

Ueber die Reaktion der Verdauungssäfte bei einigen Wirbellosen.

Von
P. Krüger, Bonn.

Wenn man die zoologische Literatur daraufhin durchsieht, bei welcher Reaktion — im Hinblick auf die saure des Mageninhaltes und die alkalische des Darmsaftes bei Wirbeltieren — eigentlich die Verdauungsvorgänge im Darm der Wirbellosen ablaufen, so wird man mit ganz wenigen Ausnahmen finden, daß es sich um eine alkalische Reaktion handelt. Im Vorderdarm könne auch wohl saure Reaktion auftreten, doch sei die Rolle dieser nur darin zu suchen, die Beute abzutöten. Im Mitteldarm, dem eigentlichen Ort der Verdauung, herrsche stets alkalische Reaktion. Bei der Beurteilung der tatsächlichen Beobachtungen (Farbumschlag von Indikatoren) hat man sich von einer anderen Anschauung beeinflussen lassen. Sicher ist, daß im allgemeinen in den Verdauungshohlräumen der Wirbellosen keine freie Säure (im besonderen nicht HCl) angetroffen wird. (Eine Ausnahme machen anscheinend nur die Verdauungsvakuolen der Infusorien im Anfangsstadium und der Vorderdarm von *Chaetogaster*. Welcher Art diese Säure, ist unbekannt.) Da nun aber im Magen der Wirbeltiere bei HCl-saurer Reaktion die Eiweißkörper von einem besonderen Ferment, dem Pepsin, angegriffen, freie HCl bei Wirbellosen andererseits nicht nachgewiesen werden konnte, muß es sich — so schloß man — bei der Verdauung der Eiweißkörper im Darm der Wirbellosen um Trypsin, das „Urferment“, handeln und das wirkt ja nur bei alkalischer Reaktion. Eine solche hatten aber die Indikatoren auch angezeigt.

Daraus hatten einige Forscher weiter geschlossen: Wenn die Wirbellosen das Eiweiß auch ohne Pepsin auszunutzen

vermögen, dann kann diese Tätigkeit nicht der Hauptfunktion des Magens der Wirbeltiere entsprechen, sondern sie muß in anderer Richtung gesucht werden. Dafür spricht auch das Vorkommen magenloser Fische. Die Hauptfunktion des Magens ist vielmehr in seiner Schutzwirkung gegen das Eindringen von Bakterien in den Darm zu suchen.

Dem ist aber Folgendes entgegen zu halten. Zunächst ist die Schutzwirkung des Magens keine absolute — bei vielen Tieren ist die Konzentration an HCl sehr gering: Wiederkäuer 0,05—0,15 ‰, Hund keine freie — und keineswegs als allein verantwortlich für die relative Keimarmut des Dünndarmes anerkannt. Man neigt jetzt vielmehr dazu, dem Darmsaft selbst bakterizide Eigenschaften zuzusprechen, wodurch darmfremde Bakterien abgetötet werden. Bei Pflanzenfressern besitzt der Dünndarm, auch im Duodenum, eine charakteristische Bakterienflora und in geringerem Grade gilt das auch für den Fleischfresser. Was nun die Verdauungswirkung des Pepsins anbelangt, so ist seine Rolle neuerdings mehr in den Vordergrund getreten als die des Trypsins. Beide Proteasen lösen wahrscheinlich Nebenbindungen (jede an anderer Stelle), aber keine sprengt einzelne Aminosäuren heraus. Das vermögen nur die Peptidasen, — z. B. das Erepsin des Wirbeltierdarmes —, und zwar nur aus den Bruchstücken der Pepsin- oder Trypsineinwirkung. Da nun einige sehr weit verbreitete Eiweißkörper, wie genuines Serum- und Eiereiweiß, Bindegewebseiweiße vom Trypsin nicht angegriffen werden, so erhellt die Tatsache, daß Pepsin und Erepsin allein sie bis zu den Aminosäuren aufzuspalten vermögen, die Bedeutung des Pepsins für die Ernährung. Für diese spricht weiterhin das teilweise völlige Fehlen von Trypsin unter den Endofermenten der Körperzellen. In diesen Fällen beschleunigen nur Pepsinasen und Peptidasen, also keine Tryptasen, den Ablauf der Abbauprozesse.

