

Zoologie

—

Vorbereitung auf das Vordiplom

Till Biskup

2000

Inhaltsverzeichnis

I Systematik	1
1 Baupläne	3
1.1 Einführung	3
1.1.1 Grundstrukturen bei Tieren	4
1.1.2 Terminologie	5
1.1.3 Nomenklatur	6
1.1.4 Systematik	6
1.1.5 Definition: Leben	7
1.2 Protozoa	8
1.2.1 Systematik	8
1.2.2 Allgemeine Merkmale	9
1.3 Porifera – <i>Schwämme</i>	10
1.4 Coelenterata – <i>Hohltiere</i>	10
Einschub: Keimblatt	12
1.5 Plathelminthes – <i>Plattwürmer</i>	12
1.6 Nemathelminthes – <i>Rund- oder Fadenwürmer</i>	13
1.7 Annelida – <i>Ringelwürmer</i>	15
1.8 Arthropoda – <i>Gliederfüßler</i>	16
1.8.1 Chelicerata — <i>Spinnenartige</i>	17
1.8.2 Crustacea	18
1.8.3 Insecta	18
1.9 Mollusca	20
1.9.1 System	20
1.9.2 allgemeine Organisationsmerkmale	20
1.9.3 Gastropoda	21
1.9.4 Bivalvia	22
1.9.5 Cephalopoda	23
Deuterostomia	24
1.10 Echinodermata (<i>Stachelhäuter</i>)	24
1.11 Tunicata	24
Allgemeine Merkmale der Chordata	25
1.12 Acrania (<i>Schädellose</i>)	25
1.13 Agnatha	26
Allgemeine Merkmale der Gnathostoma	27
1.14 Chondrichthyes <i>Knorpelfische</i>	27
1.15 Osteichthyes <i>Knochenfische</i>	28
Übergang zum Landleben	29
1.16 Amphibia (<i>Lurche</i>)	31
1.17 Reptilia	32
1.18 Aves (<i>Vögel</i>)	33
1.18.1 Anpassung an das Fliegen	34
1.18.2 Singen	35
1.18.3 Ernährung	35
1.18.4 Fortpflanzung	35
1.18.5 Urogenitalsystem	35
1.19 Mammalia	36
1.19.1 Systematik	37
1.19.2 neu entwickelte Merkmale	37

1.19.3	Nahrungsaufnahme/–verarbeitung	38
1.19.4	Rhinogradentia	38
II Physiologie		40
Einleitung		42
2	Atmung, Atmungsorgane	43
2.1	Grundlagen der Atmung	43
2.1.1	Diffusion	43
2.1.2	Verfügbarkeit von Sauerstoff	44
2.1.3	General remarks about respiration in water and air	44
2.1.4	Atmungsorgane — eine Übersicht	45
2.2	Kiemen	45
2.3	Lungen	46
2.3.1	Amphibia	48
2.3.2	Mammalia	49
2.4	Haut	50
2.4.1	Amphibia	50
2.4.2	Mammalia	51
2.5	Tracheen	52
2.6	Atmung bei Fröschen und Säugetieren	53
2.6.1	Frösche (Anura)	53
2.6.1.1	Überblick: Atmung bei Fröschen	53
2.6.1.2	Kiemenatmung	55
2.6.1.3	Lungenatmung	55
2.6.1.4	Hautatmung	56
2.6.2	Säugetiere (Mammalia)	57
2.6.2.1	Lunge	57
2.6.2.2	Hautatmung	59
2.7	Gewebeatmung	60
2.7.1	Sauerstoff–Versorgungskette	60
2.7.2	Diffusion von Sauerstoff im Gewebe	60
2.7.3	Antransport und Utilisation von O ₂ im Gewebe	60
2.7.4	Störungen in der Gewebs–O ₂ –Versorgung	60
2.7.5	Gewebsstoffwechsel bei O ₂ –Mangel	60
2.8	Atmungsregulation	60
2.8.1	Atemzentren	60
2.8.2	Einflüsse auf das Atemzentrum	60
2.8.2.1	Nicht rückgekoppelte Einflüsse	60
2.8.2.2	Rückgekoppelte Einflüsse	60
2.8.3	O ₂ –Mangel–Atmung	60
2.8.4	Einstellung der Ruheatmung	60
2.8.5	Atmung bei Arbeit	60
3	Blut, Kreislauf, Stofftransport	61
3.1	Atemgastransportfunktion des Blutes	65
3.1.1	O ₂ –Bindung im Blut	65
3.1.1.1	Bestimmung der O ₂ –Bindungskurve	65
3.1.1.2	Art des O ₂ –Transportes	65
3.1.1.3	Form der O ₂ –Bindungskurve	65
3.1.1.4	Physiologische Bedeutung der sigmoiden Gestalt	65
3.1.2	Einflüsse auf die O ₂ –Bindungskurve	65
3.1.2.1	Temperatur	65
3.1.2.2	pH–Wert (Bohr–Effekt)	65
3.1.2.3	Hämoglobin–Konzentration	65
3.1.2.4	Phosphorverbindungen	65
3.1.3	Inaktives Hämoglobin	65
3.1.3.1	CO–Hämoglobin	65

3.1.3.2	Methämoglobin	65
3.1.4	CO ₂ -Bindung im Blut	65
3.1.4.1	CO ₂ -Bindungskurve	65
3.1.4.2	Art des CO ₂ -Transports	65
3.1.5	Einflüsse auf die CO ₂ -Bindungskurve	65
3.1.5.1	Temperatur	65
3.1.5.2	pH-Wert	65
3.1.5.3	Hb-Konzentration	65
3.1.5.4	O ₂ -Sättigung (Haldane-Effekt)	65
3.1.5.5	Physiologische Bindungskurve	65
3.1.6	Verteilung von CO ₂ und Austauschvorgänge zwischen Plasma und Erythrocyten	65
3.1.6.1	Chlorid/Bikarbonat-Austausch (Hamburger shift)	65
3.1.6.2	Beteiligung verschiedener Fraktionen von CO ₂ am CO ₂ -Transport im Blut	65
3.1.6.3	Hyperventilation und RQ	65
3.1.6.4	Resorption von Gasblasen im Gewebe	65
4	Regelung, Temperatur-Regulation, Hormone	66
4.1	Regelkreis	66
4.2	Aufrechterhaltung der Körpertemperatur	67
4.2.1	Allgemeines und Definitionen	67
4.2.2	Poikilotherme Tiere	69
4.2.3	Homoiotherme Tiere	69
4.2.4	Metabolismusraten im Vergleich	70
4.2.5	Regelkreis der Körpertemperatur	71
4.2.6	Hibernation und Torpor	71
4.3	Hormonale Kontrolle	72
5	Exkretion, Osmoregulation	73
5.1	Exkretionsprodukte	73
5.2	Exkretionsmechanismen	73
5.3	Exkretionsorgane	73
5.3.1	Vertebrata	73
5.3.2	Invertebrata	74
6	Ernährung, Nahrungsaufnahme, Verdauung	75
6.1	Einführung	75
6.1.1	Teilfunktionen	75
6.1.2	Übergeordnete Prinzipien	76
6.2	Verdauungsorgane	76
6.3	Pflanzenfresser	77
6.4	Gebiß	78
7	Bewegung	79
7.1	Muskeln	79
7.1.1	Bau	79
7.1.2	Funktion	80
7.2	Geißeln und Cilien	81
7.2.1	Struktur	82
7.2.2	Funktion	83
7.2.3	Koordination	84

8	Nervensystem und Sinnesorgane	85
8.1	Einführung und Definitionen	85
8.2	Kriterien für die Leistungsfähigkeit von Sinnesorganen	86
8.2.1	absolute Empfindlichkeit (Verstärkungskaskaden)	86
8.2.2	Empfindlichkeitsbereich & Adaption	87
8.2.3	Unterschiedlichkeitsempfindlichkeit	87
8.3	Vorgänge in den Sinneszellen	87
8.3.1	Transduktion	87
8.3.2	Codierung	88
8.3.3	Adaption	88
8.3.4	Empfindlichkeit	88
8.3.5	Spezifität der Sinnesbahnen	89
8.4	Neuronale Koordination	89
8.4.1	Nervensystem	89
8.4.2	Bau der Nervenzelle	89
8.4.3	Ruhepotential	90
8.4.4	Entstehung eines Aktionspotentials	91
III	Neuro- und Sinnesphysiologie	93
9	Nervensystem	95
9.1	Einführung	95
9.2	Grundbauplan des WT-Gehirns & Bausteine des NS	97
9.2.1	Neuronen	97
9.2.2	Gliazellen	97
9.3	Signale des NS	98
9.3.1	Ruhepotential	98
9.3.2	Elektrotonische Potentiale	98
9.3.3	Nervenimpulse	98
9.4	Synaptische Übertragung	98
9.4.1	Elektrische und chemische Synapsen	98
9.4.2	Prä- und postsynaptische Ereignisse	98
9.4.3	Regulation, Plastizität	98
9.5	Entwicklung des NS	98
10	Sensorik	99
10.1	Prinzipien der Informationsverarbeitung	99
10.2	Sensorische Transduktionsmechanismen	99
10.2.1	Mechanotransduktion	99
10.2.2	Chemotransduktion	99
10.2.3	Phototransduktion	99
10.3	Sinnesleistungen	99
10.3.1	Sehen	99
10.3.2	Hören	99
IV	Zellbiologie	100
11	Zellbiologie	102
11.1	Einführung	102
11.1.1	Zeittafel der Zellbiologie	102
11.1.2	Techniken der Zelluntersuchung	102
11.2	Die Zelle im Überblick	102
11.2.1	Zellorganellen	103
11.2.2	chemische Grundbausteine	104
11.3	Genetik	107
11.3.1	Zellzyklus	107
11.3.2	Mitose	108

V	Entwicklungsbiologie	109
12	Entwicklungsbiologie	111
12.1	Entwicklungsvorgänge bei Protozoa	111
12.2	Entwicklungsvorgänge bei Metazoa	111
12.2.1	Entstehung der Gameten	112
12.2.1.1	Spermatogenese	112
12.2.1.2	Oogenese	113
12.2.2	Befruchtung	113
12.2.3	Embryonalentwicklung	113
12.2.3.1	Furchung	113
12.2.3.2	Gastrulation	113
12.2.4	Organogenese	113
VI	Evolution	115
13	Einführung in die Evolution	117
13.1	Theorien, Grundlagen	117
13.2	Verwandtschaft	118
13.3	Soziobiologie	119
13.4	Evolutionäre Erkenntnistheorie, Evolutionäre Ethik	120

Abbildungsverzeichnis

2.1	Prozentueller Anteil der Hautatmung an der Gesamtatmung bei einigen ausgewählten Amphibien. Bei den Lungenlosen Salamandern (Plethodontidae) liegt dieser Anteil bei 100 Prozent (nach: FEDER & BURGGREN, 1986, aus: HOFRICHTER, 1998)	57
7.1	Axonem einer Cilie oder Flagelle quer, schematisch, bei Blickrichtung vom Kinetosom zum freien Cilienende, nach CZIHAK ET AL. (1996)	83

Teil I

Systematik

Kapitel 1

Baupläne

Literatur

Wehner/Gehring: Zoologie, Thieme, Stuttgart

- Standardwerk

Remane/Storch/Welsch: Kurzes Lehrbuch der Zoologie, Fischer, Stuttgart

Hickman/Roberts/Larson: Integrated Principles of Zoology, Mosby, St. Louis

- anschaulich, mit Bildern

Werner: Wortelemente lateinisch-griechischer Fachausdrücke in den biologischen Wissenschaften, Suhrkamp

Hentschel, Wagner: Zoologisches Wörterbuch

Lundberg: Wortschatz der allgemeinen Zoologie

1.1 Einführung

- Schätzungen der Gesamt-Artenzahl zwischen 1,5 und 30 Mio.
 - größtenteils Kleinlebewesen
- Unterscheidung zwischen Artenzahl und Biomasse wichtig
 - Biomasse: Pflanzen 99% - Tiere 1%
 - Artenzahl: Pflanzen 24% - Tiere 26%
- vermutlich in der Beweglichkeit der Tiere begründet
 - bessere Anpassungsmöglichkeit
- gleiche Regeln in der funktionellen Anatomie für alle Tiere
 - Gründe:
 - * gemeinsamer Ursprung
 - * endliche Zahl an Möglichkeiten der Stoffwechselprozesse
 - * zellulärer Aufbau
 - wichtigster und grundlegendster Übereinstimmungspunkt
- bei Tieren nur Eukaryoten
- erste Lebensspuren 3,6 Mrd. Jahre alt
 - Prokaryota ab 3,5 Mrd. Jahre
 - Eukaryota ab 1,5 Mrd. Jahre
- O₂ Gift
 - vor 2 Mrd. Jahren Konzentration für anaerobe Lebewesen lebensbedrohlich

- daher Entwicklung aerober Lebewesen
- in der Anatomie auch extrazelluläre Strukturen
 - Beispiele
 - * Knochen, Blutplasma, Sehnen, Knorpel
 - * Wirbellose: Chitinpanzer
 - hauptsächlich Stütz- und Stabilisierungsstruktur
- Gewebe
 - 4 Grundtypen
 - 1. Epithelgewebe
 - Epithel - äußere Schicht eines Organismus, Randstruktur
 - Bsp.: Haut, Darm
 - 2. Bindegewebe
 - Stützstrukturen mit lebendigen Bestandteilen
 - oft wenige Zellen und viele Faserelemente
 - 3. Muskelgewebe
 - dienen der Motorik
 - 4. Nervengewebe

1.1.1 Grundstrukturen bei Tieren

- Protozoa (Einzeller)
 - erfüllen alle Merkmale des Lebens in einer einzigen Zelle
 - hohe Differenzierung innerhalb der Zelle
 - es gibt Einzeller, die lernen können (Bsp.: Pantoffeltierchen)
- Metazoa (Mehrzeller)
 - ab ca. 0,9 Mrd. Jahren
 - zelluläre Organisation
 - Gewebe

Gewebe Gruppe gleicher oder ähnlicher Zellen mit gemeinsamer Funktion. Schon bei Schwämmen vorhanden.

- Organstufe
 - Organe aus mehr als einem Gewebe
 - gleiche Funktion der beteiligten Gewebe
 - schon bei einfachen Würmern
- Organsysteme
 - bei den meisten Tieren
- meist 11 Organsysteme
 - *Stabilität*
 1. Integument (Haut)
 2. Muskeln
 3. Skelettstruktur
 - *Stoffwechselfunktionen*
 4. Verdauungssystem

- 5. Atmungssystem
 - 6. Kreislaufsystem
 - 7. Exkretionssystem
 - *Koordination*
 - 8. Nervensystem
 - 9. endokrines System
 - 10. Immunsystem
 - *Fortpflanzung*
 - 11. Reproduktionssystem
- bieten Anhaltspunkt zur Bauplananalyse
 - Aufgabenteilung
 - erlaubt Entstehung komplexerer Organismen
 - Metamerie
- Metamerie** Körpergliederung in mehrere aufeinanderfolgende, entweder gleichartige (homonome M.) oder ungleichartige (heteronome M.) Segmente (Metamere) (WEHNER und GEHRING, 1995)
- wichtig auf dem Weg zu größeren Organismen
 - Bsp.: Regenwurm, Insekten
 - auch bei Wirbeltieren (Wirbel)
 - strittig, ob evolutionär Ursache identisch

1.1.2 Terminologie

- Achsen:
 - sphärisch (kugelig, Volvox)
 - radial (kreisförmig, Qualle)
 - bilateral (Asymmetrie von links und rechts)
 - * Vorteile bei der Bewegung (Orientierung)
 - * ergibt festgelegte Bewegungsrichtung
 - * vorne Konzentration der Sinnesstrukturen
 - Encephalisation (“Kopf”bildung)
- Schnitte:
 - median
 - * senkrecht zentriert in der Körperachse
 - sagittal
 - * senkrecht periphär in der Körperachse
 - transversal
 - * horizontal in der Körperachse
 - frontal
 - * orthogonal zur Körperachse in der Kopfregion
 - coronal
 - * spezifisch beim Menschen
 - * orthogonal zur Wirbelsäulenachse am Kopf
- Lagebezeichnungen
 - rostral = cranial = anterior — vorne

- posterior = caudal — hinten
- distal — weiter vom Körper entfernt
- proximal — am Körper
- zentral, periphär — am Körper
- oral ⇔ aboral
 - * z. B. bei Seeigeln

1.1.3 Nomenklatur

- hierarchisch-taxonomisches System von Linné
- lat. Doppelname
 - 1. Gattung (Subst., erster Buchstabe groß)
 - 2. Art (Adj., erster Buchstabe klein)
 - (3. Unterart)
 - + [AUTOR]
 - * wenn nicht angegeben oder “L.”, dann von Linné selbst

Taxonomie		
Art	species	<i>species</i>
Gattung	genus	<i>genus</i>
Familie	family	<i>familia</i>
Ordnung	order	<i>ordo</i>
Klasse	class	<i>classis</i>
Stamm	phylum	<i>phylum</i>
Reich	kingdom	<i>regnum</i>

Art Gesamtheit der Individuen, die miteinander fortpflanzungsfähige Nachkommen zeugen können; alle Individuen einer Fortpflanzungsgemeinschaft. Einzige unabänderliche taxonomische Kategorie.

Rasse morphologisch definierte Unterteilung der Art
Unterteilung nach Autor verschieden, aber (zum Teil) konventionell festgelegt

1.1.4 Systematik

- Kriterien
 - morphologische Ähnlichkeit
 - inzwischen durch molekularbiologische Untersuchungen ergänzt
- systematische Kriterien
 - Morphologie
 - * aber: Anpassung ergibt oft ähnliche Gestalt (**Analogie**)
 - Homologie

Homologie strukturelle Ähnlichkeit, die durch gemeinsame Information aus einem Informationsspeicher zustande kommt (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - Kladistik
 - * HENNIG (1950)

“Kladistik” *phylogenetische Systematik*, geht von einer Merkmalsanalyse aus, bei der ursprüngliche Merkmale (*Plesiomorphien*) von abgeleiteten Merkmalen (*Apomorphien*) unterschieden werden. Systematische Gruppen (*Taxa*) werden nur durch Übereinstimmung in abgeleiteten Merkmalen (*Synapomorphien*) begründet und ihrer Schwestergruppe (*Adelphotaxon*) gegenübergestellt. HERDER VERLAG (1983-92 und 1994/95)

apomorph entwickeltes (abgeleitetes) Merkmal
plesiomorph ursprüngliches (primitives) Merkmal
Synapomorphie gemeinsamer Besitz eines apomorphen Merkmals
Symplesiomorphie gemeinsamer Besitz eines plesiomorphen Merkmals
monophyletisch gemeinsamer Vorfahre mit kennzeichnendem Merkmal
alle Nachfahren gehören zur Gruppe
paraphyletisch gemeinsamer Vorfahre mit kennzeichnendem Merkmal
nicht alle Nachfahren gehören zur Gruppe
polyphyletisch kein gemeinsamer Vorfahre mit kennzeichnendem Merkmal

- Ziel der Systematik
 - Aufdeckung von Synapomorphien
 - Biochemie: Analyse u. a. der
 - * Sekretionsdrüsen
 - * v. a. Proteine, Enzyme, DNA
 - alle Bereiche der Biologie heranziehbar
 - eine einzelne Analyse immer mit Fehlern
 - * Grund: in der Evolution Zufallsprinzipien
 - * daher in der modernen Systematik Vergleich von ca. 70 Merkmalen bei einer Art

1.1.5 Definition: Leben

- keine saubere Definition möglich
- heute: alles Leben entsteht aus Leben
 - aber: irgendwann einmal entstanden
- Charakteristika heutiger Lebewesen darstellbar:
 1. chemisch einzigartig (Makromoleküle)
 - Nucleinsäuren, Kohlenhydrate, Proteine, Lipide
 2. Komplexität und hierarchische Organisation
 - durch die Evolution entstanden
 - Makromoleküle → Zellen → Organismen → Arten → Populationen → ...
 - *emergente Eigenschaften*

emergente Eigenschaften [lat. *emergere*, „auftauchen, emporsteigen“] Mit jeder Stufe in der Hierarchie biologischer Ordnung auftretende neue Eigenschaften, die auf einfacheren Organisationsebenen noch nicht vorhanden waren. Sie resultieren aus Wechselwirkungen zwischen den Komponenten (*Synergismus*) Die Emergenz betont die Wichtigkeit struktureller Ordnung und läßt sich sowohl auf unbelebte Stoffe als auch auf Leben anwenden. CAMPBELL (1997)

3. Reproduktion
 - auf jeder Ebene
 - Erbllichkeit
 - Variation (durch Kopierfehler)
4. genetische Codierung
 - Voraussetzung der Reproduktion
 - bei allen Organismen identisch
 - nur in Mitochondrien Abweichungen
5. Metabolismus
 - Anabolismus
 - Katabolismus

- 6. Entwicklung
- 7. Interaktion mit der Umwelt
 - passiv
 - * Ökologie: Gebundenheit an bestimmte Lebensräume
 - aktiv
 - * Reizbarkeit
 - Viren
 - * entscheidendes Kriterium *genetische Codierung*
 - * werden heute von den meisten zum Leben gezählt
- Autotrophie — Ernährung aus anorganischem Material
- Heterotrophie — Ernährung aus organischem Material
- Systematik bei Einzellern
 - uneindeutig
 - keine scharfe Trennung zwischen Autotrophie und Heterotrophie
 - *amphitrophe Einzeller*
 - je nach Bedingungen autotroph oder heterotroph
- Entwicklung der Organismenreiche in der Systematik
 1. Pflanzen, Tiere
 2. Protisten, Pflanzen, Tiere
 3. Prokaryoten, Protisten, Pflanzen, Pilze, Tiere
 - seit den 50er Jahren
 4. Archaeobakterien (Archaea), Bakterien (Bacteria), Eukaryota

1.2 Protozoa

- Einzeller, die nicht autotroph sind
- keine multizellularen Organismen
- müssen alle Merkmale des Lebens in einer einzigen Zelle ausführen
 - Strukturierung der Zelle ausgeprägter als bei Multizellularen
- brauchen immer Feuchtigkeit

1.2.1 Systematik

- Einzeller polyphyletisch
- heute Einteilung in verschiedene Stämme
 - Flagellata
 - * Besitz eines Flagellums
 - Rhizopoda
 - * *Wurzelfüßler*
 - * meist mit Pseudopodien
 - Sporozoa
 - * ausschließlich parasitisch
 - Ciliata
 - * Besitz von Cilien

1.2.2 Allgemeine Merkmale

1. äußere Form, Stabilität

- Zellmembran

2. Fortbewegung

- Cilien, Flagellen
- Pseudopodien
- Lobopodien der Amöben
- Axopodien der Heliozoen und Radiolarien

3. Atmung

- durch Diffusion

4. Ernährung

- Endocytose
 - Phagocytose - Aufnahme sichtbarer Partikel
 - Pinocytose - Aufnahme gelöster Substanzen
- Exocytose
- Pantoffeltierchen hoch organisiert
 - strukturell sehr stabil
 - fest lokalisierter Zellmund
 - fester Weg der Partikel in der Zelle
 - kontraktile Vakuole zur Ausscheidung überschüssigen Wassers
 - * Pantoffeltierchen Süßwasserbewohner
 - * daher Konzentration in der Zelle höher als im umgebenden Medium
 - * daher ständiger Wassereinstrom
 - * daher ständige aktive Wasserabgabe

5. Sinnesverarbeitung

- oft Sinnes“organe”
- Augenfleck
 - Bsp.: Euglena
- chemische Detektoren
 - Bsp.: Pantoffeltierchen empfindlich gegen hohe Konzentrationen
- elektrische Detektoren

6. Fortpflanzung

- asexuell
 - Teilung
 - kein Individuum
- sexuell
 - häufig Wechsel zwischen asexueller und sexueller Fortpflanzung
 - Bsp.:
 - * Konjugation bei *Paramecium*
 - * Gamogonie¹ bei *Plasmodium*²

