

Wir haben uns ganz auf die Betrachtung einiger Probleme der Entwicklungstheorie beschränkt und hier unsere Ansichten aus Rücksicht der Kürze fast ausschließlich im engen Anschluss an die zentroepigenetische Entwicklungstheorie entwickelt. Wenn wir uns diesem Teil von Rignano's Ansichten ablehnend gegenüber verhalten mussten, so hindert uns das nicht, ihren Wert im Verhältnis zu manchen anderen Theorien der Entwicklung sehr hoch anzuschlagen. Die zentroepigenetische Hypothese ist aus dem Bedürfnis geboren, auf einige der akutesten Fragen der Biologie eine Antwort zu suchen; sie ist ein Spiegel moderner entwicklungstheoretischer Probleme. An Kühnheit der Erfindung wird sie von keiner anderen Entwicklungstheorie übertroffen, und ihre überraschende Originalität wird jeden zur Bewunderung reizen, der sich neben der Pflicht strenger, wahrheitsuchender Kritik die Eindrucksfähigkeit für die Schönheit eines Gedankengebäudes gewahrt hat.

Im April 1909.

## Chemische Beobachtungen an der Fliege *Calliphora*.

Von Ernst Weinland.

Die geschichtliche Entwicklung der verschiedenen Gebiete der Naturwissenschaft hat es bedingt, dass die physiologische Analyse der Lebenserscheinungen der verschiedenen Tierformen, besonders der „wirbellosen Tiere“ nicht in gleichem Maße fortgeschritten ist wie die morphologische. Es rührt dies zum Teil daher, dass die hier zu stellenden Probleme keine praktische Bedeutung zu haben schienen, zum Teil daher, dass die hier unentbehrlichen Hilfswissenschaften, besonders die Chemie, erst verhältnismäßig spät die Ausbildung erlangt haben, die für eine erfolgversprechende Angriffnahme der von ihr derivierenden Probleme notwendige Voraussetzung ist, sowie noch von anderen Momenten. Erst in letzter Zeit ist begonnen worden, auch dieses Gebiet etwas auszubauen und so für höchst wichtige und schwierige Fragen, die die morphologische Forschung seit langem bearbeitet hat, auch auf anderem Wege nach Antworten zu suchen.

Es war auf diesem Gebiete von Anfang ab zu erwarten, dass — ebenso wie die morphologischen Verschiedenheiten oft äußerst große sind — auch auf physiologischem Gebiet vom Vertebraten oft weit abweichende Verhältnisse vorliegen würden. Es hat sich daher auch nicht bewährt, die Fragen aus Analogie mit denjenigen, die für das Wirbeltier oder gar Säugetier vorliegen, zu stellen. Es war vielmehr notwendig, an diese Tiere zunächst nur als Beobachter heranzutreten, und um dies mit Erfolg ausführen zu können, ist es nötig, sich jeweils fürs erste auf eine Tierform zu beschränken, über diese zunächst möglichst viele Erfahrung zu sammeln und so

induktiv vorzuschreiten, um allmählich ein Gesamtbild zu erlangen, unabhängig von Analogien mit anderen weit abliegenden Formen. Mit der Zeit gelingt es dann, über die physiologischen Hauptvorgänge in einer Tierform zu konkreten Vorstellungen zu gelangen und von diesen aus wird es weiterhin jeweils möglich sein, für die ähnlich gebauten Formen auf verhältnismäßig einfacherem Wege das Abweichende wie das Gleichbleibende festzustellen. Soweit sich die Tatsachen zurzeit übersehen lassen, dürfte es notwendig sein, für eine Reihe von Tier Typen derartige Feststellungen zu gewinnen, so z. B. werden sich gewiss nicht alle Würmer ohne weiteres auf einen Bauplan zurückführen, ebenso ist bei den Articulaten und bei den Mollusken wohl von verschiedenen Typen auszugehen.

Wie man auch über die Bedeutung der chemischen Prozesse im Lebensablauf der Organismen denken mag, sei es, dass man darin nur ein „untergeordnetes Mittel“ zur Betätigung einer bestimmten formativen Tendenz sieht, oder dass man darin die wirkende Ursache selbst für die Ordnung und Formung des ganzen Organismus sieht, in jedem Fall ist es notwendig, den Weg dieser Untersuchung der Organismen zu betreten, denn nur so kann man erkennen, wie weit derselbe führt.

Ich habe vor einigen Jahren eine Anzahl Beobachtungen angestellt, die bei einem parasitisch lebenden Wurm, *Ascaris lumbricoides*, in die chemischen Prozesse Einblick zu verschaffen suchten, und habe damals gefunden, dass bei diesem ohne elementaren Sauerstoff, anoxybiotisch, lebenden Tier das Kohlehydrat (Glykogen), im Vordergrund der chemischen Prozesse steht; ich habe dabei auch in erster Annäherung die chemische Umsetzung, die dabei statthat, aufklären können. In den letzten Jahren habe ich eine Reihe von Feststellungen, die etwa demselben Zwecke dienen, über ein Insekt, die gewöhnliche Fleischfliege, *Calliphora*, zu erhalten gesucht. Dieses Objekt bietet für die Untersuchungen eine Reihe nicht zu unterschätzender Vorteile:

