

gut sind und den Preis als eher mässig erscheinen lassen. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass ein Werk, das einen so wichtigen Zweck verfolgt und ihn in so glänzender Weise erreicht wie das vorliegende, sich als unentbehrliches Hilfsmittel des organischen Chemikers erweisen wird.

H. DAHN

A Symposium on Phosphorus Metabolism

By WILLIAM D. McELROY and BENTLY GLASS

Vol. II, 930 pages
(Baltimore, 1952).

Unter der Patenschaft des McCollum-Pratt-Institutes der Johns-Hopkins-Universität fand vom 16. bis 19. Juni 1952 ein zweites Symposium über den Phosphorstoffwechsel statt. 41 Vorträge wurden gehalten, die in diesem grosszügig ausgestatteten Bande zusammen mit den Diskussionsbemerkungen und einer die wesentlichen Gesichtspunkte heraushebenden Übersicht wiedergegeben werden. Beim ersten, 1951 abgehaltenen Symposium (Vol. I) standen die Bildung energiereicher Phosphatverbindungen und ihre Bedeutung für den Kohlenhydratstoffwechsel im Vordergrund. Die jetzt behandelten Themen beziehen sich auf den Mechanismus der Phosphatassimilation bei Pflanzen und Tieren, die Rolle

des Phosphats im Aminosäuren-, Eiweiss- und Lipidstoffwechsel, die Chemie und den Stoffwechsel der Nukleinsäuren, die Bedeutung der organischen Phosphate für photosynthetische und chemoautotrophe Organismen, die Rolle von Hormonen im Phosphatstoffwechsel und auf besondere Fragen des Phosphatstoffwechsels in einigen Organen (Skelett, Muskel, Niere, Nerv, Tumor). Auf diese allgemeinen Hinweise müssen wir uns hier beschränken, sie können nur andeuten, dass die Rolle des Phosphors im intermediären Stoffwechsel in einem weit gespannten Rahmen behandelt wird. Einzelne Beiträge machen es besonders deutlich, wie sich Lebensvorgänge, die bis vor kurzem Gegenstand «spezieller» Betrachtung waren (etwa die Photosynthese, die Enzyymbildung, der Ionentransport, die erbliche Transformation von Bakterien und viele andere), durch den Nachweis ihrer unlöslichen Verknüpfung mit dem Phosphatstoffwechsel in das gesamte biochemische Geschehen einordnen. Durch ihre eigenen experimentellen Arbeiten sind die Vortragenden in der Lage, in unmittelbarer Weise ein Bild vom Stand der Forschung zu geben. Die ausführliche Diskussion bringt wichtige Ergänzungen; sie ist nicht zuletzt auch deshalb wertvoll, weil in ihr verschiedene Auffassungen über einzelne Beobachtungen, die auf diesem Gebiet vor allem dank der Anwendung von Isotopen in rascher Folge gemacht werden, zum Ausdruck kommen.

H. SÜLLMANN

Informations - Informationen - Informazioni - Notes

STUDIORUM PROGRESSUS

Ergebnisse und Probleme der Verdauungsphysiologie der wirbellosen Tiere

Von M. GERSCH¹, Jena

Die Verdauungstätigkeit bei Wirbeltieren wird, wie seit langem bekannt ist, durch das Nervensystem und durch hormonale Faktoren gesteuert. Dagegen ist für die wirbellosen Tiere bisher völlig unbekannt, ob und in welcher Weise eine Regulation erfolgt. Trotz der Verschiedenheiten beider Gruppen im Aufbau des Darmkanals müssen die Drüsenzellen des Darmes auch bei niederen Tieren zur Abgabe von Sekreten veranlasst werden.

Die Frage nach der Beziehung zwischen Verdauungssystem und Nervensystem im Tierreich kann aber ebensogut von der nervenphysiologischen Seite her aufgerollt werden. Bei Wirbeltieren wird, weniger aus anatomischen als vielmehr aus funktionellen Gegebenheiten, ein peripheres Nervensystem von einem sogenannten vegetativen Nervensystem unterschieden, das auf Grund der antagonistischen Wirkungsweise von sympathischen und parasympathischen Nerven eine Steuerung der Darmtätigkeit ermöglicht. Bei keinem Vertreter der wirbellosen Tiere gibt es etwas Ähnliches, oder sagen wir besser, bei keinem ist uns bisher eine dem vegetativen Nervensystem der Wirbeltiere entsprechende Wirkungsweise bekannt. Für die Insekten, auf die später noch eingegangen werden soll, liegen verschiedene Angaben

über ein sogenanntes sympathisches Nervensystem vor. Allerdings stützen sie sich nur auf morphologische Beobachtungen. Über die Funktion lässt sich dagegen nichts aussagen.