Zu einer anderen Einschätzung über den „Wert“ der einzelnen Fermente und des Magens kommen wir, wenn wir ihr Zusammenwirken ins Auge fassen. Sicher ist, daß dieses Nacheinander in verschiedener Weise wirkender Fermente die Ausnutzung der Eiweißkörper beschleunigt. Durch die Ver-

teilung der Fermente auf verschiedene Hohlräume, die völlig von einander abgeschlossen werden können, ist die Möglichkeit gegeben, jedes Ferment in einem Medium wirken zu lassen, das seinen optimalen Bedingungen am besten entspricht: Pepsin, $p_h = 1,4-2$, Trypsin und Erepsin, $p_h = \text{ca. } 7-8$. (Über die Bedeutung von p_h siehe Seite 54.) Wir werden nachher sehen, daß diese günstigen Verhältnisse bei den Wirbellosen nicht gegeben sind und daß sich der Organismus auf eine andere Weise helfen muß. Biologisch ist das von großem Interesse, diese beiden ganz verschiedenen Wege, die von den Wirbeltieren einerseits, von den Wirbellosen andererseits eingeschlagen worden sind, zu beobachten. Es stellt der von den Wirbeltieren beschrittene Weg eine Weiterentwicklung dar, die für die größere Energieentfaltung derselben mit verantwortlich zu machen ist.

Kehren wir nun zu unserem Ausgangspunkt, der Ansicht, daß im Darmkanal der Wirbellosen meist alkalische Reaktion herrsche, zurück. Man ist zu dieser Meinung auf Grund des Farbumschlages von Indikatoren gekommen. Zu allermeist hat man Kongorot (als Reagenz auf HCl) und Lackmus verwendet. Dabei ist aber folgendes zu berücksichtigen. Man gebraucht Lackmus als Indikator in der Alkali- und Acidimetrie. Bringt man gleiche Mengen äquivalenter starker Säuren und starker Basen zusammen, so ergibt Lackmus einen rotvioletten Ton, d. h. eine Mischfarbe dann, wenn Neutralität herrscht, z. B. $\text{NaOH} + \text{HCl} = \text{NaCl} + \text{H}_2\text{O}$. Jeder Tropfen Überschuß an Säure oder Base verändert den Ton nach den beiden Komponenten der Mischfarbe, also entweder zu rot (sauer) oder zu blau (alkalisch). Ergibt also eine Flüssigkeit mit Lackmus eine blaue Farbe, so ist sie alkalisch, wenn Rot sauer.

Diese Schlüsse auf die Reaktion einer Flüssigkeit auf Grund des Farbumschlages von Indikatoren haben in neuester Zeit ein anderes Ausmaß erhalten. Man mißt den Gehalt der betreffenden Flüssigkeit an freien H^+ - oder OH^- -ionen und bezieht die gefundenen Mengen auf die von reinem Wasser abdissoziierten. Diese Messungen können elektrometrisch geschehen und ergeben für Wasser von 22°C die Werte von

$1 \cdot 10^{-7}$ H⁺-ionen und $1 \cdot 10^{-7}$ OH⁻-ionen. Reines Wasser enthält also gleichviel H⁺- und OH⁻-ionen : $\frac{1}{10\,000\,000}$ Gramm-Ion pro Liter. Gelöste Stoffe, die H⁺- oder OH⁻-ionen abdissoziieren, vermögen den Dissoziationszustand des Wassers zu beeinflussen. Wird die Zahl der H⁺-ionen vermehrt, nimmt die Lösung sauren Charakter (im absoluten Sinne, bezogen auf Wasser als neutraler Flüssigkeit) an, umgekehrt wird sie alkalisch. Die Verminderung an H⁺-ionen ist dadurch bedingt, daß nach dem Massenwirkungsgesetz $\frac{[H^+] \cdot [OH^-]}{[H_2O]} = k$ (die Klammern bedeuten die

