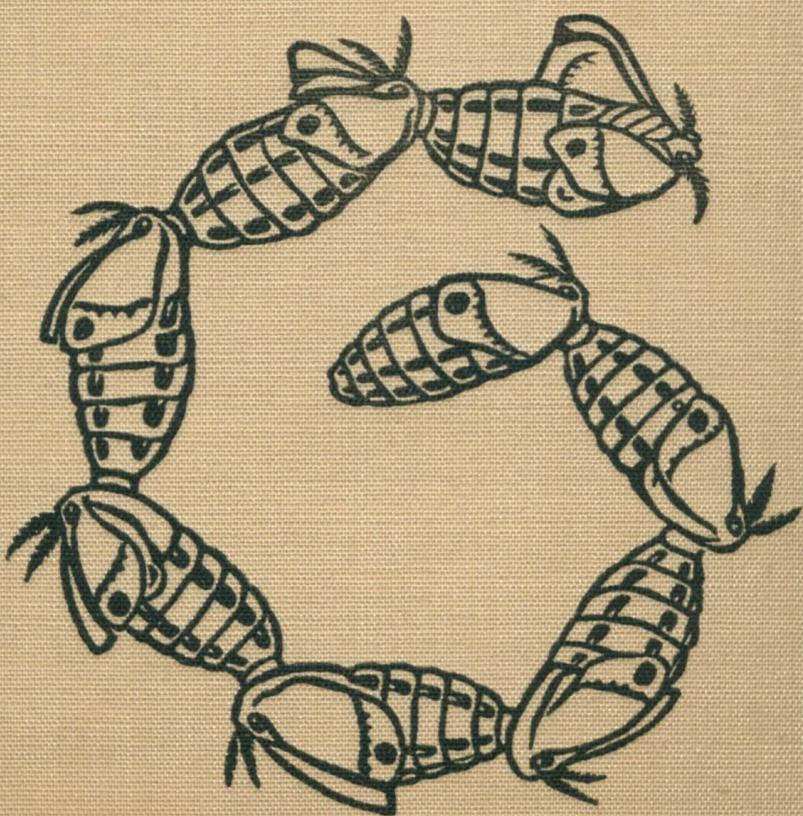


TIERE im Experiment

Raths / Biewald





Paul Raths / Gustav-Adolf Biewald

Tiere im Experiment

Ergebnisse und Probleme der Tierphysiologie

URANIA-VERLAG LEIPZIG · JENA · BERLIN

Professor Dr. rer. nat. habil. P. Raths
ist **Leiter der Abteilung Vergleichende Physiologie**
am **Physiologischen Institut**
der **Martin-Luther-Universität Halle**

Dr. rer. nat. G.-A. Biewald
ist **Diplom-Biologe und wissenschaftlicher Mitarbeiter**
in dieser Abteilung

Lektor: Klaus Wunderlich
1. Auflage 1970 · 1. bis 10. Tausend · Alle Rechte vorbehalten
Copyright 1970 by Urania-Verlag Leipzig · Jena · Berlin
VLN 212—475/22/70 · ES 18 G 3
Zeichnungen: Kurt Herschel · Michael Lißmann (8)
Schutzumschlag und Einband: Helmut Selle
Typographie: Claus Ritter
Satz und Druck: VEB Buch- und Stahlstichdruck Greiz,
Werk Zeulenroda
Buchbinderei: Interdruck, Leipzig
Printed in the German Democratic Republic

Inhalt

Einführung 9

Der Strom der Körpersäfte 11

Versorgungsprobleme 11

Im Rhythmus des Schrittmachers 12

Arbeit ohne Pause 18

Gefahren beim Raumflug 21

Otto Loewis Traum 29

Befehlszentrale für den Blutumlauf 34

Die Luft zum Leben 38

Kann die Haut atmen? 38

Helles und dunkles Blut 42

Der gefährdete Taucher 49

Nützlicher Toter Raum 52

Die automatischen Nervenzellen 56

Die Gasdrüse der Fische 58

Wenn der Magen knurrt 62

Von Schlingern und Strudlern 62

Darmnerven und Darmhormone 70

Motten, Termiten und andere Verdauungskünstler 76

Vom Übergang der Nahrungsstoffe ins Blut 79

Der manipulierte Hunger 82

<i>Vom Abbau zum Wiederaufbau</i>	84
Der Zuckerstich von Claude Bernard	84
Die gemästete Weihnachtsgans	88
Von Riesen und Zwergen	89
Kalte Verbrennung	91
Die nimmersatte Spitzmaus	93
Wie aus der Kaulquappe ein Frosch wird	97
Die entthirnte Raupe	99
<i>Sparflamme oder volle Glut?</i>	105
Das eingefrorene Leben	105
Jeder schützt sich, so gut er kann	109
Vorteil des warmen Blutes	113
Der frierende Rehpinscher	117
Regler des Thermostaten	119
Der tiefe Schlaf des Murmeltieres	121
<i>Regeln der physiologischen Hausordnung</i>	125
Vom Nutzen und von den Gefahren des Wassers	125
Der Durst des Herings	128
Die Macht des Salzhungers	134
Kollektivarbeit der Nierenzellen	138
Der tropfende Möwenschnabel	147
<i>Partnerwahl und Hochzeit</i>	148
Der Tanz des Stichlingmännchens	148
Der hypersexuelle Kater	154
Der Krallenfrosch als Testobjekt	159
Hera und die Fliege Östrus	162
Der beschwerliche Weg des Samenfadens	166
<i>Von Kabeln, Schaltern und Verstärkern</i>	171
Riesennervenfasern lüften ihr Geheimnis	171
Vom Startschuß der Erregung	177
Der springende Zündfunke	180
Strychnin gegen Ratten	184
<i>Muskelkraft und Geschicklichkeit</i>	190
Rennpferd und Schnecke	190
Die doppelte Rolle des ATP	193
Was uns der Kaumuskel verrät	197
Das Pfeilgift der Indianer	203

Der gefährliche Zitteraal	206
Gestolpert, aber nicht gefallen	210
Die erstaunlichen Leistungen des hirnlosen Frosches	216
Kommandostellen für die Körperbewegung	219
Vorwärts mit Propellerwirkung und Raketenschub	227
Das sprichwörtliche Chamäleon	232
<i>Späher nach innen und außen</i>	236
Eine Meldung wird verschlüsselt	236
Tor zum Bewußtsein	244
Die Erfindung des Monsieur Braille	249
Der wehrhafte Igel	255
Ultrathermometer der Klapperschlange	258
Die Wahrheit über das Naschkätzchen	265
Die stumpfe Nase der Aasgeier	272
Von Lock- und Schreckstoffen	276
Der irritierte Krebs	281
Die musizierende Grille	290
Fledermäuse auf der Jagd	300
Ein Blick in das Augeninnere	303
In der Nacht sind alle Katzen grau	310
Der farbenblinde Dalton	315
Lichtstrahl als Kompaß	323
Tiere mit Laternen	328
<i>Geheimnisse der grauen Hirnzellen</i>	332
Schlaflosigkeit tötet	332
Die zerrissene Instinktkette	338
I. P. Pawlows Entdeckungen	343
<i>Abkürzungen für verwandte Meßdaten</i>	348
<i>Literatur</i>	350
<i>Sachwörterverzeichnis</i>	355

Einführung

Wenn man wissen will, wie die Organe eines Tieres funktionieren, genügt es nicht, eine Leiche anzuschauen oder zu sezieren. Welcher Laie würde wohl beim Betrachten eines toten Seeigels oder Tintenfisches auf Anhieb sagen können, wie diese Tiere sich fortbewegen, wie sie fressen, verdauen und atmen. Die Lebensfunktionen können fast nur am lebenden Organismus erforscht werden, und dies ist das Ziel der Physiologie.

Etliche physiologische Vorgänge kann man erforschen, indem man ein Tier lediglich beobachtet, in den meisten Fällen genügt dies jedoch nicht. Um die Eigenschaften eines Herzens kennenzulernen, muß man es sowohl an Ort und Stelle als auch außerhalb des Körpers untersuchen. Ja, man pflegt es in seine Teile zu zerlegen oder in Streifen zu schneiden und sogar einzelne Muskelzellen gesondert vorzunehmen. Manchmal kann man die Bedeutung eines Organs an den Folgen erkennen, die ein operatives Entfernen hervorruft.

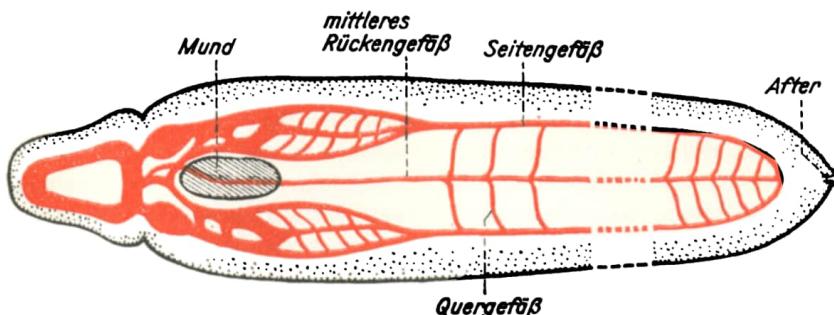
Auch die einfache Beobachtung eines Körperteiles oder Operationsdefektes reicht nur selten aus. Um die mechanischen, elektrischen und sonstigen Eigenschaften eines Organs genauer kennenzulernen, müssen messende und registrierende Methoden der Physik und Chemie herangezogen werden. Je weiter sich die Technik entwickelt, desto bessere Apparate stellt sie auch der Physiologie zur Verfügung. Daher enthält ein Laboratorium dieses Fachgebietes eine Vielzahl elektrischer und elektronischer Geräte.

Die Physiologie gehört zu den Wissenschaften, die sich mit atemberaubender Schnelligkeit vorwärtsentwickeln. Alle zehn Jahre verdoppeln sich die Kenntnisse auf diesem Gebiet; kein Wunder, daß es einem einzelnen Forscher nicht mehr möglich ist, alles zu übersehen. Besonders schwer hat es dabei der Zoologe, denn er sollte eigentlich wissen, wie sich die einzelnen Tierarten auch physiologisch von einander unterscheiden. Er erkennt zwar, daß viele Funktionen auf den gleichen Grundprinzipien beruhen, sieht aber gleichzeitig, daß die Variationsmöglichkeit dieser Prinzipien immens ist. Aus diesen Gründen gibt es viele hochmoderne Probleme, spannende Ergebnisse und kaum glaubhafte Organleistungen, die unerwähnt bleiben müssen.

Der Strom der Körpersäfte

Versorgungsprobleme

Die ersten Lebewesen, die vor 2 000 Millionen Jahren den Urozean bevölkerten, waren wahrscheinlich einzellige Organismen oder Zellhaufen. Das Wasser, das sie umgab, enthielt alles, was sie zum Dasein benötigten. Die gelösten Nahrungsstoffe, Salze und der Sauerstoff drangen durch die Oberfläche überall ein und brauchten nicht mit Hilfe von Blut verteilt zu werden. So einfach ist es heute nur noch bei Blutkörperchen, deren »Urozean« das Blutplasma ist, vielleicht auch bei manchen Einzellern sowie einigen Schmarotzern. Beispielsweise benötigen Bandwürmer zum Transport der Nahrungs- und Abfallstoffe weder einen Darm noch einen Blutkreislauf, ohne die die meisten vielzelligen Tiere nicht existieren könnten. Unter den einfachen Lebewesen haben die Schwämme eine Art Darmkreislauf entwickelt: Das Wasser der Umgebung wird samt winzigen genießbaren Bestandteilen mit Hilfe von Geißelzellen durch Poren der Oberfläche in den Darm eingestrudelt und verteilt. Dessen Zellen nehmen die geeigneten Partikel in sich auf, alles andere und die Abfälle verlassen den Körper durch eine Auswurföffnung. Auch Strudelwürmer verteilen die Nahrungsstoffe im Körper über ein Darmsystem, das in vielen Fällen sogar besonders umfangreich und verästelt ist. Eine bessere Lösung des Problems haben verschiedene Würmer und alle höher organisierten Tiere gefunden: Das Futter wird im Darm verdaut, verflüssigt und



Blutgefäßsystem des marinen Schnurwurms *Cerebratulus marginatus*

über einen Blutkreislauf sehr bequem an jede einzelne Zelle weitergegeben. Das Blut transportiert neben Nahrungsstoffen auch die Atemgase, Vitamine, Hormone, Salze, Abfallprodukte und Abwehrstoffe. Der Antrieb des Blutes geschieht bei Fadenwürmern und höher organisierten Formen wie dem Regenwurm mit Hilfe pulsierender Blutgefäße, eine Art primitiver Herzen. Bei Insekten, Krebsen, Spinnen, Mantel- und Wirbeltieren ist dieses Organ recht kompliziert gebaut und sehr leistungsfähig.

Für den Biologen ist das Herz eine Blutpumpe und deswegen ein so besonders lebenswichtiges Organ; wenn es versagt, tritt der Tod ein. Die Körperzellen sterben, weil sie keinen Sauerstoff mehr bekommen und ihre Abfälle nicht mehr los werden. Je größer ein Tier, desto mächtiger ist auch sein Herz. Bei einer Maus wiegt es 0,14 p, beim Pottwal (*Physeter*) 116 oder sogar 630 kp und mehr. Untersucht man das Herzgewicht der Vögel oder Säugetiere in Abhängigkeit vom Körpergewicht, ergibt sich jedoch, daß kleinere Tiere relativ größere Herzen haben als die »Riesen«. Darüber hinaus findet man bei vergleichbaren Lebewesen, die sich viel bewegen, kräftigere Herzen als bei solchen mit ruhiger Lebensweise. Man vergleiche nur das muskulöse Organ eines Hasen mit dem zarten eines Hauskaninchens.

Im Rhythmus des Schrittmachers

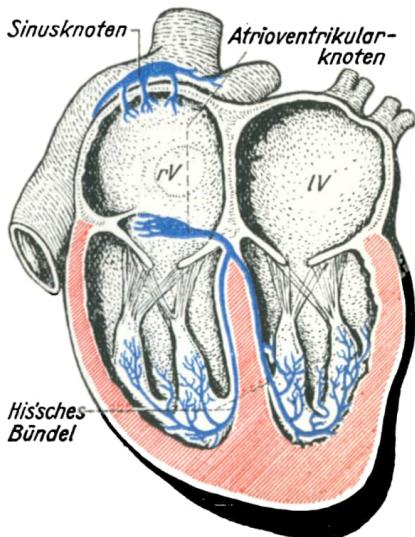
Die meisten Herzen schlagen weiter, wenn man sie aus dem Körper herausnimmt. Versorgt man so ein Organ mit Sauerstoff und verhindert seine Austrocknung, kann es stunden- oder sogar tagelang weiterschlagen. Große Herzen bedürfen zusätzlich einer Durchblutung

bzw. künstlichen Durchströmung der Kranzgefäße, die die Muskelwände mit Blut versorgen.

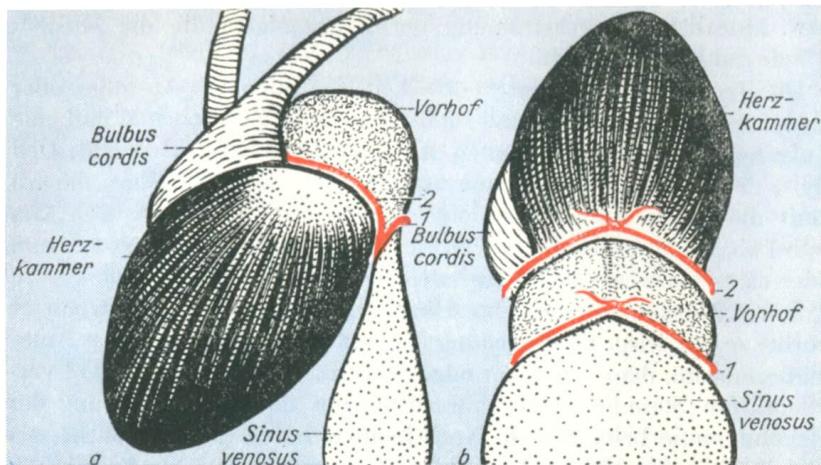
Die Technik hat Apparate entwickelt, die nur eines Anstoßes oder Knopfdruckes bedürfen, damit sie für eine kurze Zeit arbeiten und eine Aufgabe erfüllen: die Automaten. Auch das Herz ist ein Automat: Den Reiz, der das Zusammenziehen auslöst, produziert es selber, danach läuft die ganze Kontraktionsfolge der Vorhöfe und Kammern von selbst ab. Die Energie, die ein technischer Automat in Form von Strom oder eines Uhrwerks benötigt, liefert hier der Zellstoffwechsel.

Jeder Muskel, so auch das Herz, kontrahiert sich nur, wenn er vorher erregt wird. Die Erregung stammt aus einem führenden Automiezentrum, dem Taktgeber oder Schrittmacher. Im Jahre 1852 veröffentlichte Stannius seine Untersuchungen über den Ursprung der Herzautomatie beim Frosch. Noch heute gehören diese Versuche, als Stanniussche Ligaturen oder Abschnürungen bekannt, zur Ausbildung eines Biologie- oder Medizinstudenten.

Ein Wirbeltierherz besteht aus den beiden Vorhöfen oder Atrien — bei Fischen nur aus einem — und meistens aus zwei Kammern oder Ventrikeln. Bei Frosch, Fisch oder Schlange bildet die Stelle, an der die großen Hohlvenen zusammenführen, einen weiteren Herzteil, den Sinus venosus. Bei der ersten Ligatur schnürt man den Sinus eines narkotisierten Frosches mit einem Zwirnsfaden von den Vorhöfen ab.



Schematische Darstellung der Automieorte und des Reizleitungssystems (blau) im Säugetierherzen; rV rechter Vorhof, lV linker Vorhof



Stanniusche Ligaturen beim Froschherzen: a Herz von der Seite, b Herz-kammer, zum Kopf des Tieres umgeklappt: 1 und 2 Lage der Fäden bei den Ligaturen

Danach schlägt der Sinus im alten Rhythmus weiter, Vorhöfe und Kammer bleiben dagegen stehen. Die Automatic kommt also vom Sinus her. Erwärmst man ihn bei einem isolierten, intakten Froschherzen, so schlagen nicht nur er, sondern alle Herzteile schneller: bei einer Sinuskühlung wird auch der Rhythmus der Vorhöfe und Kammer langsamer. Dies beweist gleichfalls, daß der Sinus der Schrittmacher ist. Das automatische Gewebe besteht aus ganz speziellen Muskelzellen, die sich rhythmisch entladen. Dem Vogel- und Säugerherzen fehlt der Sinus, hier liegt der Schrittmacher — Sinusknoten genannt — in der Wand des rechten Vorhofs.

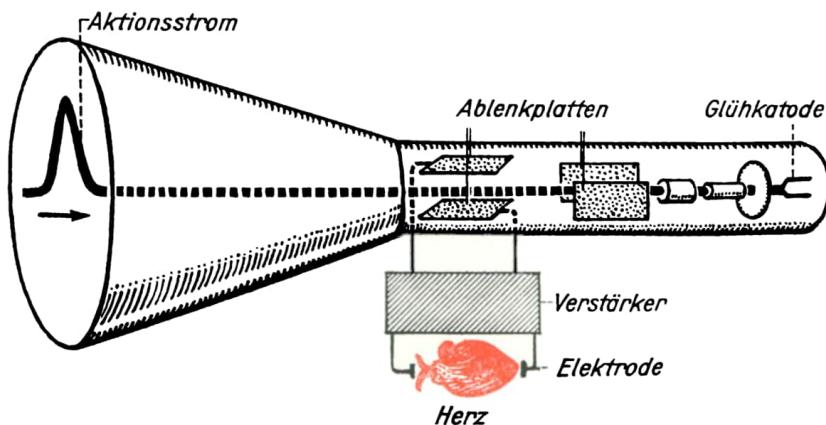
Auch die Herzen der Wirbellosen sind automatische Organe. Bei Schnecken und Muscheln, Fadenwürmern und manchen Krebsen, beispielsweise dem Wasserfloh (*Daphnia*), sowie verschiedenen Insekten ist die Erregungsbildung muskulärer Herkunft wie bei Wirbeltieren. Auch die großen, zehnfüßigen Krebsarten haben in ihrer Jugend eine Muskelautomatie. Später kommt eine zweite hinzu, die von Nervenzellen ausgeht und nun den bleibenden Schrittmacher darstellt. Auch bei höher entwickelten Würmern und vielen Insekten ist die Automatic neurogen. Die nervösen Elemente sind am Herzen als Seiten- und Mittelstränge angeordnet, und ihre Fasern erregen die Herz-muskulatur. Es kommt vor, daß beim Menschen der Schrittmacher versagt. Man ist heute in der Lage, ein solches Herz mit einem künst-

lichen Taktgeber zu versehen und in gewohntem Rhythmus weiterzschlagen zu lassen. Der Reiz wird von einer kleinen elektrischen Stromquelle hervorgebracht, die außerhalb des Brustkorbs liegt, über Drähte mit dem Herzen verbunden ist und sich regelmäßig entlädt. Ja es gibt sogar Apparate, bei denen die Batterie ins Körperinnere verlegt ist.

Die wurstförmigen Herzen der im Meer lebenden Manteltiere und mancher Insekten zeigen eine eigenartige Erscheinung: Sie werfen das Blut eine Zeitlang nach einer Seite und dann nach der anderen aus. Die Schlagumkehr kommt dadurch zustande, daß jedes Ende ein eigenes Automatiezentrum hat, von denen mal das eine und mal das andere den Takt angibt. Das Wirbeltierherz enthält im Grunde genommen auch mehrere Automatieorte, jedoch kommen sie nicht zum Zuge, weil ihr Rhythmus langsamer als der des Schrittmachers im Sinus ist. Beispielsweise liegen weitere an der Vorhof-Kammergrenze, im Reizleitungsgewebe und bei manchen Tieren an der Austrittsstelle der Aorta. Wenn man nach Stannius die zweite Ligatur zwischen Vorhöfen und Kammer anbringt, fängt der Ventrikel, der nach der ersten Ligatur ausgesetzt hatte, wieder an zu schlagen. Die zweite Schnürung wirkt als Reiz auf den atrio-ventrikulären Automatieort, der — wie der Name sagt — zwischen den Vorhöfen und der Kammer gelegen ist.

Die Erregung aller Herzteile ist mit einer elektrischen Spannungsschwankung, dem Aktionsstrom, verbunden. An ihm kann man die Bildung des Reizes im Sinusknoten und das Ausbreiten der Erregung

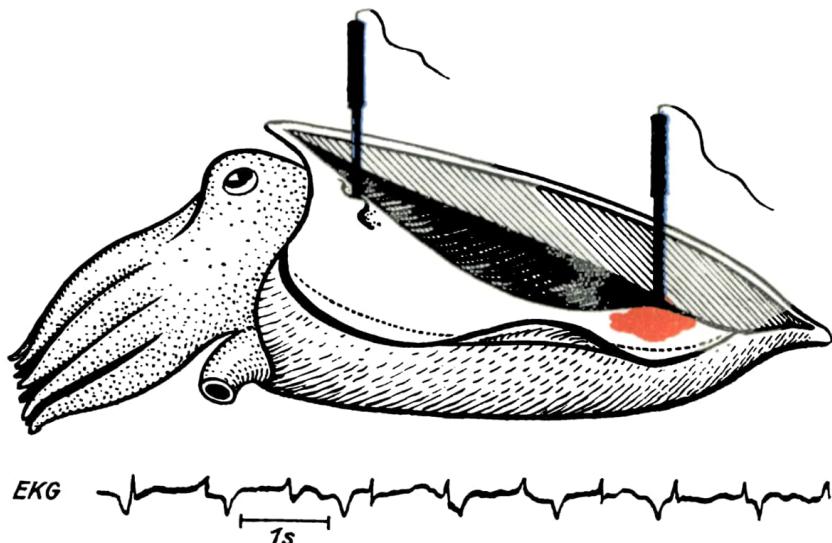
Bildröhre eines Kathodenstrahl-Oszilloskop zur Darstellung von Aktionsströmen

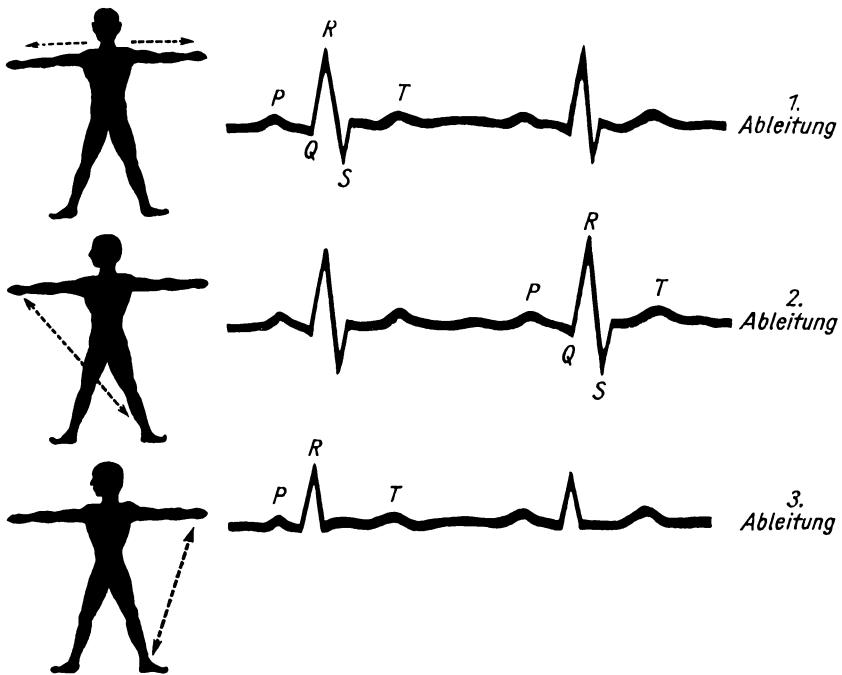


in den Vorhöfen und Kammern erkennen. Der aufgezeichnete Aktionsstrom des Herzens heißt Elektrokardiogramm, abgekürzt EKG. Man gewinnt ihn, indem man an ein isoliertes, schlagendes Herz zwei Ableitelektroden anlegt, Drähte aus Edelstahl, Silber, Platin oder mit Kochsalz getränkte Wollfäden. Diese verbindet man mit einem empfindlichen Galvanometer oder über elektronische Verstärker mit einem Katodenstrahlloszillographen. Der Katodenstrahl auf dem Bildschirm wird durch Spannungsschwankungen des Aktionsstroms abgelenkt und schreibt die Zacken des EKG auf. Die Erregung der Vorhöfe erzeugt die P-Welle, die der Kammern den QRST-Komplex. (Die Buchstaben sind der Reihe nach dem Alphabet entnommen und haben keine weitere Bedeutung.) Wenn ein Sinus venosus vorhanden ist, hat er eine eigene Zucke. Der Herzaktionsstrom der Krebse besteht aus zwei sich überlagernden Komponenten: Die eine stammt vom nervösen Schrittmacher, die andere von der Kammermuskulatur.

Man kann das EKG auch mittels einer sogenannten indirekten Ableitung gewinnen, indem man die Elektroden an den Beinen, Armen oder an der Brust anbringt. Das Herz baut als Spannungsquelle ein elektrisches Feld auf, aus dem man die Potentialschwankungen

EKG-Ableitung bei einem Tintenfisch (Sepia); die Ableitelektroden (blau) liegen im Schulp





Das EKG des Menschen, aufgenommen mit Hilfe der Einthovenschen Standardableitungen

kungen abgreift. Allerdings sind sie um so kleiner, je weiter man mit den Elektroden vom Herzen weg ist. Bei einer normalen Ableitung am Menschen beträgt die Höhe etwa ein Tausendstel Volt bzw. ein Millivolt.

Die Form des EKG und die Ausschlagrichtung der Zacken sind von Tier zu Tier verschieden. Sogar beim gleichen Herzen kann es unterschiedlich aussehen, je nachdem welche räumliche Beziehung die Elektroden zur Ausbreitungsrichtung der Erregungswelle haben. Diese wandert vom Automatieort nicht etwa geradlinig, sondern »auf verschlungenen Pfaden« durch das Herz und verweilt an manchen Stellen länger als an anderen. Der Weg der Erregung ist bei Mensch, Frosch, Vogel und Hummer verschieden. Wenn man noch berücksichtigt, daß die Ableitung zwischen Basis und Spitze, Basis und Seite oder noch anders vorgenommen werden kann, so ergibt sich eine große Vielfalt von EKG-Bildern. Für das menschliche Herz benutzt der Arzt daher sogenannte Standardableitungen, wobei die Elektroden an bestimm-

ten Stellen des Patienten befestigt werden. Ist die Erregungsausbreitung an einer Stelle durch abgestorbenes Herzgewebe gestört, so tritt das als Unregelmäßigkeit im Potentialbild in Erscheinung und ergibt die gefürchtete Diagnose »Herzinfarkt«. Auch Säugetiere und Vögel der zoologischen Gärten sterben manchmal an dieser Erkrankung. Durch die psychische Belastung der Gefangenschaft und infolge unbekannter Einflüsse verengen sich die Kranzgefäße, bis die Durchblutung des Herzmuskels nicht mehr ausreicht und die betroffenen Partien zugrunde gehen.

Arbeit ohne Pause

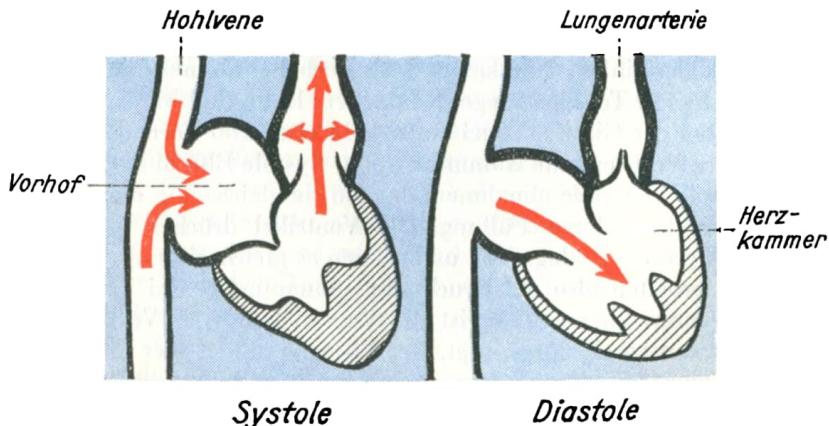
Nachdem die Glucke 29 Stunden auf ihren Eiern gebrütet hat, beginnen in der künftigen Herzgegend der wachsenden Keime einzelne Zellen zu zucken. Nach weiteren drei Stunden hat sich die Anlage der Herzkammern geformt, und ihre rhythmische Tätigkeit beginnt, eine Kammerautomatie ist entstanden. In einem Alter von 38 bis 42 Stunden bildet sich eine Vorhof- und danach erst die führende Sinusautomatie aus. Von jetzt an arbeitet das Herz bis zum Tode des Tieres; würde es sich nur einmal eine Pause von wenigen Minuten gönnen, wäre das Dasein zu Ende.

Die mechanische Herztätigkeit besteht aus der Kontraktion oder Systole und der Erschlaffung oder Diastole. Die Systole ergreift nacheinander Sinus, Vorhöfe und Kammern. Bei dem schlauchförmigen Herz höherer Würmer, der Insekten oder Manteltiere wandert eine Kontraktionswelle darüber hinweg. Wenn man ein herausgeschnittenes, schlagendes Froschherz durch einen Nadelstich oder einen elektrischen Schlag in der Diastole künstlich reizt, so ist die dadurch ausgelöste Systole immer gleich groß, das Organ antwortet maximal oder bei zu schwachen Reizen gar nicht. Es gilt das Alles-oder-Nichts-Gesetz. Auch andere Wirbeltierherzen ziehen sich immer gleich stark zusammen, es sei denn, sie würden durch Nerven oder Hormone beeinflußt. Für den Hummer und andere Krebse gilt das Gesetz dagegen nicht: Das Herz zieht sich um so stärker zusammen, je größer der Reiz ist. Außerdem besitzt es noch eine andere Eigenschaft, die dem Wirbeltierherzen fehlt, es ist tetanisierbar wie ein Skelettmuskel. Dies bedeutet, daß es auf eine Serie aufeinanderfolgender Reize mit einer Dauerkontraktion, einem Tetanus, antwortet. Die unterschiedlichen Eigenschaften bei Wirbeltieren und Gliederfüßern sind im Gewebeaufbau und in den Erregungsvorgängen begründet.

Während der Diastole der einzelnen Herzteile füllen sich Sinus, Vorhöfe und darauf die Kammern nacheinander mit Blut. In der Systole steigt besonders der Kammerdruck sehr stark an, dadurch wird das Blut gegen den Widerstand der Taschenklappen und der anschließenden Kreislaufabschnitte ausgetrieben. Die Anspannung der Kammerwände und das Ende der Austreibung — dies entspricht der Systolendauer — sind an großen Herzen sogar zu hören: Das Herz klopft, es entsteht der Herzschall. Der eine Ton kommt durch das Vibrieren der Kammerwände während der Muskelanspannung zu stande, der zweite durch den Schluß der Taschenklappen von Aorta und Lungenschlagader. Herzkappen sind im Tierreich allgemein verbreitet, wenn sie auch nicht immer einen hörbaren Schall erzeugen. Sie trennen die einzelnen Herzteile voneinander und gewährleisten wie ein Ventil einen gerichteten Blutstrom. Sie sind nämlich so angeordnet, daß ein Rückfluß sie sofort schließt. Dies hat bereits der berühmte Florentiner Leonardo da Vinci im 16. Jahrhundert erkannt. — Das Insektenherz enthält zwei Klappensysteme: Das eine unterteilt regelmäßig das Innere der Kammer, das andere verschließt Wandspalten, die sogenannten Ostien. Diese nehmen während der Diastole das Blut auf, welches das Organ von allen Seiten umspült, und schließen sich während der Systole, wenn der Ventrikel seinen Inhalt kopfwärts durch die Aorta austreibt.

Die Förderleistung eines Herzens hängt vom Schlagvolumen ab, der Blutmenge, die in einer Systole ausgetrieben wird, außerdem von

Herzverformung und Klappentätigkeit beim Sägerherzen



der Häufigkeit der Kontraktionen, der Frequenz. Bezieht man die Herzaktivität auf eine Minute, so ergibt das Produkt aus Schlagvolumen und Frequenz das Herzminutenvolumen. Die Auswurfmengen großer Herzen sind sehr erheblich, kleine fördern entsprechend weniger in einer Systole, dafür ist bei ihnen die Frequenz höher. Jede Kammer eines Rinderherzens wirft während einer Kontraktion 700 ml Blut aus; beim Menschen sind es nur 70 ml, beim Hund 10 ml und beim Kaninchen 2 ml. In der Minute sind es 48 l beim Rind, 5 l beim Menschen, 1 l beim Hund und 0,4 l beim Kaninchen. Die Schlagfrequenzen sollen folgende Zahlen veranschaulichen: Das Elefantenherz kontrahiert sich 26mal in der Minute, das des Schweins 70mal, der Ziege 135mal, der Ente 300mal, der Maus 400mal und des Kanarienvogels 500 bis 1 000mal in der Minute. Dieser Zusammenhang zwischen Körpergröße und Schlagfolge gilt auch für manche Schnecken und andere Kaltblüter. Aus Gründen der Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz kann man aber für wechselwarme Tiere keine Normen angeben. Beispielsweise schlägt das Herz der Wanderheuschrecke 100mal und das der Fliege *Drosophila* 235mal je Minute bei 29 °C, das der Schmeißfliege *Calliphora* 60mal bei 18 °C und das des Wasserfloh *Daphnia* 450mal bei 20 °C.

Die Herzarbeit besteht darin, das Schlagvolumen mit Druck in den Kreislauf zu treiben und dabei dem Blut eine Beschleunigung zu geben. Der höchste Druck der verschiedenen Herzteile ist unterschiedlich groß, jedoch entwickeln die Kammern, die ja das Blut durch ein großes Gefäßsystem von erheblichem Widerstand treiben, einen stärkeren Druck als Sinus und Vorhöfe, deren Aufgabe lediglich die Kammerfüllung ist. Der linke Ventrikel des Menschen, der den Körperkreislauf versorgt, erzeugt einen Maximaldruck von 130 mm Hg oder Torr, dagegen der rechte, der für die Lungengefäße zuständig ist, nur 30 Torr. Der Druck der linken Herzkammer ist auch bei kleinen Säugetieren beträchtlich: 120 Torr bei Ziege, Kaninchen, Ratte und Maus, dagegen 340 Torr bei der Giraffe. Vögel entwickeln etwa 190 Torr, der Frosch nur 30 Torr. Während die Kammern in der Systole Blut auswerfen und dadurch in ihrer Größe abnehmen, dehnen sie gleichzeitig die Vorhöfe und unterstützen deren Füllung. Die Ventrikel drücken nach vorn Blut in die großen Schlagadern und saugen es gleichzeitig am hinteren Ende an, arbeiten also als Druck- und Saugpumpe. Bei den hohen Herzfrequenzen kleiner Tiere ist die Verschiebung der Vorhof-Kammergrenze nur wenig ausgeprägt, Der Vorgang ähnelt hier mehr dem Vibrieren einer Membranpumpe, wie man sie zur Belüftung von Aquarien benutzt.

Die Herzarbeit ist für den Menschen häufig berechnet worden. Die linke Kammer leistet je Systole etwa 0,096 m kp, die rechte 0,01 m kp, beide zusammen je Tag 14 000 m kp. Das entspricht etwa einer Arbeit, die ein Mensch mit 70 kp Gewicht vollbringt, wenn er einen Turm von 200 m Höhe erklettert. Im Vergleich zu den Kammern ist die Arbeit der Vorhöfe bei Säugern und Vögeln verschwindend klein. Zwar kontrahieren sie sich gleichfalls, beteiligen sich aber nur sehr wenig an der Füllung der Ventrikel. Diese laufen vielmehr schon vor der Vorhofssystole fast voll, weil der Kammerdruck während der Erschlaffung unter den Vorhofdruck sinkt: Die Vorhöfe »laufen über«, ihre Kontraktion fördert lediglich am Ende der Kammerdiastole noch etwas Blut in die Ventrikel. Im Herzen von Fisch, Lurch und Kriechtier liegen zwischen dem rechten Vorhof und dem Sinus Klappen, die sich während der Systole des Atriums schließen. Daher hat bei diesen Tieren der Vorhof eine überragende Bedeutung für die Kammerfüllung. Es ist leicht einzusehen, daß bei den Säugerherzen, wo diese Klappen fehlen, eine Vorhofkontraktion ziemlich unwirksam bleiben muß: Das Blut strömt nicht nur in Richtung Kammer, sondern auch in die Hohlenvenen zurück. Das Herz der Insekten und Krebse besitzt keine Vorhöfe. Es ist an äußeren Haltemuskeln aufgehängt, die während der Diastole die Kammer durch ihre aktive Kontraktion oder bei manchen Tieren auch durch elastische Kräfte auseinanderziehen und erweitern.

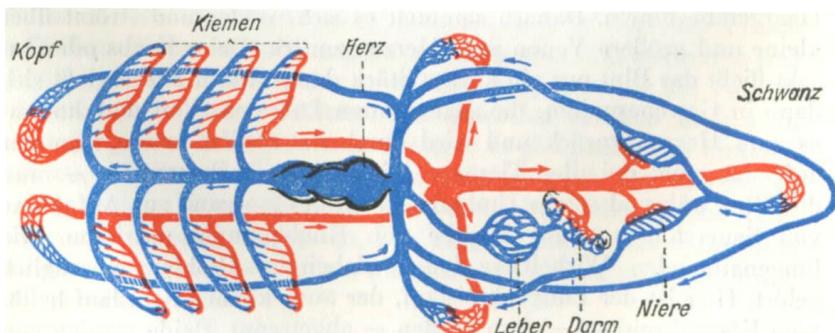
Gefahren beim Raumflug

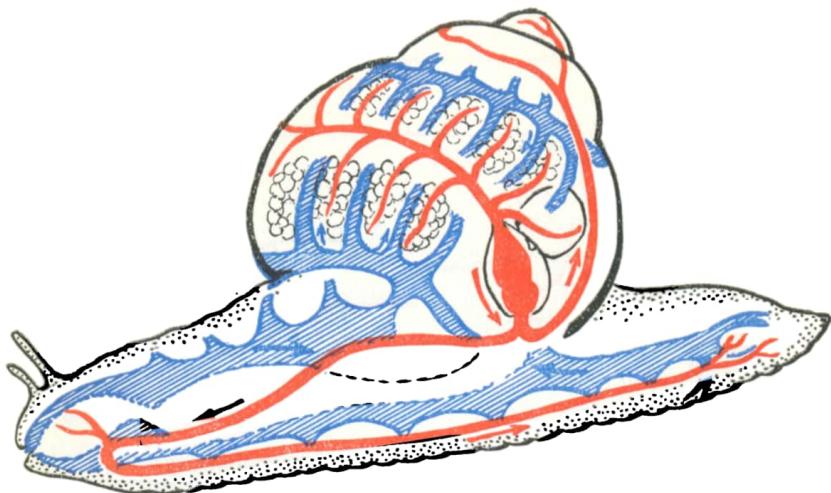
Die Zellen des Tierkörpers sind von Blut umspült oder von Kapillaren umspülten, haarfeinen Äderchen mit 0,005 mm Innendurchmesser. Die Kraft des Wirbeltierherzens treibt das Blut über große und kleine Schlagadern — Aorta, Arterien und Arteriolen — bis in die Haargefäße hinein. Danach sammelt es sich wieder und strömt über kleine und größere Venen zum Herzen zurück. Beim Krebs oder Insekt fließt das Blut nur ein kurzes Stück durch Adern und ergießt sich dann in Gewebespalten, die sogenannten Lakunen. Von dort kommt es zum Herzen zurück und wird durch die Ostien in die Kammer aufgenommen. Bei allen Tieren — bis auf die Tracheenatmer — muß das Blut während seines Umlaufs die Atmungsorgane zur Aufnahme von Sauerstoff und zur Abgabe von Kohlendioxid passieren. Die lungenatmenden Wirbeltiere haben dabei das Problem vorzüglich gelöst. Hier ist der Lungenkreislauf, der auch kleiner Kreislauf heißt, vom Körperkreislauf — dem großen — abgetrennt. Beide werden von

einer eigenen Herzkammer versorgt. Vogel, Säugetier und Mensch, aber auch Krokodile und Tintenfische sind hierbei am weitesten fortgeschritten, denn das venöse Blut und das arterielle sind räumlich scharf voneinander getrennt. Die Herzkammern der anderen Kriechtiere und der Lurche stehen dagegen miteinander in Verbindung, so daß es zu einer gewissen Vermischung der beiden Blutsorten kommen kann. Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß die im Reptilien- und Amphibienherz vorhandenen leistenartigen Ausbauchungen, bei Lurchen auch eine Spiralklappe im Bulbus cordis, eine fast vollkommene Trennung von arteriellem und venösem Blut herbeiführen. Wie man am Fisch erkennen kann, geht es aber auch mit nur einer rein venösen Herzkammer: Das Blut durchströmt vom Ventrikel her zuerst die Kiemen und anschließend sofort den Körper. Gerade umgekehrt, aber doch ähnlich verhält es sich mit dem arteriellen Herzen der Schnecken und Muscheln. Es bezieht sauerstoffreiches Blut direkt von der Kieme oder Lunge und pumpt es anschließend in den Körper, von wo es zum Atmungsorgan zurückfließt.

Wenn man eine Schlagader beim Kaninchen oder Huhn anschneidet, schießt das Blut im hohen Strahl hervor. Verletzt man dagegen eine Vene, fließt es nur langsam heraus. Im Arteriensystem herrscht demnach ein hoher, in den Venen ein niedriger Druck. Wie man sich leicht überzeugen kann, strömt das Arterienblut nicht nur während der Herzstole, also in Intervallen, sondern fortlaufend aus der Wunde, auch in den Diastolen. Dies erklärt sich aus den Windkessel-eigenschaften der Schlagadern. Der Ausdruck stammt aus der Technik, speziell der der Feuerspritzen. Während der Kammerkontraktion fließt

Schema des Blutkreislaufs beim Fisch; sauerstoffarmes Blut blau, sauerstoffreiches Blut rot

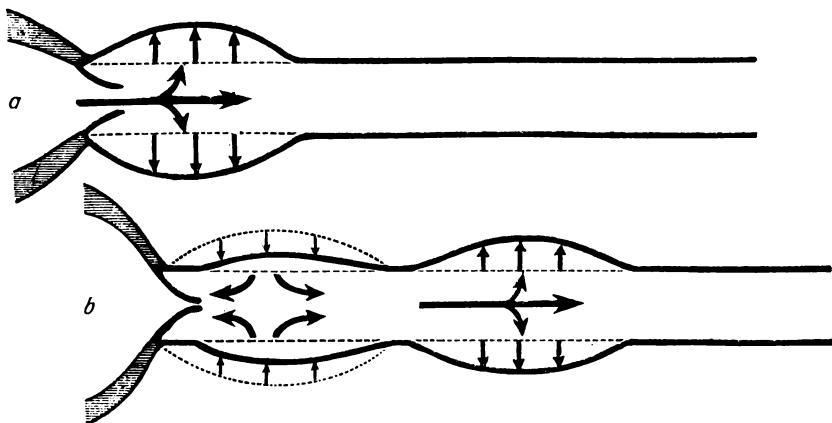




Kreislaufsystem einer Lungenschnecke; sauerstoffreiches Blut rot, sauerstoffarmes Blut blau

nur ein Teil des Schlagvolumens durch die Gefäße ab, ein anderer Teil dehnt und spannt die Aorta sowie die großen Arterien und wird in diesen Erweiterungen gespeichert. In der Diastole entspannen sich die Adern infolge ihrer Elastizität und entleeren das vorher gespeicherte Volumen in den Kreislauf. Mit einem ganz speziellen zusätzlichen Windkessel ist das Herz der Fische und Lurche ausgestattet, dem Bulbus cordis, der zwischen Kammern und Aorta liegt. Würde die Windkesselwirkung fehlen, so käme — besonders bei den langsamem Herzen — während der Diastole die ganze Blutsäule zum Stehen, und das Herz müßte bei jedem neuen Schlag eine übermäßig große Kraft aufwenden, um sie wieder in Bewegung zu setzen. Die angeschnittene Schlagader unseres Versuchskaninchens würde dann nur während der Systole sprudeln und in der Diastole versiegen.

Den Druck im arteriellen System kann man mit empfindlichen Manometern an verschiedenen Stellen messen. Man findet dann, was auch zu erwarten war, in der Diastole nur einen Abfall um ein Drittel des systolischen Druckes und keinen Sturz auf Null bzw. auf die Höhe des Atmosphärendruckes. In der Herzkammer pendelt dagegen der Blutdruck tatsächlich zwischen Null in der Diastole und dem systolischen Maximum. Entsprechend den Phasen der Herztätigkeit nennt man auch die Spannungen in den Arterien den systolischen und diastolischen Blutdruck. In der Arterie junger Menschen mißt man



Die Windkesselfunktion der Schlagadern (Aorta); a Kammersystole, b Beginn der Diastole

110 Torr systolisch und etwa 70 Torr diastolisch, bei alten dagegen viel höhere Werte, weil durch die Versteifung der alternden Gefäße die Windkesselwirkung verloren gegangen ist.

Den rhythmischen Spannungswechsel in einer Schlagader kann man mit entsprechenden Registriergeräten aufzeichnen. Man erhält dabei die Druckpulskurve. Sie enthält Buckel und Täler, die durch Reflexionen der Druckwelle an den beiden Enden des Windkessels, Herz und kleine Arterien, entstehen. Am Puls der Halsschlagader kann man einen scharfen Einschnitt erkennen, der durch den Schluß der nahe gelegenen Taschenklappen verursacht wird.

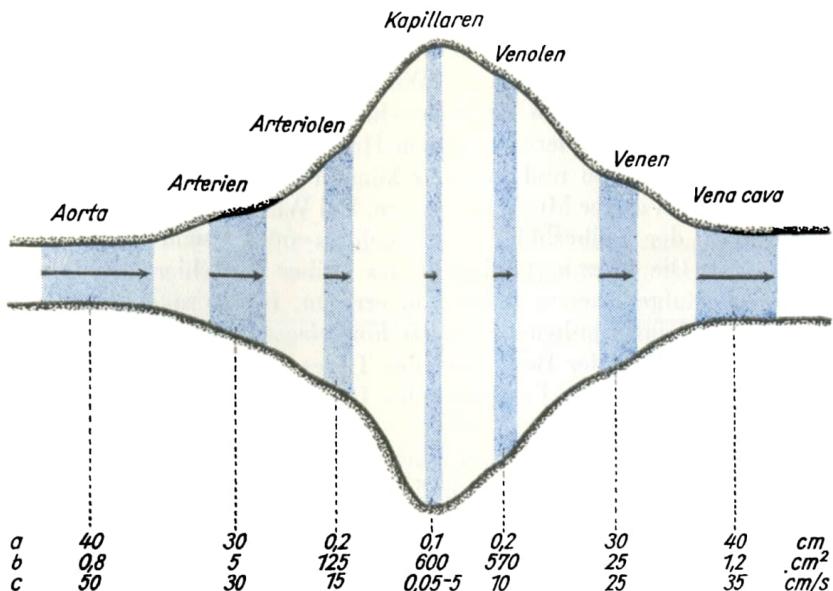
Die treibende Kraft für das Blut ist sowohl der systolische als auch der diastolische Blutdruck, genau genommen der sogenannte mittlere Druck, der zwischen ihnen liegt und den man aus der Pulskurve ermitteln kann. Der mittlere Blutdruck sinkt vom Herzen zur Peripherie ab, weil die Kraft bei der Überwindung des Strömungswiderstandes, der Reibung, verbraucht wird. In großen Schlagadern beträgt der Mitteldruck beim jungen Menschen 90 bis 100 Torr, bei kleinen Vögeln 140 Torr, beim Frosch 20 bis 60 Torr, bei Tintenfischen 50 bis 80 Torr und in der ventralen Aorta des Lachses 75 Torr. Hat das Blut weite Strecken zurückzulegen wie im Hals oder in den Beinen der Giraffe, so ist ein besonders großer Widerstand zu überwinden. Daher herrscht in der Halsarterie in Herznähe ein Mitteldruck von etwa 300 Torr, und im Kopf mißt man 100 Torr. An die Schlagadern schließen sich die Arteriolen an. Hier fällt der Mitteldruck bei Säuge-

tieren von etwa 80 auf 20 Torr. Diese kleinen Gefäße setzen der Strömung einen besonders großen Widerstand entgegen.

Auch in den Blutgefäßen der Wirbellosen herrscht ein Druck. Er ist bei den Tintenfischen besonders hoch, beim Hummer beträgt er jedoch nur 8,5 Torr. Tiere mit einem Hautmuskelschlauch als Körperwand wie Schnecken und Würmer können den Blutdruck durch Zusammenziehen dieser Muskeln steigern. Bei Wirbellosen steht auch die Flüssigkeit der Leibeshöhle, des Coeloms oder Pseudocoels, unter Spannung. Die Formbeständigkeit des Leibes wird hier ähnlich wie bei einem aufgeblasenen Luftballon erreicht. Dieser sogenannte Turgor beträgt beim Spulwurm *Ascaris lumbricoides* in der Leibeshöhle 70 Torr, während der Bewegung des Tieres sogar 225 Torr. Er verleiht dem Wurm eine Festigkeit des Körpers, wie es sonst nur ein Skelett zu tun vermag.

In den Kapillaren mißt man einen Druck zwischen 30 und 5 Torr. 30 Torr reichen aus, damit durch die dünnen Wände Blutwasser sowie ein Teil der darin enthaltenen Eiweißkörper und die Salze in die Zwischenzellspalten, den interstitiellen Raum, abgepreßt werden. Diese gelbliche Flüssigkeit bildet die Lymphe und sammelt sich in besonderen, kleinen Röhren, den Lymphgefäßen. Sie durchströmt auf ihrem Wege die sogenannten lymphatischen Organe, wie Lymphknoten, den Thymus, die Milz, und erhält dort eine Beimischung bestimmter weißer Blutkörperchen, die Lymphozyten. Das Lymphsystem steht im Dienste des Abwehrgeschehens, und seine Gefäße ergießen schließlich ihren Inhalt in den Blutkreislauf.

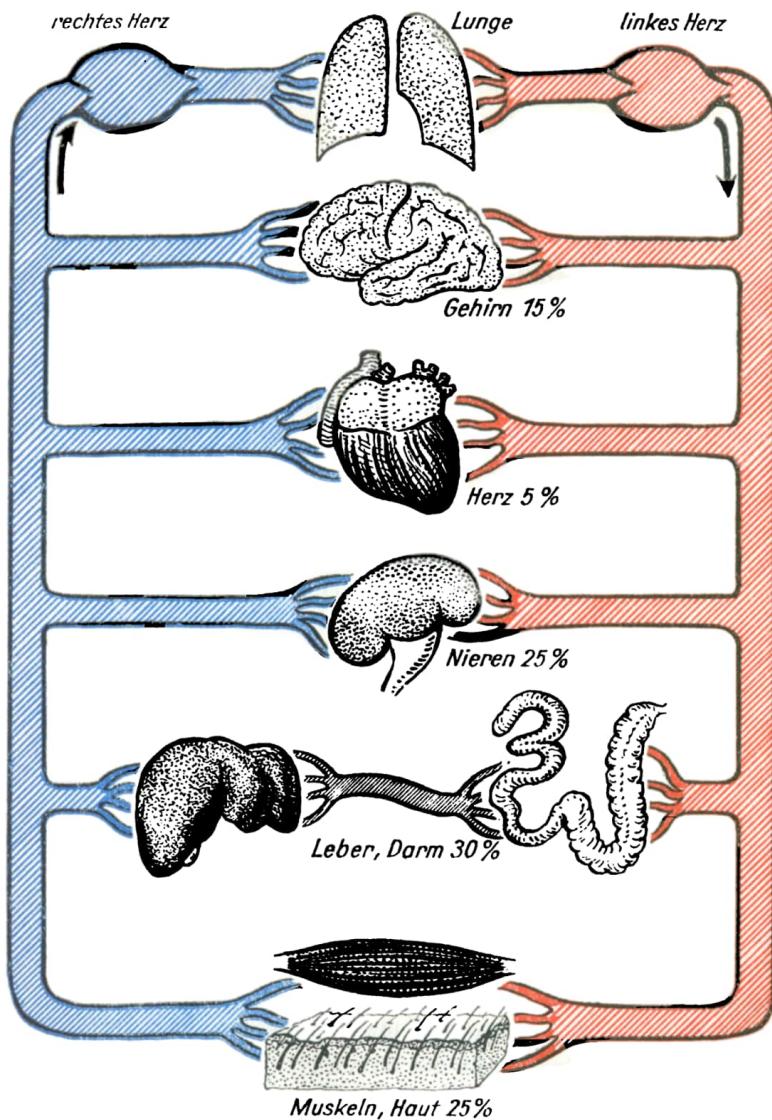
An die Haargefäße schließen sich die Venen an. Dort herrscht noch ein Druck von 10 bis 5 Torr. Wie am Ende einer Wasserleitung ist er auch im letzten Kreislaufabschnitt am niedrigsten. Er reicht aber aus, um das Blut zum Herzen zurückzubringen. Die Venen sind nicht prall gefüllt wie die Schlagadern, sie können daher auch zusätzlich große Flüssigkeitsmengen aufnehmen. Außerdem sind sie dünnwandig und stark dehnbar — mit Ausnahme der kräftigen Beinvenen langbeiniger Tiere, wie der Giraffe. Die Venen der Gliedmaßen halten den hydrostatischen Druck der ganzen Blutsäule aus, die auf ihnen lastet. Eine Erweiterung oder Ausbuchtung dieser Gefäße in den fußnahen Teilen wird normalerweise durch Klappen verhindert, die sich nur in Richtung des Blutstroms öffnen lassen und die die Ader in mehrere Abschnitte unterteilen. Außerdem drücken die Beinmuskeln von außen auf die Venen und unterstützen sogar den Rückfluß zum Herzen. Die Gefahr des »Blutversackens« im venösen System nimmt besonders bei langem Stehen zu. Zwingt man einen Vierbeiner, etwa



Die Veränderung der linearen Strömungsgeschwindigkeit des Blutes beim Menschen in Abhängigkeit vom Gesamtquerschnitt des Strombettes. Die gleiche Blutmenge verteilt sich auf verschiedene Querschnitte, die Pfeile symbolisieren die Strömungsgeschwindigkeit (Rhein-Bodensee-Modell), nicht maßstabgetreu; a Länge und b Gesamtquerschnitt der Kreislaufabschnitte, c lineare Strömungsgeschwindigkeit

das Kaninchen, längere Zeit in eine Zweibeinerstellung, so sackt das Blut in den Venen des Hinterkörpers ab. Dadurch bekommen Herz und Kopf nichts mehr, und das Tier wird ohnmächtig. In neuerer Zeit begibt sich der Mensch in eine solche, aber noch viel größere Gefahr, nämlich der Raumflieger beim Raketenstart oder während der Landung. Würde ein Kosmonaut mit dem Kopf voran starten, so ginge es ihm augenblicklich wie dem Kaninchen. Flöge er mit den Beinen voraus, würden dagegen die Kopfvenen zum Platzen gefüllt. Um diese Gefahren zu umgehen, setzt man den Piloten so in seine Kapsel, daß er eine Querlage zur Flugrichtung einnimmt.

