
Werner Müller · Stephan Frings

Tier- und Human- physiologie

Eine Einführung

3., überarbeitete und aktualisierte Auflage

Mit 358 meist zweifarbigen Abbildungen
und 14 Tabellen

 Springer

Professor Dr. Werner Müller
Professor Dr. Stephan Frings
Universität Heidelberg
Institut für Zoologie
Im Neuenheimer Feld 230
69120 Heidelberg

w.muller@zoo.uni-heidelberg.de
s.frings@zoo.uni-heidelberg.de

ISBN 10 3-540-32728-2 Springer Berlin Heidelberg New York
ISBN 13 978-3-540-32728-8 Springer Berlin Heidelberg New York
ISBN 3-540-01215-X 2. Auflage Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 2003
ISBN 3-540-63313-8 1. Auflage Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 1998

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <<http://dnb.ddb.de>> abrufbar.

Dieses Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrags, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder der Vervielfältigung auf anderen Wegen und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der jeweils geltenden Fassung zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtsgesetzes.

Springer ist ein Unternehmen von Springer Science+Business Media

springer.de

© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007

Printed in Germany

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Produkthaftung: Für Angaben über Dosierungsanweisungen und Applikationsformen kann vom Verlag keine Gewähr übernommen werden. Derartige Angaben müssen vom jeweiligen Anwender im Einzelfall anhand anderer Literaturstellen auf ihre Richtigkeit überprüft werden.

Planung: Dr. Dieter Czeschlik, Heidelberg

Redaktion: Stefanie Wolf, Heidelberg

Herstellung: LE-TeX Jelonek, Schmidt & Vöckler GbR, Leipzig

Umschlaggestaltung: deblick, Berlin

Umschlagabbildung: Delphin und Scuba-Taucher, Ian Cartwright, gettyimages

Satz: K+V Fotosatz GmbH, Beerfelden

SPIN 11427780 29/3100/LeTeX YL – 5 4 3 2 1 0 – Gedruckt auf säurefreiem Papier

Vorwort zur 3. Auflage

Molekularbiologische und biophysikalische Methoden haben mit Macht in die Physiologie Eingang gefunden. Erinnerung sei an die Nobelpreise für Arbeiten zur Signalübertragung im Nervensystem (Preis für Medizin/Physiologie 2000 an Eric R. Kandel, Paul Greengard und Arvid Carlsson), für die Entdeckung und Strukturaufklärung von Ionen- und Wasserkanälen (Preis für Chemie 2003 an Roderick MacKinnon und Peter Agre) und für die molekulargenetische Entdeckung der Serpentinrezeptoren einschließlich der tausend Geruchssensoren (Preis für Medizin/Physiologie 2004 an Richard Axel und Linda Buck). Wir haben bei der Überarbeitung dieses Buches jedoch nicht nur spektakuläre Neuentdeckungen berücksichtigt, sondern waren bemüht, alle Kapitel auf einen zeitgemäßen Stand zu bringen. Dennoch haben wir das ursprüngliche Anliegen dieses Buches nicht aus den Augen verloren: Es richtet sich an Studenten sowohl der Bachelor-/Master-Studiengänge wie an Studenten für das Lehramt, und versucht, für sie Grundwissen in lesbarer und verständlicher Weise darzustellen.

Zur Erleichterung der Vorbereitung auf Prüfungen aller Art schließt nun jedes Kapitel mit einer Zusammenfassung – was leider zwangsläufig die Seitenzahl erhöht hat. Wir haben uns trotzdem die Freiheit genommen, bisweilen auch auf Dinge einzugehen, die andere Lehrbücher auszuklammern pflegen, aber doch Studenten wie Lehrer bewegen oder interessieren, so in der Box K23.2 „Geist und Seele – nichts als Chemie und Physik?“ Ein ganz anderes Beispiel: Dem Teilnehmer an einer meeresbiologischen Exkursion wird erklärt, wie Gezeiten entstehen, und es wird diskutiert, ob es Mondrhythmen nicht nur bei Wattbewohnern, sondern auch bei Frauen gebe. Dieses Buch kann nicht nur mit viel Gewinn, sondern bisweilen auch mit Vergnügen gelesen werden.