7. bei Amöben Übergang von der Ein- zur Vielzelligkeit

¹Gametogonie, im Gegensatz zu Agamogonie oder Agamogenese (Sporenbildung usw.) die Fortpflanzung durch Bildung und paarweise Verschmelzung von Gameten (Gametogamie), seltener durch Austausch von Gameten-Kernen (z. B. Konjugation, Gametangiogamie, Somatogamie (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

²Erreger der Malaria

1.3 Porifera – Schwämme

- Bau
 - doppelwandig
 - innen Hohlraum
 - besitzen Choanozyten (“Kragengeißelzellen”)
 - * schlagendes Flagellum erzeugt Wasserströmung
 - * Wasser fließt an einem als Reuse wirkenden Mikrovillikranz (“Kragen”) ins Innere des Kranzes und entlang des Flagellums wieder nach außen
 - * an der Reuse herausgefilterte Nahrungspartikel werden an der Kragenbasis phagocytiert
 - keine Organe
 - keine hohe Differenzierung
- Ernährung
 - Filtrierer
 - Porenweite 10 – 15 μ
 - können nur in sauberem Wasser leben
 - * sonst Porenverstopfung
 - rein intrazelluläre Verdauung
 - * wird von jeder Zelle durchgeführt
- Fortpflanzung
 - asexuell: Knospung
 - * keine klare Trennung der Individuen möglich
 - sexuell
 - * meist zwittrig

1.4 Coelenterata – Hohltiere

- häufig Verbände mehrerer Tiere
- Vertreter:
 - Süßwasserpolymp, Quallen, Korallen, Seeanemonen
- Bau
 - radial symmetrisch
 - zwei Zellschichten
 1. Ektoderm
 2. Entoderm
 - * dazwischen Bindegewebe
 - Anemonen
 - * zusätzliche Wände im Innenraum
 - * Stabilisierung
 - * Kompartimentierung
 - Vorteile bei der Verdauung
- Entstehung
 - Ausgangspunkt: Zygote
 - bei vielfacher Zellteilung Ernährungsprobleme für die inneren Zellen
 - daher innen Hohlraum: *Blastula*

- bei der Blastula alle Zellen gleich
- Differenzierung
 - Ektoderm
 - * Muskelzellen
 - * Nesselzellen
 - Schutz
 - Nahrungsbeschaffung
 - Entoderm
 - * Zellen mit Flagellum
 - sorgen für Wasserstrom
 - * Verdauungszellen
 - * Drüsenzellen
 - geben Enzyme ab
- Ernährung
 - Ektoderm durch Entoderm ernährt
 - Verdauung: eine Öffnung
 - * Gastrovaskularsystem
 - Gastrovaskularsystem** Hohlraumssystem des Körpers, das bei Coelenteraten und Plathelminthen die Funktion von Verdauungs- und Kreislaufsystem übernimmt und mit der Außenwelt nur über **eine einzige Öffnung** in Verbindung steht WEHNER und GEHRING (1995)
 - * Verdauungsraum bis in alle Strukturen
 - * dient der Verteilung der Nahrung
- Atmung
 - Diffusion
- Nahrungsaufnahme
 - Tentakeln
 1. Schleimzellen
 2. Nesselzellen
 - * kompliziertester Zellbau aller Organismen
 - * Gift z. T. sehr stark
 - * Erkennung der eigenen Strukturen notwendig
 - * Tentakel-Tentakel-Berührung ohne Auslösung der Nesselzellen
 - * sehr kompliziert
 - * wird von Tieren ausgenutzt: Anemonenfische
- Nervensystem
 - diffuses Nervennetz
 - Chemorezeptoren
 - Mechanorezeptoren
 - kein Hormonsystem
- Fortpflanzung
 - asexuell: Knospung
 - * häufig keine Abspaltung
 - sexuell
 - * zwittrig
 - * Synchronisierung des Partnertreffens über Mondphasen
 - riesige Schwärme an einer Stelle
 - * Gameten werden gleichzeitig in das Wasser entlassen

Einschub: Keimblatt

- Anlage für die Spezialisierung von Geweben
- Coelenterata: 2 Keimblätter
 1. Ektoderm
 2. Entoderm
- alle höheren Tiere drei
 - 1. Ektoderm
 - * Außenschicht des Körpers
 - * Differenzierungen: Haut, Nerven, Sinnesorganen
 - 2. Entoderm
 - * Außenschicht des Körpers
 - * Differenzierungen: Darm, Verdauung
 - 3. Mesoderm
 - * ermöglicht durch den Schutz durch Ekto- und Entoderm
 - * kann sich im gesicherten Milieu differenzieren
 - * Differenzierungen: Stützskelett, Knochen, Bindegewebe, Blutgefäßen, Exkretionsorganen, Geschlechtsorganen (Gonaden)
 - * bei höheren Organismen sekundäre Leibeshöhle: Coelom

1.5 Plathelminthes – *Plattwürmer*

- Systematik
 - Turbellaria
 - * freilebende Formen der Plathelminthes
 - Trematoda (Leberegel)
 - * parasitisch
 - Cestoda (Bandwürmer)
 - * Maximallänge 15m
 - * parasitisch
 - * Rückbildung vieler Organe
 - * kein Darm
- Bau
 - bilaterale Symmetrie
 - * vorderer Pol
 - Konzentration des Nervensystems, Mund
 - * hinterer Pol
 - kein Coelom
 - aus Ektoderm, Entoderm und Zwischengewebe
 - * Entoderm
 - eine Öffnung
 - Gastrovaskularsystem
 - * Mesenchym (Schizocoel)
 - lockere Zellen
 - Muskeln
 - * außen Ringmuskulatur
 - * innen Quermuskulatur

- Verdauung
 - exocytotisch
 - Gastrovaskularsystem
- Atmung
 - Diffusion
- kein Blutkreislauf
- Exkretion
 - spezielle Organe
 - Partikel über Mundöffnung
 - Protonephridien
 - * besitzen Geißeln
 - * treiben Wasser aus dem Hohlraum nach außen
 - * Unterdruck entsteht, saugt Gewebeflüssigkeit in den Hohlraum
- Nervensystem
 - Konzentration im Kopf
 - zwei den Körper durchziehende Stränge
 - Sinnesorgane
 - * bei Parasiten meist zurückgebildet
 - * sonst Tastsinn, chemischer Sinn, etc.
- Fortpflanzung
 - meist zwittrig
 - bei Parasiten meist Wirtswechsel
 - * für das einzelne Individuum sehr unwahrscheinlich
 - * daher hohe Produktivität der Gonaden
 - * Bsp. Leberegel: 5–20000 Eier pro Tag

1.6 Nematelminthes – *Rund- oder Fadenwürmer*

Anmerkung: Prof. Elepfandt setzte hier den Taxon–Namen Nematoda ein; diese sind aber nur eines der unter den Nematelminthes zusammengefaßten Taxa. Das System der Nematelminthes gehört zu den umstrittensten Feldern der modernen Systematik.

- Protostomier
 - Urmund wird Mundöffnung
 - Vgl.: Deuterostomier
 - * Urmund wird After
 - * Vertreter: Wirbeltiere, Echinodermata
 - besitzen Darm
- Bau
 - Pseudocoel
 - * flüssigkeitsgefüllter Hohlraum
 - * zwischen Ekto- und Entoderm
 - Stabilisierung
 - * Cuticula
 - extrazelluläre Schicht

- * Längsmuskulatur
- * Hydroskelett
 - Überdruck der Flüssigkeit
 - wirkt der Muskelbewegung entgegen
 - bedarf einer stabilen Cuticula
- * Bewegung undifferenziert

- Verdauung
 - durchgehender Darm mit Mund und After
 - Vorteil:
 - * differenzierte Verdauung möglich
 - Nachteil:
 - * Resorption nur in einem Teil des Darms
 - * Verteilung durch Körperflüssigkeit

- Exkretion
 - Protonephridien

- Atmung
 - über Körperoberfläche
 - Diffusion

- Koordination
 - Nervensystem
 - * Schlundring
 - * zwei Stränge (dorsal und ventral)
 - Muskelaktivierung
 - * Muskelausläufer zu den Nerven
 - einzigartig im Tierreich
 - sonst Nervenfasern zu den Muskeln

- Fortpflanzung
 - getrennt geschlechtlich
 - Weibchen mit ausgeprägtem Ovarium
 - Männchen: Kloake
 - * gemeinsame Öffnung für Gonaden und Enddarm

- Vertreter
 - Spulwurm (*Ascaris*)
 - Trichine (*Trichinella*)
 - * vermutlich Grund für das Verbot von Schweinefleisch in manchen Religionen
 - Blutfadenwurm (*Wuchereria*)
 - Rotatoria

1.7 Annelida – Ringelwürmer

- Bau
 - äußere Gliederung: Segmente
 - * Segmente homonom (gleichförmig gestaltet)
 - echtes Coelom
 - * mit Haut ausgekleideter Hohlraum
 - * sekundäre Leibeshöhle
 - Dissepiment
 - * Coelomwand zwischen den Segmenten
 - * zweischichtig
 - von jedem Segment eine Schicht
 - Mesenterium
 - * Coelomwand zwischen links und rechts
 - * pro Segment zwei Coelomhöhlen
 - Cuticula
 - * dünn
 - Ektoderm
 - Bewegung
 - * Muskulatur
 - Ringmuskulatur
 - Längsmuskulatur
 - * Hydroskelett
 - in Coelomen
 - bei Kontraktion der Ringmuskulatur Längsstreckung des Segments
 - Längsmuskel Antagonist
 - * Borsten
 - zum Festhalten
 - * differenzierte Bewegung ohne Schlängeln möglich
- Verdauung
 - Darm
 - * deutlich untergliedert: funktionelle Differenzierung
 - * Resorption nur in bestimmter Region
 - * Trägersystem für die Nährstoffe notwendig
 - Blutgefäßsystem
- Blutgefäßsystem
 - geschlossen
 - * Besonderheit unter allen Wirbellosen
 - Elemente
 - * dorsales und ventrales Hauptgefäß
 - * Verbindungsgefäße
 - * Bulbilli
 - in den vordersten Gefäßen
 - “Herzen”
 - auch O₂-Transport
 - Vorteile des geschlossenen Blutgefäßsystems
 - * gute Versorgung der Organe
 - * Steuerbarkeit

- * Voraussetzung für große, bewegliche Organismen
- * stärkere Differenzierung
- * Grund bei den Annelidae: Segmentierung
 - verhindert freien Fluß der Körperflüssigkeiten
- Exkretion
 - segmental, paarig
 - Metanephridien
 - * offene Wimperntrichter
 - * ragen ins Coelom
 - * Flüssigkeit aus dem Coelom
 - * Ausgang im nächsten Segment
 - * Flüssigkeit wird aus dem Blutgefäß ausgepreßt
- Atmung
 - über die Körperoberfläche
 - Diffusion
 - Gastransport über Blutgefäßsystem
- Nervensystem
 - ventral
 - Ober- und Unterschlundganglion
 - Strickleiternnervensystem
 - segmentale Ganglien mit Konnektiven
 - Konnektive** nervöse Längsverbindungen zwischen den Ganglien des Bauchmarks bei Wirbellosen (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
- Lymphe
 - Immunsystem
- Fortpflanzung
 - segmental angeordnet
 - nur noch in einigen Segmenten
 - über Metanephridien Abgabe nach außen
- Systematik
 - Polychaeta (*Vielborster*)
 - Oligochaeta (*Wenigborster*)
 - Hirudinea (*Blutegel*)

1.8 Arthropoda – *Gliederfüßler*

- Systematik
 - Amandibulata
 - * Trilobita
 - * Chelicerata (*Spinnentiere*)
 - Mandibulata
 - * Crustacea (*Krebsartige*)
 - * Tracheata
 - Myriapoda (*Tausendfüßler*)

- Insecta
- Articulata (CUVIER, 1817³)
 - * Annelida und Arthropoda
 - * Segmentierung als gemeinsames Merkmal
- Bau
 - chitinartiges Außenskelett
 - segmentiert
 - * oft Tagmata (z. B. Kopf, Thorax, Abdomen)
 - aus mehreren Segmenten zusammengesetzt
 - Insekten: Kopf 6, Thorax 3, Abdomen 11 Segmente
 - Segmente heteronom
 - * unterschiedlich strukturiert
 - * Organe auf Tagmata aufgeteilt
 - segmentale Coelomsäcke
 - * meist aufgelöst
 - * Mixocoel
 - serielle Segmentanhänge / Extremitäten
- Nervensystem
 - Zentralnervensystem (ZNS)
 - * Strickleiternnervensystem
 - ventral
- Blutgefäßsystem
 - offen
 - Herzmuskelschlauch
 - * segmental gegliedert
 - * in jedem Segment 2 Öffnungen

1.8.1 Chelicerata — *Spinnenartige*

- anatomische Besonderheiten
 - Verschmelzung von Kopf und Thorax
 - Cephalothorax
 - keine Antennen
 - keine Mandibeln
 - vorderstes Extremitätenpaar: zu Cheliceren (*Scheren*) umgebildet
 - zweites Extremitätenpaar: Laufbeinpaar
 - * unterschiedliche Funktionen
 - Tastbein (Pedipalpen)
 - Scheren (Skorpione)
- Segmente ungleich groß
- oft ein Ganglion
 - Konzentration aller Nervenzellen
- Verdauung

³in seinem Hauptwerk: "*Le règne animal distribué d'après son organisation*"

- keine Zerkleinerung der Nahrung möglich (da keine Mandibeln)
 - *extraintestinale Verdauung*
- Mundöffnung sehr klein
- Saugmagen (Oesophagus)
- große Formenvielfalt

1.8.2 Crustacea

- Mundwerkzeuge
 - ursprünglich laterale Anhänge
 - Mandibel
 - 1. Maxille
 - 2. Maxille
 - * manchmal zu gemeinsamer Unterlippe umgeformt
- Exkretionsorgane
 - keine Metanephridien
 - Grund: keine Cilien
 - Reststrukturen von Nephridien
 - * dienen der Osmoregulation
- Atmung
 - Kiemen
- Fortpflanzung
 - Gonaden nur an einer Stelle
 - zweigeschlechtlich
 - starker Formenwechsel von Larve zu Tier
 - * Nauplius-Larve
 - * durch Häutung Segmentierung
- Vorteil der Segmentierung
 - ermöglicht Variation bei Erhaltung der Grundfähigkeiten der variierten Struktur an anderer Stelle
 - Basis der Differenzierung
 - Segmente relativ einfach vervielfachbar (geringer genetischer Aufwand)
- Gruppe der Crustaceen morphologisch stark heterogen

1.8.3 Insecta

- anatomische Besonderheiten
 - feste Segmentzahl
 - daher feste Zahl an Anhängen
 - nur ein Antennenpaar
 - einfachere Mandibel
 - sechs Laufbeine
 - zwei Paar Flügel
- Flügel

- vollkommene Neubildung
- bei Entstehung (während der Ontogenese) noch durchblutet
- Ansätze von Nerven, meist zurückgebildet
- z. T. Umwandlung der Flügel
 - * Fliegen
 - 2. Flügelpaar Schwingkolben
 - dient der Sensorik
 - * Käfer
 - Vorderflügel zu Deckflügeln umgebildet
 - Schutzstruktur
- unabhängige Flügelbewegung nur bei Libellen
 - * beide Paare unabhängig
 - * ursprüngliche Form
- pterygot — mit Flügeln
- apterygot — flügellos
 - * nur Insekten, die nie Flügel hatten
- sekundär flügellos
 - * Flügelrückbildung während der Ontogenese
 - * Bsp.: Läuse, Wanzen
 - * Ameisen z. T. sekundär flügellos
- Abdomen
 - ohne Extremitäten
 - Ausnahme: letztes Segment
 - * Cerci: sensorische Anhänge
- Exkretion
 - MALPIGHISCHE Gefäße
- Kreislauf
 - offen
 - in den Extremitäten Klappenmechanismus zur besseren Versorgung
 - *Hämolymphe*
 - * Vermischung von Blut und Lymphe
- Atmung
 - *Tracheen*
 - * Luftkammern
 - * durchziehen gesamten Organismus
 - Stigma = Tracheenöffnung
 - ziehen sich bis in die Extremitäten
 - Verästelung bis in die Muskulatur
 - dadurch direkte Sauerstoff-Versorgung aller Strukturen
- Immunsystem
 - statisch
- Ontogenese
 - *Larvenstadium*
 - von Anfang an segmentiert

- sechs Laufbeine
- zwei Arten der Larvalentwicklung
 - * hemimetabol — Larve ähnlich der Adultform
 - * holometabol — verschieden von der Adultform, häufig Verpuppung
- Vermeidung intraspezifische Konkurrenz zwischen Larve und Imago
 - * besetzen unterschiedliche ökologische Nischen
- vollkommene Funktionsteilung zwischen Larve und Imago
 - * besonders bei holometabolen Formen
 - * Larve eigentliches Wachstums- und Ernährungsstadium
 - * Imago Fortpflanzungsstadium
 - * Extremfall: Imago nimmt gar keine Nahrung auf
 - einige Schmetterlinge und Fliegen
- viele Insekten Parasiten
 - verbunden mit Modifikation der Mundwerkzeuge

1.9 Mollusca

- nach den Arthropoda artenreichster Tierstamm
- meist Wassertiere
- *Pulmonata* (Lungenschnecken) haben auch das Land erobert

1.9.1 System

1. Monoplacophora
2. Polyplacophora
3. Aplacophora
4. Gastropoda
 - (a) Prosobranchia
 - (b) Opisthobranchia
 - (c) Pulmonata
5. Scaphopoda
6. Bivalvia
7. Cephalopoda

1.9.2 allgemeine Organisationsmerkmale

- Coelomsegmentierung und meist auch Coelom zurückgebildet
- Coelomhöhle auf hinteren Körperabschnitt beschränkt
 - umhüllt Herz (*Pericard*), Nephridien (*Nierensack*) und Gonaden (*Gonocoel*)
- Spiralfurchung
 - nicht bei Cephalopoden
- Trochophora-ähnliche Larve
 - *Praeveliger*
 - klare Beweise für enge phylogenetische Beziehungen zu metameren Anneliden

- Körperarchitektur
 - Kopffuß
 - * *Cephalopodium*
 - * Lokomotionsorgan
 - * dient zum Kriechen, Graben und Schwimmen
 - * bei vielen Schnecken hinten schalenartiges *Operculum*
 - schließt Gehäuseöffnung bei Rückziehung des Fußes in das Gehäuse
 - * bei den Cephalopoden in 8 bis 10 (Nautilus bis zu 90) Arme geteilt
 - Mantel
 - * *Pallium*
 - * entsteht durch Absetzen des Eingeweidesackes vom Kopffuß
 - Eingeweidesack
 - * *Visceralkomplex*
 - * Körperhöhle der Mollusken entspricht der primären Leibeshöhle
 - * Blutkreislauf weitgehend offen
 - bei Cephalopoden neben offenen Lakunen auch abgegrenzte Kapillarbezirke
 - Mantelhöhle zwischen Pallium und Visceralkomplex
 - * ursprünglich am hinteren Körperende tiefer eingesenkt als am übrigen Mantelrand
 - * Kiemen
 - 1–4 kammförmige *Ctenidien*
 - bei Muscheln meist Blattkiemen
 - * Mündung von Darm, Nieren und Gonaden
 - * Vorderdarm meist mit charakteristischem Raspelorgan (*Radula*)
 - dient dem Abkratzen von Nahrung
 - bei den meisten Mollusken den Körper umgebende Schale
- durch Schale und Radula Entwicklung neuer Ernährungsweisen
 - Besiedelung der verschiedensten Biotope
 - * auch Land: *Pulmonata*
 - von Anneliden nicht bekannte Fülle ökologischer Anpassungsformen

1.9.3 Gastropoda

- Untergliederung
 - Prosobranchia (*Vorderkiemer*)
 - Opisthobranchia (*Hinterkiemer*)
 - * aber: in Ontogenese Drehung
 - Pulmonata (*Lungenschnecken*)
- Mantelsack
 - schützt nach außen gehende Organe
 - bei höheren Stufen Drehung der Schale
 - besserer Schutz (zumindest des Kopfes)
- Schale
 - totes Gewebe
 - kann nicht mitwachsen
 - Ansetzen größerer Ringe
 - * Drehung aus Platzgründen
 - planar

- aplanar
- Asymmetrie
 - einseitige Gewichtsbelastung
 - Asymmetrie der inneren Organe
- Fortbewegung
 - Schleimschicht
 - * bis zu bestimmter Spannung haftend
 - partielle Spannung der Fortbewegung
- Exkretion
 - Metanephridien
- Kreislauf
 - Herz mit Coelomumhüllung: **Pericard**
 - offen
- Fortpflanzung
 - zwittrig oder zweigeschlechtlich
- Nervensystem
 - konzentriert
 - paarige Ganglien
 1. Cerebralganglien
 2. Pedalganglien
 3. Pleuralganglien
 4. Parietalganglien
 5. Visceralganglien
 - * bei manchen Arten Parietal- und Visceralganglien zu Abdominalganglien verschmolzen
 - durch Drehung der Schale Kreuzung der Visceralganglien
 - * Chiastoneurie, Streptoneurie
 - * Ausnahme: Visceralganglien nach vorne gezogen
 - Euthyneurie (primäre Verhinderung der Chiastoneurie)

1.9.4 Bivalvia

- Bau
 - muskulöser Fuß
 - einfacher Darm
 - keine Radula
 - Filtrierer
 - Sonderentwicklung: Schließmuskel
- Nervensystem
 - stark reduziert
 - Cerebralganglion
 - Pleuralganglion
- Bewegung
 - bei manchen Bivalvia

1. Rückstoßprinzip
 - Auf- und Zuklappen der Schalen
 - hoher Energieverbrauch
 - maximale Fortbewegung im Wasser 0,5m
 2. Eingraben
 - Fußmuskel
 - Problem: Nahrung, O₂
 - Siphon
 - Ein- und Ausführgang
- Atmung
 - Aufnahme von O₂ im Wasser
 - ca. 1% O₂-Anteil in H₂O
 - extrem langsame Diffusion
 - nur durch Strömung Atmung möglich
 - * Mechanik zur Strömungserzeugung
 - hoher Energieverbrauch

1.9.5 Cephalopoda

- Bau
 - Fuß auf der Kopfseite
 - Eingeweidesack
 - bei älteren Formen Schale
 - * *Ammoniten, Belemniten*
 - * rezent *Nautilus*
 - * bei den meisten lebenden Arten Schale zurückgebildet
 - Gaskammer
 - * hält den Körper im Gleichgewicht zum Wasser
 - * Analogie: *Schwimmbläse* der Osteichthyes
 - Besonderheit
 - * Fußplatte zu Fangarmen umgebildet
- Atmung
 - bei der Fortbewegung hoher O₂-Verbrauch
 - spezialisierte Kiemen in der Mantelhöhle
- Kreislauf
 - relativ geschlossen
 - selektiv, effektiv
 - “Einatmung”
 - * auf dorsaler Seite
 - “Ausatmung”
 - * auf ventraler Seite
 - Wasser muß durch die Kiemen fließen
 - Wasserbewegung
 - * sowohl beim Einsaugen als auch beim Wasserausstoß
 - * an den Kiemen vorbei
 - Grund für hohe Effektivität

- Fähigkeit zum Farbwechsel
- Nervensystem
 - Gehirnentwicklung
 - hohe Nervenzellenkonzentration
 - hohe “intellektuelle” Fähigkeiten
 - * Lernfähigkeit
 - * spezifische Kommunikation
 - * hochentwickeltes Verhaltensrepertoire WEHNER und GEHRING (1995)

Deuterostomia

Tabelle 1.1: Vergleich Protostomia — Deuterostomia

Protostomia	Deuterostomia
Urmund → Mund	Urmund → After
NS ventral	NS dorsal
Herz dorsal	Herz ventral
Spiralfurchung	Radialfurchung
Zellen bis 32-Zell-Stadium determiniert	Zellen nicht mehr fest determiniert
	Mesoderm: Abschnürungen des Entoderms
	Skelett: Innenskelett, aus Mesoderm, lebendig