Die Tiere sind in unserem Klima während des ganzen Sommers in beliebiger Menge leicht in jedem Stadium zu züchten und zwar — im Gegensatz zu vielen anderen Insekten —, in fast beliebig vielen Generationen, sie sind ferner nicht sehr groß (eine Puppe wiegt zu Beginn der Metamorphose 7—8 ctg), so dass es nicht schwierig ist, den individuellen Faktor bei der chemischen Analyse durch Verwendung von Hunderten von Exemplaren auszuschließen — im Gegensatz z. B. zu den großen Schwierigkeiten, die hier beim Säugetier und bei den meisten Vertebraten vorliegen. Es lassen sich daher die Resultate mit viel größerer Sicherheit erzielen als bei jenen Tieren, und das Gesetzmäßige tritt deutlicher hervor. Diese Tiere sind ferner ausgezeichnet durch eine ausgeprägte

Metamorphose; es sind daher eine Reihe von Entwicklungsstadien, I. Ei, II. Larve (mit Häutungsperioden), III. Puppe (mit Metamorphose im engeren Sinn), IV. Imago, vorhanden, in welchen zum Teil Nahrungsaufnahme und Bewegung (II u. IV), zum Teil außerdem Fortpflanzung (IV), zum Teil Prozesse ohne Bewegung und ohne äußere Nahrungsaufnahme (I und III) statthaben. Es ergibt sich, dass hier ein verhältnismäßig sehr kompliziertes Gebilde von Prozessen zu entwirren ist, welche dadurch noch ein ganz besonderes Interesse verdienen, dass sie — wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte — an die verschiedenen Stadien in charakteristischer Weise gebunden sind. Ein jedes hier sich einstellende biochemische Problem ist zugleich auch ein Problem für die Chemie der Entwicklung dieser Tiere.

Von der chemischen Seite betrachtet, ist hier die Analyse dadurch kompliziert, dass ein Organismus vorliegt, der nicht nur anoxybiotische Prozesse oder gar in der Hauptsache nur einen anoxybiotischen Vorgang zu bewirken vermag, wie ich dies bei *Ascaris* beobachtete und wie es wohl für die zahlreichen anoxybiotischen Tiere zutreffen dürfte, die durch die Zersetzung von Kohlehydrat ohne  $O_2$ -Aufnahme ihre Energie gewinnen<sup>1)</sup> — ähnlich wie sehr viele Bakterien —; sondern dass das hier gewählte Tier einen lebhaften  $O_2$ -Konsum besitzt, dass also hier, wie ich nachgewiesen habe, die Prozesse im Tier eigentliche Oxydationsprozesse sind, bei welchen die N-freien verbrennbaren Stoffe mit dem  $O_2$  der Luft zu  $CO_2$  und  $H_2O$  verbrennen, nicht unoxydiert zur Ausscheidung gelangen, wie z. B. bei *Ascaris* (als niedere Fettsäure).

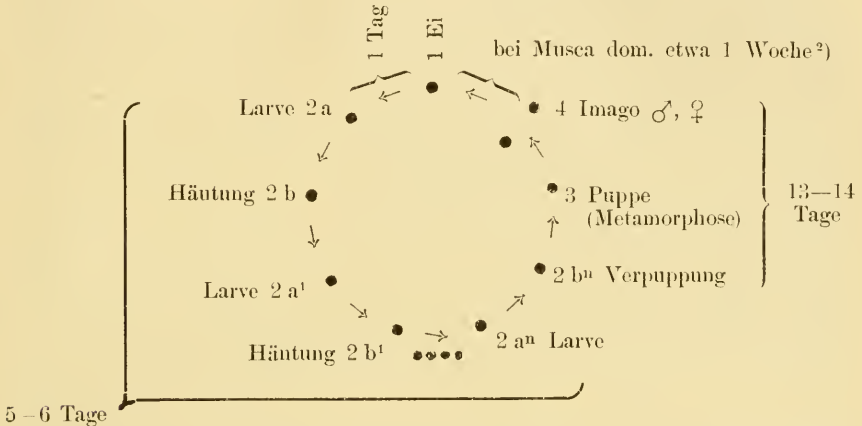
Endlich bietet ein Insekt auf Grund seines eigentümlichen Bauplanes, der z. B. in der Art der  $O_2$ -Versorgung durch Tracheen, statt auf dem Blutwege, an den Tag tritt, der jedoch, wie ich vermute, hiermit in Zusammenhang (s. Weinland, Verdauung und Resorption der Wirbellosen, in Oppenheimer's Handbuch der Biochemie, 3. Bd., 2. Hälfte, 1909) auch andere auffallende Besonderheiten gegenüber dem Tiere mit respiratorischem Blut besitzt, noch eine Reihe weitere Probleme, wenn man nicht mehr die chemischen Vorgänge im Gesamtorganismus ins Auge fasst, sondern diese nunmehr in die Funktionen der einzelnen Organe und Gewebe aufzulösen strebt.

Im folgenden will ich einen kurzen Überblick geben über einige der Resultate, die ich über die im vorigen angedeuteten

1) Ich erinnere hier daran, dass besonders bei nicht wenigen Protozoen, in erster Linie bei parasitisch lebenden, ein reichlicher Gehalt an Glykogen oder einem verwandten Stoff (Bütschli) nachgewiesen ist und im Lebensprozess eine hervorragende Stelle einnimmt.

Punkte erhalten habe. Es ist bei dem weiten Umfang dieser Fragen selbstverständlich, dass die Resultate lückenhaft sind, aber trotzdem dürften sie schon jetzt in mancher Hinsicht geeignet sein, die bisherigen Vorstellungen auf diesem Gebiete zu klären, und z. B. gewisse Vorstellungen, die von mancher Seite gehegt worden sind, als prinzipiell nicht haltbar zu erweisen.

Das Leben der holometabolen Insekten, speziell der Fliegen, können wir als einen Zyklus verschiedener Zustände ansehen: Ei — Larve (mehrere Häutungen) — Verpuppung — Puppe (Metamorphose) — Imago — Ei. Siehe beistehendes Schema.