Heidelberg im Frühjahr 2006

Prof. Dr. Werner Müller
Prof. Dr. Stephan Frings

Inhaltsverzeichnis

1	Energie und Leben	
1.1	Energie, von der Sonne gespendet, speist alles Leben	1
1.2	Stoffrecycling und Energieflüsse	4
1.3	Energienutzung in lebenden Systemen	5
Box K 1.1	Energetik	6
1.4	Entropie und Leben	11
Box K 1.2	Entropie und Verteilungswahrscheinlichkeit von unabhängigen Teilchen in einem geschlossenen Raum .	14
1.5	Die „freie Energie G“	15
1.6	Lebewesen als offene Systeme und mit der Fähigkeit zur Selbstorganisation	17
1.7	Wirkungsgrade und ihre ökonomischen und ökologischen Konsequenzen	22
	Zusammenfassung des Kapitels 1	26
2	Energieumsetzung und Energiehaushalt	
2.1	Grundlegende Prozesse des zentralen Energiestoffwechsels der Zelle	27
2.2	Start im Cytosol: die Glykolyse	33
2.3	Citratcyclus, Atmungskette und ATP-Großproduktion	37
2.4	Die verschiedenen Energiespeicher und ihr besonderer Nutzen	40
2.5	Energieumsätze	41
	Zusammenfassung des Kapitels 2	49
3	Molekulare Motoren, Pumpen und Transportsysteme	
3.1	Molekulare Motoren und intrazellulärer Transport	51
3.2	Passage und Transport von Substanzen durch Membranen .	57
	Zusammenfassung des Kapitels 3	66

4	Die Grundversorgung: Gehalt und Aufbereitung der Nahrung	
4.1	Was die Nahrung enthalten sollte	67
4.2	Wozu Vitamine notwendig sind	69
4.3	Tierische kontra pflanzliche Kost: Was ist Wissenschaft, was außerwissenschaftliche Einstellung?	76
4.4	Die Körpergrundarchitektur eines Lebewesens spiegelt seine Strategie wider, sich die lebensnotwendige Nahrung zu beschaffen	79
4.5	Das Einschleusen und der Transport der Nahrung	79
4.6	Der Verdauungstrakt als Fließbandstraße mit funktioneller Gliederung: ein kurzer Überblick	83
4.7	Die Salzsäure des Magens	85
4.8	Schutz vor Selbstverdau, Regelung der Verdauungsprozesse und Arbeitsabläufe	86
4.9	Enzyme und sonstige Hilfsmittel zur Erschließung der Nahrung	88
4.10	Resorption und Abtransport	95
4.11	Regelung der Nahrungsaufnahme	99
	Zusammenfassung des Kapitels 4	101
5	Die Leber und die zentrale interne Grundversorgung	
5.1	Die Leber als Versorgungs-, Handels- und Entsorgungszentrale des Körpers	103
5.2	Erste Hauptfunktion der Leber ist die Bereitstellung des Blutzuckers	105
5.3	Blutfette und andere Lipide	106
5.4	Regelung der Abgabe und Aufnahme von Blutzucker und Blutfetten über die Hormone Insulin und Glucagon	110
5.5	Blutproteine und Hormone als Produkte der Leber	114
5.6	Cholesterin, seine Abkömmlinge und der enterohepatische Kreislauf	114
5.7	Exkretorische und Entgiftungsfunktionen der Leber	117
	Zusammenfassung des Kapitels 5	120
6	Entsorgung und Wasserhaushalt: die Niere	
6.1	Stickstoffentsorgung und extrarenale Exkretion	123
6.2	Die expliziten Exkretionsorgane der Lehrbücher	129
6.3	Die Niere des Menschen	130
Box K6	Physikalisches und Medizintechnisches zum Thema Niere . .	138
6.4	Die Regelung der Nierenfunktion	152
	Zusammenfassung des Kapitels 6	156

