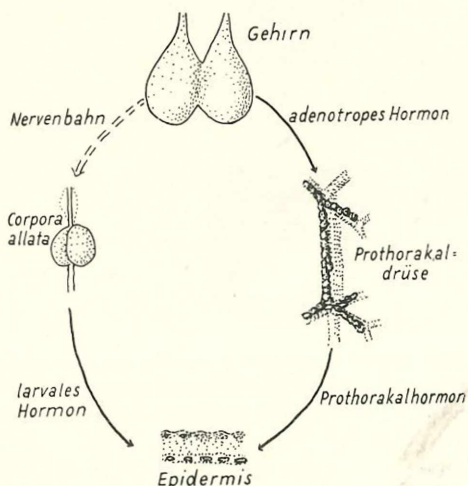


Die Wirkung des Metamorphosehormons der Insekten

Von DETLEF BÜCKMANN

Mit 2 Abbildungen im Text

Die Häutungen und die Metamorphose der Insekten werden gesteuert durch ein System von Hormonen. Drei Organe sind es, in denen diese Hormone gebildet werden: Das Gehirn, die Prothorakaldrüse und die Corpora allata. Das Zusammenwirken dieser drei Organe können wir uns veranschaulichen durch ein Schema, wie es KARLSON und HANSER (1953, vgl. KARLSON 1954) angegeben haben (Abb. 1). Der Anstoß zu einer jeden Häutung geht aus vom Gehirn. Dessen neuro-



sekretorische Zellen geben ein Hormon in den Körper ab, welches auf die Prothorakaldrüsen wirkt. Es wird als adenotropes Hormon bezeichnet. Durch dieses Hormon wird die Prothorakaldrüse veranlaßt, ihrerseits ihr Hormon in den Körper abzugeben, und dieses Hormon der Prothorakaldrüse ist das eigentliche Häutungshormon. Es wirkt auf die Epidermis und löst dort die Häutungsvorgänge aus,

Abb. 1. Schema der Hormonwirkungen bei der Häutung und Verpuppung von Lepidopterenraupen, nach KARLSON und HANSER 1953.

in deren Verlauf die alte Cuticula von der Epidermis ab- und aufgelöst und die neue Cuticula gebildet wird. Diese neue Cuticula kann nun in ihrer Form und Struktur verschieden beschaffen sein, da sich ja das Insekt im Laufe seiner Häutungen umwandelt. Bei einem hemimetabolen Insekt wird die Cuticula von Häutung zu Häutung derjenigen der Imago ähnlicher, bei einem holometabolen Insekt folgen einander mehrere, meist etwas voneinander verschiedene Formen der Larvencuticula, die Puppencuticula und die Imaginalcuticula. Wirkt das Häutungs-

hormon der Prothorakaldrüse allein auf die Epidermis, so bildet diese eine Imaginalcuticula oder — bei holometabolen Insekten — eine Puppencuticula und bei der nächsten Häutung eine Imaginalcuticula. D. h. unter der alleinigen Wirkung dieses Hormons durchläuft das Insekt seine Metamorphose: *Das Häutungshormon der Prothorakaldrüse ist zugleich das Metamorphosehormon.* Daß unter seiner Wirkung nun nicht schon die junge Larve bei ihrer ersten Häutung die Metamorphose durchläuft, wird bewirkt durch die Corpora allata. Diese geben ein Hormon in den Körper ab, welches ebenfalls an der Epidermis angreift. Dieses Hormon wandelt die durch das Häutungshormon ausgelöste Häutung ab zu einer Larvenhäutung. Es wird deshalb als larvales oder Jugendhormon bezeichnet. Die Metamorphose kommt dann dadurch zustande, daß die Corpora allata die Bildung dieses Hormons — bei hemimetabolen Insekten allmählich, bei holometabolen Insekten plötzlich von einer Häutung zur anderen — einstellen.

Es ist leicht zu erkennen, daß das beschriebene System noch nicht ausreicht, um autonom den gesamten normalen Ablauf der Häutungen und der Metamorphose zu steuern. Es bleiben noch zwei Fragen offen: Erstens: Wodurch wird das Gehirn seinerseits im richtigen Augenblick zur Auslösung einer Häutung veranlaßt? — Diese Frage läßt sich noch nicht für alle Insekten beantworten. Man kann vermuten, daß bei solchen Insekten, bei denen die Häutungen einander in gleichbleibendem Rhythmus folgen, endogene Rhythmen im Zentralnervensystem als „Zeitgeber“ für die Auslösung der Häutungen funktionieren. Bei anderen Insekten sind es äußere Faktoren, wie Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsreize; bei der gut untersuchten blutsaugenden Wanze *Rhodnius prolixus* ist es der Reiz durch die Streckung des Abdomens bei einer reichlichen Blutmahlzeit (vgl. WIGGLESWORTH 1954).

Die zweite Frage ist: Wodurch werden die Corpora allata veranlaßt, im richtigen Moment die Bildung des larvalen Hormons einzustellen, so daß die Metamorphose erfolgt? Nach neuen Ergebnissen von ENGELMANN und LÜSCHER (1956) erfolgt die Hemmung der Corpora allata auf nervösem Wege durch das Gehirn. Dies wird dazu seinerseits wahrscheinlich auf hormonalem Wege durch die Pericardialzellen veranlaßt, deren Zahl im Laufe der Entwicklung immer mehr zunimmt, bis sie schließlich ausreichen, um die Hemmung der Corpora allata und damit den Beginn der Metamorphose zu veranlassen.