Aus physikalischen Gründen ist dafür gesorgt, daß die Strömungsgeschwindigkeit des Blutes äußerst zweckmäßig ist. Es fließt nämlich in den Schlagadern und Venen, also dort, wo es nur transportiert wird



Die Verteilung der vom linken Herzen geförderten Blutmenge (Minutenvolumen) auf die parallelgeschalteten Organkreisläufe beim ruhenden Menschen; sauerstoffreiches Blut rot, sauerstoffarmes Blut blau

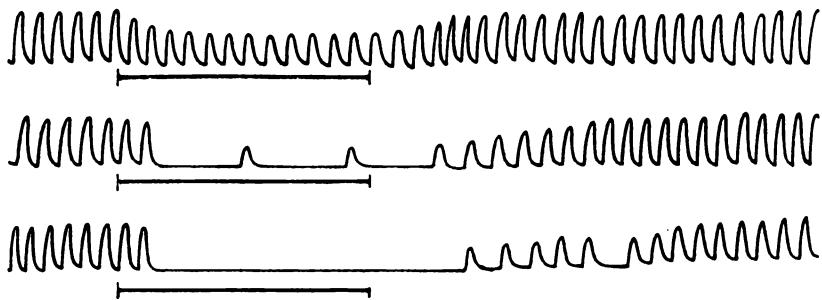
und keine Aufgabe zu erfüllen hat, schnell und in den Kapillaren sehr langsam. In den Haargefäßen findet nicht nur die Abgabe von Blutwasser an die Gewebespalten statt, sondern dort werden auch Sauerstoff, Zucker, Vitamine und Hormone sowie Salze an die Zellen abgeliefert und die Abfälle aufgenommen. Dazu ist ein langsames Strömen von großem Vorteil. — In einem Bein oder Arm sind die Abschnitte Arterie — Arteriolen — Kapillaren — Venolen — Vene hintereinander geschaltet. Die Arteriolen eines Organs befinden sich dagegen in Parallelschaltung zueinander, daher muß die gleiche Blutmenge, die je Sekunde durch die Arterie geflossen ist, anschließend durch die vielen parallelen Arteriolen strömen. Wie bei einer Wasserleitung, die sich immer mehr aufzweigt, verteilt sich die strömende Menge — beispielsweise auch das Schlagvolumen — auf einen immer größeren Gesamtquerschnitt. Dieser nimmt naturgemäß von der Schlagader zu den Haargefäßen zu und anschließend, beim Einstrom in die Vene, wieder ab. Die Geschwindigkeit ist daher erst groß, wird dann immer kleiner und zum Schluß wieder größer. Es drängt sich der Vergleich mit einem Fluß auf, der durch einen See führt, beispielsweise Rhein und Bodensee. Die Quellwasser des Rheins fließen sehr schnell, bis sie in das Schwäbische Meer kommen. Dort sieht man von der Strömung nichts mehr, weil das durchfließende Wasser sich auf die ganze Breite des Sees verteilt. Sobald der Rhein den Bodensee verläßt, herrscht wieder eine lebhafte Strömung.

Bei Tieren mit einem geschlossenen Kreislauf wie bei Tintenfischen oder Wirbeltieren bekommt jeder Körperteil eine ganz bestimmte Portion vom Herzblut ab. Da die Organkreisläufe von Eingeweiden, Gehirn, Haut, Herzkranzgefäßen zueinander parallel geschaltet sind, hängt die Blutmenge, die jeder Körperteil erhält, von den Strömungswiderständen in seinen Gefäßen und denen der anderen Organe ab. Je kleiner der eigene Widerstand oder je größer der in den anderen Teilkreisläufen ist, desto mehr Blut bekommt das Organ. Wenn dagegen dieser Teilkreislauf sehr lange oder dünne Gefäße hat, sind der Widerstand hoch und die Durchblutung gering. Beim Menschen erhalten vom Fördervolumen der linken Herzkammer die Coronarien — die den Herzmuskel versorgen — 5 %, das Gehirn 15 %, die Nieren 25 %, die Baucheingeweide 30 %, Muskulatur und Haut zusammen 25 %. Der Organismus ist aber in der Lage, bei Bedarf diese Blutverteilung zu ändern, so daß zum Beispiel die Muskeln sehr viel und die Eingeweide weniger bekommen.

Otto Loewis Traum

Wenn der Magen verdaut, ein Muskel arbeitet oder die Haut bei großer Wärme für die Temperaturregulation eingesetzt wird, benötigen diese Körperteile mehr Blut. Die Haut braucht es zur Wärmeabgabe nach außen, Magen und Muskel wegen des erhöhten Sauerstoff- und Nährstoffbedarfs. Die Durchblutung muß also ansteigen, beispielsweise über ein Herabsetzen des Strömungswiderstandes, indem die Gefäße sich erweitern (Dilatation). Das kann durch Nerven, Stoffwechsel-säuren oder durch einen erhöhten Blutdruck zustande kommen. Bei Bedarf schlägt das Herz schneller, auch vergrößert es bei vielen Tieren sein Schlagvolumen. Dadurch steigen Blutdruck und Strömungsgeschwindigkeit an, gleichzeitig werden auch die Arterien gedehnt. Bei manchen Wirbeltieren und Wirbellosen vergrößert das Herz schon von allein Schlagvolumen oder Frequenz, wenn es stärker gedehnt wird, zum Beispiel durch ein erhöhtes Blutangebot vom Vorhof her oder durch stärkere Kontraktionen dieses Herzteils. Viel wichtiger sind jedoch die Effekte, die durch die Wirkungen von Nerven und Hormonen entstehen.

Das Herz der Wirbeltiere und verschiedener Wirbelloser wird von vegetativen Nerven versorgt. Im Gegensatz zu den somatisch-motorischen Nerven der Wirbeltiere können die vegetativen oder autonomen nicht willkürlich, sondern nur reflektorisch betätigt werden. Die Nerven des Wirbeltierherzens gehören zum parasympathischen Nervus vagus und zum Sympathicus, nur bei Fischen fehlt die sympathische Innervation. Im Jahre 1838 beschrieb A. W. Volkmann, daß der Vagus das Herz verlangsamt und sogar zum Stillstand bringen kann, und bereits ein Jahr später veröffentlichte G. G. Valentin die Beobachtung, daß der Sympathicus das Herz antreibt. Heute wissen wir, daß der Vagus bei manchen Tieren nicht nur die Frequenz, sondern auch das Schlagvolumen und die Erregbarkeit vermindert, während der Sympathicus sie vergrößert. Um dies nachzuweisen, präpariert man bei einem narkotisierten Frosch oder Kaninchen den Vagus frei — mit dem Sympathicus ist es bei Säugern nicht ganz so einfach — und reizt ihn durch Serien elektrischer Stromstöße, die einem Schlitteninduktorium oder elektronischen Impulsgenerator entnommen werden. Die elektrische Nervenreizung ist eine besonders günstige Methode, da sie ziemlich unschädlich ist und die Reizstärke sich quantitativ abstufen läßt. Je nach der Problemstellung kann man dabei das Herz vollständig aus dem Tier herausnehmen oder an Ort und Stelle belassen. Die Vorhof- und Kammerkontraktionen können nun mit einem Schreibhebel auf einer

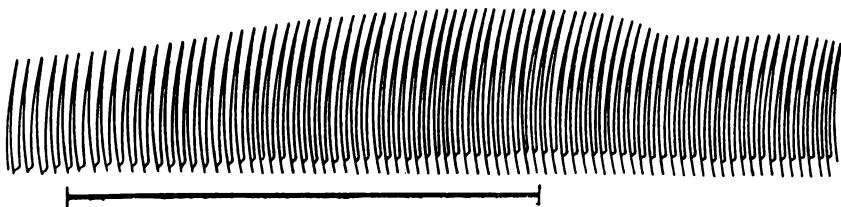


Verminderung von Schlagfrequenz und Kontraktionsstärke des isolierten Froschherzens bei elektrischer Reizung des Nervus vagus; Reizdauer markiert. Reizparameter: oben 2 V, 15 Hz; Mitte 4 V, 15 Hz; unten 6 V, 15 Hz

berußten Trommel aufgezeichnet oder auch auf modernere Art registriert werden. Ein verminderter Zusammenziehen zeigt sich beispielsweise in einer Verkleinerung des Hebelausschlages, eine Frequenzabnahme in einer Vergrößerung der Abstände zwischen den einzelnen Schlägen.

Schon vor dem ersten Weltkrieg hatten sich verschiedene Forscher darüber Gedanken gemacht, ob nicht die Wirkung der Herznerven auf ein Freisetzen chemischer Überträgerstoffe zurückzuführen wäre. Solche Ideen verfolgte auch Otto Loewi, später berühmt und mit dem Nobelpreis geehrt, zuletzt aber von den Nazis aus Graz in Österreich vertrieben. In der Nacht des Osterabends im Jahre 1920 hatte Loewi einen Traum, der ihm zeigte, wie man auf einfache Art die chemische Nervenübertragung nachweisen könnte. In der nächsten Nacht wiederholte sich der Traum: man kann daraus ersehen, wie sehr sich der Forscher mit dem Problem beschäftigte. Diesmal stand er auf — es war drei Uhr morgens — und lief in sein Laboratorium. Er isolierte Froschherzen, reizte den Vagus und übertrug die Flüssigkeit aus den Herzen — eine Blutersatzlösung — in die anderer Frösche, bei denen keine Nerven gereizt wurden. Und siehe da — diese zeigten gleichfalls den Vaguseffekt, es war also eine Überträgersubstanz frei geworden, die das Herz hemmte und auch in die Lösung überging.

Wie sich später herausstellte, gab es auch einen Sympathicusstoff zur Leistungssteigerung des Herzens. Er erhöht dessen Frequenz, Schlagvolumen und Erregbarkeit. Die hemmende Substanz ist das Azetylcholin, die antreibende das Noradrenalin. Jeder Wirkstoff verbindet sich mit sogenannten Rezeptorstellen der Zellmembranen im



Vergrößerung der Kontraktionsstärke eines isolierten Froschherzens bei elektrischer Reizung des Herzsympathicus, Reizdauer markiert; Reizparameter 2 V und 10 Hz

Schrittmacher oder in der Kammerwand des Herzens. Erst beide zusammen, Rezeptor und Überträgerstoff, erzeugen die charakteristischen Nerveneffekte. Deren letzte Ursache ist jedoch in einer Veränderung der Durchlässigkeit der Zellwände für Natrium- und Kaliumionen zu suchen. Nachdem das Azetylcholin seine Wirkung getan hat, wird es durch das Ferment Cholinesterase in Cholin und Essigsäure gespalten und dadurch zerstört. Neuer Wirkstoff aus diesen Bestandteilen kann erst unter Beteiligung des Enzyms Cholinazetylase entstehen. Auch das Noradrenalin wird nach seiner Freisetzung wieder enzymatisch unwirksam gemacht.

Die glatten Muskeln der Blutgefäße sind gleichfalls sympathisch innerviert. Der Überträger Noradrenalin verengt die Arteriolen von Haut, Muskeln und Eingeweiden. Der Wirkstoff Azetylcholin, der beim Sympathicus auch vorkommt, erweitert die Adern der Skelettmuskulatur. Parasympathische Fasern rufen in den Geschlechtsorganen und im Darm eine Gefäßerweiterung durch Azetylcholin hervor. Eine Besonderheit bilden die Kiemengefäße der Fische und die Herzkrankgefäß der Wirbeltiere. Beide erweitern sich durch Noradrenalin und werden unter Azetylcholineinfluß verengt. Dies scheint an alten stammesgeschichtlichen Beziehungen zu liegen, denn bei Fischen zweigen die Coronarien direkt von den Adern der Kiemen ab. Neben diesen Möglichkeiten, die der Organismus bei Bedarf einsetzt, gibt es noch andere, nicht nervöse Beeinflussungen der Gefäße, etwa durch die Temperatur. Bei Wärme und sehr starker Kälte erweitern sich die Arteriolen der Haut, geringe Kälte macht sie eng.

Die hormonartigen Wirkstoffe der vegetativen Herz- und Gefäßnerven sind nichts Außergewöhnliches. In verschiedenen Teilen von Gehirn und Rückenmark, bei Wirbellosen in den peripheren Ganglien, kommen sogenannte neurosekretorische oder neurokrine Zellen vor, Nervenzellen, die Hormone ans Blut abgeben. Diese Neuro-

hormone gelangen ebenso wie die Erzeugnisse anderer endokriner Drüsen über den Kreislauf an ihren »Arbeitsplatz«, während Azetylcholin und Noradrenalin von den Nervenfasern gleich an Ort und Stelle freigesetzt werden. Es gibt allerdings einen Noradrenalinproduzenten, der sein Hormon auf dem Blutweg an die Organe heranbringt und dadurch Wirkungen erzielt, die denen des Sympathicus gleichen. Dieser Erzeuger ist das Mark der Nebenniere, einer paarigen, zweiteiligen Drüse der Wirbeltiere. Sie liegt beiderseits im Bauchraum oberhalb der Nieren und besteht aus dem Mark, einem Abkömmling sympathischer Nervenzellen, und der Rinde. Die Sekretion von Noradrenalin und eines zweiten Markhormons — des Adrenalins — wird durch den Sympathicus reguliert.

Das Noradrenalin wirkt stark gefäßverengend und blutdrucksteigernd, es zieht auch die glatten Hautmuskeln zusammen und richtet dadurch Haare und Federn auf. Adrenalin erhöht den Blutzucker und den Energieumsatz. Beide treiben das Herz an, wirken daneben aber auch an Darm, Pupille, Blase, Bronchien und sonstigen glattmuskeligen Organen anregend oder hemmend. Die Hormone werden bei körperlicher oder psychischer Belastung verstärkt abgegeben, etwa wenn ein Tier sich zum Kampfe stellt, zur Flucht wendet oder Arbeit leisten muß. Bei einer wütenden Katze ist das Fell gesträubt, die Pupille weit, Energieumsatz und Körpertemperatur sind erhöht, das Herz geht auf Hochtouren. Der gesteigerte Blutdruck garantiert eine vorzügliche Blutversorgung der kampfbereiten Muskeln, deren Blutgefäße überdies von der motorischen Großhirnrinde über den Sympathicus weit gestellt sind. Gleichzeitig deckt das größere Zuckerangebot den erhöhten Bedarf. Die beiden Hormone haben also eine ausgesprochene Notfallsfunktion. Kleine Tiere geraten eher in Gefahr als große. Wahrscheinlich enthalten deswegen ihre Nebennieren weniger Noradrenalin und mehr Adrenalin. Beispielsweise beträgt der Adrenalinanteil bei der Ratte 90 %, bei der Katze 57 % und beim Wal 18 %, allerdings beim Menschen etwa 80 %, vielleicht deshalb, weil er sich gegen die vielseitigen physischen und psychischen Belastungen zu wehren hat.

An den Regulationen im Kreislauf nehmen auch die Blutspeicher teil. Besonders die Milz von Pferd, Katze und Hund ist in die Notfallsfunktion des sympathicoadrenalen Systems mit einbezogen. Eine Belastung bewirkt, daß die glatten Muskelfasern der Milz sich zusammenziehen und eine große, an Blutkörperchen sehr reiche Blutmenge — je nach Tierart 3 bis 16 % des Gesamtblutes — sich in den Kreislauf ergießt.

Ein Ausschalten des Sympathicus durch Operation oder ein Nervengift schädigt den Organismus nur mäßig. Auch eine zusätzliche Entfernung des Nebennierenmarks wird vertragen, doch nimmt die körperliche Leistungsfähigkeit ab. Durchschneidet man dagegen den Herzvagus, geht das Herz infolge eines sympathischen Übergewichts an Überlastung zugrunde.

Von besonderer Eigenart sind Reflexe auf Herz und Kreislauf, die während des Tauchens auftreten. Im Jahre 1870 stellte der Franzose Paul Bert bei Enten folgendes fest: Sobald der Kopf untertaucht, wird nicht nur die Atmung unterbrochen, sondern auch die Herzfrequenz stark gedrosselt. Sie geht von etwa 110 Schlägen je Minute auf 20 zurück. Beim Biber schlägt das Herz unter Wasser nur 20mal je Minute statt 140, beim Seehund 10mal statt 110. Der Mississippi-Alligator verlangsamt sein Herz von 60 auf 12 oder gar 6 Schläge. Diese vagale Frequenzminderung beim Eintauchen des Kopfes tritt auch bei vielen anderen Säugern, Vögeln und selbst bei Schlangen auf. Auch der Mensch senkt dabei seine Herzfrequenz auf die Hälfte, ja es kann sogar zu einem kurzfristigen Stillstand kommen. Die auslösenden Reize für diesen Reflex sind der erzwungene Atemstillstand und vielleicht zu einem geringen Teil die Kälte des Wassers. Da trotz der Herzverlangsamung der Blutdruck nicht absinkt, müssen gleichzeitig Gefäßreaktionen auftreten. Man fand, daß Gehirn und Herz normal oder sogar verstärkt durchblutet werden und sich gleichzeitig die Adern von Skelettmuskulatur und Niere durch eine Sympathicuswirkung verengen. Dadurch bleibt der im Blut und in den Lungen vorhandene Sauerstoff für Hirn und Herz reserviert. Die Muskeln zehren indessen von den Vorräten, die an den roten Muskelfarbstoff gebunden sind. Außerdem können sie ziemlich lange ganz ohne Sauerstoff auskommen, indem sie eine Schuld eingehen. Das bedeutet, daß sich in der Muskulatur viel Milchsäure ansammelt, die nach dem Auftauchen abgebaut wird. Außerdem ist unter Wasser der Sauerstoffverbrauch der Muskeln sowieso ziemlich niedrig, weil ihre Temperatur bei fehlender Durchblutung um einige Grade heruntergeht. Alle diese Maßnahmen bewirken, daß eine Bisamratte zwölf und ein Biber 15 Minuten tauchen können. Walrosse bleiben etwa zehn, Seehunde 20 Minuten unter Wasser, Wale längstens zwei Stunden. Dabei können Seehunde Wassertiefen von 100 m aufsuchen, Wale gehen sogar bis 1 000 m hinunter.

Es gibt einige Fischarten, die im Wasser mit Kiemen atmen, aber trotzdem manchmal »an die Luft gehen«. Der kalifornische *Lacrestes tenuis* veranstaltet seine Liebesspiele außerhalb des Wassers: Die

Weibchen schlängeln sich in den Frühlingsnächten an Land, legen die Eier in den Sand, und die nachfolgenden Männchen besamen sie anschließend. Während dieser Viertelstunde können die Tiere genau soweit atmen wie ein Seehund oder Pinguin unter Wasser. Daher setzt auch hier reflektorisch eine vagale Herzverlangsamung ein. Ebenso helfen sich der Fliegende Fisch *Cypselurus californicus* und der Schlammspringer *Periophthalmodon australis*, wenn sie in Sauerstoffnot geraten.

Unsere Kenntnisse über die Herznerven und die zugehörigen Überträgerstoffe der Wirbellosen sind lückenhaft. Die Herznerven von Muscheln, Schnecken, Krebsen und manchen Insekten wirken ähnlich wie Vagus und Sympathicus der Wirbeltiere. In den Speicheldrüsen von Tintenfischen kommt ein Verwandter des Adrenalins vor, das Serotonin. Dieses Hormon treibt das Tintenfischherz kräftig an. Ähnlich wirken bei Krebsen Extrakte aus den Pericardialdrüsen und den Augenstielen bzw. der sogenannten Sinusdrüse, welche in den Augenstielen liegt. Bei Schnecken und Muscheln spielen das Azetylcholin als hemmender und das Serotonin als anregender Überträger eine Rolle. Auf Azetylcholin sprechen auch die Krebs- und Insektenherzen an, allerdings mit einer Beschleunigung.

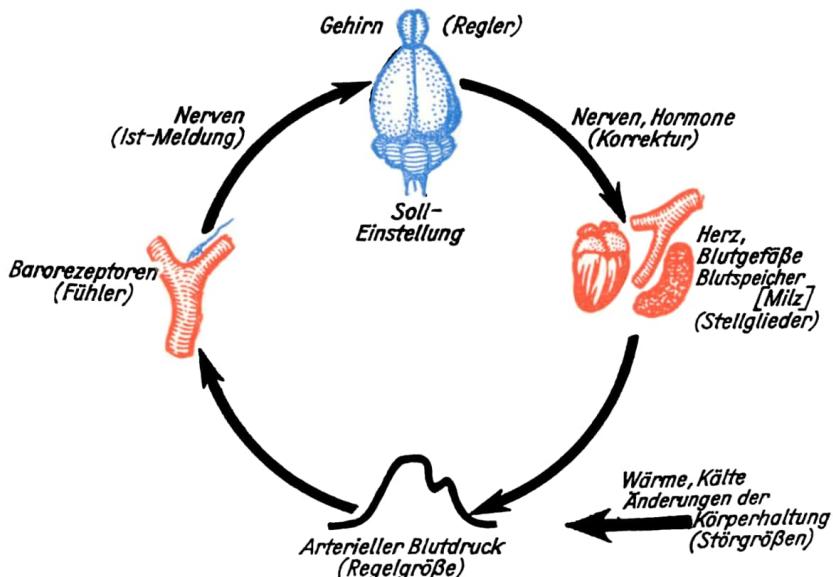
Befehlszentrale für den Blutumlauf

Die nervösen und hormonalen Wirkungen auf Herz und Blutgefäße werden von Befehlszentren im Gehirn sinnvoll gesteuert. Wenn eine Katze sich zu Angriff oder Flucht anschickt, veranlaßt die motorische Großhirnrinde über die erweiternden sympathischen Nervenfasern nicht nur eine verstärkte Muskeldurchblutung, sondern sie regt auch das Herz- und Kreislaufzentrum im Verlängerten Mark (Medulla oblongata) dazu an, Noradrenalin und Adrenalin aus der Nebenniere zu mobilisieren und den Herzsympathicus zu aktivieren. Nun steigt der Blutdruck an, die Adern in den nichtarbeitenden Organen verengen sich, und das Blut wird den Muskeln zugeteilt. Solange die Gefahr bestehen bleibt, hält die Zentrale im Verlängerten Mark auf Anweisung der Hirnrinde den erhöhten Blutdruck aufrecht. Der Nervenweg von den Sinnesorganen, die die bedrohliche Situation erfaßt haben — ob Ohr, Nase oder Auge —, bis zum Gehirn ist der hinführende oder afferente Weg eines Reflexbogens. Das Reflexzentrum, das die Muskeldurchblutung unserer Katze verstärkt, liegt in der Großhirnrinde. Der wegführende oder efferente Schenkel des Reflex-

bogens sind die gefäßerweiternden sympathischen Nerven. Das Zentrum im Verlängerten Mark stabilisiert den Blutdruck auf einer Höhe, die für den Organismus zweckmäßig ist. Der afferente Schenkel dieses zweiten Reflexbogens geht von Sinnesorganen aus, die in den Wänden großer Schlagadern liegen und den Druck des durchfließenden Blutes andauernd messen. Der efferente Teil des Bogens sind die vegetativen Nerven, die Herz, Nebennierenmark, Milz und die Weite der Adern beeinflussen. Ähnlich wie auf einem erhöhten Niveau kann das Tier seinen Blutdruck auch auf »Normalhöhe« stabil halten.

Zum besseren Verständnis dieser physiologischen Regulation übernimmt man häufig Begriffe aus der Technik: Das Reflexzentrum im Verlängerten Mark faßt man als Regler auf, der durch eine einflußreiche Stelle, etwa die Großhirnrinde oder das Zwischenhirn, auf einen bestimmten Sollwert eingestellt wird. Die Effektoren Herz und Blutgefäße sind Stellglieder, die den Blutdruck — die Regelgröße — regeln. Der Regler erfährt durch Fühler, spezielle Sinnesorgane der großen Schlagadern, die Höhe des Blutdruck-»Ist«. Er vergleicht es mit dem Soll und veranlaßt sinnvolle Korrekturen über die Stellglieder. Aus

Die Stabilisierung des Blutdrucks, als Regelkreis dargestellt. Die regeltechnischen Begriffe sind in runden Klammern angegeben

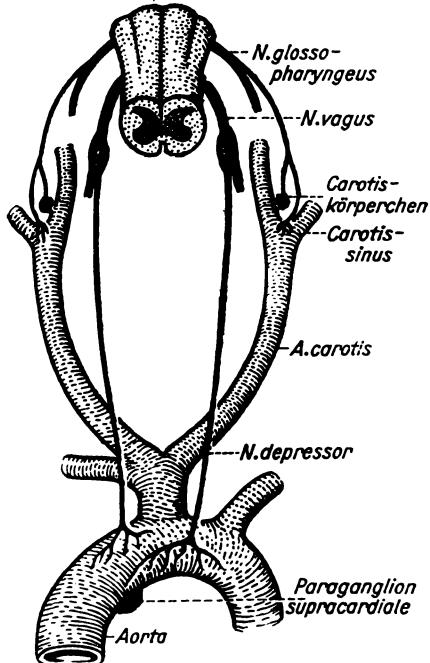


dem Reflexbogen ist ein Regelkreis geworden, der Störungen (Störgrößen) des eingestellten Blutdrucks beseitigt.

Die Sinneszellen, die den Druck messen, liegen im arteriellen Windkessel, vorwiegend in Herznähe, nämlich in den Wänden der Halsschlagader und ihrer Aufzweigungen sowie in der Aorta. Die Blutdruckfühler der Fische befinden sich in den Kiemenarterien. Steigende Spannung dehnt die Gefäßwände und reizt dadurch die Rezeptoren. Ihre Tätigkeit kann man untersuchen, indem man bei einem narkotisierten Tier die abführenden sensiblen Nerven — sie gehören zum N. vagus und N. glossopharyngeus — freipräpariert und die Aktionsströme ableitet. Jede Rezeptorerregung erzeugt eine Serie von Nervenimpulsen; je höher der Druck wird, desto mehr steigt die Impulsfrequenz der Einzelfaser, und um so zahlreichere Sinnesendigungen treten in Aktion. Mit Hilfe der Impulsfrequenz wird der Regler über Druckschwankungen im Gesamtbereich zwischen 50 und 200 Torr benachrichtigt.

Die Innervation von Aortenbogen, Carotissinus und Carotiskörperchen beim Säugetier

Medulla oblongata



Durchschneidet man die Nerven zu den Sinnesendigungen, so fallen die Meldungen weg, was für den Regler gleichbedeutend mit einem Blutdrucksturz ist. Die Reaktion erfolgt auch prompt, und der arterielle Druck steigt infolge des verstärkten Einsatzes der Stellglieder an: Das Herz wird beschleunigt, die Milz entspeichert, die Arteriolen werden verengt. Man kann an einem narkotisierten Tier auch den »umgekehrten« Versuch machen, nämlich die Rezeptornerven elektrisch reizen. Dadurch wird dem Regler eine vermehrte Sinnesreizung, also ein Druckanstieg, vorgetäuscht. Die Reaktion darauf besteht in einer zunehmenden Vaguswirkung auf das Herz und in einem verminder-ten konstriktorischen (verengenden) Sympathicuseinfluß auf die Ge-fäße, der Blutdruck sinkt infolgedessen. Der Regler bzw. das Reflex-zentrum gleicht also immer den auftretenden Fehler aus, der von den Sinneszellen gemeldet wird. Diese Korrektur ist so gut, daß es kaum zu Schwankungen des eingestellten mittleren Blutdrucks kommt.

Die Luft zum Leben

Kann die Haut atmen?

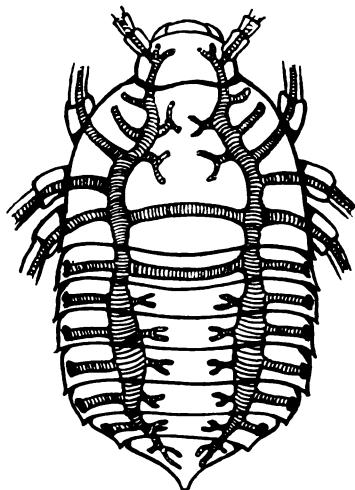
Fast 21 % der Luft bestehen aus Sauerstoff, lateinisch Oxygenium, chemisch O_2 , und fast 79 % aus Stickstoff. Wenn man das Barometer abliest, um die Wetteraussichten zu beurteilen, so kann man nicht nur den Luftdruck, sondern auch die Teildrücke (Partialdrücke) der beiden Gase bestimmen. Diese entsprechen nämlich den räumlichen Anteilen. Stellt man einen Barometerstand von 760 Torr bzw. Millimeter Quecksilber (mm Hg) fest, ist der Sauerstoff daran zu 21 % oder etwa einem Fünftel beteiligt, sein Teildruck beträgt 159 Torr. Je höher man in die Atmosphäre aufsteigt, desto dünner wird die Luft, um so niedriger werden die Gasdrücke. Aus Büchern und Filmen wissen wir, wie unendlich mühselig die Besteigung der Gipfel des Himalaya ist. Oberhalb 7000 m wird jeder Schritt zur Qual, und die wenigsten, die ausgezogen sind, erreichen die Höhe von 8000 m. Schwindelgefühl, ja sogar Ohnmacht oder Wachträume (Halluzinationen) sind die Folge des niedrigen Sauerstoffdruckes, der nicht mehr ausreicht, die Hirnfunktionen aufrechtzuerhalten. Alle Tiere brauchen den Sauerstoff zum Leben, ihre Zellen verbrennen ihn und bilden neben Energie ein anderes Gas — das Kohlendioxid, CO_2 .

Der Inhalt der Körperzellen, das Protoplasma, ist eine wasserhaltige, gelartige, fast flüssige Substanz. Soll der Sauerstoff an den Verbrauchsplatz gelangen, muß er im Zellplasma löslich sein. Tat-

sächlich nehmen wäßrige Medien — die Anwendung der Aquarienpumpe beruht darauf — Gase in geringen Mengen auf. Die Löslichkeit von CO_2 ist etwa 20- bis 30mal so groß wie die von O_2 . Bei jeweils 760 Torr und 20 °C nimmt ein Milliliter Wasser 0,03 ml O_2 oder 0,87 ml CO_2 auf. Alle Gase lösen sich um so besser, je größer der Teildruck über der Flüssigkeit ist und je tiefer die Temperatur liegt. Dabei entsteht auch in dem wäßrigen Medium ein um so höherer Gasdruck, je größer der Partialdruck über der Flüssigkeit ist. Senkt man die CO_2 -Spannung plötzlich, wie das beim Öffnen einer Flasche Selterswasser oder Sekt geschieht, so entweicht das gelöste Kohlendioxid perlend und schäumend als Gas. CO_2 und O_2 lösen sich nicht nur in Flüssigkeiten, sondern sie wandern auch in diesem Zustand von den Orten hoher zu denen niedriger Konzentration, sie diffundieren entlang ihres Druckgefälles.

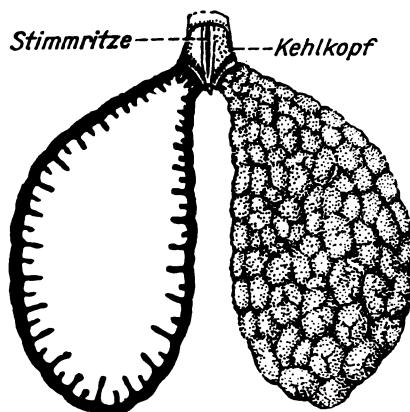
Der Austausch von Atemgasen zwischen der Außenluft oder dem umgebenden Wasser und dem Organismus kann am besten stattfinden, wenn eine feuchte, dünne und gut durchblutete Haut dafür zur Verfügung steht. Die Blutversorgung ist deshalb besonders wichtig, weil der An- und Abtransport der Gase auf diesem Wege erfolgt. Eine solche Haut bedeckt bei manchen Tieren den ganzen Körper: Nimmt man einen Frosch, Regenwurm oder gar einen Aal in die Hand, hat man Mühe, die feuchten, schleimigen Tiere festzuhalten. Eine Schleimhaut als Leibeshülle können sich allerdings nur Lebewesen leisten, die sich im Wasser oder in feuchter Erde aufzuhalten, an der Luft würden sie vertrocknen. Daher ist es verständlich, daß eine Hautatmung zwar beim Frosch und Aal, bei Wasserschnecken und vielen Würmern vorkommt, nicht aber beim Menschen, Säugetier, Vogel und Insekt. Denn hier ist die Haut fast undurchlässig für Atemgase. Beim Menschen macht der Austausch von Sauerstoff und Kohlendioxid nicht einmal ein Prozent von dem aus, was die Lungen leisten, bei Lungenschnecken des Wassers dagegen 50 %. Ein Frosch kann das gesamte Kohlendioxid durch die Haut abgeben und die Hälfte des Sauerstoffbedarfs auf diesem Wege decken. Die ganze Körperhülle eines Lurches hat also die Funktion einer »Atmungshaut« (respiratorisches Epithel). Bei sehr vielen Tiergruppen sind nur bestimmte Hautgebiete als respiratorisches Epithel entwickelt und zum Schutze gegen Austrocknung und Verletzungen manchmal ins Innere des Körpers verlegt: Die Lunge der Wirbeltiere, Lungenfische, Schnecken und Spinnen, die Kiemen der Fische, Krebse, Meereswürmer, der Kaulquappe und vieler anderer Wasserbewohner. Nur den Insekten fehlen spezielle Austauschflächen zwischen Atemgasen

Tracheensystem eines Insekts

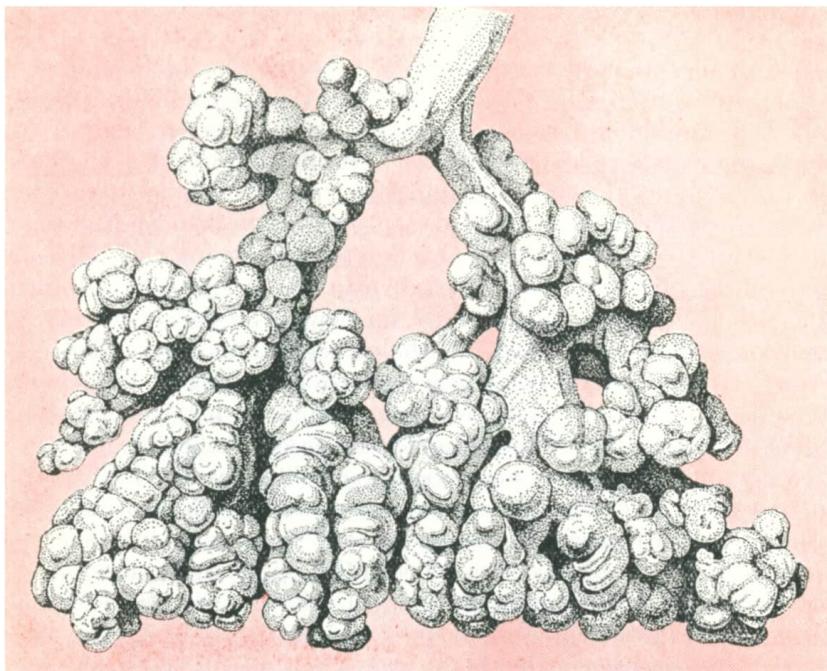


und Blut. Bei ihnen gelangt der Sauerstoff über die Hautöffnungen (Stigmen) und über ein Röhrensystem (Tracheen) bis an die Zellen heran.

Lungen sind eingestülpte Körperpartien. Sie bestehen bei den Säugetieren aus kleinen Bläschen (Alveolen), die von Haargefäßen umspunnen sind. Bei anderen Tieren sind es mit Leisten ausgekleidete oder in Kammern unterteilte Säcke. Kiemen sind Ausstülpungen, die innerhalb besonderer Höhlen — so bei den Fischen — oder außerhalb frei im Wasser liegen. Die Lungen- oder Lurcfische können mit



*Lungen eines Wasserfrosches,
eine geöffnet*



Metallabguß eines Lungenlappchens des Menschen mit Alveolen

Kiemen und Lungen atmen. Manche Arten haben nur eine, manche zwei Lungensäcke. Die Organe sind mit einem typischen respiratorischen Epithel ausgekleidet und in Kammern gegliedert. Zu den bekanntesten Lungenfischen (Dipnoi) gehören der australische *Neoceratodus*, die afrikanische Gattung *Protopterus* und der südamerikanische *Lepidosiren*.

Die Atmungsfläche eines Tieres ist so groß, daß sie auch bei erhöhtem Sauerstoffbedarf den Gasaustausch gewährleistet. Die Gesamtheit der Lungenbläschen hat beim Menschen eine Größe von 100 m^2 , also etwa das 66fache der Körperoberfläche. Der Vorbeistrom des Blutes dauert knapp eine Sekunde, doch würden schon 0,4 s zum Gasaustausch reichen. Die Kiemenfläche einer Makrele ist etwa zehnmal so groß wie die Oberfläche des Körpers. Wie man sieht, ist eine Lungen- oder Kiemenatmung deswegen der Hautatmung überlegen, weil die Größe des respiratorischen Epithels durch Verästelungen und Faltungen ein Mehrfaches der Körperoberfläche ausmacht.

Helles und dunkles Blut

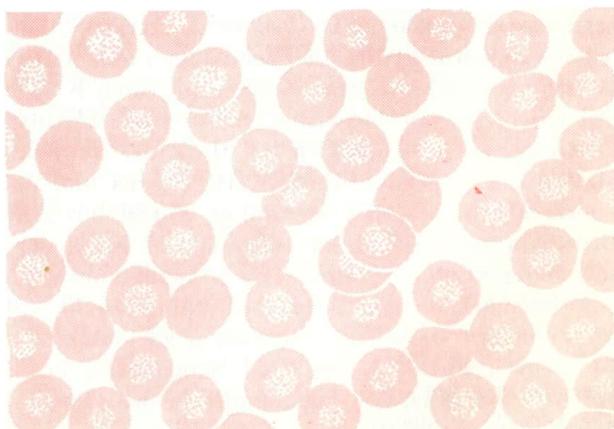
Die Technik hat viele chemische und physikalische Methoden entwickelt, mit denen man den O_2 - und CO_2 -Gehalt von Luft, Wasser und Blut sowie die zugehörigen Gasdrücke bestimmen kann. Eine solche Gasanalyse zeigt, daß zwischen der Außenluft und dem Gewebe, dem Verbrauchsort von Sauerstoff bzw. der Produktionsstätte des Kohlendioxids, ein Druckgefälle der beiden Gase vorhanden ist. Wenn beispielsweise in der Außenluft eine Sauerstoffspannung von 158 Torr herrscht, so mißt man beim Menschen in den Atemwegen 116, den Alveolen 100, im arteriellen Blut 97, im Gewebe 30 Torr oder weniger und im sogenannten venösen Mischblut des rechten Herzvorhofs 40 Torr. Der CO_2 -Druck fällt in entgegengesetzter Richtung ab: Im Gewebe herrschen 50 Torr oder mehr, im venösen Blut 44, im arteriellen und in den Alveolen 40, in den Luftwegen 29, in der Außenluft 0,3 Torr. Es wäre nun falsch, wenn man versuchen wollte, aus den Teildrücken in Blut und Gewebe auf die vorhandenen Mengen an Atemgasen zu schließen. Zwar entspricht einer bestimmten Spannung auch eine gesetzmäßige Menge physikalisch gelösten Gases, jedoch ist sie so klein, daß sie praktisch nur wenig ins Gewicht fällt. Ausschlaggebend sind vielmehr das gebundene Kohlendioxid und der gebundene Sauerstoff. Deren Mengen hängen gleichfalls von den Partialdrücken ab. Der O_2 -Gehalt der Außenluft liegt bekanntlich bei etwa 21 Vol %; er beträgt in den Atemwegen des Menschen 16 %, in den Alveolen 14 %, dagegen im arteriellen Blut des Mannes infolge des gebundenen Anteils 19 und im venösen Herzblut 14 Vol %. Die CO_2 -Reihe ist wieder umgekehrt; zum Beispiel sind im arteriellen Blut 51 Vol % Kohlendioxid gegenüber 55 Vol % im venösen enthalten. Die Zahlenbeispiele lassen gut erkennen, daß das Blut, das aus dem Gewebe zurückströmt, noch mit sehr viel Sauerstoff beladen ist; andererseits enthält das Blut, das soeben die Lunge passiert hat, noch große Mengen an Kohlendioxid.

Den Reichtum des Blutes an gebundenem Sauerstoff kann man bei vielen Tieren schon an der Farbe erkennen: In einer Schlagader von Säugetier oder Vogel ist es hellrot, in der Vene sehr dunkel, fast violett. Die Färbung entsteht durch den roten Blutfarbstoff, das Hämoglobin (Hb). Hat es seinen Sauerstoff abgegeben, so spricht man vom reduzierten Hämoglobin; ist es mit Sauerstoff beladen, nennt man es Oxyhämoglobin ($Hb-O_2$). Auch Kohlenmonoxid (CO) kann an den Blutfarbstoff gebunden werden, die Verbindung heißt dann Kohlenmonoxidhämoglobin ($Hb-CO$) und ist kirschrot. CO ist im Stadtgas

enthalten, bildet sich aber auch bei einer unvollkommenen Verbrennung von Kohle im Ofen oder als Abgas bei Motoren. Es kann also bei undichten Gasleitungen oder Öfen in die Wohnungen gelangen. Da das Hämoglobin sich etwa 300mal besser mit CO belädt als mit O₂, kann das Monoxid schon in geringen Konzentrationen den Blutfarbstoff absättigen und für den Sauerstofftransport untauglich machen. Befinden sich 0,05 % CO in der Luft, so treten beim Menschen in einigen Stunden Vergiftungsscheinungen auf, 0,1 % CO sind dagegen bereits nach einer Stunde tödlich.

Das Hämoglobin ist bei den Wirbeltieren in die roten Blutkörperchen (Erythrozyten) eingelagert. Bei wirbellosen Tieren ist es dagegen meist im Blutplasma gelöst, etwa bei der Tellerschnecke (*Planorbis*), dem Regenwurm (*Lumbricus*) und Wasserfloh (*Daphnia*) oder bei Mückenlarven (*Chironomus*). Das Hämoglobinmolekül besteht aus einem Eiweißkörper, der bei jeder Tierart etwas anders aufgebaut ist, und aus der Farbstoffkomponente, dem Häm. Dieses sieht überall gleich aus, es enthält ein zweiwertiges Eisenatom. Um den Eisenkern lagern sich sechs chemische Gruppen (Liganden), eine davon ist das Sauerstoffmolekül.

Viele Tierarten besitzen andere Sauerstoffträger, beispielsweise das Hämocyanin (Hcy). Daher ist das sauerstoffreiche Blut der Weinbergschnecke hellblau durch seinen Gehalt an Hcy-O₂; reduziertes Schneckenblut ist dagegen farblos. Hämocyanin kommt auch bei anderen Schnecken, Tintenfischen und Krebsen im Blutplasma gelöst vor und hat dort eine blaue, purpurrote oder blaugrüne Färbung. Das



*Rote
Blutkörperchen
eines
Säugetieres*

Hcy-Molekül besteht aus Eiweiß und enthält Kupfer. — Manche Würmer und Armfüßer (Brachiopoden) besitzen rote Blutkörperchen, jedoch ist der Farbstoff nicht Hämoglobin, sondern das gleichfalls eisenhaltige Hämerythrin (Hth). Ein weiterer eisenhaltiger Blutfarbstoff ist das Chlorocruorin, das man gleichfalls bei gewissen Würmern antrifft. In verdünnter Lösung ist es grün, in konzentrierter rot, ändert aber durch die Sauerstoffaufnahme seine Farbe nicht. Innerhalb der WurmGattung *Serpula* kommen Arten vor, die farbloses Blut haben, solche mit Hämoglobin oder Chlorocruorin und sogar mit beiden Farbstoffen gleichzeitig.

Die Fähigkeit, Sauerstoff zu transportieren, ist um so größer, je mehr Blutfarbstoff zur Verfügung steht. Zum Beispiel enthalten 100 ml Blut bei der Taube 14,8 p Hb, bei der Zauneidechse 5,7 p, dem Karpfen 12,2 p, der Tellerschnecke 0,8 p und beim Menschen je nach Geschlecht 14,0 p (Frau) oder 16,0 p (Mann). Bei allen Tieren bindet ein Pond Hämoglobin 1,33 bis 1,35 ml Sauerstoff, man kann also leicht ausrechnen, wie groß die Kapazität von 100 ml Blut für dieses Atemgas ist: beispielsweise 16,4 Vol % ($12,2 \times 1,35$ ml) beim Karpfen. — Das Hämocyanin bindet nur 0,51 ml Sauerstoff je Pond. Da außerdem ein Tintenfisch in 100 ml Blut höchstens neun Pond, die Weinbergschnecke sogar nur zwei Pond Hämocyanin enthalten, ist die Transportkapazität ihres Blutes gering. — Viele Tierarten haben auch farbloses Blut, und trotzdem gelangt der Sauerstoff zu den Zellen, zum Teil physikalisch gelöst, teilweise an farblose Träger gebunden.

Die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere entstehen schon zu Beginn der Entwicklung eines Lebewesens, beim Menschen im drei bis sechs Wochen alten Keim. Der Bildungsort ist zunächst das Mesenchym, ein besonderes Gewebe des wachsenden Embryos. Später treten die Leber, teilweise auch die Milz als Produzenten auf, und vom vierten Monat an beginnen sich die Erythrozyten im roten Knochenmark zu bilden. Bei einem jungen Menschen vor der Geschlechtsreife entstehen die Erythrozyten ausschließlich im Mark der Wirbel, Rippen, Schulterblätter, des Beckens, Schädel, Brustbeins und der Arm- und Beinknochen. Bei Erwachsenen sind es zuletzt nur noch die Rippen, das Brustbein und die Wirbel, während das Mark der anderen Knochen sich fettig verändert. Ein Mensch besitzt etwa 1,5 bis 3,5 kp rotes Knochenmark, dessen Tätigkeit allerdings zu 90 % darin besteht, nicht rote, sondern weiße Blutkörperchen zu bilden. Verschiedene Vogel-, Kriechtier-, Fisch-, Lurch- und Säugerarten erzeugen die Erythrozyten in der Milz, der Salamander in der Leber, die Kaulquappe in den Nieren.

Die Konzentration der roten Blutkörperchen läßt sich mit Hilfe eines Mikroskops und einer sogenannten Zählkammer bestimmen. Die Zahl ist für jede Tierart und manchmal dazu für jedes Geschlecht charakteristisch. Beispielsweise findet man bei einem Wasserfrosch 0,5 Millionen je mm^3 , beim Strauß zwei, der Ratte neun, dem Menschen fünf Millionen beim Mann und 4,5 Millionen bei der Frau. — Entnimmt man einer Ader etwas Blut und schleudert es in einer Zentrifuge, so setzen sich die Blutkörperchen unten ab. Feste und flüssige Bestandteile sind nun getrennt. Je mehr Erythrozyten ein Tier hat, desto größer ist auch der Raumanteil der abzentrifugierten festen Bestandteile. Sie machen beim Mann 44 Vol % aus, bei der Frau 39 Vol %. Diese Zahlen bezeichnet man auch als Hämatokrit.

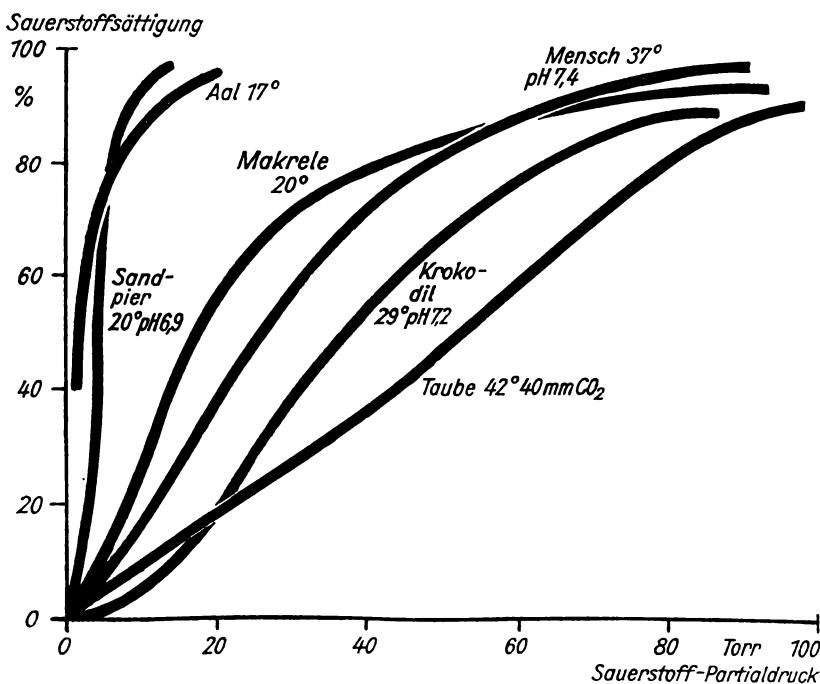
Die roten Blutkörperchen strömen zusammen mit dem Blutplasma pausenlos durch die Adern. Wahrscheinlich ist das dauernde Herumstoßen mit schuld daran, daß sie kein sehr hohes Alter erreichen. Man kann Erythrozyten mit radioaktivem Eisen oder Chrom kennzeichnen. Darauf lassen sich ihr Weg im Organismus verfolgen und sogar die Lebensdauer bestimmen. Die menschlichen Blutkörperchen werden bis 160 Tage alt, die ebenfalls kernlosen der Ratte 58 und die des Hundes 100 Tage. Die Blutkörperchen unseres Hausgeflügels — hier ist ein Zellkern enthalten — sind sogar nur 40 Tage am Leben, dagegen die von Schildkröten 500 Tage. Die Lebensdauer hängt also nicht davon ab, ob die Zelle einen Kern besitzt oder nicht. Die toten Erythrozyten werden im Organismus abgebaut, der rote Farbstoff zersetzt. Aus Hämoglobin entstehen so die Gallenfarbstoffe.

Damit der Sauerstofftransport gewährleistet bleibt, müssen dauernd soviel Erythrozyten neu gebildet werden wie durch den Tod verlorengehen. Die Rohstoffe dazu sind nicht nur Eiweiß und Eisen, sondern auch das Vitamin B₁₂ und einige andere Blutbildungsfaktoren. Tritt über längere Zeit Sauerstoffmangel ein, so steigt die Zahl der Blutkörperchen an. Dieser Vorgang gehört bei Expeditionen ins Hochgebirge zur Höhenanpassung. Auch die Bewohner der südamerikanischen Anden haben nicht fünf, sondern sechs Millionen Erythrozyten je Kubikmillimeter Blut. Unter den Säugetieren erhebt sich das Lama, gleichfalls ein Bergbewohner, mit 19 Mio je mm^3 weit über vergleichbare Zahlen anderer Organismen. Der Sauerstoffteildruck der Luft ist also ausschlaggebend für die Zahl an Blutkörperchen bzw. den Hämoglobingehalt des Blutes. In der Niere der Säugetiere wird unter solchen Bedingungen verstärkt ein Hormon gebildet, das das rote Knochenmark zur Erythrozytenbildung anregt. Selbst bei wirbellosen Tieren kommen ähnliche Anpassungen vor: Wasserflöhe (*Daphnia*)

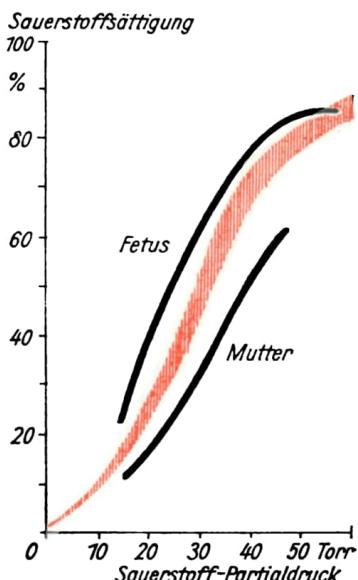
und Tellerschnecken (*Planorbis*) erzeugen im sauerstoffarmen Wasser größere Mengen von Hämoglobin, bei Sauerstoffreichtum ist ihr Blut dagegen fast farblos; nun genügt die Gasmenge, die physikalisch gelöst ist.

Wie schon erwähnt wurde, lässt sich eine Flasche Selterswasser »entgasen«, wenn man sie öffnet und dadurch den CO₂-Teildruck über dem Flüssigkeitsspiegel senkt. Füllt man Blut in eine Flasche, kann man gleichfalls die Gase daraus entfernen, wenn man die Luft herauspumpt und so ihren Druck vermindert. Dabei fängt das Blut an zu brodeln und sich zu verfärben: War es vorher hellrot, so wird es nun violett. Die Sauerstoffbindung an das Hämoglobin hängt also vom O₂-Partialdruck ab. Ebenso ist es beim Hämocyanin. Man kann sogar ermitteln, zu wieviel Prozent ein Farbstoff bei einem bestimmten Sauerstoffdruck mit dem Gas gesättigt ist, und diese Abhängigkeit als Sauerstoffbindungskurve des Blutes darstellen. Sie zeigt uns, daß das

Sauerstoff-Bindungskurven des Blutes verschiedener Tiere, der Blutfarbstoff ist in allen Fällen Hämoglobin



Sauerstoff-Bindungskurve des Ziegenblutes; der rote Bereich gibt die Schwankungsbreite bei nichtträchtigen Ziegen an



Hb oder Hcy von Tier zu Tier andere Eigenschaften hat, denn die Kurve ist einmal steil, ein anderes Mal flach. Im allgemeinen ist sie so gestaltet, daß es dem Atmungsorgan leicht möglich ist, Sauerstoff aus der Umgebung aufzunehmen. Die Kurve sagt uns aber auch, wie stark der Teildruck im Gewebe absinken muß, damit das Blut seinen Sauerstoff an die Zellen abgeben kann. Bewohner schlammiger Gewässer wie Mückenlarven oder der Wurm *Tubifex* haben solche Bindungskurven, daß ganz geringe Gasdrücke im Wasser ausreichen, um das Blut mit Sauerstoff zu sättigen. Hier ist allerdings die O₂-Abgabe ans Gewebe ein großes Problem, denn der Partialdruck müßte dort außerordentlich niedrig liegen. Man vermutet, daß die Zellen über besondere Mittel — vielleicht Fermente — verfügen, den Sauerstoff dem Hämoglobin doch zu entreißen.

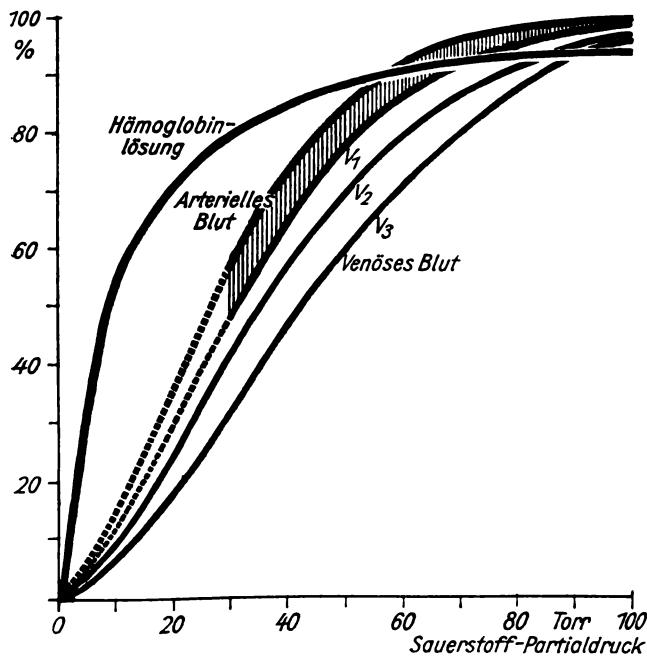
Kaulquappen haben eine steilere Kurve als Frösche und der Jungvogel im Ei eine steilere als das Tier nach dem Schlüpfen. Ähnlich liegen die Verhältnisse beim Säugetierjungen, das sich in der Gebärmutter entwickelt und den Sauerstoff auf dem Wege der Diffusion aus dem mütterlichen Blut bezieht, denn die Kreisläufe von Mutter und Kind sind ja getrennt. Das Kälbchen bekommt Sauerstoff von der Kuh, weil es mehr Hämoglobin im Blut hat und die O₂-Bindungs-

kurve stärker nach links verschoben ist. Bei gleichem Teildruck muß das kindliche Blut daher stärker gesättigt sein als das mütterliche. All dies sind Anpassungen an eine sauerstoffarme Umgebung.