1.10 Echinodermata (*Stachelhäuter*)

- Deuterostomia
- Radiärsymmetrie
 - fünfstrahlig
 - * *Pentamerie*
 - Sekundärbildung der adulten Form

1.11 Tunicata

- Bau
 - bis 5 cm groß
 - *Chorda dorsalis* bei der Larve
 - * noch undifferenziert
 - Diskussion um Stammesgeschichte
 - Tunicata Vorläufer der Chordata?
- Nahrungsaufnahme
 - Reusendarm
- Endostyl
 - *Hypobranchialrinne*
 - kann Iod aus dem Wasser ziehen
 - Vorläufer der Schilddrüse
- Gehirnansatz

- Blutkreislauf
 - offen (*lakunär*)
 - Herz
- Fortpflanzung
 1. geschlechtlich
 - zwitterig (*Hermaphroditen*)
 2. ungeschlechtlich durch Knospung

Allgemeine Merkmale der Chordata

- Chorda dorsalis
 - *Notochord*
 - dauernde oder nur embryonal–larvale Zentralstruktur des Achsenskeletts
 - bildet sich ontogenetisch über dem Darm
- Neuralrohr
 - dorsal über der Chorda dorsalis gelegen
- Kiemenschlitze
 - bei den Fischen rezent
 - bei allen anderen Chordata in der Ontogenese
- Blutkreislauf
 - Herz ventral
 - geschlossen
 - Gegenstromprinzip in den Kiemen
 - * Wirkungsgrad: 85%
- bilaterale Symmetrie
- Verdauungssystem
 - einheitlich
- *Sauropsida*
 - Bezeichnung für Reptilien und Vögel
 - Kritik: nicht monophyletisch
 - heute: Amniota

knappste Definition
der Vögel: Ein Reptil,
das fliegt

1.12 Acrania (*Schädellose*)

- *Cephalochordata*
 - Chorda reicht bis zur vorderen Körperspitze
- System
 - Branchiostoma (früher Amphioxus)
 - Asymmetron
 - Epigonichthys
- Bau

- klein
 - Skelett
 - * Notochord ohne Wirbel
 - * segmentale Gliederung
 - besonders an den Muskeln
 - Nervensystem
 - Cerebralbläschen
 - * am Vorderende des Neuralrohres
 - * keine Gliederung wie beim Wirbeltiergehirn
 - keine Spinalganglien
 - Pigmentbecherzellen
 - * längs des Rückenmarkes
 - * keine Entsprechung bei Vertebraten
 - Blutkreislauf
 - geschlossen
 - kein zentrales Herz
 - *Bulbilli*
 - * Kiemenherzen
 - * an der Basis der Kiemengefäße
 - * übernehmen Herzfunktion
 - Ernährung
 - Reusenmaul
 - Kiemendarm
 - Exkretion
 - Protonephridien
 - * sonst nur bei Protostomiern
 - Epidermis
 - überzieht Körper wie bei den Tunicaten
 - einschichtiges Epithel
- ⇒ kein Vorläufer, sondern Seitenlinie in der Entwicklung der Chordata

Craniota = Vertebrata

1.13 Agnatha

- *Rundmäuler*, “*Kieferlose*”
- ursprünglichste Wirbeltiere
- nur zwei rezente Arten
 - *Petromyzon* (*Flußneunauge*)
 - *Myxine* (*Meeresneunauge*)
- Name: zwei Augen + 2x sieben Kiemenschlitze
- Verdauungssystem
 - getrennter “Darm”

- * Wasser
- * Nahrung
- Nervensystem
 - geschütztes Gehirn
- Skelett
 - Notochord
 - knorpelig
- Ernährung
 - meist parasitisch
 - Saugmund
 - * enthält Ringknorpel, Hornzähne und Raspelzunge
- Fortpflanzung
 - Larven leben länger als adulte Formen
 - Myxine
 - * *“Schleimaal”*
 - * bis heute keine Larven und Eier gefunden
 - * müssen existieren
 - Preis der Kopenhagener Akademie von 1865

Allgemeine Merkmale der Gnathostoma

- Gnathostomata = “Kiefermäuler”
- Kiefer
 - wahrscheinlich aus den ersten beiden Kiemenbögen entstanden
- Loch zwischen erstem und zweitem Kiemenbogen
 - homolog zu menschlichem Ohr
- Entwicklung von Räubern
 - Abbau des Plattenpanzers
 - * zur schnelleren Fortbewegung
 - Flucht

1.14 Chondrichthyes *Knorpelfische*

- merkwürdige Kombination ursprünglicher und spezialisierter Merkmale (WEHNER und GEHRING, 1995)
 - seit 300 Millionen Jahren nahezu unverändert
- Ernährung
 - räuberisch
 - Schlunddarm
 - Mitteldarm
- Nervensystem
 - mächtig entwickelte Riechlappen
 - * Vorderhirn primäres Riechhirn

- Makrosmaten
 - stark ausgeprägter Geruchssinn
- osmotische Regulation
 - hohe Harnstoffkonzentration im Blut
 - * quasi isosmotisch mit dem Meerwasser
 - spezialisierte Drüse am After
- Fortpflanzung
 - getrenntgeschlechtlich
 - interne Befruchtung
 - drei Möglichkeiten
 1. ovipar
 - * Eiablage
 - * wenige, große, dotterreiche Eier
 2. ovovivipar
 - * Eientwicklung innerhalb des Tieres
 3. vivipar
 - * lebendgebärend

damit es nicht passiert
— und bei den
Formen, wo es
passiert ist, haben wir
eine Nachfahren mehr
[Plätzen der Zellen
wegen höherer
Ionenkonzentration]

1.15 Osteichthyes *Knochenfische*

- Systematik
 - Kl. Osteichthyes
 - U.Kl. Actinopterygii (*Strahlenflosser*)
 - Teleostei
 - U.Kl. Sarcopterygii (*Fleischflosser*)
 - Dipnoi (*Lungenfische*)
 - Crossopterygii
- Sarcopterygii
 - Übergang zu den Landbewohnern
 - Bsp.: *Latimeria*
 - starke Flossen mit Knochen
 - Fortbewegung im Schlamm möglich
 - * Flucht
 - * Ausweichen vor besseren Schwimmern
 - ökologische Nische
- Skelett
 - Knochen statt Knorpel
 - knöchernes Achsenskelett
 - * für bessere Motorik
 - aber: Knochen in der Evolution vor den Knorpeln
 - kein Merkmal der Höherentwicklung gegenüber den Chondrichthyes
- Maul
 - aus vielen einzelnen Knochen
 - * locker verbunden
 - vorstülpbar

- * notwendig für Nahrungsaufnahme
- komplizierter Bau
- Kiemen
 - durch zusätzliche Platte geschützt
 - * mechanischer Schutz
 - * sorgt für eindeutige Strömungsrichtung des Wassers
 - Gegenstromprinzip
 - * Blut fließt entgegen dem Wasserstroms
 - * höhere O₂-Ausbeute
 - O₂-Gehalt im Wasser $\frac{1}{10}$ dessen in der Luft
 - * Problem für die Fische
- Schwimmblase
 - aus Lunge der Lungenfische entstanden
 - dorsal
 - * Lunge ventral
 - energiesparend
 - labiles Gleichgewicht
 - Gasdrüse
 - * bringt O₂ aus dem Blut in die Schwimmblase
 - Schwimmblase bei Tieren bis in 4000m Tiefe
- Osmoregulation
 - Süßwasserfische
 - * große Ausscheidungsorgane
 - Salzwasserfische
 - * in der Niere Resorption
 - * aktive Ionenabgabe
- Seitenlinienorgan
 - nur bei Fischen und Kaulquappen
 - Tastsinne, Strömungssinn
 - verschiedene Formen
 - * direkt an der Oberfläche
 - Strömungssinn
 - druckunempfindlich
 - * versenkt in der Haut
 - Drucksensoren
 - strukturell identisch mit den Bogengängen des Ohres

Übergang zum Landleben

- Vorteile
 - mehr O₂ verfügbar
 - bei Fischen 30% der Energie für die Atmung
 - landlebende Tiere zum Teil auch ohne Lunge, nur Hautatmung
- Nachteile

- kein Auftrieb wie im Wasser
- daher Stabilisierung des Skeletts
 - * stabilere Wirbel
 - * Anheftung der Extremitäten an
 - Brustgürtel
 - Beckengürtel
 - * Brustgürtel im Gegensatz zum Beckengürtel nicht zwangsläufig fest verwachsen
- stabilisierte Muskulatur
- Fortbewegung
 - Extremitäten dienen der gesamten Bewegungskoordination
 - Luftwiderstand geringer als Wasserwiderstand
- Ernährung
 - kein “Vorbeiströmen” der Beute
 - neue Strategien des Beutefangs
- Temperaturunterschiede
 - Tag/Nacht
- Wasserversorgung
 - nicht hyp- bzw. hyperosmotisch, sondern genereller Wassermangel
 - hohe Verdunstung durch große Oberfläche
 - Tendenz zur Verhornung der Haut oder anderen Strategien des Verdunstungsschutzes
- Hörsinn
 - im Wasser Körperbewegung durch Schallwellen
 - an der Luft nicht möglich
 - Wandlungsorgan Luftschall → Wasserbewegung: Ohr
 - aber: aquatisch lebende Tiere durch ihre zum Wasser annähernd gleiche Dichte “akustisch transparent”
 - bei Teleostern gasgefülltes Kompartiment (Schwimmbläse) beteiligt (WEHNER und GEHRING, 1995)
- Evolution
 - wahrscheinlich gemeinsamer Ursprung aller Landtiere
 - * Komplexität der notwendigen Strukturumwandlung
 - * mehrere Ansätze möglich
 - * wahrscheinlich Entwicklung aus Crossopterygii
 - Argument für gemeinsamen Ausgangspunkt
 - * Homologie der Extremitäten
 - kein logischer Grund für zwingende Anordnung in vorhandener Form
 - evolutiv⁴ (!) nur aus gemeinsamem Ursprung erklärbar
 - * Entwicklung des Becken- und Brustgürtels
 - homologe Struktur bei allen landbewohnenden Wirbeltieren

⁴dieser Tatbestand wird in erster Linie durch die Postulierung einer Evolution interpretatorisch eingeeengt

1.16 Amphibia (*Lurche*)

- fossile Ahnen
 - † Labyrinthodonta
 - * erste landlebende Wirbeltiere
 - * (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 764)
 - * Merkmale sowohl von Fischen als auch von Amphibien
 - * Schwanzflosse
 - * für Fische typische Schädelstrukturen
- Systematik
 - Urodela (*Schwanzlurche*)
 - Anura (*Froschlurche*)
 - Gymnophiona (*Blindwühlen*)

Anura

- Fortbewegung
 - Springen
 - symmetrische Extremitätenbewegung
 - verkürzte, starke Wirbelsäule
 - keine Rippen
 - * bei den höheren Wirbeltieren neu gebildet
 - * dienen der Atmung
- Atmung
 - aktives Schlucken von Luft
 - feuchte Haut
- Ernährung
 - meist Schleuderzunge
- Sinnesorgane
 - Ohr
 - * Trommelfell
 - verstärkt Schall durch große Oberfläche
 - * Mittelohrstrukturen
- Ontogenese
 - Larvenentwicklung
 - → Kaulquappen, ...
- Atmung und Kreislauf
 - Fische
 - * Herz mit einer Vor- und einer Hauptkammer
 - * einfacher Kreislauf
 - * Lungenfische
 - zwei Vorkammern, zwei unvollständig getrennte Hauptkammern
 - Vorläufer der Amphibien
 - Amphibien
 - * doppelter Kreislauf

Es soll nicht ganz so dumpf 'Platsch' machen [beim Landen des Frosches]

- * Grund
 - ausreichende Versorgung des Gehirns
 - Gehirn einziges Organ, das nicht ohne O₂ auskommen kann
 - alle anderen Organe zumindest temporär ohne O₂ überlebensfähig
- * Ausnahme: lungenloser Salamander
 - ohne Lungenkreislauf
- Herz mit zwei Vorkammern und einer Hauptkammer
- *keine*⁵ Durchmischung von sauerstoffreichem und –armem Blut
 - Fehler in WEHNER und GEHRING (1995)
- Grund für das Fehlen der Trennwand in der Hauptkammer
 - * abwechselnd unterschiedliche Atmung
 - Hautatmung
 - Lungenatmung
- Stoßatmung
 - * wenn keine Lungenatmung stattfindet, Lungenkreislauf stillgelegt
 - Grund für Fehlen der Herzscheidewand
 - * auch bei Reptilien:
 - klappbare Herzscheidewand

- Haut

- Epidermis
 - * mehrschichtig
- Dermis
- feucht
 - * für Atmung wichtig
 - * sekundäre Entwicklung
 - * Gefahren
 - Austrocknung
 - Parasiten
 - * Schutz
 - Gift
 - Signalfarbe
 - * Strukturen zur Wasseraufnahme
 - Erhöhung des osmotischen Gefälles durch aktive Einlagerung von Ionen unter die Haut
 - großer Toleranzbereich

Amniota

1.17 Reptilia

- Systematik
 - sehr umstritten
 - derzeit große Veränderungen
- entscheidende Entwicklung: Unabhängigkeit vom Wasser
 - auch bei der Fortpflanzung
 - * Amnion

⁵es findet bis zu einem gewissen Grad eine Durchmischung statt, doch diese ist durch den anatomisch bedingten Blutstrom für ein solches System außerordentlich gering (vgl. HEISLER (2000))

So finden Sie es noch in manchen Lehrbüchern, aber es ist leider falsch!

Was gibt es schöneres für einen kleinen Parasiten, als eine solche feuchte Haut, an der nichts fest ist...

na ja, die Einzeller sind natürlich nicht farbentüchtig

- Hülle um den Embryo
- wenig wasserdurchlässig
- Schutz vor Austrocknung
- * Allantois
 - für Exkretionsprodukte
 - sorgt für die Atmung
- Laufmechanik
 - wenn vorhanden, besser als bei Amphibien
- Kreislauf
 - effizienter
 - höherer Blutdruck
 - verbesserte Lungenatmung
 - * Entwicklung von Rippen
 - nicht mit Fischgräten verwandt
 - Neuentwicklung
 - * Luft wird durch Unterdruck in die Lunge gezogen
- neue Niere
 - effektivere Wasserresorption
- Evolution
 - im Mesozoikum
 - aus Vorläufern der Amphibien
 - Dominanz am Ende des Jura zu Ende (vor ca. 65 Mio. Jahren)
 - * ziemlich wahrscheinlich durch Meteoriteneinschlag verursacht
- Regelung der Körpertemperatur
 - hauptsächlich über Verhalten
 - sehr konstant
 - * $\pm 2^\circ\text{C}$

1.18 Aves (Vögel)

- “ein Vogel ist ein Reptil, das fliegt” ELEPFANDT (1998)
- Sonderstellung durch Anpassung an das Fliegen
 - radikal
- später entstanden als Säugetiere
 - aus Sauriervorfahren
- sehr gut charakterisierbar
- allgemeingültige Merkmale
 - Federn
 - * bei allen Vögeln
 - * *nur* bei Vögeln
 - Flügel
 - * eventuell sekundär reduziert
 - ovipar
 - * ohne Ausnahme
 - einzigartig unter den Wirbeltieren

1.18.1 Anpassung an das Fliegen

- Extremitäten
 - Laufen auf zwei Beinen
 - * allgemein immer als spezifisch menschliches Merkmal aufgefaßt
 - Fliegen nur mit den Vorderextremitäten
- Bau
 - gedrunken
 - Schwerpunkt bei Beinen und Flügeln
- Flügel
 - Brustmuskeln
 - * bewegen die Flügel
 - * bis zu 70-80 Prozent des Körpergewichts Flugmuskulatur (Mauersegler)
 - * *supracoidens muscle*
 - * *pectoralis muscle*
 - Hauptachse nicht dorsoventral sondern geneigt (v.u. — h.o.)
 - Knochen extrem stabil
 - massive Brustbeinverankerung an der Schulter
 - funktion der Federn
 - Unterstützung der Flugmuskulatur
 - * aktives Fliegen
 - verbessertes Strömungsverhalten
 - * passives Fliegen
 - Reduktion des Wärmeverlustes
 - * keine Isolierung, aber Abhalten des Luftstroms
- Knochen
 - hohl
 - leicht
- Energieaufwand
 - zehnfacher Energieaufwand gegenüber ektoterm
 - * ektotherm — “wechselwarm”
 - * entotherm — “gleichwarm”
 - Fliegen
 - * 10-15fache Energie gegenüber Ruhe
 - * 8-12fache Atemfrequenz
 - Lunge
 - * Luftsäcke
 - z. T. bis in die Knochen
 - * beim Ein- und Ausatmen frische Luft durch die Lunge
 - Blutkreislauf
 - * stärkeres Herz
 - * höherer Herzschlag
 - Kohlmeise: 420/min in Ruhe, beim Flug verdoppelt
 - * stärkere Arterien
 - * höherer Hämoglobingehalt im Blut
 - * höhere Körpertemperatur

- R–G–T-Regel
- höherer Energiedurchsatz pro Zeiteinheit
- Regulation des Wärmeverlustes
 - durch Federn
 - * keine Isolation, aber Abhalten des Luftstroms
 - Abgabe überschüssiger Energie
 - * Luftsäcke

1.18.2 Singen

- Syrinx
 - an den Bronchien
 - *tympaniform membrane*
 - für jeden Luftsack eigene Membran
 - potentiell zweistimmig

1.18.3 Ernährung

- Körner
 - energiereich
- Trennung zwischen Nahrungsaufnahme und Verdauung
 - Kropf
- fleischfressende Vögel
 - Muskelmagen
 - * Zerkleinerung, da bei Vögeln keine Zähne

1.18.4 Fortpflanzung

- zweigeschlechtlich
- spezielle Anpassungen an das Fliegen
 - nur ein Ovarium
 - nur ein Hoden
 - * Größenänderung im Zyklus eines Jahres
 - Gewichtsreduktion

1.18.5 Urogenitalsystem

Exkretionsorgane

- ursprünglich segmental
- Nephronen (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 323ff., Abb. 4.33)
 - anatomische und funktionelle Einheiten der Wirbeltiermiere
 - bei der Evolution vom Wasser- zum Landleben entstanden ELEPFANDT (1998)
 - MALPIGHI-Körperchen
 - * Anfangsstück eines Wirbeltiernephrons
 - * Glomerulum
 - Blutkapillarknäuel
 - * BOWMANSche Kapsel

- blindes Ende des Nephronenkanals
- umschließt Glomerulum becherförmig
- Mesonephros (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - *Opisthonephros*, Urniere
 - Kopfnieren ELEPFANDT (1998)
 - bei Fischen und Amphibien bleibende Niere
- Metanephros (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)
 - Nachniere
 - entsteht aus dem hintersten Teil des Mesonephros
 - * Differenzierung während der Ontogenese
 - eigener Ausführgang
 - * sekundärer Harnleiter (*Ureter*)
 - bei Amnioten
 - Mesonephros exkretorisch funktionslos geworden
 - * Verbindung mit den Hoden bleibt erhalten
 - * ursprünglich primärer Harnleiter wird Samenleiter
- Stickstoffausscheidung
 - Ammoniak
 - * Fische, Amphibien
 - * nur im Wasser
 - Harnstoff
 - * manche Fische, Säugetiere

Harn bei Säugetieren stark konzentriert

Genitalien

- Fische
 - Koppelung mit Niere bei den Hoden
 - eigener Trichter bei den Ovarien
- Reptilien, Vögel, Säuger
 - Metanephros
 - eigener Gang
 - Nierenausführgang reduziert
 - bei Säugetieren Trennung von Urogenitalsystem und Darmausgang

1.19 Mammalia

Charakteristika

- Säugung der Jungen
- Besitz echter Haare
- vivipar⁶
 - Ausnahme: Monotremata

⁶Viviparie ist kein ausschließliches Merkmal der Mammalia, es kommt auch in anderen Tiergruppen, z. B. manchen Reptilien, vor.

1.19.1 Systematik

Unterteilung

- Übersicht
 - Monotremata
 - Marsupialia
 - Placentalia
- Monotremata
 - ovipar
 - säugen Junge
- Marsupialia
 - kurze Tragzeit
 - * 2–6 Wochen
 - danach im ventralen Beutel

Stellung im System

- “erfolgreichste Gruppe”
 - gilt nicht bezogen auf das gesamte Tierreich
 - Einzeller und Insekten wesentlich erfolgreicher
 - Dominanz nur durch Aussterben der Reptilien
 - * vorher kleine, nachtaktive Tiere
 - * zahlreiche Anpassungen daran immer noch vorhanden
 - Schwarz–Weiß–Sehen, Schnurrhaare, Geruchssinn

1.19.2 neu entwickelte Merkmale

- Warmblütigkeit
 - Schutz gegen Wärmeverlust: Fell
- Fortbewegung
 - Extremitäten unter dem Körper (nicht daneben, wie bei Reptilien)
 - ausgeprägter Gleichgewichtssinn
 - Bewegungsachse der Wirbelsäule oben–unten (Reptilien: links–rechts)
 - schnellere Fortbewegung
 - * dient der vermehrten Nahrungsaufnahme
 - Entothermie
- Extremitäten
 - Entwicklung der Vorderextremitäten zum Manipulieren
 - * wesentliche Voraussetzung für die Entwicklung der Intelligenz
 - * vgl. auch 1.19.4, S. 38
 - Gehirnvergrößerung
 - * Faktor 6 von ektothermer zu entothermer Lebensweise
 - differenzierte Bewegungseinrichtungen
- Atmung
 - Zwerchfell (*Diaphragma*)

1.19.3 Nahrungsaufnahme/–verarbeitung

- Nahrungsaufschluß
- Entwicklung des Gebisses (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 737)
 - sekundäres Kiefergelenk (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 737)
 - Heterodontie (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 723)
 1. Incisivi
 2. Canini
 3. Praemolare
 4. Molare
 - * Anzahl und Ausbildung unterschiedlich (→ Zahnformel)
 - unterschiedliche Gebißtypen
- Gesichtsmuskulatur
 - für verbesserte Nahrungsaufnahme entwickelt
 - heutige Morphologie sagt nichts über ursprüngliche Funktion
- Oberkiefer
 - Entwicklung eines knöchernen Gaumendaches
 - * nur bei Säugetieren und Krokodilen
 - * Stabilisierung des Gebisses
- gleichzeitiges Atmen und Nahrungsaufnahme
 - ursprünglich zum Säugen entwickelt
 - bei Menschen nicht möglich
 - * Kehlkopf heruntergerutscht
 - * nicht bei Säuglingen
 - Entwicklung in der Ontogenese
- Kieferknochen
 - sekundäres Kiefergelenk
 - ein Kieferknochen
 - beide anderen Kieferknochen zu Gehörknöchelchen umgebildet
 - definierendes Merkmal für Säugetiere
 - * auch fossil nachweisbar
 - Entwicklung ontogenetisch bei manchen Beuteltieren nachweisbar
 - * primäres → sekundäres Kiefergelenk
- verlängerter Darm

1.19.4 Rhinogradentia

(STÜMPKE, 1993)

- Entdeckung
 - 1941 durch PETTERSSON-SKÄMTKVIST
- besondere Ordnung der Säugetiere
- gemeinsames Merkmal
 - besondere Bildung der Nase

- Nase zum Lauforgan umgebildet⁷ (ELEPFANDT, 1998)
 - besitzen vier Extremitäten zum Greifen
- weiterführende Literatur:
Stümpke, Prof. Dr. Harald Bau und Leben der Rhinogradentia. Fischer, Stuttgart Jena 1993

⁷trifft nur auf einen Teil der Rhinogradentia zu; prominentester Vertreter ist hier *Nasobema lyricum*. Für weitere Details siehe STÜMPKE (1993)

Teil II

Physiologie

Einleitung

Grundfragen der Physiologie

- proximate Fragen (WEHNER und GEHRING)
 - “Wie-Fragen”
 - kausalanalytische Aufklärung der proximatoren Faktoren Aufgabe der Verhaltensphysiologie
 - proximate Faktoren
 - * unmittelbare, aktuell verhaltensregulierende Umweltfaktoren
- ultimate Fragen (WEHNER und GEHRING)
 - “Warum-Fragen” der Verhaltensökologie
 - Analyse der ultimatoren Faktoren dient der Aufklärung der Funktion einer Verhaltensweise
 - ultimate Faktoren
 - * mittelbare, evolutiv selektionierende Umweltfaktoren
 - * beeinflussen die Fitneß eines Individuums

Umweltfaktoren

- wichtigste Umweltfaktoren
 - Nahrung / Energie
 - Sauerstoff
 - Wasser
 - Temperatur
- Energie durch Abbau von Nahrung
 1. nicht-oxidativ (Glykolyse)
 - wenig rentabel
 - aber: Sauerstoff-unabhängig
 2. oxidativer Nahrungsabbau
 - Sauerstoff-Aufnahme notwendig
 - drei Hauptkomponenten der Nahrung
 1. KH
 2. Fette
 - * werden wie die KH oxidiert
 - Abgabe von H₂O und CO₂ (Atmung)
 3. Proteine
 - * zusätzliche N-Verbindungen
 - * problematisch → Exkretion
- Wasserhaushalt
 - eng mit Exkretion verknüpft
- Temperatur
 - Zusammenhang mit dem Wasserhaushalt

Kapitel 2

Atmung, Atmungsorgane

2.1 Grundlagen der Atmung

Literatur (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 287ff.)