7	Immunologie und die Entsorgung großer Abfallprodukte	
7.1	Entsorgung gealterter Zellen	159
7.2	Angeborene Abwehrsysteme auf der Basis eines in der Evolution erworbenen Wissens	159
7.3	Das lernfähige Immunsystem der Vertebraten	164
7.4	Das Generieren von Vielfalt bei der Erzeugung der antigenerkennenden Rezeptoren und der Antikörper . . .	166
7.5	Funktionen der Antikörper	170
7.6	T-Zellen, MHC und Antigenpräsentation	171
7.7	Verstärkereffekte und langanhaltende Immunität	180
7.8	Lernen von „Selbst oder Fremd“ und Immuntoleranz	180
7.9	Entzündungen, Allergien und hemmender Einfluss von Stresshormonen	184
7.10	Aus der Praxis des Labors: monoklonale Antikörper und Immunfluoreszenz	185
7.11	Vielfalt und Evolution der Abwehrsysteme im Tierreich	186
	Zusammenfassung des Kapitels 7	189
8	Physiologie der Erythrocyten und Atemorgane nebst einer Tauch- und Bergexkursion	
8.1	Was „Atmung“ meinen kann	191
8.2	Diffusion und Konvektion der Atemgase	191
Box K8.1	Zur Physik der Atemgase	192
8.3	Hämoglobin, Myoglobin und andere Sauerstoffspeicher	198
8.4	Funktion der Erythrocyten bei der Beseitigung des Kohlendioxids	203
8.5	Atemorgane und ihre Ventilation	205
8.6	Atem- und sonstige Probleme beim Tauchen	209
8.7	Atemnöte und Höhenkrankheit im Gebirge	214
	Zusammenfassung des Kapitels 8	216
9	Der Kreislauf	
9.1	Verteilerflüssigkeiten vermitteln zwischen Außenwelt und Innenwelt und dienen als Spediteure im Körper	219
Box K9	Ein wenig Strömungsphysik	220
9.2	Einkreisssystem der Fische versus Zweikreisssystem der Säuger	221
9.3	Im Zentrum steht das Herz	223
9.4	Die Steuerung der Blutströme	225
9.5	„Blutdruck“ und der weite Weg durch den Körper	227

9.6	Blutgerinnung – oder wie man Blutgefäße abdichtet	231
9.7	Wasserkreislauf zwischen Blutkapillaren und Gewebe und das Lymphdrainagesystem	233
	Zusammenfassung des Kapitels 9	234

10 Das vegetative Nervensystem

10.1	Regelkreis-Automaten und ihre Kontrolle durch das autonome, vegetative Nervensystem	237
10.2	Das autonome, vegetative Nervensystem als Regel- und Steuerzentrale	242
10.3	Regelkreise für Atmung, Kreislauf, Blutdruck	247
10.4	Neurovegetative Steuerung: Sympathicus und Parasympathicus sorgen für sinnvolle Gesamtreaktionen . .	249
10.5	Thermoregulation	254
	Zusammenfassung des Kapitels 10	260

11 Hormonale Steuerung

11.1	Hormonale versus neuronale Signalübermittlung – Eigentümlichkeiten, Definitionen	263
11.2	Koppelung von Zentralnervensystem und Hormonsystem . .	269
11.3	Das Hormonsystem des Menschen I: Das Hypothalamus- Hypophysensystem	270
11.4	Das Hormonsystem des Menschen II: Periphere Hormonquellen (ohne Gonaden)	278
11.5	Das Hormonsystem des Menschen III: Die Steuerung der Sexualentwicklung, des Menstruationszyklus' und der Schwangerschaft	287
11.6	Hormonsystem der Metamorphose	295
11.7	Genregulatorische und andere Funktionen der Steroidhormone und von Thyroxin	300
	Zusammenfassung des Kapitels 11	303

12 Signaltransduktion und Signalpropagation

12.1	Signaltransduktion: Die Umcodierung einer externen Botschaft in zellinterne Signale	308
12.2	Wichtige Transduktionssysteme	309
12.3	Signalpropagation	316
	Zusammenfassung des Kapitels 12	319