Den Stand unserer Kenntnisse über die hormonale Steuerung der Häutungen und der Metamorphose der Insekten können wir folgendermaßen charakterisieren:

A. Wir kennen:

1. die Organe, in denen die Hormone gebildet werden,
2. die Wirkung, welche die einzelnen Hormone letzten Endes hervorrufen.

B. Wir kennen noch nicht und müssen im weiteren versuchen aufzuklären:

1. die chemische Natur der betreffenden Hormone,
2. die Art und Weise, wie sie die Reaktion des Erfolgsorgans bewirken.

Die beiden letzten Fragen sind bisher am weitesten geklärt für das Häutungshormon und Metamorphosehormon der Prothorakaldrüse, und zwar vor allem durch Untersuchungen an Lepidopteren. Das Prothorakaldrüsenhormon ist das erste der Insektenhormone, welches isoliert werden konnte, und zwar durch BUTENANDT und KARLSON 1954. Aus 500 kg Seidenspinnerpuppen gewannen sie

25 mg einer Substanz in kristallisierter Form, also chemisch rein, welche sich in allen biologischen Testen als das Häutungshormon der Prothorakaldrüse erwies und deshalb Ecdyson (griech. Ecdysis = Häutung) genannt wurde. 0,0075 γ von dieser Substanz reichen aus, um bei einer Made der Fleischfliege *Calliphora* die Pupariumbildung auszulösen. Diese Menge wird deshalb als eine Calliphora-Einheit (CE) bezeichnet. Wegen der geringen zur Verfügung stehenden Menge konnte die Struktur des Ecdysons noch nicht ermittelt werden, wohl aber seine Elementar-Zusammensetzung. Das Molekül besteht nur aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Neuerdings ist es KARLSON (1956) gelungen, ecdysonartig wirksame Extrakte auch aus Krebsen, und zwar der Nordseegarnele *Crangon vulgaris*, zu gewinnen. Es ist daher wahrscheinlich, daß in dem Ecdyson nicht nur das Häutungshormon der Insekten, sondern das der Arthropoden überhaupt gefunden worden ist.

Nachdem nun die Reindarstellung dieses Hormons gelungen war, konnte auch die Aufklärung seiner Wirkungsweise in Angriff genommen werden. Endziel muß es dabei sein, zu klären, in welcher Weise das Hormon in die biochemischen Vorgänge in der Zelle des Erfolgsorgans eingreift. Dieses Erfolgsorgan ist ja für das Ecdyson die Epidermis (s. Abb. 1), und seine Wirkung dort besteht in der Auslösung der Häutungsvorgänge, wie sie für die Puppenhäutung von Lepidopteren von KÜHN und PIEPHO (1938) beschrieben worden sind. Sie beginnen mit einer Periode der Zellteilungen der Epidermiszellen. Dann ändern die Epidermiszellen ihre Form: Sie strecken sich in die Höhe. Bildeten sie vorher ein flaches Plattenepithel, so nehmen sie jetzt kubische, dann zylindrische Form an, und schließlich strecken sie sich dermaßen, daß sie seitlich die Berührung miteinander verlieren und als lange dünne Protoplasmastränge die Außenfläche der Epidermis mit ihrer Basalmembran verbinden. Diesen Zustand haben KÜHN und PIEPHO als „Stelzenepithel“ bezeichnet. Während des beschriebenen Formenwechsels der Epidermiszellen löst sich die Epidermis von der alten Cuticula ab und beginnt an ihrer Außenfläche die neue Cuticula zu bilden. Die alte Cuticula wird aufgelöst und ihr Rest schließlich, in der „Häutung“ im engeren Sinne, abgestreift.

Der einzige unter all diesen Vorgängen, der bisher zu einem gewissen Grade chemisch analysiert werden konnte, ist die Verhärtung und Ausfärbung der neuen Cuticula, die sog. Sklerotisierung. Sie besteht in einer sog. Chinongerbung der Eiweißstoffe in der Cuticula. Die dabei wirksamen Chinone bilden sich aus Diphenolen durch Oxydation unter der Wirkung eines Fermentes. Es wäre denkbar gewesen, daß eine Wirkung des Ecdysons in der Aktivierung dieses Fermentes bestünde. Das ist jedoch nach Untersuchungen von KARLSON und SCHMIDT (1955, vgl. KARLSON 1954) nicht der Fall. Die Wirkung des Hormons auf diese Vorgänge verläuft komplizierter, auf dem Umweg über das Gewebe.

Die Umwandlung der Raupe in die Puppe ist nun aber ja kein Vorgang, der sich nur in der Epidermis abspielt. Es geschehen dabei Veränderungen auch in allen inneren Organen, ja sogar im Zentralnervensystem. Wir müssen daher fragen, ob etwa auch diese Vorgänge durch das Häutungs- und Metamorphosehormon der Prothorakaldrüse, durch das Ecdyson, ausgelöst werden, ob also,

neben der in Abbildung 1 allein als solches dargestellten Epidermis, auch die inneren Organe Erfolgsorgane für dieses Hormon darstellen.

