

VLADIMÍR J. A. NOVÁK

INSEKTEN-
HORMONE

NAKLADATELSTVÍ ČESKOSLOVENSKÉ
AKADEMIE VĚD

DR. VLADIMÍR J. A. NOVÁK

Insektenhormone

VERLAG
DER TSCHECHOSLOWAKISCHEN
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

Prag 1960

ČESKOSLOVENSKÁ AKADEMIE VĚD

Vědecký redaktor prof. dr. Karel Wenig

Recensent dr. Vladimír Landa

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

Vorwort	7
Inhaltsverzeichnis	11
I. Kapitel. Einleitung	15
Überblick über die Hormone der Insekten	20
Die Bedeutung der Hormone im Organismus der Insekten und die Perspektive ihrer weiteren Erforschung	22
II. Kapitel. Methodik und Technik der Untersuchung der Insektenhormone	24
Die Vorbereitung des Versuchstieres	24
Die Operationsinstrumente	26
Die Entfernung der Hormonquelle	29
Die Einführung von Hormonen in den Organismus	32
Die Isolierung der Hormone	35
Gewebekulturen	37
Die histologische Untersuchung	39
Die physiologischen Wirkungen der Insektenhormone	40
III. Kapitel. Die Metamorphosehormone	42
A. Das Aktivationshormon — AH	43
Neurosekretorische Gehirnzellen	45
Corpora cardiaca	47
Die Wirkungen des Aktivationshormons	50
Die indirekten Wirkungen des AH	52
Die Lenkung der AH-Produktion	52
Chemische Merkmale des AH	54
Wirkungsweise des AH	55
B. Das Häutungshormon (Ecdysin) — MH	57
Die Prothorakaldrüsen	58
Die Ventraldrüsen (= Tentorialdrüsen)	60
Die Pericardialdrüsen (= die Peritrachealdrüsen)	60
Die Embryogenese	62
Die Phylogenese	63
Die Wirkungen des Häutungshormons	65
Die indirekte Wirkung des MH	66

Die Lenkung der MH-Produktion	69
Chemische Eigenschaften	70
Die Wirkungsweise des MH	71
C. Das Juvenilhormon oder Neotenin — JH	72
Corpora allata	73
Die Wirkungen des JH	79
Indirekte Wirkungen des JH	87
Die Lenkung der Funktion der Corpora allata	89
Der Extrakt aus dem Hinterleib männlicher <i>Platysamia cecropia</i>	93
Die chemischen Eigenschaften des JH	93
Wirkungsweise des JH	94
D. Das Wesen der Metamorphose	98
Verschiedene Ansichten über das Wesen der Verwandlung	98
Die Hypothese des Gradient-Faktors	111
Das Problem des Wesens der Insektenverwandlung	118
Die Lenkung der JH-Produktion und der Beginn der Metamorphose	118
Der Verlauf der GF-Inaktivierung während der Ontogenese	132
Entwicklungsstörungen und Sonderfälle der Metamorphose	138
Entstehung und Entwicklung der Verwandlung in der Phylogenese der Insekten	142
Das Problem der Entstehung des Puppeninstars in der Phylogenese der Holo- metabola	147
Die Gradient-Faktor - Theorie der Morphogenese	150
IV. Kapitel. Die Hormone und die Diapause	155
Der Hormonmechanismus der Diapause	162
Die Puppendiapause	163
Die larvale Diapause	167
Die imaginale Diapause	167
Die embryonale Diapause	170
Phylogenese der Diapause	172
V. Kapitel. Die Neurohormone	175
Neurohumoralismus	178
Die myotropen Neurohormone	179
Neurohormone und Farbwechsel	182
a) Der physiologische Farbwechsel	183
b) Der morphologische Farbwechsel	187
Die Kastrationszellen im Subösophagealganglion der Schabe <i>Leucophaea maderae</i>	189
VI. Kapitel. Die weiteren bisher nicht vollständig bekannten Insektenhormone	191
Das Problem der Geschlechtshormone bei den Insekten	191
Die den Ovarialzyklus in den Insekten beeinflussenden Stoffe	194
Die Inkretionstätigkeit der Oenozysten	196
VII. Kapitel. Die Protohormone	199
Die Genhormone	200

