. Aufschlußreich ist außerdem, daß bei Selachiern neben diesen neurosekretorischen Bezirken noch im Rückenmark Zellen mit Neurosekreten auftreten. Das neurosekretorische System der Wirbeltiere ist demnach bei den niederen Klassen ausgedehnter und erstreckt sich über den Gehirnkomplex hinaus auf das Rückenmark, so daß sich mit der phylogenetisch-systematischen Stufenfolge eine Reduktion der neurohormonalen Verhältnisse aufzeigt. Diese Tatsachen lassen sich sehr gut mit der erörterten Vorstellung in Einklang bringen.

Das Hormonsystem der Insekten nimmt innerhalb der Entwicklungsstufe des Hormonsystems im Tierreich — soweit ein Vergleich überhaupt möglich erscheint — nach allem eine funktionelle Mittelstellung zwischen den primären Formen hormonaler Wirkung, wie sie zunächst durch das Auftreten einzelner neurosekretorischer Zellen im Nervensystem bei niederen Wirbellosen gekennzeichnet ist, und dem hochgradig differenzierten Hormonsystem der Wirbeltiere ein. Die weiteren Ergebnisse über Hormone bei Insekten werden in der Zukunft zeigen müssen, ob und gegebenenfalls wie sie sich in diesen Versuch, Entstehung und Differenzierung des Hormonsystems im Tierreich in umfassender Weise zu deuten, einordnen lassen. Ungeachtet der hierbei vorhandenen zahlreichen Lücken, er-

scheint es dennoch schon heute berechtigt und nötig, Neurosekretion und hormonale Wirkung in diesem umfassenden Sinne zu bewerten.

Literatur:

ATZLER, M. (1930): Untersuchungen über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel von *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. Z. vergl. Physiol. *13*, 505—533.

BARGMANN, W. (1954): Das Zwischenhirn-Hypophysesystem, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

BOWMANN, T. E. (1949): Chromatophorotropins in the central nervous organs of the crab *Hemigrapsus oregonensis*. Biol. Bull. *96*, 238—245.

BUTENANDT, A. und KARLSON, P. (1954): Über die Isolierung eines Metamorphosehormons der Insekten in kristallisierter Form. Z. Naturforschg. *9b*, 389—391.

CAZAL, P. (1948): Les glandes endocrines rétrocérébrales des insectes. Bull. biol. France et Belg. Suppl. 9—18.

CHADWICK, L. E. (1955): Molting of roaches without prothoracic glands. Science *121*, 435.

CHAUVIN, R. (1949): Physiologie de l'insecte, Paris.

DAY, M. F. (1940): Neurosecretory cells in the ganglia of *Lepidoptera*. Naturs. *145*, 264.

—, (1943): The function of the corpus allatum in musioid *Diptera*. Biol. Bull. *84*, 127—140.

DUPONT-RAABE, M. (1949): Réactions humorales des chromatophores de la larve de Corethre. Compt. rendus des séances de l'Ac. d. Sc. *228*, 130—132.

—, (1951): Étude expérimentale de l'adaptation chromatique chez le phasme, *Carausius morosus*. Compt. rendus des séances de l'Ac. d. Sc. *232*, 886—888.

ENAMI, M. (1951): The sources and activities of two chromatophorotropic hormones in crabs of the genus *Sesarma*. I. Experimental analysis. II. Histology of incretory elements. Biol. Bull. *100*, 28—43 und *101*, 241—258.

—, (1951): Mechanism of control of the chromatophore responses in teleosts and crustaceans. J. of Exper. Morph. *7*, 1—22.

ENDERS, geb. SCHIKORA, E. (1956): Die hormonale Steuerung rhythmischer Bewegungen von Insekten-Ovidukten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. *19*, 113—116.

GABE, M. (1951): Dinnées histologiques sur la neuro-sécretion chez les *Pterotracheidae* (Hétéropodes). Rev. canad. de Biol. *10*, 391—410.

