

Vergleichende Endokrinologie

Rudolf Reinboth



Thieme

Rudolf Reinboth

Vergleichende Endokrinologie

151 Abbildungen in 196 Einzeldarstellungen



1980

Georg Thieme Verlag Stuttgart · New York

Prof. Dr. R. Reinboth

Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität

Saarstr. 21

6500 Mainz

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Reinboth, Rudolf:

Vergleichende Endokrinologie / Rudolf Reinboth.

[Zeichn. von Alfons Drews]. – Stuttgart : Thieme, 1980.

ISBN 3-13-574101-X

Zeichnungen von Alfons Drews

Geschützte Warennamen (Warenzeichen) werden *nicht* besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, daß es sich um einen freien Warennamen handele. Alle Rechte, insbesondere das Recht der Vervielfältigung und Verbreitung sowie der Übersetzung, vorbehalten. Kein Teil des Werkes darf in irgendeiner Form (durch Photokopie, Mikrofilm oder ein anderes Verfahren) ohne schriftliche Genehmigung des Verlages reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

© 1980 Georg Thieme Verlag, D-7000 Stuttgart 1, Herdweg 63, Postfach 732 – Printed in Germany –

Satz: Tutte Druckerei GmbH, Salzweg-Passau, System: Linotype VIP

Druck: Druckhaus Dörr, Inhaber Adam Götz, Ludwigsburg

ISBN 3-13-574101-X

Vorwort

Die vergleichende Endokrinologie ist ein Teilgebiet der Tierphysiologie, das im deutschen Sprachraum nicht nur wenig gepflegt, sondern nachgerade sträflich vernachlässigt wird. Es ist wohl kein bloßer Zufall, wenn es in einem weitverbreiteten und geschätzten Lehrbuch der Tierphysiologie keinen besonderen Abschnitt „Hormone“ wohl aber ein Kapitel „Neurosekretion“ gibt. Es ist müßig, an dieser Stelle der Frage nachzugehen, welche Gründe vielleicht erklären können, warum Hochschulabsolventen über die Koordinationsleistungen des Nervensystems meist ausreichende Kenntnisse besitzen, aber – beispielsweise – die Unterscheidung zwischen Neuro- und Adenohypophyse häufig als rein morphologische Terminologiefrage mißverstehen. Es mutet seltsam an, wenn die Lehrpläne für die Schulen sexualkundlichen Unterricht in Biologie dekretieren, aber niemand von allen Hochschullehrern dieses Faches erwartet, daß sie aus dem Stegreif hormonphysiologische Grundmechanismen der Fortpflanzungsprozesse erläutern können.

Wenn dieses Buch behilflich ist, die Einsicht zu wecken und zu vertiefen, daß alle fundamentalen Lebensprozesse wie z. B. Fortpflanzung, Wachstum, Stoff- und Energiewechsel, etc. ohne das komplizierte Zusammenspiel endokriner Drüsen und ihrer Sekretionsprodukte nicht zu begreifen sind, dann ist eines seiner wichtigsten Ziele erreicht. Und medizinisch und biochemisch orientierte Endokrinologen, die der Zoologie mehr oder weniger ferne stehen, sollten sich von Zeit zu Zeit erinnern, daß ein paar Huftiere, einzelne Nager und einige Primaten nur in sehr begrenztem Maße den Reichtum tierischer Lebensleistungen illustrieren.

Die tragende Rolle hormonal gesteuerter Regulationsprozesse im Leben der Tiere macht die vergleichende Hormonphysiologie (Endokrinologie) zu einem breiten Forschungsgebiet, in dem sich viele biologische Teildisziplinen berühren. Entsprechend groß ist die Schwierigkeit für jeden einzelnen, die Fülle neuer Erkenntnisse noch zu verarbeiten. Der Notwendigkeit zur Spezialisierung vermag schon längst kein Endokrinologe mehr zu entkommen, obwohl gerade sein Arbeitsgebiet die „Zusammenchau“ zwingend fordert.