VIII. Kapitel. Die Exohormone	204
Die Exohormone der Termiten	204
Die Exohormone bei den Hymenopteren	208
Die Frage nach dem Ursprung der Exohormone	210
IX. Kapitel. Der Einfluss der Insektenhormone auf andere Lebewesengruppen und der Einfluss der Hormone der Wirbeltiere und anderer Hormone auf die Insekten	212
Die Wirkung auf die Crustacea	212
Die Wirkung auf die Wirbeltiere	213
Der Einfluss der Crustaceahormone auf die Insekten	214
Der Einfluss der Wirbeltierhormone auf die Insekten	215
X. Kapitel. Die theoretische und praktische Bedeutung der Insektenhormone	219
Die Bedeutung für die Behandlung von allgemeinen Fragen der inneren Sekretion	219
Die Phylogenese des hormonalen Systems	220
Die wechselseitige Wirkung der endokrinen Drüsen	224
Die Bedeutung der inneren Sekretion der Insekten für die Lösung der phylogenetischen Probleme der Insekten und übriger Lebewesen	225
Die Bedeutung für die Behandlung der morphogenetischen Probleme	229
Die Bedeutung für das Studium der Erbllichkeit	229
Die Bedeutung für das Studium des Wesens der einzelnen Funktionen des Organismus	230
Weitere Aspekte des Insektenhormonstudiums	230
Die Möglichkeiten der praktischen Auswertung der Insektenhormone	230
XI. Kapitel. Nachtrag für Jahre 1958—1960	232
Methodik und Technik der Insektenhormonforschung	232
Das Aktivationshormon (AH)	236
Das Häutungshormon (MH)	243
Das Juvenilhormon (JH)	248
Das Wesen der Metamorphose	257
Hormone und Diapause	261
Die Neurohormone	268
Die Exohormone	270
Literaturverzeichnis	273
Sachverzeichnis	346
Namenverzeichnis	353
Autorenregister	356

ČESKOSLOVENSKÁ AKADEMIE VĚD

Sekce biologicko-lékařská

INSEKTENHORMONE

DR. VLADIMÍR J. A. NOVÁK

Hormony hmyzu

NAKLADATELSTVÍ
ČESKOSLOVENSKÉ
AKADEMIE VĚD

Praha 1960

DR. VLADIMÍR J. A. NOVÁK

Insektenhormone

VERLAG
DER TSCHECHOSLOWAKISCHEN
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

Prag 1960

ČESKOSLOVENSKÁ AKADEMIE VĚD

Vědecký redaktor prof. dr. Karel Wenig

Recensent dr. Vladimír Landa

*Dem Gedenken
des hundertsten Jahrestags der Herausgabe von Charles Darwins Buch
„Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“
und des 150. Geburtstages seines Verfassers
gewidmet*

VORWORT

Die Erforschung der Insektenhormone gehört zu den biologischen Fachgebieten, die erst in den letzten zwei Jahrzehnten entwickelt wurden, und zwar in vollem Ausmass erst in der Nachkriegszeit, in der vor allem in den letzten Jahren die Arbeiten über Insektenhormone geradezu lawinenartig zunehmen. Wie bei jedem sich rasch entfaltenden Fachgebiet ist die systematische Verarbeitung des derzeitigen Standes der Erkenntnisse und Ansichten auch in diesem Falle eine ziemlich schwierige Aufgabe. Das Material häuft sich in geradezu überraschendem Tempo, und die Ansichten entwickeln sich praktisch von Tag zu Tag weiter. Andererseits ist aber jeder Versuch um Zusammenfassung und Wertung der bisherigen Erkenntnisse nötig und wünschenswert, denn er erleichtert den Überblick und eine bessere Orientierung über die bisherigen Erkenntnisse und ermöglicht die richtige Zielsetzung für die weiteren Forschungsarbeiten. Im Falle der Insektenhormone ist das Bedürfnis systematischer Verarbeitung besonders gross in Anbetracht der Bedeutung, die den Erkenntnissen dieser Art für andere biologische Fachgebiete, in erster Linie für die allgemeine Biologie, Endokrinologie und verschiedene Gebiete der Entomologie und nicht zuletzt für das heute sich bereits deutlich abzeichnende praktische Interesse zukommt.

Bei dem heutigen Stand der Erkenntnisse über Insektenhormone ist es verständlich, dass es mit Rücksicht auf den Umfang des Buches nicht möglich war, einen auch nur annähernd vollständigen Überblick über die bisherigen Arbeiten zu geben, denn es handelt sich um mehr als 1500 Publikationen. Ich habe mich daher bemüht, mit Rücksicht auf den gegebenen Stand unseres Wissens, die vorderhand wichtigsten Erkenntnisse hervorzuheben und unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zu verarbeiten. Aber auch das war keine leichte Aufgabe. Ich habe jedoch wenigstens im Literaturverzeichnis alle mir bekannten Arbeiten zusammengefasst, und zwar zum geringeren Teil auch die, die ich bis zur Fertigstellung des Manuskripts nicht mehr beschaffen konnte.