- Zwang zu bestimmten Strukturen infolge physikalischer Grundbedingungen
- immer Stofftransport durch Diffusion beteiligt

2.1.1 Diffusion

- günstig im Nahbereich, aber ineffizient als Transportmechanismus über größere Entfernungen
 - groß ist bereits $\leq 1\text{mm}$
 - Organismen mit $\emptyset > 1\text{mm}$ können Sauerstoff-Bedarf nicht mehr durch Diffusion decken
 - spezialisierte Atmungsorgane und Transportmechanismen

1. FICKSches Diffusionsgesetz

$$\frac{dQ}{dt} = -D \cdot A \cdot \frac{du}{dx}$$

Q = Stoffmenge

t = Zeit

D = Diffusionskonstante

A = Oberfläche

u = Konzentrationsgradient

x = Diffusionsweg

(2.1)

2. FICKSches Diffusionsgesetz

$$x = D \cdot \sqrt{t}$$

(2.2)

- Verbesserung des Transports durch
 1. Oberflächenvergrößerung (A)
 2. kleine Diffusionswege (x)
 3. große Konzentrationsgradienten (Δu)
- Diffusion durch Membranen
 - Sauerstoff
 - * $D_{\text{Luft}} = 0,196\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$
 - * $D_{\text{H}_2\text{O}} = 0,183 \cdot 10^{-4}\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$

2.1.2 Verfügbarkeit von Sauerstoff

- in Wasser und Luft extrem verschieden
 - um 1g O₂ zu erhalten, müssen ca. 100 kg Wasser, aber nur ca 6 g Luft an den Atmungsorganen vorbeigeführt werden
 - Kiemen bezüglich der O₂-Ausbeute wesentlich effektiver als Lungen
- Luftatmung: Konflikt zwischen O₂-Bedarf und Wasserverlust
 - Lungen als Einstülpungen (Nachteil für O₂)
- Einfluß der Körpergröße
 - je kleiner die Tiere, desto höher die Stoffwechselrate
 - desto höher die Atemfrequenz

	trockene Luft in %	Löslichkeit in H ₂ O in ml/l H ₂ O (15°C, 1 bar)
O ₂	20,95	34,1
CO ₂	0,03	1019,0
N ₂	78,09	16,9
Ar	0,93	

Tabelle 2.1: O₂-Gehalt in Luft und Wasser

- Menge gelöster Gase in H₂O abhängig von
 - Löslichkeit
 - Temperatur

2.1.3 General remarks about respiration in water and air

(SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

- gill
 - respiratory surface is turned out, forming an evagination
 - may be enclosed in a cavity secondarily
- lung
 - general body surface is turned in, invaginated
 - term is used whether the respiratory medium is water or air
- in general
 - gills serve for aquatic breathing
 - lungs serve for breathing in air
- exceptions
 - water lungs
 - * with sea cucumbers
 - modified gills for use in air
- requirements of respiratory organs
 - large surface
 - thin cuticle

	Water	Air	Ratio: water/air
O ₂ concentration (liter/liter)	0.007	0.209	~ 1:30
Density, ρ (kg/liter)	1.000	0.0013	~ 800:1
Dynamic viscosity, (cP)	1	0.02	50:1
Heat capacity (cal/liter °C)	1000	0.31	~ 3000:1
Heat conductivity (cal/s cm °C)	0.0014	0.000 057	~ 25:1
Diffusion coefficient D_{O_2} (cm ² /s)	0.000 025	0.198	~ 1:8000
Diffusion coefficient D_{CO_2} (cm ² /s)	0.000 018	0.155	~ 1:9000
Diffusion constant, K_{O_2} (cm ² /atm min)	34×10^{-6}	11	~ 1:300 000
Diffusion constant, K_{CO_2} (cm ² /atm min)	850×10^{-6}	9.4	~ 1:11 000
Liters of medium per liter O ₂	143	4.8	~ 30:1
Kilograms of medium per liter O ₂	143	0.0062	~ 23 000:1

Tabelle 2.2: Comparison of air and water as respiratory medium

2.1.4 Atmungsorgane — eine Übersicht

- Grund für Atmungsorgane
 - Diffusion effizient im Nahbereich
 - * nicht im Fernbereich: zu langsam
- Lunge
 - Einstülpung des Körpers
- Kieme
 - Ausstülpung aus dem Körper
- Wasserlunge
 - z. B. bei Seegurken (*Echinodermata*)
 - Libellenlarven
- Atmung durch Kiemen
 - Gegenstromprinzip

“Die [Seegurken] nehmen sich selber aus... praktisch für die, die sie sammeln”

2.2 Kiemen

- sehr feine Strukturen
- an der Luft nicht funktionsfähig
 - Kiemenblätter klebten zusammen
- bei höherer Stabilität wären Leitungswege länger

Ventilation of gills (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, pp. 17)

- completely still water
 - immediately adjacent boundary layer of water soon depleted of oxygen
 - * renewal of this water important in supplying oxygen
 - various mechanical devices for a continuous flow of water over the gill surface
- moving the gill through the water
 - practical only for small organisms
 - * example: some aquatic insect larvae (Ephemeroidea)
 - difficulty
 - * too great force needed to overcome the resistance of the movement

- resistance increases with the square of the linear velocity of the organ
- * mechanical strength
 - need to be increased
- Necturus
 - * does move its gills
 - * “but the movements are very slow” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 19)
- moving water over the respiratory surface
 - much more feasible solution in contrast to move the gills
 - movement
 - * achieved by ciliary action
 - gills of mussels and clams [Muscheln]
 - * mechanical pumplike device
 - much more common
 - * general principle
 - less expensive to move water slowly over a large surface than to move water fast over a smaller surface

Gas exchange and water flow (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 20)

-

Countercurrent flow (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 20)

-

2.3 Lungen

- grundsätzlich zwei Typen
 1. Diffusionslungen
 - werden nur durch Diffusion versorgt
 2. Ventilationslungen
 - größter Anteil

Lungenatmung (PENZLIN, 1996, S. 243, 246ff.)

- Lungen
 - typische Atmungsorgane landbewohnender, d. h. luftatmender Tiere
 - im Gegensatz zu den Kiemern keine feinhäutigen Ausstülpungen der Körperoberfläche
 - ins Innere des Tierkörpers verlagerte Vergrößerungen der Atemfläche
- respiratorisches Epithel
 - muß stets feucht bleiben
 - Verhinderung der Austrocknung
 - * Lungenhöhlen nur durch mehr oder weniger schmale Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung
- Ventilation
 - spielt keine so große Rolle wie bei Kiemenatmern
 - Grund:
 - * Diffusion der Atemgase in der Luft viel schneller als im Wasser

→ in einigen Fällen reicht die Diffusion aus, ein hinreichendes Gefälle der Partialdrücke für Sauerstoff und Kohlendioxid am respiratorischen Epithel aufrechtzuerhalten

- Vorgang
 - * rhythmische Erneuerung der Luft in der Lunge
 - Kiemenatmer: Zirkulation des Atemmediums an den Atemflächen vorbei
 - * Expiration
 - Luft wird aus der Lunge ausgestoßen
 - * Inspiration
 - Luft wird in die Lunge aufgenommen
 - * in der Regel bei einem Atemzug nicht Austausch des gesamten Luftvolumens der Lunge
 - * Residualvolumen
 - bei maximaler Expiration in der Lunge verbleibendes Luftvolumen
 - CO₂- und O₂-Gehalt allein durch Diffusion geregelt

Lungenatmung (RONACHER, 1999b)

- i. allg. Ventilationslungen
 - werden expandiert, kontrahiert durch Muskeln
 - Saugpumpe
 - * Luft wird angesaugt, Lunge bewegt sich passiv durch die Dehnung des Brustkorbes mit
 - * nur Teil der Luft wird ausgetauscht
 - unvollständiger Gasaustausch
 - nur ca. 15% O₂
 - ca. 5% CO₂
 - Werte relativ konstant
 - * CO₂-Konzentration kritische Größe
 - wahrscheinlich, weil CO₂-Gehalt wichtig für Säure-Base-Verhältnis im Blut
- Hautatmung
 - Amphibien: großer Teil der Atmung
 - Säugetiere: spielt keine Rolle
- (RONACHER, 1999b, Blatt 5)
- Tendenz zur Oberflächenvergrößerung der Lunge in der Evolution
- Verhältnis Lungenraum — Oberfläche
 - Frosch: 1cm³ — 20cm²
 - Maus: 1cm³ — 80cm²
- Volumen der Lunge bei Säugetieren 5–6% des Körpervolumens
 - relativ unabhängig von der Körpergröße
 - bei kleinen Tieren höhere Atemfrequenz (da höherer Stoffwechsel)
- Luft atmende Fische
 - Luftsäcke vom Darm gebildet
 - auch obligat luftatmende Fische
- Vogellunge
 - relativ klein
 - trotzdem hoher Stoffwechsel
 - weit verzweigte Luftsäcke

- * *Parabronchien*
- * teilweise Blasebalg-Funktion
 - ständiger Luftstrom in der Lunge
- * sehr effizient
- * Vogellunge nicht essentiell zum Fliegen
- * Bsp.: Fledermäuse (fliegen auch, aber keine Vogellunge)

2.3.1 Amphibia

Lungenatmung der Amphibien (PENZLIN, 1996, S. 247)

- Lungen der Amphibien verhältnismäßig einfach
 - geringe Kammerung
 - ein großer zentraler Hohlraum
- Rippen bei rezenten Amphibien weitgehend zurückgebildet
 - bei Anuren mit Querfortsätzen der Wirbel verwachsen
 - * Ausnahme: Discoglossiden
 - erreichen niemals das Sternum
 - Folge
 - * Atemluft kann nicht durch Erweiterung des Thorax in die Lunge gesogen werden
 - vgl. Reptilien, Vögel, Säugetiere
 - * muß bei Amphibien in die Lungen eingepreßt werden
 - durch Heben des Mundhöhlenbodens bei geschlossenen Nasenlöchern
- Vorgang
 1. Kehloszillation
 - rhythmische Erneuerung der Luft in der Mundhöhle
 - durch Oszillation des Mundhöhlenbodens
 - * bei offenen Nasenlöchern, aber geschlossener Glottis (Lungengang)
 - wird von Zeit zu Zeit unterbrochen
 2. Lungenentleerung und –füllung
 - Nasenöffnungen werden geschlossen
 - Exspiration
 - * bei geöffneter Glottis
 - * durch Kontraktion der Bauchmuskulatur
 - * unterstützt durch Eigenelastizität der Lungenwand
 - ausgestoßene Luft vermischt sich mit Frischluft in der Mundhöhle
 - Inspiration
 - * durch Heben des Mundhöhlenbodens
 - * Mischluft wird in die Lunge gepreßt
 - Vorgang (Ex- und Inspiration) kann sich mehrere Male wiederholen
 - danach wieder Kehloszillation
- Bemerkenswert:
 - niemals Frisch-, sondern immer nur Mischluft in der Lunge
- Bedeutung der Mundschleimhaut (oral mucosa)
 - bis heute umstritten
 - wahrscheinlich gering
 - Ausnahme: einige Plethodontida
 - * intensive Durchblutung der Mundschleimhaut läßt auf größere Bedeutung für die Respiration schließen

2.3.2 Mammalia

General overview (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, pp. 28-9)

- increasing of complexity of the lungs from amphibians up to mammals
 - amphibians
 - * lung single sac
 - * subdivided by a few ridges
 - increase surface
 - mammals
 - * much more finely divided into small sacs
 - alveoli
 - vastly increase the surface area available for gas exchange
- comparison of gas-exchange surface per 1 cm³ lung tissue
 - frog lung: 20 cm² total gas-exchange surface
 - normal mice lung: over 800 cm²
- reason for large surface area with warm-blooded animals
 - high rate of oxygen uptake
 - required for high metabolic rate of warm-blooded animals
- membrane separating air from blood
 - must be very thin
 - high diffusion ratio of oxygen and carbon dioxide
 - human lung: membrane 0.2 μm thick
 - * 250th of a book page
 - total surface area
 - * about 100 m² (tennis court)
 - strong enough to tolerate being stretched more than 20 000 times a day

Lung volume (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 29)

- mammals
 - lung volume constant about 5% of body volume
 - tendency
 - * proportionately larger lungs with larger animals
- inhalation and exhalation
 - gas exchange takes place in the alveoli
 - trachea, bronchi and their branches only connecting tubes
 - * filled with “used” air at the end of an exhalation
 - dead space
 - normal person: about 150 cm³
 - reduces amount of fresh air
 - tidal volume
 - * volume of air inhaled in a single breath
 - * normal person: about 500 cm³
 - importance of dead space
 - * relative role less
 - * constant volume

- substantial fraction of tidal volume in rest
- in exercise relatively insignificant
- lungs never completely emptied of air
 - impossible to fill the lungs completely with “fresh” air
 - * inhaled air always mixed with air remaining in lungs and dead space
 - renewal of air e. g. one part in five
- constant composition of alveolar gas
 - * 15% oxygen, 5% carbon dioxide
 - * remains the same during exercise
 - increased ventilation during exercise matches accurately the increased use of oxygen
- surface tension
 - tendency of the lung to contract because of surface tension
 - * minimized by presence of substances on the inner surface
 - greatly reduce surface tension
 - “surfactants” (**surface active agent**) [Antiatelektasefaktor]
 - phospholipids
 - found in the lung of all vertebrates
 - amount always above the minimum required to cover the pulmonary surface with a monomolecular layer

Mechanical work of breathing (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 32)

- comparison of the amount of oxygen needed to run the pump to the total amount of oxygen
 - difficult
 - * reason: amount of oxygen used for breathing small compared with the overall oxygen consumption
 - cost of breathing in rest: 1.2% of total resting oxygen consumption
 - cost of breathing in heavy exercise: as much as 3% of the total oxygen consumed

2.4 Haut

2.4.1 Amphibia

Hautatmung (PENZLIN, 1996, S. 237)

- akzessorische Hautatmung
 - Hautatmung hat mehr oder weniger großen Anteil an der Gesamtatmung
- bei Fröschen kann die Sauerstoffaufnahme durch die Lungen diejenige über die Haut übertreffen
- CO₂-Abgabe in jedem Falle vornehmlich über die Haut
- während der Winterruhe nur Hautatmung
- ♂ Haarfrösche (*Trichobatrachus robustus*)
 - bilden zur Zeit der Paarung an Flanken und Schenkeln fingerförmige Hautwucherungen
 - * gut mit Blutgefäßen versorgt
 - * dienen dem zusätzlichen Gasaustausch

Skin breathing (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

- normal and important for amphibians
 - moist and well-vascularized skin
- exception: plethodont salamanders
 - neither lungs nor gills
 - all gas exchange takes place through the skin surface
 - small contribution by the oral mucosa
 - by no means uncommon
 - * constitute about 70% of existing salamander species
 - * blood without exceptional characteristics
 - “Nevertheless, their common occurrence indicates that the plethodont salamanders are quite successful with what from our viewpoint appears a rather inadequate respiratory apparatus.” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 27)
- relative roles of skin and lungs change through the year
 - winter
 - * less oxygen uptake
 - * skin takes up more oxygen than the lungs
 - summer
 - * high oxygen consumption
 - * uptake through the lungs increases several-fold
 - far exceeds the cutaneous uptake
- oxygen uptake through the skin remains nearly constant throughout the year
 - reason: constant oxygen concentration in the atmosphere
 - constant diffusion head
 - * diffusion rates change very little with temperature

2.4.2 Mammalia

- “In mammals gas exchange through the skin is trivial. There is an oft-repeated legend about some children who for a religious procession in Italy were painted with gold paint; the story goes that they all died of asphyxiation because the skin could not “breathe”. Death from asphyxiation is out of the question, for oxygen uptake through the skin is barely measurable and carbon dioxide loss from the skin is less than 1% of that from the lung (Alkalay et al. 1971). The goldpainted children must have died from other causes. A plausible explanation is that the gold paint was made by amalgamating gold and mercury and suspending the amalgam in oil, a common paint base. Mercury emulsifies readily in oil and is then rapidly absorbed through the skin, and the children may well have died from acute mercury poisoning.” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 27)

Bats (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, pp. 27-8)

- relatively much larger skin surface than other mammals
- wing membranes
 - large, thin, hairless
 - highly vascularized
 - may contribute to gas exchange
- carbon dioxide
 - some loss from the wing membrane
 - example: *Eptesicus fuscus*

- * 18 °C: 0.4% of the total carbon dioxide production lost from the wings
- * 27.5 °C: 11.5%

- oxygen
 - uptake through the membrane not sufficiently great to be of any significance
 - reason
 - * diffusion between water and air some 25–fold slower for oxygen than for carbon dioxide

2.5 Tracheen

- mehrfach unabhängig entwickelt (Konvergenz)
- eigentliche Tracheaten: Insekten
- Atmung unabhängig vom Blut
 - keine Lösung in wässrigem Transportmittel
- Tracheensystem
 - durchzieht den gesamten Körper
 - Tracheen verschließbar
 - meist Luftbewegung durch rhythmische Bewegung des Abdomens
 - 100fache Stoffwechselrate gegenüber Säugetieren in den Muskeln
- andere Tracheensysteme
 - *Onychophora* (Stummelfüßler)
 - * Tracheen nicht verschließbar
 - *Chelicerata* (Spinnentiere)
 1. Fächerlunge
 2. Tracheensystem
 - * Tracheen enden vor dem Endverbraucher
 - letzte Strecke durch Hämolymphe
- nur für Luftatmung geeignet
 - Anpassungen an das Wasser sekundär
 - O₂ aus dem Wasser wird z. T. durch kiemenähnliche Strukturen aufgenommen und in Gasphase weitertransportiert
 - kiemenartige Anhänge an den Stigmata

physikalische Kieme

- bei wasserlebenden Insekten
- Experiment mit *Notonecta*
 1. in Wasser mit N₂–Atmosphäre
 - Überlebensdauer 5 min
 2. in Wasser mit Luft–Atmosphäre
 - Überlebensdauer 6 h
 - Gasgehalt nach einiger Zeit im Wasser:
 - * Luftblase
 - O₂ — 5%
 - CO₂ — 1%
 - N₂ — 94%

- * Wasser
 - O₂ — 21%
 - CO₂ — 0,03%
 - N₂ — 79%
- O₂ diffundiert in die Luftblase, N₂ und CO₂ heraus
- 3. in Wasser mit reinem N₂, Käfer in reinem O₂ aufgetankt
 - Überlebensdauer: 30 min
 - Luftblase
 - * O₂ — 100%
 - * CO₂ → löst sich sehr gut in H₂O
 - Wasser
 - * O₂ — 100%
 - * keine Netto-Diffusion zwischen Luftblase und Wasser
- Plastron (CZIHAK ET AL.)
 - permanenter Gasfilm
 - bei dauernd unter Wasser lebenden Insekten
 - ermöglicht durch feinste Chitinhaare

2.6 Atmung bei Fröschen und Säugetieren

Literatur (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, pp. 16–36), (WITHERS, 1992, pp. 585–599, 608–625, 625–631), (PENZLIN, 1996, S. 237, 243, 247f.), (HOFRICHTER, 1998, S. 78–81), (GRZIMEK und LADIGES, 1993, S. 300f.), (PFLUMM, 1989, S. 84–86)

Gliederung

1. General remarks about respiration in water and air
2. Frösche (Anura)
 - (a) Kiemenatmung
 - (b) Lungenatmung
 - (c) Hautatmung
3. Säugetiere (Mammalia)
 - (a) Lunge
 - (b) Hautatmung

2.6.1 Frösche (Anura)

2.6.1.1 Überblick: Atmung bei Fröschen

Atmung bei Fröschen (HOFRICHTER, 1998)

- entnehmen den notwendigen Sauerstoff dem Wasser und/oder der Luft
- Wasseratmung
 - Kiemen
 - Mundhöhlenepithel
 - Haut
- Luftatmung
 - Lunge
- beide Atmungsarten in unterschiedlichem Ausmaß benutzt
 - meist parallel

Atmung bei Fröschen (GRZIMEK und LADIGES, 1993)

- verhältnismäßig träger Stoffwechsel
 - geringer Sauerstoffbedarf
- trotzdem mannigfaltigere Atemeinrichtungen als jede andere Tiergruppe
 - beruhen teils auf alten ererbten Anlagen
 - teils als Anpassungen an die Lebensweise aufzufassen
- ontogenetische Verteilung der Respirationsorgane (allgemein)
 - Larven mit Kiemen
 - Adulti mit Lungen
 - viele Ausnahmen
- Kiemen
 - entsprechen entwicklungsgeschichtlich denen der Fische
 - Larven der Anura
 - * zunächst äußere Kiemen
 - * werden durch innere Kiemen ersetzt
 - besser geschützt
 - * Grund für innere Kiemen im Vergleich zu Schwanzlurchen
 - Anuren-Larven ernähren sich von Planktonlebewesen und Zerreibsel von Pflanzen und Tieren
- Körperhaut
 - reich mit Blutgefäßen versorgt
 - dient bei allen Lurchen der Atmung
 - * auch bei Larven
 - durch Flossensäume und Hautlappen unterstützt
 - * während des Wasserlebens ausgebildet
- Schleimhaut des Mundraumes
 - dient bei allen Lurchen der Atmung
- Lungen
 - einfach gebaute Organe
 - bei vielen Schwanzlurchen ganz zurückgebildet
 - bei Anura große Bedeutung für Lautäußerungen
- grundlegende Änderungen des Kreislaufsystems
 - mit den verwickelten Atemeinrichtungen verbunden
 - zwei Vorkammern des Herzens
 - * linke nimmt aus den Lungen zurückfließendes Blut auf
 - * rechte wird vom Körperkreislauf gespeist
 - in der Hauptkammer teilweise Durchmischung des Blutes beider Vorkammern

2.6.1.2 Kiemenatmung

Kiemenatmung (HOFRICHTER, 1998)

- nach der Metamorphose nur noch bei wenigen Amphibien Kiemenatmung
 - Bsp.: Axolotl
- Größe, Form und Feinbau
 - sehr unterschiedlich
- wesentliche Kriterien für Effektivität
 - große Oberfläche
 - dünnes Kiemenepithel
 - dichtes Kapillarnetz
- Effektivitätssteigerung durch Gegenstromsystem möglich
 - begünstigt Sauerstoffaufnahme durch das Blut

2.6.1.3 Lungenatmung

Lungenatmung der Amphibien (PENZLIN, 1996, S. 247)