—, (1955): Particularites histologiques des cellules neuro-secretrices chez quelques lamellibranches. C. r. Acad. Sci. *240*, 1810—1912.

GERSCH, M. (1952): Experimentelle Untersuchungen über den Verdauungstraktus der Larve von *Chaoborus* (*Corethra*). Z. vergl. Physiol. *34*, 346—369.

—, (1955): Untersuchungen über Auslösung und Steuerung der Darmbewegungen bei der Larve von *Chaoborus* (*Corethra*). Biol. Zentralbl. *74*, 603—628.

—, (1955): Ergebnisse und Probleme der Verdauungsphysiologie der wirbellosen Tiere. Experientia *11*, 413—416.

—, (1956): Steuerung der Darmperistaltik bei der *Corethra*-Larve. Hochschulfilm des ZfL, Berlin, T-HF 182.

—, (1956): Untersuchungen zur Frage der hormonalen Beeinflussung der Melanophoren bei der *Corethra*-Larve. Z. vergl. Physiol. *39*, 190—208.

GERSCH, M. und MOTHES, G. (1956): Neurohormonaler Wirkungsantagonismus beim Farbwechsel von *Dixippus morosus*. Naturw. *43*, 542.

GERSCH, M. und UNGER, H. (1957): Nachweis von Neurohormon aus dem Nervensystem von *Dixippus morosus* mit Hilfe papierchromatographischer Trennung. Naturw. *44* 117.

GERSCH, M., UNGER, H. und FISCHER, F. (1957): Die Isolierung eines Neurohormons aus dem Nervensystem von *Periplaneta americana* und einige biologische Testverfahren. Wiss. Z. Fr.-Schiller—Universität Jena, Math.-Nat.-Reihe *6*, 1957 (im Druck).

GIERSBERG, H. (1928): Über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecke *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. Z. vergl. Physiol. *7*, 657—695.

HADORN, E. und FRIZZI, G. (1949): Experimentelle Untersuchungen zur Melanophoren-Reaktion von *Corethra*. Rev. Suisse de Zool. *56*, 306—316.

HANSTRÖM, B. (1938): Zwei Probleme betreffs der hormonalen Lokalisation im Insektenkopf. Lunds Univ. Arsskrift N. F. Avd. 2. *34*, Nr. 16.

—, (1940): Die Cromatophorenaktivierende Substanz des Insektenkopfes. Lunds Univ. Arsskrift N. F. Avd. 2, *36*, Nr. 12.

—, (1941): Einige Parallelen im Bau und in der Herkunft der inkretorischen Organe der Arthropoden und der Vertebraten. Lunds. Univ. Arsskrift N. F. Avd. 2, *37*, Nr. 4.

HÉLIAS, L. C. (1955): Recherches sur les hormones du complexe postcérébral chez *Carausius morosus*. C. r. Acad. Sci. *241*, 770—772,

JANDA, V. (1934): Contribution à l étude des changements périodiques de la coloration chez *Dixippus morosus* BR. et REDT. Memoires d. l. Soc. royale d. sc. d. Boh. *1934*, 1—30.

KARLSON, P. und BÜCKMANN, D. (1956): Experimentelle Auslösung der Umfärbung bei *Cerura*-Raupen durch Prothorakaldrüsenhormone. Naturw. *43*, 44—45.

KNOWLES, F. G. W., CARLISLE, D. B., DUPONT-RAABE, M. (1955): Studies on pigment-activating substances in animals. I. The separation by paper electrophoresis of chromactivating substances in arthropods. J. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd. *34*, 611—635.

KOLLER, G. (1948): Rhythmische Bewegungen und hormonale Steuerung bei den Malpighischen Gefäßen der Insekten. Biol. Zentralbl. *67*, 201—211.

—, (1955): Zur Frage der hormonalen Steuerung bei rhythmischen Eingeweidebewegungen von Insekten. Zool. Anz. Suppl. *18*, 417—422.