Da schliesslich für viele wirbellose Tiere nachgewiesen ist, dass der chemische Sinn beim Aufsuchen der Nahrung und der Nahrungswahl eine Rolle spielt, taucht die Frage auf, ob eventuell auch bei niederen Tieren Geruch und Geschmack für die Einleitung und den Ablauf der Verdauungsvorgänge eine ähnliche Rolle spielen, wie wir dies für die Wirbeltiere kennen. Die bisherigen Beobachtungen über die Beteiligung des chemischen Sinns am Auffinden und an der Beurteilung der Nahrungsstoffe beziehen sich letztlich nur auf die sinnesphysiologischen Reaktionen, ohne dass die Frage nach der möglichen Bedeutung für den Verdauungsvorgang je aufgeworfen worden ist, ganz zu schweigen von Versuchen, das Problem auf experimentellem Wege in Angriff zu nehmen.

Unter den Wirbellosen ist vielfach, auch erst neuerdings durch MANGOLD (1951-1953), der chemische Sinn des Regenwurmes untersucht worden. Dieses Beispiel erscheint deshalb hier erwähnenswert, weil im Gegensatz zu allen anderen Formen für diesen Fall ein Hinweis auf eine Beziehung zwischen Nervensystem und Verdauungssystem vorhanden ist.

Das Verhalten des Regenwurmes gegenüber den einzelnen dargebotenen Stoffen interessiert in diesem Zusammenhang weniger. Eine besondere Beachtung verdient dagegen die Tatsache, dass nach den Befunden von MILLOT¹ periphere elektrische Reizung die Drüsen-

¹ Zoologisches Institut der Friedrich Schiller-Universität, Jena.

¹ N. MILLOT, Proc. Roy. Soc. London [B] 132, 200 (1944).

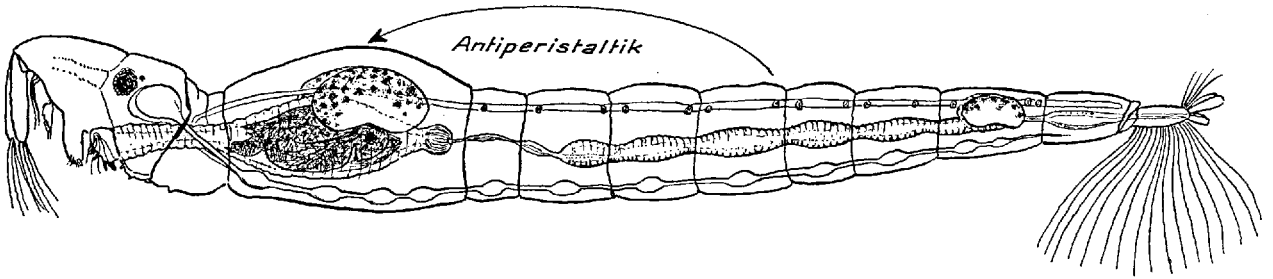


Abb. 1. Larve von *Corethra* nach Fütterung mit einer *Daphnia*. Unmittelbar darauf setzen im Mitteldarm antiperistaltische Bewegungen ein und pumpen «Verdauungssaft» zum Vorderdarm, in dem der chemische Aufschluss der Nahrung erfolgt.

zellen des Darms innerhalb des gereizten Bezirks zur Sekretabgabe veranlasst. In Verbindung damit steht eine Erhöhung der enzymatischen Aktivität hinsichtlich der Eiweissverdauung. Ob aber hier eine vom chemischen Sinn ausgehende Reizung über das Nervensystem auch die Verdauungsvorgänge zu beeinflussen vermag, bleibt auch für diesen Fall unbeantwortet.