- Lungen der Amphibien verhältnismäßig einfach
 - geringe Kammerung
 - ein großer zentraler Hohlraum
- Rippen bei rezenten Amphibien weitgehend zurückgebildet
 - bei Anuren mit Querfortsätzen der Wirbel verwachsen
 - * Ausnahme: Discoglossiden
 - erreichen niemals das Sternum
 - Folge
 - * Atemluft kann nicht durch Erweiterung des Thorax in die Lunge gesogen werden
 - vgl. Reptilien, Vögel, Säugetiere
 - * muß bei Amphibien in die Lungen eingepreßt werden
 - durch Heben des Mundhöhlenbodens bei geschlossenen Nasenlöchern
- Vorgang
 1. Kehloszillation
 - rhythmische Erneuerung der Luft in der Mundhöhle
 - durch Oszillation des Mundhöhlenbodens
 - * bei offenen Nasenlöchern, aber geschlossener Glottis (Lungengang)
 - wird von Zeit zu Zeit unterbrochen
 2. Lungenentleerung und –füllung
 - Nasenöffnungen werden geschlossen
 - Exspiration
 - * bei geöffneter Glottis
 - * durch Kontraktion der Bauchmuskulatur
 - * unterstützt durch Eigenelastizität der Lungenwand
 - ausgestoßene Luft vermischt sich mit Frischluft in der Mundhöhle
 - Inspiration
 - * durch Heben des Mundhöhlenbodens
 - * Mischluft wird in die Lunge gepreßt
 - Vorgang (Ex- und Inspiration) kann sich mehrere Male wiederholen

- danach wieder Kehloszillation
- Bemerkenswert:
 - niemals Frisch–, sondern immer nur Mischluft in der Lunge
- Bedeutung der Mundschleimhaut (oral mucosa)
 - bis heute umstritten
 - wahrscheinlich gering
 - Ausnahme: einige Plethodontida
 - * intensive Durchblutung der Mundschleimhaut läßt auf größere Bedeutung für die Respiration schließen

2.6.1.4 Hautatmung

Hautatmung (PENZLIN, 1996, S. 237)

- akzessorische Hautatmung
 - Hautatmung hat mehr oder weniger großen Anteil an der Gesamtatmung
- bei Fröschen kann die Sauerstoffaufnahme durch die Lungen diejenige über die Haut übertreffen
- CO₂–Abgabe in jedem Falle vornehmlich über die Haut
- während der Winterruhe nur Hautatmung
- ♂ Haarfrösche (*Trichobatrachus robustus*)
 - bilden zur Zeit der Paarung an Flanken und Schenkeln fingerförmige Hautwucherungen
 - * gut mit Blutgefäßen versorgt
 - * dienen dem zusätzlichen Gasaustausch

Hautatmung (SCHMIDT-NIELSEN, 1997)

- normal and important for amphibians
 - moist and well–vascularized skin
- exception: plethodont salamanders
 - neither lungs nor gills
 - all gas exchange takes place through the skin surface
 - small contribution by the oral mucosa
 - by no means uncommon
 - * constitute about 70% of existing salamander species
 - * blood without exceptional characteristics
 - “Nevertheless, their common occurrence indicates that the plethodont salamanders are quite successful with what from our viewpoint appears a rather inadequate respiratory apparatus.” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 27)
- relative roles of skin and lungs change through the year
 - winter
 - * less oxygen uptake
 - * skin takes up more oxygen than the lungs
 - summer
 - * high oxygen consumption
 - * uptake through the lungs increases several–fold
 - far exceeds the cutaneous uptake
- oxygen uptake through the skin remains nearly constant throughout the year
 - reason: constant oxygen concentration in the atmosphere
 - constant diffusion head
 - * diffusion rates change very little with temperature

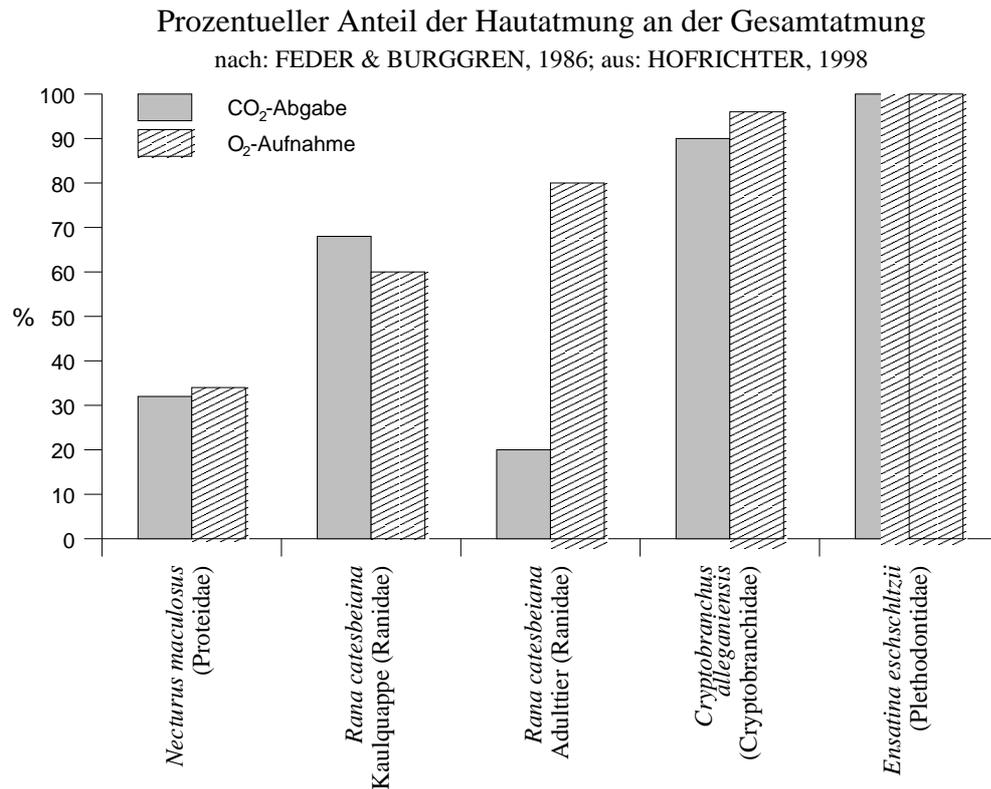


Abbildung 2.1: Prozentueller Anteil der Hautatmung an der Gesamtatmung bei einigen ausgewählten Amphibien. Bei den Lungenlosen Salamandern (Plethodontidae) liegt dieser Anteil bei 100 Prozent (nach: FEDER & BURGGREN, 1986, aus: HOFRICHTER, 1998) RONACHER (1999b)

2.6.2 Säugetiere (Mammalia)

2.6.2.1 Lunge

General overview (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, pp. 28-9)

- increasing of complexity of the lungs from amphibians up to mammals
 - amphibians
 - * lung single sac
 - * subdivided by a few ridges
 - increase surface
 - mammals
 - * much more finely divided into small sacs
 - alveoli
 - vastly increase the surface area available for gas exchange
- comparison of gas-exchange surface per 1 cm³ lung tissue
 - frog lung: 20 cm² total gas-exchange surface
 - normal mice lung: over 800 cm²
- reason for large surface area with warm-blooded animals
 - high rate of oxygen uptake
 - required for high metabolic rate of warm-blooded animals
- membrane separating air from blood

- must be very thin
 - high diffusion ratio of oxygen and carbon dioxide
- human lung: membrane $0.2\mu\text{m}$ thick
 - * 250th of a book page
- total surface area
 - * about 100 m^2 (tennis court)
- strong enough to tolerate being stretched more than 20 000 times a day

Lung volume (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 29)

- mammals
 - lung volume constant about 5% of body volume
 - tendency
 - * proportionately larger lungs with larger animals
- inhalation and exhalation
 - gas exchange takes place in the alveoli
 - trachea, bronchi and their branches only connecting tubes
 - * filled with “used” air at the end of an exhalation
 - dead space
 - normal person: about 150 cm^3
 - reduces amount of fresh air
 - tidal volume
 - * volume of air inhaled in a single breath
 - * normal person: about 500 cm^3
 - importance of dead space
 - * relative role less
 - * constant volume
 - substantial fraction of tidal volume in rest
 - in exercise relatively insignificant
 - lungs never completely emptied of air
 - impossible to fill the lungs completely with “fresh” air
 - * inhaled air always mixed with air remaining in lungs and dead space
 - renewal of air e. g. one part in five
 - constant composition of alveolar gas
 - * 15% oxygen, 5% carbon dioxide
 - * remains the same during exercise
 - increased ventilation during exercise matches accurately the increased use of oxygen
- surface tension
 - tendency of the lung to contract because of surface tension
 - * minimized by presence of substances on the inner surface
 - greatly reduce surface tension
 - “surfactants” (**surface active agent**) [Antiatelektasefaktor]
 - phospholipids
 - found in the lung of all vertebrates
 - amount always above the minimum required to cover the pulmonary surface with a monomolecular layer

Mechanical work of breathing (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 32)

- comparison of the amount of oxygen needed to run the pump to the total amount of oxygen
 - difficult
 - * reason: amount of oxygen used for breathing small compared with the overall oxygen consumption
 - cost of breathing in rest: 1.2% of total resting oxygen consumption
 - cost of breathing in heavy exercise: as much as 3% of the total oxygen consumed

Regulation of respiration

-

The respiratory center

-

Comparison of air and aquatic respiration (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 35)

- aquatic animals
 - regulation on oxygen
 - reasons
 - * carbon dioxide tension in natural waters usually low
 - * unreliable measure of the oxygen content
 - sea water highly buffered
 - carbon dioxide tension never appreciable extent
- terrestrial animals
 - regulation on carbon dioxide
 - probable reason
 - * carbon dioxide concentration tends to build up in the respiratory organs
 - * system sensitive for
 - carbon dioxide and detection of small changes in hydrogen ion concentration
 - perhaps easier to design than system sensitive to small changes in oxygen concentration
- general principle
 - air-breathing animals far more sensitive to changes in carbon dioxide than in oxygen

2.6.2.2 Hautatmung

- “In mammals gas exchange through the skin is trivial. There is an oft-repeated legend about some children who for a religious procession in Italy were painted with gold paint; the story goes that they all died of asphyxiation because the skin could not “breathe”. Death from asphyxiation is out of the question, for oxygen uptake through the skin is barely measurable and carbon dioxide loss from the skin is less than 1% of that from the lung (Alkalay et al. 1971). The goldpainted children must have died from other causes. A plausible explanation is that the gold paint was made by amalgamating gold and mercury and suspending the amalgam in oil, a common paint base. Mercury emulsifies readily in oil and is then rapidly absorbed through the skin, and the children may well have died from acute mercury poisoning.” (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, p. 27)

Bats (SCHMIDT-NIELSEN, 1997, pp. 27-8)

- relatively much larger skin surface than other mammals
- wing membranes
 - large, thin, hairless
 - highly vascularized
 - may contribute to gas exchange
- carbon dioxide
 - some loss from the wing membrane
 - example: *Eptesicus fuscus*
 - * 18 °C: 0.4% of the total carbon dioxide production lost from the wings
 - * 27.5 °C: 11.5%
- oxygen
 - uptake through the membrane not sufficiently great to be of any significance
 - reason
 - * diffusion between water and air some 25-fold slower for oxygen than for carbon dioxide

2.7 Gewebeatmung

2.7.1 Sauerstoff-Versorgungskette

2.7.2 Diffusion von Sauerstoff im Gewebe

2.7.3 Antransport und Utilisation von O₂ im Gewebe

2.7.4 Störungen in der Gewebs-O₂-Versorgung

2.7.5 Gewebstoffwechsel bei O₂-Mangel

2.8 Atmungsregulation

2.8.1 Atemzentren

2.8.2 Einflüsse auf das Atemzentrum

2.8.2.1 Nicht rückgekoppelte Einflüsse

2.8.2.2 Rückgekoppelte Einflüsse

2.8.3 O₂-Mangel-Atmung

2.8.4 Einstellung der Ruheatmung

2.8.5 Atmung bei Arbeit

Kapitel 3

Blut, Kreislauf, Stofftransport

Funktionen des Blutes

1. Transport von Atemgasen
2. Nährstoffen, Stoffwechselprodukten, Exkreten
3. Hormonen
4. Zellen
5. Wärme
6. Kraft
 - hydrostatisches Skelett
 - z. B. bei Ringelwürmern
 - Spinnen: Beinbewegung durch den Blutdruck
 - keine Muskeln zum Abspreizen der Beine
 - durch Hämolymphtdruck
7. Aufrechterhaltung des konstanten Milieu interieur
8. Koagulation bei Verletzungen
 - ständiger Stoffaustausch zwischen Blut und Umgebung

Funktionelle Verbesserungen beim Transport von Atemgasen

1. Diffusion an Körperwand
2. Bewegung der Körperflüssigkeit
3. sauerstoffbindende Metall–Protein–Verbindungen
 - O₂–bindende Proteine
 - respiratorische Proteine
 - Kapazität des O₂–Transportes bei Säugetieren:
 - 200ml O₂ / l Blut
 - Erythrocyten müssen sich bei feinsten Kapillaren verformen
4. Riesenmoleküle bzw. kleine Moleküle in Zellen verpackt
 - osmotischer Wert der Moleküle von der Anzahl und nicht von der Größe abhängig
5. kernlose Erythrocyten

respiratorische Pigmente (WEHNER und GEHRING)

1. Hämoglobin

- Fe–Porphyrin–Protein
- in Transportflüssigkeit gelöst
 - Molekulargewicht 1500–3000 kD
 - Farbe O₂–reichen Blutes: hellrot
 - Farbe O₂–armen Blutes: dunkelrot
 - Vorkommen
 - * viele Invertebraten
- in speziellen Transportzellen
 - Molekulargewicht 17–68 kD
 - Farbe O₂–reichen Blutes: hellrot
 - Farbe O₂–armen Blutes: dunkelrot
 - Vorkommen
 - * Vertebraten (in *Erythrocyten*)
 - * einige Invertebraten: Nemertinen (in *Coelomocyten*)

2. Chlorocruorin

- Fe–Porphyrin–Protein
- in Transportflüssigkeit gelöst
- Molekulargewicht 2750 kD
- Farbe O₂–reichen Blutes: gelbgrün
- Farbe O₂–armen Blutes: blaßgrün
- Vorkommen
 - wenige Anneliden: Serpuliden, Sabelliden

3. Hämerythrin

- Fe–Protein
- in Coelomocyten
- Molekulargewicht 108 kD
- Farbe O₂–reichen Blutes: violett
- Farbe O₂–armen Blutes: farblos
- Vorkommen
 - einige Brachiopoden, Priapuliden, Sipunculiden und Anneliden

4. Hämocyanin

- Cu–Protein
- in Transportflüssigkeit gelöst
- Molekulargewicht 400–9000 kD
- Farbe O₂–reichen Blutes: blau
- Farbe O₂–armen Blutes: farblos
- Vorkommen
 - Mollusken: Prosobranchier, Cephalopoden
 - Arthropoden: Skorpione, Spinnen, dekapode Krebse
- Grund für Metallkomplexe
 - reversible O₂– bzw. CO₂–Bindung
- Myoglobin
 - u. a. in Skelettmuskeln zur O₂–Zwischenspeicherung

Hämoglobin (WEHNER und GEHRING)

- Fe-Ion in proteinständiges Porphyrinsystem eingelagert (WEHNER und GEHRING)
- besteht aus 4 Polypeptidketten (*Globinen*)
 - jede trägt einen Hämring mit Fe^{2+} als Zentralatom
 - Fe^{2+} ändert Wertigkeit bei O_2 -Beladung nicht
 - *Oxygenierung* (nicht Oxidation)
- Elefanten-Hämoglobin hat vergleichsweise hohe O_2 -Affinität
 - Grund, warum HANNIBALS Elefanten den Alpenübergang im 2. Punischen Krieg überleben konnten
- zwei Zustände des Hämoglobins (RONACHER)
 1. R-Struktur
 - O_2 - bzw. CO_2 -Molekül an Fe^{2+} -Atom des Häm gebunden
 2. T-Struktur
 - Häm ohne gebundenes Molekül
- O_2 -Dissoziationskurve
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, Abb. 4.20, S. 300)
 - sigmoidaler Kurvenverlauf
- BOHR-Effekt
 - O_2 -Bindungskurve abhängig vom pH-Wert
 - P_{50} -Wert
 - * O_2 -Partialdruck, bei dem 50% des Hämoglobins oxygeniert vorliegen
 - Erniedrigung des pH-Wertes erhöht den P_{50} -Wert
 - * z. B. verstärkte CO_2 -Produktion im Gewebe
 - erleichtert O_2 -Freisetzung

Sie sehen, die Physiologie hat sogar Auswirkungen auf die Geschichte

Organ	$\frac{l}{min}$	$\frac{l}{min \cdot kg}$
Nieren	1,2	4,0
Leber	1,4	0,9
Herz	0,25	0,8
Gehirn	0,75	0,5
Haut	0,2	0,08
Muskeln	0,9	0,03
Rest	0,9	0,03

Tabelle 3.1: Blutfluß zu wichtigen Organen (Mensch in Ruhe, 70kg)

Leistungsfähigkeit

- Begrenzung der Leitungsfähigkeit der Atmungsorgane durch Wasserverlust
- Relation Herz — Körpervolumen bei Wirbeltieren
 - ca. 0,6%
 - konstant
 - bei kleinen Tieren höhere Herzschlagfrequenz
 - * Elefant

SNR = Signal to noise ratio

Die Evolution geht nicht durch Senken

- 3t
- 25 Herzschläge/min
- * Spitzmaus
- 3g
- 600 Herzschläge/min

- Arterie
 - transportiert Blut vom Herz weg
- Vene
 - transportiert Blut zur Vene
- unvollständige Trennung der Kreisläufe (bei Amphibia und Reptilia)
 - durch Druckgradient keine (große) Vermischung von Blut im Herz
 - Krokodile
 - * nicht vollständige Trennung der Herzkammern wahrscheinlich Anpassung an das Tauchen
- eine Umwälzung des menschlichen Blutes in ca. 26 sec.

- Kontinuitätsbedingung

$$v \sim \frac{1}{r^2}$$

- bei gleichem Druck in dünnen Röhren schnellerer Durchfluß
- Kapillaren: großer Gesamtquerschnitt
 - v klein
- Strömungswiderstand

$$R \sim \frac{1}{r^4}$$

- nimmt mit abnehmendem Radius stark zu
 - Druckabfall v. a. in Arteriolen
- Blutdruck wichtig für die Versorgung der Gewebe
 - STARLING–Hypothese (1896)
 - * in Arteriolen Überwiegen des hydrostatischen Blutdruck p_H gegenüber dem kolloid–osmotischen Druck p_K
 - Blutplasma wird aus den Kapillaren abgepreßt
 - * in Venolen Überwiegen des kolloid–osmotischen Drucks
 - interstitielle Flüssigkeit wird zurückgezogen
 - LAPLACE: Wandspannung

$$T \sim p \cdot r$$

- * bei festem Druck p hat ein kleines Gefäß eine geringere Wandspannung
 - bei Kapillaren reicht eine Zellschicht
 - dem Stoffaustausch förderlich
- zu hoher Druck im Lungenkreislauf
 - erhöhte Wandspannung
 - Kapillaren dicker
 - verschlechterte O_2 –Diffusion

3.1 Atemgastransportfunktion des Blutes

3.1.1 O₂-Bindung im Blut

3.1.1.1 Bestimmung der O₂-Bindungskurve

3.1.1.2 Art des O₂-Transportes

3.1.1.3 Form der O₂-Bindungskurve

3.1.1.4 Physiologische Bedeutung der sigmoiden Gestalt

3.1.2 Einflüsse auf die O₂-Bindungskurve

3.1.2.1 Temperatur

3.1.2.2 pH-Wert (Bohr-Effekt)

3.1.2.3 Hämoglobin-Konzentration

3.1.2.4 Phosphorverbindungen

3.1.3 Inaktives Hämoglobin

3.1.3.1 CO-Hämoglobin

3.1.3.2 Methämoglobin

3.1.4 CO₂-Bindung im Blut

3.1.4.1 CO₂-Bindungskurve

3.1.4.2 Art des CO₂-Transportes

3.1.5 Einflüsse auf die CO₂-Bindungskurve

3.1.5.1 Temperatur

3.1.5.2 pH-Wert

3.1.5.3 Hb-Konzentration

3.1.5.4 O₂-Sättigung (Haldane-Effekt)

3.1.5.5 Physiologische Bindungskurve

3.1.6 Verteilung von CO₂ und Austauschvorgänge zwischen Plasma und Erythrocyten

3.1.6.1 Chlorid/Bikarbonat-Austausch (Hamburger shift)

3.1.6.2 Beteiligung verschiedener Fraktionen von CO₂ am CO₂-Transport im Blut

3.1.6.3 Hyperventilation und RQ

3.1.6.4 Resorption von Gasblasen im Gewebe

Kapitel 4

Regelung, Temperatur-Regulation, Hormone

4.1 Regelkreis

- Bestandteile
 1. Regelgröße
 - *Regelstrecke*
 - konstant zu haltender Zustand oder Vorgang
 2. Störgröße
 - Außeneinflüsse auf die Regelgröße
 3. Fühler
 - Meßeinrichtung für die zu regelnde Größe
 - überträgt *Istwert* der Regelgröße
 4. Regler
 - regulierendes Zentrum
 - vergleicht mit Führungsgröße
 - überträgt *Stellgröße* an Stellglied
 5. Stellglied
 - Korrekturmechanismus
- Nachteile:
 1. Totzeit
 - Zeit zwischen Einsetzen des Reizes und Reaktion des Reglers
 - wichtig für die Stabilität
 2. Verstärkung
 - Oszillation
 - * Instabilität
 - * durch zu hohe Verstärkung im Zusammenhang mit der Totzeit
 - * kann zum Zusammenbruch des Systems führen
 - Bsp.: Populationen
- Integral-Regler (HERDER VERLAG)
 - *I-Regler*
 - verwendet eingehende Signale als Änderungskommandos für Signalausstrom
 - leistet mathematisch gesehen zeitliche Integration
 - erreicht tatsächlich Sollwert

- i. allg. genauer
- Proportional–Regler (HERDER VERLAG)
 - *P–Regler*
 - zeitlich variierende Regelabweichungen rufen ihnen proportionale Stellgrößen hervor
 - erreicht bei zeitlich gleichbleibender positiver oder negativer Stellgröße nie Sollwert
 - Proportionalabweichung
 - Charakteristikum des P–Reglers
 - Abweichung des Istwerts vom Sollwert, bei dem der Ruhezustand eintritt
 - Stellgliedfunktion hält konstantem Störgrößeneinfluß gerade die Waage

4.2 Aufrechterhaltung der Körpertemperatur

4.2.1 Allgemeines und Definitionen

Q₁₀–Wert *Entwicklungsquotient*, Verhältniszahl der Entwicklungsgeschwindigkeiten eines Lebewesens bei zwei verschiedenen Werten eines variablen Parameters (meist Temperatur). Ein Q₁₀–Wert (Temperaturkoeffizient) von 2 bedeutet z. B., daß sich die Entwicklungsgeschwindigkeit bei einer Temperaturerhöhung um 10°C verdoppelt (HERDER VERLAG)

$$Q_{10} = \frac{\text{rate}(T + 10)}{\text{rate}(T)}$$

- Werte
 - für physikalische Vorgänge nahe 1
 - in der Chemie 2–3
- unterschiedliche Q₁₀–Werte begrenzend für Körpertemperatur
 - Grenze oft niedriger als die Denaturierungs–Temperatur der Proteine
 - Reaktionen laufen auseinander (unterschiedliche Q₁₀)

Wärme–Bilanz

- Faktoren
 1. Wärmezufuhr
 - Strahlung
 - * IR, sichtbares Licht
 - Konvektion
 - * Wärmeableitung durch bewegtes Medium
 - * Bsp.: Luftzug
 - Leitung
 2. Wärmeproduktion
 - Ruhestoffwechsel
 - Muskulatur
 - braunes Fett
 3. Wärmeabgabe
 - Konvektion
 - Leitung
 - Verdunstung
- Regulation
 1. warme Umgebung
 - Manipulation der Wärmeabgabe
 - * Durchblutung