Objektive und subjektive Grenzen bestimmen Aufbau, Inhalt und Umfang dieses Buches. Die traditionell gewählte Kapitel-Einteilung spiegelt nicht die Wechselwirkungen verschiedener Hormone bei der Steuerung einzelner Regulationsvorgänge wider. Aber sie kommt am ehesten einer (bislang) gewohnten Lernweise entgegen. Benutzer und professionelle Kritiker des Buches werden entscheiden, ob es aktuellen Bedürfnissen entspricht. Diese Überzeugung erspart dem Autor und dem Leser alle Kommentare zu Einzelheiten, über welche sich ausdauernd mit – mehr oder weniger – guten Argumenten streiten läßt.

Vielen Kollegen und Freunden verdanke ich Anregungen, Kritik und Hilfe. Manche überließen mir Präparate oder Originalfotos, andere ga-

ben mir als kompetente Fachleute Rat und Hilfe. Meiner langjährigen Sekretärin, Frau Astrid Reichow, bin ich für viel Geduld und verständnisvolle Zusammenarbeit zu großem Dank verpflichtet. Der Verlag, vertreten durch Herrn Dr. Brekamp, ist auf alle Wünsche in sehr großzügiger Weise eingegangen.

Mont Tremblant/Mainz, im September 1979

R. REINBOTH

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	III
Einleitung	1
Der Begriff „Hormon“	1
Produktionsstätten der Hormone	3
Morphologie hormonproduzierender Zellen	3
Neurohumorale Stoffe (Neurotransmitter)	6
Neurohormone	7
Methoden endokrinologischer Forschung	9
Testverfahren	14
Gebrauch radioaktiver Isotope	15
Immunologische Techniken	19
Vergleichende Endokrinologie der Wirbeltiere	23
Zur Vergleichenden Anatomie des endokrinen Apparates der Wirbeltiere	23
Hypophyse	23
Das Zwischenhirn als Hormonbildungsstätte	25
Urophyse	28
Schilddrüse	29
Nebenschilddrüsen	29
Ultimobranchialkörper	31
Thymus	32
Inselgewebe des Pankreas	32
Darmkanal	33
Gonaden	33
Placenta	34
Adrenalorgane	34
Stanniussche Körperchen	37
Schilddrüse	38
Biochemie der Schilddrüsenhormone	38
Physiologische Wirkungen der Schilddrüsenhormone	42
Einfluß von Schilddrüsenhormonen auf die Wärmeproduktion ..	42
Einfluß auf Wachstum und Entwicklung	44
Stoffwechselwirkungen	49
Beteiligung von Schilddrüsenhormonen an anderen physiolo- gischen Prozessen	50
Thyreostatika (Goitrogene)	52
Nebenschilddrüsen	54
Chemie des Parathyroidhormons	55
Physiologie des PTH	57

VI Inhaltsverzeichnis

Effekte einer operativen Entfernung der Nebenschilddrüsen	57
Tetanie	60
Wirkungsmechanismus des PTH	61
Calciumresorption durch den Darm und die Rolle des Vitamins D	64
Testverfahren für PTH	65
Ultimobranhialdrüsen	66
Chemie des Calcitonins	66
Physiologische Wirkungen des Calcitonins	67
Vergleichende Physiologie des Calcitonins	70
Calcitonin und Stanniussche Körperchen bei Fischen	73
Testverfahren für Calcitonin	74
Endokrines Pankreas	76
Biochemie und Vorkommen des Insulins	76
Biochemie und Vorkommen des Glukagons	80
Physiologische Wirkungen des Insulins und Glukagons	81
Zuckerkrankheit (Diabetes mellitus)	81
Vergleichende Physiologie des Insulins	85
Kontrolle der Insulinsekretion	88
Physiologische Wirkungen des Glukagons	89
Sonstige Pankreashormone	93
Steroidhormone	95
Nomenklatur und Einteilung der Steroidhormone	95
Vorkommen und Bildung von Steroidhormonen und verwandten Verbindungen	101
Biosynthese und Abbau der Steroidhormone	102
Steroidogenes Adrenalgewebe	107
Hormone des steroidogenen Adrenalgewebes	107
Physiologie der steroidproduzierenden Adrenalkomponente	110
Glucocorticoide	112
Klinische Bedeutung von Corticosteroiden	114
Vergleichende Physiologie der Glucocorticoide	117
Circadiane Rhythmen in der Sekretion von Glucocorticoiden	120
Mineralocorticoide	122
Vergleichende Physiologie der Mineralocorticoidwirkung	125
Corticoidsteroidoide und Elektrolythaushalt bei Fischen	129
Stanniussche Körperchen	132
Das Renin-Angiotensin-System	133
Renin-Angiotensin-System bei Säugetieren	133
„Renin-Angiotensin“-System bei Nichtsäugern	137
Catecholaminogenes Adrenalgewebe	140
Bildung und Vorkommen von Adrenalin und Noradrenalin	140