Die erste äußerlich bemerkbare Veränderung, die die bevorstehende Verpuppung anzeigt, vollzieht sich im Zentralnervensystem und äußert sich im geänderten Verhalten der Raupe: Diese hört auf zu fressen, verläßt das Futter und baut ihren Kokon. Daß diese Verhaltensänderungen hormonal beeinflussbar sind, zeigen die Untersuchungen von PIEPHO (1950). Es gelang ihm nämlich, durch Implantation von *Corpora allata* in Wachsmottenraupen des letzten Stadiums deren Puppenhäutung ganz oder teilweise umzuwandeln in eine Larvenhäutung. Der Kokon, den die Versuchstiere bauten, war nun in demselben Maße wie die Häutung in Richtung auf eine Larvenhäutung, abgewandelt in Richtung auf ein Larvenge-spinnt, wie es die Raupe normalerweise vor einer Larvenhäutung spinnt. Dies Ergebnis zeigt, daß die Verhaltensweisen des Kokonbaus genau wie die Häutungsvorgänge der Epidermis modifiziert werden durch das larvale Hormon der *Corpora allata*. Um so eher sollte man vermuten, daß sie auch genau wie die Häutungsvorgänge durch das Häutungshormon der Prothorakaldrüse ausgelöst werden können.

Es gibt aber auch Befunde, die gegen diese Annahme sprechen. Wenn sie nämlich zutrifft, dann müßte ja das Häutungshormon vor Beginn der Verhaltensänderungen, also vor dem Verlassen des Futters, schon in den Körper gelangen. Nun gibt es aber Schmetterlingsarten, bei denen das Verlassen des Futters und der Kokonbau schon monatelang vor der Puppenhäutung erfolgen. In diesen Fällen müßte das Hormon dann schon monatelang im Körper vorhanden sein, ohne die Häutung auszulösen. Der Zeitpunkt, an welchem das Hormon in den Körper ausgeschüttet wird, läßt sich ermitteln durch Schnürungsexperimente. Durchschnürt man nämlich das Abdomen einer Raupe mittels einer Ligatur, so kann das Hormon diese Schnürstelle nicht mehr passieren. Das hinter der Schnürstelle gelegene Körperstück kann sich deswegen nur verpuppen, wenn zur Zeit der Schnürung das Hormon schon im Körper verteilt war. Wird dagegen das Hormon erst nach der Schnürung in den Körper abgegeben, so breitet es sich nur bis zur Schnürstelle aus, und es verpuppt sich allein das Vorderstück. Schnürt man genau, während sich das Hormon ausbreitet, in der sog. „kritischen Periode“, so kann eine teilweise Verpuppung des Hinterstücks erfolgen. — Derartige Schnürungsexperimente zur Ermittlung der kritischen Periode wurden nun an solchen Schmetterlingsraupen durchgeführt, bei denen längere Zeit zwischen dem Einspinnen und der Puppenhäutung vergeht, und zwar bei den Noctuidenarten *Cirrhira fulvago*, *C. ocellaris* und der Arctiide *Cymbalophora pudica*, bei denen dieser Zeitraum ein bis zweieinhalb Monate beträgt, und bei der Notodontide *Cerura vinula*, wo er nur 10—14 Tage beträgt. Das Ergebnis war bei allen 4 Arten das gleiche: Es verpuppten sich die Hinterstücke nur von Raupen, die weniger als 7 Tage vor der Puppenhäutung geschnürt worden waren. Bei allen anderen Tieren verpuppte sich nur das Vorderstück. Das die Häutung auslösende Hormon verteilt sich also erst wenige Tage vor der Häutung im Körper und nicht schon vor dem Verlassen des Futters (BÜCKMANN 1953). Dennoch war durch diese Versuche nicht

streng bewiesen, daß die Verhaltensänderungen nicht durch das Ecdyson ausgelöst werden. Man kann sich nämlich vorstellen, daß dies Hormon schon lange vor der „kritischen Periode“ in geringer Menge im Körper vorhanden ist und erst in dieser Periode die zur Auslösung der Häutung nötige Konzentration erreicht. KARLSON (1954) hat darauf hingewiesen, daß das Hormon eventuell sogar schon in voller Konzentration vor der kritischen Periode im Körper wirksam sein kann, wenn nämlich das Hormon zur Auslösung der Häutung längere Zeit in gleichbleibender Konzentration einwirken und deshalb während dieser Zeit immer nachgeliefert werden muß. In der durch Schnürungsexperimente ermittelten kritischen Periode würde dann das Hormon nur die nötige Einwirkungsdauer erreichen, so daß die Häutung von da ab ohne weitere Hormonzufuhr ablaufen kann. In beiden Fällen wäre eine Auslösung der Verhaltensänderungen durch das Ecdyson schon vor der kritischen Periode der Puppenhäutung möglich. Welche dieser beiden Vorstellungen die wahrscheinlichere ist, darüber ergaben sich Anhaltspunkte bei der Untersuchung anderer Veränderungen, die ebenfalls noch vor der eigentlichen Puppenhäutung ablaufen.

Es handelt sich um Vorgänge, die anscheinend mit einer die Verpuppung vorbereitenden Umsteuerung des Stoffwechsels zusammenhängen. Die Existenz solcher Umsteuerung war zu vermuten, weil ja die Vorgänge der äußeren und inneren Umwandlung der Raupe in die Puppe, wie z. B. die Beendigung der Nahrungsaufnahme und die Umstellung auf den alleinigen Verbrauch des Fettkörpers oder die Bildung der großen Mengen von Chitin und Melanin für die dicke Puppencuticula, mit Stoffwechselvorgängen zusammenhängen müssen, die vorher in der Raupe offensichtlich nicht stattfanden.