- * Verdunstung
- (Manipulation der Produktion)
- (Manipulation der Zufuhr)
- 2. kalte Umgebung
 - Manipulation der Wärmeabgabe
 - * Durchblutung
 - * Felldicke, Fellsträuben
 - * Fettschicht (Blubber)
 - Manipulation der Produktion
 - * Stoffwechselrate
 - * Muskelzittern
 - * braunes Fett

Gegenstromprinzip des Blutes in den Extremitäten

- Temperatur des Blutes in den Extremitäten bei geringer Außentemperatur niedrig
- warmes Blut aus der Körperarterie wärmt zurückfließendes Blut der Vene

Abhängigkeit zwischen Körpergröße und Energieverbrauch

- Grund noch nicht vollständig geklärt
- (WEHNER und GEHRING)
 - viele mit dem Energieumsatz korrelierte physiologische Prozesse über Oberflächen
 - Energieumsatz flächenproportional
 - in der Realität Wert zwischen rechnerisch rein flächenabhängigem und rechnerisch rein gewichtsabhängigem Energieumsatz

	Energiegehalt kcal/g	O ₂ -Verbrauch l/g	kcal/l O ₂	RQ CO ₂ /O ₂
Kohlenhydrate	4,2	0,84	5,0	1,0
Fette	9,4	2,0	4,7	0,71
Proteine	4,3	0,96	4,5	0,81
(Harnsäure)	4,25	0,97	4,4	0,74

Tabelle 4.1: Messung der Stoffwechselrate (Energieumsatz/Zeit) durch O₂-Verbrauch

Respiratorischer Quotient (RQ)

$$RQ = \frac{CO_2}{O_2}$$

- erlaubt Rückschlüsse auf Energiequelle
 - KH, Fette, Proteine
- auch am lebenden Tier meßbar

Glykogen als Energiespeicher

- verzweigtes KH
- neben Fetten wichtigster tierischer Energiespeicher
- schnell abbaubar
 - auch anaerob
- kann durch seine Wasserlöslichkeit direkt in den Muskeln gespeichert werden
- hoher H₂O–Verbrauch bei Speicherung
 - 3–4g H₂O/g Glykogen
 - schwer
 - bei Vögeln nur während der Startphase
 - * danach Fettstoffwechsel

4.2.2 Poikilotherme Tiere

- Thermokonformer
 - *Poikilotherme*
 - “wechselwarme” Tiere
 - Innentemperatur variiert mit der Außentemperatur
 - ektotherm
 - * beziehen Wärme für ihren Stoffwechsel überwiegend aus der Umgebung
- verhaltensgesteuerte Thermoregulation
 - bei vielen poikilothermen Landtieren
 - nutzen räumliches und zeitliches Temperaturmosaik ihrer Umgebung sehr effizient
- physiologische Thermoregulation
 - kurzfristig
 - auf bestimmte Körperabschnitte beschränkt
 - fakultative Endothermie bei heterothermen Ektothermen
- heterotherme Ektothermen
 - fakultativ endotherm
 - Bsp.: Hummeln, Bienen
 - * heizen Flugmuskulatur direkt vor Start endogen auf über 30°C

4.2.3 Homoiotherme Tiere

- Thermoregulierer
 - *Homoiotherme*
 - “gleichwarme” Tiere
 - Innentemperatur wird gegenüber Schwankungen der Außentemperatur konstant gehalten
 - endotherm
 - * erzeugen zur Konstanthaltung der Körpertemperatur benötigte Wärme endogen über ihren Stoffwechsel
 - *Thermogenese*
- Regelvorgang
 - bei Vögeln und vielen Säugetieren

- Körpertemperatur auf konstantem Sollwert
 - * Abweichung $\pm 0,5 - 1,0^\circ\text{C}$
- Vorgang
 - * Meßglieder
 - *Thermorezeptoren*
 - registrieren Abweichungen vom Sollwert
 - leiten sie an Regelglied weiter
 - * Regelglied
 - *Auswertinstanz*
 - leitet über *Stellglieder* Gegenmaßnahmen ein
 - * Stellglieder
 - Muskulatur, Schweißdrüsen
- Details s. u.
- Sollwerte der Thermoregulation
 - Monotremen
 - * $30-31^\circ\text{C}$
 - Marsupialier
 - * $35-36^\circ\text{C}$
 - Placentalier
 - * $36-38^\circ\text{C}$
 - Vögel
 - * $40-41^\circ\text{C}$

4.2.4 Metabolismusraten im Vergleich

1. poikilotherme Tiere

- prinzipiell gleiche Temperaturabhängigkeit wie Reaktionsgeschwindigkeit eines biochemischen Systems
 - verdoppelt sich bei Temperaturerhöhung um 10°C
 - VAN'T HOFF'sche Regel, RGT-Regel

2. homoiotherme Tiere

- sinkt mit steigender Außentemperatur bis auf *kritischen Punkt* ab
- wird jenseits des kritischen Punktes unabhängig von der Außentemperatur
 - *thermoneutraler Bereich*
 - Temperaturbereich minimaler und konstanter Metabolismusrate
- steigt bei Temperaturen höher der Körpertemperatur
 - Schwitzen
 - * aktiver Salztransport aus der Haut
 - * Salz hygroskopisch, zieht Wasser nach sich
- energetische Kosten für Homoiothermie
 - beträchtlich
 - Großteil der oxidativen Stoffwechselenergie
 - Metabolismusrate homoiothermer Tiere i. allg. Zehnerpotenz über der poikilothermer
 - Energiebedarf steigt mit abnehmender Körpergröße
 - Verhältnis Oberfläche/Volumen nimmt zu

4.2.5 Regelkreis der Körpertemperatur

- Regelglied
 - bei allen Homiothermen im *Hypothalamus*
- Meßglieder
 - Wärme- und Kälterezeptoren
 - im Zentralnervensystem
 - * Hypothalamus
 - * Hirnstamm
 - * Rückenmark
 - und an der Körperoberfläche
- Stellglieder der Wärmeproduktion
 1. Skelettmuskeln
 - Steigerung des Muskeltonus
 - Muskelzittern
 2. Leber
 3. braunes Fettgewebe
 - v. a. bei kleinen Säugetieren und Juvenilstadien
 - zwischen den Schulterblättern
 - in der Nähe von Herz, großen Blutgefäßen und Lungen
 - Ursache der Farbe
 - * starke Durchblutung
 - * hohe Mitochondriendichte
 - hohe Cytochromoxidase-Konzentration
 - dient ausschließlich der Thermogenese
- Stellglieder der Wärmeabgabe
 - Schweißdrüsen
 - Verdunstung von 1 g H₂O entzieht dem Körper 2,4 kJ Wärme

4.2.6 Hibernation und Torpor

- Hibernation
 - *Winterschlaf*
 - bei vielen kleine Säugetieren
 - Körpertemperatur sinkt nahezu auf Umgebungstemperatur
 - Metabolismusrate 1–3% des Normalwertes
 - Herzschlagfrequenz 2–3 min⁻¹
 - Atemfrequenz 10 min⁻¹
 - aber: Thermoregulation nicht abgeschaltet
 - * auf tieferen Sollwert eingestellt
- Torpor
 - ähnlich der Hibernation
 - unterliegt tagesperiodischem Rhythmus
 - bei kleinsten Säugetieren und Vögeln
 - Inaktivitätszustand
 - während der Pausen zwischen der Nahrungsaufnahme

4.3 Hormonale Kontrolle

- Hormone
 - in endokrinen Organen oder Einzelzellen gebildet
 - endokriner Mechanismus
 - * direkt an das Kreislaufsystem abgegeben und im Körper verteilt
 - * entfalten in anderen Geweben spezifische Wirkung
 - Gewebshormone
 - * treten nicht in Blutbahn ein
 - * wirken lokal über interstitielle Flüssigkeit
 - * autokriner Mechanismus
 - Wirkung auf eigene Zelle begrenzt
 - * parakriner Mechanismus
 - Wirkung auf benachbarte Zellen
- Hormonale Kontrollsysteme
 - Übertragung einer Information von Sender- zu Empfängerzelle
 - * auf chemischem Wege über Blutbahn
 - wesentlicher Unterschied zum Nervensystem
 - * für alle Hormone gleicher Transportweg
 - Spezialität der Information in der spezifischen chemischen Natur des Signals (Hormons)
 - * Vielzahl verschiedener Hormone
 - Molekulargewicht $10^2 - 10^4$ D

Kapitel 5

Exkretion, Osmoregulation

5.1 Exkretionsprodukte

- drei Formen der Stickstoffexkretion
 - vgl. Tab. 5.1
- Harnsäure bei eierlegenden Tieren
 - *cleiodische Eier*
- Grund für Harnstoff bei wüstenbewohnenden Säugetieren
 - Anatomie der Niere

	Ammoniak	Harnstoff	Harnsäure
	NH ₃	CO(NH ₂) ₂	vgl. Abb.
Toxizität	+++	gering	(+++) / gering
Löslichkeit	+++	++	-
Verlust an C	-	0,5 C/N	1,2 C/N
Energieverbrauch/N	-	1,5 ATP/N	2,5 ATP/N
H ₂ O/gN	300-500 ml	≈50 ml	≈10 ml
	ammoniotelisch	ureotelisch	uricotelisch

Tabelle 5.1: Stickstoffexkretionsformen

5.2 Exkretionsmechanismen

1. aktiver Transport
2. Ultrafiltration

5.3 Exkretionsorgane

5.3.1 Vertebrata

- Nephron
 - BOWMANSche Kapsel = MALPIGHISches Körperchen
 - * Coelomrest
 - Rückresorption
 - * Mensch
 - Verhältnis Primärharn : Sekundärharn 180 l : 2–3 l (pro Tag)
 - * Gegenstromprinzip

- Lochdurchmesser
 - * Endothelzellen: 40–100nm
 - * Basalmembran: 3,0–7,5nm
 - entscheidender Filter
 - * Epithelzellen 26–30nm
- vgl. 1.18.5, 35

5.3.2 Invertebrata

- (WEHNER und GEHRING, 1995, Abb. 4.32)

1. Protonephridien

- bei Tieren ohne Coelom
 - Bsp.: Plathelminthen, Nemertinen, Anneliden– und Molluskenlarven
- vielfach verzweigte Kanäle
- Cyrtocyte
 - *Reusengeißelzelle, Terminalzelle*
 - Ausgangspunkt der Kanäle
- “Wimpernflamme”
 - ständig schlagendes Cilienbündel
 - in der Cyrtocyte
 - erzeugt nach außen gerichteten Flüssigkeitsstrom
 - Unterdruck
 - Filtration der Gewebsflüssigkeit
 - an Reusenapparat der Terminalzelle
- Tubulus
 - an Terminalzelle anschließend
 - Resorption
 - * Veränderung des Primärharns
- Solenocyte
 - Terminalzelle bei *Branchiostoma* und manchen Polychaeten
 - mit nur einer einzigen langen Geißel

2. Metanephridien

- *Nephridien*
- Nephrostom
 - Wimpertrichter
 - Beginn der nach außen führenden Kanäle
 - liegt offen im Coelom
- Primärharn
 - durch Filtration an den Coelomwänden
 - wird durch Wimpertrichter eingestrudelt
- Modifikation des Primärharns
 - am stark gewundenen Anfangsteil des Tubulus

Kapitel 6

Ernährung, Nahrungsaufnahme, Verdauung

6.1 Einführung

- Nahrungs–Hauptbestandteile
 - Proteine
 - * große Moleküle
 - Fette
 - * wasserunlöslich
 - Kohlenhydrate (KH)
 - * Stärke, Cellulose groß und wasserunlöslich

⇒ Hauptaufgaben des Verdauungssystems

- Lösung
- Zerkleinerung

6.1.1 Teilfunktionen

- Sammeln, Erbeuten, Auswählen der Nahrung
- Aufnahme, mechanische Zerkleinerung
- gleitfähig machen, Einspeicheln
- Desinfektion der aufgenommenen Nahrung
- Denaturierung der Proteine
- Emulgieren der Fette
- enzymatische Spaltung der Makromoleküle
 - nicht zu klein, sonst Energie weg
 - evtl. Symbionten für Spaltung sonst nicht angreifbarer Moleküle
- Resorption der Spaltprodukte
- Ausscheidung unverwertbarer Bestandteile

Ein Punkt, dem natürlich gerade in der Weihnachtszeit eine besondere Bedeutung zukommt

Ein Cocktail von Enzymen, das die Beute sehr effizient auflöst [extratestimale Verdauung der Spinnen]

6.1.2 Übergeordnete Prinzipien

1. Arbeitsweise als “Fließband-System”
2. Regulation aller möglichen Vorgänge durch Gewebshormone
 - Bsp.: pH-Wert des Magens durch Sekretin
3. Schutz vor Selbstverdauung durch Verdauungsenzyme
 - Schleimproduktion
 - Enzymaktivierung erst am Wirkungsort
4. Oberflächenvergrößerung zur Erleichterung der Resorption
 - KERCKRINGSche Falten
 - Aufwölbung der Dünndarminnenwand
 - Zotten
 - Mikrovilli der Zottenzellen
 - Mensch $\approx 300 \text{ m}^2$

6.2 Verdauungsorgane

1. Magen
 - zwei wichtige Funktionen
 - (a) Pepsin
 - Endopeptidase
 - zerschneidet Proteine an bestimmten Stellen
 - als Pepsinogen sekretiert
 - (b) HCl
 - Desinfektion
 - Sekretin
 - Hormon des *Duodenum* (Zwölffingerdarms)
 - hemmt *Gastrin*
 - * Hormon des Magens
 - * stimuliert Sekretion von Pepsin und HCl
2. Pankreas (Bauchspeicheldrüse)
 - Bauchspeichel dient der Pufferung des sauren pH-Wertes aus dem Magen
 - Enzyme
 - Trypsin, Nucleasen, Lignase, Amylase
 - Insulin-/Glucagonproduktion
 - Regelung des Blutzuckerspiegels
3. Leber
 - liefert selbst *keine* Verdauungsenzyme
 - liefert Emulgatoren
 - Cholsäure, Taurocholsäure
 - * von Cholesterin abgeleitet, “Cholesterinabkömmlinge”
 - * dipolar
 - * emulgieren die Fette
 - Zugang für die Verdauungsenzyme
 - * Verkleinerung der Fetttropfchen (Oberflächenvergrößerung)
 - Pfortaderkreislauf

- System von Venen
- führen nicht direkt zum Herz, sondern in Kapillarnetz

4. Dünndarm

- Hauptverdauungseinheit
- Hauptteil der Resorption
- KERCKRINGSche Falten
 - Aufwölbungen der Schleimhaut (CZIHAK ET AL.)
 - dienen zusammen mit Zotten und Mikrovilli der Oberflächenvergrößerung
- Oberfläche des menschlichen Dünndarms ca. 300m^2
- Fetttransport in der Lymphe

5. Blinddarm

- bei vielen Tieren stark ausgeprägt

6.3 Pflanzenfresser

- Evolution der Säugetiere in der Nachtnische
- Konsequenzen
 - gute Hörfähigkeit
 - Kommunikation über Laute
 - kein oder nur schwaches Farbsehen
 - Homoiothermie
 - * Schweißdrüsen
 - Duft-Funktion
 - Riechhirn (Ausgangsbasis für Großhirn)
 - Ausgangspunkt für die Milchdrüsen
- ursprünglich Insektenfresser
 - stark proteinreiche Nahrung
- Pflanzenfresser mehrfach unabhängig entwickelt
- Probleme
 - SiO_2 in den Pflanzenstengeln
 - Cellulose
 - * nur bei wenigen Organismen Cellulose-spaltende Enzyme
 - Symbionten
- Übersicht über die Pflanzenfresser
 - Paar-, Unpaarhufer
 - Nagetiere
 - Logomorpha
 - Rüsseltiere
 - Primaten
 - Flughunde
 - Beuteltiere
 - Seekühe
 - Faultiere
- Symbiose

- Wiederkäuermagen
 - * im Pansen zwei Gruppen von Symbionten
 1. Bakterien
 - 10^9 – 10^{11} /ml
 2. Ciliaten
 - 10^6 /ml
 - * bei der Kuh ca. 2 kg Endosymbionten
 - * Symbionten–Kultur:
 - “Mästung mit integrierter Hausschlachtung” (RONACHER)
 - Kuh verdaut Teil der sich ständig vermehrenden Symbionten
 - * Symbionten anaerob
 - großer Teil der Energie bleibt für den Wirt
- Koprophagie
 - * bei Hasenartigen
 - * Symbionten im Blinddarm
 - * fressen Teil des eigenen Kotes
 - Blinddarmkot

6.4 Gebiß

- Säugetiere: heterodontes Gebiß
- Grundformel
 - 3 Incisivi
 - 1 Caninus
 - 4 Prämolaren
 - 3 Molaren
 - Grundbauplan: 44 Zähne
- Zahnformeln
 - Grundplan Säugetiere: $\frac{3143}{3143}$
 - Kuh: $\frac{0033}{3133}$
 - Mensch: $\frac{2123}{2123}$
- Bau des Zahns
 - Dentin
 - * Hauptknochensubstanz des Zahnes
 - Pulpa
 - * Höhle
 - Zahnzement
 - Zahnschmelz
- hypsodonte Zähne
 - hochkronige Zähne
- Entwicklung des Säugergebisses
 - aus dem Reptiliengebiß
 - Entwicklung des sekundären Kiefergelenks
 - * primäres Kiefergelenk wurde zu den Ohrknöchelchen
 - *Diarthrognathus*
 - * Übergangsform zwischen Reptilien– und Säugetiergebiß
 - * hatte beide Gelenke parallel (funktionsfähig)

Kapitel 7

Bewegung

7.1 Muskeln

- Erforschung der Muskeln
 - GALVANI 1790
 - 1954 *sliding-filament-model* (Gleitfilament-Modell)
 - * Fasern werden gegeneinander verschoben
 - * selbst nicht kontrahierbar

7.1.1 Bau

- Muskelfaser
 - Zusammenschluß vieler Myoblasten
 - vielkernig
 - verhält sich wie eine Zelle
 - Sarkolemma
 - * einheitliche Membran um die ganze Muskelfaser
- Myofibrille
 - UE: *Sarkomer* (CZIHAK ET AL.)
 - * funktionelle Einheit der Muskelfaser
 - * Abgrenzung durch die I-Bänder durchziehende Z-Scheiben
 - quergestreifte Muskulatur
 - * typische Streifen
 - A-Band (A = anisotrop)
 - I-Band (I = isotrop)
 - glatte Muskulatur
 - * gleiche Bestandteile wie quergestreifte Muskulatur
 - * nicht so regelmäßig angeordnet
 - kein Streifenmuster
- Actin-Filament (AF)
 - ca. $1\mu\text{m}$
 - globuläre UE
 - zwei gewundene “Perlenschnüre”
- Myosin-Filament (MF)
 - ca. $1,5\mu\text{m}$

- viele längsgestreckte UE
- selbstorganisierend
- AF–begleitende Molekülkomplexe
 - Troponin–Komplex
 - Tropomyosin–Komplex

7.1.2 Funktion

- molekularer Ruderschlag
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, Box 8.1)
 - 1. Anlagerung von ATP an Myosinköpfe der Myosinfilamente
 - führt zur Lösung der vorher geknüpften Actin–Myosin–Bindung
 - 2. Hydrolyse von ATP
 - ADP–P_i–Myosin–Komplex
 - Myosinkopf klappt in die Ausgangsstellung zurück
 - 3. Freisetzung von Ca²⁺
 - Ca²⁺ bindet sich an den Troponinkomplex
 - Tropomyosin verlagert sich in Furche zwischen beiden Actinsträngen
 - ermöglicht Anheftung der Myosinköpfe an die Actinfilamente
 - elastischer Myosinschaft wird gedehnt
 - 4. Freisetzung von P_i und ADP
 - Myosinkopf kippt nach P_i–Freisetzung in 45°–Stellung
 - * Konformationsänderung
 - * krafterzeugender “Ruderschlag”
 - * geschwindigkeitsbestimmender Schritt des Zyklus’
- Totenstarre
 - ATP verbraucht
 - Myosinköpfchen können sich nicht mehr von den AF lösen
 - dauert bis zur Zersetzung der Strukturen
- Ca²⁺
 - Steuerung
 - Troponin und Tropomyosin wichtig
 - Tropomyosin
 - * verdeckt Anheftungsstelle für Myosin
 - verhindert Bindung/Anheftung
 - Troponin
 - * Anheftungsstelle für Ca²⁺
 - * Anlagerung von Ca²⁺ führt zu Konformationsänderung
 - Tropomyosin–Faden wird weggezogen
 - Myosinköpfchen lagert sich an Actin an
 - Beginn des Zyklus

⇒ Großteil der Strukturen nicht zur eigentlichen Bewegung, sondern zur Steuerung

 - Konzentrationserhöhung bei Aktionspotential (AP) von 10^{–8} auf 10^{–5} molar
- Dimension der Bewegung
 - Abstand Myosin–Myosin ca. 40 nm

- ein Schritt = 14 nm Verkürzung auf beiden Seiten
 - 28 nm
 - ⇒ ca. 1% Muskelverkürzung pro Zyklus
- sarcoplasmatisches Reticulum
 - sR
 - Cisternensystem
 - dient der Koordination der Myofibrillen
- nicht alle Muskelfasern eines Muskels gleichzeitig erregt
 - mehrere Neuronen für einen Muskel
 - steuern jeweils nur einen Teil der Muskelfasern
 - Möglichkeit der Kraftdosierung
- Kontraktionsgeschwindigkeit pro Sekunde
 - $\frac{1}{1000}$ –10 Muskellängen
 - Myosinköpfe an den Myosinfilamenten entscheidend
 - * geschwindigkeitsbeschränkender Faktor
 - ADP + P_i-Freisetzung
 - im Tierreich unterschiedlich
- Muskelbewegung ohne mechanische Widerlager nicht effektiv
 - meist Skelettelemente des Innen- oder Außenskeletts
 - einfachste Form:
 - * Hydroskelett
 - * vgl. S. 15
- Hebelwirkung wichtig für Geschwindigkeit der Bewegung

7.2 Geißeln und Cilien

- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 449ff.)
- Undulipodien
 - Überbegriff für Cilien und Flagellen
- Cilien und Flagellen im Feinbau fast identisch
 - Durchmesser
 - * 0,2 μm
 - Länge
 - * Cilien
 - 5–15 μm
 - * Flagellen
 - 50–500 μm
- Cilien
 - in ausgedehnten Cilienfeldern
 - können bei holotrichen Ciliaten ganze Zelloberfläche bedecken
 - Vortriebserzeugung
 - * quer zum Basalkörper
 - Protozoen mit Cilienkleid zehnmal schneller als mit einzelnen Flagellen

- Cilieneptithelien
 - * bei Metazoen
 - * Bewegung des flüssigen Mediums relativ zum Organismus
 - * Funktion
 - Herbeistrudeln von Nahrungsteilchen oder Atmungswasser
 - Stofftransport in vielen Hohlraumssystemen
- Flagellen
 - stets geringe Anzahl
 - Vortriebserzeugung
 - * parallel zum Basalkörper
- ermöglichen bei vielen Organismen aktive Fortbewegung im flüssigen Medium
 - Beispiele
 - * Protozoen
 - * Turbellarien
 - * Larvenstadien
 - * Spermien

7.2.1 Struktur

- Kinetosom
 - *Basalkörper*
 - Ausgangspunkt jeder Cilie und Flagelle eines Eukaryoten
 - dem Centriol homolog
 - besteht aus Kranz neun peripherer Tubulitriplets
- Axonem
 - distal an das Kinetosom anschließend
 - folgt meist (9+2)–Schema
 - * neun periphere *Tubulidupletts*
 - um zwei zentrale *Einzeltubuli* gruppiert
 - *elastische Elemente*
 - * Verbindungen der Tubuli untereinander und mit der Cilienmembran
 - * Radialspeichen
 - * schraubenförmige Zentralscheide
 - * Tangentialbrücken
 - * aus *Nexin*
 - hochmolekulares Strukturprotein
 - * Mollusken
 - 5/6–Doppelbrücke
 - führt zu zweidimensionalem Schlagmodus
- Mikrotubulus
 - aus 13 *Protofilamenten*
 - B–Tubulus teilt drei Filamente mit A–Tubulus
 - * besteht aus nur zehn Protofilamenten
 - *Dynein–Arme*
 - * besondere Bedeutung für Bewegungsmechanismus
 - * entspringen paarweise längs der Mikrotubuli aus A–Tubulus
 - Abstand: 24 nm