13 Biorhythmik I: Circadiane Rhythmen und innere Uhren

13.1	Circadiane Rhythmik	321
13.2	Die molekulare Grundkonstruktion der circadianen Uhr . .	324

13.3	Zentraluhren	328
13.4	Schlafen und Wachen	333
13.5	Stoppuhren und Taktgeber	334
	Zusammenfassung des Kapitels 13	335
14	Bioelektrische Signale	
14.1	Wie eine elektrische Membranspannung entsteht	337
Box K 14.1	Ein Minimum an Elektrophysik und Elektrotechnik aus der Sicht des Physiologen	338
Box K 14.2	Gibbs-Donnan-Gleichgewicht und Nernst-Gleichung	349
14.2	Ionenkanäle zur Veränderung einer Membranspannung	351
14.3	Fernleitung von Information über Aktionspotentiale	356
	Zusammenfassung des Kapitels 14	364
15	Synapsen: Transmission und Verarbeitung von Information	
15.1	Gap junctions als elektrische Synapsen	365
15.2	Chemische Synapsen: Informationsübertragung mittels Transmitter	366
15.3	Konkrete Transmitter	369
15.4	Auffangen des Transmitters an der postsynaptischen Membran und Reaktion der Empfängerzelle	371
15.5	Die Synapse als Ort der Datenverarbeitung und der Integration verschiedener Stimuli	374
	Zusammenfassung des Kapitels 15	380
16	Muskelmotoren, EKG und elektrische Organe	
16.1	Die Arbeitsweise einer Muskelfaser	381
16.2	Der Muskel als Organ: Kooperative Leistungen	390
16.3	Steuerung der Motorik über Dehnungssensoren	392
16.4	Funktionelle Spezialisierung und Energiequelle	396
Box K 16.1	Wie man fliegt	400
16.5	Das Herz: sein Schrittmacher und sein EKG	405
Box K 16.2	Das EKG	407
16.6	Die elektrischen Organe der elektrischen Fische	409
	Zusammenfassung des Kapitels 16	411

17	Allgemeine Sinnesphysiologie, gefühlte Welt und Körperwahrnehmung	
17.1	Von der Physik bis zur Psyche: Reiz, Erregung, Wahrnehmung	413
17.2	Prinzipien der Codierung	418
17.3	Psychophysische Korrelate	424
Box K 17	Die Anfänge der Psychophysik	426
17.4	Die Somatosensorik: die durch Mechano-, Thermo- und Nozirezeptoren der Haut vermittelte Sensibilität unseres Körpers	426
17.5	Mentale Perzeption: konstruierte Welt und Erfahrung unseres eigenen Körpers	428
	Zusammenfassung des Kapitels 17	430
18	Mechanische Sinne I: Strömungs-, Bewegungs-, Gleichgewichtssinne – und manche mehr	
18.1	Vielfalt der mechanischen Sinne	431
18.2	Mechanische Sinne zur Kontrolle des Körpers und zur Detektion von Objekten in Dunkelheit und Stille	432
18.3	Vielfalt mechanosensorischer Messgeräte am Beispiel der Sensillen der Insekten und anderer wirbelloser Tiere . .	433
18.4	Schwerkraftmesser und Gleichgewichtssinn	436
18.5	Die erstaunliche Nesselzelle	439
18.6	„Haar“-Sinneszellen und Neuromasten der Wirbeltiere	440
18.7	Das Labyrinth des Innenohrs: Dreh- und Schwerkraft- und Gleichgewichtssinn	444
18.8	Einfluss der Dreh- und Gleichgewichtssinne auf das Sehen .	448
	Zusammenfassung des Kapitels 18	451
19	Das Gehör	
Box K 19	Zur Physik und Biophysik von Schall, Ton und Hören	453
19.1	Unser Gehör: seine Bedeutung und unglaubliche Empfindlichkeit	459
19.2	Schwierige Untersuchungen, Modelle	460
19.3	Die Übertragung des Schalls ins Innenohr	461
19.4	Tonhöhen-Unterscheidung (Frequenzanalyse)	467
19.5	Zur Perzeption: Tonotopie und Lokalisation einer Schallquelle	473
19.6	Hören und Ultraschallortung bei Tieren	475
	Zusammenfassung des Kapitels 19	481