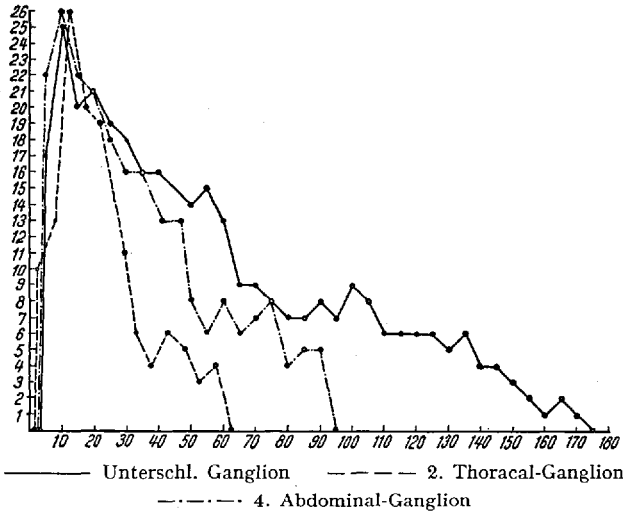


Abb. 2. Die Reaktion des Mitteldarms nach Reizung verschiedener Ganglien der Bauchkette. Einige Zeit nach dem Reiz setzen übereinstimmend die Bewegungen ein. Die Reaktionen können in Abhängigkeit von der Stärke des Reizes und anderer Faktoren verschieden lange anhalten.

Die Ergebnisse an der Mückenlarve *Corethra*, die in letzter Zeit in dieser Hinsicht bearbeitet wurde (GERSCH¹), weisen sehr deutlich auf die Steuerung der Verdauungsvorgänge durch das Nervensystem hin. Eine Reihe von Faktoren hat die Untersuchung in besonderer Weise begünstigt. Das Versuchsobjekt ist ganz besonders durchsichtig, was ermöglicht, den Bau des Tieres und

sogar gewisse Lebensvorgänge bis in den Bereich der einzelnen Zelle hin im Leben zu verfolgen. Weiterhin vollzieht sich bei diesem Objekt die Verdauung im Vorderdarm, da zwischen Vorder- und Mitteldarm ein Reusenapparat zwischengeschaltet ist, der den Durchtritt von festen Nahrungspartikeln verhindert. Und schliesslich bestehen in Verbindung mit der Durchsichtigkeit des Objektes ausgezeichnete Möglichkeiten, experimentelle Eingriffe vorzunehmen. Eine einfache Fütterung einer *Corethra*-Larve mit Hüpferlingen oder Wasserflöhen demonstriert die hier vorliegenden Verhältnisse. Verdauungssaft aus dem Mitteldarm wird durch antiperistaltische Bewegungen in den Vorderdarm gepumpt. Dies lässt sich noch schöner durch elektive Färbung des Mitteldarmes veranschaulichen (Abb. 1).

Erfolgt an Stelle der Fütterung nur eine periphere Geschmacksreizung am Kopf bzw. an den Mundwerkzeugen, so kann schon dadurch eine antiperistaltische Bewegung ausgelöst werden, durch die wiederum Farbstoff (und Verdauungssaft) aus dem Mitteldarm in den Vorderdarm befördert werden.

Die antiperistaltischen Bewegungen des Darmkanals lassen sich schliesslich durch direkte Nervenreizung in Gang bringen. Wird zum Beispiel eines der Ganglien der Bauchkette – wobei es gleichgültig ist, ob es sich um Thorakal- oder Abdominalganglien handelt – durch Brennen gereizt, so beginnen wenige Minuten nach der Reizung die Darmbewegungen, die in gleicher Weise wie bei Fütterung den Inhalt des Mitteldarmes in den Vorderdarm pumpen. Diese Bewegungen können eine Stunde und noch länger anhalten, um dann allmählich wieder abzuklingen (Abb. 2).

Das gleiche Ergebnis tritt ein, wenn die Ganglienreihe an einer Stelle unterbrochen und dann das Nervensystem vor oder hinter dieser Stelle durch Brennen gereizt wird. Ebenso kommt es zu antiperistaltischen Bewegungen, die wiederum längere Zeit anhalten, wenn bei einem Versuchstier beispielsweise das 4. Abdominalganglion gereizt wird, bei dem vorher die Ganglienreihe beidseitig in den benachbarten Segmenten unterbrochen worden ist (Abb. 3a, b). Diese Tatsachen zeigen somit, dass die Darmbewegungen nicht direkt nervös reguliert werden.