Physiologische Wirkungen des Adrenalins und Noradrenalins	141
Einflüsse auf Muskelzellen	144
Beeinflussung des Intermediärstoffwechsels	145
Sonstige Effekte der Catecholamine	147
Catecholamine in „Notfall“-Situationen	149
Gonaden als Hormondrüsen	151
Testes	151
Androgene Hormone	151
Physiologische Wirkungen der Androgene	156
Einfluß auf akzessorische Geschlechtsdrüsen und sekundäre Geschlechtsmerkmale	157
Regulation der Testisfunktion	162
Stoffwechselwirkungen der Androgene	162
Ovarien	163
Ovarialhormone	163
Das Ovar als Produktionsstätte für Keimzellen und Hormone . . .	164
Fortpflanzungszyklen	169
Menstruationszyklus	170
Östruszyklen bei Säugern	175
Fortpflanzungszyklen bei Submammaliern	177
Physiologische Wirkungen der weiblichen Sexualhormone	178
Progesterone	178
Östrogene	179
Die Rolle der Sexualsteroiden bei der Geschlechtsdifferenzierung . . .	183
Hormone des Uterus und der Placenta	189
Menschliches Choriongonadotropin (HCG)	189
Schwangerschaftstest	191
Pregnant Mare Serum (PMS)	192
Menschliches Chorion-Somatomammotropin (HCS)	192
Sonstige Eiweißhormone der Placenta	195
Placentare Steroide	195
Progesteron	195
Östrogene	198
Gastrointestinalhormone	202
Chemie der Gastrointestinalhormone	203
Physiologie der Gastrointestinalhormone	204
Thymus	208
Epiphyse	212
Sekretionsprodukte der Epiphyse	212
Physiologische Einflüsse der Epiphyse	215
Hypophyse	219

Adenohypophyse	220
Pars distalis (Hypophysenvorderlappen)	220
Rückkopplungsmechanismen	221
Adrenocorticotropes Hormon (ACTH)	223
Schilddrüsenstimulierendes Hormon (TSH)	229
Gonadotropine	230
Prolactin (PRL)	240
Wachstumshormon (STH)	255
Lipotropin	267
Pars intermedia	268
Morphologische und funktionelle Grundlagen des Farb- wechsels	269
Neurohypophyse (Pars nervosa).....	278
Chemie und Vorkommen der neurohypophysären Hormone	280
Physiologische Wirkungen	282
Vasopressin	285
Oxytocin	288
Urophyse und kaudales neurosekretorisches System	292
Releasing Hormone	295
Thyrotropin-Releasing-Hormon (TRH)	298
Gonadotropin-Releasing-Hormon (LH/FSH-RH)	301
Hypothalamische Steuerung der STH-Sekretion	305
Prolactin-Hemmfaktor (PIF)	306
MSH-Hemmfaktor (MIF)	308
Corticotropin-Releasing-Faktor (CRF)	308
Extrahypothalamisches Vorkommen der hypophysiotropen Hormone	309
Wirkungsweise der Hormone	310
Hormonwirkung auf Transkriptionsvorgänge im Zellkern	311
Hormonwirkungen über das Adenylatcyclyase-cAMP-System	315
Cyclisches Guanosinmonophosphat (cGMP)	322
Prostaglandine	324
Kallikrein-Kinin-System	329
Vergleichende Endokrinologie bei Wirbellosen	330
Anneliden	332
Polychaeta	332
Wachstum und Regeneration	332
Fortpflanzung und Epitokie	334
Eigenschaften und Herkunft des Gehirnhormons	336
Oligochaeta	337
Hirudinea	338