Konzentration der betreffenden Moleküle in Grammionen pro Liter) und daß, da die Dissoziation des Wassers sehr geringfügig ist und infolgedessen auch die Konzentration des undissoziierten Wassers keine meßbare Verminderung erfährt,

$[H^+] \cdot [OH^-] = k \cdot [H_2O] = k_w$ ist. Nimmt also die Zahl der OH⁻-ionen zu, so muß nach dieser Gleichung die Zahl der H⁺-ionen abnehmen, damit die Gleichung zurecht bestehen bleibt. Das Gleiche gilt natürlich auch umgekehrt bei der Zunahme der H⁺-ionen für die OH⁻-ionen, Also Neutralität ist definiert durch $[H^+] = [OH^-] = 10^{-7}$,

saure Reaktion herrscht, wenn	} Grammmionen pro Liter oder normal.
eine Lösung ist alkalisch, wenn	

$[H^+] > 10^{-7}, [OH^-] < 10^{-7},$
 $[H^+] < 10^{-7}, [OH^-] > 10^{-7}.$

Man gebraucht für diese Ausdrücke auch deren negativen Logarithmus: $\log [H^+] = -7 = \log [OH^-]$

$$- \log [H^+] = 7 = - \log [OH^-]$$

und schreibt für $-\log [H^+]$: p_h und für $-\log [OH^-]$: p_{oh} .

$$\text{Dann ist } p_h = 7 = \text{neutral}$$

$$< 7 = \text{sauer}$$

$$> 7 = \text{alkalisch.}$$

Prüft man nun Indikatoren auf ihren Farbumschlag bei verschiedenem p_h , so zeigt es sich, daß z. B. die beiden oben erwähnten Farbstoffe einen sehr verschiedenen Umschlagspunkt haben. Kongorot ist unterhalb $p_h = 3$ blau, oberhalb $p_h = 5$ rot. Wenn also, wie das z. B. in den Verdauungsvakuolen von *Paramecium* der Fall ist, eine Flüssigkeit auf Zusatz von

Kongorot rote Farbe annimmt, so bedeutet das noch lange nicht alkalische Reaktion, sondern vielmehr noch recht saure; daß der Indikator den Farbton gibt, den er auch im absolut alkalischen Gebiet besitzt, ist ganz belanglos. Um also zu entscheiden, ob in der betreffenden Flüssigkeit absolut alkalische Reaktion herrscht, muß man einen Indikator verwenden, dessen Geltungsbereich den Neutralitätspunkt überschreitet. Das gilt zwar für Lackmus, dieses ist aber deshalb nicht sehr geeignet, weil bereits bei $p_h = 6,8$ der Umschlag nach Blau beginnt und nicht sehr scharf ist. Ein einziger Indikator gibt außerdem meist nur eine ungefähre Messung, da sein Bereich stets über eine größere Strecke geht. Erst das systematische Ausprobieren mit einer Reihe von Indikatoren, die immer nur um wenig in ihrem Geltungsbereich differieren, kann die Lage des Reaktionspunktes weiter einengen.

Bei sehr kleinen Flüssigkeitsmengen und sehr kleinen Tieren ist die Indikatorenmethode (Intravitalfärbung) bis jetzt die einzig mögliche. Stehen größere Mengen Flüssigkeit zur Verfügung, so ist die elektrometrische Messung am Platz, besonders bei sehr stark gefärbten Säften, wie z. B. bei Pulmonaten und Dekapoden. (Sie allein gibt die tatsächlichen Werte; die Indikatoren sind mit ihrer Hilfe geprüft.)

Messungen dieser Art sind bei Wirbellosen kaum angestellt worden. Mir sind nur Angaben über das Ergebnis bei der Aufzucht von *Psychoda*- und *Chironomus*-Larven in Farblösungen bekannt. Danach ist im: Ösophagus $p_h = 7,0-7,2$, Proventrikel $p_h = 6,2-6,7$ (hier findet die Auflösung der Nahrung statt!), Mitteldarm $p_h = 7,2-7,8$, Enddarm $p_h = 6,0-6,6$ (saure Reaktion von der Beimischung des Inhaltes der Harnschläuche herrührend). Bei der Honigbiene sind ganz auffallend hohe p_h -Werte gefunden: $8,4-9,8$! Das dürfte z. T. wohl eine Täuschung sein, stimmt aber andererseits mit meinen Befunden bei Larven der Kleidermotte ($p_h = 6,8-8,4$) überein. Vielleicht hängt das mit den im Darm vorhandenen symbiontischen Bakterien (ob bei Honigbiene?) zusammen. Untersuchungen darüber sind im Gange.