Für die Wirkung eines stofflichen Faktors sprechen verschiedene Beobachtungen. Die Bewegungen be-

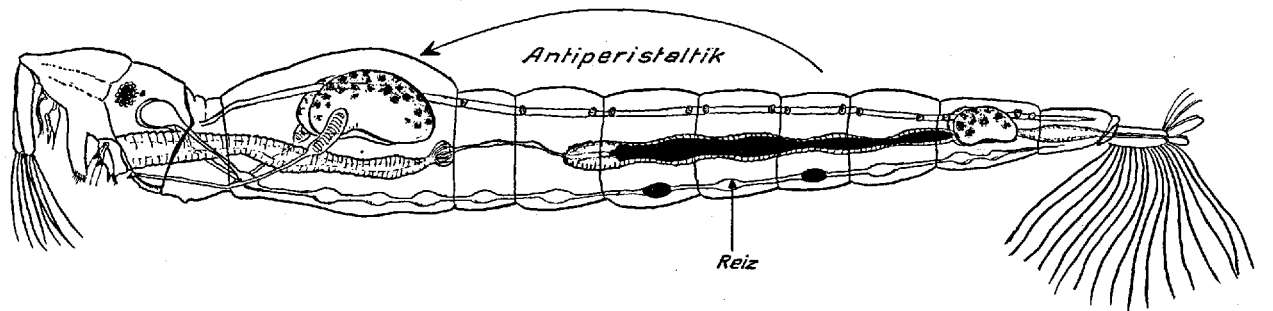


Abb. 3a.

¹ M. GERSCH, Z. vgl. Physiol. 34, 346 (1952); Hochschulfilm Zentralinst. Film Bild C 569/570, Berlin 1953; Biol. Zbl. 1955 (im Druck).

ginnen nicht sofort mit der Reizung, sondern setzen meistens erst 3-5 min später ein. Weiterhin kommt es zu einer allmählichen Steigerung und zum Schluss zu einem allmählichen Abfall der Kontraktionen. Und schliesslich spricht auch der gesamte zeitliche Verlauf gegen die Möglichkeit einer direkten nervösen Stimulierung. Im Gegensatz dazu setzen bei Reizung des Oberschlundganglions im Augenblick des Brennreizes deutliche antiperistaltische Wellen im Mitteldarm ein. Nach dieser ersten Reaktion, die sehr bald abklingt,

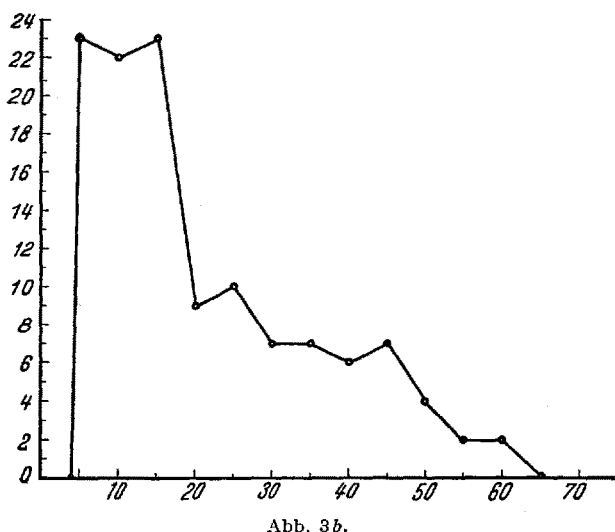


Abb. 3b.

Abb. 3. Reaktion des Mitteldarms nach Reizung des 4. Abdominalganglions bei einem Versuchstier, dem vorher die Ganglienketten im 3. und 5. Abdominalsegment unterbrochen wurde. *a* Anordnung des Versuchs. Die beiden ausgeschalteten Ganglien (3. und 5. Abdominalganglion) schwarz gezeichnet. *b* Ergebnis nach Reizung. Ganz entsprechend ist auch das Verhalten nach Reizung anderer Abdominalganglien von Tieren mit vorher beidseitig unterbrochener Nervenketten.

tritt zunächst Ruhe ein, wonach später erneute Pumpbewegungen des Mitteldarms beginnen. Die Reizung des Oberschlundganglions führt somit zu dem Ergebnis, dass zwischen einem direkten Nervenreiz, der hier sofortige Antiperistaltik auslöst und einem «stofflich-hormonal» bedingten unterschieden werden muss.