Crustaceen	340
Endokriner Apparat	340
Hormonphysiologie	342
Endokrine Kontrolle der Häutungsprozesse	342
Wirkungen des hyperglykämischen Hormons	346
Steuerung von Pigmentbewegungen	348
Einfluß der Pericardialorgane auf den Herzschlag	351
Steuerung von Gonadenfunktionen	351
Insekten	357
Endokrines System	357
Chemie der Hormone	358
Physiologie der Hormone	360
Endokrine Steuerung der Häutung	360
Diapause	365
Hormone und Fortpflanzung	369
Fortpflanzungs- und Sozialverhalten	373
Stoffwechselwirkungen	380
Wasserhaushalt	383
Farbwechsel	385
Hormone als Insektizide?	386
Weichtiere (Mollusca)	389
Endokrine Strukturen	389
Hormonal geregelte Mechanismen	390
Muscheln und Schnecken	390
Tintenfische	394
Stachelhäuter (Echinodermata)	398
Anhang	401
Literatur	404
Sachregister	425

Einleitung

Die wissenschaftliche Endokrinologie nahm im Jahre 1849 ihren Anfang. Der damals an der Universität Göttingen lehrende Arzt und Physiologe BERTHOLD kapaunisierte Hähnchen, das heißt, er entfernte den Tieren auf operativem Wege die Geschlechtsorgane. Bei einem Teil seiner Versuchsobjekte pflanzte er einen der beiden Hoden in die Leibeshöhle zurück. Die Hähne mit den Testis-Implantaten zeigten normales sexuelles Verhalten und die Geschlechtscharaktere glichen denen normaler männlicher Tiere. Bei den vollständig kastrierten Vögeln jedoch machten sich Veränderungen im Verhalten bemerkbar, und der für das männliche Geschlecht typische Hahnenkamm bildete sich zurück. Da ein Testis-Implantat, dessen ursprüngliche nervöse Verbindungen durch die Operation zerstört worden waren, diese Veränderungen verhindern oder rückgängig machen konnte, schloß BERTHOLD aus seinen Versuchen, daß die Hoden Stoffe in das Blut abgeben müssen, welche für die Aufrechterhaltung des männlichen Verhaltens und der sekundären Geschlechtscharaktere verantwortlich sind. Zwar weichen die Einzelheiten in der Deutung der Versuchsergebnisse durch BERTHOLD von unseren heutigen Vorstellungen ab, aber seine Grundannahme, daß Organe spezifische Materialien in das Blut abgeben, diese Stoffe über das Gefäßsystem zu bestimmten Stellen des Körpers gelangen, wo sie speziellen Zwecken dienen, macht ihn zum Begründer der Endokrinologie.

Die Kastration von Menschen und Haustieren ist ein schon im Altertum häufig praktiziertes Verfahren. ARISTOTELES beschrieb mit großer Genauigkeit die Kastrationseffekte bei Vögeln und verglich sie mit den Veränderungen, die sich an kastrierten Männern beobachten lassen. Obwohl zu jener Zeit noch nicht verstanden wurde, welche Mechanismen hierbei im Spiele sind, zeigte die Erfahrung immerhin deutlich, daß die Hoden für die Geschlechtsmerkmale und das Fortpflanzungsvermögen von Bedeutung sind.

In der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts häuften sich allmählich Beobachtungen über den Zusammenhang zwischen den Funktionen bestimmter Organe, die wir heute als endokrine Drüsen kennen, und physiologischen Leistungen. So stellen z. B. v. MERING und MINKOWSKI im Jahre 1889 fest, daß Hunde, denen man die Bauchspeicheldrüse entfernte, zuckerkrank wurden.