Diese verschiedenen Stadien<sup>3)</sup> unterscheiden sich nun in mehrfacher Hinsicht, so z. B. in Hinsicht auf Nahrungsaufnahme, welche nur in Stadium 2 a und 4 statthat, jedoch nicht in Stadium 1 und 3, in Hinsicht auf die Art der Nahrung, welche wieder im Stadium 2 a anders ist als in Stadium 4, endlich natürlich in ganz hervorragendem Maße in Hinsicht auf die Gestalt, den inneren Bau und die animalen Funktionen.

Ich gebe hier zuerst eine kurze Schilderung der Prozesse, die in den verschiedenen Stadien statthaben, es werden dabei jeweils nur die chemischen Prozesse in den einzelnen Stadien charakterisiert werden; auf den Bau und die physikalischen Leistungen der Organe gehe ich hier nicht ein.

Ich beginne bei dem Stadium, in welchem die Tiere ihre Metamorphose durchmachen, weil es von diesem Stadium aus am besten

2) Bogdanow, Allgem. Zeitschr. f. Entomol. 8 (1903), S. 265.

3) Die Dauer der einzelnen Stadien ist eine stark wechselnde; besonders durch die Temperatur kann dieselbe bei jedem einzelnen Stadium ganz außerordentlich variiert werden (Winterruhe), außerdem vielleicht durch die Ernährung. Ich habe auf der Zeichnung einige Zeiten eingetragen, die für die Sommerzeit gelten. Der ganze Kreis kann im Sommer etwa in einem Monat durchlaufen werden.

gelingt, einen Einblick sowohl in die Vorgänge vorher, wie in die nachher, zu tun.

Während der Metamorphose, die für gewöhnlich im Sommer 13—14 Tage in Anspruch nimmt, findet einmal eine reichliche Zersetzung von Fett statt. 100 g Puppen (die etwa 1200—1300 Individuen entsprechen) enthalten etwa 6,6—7,0 g Petrolätherextrakt (21,4—21,7% der Trockensubstanz) und verlieren während der 13—14 Tage der Metamorphose etwa 3,0—3,3 g Petrolätherextrakt, so dass am Schlusse der Metamorphose im entwickelten Tier noch 3,3—4,0% Petrolätherextrakt vorhanden sind. Auf 100 g der Imagines entspricht dies einem Fettgehalt von 4,4—4,6%; es ist also noch eine bedeutende Reserve an Fett in den Tieren enthalten und steht zu ihrer Verfügung. Das verschwundene Fett wird vollständig verbrannt, wie die Menge der ausgeschiedenen  $\text{CO}_2$  und des aufgenommenen  $\text{O}_2$  beweist (dabei geht der Abbau des Fettes stufenweise, findet nicht sogleich vollständig bis zur Bildung von  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$  statt). Eine Bildung von Fett im Puppenstadium habe ich nicht nachweisen können. Neben der Zersetzung von Fett geht eine, schwächere, Zersetzung von Eiweiß einher. Dieses Eiweiß dient — wie bis jetzt alle Befunde übereinstimmend ergeben haben — in erster Linie für die Bildung von Kohlehydrat. Dies hängt damit zusammen, dass ein Derivat des Zuckers, Chitin, während der Metamorphose neu gebildet wird, als Material der gesamten Hüllen der neugebildeten Imago. Zersetzung und Verbrennung von Kohlehydrat während der Metamorphose ist nicht nachweisbar. Die N-haltigen Überreste des zersetzten Eiweiß der Tiere werden, soweit sie nicht im Chitin enthalten sind, in Form von Harnsäure im Tier angehäuft und von der ausgeschlüpften Imago in beträchtlicher Menge entleert. Verfolgt man die chemischen Vorgänge während der Metamorphose im einzelnen von Tag zu Tag, so ergibt sich, dass sowohl die Gewichtsabnahme, wie die  $\text{CO}_2$ -Abgabe (Fig. 1), die  $\text{H}_2\text{O}$ -Abgabe und die  $\text{O}_2$ -Aufnahme (Fig. 2) einen ähnlichen Verlauf nehmen. Die Kurven aller dieser Größen zeigen zunächst einen Abfall, dann einen mehr horizontalen Verlauf und schließlich ein starkes Ansteigen.

Diese Erscheinung lässt sich damit in Zusammenhang bringen, dass wir in der Metamorphose eine andere Erscheinung vor uns haben, als im Wachstum: während im Wachstum ein kontinuierliches Ansteigen der Kurve beobachtet wird (so z. B. bei der Entwicklung des Hühnchenembryos, Bohr und Hesselbach im Skand. Arch. f. Physiol. 10 (1900), S. 169, 365) tritt hier bei der Metamorphose noch ein zweiter „negativer“ Prozess ein, die Zersetzung (Histolyse) des larvalen Gewebes. Dieser zweite Prozess nun setzt gleich zu Beginn der Metamorphose stark ein

und sinkt allmählich ab. Ihm entgegengesetzt setzt der eigentlich aufbauende „positive“ Prozess, der die Bildung der Imago aus den Imaginalscheiben leistet, zunächst schwach ein, steigt langsam an, bis am Schluss der Metamorphose das Hinzutreten von Muskelbewegung (Auschlüpfen etc.) die Zersetzung noch weiter in die Höhe treibt. So werden durch das Zusammenwirken der genannten zwei Prozesse die drei Stadien der Metamorphose verständlich. Für die einzelne Puppe berechnet sich die für die Metamorphose verbrauchte Kalorienmenge an Fett auf etwa 24 kleine Kalorien.