In einigen Fällen ist die Ursache für die besondere Form einer Bindungskurve weniger in den Eigenschaften des Hämoglobins zu suchen als im unterschiedlichen Säuregrad des Blutes oder in einem anderen Gehalt an Kohlendioxid. Hohe CO₂-Spannungen oder Säuregrade flachen sie ab bzw. verschieben sie nach rechts, niedrigere — nach links. Dieser sogenannte Bohr-Effekt spielt im Grunde bei den meisten Tieren eine Rolle. Er ist nach seinem Entdecker, dem Dänen Christian Bohr, benannt. In der Lunge oder Kieme verschwindet Kohlendioxid aus dem Blut, und die Kurve verschiebt sich daher nach links. Das bedeutet aber eine verbesserte Sauerstoffsauhnahme bei gleichem O₂-Teildruck. Im Gewebe tritt dagegen Kohlendioxid ins

Sauerstoff-Bindungskurven des menschlichen Blutes; v₁, v₂ und v₃ venöses Blut mit steigendem Kohlendioxidgehalt (Bohr-Effekt); der schraffierte Bereich entspricht den normalen Veränderungen zwischen Gewebe und Lunge

Sauerstoffsättigung



Blut über, daher wandert die Kurve hier nach rechts. Das heißt aber, daß bei gleichem Sauerstoffdruck weniger Sauerstoff im Blut gebunden werden kann und er daher zum Verbrauch freigestellt werden muß.

Die Sauerstoffbindung ist auch temperaturabhängig. Im kalten Blut ist die Kurve nach links, im warmen nach rechts verschoben. Für die Säugetiere oder Vögel spielt das kaum eine Rolle, denn die Einatmungsluft erwärmt sich in den Luftwegen vollständig, ehe sie mit dem respiratorischen Epithel in Berührung kommt. Bei Fisch, Frosch oder Eidechse besteht hier jedoch folgendes Problem: Die Bluttemperatur verändert sich genauso wie die der Umgebung. Bei Kälte ist die Sauerstoffaufnahme über Lunge, Kieme oder Haut daher erleichtert und die Abgabe an die Organe erschwert; ist das Blut warm, sind die Verhältnisse genau umgekehrt. Wahrscheinlich ist das einer der Gründe, daß Warmwasseraquariensterben und Kaltwasseraquariensterben in zu warmer Umgebung; in beiden Fällen müssen sie ersticken.

Der Truthahn ist besonders dafür bekannt, daß er sehr verschiedenes Fleisch hat: ganz helles, besonders dunkles und verschiedene Zwischenstufen, im ganzen angeblich sieben Sorten. Im ungekochten Zustand ist der Farbunterschied auch vorhanden, es gibt sogenannte weiße und rote Muskeln. Die roten sind ganz besonders reich an Muskelfarbstoff — dem Myoglobin (Mb), die hellen enthalten davon wenig. Die roten Muskeln findet man in den stark arbeitenden Organen, wie Herz, den Beinen eines Hasen oder allgemein in der Haltemuskulatur. Alle diese Körperteile haben einen großen Sauerstoffbedarf. Das Myoglobin besitzt eine sehr steile O₂-Bindungskurve, entzieht also mit Leichtigkeit dem Hämoglobin das Atemgas und stellt es bei Bedarf den Muskelfasern zur Verfügung. Allerdings ist der Mb-Gehalt nicht sehr groß, er beträgt beim Rind etwa ein Pond je 100 p Muskel, beim Brustumkel der Taube 0,25 p. Der Sauerstoffvorrat, der auf diese Weise angelegt werden kann, ist daher nur klein; er reicht — bei gestoppter Durchblutung — etwa für 20 s. Vielleicht spielt der Farbstoff bei tauchenden Tieren eine gewisse Rolle, denn Seehunde und Wale enthalten vier bis sieben Pond Myoglobin je 100 p Muskel.

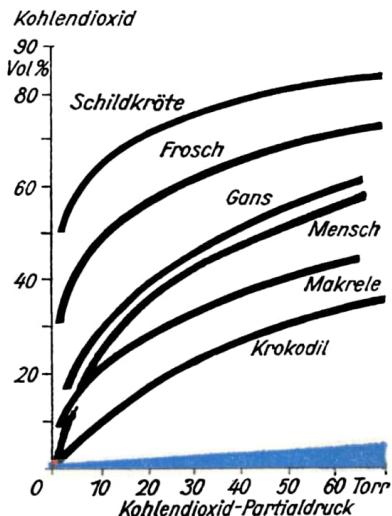
Der gefährdete Taucher

Das Kohlendioxid, das in den Zellen entsteht und vom Blut aufgenommen wird, bleibt nur in geringem Umfang in diesem Zustand, als sogenannte freie Säure, erhalten. Der größte Teil verbindet sich

mit Natrium- und Kaliumionen zu Bikarbonat. Im respiratorischen Epithel wird das CO_2 daraus wieder frei. Die CO_2 -Bindung hängt — ähnlich wie beim Sauerstoff — vom Gasdruck ab. Jedem Partialdruck entspricht daher eine gewisse Menge von freier und gebundener Säure. Dieser Zusammenhang läßt sich in Form von CO_2 -Bindungskurven darstellen. In Wirklichkeit sind diese Vorgänge jedoch viel komplizierter. Bei den Wirbeltieren dringt das Gas aus dem Gewebe in die Erythrozyten ein, wo ein ganz spezielles Enzym, die Karboanhydrase, in Aktion tritt und aus CO_2 und Wasser Kohlensäure (H_2CO_3) bildet. Diese zerfällt in Wasserstoff (H^+)- und Bikarbonationen (HCO_3^-). Die geladenen Wasserstoffatome verbinden sich mit den Eiweißkörpern der Blutzellen, besonders mit dem Hämoglobin. Dafür gibt das Eiweiß Kalium ab, denn der Eiweißanteil im Hämoglobin ist eigentlich eine Kaliumverbindung. Auf diese Weise entsteht Kaliumbikarbonat (KHCO_3). Auch dieses zerfällt in seine Ionen (K^+ und HCO_3^-), die sich in den Blutzellen anreichern und nun versuchen, durch die Zellwand ins Blutplasma überzutreten. Allerdings gelingt dies nur der HCO_3^- -Komponente, während das Kalium nicht heraus kann. Da nun negativ geladene Atomgruppen die Zellen verlassen, ist im Inneren das Gleichgewicht der Ladungen gestört. Es müssen daher für die Bikarbonationen andere negative Ladungsträger in die Erythrozyten eintreten. Dies sind Chlorionen (Cl^-) des Plasmas. Chlor ist vorwiegend ein Bestandteil des Kochsalzes (NaCl), das in erheblicher Konzentration in der Blutflüssigkeit vorhanden ist. Die Natriumionen des NaCl bleiben draußen und nehmen sich der HCO_3^- -Atomgruppen an, die die Erythrozyten verlassen haben. Auf diese Weise bildet sich im Blutplasma Natriumbikarbonat. Außerdem stehen Natrium- und Kaliumionen aus den Eiweißen und Phosphorverbindungen des Plasmas für die Aufnahme von Kohlendioxid zur Verfügung. Die Eiweißkörper innerhalb und außerhalb der Zellen können sogar CO_2 direkt in ihre Moleküle einlagern und als Karbaminsäure festhalten.

Im respiratorischen Epithel beteiligt sich die Karboanhydrase an einer geradezu explosiven Freisetzung von Kohlendioxid aus dem Blut; das Ferment kann also beides, Kohlensäure bilden und spalten. Der vorhin erwähnte Ionenaustausch zwischen Blutzellen und Plasma geht jetzt in umgekehrter Richtung vonstatten. Besonders interessant ist, daß der Sauerstoffgehalt die CO_2 -Bindung entscheidend beeinflußt. Es handelt sich hier um einen Vorgang, der dem Bohreffekt ähnelt: Das Hämoglobin kann sein Kalium nur deswegen zur Bindung von Kohlendioxid zur Verfügung stellen, weil es gleichzeitig den Sauerstoff ans Gewebe abgibt. Reduziertes Hämoglobin verliert nämlich einen

Kohlensäure-Bindungskurven des Blutes verschiedener Wirbeltiere; der blaue Bereich entspricht dem Anteil „freier Säure“ beim Menschen



Teil seiner sauren Eigenschaften. Dadurch ist CO₂ die stärkere Säure, die nun die schwächere — das Hämoglobin — aus ihren Salzen vertreibt. Im respiratorischen Epithel bildet sich Hb-O₂, dessen saurer Charakter stärker ist als der von Kohlensäure; nun wird diese aus ihren Salzen vertrieben, und das Oxyhämoglobin reißt das Kalium an sich. Daraus wird verständlich, daß sauerstoffarmes Blut mehr Kohlendioxid binden kann als sauerstoffreiches. Die CO₂-Bindungskurve des arteriellen Blutes liegt daher tiefer als die des venösen.

Mit den Methoden der Gasanalyse ist es gelungen, die einzelnen Komponenten des CO₂-Transports aufzuklären. Beim Menschen befördern die Erythrozyten ein Drittel und das Blutplasma zwei Drittel der gebundenen Kohlensäure. Im ganzen enthält das venöse Blut des rechten Herzvorhofs etwa fünf Prozent des gesamten CO₂ als freie Säure, fünf Prozent als Karbaminoverbindung und 90 % als Bikarbonat. Schalentiere wie Muscheln oder Schnecken, aber auch Krebse benutzen einen Teil des gebildeten Kohlendioxids zum Aufbau ihrer Gehäuse, indem sie kohlensauren Kalk erzeugen.

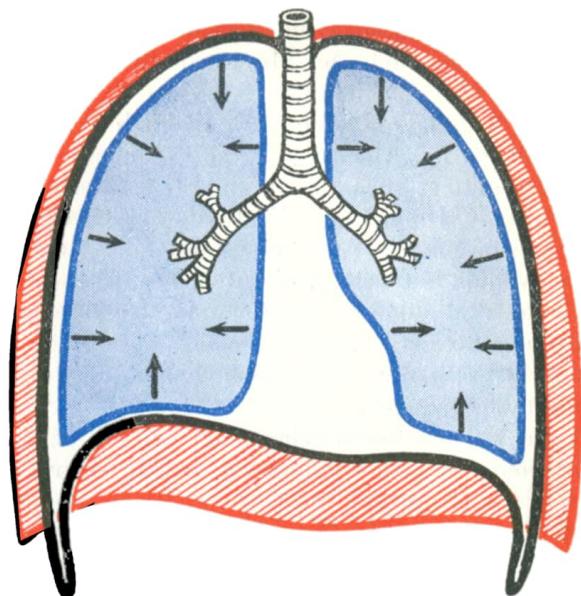
Der größte Teil des Luftdrucks wird durch den Stickstoff hervorgebracht, denn er ist raummäßig fast mit 80 % an der Zusammensetzung unserer Atmosphäre beteiligt; dies entspricht etwa einem Partialdruck von 600 Torr. Zwar ist der Stickstoff kein Atemgas, doch löst er sich gleichfalls bis zu einem gewissen Grade im Blut. Künstlich kann man sehr hohe Stickstoff- oder Luftdrücke erzeugen

und auf Tiere einwirken lassen. Bei etwa fünf Atmosphären Stickstoffspannung sind die normalen Lebensfunktionen gestört, bei elf Atmosphären tritt Narkose ein. Jetzt löst sich so viel Stickstoff in den Membranen der Nervenzellen, daß eine Erregungsleitung nicht mehr möglich ist.

Natürlich kann der im Blut und in den Geweben gelöste Stickstoff nicht verbraucht werden. Erzeugt man zuerst einen hohen Luftdruck (Kompression) und anschließend plötzlich einen normalen (Dekompression), so schäumen die gelösten Gase im Blut schlagartig auf. Die Sauerstoffbläschen verschwinden wieder durch Verbrauch, das Kohlendioxid wird gebunden, der Stickstoff jedoch verstopft die feinsten Blutgefäße, erzeugt dadurch Schmerzen und schließlich eine Ohnmacht. Dies sind einige Begleiterscheinungen der Taucherkrankheit, wie sie bei Menschen auftreten, die unter Wasser bei sehr hohen Luftdrücken atmen mußten und danach zu schnell auftauchten. Eine sehr langsame Dekompression verhindert die Erkrankung, weil dann genügend Zeit zur Ausatmung des Stickstoffs vorhanden ist.

Nützlicher Toter Raum

Damit der Austausch von Sauerstoff und Kohlendioxid im Atmungsorgan mit genügender Geschwindigkeit ablaufen kann, ist es erforderlich, den Druckunterschied der Atemgase zwischen Umgebung und Blut möglichst groß zu halten. Es genügt nicht, daß immer neues Blut vorbeiströmt, es muß auch ständig frische Luft bzw. neues Wasser an das respiratorische Epithel herangeführt werden. Bei der Hautatmung genügen Körperbewegungen diesem Zweck; Lungen müssen dagegen abwechselnd gefüllt und entleert werden, ebenso das Tracheensystem der Insekten. Kiemen flottieren im Wasserstrom oder machen mit Hilfe von Muskeln selbsttätige Belüftungs- oder Ventilationsbewegungen. Es gibt auch Lungenatmer, die keine echte Ventilation haben, beispielsweise manche Schneckenarten oder die Skorpione. Eine Weinberg- oder Schlammschnecke öffnet das Atemloch von Zeit zu Zeit und läßt frische Luft herein, während die verbrauchte durch Diffusion nach außen gelangt. Ein Frosch »schluckt« die Luft in den Lungensack hinein, das Atmungsorgan füllt sich durch Überdruck. Kriechtiere, Vögel und Säuger erzeugen dagegen in den Lungenräumen einen Unterdruck, so daß die Luft von außen angesaugt wird. Dies ist möglich, weil die Lungen an der Wand des Brustkorbs haften (Säugetiere) oder festgewachsen sind (Vögel) und alle seine Bewegun-



Der Atmungsmechanismus beim Menschen. Die Pfeile zeigen die Zugrichtung des elastischen Lungengewebes an; Einatmung rot, Ausatmung schwarz

gen mitmachen müssen. Die Einatmungsmuskeln der Rippen erweitern die Brust, die Ausatmungsmuskeln drücken sie zusammen. Allerdings ist vorwiegend die Einatmung (Inspiration) ein aktiver Vorgang, während die Ausatmung (Expiration) durch den elastischen Zug der Lungen an der Brustwand passiv zustande kommt. Ein besonders wichtiger Inspirationsmuskel der Säugetiere ist das Zwerchfell: Zur Einatmung flacht es sich ab, zur Expiration wölbt es sich in den Brustraum hinein.

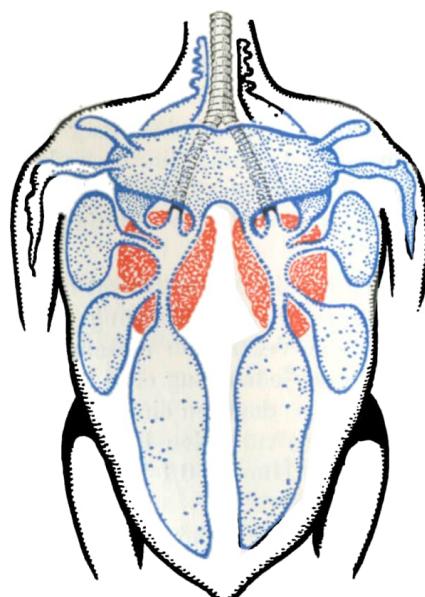
Hat man einen kleinen Lauf gemacht, ist die Atmung nicht mehr oberflächlich, sondern tief. Wenn bei körperlicher Anstrengung mehr Sauerstoff benötigt wird, passt sich also die Ventilation diesem Bedürfnis an. In der Ruhe atmet ein Mensch bei jedem Zug etwa 0,3 bis 0,5 l Luft ein und aus; wenn er arbeitet, sind es dagegen ein oder zwei Liter oder noch mehr. Die Atmungstiefe eines ruhenden Pferdes beträgt fünf Liter, die einer Ziege nur 0,3, eines Hundes 0,1 bis 0,3 und einer Maus 0,001 l.

Die gesamte Luftmenge, die man nach einer größtmöglichen Inspiration ausatmen kann, heißt Vitalkapazität. Man bestimmt sie, indem

man die ausgeatmete Luft in einem Spirometer auffängt oder durch eine Gasuhr leitet. Der Mensch besitzt eine Vitalkapazität von 4 bis 5 l, ein Pferd von 30 l.

Die Ventilation kann auch dadurch vergrößert werden, daß die Häufigkeit der Atemzüge — die Frequenz — zunimmt. Ein ruhender Mensch atmet etwa 15mal, ein Elefant sechsmal, eine Maus 200mal je Minute. Die gesamte Ventilationsgröße ergibt sich, wenn man die Frequenz mit der Atemtiefe malnimmt: Atmet ein Mensch 14mal in der Minute und beträgt die Atemtiefe 0,5 l, so ergibt sich daraus eine Gesamtventilation — das Atemminutenvolumen — von sieben Litern; es kann bei körperlicher Arbeit bis auf 90 l ansteigen. Meistens wird zur Vergrößerung des Minutenvolumens die Atemtiefe gesteigert und nicht die Frequenz.

Bei Lungenatmern gelangt nur ein Teil der inspirierten Luft in die Alveolen. Etwa ein Drittel von jedem Atemzug füllt nämlich Nasengänge, Luftröhre (Trachea), Bronchien und Bronchioli. In diesen Röhren findet kein Gasaustausch statt, sie heißen daher auch Toter Raum. Dieser hat aber eine andere, wichtige Funktion. Hier erwärmt sich die Luft bei Warmblütern, nimmt Feuchtigkeit auf und setzt an den Wänden Staub ab. Die zarten Lungenbläschen erhalten also eine dampfgesättigte, warme und saubere Luft. Die abgeschiedenen



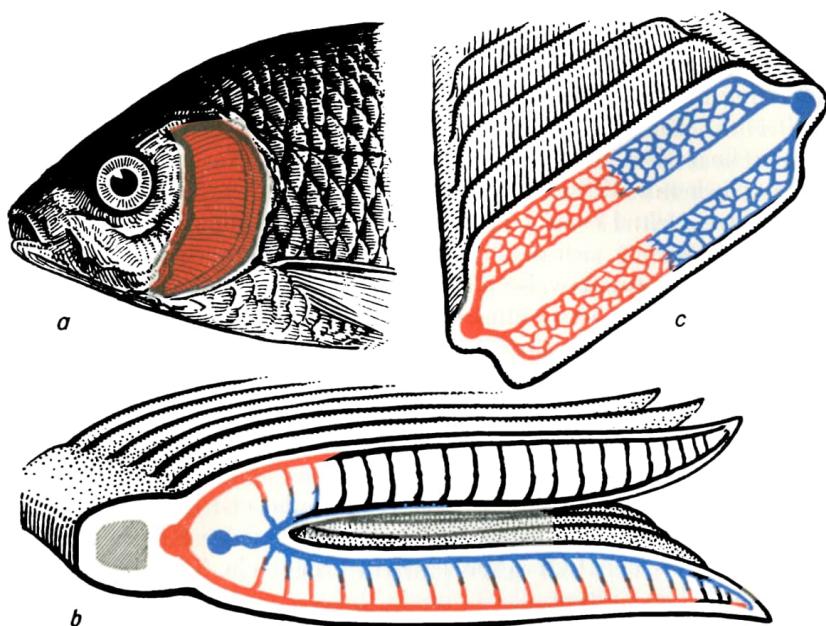
Atmungssystem eines Vogels; Lungen rot, die Luftsäcke (blau) erstrecken sich teilweise bis in die Knochen

Schmutzteilchen hüllen sich in Schleim ein und wandern, durch den Flimmerstrom winziger Haarfortsätze der Schleimhaut getragen, in Richtung Mund und Nase zurück. Ein Räuspern entfernt sie aus der Luftröhre. Sind es aber größere Partikel, die stärker reizend wirken, wird reflektorisch ein Hustenstoß ausgelöst. Die Nase entfernt solche Störfriede mit Hilfe des Niesreflexes.

Die zwei Drittel eines jeden Atemzuges, die in die Alveolen hineingelangen, mischen sich dort mit einer stark verbrauchten Luft, nämlich der, die normalerweise gar nicht ausgeatmet und nur bei Bedarf ventiliert wird, der exspiratorischen Reserveluft. Außerdem mischt sie sich mit einer Luft, die überhaupt nicht ausgeatmet werden kann, der Residualluft. Dadurch macht der Anteil wirklicher Frischluft am respiratorischen Epithel nur zehn Prozent aus. — Besonders kompliziert sind die Verhältnisse bei den Vögeln. Hier strömt die Luft über Luftröhre, Lungenpfeifen und Bronchioli ans respiratorische Epithel und von da in die Luftsäcke. Diese Hohlräume erstrecken sich durch Hals, Brust und Bauch sogar bis in die Höhlen der Knochen. Beim Rückstrom aus den Luftsäcken entsteht erneut ein Kontakt mit dem respiratorischen Epithel.

Insekten ventilieren das Atmungssystem, indem sie mit den Körpermuskeln Pumpbewegungen in Längs- oder Querrichtung durchführen. Dadurch pressen sie die alte Luft aus den Tracheenstämmen heraus und saugen neue ein. Fische ventilieren die Kiemen, indem sie einen Wasserstrom die Atmungsorgane passieren lassen. Das Maul wird geöffnet und der Kiemendeckel ein wenig angehoben, doch nicht aufgeklappt. Dadurch entsteht im Kiemenraum ein Unterdruck, so daß Wasser durch den Mund einfließen muß. Das Schließen des Maules und eine Art Schluckvorgang steigern anschließend den Druck und pressen dadurch das Wasser zwischen den Kiemen hindurch und am geöffneten Kiemendeckel vorbei nach außen. Der Gasaustausch wird besonders dadurch erleichtert, daß sich das sauerstoffarme Kiemenblut im Gegenstrom zum Wasser bewegt. Dadurch trifft sauerstoffreiches Wasser auf ein Blut, das schon viel Sauerstoff aufgenommen hat, und ein sauerstoffverarmtes Wasser begegnet anschließend einem Blut, das noch gar keinen Sauerstoff gebunden hat. Auf diese Weise können dem Wasser bei einer einzigen Kiemenpassage 80 % des Sauerstoffs entzogen werden. Bei erhöhtem Sauerstoffbedarf nimmt die Frequenz der Kiemenatmung zu.

Bei manchen Tieren und beim Menschen verändern die Atmungsorgane ihre Größe und Form als Anpassung an gesteigerte Anforderungen. Beispielsweise besitzt der Wurm *Scoloplos armiger* in sauer-



Die Kiemen eines Weißfisches; a Kiemendeckel entfernt, b Stück einer Kieme mit Kiemenblättchen, c Teil eines Kiemenblättchens; sauerstoffreiches Blut rot, sauerstoffarmes Blut blau

stoffreichem Wasser zwei oder drei Paar Kiemen, in sauerstoffarmem dagegen sechs Paar. Salamanderlarven entwickeln bei Sauerstoffmangel stark verästelte Kiemenanhänge mit einer großen Oberfläche. Auch der Brustkorb und die Vitalkapazität des Menschen sind bei einem Sportler oder körperlich tätigen Menschen größer als beim Kopfarbeiter, der vorwiegend am Schreibtisch sitzt. Der höhere Sauerstoffbedarf bewirkt eine verstärkte Ventilation, und dies führt zu einer Vergrößerung der Atmungsorgane.

Die automatischen Nervenzellen

An Teichen und Seen kann man manchmal beobachten, daß Kinder um die Wette tauchen, um festzustellen, wer am längsten unter Wasser bleibt kann. Länger als eine Minute schafft es wohl keiner, dann wird das Atembedürfnis so groß, daß man wieder an die Oberfläche

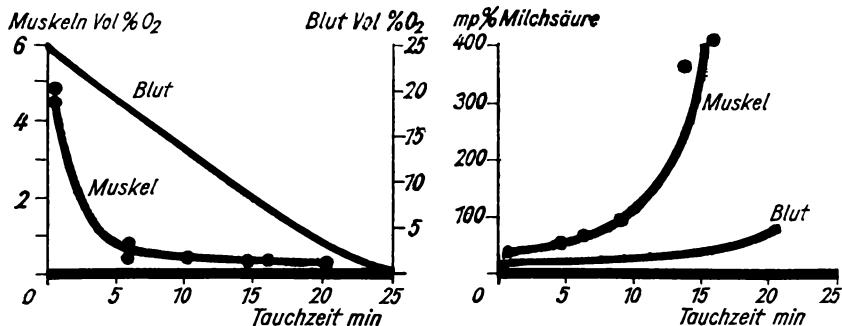
kommen muß. Wendet man einen Trick an, kann man es allerdings auch auf zwei oder drei Minuten bringen. Dies Geheimnis, das auch Perlentaucher anwenden, besteht darin, vor dem Tauchen sehr tief und schnell zu atmen, um dadurch möglichst viel Kohlendioxid loszuwerden. Dieses Gas erzeugt normalerweise einen Reiz und löst so das Atembedürfnis aus. Atmet man zum Beispiel ein Luftgemisch ein, das acht Prozent CO_2 enthält, so wird die Atmung stark vertieft. Etwas ähnliches passiert auch bei körperlicher Arbeit, nur stammt hier das Kohlendioxid aus dem Stoffwechsel der Muskulatur; von ebenso großer Bedeutung für den Atemantrieb sind aber auch Erregungen, die von den Sinnesendigungen der tätigen Muskeln ausgehen.

Im Verlängerten Mark der Wirbeltiere liegt beidseits ein Komplex von Nervenzellen, der periodisch in Erregung gerät, das Atemzentrum. Zerstört man es, tritt der Tod ein, weil die Ventilation ausfällt. Die automatischen Zellen erzeugen nur dann den Rhythmus, wenn sie von den Wasserstoffionen der Kohlensäure gereizt werden. Entfernt man durch verstärkte Atmung viel Kohlendioxid aus dem Blut, läßt daher das Bedürfnis zu atmen nach.

Das Atemzentrum ist zweiteilig; es enthält Zellen, die die Inspiration auslösen, und solche, die die Exspiration bewerkstelligen. Das Einatmungszentrum wird nicht nur von der Kohlensäure und von Erregungen aus der arbeitenden Muskulatur angetrieben, sondern auch von inneren chemischen Sinnesorganen. Diese Rezeptoren liegen in Blutgefäßsäckchen, den Carotiskörperchen der Halsschlagader und den Aortenkörperchen. Als Wächter des arteriellen Kreislaufabschnitts überwachen sie besonders den Sauerstoffgehalt des Blutes: Sinkt die Sauerstoffspannung, werden sie verstärkt erregt. Ihre Impulse erreichen das Atemzentrum über Äste des Nervus glossopharyngeus (Heringscher Nerv) und des Nervus vagus (Nervus depressor). Die Rezeptoren sprechen auch auf Säuren an, etwa die Kohlensäure, doch sind sie in der Hinsicht viel weniger empfindlich als das Atemzentrum selbst, so daß diese Reizart praktisch keine Rolle spielt. Das Atemzentrum wird dagegen durch Sauerstoffmangel nicht erregt.

Bei Fischen befinden sich die chemischen Kontrollorgane in den Kiemen. Auch viele wirbellose Tiere reagieren auf Sauerstoffarmut oder CO_2 -Reichtum des Wassers oder der Luft. Der Flußkrebs verstärkt die Kiemenbewegungen, auch Tintenfische ventilieren stärker, und der Wasserfloh schwimmt zur Oberfläche hin.

Ein besonders unempfindliches Atemzentrum haben Wale und Robben. Nach einer Tauchdauer von zehn Minuten ist das Blut eines Seehundes nur noch zu 50 % mit Sauerstoff gesättigt, das Myoglobin hat



Links: Während des Tauchens vermindert sich beim Seehund (*Phoca vitulina*) der Sauerstoffgehalt von Blut und Muskulatur. Rechts: Gleichzeitig steigt die Milchsäure an

sämtlichen Sauerstoff abgegeben, und trotzdem besteht kein Atmungsbedürfnis.

Die Lunge der Wirbeltiere enthält spezielle Sinnesorgane, Dehnungsrezeptoren. Sie werden bei der Einatmung durch die Blähung gereizt. Auf der Höhe der Inspiration ist daher ihre Erregung am größten. Sie erreicht über Vagusfasern das Atemzentrum, das auf diese Weise ständig über den Dehnungszustand der Lunge informiert ist. Dadurch ist es imstande, schon am Ende der Inspiration die Ausatmung einzuleiten und umgekehrt. Die vielen Nachrichten, die das Atemzentrum erhält, erlauben eine Anpassung der Sauerstoffaufnahme an die Bedürfnisse, indem über die motorischen Atmungsnerven entsprechende Befehle an die Atemmuskeln gesandt werden.

Die Gasdrüse der Fische

Schlachtet man einen Barsch oder eine Schleie für ein schmackhaftes Mittagessen, so holt man mit den Eingeweiden auch die große, zweigeteilte, luftgefüllte Schwimmblase aus dem Bauch heraus. Das Organ macht einen Fisch leichter, verbessert dadurch seine Schwimmfähigkeit in geringer Tiefe und stabilisiert die Körperlage. Bei vielen Arten ist sie über einen Kanal mit dem Vorderdarm verbunden, so beim Karpfen oder Hecht; sie kann hier durch eine Art Schluckvorgang mit Außenluft gefüllt werden und zeigt dadurch ihre Verwandtschaft mit der Lunge des Frosches und der Lurcfische an. Wahrscheinlich entwickelten sich beide Organe bei den Quastenflossern, von denen auch

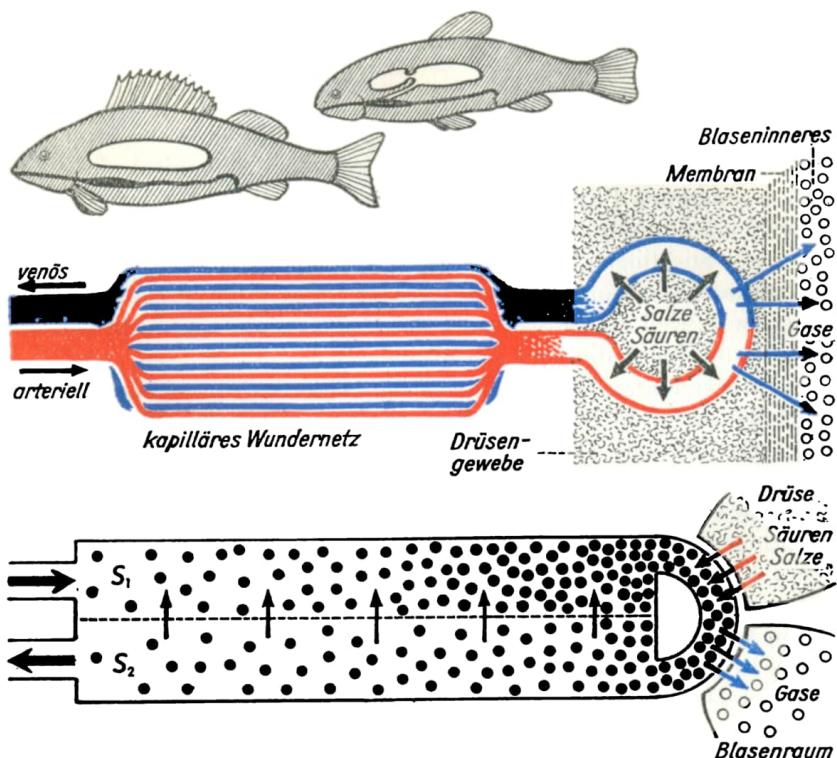
die Lurche abstammen, im Zeitalter des Devon neben- oder auseinander.

In größerer Wassertiefe »spuckt« ein Karpfen Luft aus und wird dadurch schwerer. Der Füllungszustand der Blase paßt sich so an die jeweilige Tiefe an. Barsch und Stichling können dies nicht, da sie zu den sogenannten Physoclysten gehören, bei denen die Schwimmblase keine Verbindung mit dem Vorderdarm besitzt. Setzt man ein Aquarium mit Stichlingen unter eine Glasglocke und pumpt einen Teil der Luft heraus, senkt also den Luftdruck, so zappeln die Fischchen an der Oberfläche, weil die Blase, in der der Druck so plötzlich nicht vermindert werden kann, die Tiere hochtreibt.

Eine genauere Untersuchung zeigt, daß die Blase von Barsch, Stichling und anderen Physoclysten an zwei verschiedenen Stellen stark durchblutete Partien aufweist: eine für die Gasproduktion — ein kapilläres Wundernetz (*Rete mirabile*) mit Gasdrüse —, die andere zum Zurückholen des Gases ins Blut (Resorption). Mit diesen Einrichtungen kann die Blase gefüllt und entleert werden. Der Aal vermag sowohl durch Luftschlucken als auch mit der Gasdrüse seine Blase zu füllen. Bei verschiedenen Fischen hat man den Verbindungsgang zwischen Blase und Darm unterbrochen oder das Organ mit Paraffin gefüllt. In manchen Fällen führte das zum Tode in sauerstoffarmem Wasser. Der in der Blase enthaltene Sauerstoff wird also von solchen Arten zum Atmen ausgenutzt.

Die Gasdrüse ist in der Lage, die Schwimmblase mit viel höheren Sauerstoffkonzentrationen zu versehen, als es durch Luftschlucken möglich wäre. Bei manchen Arten hat man einen Sauerstoffgehalt von 87 % festgestellt. Dieser Vorrat wird bei Bedarf angegriffen. Erstaunlich ist die Entdeckung, daß manche Fische statt des Sauerstoffs die Gase Stickstoff oder Argon konzentrieren; für die Atmung hat das allerdings keine Bedeutung. In der Blase von Fischen größerer Meerestiefen hat man Sauerstoffdrücke von 100 bis 200 atm oder Stickstoffspannungen zwischen 10 und 20 atm gemessen, obgleich die entsprechenden Gasdrücke im umgebenden Wasser sehr gering waren.

Der Konzentrationsmechanismus für Gase beruht auf dem sogenannten Haarnadelgegenstromprinzip, das vom Organismus immer dann eingesetzt wird, wenn es gilt, einen Stoff stärker anzureichern. Die Gefäßkapillaren des *Rete* haben Haarnadelform, das Blut darin bewegt sich im Gegenstrom aneinander vorbei. Zwischen den Scheiteln der Haarnadeln und der Blase befinden sich die eigentlichen Drüsenzellen. Die Löslichkeit der Gase wird im venösen Haarnadelschenkel



Oben: Lage der Schwimmblase bei Barsch und Schleie. Mitte: Schema der Haarnadel-Gegenstromkapillaren im Wundernetz (Rete mirabile) der Schwimmblase. Unten: Modell des Haarnadel-Gegenstromsystems im Wundernetz der Schwimmblase. Die Dichte der Punkte symbolisiert die Konzentration der gelösten Blutgase (Sauerstoff). Die blauen Pfeile, die die Trennmembran durchdringen, zeigen den passiven Strom der gelösten Gase an, die durch Säuren und Salze verdrängt werden

so weit herabgesetzt, daß nach einem Ausgleich der Partialdrücke die Gaskonzentration im arteriellen Schenkel jeweils etwas höher ist als an der gleichen Stelle des venösen. Während des Strömens tritt so eine Konzentrierung der Gase zur Haarnadelpitze ein, wo winzige Mengen an die Blase abgezweigt werden. Beim Aal ist die Drüsentätigkeit mit einer starken Entwicklung von Milchsäure (5 bis 27 mp %) und Kohlendioxid verbunden, die von den Zellen dem Blut am Scheitel jeder Haarnadel zugefügt werden. Die Säuren entwickeln einen Bohreffekt, so daß die Sauerstoffbindungskurve sich nach rechts

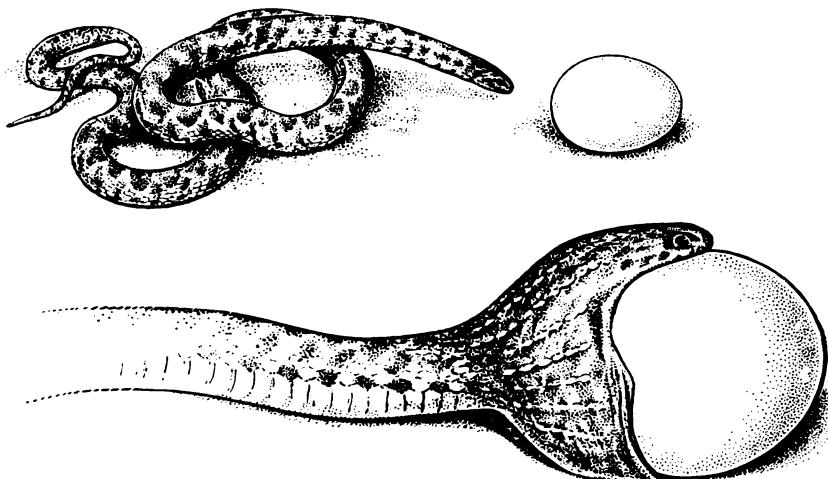
verschiebt und dadurch Sauerstoff frei wird. Bei der Stickstoff- und Argonanreicherung, vielleicht auch beim Sauerstoff, spielt noch ein sogenanntes Aussalzphänomen mit Hilfe von Milchsäure oder gewissen Blutsalzen eine Rolle. Es bewirkt ebenfalls, daß Gase aus dem gelösten Zustand in den gasförmigen übergehen. Wenn beispielsweise im venösen Blut der Salzgehalt um 10 % ansteigt, geht die Löslichkeit von Stickstoff um 1 % herunter. Dadurch konzentriert sich der Partialdruck dieses Gases am Haarnadelscheitel auf etwa 25 atm. Ein Abgabe von 45 mp% Milchsäure aus der Gasdrüse an den venösen Schenkel erhöht am Scheitel den Sauerstoffdruck von 0,2 auf 2 000 atm, wobei 50 % des gebundenen Sauerstoffs freigesetzt werden.

Wenn der Magen knurrt

Von Schlingern und Strudlern

Ein tierischer Organismus ist auf die ständige Zufuhr von organischem Bau- und Heizmaterial angewiesen, kann also selbst nur auf Kosten anderer lebendiger oder toter Lebewesen existieren. Die Ringelnatter würgt eine Maus oder einen dicken Frosch im ganzen hinunter, eine große Schlange sogar ein Ferkel. Derartige Schlinger kommen mit unterschiedlicher Leistungsfähigkeit bei sehr vielen Tiergruppen vor. Denken wir nur an den Hecht oder Aal, den Kormoran, Frosch oder Molch; ja selbst die Einzeller bilden hier keine Ausnahme. — Viele Tierarten sind Flüssigkeitssauger, feste Nahrung ist für sie ungeeignet. Manche bevorzugen pflanzliche Säfte, andere hingegen Blut. Hierher gehören Blattlaus und Blattwanze, Mücke und Bettwanze, Honigbiene und Blutegel. Einige Insekten und ihre Larven, aber auch Spinnen und Seesterne saugen Nahrung auf, die sie nach Ausscheidung verdauender Säfte außerhalb ihres Körpers verflüssigt haben. Die Füße verschiedener Fliegen geben Fermente zur Spaltung von Stärke und zahlreichen Zuckersorten ab, die dann mit dem Rüssel aufgeschlürft werden.

Wieder andere Organismen sind Sand- oder Schlammfresser. Ein Regenwurm stopft bei der Nahrungssuche große Mengen Erde in sich hinein, entnimmt ihr während der Darmpassage die Nahrungsstoffe und scheidet die unverdaulichen Reste wieder aus. Eine Teich- oder

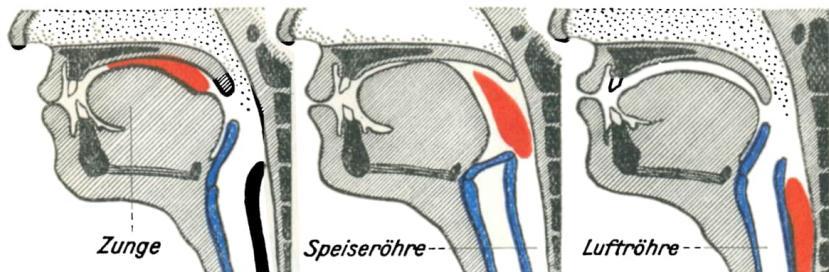


*Afrikanische Eierschlange (Dasypeltis scaber) beim Fressen eines Hühner-
eis. Das Ei wird nach dem Verschlingen durch Wirbelfortsätze, die in die
Speiseröhre hineinragen, aufgesägt*

Flußmuschel zählt zu den Strudlern. In diese Gruppe gehören auch Schwämme, Manteltiere und manche Einzeller. Alle sind im Besitz eines Siebes und eines Apparates, der zum Erzeugen eines Wasserstromes dient. Die kleinen, genießbaren Partikel bleiben im Filter hängen und werden verzehrt, das Wasser läuft ab.

Säugetiere und Mensch pflegen die Nahrungsbrocken im Munde zu zerkleinern und mit Hilfe des Speichels einen schluckfähigen Bissen zu formen. Die Kraft ihrer Kiefer ist gewaltig. Ein Hundengebiß entwickelt beim Zerbeißen von Knochen einen Druck von 160 kp und mehr. Betrachtet man Säugetiere beim Mahl, so fällt auf, daß ein Eichhörnchen, eine Kuh und eine Katze ganz verschiedene Kaubewegungen machen. Das Nagetier knabbert vorwiegend, der Wiederkäuer mahlt mit horizontalen Bewegungen, das Raubtier zermalmt das Fleischstück mit den Backenzähnen, indem es den Unterkiefer senkt und hebt. Die eine Tierart benutzt also mehr die vorderen, die andere die hinteren Zähne. Natürlich können die Kaubewegungen auch verändert und der Eigenart der Nahrung angepaßt werden.

Das Kauen setzt ein, sobald sich Nahrung im Mund befindet, es ist ein reflektorischer Vorgang. Daher können selbst großhirnlose Tiere die Speise zerkleinern. Werden die Schneidezähne mechanisch gereizt, so löst das ein Abbeißen, Knabbern bzw. den Nagerreflex aus.



Der Vorgang des Schluckens: Der Bissen (rot) wird von der Zunge gegen den Gaumen gedrückt; darauf verschließt der Kehldeckel reflektorisch die Luftröhre (blau), so daß die Nahrung in die Speiseröhre gelangen kann

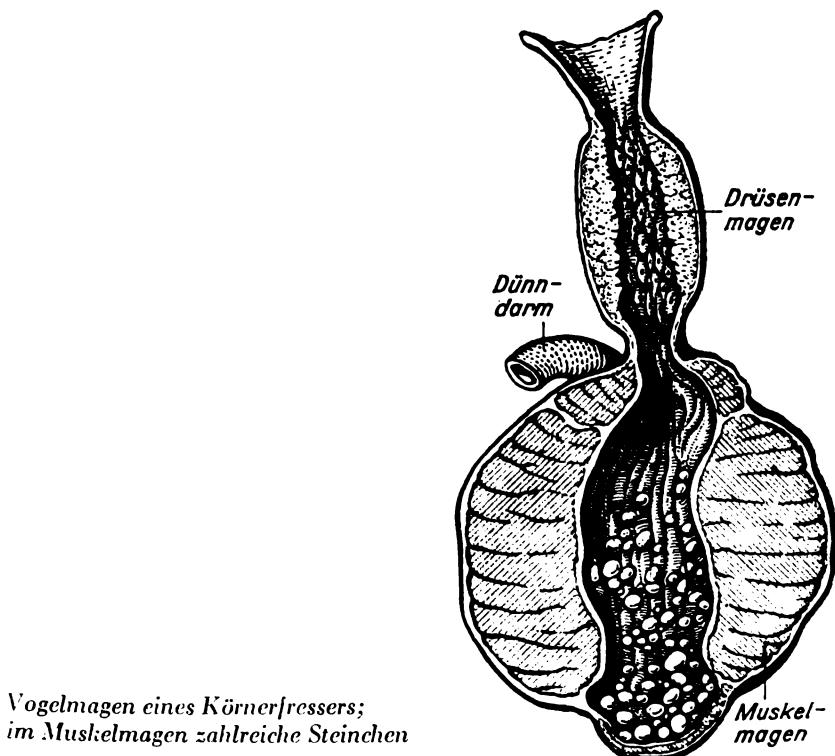
Trifft der Reiz die vorderen Backenzähne, entsteht der senkrechte Kaureflex, berührt die Nahrung die Schleimhaut an den hinteren Backenzähnen, beginnen diese zu mahlen (Wiederkäuerreflex).

Der zerkleinerte, eingespeichelte und schlüpfrige Bissen wird anschließend heruntergeschluckt. Auch das ist ein reflektorischer Vorgang, an dem zahlreiche sensible und motorische Nerven teilnehmen. Beim Schluckakt werden der Mund geschlossen und die Atmung angehalten. Gleichzeitig schließen sich die Nasenhöhle von hinten durch das Heben des weichen Gaumens und die Luftröhre durch Hochziehen des Kehlkopfes und Darüberlegen des Kehldeckels. Dadurch bleibt dem Bissen nur ein einziger Weg frei, die Speiseröhre (Oesophagus). Funktionieren die Reflexe nicht, kann es leicht passieren, daß die Speise in die Nase eindringt, und wenn sie gar in die Luftröhre gelangt, hat man sich »verschluckt« und muß husten. Das Schluckzentrum im Verlängerten Mark sorgt dafür, daß es zu solchen Störungen normalerweise nicht kommt. Zu Beginn des Schluckvorganges öffnet sich der obere Verschluß (Sphinkter) der Speiseröhre reflektorisch, und hat der Bissen ihn erst einmal passiert, wird er mit Hilfe einer Kontraktionswelle in Richtung Magen abtransportiert. Während er unterwegs ist, erschlafft gleichzeitig reflektorisch der Mageneingang (Cardia). Passionierte Biertrinker können den oberen Sphinkter auch willkürlich erschlaffen lassen, so daß das Getränk in einem Zuge hinunterrinnt. Auch die Säbelschlucker im Zirkus besitzen diese Fähigkeit.

Alle Speisen, die in den Magen gelangen, lagern sich Schicht auf Schicht darin ab. Auf diese Weise wird er zum Speicher, der es gestattet, große Nahrungsmengen auf einmal zu verzehren und anschlie-

ßend in Ruhe zu verdauen. Ohne Magen müßte ein Tier viel häufiger fressen, und die Portionen wären nur sehr klein.

Körnerfressende Vögel pflegen die Nahrung »unterwegs«, nämlich im Kropf, vorübergehend zu deponieren und aufzuweichen, um sie erst nachher dem Magen anzubieten. Dieser besteht aus zwei Teilen, dem Drüsen- und dem Muskelmagen. Dessen Muskulatur dient der Zerkleinerung des Futters und ist bei Körnerfressern stärker entwickelt als bei insektenfressenden Vögeln. Seine Schleimhaut erzeugt mit Hilfe von Drüsen eine hornartige, harte Substanz, die in zahlreichen verschnörkelten Fäden und Leisten die Wand bedeckt und schützt. Körnerfresser nehmen stets Sand und Steinchen in den Muskelmagen auf und entwickeln eine wahre Gier danach, wenn man sie ihnen vorenthält. Die schottischen Moorhühner unternehmen sogar weite Flüge, um geeignete Steinchen zu finden. Mit Hilfe der Muskelkraft und der Steine werden enorme Reibkräfte entwickelt. Das ist um so verwunderlicher, als der aufgewandte Druck ziemlich gering ist; er

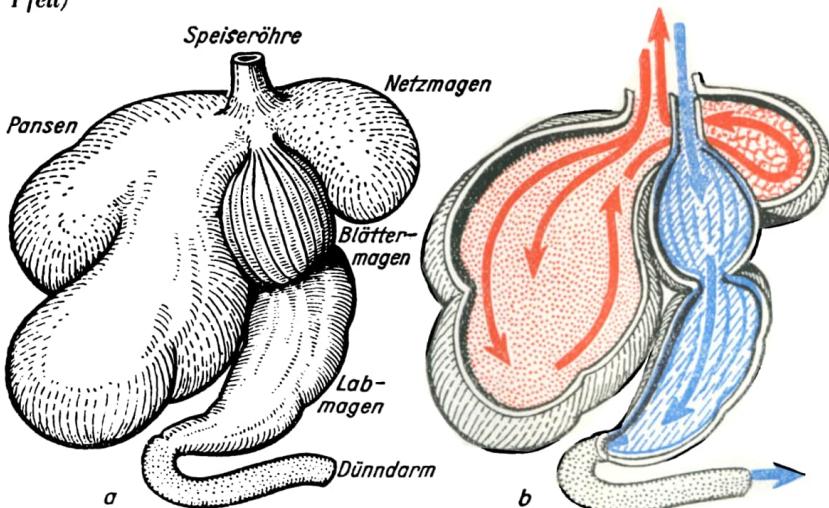


beträgt bei unserem Hausgeflügel 60 bis 180 Torr. Trotzdem kann ein Truthahn in vier Stunden 24 Walnüsse oder einige Haselnüsse vollständig zermahlen. Auch eiserne Röhrchen werden zerquetscht und Glaskugeln zu Pulver zerrieben.

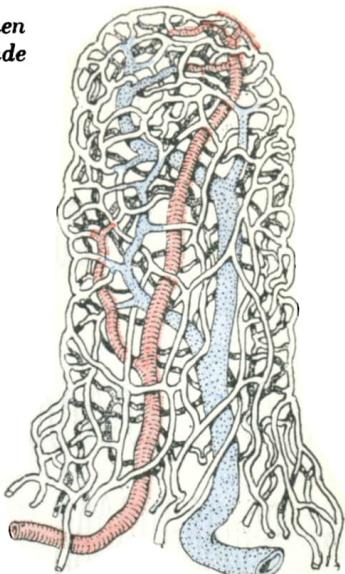
Manche Säugetiere, wie Hamster und Wasserratte, haben ebenfalls zweikammerige Mägen, die man Vor- und Drüsennagen nennt. Rind und Kamel, Nilpferd, Faultier, manche Affen und einige weitere Säuger besitzen sogar einen Magen, der aus drei oder vier Höhlen besteht. Bei Wiederkäuern heißen diese Teile Pansen, Netzmagen, Blättermagen und Labmagen. Nur der letztere entspricht etwa dem Magen im üblichen Sinne, während die Vormägen das Futter entwässern, sieben und mit Hilfe von Mikroorganismen vorverdauen.

Öffnet man bei einem frischgeschlachteten Kaninchen den Bauch, so sieht man, wie sich Magen und Därme bewegen, indem Wellen darüber hinweglaufen. Diese Bewegungen werden von der glatten Längs- und Ringmuskulatur ausgeführt. Sie dienen dem Durchmischen und Weitertransport des Speisebreis, und man nennt daher diese Art Motorik Mischbewegungen und Peristaltik. Eine peristaltische Welle des Magens treibt den Brei durch dessen Pförtner (Pylorus) in den Zwölffingerdarm (Duodenum) hinein, den ersten Teil des Dünndarms.

Wiederkäuermagen: a von außen, b geöffnet. Die Nahrung gelangt zunächst in den Pansen und Netzmagen (roter Pfeil); nach dem Wiederkäuen führt der Weg über Schlundrinne und Blättermagen in den Labmagen (blauer Pfeil)



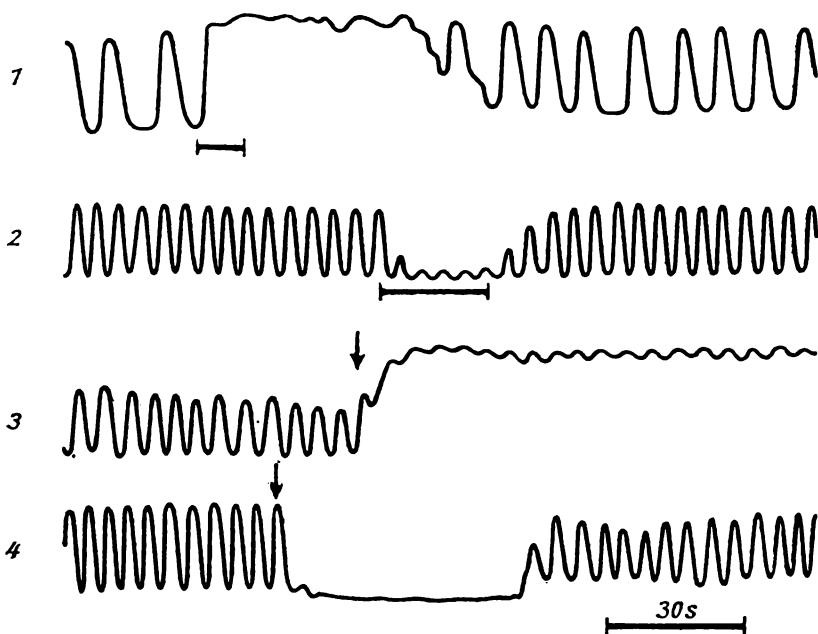
Blutkapillaren in einer Zotte des menschlichen Dünndarms; zuführende Arterie rot, abführende Vene blau



Dieser ist mit einer Schicht winziger Zotten ausgekleidet, etwa einen Millimeter langen Ausstülpungen der Schleimhaut. Bei gefülltem Darm zieht sich jede Zotte wie eine Ziehharmonika drei- bis viermal je Minute zusammen. Sie sorgt durch diese Pumpbewegung für einen innigen Kontakt zum Speisebrei und verbessert den Übertritt der Nahrungsstoffe in Blut und Lymphe, indem sie deren Zirkulation fördert.

An den Dünndarm schließt sich der Dickdarm an. Er besteht aus dem Blind- und Grimmdarm. Hier werden der Brei entwässert und der Kot gebildet. Dieser gelangt schließlich in den Mastdarm, wo er von den Schließmuskeln des Afters zurückgehalten wird. Am Dickdarm kann man neben der Peristaltik auch eine Gegenperistaltik beobachten. Sie verlängert den Aufenthalt des Breies im Darm und ermöglicht dadurch eine bessere Entwässerung.

Die tägliche Lebenserfahrung lehrt, daß ungewohnte Erlebnisse, eine Reise oder Klimawechsel den Stuhlgang völlig hemmen können, man klagt dann über Darmträgheit. Andererseits kann eine große Aufregung auch zu einem genau gegenteiligen Effekt führen. Der Darm ist also mal träge und mal lebhaft, ganz wie das Nervensystem es ihm befiehlt. Davon abgesehen besitzen die glatten Muskelzellen der Darmwände von sich aus bereits eine gewisse »Unruhe«, eine Art Automatik, die aber noch von einem Geflecht eingelagerter Nervenzellen,



Aufgezeichnete Bewegungen eines Stücks Kaninchendarm. Eine elektrische Reizung parasympathischer Nervenfasern (1) erhöht den Darmtonus und die Frequenz der Kontraktionen; eine Reizung sympathischer Nervenfasern (2) hemmt die Darmmotorik. Die Zugabe von Azetylcholin (3) zur Badflüssigkeit wirkt ähnlich wie Parasympathicus-Reizung, eine Zugabe von Adrenalin (4) hemmt den Darm wie eine Erregung des Sympathicus. Reizdauer markiert, Hormonzugabe als Pfeil dargestellt, Temperatur 31,5 °C

dem Auerbachschen Plexus, gefördert wird. Dieses nervöse Netz steht seinerseits wieder unter dem erregenden Einfluß vegetativer, parasympathischer Nerven. Dabei ist für den vorderen Teil des Verdauungskanals der Nervus vagus zuständig, für den hinteren Abschnitt sind es die sakralen parasympathischen Fasern des Rückenmarks. Eine Erregung dieser Nerven steigert den Spannungszustand (Tonus) der Muskelzellen und fördert so die Darmmotorik. Genau umgekehrt wirkt der Sympathicus. Seine Fasern beeinflussen die glatten Muskelzellen direkt, also ohne Vermittlung weiterer Nervenelemente, und zwar in Form einer Hemmung: Der Darm erschlafft und wird träge. Sinnvollerweise werden der Mageneingang und der Pfortner genau entgegengesetzt von beiden nervösen Systemen beeinflußt; wenn der Darm

recht lebhaft ist, erschlaffen die Verschlüsse und erleichtern so den Weitertransport. — Auch die Zotten werden von Nervenzellen der Darmwand (Meissnerscher Plexus) erregend beeinflußt, außerdem spielt das Darmhormon Villikinin eine fördernde Rolle. Dieser Stoff wird von den Darmzellen ans Blut abgegeben, sobald sie durch die im Speisebrei enthaltene Magensäure gereizt werden.

Der letzte motorische Akt ist die Kotabgabe (Defäkation). Die Dehnung des Mastdarms durch die Fäkalien stimuliert bestimmte Sinnesendigungen, die ihre Erregung zum Rückenmark und weiter zur Großhirnrinde schicken und dort das Gefühl des Stuhldranges auslösen. Im Sakralmark befindet sich das Reflexzentrum für den glattmuskeligen Schließer des Afters. Die Erregung dieses Zentrums veranlaßt seine Erschlaffung und eine Kontraktion des Enddarms. Nun werden willkürlich, also von der Großhirnrinde aus, auch der quergestreifte Schließmuskel freigegeben und die sogenannte Bauchpresse betätigt. — Tiere, die Kot absetzen wollen, suchen meist einen passenden Ort dafür aus und nehmen eine charakteristische, angeborene Körperhaltung ein. Nach Beendigung der Defäkation verscharren sie manchmal den Kot. Der Hund beschränkt sich dabei auf einige symbolische oder ritualisierte Scharrbewegungen. Wie man erkennt, ist der Kotabgabereflex in ein größeres, instinktives Geschehen eingebaut.