Obwohl ich mich in sämtlichen Fällen um objektive Anführung aller wichtigen Ansichten über das gegebene Problem bemüht habe, einschliesslich der wenigstens in Hinweisen angeführten oft gegensätzlichen Anschauungen, die mir

vom Standpunkt der heutigen Erkenntnisse nicht richtig zu sein scheinen, habe ich mich nicht nur mit einer blossen Wiedergabe der Ansichten der betreffenden Wissenschaftler begnügt. Nach Möglichkeit war ich auch bestrebt, die vorhandenen Angaben selbst zu werten, die ausgesprochenen Ansichten und Vermutungen weiterzuentwickeln und Perspektiven für die Weiterbehandlung der aufgezeigten Probleme zu suchen. Ich bin mir dessen bewusst, dass viele der ausgesprochenen Schlussfolgerungen mit Rücksicht auf den bisher noch sehr beschränkten Stand der Erkenntnisse über die meisten Insektenhormone und ihre Wirkungsweise nicht endgültig sind und den Charakter von mehr oder weniger begründeten Arbeitshypothesen besitzen. Ich bin aber von der Überzeugung ausgegangen, dass beim derzeitigen Stand unserer Erkenntnisse auf diesem Gebiet auch die Widerlegung bzw. Richtigstellung einer unrichtigen Theorie mehr zum Fortschritt der Wissenschaft beitragen kann als die blosser unbeteiligter Wiedergabe von scheinbar objektiven Fakten.

Die Erkenntnisse über die innere Sekretion wurden früher oft in Gegensatz zu den Grundvoraussetzungen der Entwicklungslehre gebracht. Gerade die Ergebnisse der Insektenhormonforschung zeigen am deutlichsten, wie unberechtigt ähnliche Schlussfolgerungen waren. In den letzten Jahren nimmt die Anzahl der Arbeiten über die innere Sekretion vom phylogenetischen Standpunkt ständig zu, und sie liefert Material für die weitere Durcharbeitung und Vertiefung unserer Ansichten und Erkenntnisse über die Entwicklung der Organismen. Ihre Zusammenfassung und nach Möglichkeit auch Ergänzung sowie Weiterbildung gehörten zu den Hauptzielen dieses Buches, und sollen es, wenigstens in beschränkter Masse, eines so bedeutenden Jubiläums der modernen Biologie würdigen machen, wie es der hundertste Jahrestag des Erscheinens von Darwins wichtigstem Werk „Über die Entwicklung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“ und die hundertfünfzigste Wiederkehr seines Geburtstages ist.

Abschliessend möchte ich allen jenen meinen herzlichsten Dank aussprechen, die am Zustandekommen dieses Buches mitgewirkt haben bzw. durch Einsendung von Sonderdrucken ihrer Arbeiten meine Aufgabe wesentlich erleichtert haben. In erster Linie bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Karl Wenig, als wissenschaftlichem Redakteur des Buches zu Dank verpflichtet für die Sorgfalt, die er für die Gestaltung und Verbesserung des Buches nicht nur in sachlicher, sondern auch stilistischer Hinsicht aufgewandt hat. Ich danke ihm gleichzeitig auch wärmstens für viele wertvolle Anregungen und wiederholte, oft noch vor Abfassung des Buches durchgeführte Diskussionen über zahlreiche im Buch behandelte Themen.

Bei dieser Gelegenheit darf ich nicht versäumen, mit Dankbarkeit einen der wichtigsten und verdienstreichsten Forscher auf dem Gebiet der Insektenhormone, Herrn Professor V. B. Wigglesworth, F. R. S. zu erwähnen, in dessen Institut an der Universität Cambridge ich in den Jahren 1948/1949 begonnen

habe, mich mit Fragen der inneren Sekretion der Insekten zu befassen. Aufrichtigen Dank möchte ich auch dem Akademiker Ivan Málek aussprechen, in dessen Institut und unter dessen ideeller Leitung ich die meisten diesem Buche zugrundeliegenden Arbeiten vorbereitet habe. Meinem sehr verehrten Lehrer, Akademiker Otto Jirovec spreche ich ebenfalls für sein dauerndes Interesse und für zahlreiche anregende Diskussionen über mein Buch allerwärmsten Dank aus.