Umsteuerungen des Stoffwechsels in der Puppe wurden tatsächlich schon bei verschiedenen Insekten gefunden, und zwar bei Untersuchungen über die Atemfermente (vgl. KARLSON 1954). Während des Puppenstadiums gehen die Atmungsfermente Cytochrom und Cytochromoxydase in ihrer Aktivität stark zurück, ja bei dem von WILLIAMS untersuchten Riesenseidenspinner *Platysamia* verschwinden sie fast völlig, so daß die Puppen gegen Gifte wie Cyanide und Kohlenmonoxyd, die am Atmungsfermentsystem angreifen, unempfindlich sind. Statt der Cytochrome sind in der Puppe andere Atemfermente, die Flavenzyme, besonders stark wirksam. Diese Umstellung wird wieder rückgängig gemacht, wenn sich die Puppe anschickt, sich zur Imago zu häuten, was ja wieder durch das Häutungshormon bewirkt wird. Neben diesem zeitlichen Zusammentreffen konnte aber noch kein kausaler Zusammenhang zwischen der Hormonwirkung und dem Fermentsystem gefunden werden. Auch für die Reifung der Gonaden, die sich im Experiment durch Extrakte hervorrufen läßt, konnte eine Beeinflussung durch Ecdyson direkt noch nicht gezeigt werden.

Eine charakteristische Begleiterscheinung der Verpuppung ist bei manchen Schmetterlingsarten die Bildung roter Farbstoffe. So geben die Raupen von *Cerura vinula*, *Deilephila euphorbiae*, *Ptychopoda seriata* und *Ephestia kühniella* in ihren letzten Kotballen, bevor sie sich einspinnen, rotes Exkrepigment ab. Bei den Arten *Vanessa urticae*, *Aporia crataegi*, *Sphinx ligustri* und den schon genannten vier Arten gibt der frischgeschlüpfte Falter ein rotes Schlupfexkret aus dem Darm ab. Die Reihe der Beispiele ließe sich sicher bei systematischer

Suche noch vermehren. Neben solcher Farbstoffabgabe im Kot tritt bei manchen Arten ein Farbwechsel der ganzen Raupe ein. Besonders eindrucksvoll verläuft dieser Farbwechsel bei der Raupe des großen Gabelschwanz, *Cerura vinula*. Diese Raupe ist im letzten Häutungsstadium grün. Auf dem Rücken trägt sie eine braune rautenförmige Zeichnung mit weißer Umrandung. Am Ende des letzten Stadiums färbt sich die ganze Raupe mit Ausnahme der weißen Rautenumrandung innerhalb von 12 Stunden dunkelrot. Diese Umfärbung beruht auf dem massenweisen Auftreten eines leuchtend roten Pigmentes in den Epidermiszellen. Es handelt sich daher um einen „morphologischen Farbwechsel“. Zu Beginn der Umfärbung hat die Raupe das Futter verlassen, ihren letzten, durch Exkretpigmente rot gefärbten Kotballen abgegeben und mit dem Kokonbau begonnen. Im fertigen Kokon macht die Raupe weitere Farbänderungen durch. Zunächst färben sich auch der Fettkörper und der Darminhalt rot. Zwei Tage nach Beginn der Umfärbung verblaßt die rote Farbe der Epidermis wieder, und die Raupe färbt sich im Bereich des Thorax wieder grün. Dem Abdomen verleiht der durchschimmernde Fettkörper weiterhin eine rote Farbe. In diesem Zustand bleibt die Raupe etwa drei Tage. Dann verblaßt die weiße Rautenumrandung und die ganze Raupe nimmt eine gleichmäßige gelbliche Färbung an. Zugleich ändert sich auch ihre Form: Das Abdomen läuft hinten nicht mehr spitz zu, sondern es rundet sich zur Vorpuppenform ab. Diese äußeren Veränderungen hängen damit zusammen, daß in der Epidermis zu dieser Zeit die Häutungsvorgänge einsetzen. Bis jetzt hat nämlich die Epidermis den gleichen histologischen Zustand behalten wie in der grünen Raupe: Sie war ein flaches Plattenepithel mit fest anhaftender dicker Cuticula. Jetzt teilen sich die Epidermiszellen und formen sich danach in der oben beschriebenen Weise um zu einem Stelzenepithel. Gleichzeitig lösen sie sich von der alten Cuticula und beginnen, an ihrer Außenseite die neue Cuticula zu bilden. Zwischen der alten und der neuen Cuticula sammelt sich die Exuvialflüssigkeit und bewirkt, daß die rote Farbe des Fettkörpers im Abdomen nicht mehr von außen zu erkennen ist. Der Fettkörper bleibt aber noch in der Puppe rotgefärbt. Mit dem Verblässen der weißen Rautenumrandung und der Zellteilungsperiode fällt zeitlich die durch Schnürungs-experimente ermittelte kritische Periode der Puppenhäutung zusammen, in welcher deren Ablauf von weiterer Hormonzufuhr unabhängig wird. Etwa 5 Tage danach häutet sich die Raupe zur Puppe (BÜCKMANN 1953). — Mit den beschriebenen Farbänderungen steht die Art *Cerura vinula* keineswegs allein. Auch andere Arten zeigen derartige Farbwechsel. Z. B. färbt sich auch die Raupe des Ligusterschwärmers, *Sphinx ligustri*, wenn sie das Futter verläßt, rot, allerdings nur im dorsalen Bereich. Auch diese Umfärbung beruht auf dem Auftreten eines roten Pigmentes in den Epidermiszellen, und sie verblaßt ebenfalls vor dem Beginn der eigentlichen Puppenhäutung wieder. — Besonders interessant erschien der Farbwechsel der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. Die Raupen dieser Art sind nämlich rötlich und färben sich vor der Puppenhäutung grünlich. Der Farbwechsel scheint also genau umgekehrt zu verlaufen wie bei den beiden anderen Arten. Bei genauerer Untersuchung zeigte sich jedoch folgendes: Bei dem Verlassen des Futters und dem Kokonbau, wenn die beiden anderen Arten rot