Ehe wir weiter in die Gesetzmäßigkeiten der einzelnen Prozesse, die hier als die hauptsächlichsten für die Zeit der Metamorphose erwähnt sind, eindringen, wollen wir uns den Hauptvorgängen in den Larven zuwenden. In diesem Stadium findet, im Gegensatz zu dem der Metamorphose, eine sehr reichliche Nahrungsaufnahme statt. Die Nahrungsaufnahme geht jedoch nicht während der ganzen Larvenzeit vor sich, sondern nur in den Abschnitten zwischen den Häutungen. Während der Häutungsperioden der Larven der Insekten findet keine Nahrungsaufnahme statt (z. B. bei der Seidenraupe [Kellner]); die Häutung erinnert in dieser Hinsicht an die Zeit der Metamorphose, die freilich einer viel tiefer greifenden derartigen Zwischenperiode verglichen werden kann. Die Nahrung der Larven bildet bekanntlich in erster Linie Fleisch und andere eiweißartige Substanzen; es findet sich dementsprechend in ihren Entleerungen ein starkes proteolytisches Ferment,

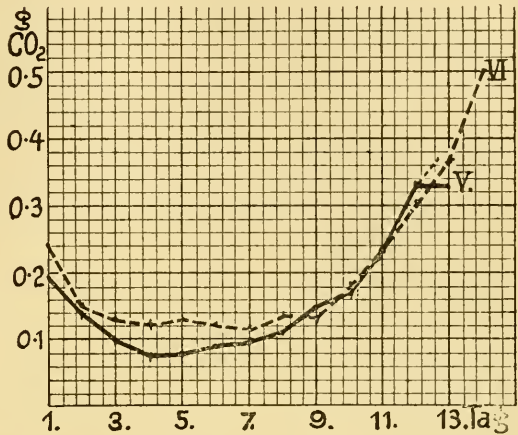


Fig. 1. CO<sub>2</sub>-Ausseidung (in g) durch die Puppen von *Calliphora* während der Metamorphose von Tag zu Tag in 2 Versuchsreihen (in Vers. V von 305 Individuen [22,64 g], in Vers. VI von 340 Individuen [27,56 g]).

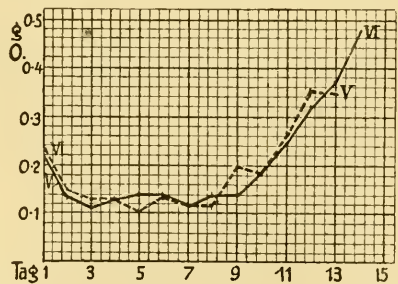


Fig. 2. Sauerstoffaufnahme (in g) durch die Puppen von *Calliphora* während der Metamorphose von Tag zu Tag in 2 Versuchsreihen (s. Fig. 1!)

das schon bei gewöhnlicher Temperatur kräftig wirksam ist, während z. B. ein diastatisches Ferment hier fehlt, überhaupt in der Larve nicht sehr reichlich vorhanden ist (Strauß, Zeitschr. f. Biol. 52, S. 95). Die Larven sind in stande, große Mengen Fleisch aufzunehmen, ich berechnete dieselben auf (Biol. 51, S. 259) bis zu etwa 60% des Hungergewichtes der Tiere, und diese Fleischmasse vermögen sie bei günstiger Temperatur in 1—2 Tagen zu verarbeiten. Die Tiere bauen hieraus einmal die Eiweißbestandteile ihres wachsenden Körpers auf, sodann bilden sie aus dieser Nahrung in großer Menge Fett; dieser Reservestoff sammelt sich besonders im Fettkörper an. Vorübergehend, bei jeder Fütterung, findet sich auch in den Zellen bestimmter Regionen des Mitteldarms sehr reichliche Ablagerung von Fett. Dieses abgelagerte Fett stammt einmal aus dem Fett der Nahrung, dann aber wird es aus Eiweiß gebildet, wie ich außer in den Versuchen am Brei (s. u.!) auch in einer Versuchsreihe am lebenden intakten Tier beobachtet habe. Hierbei wird der Stickstoff in Form von Ammoniak von den Tieren ausgeschieden, zum Teil in ganz außerordentlich großen Mengen, wie auch Sosnowski festgestellt hat. Neben der Bildung von Fett findet in den Larven eine Zersetzung von Fett statt, das Gewebe, durch welches dieses bewirkt wird, sind in erster Linie die Muskeln des Tieres, so dass besonders bei reichlicher Bewegung der Larven verhältnismäßig viel Fett zerstört wird. Dieser letztere Vorgang ist ein oxybiotischer.

Wenn der Fettgehalt der Larven einen bestimmten maximalen Betrag erreicht hat, — der höchste Wert, den ich in den Larven beobachtete, war 7,8% Petrolätherextrakt (im Brei erhöhte sich dieser Wert noch um 10%), so fressen die Larven nicht mehr; diejenigen, die im Futterfleisch bleiben, gehen nun gewöhnlich zu Grunde (ersticken?), während die, welche fort kriechen<sup>4)</sup>, sich nach einiger — kürzerer oder längerer — Zeit, verpuppen.

Am Kohlehydrat finden während des Larvenlebens zwar auch Vorgänge statt, doch treten diese verhältnismäßig sehr zurück; im wesentlichen dürften sie auf die Vorbereitung und Bildung von Chitin für die Bildung von neuen Körperhüllen bei den Häutungen beschränkt sein. Über die näheren Gesetzmäßigkeiten bei der Fettbildung wird weiter unten geredet werden.