Für die sorgfältige Rezension des Buches und zahlreiche wertvolle Hinweise danke ich Kollegen Dr. Vladimír Landa. In gleicher Weise danke ich auch den Kollegen Dr. Viktor Janda jr. und Dr. Jaroslav Veber für ihre Freundlichkeit, dass sie das Manuskript durchgesehen und mit ihren Anregungen zur sachlichen und sprachlichen Verbesserung des Buches beigetragen haben. Für die dem Manuskript gewidmete Sorgfalt möchte ich auch den beiden Übersetzern Herrn J. Kinský und Frau H. Kohnová danken und für die schwierigen und ganz hervorragenden Lichtbildaufnahmen danke ich Herrn Professor J. Fiala.

Zu besonderem Dank bin ich meiner Frau verpflichtet für die aufopfernde Hilfe bei der Ausarbeitung des Manuskripts, bei Zusammenstellung des Literaturverzeichnisses, Vorbereitung des Registers und zahlreichen mit der Vorbereitung des Buches zusammenhängenden, äusserst zeitraubenden Arbeiten.

Prag, 20. III. 1958

Der Verfasser

VORWORT ZUR II. AUFLAGE

Die Tatsache, dass die erste Auflage dieses Buches im Laufe von nur wenigen Monaten schon vergriffen war, beweist das lebhafteste Interesse der Fachkreise an den Problemen der Insektenhormone. In der kurzen Zeit von nicht ganz zwei Jahren, seit Vorlage des Manuskriptes der ersten Auflage zum Druck, ist die Anzahl der Arbeiten zu diesem Thema in der Weltliteratur stark angewachsen, wobei viele dieser Arbeiten einen wichtigen Beitrag zu den behandelten Fragen bringen.

Die Verlagsanstalt wollte möglichst rasch dem Wunsch jener Interessenten nachkommen, die kein Exemplar der ersten Auflage mehr bekommen haben. Deshalb konnte die Handschrift nicht in der geeigneten Weise umgearbeitet werden, um die neuen Erkenntnisse homogen einzugliedern. Die einzige Möglichkeit bestand darin, sie in kurzer übersichtlicher Form in einem eigenen Abschnitt am Ende des Buches anzugliedern. Für die Leser der ersten Auflage

ist das aber ein Vorteil, denn sie werden die Ergänzungen zur ersten Auflage im XI. Kapitel beisammen finden.

Die nur begrenzt zur Verfügung stehende Zeit bot keine Möglichkeit für einen erschöpfenden Überblick über alle neuen Erkenntnisse oder zumindest für eine ausgewogene Wertung der wichtigsten von ihnen. Die beachtliche Anzahl von mehr als 200 Arbeiten in kaum zwei Jahren, ergänzt durch einige ältere Zitate, die in die erste Auflage nicht aufgenommen waren, beweist das dauernd ansteigende Interesse an diesen Problemen nicht nur seitens der Entomologen in Theorie und Praxis, sondern auch der Physiologen und Forscher auf den verschiedensten Fachgebieten der Biologie.

Für zahlreiche wertvolle Hinweise bin ich dem wissenschaftlichen Redakteur der zweiten Auflage Herrn Prof. Dr. K. Wenig und dem Rezensenten Dr. V. Landa mit vielem Dank verpflichtet. Herrn Dr. G. Petersen (Deutsches Entomologisches Institut der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften) danke ich für die sorgfältige Durchlesung und Sprachverbesserung des Manuskriptes der zweiten Auflage.

Der Verfasser

INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort	7
Inhaltsverzeichnis	11
I. Kapitel. Einleitung	15
Überblick über die Hormone der Insekten	20
Die Bedeutung der Hormone im Organismus der Insekten und die Perspektive ihrer weiteren Erforschung	22
II. Kapitel. Methodik und Technik der Untersuchung der Insektenhormone	24
Die Vorbereitung des Versuchstieres	24
Die Operationsinstrumente	26
Die Entfernung der Hormonquelle	29
Die Einführung von Hormonen in den Organismus	32
Die Isolierung der Hormone	35
Gewebekulturen	37
Die histologische Untersuchung	39
Die physiologischen Wirkungen der Insektenhormone	40
III. Kapitel. Die Metamorphosehormone	42
A. Das Aktivationshormon — AH	43
Neurosekretorische Gehirnzellen	45
Corpora cardiaca	47
Die Wirkungen des Aktivationshormons	50
Die indirekten Wirkungen des AH	52
Die Lenkung der AH-Produktion	52
Chemische Merkmale des AH	54
Wirkungsweise des AH	55
 B. Das Häutungshormon (Ecdysin) — MH	57
Die Prothorakaldrüsen	58
Die Ventraldrüsen (= Tentorialdrüsen)	60
Die Pericardialdrüsen (= die Peritrachealdrüsen)	60
Die Embryogenese	62
Die Phylogenese	63
Die Wirkungen des Häutungshormons	65
Die indirekte Wirkung des MH	66