Der Begriff „Hormon“

Das Wort „Hormon“, der Schlüsselbegriff der Endokrinologie, wurde im Jahre 1905 durch den englischen Physiologen STARLING geprägt. Gemeinsam mit seinem Kollegen BAYLISS hatte er den Mechanismus der

Produktion von Verdauungssäften durch die Bauchspeicheldrüse untersucht.

In methodisch sehr sauber durchgeführten Experimenten konnten beide Forscher nachweisen, daß beim Eintritt von angesäuertem Speisebrei aus dem Magen in den Zwölffingerdarm dessen Schleimhaut eine Substanz in das Blut abgibt, welche die Bauchspeicheldrüse zu einer schnellen Absonderung von Pankreassaften veranlaßt. Der Wirkungsstoff des Zwölffingerdarms wurde von den beiden Forschern „Sekretin“ genannt. STARLING versuchte, den gefundenen Wirkungsmechanismus allgemein zu beschreiben und definierte deshalb den Begriff „Hormon“ als eine Substanz, die von Zellen in einem Teil des Körpers abgegeben wird und (auf dem Blutwege) zu einem anderen Teil des Organismus gelangt, wo sie in sehr geringen Konzentrationen wirksam wird und das Wachstum oder die Aktivität der Zellen reguliert. Das Wort „Hormon“ leitet sich von dem griechischen Verb *hormao* (antreiben, erregen) ab. Obwohl wir heute wissen, daß die Substanzen, welche STARLING mit seiner Definition meint, nicht nur stimulierende, sondern häufig auch hemmende Wirkungen haben, hat sich die Bezeichnung „Hormon“ fest in den wissenschaftlichen Sprachgebrauch eingebürgert.

Hormone sind chemische Botenstoffe, die an ihren Wirkorten in hochspezifischer Weise in Stoffwechselprozesse eingreifen, welche bei der Vervielfältigung und Entwicklung der Zellen sowie bei der Aufrechterhaltung ihrer besonderen Lebensfunktionen eine Rolle spielen. Es ist charakteristisch für die Hormone, daß geringe Mengen, welche im μg -Bereich liegen, für die Entfaltung ihrer Wirkungen ausreichen.

Wie die Nerven, so fungieren auch die Hormone als Kommunikationsmittel zwischen verschiedenen Teilen des Organismus und dienen somit der Koordination und Kontrolle physiologischer Leistungen. Im Unterschied zur nervösen Koordination verlaufen die hormonal gesteuerten Prozesse langsamer und müssen in Minuten und Stunden, wenn nicht gar nach Tagen und Wochen gemessen werden. Langfristige Regelprozesse im Stoffwechsel, beim Wachstum und in der Fortpflanzung stehen unter hormonaler Kontrolle.

Chemisch gesehen gehören die Hormone verschiedenartigen Stoffgruppen an. Einige von ihnen sind Aminosäuren oder Derivate von Aminosäuren (z. B. Thyroxin, Adrenalin, Melatonin), andere sind Fettsäurederivate (Juvenilhormon, Prostaglandine), kurzkettige Peptide (z. B. Oxytocin, Releasing-Hormone), langkettige Peptide (z. B. ACTH, Insulin, Glukagon), Proteine (z. B. Gonadotropine, Wachstumshormon) und Steroide (z. B. Sexualhormone, Ecdyson).

Auch hinsichtlich ihrer Produktionsorte und ihrer Wirkungen zeigen die Hormone eine ungemein breite Mannigfaltigkeit (Tab. 1).