Wenden wir uns nunmehr noch zum Stadium I, dem Eizustand. Derselbe dauert gewöhnlich einen Tag. Die Eier enthalten dabei nach einer Bestimmung von mir 4,6% Petrolätherextrakt, also ziemlich ebensoviel, wie die aus der Puppe schlüpfende Imago.

In diesem Zustand nehmen die Tiere keine Nahrung auf, eine Prüfung, die ich (mit dem Brei) anstellte, ob dieselben Fett

4) Die Ursachen dieses Vorganges sind noch besonders zu verfolgen.

zu bilden vermögen, lieferte ein negatives Ergebnis. Die Eier verbrauchten im Gegenteil nicht unbeträchtlich von ihrem Petrolätherextrakt. Es tritt somit das Vermögen, Fett zu bilden, erst bei den Larven auf; hier jedoch schon bei den ganz jungen, eben ausgeschlüpften.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf Stadium IV, die Imago! Ich habe hierüber bis jetzt verhältnismäßig wenig Beobachtungen angestellt, da dieses Stadium im wesentlichen identisch sein dürfte mit demjenigen der Puppen in den letzten Tagen vor dem Ausschlüpfen. Es tritt hier besonders die Muskeltätigkeit hervor neben der Reifung der Geschlechtsprodukte und einer höheren Vollkommenheit der nervösen Funktionen.

Es ist von Interesse, dass in diesem Stadium der Darm bedeutend an Ausdehnung verliert, gegenüber dem der Larve auf etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge reduziert ist (Mitteldarm von 7,2 cm auf 2,3 cm im Mittel, Enddarm von 3,5 cm auf 1 cm). Es tritt somit schon nach diesem äußerlichen Zeichen die Nahrungsaufnahme beim erwachsenen Tier zurück gegenüber der Larve; dabei ist es weiter bemerkenswert, dass die Imago, wie häufig auch bei anderen Insekten beobachtet wird, eine Änderung des Fressinstinktes gegenüber der Larve erfahren hat, indem sie gern Zucker, Obst etc. aufnimmt, im Gegensatz zu jener, die Fleischfresser ist.

Die Lebensdauer der Imago fand ich bei Nahrung mit Zuckerswasser, zartem Brot, Wasser, im Sommer in Gefangenschaft bis zu 35 Tage; ich vermute, dass dieselbe unter günstigen Bedingungen noch beträchtlich länger ist. Auch in der Kälte während des Winters ist an die Möglichkeit einer konservierenden Winterstarre zu denken.

Überblicken wir die Vorgänge in den verschiedenen Stadien nochmals kurz, so kommen wir, soweit sich heute ein Bild geben lässt<sup>5)</sup>, zu der Vorstellung, dass im Stadium I (Ei) das Tier auf Kosten der in ihm enthaltenen Stoffe, besonders des Fettes, sich entwickelt (ohne Zufuhr von äußerer Nahrung!) bis zur auskriechenden Larve (Stadium II).

Im Stadium IIa, IIa', IIa'' nimmt die Larve Fleisch (besonders eiweißartige Substanz und Fett) auf; die Nahrungsaufnahme ist hier der dominierende Prozess. Die Larve bildet daraus Eiweiß des eigenen Körpers und Fett. Daneben findet ein Verbrauch von Fett statt, der hauptsächlich durch die Tätigkeit der Muskeln bedingt ist.

Im Stadium IIb, IIb' etc. finden jeweils die Häutungen (Neubildung einer Chitinhülle) statt; dabei setzt die Nahrungsaufnahme

5) Es ist natürlich, dass die eine oder andere der Vorstellungen, die heute aus den Tatsachen zu folgen scheinen, später bei weiterer Kenntnis der Dinge, durch eine andere wird ersetzt werden müssen.



aus; das Stadium II währt so lange, bis ein bestimmter Gehalt an Reservestoff erreicht ist, dann setzt die Verpuppung, und Stadium III, die Metamorphose ein.

In Stadium III setzt ebenfalls die Nahrungsaufnahme aus, das bisher dominierende larvale Gewebe wird zerstört und die Anlagen des imaginalen Gewebes bilden einen neuen Organismus, der wesentlich anders gebaut ist als die Larve. Dieser Umbau geschieht in erster Linie auf Kosten des in der Larve aufgehäuften Vorrates an Fett, der hierbei zu einem großen Teil, ungefähr zur Hälfte, verbraucht wird. Eine Bildung von Fett findet in diesem Stadium nicht mehr statt. Sodann wird eine kleine Menge Kohlehydrat (Chitin) gebildet; als Muttersubstanz hierfür dient nicht das Fett, sondern das Eiweiß des Tieres.

Im Stadium IV, der Imago endlich, kommt es zu lebhafter Tätigkeit der Reproduktionsorgane sowie der animalen Organe. Welche chemischen Vorgänge hier in den Vordergrund treten, habe ich noch nicht untersucht; vermutlich dürfte das Verhalten sich sehr an das des Stadium III anlehnen.

Nachdem die Hauptprozesse in ihrem Vorkommen in den verschiedenen Stadien erörtert sind und wir als solche

1. einen Vorgang der Bildung von Fett aus Eiweiß (Stadium IIa),
2. einen Vorgang der Zersetzung von Fett (Stadium I, IIa, III, IV?),
3. einen Vorgang der Bildung von Kohlehydrat (und Chitin) (Stadium III, IIb),
4. einen Vorgang der Bildung von Eiweiß (Stadium IIa)

zutage gebracht haben, hat es Sinn, einen Schritt weiter zu versuchen, ob es gelingt, in die einzelnen Vorgänge einzudringen. Dabei hat sich zunächst ergeben, dass diese Vorgänge auch mit dem durch Zerreiben der Tiere erhaltenen Brei (zum Teil noch mit dem Presssaft) sich erhalten lassen. Ferner ergab sich, dass für einige derselben die fortwährende Berührung mit  $O_2$  notwendig ist: ich habe dies durch fortgesetztes Schütteln des Breies mit  $O_2$  erreicht; für andere Prozesse wieder ist die Gegenwart von  $O_2$  nicht notwendig.