Eigene Messungen bei einigen Wirbellosen haben ein untereinander durchweg übereinstimmendes Ergebnis geliefert: in den der Verdauung dienenden Darmabschnitten herrscht ausgesprochen saure Reaktion, p_h im Durchschnitt = 5,4—6,0. Dieser Reaktion kommt in sofern eine besondere Bedeutung zu, als die meisten der bisher bei Wirbellosen bekannt gewordenen Verdauungsfermente dabei noch wirksam sind oder gar ihr Optimum haben. Eine kleine Übersicht mag das zeigen:

Lipase:	Optimum ca. 8,6; wirkt noch bei 4,7.
Fructosaccharase:	„ 3,5—5,5; (die Saccharase des Säugerdarmes ist eine Glucosaccharase, Optimum 6—8).
Maltase:	„ 6,6; von <6,1—>6,8,
Emulsin:	„ 4,1—6,0.
Amylase:	„ 6—6,8; wirkt noch bis 3,7.
Cellulase:	„ 5,28 (= Lichenase)
Trypsin:	„ 7,5—8,5; (Pankreassaft ca 6, Darm-saft 8, am beständigsten bei 5, bei 4 zerstört.)
Pepsinasen:	„ 3,5—5.
Peptidasen:	„ 6,5—8,5.

Zu beachten ist auch, daß das Durchschnittsoptimum der proteolytischen Prozesse bei der Autolyse bei 6 liegt, obwohl das Optimum der einzelnen Eiweißfermente sehr verschieden ist: Pepsinasen 3,5, Tryptasen 7, Peptidasen 8. In gewisser Beziehung sind auch die Verdauungssäfte der Wirbellosen diesem Fermentgemisch zu vergleichen, einmal in Hinblick auf die ungefähr gleiche Reaktion, wie auch betreffs der darin enthaltenen Fermente. Vorversuche am Flußkrebsmagensaft haben das Vorkommen einer Peptidase von $p_h = 6,3—6,8$ sichergestellt (die obere und untere Grenze ihrer Wirksamkeit ist noch nicht bestimmt). Gelatine wird in einem weiten Bereich verflüssigt von $p_h = 3—8$; ja noch bei $p_h = 2,2$ trat eine, wenn auch geringere Verflüssigung ein. (Es braucht wohl kaum betont zu werden, daß die Wirkung von Bakterien sicher ausgeschlossen war; Kontrollproben von Gelatine + Puffergemisch, ohne Fermentlösung, ergaben stets Gelatinierung beim

Abkühlen.) Das Verhalten gegen andere Eiweißkörper ist noch nicht geklärt. Bei der Einwirkung auf Kasein war nach vier Tagen die Tryptophanreaktion am stärksten bei 7,3, aber auch noch bei 4,1, selbst 3,0 wahrnehmbar, nicht bei 8,3. (Es wurde bisher noch nicht geprüft, ob nicht das Maximum der Tryptophanreaktion bereits überschritten war.) Versuche mit getrocknetem Fibrin fielen bisher negativ aus. Das Vorhandensein einer Pepsinase und einer Tryptase ist aber durch die Proben mit Gelatine und Kasein wahrscheinlich gemacht. Es handelt sich also auch hier um ein Gemisch von Eiweißfermenten, deren Optima weit auseinander liegen, die aber bei der im Verdauungssaft herrschenden Reaktion von mittlerem Aziditätsgrad noch zur Wirkung kommen. Damit erreicht der Wirbellosenorganismus die größtmögliche Ausnutzung der Nahrung in seinem meist nur einhöhligen Verdauungsdarm (Unterschied gegenüber Wirbeltieren: Magen und Dünndarm).