Wir haben bisher den normalen Weg verfolgt, den die Nahrung durch den Wirbeltierkörper nimmt. Unter Umständen kann es jedoch auch dazu kommen, daß das Futter aus dem Kropf, Magen oder Zwölffingerdarm wieder herausgewürgt wird. Besonders eindrucksvoll ist es zu sehen, wie Wasservögel ihre Beute im Nest bei den Jungen wieder erbrechen. Bei manchen Arten stecken die Jungvögel auch ihren Kopf tief in den Schlund der Elterntiere hinein, um sich einen Fisch zu angeln. Die Speiseröhre dieser Tiere (Kormoran, Pelikan) ist kropfartig erweitert, gut vom Magen abschließbar und daher zum Aufbewahren von Nahrungsvorräten geeignet. Der ganz anders gebaute Taubenkropf liefert den Jungen sogar ein eigenes milchartiges Produkt, die Kropfmilch.

Vom Menschen her ist allgemein bekannt, daß dem Erbrechen ein Gefühl der Übelkeit vorausgeht. Es kann durch sehr verschiedene Reize ausgelöst werden: verdorbene Speisen, Überfüllung des Magens, Alkoholgenuß, aber auch durch Karusselfahren oder den Anblick ekel-erregender Dinge bzw. deren Geruch. In jedem Falle werden dabei das Brechzentrum im Verlängerten Mark erregt und dadurch der motorische Akt reflektorisch ausgelöst. An ihm sind viele Nerven und Muskeln beteiligt: Der Magen erschlafft, die Bauchmuskulatur drückt

ihn zusammen und preßt den Inhalt in die Speiseröhre zurück; der Brustkorb erweitert sich durch eine tiefe Einatmung und unterstützt durch eine Saugwirkung den Rücktransport; schließlich befördert eine gegenperistaltische Welle die Speise aus dem oberen Oesophagus in den Mund zurück.

Ein ganz anderes Bild bietet ein sehr ähnlicher Vorgang rein äußerlich bei den Wiederkäuern. Eine andächtig wiederkärende Kuh liegt behaglich auf der Wiese und fühlt sich gewiß nicht unwohl. Währenddessen laufen an Magen, Bauchmuskeln und an der Atmung etwa die gleichen Vorgänge ab wie beim echten Erbrechen. Pansen und Netzmagen geben ihren Inhalt wieder her, und dieser wird erneut gekaut und heruntergeschluckt.

Darmnerven und Darmhormone

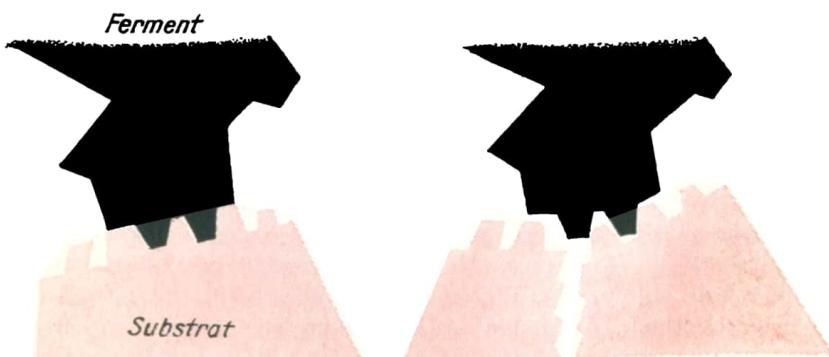
Der Appetit eines Tieres ist oft sonderbar: Die Raupe des Wolfsmilchschwärmers finden wir nur an der Wolfsmilch, die Larve des Kartoffelkäfers am Kartoffelkraut. Die Raupen der Kleidermotte fressen nur den Eiweißkörper Keratin, die der Wachsmotte das Wachs der Bienenwaben, und Termiten ernähren sich von den Kohlenhydraten des Holzes. Der Maikäfer ist weniger wählerisch, doch bevorzugt er gleichfalls gewisse Laubsorten. Ebenso vertilgt eine Meise nicht alle Insektenarten, sondern nur die, die ihr zusagen. Jedes Tier zeigt also in puncto Nahrung eine mehr oder minder große Spezialisierung. Teils liegt das an einer ererbten Vorliebe, teils daran, daß die Jungtiere durch die elterliche Pflege oder den Ort der Eiablage nur eine bestimmte Futterorte kennenlernen. In der Hauptsache gehören aber alle diese verschiedenen Spezialitäten drei Stoffklassen an, denen der Kohlenhydrate, Fette und Eiweiße. Sie sind in jeder Nahrung enthalten, gleichgültig, ob ein Tier Pflanzen-, Fleisch-, Alles- oder Fäulnisfresser ist.

Zu den Kohlenhydraten zählt man die verschiedenen Zuckerarten, pflanzliche Stärke (Amylum) und tierische Stärke (Glykogen), das Chitin des Insektenpanzers und die Zellulose der pflanzlichen Zellwand. Die kompliziert gebauten Kohlenhydrate, wie Stärke oder Zellulose, setzen sich aus einfachen Zuckermolekülen zusammen. Eiweißkörper (Protein) bestehen aus langen Ketten von Aminosäuren, von denen allein 21 verschiedene zum Aufbau einer Zelle benötigt werden. Kürzere Ketten nennt man Polypeptide oder Peptide. Fette schließlich sind stets aus Fettsäuren und Glyzerin zusammengesetzt.

Es ist ohne weiteres einzusehen, daß es nur einen Sinn hat, solche Stoffe zu verzehren, die der Organismus verdauen und ausnutzen kann. Bei der Verdauung werden die großen chemischen Bausteine in kleine, wasserlösliche Moleküle zerschlagen. Die Zertrümmerung von Eiweiß gelingt mittels eiweißspaltender Fermente (Enzyme), der Proteasen. Ihr Wirkungsbereich ist genau abgesteckt: Die Proteinaser bauen die Riesenmoleküle bis zur Peptidstufe ab, die Peptidasen zerlegen Peptide in Aminosäuren. Der Abbau der Kohlenhydrate geschieht durch Karbohydrasen, von denen es wieder zahlreiche Arten mit speziellen Fähigkeiten gibt. Die fettspaltenden Enzyme heißen Lipasen. Sie gehören zur großen Gruppe der Esterasen und zer- schlagen die Fettmoleköl — eine esterartige chemische Verbindung — in ihre beiden Bestandteile. Sämtliche verdauenden Fermente (Hydro- lasen) zerlegen Moleküle unter Einlagerung von Wasser.

Enzyme kommen nicht nur als Bestandteil verdauender Säfte vor, sondern sind in großer Zahl in allen Zellen enthalten. Sie bestehen aus einem Eiweißmoleköl, häufig ist auch ein Vitamin als sogenannter Cofaktor an seinem Aufbau beteiligt. Erkrankungen als Folge eines Vitaminmangels sind daher im Grunde auf Fermentstörungen zurückzuführen. Enzyme sind bei ihrer Tätigkeit auf eine bestimmte Wasser- stoffionenkonzentration der Umgebung angewiesen. Manche arbeiten am besten in saurem, andere in alkalischem Milieu. Der Angriff auf das sogenannte Substrat, etwa einen Nahrungsstoff, geschieht nach dem Schlüssel-Schloß-Prinzip. Der Schlüssel ist das Enzymmoleköl mit sei- ner ganz speziellen räumlichen Struktur. Das eine Ende des Schlüssels, das dem Bart gleichzusetzen wäre, ist so gebildet, daß es ins Schloß —

Schlüssel-Schloß-Prinzip der Substratspaltung durch ein Ferment

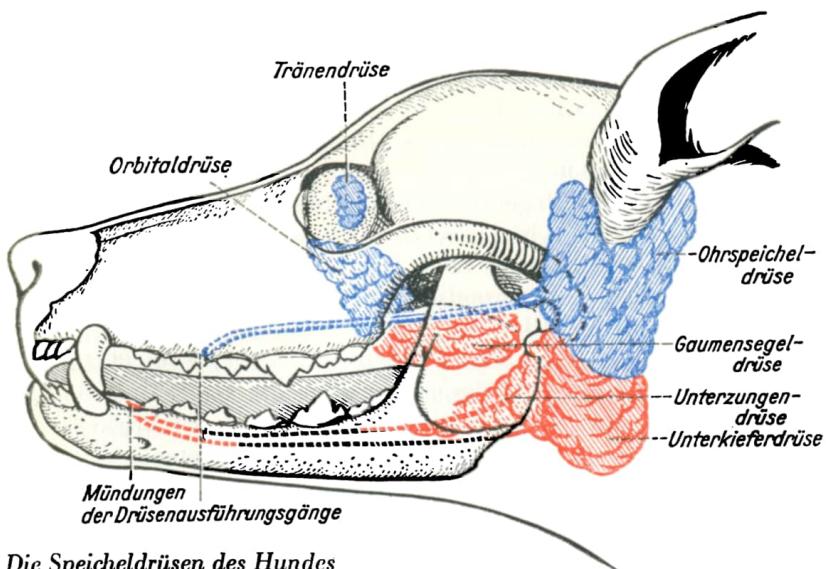


also eine entsprechende Stelle der Substratmolekel — hineinpaßt und es öffnet. Es gibt in den Zellen unzählige solcher Schlosser und entsprechend viele dazu passende Schlüssel.

Zur Spaltung eines Nahrungsstoffes kommt das Ferment entweder durch Sekretion aus der Zelle heraus und greift das Substrat »extrazellulär« an, oder das Nahrungspartikel wird von der Zelle aufgenommen und »intrazellulär« den Enzymen ausgeliefert. Die meisten Tiere verarbeiten die Substrate extrazellulär, indem in den Darmkanal — die Intestinalien — fermentreiche Säfte wie Mundspeichel, Magensaft, Darmsaft, Bauchspeichel abgegeben werden; die Verdauung ist also intestinal. Dagegen stülpen die Seesterne ihren Magen nach außen vor und lassen seinen Saft auf das Opfer einwirken. Die Larve des Gelbrandkäfers schlägt ihre Beißzangen in die Beute, etwa eine Kaulquappe, und spritzt Darmsaft durch die Kanäle der Zangen wie durch eine Injektionskanüle in das Tier hinein. Wenn die »extraintestinal« Verdauung beendet ist, saugen die gleichen Mundwerkzeuge den Brei auf. Auch Laufkäfer, Fliegen, der Ameisenlöwe und die Spinnen verdauen ganz oder teilweise extraintestinal, ja sogar von verschiedenen niederen Würmern und Einzellern (Suctoria) ist dies bekannt.

Zur intrazellulären Verdauung sind nur winzige Nahrungsteilchen geeignet, die sich zuvor eine Zelle durch Phagozytose einverleibt haben muß. Die gleiche Methode benutzen auch die weißen Blutkörperchen, wenn sie Mikroben vernichten. Als Art und Weise der Nahrungsaufnahme ist sie bei den Einzellern und Schwämmen verbreitet. Intrazelluläre Verdauung kommt aber auch im Darm von Muscheln, Spinnen, niederen Würmern und Wirbeltieren vor. Häufig wird dabei zuerst extrazellulär-intestinal vorverdaut, und dann erfolgt die Phagozytose der winzigen Bruchstücke.

Schon vor einigen hundert Jahren versuchte man, die Verdauungssäfte eines Säugetieres zu gewinnen, indem man die Ausführgänge der Speichel- oder Bauchspeicheldrüse anzapfte. Diese Technik ist später von verschiedenen Forschern, besonders auch von dem berühmten russischen Physiologen Pawlow vervollständigt worden, der sie von seinem deutschen Lehrer Heidenhain erlernt hatte. Auf solche oder ähnliche Weise fand man, daß der Mundspeichel des Menschen und mancher Säugetiere den Bissen nicht nur mit seinem Schleim (Muzin) schlüpfrig macht, sondern auch mittels des Fermentes Amylase (Ptyalin) Stärke in Zucker (Maltose) verwandelt und dieses Spaltprodukt mit Hilfe einer anderen Karbohydrase (Maltase) in Traubenzucker zerlegt. Die Menge und Zusammensetzung des Speichels ist veränderlich, er wird in seinem Ferment- und Muzingehalt jeweils an



Die Speicheldrüsen des Hundes

die Speiseart angepaßt. Dies ist ein reflektorischer Vorgang, bei dem parasympathische und sympathische Nerven für die richtige Kombination sorgen.

Die Drüsen des fastenden Magens sondern einen alkalischen Schleim ab, der sogenannte verdauende, saure Magensaft ist hingegen das Ergebnis von Reflexen. Schon der Anblick, die Vorstellung oder der angenehme Geruch einer Speise lassen einen »psychischen« Magensaft oder Appetitsaft fließen. Man kann bei einem Hund erreichen, daß schon das Erscheinen des Wärters, der regelmäßig das Futter bringt, die Sekretion anregt; ja sogar auf Klingelzeichen »dressierte« Tiere verhalten sich gleich. Der Saftstrom, der durch Geruchs- oder Geschmacksreize zustande kommt, ist der Ausdruck eines angeborenen oder unbedingten Reflexes. Reagiert der Magen dagegen auf optische oder akustische Signale in solcher Weise, so spricht man von bedingten Reflexen. Der sekretorische Nerv ist in beiden Fällen der N. vagus. Die gleichen Gesetzmäßigkeiten gelten übrigens auch für die Mundspeicheldrüsen.

Der bedeutendste Forscher auf dem Gebiete der Verdauungsphysiologie und der bedingten Nahrungsreflexe war zur Jahrhundertwende Pawlow. Ihm verdanken wir die wichtigsten und grundsätzlichen Erkenntnisse, und als erster Physiologe erhielt er im Jahre 1904 den Nobelpreis. Eigentlich hängen alle bedingten Nahrungsreflexe nicht von einem einzelnen Seh-, Hör-, Geruchs- oder Erschütterungs-

reiz ab, sondern von der gesamten, sehr komplizierten Reizsituation. Um diese zu vereinfachen, baute Pawlow im Jahre 1910 den »Turm des Schweigens«. Hier wurden seine Hunde von allen unerwünschten Sinnesreizen ferngehalten.

Auf die psychische Magensaftsekretion folgt eine zweite Phase, die durch eine direkte Einwirkung verschiedener Nahrungskomponenten wie Fruchtsäfte, Fleischbrühe oder Alkohol auf die Schleimhaut entsteht. Deren Zellen geben daraufhin zwei hormonartige Stoffe (Gastrin und Gastrozymin) ans Blut ab, die über diesen Umweg die Drüsen zur Bildung von Salzsäure und Fermenten anregen. Schließlich spielt sich derselbe Vorgang noch einmal ab, wenn die angedauten Speisen in den Zwölffingerdarm gelangen und durch ihre Reizwirkung ein weiteres Darmhormon (Darmgastrin) ins Blut übertragen lassen.

Der verdauende Magensaft enthält Salzsäure. Die Wasserstoffionen werden von den Drüsenzellen aus Kohlensäure (H_2CO_3) gebildet, und das Chlorid entnehmen sie dem Kochsalz des Blutes. Die Proteasen des Magensaftes sind Pepsin und Kathepsin, beim Kälbermagen auch noch das Labferment für die Milchverdauung. Sie alle werden zunächst als inaktive Vorstufen, sogenannte Zymogene, abgeschieden und anschließend durch die Einwirkung der Säure und von Metallionen (Mn, Sr) in einen aktiven Zustand versetzt. Wenn die Speise den Magen verläßt, sind die Eiweißstoffe teils zu Peptiden, teils in Aminosäuren aufgespalten. Bei manchen Tiergruppen, etwa den Raubtieren und dem Schwein, erzeugt der Magen auch Lipase, so daß die Fettverdauung bereits hier beginnt.

Im Zwölffingerdarm vermischt sich der Speisebrei mit den Produkten großer Drüsen, wie Bauchspeicheldrüse (Pankreas) und Leber (Hepar). Auch bei Wirbellosen gibt es ähnliche Organe, die als Leberschläuche, Hepatopankreas, Kristallstiel bezeichnet werden. Die Leber eines Wirbeltieres hat verschiedene Aufgaben. Eine davon besteht darin, Galle zu produzieren. Diese Flüssigkeit wird entweder in den Gallengängen gespeichert wie bei Pferd, Hamster und Taube oder in der Gallenblase deponiert und eingedickt. Zieht sich die Blase reflektorisch zusammen, so entläßt sie ihren Inhalt in den Zwölffingerdarm. Dieser Vorgang läuft bei manchen Säugern in drei Phasen ab, ähnlich wie die Magensaftsekretion. Der erste Schub erfolgt bereits beim Anblick des Futters und beim Kauen, der zweite während des Eintritts der Nahrungsstoffe in den Magen bzw. durch eine Dehnung der Wände, der dritte — wenn der Darm erreicht ist. Die beiden ersten Blasenkontraktionen besorgt der N. vagus, die letzte ein Darmhormon (Cholezystokinin), das auf dem Blutweg zur Blase gelangt. — Die

Galle sieht grün aus, da in ihr Abbauprodukte des Häm- und Myoglobins enthalten sind. Für die Verdauung sind jedoch die Gallensäuren bedeutsam, weil sie — wie moderne Waschmittel — die Oberflächenspannung zwischen Fett und Wasser herabsetzen, so daß sich die Fettstoffe als winzige Tröpfchen mit den anderen Darmsäften innig vermischen können. Erst so werden sie von den Fermenten angegriffen.

Die Bauchspeicheldrüse entleert einen sehr alkalischen Saft in den Zwölffingerdarm. Er enthält Proteasen (Trypsin, Chymotrypsin, Pankreasrepsin), eine Lipase (Steapsin) sowie mehrere Karbohydrasen (Amylase, Maltase). Ihre Sekretion wird sowohl durch die Eingeweide-nerven, also Vagus und Sympathicus, als auch über Darmhormone (Sekretin und Pankreozymin) reflektorisch gesteuert und so an die Bedürfnisse angepaßt. Beispielsweise bildet das Pankreas bei viel Kohlenhydraten in der Nahrung mehr Amylase, bei eiweißreicher Kost mehr Trypsin und Lipase. Der Fermentreichtum führt dazu, daß im Darm ein großer Teil des Fettes in Glyzerin und Fettsäuren zerlegt und die Aufspaltung der Eiweiße, Peptide und Kohlenhydrate beendet wird.

Es ist sicher, daß die Zellen der Darmwand in ihrem Innern zahlreiche Verdauungsenzyme enthalten, jedoch ungewiß, ob diese auch durch Sekretion nach außen gelangen. Vielleicht kommt der Fermentreichtum des Darmsaftes nur durch die abgeschilferten Zellen zu stande und nicht durch Drüsentätigkeit. Auf jeden Fall entfaltet auch er eine verdauende Wirkung.

Durch die Tätigkeit der verschiedenen Schleim- und Fermentdrüsen sind dem Futterbrei während der Darmpassage große Flüssigkeitsmengen zugesetzt worden, beim Menschen je Tag etwa ein Liter Mundspeichel, drei Liter Magensaft, ein Liter Galle, zwei Liter Bauchspeichel und große Mengen an Darmsaft. Dieses enorme Flüssigkeitsvolumen geht natürlich nicht verloren, sondern wird durch den Dünndarm und Dickdarm wieder zurückgewonnen. Besonders der Dickdarm entzieht bei der Kotbildung dem Speisebrei große Wassermengen. Zur Erzeugung von enzymhaltigen Säften ist er jedoch nicht befähigt. Nur bei Pflanzenfressern findet im Blinddarm eine zusätzliche Verarbeitung der Zellulose durch Mikroben statt.

Der Darmkanal ist leistungsmäßig bei jedem Tier an die spezielle Art der Nahrung angepaßt. Das betrifft beispielsweise seine Länge. Allgemein gilt die Regel, daß Pflanzenfresser einen relativ längeren Darm als Fleischfresser haben. Wahrscheinlich ist pflanzliche Kost grundsätzlich schwieriger aufzuschließen als tierische. Der Darm der

Allesfresser Dachs, Braunbär und Mensch ist etwa sieben- bis achtmal und der der Wiederkäuer 27mal so lang wie der Körper. Bei Raubtieren beträgt die Darmlänge dagegen nur das Drei- bis Fünffache des Körpers. Allerdings wird diese Regel durch viele Ausnahmen verletzt: Es gibt auch Pflanzenfresser mit kurzem Darm (Elefant) und Fleischfresser mit langem Darm (Robben).

Die Dauer des Aufenthaltes von Speisen im Verdauungstrakt hängt von verschiedenen Faktoren ab. Sie bleibt in dem langen Darm der großen Tiere viel länger drin als in dem kürzeren der kleinen Tiere. Dafür ist die Wanderungsgeschwindigkeit bei den kleinen Tieren geringer. Der Rinderdarm mit einer Länge von 50 m transportiert den Brei je Tag etwa 4,2 m weit, der Rattendarm mit seinen 1,26 m dagegen nur 0,2 m. Auf diese Weise wird die Verweildauer der Nahrung bei kurzen Därmten verlängert und bei langen Därmten verkürzt. Die Gesamtdauer des Aufenthaltes der Nahrung ist bei Schlingern im allgemeinen größer als bei Zerkleinerern. Frißt die Puffotter eine Maus, die sie zuvor mit ihrem Gift getötet hat, braucht sie etwa eine Woche für die Verdauung. Ist das Tier aber nicht vergiftet worden, währt die Zersetzung sogar drei Wochen, weil nun die zusätzliche Wirkung des Schlangengiftes fehlt. — Beim Wiederkäuer erscheint der erste Kot etwa 13 h nach der Nahrungsaufnahme, die Hauptmenge nach 80 h, der Rest nach einer Woche. Der Mensch entleert das erste Drittel nach 24 h, die letzte Portion nach etwa 100 h.

Motten, Termiten und andere Verdauungskünstler

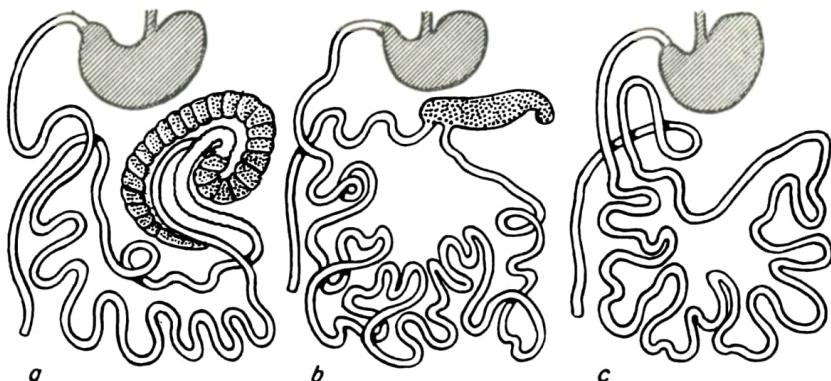
Die Produktion von Verdauungsfermenten ist bei manchen Tierarten recht unvollkommen. Manchmal fehlen körpereigene Enzyme zur Spaltung bestimmter Stoffe sogar vollständig, und der Organismus bedient sich dann besonderer Gärkammern oder ist anderweitig auf die Hilfe von Mitbewohnern (Symbionten) angewiesen. Ein besonderes Problem aller Pflanzenfresser ist die Spaltung von Zellulose. Ließe sie sich verdauen, würde die Pflanzenkost bedeutend an Wert gewinnen. Hierzu ist aber das Enzym Zellulase erforderlich, und dies fehlt den meisten Tieren. Vielleicht sind einige Schneckenarten, etwa die Weinbergschnecke, befähigt, dieses Ferment selbst zu erzeugen. Die Schadwirkung von Insektenlarven beruht letzten Endes auf Enzymmangel. Sie können nur den Inhalt der Pflanzenzellen verwertern, deren Wände beim Nagen zerquetscht wurden, alle anderen werden unverdaut ausgeschieden. Daher fressen Schmetterlingsraupen

riesige Mengen, und die Larven der Nonne (*Lymantria monacha*) vernichten dabei ganze Wälder. Der Mensch erleichtert sich den Zugang zum Inneren der Pflanzenzellen, indem er die Wände durch Kochen und Backen zerstört.

Es ist also fraglich, ob es überhaupt höhere Lebewesen mit eigener Zellulase gibt, vielmehr scheint diese Arbeit immer von Mikroben erledigt zu werden. Im Grunde ist der Darm eines jeden Tieres von Mikroorganismen bewohnt, auch der des Menschen. Sie wetteifern mit den körpereigenen Verdauungssäften bei der Spaltung der Nahrungsstoffe. Nur der Magen ist frei von Mitbewohnern, weil er immer wieder durch die Salzsäure sterilisiert wird. Wie groß die Zahl der Darmmikroben ist, geht schon daraus hervor, daß der Kot etwa zur Hälfte aus ihnen besteht. Darunter gibt es Bakterien, Urtiere (Flagellaten, Ciliaten) und Hefepilze, seltener auch Algen. In vielen Fällen ist der Wirtsorganismus nicht nur auf ihre Hilfe bei der Verdauung angewiesen, sondern auch auf die Lieferung von Eiweiß und Vitaminen. Der Mensch bezieht das Vitamin K, das für die Bildung gerinnungsfördernder Substanzen unerlässlich ist, zum großen Teil von seiner Darmflora.

Eine typische Gärkammer ist der Pansen der Wiederkäuer, die Bewohner sind Urtiere und Bakterien. Die Infusorien sind so an den Magen des Wirtes angepaßt, daß sie im Frcien gar nicht mehr lebensfähig wären. Allerdings sind sie für die Verdauung von keiner oder doch nur sehr geringer Bedeutung. Vernichtet man sie durch längeres Hungern oder Kupfersulfatsspülungen, so entsteht dadurch kein Schaden. Diese Mitbewohner sind also lediglich Nutznießer und keine echten Gehilfen. Dagegen sind dies die Bakterien des Pansens, sie zerlegen etwa 80 % der Zellulose, während der Rest im Blinddarm (Caecum) vergoren wird. Ein Gramm Panseninhalt beherbergt etwa 13 Milliarden, der ganze Magen etwa 400 p Bakterien. Als Spaltprodukt der Zellulose wird auf diese Weise allerdings nicht Traubenzucker gewonnen, wie man erwarten könnte, sondern Essigsäure, Buttersäure und andere Fettsäuren, die aber gleichfalls verwertbar sind. Auch große Mengen der Mikroben selbst werden verdaut und als Eiweißquelle genutzt.

Eine ähnliche Bedeutung hat für manche Pflanzenfresser der Dickdarm, besonders der Blinddarm, der gleichfalls zur Gärkammer geworden ist und beim Pferd riesige Mengen von Bakterien und Urtieren enthält. Im Vergleich zur Körperlänge ist dieser Darmabschnitt besonders bei manchen Nagetieren (Bisamratte, Kaninchen) geradezu gewaltig entwickelt. Der Blinddarmkot wird gesondert abgesetzt, und



Der Darmkanal von nagerartigen Säugern: a Kaninchen — mit sehr großem Blinddarm (Grasfresser), b Wanderratte — mit kleinem Blinddarm (Allesfresser), c Siebenschläfer — ohne Blinddarm (Früchtefresser)

da er sehr eiweiß- und vitaminhaltig ist, meistens wieder aufgefressen. Hindert man Nagetiere daran, lassen Wachstum und Wohlbefinden nach, sogar der Tod kann eintreten. — Auch pflanzenfressende Vögel sind im Besitz besonders großer Blinddärme, zwei an der Zahl. Ihre biologische Bedeutung ist die gleiche wie bei Pferd und Kaninchen.

Zu den »Verdauungskünstlern« gehören viele Insekten, doch besteht die eigentliche Kunst auch hier nicht darin, spezielle Fermente zu erzeugen, sondern Mikroorganismen zu beherbergen. Verschiedene Wirbellose sind sogar im Besitz spezieller Darmanhänge, Mikrobenbehälter, sogenannter Myzetome. Besonders die Arten mit völlig einseitiger Ernährungsweise beziehen aus diesen Depots die fehlenden Stoffe. Diese Verhältnisse findet man bei Blattwanzen, Bettwanze, Kleiderlaus, Brotkäfer (*Sitodrepa panicea*), Zecken und dem Blutegel. Bei Termiten oder den Larven der Blatthornkäfer leben die Bakterien oder Urtiere (Flagellaten) im stark erweiterten Enddarm. Es gibt eine Termitengattung (*Zootermopsis*), bei der die Bakterien ein Drittel des Körperegewichts ausmachen. Entfernt man sie, sind die Insekten auf die Dauer nicht lebensfähig.

Die Raupe der Wachsmotte beherbergt Bakterien, die das sonst unverdauliche Bienenwachs spalten. Auch das Blut, mit dem sich ein Blutegel (*Hirudo medicinalis*) vollpumpt, ist eigentlich für das Tier unverdaulich. Jedoch besitzt es eine Mikrobe (*Pseudomonas hirudinis*), die ihm die Eiweiße, Fette und Kohlenhydrate spaltet. Tötet man den Symbionten mit Hilfe des Antibiotikums Chloromyzettin, ist die Ver-

dauungskunst des Egels zu Ende. Echte Verdauungskünstler sind hingegen Hornfresser wie Kleidermotte oder Federling, die den Eiweißkörper Keratin ohne fremde Hilfe aufschließen. Zu diesem Zweck besitzt die Larve der Kleidermotte ein spezielles Darmferment, eine Desulfhydrase, die die Schwefelbindungen (Disulfidbrücken) innerhalb des Keratinmoleküls sprengt; die Bruchstücke können dann von den Proteinasen angegriffen werden.

Zahlreiche Einzeller, aber auch Schwämme, niedere Würmer und Hohltiere beherbergen in ihren Geweben grüne oder gelbe einzellige Algen, die unabhängig von ihrer Gattungszugehörigkeit als Zoothorellen und Zooxanthellen bezeichnet werden. Sie liefern ihren Wirtstieren neben Sauerstoff auch Nahrung, die durch Assimilation erzeugt wird. Der marine Studelwurm *Convoluta roscoffensis* frisst nur in seiner Jugend etwas, später lebt er vom Fett, das die Symbionten herstellen, und von den Algen der »Zucht« selbst. Jungtiere, die keine Gelegenheit finden, sich mit Symbionten zu infizieren, müssen mit der Zeit verhungern.

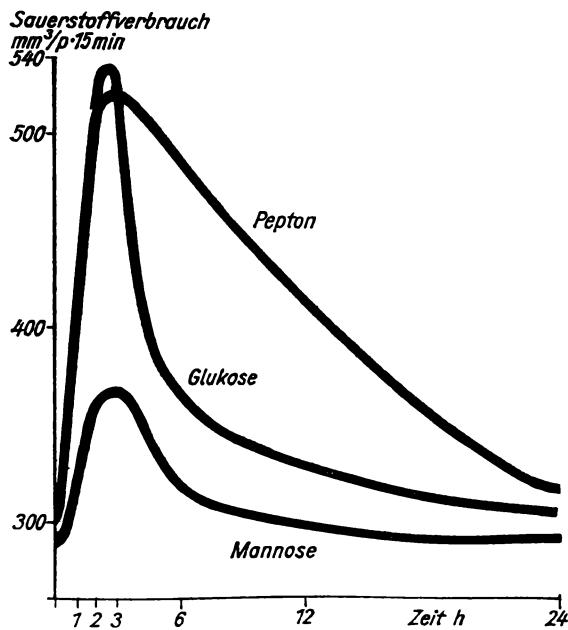
Die große Hilfe, die die Darmmikroben und Symbionten einem Tier gewähren, darf nicht zu der Vermutung führen, daß es keine schädlichen Mitbewohner gäbe oder daß die Mikroorganismen in jedem Falle notwendig wären. Es gibt zahlreiche Beispiele, daß verschiedene Tierarten, so auch manche Haustiere des Menschen, mit einem völlig sterilen Darm ausgezeichnet gedeihen und sogar schneller wachsen können, als es normalerweise der Fall ist.

Vom Übergang der Nahrungsstoffe ins Blut

Am Ende der Verdauungsvorgänge befinden sich die meisten Nahrungsstoffe in einem wasserlöslichen Zustand; sie können daher resorbiert werden, das heißt durch die Wandzellen des Darms hindurch in Blut und Lymphe übertragen. Die stärkste Resorptionsfähigkeit besitzt der Dünndarm, doch ist sie prinzipiell bei jeder dünnen Haut (Schleimhaut) vorhanden. Beispielsweise resorbiert der Magen den getrunkenen Alkohol oder nimmt die Mundschleimhaut Medikamente auf. Die Darm- und Blutschmarotzer, etwa der Bandwurm, haben häufig gar keinen eigenen Verdauungskanal, sondern resorbieren die fertigen Stoffe mit der ganzen Hautoberfläche. Auch Wasserbewohner verschiedener Art sind in der Lage, gelöste Zucker oder Aminosäuren mit der Haut aufzunehmen.

Wie kann man sich den Vorgang der Resorption eigentlich vorstellen? Sicher ist, daß dabei verschiedene Mechanismen im Spiel

sind. Bei Konzentrationsunterschieden zwischen Darminhalt und Blut können immer Moleküle nach der verdünnteren Seite diffundieren. Die vorhin erwähnte Resorption von Alkohol im Magen beruht darauf, auch Vitamine gelangen auf diese Weise ins Blut. Die Diffusionsvorgänge werden unterstützt durch kolloidosmotische Kräfte. Zwischen Darminhalt und Blut besteht nämlich auch in dieser Hinsicht ein Unterschied. Durch die Wirkung der verdauenden Säfte verschwinden aus dem Nahrungsbrei weitgehend die Riesenmoleküle oder Kolloide, im Blut sind sie dagegen vorhanden. Dieses besitzt also ein kolloidosmotisches Übergewicht und übt so eine Saugwirkung auf den Darminhalt aus. Schwieriger wird die Erklärung, wenn man sieht, daß der Darm auch gegen ein Konzentrationsgefälle resorbieren kann. Um dies zu beweisen, werden isolierte Darmschlingen mit einer Zucker- oder Aminosäurelösung durchströmt und in einer Flüssigkeit aufbewahrt, die die gleichen Stoffe in höherer Konzentration enthält. Man kann auch ein isoliertes Darmstück umkrepeln, mit Lösung füllen, an den Enden zubinden und dann in eine Badeflüssigkeit bringen. In beiden Versuchen stellt man fest, daß die Darmzellen die gelösten Substanzen von der Zottenseite nach der physiologischen Außenseite aktiv hinüberschaffen. Mißt man dazu den Sauerstoff-



Anstieg des Sauerstoffverbrauchs im Froschdarm bei der Resorption nach einer Verfütterung von Glukose, Mannose und Pepton

verbrauch eines solchen Präparates, stellt man fest, daß er während der Transportleistung erheblich ansteigt, und zwar für jeden Stoff in anderer, charakteristischer Weise. Der Darm neugeborener Tiere kann sogar ohne Sauerstoff Zucker transportieren, nämlich mit Hilfe der Energiegewinnung aus dem Gärungsstoffwechsel. Immer ist der aktive Transport mit der Tätigkeit von Zellenzymen verbunden.

Bietet man einer Darmschlinge gleichzeitig mehrere verschiedene Zuckersorten oder Aminosäuren zur Resorption an, so behindern sich manche beim Transport gegenseitig, andere dagegen nicht. Auf diese Art wurde festgestellt, daß es für Aminosäuren mindestens drei Transportsysteme gibt.

Manche Nahrungsstoffe können auch trotz ungenügender Spaltung oder überhaupt in unveränderter Form resorbiert werden. Obwohl Kohlenhydrate im allgemeinen als ganz einfache Zucker (Monosaccharide) aufgenommen werden, gibt es auch Beweise dafür, daß die Schleimhautzellen zusammengesetzte Moleküle wie Malz- oder Rohrzucker resorbieren können und erst hinterher intrazellulär weiter zerlegen. Fette passieren die Darmwand in erheblichem Umfang völlig ungespalten. Zwar wird ein Teil durch die Lipasen in Glyzerin und Fettsäuren zerlegt und anschließend ins Zottenblut aufgenommen, beträchtliche Mengen jedoch werden als winzige Tröpfchen von den Darmzellen phagozytiert und danach in die Zottenlymphe abgeführt.

Die geschilderten Vorgänge bekommen eine gewisse Unterstützung durch die mechanischen Druckveränderungen im Darm. Wir wissen ja, daß der Nahrungsbrei während seiner Beförderung vielfach durchgeknetet wird. Der Druckanstieg preßt die gelösten Substanzen durch die Wandzellen ins Blut. Andererseits entsteht in den Zotten beim Erschlaffen und gleichzeitigen Vorstülpfen ein gewisser hydrostatischer Unterdruck, der auf den Nahrungsbrei eine zusätzliche Saugwirkung ausübt. Die Zottenkontraktion unterstützt wiederum den Abtransport von Blut und Lymphe in die größeren Gefäße.

Beim Menschen findet die gesamte Fettresorption im oberen Dünndarm statt, während Zucker und Aminosäuren auch noch in den unteren Abschnitten aufgenommen werden. Die verschiedenen Resorptionsmechanismen haben zur Folge, daß die Aufnahmekapazität des ganzen Darms sehr groß ist und bei weitem nicht ausgenutzt wird. Sie beträgt allein für Traubenzucker beim Menschen mehr als 3 000 p in 24 h. Alle ins Blut überführten Nahrungsstoffe gelangen anschließend zur weiteren Verarbeitung in die Leber, während die von der Lymphe übernommenen Substanzen über die Lymphbahnen den Blutkreislauf und schließlich die Leber erreichen.

Der manipulierte Hunger

Die tägliche Erfahrung lehrt, daß man Hunger bekommt, wenn man längere Zeit nichts gegessen hat, und daß dieses unangenehme Gefühl durch eine Mahlzeit beseitigt werden kann. Die wohlige Empfindung der Sättigung tritt auf, sobald der Magen eine gewisse Fülle erreicht hat; dies spricht dafür, daß eine Dehnung seiner Wände das Hungergefühl beseitigt. Andererseits weiß man, daß sich auch durch eine sehr geringe Nahrungsaufnahme ein Gefühl des Sättigungsgefühls einstellt, nur muß man etwas länger darauf warten. Manchmal verderben schon ein Stückchen Schokolade oder ein paar Bonbons den Appetit auf das bevorstehende Mittagessen. Diese Beobachtung zeigt, daß neben der Magendehnung noch ein weiterer Faktor bei der Sättigung im Spiel ist, etwa eine Zuckeraufnahme ins Blut. Entsprechende Versuche haben bestätigt, daß nicht nur ein niedriger Blutzuckerspiegel zum Hungergefühl und ein Zuckeranstieg zur Sättigung führen, sondern daß tatsächlich auch bei einer Füllung des Magens Dehnungsrezeptoren erregt werden, die ihre Nachricht über den N. vagus zum Gehirn schicken.

Auch der leere Magen sendet Signale aus, die durch die Hungerkontraktionen des »knurrenden« Organs entstehen. Hierbei werden Schmerzfasern gereizt, die ihre Erregung über den Sympathicus der Zentrale mitteilen. Vagus und Sympathicus melden also dem Gehirn, ob der Magen mit seiner Füllung zufrieden ist oder nicht; der Blutzuckerspiegel entscheidet, ob es sich dabei um ein wirklich echtes Sättigungs- oder Hungergefühl handelt.

Es bleibt noch zu klären, in welcher Weise der Zuckergehalt des Blutes gemessen wird. Hierzu benötigt der Wirbeltierorganismus Zellen, die durch Traubenzucker gereizt oder gehemmt werden und dadurch eine Rezeptorfunktion ausüben. In der Tat gibt es Elemente mit solchen Eigenschaften. Denken wir nur an den Geschmackssinn oder an die sogenannten Inselzellen der Bauchspeicheldrüse, die ihre Insulinproduktion an den jeweiligen Blutzuckerspiegel selbstständig anpassen. Außerdem ist bekannt, daß allgemein die Erregbarkeit der Nervenzellen des Gehirns vom Zuckerangebot abhängt. Das Zwischenhirn besitzt solche nervöse Elemente von so großer Empfindlichkeit, daß sie als zentrale Rezeptoren arbeiten können.

Welcher Hirnteil verarbeitet nun die aus Magen und Blut stammenden Nachrichten? Wahrscheinlich handelt es sich dabei nicht um ein engumschriebenes Gebiet, sondern um einen Schaltkreis, in dem der Hypothalamus des Zwischenhirns eine führende Rolle spielt.

Trotzdem bezeichnet man der Einfachheit wegen diese Stellen als Freß- oder Hungerzentrum und als Sättigungszentrum. Zerstört man das erste beim Säugetier durch eine Operation, wird jede Nahrungs-aufnahme verweigert, das Tier magert ab und verhungert schließlich. Schaltet man das andere Zentrum aus, geht das Gefühl der Sättigung verloren, und das Tier frißt über die Maßen, bis es infolge eines enormen Fettansatzes im wahrsten Sinne des Wortes kugelrund geworden ist. Auch durch eine elektrische Reizung des Hypothalamus lassen sich Hunger und Sättigung »manipulieren«. Eine solche künstliche Erregung des Freßzentrums führt selbst beim ruhenden, satten Tier dazu, daß es aufspringt und alles Genießbare verschlingt. Nach Reizende ist auch der Heißhunger vorbei. Bei winterschlafenden Säugetieren tritt im Herbst eine physiologische Enthemmung des Freßzentrums ein, so daß zu Beginn des Winterschlafs ein kolossales Speckpolster vorhanden ist.

Die Nahrungsaufnahme hängt beim Menschen und vielen Tieren nicht nur von Hunger und Sättigung ab, sondern ist eine periodische Angelegenheit wie das Schlafen und Wachen. Man kann sogar sagen, daß die Einhaltung der täglichen Essenszeiten gesundheitlich von größter Bedeutung ist. Manche Organismen bevorzugen auch seltene und dafür sehr reichliche Mahlzeiten. Zecken und Blutegel pflegen sich bei passender Gelegenheit so voll Blut zu pumpen, daß sie wochen- und monatelang davon leben können. Eine Zecke vermag selbst bis zu vier Jahren ohne Nahrung auszukommen. Unter den Insekten gibt es sogar zahlreiche Arten, die nur als Larve fressen und nach der Verwandlung bis zum Tode fasten. Bei den Wirbeltieren sind es besonders die Schlangen, die gewaltige Portionen zu sich nehmen und dann sehr lange davon zehren. Wenn eine Riesenschlange ein Schwein von 25 kp verschlungen hat, verdaut sie drei bis vier Wochen lang. Wie man sieht, ist im Tierreich das Nahrungsbedürfnis sehr unterschiedlich entwickelt.

Vom Abbau zum Wiederaufbau

Der Zuckerstich von Claude Bernard

Wenn die Mücken einen piesacken, hört man wohl öfter die Meinung, das läge am süßen Blut. Abgesehen davon, daß diese Insekten sich vornehmlich nach der Körperwärme richten, schmeckt Blut eher etwas salzig als süß. Es enthält bei einem ruhenden, nicht erregten Säugertier oder Menschen etwa 100 mp Traubenzucker (Glukose) je 100 ml. Diese Zuckerart ist die wichtigste Zellnahrung, nur freie Fettsäuren und Ketonkörper, etwa Acetessigsäure, spielen daneben noch eine Rolle. Der Blutzucker der Insekten ist die Trehalose, die aus zwei Glukosemolekülen aufgebaut ist. Der Zucker spielt bei manchen Tieren auch als Baustoff eine Rolle, indem er zur Synthese des Chitins im Insektenpanzer und der Zellulose in der Hülle der Manteltiere dient.

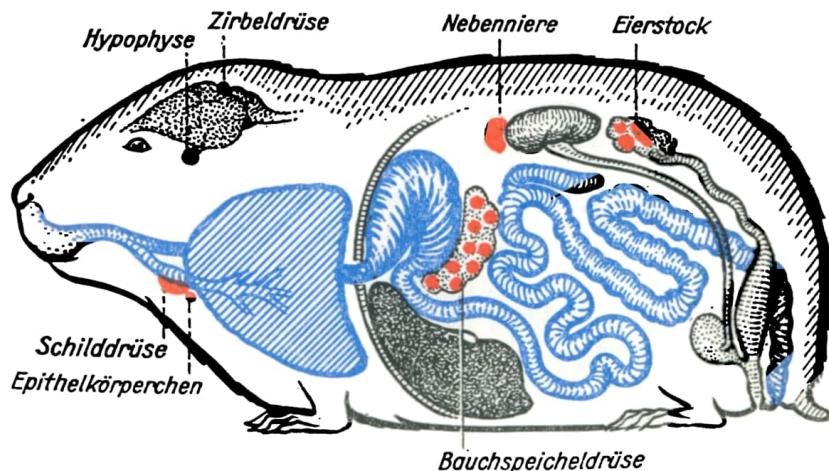
Zucker wird nicht nur im Darm resorbiert, sondern kann auch aus Fett oder Eiweiß im Körper gebildet werden. Ein besonders wichtiger Zuckerspeicher sind die Glykogenvorräte der Leber und Muskulatur.

Um die Mitte des 19. Jahrhunderts experimentierte der berühmte französische Professor Claude Bernard mit seinen Versuchstieren, indem er eine Nadel in den Hirnstamm am Rande des Kleinhirns einstach. Nach dem Stich stieg der Blutzucker um das Sechs- oder Siebenfache an, daher bekam der Versuch den Namen Zuckerstich. Mit der Zeit gelang es, den Weg zu ermitteln, der vom Gehirn über Rückenmark und Sympathicus bis zur Nebenniere und andererseits bis zur Leber führt

und an dessen Ende die Blutzuckererhöhung oder Hyperglykämie steht. Der Stich wirkte als Reiz auf bestimmte Nervenbahnen, die vom Zwischenhirn ausgehen und Zucker aus dem Glykogen der Leber mobilisieren können. Andere Nervenimpulse setzen aus dem Nebennierenmark Adrenalin frei, das gleichfalls den Blutzuckerspiegel erhöht. Es wirkt über Enzyme, die tierische Stärke von Leber und Muskel in Zucker umwandeln.

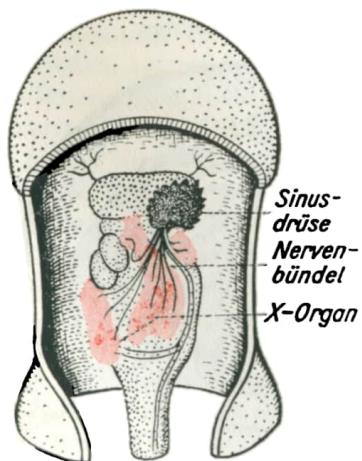
Wenn man einem Kaninchen das Mark aus den Nebennieren entfernt, bleibt es am Leben, jedoch nimmt seine körperliche Leistungsfähigkeit durch den Wegfall von Adrenalin und Noradrenalin ab. Beseitigt man beide Nebennieren vollständig, so tritt der Tod ein, weil nun die Rindenhormone fehlen. Diese sind sowohl für den Kohlenhydrat- als auch den Mineralhaushalt von großer Bedeutung. Das eine, Corticosteron, fördert die Zuckerbildung aus Eiweiß und die Glykogenspeicherung in der Leber, im ganzen wirkt es hyperglykämisch. Das zweite Hormon, Cortisol genannt, beeinflusst den Zuckerhaushalt in gleicher Weise, nur noch wesentlich stärker; beide Substanzen heißen daher auch Glukocorticoide. Ihre Bildung wird vom Hypophysenvorderlappen gesteuert, einem Teil der Hirnanhangsdrüse. Er setzt ein Hormon, das Corticotropin oder adrenocorticotrope Hormone (ACTH), frei und lässt es über das Blut auf die Nebennierenrinde einwirken. Die ACTH-Sekretion wird ihrerseits durch einen Stoff geregelt, der aus dem Zwischenhirn stammt und auf dem Blutweg die Hypophyse erreicht.

Hormondrüsen (rot) beim Säugetier



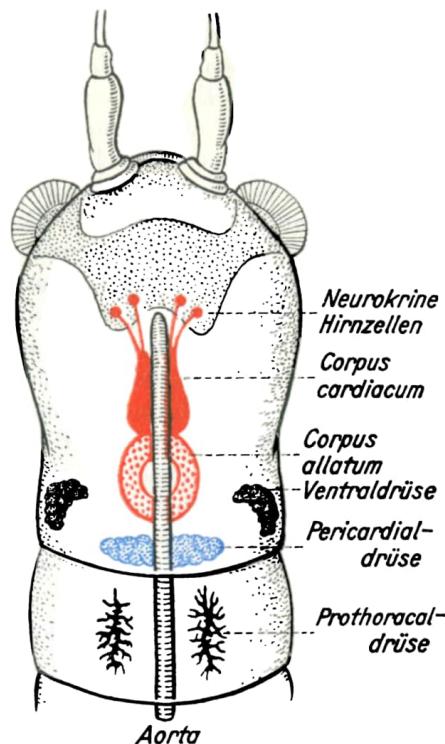
Im Jahre 1869 veröffentlichte Paul Langerhans seine Entdeckung, daß die Bauchspeicheldrüse Zehntausende oder sogar Hunderttausende kleiner »Inseln« enthält. Heute weiß man, daß sie aus zweierlei verschiedenen Zellen bestehen und das sogenannte Inselorgan bilden. Die eine Zellart erzeugt das Glukagon, die andere das Insulin. Glukagon ist ein Polypeptid, es besteht aus 29 Aminosäuren und erhöht den Blutzucker, indem es die Glykogenspaltung in der Leber fördert. Insulin hingegen senkt als einziges Hormon den Blutzucker. Wenn es ausfällt, sorgen Adrenalin, Cortisol und Glukagon für eine starke Hyperglykämie, das Tier wird zuckerkrank. Man hatte das schon im Jahre 1889 am Hund entdeckt, aber das Insulin wurde erst 32 Jahre später beschrieben. Es ist ein eiweißartiger Körper, der aus 51 Aminosäuren zusammengesetzt ist. Das Hormon steigert die Durchlässigkeit der Zellwände für Glukose und Aminosäuren und greift in den Zellstoffwechsel ein, indem es die Bildung bestimmter Enzyme anregt, die den Zuckerverbrauch fördern. Es gehört demnach zu den Hormonen, die teilweise über die Eiweißsynthese wirken, also an den Erbanlagen der Zelle angreifen.

Obgleich das Insulin im Zuckerhaushalt ein Gegenpart der anderen Hormone ist, spielt es in Wirklichkeit die Rolle ihres Freundes und Helfers: Es verwertet den Zucker, den die anderen Wirkstoffe mobiliert haben. Bei der Zuckerkrankheit (Diabetes mellitus) bleibt daher die Glukose ungenutzt. Um doch einen Verbrauch zu erzwingen, steigert der Organismus die Produktion von Zucker immer weiter, bis dieser wegen seiner hohen Konzentration auch ohne Insulin in die



Augenstiell eines Krebses (*Cambarus virilis*) mit X-Organ und Sinusdrüse

Hormonales System der Insekten



Zellen eindringt. Die Niere kann jedoch den vielen Zucker im Blut nicht völlig zurückhalten, und dadurch wird der Harn süß. Die starke Hyperglykämie wird zum großen Teil durch Umwandlung von Aminosäuren in Zucker bewerkstelligt. Das bedingt jedoch eine Knappheit an Oxalacetat, einer Substanz, die für den Zellstoffwechsel äußerst wichtig ist. Dies hat wieder zur Folge, daß die sauren Ketonkörper, wie Acetessigsäure und β -Hydroxybuttersäure, in großen Mengen entstehen. In geringen Mengen sind sie ebenso wertvoll wie Traubenzucker, jetzt aber überschwemmen und übersäuern sie den Körper, bis der Tod eintritt.

Woher weiß das Inselorgan, wieviel Insulin es ins Blut abzugeben hat? Man kann nachweisen, daß seine Zellen empfindlich für Zucker sind: Viel Zucker erregt sie, und die Hormonproduktion steigt an; wenig Glukose im Blut hemmt sie, und die Insulinbildung läßt nach. Wahrscheinlich unterstützt der N. vagus die Sekretion.

Auch die Krebse regulieren den Kohlenhydrathaushalt hormonal. Das übergeordnete Organ sind hier X-Organ und Sinusdrüse, sie

sitzen in den Augenstielen. Die Nervenzellen des X-Organs bilden Hormone, die in den Nervenfasern bis zur Sinusdrüse wandern, dort gespeichert und bei Bedarf ausgeschüttet werden; es sind also Neurohormone. Vielleicht spielt auch die sogenannte Carapaxdrüse eine Rolle, die sich im vorderen Rumpfteil befindet. Eins der Hormone steigert den Blutzucker, indem es die Glykogenspaltung in der Mitteldarmdrüse, einem leberähnlichen Organ, fördert. Ein anderes senkt ihn dadurch, daß es die Bildung von tierischer Stärke und Chitin aus Glukose anregt. Die Körperhülle der Krebse besteht aus Chitin, in das noch Kalk eingelagert ist. Sie muß von Zeit zu Zeit durch eine Häutung abgestoßen werden. Kurz davor steigt der Zuckerspiegel im Krebsblut an, damit die neue Haut sich unter der alten bilden kann.

Die übergeordnete Hormondrüse der Insekten ist ein Komplex neuromotorischer Hirnzellen, aus denen die Spurenstoffe entlang dreier Nervenpaare bis in die Corpora cardiaca gelangen. Wie ihr Name sagt, liegt diese Drüse in der Nähe des Herzens. Eins ihrer Hormone steigert den Trehalosegehalt des Blutes.

Die gemästete Weihnachtsgans

Das Dickwerden ist ein Alptraum vieler Menschen. Gesundheit, Schönheit und Beweglichkeit gehen durch übermäßigen Fettansatz verloren. Der Speck ist in den wenigsten Fällen — beim Menschen schon gar nicht — ein echter Baustoff des Körpers. Ausnahmen sind Wal, Robbe, Pinguin und andere Tiere, die ihn als Kälteschutz dringend benötigen. Im allgemeinen ist das Fett eine Energiereserve, die beim Menschen und seinen Haustieren zu ansehnlicher Größe heranwachsen kann. Das Wildtier kommt häufig gar nicht dazu, sich übermäßigen Speck anzumästen, denn es bewegt sich viel, und es weiß stets, wann es genug gefressen hat.

Die Energiebilanz des Körpers besteht aus Ausgaben und Einnahmen. Die Ausgaben sind die Verluste, die als Wärme und mechanische Energie bei Muskelbewegungen und der Tätigkeit innerer Organe entstehen. Die Einnahmen sind die Nahrung, die das Verlorene ersetzt. Der jugendliche Organismus muß mehr einnehmen als ausgeben, da das Wachstum die Bildung neuer Körpersubstanz erfordert. Beim ausgewachsenen Tier sollen dagegen die beiden Haushaltsteile ausgewogen sein. Ist das Futter zu knapp und leidet der Organismus Hunger, werden erst die Glykogenvorräte und dann das Fett verbraucht. Reicht das nicht aus, kommt das Eiweiß des eigenen Körpers

dran. Ist das Futter zu reichlich, beginnt die Fettbildung. Das Mästen der Schweine und der beliebten Weihnachtsgans erzwingt man in der Weise, daß den Tieren nur wenig Bewegung erlaubt wird und so die Energieverluste gering bleiben. Obgleich es eine Tierquälerei und deshalb auch verboten ist, werden außerdem manchmal übermäßige Nahrungsmengen gewaltsam zugeführt: Die Gans wird genudelt. Die Speckproduktion gelingt mit allen Grundnahrungsstoffen, vorausgesetzt, sie entsprechen dem »Speisezettel«. Der Seehund erreicht es mit Fisch, das Schwein mit Kartoffeln und Kleie, der Mensch mit Zucker, Kuchen, Schokolade und Schlagsahne.

Insektenlarven legen besonders große Fettvorräte im sogenannten Fettkörper an. Sie dienen einerseits zur Energielieferung für die Vorgänge der Verpuppung, andererseits leben manche Insekten auch nach der Verwandlung davon, besonders wenn sie sonst keine Nahrung zu sich nehmen. Andere Arten nehmen auch nach der Metamorphose Nahrung auf, beispielsweise Säfte. Die darin enthaltene Glukose wird sofort in Trehalose umgewandelt, zum Fettkörper transportiert und als Fett gespeichert. Während des Fluges zehren die Muskeln von diesem Fett, nicht etwa von Blutzucker oder Glykogen.

Die biologische Fettbildung geht so vonstatten, daß auf verschiedenen Wegen die beiden Bestandteile Glyzerin und Fettsäuren gebildet und dann miteinander verbunden werden. Zum Aufbau einer Fett säure sind etwa sieben Enzyme nötig, die Energie für die chemischen Reaktionen gewinnen die Zellen durch Spaltung von Adenosintriphosphat. — Der Fettabbau zur Energiegewinnung wird bei Wirbeltieren durch einige Hormone beschleunigt. Die Schilddrüse, die ganz allgemein den Stoffwechsel fördert, unterstützt auch die Fettverbrennung. Daneben wirken das Adrenalin, die Nebennierenrindenhormone und das Wachstumshormon im gleichen Sinne.