- * weisen zum B-Tubulus des benachbarten Dupletts
- * ciliäres Dynein
 - großes Protein
 - aus mehreren Polypeptiden
- Feinbau der ciliären Tubuli
 - entspricht dem der Mikrotubuli aller übrigen Zellen
 - meist 13 Protofilamente
 - * je aus reihenförmig angeordneten *Protein-Heterodimeren*
 - α - und β -Tubulin
 - je 50 kD
 - * in benachbarten Protofilamenten gegeneinander versetzt
 - jedes α -Tubulin allseits von β -Tubulin umgeben und umgekehrt
 - in vitro
 - * spontane Anordnung von Tubulinmolekülen zu MT
 - * Energiequelle
 - 2 GTP-Moleküle pro angelagertes Dimer
 - Cilie
 - * nicht spontan
 - * Basalkörper als Organisationszentrum notwendig
 - ziemlich stabile Strukturen
 - * Gegensatz zu meisten Mikrotubuli des Zellkörpers
 - (+/-)-Polarität
 - * unterschiedliche Polymerisationsgeschwindigkeiten an beiden Enden
 - * Schlagrichtung der Dyneinarme

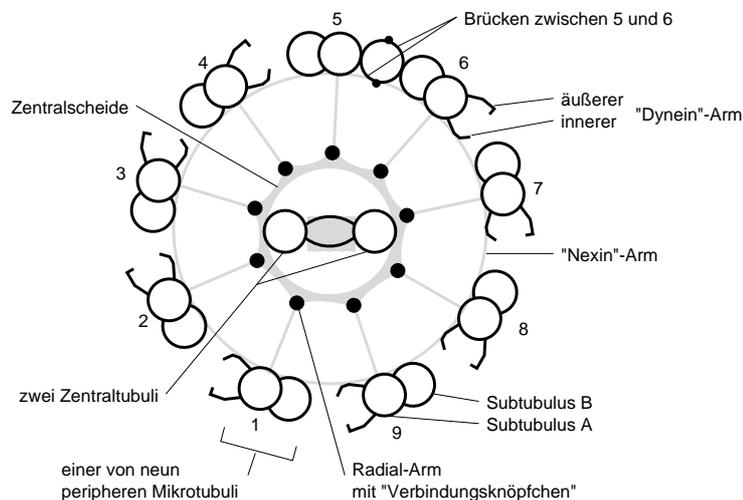


Abbildung 7.1: Axonem einer Cilie oder Flagelle quer, schematisch, bei Blickrichtung vom Kinetosom zum freien Cilienende, nach CZIHAK ET AL. (1996)

7.2.2 Funktion

- Gleitfasermodell (*sliding-filament-model*)
 - Tubuli entsprechen Actinfilamenten
 - Dyneinarme entsprechen Myosinköpfen
- globuläre Tubulinmonomere

- gewisse Ähnlichkeiten mit ebenfalls globulären Actinmonomeren
- polymerisieren nicht zu Doppelhelix
- Dyneinarme
 - ATPase–Aktivität
 - bewegliche Querbrücken
 - * Konformationsänderung in Gegenwart von ATP
 - * treten in Kontakt mit benachbartem Tubulus
 - * schlagen nach unten (Richtung Basalkörper)
- elastische Kopplungen zwischen Tubulidupletts
 - übersetzen gegenseitige Verschiebungen der Tubuli in Abbiegung der Geißel

7.2.3 Koordination

- *flexibles Ruder*
 - krafterzeugender “Abschlag”
 - * Cilie gestreckt
 - langsamerer “Aufschlag”
 - * Biegungswelle von Cilienbasis zu –spitze
 - * führt Cilie unter möglichst geringem Kraftaufwand zurück in Ausgangslage
- Koordination der Phase
 - nebeneinanderstehende Cilien
 - * *synchron*
 - * in Phase
 - hintereinanderstehende Cilien
 - * *metachron*
 - * mit bestimmter Phasenverschiebung
 - Hypothese der *gekoppelten Oszillatoren*
 - * hydrodynamische Koppelung
 - * Viskosität des Mediums ausreichend
 - *kinetodesmale Fibrillen*
 - * verbinden Basalkörper der Cilien
 - * nicht an Schlagkoordination beteiligt
 - * spezifische Funktion unbekannt
- Koordination der Schlagrichtung am Beispiel *Paramecium*
 - durch intrazelluläre Ca^{2+} –Konzentration
 - 1. Vorderende stößt gegen Hindernis
 - Öffnung lokaler Ca^{2+} –Kanäle in der Zellmembran
 - * Depolarisierung der Zellmembran
 - * Schlagumkehr der Cilien
 - Rückwärtsschwimmen
 - Ca^{2+} –Pumpe
 - * innerhalb von Sekunden normaler Ca^{2+} –Pegel
 - Vorwärtsschwimmen
 - zufällige Rotationsbewegung zwischen Richtungsumkehr
 - Hindernis umschwimmbar
 - 2. mechanische Reizung des Hinterendes
 - Hyperpolarisation der Zellmembran
 - beschleunigt Schlagfrequenz nach vorwärts
 - * durch Öffnung lokaler K^+ –Kanäle

Kapitel 8

Nervensystem und Sinnesorgane

8.1 Einführung und Definitionen

- Afferenz
 - Meldungen an das ZNS
- Efferenz
 - Informationen vom ZNS (auch an Sinnesorgane)
- Grundprinzipien
 - Sinnesorgane für sehr verschiedene Sinnesmodalitäten
 - jeweils eigene Rezeptoren
 - * Mechano-Rezeptoren
 - * Chemo-Rezeptoren
 - * Photo-Rezeptoren
 - ähnlich gebaut
 - * Innenglied
 - ZK
 - Mitochondrien
 - stereotyper Bau
 - * Außenglied
 - Spezialisierung je nach Sinnes-Modalität
- Drucksinnesorgan
 - Lamellenkörper
 - PACINI-Körperchen
- Sinnesmodalitäten
 - Lichtsinn, Hören, Mechanorezeption, chemische Sinne, elektrischer Sinn, Magnetsinn, Wärmesinn, Ultraschall-Echoortung
- allen gemeinsam
 - Reize der Umwelt werden in einheitlichen “Code” des NS übersetzt
 - * Änderungen des Membranpotentials von Sinnes- und Nervenzellen
- Sinnesorgane funktionieren nur mit nachgeschalteter neuronaler Verarbeitung
- Neglekt
 - Ausfall von Sinnesorganen durch Schädigung der nachgeordneten Bereiche des ZNS
 - * z. T. sehr spezifisch

- Selektivität
 - Informationsreduktion
 - Herausarbeiten relevanter Informationen
- Rezeptoren wirken als
 1. Transducer
 - Umwandlung der Reizenergie in elektrische Energie
 2. Verstärker (Amplifier)
 - Trigger-Wirkung der Reizenergie
 - Energie der Rezeptorantwort $> 10^6$ fache Reizenergie
 3. Encoder
 - Codierung der Reizintensität
 - Impulsfrequenz $\propto \log$ Reizintensität
 - Codierung der Reizqualität über Nervenbahn

8.2 Kriterien für die Leistungsfähigkeit von Sinnesorganen

1. absolute Empfindlichkeit (Verstärkungskaskaden)
2. Empfindlichkeitsbereich & Adaption
3. Unterscheidungsempfindlichkeit
 - Intensität
 - Qualität
 - Farbe, Töne, etc.
4. räumliches und zeitliches Auflösungsvermögen

8.2.1 absolute Empfindlichkeit (Verstärkungskaskaden)

- bei Sinnesorganen bis an die Grenzen der physikalischen Möglichkeiten ausgereizt
 1. Mechanorezeptoren
 - $0,003^\circ$ Auslenkung
 - weitere Auflösung nicht sinnvoll
 - darunter Bereich des thermischen Rauschens
 - Stoß der einzelnen Moleküle wäre als Ton wahrnehmbar
 2. Photorezeptoren
 - Stäbchen
 - * ein Lichtquant reicht zur Reizauslösung
 3. Chemorezeptoren
 - Bsp.: ein Pheromon-Molekül ausreichend
- Grund für Empfindlichkeit
 - Selektionsdruck in der Evolution

8.2.2 Empfindlichkeitsbereich & Adaption

- Adaption
 - Wegfilterung überschüssiger Energie
- Sehbereich $\approx 10^{10}$
 - Stäbchen $\approx 10^5$
 - Zapfen $\approx 10^5$
- Hörbereich $\approx 10^6$
- steile Kennlinien
 - Veränderung des Wahrnehmungsbereiches durch Adaptation
- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 402f.): Stäbchen

8.2.3 Unterschiedlichkeitsempfindlichkeit

- Komplexauge
 - Lichtempfindlichkeit (Sensivität)

$$S = \frac{D \cdot d^2}{f^2}$$

- Auflösungsvermögen (Resolution)

$$R = \frac{1}{2\alpha} = \frac{f}{2S} = \frac{F}{2d}$$

- $D = \varnothing$ Linse
- $d = \varnothing$ Rezeptorfläche
- Grubenschlange
 - Infrarot-Sensor
 - Auflösung ca. $\frac{1}{1000}^\circ\text{C}$

8.3 Vorgänge in den Sinneszellen

8.3.1 Transduktion

- Umwandlung der aufgenommenen externen Reizenergie in elektrische Energie
 - Reizenergie verändert Ionenleitfähigkeit der Rezeptormembran
 - *Rezeptorpotential*
 - Amplitude variiert mit der Reizintensität
- Verstärkung
 - Energie der Rezeptorantwort um vielfaches höher als Reizenergie
 - Funktion des Reizes
 - Auslöser-(*Trigger*-)Funktion
 - nicht Energielieferung
- Außenglieder der Sinneszellen
 - eigentliche “Antennen”
 - leiten sich strukturell oftmals von Cilien ab
 - Ort der Transduktionsprozesse

→ je nach perzipierter Energieform unterschiedlicher Bau

- Innenglied
 - mitochondrienreich
 - Struktur bei allen Sinneszellen weitgehend gleich
 - stellt nötige Energie für Verstärkung des Reizes

8.3.2 Codierung

- Reiz wird in Folge aktiv fortgeleiteter Nervenimpulse übersetzt
 - in der Sinneszelle selbst oder
 - in nachgeschalteter Nervenzelle
- meist Frequenz der Impulse dem Logarithmus der Reizintensität proportional
 - wie die Amplitude des Rezeptorpotentials
 - *logarithmische Kennlinie* des Rezeptors
- dynamischer Bereich
 - Arbeitsbereich des Rezeptors
 - außerhalb des Bereiches keine Änderung des Rezeptorpotentials mit der Reizintensität
- Grund für logarithmische Kennlinie
 - für Unterscheidung zweier Objekte Intensitätsverhältnis wichtiger als Intensitätsdifferenz
 - nur Intensitätsverhältnis spiegelt Eigenschaften der Objekte selbst wieder
 - * Bsp.: Blatt Papier reflektiert immer gleichen Prozentsatz einfallenden Lichtes
 - erscheint immer gleich hell
 - Konstanzleistung offenbar schon durch logarithmische Kennlinie der Rezeptoren ermöglicht

8.3.3 Adaption

- Verschiebung der Kennlinie längs der Reizskala
 - durch Veränderung des Verstärkungsfaktors
 - durch Modulation der synaptischen Übertragung
 - durch Anpassung der reizleitenden Apparate
 - * Bsp.: Pupille
- Grund
 - je steiler die Kennlinie eines Rezeptors
 - * desto höher das Auflösungsvermögen
 - * desto kleiner der Erfassungsbereich

8.3.4 Empfindlichkeit

- Reizschwelle
 - Maß für die Empfindlichkeit
 - Reizenergie, die bei maximaler Empfindlichkeit des Rezeptors gerade registrierbare Erregung auslöst
- Unterscheidung zwischen Reizschwelle des Rezeptors und der gesamten Sinnesbahn
 - Erregung einer Sehzelle
 - * einzelner Lichtquant ausreichend

- Lichtempfindung
 - * Erregung von 8–10 benachbarten Sehzellen der menschlichen Retina notwendig
- bei verschiedenen Rezeptoren an der Grenze des physikalisch Möglichen
 - Unterscheidung von zufälligen Rezeptorentladungen (*Rauschereignissen*) und wichtigen Reizen notwendig
 - * Reizung mehrerer Rezeptoren gleichzeitig
 - Licht- und Riechsinneszellen
 - * periodische Signale
 - Vibrations- und Hörsinneszellen

8.3.5 Spezifität der Sinnesbahnen

- Reize in Nervenbahnen einheitlich codiert
 - Unterscheidung durch Verschaltung des Nervensystems
- Hirnrinde der Säugetiere
 - in Bereiche verschiedener Sinnesmodalitäten aufgeteilt
 - Signalinterpretation immer nur im Hinblick auf Sinnesmodalität
 - * unabhängig vom Herkunftsort

8.4 Neuronale Koordination

8.4.1 Nervensystem

- oberstes Koordinationsorgan
- Komplexitätsgrad weit höher als bei allen anderen Organen
 - beruht auf Verschaltungsvielfalt der einzelnen Nervenzellen
- höchste Genexpressions-Rate aller Organe
- menschliches Gehirn
 - 20% des Energiebedarfs bei nur 2% des Körpergewichtes
 - auf oxidativen Glucose-Metabolismus angewiesen
- Evolution
 - höchste Entwicklungssteigerung aller tierischer Organsysteme
 - Verhalten evolutiv eines der plastischsten tierischen Merkmale
 - adaptive Änderungen im Schaltplan wesentliche Schrittmacher der Evolution tierischer Organismen

8.4.2 Bau der Nervenzelle

- jeder Neuronentyp spielt bestimmte Rolle als Informationsverteiler
 - Formenreichtum übertrifft alle anderen Zelltypen
- Grundbauplan des Wirbeltierneurons
 - Soma
 - * *Perikaryon*
 - * biosynthetisches Zentrum der Zelle
 - * enthält Zellkern
 - Dendriten

- * entspringen am Zellkörper
- * feine Zellverzweigungen
- * Rezeptorregion
 - Signaleingänge der anderen Neuronen
- Axon
 - * langer Zellfortsatz
 - * entspringt am *Axonhügel* des Somas
 - * dient der elektrischen Erregungsleitung zur *terminalen Verzweigungsregion*
- terminale Verzweigungsregion
 - * Weiterleitung der Erregungen aus dem Axon auf Folgezellen
 - *Synapsen*
- funktionelle Neuronentypen
 - sensorische Neuronen
 - * *Sinneszellen, Rezeptoren*
 - * empfangen Informationen über Reize
 - * übermitteln diese Informationen an Folgeuronen
 - *sensoneuronale Informationsübertragung*
 - motorische Neuronen
 - * *Motoneuronen*
 - * senden motorische Kommandos an Muskelzellen
 - *neuromotorische Informationsübertragung*
 - Interneuronen
 - * zwischen mehrere Neuronen geschaltet
 - *interneuronale Informationsübertragung*
 - * stellen überwältigende Mehrheit der Nervenzellen

8.4.3 Ruhepotential

- ca. -70 mV
- Nervenzellmembran wirkt als Kondensator
 - innen negativ geladen
 - außen positiv geladen
- drei Faktoren verantwortlich für Ruhepotential
 1. unterschiedliche *Ionenkonzentrationen* innerhalb und außerhalb der Zelle
 - v. a. hohe K^+ -Konzentrationen
 - letztendlich durch hohe Konzentration von Protein-Anionen
 - * können nicht durch Membran permeieren
 2. unterschiedliche *Membranpermeabilitäten* für K^+ - und Na^+ -Ionen
 3. *Na^+/K^+ -Pumpe*
 - kompensiert Leckestrom von Na^+
- Entstehung des Potentials
 - K^+ -Konzentration
 - * innen ca. 20mal höher als außen
 - K^+ -Ausstrom
 - Gleichgewichtspotential -76 mV
 - Protein-Anionen
 - * können nicht durch die Membran permeieren

- durch K^+ -Ausstrom außen Überschuss positiver Ladungen
- Gleichgewicht des K^+ -Stroms
 - * durch Überschuss positiver Ladungen außerhalb der Membran
 - * osmotische Energie gleich elektrischer Arbeit
 - osmotische Energie durch Ausstrom der K^+ -Ionen
 - elektrische Arbeit für K^+ -Ausstrom gegen elektrischen Gradienten
- Ladungsverschiebungen des Membranpotentials
 - auf engsten Raum unmittelbar um die Membran beschränkt
 - nur ca. 10^{-7} der K^+ -Konzentration beteiligt
 - makroskopisch Elektroneutralität im Intra- und Extrazellulärraum
- Membran im Ruhezustand nahezu impermeabel für Na^+ -Ionen
 - Na^+ beeinflussen Ruhepotential kaum
 - * trotz stark abweichenden Gleichgewichtspotentials (+55 mV)
 - einströmende Na^+ -Ionen werden durch Na^+/K^+ -Pumpe ausgetauscht

8.4.4 Entstehung eines Aktionspotentials

- Depolarisation
 - durch Zufuhr positiver Ladungen
 - vermindert elektrische Polarisierung der Membran
- Hyperpolarisation
 - durch Zufuhr negativer Ladungen
 - erhöht elektrische Polarisierung der Membran
- Impulsschwelle
 - ca. -40 mV
 - bei Erreichen schlagartige Umpolung der Membran
 - *Nervenimpuls*
- Nervenimpuls
 - *Aktionspotential, spike*
 - ca. +30 mV
- Na^+ -Kanäle
 - spannungsabhängige Kanäle
 - öffnen sich bei Erreichen der Impulsschwelle
 - Na^+ -Ionen strömen in Richtung auf Gleichgewichtspotential in die Zelle
 - * Verstärkung der Depolarisierung
 - * Öffnung weiterer Na^+ -Kanäle
 - positive Rückkopplung
 - *Alles-oder-Nichts-Prinzip*
 - Na^+ -Einstrom bis zur Umpolung der Membran
 - * kommt bereits nach 1 ms zum Erliegen
 - *Repolarisierung*
 - * Gründe
 1. Na^+ -Kanäle schließen sich schon nach kurzer Zeit
 2. Öffnung spannungsabhängiger K^+ -Kanäle
 - zeitlich verzögert

- durch überschwellige Depolarisation
- Nervenimpuls bereits nach 1 ms wieder auf Ruhepotential repolarisiert
- Refraktärzeit
 - Na⁺-Kanäle nach Schließung für 1 ms inaktiviert
 - * kein weiterer Nervenimpuls auslösbar
 - maximale Impulsfrequenz 500 s⁻¹
- Menge der einströmenden Na⁺-Ionen
 - sehr gering
 - * ca. 10⁻⁶ der Na⁺-Ionenkonzentration
 - beeinflusst Konzentrationsverhältnisse nicht nennenswert
 - auch bei Blockierung der Na⁺/K⁺-Pumpe noch tausende Impulse auslösbar
- Dichte der Na⁺-Kanäle
 - in Membran der Riesenaxone sehr gering
 - * ca. 10–100 Kanäle μm⁻²
 - in RANVIER-Schnürringen sehr hoch
 - * bei myelinisierten Wirbeltieraxonen
 - * ca. 10⁴ Kanäle μm⁻²

Teil III

**Neuro–
und
Sinnesphysiologie**

Kapitel 9

Nervensystem

9.1 Einführung

Fragen / Probleme

- Warum Nervensysteme nur bei Tieren?
 - Heterotrophie
 - aktives Aufsuchen der Nahrung
- Verschaltung von 10 Mrd. Neuronen im Gehirn
 - “eines der größten ungelösten Probleme der Biologie”
- “Karten” im Gehirn: Warum? Verzerrung?
- Auswertung von Zeitdifferenzen im μs -Bereich: wie realisiert?
 - AP = 1–2 ms
- Codierung von Sinnesreizen im NS? Neuronale Codierung
- Gehirne als Informationsspeicher: Wie Speicherung, Lernen?
- Lokalisation von Funktionen in Gehirnen.
- Verarbeitung von Sinnesreizen und Umsetzung in Verhalten.

Tabelle 9.1: Vergleich Pflanze — Tier

	Pflanze	Tier
Ernährung	autotroph	heterotroph
Lebensweise	sessil	\pm mobil
Informationsübertragung	hormonal	neuronal (+ hormonal)
Zeit	s – min (h)	ms

- Plastizität
 - Anpassung an veränderte Umweltbedingungen
 - wichtig
- GALEN (129–199 n. Chr.)
 - erste bekannte Versuche zur Funktion der Nerven
 - Experiment am Kehlkopf–Nerv des Schweins
 - * beim Durchtrennen kein Quietschen mehr

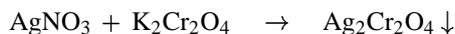
- Erkenntnis über das Nervensystem immer vom Stand der Technik abhängig
- NS des Blutegels
 - 21 Rumpfganglien
 - je ein Kopf- und Endganglion
- NS von Insekten
 - *Strickleiter-Nervensystem*
 - pro Segment ein Ganglion
 - Ober- und Unterschlundganglion
 - Schlundkonnektiv
 - * bei allen Protostomiern
 - * Durchführung des Darmrohrs durch das ventrale Nervensystem
 - zwischen Ober- und Unterschlundganglion
- dorsales NS
 - Grundschemata
 - * Vorder-, Mittel-, Endhirn (Hinterhirn)
 - * Rückenmark (Nervenstrang)

Tabelle 9.2: Entwicklung der Neuronentheorie

		Nobelpreis
Camillo Golgi 1844–1926	Retikulärtheorie NS als Syncytium	1906
Santiago Ramon y Cajal 1852–1934	Neuronen-Theorie	1906
Otto Loewi 1873–1961	erster Nachweis eines Transmitters (1921)	1936
George E. Palade	erster Nachweis einer Synapse (1955)	1974

Darstellungsmethoden von Neuronen

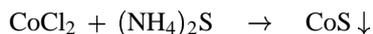
1. GOLGI-Methode



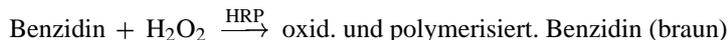
2. Injektion von Fluoreszenzfarbstoffen

- z. B. Procion-Yellow, Lucifer-Yellow

3. Kobalt-Methode



4. Horseradish-Peroxidase-Methode (HRP)



5. Desoxyglucose-Methode (DOG)

- Zugabe von ³H-DOG zum Extrazellulärmedium

6. Messung der Durchblutungsrate

- mit ¹³³Xe (1975)
- mit ¹⁸F-DOG
 - Positronen-Emissions-Tomographie (PET)

Neuronen-Formen

- ...
- Axon-Kollateralen
 - ?...?
- krit. Kenngröße: Axonlänge
 - ...
- Versorgung der Nervenzellen
 - ...
 - Transport (aktiv)
 - * ...