Betrachten wir zunächst den Vorgang der Zuckerbildung, so hat sich bei diesem einmal ergeben, dass er nur im oxybiotisch geleiteten Versuch statthat; im Verlauf von ungefähr 20 Stunden können sich hier in 20 g Brei der Puppen Zuckermengen von bis zu 1,5 deg bilden. Als Quelle dieses Zuckers können, wie die Versuche gezeigt haben, weder präformierte, durch Aufschließen des Breies mit Salzsäure zu erhaltende Kohlehydratreste noch Chitin, noch Fett angenommen werden; die Zersetzung des Fettes erwies sich als vollkommen unabhängig von der

Bildung des Zuckers im Brei. Auf verschiedenen Wegen ergab sich vielmehr das Resultat, dass dieser Zucker aus Eiweiß herstammte. Die Menge, in der er gebildet wird, ist nicht eben stark abweichend von derjenigen, die bei der intakten Puppe in der Zeit der Metamorphose beobachtet wird.

Dass dieser Vorgang nur bei Gegenwart von  $O_2$  vor sich geht, ist nicht überraschend, denn wenn man von den verschiedenen Aminosäuren, die im Eiweißmolekül enthalten sind, ausgeht, ist es direkt ersichtlich, dass bei ihrer Aneinanderlagerung und Umbildung zu Dextrosemolekülen für gewöhnlich ein Eintritt von Sauerstoff ins Molekül notwendig ist<sup>6)</sup>.

Diese wichtige Bildung von Kohlehydrat zeigte sich jedoch noch an eine andere weitere Bedingung geknüpft, die — wie sich gezeigt hat —, auch bei anderen vergleichbaren Prozessen von großer Bedeutung zu sein scheint: es ergab sich, dass die Bildung von Kohlehydrat abhängig war von der Menge des vorher im Brei enthaltenen Kohlehydrates:

je mehr Kohlehydrat schon im Brei an sich vorhanden war, um so weniger Kohlehydrat wurde neu gebildet, bis zu einem Maximum, bei welchem gar kein Kohlehydrat mehr gebildet wurde. Dieses Maximum lag etwa bei 300 mg Dextrose auf 20 g Brei. Umgekehrt wurde um so mehr Kohlehydrat gebildet, je weniger Kohlehydrat im voraus im Brei enthalten war.

Die vorliegenden Verhältnisse werden ungefähr durch die beistehende Kurve (Fig. 3) illustriert. Auch bei den Versuchen, bei denen im Brei eine starke Neubildung erzielt wurde, hielt sich die schließlich erzielte Gesamtkohlehydratmenge stets in der Nähe des oben genannten Maximums.

Wenn das Maximum erreicht ist, so ist der Prozess der Zuckerbildung sistiert. Es kann nun ein neuer Prozess an dem Zucker einsetzen, der eine Umgestaltung desselben bedingt; es ist nach meinen Versuchen wahrscheinlich, dass der so aufgehäufte Zucker nummehr nicht etwa verbrannt wird — es ist kein Anhaltspunkt dafür gefunden worden, dass die Dipteren in der Puppenruhe Zucker

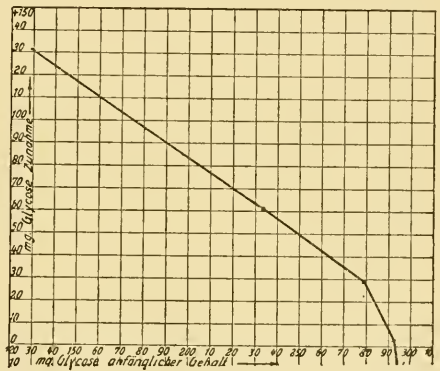


Fig. 3. Zunahme des Zuckers in 20 g Brei der Puppen mit wechselndem anfänglichen Gehalt an Glykose.

6) Für die Annahme, dass Eintritt von Wasser hierfür genügt, scheint mir kein genügender Anhaltspunkt vorzuliegen.

verbrennen — sondern zur Bildung von Chitin, das in den Puppen, wie wir oben gesehen haben, in beträchtlicher Menge neu auftritt, Verwendung findet, wenigstens habe ich in mehreren Versuchen mit hohem Ausgangszuckergehalt am Ende des Versuches eine Abnahme des Zuckers und eine Zunahme des Rohchitins gegenüber dem Ausgangswert beobachtet.

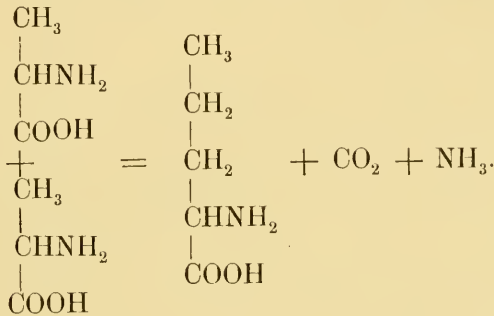
Durch diese Befunde, die ich in ihren näheren Einzelheiten hier nicht wiedergeben kann, wird die Bedeutung des Zuckers in der Puppe beträchtlich weiter geklärt: es ergibt sich, dass Zucker in mäßiger Menge gebildet wird und dass er wahrscheinlich nicht der Verbrennung dient, sondern zur Bildung des Chitins des Imago verwendet wird.