Was nun die Messungen über die Reaktion in den Verdauungssäften anbelangt, so wurden folgende Befunde gemacht. Winterschlafende *Helix pomatia*: unverdünnter Saft, mit der Chinhydronelektrode: $p_h = 5,43$; mit gleichem Volumen aqua dest. verdünnt, mit der H-elektrode: $p_h = 5,403$. Magensaft von *Helix pomatia*, *Astacus fluviatilis*, *Cancer pagurus* sehr stark mit aqua dest. verdünnt (bis zur Hellgelbfärbung), mit Indikatoren, ohne Puffer: $p_h = 5,8-6,0$. — Eindeutige Ergebnisse lieferte auch die Intravitalfärbung von Daphniden mit Indikatoren zur Bestimmung der h. Eine kleine Tabelle mag den Gang der Untersuchung zeigen.

Indikator	Anwendbarkeit für $p_h =$	Farbenumschlag sauer — alkalisch	Farbe des Darm-inhaltes	p_h des Darmes
Phenolrot	6,8—8,4	gelb — rot	gelb	6,8
Neutralrot	6,5—8,0	rot — gelb	rot	6,5
Bromthymolblau	6,0—7,6	gelb — blau	gelb	6,0
Bromkresolpurpur	5,2—6,8	gelb — purpur	gelb	5,4
Methylrot	4,4—6,0	rot — gelb	orange	5,6

Den Entscheid lieferte Bromkresolpurpur. (Man muß ziemlich konzentrierte Lösungen anwenden, erhält dann aber schon nach $\frac{1}{2}$ Stunde Farbunterschiede.) Vorderdarm, Leberhörnchen und Anfang des Mitteldarmes waren meist deutlich gelb ($p_h = 5,4-5,6$); dann folgte eine rotviolette Zone ($p_h = 6,0-6,2$); der Enddarm zeigte blauviolette Färbung ($p_h = 6,8-7,0$).

Verfüttert man solche Daphniden an hungrige *Hydra*, die infolge Abgabe der Exkrete recht hell geworden sind, so zeigt der Inhalt des Darmes die gleiche Reaktion. Der Farbstoff, der zwischen den Beinen des Krebses hängen geblieben ist und der sich in dem Schalenraum befindliche, schlägt im Darmraum der *Hydra* von alkalischen Farbtönen in saure um. Nach Verlauf mehrerer Stunden sind auch die Verdauungsvakuolen der Eutodermzellen in gleicher Weise gefärbt. Es ist das ein gegenüber den Angaben von R. Beutler abweichendes Ergebnis. Die Verwendung von Kongorot liefert, wie oben auseinandergesetzt, keinen Beweis für alkalische Reaktion.

Leider erwiesen sich die obigen Farbstoffe, mit Ausnahme von Neutralrot, für Infusorien als giftig. Neutralrot ergab stets leuchtend rot gefärbte Vakuolen, was also mindestens einem $p_h = 6,5$ entspricht. Glücklicherweise hatten bei den Fütterungsversuchen mit *Hydra* die ektoparasitischen Infusorien der Gattungen *Kerona* und *Trichodina*, die massenhaft auf den verwendeten *Hydra* herumliefen, geringe Mengen der Farbstoffe aufgenommen. Die gefärbten Vakuolen hoben sich von dem nahezu farblosen Protoplasma des Infusors aufs deutlichste ab, so daß über die Gleichheit des Farbtones mit dem der Vakuolen der *Hydrzellen* bzw. dem Darminhalt der Daphniden kein Zweifel aufkommen konnte.

Noch nicht veröffentlichte Versuche von Müller an Larven von *Calandra granaria* — die Indikatoren wurden dem als Futter dienenden Mehl beigemischt — ergaben im Vorder- und Mitteldarm $p_h = 5,6-5,8$.

Herrn Prof. Kappen und Herrn Dr. Dahm danke ich auch hier bestens für die Ausführung der elektrometrischen Messungen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande](#)

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [82](#)

Autor(en)/Author(s): Krüger P.

Artikel/Article: [Ueber die Reaktion der Verdauungssäfte bei einigen Wirbellosen. 51-58](#)