werden, bleiben die Raupen von *Ephestia kühniella* unverändert. Sie sind ja schon rot. Vor dem Beginn der Puppenhäutung verblaßt dann das rote Pigment in ihrer Epidermis, genau wie bei den beiden anderen Arten, und die Raupen werden grünlich. Das Verhalten aller drei Arten stimmt auch darin überein, daß die frischgeschlüpften Falter ein rotes Schlupfexkret abgeben. Auch mit dem der anderen Arten, welche Exkretpigmente bilden, stimmt das Verhalten dieser drei Arten im Grundzug überein: Bei allen Arten erfolgt im Zusammenhang mit der Umwandlung der Raupe in die Puppe eine Bildung roter Farbstoffe. Diese werden durch den Darm nach außen abgegeben, entweder im letzten Kot vor der Puppenhäutung oder mit dem ersten gleich nach dem Schlüpfen des Falters. In einigen Fällen greift die Bildung des roten Farbstoffes auch auf die Epidermis über, bei *Cerura vinula* sogar auf den Fettkörper. Wo Pigment in der Epidermis vorhanden ist, verblaßt es vor Beginn der Puppenhäutung. — Daß die Gleichartigkeit des Ablaufs bei den verschiedenen Arten keine zufällige ist, geht aus den Untersuchungen über die Natur der roten Farbstoffe hervor. In fast allen untersuchten Fällen zeigte nämlich der histochemische Test, daß die roten Farbstoffe zur Gruppe der Ommochrome gehören. Es handelt sich also in fast allen Fällen um den gleichen oder um ähnliche Farbstoffe. Die einzige Ausnahme bildet das Schlupfexkretpigment von *Ephestia kühniella*, das nach WOLFRAM (1949) kein Ommochrom sein soll. Da aber das im histochemischen Test ausschlaggebende typische Redoxverhalten der Ommochromfarbstoffe von einigen Vertretern dieser Farbstoffgruppe nicht gezeigt wird (BUTENANDT, SCHIEDT, BIEKERT und KORNMAN 1954), müssen chemische Untersuchungen über dieses Exkret abgewartet werden. Solche chemischen Untersuchungen wurden bereits durchgeführt über die Farbstoffe, die die Umfärbung von *Cerura vinula* bewirken (BÜCKMANN, BIEKERT, NEUBERT und LINZEN, unveröffentlicht), und die Exkretpigmente von *Vanessa urticae* (BUTENANDT und Mitarbeiter 1954). In beiden Fällen wurden drei Ommochromfarbstoffe gefunden: Xanthommatin, Rhodomatin und Ommatin D.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei Schmetterlingsarten aus sehr verschiedenen Familien bilden sich während der Umwandlung in die Puppe rote Farbstoffe, die bei den verschiedenen Arten chemisch gleich oder miteinander verwandt sind. Da diese Farbstoffbildung bei allen Arten in ähnlicher Weise verläuft, zu den gleichen oder ähnlichen Produkten führt und stets zur Zeit der Umwandlung in die Puppe erfolgt, darf man vermuten, daß sie die Folge sind von den gleichen, für den Beginn der Metamorphose charakteristischen Umsteuerungen im Stoffwechsel. — Daneben läßt sich noch die Frage aufwerfen, ob diese Stoffwechselumsteuerung in denjenigen Fällen, wo ein Farbwechsel der Raupe zustande kommt, noch in den Dienst eines farblichen Schutzes der Raupe gestellt ist oder einen solchen gewissermaßen als Nebeneffekt bewirkt. Dieser Gedanke liegt deshalb nahe, weil die Raupen der betreffenden Arten ihre grüne Farbe genau in dem Moment gegen eine rotbraune vertauschen, in dem sie das grüne Laub ihrer Futterpflanzen verlassen, um am Stamm abwärts zu kriechen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die Umfärbung durch das Häutungs- und Metamorphosehormon ausgelöst wird. Diese Frage wurde an den Raupen von