Produktionsstätten der Hormone

Die hormonproduzierenden Zellen haben drüsigen Charakter und sind für ihre Aufgabe besonders spezialisiert. In der Mehrzahl der Fälle sind jene Zellen zu Geweben vereinigt oder bauen ganze, zumeist makroskopisch erkennbare Organe auf. Es ist ein hervorstechendes Merkmal aller hormonproduzierenden Gewebe und selbst großer Hormondrüsen, daß sie keine Ausleitungswege für die von ihnen erzeugten Drüsensekrete, die Hormone, besitzen. Die Hormone werden von den Zellen direkt in ihre Umgebung abgegeben und gelangen über das Kreislaufsystem, seltener durch Diffusion über kurze Strecken, an ihren Wirkort. Die Hormondrüsen unterscheiden sich damit grundsätzlich von allen anderen uns bekannten Drüsen, welche ihre Sekrete über einen besonderen Ausführungsgang an die Körperoberfläche oder in Körperhöhlen hinein abgeben (z. B. Milchdrüsen, Speicheldrüsen). Die Drüsen ohne Ausführungsgang werden als endokrin den exokrinen Drüsen gegenübergestellt. Die unmittelbare Abgabe von Stoffen aus Organen direkt an das Blut war im Jahre 1855 durch den französischen Physiologen CLAUDE BERNARD als „innere Sekretion“ bezeichnet worden. Im Unterschied zu BERNARD verstehen wir heutzutage hierunter ausschließlich die Abgabe von Hormonen aus endokrinen Drüsen, und damit findet auch der erst am Anfang dieses Jahrhunderts geprägte Begriff „Endokrinologie“ als Lehre von den Drüsen mit innerer Sekretion seine sprachliche Erklärung.

Die endokrinen Zellen, bzw. Gewebe und Organe (ihre Gesamtheit: das Endokrinium) liegen weit verstreut im tierischen Organismus. Wenn die Gesamtheit aller endokrinen Drüsen eines Tieres vielfach als sein endokrines System bezeichnet wird, so ist dies rein operational, d. h. unter Funktionsgesichtspunkten, zu verstehen. Entwicklungsgeschichtlich tragen alle drei Keimblätter zum Aufbau der endokrinen Drüsen bei (vgl. Tab. 1).

Morphologie hormonproduzierender Zellen

Obwohl der Begriff „Drüse“ in erster Linie einen funktionellen Aspekt hat – Produktion (Speicherung) und Absonderung von Substanzen –, verbindet man mit dieser Bezeichnung in der Regel auch die morphologische Charakterisierung, daß Drüsenzellen besonders differenzierte Epithelzellen sind. Dieses Merkmal gilt bei den Wirbeltieren für die Mehrzahl der endokrinen Drüsen. Die histologische Struktur einiger Hormondrüsen zeigt den epithelialen Charakter der hormonproduzierenden Zellen auf den ersten Blick. Schilddrüse und Nebennierenrinde der Säuger können uns als besonders gute Beispiele hierfür dienen (Abb. 1). Das Nebennierenmark der höheren Wirbeltiere hingegen und die ihm homologe

Tabelle 1 Überblick über die wichtigsten Komponenten des Endokriniums bei Wirbeltieren.

Produktionsort	Entwicklungs- geschichtl. Herkunft	Name	Hormon(e) (chemische Natur)	Wirkungen
Neurosekretorische Hypothalamuskern	Ektoderm	Releasing-Hormone neurohypophysäre Hormone	Oligopeptide Oligopeptide	Kontrolle der Adeno- hypophyse Einfluß auf Osmoregulation, Förderung der Kontraktion glatter Muskeln Steuerung anderer endokriner Drüsen
Adenohypophyse	Ektoderm	glandotrope Hormone (FSH, LH, ACTH, TSH) Wachstumshormon (STH) Thyroxin Trijodthyronin Parathyroidhormon (PTH) Calcitonin	Polypeptide Polypeptid iodierte Amino- säurederivate Polypeptid Polypeptid Polypeptide	Stimulation von Wachstums- und Stoffwechselprozessen Steigerung der Stoffwechsellaktivität Regulation des Calcium- und Phosphatmetabolismus Kontrolle des Calcium- und Phosphatstoffwechsel Steuerung des Kohlenhydrat- stoffwechsels
Schilddrüse	Entoderm	Insulin Glukagon		
Nebenschilddrüsen (nicht bei Teleostiern)	Entoderm			
Ultimobranchial- gewebe	Entoderm (ektodermale C-Zellen)			
Inselgewebe des Pankreas	Entoderm			
Adrenalorgan (Nebennieren)				
steroidogener Teil (Cortex)	Mesoderm	Corticosteroide (z. B. Cortisol, Corticosteron, Aldosteron)	C ₂₁ -Steroide	Regulation des Kohlenhydrat- sowie des Wasser- und Mineralhaushalts
chromaffiner Teil (Medulla)	Ektoderm	Adrenalin Noradrenalin	Aminosäure- derivate	Einfluß auf Kardiovaskularsystem, Aktivierung des Kohlenhydratstoff- wechsels, Überwindung von Streß- situationen