Damit taucht die Frage nach der Natur dieser stofflichen Faktoren auf. Hierbei kann man zunächst von einigen früheren Befunden anderer Autoren ausgehen. TEN CATE¹, KOOISTRA² u. a. zeigten, dass Acetylcholin die Darmbewegungen bei Insekten anregt, so wie es auch für die Krebse zutrifft (FLOREY³). Acetylcholin ist in allen Insektengruppen nachzuweisen. Quantitative Bestimmungen über den Gehalt von Acetylcholin im Nervensystem von *Periplaneta* (TOBIAS, KOLLROS und SAVIT⁴) führten zu dem erstaunlichen Ergebnis, dass die Werte 5- bis 50mal höher liegen als die der Vertebratennerven. Es kann daher kaum bezweifelt werden, dass Acetylcholin im Nervensystem der Insekten in sehr wirksamer Konzentration vorhanden ist. Allerdings liegen bisher noch keine überzeugenden Hinweise über die Rolle vor, die Acetylcholin und andere Choline spielen.

¹ J. TEN CATE, Arch. Néer. Physiol. 9, 598 (1924).

² S. KOOISTRA, Physiol. Comp. Oekol. 2, 75 (1950).

³ E. FLOREY, Z. vgl. Physiol. 36, 1 (1953).

⁴ J. M. TOBIAS, J. J. KOLLROS und J. SAVIT, J. cell. comp. Physiol. 28, 159 (1946).

Der Vergleich der bei *Corethra* durch Nervenreizung erzielten Ergebnisse mit denen am isolierten Darm dürfte in dieser Hinsicht einen Schritt weiterführen. Alles deutet auch hier auf die Wirksamkeit eines stofflichen Faktors hin. Belässt man einen frisch herauspräparierten Darm in Ringerlösung, so setzen sehr bald Kontraktionsbewegungen ein, die, sich anfangs steigend, nach einer Stunde wieder abgeklungen sind. Die Ringerlösung stellt für die Darmbewegung zwar eine notwendige Bedingung, nicht aber den eigentlichen stimulierenden Faktor dar, wie dies bisher meistens bei den Insekten angenommen wurde. Ein sehr einfacher Versuch zeigt das. Wird die Ringerlösung bei einem stark tätigen Darm laufend durchgesaugt, so lässt sich der Darm innerhalb weniger Minuten zur Ruhe bringen. Zugleich ist dies dafür ein Hinweis mehr, dass die Pumpbewegungen durch Hormone bedingt sind, die offenbar beim Durchsaugen von Ringerlösung weggespült werden, was die Stilllegung des Darmes erklärt.

Damit wiederum steht in guter Übereinstimmung, dass der isolierte und vorher stillgelegte Darm von *Corethra* durch Acetylcholin, Physostigmin und Histamin zu erneuter Kontraktion gebracht werden kann (Abb. 4).

Im Gegensatz dazu hemmt Adrenalin die Bewegung des Darmes. Das gleiche trifft für Pilocarpin zu, was deshalb beachtenswert erscheint, weil Pilocarpin zu den parasympathischen Endgiften zählt und beim Säugetier ähnlich wie andere Pharmaka der Muscarinerggruppe heftige Kontraktionen der Magenmuskulatur erzeugt. Es lassen sich offenbar in dieser Hinsicht einzelne Feststellungen und Beobachtungen nicht verallgemeinern. Trotzdem verdient in Verbindung mit dem von anderen Autoren ermittelten grossen Gehalt an Acetylcholin im Nervensystem der Insekten die Tatsache besondere Beachtung, dass einige der wesentlichsten Lokalhormone der Wirbeltiere am Darm der Insekten in besonderer Weise wirksam sind.