Cerura vinula untersucht. Schon frühere Untersuchungen (BÜCKMANN 1953) hatten gezeigt, daß die Umfärbung vom Vorderkörper her ausgelöst wird. Durchschnürt man nämlich die grüne Raupe im letzten Stadium rechtzeitig vor der Umfärbung, dann bleibt das hinter der Schnürstelle gelegene Körperstück grün. Nach anfänglichen Schwierigkeiten, die damit zusammenhängen, daß zu diesen Versuchen ja die grünen noch fressenden Raupen geschnürt werden müssen, gelingt es neuerdings, das vor der Schnürstelle gelegene Körperstück am Leben zu halten. Es färbt sich normal um und entwickelt sich weiter bis zur Verpuppung, während das Hinterstück grüne Dauerraupe bleibt. Es existiert also offensichtlich im Vorderkörper ein die Umfärbung bedingender Faktor, der durch eine Schnürung an der Ausbreitung nach hinten verhindert werden kann. Man kann sogar ermitteln, wann sich dieser Faktor im Körper ausbreitet. Erfolgt nämlich die Schnürung innerhalb der letzten 12 Stunden vor der Umfärbung, so vermögen sich noch 50% der Hinterstücke mit dem zugehörigen Vorderstück gemeinsam umzufärben. Es gibt also eine kritische Periode der Umfärbung, in der sich der umfärbungsauslösende Faktor im Körper verbreitet, und die durchschnittlich etwa 6 Stunden vor dem Sichtbarwerden der Umfärbung liegt. In einigen Fällen erfolgte die Schnürung genau in der kritischen Periode: Die Hinterstücke zeigten eine Teilumfärbung nur im dorsalen Bereich.

Die nächste Frage war: Wo im Vorderkörper wird nun dieser umfärbungsauslösende Faktor gebildet? Zu ihrer Beantwortung wurden u. a. Versuche mit doppelter Schnürung durchgeführt. Durch eine Ligatur wurde dabei der Kopf vom Thorax und durch eine zweite der Thorax vom Abdomen getrennt. In einer weiteren Versuchsserie wurde, statt der Trennung von Kopf und Thorax durch eine Ligatur, nur das Gehirn herausgenommen. Das Ergebnis war folgendes: Bei einem Teil der Tiere erfolgte innerhalb von 12 Stunden nach der Schnürung die Umfärbung beider Körperstücke. Diese Tiere waren also erst nach der kritischen Periode geschnürt worden, als der umfärbungsauslösende Faktor schon im Körper verteilt war. Bei dem größeren Teil der Tiere blieb dagegen die Umfärbung ganz aus. Das Gehirn ist also zur Auslösung der Umfärbung nötig. Wenn nun das Gehirn allein diese Auslösung bewirkt, so hätten sich stets beide Körperstücke gleich verhalten müssen, da sie ja gleichzeitig vom Gehirn getrennt worden waren. Das war aber nicht der Fall. Es gab vielmehr eine dritte Gruppe von Tieren, bei denen eine Umfärbung noch mehrere Tage nach der Schnürung erfolgte, dann aber nur im vorderen Körperstück. Die kritische Periode wenige Stunden vor der Umfärbung findet man nur für die Schnürung hinter dem Thorax. Bei Trennung des Thorax vom Kopf liegt eine kritische Periode mehrere Tage vor der Umfärbung. In dieser ersten kritischen Periode geht der Anstoß zur Umfärbung vom Gehirn aus. Im Thorax muß ein Zentrum vorhanden sein, welches im Abdomen fehlt, und welches, nachdem es den Anstoß vom Gehirn her erhalten hat, seinerseits in der zweiten kritischen Periode den eigentlichen umfärbungsauslösenden Faktor in den Körper abgibt, der dann innerhalb weniger Stunden die Umfärbung in der Epidermis auslöst. Danach liegt natürlich die Vermutung nahe, daß hier dasselbe System von Gehirn und Prothorakaldrüse wirksam ist, welches auch die Häutungen aus-

löst. Dann könnte der umfärbungsauslösende Faktor sogar mit dem Häutungshormon der Prothorakaldrüse, also mit dem Ecdyson, identisch sein.