Fortsetzung Tab. 1

Produktionsort	Entwicklungs- geschichtl. Herkunft	Name	Hormon(e) (chemische Natur)	Wirkungen
Gonaden Ovar	Mesoderm	Östrogene (z. B. Ostradiol) Progesteron Androgene	C ₁₈ -Steroide C ₂₁ -Steroid C ₁₉ -Steroide	Steuerung von Genitalfunktionen Steuerung von Genitalfunktionen
Testis		(z. B. Testosteron)	Steroide	Aufrechterhaltung der Gravidität
Placenta der Säuger	Ektoderm Entoderm Mesoderm	Progesteron Choriongonadotropin Chorionsomato- mammotropin	Polypeptide	Aufrechterhaltung der Gravidität

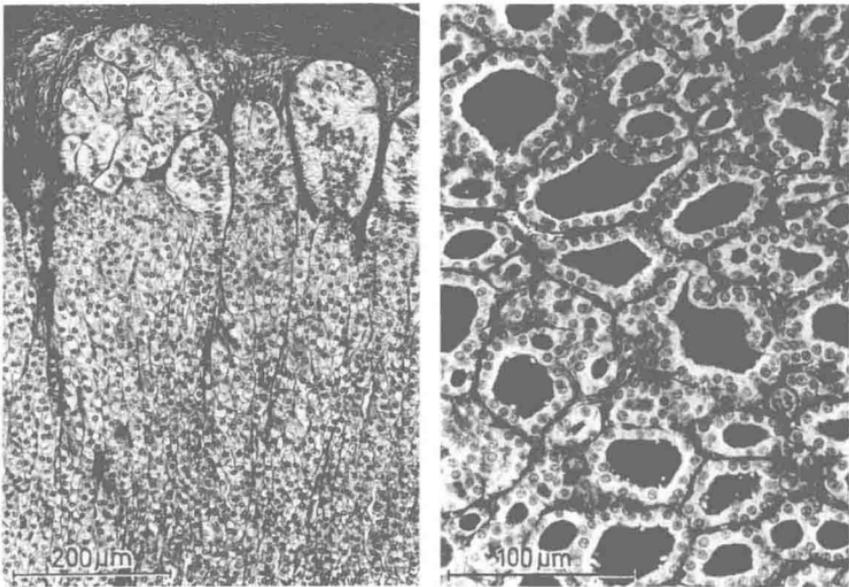


Abb. 1 Histologische Schnitte durch endokrine Drüsen von Hunden (Originalpräparate von Prof. Heidenhain).

a) Nebennierenrinde, b) Schilddrüse.

gen Strukturen bei den übrigen Vertebraten leiten sich von der Neuralleiste ab und ihre Zellen sind modifizierte Neurone. Dieser zweite Typ hormonproduzierender Zellen – sie erzeugen Adrenalin und Noradrenalin – erleichtert uns das Verständnis für einen Vorgang, der als „Neurosekretion“ bezeichnet wird und zu einem Schlüsselphänomen der modernen Endokrinologie geworden ist. Die Neurosekretion, d. h. die Produktion von Hormonen durch Nervenzellen, deren Axon einen Teil des Transportweges für die im Perikaryon synthetisierten Hormone bildet, ist die phylogenetisch älteste Stufe einer hormonalen Koordination. Nervenzellen als Hormonproduzenten spielen vor allem bei den Wirbellosen eine besonders gute Rolle. Die Erzeugung von Hormonen durch epitheliale Organe ist bei den Invertebraten weniger häufig als bei den Wirbeltieren.