Von Riesen und Zwergen

Sagen und Märchen berichten von Riesen und Zwergen, und die Völkerkunde lehrt, daß es tatsächlich große und kleine Menschenrassen gibt. Ähnlich ist es beim Haushund, wo der gewaltige Bernhardiner oder Neufundländer und andererseits der Pekineser und Dackel gezüchtet worden sind. Ein Riese unter den Menschen oder Tieren besteht aus mehr Zellen als sein kleinerer Artgenosse, er ist länger oder schneller gewachsen. Eine solche Vermehrung lebender Substanz ist nur durch die Bildung von immer neuen Eiweißmengen

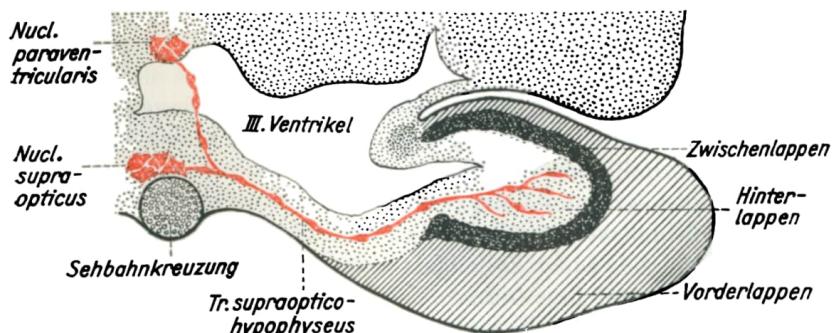
möglich. Die Zellgerüste, viele Hormone und Tausende von Enzymen bestehen daraus. Eiweiß ist aber nicht nur Baustoff, sondern auch Grundnahrungsstoff zur Energiegewinnung.

Die Eiweißbildung in der Zelle geschieht stets nach einem erblich festgelegten Rezept, das in den Erbanlagen — den Genen — verankert ist. Dort sitzen die sogenannten Nukleinsäuren, kettenartige Moleküle, die sich selbst in der gleichen Form vermehren können. Sie sind die Speicher der Erbinformation und zugleich die Matrizen, nach denen auf einem kleinen Umweg die Aminosäuren zu Fermenten zusammengesetzt werden. Diese dienen dann vielfachen Lebensfunktionen. Unter anderem bilden sie auch Aminosäuren. Für eine Aminosäure sind zehn chemische Schritte unter Beteiligung von ebensoviel Enzymen nötig.

Eiweißkörper kommen auch im Blut vor. Säugetiere enthalten je 100 ml Blutplasma fünf bis acht Pond, Gliedertiere ein bis sechs Pond Eiweiß. Es gewinnt seine Bedeutung dadurch, daß mit ihm die Schutzstoffe oder Antikörper transportiert werden und daß es zur Wasserbindung unerlässlich ist.

Solange der Organismus wächst, muß die Eiweißproduktion sehr groß sein. Manche Tiere, wie Muscheln, wachsen Zeit ihres Lebens. Wirbeltiere hören dagegen im allgemeinen zu einem bestimmten Zeitpunkt mit der Vergrößerung ihres Körpers auf. Dieser Moment ist erblich festgelegt und hängt mit einer Verminderung der Sekretion von Wachstumshormon oder Somatotropin (STH) zusammen. Die Substanz ist ein Eiweißkörper und ein Erzeugnis des Hypophysenvorder-

Hypophyse eines Säugetieres, mit ihrem Stiel dem Hypothalamus (Zwischenhirn) ansitzend. Aus zwei Kerngebieten gelangt Neurosekret (rot) über Nervenfasern in den Hinterlappen



lappens. Sie ist ebenso wie Insulin und Glukagon von Tier zu Tier ein wenig anders aufgebaut; hier zeigt sich die sogenannte Arteigenheit der Eiweißkörper. Das STH der Maus ist daher beim Menschen unwirksam, wenn man es einspritzt. Damit STH angreifen kann, müssen genügend Insulin und Schilddrüsenhormone zugegen sein. Ist das der Fall, so fördert es die Durchlässigkeit der Zellwände für Aminosäuren, die Bildung von Nukleinsäuren und dadurch die Eiweißsynthese sowie die Zellteilung. Außerdem unterstützt es den Fettabbau. Wird das Hormon in der Jugend im Übermaß erzeugt oder spritzt man es einem Jungtier ein, entsteht Riesenwuchs (Gigantismus). Ratten werden dadurch nicht 300 p, sondern fast ein Kilo schwer. Beginnt nach vollendetem Wachstum bei einem normalen Tier erneut eine starke Sekretion, so fangen verschiedene Körperteile an sich zu vergrößern, wie Nase, Kinn, Hände, Füße, Zunge, beim Hund die Schnauze. Fehlt das Hormon schon in der Jugend, entstehen Zwerge mit grazilem Körperbau.

Kalte Verbrennung

Der lebende Organismus verändert sich dauernd. Die Bestandteile der Zellen werden in Moleküle zerlegt, zur Energieproduktion abgebaut oder zum Aufbau neuer Substanz benutzt. Auch die mit der Nahrung aufgenommenen Stoffe nehmen an diesem lebhaften Stoff- und Energiewchsel teil.

Es gibt verschiedene Energieformen: mechanische Energie, elektrische, chemische — in Gestalt verbrennbarer oder reaktionsfähiger Substanzen, die Wärme und in der Technik auch die Atomenergie. Alle Energieformen können Arbeit leisten und lassen sich ineinander verwandeln. Die wichtigste biologisch-chemische Form ist das Adenosintriphosphat (ATP), das beim enzymatischen Abbau, der »kalten Verbrennung« der Nahrungsstoffe, entsteht. Als Nebenprodukt fallen Wasser, Kohlendioxid, stickstoffhaltige Reste und Wärme ab, also fast die gleichen Substanzen, die man bei einer »heißen Verbrennung« von Kohle im Ofen erhält. Der biologische Abbau läuft allerdings sehr langsam, aber dank der beteiligten Fermente schon bei Temperaturen zwischen 0 °C und 45 °C ab.

Die Zucker werden bei ihrer Verbrennung über viele Stufen abwechselnd an Phosphor gebunden, wieder von ihm getrennt und langsam in Milchsäure oder in die sogenannte Aktivierte Essigsäure umgewandelt. Während dieses Abbaus wird soviel Energie frei, daß kleinere Mengen ATP entstehen können. Auch die Fettsäuren, die aus den

gespaltenen Fetten stammen, gehen zum Schluß in Aktivierte Essigsäure über. Die Aminosäuren aus den abgebauten Eiweißkörpern machen dagegen zunächst eine Verwandlung in Zucker durch und gehen dann den Weg der Kohlenhydrate. Hier bleiben jedoch die stickstoffhaltigen Reste übrig, die aus dem Körper hinausgeschafft werden müssen. Zunächst entsteht Ammoniak, eine giftige Substanz, die bei Tintenfischen, Krebsen und manchen Schnecken auch als solche ausgeschieden wird. Säugetiere wandeln den Ammoniak in Harnstoff um, und bei Insekten, Landkriechtieren, Vögeln und manchen Schnecken ist die Harnsäure das Ausscheidungsprodukt nach dem Eiweißabbau. Manche Organismen eliminieren auch mehrere dieser Stoffe gleichzeitig. Als Ausscheidungsorgane dienen Nieren und Kiemen.

Alle diese Umwandlungen sind fermentative Gärungsprozesse, die ohne Sauerstoffbedarf ablaufen und nur recht wenig ATP ergeben. Die kalte Verbrennung geht jedoch weiter, indem die Aktivierte Essigsäure in den Citronensäurezyklus eintritt. Dabei handelt es sich um Abbauvorgänge innerhalb eines Kreisprozesses, in dem stufenweise Wasserstoff und Kohlendioxid gebildet werden. Während das Kohlendioxid über das Blut zu den Atmungsorganen gebracht und dort ausgeschieden wird, verbindet sich der Wasserstoff mit dem eingearmeten Sauerstoff zu Wasser. Dieser Vorgang ähnelt einer Knallgasreaktion und ist die eigentliche biologische Oxydation. Sie läuft unter Beteiligung zahlreicher Fermente — der sogenannten Atmungskette — ab, von denen die Pyridin-, Flavin- und Cytochromenzyme genannt sein mögen. Dabei entstehen große Mengen von ATP. Wird die Atmungskette durch Gifte gestört und so von der ATP-Bildung abgekoppelt, kann nur noch wenig ATP hergestellt werden, und der Nutzungswert der Nahrungsstoffe nimmt ab. Der Endzweck der Nahrungsaufnahme, Verdauung und Verarbeitung besteht darin, ATP zu erzeugen.

Das ATP entsteht aus Vorstufen, deren letzte das Adenosindiphosphat (ADP) ist. ATP enthält außer anderen Komponenten auch drei Phosphatgruppen. Die eine davon ist »energiereich«, sie liefert bei enzymatischer Abspaltung ungeheure Energiemengen. Daher zählt das ATP zu den energiereichen Phosphaten. Die durch ATP-Spaltung gewonnene Energie dient zur Erzeugung mechanischer Muskelkraft, Antrieb der »Membranpumpen« der Zellen, Sekretionsleistungen von Drüsen, Aufbau von Fett und Eiweiß sowie zu Wachstum und sonstigen biologischen Leistungen. Die ATP-Bildung wird durch andere energiereiche Phosphate unterstützt: bei den Wirbeltieren vom Kreatinphosphat, bei Wirbellosen häufig vom Argininphosphat. Diese Speicherstoffe geben bei Bedarf ihre energiereiche Gruppe zur Bildung

von ATP her. Die »ATP-Fabrik« liegt in speziellen Zellgebilden, den Mitochondrien. Diese kleinen, kompliziert gebauten Körperchen enthalten die Fermente der Atmungskette.

Bei allen besprochenen biochemischen Vorgängen entsteht auch viel Wärme. Bei der kalten Verbrennung gehen nämlich nur 50 % der in den Nahrungsstoffen enthaltenen Energie in ATP über, die andere Hälfte wird als Wärme frei. Sie trägt dazu bei, daß die Warmblüter eine hohe Körpertemperatur erzeugen und halten können.

Die nimmersatte Spitzmaus

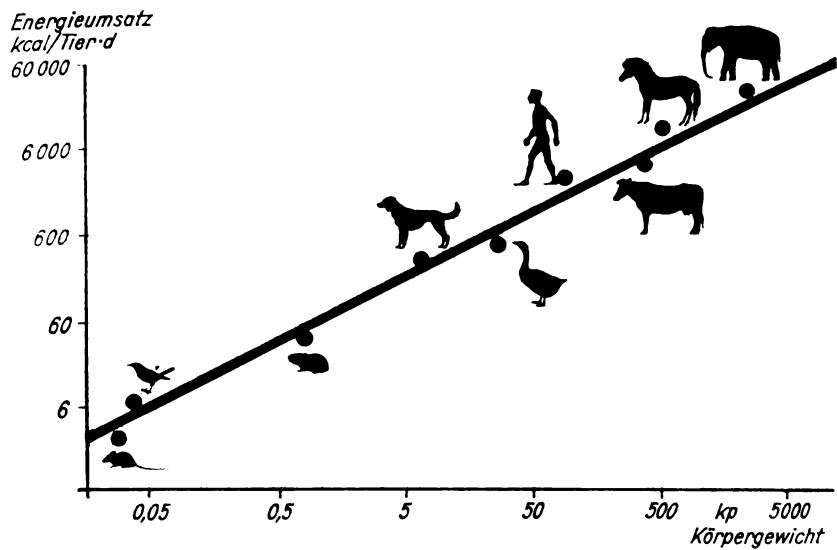
Wenn ein Elefant im Zoo gefüttert wird, so staunt man, welche Mengen er an Rüben, Brot und Heu vertilgt. Ist das aber wirklich viel, wenn man bedenkt, daß er 3 000 bis 4 000 kp wiegt? Um einen Nahrungsberg vom eigenen Gewicht aufzufressen, benötigt er immerhin 50 Tage. Eine Spitzmaus, die je nach Art vier bis neun Pond wiegt, braucht dagegen nur einen Tag, um die doppelte Fleischmenge des eigenen Körpergewichts zu verzehren. Relativ gesehen verbraucht sie also 100mal mehr als der gewaltige Dickhäuter. Beide Tiere fressen aber nur so viel, wie sie zum Leben wirklich benötigen. Das ist die Menge, die sie an Wärme und mechanischer Energie abgeben. Die Spitzmaus verliert relativ mehr, weil ihre Hautfläche im Vergleich zum Rauminhalt des Körpers groß ist. Beim Elefanten ist es umgekehrt. Die anderen Säugetiere und die Vögel stehen, je nach Größe, zwischen den beiden Extremen.

Zur genauen Prüfung der Proportionen von Energieaufnahme, Produktion und Verlust braucht man ein Maß, das die verschiedenen Formen in vergleichbarer Weise angibt: die Calorie (cal) oder Kilocalorie (kcal). Wenn man in einem Topf auf dem Ofen ein Liter bzw. eigentlich ein Kilo Wasser erhitzt, so daß die Temperatur um 1 °C steigt, hat man dem Wasser eine Wärmemenge von einer Kilocalorie oder 1 000 cal zugeführt. Verbrennt man in einem Tiegel — unter Zusatz bestimmter Chemikalien — ein Pond Zucker, so werden 4,2 kcal frei. Ein Pond Fett gibt 9,3 und ein Pond Eiweiß 5,7 kcal Wärme. Jeder Nahrungsstoff hat also einen physikalischen Brennwert, so wie ein Stück Kohle oder Holz. Im Organismus geht der Abbau auf kaltem Wege vonstatten, wobei über den Umweg des ATP die gleichen Calorienmengen entstehen, wie sie heiße Verbrennung liefert. Nur das Eiweiß macht eine Ausnahme, weil es infolge der energiehaltigen Restsubstanzen weniger hergibt, nämlich 4,1 kcal/p.

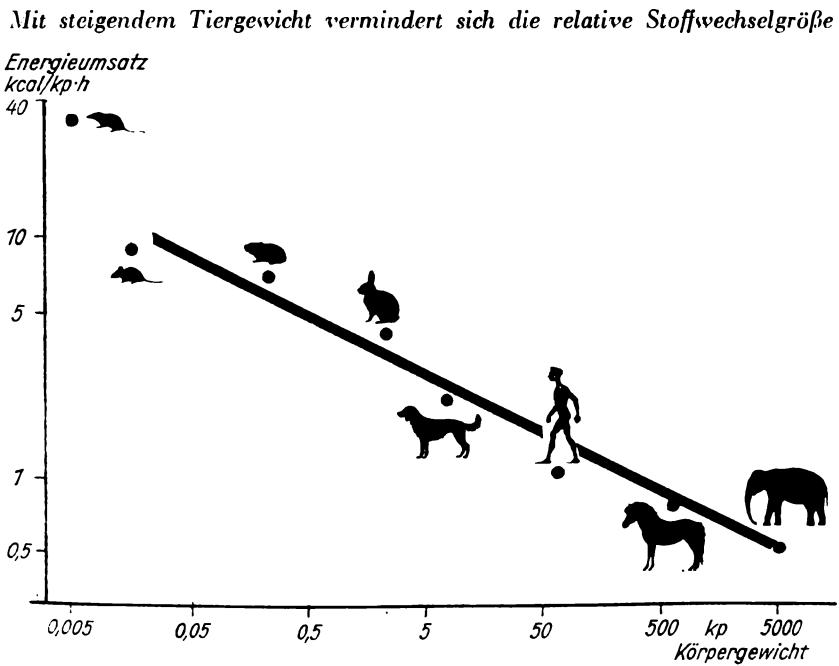
Jede Hausfrau weiß, daß Holz und Kohle nur brennen, wenn der Ofen zieht, das heißt, wenn er Luft bzw. Sauerstoff bekommt. Auch der Zucker, den wir im Tiegel verglühen, kommt ohne ihn nicht aus: Sauerstoff wird verbraucht, Kohlendioxid und Wasser entstehen. Die Menge von Gasen und Wasser, die an solcher chemischen Reaktion teilnimmt, ist bei der Verbrennung von Eiweiß ganz anders als bei Kohlenhydraten oder Fett, für jeden Nahrungsstoff jedoch charakteristisch.

Im Mai des Jahres 1794 fiel das Haupt des 51jährigen Lavoisier unter der Guillotine. Der berühmte Franzose gehörte zu den Begründern der modernen Chemie. Er stellte fest, daß die Wärmemenge, die ein Meerschweinchen in zehn Stunden abgibt, ebenso durch die Verbrennung von 3,3 p Kohle erzeugt werden kann. Er wies auch nach, daß die dabei entstehende Kohlendioxidmenge in beiden Fällen gleich groß ist. Bei der biologischen Oxydation handelt es sich ja auch um eine Verbrennung. Aus den Mengen verbrauchten Sauerstoffs und erzeugten Kohlendioxids kann man daher auf die gewonnene Calorienmenge und sogar auf die Art der verbrauchten Nahrungsstoffe schließen. Ist das Volumverhältnis beider Gase 1:1, so werden Kohlenhydrate abgebaut, überwiegt der Sauerstoff gegenüber der Kohlensäure, waren es Fett oder Eiweiß. Bei der Verbrennung von Zucker in den Zellen entspricht dem Verbrauch von einem Liter Sauerstoff bzw. der Bildung von einem Liter Kohlendioxid die Produktion von fünf Kilocalorien Wärme. Die entsprechenden Werte betragen bei Fett 4,69 kcal/l O₂ und 6,64 kcal/l CO₂, bei Eiweiß 4,55 und 5,69 kcal je Liter Atemgas.

Stecken wir nun die Spitzmaus in eine kleine Meßkammer — so ähnlich, wie Lavoisier dies tat — und bestimmen den Atemgaswechsel, so finden wir etwa ein CO₂/O₂-Verhältnis von 0,8; das Tier ist also ein Eiweißverbraucher. Setzt man dem Elefanten eine Atemmaske auf und bestimmt auf diese Weise die Gaskonzentrationen, so findet man ein Verhältnis von etwa 0,95, was auf Kohlenhydratabbau hindeutet. Natürlich verbraucht das große Tier viel, viel mehr Sauerstoff als das kleine, aber es frißt ja auch wesentlich größere Mengen. Bezieht man die gemessenen Atemgase aber auf das Körpergewicht, zum Beispiel Liter Sauerstoff je Kilo und Stunde, so liegt die Spitzmaus damit ganz weit vorn. Wären diese Tiere noch kleiner, als sie schon sind, müßten sie Tag und Nacht fressen, um nicht zu verhungern. Den winzigen Kolibris geht es ähnlich. Sie haben aber eine Methode entwickelt, die sie vor dem Tod rettet: Sie senken nachts den Energieumsatz und die Körpertemperatur und verfallen in Lethargie.



Mit steigendem Tiergewicht erhöht sich der tägliche Energiebedarf



Mit verschiedenen Apparaten kann man sowohl die Wärmeabgabe als auch den Sauerstoffverbrauch eines Tieres messen. Beide Methoden liefern das folgende gleichartige Ergebnis: Wie zu erwarten war, ist die Energieproduktion — gemessen in Kilocalorien je Individuum — bei großen Tieren höher als bei kleinen; bei der relativen Energiemenge — ausgedrückt in Kilocalorien je Kilopond und Stunde — ist es umgekehrt. Bezieht man den Stoffwechsel eines ruhenden Säugetieres auf die Oberfläche, findet man dagegen ungefähr gleiche Werte: 40 kcal/m²h oder 1000 kcal/m²d. Der Energieumsatz wird also tatsächlich durch die Oberfläche bestimmt.

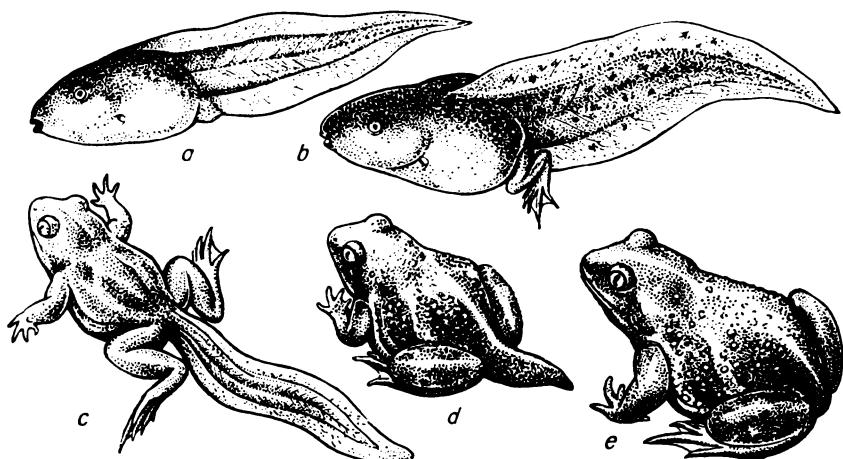
Der Stoffwechsel ist beim Vogel, Säuger und unbekleideten Menschen zwischen 28 °C und 32 °C, der Indifferenztemperatur, am niedrigsten. Diese Stoffwechselhöhe heißt Grundumsatz. Wechselwarme Tiere haben keinen vergleichbaren Ruhestoffwechsel. Um den Grundumsatz zu messen, müssen neben einer Neutraltemperatur noch verschiedene andere Voraussetzungen erfüllt sein, beispielsweise körperliche Ruhe. Der Umsatz eines jeden Tieres steigt durch Muskelaktivität an, es entsteht der Leistungsumsatz. Schon der Übergang vom Liegen zum Sitzen erhöht beim Menschen den Sauerstoffverbrauch um zehn Prozent. Beim Stehen wird er um 20 %, durch Gehen auf das Zwei- bis Dreifache gesteigert. — Rennen, Klettern und Fliegen erfordern besonders große Energiemengen. Die Florfliege verbraucht während des Fluges 15mal so viel Sauerstoff wie beim Sitzen, eine Honigbiene 20mal und ein Mai- oder Junikäfer sogar über 100mal so viel. Wenn man die geleistete Muskelarbeit mit dem vergleicht, was dafür an Energie hineingesteckt worden ist, so errechnet man einen Nutzeffekt von 20 bis 25 %; die übergroße Menge wird als Wärme frei. Die chemodynamische Kraftmaschine der Muskulatur arbeitet also nicht so effektvoll wie ein moderner Motor oder eine gute Wärmekraftmaschine, bei denen ein Wirkungsgrad von 35 bis 45 % erreicht wird. — Es gibt noch viele andere Einflüsse, die den Umsatz steigern: eine Nahrungsaufnahme oder die Ausschüttung von Adrenalin oder Schilddrüsenhormon. Ähnlich wirkt eine psychische Erregung — sie ist mit einem Anstieg der Muskelspannung und einem Aktivieren der Nebennieren verbunden. Beim Messen des Ruheumsatzes müssen alle diese Störungen vermieden werden.

Wie aus der Kaulquappe ein Frosch wird

Die Natur ist eine viel größere Zauberin als alle Märchenfeen zusammen: Sie macht aus der Raupe den Schmetterling, aus der Made die Fliege, aus einer Kaulquappe den Frosch; sie verwandelt den Glasaal in einen Aal und läßt aus hunderterlei im Ozean schwimmender Larvenformen den Hummer, Seestern, Wurm und die Schnecke entstehen. Die Umwandlung oder Metamorphose kann langsam ablaufen oder scheinbar ganz plötzlich eintreten, etwa wenn der Falter oder die Libelle aus der Puppe schlüpfen.

Wieso ist es möglich, daß die gleiche Erbanlage zuerst die kiemenatmende, pflanzenfressende, fischartige Kaulquappe und danach den lungenatmenden, fleischfressenden, vierbeinigen Frosch daraus entstehen läßt? Die Gene der Zellen, die ja verantwortlich sind für die Bildung der körpereigenen Enzyme und anderen Eiweißmoleküle, steuern daher auch Wachstum und Formbildung. Die Aktivierung der Erbfaktoren erfolgt stufenweise während des Heranwachsens. Dabei erlangen manche Zellen die Fähigkeit, auf ihre Nachbarschaft einzuwirken, dort die Entwicklung zu induzieren und zu organisieren. Auf diese Weise bilden sich schon im Ei die Organe an den Orten und in der Form, wie es sich gehört. Die heranreifenden Larven und Jugendformen haben inzwischen Hormondrüsen entwickelt, die über das Blut auf die Zellen und ihre Gene wirken und so die Metamorphose auslösen. Die Umwandlung kommt also durch eine Stoffwechselwirkung zustande. Auch die einfacheren Häutungsprozesse bei Kriechtieren, Lurchen und Insektenlarven entstehen auf diese Weise.

Vor dem ersten Weltkrieg arbeitete bei dem Prager Histologen Alfred Kohn der junge Amerikaner Gudernatsch. Er versuchte, durch Verfüttern verschiedener Drüsen die Umwandlung von Kaulquappen in Frösche zu beeinflussen. Mit der Schilddrüse (Glandula thyreoidea) hatte er Glück: Die Metamorphose wurde beschleunigt. Etwa zur gleichen Zeit — nämlich im Jahre 1912 — beschäftigte sich in derselben Stadt in einem anderen Laboratorium ein junger Mann von 22 Jahren namens Laufberger mit Axolotln. Dieses Wassertier — ein kiemenatmender, geschwänzter Lurch, eine Art große Kaulquappe — war 50 Jahre zuvor aus Mexiko importiert worden. Auch Laufberger hatte mit seinen Versuchen Erfolg: Als er die Axolotl mit Rinderschilddrüse fütterte, verwandelten sie sich in lungenatmende Landtiere. Seit 1866 war bekannt, daß Axolotl sich unter geeigneten Bedingungen manchmal spontan umwandeln, jedoch die Ursache — eine Schilddrüsenaktivierung — hatte bisher niemand vermutet.



Aus der Kaulquappe (a) entsteht durch natürliche Aktivierung der Schilddrüse allmählich die Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*) (e)

Später entdeckte man, daß in der Schilddrüse ein jodhaltiger Eiweißkörper enthalten ist, das Thyreoglobulin. Nach Abspaltung der Proteinkomponente gewann man schließlich die beiden Hormone Thyroxin (Tetrajodthyronin) und das noch wirksamere Trijodthyronin, jodhaltige Abkömmlinge der Aminosäure Tyrosin. Alle Erfolge, die man früher durch Verfüttern von Schilddrüse gehabt hatte, konnten jetzt durch Hormongaben ins Wasser oder durch Injektion erreicht werden.

Die Thyreoidea liegt bei Wirbeltieren, und sogar beim Querder — einer Neunaugenlarve (*Ammocoetes*) —, in der Halsgegend. Schilddrüsenhormone werden aber auch schon von primitiveren Chordatiern, beispielsweise den Manteltieren, vom sogenannten Endostyl gebildet. Eine Entfernung der Drüse bei jungen Vögeln, Säugetieren und Menschen oder eine Inaktivität des Organs erzeugen den Kretinismus: Das Wachstum hört auf, die Extremitäten bleiben kurz, Instinkte und Lernfähigkeit verkümmern. Die Drüse ist für die Entwicklung der jugendlichen Wirbeltiere deshalb so wichtig, weil ihre Hormone die Fermentaktivität in den Mitochondrien und die Bildung energiereicher Phosphate fördern. Über den Angriffspunkt an den Genen werden Zellteilung und Wachstum beschleunigt sowie die Blutbildung verbessert. Beim ausgewachsenen Säuger führen eine Unterfunktion der Drüse oder ein operatives Entfernen zum Absinken von

Körpertemperatur und Energieumsatz, zu allgemeiner Trägheit und Wasseransammlung im Gewebe.

Bei Molchen, Eidechsen und Vögeln kommt es im jahreszeitlichen Rhythmus zu einem »Thyroxinstoß«. Dadurch wird das Wachstum der neuen Haut und der Federpapillen angeregt, die Tiere häuten sich bzw. mausern. Eine extrem starke Schilddrüsenaktivierung kann man beim gefangenen Wildkaninchen durch psychische Belastung auslösen, indem man es durch ein Frettchen bedroht: Die Tiere sterben an Hormonvergiftung. — Ist bei einem ausgewachsenen Warmblüter zuviel Schilddrüsenhormon im Blut, steigt der Energieumsatz, die Haut fühlt sich warm an, und es stellt sich eine allgemeine Unruhe ein. Fette, Kohlenhydrate und Eiweiße werden vermehrt abgebaut, weil die Ausnutzbarkeit der Nahrungsstoffe infolge einer Entkopplung der Atmungskette vermindert ist, und der ganze Körper magert deshalb ab. Bei Mensch und Säugetier gibt es verschiedene Krankheiten, die auf einer verstärkten oder verminderten Tätigkeit der Schilddrüse beruhen und häufig mit einer Kropfbildung einhergehen.

Die Sekretion der Thyreoidea wird durch den Hypophysenvorderlappen auf dem Wege der negativen Rückkoppelung geregelt. Die Hypophyse bildet das sogenannte thyreoideastimulierende Hormon (TSH), das die Jodaufnahme in die Schilddrüse, die Bildung ihrer Wirkstoffe und deren Ausschüttung fördert. Das geht aber nur, wenn die Hirnanhangsdrüse selbst durch einen Wirkstoff angeregt wird, der auf dem Blutweg vom Hypothalamus zu ihr gelangt. — Eine verstärkte TSH-Sekretion ist immer mit dem Freisetzen eines zweiten Stoffes aus der Hypophyse gekoppelt, der den Namen EPF, »Exophthalmus produzierender Faktor«, erhalten hat. Wie der Name sagt, kommt es zum Exophthalmus, einem Vortreten der Augäpfel, da an der Rückwand der Augenhöhle das Gewebe zu quellen beginnt. Dies Phänomen ist auch eine Begleiterscheinung der Basedowschen Krankheit, bei der die Schilddrüse übermäßig stark arbeitet.

Die enthirnte Raupe

Die Fliegenmade, Schmetterlingsraupe, Grashüpferlarve schlüpfen aus dem Ei und fangen sofort an zu fressen. Die Außenhaut, Cuticula genannt, dehnt sich zunächst und gibt dem Wachstum der inneren Organe und Muskeln nach. Manche wachsenden Partien der Unterhaut legen sich sogar in Falten, weil sie unter dem engen Panzer keinen Platz finden. Damit sich unsere Tierchen weiter vergrößern können,



Aufeinandergepropfte Kette von Puppen eines Seidenspinners (Hyalophora); dem vordersten Tier wird ein „aktiviertes“ Gehirn eingepflanzt

muß die alte Cuticula, unter der sich bereits die neue Haut gebildet hat, abgestreift werden: Man häutet sich. Auch aus dem Vorder- und Enddarm und aus den Tracheen wird der alte Überzug ausgestoßen. Selbst die inneren und äußeren Organe sowie das ganze Aussehen haben sich nach der Häutung etwas gewandelt. Nach mehreren solchen Vorgängen ist die Larve des Heupferdes dem fertigen Insekt immer ähnlicher geworden, die Larve von Fliege, Biene oder Schmetterling verpuppt sich dagegen. In der Puppe wird der Körper weiter umgebaut, und der prachtvolle Falter erinnert kaum noch an die behaarte Raupe.

Im Jahre 1922 erschien im Archiv für Entwicklungsmechanik ein wissenschaftlicher Aufsatz von Kopec über Versuche an der Raupe des Schwammspinners. Wenn man einem jüngeren Tier das Gehirn



Das eingepflanzte Gehirn regt die Prothoracaldrüsen der Einzeltiere an und beendet die Metamorphose

herausnahm, fiel die Verpuppung aus. Operierte man dagegen eine ältere, große Raupe, verpuppte sie sich auch ohne Gehirn. Schnürte man die Larve vor diesem kritischen Zeitpunkt mit einem Faden quer durch, so verpuppte sich nur der Vorderkörper. Diese und andere Versuche zeigten, daß die Verpuppung durch einen Blutfaktor zustande kommt, der im Kopf gebildet wird und sich über den Kreislauf im ganzen Körper ausbreitet. Er ist auch dafür verantwortlich, daß jede Raupe vor der Verpuppung verschiedene Instinkthandlungen vornimmt: Sie hört auf zu fressen, läßt sich an einem Faden vom Baume herab, wird lichtscheu, gräbt sich in den Boden ein oder umspinnt sich mit einem Kokon. Nachdem es gelungen war, durch Einspritzen von Blut verpuppungsreifer Raupen bei jüngeren Larven eine Metamorphose auszulösen, bestand eigentlich über die hormonale Natur des

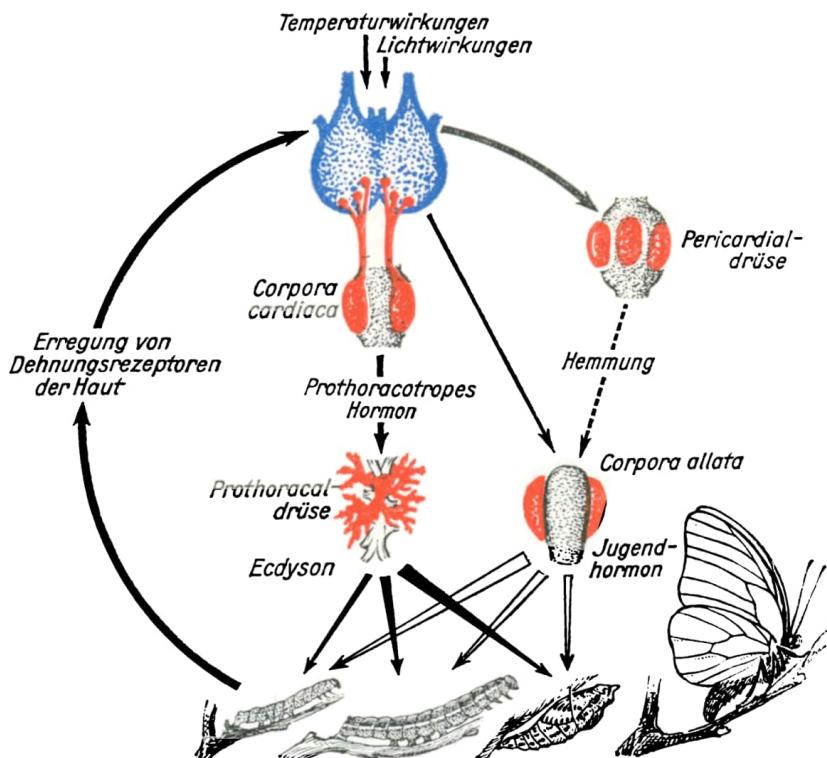
Vorganges kein Zweifel mehr. Heute wissen wir, daß die neurokrinen Zellen des Gehirns an das Blut ein sogenanntes prothoracotropes Hormon abgeben, das die Prothoracaldrüse zur Sekretion anregt und so die Verpuppung auslöst bzw. die Umwandlung zum fertigen Insekt veranlaßt. Diese Drüse liegt — wie der Name schon sagt — im Prothorax, den vorderen Brustsegmenten des Insektenkörpers. Bei manchen Arten heißt sie auch Ventraldrüse.

Man kann bei der Seidenraupenpuppe *Hyalophora* die Weiterentwicklung zum fertigen Insekt stoppen, wenn man das Gehirn herausoperiert. Solche enthirnten Puppen wurden aufeinandergepropft, so daß sich ein Säftestrom zwischen den Tieren entwickeln konnte. Pflanzt man nun einer dieser Puppen das funktionsbereite Gehirn eines weiteren Tieres ein, so regt dessen prothoracotropes Hormon die Prothoracaldrüsen sämtlicher Propftiere an, und die Entwicklung zum Schmetterling setzt in der ganzen Kette ein.

In den fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts machte sich der Nobelpreisträger Butenandt mit seinem Mitarbeiter Karlson daran, die Metamorphosehormone der Insekten zu isolieren. Für diesen Zweck erwarb er 20 Zentner Seidenspinnerkokons. Die Puppen wurden chemisch verarbeitet, und am Ende blieben 25 mp (Millipond) Kristalle übrig, die zu einer Analyse und zum Wirkungstest an Maden der Schmeißfliege *Calliphora* ausreichten. Der Stoff war ein Steroidkörper, also von einer Grundstruktur wie die Geschlechtshormone der Wirbeltiere, und erhielt den Namen Ecdyson. Zur Verpuppung einer Made genügten 0,0075 γ (Gamma) Hormon, eine Menge, die nun *Calliphora*-Einheit heißt. Ein Gamma ist aber der millionste Teil eines Ponds. Eine Schmetterlingsraupe benötigt zehn Gamma zur Metamorphose.

Ecdyson ist also das Verpuppungshormon, das in der Prothoracaldrüse gebildet wird. Es befindet sich im Gleichgewicht mit einem zweiten Wirkstoff, dem Jugendhormon, das von den Corpora allata erzeugt wird. Zwischen den Häutungen wird die Tätigkeit dieser Drüse von einem Wirkstoff der herznahen Pericardialdrüse gebremst. Kurz vor einer Häutung werden die Corpora allata durch das Gehirn auf dem Nerven- oder Hormonweg enthemmt bzw. erregt, und das Jugendhormon erscheint im Blut. Bei den Larvenhäutungen hat es gegenüber dem Ecdyson ein großes Übergewicht, daher entstehen erneut Larven. Zum Schluß jedoch überwiegt das Ecdyson, und es bildet sich eine Puppe und darin das fertige Insekt. Auch bei Gliedertieren, die sich nicht verpuppen, ist das Hormon an der Fertigstellung des Endzustandes maßgeblich beteiligt.

Das Verpuppungs- oder Häutungshormon greift an den Genen der



Hormonwirkungen bei der Umwandlung der Raupe in den Schmetterling

Zellen an. Spritzt man es Mückenlarven (*Chironomus*) ein, so treten in den Chromosomen aktivierte Stellen auf. Dabei genügt ein Ecdysonmolekül für ein Chromosom. Dies hat eine Veränderung des Baustoffwechsels zur Folge, und damit setzt die Metamorphose ein. Der Zeitpunkt einer Häutung wird durch das Wachstum der gefräßigen Larve bestimmt. Die steigende Hautspannung wird von Dehnungsrezeptoren über das Bauchmark dem Gehirn gemeldet, das nun reflektorisch in beschriebener Weise die Corpora allata und die Prothoracal-drüse anregt. Die neurokrinen Hirnzellen können aber auch durch Kälte zur Sekretion gebracht werden. Dies spielt beim jahreszeitlichen Verpuppungsrhythmus eine Rolle.

Die Insektenhormone sind ebenfalls für die Regeneration wichtig. Solange eine Larve sich häutet, wachsen auch die abgebrochenen

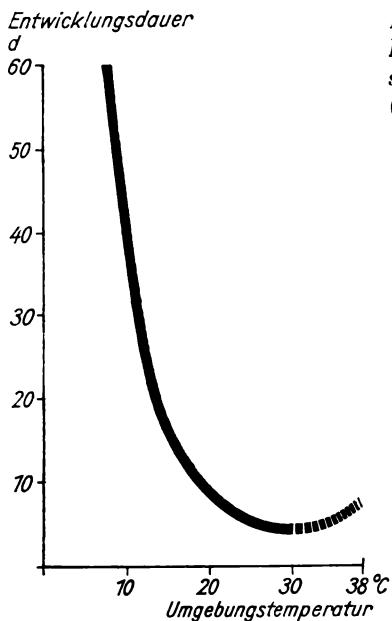
nen Beine beim nächsten Häutungsvorgang wieder neu. Vielleicht kommt auch für den Menschen die Zeit, da man die durch Krankheit oder Unfall zerstörten Organe wieder ersetzen können, indem man die Wunde mit einem »Häutungshormon« bestreicht.

Das Häutungshormon der Krebse — das Crustecdysone — ist in seinem chemischen Aufbau dem Ecdyson äußerst ähnlich und auch bei Insekten wirksam. Umgekehrt löst Ecdyson ebenfalls bei Krebsen eine Häutung aus. Das Crustecdysone soll ein Produkt des X-Organ oder der Sinusdrüse sein. Bei der Strandkrabbe wird dagegen die Häutung durch ein Hormon der Sinusdrüse gehemmt, und das Häutungshormon entstammt wohl der Carapaxdrüse. Der ganze Vorgang läuft bei Krebsen in folgenden Phasen ab: Zuerst wird Wasser aufgenommen, und der Krebs schwollt; die alte Haut wird entkalkt, im Blut steigen Kalzium- und Phosphatgehalt an; in der neuen Haut lagern sich dafür Kalk und Chitin ab, das aufgenommene Wasser wird durch wachsendes Gewebe verdrängt.

Sparflamme oder volle Glut?

Das eingefrorene Leben

Eine alte Erfahrung lehrt, daß Lebensmittel lange genießbar bleiben, wenn man sie im Kühlschrank aufbewahrt. In der Wärme werden sie dagegen von Bakterien und Pilzen angegriffen. Je wärmer es ist, um so höher ist der Energieumsatz der Mikroorganismen, und desto schneller vermehren sie sich. Auch bei Pflanzen gibt es vergleichbare Erscheinungen: Im kühlen Boden keimen die Samen nur langsam, und das Wachstum ist sehr verzögert; in warmer Erde und warmer Luft entwickeln sich dagegen Pflanzen schnell. Bei den meisten Tierarten ist es ähnlich, weil sie wechselwarm (poikilotherm) sind und alle Schwankungen der Umgebungstemperatur mitmachen müssen. Nur Mensch, Säugetier und Vogel bilden eine Ausnahme, sie sind gleichwarm oder homoiotherm. Wenn man bei einem Insekt, Frosch oder Fisch die Herz- oder Atmungsfrequenz, die Leitungsgeschwindigkeit der Nerven, die Wellenfrequenz der bioelektrischen Hirnrhythmen, den Sauerstoffverbrauch oder andere Lebensvorgänge untersucht, findet man, daß sie temperaturabhängig sind: Je wärmer es ist, um so schneller laufen sie ab. Es läßt sich beweisen, daß alle Lebenserscheinungen, die auf der Basis des Stoffwechsels ablaufen, in dieser charakteristischen Weise von der Temperatur abhängen. Das liegt daran, daß die Reaktionsgeschwindigkeit bei chemischen Umsetzungen mit steigender Temperatur zunimmt.



Die Entwicklungsdauer von Eiern der Mehlmotte (*Ephestia kühniella*) verkürzt sich mit steigender Umgebungstemperatur (RGT-Regel)

Van't Hoff konnte zeigen, daß bei einer Temperaturerhöhung von 10°C die chemischen Reaktionen zwei- bis viermal schneller ablaufen. Der Temperaturquotient (Q_{10}) beträgt also etwa drei. Daher schlägt ein Froschherz bei 15°C etwa dreimal so schnell wie bei 5°C und bei 25°C etwa dreimal so schnell wie bei 15°C . Die van't Hoff'sche Regel oder RGT-Regel (Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel) gilt für die Wechselwärmen und für die isolierten Organe aller Tiere. Die graphische Darstellung des Gesetzes ergibt eine gekrümmte (etwa exponentiell) ansteigende Kurve.

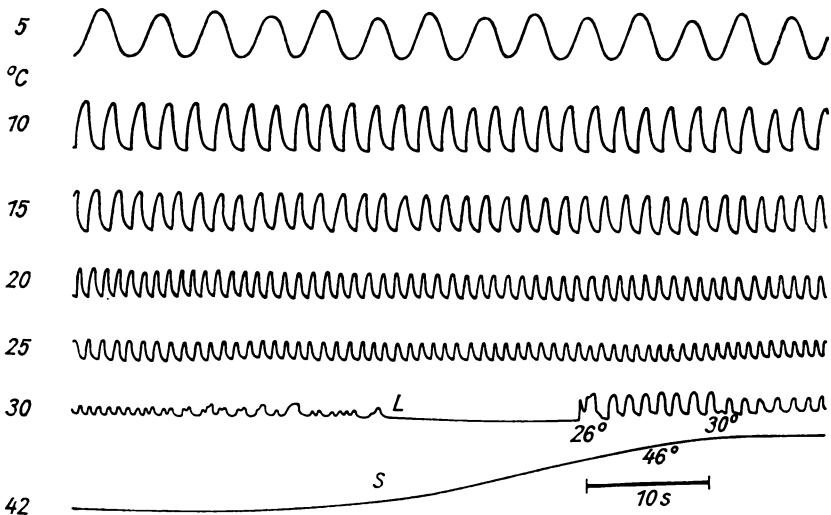
Erwärmst man unser Froschherz bis auf 30°C , verliert die RGT-Regel ihre Gültigkeit: Die Schlagfolge wird nun unregelmäßig, und schließlich bleibt das Herz stehen. Auch bei anderen Organen werden Stoffwechsel und Funktion durch zu große Wärme blockiert. Die Wärmelähmung des Froschherzens ist nicht tödlich, denn nach Abkühlung schlägt es weiter. Die Lähmungstemperatur hängt von der Gewöhnung, der Akklimatisation, ab, eigentlich aber von der Temperaturanpassung (Adaptation) der Zellfermente.

Erwärmst man ein Froschherz auf etwa 44°C , stirbt es den Wärmemord. Bei dieser Temperatur beginnt nämlich in vielen lebenswichtigen Organen die Gerinnung des Zelleiweißes und damit die Zer-

störung der Enzyme. Auch die Gewebe der Säuger und Vögel werden etwa bei der gleichen Temperatur abgetötet. Wechselwarme Tiere haben teils niedrigere, teils höhere Todestemperaturen (Letaltemperaturen), es ist aber keineswegs immer das Herz, das seine Höhe bestimmt. Ein Wechseltierchen stirbt nach einer Stunde Aufenthalt bei 37°C , ein Regenwurm bei 29°C , ein Frosch bei 33°C , die Kopflaus bei $46,5^{\circ}\text{C}$, Fliegen bei 43°C bis 47°C . Wüstenheuschrecken vertragen 60°C , verschiedene Krebse und Einzeller 50°C bis 70°C , und manche Bakterien sterben erst bei 85°C . Die hohen Letaltemperaturen erklären sich durch physiologische Adaptation und erbliche Auslese. In beiden Fällen werden die Zellenzyme an die extremen Bedingungen angepaßt.

Eine starke Abkühlung des Organismus führt sehr häufig zum Kältetod. Bei den Warmblütern versagen zuerst die Nervenzellen des Gehirns und das Herz. Die bioelektrische Tätigkeit der Großhirnrinde wird unterhalb 30°C anomal und verschwindet bei etwa 22°C völlig. In diesem Bereich geht auch das Bewußtsein verloren. Die Zentren des Hirnstamms arbeiten dagegen noch bei tieferen Temperaturen, daher erlischt die Atmung der Säugetiere erst zwischen 20°C und 14°C . Auch das Herz versagt nun, und damit tritt der Kältetod ein.

Der Einfluß der Temperatur auf das isolierte, schlagende Froschherz (RGT-Regel); L Wärmelähmung, sie wird durch Abkühlung rückgängig gemacht; S Wärmestarre (Wärmetod), sichtbar an der Kontraktur



Jungtiere und winterschlafende Säuger bilden eine Ausnahme. Sie können ohne oder mit zusätzlicher Narkose auf 10°C oder gar 5°C abgekühlt werden, ohne daß ein Atmungs- oder Herzstillstand eintritt. Bei erwachsenen Menschen und ausgewachsenen Säugetieren und Vögeln kommt es normalerweise nicht zu einer solchen Unterkühlung (Hypothermie), da sie eine Temperaturregulation besitzen.

Vielfach hat man Ratten und andere Säuger trotz Blockierung von Herz und Atmung auf 0°C oder sogar bis zur Eisbildung abgekühlt. Der Stoffwechsel ist dann so gering, daß der Organismus auf die Zufuhr von Sauerstoff über lange Zeit verzichten kann. Viele solcher Tiere leben nach Wiedererwärmung weiter. Die Hypothermie hat auch bei Operationen am Menschen Anwendung gefunden und wird zu Unrecht als »künstlicher Winterschlaf« bezeichnet. Die Senkung der Körpertemperatur auf 30°C oder 25°C erfolgt über das Blut, das aus dem Kreislauf vorübergehend abgeleitet, mit Sauerstoff angereichert und auf 5°C abgekühlt wird. Die Methode erlaubt es, längere Operationen am stillstehenden Herzen durchzuführen, ohne daß es in Sauerstoffnot gerät.

Unterkühlt man wechselwarme Tiere, so erlöschen die lebenswichtigen Organfunktionen viel später als bei Warmblütern. Im allgemeinen sind sogar Temperaturen bis 0°C hinunter ungefährlich. Eidechsen, Frösche, Schnecken, Insekten verbringen die kalte Jahreszeit in Winterstarre bei Temperaturen, die etwas ober- oder unterhalb des Gefrierpunktes liegen. Fische kommen dadurch manchmal zu Tode, weil die Kiemendeckelbewegungen oder die Osmoregulation versagen. Seefische der Polargebiete leben dagegen bei einer Wassertemperatur von $-1,7^{\circ}\text{C}$, erstarren aber nicht und bleiben sogar recht beweglich. Die erstaunliche Fähigkeit, jetzt noch den Zellstoffwechsel aufrechtzuerhalten, hängt auch hier mit besonderen Eigenschaften der Enzyme zusammen.

Verschiedene Fische und Insekten sollen den Winter in den Gebieten ewigen Eises im hartgefrorenen Zustand bei -40°C überdauern. Manche Arten überstehen ihn jedoch nur, wenn sie oberflächlich vereist sind, und sterben, sobald innere lebenswichtige Organe mit betroffen sind. Im Experiment friert man Goldfische, Heringe, Insekten oder Würmer ein, indem man sie in flüssiges Gas (Helium, Stickstoff) taucht. Das Wasser der Zellen erstarrt bei so tiefen Temperaturen — etwa um -180°C — zu einer glasigen Masse, und es bilden sich keine Kristalle. Beim Erwärmen muß der Taupunkt möglichst übersprungen und gleichfalls eine Entstehung von Eiskristallen verhindert werden, da diese die Zellstrukturen zerstören und das Leben

töten würden. Auf solche Weise behandelte Tiere überleben die Vereisung zu einem hohen Prozentsatz.

Diese Methode des »Schnelleinfrostens« benutzt die Natur nicht. Beim winterlichen Einfrieren entstehen daher auch Eiskristalle im Blut. Es kommt aber vor allem darauf an, daß die Zellen erhalten bleiben. Das wird durch Wasserabgabe und Eindickung der Zellsäfte auf dem Wege des langsamen Ausfrierens erreicht. Die entwässerten Gewebe haben nämlich eine erhöhte Widerstandsfähigkeit (Frostresistenz). Vielfach tritt eine Konzentrierung der Körperflüssigkeiten auch schon im Herbst als Vorbereitung auf den Winter ein.

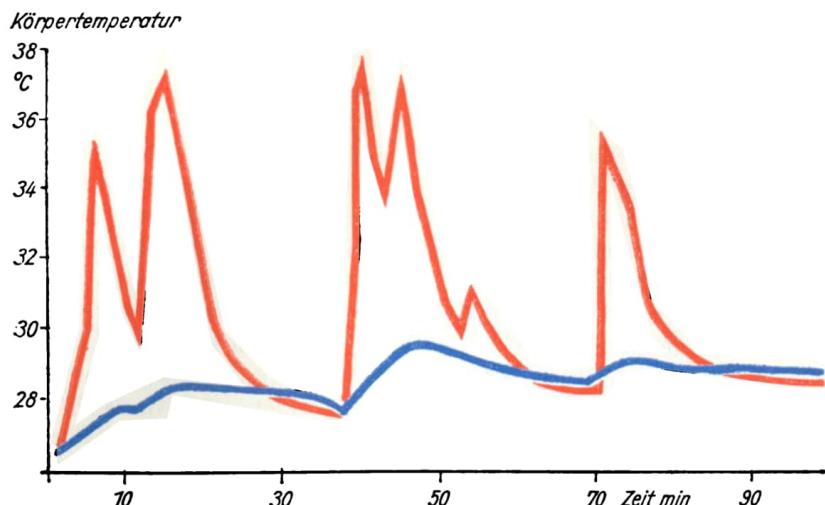
Ähnlich wie man wechselwarme Tiere einfrieren kann, gelingt auch eine Kältekonservierung von isolierten Warmblüterorganen. Rote Blutkörperchen und tierischer Samen (Spermatozoen) bewahrt man über Monate bei -70°C bis -95°C auf und benutzt sie später zur Blutübertragung bzw. zur künstlichen Besamung in der Tierzucht. Menschliches Gewebe kann auf -272°C abgekühlt werden und lebendig bleiben.

Zellen, die man bei einer Temperatur von -200°C aufbewahrt, können weder durch Sauerstoffmangel, Gifte noch Röntgenstrahlen geschädigt werden, weil ihr Stoffwechsel stillsteht. Sie sind praktisch unsterblich. So konservierte lebende Materie könnte über unbegrenzte Zeit im Weltraum schweben. Vielleicht gibt es Planeten, deren Leben durch »Impfung« aus dem Kosmos entstanden ist.

Jeder schützt sich, so gut er kann

Die Wechselwärmen sind nicht völlig schutzlos den Temperaturschwankungen der Umgebung ausgesetzt, sie kämpfen vielmehr mit unterschiedlichen Mitteln gegen zu große Wärme und Kälte an: mit physiologischen Regulationen, biochemischen Anpassungen und besonderen Verhaltensweisen.

Ein Nachtfalter oder Maikäfer, den wir nach einer kühlen Nacht von einem Blatt ablesen, bewegt sich kaum. Seine Glieder sind steif vor Kälte, die Flügel nicht gebrauchsfähig. Trotzdem sind gerade Nachtschmetterlinge und Maikäfer nachts aktiv. Um bei kühler Witterung überhaupt fliegen zu können, erhöhen sie vor dem Start ihre Körpertemperatur. Sie schwirren mit den Flügeln und verstärken die Sauerstoffaufnahme durch Pumpbewegungen des Leibes. Die heftige Muskeltätigkeit erzeugt »tierische Wärme« und physikalische Reibungswärme. Bei einer Umgebungstemperatur von 11°C erwärmt



Durch Schwingen mit den Flügeln steigert der Schmetterling (*Cecropia*) periodisch seine Körpertemperatur; blau — Hinterleib, rot — Brust

sich ein Schmetterling in sechs Minuten von 11°C auf 33°C . — Wechselwarme Tiere mit großen Muskelmassen haben es leichter, beträchtliche Mengen von Stoffwechselwärme zu erzeugen. Daher haben Riesenschlangen eine höhere Temperatur als die Umgebung, und manche nutzen dies aus, um ihre Eier auszubrüten. Der Thunfisch erreicht sogar Körpertemperaturen, die 10°C bis 14°C über der des Wassers liegen. Honigbienen enthalten als ganzes Volk gleichfalls eine beträchtliche Menge an Muskulatur, produzieren daher sehr viel Wärme und erreichen eine Stocktemperatur von etwa 35°C , was auch für die Entwicklung der Larven am günstigsten ist. Im Winter vereinigt sich der Schwarm zu einer Traube, die sich wie ein einheitlicher Organismus verhält: Die außen hängenden Tiere dienen als Temperaturläufer, sie beginnen bei Kälte zu laufen und zu schwingen und reizen dadurch die im Inneren sitzenden Insekten. Daher entstehen in der Traube Unruhe, gesteigerte motorische Aktivität und infolgedessen mehr Wärme. Bei Außentemperaturen von -20°C misst man in der Traube 15°C bis 25°C , und bei einer Umgebungstemperatur von -5°C bis 10°C sogar 20°C bis 30°C . Der hohe Stoffwechsel erfordert auch im Winter eine Nahrungsaufnahme.

Einige Regulationen der Wechselwärmen beruhen auf einer Veränderlichkeit der Hautfarbe. Ein amerikanischer Leguan, der Rotkehl-

anolis, ist bei tieferen Körpertemperaturen dunkel und nimmt dadurch Wärmestrahlen der Sonne sehr gut auf. Steigt seine Temperatur auf 40 °C, so erblaßt die Haut, und die einstrahlende Wärme wird reflektiert. Die Förderung oder Hemmung der Wärmeaufnahme erklärt sich in diesem Falle allein aus den besonderen Fähigkeiten der Farbzellen (Chromatophoren), denn ein ausgeschnittenes Hautstück verhält sich in der gleichen zweckmäßigen Weise. In den Chromatophoren befinden sich nämlich muskelähnliche Elemente, deren Kontraktionszustand — und damit auch die Pigmentausbreitung — von der Temperatur abhängt.