Zur direkten Prüfung dieser Frage war die Voraussetzung eine geeignete Testmethode. Diese ergab sich aus den zuerst beschriebenen Schnürungsexperimenten: Die mehr als 12 Stunden vor der Umfärbung geschnürten Raupen sind reif und in der Lage, sich umzufärben, wie das Schicksal der Vorderstücke zeigt. Den Hinterstücken fehlt dazu nur der auslösende Faktor. An ihnen kann man also prüfen, ob eine Substanz oder ein Organ den umfärbungsauslösenden Faktor enthält. Nachdem nun die Reindarstellung des Ecdysons BUTENANDT und KARLSON gelungen war, wurde es durch die Zusammenarbeit mit KARLSON möglich, ecdysonhaltige Extrakte direkt an grünen Testhinterstücken von *Cerura vinula* zu prüfen. Solchen Hinterstücken wurden verschieden hohe Hormondosen injiziert. Das Ergebnis war folgendes: Nach Injektion sehr kleiner Hormonmengen von 13—66 CE erfolgte tatsächlich bei den meisten Tieren eine deutliche Rotfärbung der Epidermis. Nach Injektion stärkerer Dosen von 330—1300 CE erfolgte nun nicht eine stärkere Umfärbung der Epidermis, diese wurde vielmehr farblos. Stattdessen färbte sich aber der Fettkörper rot. Außerdem nahm ein Teil der Tiere deutlich die hinten abgerundete Vorpuppenform an. Nach Injektion sehr starker Hormondosen von 3300—6600 CE erfolgte meist gar keine Umfärbung, sondern es löste sich die Cuticula von der Epidermis, und zwischen beiden sammelte sich eine dunkle Flüssigkeit, so daß die Tiere grau erschienen. Die histologische Untersuchung der Testtiere zeigte, daß nach Injektion von weniger als 3300 CE die Epidermis stets im gleichen histologischen Zustand geblieben war wie in der grünen fressenden Raupe. Nach Injektion von 3300—6600 CE dagegen hatte sich nicht nur die Epidermis von der Cuticula gelöst, sie hatte auch begonnen, an ihrer Außenseite die ersten Schichten einer neuen Cuticula zu bilden, und vor allem: die Zellen hatten sich in ein typisches Stelzenepithel umgewandelt. Das Hormon hatte hier also nicht pathologische Veränderungen hervorgerufen, sondern eine typische Häutung ausgelöst. Das ist im Grunde noch nicht einmal sehr erstaunlich, weil es sich bei dem verwendeten Hormon ja um das Häutungshormon handelte. Bemerkenswert ist vielmehr folgendes: Ein und dasselbe Hormon zeigte je nach seiner Konzentration ganz verschiedenartige Wirkungen: In hoher Konzentration löste es die Häutung aus, in mittlerer Konzentration die Umfärbung des Fettkörpers und in schwacher Konzentration die Umfärbung der Epidermis. Man kann sich danach vorstellen, daß der normale Ablauf dadurch zustande kommt, daß sich die Hormonkonzentration im Körper langsam erhöht, und so nacheinander die Umfärbung der Epidermis, die des Fettkörpers und die Häutung ausgelöst werden. Doch wie das auch im einzelnen sein mag, auf jeden Fall kann nach den verschiedenen Ergebnissen kaum ein Zweifel daran bestehen, daß auch im normalen ungestörten Tier die Umfärbung durch das Häutungshormon Ecdyson ausgelöst wird. Daraus ergeben sich weitere wichtige Folgerungen:

Erstens ist gezeigt, daß das Ecdyson schon lange vor der kritischen Periode der Puppenhäutung im Körper vorhanden und wirksam sein kann. Damit entfallen die eingangs geäußerten Bedenken gegen die Annahme, daß auch die Ver-

haltensänderungen durch dieses Hormon ausgelöst werden. Diese Annahme wird sogar noch dadurch gestützt, daß die Auslösung der Umfärbung durch das Ecdyson bewiesen worden ist. Die Umfärbung und die Verhaltensänderungen erfolgen nämlich bei *Cerura vinula* in stark schwankendem Zeitabstand von der letzten Larvenhäutung, aber stets gemeinsam, so daß eine gemeinsame Auslösung durch dasselbe Hormon sehr plausibel erscheint.

Zweitens ist gezeigt, daß das Häutungs- und Metamorphosehormon nicht nur auf die Epidermis wirkt und nicht nur Häutungsvorgänge auslöst. Das wird besonders demonstriert durch die Auslösung der Umfärbung des Fettkörpers im Experiment. Das Hormon greift offensichtlich am Stoffwechsel auch der inneren Organe an und bewirkt, daß irgendwelche Stoffwechselvorgänge umgesteuert werden, wodurch letzten Endes eine Ommochrombildung zustande kommt.

Wir können die Ergebnisse zusammenfassen in einem neuen Schema über die Wirkungsweise der Hormone bei *Cerura vinula* (Abb. 2), das eine starke Erweiterung

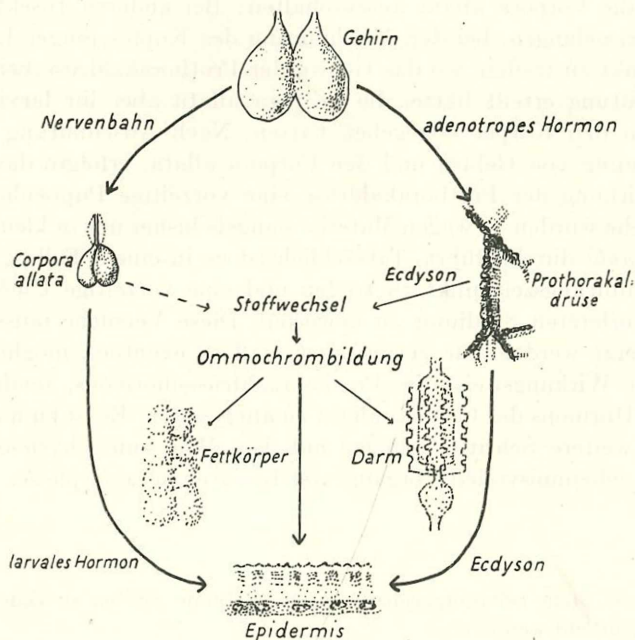


Abb. 2. Schema der Hormonwirkungen bei der Häutung, Umfärbung und Verpuppung von *Cerura vinula* L.

gegenüber dem von KARLSON und HANSER gegebenen (Abb. 1) zeigt: Das Prothorakaldrüsenhormon wirkt in schwacher Konzentration auf den Stoffwechsel. Dabei entstehen — vielleicht als Nebenprodukte der eigentlich für die Vorbereitung der Metamorphose wichtigen Vorgänge — Ommochrome, die in Epidermis, Fett-

körper und Darm abgelagert werden. In stärkerer Konzentration löst das Hormon dann die Puppenhäutung aus.