20	Chemische Sinne	
20.1	Bedeutung und erste Übersicht	485
20.2	Der Geruchssinn des Riechepithels	487
20.3	Das Vomeronasale Organ (Jacobson-Organ)	491
20.4	Der Geschmackssinn	493
20.5	Geruchs- und Geschmackssinn bei Tieren	498
Box K20	Geschmack gefunden?	499
	Zusammenfassung des Kapitels 20	503
21	Wahrnehmung elektrischer und magnetischer Felder; Infrarotortung	
21.1	Elektrorezeption	505
21.2	Orientierung im Magnetfeld der Erde	508
21.3	Infrarotortung	511
	Zusammenfassung des Kapitels 21	513
22	Der Sehsinn	
Box K22.1	Zur Physik des Lichtes	515
22.1	Der Primärvorgang: vom Licht bis zum Rezeptorpotential ..	517
22.2	Abbildung: Vorbedingung für Muster- und Bewegungssehen	522
22.3	Farbensehen und erste Verarbeitung optischer Information in der Retina	530
Box K22.2	Zur Psychophysik der Farben	531
22.4	Datenverarbeitung in der Retina	540
22.5	Die Welt mit anderen Augen sehen: das Insektenauge	543
Box K22.3	Polarisiertes Licht	547
	Zusammenfassung des Kapitels 22	551
23	Zu Funktionen des Gehirns: die Schwelt	
23.1	Vom Auge zur gesehenen Welt	555
Box K23.1	Untersuchungsmethoden der klassischen und neueren Neurobiologie	558
23.2	Wahrnehmungspsychologie: von den Daten bis zum Bewusstsein	567

Box K23.2 Geist und Seele – nichts als Chemie und Physik?	571
Zusammenfassung des Kapitels 23	575
24 Lernen, Gedächtnis, prägende Erfahrung	
24.1 Gedächtnisformen, Erinnerung	577
24.2 Lernen und weitere Einteilungsweisen von Gedächtnis	578
Box K24 Formen des Lernens aus der Sicht des Verhaltensforschers .	582
24.3 Mechanismen von Lernen und Gedächtnisbildung	583
24.4 Entwicklungsprägende Erfahrung	587
Zusammenfassung des Kapitels 24	589
25 Verhalten: Kommunikation, Orientierung, Navigation	
25.1 Selbsterzeugte Lichtsignale	591
25.2 Chemische Signale: Pheromone	594
25.3 Im Staat der Bienen	597
25.4 Orientierung und Tanzsprache der Bienen	599
25.5 Fernorientierung und Navigation	604
Box K25 Glossar der Verhaltensforschung zum Thema Orientierung .	605
Zusammenfassung des Kapitels 25	611
26 Biorhythmik II: Jahres-, Mond-, Gezeitenrhythmen	
26.1 Jahresrhythmen (circannuale Periodik)	613
26.2 Mond- und Gezeitenrhythmen	616
Box K26 Geophysikalisches zu Mond- und Gezeitenrhythmen, nebst einer Empfehlung für Exkursionen ins Watt	617
26.3 Zu den inneren, physiologischen Ursachen der Langzeitzyklen	623
Zusammenfassung des Kapitels 26	624
27 Ökophysiologie: Anpassungen an extreme und wechselnde Lebensräume	
27.1 Leben und Überleben in der Kälte	625
27.2 Anpassung an extreme Hitze	632
27.3 Anpassungen an Sauerstoffarmut	634
27.4 In der Tiefsee	637
27.5 Wechsel von Salzwasser zu Süßwasser und umgekehrt	638

27.6	Wechsel von Land zu Wasser und umgekehrt:	
	Beispiel Amphibien	641
27.7	Wechsel der Lebensweise: freier Vagabund oder sesshaft . . .	642
	Zusammenfassung des Kapitels 27	644
Anhang: Maßeinheiten und einige Standardwerte der Physiologie		647
Literatur		653
Sachverzeichnis		657