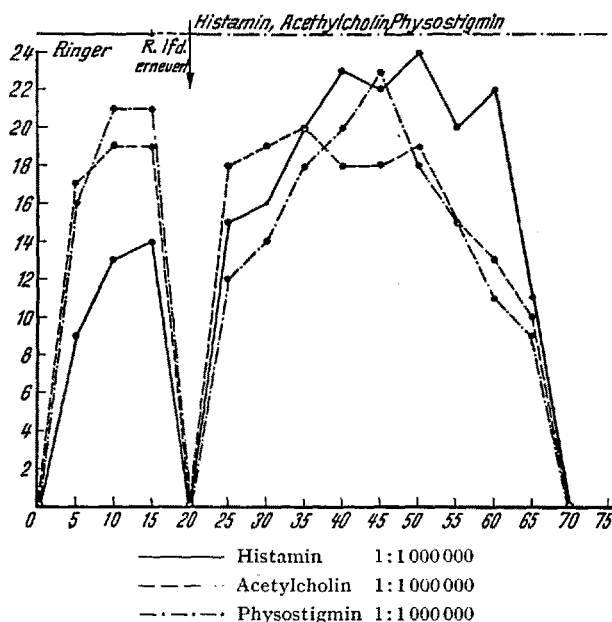


Abb. 4. Wirkung von Histamin 10^{-6} , Acetylcholin 10^{-6} und Physostigmin 10^{-6} auf den isolierten Darm von *CORETHRA*. Nach Freipräparieren wurde der Darm zunächst 15 min in der Ringerlösung belassen. Die Darmbewegungen lassen sich durch ständige Erneuerung der Ringerlösung stilllegen. Zugabe der geprüften Substanzen bewirkt erneute starke Darmbewegungen.

Zwar kann damit noch nicht gesagt werden, dass die durch Nervenreizung freigesetzten Substanzen wirklich auch jenen entsprechen, die die peristaltischen Bewegungen des isolierten Darmes erneut anregen. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist jedoch sehr gross, zumal sich in Versuchen mit Nervenextrakten (*Corethra*, *Periplaneta*) auf den Corethradarm eine stimulierende Wirkung zeigte.

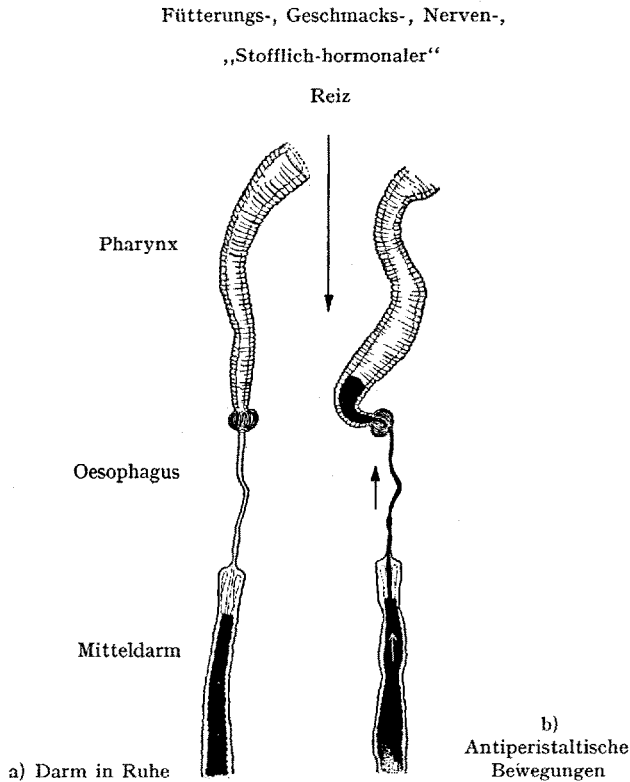


Abb. 5. Die Darmbewegungen nach verschiedenartiger Reizung. Je nach der Art des Reizes kann die Intensität der Reaktion des Darmes unterschiedlich sein. Die Art der Beeinflussung ist jedoch durch die verschiedenen Reize gleich.

Im Zusammenhang damit erhebt sich das Problem der Funktion des vegetativen Nervensystems der Insekten oder in weiterer Ausdehnung der Wirbellosen überhaupt. Es kann sich bei diesen Erörterungen allerdings nur um einen ersten Versuch einer Deutung handeln, da Befunde über das vegetative Nervensystem bei Insekten nur in anatomisch-morphologischer Hinsicht, und das auch nur höchst sporadisch, bei den meisten anderen Klassen der Wirbellosen aber praktisch nicht vorliegen.