Ein besonders glücklicher Umstand ist es, daß die Bildung von Ommochromen im Insektenkörper ein bereits gut erforschter Vorgang ist. Sie geht aus von der Aminosäure Tryptophan und über die Zwischenprodukte Kynurenin und Oxykynurenin. Es kann daher versucht werden, aufzuklären, an welcher Stelle dieser Kette das Hormon eingreift.

Neben dieser weiteren Aufklärung der Wirkungsweise des Ecdysons wenden sich unsere Untersuchungen noch einem anderen Problem zu: Die Ommochrombildung in Fettkörper, Epidermis und Darm erfolgt erst bei der Puppenhäutung, nicht schon bei den früheren Larvenhäutungen. Es ist daher zu vermuten, daß sie genau wie die Puppenhäutung in der jungen Raupe verhindert wird durch das larvale Hormon der *Corpora allata*. Um zu prüfen, ob das zutrifft, müßte man aus jungen Raupen die *Corpora allata* extirpieren, was bei der Empfindlichkeit der Raupen von *Cerura vinula* sehr schwierig sein dürfte. Es gibt aber noch einen anderen Weg, die *Corpora allata* auszuschalten: Bei anderen Insekten ist es in einigen Fällen gelungen, bei der Abschnürung des Kopfes junger Larven genau einen Zeitpunkt zu treffen, wo das Gehirn der Prothorakaldrüse bereits den Anstoß zur Häutung erteilt hatte, die *Corpora allata* aber ihr larvales Hormon noch nicht in den Körper abgegeben hatten. Nach Abschnürung des Kopfes, d. h. Abtrennung von Gehirn und den *Corpora allata*, erfolgte dann unter der alleinigen Wirkung der Prothorakaldrüse eine vorzeitige Puppenhäutung. Derartige Versuche wurden — wegen Materialmangels bisher nur in kleinen Serien — an *Cerura vinula* durchgeführt. Tatsächlich ist es in einem Falle gelungen, den richtigen Schnürungszeitpunkt zu treffen und eine vorzeitige Umfärbung einer Raupe des vorletzten Stadiums zu bewirken. Diese Versuche müssen natürlich noch fortgesetzt werden. Sie zeigen aber, daß es eventuell möglich sein wird, nicht nur die Wirkungsweise des Prothorakaldrüsenhormons, sondern auch die des larvalen Hormons der *Corpora allata* zu analysieren. Es ist zu hoffen, daß auf diese Weise weitere Schritte gelingen auf dem Weg zum physiologischen Verständnis des geheimnisvollen Vorgangs der Insektenmetamorphose.

Literatur:

(Die an dieser Stelle bekanntgegebenen neuen Befunde werden an anderer Stelle ausführlich veröffentlicht werden).

BÜCKMANN, D. (1953): Über den Verlauf und die Auslösung von Verhaltensänderungen und Umfärbungen erwachsener Schmetterlingsraupen. Biol.-Zbl., 72, 276—311.

—, (1956): Die Umfärbung von *Cerura vinula* unter verschiedenen experimentellen Bedingungen. Naturwiss. 43, 43.

—, (1956): Die Wirkung des Prothorakaldrüsenhormons als Farbwechselhormon bei Schmetterlingsraupen. Verh. d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft. vom 21.—26. Mai 1956 in Hamburg. Zool. Anz. 20. Suppl.- Band, p. 220—225, Leipzig 1957.

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

- BUTENANDT, A., U. SCHIEDT, E. BIEKERT und P. KORNMAN (1945): Über Ommochrome I. Mitteilung: Isolierung von Xanthommatin, Rhodommatin und Ommatin C aus den Schlupfsekreten von *Vanessa urticae*. Liebigs Ann. Chem. 586, 217—228.
- ENGELMANN, F. und M. LÜSCHER (1956): Zur Frage der Auslösung der Metamorphose bei Insekten. Naturwiss. 43, 43—44.
- KARLSON, P. und D. BÜCKMANN (1956): Experimentelle Auslösung der Umfärbung bei *Cerura*-Raupen durch Prothorakaldrüsenhormon. Naturwiss. 43, 44—45.
- KARLSON, P. (1956): Verh. d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft. (im Druck)
- KÜHN, A. und H. PIEPHO (1938): Die Reaktion der Hypodermis und der VERNERSONschen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei *Ephesia kühniella* Z. Biol. Zbl. 58, 12—51.
- PIEPHO, H. (1950): Hormonale Grundlage der Spinnfähigkeit bei Schmetterlingsraupen. Z. Tierpsychol. 7, 424.
- WOLFRAM, R. (1949): Über die Histogenese der Exkretpigmente bei verschiedenen Rassen von *Ptychopoda seriata* SCHRK. und *Ephesia kühniella* Z. Z. Vererbungslehre 83, 254.
- Weitere Literatur, die hier aus Platzmangel nicht angegeben werden kann, ist folgenden zusammenfassenden Darstellungen zu entnehmen:
- KARLSON, P. (1954): Biochemische Probleme der Insektenmetamorphose, Verh. der deutschen Zoologischen Gesellschaft.
- PIEPHO, H. (1951): Über die Lenkung der Insektenmetamorphose durch Hormone, Verh. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1954): The Physiology of Insect Metamorphosis, Cambridge.

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): Bückmann Detlef

Artikel/Article: [Die Wirkung des Metamorphosehormons der Insekten 238-249](#)