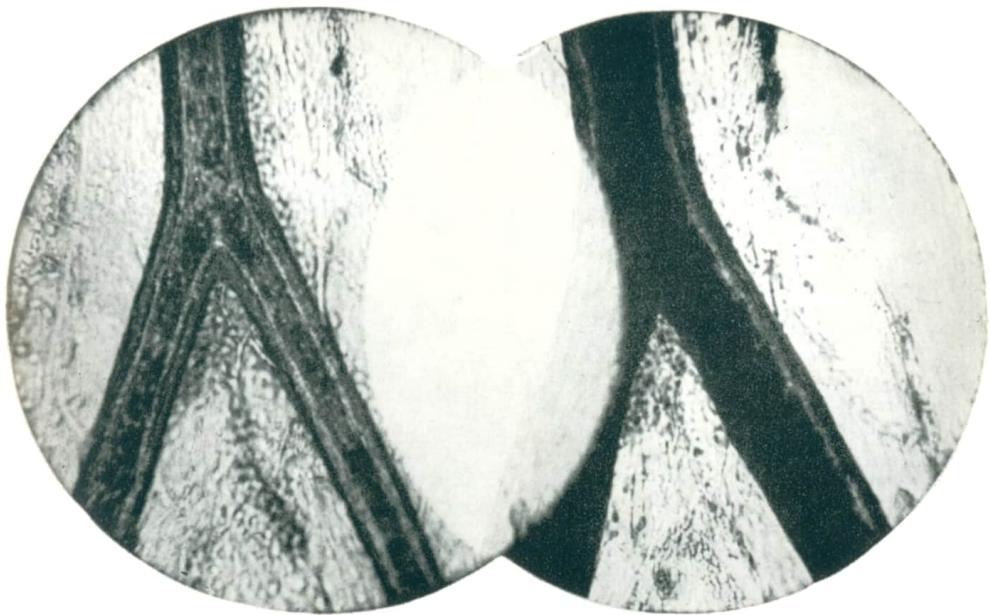
Der Wüstenleguan (*Dipsosaurus*) aus Arizona öffnet bei großer Wärme das Maul und hechelt. Die Blutgefäße des Mundes sind erweitert, und durch die rasche Ventilation werden Wärme und Wasserdampf abgegeben. Das Hecheln oder Hacheln ist ähnlich wirkungsvoll wie das Schwitzen: Bei der Verdampfung von einem Pond Wasser werden dem Körper 0,54 kcal Wärme entzogen. Auch Insekten nützen dies aus, besonders weil auch die Haut bei großer Wärme durchlässiger für Wasserdampf wird. Beispielsweise belüften Laufkäfer mit Pump- und Flügelbewegungen ihr Tracheensystem und fördern so die Verdunstung.

Neben dem Hecheln und der Tracheenventilation, die Reflexe darstellen, ausgelöst durch Thermorezeptoren, gibt es bei den Wechselwärmen auch sinnvolle Verhaltensweisen. Die einfachste besteht darin, daß das Tier den Ort zu großer Wärme oder Kälte verläßt und — geleitet durch seinen Temperatursinn — sich einen behaglicheren Platz sucht, möglichst einen, der seiner sogenannten Vorzugstemperatur entspricht. Ein Pantoffeltierchen bevorzugt 26 °C, ein Süßwasserpoly 20 °C, eine Feuerwanze 40 °C und ein Laufkäfer 26 °C. Ein Liebhaber extremer Kälte ist der Gletscherfloh (*Isotoma saltans*), ein Springschwanz, der die Schneeflächen der Hochgebirge bewohnt. Seine Vorzugstemperatur beträgt 0 °C bis — 4 °C. Bei noch größerer Kälte versteckt er sich in Spalten und Ritzten, wo Temperaturen um — 4 °C herrschen. Die Eier dieses Tieres brütet die Sonnenwärme aus. Auch der Alpenstrudelwurm (*Crenobia alpina*), ein Bewohner kalter Gebirgsbäche, fühlt sich bei 0 °C besonders wohl. — Die Vorzugstemperatur ist veränderlich und hängt von der thermischen Adaptation ab. Sie ist daher bei der gleichen Art in wärmeren Ländern höher als in kälteren. Durch Steigerung der Adaptationstemperatur lassen sich bei Bitterling und Schleie die Vorzugstemperaturen künstlich erhöhen. Fische zeigen auch einen jahreszeitlichen Rhythmus: Im Winter bevorzugen sie niedrigere Temperaturen als im Sommer.

Wärmeliebende Tiere wie Feuerwanzen, Schmetterlinge, Kriechtiere suchen gerne sonnige Plätze auf und lassen sich dort aufwärmen. Bei einer Eidechse steigt trotz kalter Luft dabei die Körpertemperatur von 9 °C auf 40 °C an. Mit der Erwärmung vermehren sich Munterkeit und Muskeltätigkeit, und dadurch wird der Temperaturanstieg noch weiter gefördert. — Bei staatenbildenden (sozialen) Insekten hat die Wärmeliebe auch eine brutbiologische Bedeutung: Ameisen transportieren ihre Larven in diejenigen Stockwerke des Baues, die eine günstige Temperatur haben. Diese liegt bei der Roten Waldameise zwischen 23 °C und 29 °C. Bei Kälte verschließen die Tiere die Nesteingänge, und manche Arten passen sogar die Form ihrer Hügelbaue an Sonnenlage und Wärmeverhältnisse an. — Eine australische Termitie (*Hamitermes meridionalis*) baut sogenannte Kompaßnester. Diese turmartigen Gebilde sind so orientiert, daß die Breitseiten nach Ost und West, die Schmalseiten nach Nord und Süd zeigen. Dadurch verliert die Mittagssonne einen Teil ihrer Wirkung. Einen ähnlichen Effekt erreichen Schmetterlinge, wenn sie bei zu starker Sonne die Flügel zusammenklappen und deren Kante gegen die Strahlen stellen. Bei schwacher Sonne breiten sie dagegen die Flügel aus, um recht viel Wärme aufzufangen.

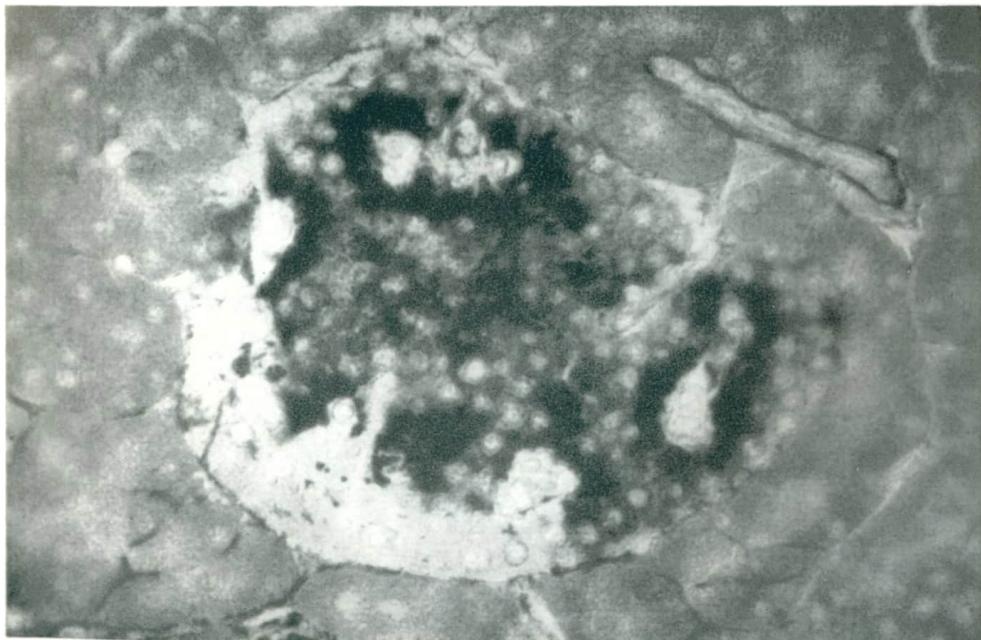
Auch die Kühlwirkung verdunstenden Wassers wird bei thermoregulatorischen Verhaltensweisen ausgenutzt: Einzellebende und soziale Bienen tragen es in das Nest und beschleunigen durch Fächeln mit den Flügeln die Verdunstung.

Weit verbreitete Methoden, die Gefahren extremer Temperaturen zu überwinden, bestehen in einer Steigerung der Widerstandsfähigkeit (Resistenz) gegen Wärme und Kälte mit physiologischen oder biochemischen Mitteln. Bei der Weinbergschnecke und bei Insekten wird die Resistenz gegen Kälte durch Eindickung der Körpersäfte im Herbst erhöht. Fische der Eismere leben im Sommer bei einer Wassertemperatur von 5 °C, und die Gefrierpunktserniedrigung ihres Blutplasmas beträgt 0,8 °C. Im Winter sinkt die Umgebungstemperatur auf — 1,8 °C, und gleichzeitig verschiebt sich auch der Gefrierpunkt des Blutes auf — 1,5 °C. Die Gefahr einer Vereisung wird dadurch kleiner. Bei der Miesmuschel erhöht ein Zusatz von verschiedenen Zuckerarten, zum Beispiel Sorbit, oder von Glyzerin zum Wasser die Frosthärté der Gewebe. Einige Insekten besitzen diese »Frostschutzmittel« auch natürlicherweise, sie vermindern die Gefahr einer Eisbildung, denn der Gefrierpunkt der Körpersäfte kann so bis auf — 17 °C heruntergehen.



Verengung von Blutgefäßen in den Mesenterien des Frosches durch Adrenalin, linkes Teilbild (S. 32)

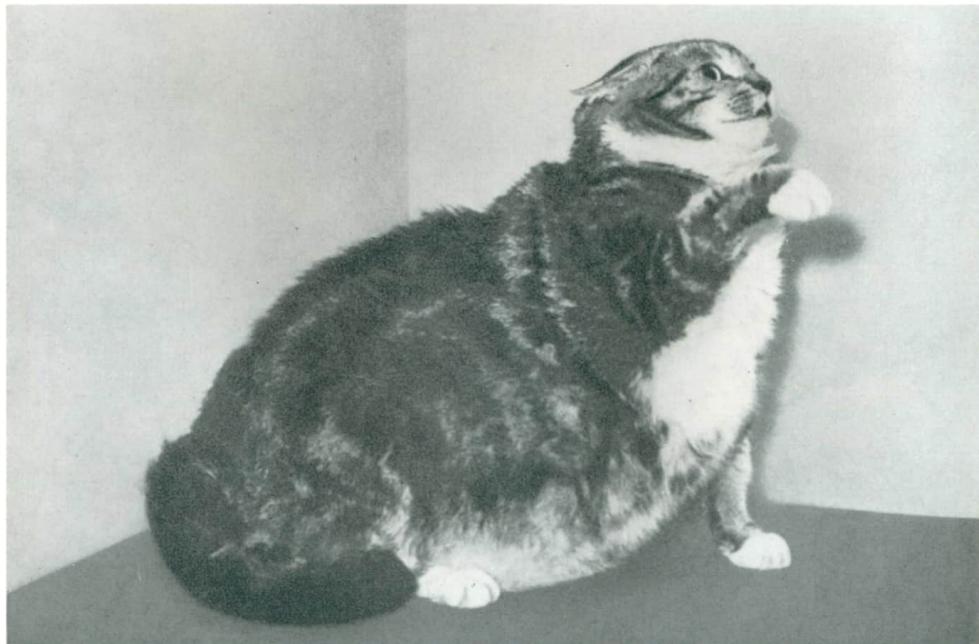
Darstellung des Insulins mit Pseudoisocyanin in einer Langerhansschen Insel des Feldhamsters; A glukagonhaltige A-Zellen, B insulinhaltige B-Zellen (S. 86)





Regnier de Graaf legte im 17. Jahrhundert als erster Speicheldrüsen- und Bauchspeicheldrüsenfisteln an, die er mit Auffanggefäßern für die Verdauungssäfte verah (S. 72)

Fettsucht bei einer Katze mit enthemmter Freßgier, erzeugt durch eine Zerstörung im Zwischenhirn (Hypothalamus) (S. 82)

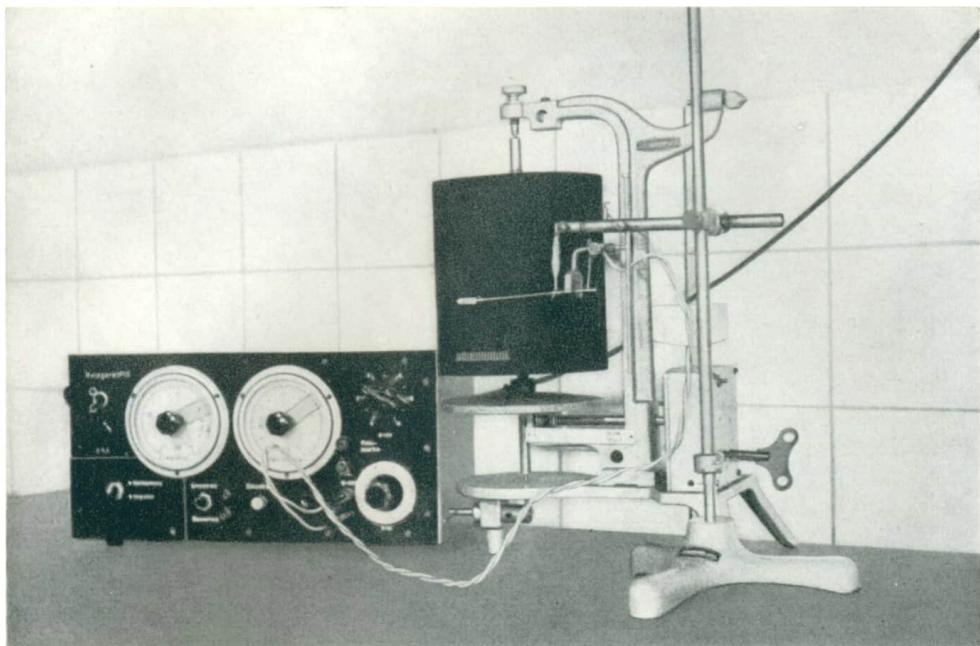




Feldhamster *Cricetus cricetus* in Winterschlafstellung (S. 122)

Entfaltetes Duftorgan am männlichen Genitalapparat des Schmetterlings *Zygaena fausta* (S. 279)





Versuchsanordnung zum Auslösen und Aufzeichnen von Muskelkontraktionen. Der im Stativ eingespannte Muskel wird durch ein elektronisches Reizgerät (links) zur Kontraktion gebracht, die auf einem Rußkymographion (Mitte) aufgezeichnet wird (S. 197)

Osmotische Hämolyse von Säugetierblut. In der Glasschale mit 0,9%iger Kochsalzlösung (rechts) bleiben die Blutkörperchen erhalten, die Flüssigkeit ist „deckfarbig“; in der Schale mit dem Leitungswasser (links) platzen die Erythrozyten, die entstehende Hämoglobinlösung ist „lackfarbig“ und die Schrift lesbar (S. 127)



Die Hitzeresistenz wird durch einen Aufenthalt in der Wärme und die Kälteresistenz durch niedrige Temperaturen gesteigert. Auch die Energieleistungen des ganzen Körpers oder einzelner Organe zeigen solche Anpassungen. Beispielsweise ist bei einer sinnvollen Kälteadaptation der Stoffwechsel eines Tieres bei 10 °C so groß wie er vor der Anpassung bei 25 °C war. Die Organe des Kaltblüters vollbringen jetzt bei der tieferen Temperatur dasselbe, was sie vorher bei der höheren geleistet haben. Die Kälteadaptation führt also zu einer relativen Beschleunigung der Lebensprozesse, die Wärmeadaptation zu einer Verlangsamung. Daneben gibt es auch Fälle von umgekehrter, »paradoxa« Reaktionsweise. Hier wird die Hitzeresistenz durch einen Wärmeaufenthalt verschlechtert, es handelt sich also nicht um einen sinnvollen Vorgang. Die Wärmeanpassung dauert bei Insekten und beim Zwergwels nur Stunden bis einen Tag, die Kälteadaptation benötigt beim Hummer 22 Tage, bei Fischen 18 Tage.

Untersuchungen an isolierten Organen haben erwiesen, daß die Adaptation das Gehirn, die Skelettmuskeln, das Herz und sogar einzelne Zellenzyme in unterschiedlichem Grade betreffen kann. Beim Aal bestimmt der Anpassungszustand des Kopfes den des ganzen Körpers. An diesen Vorgängen können bei Wirbeltieren die Schilddrüsenhormone und andere unbekannte Substanzen beteiligt sein. Im Blute kaltadaptierter Fische sind nämlich Stoffe enthalten, die bei einer Einwirkung auf isoliertes Muskelgewebe dessen Energieumsatz steigern.

Vorteil des warmen Blutes

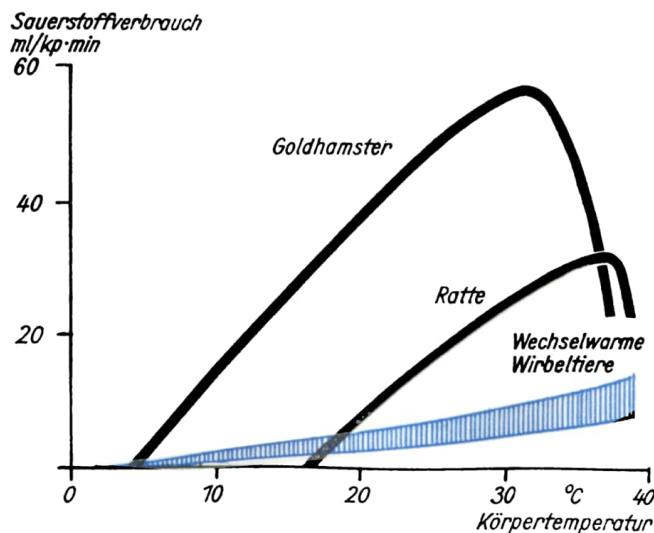
Nur zwei Klassen von Wirbeltieren sind unter der Vielzahl von Lebewesen in ihrer Körpertemperatur unabhängig von der Umgebung: Vögel und Säugetiere. Der große Vorteil des warmen Blutes kommt dadurch zum Ausdruck, daß sie die ganze Erde besiedelt haben, von den heißen Gebieten am Äquator bis zu den Eisfeldern und Tundren, sowohl auf dem Boden als auch in der Erde, im Wasser und in der Luft.

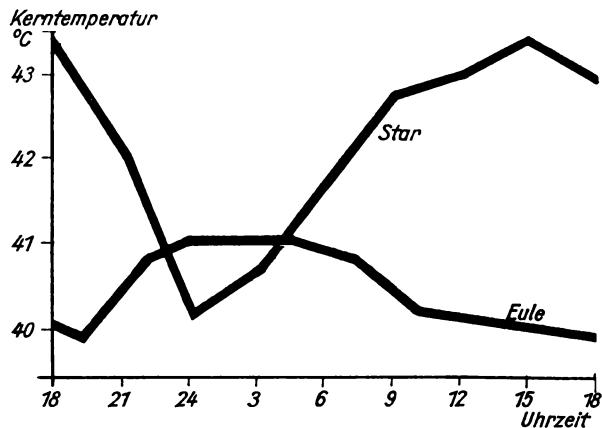
Als sich die Säugetiere und Vögel aus den Kriechtieren entwickelten, bekamen sie nicht nur warmes Blut und die Fähigkeit der Temperaturregulation, sondern es änderten sich auch die Eigenschaften der Körperzellen. Bei gleicher Temperatur haben isolierte Organe von Homioothermen einen höheren Umsatz als bei Wechselwärmen, und das Herz kleiner Säuger schlägt viel schneller als das eines vergleichbaren poikilothermen Wirbeltieres. Jedoch hat die Warmblütigkeit

auch Nachteile gebracht: Die Gewebe sind kälteempfindlicher geworden, der Kältetod durch Lähmung des Atemzentrums tritt schon um 20 °C herum ein. Die Zellenzyme können bei tiefen Temperaturen nicht mehr arbeiten, besonders bei den inneren Organen. Nur manche Gewebe, etwa die Nervenfasern in den Füßen der Vögel, vertragen auch niedrigere Temperaturen, teilweise bis 0 °C, ohne leistungsunfähig zu werden.

Prüft man mit einem Thermometer oder Thermoelement die Temperatur an verschiedenen Stellen des Körpers, stellt man fest, daß Haut und Unterhaut und zum Teil die daruntergelegene Muskulatur sowohl warm als auch kalt sein können, je nach der Außentemperatur. Sie bilden die Schale und umgeben den Kern, der aus Bauch- und Brustraum, Gehirn und tiefergelegenen Muskelpartien besteht. Er ist immer gleich warm, seine Temperatur beträgt beim Menschen und Elefanten 37 °C, bei der Ziege 39 °C, beim Schnabeltier 32 °C; beim Zaunkönig mißt man 43 °C, bei der Amsel 44,5 °C. Vögel haben also wärmeres Blut als Säugetiere, das Maximum beträgt 45 °C. Genau genommen sind diese Zahlen nur Näherungswerte, denn die Körpertemperatur zeigt einen Tag-Nachtrhythmus: Bei Nachtieren ist sie nachts um 1 °C bis 2 °C höher als am Tage, bei Tagtieren ist es umgekehrt.

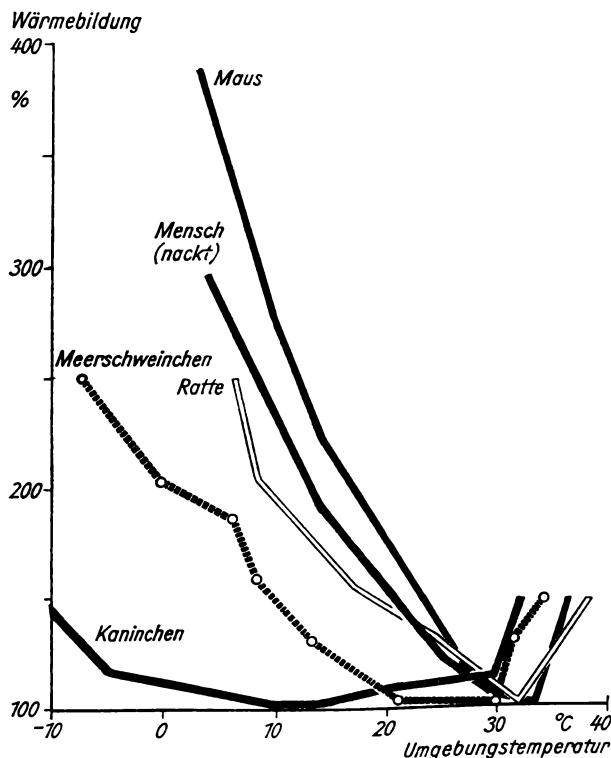
Die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Körpertemperatur bei zwei Warmblütern und bei wechselwarmen Wirbeltieren (Lurch, Fisch, Kriechtier)





Der tägliche Temperaturrhythmus beim Tagtier (Star) und Nachttier (Eule).

Der Stoffwechsel der Warmblüter ist bei Grundumsatz-Temperatur am niedrigsten, bei tieferen und höheren Umgebungstemperaturen steigt er an; Ordinate: Umsatzsteigerung in % des Grundumsatzes (= 100 %)

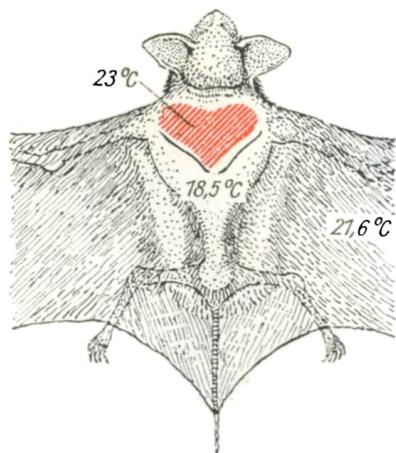


Die hohe Körpertemperatur kommt über die Wärmebildung durch den Zellstoffwechsel zustande, besonders in Muskulatur, Leber, Gehirn und Herz. Die Wärme wird durch das Blut auch auf alle anderen Organe verteilt. Bei äußerer Kälte geht durch Strahlung, Leitung und Luftbewegung (Konvektion) viel an die Umgebung verloren, daher muß auch mehr erzeugt werden. Die Muskulatur beginnt nun mit ihrer Arbeit im Dienste der chemischen Thermoregulation: Ihr Tonus steigt an, schließlich kann es sogar zu Kältezittern und »Zähneklappern« kommen. Die chemische Regulation setzt ein, wenn die Umgebung sich einige Grade unter Indifferenztemperatur abgekühlt hat und die physikalischen Mittel nicht ausreichen. Die Neutraltemperatur liegt bei 35°C (Sperling), 29°C (Taube), 34°C (Maus) oder 30°C (unbekleideter Mensch). Bei großer Kälte kann drei- bis achtmal soviel Wärme gebildet werden wie unter Grundumsatzbedingungen.

Die chemische Abwehr gegen Kälte wird durch die Ausschüttung von stoffwechselsteigernden Hormonen unterstützt. Besonders kommt es zu einer Aktivierung von Mark und Rinde der Nebenniere sowie der Schilddrüse. Die Thyroxinwirkung macht sich jedoch frühestens nach einem Tag bemerkbar; erst dann steigt der Umsatz infolge Entkoppelung der Atmungskette an.

Schon vor hundert Jahren entdeckte man bei Igel, Murmeltier und anderen winterschlafenden Säugetieren zwischen den Schulterblättern

Die Lage der sogenannten Winterschlafdrüse (braunes Fett) bei einer Fledermaus und Thermogramm einer Fledermaus, die aus dem Winterschlaf erwacht: Das braune Fett erwärmt sich am schnellsten



und längs der Wirbelsäule bis hinunter zur Nierengegend ein braunes Fettorgan, die sogenannte Winterschlafdrüse. Inzwischen weiß man, daß sie auch bei anderen Säugern, sogar dem Menschen, in den ersten Tagen oder Wochen nach der Geburt vorkommt; später verschwindet sie. Das Rätsel des braunen Fettes wurde dadurch gelöst, daß man bei einem frierenden Kaninchen- oder Katzenbaby oder bei einem erwachenden Winterschläfer die Temperatur, Durchblutung und den Sauerstoffverbrauch dieses Gewebes bestimmte. Es zeigte sich, daß immer, wenn die chemische Thermoregulation in Anspruch genommen wird, alle drei genannten Größen schnell ansteigen. Die sich entwickelnden großen Wärmemengen gelangen über besondere Blutgefäße direkt in den Brustraum, speziell zum Herzen. Der Antrieb des »Ofens« erfolgt über den Sympathicus und durch das Noradrenalin, das aus der Nebenniere bei Kältebelastung ausgeschüttet wird. Bei neugeborenen Säugern ist dieser Mechanismus die erste Möglichkeit einer chemischen Regulation gegen Kälte. Er wird später durch das Kältezittern ersetzt.

Der frierende Rehpinscher

Fuchs und Hase, Wolf und Schaf, Gans, Ente und Taube sind mit einem warmen Pelz oder Federkleid bedeckt. Die feinen, wolligen Haare oder Daunen sitzen zu unterst auf der Haut, und zwischen ihnen befindet sich Luft. Darüber liegen schützend die derben Grannenhaare oder Federn. So ist fast der ganze Körper mit einer »stehenden« Luftsicht umgeben, die eine hervorragende thermische Isolierung bildet, ähnlich wie beim Menschen die Kleidung. Rasiert man einem Kaninchen das Fell ab und setzt es der Kälte aus, ist die chemische Regulation nicht imstande, die normale Körpertemperatur zu gewährleisten, und das Tier unterkühlt sich. Auch spezielle Zuchtfarben kleiner Haustiere mit dünnem Fell, wie Rehpinscher, frieren in unserem Klima erheblich und werden daher häufig durch regelrechte Anzüge geschützt. Dagegen können sich Robben, Eisbären, Pinguine — dank ihrer dicken Pelz-, Feder- und Speckschichten — ohne Gefahr im Eiswasser aufhalten. Bei Vögeln ist allerdings Voraussetzung, daß das Gefieder mit Hilfe der Bürzeldrüse ständig eingefettet wird und wasserabweisend bleibt. Der Eisfuchs steigert seinen Grundumsatz erst bei -40°C , ein Eisbär bei -50°C . Bis zu diesem Punkt reichen bei ihnen die Maßnahmen der physikalischen Thermoregulation aus, zu denen besonders auch die Isolierfähigkeit der Kör-

perbedeckung gehört. Dieser Schutz hängt von der Wärmeleitfähigkeit ab. Sie ist bei Federn und Fell etwa so groß wie von Luft, bei Fett oder Schweinehaut etwa siebenmal, Muskulatur 20mal, Wasser 25mal und Silber 2000mal größer als von Luft.

Die physikalischen Schutzmaßnahmen bestehen in einer Veränderung der Wärmeleitfähigkeit der Körperschale mit Hilfe von Durchblutungsänderungen, Durchfeuchtung der Haut, Sträuben von Fell und Gefieder und einigen anderen Möglichkeiten. Beim Menschen ist die »Gänsehaut« ein wirkungsloser Rest der Fähigkeit, Fell oder Gefieder zu spreizen, sich aufzuplustern und so die isolierende Luftschicht zu verstärken. Die Aufrichtung der Haare oder Federn wird durch Hautmuskeln bewerkstelligt, die durch sympathische Nervenfasern in Erregung geraten. Das Wintergefieder und der Winterpelz stellen jahreszeitlich bedingte Anpassungen der thermischen Isolierung an große Kälte dar.

Eine Veränderung der Hautdurchblutung ist besonders an dünnhäutigen, unbehaarten Körperteilen wirksam, den Ohren des Kaninchens, dem Rattenschwanz oder beim Menschen an unbedeckten Körperstellen. Dieser Mechanismus ist bereits bei den Reptilien in den ersten Anfängen vorhanden. Kälte bewirkt eine Vasokonstriktion, Wärme eine Gefäßerweiterung. Die Leitfähigkeit, Abstrahlung und der Abtransport durch Konvektion werden im ersten Fall vermindert, im zweiten verstärkt. Bei Kälte bleibt daher die Wärme des Kerns erhalten, und bei höheren Umgebungstemperaturen wird sie in die Schale abgeführt. Die Gefäßeffekte entstehen durch eine direkte Temperaturwirkung auf die glatten Muskeln der Adern und über den effektorischen Sympathicus.

Ein besonders wirkungsvolles Mittel gegen die Wärme ist das Schwitzen. Diese Fähigkeit findet sich beim Menschen, aber auch bei Pferd, Ziege, Rind, Schaf und einigen anderen Säugern am ganzen Körper. Katze und Igel schwitzen nur an den Fußsohlen, die meisten Säugetiere und die Vögel überhaupt nicht. Der Schweiß durchfeuchtet die Haut und verbessert deren Wärmeleitung, außerdem verdunstet er und entfaltet so eine Kühlwirkung. Ein Esel kann am Tage bis zu sieben Liter Schweiß verlieren, ein Mensch maximal 15 l. Diese Flüssigkeit ist ein Erzeugnis der Schweißdrüsen. Sie enthält neben Wasser auch verschiedene Salze, Fettsäuren und andere organische Anteile. Die Drüsen arbeiten nur, wenn sie durch vegetative Nerven dazu angeregt werden. Das Wasser, das die Haut sonst noch ständig durch Verdunstung verliert, ist unbedeutend im Vergleich zur Schweißsekretion.

Eine andere Kühlmöglichkeit mittels Verdunstung ist das Hecheln, das auch schon bei den Kriechtieren in Erscheinung tritt. Bei Vögeln und nichtschwitzenden Säugern ist es eine wichtige und sehr wirkungsvolle Regulationsmethode. Die Hechelatmung ist sehr flach, ihre Frequenz hoch. Ein Hund mit einem Atemminutenvolumen von zwei Litern steigert dies auf 70 l und gibt dabei in einer Stunde 200 ml Wasser ab.

Auch Warmblüter zeigen bei thermischer Belastung sinnvolle Verhaltensweisen und suchen einen Ort auf, an dem sie ihre Vorzugs temperatur antreffen. Diese liegt bei Fledermäusen zwischen 39 °C und 43 °C, der Rötelmaus bei 32,3 °C, der Feldmaus bei 35 °C. Vögel, Fledermäuse, Sattelrobbe und Klappmütze unternehmen sogar im Herbst aus dem kühleren Norden Reisen über Hunderte und Tausende von Kilometern in wärmere Gebiete, wo sie überwintern. Eine wirksame Verhaltensweise, die besonders bei Kleinsäugetieren verbreitet ist — denn die größeren sind nicht so kältegefährdet —, ist das Zusammenrollen zu einer Kugel. Nicht nur der Igel, sondern auch Ratte, Ziesel, Hamster tun dies; Vögel ziehen den Kopf und die Beine ein. Bei großer Wärme legen die Tiere sich flach auf den Boden. In Kugelform sind die Wärmeverluste am kleinsten, in ausgestreckter Lage am größten, weil die »effektive Oberfläche« jedesmal anders ist. Junge Säuger und Vögel drängen sich bei Kälte eng aneinander und bilden so einen größeren Körper. Wie beim Einkugeln wird auch hier die Oberfläche verkleinert, denn sie ist bei allen Einzeltieren zusammen größer als bei dem ganzen zusammengedrängten Haufen.

Regler des Thermostaten

Ein warmblütiges Tier ist mit einem Brutschrank vergleichbar. Im Inneren liegt die Heizung, die hier durch den Stoffwechsel betrieben wird und eine Kerntemperatur von 37 °C bis 44 °C erzeugt. Droht sie abzusinken, wird mehr geheizt. Am Brutschrank befindet sich ein Kontaktthermometer, das das Temperatursoll und vorhandene Ist anzeigt. Sinkt das Ist unter das Soll, schaltet sich die Heizung automatisch ein, so daß die Temperatur konstant bleibt. Der Apparat ist also ein Thermostat. Beim biologischen Thermostaten des Warmblüterorganismus sind die Temperatursinnesendigungen der Haut, des Magens, des Vertebralkanales die Thermometer. Auch am Boden des Zwischenhirns, im vorderen Hypothalamus, befinden sich thermosensible Zellen. Die Rezeptoren der Haut sind die Vorwarner, sie werden durch

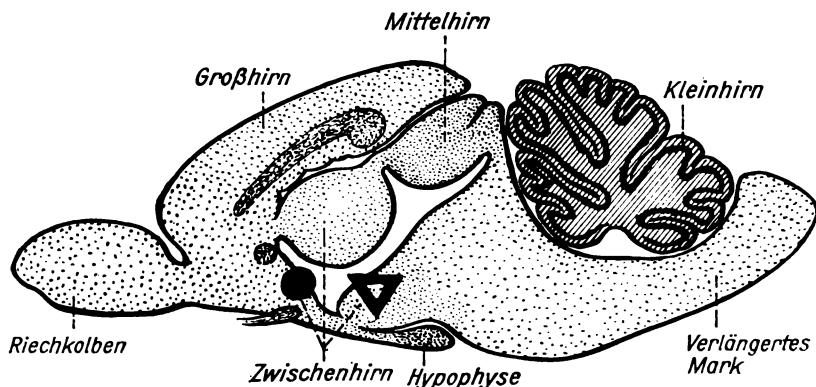
die Luft- und Wassertemperatur gereizt. Die inneren Fühler lassen sich nur durch die Blutwärme erregen.

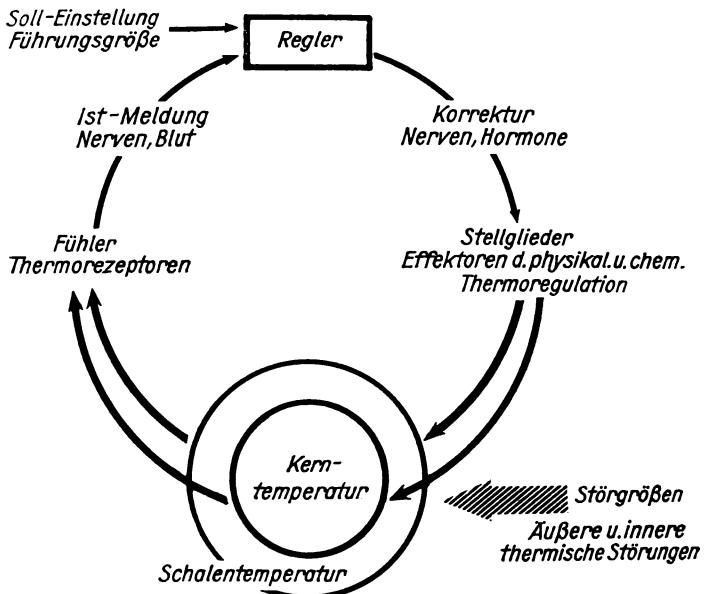
Die Meldungen über das Ist in Kern und Schale gelangen nicht nur zur Großhirnrinde, wo sie Temperaturempfindungen erzeugen und erlernte Schutzhandlungen auslösen, sondern auch zum Zwischenhirn. Dort, wieder im Hypothalamus, befindet sich der Regler, der das Soll, auf das er eingestellt ist, mit dem Ist vergleicht und die thermoregulatorischen Korrekturen bzw. Reflexe durchführt. Menschen, die ohne Großhirnrinde geboren werden, haben noch eine Temperaturregulation. Im Tierexperiment verschwindet sie erst, wenn man den Hirnstamm unterhalb des Zwischenhirns durchschneidet. Allerdings ist der Hypothalamus »ersetzbar«, wird er nämlich durch einen Tumor ganz langsam zerstört oder entwickelt sich bei einem menschlichen Feten das Gehirn nur unvollkommen, so daß das Vorder- und Zwischenhirn fehlen, bleiben die thermoregulatorischen Fähigkeiten trotzdem erhalten. Durch die »Plastizität« des Zentralnervensystems können andere Abschnitte diese Funktion übernehmen.

Vergleicht man den Warmblüterorganismus mit einem Thermo- staten, lassen sich die Reflexe bzw. Regulationen zu einem Regelkreis zusammenschließen. Der Regler hält die Kerntemperatur auf dem Wege der negativen Rückkoppelung konstant.

Am Brutschrank kann das Soll der Temperatureinstellung willkürlich verändert werden. Viele Warmblüter können das auch: Sie bekommen Fieber. Bakterielle Gifte oder andere Reize erregen den Regler so stark, daß eine Sollerhöhung entsteht. Nun tritt Kältegefühl

Das Gehirn eines Nagetieres (Feldhamster, Längsschnitt); Kreis — »Abkühlungszentrum«, Dreieck — »Erwärmungszentrum«





Die Stabilisierung der Körpertemperatur, dargestellt als Regelkreis

auf, der Energieumsatz steigt an — daher der Schüttelfrost, und die Hautgefäße werden eng. Der Organismus tut alles, um die Kern-temperatur hinaufzutreiben. Nach Ende des Fieberanfalles rötet sich beim Menschen die Haut, und Schweiß bricht aus. Es werden alle Maßnahmen ergriffen, um die Kerntemperatur wieder zu senken. Ist diese erreicht, verschwinden auch alle Symptome. Fieber tritt auch bei psychischer Erregung auf, sogar bei Tieren. Beim Menschen spricht man von Lampenfieber.

Der tiefe Schlaf des Murmeltieres

Die winterschlafenden Säugetier- und Vogelarten können ihren »Temperaturregler« auch nach unten verstehen: Sie werden zunächst poikilotherm und kühlen sich auf die Höhe der Außentemperatur ab. Wenn die Körpertemperatur auf das neue Soll heruntergegangen ist, beginnen sie jedoch wieder auf diesem neuen Niveau zu regeln. Hier gibt es also zwei homiotherme Zustände, den normalen und den des Winterschlafs. Manchmal spricht man auch vom Sommerschlaf, es

hängt ganz von der Jahreszeit ab, in der das Phänomen auftritt. Die Umschaltung des Reglers erfolgt während des Ruheschlafes, manchmal schon bei Umgebungstemperaturen von 20 °C. Der zweite homoiotherme Zustand ist erreicht, wenn die Körpertemperatur beim Säuger auf 6 °C bis 1 °C, beim Vogel etwa auf 20 °C abgesunken ist. Jedoch muß ein Winterschläfer in der kalten Jahreszeit oder an kühlen Sommertagen nicht unbedingt lethargisch werden. Feldhamster und Igel laufen zuweilen auch im Schnee umher.

Es versteht sich eigentlich von selbst, daß Winterschläfer biochemische Voraussetzungen mitbringen, die den anderen Warmblütern fehlen: ATP-Spaltung und -Synthese und sonstige Vorgänge des Zellstoffwechsels sind hier bei sehr tiefen Temperaturen möglich.

Das Murmeltier ist sprichwörtlich wegen seiner Schlafsucht, und in der Tat verschläft es im Erdbau einige Monate des Jahres bei einer Körpertemperatur von wenigen Gradern über Null. Der lethargische Schlaf tritt immer dann ein, wenn eine Bereitschaft dazu vorhanden ist. Diese hängt nicht nur von einer günstigen Außentemperatur ab, etwa 20 °C oder besser 10 °C, sondern auch von einem beträchtlichen Fettansatz; schlafbereite Hamster bestehen zu 30 bis 40 Gewichtsprozent aus Fett. Überdies müssen Brunst und Säuglingspflege vorbei sein, da sich sonst der Organismus nicht in der für den Winterschlaf notwendigen Ruhe befindet. Mit zunehmender Schlafbereitschaft vermindert sich bereits im Herbst die Aktivität der Schilddrüse, und der Grundumsatz sinkt unter die Norm.

Manche Säuger, wie Alpen-, Steppen- und Waldmurmeltier, Garten-, Baum- und Siebenschläfer, gehören zu den Langschläfern; andere, wie Hamster und Goldhamster, sind Kurzschläfer. Die einen verbringen ganze Wochen und Monate ohne Unterbrechung in Lethargie, die anderen erwachen alle paar Tage und nehmen Nahrung zu sich. Neben den genannten Tierarten gehören auch die Fledermäuse, Igel und Birkenmaus sowie zahlreiche Zieselarten zu den bekanntesten Winterschläfern.

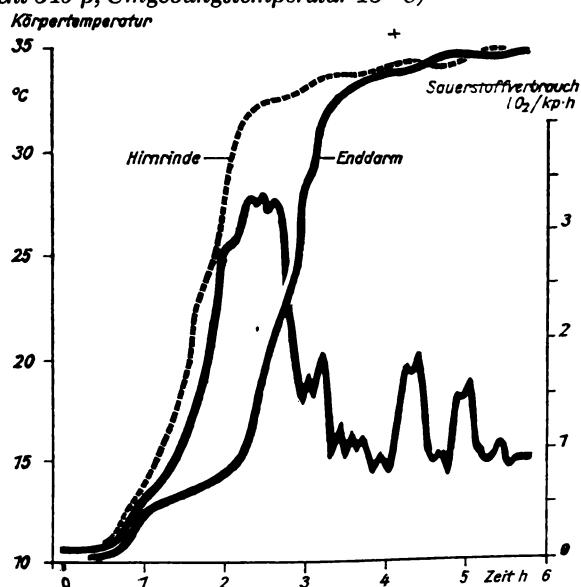
Die starke Abkühlung im Winterschlaf bewirkt, daß alle Lebensfunktionen stark verlangsamt sind: Das Herz schlägt nur zwei- oder dreimal in der Minute oder noch seltener, die Atmung setzt minutenlang ganz aus, der Sauerstoffverbrauch ist kaum zu messen. Der Energiebedarf wird durch Fettverbrennung gedeckt. Sollte die »zweite Homiothermie« durch ein Absinken der Außentemperatur unter Null Grad belastet werden, steigt die Wärmeproduktion etwas an, wahrscheinlich durch eine verstärkte Tätigkeit der Winterschlafdrüse; auch Herz und Atmung werden schneller. Auf alle Fälle bleibt die Kern-

temperatur auf dem eingestellten Niveau stehen, es sei denn, daß durch zu starke Kälte ein Erwachen ausgelöst würde.

Das Erwachen setzt ein, wenn der »Temperaturregler« wieder auf die Normalhöhe umgestellt wird. Dies kann im Rahmen des jahreszeitlichen biologischen Rhythmus oder auch durch äußere oder innere Reize wie Berührung, Kälte oder Harnblasendruck zustande kommen. Die Erwärmung ist sogar bei sehr tiefen Umgebungstemperaturen möglich, mit einer ungeheueren Steigerung des Stoffwechsels verbunden und in zwei bis drei Stunden abgeschlossen. Während des Erwachens wird fast das gesamte hormonale System aktiviert; besonders die Funktionssteigerung von Nebennierenmark und Sympathicus ist so groß, daß im ganzen Hinterkörper eine Gefäßverengung entsteht. Dadurch erwärmt sich der Vorderteil des Tieres sehr schnell, während Bauch und Hinterbeine erst viel später nachkommen. Zu Beginn liefert die Winterschlafdrüse die notwendige Wärme, in späteren Stadien die heftig zitternde Muskulatur.

Außer den echten Winterschläfern gibt es noch Säugetiere, deren Körpertemperatur während eines sehr tiefen Ruheschlafes nur wenig

Sauerstoffverbrauch und Anstieg der Körpertemperatur (Hirnrinde und Enddarm) während des Erwachens aus dem Winterschlaf bei einem Feldhamster (Körpergewicht 340 p, Umgebungstemperatur 18 °C)



absinkt, und solche mit einer unzuverlässigen Thermoregulation. Zur ersten Gruppe gehören die Bären. Beim amerikanischen Schwarzbär und beim Grizzly sinkt die Kerntemperatur von etwa 37,5 °C im Mai/Juni auf 34 °C bis 31,5 °C in den Monaten Januar bis März, wenn die Tiere ihre Winterruhe halten. Die Herzfrequenz vermindert sich dabei von 40 bis 70 Schlägen, wie sie im gewöhnlichen Ruheschlaf gezählt werden, auf acht bis zehn Schläge je Minute. — Zu der Gruppe mit labiler Körpertemperatur zählen Halbaffen (Lori, Galago), Schnabeligel und Schnabeltier, der Tenrek aus Madagaskar, Faultiere und kleine australische Beutler. Die Tiere senken — so wie die Fledermäuse — bei kühler Witterung im Ruheschlaf ihre Körpertemperatur bis auf 30 °C oder gar 15 °C, es ist aber schwer zu entscheiden, ob diese Lethargie wirklich mit dem Winterschlaf verwandt ist.

Erstaunlich sind die lethargischen Zustände bei einigen Vogelarten. Die tiefsten Körpertemperaturen werden mit etwa 18 °C erreicht, stärkere Abkühlung führt zum Tode. — Die Kolibris haben infolge ihrer Kleinheit einen sehr hohen relativen Stoffwechsel. Tagsüber decken sie den Energieverlust durch andauerndes Saugen von Nektar oder durch Insektenfang. Da sie in der Nacht keine Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme haben, würden sie bei dem ständigen nächtlichen Hungern sterben, wenn sie nicht in Lethargie verfielen. Dabei geht bei *Calypte anna* der Sauerstoffverbrauch von 1,4 auf 0,8 ml/p·h zurück. Die Körpertemperatur sinkt bei verschiedenen Arten von 39,5 °C bis 44,6 °C im Wachzustand auf 36,6 °C bis 40,5 °C im Ruheschlaf und 32 °C bis 36,3 °C in Lethargie. Dieser biologische Rhythmus wird lediglich während der Brutzeit unterbrochen.

Mauersegler, besonders hungernde Jungtiere, senken gleichfalls die Körpertemperatur. Bei verschiedenen Seglerarten wurden Tiefstwerte zwischen 25 °C und 18 °C gemessen. Ähnlich stark kühlen sich einige Vertreter der Nachtschwalben in ihrer Winterruhe ab, wobei der Energieumsatz auf zehn Prozent des Wachzustandes absinkt. Alle Vogelarten können aus dem lethargischen Schlaf spontan erwachen.

Der Sinn des Winterschlafes und verwandter Erscheinungen liegt sicher in den wenigsten Fällen darin, daß die Tiere nicht gegen die Kälte ankämpfen könnten. Dies mag bei Nahrungsmangel manchmal vorkommen, etwa bei Kolibris und insektenfressenden Vögeln. Im allgemeinen handelt es sich um einen Luxus, der das Leben in schlechten Zeiten bequemer macht. Er konnte sich dort entwickeln, wo die biochemischen Voraussetzungen dies ermöglichten. Der Mensch hat diesen Luxus nicht erworben, aber wie gut könnte er ihn gebrauchen beim Flug zu den Sternen!

Regeln der physiologischen Hausordnung

Vom Nutzen und von den Gefahren des Wassers

Ein Strandwanderer findet am Meeresufer des Morgens manchmal gallertige Häuflein, Quallen, die die Wellen über Nacht angespült haben. Geht er gegen Mittag denselben Weg zurück, bemerkt er kaum noch etwas von den Tieren; ein rosa Fleck im Sande zeigt, wo eins gelegen hat, alles andere ist verschwunden, in der Sonne verdunstet. Wieg man eine Qualle, wenn sie noch frisch ist, und ein zweites Mal nach dem Eintrocknen, stellt man fest, daß sie über 98 % ihres Gewichts verloren hat: Nur zwei Prozent sind Trockensubstanz, 98 % Wasser.

Der menschliche Körper besteht »nur« zu 62 %, ein Frosch zu 77 % und eine Schleie zu 80 % aus Wasser. Die einzelnen Organe unterscheiden sich diesbezüglich noch voneinander. Beispielsweise enthalten Säugetiermuskeln 76 %, Blut 79 % und Knochen 22 % Wasser. Eine Störung des Wasserhaushalts führt zu schweren Schäden. Dies ist beim Menschen der Fall, wenn er etwa 10 % des Körpergewichts an Wasser verliert; erhöht sich der Verlust auf 15 bis 20 %, tritt der Tod ein. Dagegen vertragen die Echse *Anolis* einen Gewichtsverlust von 46 % und die Puppe des Ligusterschwärmers 80 %, ohne zu sterben.

Ein Teil des Wassers ist als sogenanntes Hydratationswasser an Eiweiß gebunden und nicht ohne weiteres zu entfernen. Ein anderer Teil ist freies Wasser, in ihm sind die Salze, Zucker und Eiweiß gelöst.

Der freie Anteil, der sich in den Zellen befindet, heißt intrazelluläres Wasser und der zugehörige Raum intrazellulärer Raum. Das Wasser außerhalb der Zellen und der entsprechende Raum sind extrazellulär, und davon gehört wieder ein Teil dem Blutplasma an, ein anderer den Spalträumen zwischen den Zellen (interstitielles Wasser und interstitieller Raum). Der sogenannte intravasale Raum umfaßt dagegen sowohl das Blutplasma als auch die darin enthaltenen Zellen. Alle drei Flüssigkeitsräume sind nur durch die dünnen Membranen der Zell- und Kapillarwände voneinander getrennt. Daher findet ein ständiger reger Austausch von Salzen, Wasser und zum Teil sogar von Eiweiß zwischen ihnen statt. Verliert ein Raum Wasser oder Flüssigkeit, wie es beim Dursten oder einem größeren Blutverlust möglich ist, so wirken die anderen Abteilungen ausgleichend, indem sie von ihrem Besitz etwas abtreten.

Will man die Größe der Wasserräume messen, benutzt man Indikatorsubstanzen, zum Beispiel Farbstoffe oder radioaktive Partikel, die sich infolge ihrer Teilchengröße jeweils nur auf einen oder zwei oder auch auf alle drei Räume verteilen und dabei verdünnt werden. Aus den Konzentrationen vor der Injektion und nach der Ausbreitung im Organismus kann man die Raumgrößen berechnen. Beispielsweise enthält das Blutplasma eines 70 kp schweren Menschen etwa 3,2 l Wasser (4,5 % des Körpergewichts), der intrazelluläre Raum hat 28 l (40 % des Körpergewichts) und der interstitielle 11 l Wasser (16 %). Dazu kommen noch 1,3 l bzw. 1,5 % an Flüssigkeit in den Körperhöhlen, dem Auge (Kammerwasser) und den Hohlräumen von Gehirn und Rückenmark (Liquor).

Die Moleküle und Ionen, die in den verschiedenen Körpersäften gelöst sind, erzeugen einen osmotischen Druck. Er ist um so höher, je größer die Konzentration der Stoffe ist. Der osmotische Gesamtdruck ist so groß wie der Druck, den alle Teilchen zusammen erzeugen, beispielsweise Natrium-, Kalium-, Chlor- und Sulfationen sowie Eiweiß- und Zuckermoleküle. Im Blut ist das Kochsalz die Hauptursache für den osmotischen Druck, bei Insekten spielen auch die Aminosäuren und bei Haien der Harnstoff des Blutes eine große Rolle.

Denken wir uns ein Pantoffeltierchen, das in einem Wassertropfen umherschwimmt. Im Zellplasma befinden sich alle genannten Bestandteile, und unser Ziliat unterscheidet sich dadurch osmotisch vom umgebenden Wasser. Es ist, als ob zwei Flüssigkeiten, getrennt durch eine dünne Eiweißhaut, miteinander in Kontakt wären. Vergessen wir nun einen Augenblick, daß das Pantoffeltier ein lebender Organismus ist, und stellen wir uns statt dessen nur zwei Flüssigkeiten vor, von de-

nen die eine aus reinem Wasser, die andere aus einer Salz- oder Zuckerlösung besteht. Die Wassermoleküle können in beiden Richtungen durch die dünne Membran hindurchtreten, die großen Partikel jedoch nicht. Von der verdünnteren Seite kommen aus einfachen statistischen Gründen mehr Wassermoleküle mit der Membran in Berührung als von der anderen, da dort ja die »Wasserkonzentration« geringer ist. Infolgedessen ergibt sich ein Netto-Wasserstrom von der kleineren zur größeren Salzkonzentration: Der Raum mit dem höheren osmotischen Druck saugt Wasser aus dem Abteil mit dem niedrigeren osmotischen Druck und vergrößert so sein Volumen. Ist die Trennwand nicht dehnbar, platzt sie schließlich, weil der Einstrom zur konzentrierteren Seite dort den Wasserdruck (hydrostatischen Druck) gewaltig ansteigen läßt. So ähnlich ist es auch beim Pantoffeltier oder einer Flußmuschel, nur können beide das eindringende Wasser wieder hinausschaffen.

Es gibt künstliche und biologische Membranen von verschiedener Porenweite: solche, durch die nur Wasser oder Wasser und Salze gehen, und solche, die auch für Zucker und kleine Eiweißmoleküle passierbar sind. Allen ist gemeinsam, daß sie nur teilweise durchlässig (semipermeabel) sind. Jede tierische Zelle ist mit einem solchen Häutchen umgeben. Gibt man ein paar Blutstropfen in ein Glas Leitungswasser, entsteht eine osmotische Hämolyse: Die Erythrozyten saugen Wasser ein, vergrößern sich, platzen schließlich, und das Hämoglobin tritt aus; es entsteht eine durchsichtige, rote Hb-Lösung. Tut man die Blutstropfen dagegen in Wasser mit etwas Salzzusatz, entsteht keine Hämolyse; die Flüssigkeit färbt sich zwar rot, bleibt aber trübe. Ist zuviel Salz in der Lösung, schrumpfen die Blutkörperchen sogar, weil jetzt die Umgebung durch ihr osmotisches Übergewicht Wasser aus den Zellen herausholt.

Den osmotischen Druck bestimmt man meistens mit Hilfe der Gefrierpunktserniedrigung: Je höher er ist, desto tiefer liegt der Gefrierpunkt. Destilliertes Wasser gefriert bei 0°C , Blutplasma eines Säugetieres jedoch bei $-0,56^{\circ}\text{C}$. Löst man in einem Liter Wasser ein Gramm-Mol Zucker auf, hat die Lösung einen Gefrierpunkt von $-1,86^{\circ}\text{C}$. Das gleiche gilt für eine molare Lösung von Natrium-, Kalium- oder Chlorionen. Man kann also allgemein sagen, daß eine molare Lösung, die aus verschiedenen Ionen zusammengesetzt sein kann, eine Gefrierpunktserniedrigung von $1,86^{\circ}\text{C}$ hat. Richtiger gibt man jetzt die Konzentration nicht als Molarität, sondern als Osmolarität an. Eine Lösung mit dem Wert von 1 Osmol bzw. 1000 Milliosmol besitzt, wie man leicht zeigen kann, einen osmotischen Druck von 22,4 atm. Es läßt sich unschwer ausrechnen, daß das Blut-

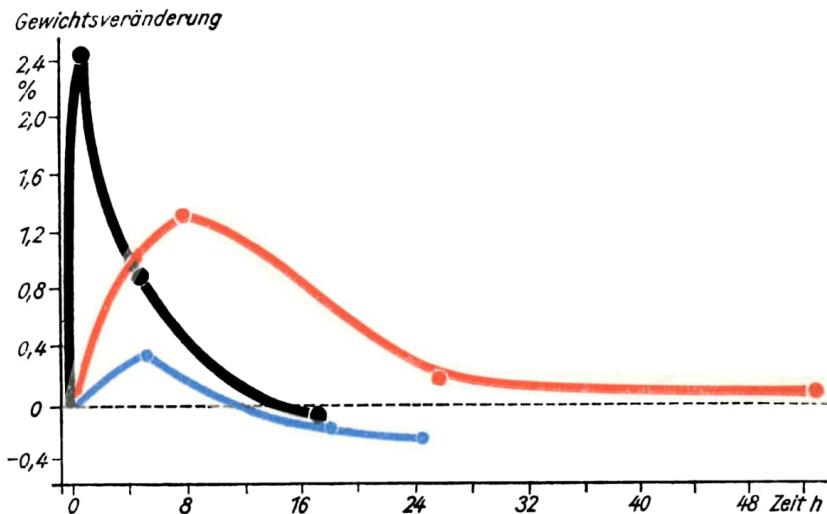
plasma eines Menschen oder Säugers, das ja bei $-0,56\text{ }^{\circ}\text{C}$ gefriert, eine Konzentration von 303 Milliosmol und einen osmotischen Druck von 7 atm hat. Will man Blutkörperchen oder andere Gewebe über längere Zeit am Leben erhalten, sollte man sie in Flüssigkeiten aufheben, die auf alle Fälle osmotisch dem gewohnten Milieu entsprechen. Eine Kochsalzlösung mit diesen Eigenschaften muß für das Säugetier 0,9 %ig, für den Frosch 0,65 %ig sein.