Gleichzeitig ergaben die Versuche die wichtige Tatsache, dass hier bei der Entstehung des Zuckers eine Relation zwischen der Menge des Zuckers und der Gesamtmenge des Breies einen entscheidenden Einfluss übt, so, dass die Zuckerbildung ein bestimmtes Maximum nie überschreitet. Hier zeigt sich somit eine Regulationsmöglichkeit für chemische Prozesse im Tier, welche unabhängig ist vom Nervensystem, und von welcher sich schon auf Grund dieses einen Beispiels vermuten lässt, dass sie weiter verbreitet bei den Organismen zu beobachten sein dürfte. Tatsächlich hat sie sich auch später bei dem Vorgang der Fettbildung wieder gefunden.

Wenden wir uns nunmehr den Vorgängen, die das Fett der Tiere betreffen, zu. Zunächst findet hier im Stadium IIa (fressende Larve) eine Bildung von Fett statt und zwar aus eiweißartiger Substanz. Während wir aber gesehen haben, dass die Bildung von Zucker aus Eiweiß im oxybiotischen Schüttelversuch statthat, hat sich ergeben, dass für die Fettbildung Gegenwart von  $O_2$  nicht erforderlich, sogar eher etwas hinderlich ist. Des weiteren hat sich ergeben, dass Zusatz von Pepton diesen Prozess unterstützte, doch war er auch ohne Zusatz von Pepton zu erhalten. Dieser Fettbildung aus Eiweiß haben wir ohne Zweifel die oben bei den Larven erörterte sehr reichliche Bildung von Ammoniak zuzuschreiben, und es ist vielleicht möglich, die Bildung von höheren Fettsäuren, wie Palmitinsäure etc. sich vorzustellen auf Grund der Wirkung zweier Prozesse: eines desamidierenden und eines die Karboxylgruppe abspaltenden; für das Vorkommen dieses letzteren werden wir weiter unten noch näheren Anhaltspunkten begegnen bei Besprechung der Fettzersetzung. Man kann so schematisch etwa an die nebenstehende Gleichung denken.

Auch für die Fettbildung ergab sich, wie schon erwähnt, ähnlich wie für die Zuckerbildung, eine Abhängigkeit von der Menge des schon im Brei enthaltenen Fettes. Bei einem Fettgehalt des Breies unter 3,3% war die Neubildung eine starke,

bei einem höheren Fettgehalt war sie gering oder fehlte. Es ist bemerkenswert, dass jener Wert von 3,3% unter demjenigen der frischen Eier liegt und es scheint daraus zu folgen, dass die Larven häufig weniger Fett enthalten als die Eier, d. h. mit anderen Worten, dass die Gewichtszunahme beim Wachstum die verschiedenen Stoffe nicht gleichmäßig betrifft, sondern ungleichmäßig: es scheint, dass andere Gewebsteile, besonders die eiweißartigen, sich jeweils eher vergrößern, ehe die Fettbildung und -Ablagerung wieder einsetzt. Der höchste Wert an Fett in dem Larvenbrei belief sich auf etwas über 8%. Damit dürfte, wie u. a. der Gehalt der eben verpuppten Tiere an Fett beweist, das Maximum erreicht sein, nach dessen Erzielung das Fressen eingestellt wird, vielleicht weil kein weiteres Fett mehr gebildet werden kann (analog oben den Beobachtungen am Zucker).



Die Versuche über die Bildung von Fett zeigten noch eine weitere Besonderheit; es zeigten nämlich dieselben Tiere, jeweils an sich folgenden Tagen entgegengesetztes Verhalten: starke Fettzunahme und geringe oder fehlende Zunahme wechselten von Tag zu Tag. Ich habe an die Möglichkeit gedacht, dass diese Erscheinung mit den periodisch eintretenden Häutungen zusammenhängen könne und vielleicht zugleich auch mit dem oben erwähnten ungleichen Wachstum von eiweißartiger Substanz und Fett. Doch müssen hier noch weitere Beobachtungen abgewartet werden.

Am Fett habe ich, wie erwähnt, noch einen zweiten Prozess festgestellt, nämlich die Zersetzung von Fett. Dieser Vorgang findet, wie ich habe beobachten können, erstens in Stadium III während der Metamorphose in reichlichem Maße statt, zweitens auch bei den Larven; ohne Zweifel dient er hier besonders dem Betrieb der Muskeln.

Soweit meine Beobachtungen reichen, findet dieser Prozess, was seinen chemischen Ablauf betrifft, in den Puppen auf demselben Wege statt, wie in den Larven. Meine hauptsächlichsten Beobachtungen habe ich am Puppenbrei gemacht und zwar sowohl bei anoxybiotischer wie bei oxybiotischer Leitung

der Versuche. Bei anoxybiotischer Anordnung beobachtet man hier eine verhältnismäßig geringe Abnahme des Fettes. Es treten dabei  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2$  auf und zwar im Mittel im Mengenverhältnis von 1 Vol.  $\text{CO}_2$  zu  $\frac{1}{2}$  Vol.  $\text{H}_2$ ; doch ist (wie dies selbstverständlich ist) die  $\text{CO}_2$  nicht entfernt in der Menge vorhanden, wie dies bei einer vollständigen Verbrennung des Fettes der Fall wäre. Es entstehen hier intermediäre Zwischenstufen bei der Zersetzung des Fettes, die noch nicht festgestellt sind. Was die Bildung von  $\text{H}_2$  neben  $\text{CO}_2$  betrifft, so lässt sich diese zunächst am einfachsten auffassen als gebildet bei der Abspaltung der Karboxylgruppe vom Fettsäuremoleküle:  $\text{C}_{15}\text{H}_{31}\cdot\text{COOH}$ .