Neurohumorale Stoffe (Neurotransmitter)

Wir wissen heute zuverlässig, daß Nervenzellen eine Anzahl physiologischer Substanzen an ihre Umgebung abgeben. Unter diesen spielt das Noradrenalin eine wichtige Rolle, das bei den Wirbeltieren als Neurotransmitter von den meisten postganglionären sympathischen Nervenendigungen gebildet wird. Es ist zwar nicht auszuschließen, daß adrenerische Fasern auch kleine Mengen von Adrenalin bilden, aber es deutet alles darauf hin, daß Noradrenalin in diesen Zellen die eigentliche Überträger-

substanz ist. Extrakte aus Organen, die vom Sympathicus innerviert werden, enthalten normalerweise sowohl Adrenalin als auch Noradrenalin. Wenn man jedoch den zuführenden Sympathicuszweig durchtrennt und damit das Nervengewebe distal von der Schnittstelle zur Degeneration bringt, dann schwindet das Noradrenalin in diesen Organen, während Adrenalin noch immer gebildet wird, wahrscheinlich durch besondere Zellen im Inneren seiner Gewebe. Diese Beobachtungen deuten neben anderen darauf hin, daß die Transmittersubstanz der adrenergischen Nerven allein Noradrenalin und nicht eine Mischung aus Noradrenalin und Adrenalin ist.

Während die Zellen des Nebennierenmarks Noradrenalin in vergleichsweise großen Mengen produzieren und diese Substanz auf dem Blutwege zu weit entfernten spezifischen Wirkorten gelangt – das Noradrenalin spielt damit die Rolle eines Hormons –, beschränkt sich seine Wirkung als Neurotransmitter auf den winzig kleinen Raum der Synapse und ist hier nur für eine äußerst kurze Zeitspanne physiologisch aktiv. Obwohl dieses Konzept der Bildung und physiologischen Wirkung von Neurotransmittern in erster Linie aufgrund von Untersuchungen an Wirbeltieren entwickelt wurde, dürfte es in gleicher Weise auch für die Nervensysteme von Wirbellosen gelten. Bei den Invertebraten spielt vermutlich das Acetylcholin eine wichtige Rolle als Transmittersubstanz. Die Transmitterstoffe werden als neurohumorale Substanzen bezeichnet, da sie als chemische Agentien neuralen Ursprungs über einen Flüssigkeitsraum, die Synapsenspalte, zur Nachbarzelle gelangen.

Neurohormone

Die Produkte neurosekretorischer Prozesse, die Neurohormone, sind scharf von den neurohumoralen Transmittersubstanzen zu unterscheiden. Die neurosekretorischen Zellen gleichen zwar im Bau grundsätzlich gewöhnlichen Nervenzellen, besitzen jedoch bestimmte cytologische Merkmale, die sie epithelialen Drüsenzellen ähnlich machen. Die neurosekretorischen Zellen lassen in ihrem Inneren Sekretgranula erkennen, die sich in der Regel mit bestimmten Farbstoffen leicht anfärben lassen und welche bereits im Lichtmikroskop sichtbar sind. Allerdings ist das färbbare Material, das Neurosekret, meist nur Trägersubstanz für die Hormonmoleküle, die Neurohormone. Die Sekretgranula werden im Axon zu den Nervenendigungen transportiert und geben in diesem Bereich (in der Regel über sogenannte Neurohämälorgane – s. unten) die Neurohormone an den Kreislauf ab. Nur in wenigen Fällen werden Neurohormone direkt vom Perikaryon – ohne axonalen Transport – ins Blut entlassen. Nach Transport über das Gefäßsystem üben die Neurohormone spezifische physiologische Wirkungen an Stellen im Körper aus, welche vom Ort der Hormonabgabe mehr oder minder weit entfernt sind (Abb. 2).