KOPEC, St. (1922): Studies of the necessity of the brain for the inception of insect metamorphosis. Biol. Bill. *42*, 323—342.

KOPENEC, A. (1949): Farbwechsel der Larve von *Corethra plumicornis*. Z. f. vergl. Physiologie *31*, 490—505.

Кузнецов, Н. Я. (1953): Основы физиологии насекомых. Москва, Ленинград.

LERMA, DE B., DUPONT-RAABE, M. und KNOWLES, FR. (1957): Sur la question de la fluorescence des substances chromactives des crustacés et des insects. C. r. Acad. Sci. *241*, 995 bis 998.

NAYAR, K. K. (1955): Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* STAL. I. Distribution and structure of the neurosecretory cells of the nerve ring. Biol. Bull. *108*, 296 bis 307.

NUTTING, W. L. (1955): Extirpation of roach prothoracic glands. Sc. *122*, 30—31.

PFLUGFELDER, O. (1937): Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Corpora allata von *Dixippus morosus*. Z. wiss. Zool. *151*.

PIEPHO, H. (1951): Über die Lenkung der Insektenmetamorphose durch Hormone. Verh. Dt. Zool. Ges., *16*, 62—76.

PYLE, R. W. (1943): The histogenesis and cyclic phenomena of the sinus gland and x-organ in crustacea. Biol. Bull. *85*, 87—102.

REHM, M. (1951): Die zeitliche Folge der Tätigkeitsrhythmen inkretorischer Organe von *Ephestia kühniella* während der Metamorphose und des Imaginallebens. Arch. Entw. mech. *145*, 205—248.

ROEDER, K. D. (1953): Insect Physiology. New York, London.

Scharrer, B. (1937): Über sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. Naturw. *25*, 131—138.

—, (1952): Hormones in insects. In The Action of Hormones in Plants and Invertebrates, ed. by K. V. Thimann, Acad. Press 125—169, New York.

—, (1952): Über neuroendokrine Vorgänge bei Insekten. Pflügers Archiv *255*, 154—163.

—, (1955): „Castration cells" in the central nervous system of an insect (*Leucophaea maderae Blattaria*). Trans. New York Acad. Ser. II, *17*, 520—525.

Scharrer, B. und Scharrer, E. (1944): Neurosecretion. VI. A comparison between the intercerebralis-cardium-allatum system of the insects and the hypothalamo-hypophyseal system of the vertebrates. Biol. Bull. *87*, 242—251.

Scharrer, E. und Scharrer, B. (1945): Neurosecretion. Physiol. Rev. *25*, 171—181.

—, (1954): Neurosekretion. In Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen *VI*, 5, 953—1066.

Smith, R. (1948): The role of the sinus glands in retinal pigments migration in grapsoid crabs. Biol. Bull. *95*, 169—185.

Turner, R. S. (1946): Observations with central nervous system of *Leptoplana articola*. J. Comp. Neur. *85*, 52—65.

Unger, H. (1956): Neurohormonale Steuerung der Herztätigkeit bei Insekten. Naturw. *43*, 66—67.

—, (1957): Untersuchungen zur neurohormonalen Steuerung der Herztätigkeit bei Insekten. Biol. Zentralbl. 76, 204—225.

Weyer, F. (1935): Über drüsenartige Nervenzellen im Gehirn der Honigbiene, *Apis mellifica* L. Zool. Anz. *112*, 137—141.

Wigglesworth, V. B. (1953): The principles of insect physiology. London.

—, (1954): The physiology of insect metamorphosis. Cambr. Monogr. Exp. Biol. 1, Cambridge.

—, (1955): The role of the haemocytes in the growth and moulting of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). J. of Exper. Biol. *32*, 649—663.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Deutsche Entomologische Zeitschrift (Berliner Entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Vereinigung)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: 100_Jahre

Autor(en)/Author(s): Gersch Manfred

Artikel/Article: Das Hormonsystem der Insekten auf Grund neuer Forschungsergebnisse 146-169