Morphologisch und funktionell ist von den für die Insekten typischen 3 Anteilen des vegetativen Nervensystems der stomatogastrische Komplex bei *Corethra* am besten zu erkennen. Er entspringt den Konnektiven zwischen Ober- und Unterschlundganglion und zieht zu einem Frontalganglion, ein anderes aus dem Zerebralganglion kommendes Nervenpaar über Pharynx und Ösophagus wahrscheinlich bis zum Mitteldarm. Was sich hier morphologisch nicht mit Sicherheit entscheiden lässt, vermögen die Reizversuche zu erklären. Die mit der Reizung des Oberschlundganglions sofort im Mitteldarm auftretende Antiperistaltik dürfte durch das stomatogastrische Nervensystem bedingt sein.

Die Angaben, ob das stomatogastrische System auch den Mitteldarm innerviert, lauten für verschiedene Insekten unterschiedlich. Dagegen ist es wahrscheinlich, dass durch Nervenzweige, die vom Bauchmark an den Darm herantreten, die Ausschüttung von neurohumoralen Substanzen erfolgt. Hierfür spricht in erster Linie das Verhalten des Mitteldarms nach Nervenreizung, vor allem auch dann, wenn beidseitig des gereizten Ganglions die Bauchkette unterbrochen wurde. Anders lassen sich die anhaltenden antiperistaltischen Bewegungen nicht erklären. Einige wenige weitere Angaben lassen vermuten, dass es sich um ein weitverbreitetes Phänomen handelt. PALM¹ gibt an, dass der Mitteldarm einiger Insekten zu starken Kontraktionen durch elektrische Reizung angeregt werden kann. Bei Hummer und Flusskrebs erzeugten nach MILLER² mechanische und elektrische Reizung des letzten Abdominalganglions heftige Kontraktionen des Enddarmes.

Aus den Versuchen von *Corethra* ergibt sich als wesentliche Feststellung, dass die Darmbewegungen nervös und hormonal gesteuert werden können (Abb. 5). Infolgedessen ist bei Insekten neben spezifisch wirksamen Hormonen, wie es Häutungs- und Metamorphosehormone darstellen, auch mit sogenannten Lokalhormonen zu rechnen.

Wie bei einem ersten Deutungsversuch nicht anders zu erwarten, bleiben viele Fragen noch offen. Aus der Wirkungsweise von Histamin auf den isolierten Darm bei *Corethra* könnte man auf eine Steuerung der normalen Darmbewegungen schliessen. Dies ist deshalb naheliegend, weil Histamin fast bei aller Eiweisszersetzung gebildet wird, sich somit seine weite Verbreitung im Organismus erklärt. Ebenso muss die Frage ungeklärt bleiben, ob auch Adrenalin im intakten Tier ähnlich wie auf den isolierten Darm wirkt. Es bestünde somit ein den Wirbeltieren entsprechender Wirkungsantagonismus, für den bisher allerdings noch keine morphologische Grundlage bekannt ist. Auf Grund der bisherigen, jedoch unvollkommenen morphologischen Feststellungen ist bei den Insekten (NESBITT³) und sicher auch bei anderen Tiergruppen (MILLOT⁴) mit einer doppelten Innervierung des Darmes zu rechnen.

Die Vielzahl der ungelösten Probleme einerseits und die bei zahlreichen Wirbellosen besonders günstigen Möglichkeiten des Experimentierens und Beobachtens andererseits, wie es das Beispiel der Larve von *Corethra* zeigt, dürften sicherlich dazu beitragen, dass das bisher wenig beachtete Gebiet der Beziehungen zwischen Verdauungssystem und Nervensystem bei Wirbellosen eine grössere Aufmerksamkeit findet. Wie sich schon jetzt deutlich zeigt, sind hierbei weiterhin sowohl wertvolle Einblicke zum Verständnis der Verdauungsvorgänge als auch gleichzeitig der Funktion des Nervensystems zu erwarten.

Summary

In the larva of the gnat *Corethra* antiperistaltic movements of the mid-gut result from stimulation of the nervous system. A hormonal factor seems to be especially responsible for this effect. The activity of the «neurohumoral» substance may be demonstrated as well in the isolated mid-gut. In view of these findings the problem of the function of the visceral nervous system in lower animals is discussed.

¹ N. B. PALM, Acta Universitatis Lundensis. Lunda Univ. Arskrift. Ny. Följd 42, Nv. 11, 1 (1946).

² F. R. MILLER, J. Physiol. 40, 431 (1910).

³ H. H. J. NESBITT, Ann. Entom. Soc. America 39, 51 (1941).

⁴ N. MILLOT, Proc. Roy. Soc. London [B] 131, (1943).