9.2 Grundbauplan des WT-Gehirns & Bausteine des NS**9.2.1 Neuronen****9.2.2 Gliazellen**

- Zahl 10–50x höher als die der Neuronen
- relativ klein
- i. d. R. keine el. Signale

Es ist sicherlich richtig, daß ein Organismus sich diese Zellen nicht zum Spaß leistet

Funktionen

1. Stützfunktion
2. “Straßenkehrer”
 - Reparatur- und Regenerationsmechanismen
3. Myelinisierung um Axone
 - SCHWANNsche Zellen
 - *Oligodendrocyten*
4. Isolierung und Pufferung
 - Isolierung
 - Blut-Hirn-Schranke
 - Nervenzellen von anderer Flüssigkeit umspült als sonstige Körperzellen
 - Pufferung
 - Veränderung der Ionenkonzentration durch Aktionspotentiale
 - verhindert Auswirkung auf inneres Milieu
5. Guideposts
 - “Wegmarken” für das Auswachsen der Axone (s. u.)
 - Oligodendrocyt
 - kann mehrere Axone umwickeln
 - * SCHWANN-Zellen: nur je 1 Axon
 - Cerebrosid
 - * in der Membran der Oligodendrocyten
 - * Halbwertszeit mehrere Monate

- Multiple Sklerose (MS)
 - * Degeneration der Oligodendrocyten
 - keine Regeneration mehr
 - * vermutlich Autoimmunreaktion
 - * wahrscheinlich durch Viren ausgelöst
- Astrocyten
 - Isolierung des NS zum Blut
- Blut–Hirn–Schranke
 - Nervenleitung wesentlich vom Ionenmilieu des extrazellulären Mediums abhängig
 - Glia–Zellen, Blut–Hirn–Schranke
 - aktiver Transport
 - * sorgt für die richtige Zusammensetzung des extrazellulären Milieus

9.3 Signale des NS

- Entdecker: Galvani, Volta
 - “tierische Elektrizität”
- Emil du Bois–Reymond
 - “Froschpistole”
- moderne Hilfsmittel
 - Oszilloskop
 - Glaskapillarelektrode
- Riesenaxone
 - \varnothing bis 1mm
 - Entstehung durch Verschmelzen von Nervenzellen

9.3.1 Ruhepotential

9.3.2 Elektrotonische Potentiale

9.3.3 Nervenimpulse

9.4 Synaptische Übertragung

9.4.1 Elektrische und chemische Synapsen

9.4.2 Prä– und postsynaptische Ereignisse

9.4.3 Regulation, Plastizität

9.5 Entwicklung des NS

Kapitel 10

Sensorik

Stichworte zur Sinnesphysiologie RONACHER (1999a)

1. Selektivität
 - *Informationsreduktion*
 - Herausarbeiten relevanter Information!
2. Extreme Empfindlichkeit
 - Reizschwelle bis an physikalische Grenze
 - Empfindlichkeit — Auflösungsvermögen:
 - konkurrierende Anforderungen
3. Rezeptoren wirken als
 - (a) Wandler (Transducer)
 - Umcodierung der Reize in elektrische Energie
 - (b) Verstärker (Amplifier)
 - Trigger-Wirkung der Reizenergie
 - Energie der Rezeptorantwort bis zu 10^6 > als Reizenergie
 - (c) Encoder
 - Codierung der Reizintensität
 - Impulsfrequenz \propto log Reizintensität
 - Codierung der Reizqualität über Nervenbahnen

10.1 Prinzipien der Informationsverarbeitung

•

10.2 Sensorische Transduktionsmechanismen

10.2.1 Mechanotransduktion

10.2.2 Chemotransduktion

10.2.3 Phototransduktion

10.3 Sinnesleistungen

10.3.1 Sehen

10.3.2 Hören

Teil IV

Zellbiologie

Kapitel 11

Zellbiologie

11.1 Einführung

11.1.1 Zeittafel der Zellbiologie

Tabelle 11.1: **Geschichte der Cytologie**

1655	Entdeckung der Zellen und Einführung des Begriffs <i>Zelle</i> durch HOOKE
1674	LEEUVENHOEK
1833	BROWN: Beschreibung des Zellkerns
1835	SCHWANN & SCHLEYDEN: Zelltheorie
1839	Eizellen als Zellen erkannt
1857	KOLLIKER: Mitochondrien in Muskelzellen entdeckt
1874	BOVERI: Befruchtung
1883	VAN BENEDEN: Mitose
1903	SUTTON & BOVERI: Chromosomentheorie
1933	RUSKA / KNOLL: Elektronenmikroskop RUSKA erhielt 1986 den Nobelpreis für diese Entdeckung
1953	WATSON / CRICK, Entdeckung der Struktur der DNA

11.1.2 Techniken der Zelluntersuchung

- Mikroskopie
- Röntgenstrahlung
- Neutronenstrahlung
- atomic force microscopy
- Biochemie
- Molekularbiologie
- Genetik

11.2 Die Zelle im Überblick

- vgl. BISKUP (1999)
- Größe
 - 10–100 μm
- Zahl (Mensch)

- $6,5 \cdot 10^{13}$ Zellen
 - * Erythrocyten: $3 \cdot 10^{13}$ Zellen
 - * Neuronen: 10^{10} Zellen
- Lebensdauer
 - Erythrocyt: 4 Monate
 - * Neubildung: $2,5 \cdot 10^6/s$
 - Neuron: ≈ 75 Jahre
 - * Verlust: 1000/d
→ 0,004%
 - Epithelien, Leber
 - * können sich bei Bedarf teilen
- Zellzyklus
 - essentiell
 - Kontrolle essentiell
 - Disregulation
 - Krebs
 - * besonders in Epithelien und Lymphen
 - ständig teilungsaktiv
 - aktiver Zellzyklus

11.2.1 Zellorganellen

- Zellkern
 - Chromosomen/Chromatin
 - * Replikation: DNA → DNA
 - * Transkription: DNA → RNA
 - * Translation: RNA → Protein
 - Nucleolus
 - Kernhülle
 - * Poren
 - * Membran
 - * Lamina
- ER
- Mitochondrien
- Dictyosomen
- Membranbau
 - Cholesterin
 - Phosphatidyl–Serin
 - “–Ethanolamin
 - “–Cholin

11.2.2 chemische Grundbausteine

Proteine

- Funktionen
 - Gerüstfunktion
 - Enzyme
 - Transportmoleküle
 - Speichermoleküle
 - Regulation
- Strukturen
 - 1°
 - * Aminosäuresequenz
 - 2°
 - * Faltung von Abschnitten eines Polypeptids
 - * 2 Formen
 - α -Helix
 - β -Faltblatt
 - 3°
 - * räumliche Lage aller Atome einer Polypeptidkette
 - 4°
 - * räumliche Anordnung von Untereinheiten (Polypeptiden) eines oligomeren Proteins

DNA-Struktur

- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 50ff.)
- Purinbasen
 - Adenin, Guanin
- Pyrimidinbasen
 - Thymin (Uracil¹), Cytosin
- 3'
 - OH-Ende
- 5'
 - Phosphat-Ende
- Maße der Helix
 - \varnothing der Helix: 2 nm
 - Abstand zwischen zwei Basenpaaren (bp): 0,34 nm
 - eine Wicklung/Windung = 10 bp = 3,4 nm
- Gruben/Rinnen
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 54)
 - kleine Grube
 - große Grube
 - laufen wie DNA spiralig
 - unterschiedliche Oberflächenbereiche

¹in der RNA statt Thymin vertreten

* wichtig für Zugriff anderer Moleküle auf die DNA

- $6 \cdot 10^9$ bp
- 23 Chromosomen
- durchschnittlich $3 \cdot 10^8$ bp/Chromosom
- 1–10 cm

Organisation der DNA

- Nucleosom
- Solenoid
 - Superhelix, Superspirale
- Schleifendomäne
 - Interphasechromosom
- Metaphasechromosom
- Histone
 - ≈ 120 – 150 AS–Bausteine
 - CORE–Histone
- Nucleosom
 - Histon–Kern + umgewundene DNA
 - 147 bp
- Linker
 - DNA–Faden zwischen den Histonen
 - 0–120 bp
- Metaphase–Chromosom
 - Centromer
 - G–Banden
 - * GIEMSA–Färbung
 - * menschliches Genom
 - * 2000 Banden ($6 \cdot 10^9$ bp)
 - pro Bande ($3 \cdot 10^6$ bp)
 - R–Banden
- Zellzyklus
 - G1 = Gap 1–Phase
 - G2 = Gap 2–Phase
- Polytäne Riesenchromosomen
 - Interphasechromosomen
 - wesentlich größer als Metaphasechromosomen
 - Entstehung
 - * Endomitose
 - * bis 2^{10}
 - * Banden (*Drosophila*)
 - 5000

- Schleifendomänen
- $1,65 \cdot 10^8$ bp
- $3,3 \cdot 10^4$ bp

- Hitzeschock
 - Expression bestimmter Gene
 - Methode der Genetik
- Lampenbürstenchromosom
 - im Diplotän
 - zur Erhöhung der Syntheserate
 - Oocyte wesentlich größer als normale autosomale Zelle
- Feinbau des Nucleolus
 - fibrilläre Zentren
- Translation
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, Abb. 1.4, S. 14f.)
- ER
- Golgi-Apparat
- Mitochondrien
 - $0,5 - 1 \mu\text{m}$
- Endocytose
- Exocytose
- Lysosomen
- Gerüst
 - Mikrofilamente (Actin) 8 nm
 - * Mikrovilli
 - * Lamellipodien
 - * stress fibers
 - * Cytokinese: contractile ring
 - * (+)- und (-)-Ende
 - Intermediäre Filamente 7–11 nm
 - * Desmin
 - * Vimentin
 - * Keratin
 - * Neurofilament-Protein
 - Mikrotubuli (Tubulin) 25 nm
 - * α -Tubulin
 - Protofilament
 - * β -Tubulin
 - Basalkörper
 - 13–10–10
 - * Funktionen
 1. Centriol
 2. Fixierung von Organellen (Cytoskelett)
 3. Vesikeltransport

- 4. Motorproteine
 - Kinesin → (+)
 - Dynein → (-)
- Gewebetypen
 - Epithelien (Drüsen)
 - Binde- und Stützgewebe (Speichergewebe, Blut)
 - Muskeln
 - Nerven
- Muskeln
 - vgl. (RONACHER, 1999b, 3.7.1)
 - Muskeltypen
 - * glatte Muskulatur
 - * Herzmuskulatur
 - * Skelettmuskulatur
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 435ff.) ausarbeiten, ausführlicher als in RONACHER (1999b)
- Nerven
 - Glia-Zellen
 - * wichtig für die Ausbildung von Nervenkontakten
 - nur an nichtisolierten Axonen möglich
 - * Leitschienensystem

11.3 Genetik

11.3.1 Zellzyklus

- t_D = Verdoppelungszeit
- mitotischer Index: % Mitose
- S-Phase-Index: % S-Phase
- *M-Phase-Promoting-Factor* (MPF)
- *S-Phase-Promoting-Factor* (SPF)
 - aus cyclinabhängiger Proteinkinase
 - * Cyclin
 - Ziel des Cyclins
 - * Histon H1
 - * Kernhülle (Lamin-Proteine)
- G₀-Phase
 - Zellen teilen sich i. d. R. nicht mehr
 - aber: “abrufbare” Zellen

11.3.2 Mitose

- Phasen der Mitose
 - nur zur Beschreibung des Vorganges
 - in der Realität fließende Übergänge
- Kernteilungsspindel
 - polare MT
 - * von Centriol zu Centriol
 - Kinetochor–MT
 - Astral–MT
- Anaphase
 - Bewegung der Chromosomen zu den Polen
 - * evtl. durch Bewegung der Chromosomen auf den MT
 - Motorproteine
 - * MT werden am Kinetochor–Bereich depolymerisiert
 - Alternative zur Zug–Hypothese
 - Streckung der Spindel
 - * durch Gleiten der polaren MT
 - *sliding-filament-model*

Teil V

Entwicklungsbiologie

Kapitel 12

Entwicklungsbiologie

12.1 Entwicklungsvorgänge bei Protozoa

- Fortpflanzung i. d. R. durch Teilung
 - genauer Vorgang...
- Plasmodium
 - vielkernige Form
 - bildet mehrere “Nachkommen” (8) auf einmal
- Paramecium
 - vegetativer und generativer Zellkern
 - Kerndimorphismus (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 620)
- sexuelle Vorgänge (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 609)
 - Konjugation
 - * bei Ciliaten (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 164)
 - * Kopulation
 - * Gameten
 - isogam
 - anisogam
 - Generationswechsel (vgl. WEHNER und GEHRING, 1995, S. 618)
 - * Schizogonie
 - asexuell
 - * Gametogonie
 - sexuell
 - * Sporogonie
 - * kann mit Wirtswechsel verbunden sein

12.2 Entwicklungsvorgänge bei Metazoa

- Entwicklung der Vielzelligkeit
- *Dictyostelium*
 - (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 608)
- *Volvocales*
 - Volvox
 - * Arbeitsteilung

So hat man, wenn man so will, drastisch gesagt, in der Evolution die Leiche erfunden

- generative Zellen
- somatische Zellen
- * Gonidien
- * Zygote
 - überdauerungsfähige Form
 - Schutzhülle
- Entwicklung bei Metazoen
 - Embryonalphase
 - * Befruchtung
 - * Furchung
 - * Gastrulation
 - * Organogenese
 - juvenile Phase
 - adulte Phase
 - Seneszenz-Phase

12.2.1 Entstehung der Gameten

- Meiose
 - $2n \rightarrow 1n$
 - Prophase
 - * Leptotän
 - * Zygotän
 - * Pachytän
 - * Diplotän
 - * (Strepsitän)
 - * synaptonemaler Komplex
 - Zygotän
 - Pachytän
 - Meiose I
 - * Reduktionsteilung
 - Meiose II
 - * Äquationsteilung

12.2.1.1 Spermatogenese

- Golgi-Apparat
 - akrosomale Vesikel
- Centriol
 - Axonem
- Struktur der Spermiengeißel
- Aufbau eines Spermiums (Säuger)

12.2.1.2 Oogenese

- Säugerei
 - \varnothing ca. 80 μm
- Amphibienei
 - $\varnothing > 1 \text{ mm}$
- Vögel
 - \varnothing mehrere cm
- wesentlich vielfältigere Struktur
- Struktur
 - extrazelluläre Matrix
 - Vitellinmembran

12.2.2 Befruchtung

-

12.2.3 Embryonalentwicklung

-

12.2.3.1 Furchung

-

12.2.3.2 Gastrulation

-

12.2.4 Organogenese

-

my own**Polytäre Riesenchromosomen**

- WEHNER und GEHRING (1995)
- während des gesamten Zellzyklus lichtmikroskopisch sichtbar
- etwa 100mal größer als Metaphasechromosomen
 - sehr viel mehr strukturelle Einzelheiten erkennbar
- Vorkommen
 - im bestimmten Geweben von Dipteren
 - bei Protozoen (Ciliaten)
 - in manchen Pflanzen
- Entstehung
 - durch *Endomitose*
 - * schrittweise Replikation der DNA
 - * ohne Kernteilung

- resultierende Kerne polyploid
- homologe Chromatiden gebündelt
 - bilden vielsträngiges (= *polytänes*) Riesenchromosom
 - Tausende DNA-Moleküle parallel angeordnet
- Ploidiegrad
 - *Chironomus* (Zuckmücken)
 - * bis zu $\approx 16000 n (2^{14})$
 - *Drosophila*
 - * bis zu $\approx 1000 n (2^{10})$

Nucleolus (WEHNER und GEHRING, 1995)

- entspricht strukturell einem besonders großen Puff
- Bildungsort der Ribosomen
- rDNA
 - die rRNA codierenden Gene
 - im NOR lokalisiert
 - stark repetiert
 - bilden Serie von meist mehreren hundert im Tandem angeordneten Genen
 - * dekondensiert
 - * hohe Transkriptionsrate
- bei einigen Tierarten mehrere NOR
 - fusionieren häufig zu großer globulärer Struktur
- Bestandteile des Nucleolus
 - rDNA
 - * für 18 s-, 28 s- und 5,8 s-rRNA
 - entstehende rRNA-Transkripte
 - ribosomale Proteine
- werden im Cytoplasma synthetisiert
- danach Transport in den Nucleolus
- im Nucleolus Zusammenbau zu (Pro-)Ribosomen
 - Selbstorganisationsprozeß
- 5 s-rRNA-Gene
 - ebenfalls tandem-repetiert
 - nicht im NOR lokalisiert
- Proribosomen
 - werden wahrscheinlich durch die Kernporen ins Cytoplasma transportiert
 - übernehmen dort Funktion bei der Proteinsynthese

Muskeln

- vgl. (RONACHER, 1999b, 3.7.1)
- Muskeltypen
 - glatte Muskulatur
 - Herzmuskulatur
 - Skelettmuskulatur
- (WEHNER und GEHRING, 1995, S. 435ff.) ausarbeiten, ausführlicher als in RONACHER (1999b)

Teil VI

Evolution

Kapitel 13

Einführung in die Evolution

Fortschritt ist fast ein Selbstzweck geworden; dahinter steckt ein anderes Weltbild.

PROF. ELEPFANDT

13.1 Theorien, Grundlagen

- Kernfragen
 - Woher kommt die Vielzahl der Arten?
 - Woher rührt der hohe Grad der Anpassung?
- LAMARCK
 - erster Evolutionsgedanke in der Biologie
 - begünstigt durch Fossilienfunde
 - Inhalt
 - * Veränderung aus dem inneren Drang zur Vervollkommnung
 - * kein Grund für Entwicklung der Organismen
- DARWIN
 - Konzept aus der Entwicklung des Kapitalismus
 - * “Überproduktion an Nachkommen” wirtschaftlicher Terminus
 - vier Punkte
 1. Variation
 2. Erbllichkeit
 3. Überproduktion an Nachkommen
 4. natürliche Selektion
 - Konsequenz seines Konzeptes
 - * Arten können sich spalten
 - Selbstverständnis der Menschheit betroffen
 - großer Widerstand
 - wissenschaftlicher Mangel: Variation
 - * erst durch Genetik behoben
 - * Mendelsche Gesetze
 - Merkmale werden partikulär vererbt
- Synthetische Theorie
 - *Neodarwinismus*
 - Verbindung von DARWIN und Genetik

- in den 1930er Jahren entstanden
- zentrales Konzept der Biologie
- einzige zentrale Theorie der Biologie
- Mutation
 - zufällig
 - ungerichtet
 - einziger genetischer Mechanismus, der vollkommen neues schaffen kann
 - Genveränderung
 - Mutationsrate: pro Individuum ca. eine Mutation
- Selektion
 - intraspezifischer Auswahlprozeß
 - Allele
 - * Gene eines Typs
- jeder Organismus Produkt aus Genen und Umwelt
- Evolution Naturgesetz
 - Tatsache, keine Wertung
 - keine Zwangsläufigkeit in der Entwicklung
 - keine Vorhersagen möglich
- Anpassung der Arten Ergebnis der Selektion
- Entstehung komplexer Organismen zufällig

13.2 Verwandtschaft

- Artenentstehung
 - durch Teilung von Populationen
- Definition Art (biologisches Artkonzept)
 - Individuen, die fruchtbare Nachkommen erzeugen, gehören zur gleichen Art.
 - vgl. 1.1.3, S. 6
- Homologie–Forschung
 - morphologisch
 - Homologie — Abstammungsverwandtschaft
 - * homolog: gemeinsamen evolutionären Ursprungs
 - * analog: Ähnlichkeit aus anderen Gründen (= Konvergenz)
 - Homologie–Kriterien
 1. gleiche Lage im Gefügesystem
 2. spezifische Qualität
 3. Kontinuität
 - * den anderen Kriterien überlegen
- Molekulare Evolution
 - konstante Mutationsrate in der Evolution
 - meiste molekulare Mutationen neutral
 - degenerativer Code

Redundanz [lat. redundantia = Überfülle] mehrfaches Vorliegen gleicher Gene, Signalstrukturen oder nichtfunktioneller Sequenzen (repetitive DNA) im Genom eines Organismus (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- neutrale Theorie der Evolution / molekularen Evolution
- Aussage über Abstammung
- Zeitpunkte der Verzweigung
- genetische Drift
 - Entstehung eines neuen Merkmaks durch reinen Zufall
- Selektion
 - Hauptweg Stabilisierung
 - wenn gerichtet, dann sehr schnell
 - * Beispiele
 - Bakterienresistenz
 - Viktoriasee: in 1 Mio. Jahren Entwicklung von 220 Fischarten
 - Milchverträglichkeit bei erwachsenen Menschen (nur bei Viehzucht, früheste vor 12000 Jahren)
 - * Zeit heute kein Problem der Evolutionstheorie mehr
 - * genetische Komponente des Verhaltens innerhalb weniger Generationen veränderbar
 - * viele Details des menschlichen Verhaltens nicht mehr in genetisch und erlernt trennbar
- Makroevolution
 - große Veränderungen durch Summation kleiner Veränderungen
 - durch Fossilienfunde belegt
 - Gentransfer auch in der Natur
- Aussterben von Arten
 - entscheidend immer Umweltfaktoren
 - Katastrophen
 - * Bsp.: Meteoriteneinschlag

13.3 Soziobiologie

Definition (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- neuer Zweig der biologischen Verhaltensforschung
- Versuch, Verhaltensmerkmale wie andere Merkmale konsequent als in der natürlichen Selektion entstandene Anpassungen zu deuten

Inhalte

- Selektion wirkt immer nur am Individuum
- nicht Arterhaltung, sondern Durchsetzung der eigenen Gene
- kein Mechanismus zur Arterhaltung in der Evolution
 - aber: trotzdem altruistisches Verhalten
 - * bisher keine ausreichenden Modelle
- Mem
 - DAWKINS, 1962
 - kleinste kulturelle Einheit
 - Gegenstück zum Gen
 - immer gebunden an Körper

13.4 Evolutionäre Erkenntnistheorie, Evolutionäre Ethik

evolutionäre Erkenntnistheorie (EE) (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- verbindet einzelwissenschaftliche und philosophische Elemente
- Ausgangspunkt
 - kognitive Strukturen des Menschen passen auf die Umwelt, stimmen teilweise mit ihr überein
- menschlicher Erkenntnisapparat Ergebnis der biologischen Evolution
- subjektive Erkenntnisstrukturen passen auf die Strukturen der Welt
 - Grund: haben sich in Anpassung an diese Welt herausgebildet
 - nur durch diese Übereinstimmung Leben möglich
- Gehirn nicht als Erkenntnis-, sondern als Überlebensorgan entstanden
- EE arbeitet mit einzelwissenschaftlichen Entdeckungen aus Physik, Biologie, Psychologie, Linguistik, Anthropologie
- stützt sich v. a. auf die Darwinsche Selektionstheorie in deren heute anerkannter Form

evolutionäre Ethik (HERDER VERLAG, 1983-92 und 1994/95)

- erklärt Verhaltensstruktur des modernen Menschen als Folge einer evolutionär entstandenen, auch im rezenten Menschen genetisch verankerten Neigungsstruktur

Wenn alles
evolutionär entstanden
ist, dann auch der
menschliche Geist

Literaturverzeichnis

- BISKUP, T. (1999): *Die Zelle*. Zusammenfassung aus Büchern und Vorlesungen, unveröffentlicht
- CAMPBELL, N. A. (1997): *Biologie* (Spektrum Akad. Verl.), erste deutsche Aufl. Dt. Übers. hrsg. v. J. Markl
- CZIHAK, G.; H. LANGER und H. ZIEGLER, Hg. (1996): *Biologie. Ein Lehrbuch* (Springer), sechste Aufl.
- ELEPFANDT, A. (1998): *VL Allgemeine Zoologie — Baupläne, WS 1998/99*
- GRZIMEK, B. und W. LADIGES, Hg. (1993): *Grzimeks Tierleben*, Bd. Fische 2, Lurche (dtv)
- HEISLER, N. (2000): *VL Tierphysiologie, WS 1999/2000*
- HERDER VERLAG, Hg. (1983-92 und 1994/95): *Lexikon der Biologie* (Herder und Spektrum Akad. Verl.)
- HOFRICHTER, R., Hg. (1998): *Amphibien* (Naturbuch Verlag)
- PENZLIN, H. (1996): *Lehrbuch der Tierphysiologie* (G. Fischer), 6. Aufl.
- PFLUMM, W. (1989): *Biologie der Säugetiere* (Parey)
- RONACHER, B. (1999a): *Einführung in die Neuro- und Sinnesphysiologie, VL SS 1999*
— (1999b): *VL Allgemeine Zoologie — Physiologie, WS 1998/99*
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1997): *Animal Physiology. Adaption and environment* (Cambridge University Press), 5. Aufl.
- STÜMPKE, H. (1993): *Bau und Leben der Rhinogradentia* (Fischer)
- WEHNER, R. und W. GEHRING (1995): *Zoologie* (Thieme), 23. Aufl.
- WITHERS, P. C. (1992): *Comparative Animal Physiology* (Saunders)