Der Durst des Herings

Manche Tiere können ihren Wasser- und Mineralhaushalt auch noch unter außerordentlichen und wechselnden osmotischen Belastungen regulieren, beispielsweise geht der Flußaal zum Laichen in den Ozean, und der Lachs steigt aus dem Meer in die Flüsse. Die Wollhandkrabbe und verschiedene Einzeller benutzen gleichfalls Salz- und Süßwasser als Wohnmilieu. Der Salzkrebs *Artemia salina* verträgt Salzkonzentrationen der Umgebung, die zwischen einer 0,25 %igen Kochsalzlösung und einer stark eingedickten Salzbrühe liegen. Während die genannten Tiere eine sehr gute Osmo- und Volumregulation besitzen, haben viele andere nur geringe Fähigkeiten auf diesem Gebiet. Die meisten Meeresbewohner lassen sich nämlich nicht ohne weiteres an Süßwasser gewöhnen und die meisten Flußlebewesen nicht an den Ozean.

Auch bei unveränderten Lebensverhältnissen sind Osmolarität und Flüssigkeitsräume dauernden Belastungen unterworfen. Beispielsweise ist der osmotische Druck in Süßwassertieren immer höher als in der Umgebung: Ein Flußkrebs, Barsch, eine Teichmuschel sind hyperosmotisch bzw. hyperton gegenüber dem Milieu. Meerestiere sind manchmal isoton, das heißt, der osmotische Druck ist in den Körpersäften und im Meerwasser gleich (Qualle), manchmal auch hypoton (Knochenfische) oder hyperton (Haie). Die Knochenfische des Meeres verlieren daher dauernd Wasser nach außen. Das Problem des Süßwassertieres hingegen besteht darin, eingedrungenes Wasser hinauszuschaffen, und zwar über die Niere. Landbewohner wiederum werden durch eine starke Verdunstung belastet, die Wasserräume schrumpfen, die Osmolarität steigt an.

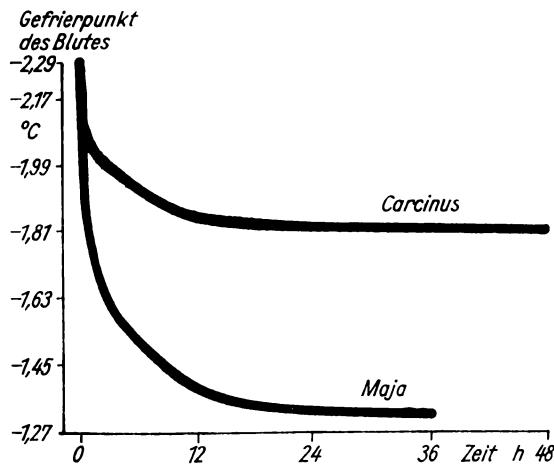
Zur Verhinderung solcher Störungen haben viele Organismen eine Volum- und Osmoregulation, manche — wie Meereskrebse — verfügen in hypotonem Milieu lediglich über eine Volumregulation. Setzt man sie ins Süßwasser, schwellen sie zunächst an, weil die Osmoregu-



Die Volumregulation bei Meereskrebsen: Die Tiere werden zum Zeitpunkt Null in Wasser gebracht, dessen Osmolarität 66 % bis 75 % vom normalen Seewasser ausmacht; zunächst steigt das Tiergewicht durch Wasseraufnahme an, dann sinkt es infolge Ausscheidung von Salzen und Wasser; blau — *Carcinus*, rot — *Cancer*, schwarz — *Maja*

lation überfordert ist. Danach fangen sie jedoch an, Salze und Wasser auszuscheiden, so daß wenigstens die ursprüngliche Form und Größe wieder hergestellt wird; die Osmolarität der Körpersäfte jedoch bleibt vermindert. Die Volumregulation hat also beim Meereskrebs gegenüber der Osmoregulation einen Vorrang. Dies ist auch bei vielen anderen Wassertieren ähnlich, und selbst die Säugetiere bilden keine Ausnahme: Die Füllung des Kreislaufs wird sogar bei großen Wasserlusten (Durst, Aderlaß) unter allen Umständen aufrechterhalten, selbst wenn dadurch die Osmolarität des Blutes ansteigen sollte.

Für volum- und osmoregulatorische Maßnahmen gibt es verschiedene Möglichkeiten; es sind Nerven, Hormone und Rezeptoren daran beteiligt. Wie früher bereits erwähnt worden ist, melden bestimmte Dehnungsrezeptoren das Wachstum einer Insektenlarve, messen also das Volumen des Tieres. Sie benachrichtigen das Gehirn über den Zeitpunkt, da die alte Haut zu klein geworden ist und eine Häutung eingeleitet werden muß. Beim Wirbeltier wird lediglich die Größe des intravasalen Raumes durch Sinnesorgane angezeigt. Diese liegen in den Herzvorhöfen, gehören also zum sogenannten Niederdrucksystem,



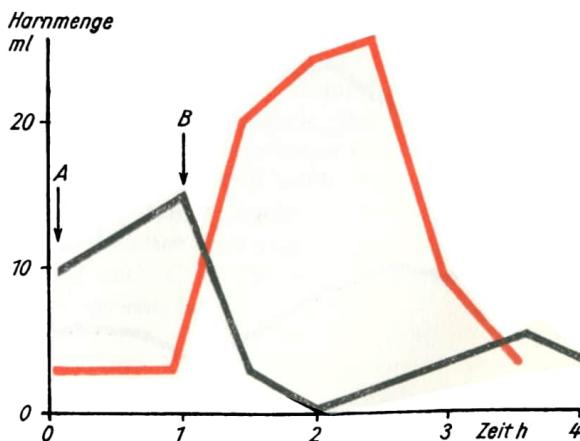
Die osmoregulatorischen Fähigkeiten der Meereskrebsen *Carcinus* und *Maja* beim Einsetzen in 25%iges Seewasser (Gefrierpunkt $-1,33^{\circ}\text{C}$) sind gering: Beide Tiere nehmen Wasser auf, wodurch der Gefrierpunkt ihres Blutes sich verändert

das den weitaus größeren Teil des Blutes enthält. Schrumpft der intravasale Raum, werden die Vorhöfe weniger gedehnt, und die Rezeptoreregung nimmt ab. Tiere, die abwechselnd im Wasser und auf dem Lande leben, bekommen solche Veränderungen der Raumgrößen besonders zu spüren. Sitzt ein Frosch in seinem Tümpel, nimmt er ständig osmotisch Wasser durch die Haut auf, je Tag etwa eine Menge, die seinem eigenen Körpergewicht gleichkommt. Daß er dabei nicht anschwillt, liegt allein an den Nieren, die entsprechend große Urinmengen bilden. Springt das Tier aufs Ufer, hört der Wassereinstrom auf, und dafür steigt die Verdunstung enorm an. Nun wird entsprechend weniger Harn gebildet, sonst würde der Frosch in kurzer Zeit vertrocknet sein. Die Nieren richten sich nach den Meldungen, die von den Sinnesendigungen des Herzens über das Gehirn zu ihnen gelangen: Je größer der intravasale Raum, um so mehr Harn entsteht. Die Anpassung der Nierentätigkeit geschieht beim Frosch in der Weise, daß während des Aufenthaltes im Wasser nervös eine Gefäßerweiterung herbeigeführt wird. Dadurch steigt die Nierendurchblutung an und desgleichen die Urinproduktion. An Land werden reflektorisch die Blutgefäße über den Sympathicus verengt, dadurch die Niere schwächer durchblutet und die Harnmenge herabgesetzt. Der Urin ist aber in beiden Fällen hypoton zum Blut.

Etwas anders sieht die Volumregulation bei Säugern aus, hier greift nämlich ein wassersparendes Hormon in das Geschehen ein. Schrumpft der intravasale Raum und werden die Vorhöfe daher weniger gedehnt, so fördert das die Freisetzung von antidiuretischem Hormon (ADH, Adiuretin) aus dem Hypophysenhinterlappen. Die Substanz gelangt mit dem Blut in die Niere und ruft dort eine Antidiurese, eine verminderte Harnproduktion, hervor. Vergrößert sich der intravasale Raum, ist die ADH-Ausschüttung gehemmt, und es werden große Mengen verdünnten Harns abgegeben. Ebenso ist die ADH-Sekretion vermindert, wenn das Blut hypoton ist. Eine Eindickung der Körpersäfte fördert wiederum reflektorisch die Hormonabgabe. Im ersten Fall werden durch einen verdünnten, im zweiten durch einen konzentrierten Urin die osmotischen Verhältnisse korrigiert. An dieser Regulation sind Osmorezeptoren des Zwischenhirns (Hypothalamus) beteiligt, die bereits durch ein einprozentiges Absinken der Osmolarität im Blut erregt werden.

Adiuretin ist im Grunde kein echtes Hypophysenerzeugnis, sondern vielmehr ein Neurosekret des Hypothalamus, von dem es über Nervenfasern zum Hinterlappen gelangt und dort gespeichert wird. Wenn man beim Säuger den Bildungsort im Zwischenhirn zerstört oder den

Die Wirkung eines antidiuretischen Hypophysenpräparates auf die Harnausscheidung beim Kaninchen. Rote Kurve: Harnabgabe nach Verabreichung von Wasser mittels Magensonde (3–4 % des Körpergewichts) beim Pfeil A. Schwarze Kurve: Harnabgabe nach Verabreichung von Wasser und intravenöser Injektion des Präparates bei Pfeil B

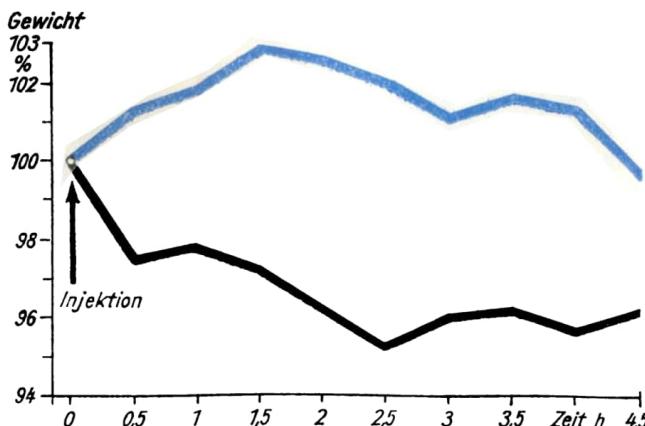


Hypophysenstiel durchtrennt oder den Hinterlappen ausschaltet, entsteht das Krankheitsbild der Wasserharnruhr (Diabetes insipidus). Die Urinbildung steigt enorm an, beim Menschen bis auf 30 Liter je Tag. Natürlich werden diese großen Wasserverluste durch verstärktes Trinken ausgeglichen.

Wirbellose Tiere produzieren gleichfalls Hormone, die für den Wasserhaushalt wichtig sind, vermutlich sind es Neurosekrete. Eine antidiuretisch wirkende Substanz kommt bei Schaben (*Periplaneta*) vor, eine diuretische, also harnvermehrende, bei einer Käferlarve (*Anisotarsus*), einer Wanze (*Rhodnius*) und der Schlammschnecke (*Limnaea*).

Bei Landtieren und hypotonen Meeresbewohnern reicht die Regulation des Wasserhaushaltes über die Niere nicht aus. Vielmehr muß der ständige Schwund durch eine Zufuhr von Flüssigkeit ausgeglichen werden. Manche Lurche, etwa Kröten, saugen nach Taufall oder Regen Wasser durch die Haut auf. Wahrscheinlich wird diese Aufnahme noch vom antidiuretischen Hormon gefördert. Verschiedene Insekten (*Xenopsylla*, *Thermobia*) können sogar den Wasserdampf der Luft verwerten, selbst wenn die Sättigung nur 65 oder 50 % beträgt. Die allermeisten Lebewesen sind auf eine ständige Nach-

*Nachweis eines diuretischen Hormons bei der Schlammschnecke (*Limnaea stagnalis*). Blaue Kurve: Nach Entfernung der Pleuralganglien steigt das Körpergewicht im Süßwasser durch Schwellung an, weil das eindringende Wasser nicht ausgeschieden werden kann. Schwarze Kurve: Nach Injektion von Extrakt aus den Pleuralganglien sinkt das Körpergewicht infolge gesteigerter Harnabgabe*



lieferung von Wasser mit der Nahrung oder durch Trinken angewiesen. Auch der Hering und sonstige Seefische trinken, und da nichts anderes zur Verfügung steht, eben Salzwasser — etwa 0,5 bis 2,5 % ihres Körpergewichts je Stunde. Seevögel und Kriechtiere des Meeres sowie der Salzkrebs *Artemia salina* nehmen gleichfalls Salzwasser zu sich. Sie alle sind aber in der Lage, die überschüssig aufgenommenen Mineralstoffe wieder auszuscheiden.

Vom Menschen wissen wir, daß das Trinkbedürfnis schon durch ein Trockenwerden von Mund und Kehle entstehen kann. Daher pflegt man einem Redner ein Glas Wasser aufs Pult zu stellen. Die Anfeuchtung der Schleimhäute stillt jedoch das Durstgefühl nur vorübergehend, erst durch echtes Trinken wird der »Brand« gelöscht. Hierbei kann man noch zwei verschiedene Phasen unterscheiden. Die eine läßt sich leicht an einem durstenden Säugetier zeigen. In den Magen wird eine Sonde mit einem kleinen Gummiball eingeführt. Füllt man diesen nun mit Wasser oder Luft und dehnt dadurch die Magenwände, wird das Trinken vorübergehend eingestellt. Bei manchen Tieren soll auch eine Dehnung des Schlundes das Durstgefühl beseitigen. Eine Dauerhemmung kommt immer erst zustande, wenn Wasser über den Darm ins Blut aufgenommen und das Plasma verdünnt wird. Trinkbedürfnis und Durststillung haben also auch eine osmotische Ursache. Steigt der osmotische Druck im Blut an, hat dies einen Wasserentzug aus den Zellen zur Folge. Beim Menschen genügt ein zellulärer Flüssigkeitsverlust von 1,23 %, beim Hund 2,15 %, um Durst zu erzeugen. Entscheidend ist allerdings nicht die Wasserabgabe aus irgendwelchen beliebigen Zellen, sondern aus besonderen Nervenzellen des Zwischenhirns, den Osmorezeptoren. Man kann sie auch künstlich reizen, indem man einem Versuchstier, etwa einer Ziege, eine hypertone Kochsalzlösung ins Blut spritzt oder einen Tropfen einer 1,5 %igen Kochsalzlösung direkt in den Hypothalamus injiziert. Beide Male beginnt das Tier nach Wasser zu suchen und zu trinken. Der zentrale Trinkmechanismus kann ebenfalls angestoßen werden, wenn man den Hypothalamus einer Ziege elektrisch reizt. Sie trinkt so lange, wie die Nervenzellen mit Stromstößen erregt werden; die aufgenommene Wassermenge kann unwahrscheinlich groß sein und 50 % des Körpergewichts erreichen. Sie wird nach Ende des Reizversuches in kurzer Zeit von der Niere wieder ausgeschieden.

Die Macht des Salzhunders

Das Kochsalz, chemisch NaCl, spielte schon in Urzeiten eine große Rolle. Die berühmte Hallstattkultur, benannt nach dem gleichnamigen Ort, hatte um 700 v. u. Z. ein machtvolles Zentrum im Salzkammergut und bezog ihre wirtschaftliche Kraft zum größten Teil aus der Salzgewinnung. Im Mittelalter entstanden ganze Städte an Salzquellen, beispielsweise Halle an der Saale. Auch das Tier zieht es zum Salz. Nicht nur unser Hausrind und das Rotwild gehen mit Vergnügen zur Salzlecke, auch die afrikanischen pflanzenfressenden Tiere wandern viele Meilen zu Orten, wo die weißen Kristalle zutage treten.

Das Bedürfnis nach Kochsalz ist deshalb so groß, weil es ein lebensnotwendiger Bestandteil des Körpers ist. Ein Mensch enthält etwa 175 g NaCl, wovon sich 13 % in den Zellen, 27 % in den Knochen und 60 % im Blut und interstitiellen Raum befinden. Die Zellen enthalten also verhältnismäßig wenig Kochsalz, dafür weisen sie einen großen Reichtum an Kalium auf, nämlich 95 % vom Gesamtgehalt des Körpers. Der extrazelluläre Raum enthält die restlichen 5 %.

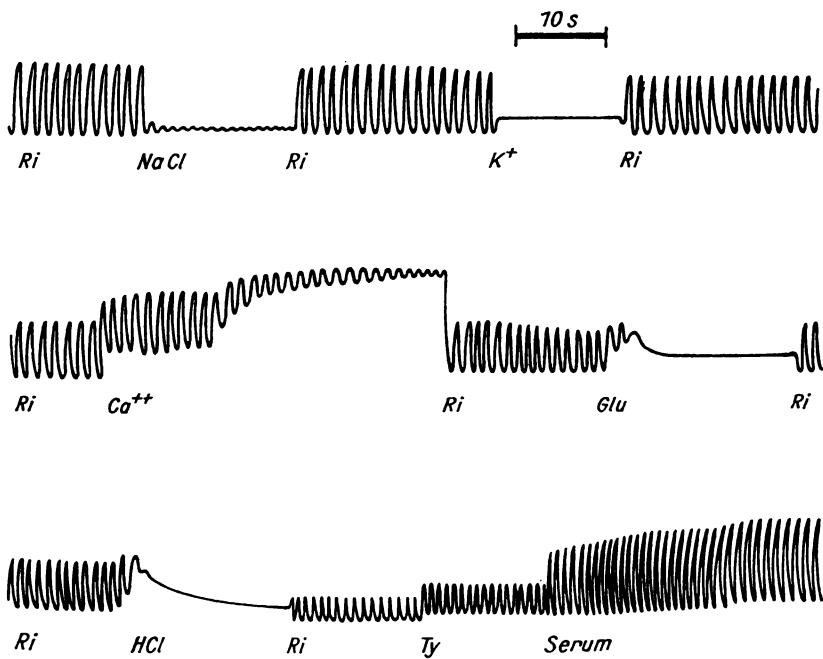
Die Konzentration der Mineralien im Organismus wird in folgenden Begriffen angegeben: in Pond-Millimol je Liter (mM/l), in Millipond-prozent (mp%) oder in Pond-Milliäquivalent je Liter (mval/l) oder auch pro Kilopond Substanzgewicht. Das Blutplasma des Menschen enthält 330 mp% oder 142 mval/l Natrium, 17 mp% oder 4,1 mval/l Kalium, 10 mp% oder 5 mval/l Kalzium und 3 mp% bzw. 3 mval/l Magnesium und daneben die Anionen Chlor, Sulfat, Phosphat, Bikarbonat sowie als weitere Kationen in geringer Konzentration Eisen, Kupfer, Jod. Im Organismus lassen sich noch viele andere chemische Elemente nachweisen, meistens als Spuren, bei manchen Tierarten auch in größerer Menge. Sie kommen als Bestandteile von Blutfarbstoffen und Fermenten vor oder sind in Pankreas und Netzhaut stärker konzentriert. Dazu gehören Zink, Mangan, Kupfer, Eisen, Kobalt und Aluminium.

Die Verluste von Mineralstoffen werden durch Aufnahme mit der Nahrung gedeckt, der Überschuß über die Niere und andere Drüsen ausgeschieden. Die Zusammensetzung an anorganischen Ionen inner- und außerhalb der Zellen kann daher ziemlich unverändert bleiben. Es kommt also nicht nur auf eine osmotische, sondern auch auf eine ionale Konstanz des inneren Milieus an. Veränderungen führen häufig zu schweren Störungen der Organfunktionen. Am leichtesten kann man das an einem isolierten Froschherzen beobachten: In einer blutisotonischen Kochsalzlösung schlägt es nur ganz schwach, aber ein geringer

Zusatz von Kalium- und Kalziumchlorid gibt ihm seine alte Kraft zurück. Ist die zugesetzte Menge an Kalium oder Kalzium zu groß, bleibt es sofort stehen. Legt man das schlagende Herz in eine isotone Zuckerlösung, die keine Natriumionen enthält, hört es gleichfalls auf zu schlagen, und stört man das Ionengleichgewicht durch einen Überschuß an Wasserstoffionen (Säurezusatz), so nimmt es das in ähnlicher Weise übel.

Natrium, Kalium und Kalzium greifen an den verschiedensten Stellen des Zellstoffwechsels an und sind daher wichtig für die Erregungsvorgänge und die mechanische Muskeltätigkeit. Als sogenannte physiologische Flüssigkeit zur Aufbewahrung von Zellen oder Organen ist deshalb eine einfache Kochsalzlösung nur wenig geeignet.

Ionenwirkungen auf das isolierte Froschherz, fortlaufende Registrierung bei 20 °C im Flüssigkeitsbad; Ca^{++} Ringerlösung mit Kalziumüberschuß; Glu reine, blutisotonische Traubenzuckerlösung; HCl Ringerlösung mit Zusatz von zwei Tropfen n/10 Salzsäure; K^{+} Ringerlösung mit Kaliumüberschuß; NaCl reine, blutisotonische Kochsalzlösung; Ri Ringerlösung, sie dient zur Kontrolle; Serum Tyrodelösung mit Zusatz von zwei Tropfen Rinderserum; Ty Tyrodelösung



Man setzt ihr vielmehr noch Kalium und Kalzium in vorgeschriebener Menge zu, manchmal außerdem Natriumbikarbonat, Magnesiumchlorid, Phosphate und etwas Traubenzucker. Solche Lösungen heißen nach ihren Ersinndern Ringer-, Locke-, Tyrode- oder Krebs-Lösung. Je nach der Tierart, für die sie gedacht sind, ist ihre Zusammensetzung immer anders.

Eine sehr schwere Störung des Ionengleichgewichts entsteht, wenn die Nebennieren entfernt werden. Ihre Rinde enthält neben den schon früher erwähnten Hormonen Cortisol und Corticosteron noch das Aldosteron. Die beiden ersten wirken nur schwach bzw. mäßig auf den Mineralhaushalt, Aldosteron dagegen sehr stark. Die schweren Störungen entstehen also vorwiegend durch Aldosteronmangel. Die Sekretion dieses Hormons wird teils durch den Hypophysenvorderlappen über das ACTH, teils durch ein anderes Hormon, das Glomerulotropin der Zirbeldrüse (Epiphyse), teils durch ein eiweißspaltendes Ferment der Nierenrinde — das Renin — angeregt.

Ohne Nebennierenrinde scheidet der Wirbeltierorganismus mit dem Harn riesige Mengen Kochsalz und viel zu wenig Kalium aus. Deshalb sinkt der Natriumgehalt des Blutes, während die Kaliumkonzentration ansteigt. Die Folgen sind Muskelschwäche, Appetitlosigkeit und Durchfall, das Wachstum ist gehemmt, der Körper magert ab, beim Säuger vermindert sich die Körpertemperatur, die intravasale Wassermenge wird kleiner, und der Blutdruck sinkt; nach wenigen Tagen tritt der Tod durch ein Versagen des Kreislaufs ein. Gibt man einem derart kranken Tier Salzwasser zu trinken, wirkt dies lebensrettend. Setzt man ihm wahlweise gewöhnliches Wasser und Salzwasser vor, bevorzugt es das letztere, denn der Salzhunger ist enorm angestiegen. — Beim Menschen tritt durch eine chronische Schädigung der Nebennierenrinde die Bronzekrankheit auf. Um einen nebennierenlosen Menschen am Leben zu erhalten, genügt eine tägliche Einspritzung von 0,2 mp Aldosteron oder die zehnfache Menge einer weiteren Rindensubstanz, von Desoxycorticosteronacetat. Diese geringen Dosen reichen aus, um die Natrium- und Kaliumausscheidung der Niere zu normalisieren und das Ionengleichgewicht wieder herzustellen.

Ebenso wichtig für den Mineralhaushalt des Wirbeltieres sind die Epithelkörperchen (Nebenschilddrüse, Glandula parathyreoida). Sie liegen als kleine, weiße Gebilde im Schilddrüsengewebe eingebettet und erzeugen das Parathormon, ein Polypeptid. Das Organ arbeitet selbstständig und unabhängig von der Hypophyse. Entfernt man es, ändert sich der Kalzium- und Phosphathaushalt: Die Ausscheidung von Phosphat mit dem Harn nimmt ab, und daher erhöht sich der

Phosphatgehalt des Blutes. Eine andere Folge ist die, daß nun vermehrt Knochengrundsubstanz entsteht, in die sich das überschüssige Phosphat als Kalziumverbindung einlagert; deshalb sinkt der Blutkalziumspiegel. Durch die Störung des Kationengleichgewichts wächst die neuromuskuläre Erregbarkeit, bis es zu Krämpfen (Tetanie) und zum Tode kommt. Umgekehrt führt eine gesteigerte Sekretion von Parathormon zur Abnahme von Kalzium in den Knochen und zum Anstieg im Blut sowie zu einer vermehrten Phosphatausscheidung. Die entmineralisierten Knochen neigen nun besonders leicht zu Brüchen. — Ein Hormonmangel kann teilweise mit Hilfe von Vitamin D ausgeglichen werden, da dieses die Kalziumresorption im Darm und die Ablagerung im Knochen fördert. Ein Mangel an D-Vitamin hat die Knochenweiche oder Englische Krankheit (Rachitis) zur Folge.

Ein weiteres Hormon für die Steuerung des Kalkhaushalts erzeugt die Schilddrüse. Es ist das Kalzitonin, gleichfalls ein Polypeptid. Es hat die Fähigkeit, den Kalzium- und Phosphatspiegel des Blutes zu senken und die Ablagerung der beiden Stoffe im Knochen zu fördern. In der Niere entfaltet es keine Wirkung.

Über die Regulation der anderen Mineralien weiß man recht wenig. Der Magnesiumhaushalt wird wahrscheinlich gleichfalls von den Epithelkörperchen beeinflußt, während der Eisenbestand des Wirbeltierorganismus von einem komplizierten Resorptions- und Speichersystem in den Darmwänden abhängt.

Von besonderer Wichtigkeit für jedes Tier ist eine gleichbleibende Wasserstoffionenkonzentration, die meist als negativer Logarithmus bzw. pH ausgedrückt wird. Eine Messung dieses Wertes ergibt für das Blutplasma der Säugetiere 7,38 und für das Innere der Zellen etwas kleinere Zahlen. Eine Veränderung des Blut-pH, wie sie durch Produktion von Säuren oder eine vermehrte Aufnahme basischer oder saurer Substanzen mit der Nahrung möglich wäre, wird normalerweise mit verschiedenen Mitteln verhindert. Dazu gehört besonders die Puffierung der Körperflüssigkeiten. Sie enthalten als Puffersysteme Eiweiß, Bikarbonat und Phosphate, welche zusammen mit den dazugehörigen schwachen Säuren (CO_2 , saure Phosphate) in der Lage sind, Wasserstoffionen abzufangen. Überschüssige Säuren oder Basen werden außerdem durch die Niere ausgeschieden, und selbst die Atmung ist an der Regulation beteiligt: Bei Gefahr einer Säuerung (Azidose) wird durch verstärkte Ventilation mehr Kohlendioxid entfernt, bei einer Alkalose durch verminderte Atmung dagegen zurückgehalten.

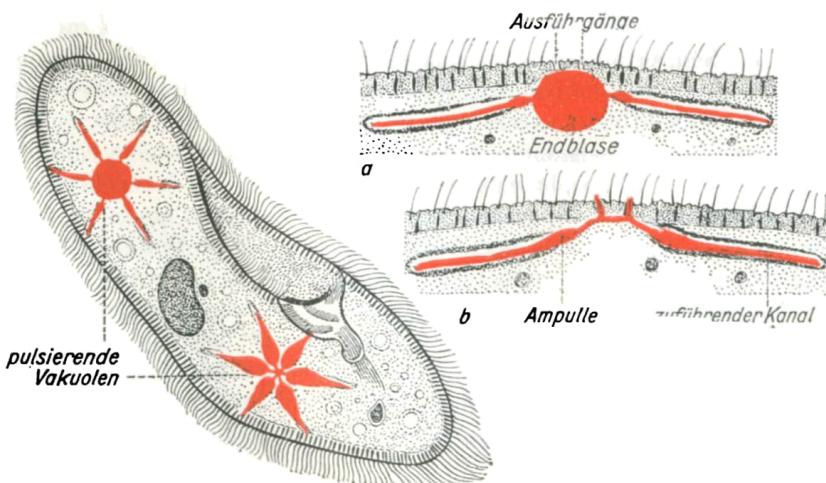
Reichen die Regulationen nicht aus, verschiebt sich der pH-Wert des Blutes; Alkalose und Azidose sind dekompensiert.

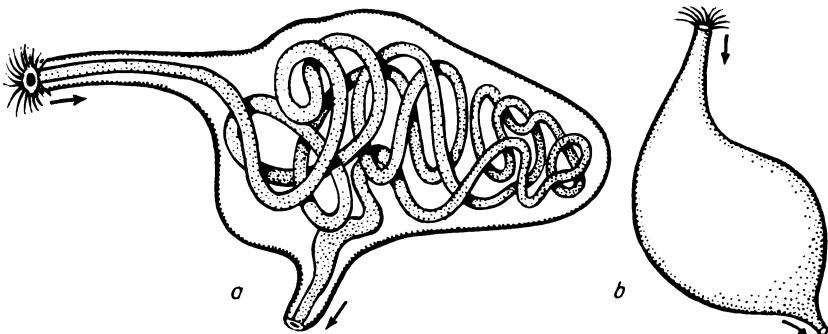
Kollektivarbeit der Nierenzellen

Ohne Nieren ist der Mensch nicht lebensfähig. Um Ersatz für erkrankte Organe zu schaffen, hat man zunächst versucht, Überpflanzungen vorzunehmen, doch sind solche Operationen nur zu einem kleinen Teil erfolgreich. Später entwickelte die Technik die »künstliche Niere«, an die der Patient alle paar Tage angeschlossen wird, damit sein Blut von den sogenannten harnpflichtigen Substanzen befreit wird. Der Aufgabenbereich der Niere ist jedoch noch wesentlich größer, er umfaßt beim Menschen und bei vielen Tieren die Osmo-, Volum- und Ionenregulation sowie die Regelung des Säure-Basenhaushalts. Dabei werden manche Stoffe im Harn gegenüber dem Blut konzentriert, andere verdünnt. Das Organ ist also eine Drüse, die osmotische Arbeit verrichtet.

Die Niere der Einzeller und Schwämme ist die Kontraktile Vakuole, eine Blase im Zellplasma, die sich rhythmisch zusammenzieht und den Inhalt nach außen entleert. Bei Hohltieren und Stachelhäutern suchen wir vergeblich nach einem Ausscheidungsorgan, hier findet der Stoffaustausch mit dem umgebenden Wasser über die ganze Körperoberfläche statt. Die Niere der primitiveren Würmer heißt Protonephridium, die der höheren Würmer Nephridium. Bei Muscheln nennt man die Niere Bojanussches Organ, bei Krebsen Antennendrüse und bei

Kontraktile Vakuole eines Pantoffeltierchens. Das Übersichtsbild zeigt ihre Lage in der Zelle. Im Querschnitt ist oben die Endblase im gefüllten, unten im entleerten Zustand dargestellt





Niere (Nephridium) zweier Meereswürmer: a *Nereis diversicolor* und b *Nereis cultrifera*; die Osmo- und Volumregulation von *Nereis diversicolor* ist dank des langen Nierentubulus besser als beim anderen Tier; die Pfeile markieren die Strömungsrichtung des Harns

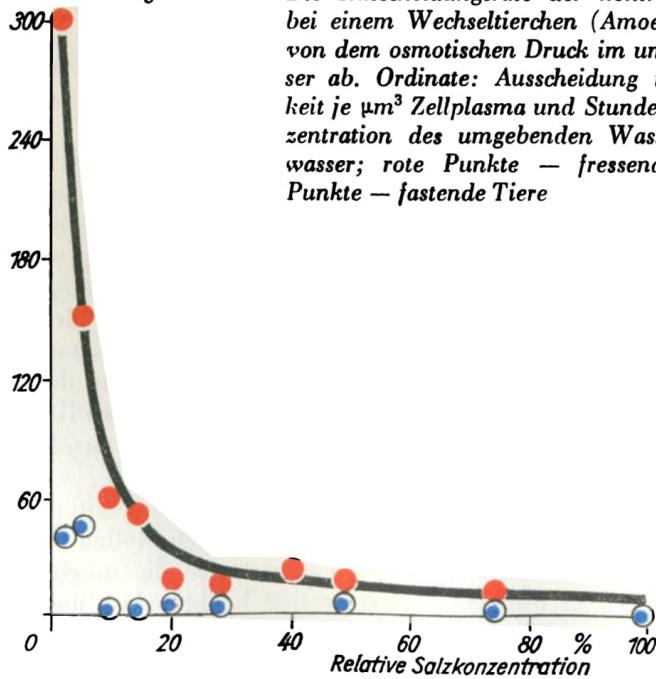
Insekten Malpighische Gefäße. Bewohner des Meeres, selbst Fische, besitzen meist schwach ausgebildete Nieren, weil hier eine Notwendigkeit zur übermäßigen Wasserausscheidung — wie bei Süßwassertieren, und ein Zwang zum Wassersparen — wie bei Landorganismen — nicht vorhanden sind. Die Harnproduktion mariner Tiere beträgt deshalb nur etwa ein Zehntel derjenigen, die man bei vergleichbaren Lebewesen der Flüsse und Teiche festgestellt hat.

Jede Niere bildet zunächst den Vorharn (Primärharn). Dies geschieht bei manchen Organismen durch Sekretion in die Harnkanäle, bei anderen durch Filtration von Blutwasser oder Leibeshöhlenflüssigkeit. Der Primärharn ähnelt deshalb in seiner Zusammensetzung weitgehend diesen Körpersäften, nur enthält er im allgemeinen keine Zellen und kein Eiweiß. Er fließt anschließend durch einen gewundenen Kanal, den Tubulus, und erfährt eine Reihe von Veränderungen. Die Tubuluszellen können nämlich den vorbeifließenden Urin durch Sekretion mit verschiedenen Stoffen anreichern oder ihm durch Rückresorption (Reabsorption) Substanzen entziehen und diese ans Blut zurückgeben.

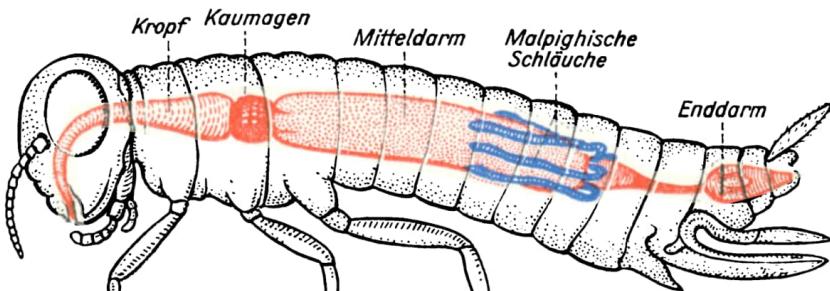
Die Durchlässigkeit für Wasser kann in einem Tubulusabschnitt groß oder klein sein. Ist sie groß, wird mit den reabsorbierten Stoffen Wasser osmotisch mitgenommen. Dadurch verringert sich die durchfließende Harnmenge, die osmolare Konzentration bleibt jedoch unverändert. Ist die Permeabilität klein, verschwinden vorwiegend Salze und nur wenig Wasser, so daß ein verdünnter, bluthypotoner Urin

entsteht. Eine Harnkonzentrierung ist möglich, wenn die Nierenzellen durch Sekretion zusätzlich Stoffe in den Tubulus hineinbringen oder wenn sie das sogenannte Haarnadelgegenstromprinzip benutzen. Dagegen ist keine Eindickung des Urins durch eine aktive Wasserreabsorption möglich, ebensowenig wie eine Verdünnung durch aktive Wassersekretion. — Die Süßwasserorganismen aller Tierstämme haben eine verdünnende Niere, die Wasserdurchlässigkeit der Tubuli ist gering, der Endharn deswegen im Vergleich zum Blut hypoton. Bei Seetieren hat der Urin meistens die gleiche Osmolarität wie das Blut. Bei Landtieren kommt sowohl hypotoner als auch hypertoner Urin vor. Besonders die Säugetiere, aber auch einige Vögel, Insekten und Krebse können den Harn konzentrieren. Vögel und Insekten scheiden einen halbfesten oder fast trockenen Urin aus. Die Entwässerung schreitet hier so weit fort, daß die Harnsäure, ein Abfallprodukt des Stoffwechsels bei diesen Tiergruppen, auskristallisiert und eine breiige Masse bildet. Allerdings ist damit nur selten eine echte osmotische Konzentrierung verbunden.

Ausscheidungsrate



Die Ausscheidungsrate der kontraktilen Vakuole bei einem Wechseltierchen (*Amoeba mira*) hängt von dem osmotischen Druck im umgebenden Wasser ab. Ordinate: Ausscheidung in μm^3 Flüssigkeit je μm^3 Zellplasma und Stunde. Abszisse: Konzentration des umgebenden Wassers in % Seewasser; rote Punkte — fressende Tiere, blaue Punkte — fastende Tiere



Darmkanal und Malpighische Schläuche eines Insekts

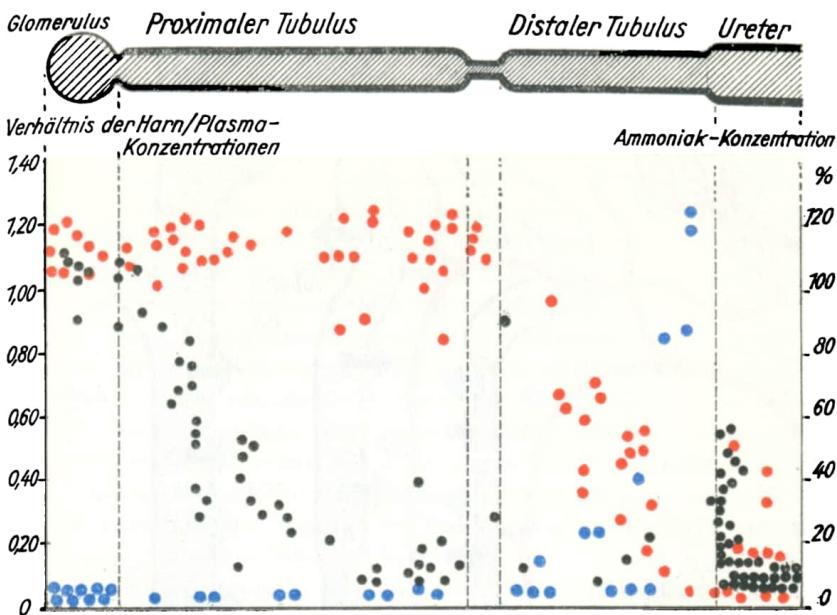
Wie arbeitet nun eine rein sekretorisch tätige Niere im einzelnen? Beginnen wir mit der Kontraktilen Vakuole. Im Süßwasser sind die Urtiere hyperosmotisch im Vergleich zur Umgebung, die Vakuole scheidet einen Harn aus, der gegenüber dem Zellplasma hypoton und reicher an Natrium sowie ärmer an Kalium ist. Die Blase füllt sich durch Sekretionsprozesse zuerst mit einer salzhaltigen Flüssigkeit, der anschließend durch Reabsorption wieder Kalium entzogen wird. Bei verschiedenen Arten nimmt mit steigendem Salzgehalt des Wassers die Schlagfolge der Vakuole ab, ein Hinweis auf ihre verdünnende, osmoregulatorische Funktion. In gleicher Richtung deutet die Beobachtung, daß marine und schmarotzende Urtiere nur ganz selten dieses Organell besitzen. — Insekten, niedere Würmer und die Knochenfische des Meeres erzeugen den Urin gleichfalls durch Sekretion. Der Anfangsteil eines Tubulus oder Malpighischen Schlauches produziert den Vorharn, die mittleren und hinteren Abschnitte verändern ihn durch Reabsorption und Sekretion. Käfer und Schmetterlingsraupen sind in der Lage, den Endharn gegenüber dem Blut auf eine zehnfache Osmolarität zu konzentrieren, während andere Insekten lediglich durch Salz- und Wasserentzug die Gesamtmenge vermindern können. Die osmotische Eindickung wird wahrscheinlich mit Hilfe des Haarnadelgegenstromprinzips vorgenommen, das wir bei den Säugern gleich noch kennenlernen werden.

Nun zur Niere, die den Vorharn durch Filtration erzeugt. Eigentlich handelt es sich um eine sogenannte Ultrafiltration, denn die »Filter« sind für gelöste Eiweißstoffe nicht durchgängig. Bei einer Teichmuschel sieht der Vorgang folgendermaßen aus: Der Tubulus beginnt am Herzbetutel (Perikard). Während das Herz sich zusammenzieht, preßt es einen Teil der Blutflüssigkeit durch die Kammerwand hindurch in den

Perikardialraum und damit in den Nierenkanal. Hier finden die üblichen Sekretions- und Reabsorptionsprozesse statt. So entsteht der Endharn, wovon etwa ein bis zwei Milliliter je Stunde und 100 p Tiergewicht nach außen abgegeben werden. In ähnlicher Weise entsteht auch der Harn bei Tintenfischen und Schnecken. Die Niere der Krebse besteht vorn aus einem sackförmigen Teil der Leibeshöhle, der von Blut umspült ist und sich durch Filtration füllt. Der anschließende Tubulus, das Labyrinth, bildet daraus den Endharn. Die Nierentubuli des Regenwurmes nehmen Leibeshöhlenflüssigkeit direkt auf und bilden daraus den Endharn. Filtration spielt hier insofern eine Rolle, als das Coelomwasser selbst schon eine Art Filtrat des Blutes darstellt.

Die Wirbeltierniere enthält Hunderttausende, ja Millionen von Einzelementen, Nephrene genannt. Jedes Nephron beginnt mit dem Malpighischen Körperchen, das aus einer Kapsel und einem eingelagerten Blutgefäßknäuel (Glomerulus) zusammengesetzt ist. Die filtrierende Kraft ist hier der Blutdruck. Er preßt das eiweißfreie Blutwasser in die Kapsel, von wo es — nun als Vorharn — durch den vorderen und hinteren Tubuluskanal bis ins Sammelrohr und dann als Endharn in den Harnleiter weiterfließt. Die gebildete Menge Ultrafiltrat ist sehr groß. Jedes Nephron erzeugt beim Meerschweinchen je Stunde $1,2 \text{ mm}^3$ Vorharn, bei Mensch und Ratte sogar $3,5 \text{ mm}^3$. Dadurch produzieren die beiden menschlichen Nieren täglich 170 l Filtrat, wovon 99 % wieder rückresorbiert werden. Der Reabsorptionsprozeß beginnt im vorderen (proximalen), gut permeablen Tubulus. Seine Zellen pumpen Aminosäuren, Natrium, Zucker und andere Stoffe in die Zwischenzellräume der Umgebung, wo sie vom Blut aufgenommen werden. Dabei wandert so viel Wasser passiv mit, daß am Ende dieses Kanalabschnittes bereits 80 % der Gesamtflüssigkeit reabsorbiert sind und nur ein Rest von 20 % blutisotonischen Harns übrigbleibt.

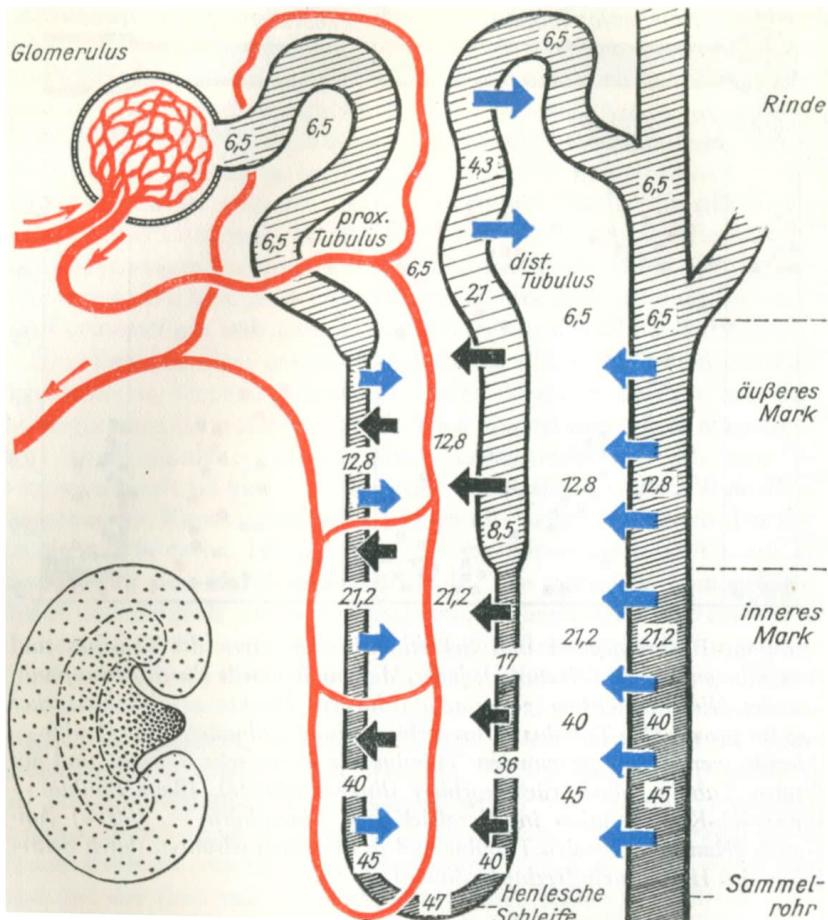
Der nächste Tubulusabschnitt ist beim Säugetier lang ausgezogen und haarnadelförmig gekrümmt, er heißt Henlesche Schleife. Die Zellen ihres aufsteigenden Schenkels pumpen Kochsalz ins umliegende Gewebe und in die begleitenden haarnadelförmigen Blutkapillaren, wodurch das Interstitium hyperton und der Harn zu Beginn der hinteren (distalen) Tubulusschleife hypoton werden. Erst gegen Ende dieses Kanalabschnittes steigt die Konzentration wegen der größeren Wasserdurchlässigkeit wieder auf isotones Niveau an. Das Kochsalz dringt auch jeweils in den gegenüberliegenden, absteigenden Schenkel der Henleschen Schleife ein, während Wasser osmotisch herausgesaugt wird. Durch den Quertransport von Natrium aus einem Schenkel der Schleife in den anderen und den gleichzeitigen Harnfluß



Filtration, Rückresorption und Sekretion in der Niere des Frosches und eines Schwanzlurches (*Necturus*); jeder Meßpunkt wurde durch Mikropunktion der Nierenkanälchen gewonnen. Schwarze Punkte — Traubenzucker wird im proximalen Tubulus rückresorbiert (linke Ordinate). Rote Punkte — Chloride werden im proximalen Tubulus als isotonische Lösung und im distalen Tubulus allein rückresorbiert (linke Ordinate). Blaue Punkte — Ammoniak-Konzentration im Vergleich zum Blasenharn = 100%; Ammoniak gelangt im distalen Tubulus und in den Sammelrohren durch Sekretion in den Harn hinein (rechte Ordinate)

in Längsrichtung bildet sich im Haarnadelsystem ein Konzentrationsgefälle aus, das sich auch auf das umgebende Gewebe und Blut überträgt. Von der Nierenrinde zum Mark und weiter zur Papille steigt deshalb die Osmolarität an.

Der isotope Harn fließt nun aus dem distalen Tubulus in das Sammelrohr. Jedes dieser Röhrchen empfängt Flüssigkeit von vielen Tubuli und führt den Urin durch das Nierengewebe in Richtung Papille zum Harnleiter ab. Ein Sammelrohr kann ebenso wie der letzte distale Tubulusabschnitt mehr oder weniger stark wasserdurchlässig sein. Eine große Permeabilität ist bei beiden vorhanden, wenn die Wandzellen unter der Einwirkung des antidiuretischen Hormons stehen.



Nephron einer Säugetierniere: Blutversorgung rot; die Dichte der Schraffur und die Zahlen symbolisieren den osmotischen Druck (Atmosphären) in den Kanälchen und Geweben der Niere beim durstenden Tier. Blaue Pfeile: passiver Wasserstrom. Schwarze Pfeile: Natriumtransport im Haarnadelgegenstromsystem. Daneben: Konzentrationsgefälle in der ganzen Niere, die Osmolarität steigt von der Rinde zur Papille an

Nun saugt die hyperosmotische Umgebung Wasser aus dem Sammelrohr heraus, so daß der Endharn immer konzentrierter wird, je mehr er sich der Papille nähert. Fehlt das Adiuretin, bleiben der letzte Teil des distalen Tubulus und das Sammelrohr schlecht durchlässig für

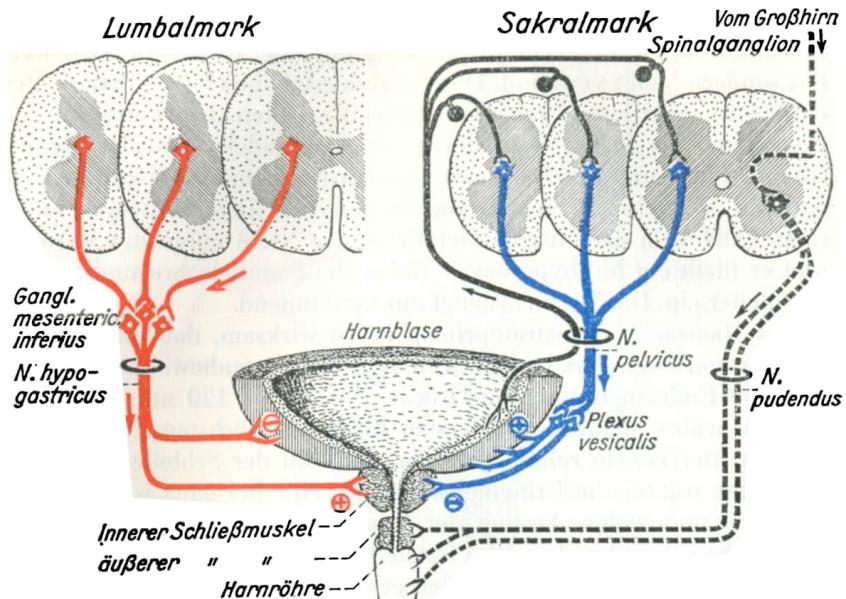
Wasser; infolgedessen verändert sich auch der Harn, der im hypotonen Zustand in die hintere Tubuluswindung einfließt, osmotisch nicht weiter, sondern bleibt verdünnt. Die Säugerniere kann also — je nach Bedarf — konzentrierend oder verdünnend arbeiten. Die Fähigkeit zur Eindickung des Harns wird durch das Haarnadelsystem der Henleschen Schleife und durch das antidiuretische Hormon ermöglicht. Den anderen Wirbeltieren fehlen die langen Schleifen, deswegen kann trotz ADH kein osmotisches Gefälle in der Niere aufgebaut werden, und es fließt ein bluthypotoner Urin in die Sammelrohre und in den Harnleiter ein. Das Organ arbeitet nur verdünnend.

Das Haarnadelgegenstromprinzip ist so wirksam, daß dadurch bei Säugern mit besonders langen Schleifen, wie wüstenbewohnenden Nagern, im Endurin osmotische Drücke von 80 bis 120 atm entstehen können, während dieser Wert beim Menschen höchstens auf 33 atm ansteigt. Bei Vögeln reicht vor allem die Zahl der Schleifen nicht für eine echte osmotische Urineindickung aus. Nur bei ganz wenigen Arten kann man einen Anstieg der Osmolarität im Endharn um das Sechsfache gegenüber dem Blut feststellen.

Durch Rückresorption und Sekretion in verschiedenen Tubulusabschnitten und infolge des Haarnadelgegenstrommechanismus steigt beim Menschen die Konzentration von Harnstoff und Sulfaten 60mal, die von Phosphaten 30mal, von Harnsäure 25mal, von Kalium 7mal gegenüber dem Blut an. Aminosäuren und Zucker fehlen dagegen ganz, und Natrium bleibt unverändert. — Die Wasserstoffionenkonzentration im Endharn ist hoch, wenn der Organismus Säuren ausscheiden muß, sie ist niedrig, wenn Alkalien abgegeben werden sollen. Die Wasserstoffionen werden durch die Zellen des Tubulus und der Sammelrohre im Harn angereichert, indem dafür Natriumionen ins Blut zurückgehen. Teilweise wird der Wasserstoff auch an Ammoniak gebunden, den die Zellen der Sammelrohre für diesen Zweck erzeugen.

Die Harnleiter transportieren bei Wirbeltieren den Urin mittels peristaltischer Bewegungen schubweise zur Harnblase. Auch Wirbellose besitzen meistens Harnleiter und häufig einen Sammelbehälter an deren Ende. Vielfach findet in der Blase noch eine Reabsorption von Salzen und Wasser statt, bei Säugetieren ist das jedoch nicht der Fall.

Wenn sich die Harnblase eines Menschen oder Säugers langsam füllt, werden die Wände gedehnt und dadurch Sinnesendigungen gereizt. Dies führt letzten Endes zum Gefühl des Harndranges. Von den Rezeptoren gelangen die Impulse über sensible parasympathische Nervenfasern (Nervus pelvis) bis zum sakralen Rückenmark und weiter zum Verlängerten Mark und zur sensorischen und motorischen Groß-



Reflexschaltung für die Blasenentleerung beim Säugetier; (+) erregende Wirkung (Kontraktion), (–) hemmende Wirkung (Erschlaffung); rot — sympathische effektorische Nervenfasern; blau — parasympathische effektorische Nervenfasern; schwarz — sensible parasympathische Nervenfasern; schwarz gestrichelt — Nervenfasern für Willkürmotorik

hirnrinde. Im Rückenmark liegt das Reflexzentrum für die Blasenentleerung (Miktion). Von hier aus läuft die Erregung über motorische Fasern des N. pelvis zurück zur Blase, bringt deren Muskeln zur Kontraktion, lässt gleichzeitig den glatten Schließmuskel erschlaffen und gibt so die Harnröhre frei. Von der Großhirnrinde veranlaßt, lässt nun auch der Tonus des quergestreiften äußeren Blasenschließmuskels nach, und die Miktion beginnt. Viele Tiere nehmen dabei eine besondere Körperhaltung ein, denken wir nur an den Hund, der sein Bein hebt. Die Harnabgabe ist eigentlich eine Instinkthandlung, in die der Blasenreflex mit eingebaut ist.

Der tropfende Möwenschnabel

Einer der ausdauerndsten Flieger ist der Albatros. Er bringt bis zu neun Monaten ununterbrochen auf offener See zu und geht nur zum Brutgeschäft an Land. Auch viele andere Meeresvögel haben keine Gelegenheit, zum Fressen oder Trinken das Land aufzusuchen. Da sie ihren Durst mit Seewasser löschen müssen, sollte man annehmen, daß die Niere die überschüssigen Salze wieder ausscheidet. Das trifft aber nur teilweise zu. Seevögel sind vielmehr im Besitz von Salzdrüsen, die im Kopf hinter der Nasenhöhle, unter den Augenhöhlen oder zwischen Augen- und Nasenhöhle liegen und vermutlich gleichfalls nach dem Haarnadelgegenstromprinzip arbeiten. Füllt man einer Möwe 134 ml Seewasser in den Magen, wird das gesamte Salz durch die Drüse innerhalb von drei Stunden als fünfprozentige Lösung wieder ausgeschieden. Je größer die Salzaufnahme ist, um so mehr Exkret wird produziert. Es läuft aus den Nasenlöchern bis zur Schnabelspitze und tropft von dort herab. Ein Kormoran gibt mit seiner Salzdrüse ständig etwa 6 ml Flüssigkeit je Stunde und Kilopond Körpergewicht ab.

Ähnlich wie die Seevögel machen es auch die Meeresschildkröten, das Leistenkrokodil (*Crocodylus porosus*) und eine Seeschlange der Gattung *Enhydris*; sie sind gleichfalls im Besitz von Augen- oder Nasendrüsen für die Salzausscheidung. Die sprichwörtlichen Krokodilstränen haben immer eine höhere Osmolarität als das umgebende Seewasser.