Hierbei ist nun etwa sogleich sich anschließend ein weiterer Zerfall des Paraffinrestes zu vermuten, so dass dieser nicht durch den bei dem Zerfall der Karboxylgruppe zu  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}$  freiwerdenden Wasserstoff zu Paraffin reduziert und dadurch vor weiterer Zersetzung bewahrt werden kann<sup>7)</sup>.

Auch bei der Larve habe ich im anoxybiotischen Versuch das Auftreten von  $\text{H}_2$  neben  $\text{CO}_2$  nachgewiesen.

Leitet man den Versuch oxybiotisch, so ist die Fettzersetzung bei dem Puppenbrei eine viel lebhaftere, ja bedeutend lebhafter als in der intakten Puppe selbst und es wird nunmehr kein oder höchstens Spuren von Wasserstoff nachweisbar. Vermutlich dürfte dies dadurch bedingt sein, dass der entstehende Wasserstoff sogleich durch den disponiblen  $\text{O}_2$  (direkt oder indirekt) oxydiert wird.

Ich möchte an dieser Stelle noch darauf aufmerksam machen, dass es mir von Wichtigkeit scheint, dass hier die Zersetzung von Fett einmal unabhängig vom Nervensystem stattfindet, in der Zeit der Metamorphose, sodann abhängig vom Nervensystem bei der Muskelbewegung der Larve.

Im vorhergehenden habe ich ein etwas abgerundetes Bild über die näheren Verhältnisse, die bei den einzelnen Prozessen obwalten, zu geben versucht. Es ist natürlich, dass dies hier nicht mit der Schärfe gegeben werden kann, wie bei einer ins einzelne gehenden Darstellung. Manches ist weniger gut begründet als in den ausführlichen Darstellungen, manches hat infolge der zusammenfassenden Darstellung etwas vereinfacht dargestellt werden müssen, so dass der Leser nicht so in den Stand gesetzt ist, Gründe und Gegen Gründe abzuwägen, wie ich es wünsche und ich möchte deshalb hierfür ganz besonders auf die einzelnen ausführlichen Versuchsbeschreibungen und ihre Diskussion verweisen. Auch die in den einzelnen Fällen von mir angewendete zum Teil sehr viel Mühe erfordernde Methodik kann ich hier nicht beschreiben, sie findet sich genau bei den ausführlichen Mitteilungen angegeben.

7) In kleinen Mengen ist Paraffin im Bienenwachs nachgewiesen worden.

Aus dem Ausgeführten ist ersichtlich, inwieweit es mir bis jetzt gelungen ist, die chemischen Prozesse bei einem Insekt in den Hauptlinien zu klären und es ergibt sich daraus weiter, dass hier überall noch ein weiterer Ausbau erforderlich ist. So ist vor allem bis jetzt die Funktion der einzelnen Teile im Tier noch gar nicht in Angriff genommen und es ist vielleicht erlaubt zu hoffen, dass sich dabei ein weiterer Einblick für die kausale Aufklärung der Prozesse finden wird. Die Probleme ergeben sich hier größtenteils durch die beobachteten Tatsachen und lassen sich nicht im voraus (von außen hereintragen oder) durch Analogie mit einem anderen weit abliegenden Tiertypus aufstellen. Es verspricht große Fortschritte, wenn bei verwandten Tiergruppen die Verhältnisse ebenfalls untersucht werden und so eine umfassende und zusammenhängende Vorstellung angebahnt wird, bei der nicht mehr einzelne isolierte Tatsachen oft willkürlich zusammengestellt sind, sondern ein festes Gerüst die einzelnen Beobachtungen in die richtige Beziehung zueinander setzt. Sodann wird bei anderen Tiertypen ein analages Einzelstudium dort die wesentlichen Grundzüge zutage fördern müssen und erst auf der Grundlage dieser Kenntnisse wird ein wirklicher Überblick über diese hinter der Gestaltung liegenden Vorgänge sich erreichen lassen.

Dabei wird es vielleicht möglich werden, für Erscheinungen, die heute nur als durch allmähliche Anpassung erworben, oder umgekehrt als durch Vererbung überliefert erklärt werden, Gesetzmäßigkeiten klarzulegen, die eben in der spezifischen Art der Prozesse, die diesen Erscheinungen zugrunde liegen, begründet sind. Es ist vielleicht am Platze, in diesem Zusammenhang auf die Fälle von Korrelationen bei den Tieren hinzuweisen, wie sie z. B. zwischen Atmungsapparat und Blutgefäßsystem bestehen und wie ich sie in letzter Zeit zwischen Verdauungssystem, speziell Reservestoffdrüsen einerseits und Blutsystem bzw.  $O_2$  führendem System andererseits aufzudecken versucht habe.

Die im vorhergehenden gegebenen Tatsachen sind jeweils in doppelter Hinsicht von Interesse; einmal, indem sie zeigen, wie bestimmte chemische Prozesse im Tier ablaufen, dann aber auch als Teilprozesse in der Entwicklungsreihe eines Tieres, und es ist zu wünschen, dass es gelingen wird, in dieser Hinsicht noch weiter die Kenntnisse auszubauen, um so zu versuchen, in diese Erscheinungen auf dem eingeschlagenen Wege einigen Einblick zu erlangen.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Weinland Ernst Friedrich

Artikel/Article: [Chemische Beobachtungen an der Fliege Calliphora.  
564-577](#)