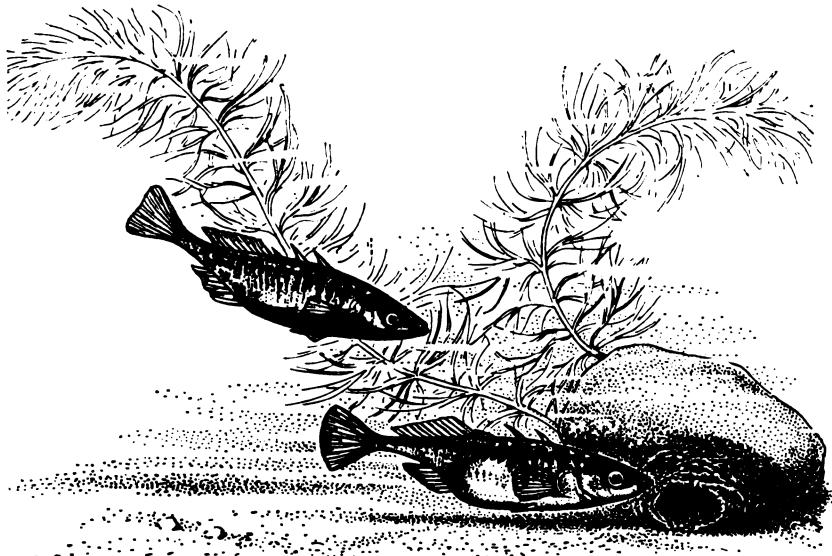
Die Osmoregulation der anderen Wassertiere geht ebenfalls nur teilweise über die Niere. Das überschüssige Salz, das der Salzkrebs (*Artemia*) oder die Knochenfische des Meeres durch Trinken von Wasser (etwa 20 %) und durch passiven Salzeinstrom (etwa 80 %) in sich aufnehmen, wird durch die Kiemen wieder nach außen befördert; zumindest gilt dies für Natrium und Kalium, während für Kalzium und Magnesium die Niere zuständig ist. Haie benutzen zur Salzabgabe statt der Kiemen eine Drüse des Enddarms, die sogenannte Rektaldrüse. — Die Kiemen der Süßwasserfische und Flußkrebse sind in anderer Weise osmoregulatorisch tätig. Sie reißen die Kochsalzspuren aus der Umgebung an sich und führen sie ans Blut ab. Zum Ausgleich pumpen die Zellen Ammonium- und Bikarbonationen hinaus. In ähnlicher Weise ist die Haut eines Frosches in der Lage, die geringen Kochsalzmengen aufzunehmen, die im Wasser eines Tümpels gelöst sind.

Partnerwahl und Hochzeit

Der Tanz des Stichlingmännchens

Die geschlechtliche Liebe und Treue sind keine besonderen Merkmale des Menschen. Schwan, Storch und Graugans suchen sich nur einmal im Leben einen Partner, mit dem sie sich verloben, den sie heiraten und an den sie sich für immer gebunden fühlen. Die meisten Tiere nehmen es allerdings mit Liebe und Treue nicht so genau; bleibt ein Paar einen Sommer lang zusammen, ist das schon eine Ausnahme. Auch die Einehe ist nicht die Regel, vielfach herrschen Zustände wie in einem Harem, man denke nur an den Hirsch oder das Haushuhn. Das Hamsterweibchen gar verjagt seinen Geschlechtspartner gleich nach der Hochzeit, beim Stichling hingegen kümmert sich nur der Mann um das Gelege.

Verlobung, Hochzeit und überhaupt die geschlechtliche Annäherung sind bei vielen Tieren mit Rivalenkämpfen und besonderen Zeremonien verbunden: Die Männchen spreizen sich vor den Weibchen, führen Balztänze auf und bringen ihnen Verlobungsgeschenke. Der Tanz der Tiere ist eine echte sexuelle Werbung, er kommt sogar bei Fischen und selbst bei Wirbellosen vor. Erblickt der Dreistachelige Stichlingmann während der Fortpflanzungszeit ein Weibchen, so beginnt er im Zickzack hin- und herzuschwimmen und seinen prächtigen roten Bauch zu zeigen. Ist der Partner in der richtigen Stimmung, reagiert er darauf: Er schwimmt auf das Männchen zu und stellt den Körper schräg,



Stichling vor dem Nest; oben Männchen, unten Weibchen

damit man gleichfalls seinen Bauch sehen kann, der von laichreifen Eiern dick angeschwollen ist. Nun folgt eine ganze Kette von Instinkthandlungen, von denen eine immer die folgende auslöst. Das Männchen beantwortet die Geste des Weibchens, indem es zum Nest hinschwimmt, das es schon vorsorglich gebaut hat. Das Weibchen folgt nun und schaut zu, wie der Mann den Kopf in den Nesteingang steckt und ihm den Weg zeigt. Dann schwimmt es ins Nest hinein und wartet, bis der Partner mit der Schnauze lebhaft gegen seinen Hinterleib trommelt. Erst jetzt laicht es ab, und darauf entleert das Männchen den Samen über die Eier.

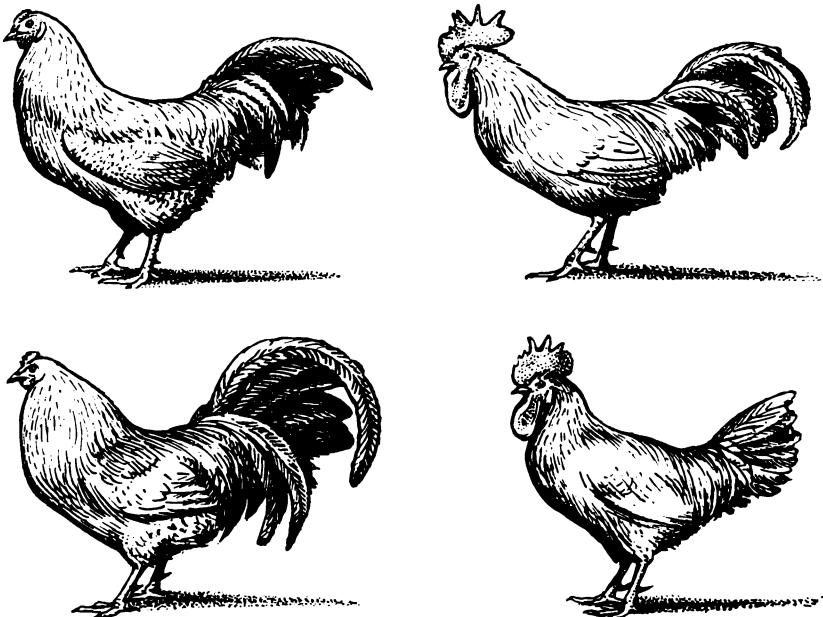
Der Nestbauinstinkt des männlichen Stichlings, sein roter Bauch, der Zickzacktanz und das Trommeln sowie das sonstige Gebaren sind Geschlechtskennzeichen, die dem Weibchen fehlen. Dieses zeichnet sich dafür durch andere Merkmale aus. Alles das, was rein äußerlich die Geschlechter unterscheidet, sei es die Mähne des Löwen, der Bart des Mannes, der Kehllappen des Hahnes, das männliche Glied (Penis), die Gebärmutter (Uterus), das graue Federkleid der Stockente oder das typisch männliche oder weibliche Verhalten sind sogenannte sekundäre Geschlechtsmerkmale. Sie entwickeln sich unter dem Einfluß der primären Sexualkennzeichen, nämlich des Hodens (Testis) und Eierstocks (Ovar). Die Geschlechtsdrüsen (Gonaden) erzeugen

neben den Samenfäden (Spermien, Spermatozoen) und Eiern auch noch Sexualhormone. Diese sind es, die beim heranwachsenden Organismus die Geschlechtsunterschiede bedingen und zur Fortpflanzungszeit immer erneut und in verstärktem Maße ihre Wirkung entfalten.

Hier müssen wir eine Einschränkung machen: Sexuelle Merkmale können auch durch andere Faktoren zustande kommen, etwa eine direkte Wirkung von Hormonen des Hypophysenvorderlappens, durch das Nervensystem, spezielle Nahrungsstoffe oder Drüsensekrete oder durch einen dauernden Einfluß der Geschlechtschromosomen selbst.

Man kann getrost sagen, daß es bei allen Lebewesen eine sexuelle Polarität gibt, auch bei Pflanzen und sogar bei Bakterien. Die Zell- und Vererbungsforscher haben herausgefunden, daß die Träger der Erbinformation, die Kernschleifen oder Chromosomen, auch eine Verschlüsselung für die künftige sexuelle Entwicklungsrichtung enthalten. Viele Tiere sind sogar im Besitz ganz spezieller Geschlechtschromosomen. So kommt es, daß ein Ei oder Samenfaden die künftigen Sexualmerkmale in sich trägt. Nach der Vereinigung der beiden Keimzellen (Gameten) kann je nach der Stärke der Erbfaktoren der eine oder der andere das Übergewicht bekommen. Dadurch entsteht im heranwachsenden Organismus aus der Keimdrüsenanlage ein Hoden oder ein Eierstock. Unter Umständen entwickeln sich auch beide Teile, so daß eine Zwittrdrüse herauskommt. Aber auch sonst kann man sagen, daß in jedem Lebewesen eine bisexuelle Potenz schlummert und daß grundsätzlich immer eine weibliche oder männliche Entwicklungsrichtung denkbar ist. Bei verschiedenen Tieren ist daher eine äußerliche (phaenotypische) Geschlechtsumkehr möglich: Ein Huhn wird nach einer operativen Entfernung des (linken) Eierstocks zum Hahn mit seinen typischen Merkmalen und Eigenheiten, weil nun die andere, rechte Gonadenanlage zum Hoden heranreift. Mit der Zeit setzt sich jedoch das ererbte Geschlecht durch, und aus dem Hoden wird ein Ovar, aus dem Hahn wieder eine Henne. Oder man denke an junge Kaulquappen des Grasfrosches, wie sie im Frühjahr in jedem Tümpel aus den Eiern schlüpfen. Entwickeln sich die Tiere in kaltem Wasser, etwa bei 10 °C, entstehen Weibchen; sind sie in einer warmen Umgebung, etwa 27 °C, werden Männchen daraus. Da das Wasser im Frühling jedoch meistens ziemlich kalt ist, entstehen normalerweise nur Weibchen, und erst später setzt sich das ererbte Geschlecht durch, so daß ein Teil der Tiere zu Männchen wird.

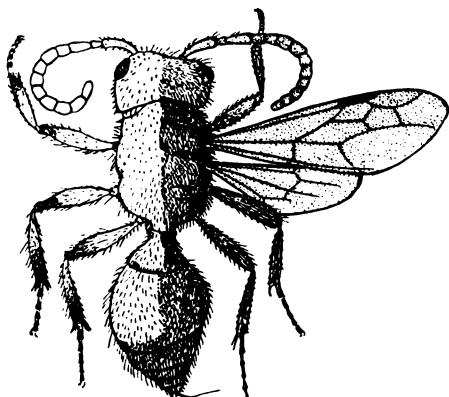
Sexualhormone und geschlechtliche Merkmale kommen auch bei Wirbellosen vor. Jedoch spielt bei vielen, besonders den Kerbtieren, auch



Die Wirkung einseitiger und doppelseitiger Kastration beim Huhn. Rechts: Zwei Hennen linksseitig kastriert (oben 2 Jahre, unten 2 Jahre und neun Monate nach der Operation). Links: Zwei Hennen doppelseitig kastriert

die direkte Chromosomenwirkung eine große Rolle. Man kann dies besonders aus den Beobachtungen an Halbseitenzwittern schließen. Man findet nämlich manchmal Insekten, die in der Mittellinie geteilt sind: Die eine Hälfte hat eine männliche Färbung und männliche Fühler, die andere Seite entsprechende weibliche Merkmale. Würden die sekundären Geschlechtszeichen hier durch Hormone bedingt sein, gäbe es Zwitter dieser Art nicht, denn ein Hormon breitet sich im ganzen Körper aus und entfaltet seine Wirkung nicht nur auf der einen Seite.

Ganz besondere sexuelle Verhältnisse herrschen bei den staatenbildenden Insekten. Die Männchen der Bienen, Wespen, Hummeln und Ameisen sind von untergeordneter Bedeutung und spielen nur als Samenlieferanten für die Königin — das geschlechtsreife Weibchen — eine kurze Rolle. Sie entstehen aus unbefruchteten Eiern, ihre Zellen enthalten also nur den einfachen Chromosomensatz. Tiere mit doppeltem Satz an Kernschleifen schlüpfen nur aus befruchteten Eiern, sie entwickeln sich in weiblicher Richtung. Die Königin speichert seit dem

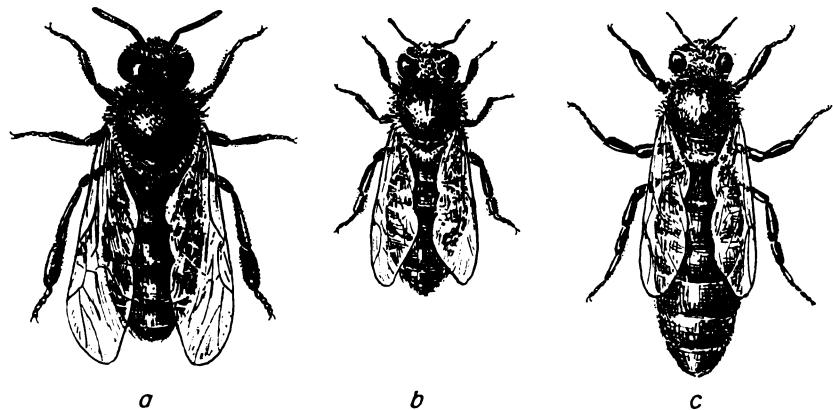


Halbseitenzwitter bei einem Hautflügler (*Pseudomethoka canadensis*, Fam. Tiphidae, entfernte Verwandtschaft der Spinnenameisen). Linke Seite weiblich, rechte Seite männlich. Der weibliche Teil ist kleiner, heller, flügellos und trägt einen kürzeren Fühler als der männliche

Hochzeitsflug große Massen an Spermien in einer Samenblase, sie kann also ihre Eier selbst befruchten. Je nach der Güte des dargebotenen Futters entstehen aus den Larven mit normaler Chromosomengarnitur unreife Weibchen beziehungsweise Arbeiterinnen oder neue Königinnen.

Bei Ameisen ist die sexuelle Reifung der Weibchen nur möglich, wenn in der Nahrung der Speichel bestimmter Kopfdrüsen (Labial- und Pharyngealdrüsen) enthalten ist. Prinzipiell könnte also jede Arbeiterin zum Geschlechtstier heranwachsen. Daß dies nicht so ist, liegt allerdings nicht an der Fütterung allein, sondern auch an einer Hemmwirkung, die von der Herrscherin ausgeht. — Manche Larven der

Die Vielgestaltigkeit bei der Honigbiene: a Drohne, b Arbeiterin, c Königin

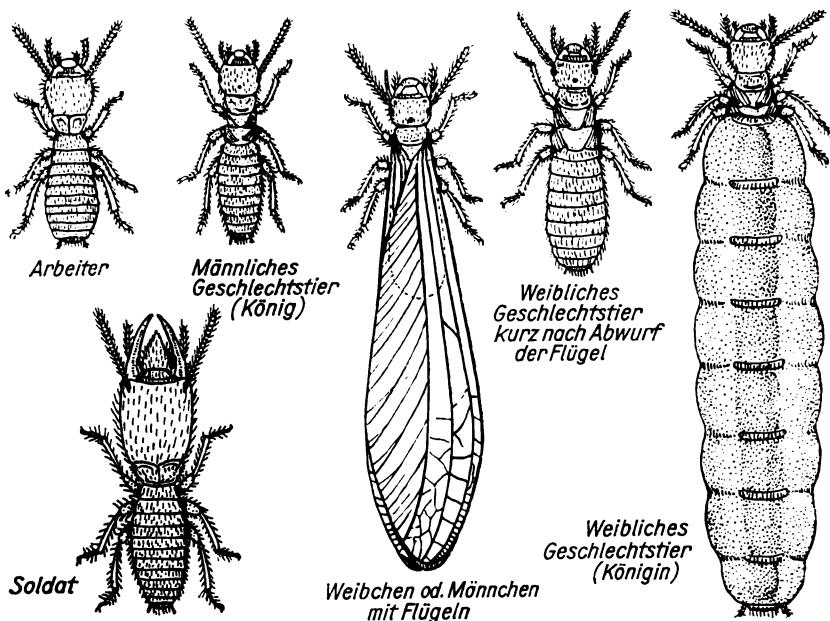


Ameisengattung *Pheidole* werden zu bestimmten Zeiten mit Insektenfleisch gefüttert. Sie wachsen dann innerhalb weniger Stunden zu Riesentieren heran, aus denen die Soldaten entstehen. Sicher ist hier die gehäufte Zufuhr von Eiweiß ausschlaggebend, daneben spielt aber noch ein geheimnisvoller vitaminartiger Faktor eine Rolle — der T-Stoff. Er kommt auch in Termiten vor, daher der Name. Man hat versucht, mit verschiedenen Vitaminkombinationen die T-Wirkung zu ersetzen, was jedoch nur unvollkommen oder überhaupt nicht gelang. Eine bestimmte Ernährungsweise beeinflußt also nicht nur die Geschlechtsreife, sondern führt auch zur Vielgestaltigkeit (Polymorphismus).

Von der Honigbiene wissen wir, daß dem Körper der Königin ein Duft- oder Geschmacksstoff anhaftet. Diese sogenannte Königinnensubstanz rechnet man zu den Pheromonen, die bei der Nachrichtenübertragung zwischen Insekten bedeutungsvoll sind. Die Arbeiterinnen nehmen den Stoff auf und verbreiten ihn im ganzen Stock. Er ist ein Beweis dafür, daß die Königin lebt und normale Zustände herrschen. Fehlt das Pheromon, werden innerhalb weniger Stunden neue Weiselzellen angelegt, und ein Teil der Arbeiterinnen beginnt, Eier abzusetzen. Die Instinkte für das Eierlegen und den Bau von Weiselzellen sind also normalerweise durch die Königinnensubstanz blockiert. Die geschlüpften Larven werden sofort von den jungen Arbeiterinnen mit einem speziellen Königinnen-Futtersaft versehen, so daß neue Geschlechtstiere entstehen können.

Ähnlich liegen die Dinge bei Termiten. Ein Geschlechtstier entsteht nur bei Spezialfütterung unter Verwendung bestimmter Drüsensekrete. Eine besondere Rolle für diese Ernährung spielen die sogenannten Ambrosiazellen von Pilzen, die die Tiere in den Nestern kultivieren. König und Königin bilden Pheromone, die über den Darm mit dem Kot nach außen gelangen. Die anderen Mitglieder des Volkes fressen die Exkremeante und werden auf diesem Wege in ihrer sexuellen Reifung gehemmt.

In den Insektenstaaten ist dafür gesorgt, daß nur immer ein Herrscher bzw. ein Paar »regiert«. Die Bewohner eines Termitenbaues betasten die Geschlechtstiere mit den Fühlern und vergewissern sich so über deren Existenz. Solange dies der Fall ist, werden alle anderen, überzählig gebildeten Ersatzgeschlechtstiere getötet. Genauso rigoros geht es im Wesenvolk (*Polistes gallicus*) zu: Im Frühjahr finden sich die weiblichen Geschwister, die den Winter überstanden haben, im alten Nest zusammen. Das Tier mit den größten Eierstöcken wird Königin, während die Schwestern für Futter sorgen. Nach dem Schlüp-



Die Vielgestaltigkeit bei der Termitenart *Termes lucifugus*

fen der Brut tötet jedoch die Herrscherin ihre Verwandtschaft. Unter den Jungtieren bildet sich gleichfalls eine Rangordnung aus: Je größer die Eierstöcke sind, desto weiter vorn steht das Individuum. Wahrscheinlich entscheidet die Menge an sogenannten gonadotropen Hormonen über den Rang. Im Bienenstaat sind die Zustände weniger grausam. Kurz vor dem Schlüpfen einer jungen Königin verläßt die alte mit einem Teil des Volkes den Stock; der Imker sagt, die Bienen schwärmen.

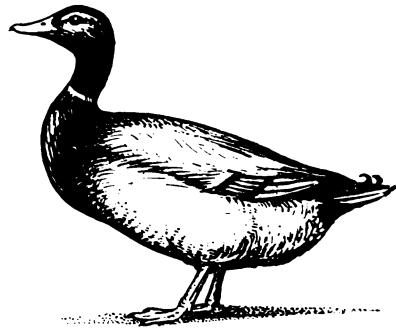
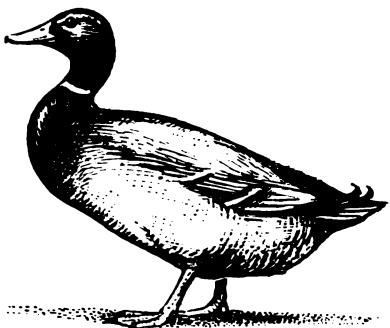
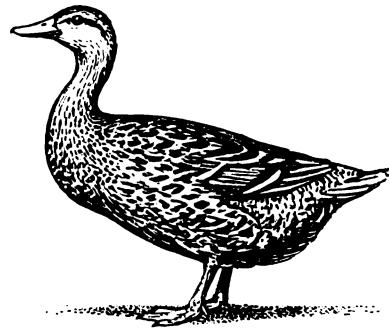
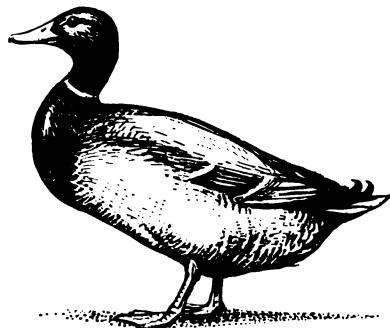
Der hypersexuelle Kater

Der Hoden eines Wirbeltieres bildet mit Hilfe der sogenannten Zwischenzellen die Geschlechtshormone, die die männlichen sekundären Merkmale hervorbringen; alle solche Substanzen nennt man Androgenhormone oder Androgene. Allerdings ist nur einer dieser Stoffe als Primärhormon anzusprechen — das Testosteron. Außerdem enthält ein Hoden auch in geringerer Menge weibliche Geschlechtshormone.

Diese entstehen bevorzugt bei den Weibchen in den Zwischenzellen des Eierstocks, bei trächtigen Säugern auch im Mutterkuchen (Plazenta). Manche erzeugen Brunsterscheinungen (Ostrus) und heißen daher Östrogene; das Primärhormon ist das Follikelhormon oder Östradiol. Zu den weiblichen Sexualstoffen zählt man auch die Gestagene, von denen das Gelbkörperhormon oder Progesteron das wichtigste ist. Es ist in reifen Eifollikeln, im Gelbkörper (Corpus luteum) und in der Plazenta nachweisbar. Die Ovarien enthalten auch in geringer Menge Testosteron.

Entfernt man bei einem Tier die Gonaden, bilden sich die sekundären Geschlechtsmerkmale teilweise zurück, es entsteht ein geschlechtsloser (asexueller) Typ. Mit Hilfe der Kastration lässt sich also entscheiden, ob eine körperliche Eigenschaft, etwa das Federkleid, auf die Anwesenheit eines Sexualhormons zurückzuführen oder ob es asexuell ist. Die Asexualität sollte nicht mit der Intersexualität und

Die Wirkung der Kastration bei der Stockente. Obere Reihe normale, untere Reihe kastrierte Tiere; links Männchen, rechts Weibchen



dem Zwwitterum verwechselt werden, denn hier sind Kennzeichen beiderlei Geschlechts ausgebildet. Die Wirksamkeit von Sexualhormonen kann auch durch Injektion von Drüsensextrakten und künstlich hergestellten Wirkstoffen sowie einer Einpflanzung von Gonaden geprüft werden. Mit diesen Mitteln können einige Ausfallserscheinungen einer Kastration beseitigt werden, und es läßt sich beweisen, daß das rote Hochzeitskleid des Stichlings, der Kamm und die Färbung des Kammolches durch Androgene zustande kommen. Das gleiche gilt für die Daumenschwielen des Frosches, die großen Kehllappen und den Kamm des Haushahnes. Dagegen sind sein prächtiges Gefieder und die Sporen asexuell, ebenso das reizvolle Federkleid eines Erpels oder Fasans, denn diese Merkmale bleiben auch nach doppelseitiger Kastration erhalten. Entfernt man jedoch die Gonaden einer Ente, bekommt sie bei der nächsten Mauser das asexuelle Gefieder eines Erpels. Daraus ist zu schließen, daß das unscheinbare Federkleid vieler Vogelweibchen auf der Wirkung von Östrogenen beruht. Auch der kleine Kamm der Henne entsteht durch Ostradiol und ist eigentlich kein asexuelles Merkmal.

Bei den Säugern kommen der Mantel des Pavians, die Mähne des Löwen, der Bart und der stark entwickelte Kehlkopf des Mannes (tiefe Stimme), das Geweih des Hirsches, Hodensack (Scrotum) und Penis sowie viele andere Eigenschaften durch Testosteroneinfluß zu stande. Bei der Frau bewirkt dieses Hormon die Ausbildung der großen Schamlippen, des Kitzlers sowie der Scham- und Achselbehaarung. Dagegen ist Ostradiol die Ursache für die inneren weiblichen Genitalien, ferner für die Tasche der Beuteltiere, die Ausbildung des Euters und die Rotfärbung am Gesäß mancher Affen. Progesteron wiederum ist unentbehrlich für die Trächtigkeit. Es bildet die Schleimhaut der Gebärmutter so um, daß sich das befruchtete Ei darin festsetzen kann. Ferner fördert es das Wachstum der Brustdrüsen bei weiblichen und männlichen Tieren.

Mitunter kommt es vor, daß Knaben in frühester Jugend infolge einer Überproduktion von Androgenen geschlechtsreif werden. Sucht man nach der Ursache, so findet man Geschwülste in den Hoden oder in der Nebennierenrinde, bisweilen sogar im Gehirn. Die Nebennieren bilden auch sonst gewisse Mengen männlicher Sexualstoffe, die aber als solche biologisch nicht aktiv werden. Ein Tumor dieses Gewebes vergrößert die Hormonmenge so stark, daß sie wirksam wird: Die Schamhaare wachsen, das Glied vergrößert sich, die Muskulatur erstarkt, das Längenwachstum läßt nach. Eine vorzeitige Geschlechtsreife kann auch entstehen, wenn die Bildung des Nebennierenrinden-

hormons Cortisol gestört ist, etwa infolge eines angeborenen Fehlers im Zellstoffwechsel. Bekanntlich wird die Sekretion der Rindenhormone durch das Corticotropin (ACTH) des Hypophysenvorderlappens auf dem Wege der negativen Rückkoppelung geregelt. Das bedeutet aber, daß um so mehr Hypophysenhormon gebildet wird, je weniger Cortisol vorhanden ist. Die großen ACTH-Mengen regen die Nebenniere nun zur Erzeugung von Androgenen an, und diese rufen bei Knaben eine vorzeitige Geschlechtsreife (Pubertas praecox) und Hypersexualität hervor. Bei Mädchen und Frauen tritt in diesem Falle eine körperliche und seelische Vermännlichung (Virilismus) ein. Manche Frauen vermännlichen auch im Alter, wenn die Produktion der weiblichen Hormone nachläßt, so daß Bart und Schnurrbart zu sprießen beginnen.

Wie wir gesehen haben, beeinflussen die Sexualhormone die verschiedensten Körperpartien. Dies geschieht — wie bei so vielen Hormonen — über einen Angriff am genischen Apparat der Zelle. Er wird zur Bildung zahlreicher Fermente angeregt, die den Eiweiß-, Kohlenhydrat- und Fettstoffwechsel beeinflussen. Deshalb kräftigt eine Behandlung mit männlichem Sexualhormon den ganzen Organismus und fördert das körperliche und geistige Befinden, besonders mit zunehmendem Alter.

Ein wichtiges sekundäres Geschlechtsmerkmal ist das sexuelle Verhalten; es entsteht durch Hormonwirkungen auf das Gehirn und dessen Instinktmechanismen. Östrogene machen das Weibchen paarungsbereit und sind auch beim Menschen bedeutungsvoll für die Besonderheiten der weiblichen Psyche. Androgene sind verantwortlich für Temperament und Wildheit von Stier und Hengst im Vergleich zu Ochs und Wallach. Sie sind auch schuld an den seelischen Eigenarten eines Jünglings während der Flegeljahre. — Bei verschiedenen Vögeln, zum Beispiel dem Nachtreiher, weckt das Testosteron Nestbauinstinkte, fördert die Paarungsbereitschaft und macht außerdem den Hausherrn zu einem tapferen Verteidiger seines Nestes. Überhaupt scheint Selbstbewußtsein zu einem großen Teil auf einer stimulierenden Androgenwirkung zu beruhen. Dies zeigen besonders Untersuchungen am Haushuhn und der Haustaube, Tieren, die in Gemeinschaften leben und bei denen eine soziale Rangordnung besteht. Ein Beobachter im Hühnerhof stellt fest, daß eine der Hennen alle anderen hacken darf, ebenso natürlich auch der Hahn. Dagegen gibt es auch eine Henne, die sich von allen anderen verjagen läßt. Zwischen dem Hahn und dem letzten »Prügelknaben« liegt eine ganze Stufenleiter der Hackeraubnis. Diese Hackordnung ergibt sich im Laufe des Zusammen-

lebens aus Machtkämpfen, die zwischen den Tieren ausgefochten werden. Behandelt man eine Henne, die auf der untersten Stufe der Rangordnung steht, mit Testosteron, rückt sie in kurzer Zeit an die Spitze der Hackordnung.

Die Bedeutung der Geschlechtshormone für das Verhalten läßt sich genauer an Kastraten überprüfen. Entfernt man einem weiblichen oder männlichen Kaninchen vor der Geschlechtsreife (Pubertät) die Gonaden, entstehen asexuelle Tiere. Behandelt man diese nun mit Östradiol, stellen sich weibliche Sexualinstinkte ein; gibt man ihnen Testosteron, gebaren sich die Kaninchen männlich. Entscheidend für das Verhalten ist hier also allein die Art des Hormons.

Dieser Versuch kann auch etwas anders durchgeführt werden. Kastriert man ein Säugetier nach der Pubertät, passiert nämlich folgendes: Zunächst einmal nimmt bei beiden Geschlechtern die Bereitschaft zur Paarung ab, beim Weibchen sofort, beim Männchen allmählich. Es sind aber Fälle bekannt, daß selbst nach längerer Zeit männliche Kastraten, auch Menschen, durchaus sexuell aktiv blieben. Behandelt man solche Tiere beiderlei Geschlechts mit Sexualhormonen, so ruft dies die normalen, erblich festgelegten Instinkte hervor: Männchen benehmen sich wie Männchen und Weibchen wie Weibchen, die Art des eingespritzten Hormons — Östro- oder Androgen — hat keine Bedeutung. Daraus ergibt sich, daß das männliche und weibliche geschlechtliche Verhalten keine reine Hormonangelegenheit ist, sondern daß das Gehirn entscheidend mitwirkt.

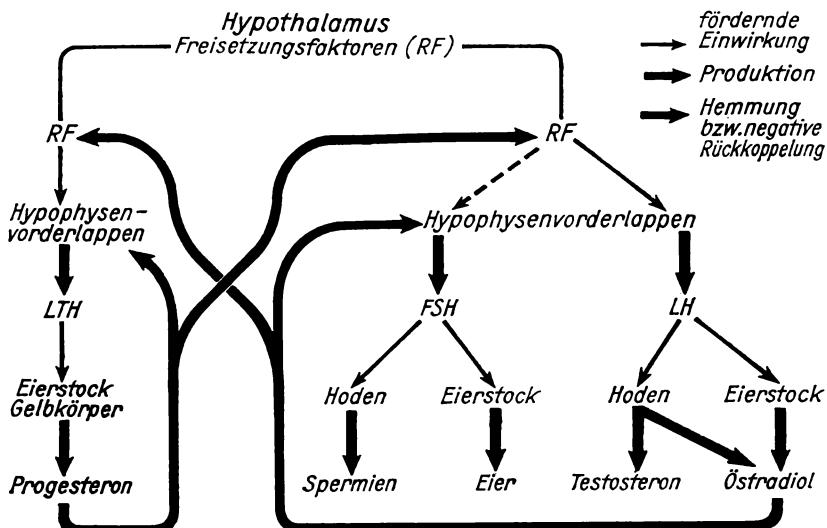
Die beteiligten zentralen Stellen liegen in verschiedenen Hirngebieten. Beispielsweise ist für das männliche Sexualverhalten eines Säugers die Großhirnrinde (Neocortex) unentbehrlich; entfernt man diesen Hirnteil, ist ein Männchen nicht mehr zur Paarung bereit. Die weibliche Kopulationsbereitschaft bleibt hingegen nach solcher Operation erhalten, nur erlöschen die Mutterinstinkte. — Die Bereitwilligkeit zur geschlechtlichen Vereinigung verschwindet ebenfalls, wenn ein bestimmtes Gebiet des Zwischenhirns im Hypothalamus zerstört wird, obgleich die Produktion der Geschlechtshormone normal bleibt. Schaltet man dagegen Teile des sogenannten Riechhirns (Mandelkern, Lobus piriformis) aus, tritt eine sexuelle Enthemmung ein. Derart operierte Affen, Katzen und Hunde versuchen nun dauernd miteinander zu kopulieren, die Grenzen zwischen den Gattungen und Arten sind verschwunden, und selbst an leblosen Gegenständen werden Aufreitversuche unternommen. Auch gleichgeschlechtliche Tiere sind ohne Hemmung bestrebt, miteinander einen Geschlechtsverkehr durchzuführen, Homosexualität ist gang und gäbe. Diese Formen abnormen

Geschlechtsverhaltens können auf zweierlei Art beseitigt werden: entweder durch Kastration oder durch Zerstörung des vorher erwähnten Gebietes im Hypothalamus. Daraus ergibt sich die Schlußfolgerung, daß die sexuellen Entgleisungen nur möglich sind, wenn der hemmende Einfluß des Riechhirns auf das Paarungszentrum des Zwischenhirns wegfällt oder wenn die erregende Wirkung der Geschlechtshormone auf das Gehirn zu groß ist.

Der eben geschilderte Versuch, Homo- und Hypersexualität künstlich zu erzeugen, deckt nur das auf, was als Anlage bei jedem Tier vorhanden ist. Unter normalen Verhältnissen kommt sie nicht zum Vorschein, es sei denn bei krankhafter Veranlagung, bei Aufstauung des Geschlechtstriebes oder in anderen Zwangslagen — etwa im Konflikt zwischen Geschlecht und sozialem Rang. Bei zahlreichen Vogelarten kann man beobachten, daß selbstbewußte Weibchen ein männliches Imponiergehabe an den Tag legen und schwächere Tiere beiderlei Geschlechts entsprechend anbalzen. Umgekehrt zeigen rangtiefe Männchen häufig ein weibliches Verhalten. Der bekannte Verhaltensforscher Konrad Lorenz besaß zwei junge Kolkraben, die miteinander balzten; der eine spielte die männliche, der andere die weibliche Rolle. Als zu diesem »Pärchen« ein dritter, älterer Rabenmann hinzugelassen wurde, stellte sich heraus, daß die beiden jungen Tiere Weibchen waren. Der Vogel, der vorhin als Männchen aufgetreten war, begann nun den Neuling zu lieben und verheiratete sich erfolgreich mit ihm; das andere Weibchen wurde jetzt vom früheren Freund und Partner angefeindet.

Der Krallenfrosch als Testobjekt

Es ist wichtig, daß die Produktion der Geschlechtshormone und Gameten sich in normalen Grenzen hält und bei Bedarf gesteigert werden kann. Diesem Zweck dient bei beiden Geschlechtern das gleiche System übergeordneter, sogenannter gonadotroper Hormone oder Gonadotropine. Davon bildet der Hypophysenvorderlappen drei: das Prolactin oder luteotrope Hormon (LTH), das luteinisierende Hormon (LH) — das auch als Hormon zur Stimulation der interstitiellen Zellen das Symbol ICSH trägt, ferner das follikelstimulierende Hormon (FSH). Die Wirkstoffe entstehen unter dem Einfluß des Hypothalamus unter Vermittlung von Freisetzungsfaktoren (Releasing factors, RF). Diese Substanzen sind wahrscheinlich Neurosekrete, die auf dem Blutweg aus dem Zwischenhirn in die Hypophyse gelangen.



Hormonale Regulationen in der Sexualsphäre der Wirbeltiere

Das FSH regt das Wachstum von Eiern und Samenfäden an. Fehlt es, hören Spermabildung und Eireife auf, ein Zustand, der allgemein im Alter eintritt. Das LH oder ICSH regt die Zwischenzellen der Hoden und Ovarien an, Östrogene und Androgene zu bilden. Das Hormon bewirkt außerdem ein Aufplatzen reifer Eifollikel, also den Follikelsprung (Ovulation). Auch das Wachstum der Gelbkörper, die sich aus den gesprungenen Follikeln bilden, wird angeregt. Als Besonderheit sei erwähnt, daß es bei den Webervögeln die direkte Ursache für das sexuelle Prachtkleid ist. — Je mehr Östradiol im Blute kreist, um so weniger LH, FSH und LTH werden gebildet. Das Östrogen beeinflußt also auf dem Wege der negativen Rückkopplung nicht nur seine eigene Produktion, sondern auch die aller anderen Geschlechtshormone. Selbst beim Manne ist in dieser Hinsicht das weibliche Hormon ausschlaggebend.

Prolactin sorgt bei weiblichen, lebendgebärenden Wirbeltieren dafür, daß die Gelbkörper Progesteron bilden können. Außerdem fördert es das Wachstum des Euters und die Milchbildung. Wie schon früher erwähnt, füttern Taube und Täuberich die Jungen mit Kropfmilch. Auch sie entsteht unter der Einwirkung von LTH, der Taubenkropf ist geradezu ein Testobjekt für das Hormon. Während des Geburtsaktes wird es bei Säugern reflektorisch ausgeschüttet, nämlich wenn

sich die Gebärmutter nach dem Ausstoßen der Jungen »entdehnt«. Während der Säugeperiode unterstützt die mechanische Reizung der Zitzen — wieder reflektorisch — die Hormonabgabe. Darüber hinaus hat Prolactin eine sehr große Wirkung auf das Brutpflegeverhalten. Die Sitzbereitschaft der Henne beruht beispielsweise darauf, zur Brutzeit steigt nachweislich die Sekretion bei Vögeln an. Bei Säugetieren werden die mütterlichen Instinkte gleichfalls gesteigert, und selbst bei manchen Fischen ist es für Schutzhandlungen verantwortlich. Spritzt man einem Hahn LTH ein, benimmt er sich wie eine Glucke und führt, lockt und schützt die Küken.

Während das LTH die Progesteronsekretion anregt, wird seine eigene Ausschüttung aus der Hypophyse nach der bekannten Art der negativen Rückkoppelung durch das Gestagen gehemmt. Außerdem bremsst Progesteron ebenfalls die Sekretion von LH und FSH. Infolgedessen sind während der Säugeperiode die Eireifung und der Paarungstrieb sehr zweckmäßig gehemmt, so daß das Muttertier sich ganz den Jungen widmen kann.

Da die Hypophyse über das LTH die Bildung von Progesteron kontrolliert, könnte man vermuten, daß eine operative Ausschaltung der Drüse bei lebendgebärenden Wirbeltieren zur vorzeitigen Beendigung der Trächtigkeit führen müßte. Das ist in der Tat bei Eidechsen und Schlangen sowie einigen Säugern der Fall, etwa dem Kaninchen. Hier kommt es zur Abstoßung oder Resorption der Leibesfrüchte. Bei Katze, Ratte und Maus ist hingegen die Hypophyse für die zweite Hälfte der Tragzeit entbehrlich. Nun erzeugt der Mutterkuchen selbst Gonadotropin und erhält die Gelbkörper funktionsfähig. Bei Mensch, Pferd und Meerschweinchen sind jetzt sogar die Corpora lutea entbehrlich, denn die Plazenta bildet nicht nur bei diesen Tieren gonadotropes Hormon, sondern auch Progesteron selbst.

Die charakteristischen Wirkungen der Gonadotropine machen es ziemlich leicht, eine Schwangerschaft festzustellen, da sie während dieser Zeit im Körper stark angereichert sind. Eine biologische Testung dieser Hormone, besonders der aus der Plazenta, ist einfacher, als die Sexualhormone im Blut oder Harn zu bestimmen. Neben Kaninchen, Maus und Ratte hat sich der männliche Frosch, besonders der Krallenfrosch (*Xenopus laevis*) als geeignetes Objekt erwiesen. Zur Testung spritzt man dem Tier zehn Milliliter Morgenharn unter die Haut. Bereits vier Stunden später kann man in der Kloakenflüssigkeit des Frosches unter dem Mikroskop zahlreiche bewegliche Samenfäden sehen. Beim weiblichen Kaninchen, der Ratte und Maus lassen sich durch Injektion von Schwangerenharn nach zwei bis vier Tagen eine

Vergrößerung der Gebärmutter und an der Oberfläche der Eierstöcke gelbe Punkte (Gelbkörper) und »Blutpunkte« beobachten.

Auch in der Sexualsphäre der wirbellosen Tiere spielen Hormone eine große Rolle, wenn man sie auch nicht so genau kennt. Würmer, Schnecken, Tintenfische, ja sogar der Süßwasserpolyph produzieren solche Stoffe. Männliche Krebse besitzen eine Samenleiterdrüse, die ein Androgen erzeugt und dadurch die sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale entstehen lässt. Entfernt man das Organ operativ, werden die Hoden und die sekundären Kennzeichen zurückgebildet. Die Augenstieldrüse bildet ein Gonadotropin und beeinflusst so die Androgensekretion.

Bei Insekten sind die neurosekretorischen Gehirnzellen sowie die Corpora cardiaca und allata von Bedeutung für das Geschlechtsleben. Hier werden Stoffe gebildet, die das Wachstum der Gonaden anregen. Jedoch ist nicht sicher, ob es sich dabei um echte Gonadotropine handelt oder um das Jugendhormon, dessen Wirkung wir schon bei der Metamorphose kennengelernt haben.

Verschiedene Meereswürmer (Nereis, Platynereis) und Krebse sind sogar im Besitz von Hormonen, die die sexuelle Reifung bremsen, also eine gonadotrope Wirkung mit negativem Vorzeichen entwickeln. Genau wie die echten Gonadotropine sind auch sie in der Lage, einen Geschlechtsrhythmus zu erzeugen.

Hera und die Fliege Östrus

Der griechische Göttervater Zeus pflegte seiner Frau Hera zuweilen untreu zu werden und sich mit irdischen Damen zu amüsieren. So war er auch eines Tages zu Io, der Tochter des Häuptlings der Pelasger, in Liebe entbrannt. Er umwarb das Mädchen, als es die Herden des Vaters hütete. Aber Hera war ihrem Gemahl auf der Spur. Als Zeus eine Entdeckung befürchten musste, verwandelte er Io in eine schneeweiße Kuh. Hera rächte sich an ihrer Nebenbuhlerin und sandte eine Bremse — griechisch Östrus —, die Kuh zu stechen. Die Fliege peinigte die Geliebte des Zeus, bis sie halb wahnsinnig geworden war, und verfolgte sie über den ganzen Erdkreis.

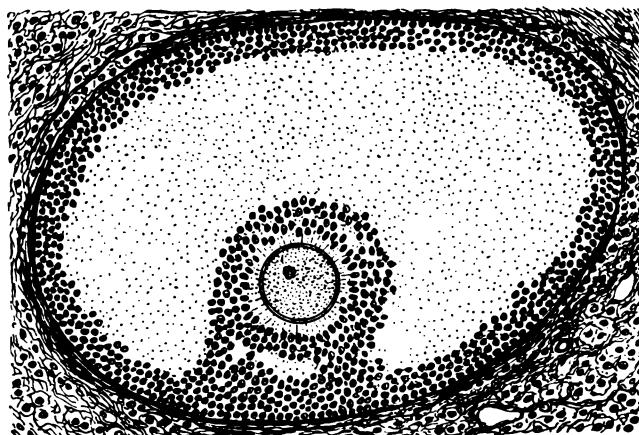
Die Bremse gab den Namen ab für die Zeit der geschlechtlichen Rastlosigkeit: Östrus heißt Läufigkeit, Ranz, Brunst. Manche Tiere sind einmal im Jahr brünnstig, etwa Maulwurf, Fuchs oder Hirsch, andere dagegen zweimal oder noch häufiger. Zu dieser Gruppe gehören viele Nagetiere. Auch Dauerbrunst kommt vor, etwa beim Menschen.

Die Brunst ist ein kurzer Abschnitt innerhalb des immer wiederkehrenden Sexualzyklus. Dieser besteht aus der Zeit der Eireifung (Proöstrus), dem eigentlichen Ustrus und der Zeit, da die geschlechtliche Aktivität wieder nachlässt (Metaöstrus). Während der ganze Zyklus bei Schwein und Pferd 21, beim Hund neun und bei der Ratte vier Tage ausmacht, ist die Brunstzeit wesentlich kürzer. Sie beträgt beim Schwein zwei, Pferd acht, beim Hund vier bis neun Tage und bei der Ratte 14 Stunden. Während dieser Zeit ist das weibliche Tier zur Paarung (Kopulation) bereit und empfängnisfähig.

Der Sexualzyklus hängt von einer periodischen Hypophysenaktivität ab, wird aber auch durch äußere Einwirkungen verändert. Beleuchtet man den Hühnerstall im Winter und verlängert so künstlich den Tag, erscheinen die Gonadotropine früher im Blut, als es der Jahreszeit entspricht, und das Huhn beginnt zu legen. Die anregende Lichtwirkung auf die Hypophyse kommt auch bei verschiedenen Säugern vor.

Im Proöstrus ist eine ausgesprochene FSH-Wirkung auf den Organismus vorhanden: Die Eifollikel reifen, die Gebärmutter und die Brustdrüsen der Säuger beginnen zu schwollen. Zu Beginn des Ustrus sind einige Follikel sprungreif, sie warten nur auf einen LH-Schub, um aufzuplatzen und die Eier freizulassen. LH-Ausschüttung und Ovulation erfolgen bei den meisten Wirbeltieren spontan, auch bei vielen Säugern und beim Menschen. In zahlreichen Fällen, etwa bei katzenartigen Raubtieren, manchen Nagern und dem Marder, kommen

Reifer Eifollikel des Hermelins (*Putorius ermineus*)



LH-Stoß und Ovulation dagegen reflektorisch zustande; sie werden durch den Akt der Begattung ausgelöst.

Nach dem Follikelsprung werden die Eier von der Tube aufgenommen und bei vielen Wirbeltieren auch dort oder im anschließenden Eileiter befruchtet. Inzwischen hat sich in die Hohlräume der geplatzten Follikel Blut ergossen, so daß sich die vorhin erwähnten Blutpunkte gebildet haben. Bei lebendgebärenden Arten beginnt nun unter LTH-Wirkung das Follikelgewebe zu wuchern und in die Höhlen hineinzuwachsen, und aus jedem gesprungenen Follikel entsteht ein Gelbkörper. Damit setzt die Progesteronsekretion ein, unter deren Einfluß die Schleimhaut der Gebärmutter weiter anschwillt. Aus ihren Blutgefäßen beginnt eine seröse Flüssigkeit zu sickern, der Uterus ist in die Sekretionsphase eingetreten und nun zur Einnistung (Nidation) der befruchteten Eier bereit. Das Progesteron sorgt auch dafür, daß die Gebärmutter keine vorzeitigen Kontraktionen ausführt. Damit sind alle Voraussetzungen für eine ungestörte Entwicklung der Embryonen gegeben, es beginnt die Trächtigkeit oder Schwangerschaft (Gravidität). Der Zyklus bleibt während der Trag- und Säugezeit unterbrochen.

Eine Besonderheit im Sexualzyklus zeigen die Primaten, also Mensch und Affe. Man spricht hier vom Menstruationszyklus, den monatlichen Blutungen, die bei anderen Säugern nicht vorkommen. Dabei wird die Schleimhaut des Uterus abgestoßen, wenn kein Ei zur Einnistung bereit ist. Das Eintreten der monatlichen Regel, beim Mädchen etwa zwischen dem 12. und 14. Lebensjahr, ist geradezu ein Zeichen der Geschlechtsreife. Erst im Alter zwischen 45 und 50 Jahren

Aufgeschnittener Gelbkörper des Menschen



erlöschen bei der Frau die Ovarialfunktionen, und damit verschwindet auch der Menstruationszyklus. Die Zyklusdauer beträgt bei einer Frau meistens im Mittel 28 Tage, zuweilen auch 23 oder gar 30 Tage, beim Schimpansen 36 und dem Rhesusaffen 27 Tage.

Bei verschiedenen Säugern, wie dem Reh, ist das befruchtete, sich teilende Ei nicht zur Nidation befähigt, weil der Gelbkörper inaktiv bleibt und die Gebärmutter deshalb auch nicht aufnahmefähig ist. Während Deckakt und Befruchtung im August erfolgen, nistet sich das Ei erst im Dezember ein, wenn genügend Progesteron vorhanden ist. Bei Tierarten mit zwei Trächtigkeitsperioden im Jahr kann die eine bei normaler Einnistung kurz sein, die andere wegen der Verzögerung (Keimruhe) dagegen lang. Das Hermelin hat eine Tragzeit von zwei Monaten und eine zweite, die acht bis neun Monate dauert. Bei Fledermäusen ist nach einer Begattung im Winter die Befruchtung der Eier selbst verzögert.

Die Tragzeit ist bei den kleinen Säugetieren von kurzer Dauer, bei großen von langer. Sie beträgt beim indischen Elefanten 623 Tage, dem Pferd 330, dem Schimpansen 236, dem Igel 38 und bei der Maus 19 Tage. Die Unterschiede erklären sich daraus, daß die Neugeborenen bei großen Tieren entsprechend größer als bei kleinen sind und das Heranwachsen auf einen solchen Umfang entsprechend lange dauert. Die menschliche Entwicklung in der Gebärmutter währt 40 Wochen. In der Zeit zwischen dem 16. und 42. Tag werden die Organe angelegt, das kleine Wesen heißt in diesem Zustand Embryo; danach wird es zum Feten (Fetus) und daraus nach der Geburt zum Säugling.

Während der Schwangerschaft bildet der Eierstock ein besonderes Hormon, das Relaxin. Es weicht die Symphysengewebe auf, so daß die Dehnbarkeit des Beckenringes zunimmt und die Geburt leichter vonstatten gehen kann. Wenn es so weit ist, setzen die Wehen ein. Sie werden durch ein Hormon des Hypophysenhinterlappens, das Ocytocin (Oxytocin) ausgelöst. Diese Substanz wird eigentlich im Hypothalamus gebildet und dann im Hinterlappen gespeichert. Wahrscheinlich übt der wachsende und strampelnde Fetus einen solchen Reiz auf die Gebärmutter aus, daß das Ocytocin reflektorisch zur Ausschüttung gelangt. Es vermindert das elektrische Membranpotential der Muskelzellen im Uterus und regt dadurch dessen automatische Fähigkeiten an. Es wirkt also entgegengesetzt wie Progesteron. Bekommt es das Übergewicht über das Gelbkörperhormon, hebt es dessen schwangerschaftsschützende Wirkung auf.

Ocytocin hat in der Sphäre von Sexualität und Fortpflanzung noch einige andere Funktionen. Beispielsweise wird es bei der Kuh wäh-

rend des Deckaktes ausgeschüttet; es veranlaßt die Gebärmutter zu Pumpbewegungen, wodurch die Spermien in die Uterushöhle angesaugt werden. Außerdem spielt es beim Einschießen der Milch in die großen Milchgänge und die Zitzenzisterne eine Rolle. Auch diese Ausschüttung ist ein Reflex: Das Saugen des Kälbchens oder der Melkreiz erregen über nervöse Bahnen das Zwischenhirn und die Hypophyse; das austretende Hormon erreicht über das Blut die Milchdrüsen, bringt die glatten Muskeln der kleinen Milchgänge zur Kontraktion und läßt so nach 15 bis 90 s die Nahrung in die großen Kanäle einströmen, wo sie abgesaugt werden kann.

Die Säuge- oder Laktationszeit nach einer Geburt dauert bei der Kuh oder Ziege etwa 300 Tage, wenn keine neue Trächtigkeit eintritt auch länger. In den ersten Wochen gibt eine Kuh täglich 20 bis 60 kp Milch, eine Ziege 2 bis 3 kp, danach geht die Produktion zurück. Um solche großen Flüssigkeitsmengen zu erzeugen, ist nicht nur ein nahrhaftes Futter nötig, sondern das Euter muß auch entsprechend gut mit Blut versorgt sein. Um 1 l Milch herzustellen, sind 300 bis 400 l Blut erforderlich. Tatsächlich strömen durch das Euter einer Kuh täglich 9 000 l und bei der Ziege 175 l Blut.

Die Zusammensetzung der Milch ist bei jeder Tierart anders und für das Jungtier besonders günstig. Sie enthält kolloidale Eiweiße und Fette, Zucker, wichtige Mineral- und Spurenstoffe und besitzt außerdem einen charakteristischen Artgeruch. Bei Kuhmilch beträgt der Gehalt an Eiweiß etwa 3,3 p%, an Fett sind etwa 3,5 p% enthalten. Die Katzenmilch besitzt dagegen 9 p% Eiweiß und 3,3 p% Fett, die Milch des Rentieres sogar je 10,9 p% von beiden Nahrungsstoffen. Der Milchzuckergehalt der Säugermilch liegt zwischen 2,6 und 7 p%. Als Besonderheit sei noch die sogenannte Biest- oder Kolostralmilch (Kolostrum) genannt, die eine ganz extreme Anreicherung an Eiweiß (etwa 18 p%) und Fermenten besitzt, was für die ersten Lebenstage des Säuglings sehr bedeutsam ist.

Der beschwerliche Weg des Samenfadens

Die periodischen Brunsterscheinungen beschränken sich nicht etwa auf das weibliche Geschlecht, sondern sind auch bei männlichen Tieren anzutreffen. Dauerbrüntige Säuger zeigen keine zyklischen Hodenveränderungen. Beim Menschen erzeugen die Gonaden ständig Spermien, also etwa vom 14. Lebensjahr an. Die sexuelle Aktivität erlischt erst mit 50, 70 oder gar 90 Jahren. Bei anderen Säugetieren kann man

indessen feststellen, daß die Hoden während der Brunstzeit unter der Einwirkung der Gonadotropine stark anschwellen und bei vielen Arten aus der Bauchhöhle in den Hodensack einwandern. Die Testes des Menschen verlassen in der Zeit zwischen dem dritten und neunten Monat der Fetalentwicklung die Bauchhöhle für immer und bleiben zeitlebens im Scrotum. Kommt dieser sogenannte Descensus nicht zustande, geht das samenzahlende Gewebe mit der Zeit zugrunde. Überhaupt scheint es so zu sein, daß die hohe Temperatur des Bauchraumes den Spermien vieler Tierarten nicht zuträglich ist und daß darin der Grund zur Verlagerung der Hoden nach außen besteht.

Die reifen Spermien gelangen bei den höheren Wirbeltieren zur Speicherung in den Nebenhoden und erst von dort durch das reflektorische Ausspritzen (Ejakulation) nach außen. In der Samenflüssigkeit — dem Ejakulat — sind neben den Spermien noch die Produkte verschiedener Drüsen enthalten, wie der Samenblasen, der Vorsteherdrüse (Prostata) und der Cowperschen Drüsen. Von diesen Flüssigkeiten stammt der »Samengeruch«; außerdem enthalten sie Zitronensäure, Fermente und Alkali und tragen zur Beweglichkeit der Spermien bei. Sie neutralisieren ebenfalls die Säuren des weiblichen Genitalschlauches. Dessen Säfte, die große Wärme und die weißen Blutkörperchen greifen die Samenfäden an und vernichten sie in kurzer Zeit; beim Menschen sind die meisten etwa in einer Stunde zerstört, die letzten allerdings erst nach 30 Stunden. Die Lebensdauer der tierischen Spermien im weiblichen Geschlechtsapparat ist ebenfalls sehr kurz: 6 Stunden bei der Maus, 14 Stunden bei der Ratte, 30 Stunden bei der Kuh. Im Nebenhoden bleiben die Samenfäden dagegen 60 Tage beweglich und 30 bis 40 Tage befruchtungsfähig.

Die Überlebenschance eines Samenfadens im weiblichen Geschlechtskanal ist also ziemlich gering. Wahrscheinlich werden aus diesem Grunde bei einer Ejakulation riesige Mengen von Spermien ausgespritzt. Ein Stier entleert etwa 5 ml Flüssigkeit, ein Hengst sogar 200 ml. Beim Menschen sind in einem Ejakulat etwa eine Milliarde Spermien enthalten, und das Minimum für eine Befruchtung beträgt zwei Milliliter Samenflüssigkeit mit 20 Mio Spermien je Milliliter. Beim Kaninchen nimmt die Fruchtbarkeit ab, wenn der Spermatozoengehalt unter eine Million je Milliliter sinkt, und sie erlischt vollständig bei 3000 je Milliliter.

Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Säugetiere mit einem Spermium zusammentrifft, ist nach dem bisher Gesagten nicht sehr groß, besonders wenn man bedenkt, daß es selbst nur etwa 20 h nach dem Follikelsprung befruchtungsfähig ist. Trotzdem reicht diese Zeit für

einen Samenfaden bei weitem aus, um in die Gebärmutter und von dort in den Eileiter zu gelangen. Von Schwanzschlägen angetrieben, schwimmt er mit einer Geschwindigkeit von zwei Millimetern in der Minute zur Tube hinauf. Bei der Frau dauert die Passage des Uterus eine halbe Stunde; die Tube kann etwa in einer Dreiviertelstunde erreicht werden.

Das Problem, die Spermien auf die Eier zu übertragen, ist von der Natur auf recht unterschiedliche Weise gelöst worden, obgleich dies doch das eigentliche und letzte Ziel aller primären und sekundären Geschlechtsfunktionen ist. Am einfachsten gestaltet sich die Angelegenheit bei den meisten Wassertieren, wie es für den Stichling beschrieben worden ist und etwa auch für den Frosch zutrifft: Erst werden die Eier ins Wasser entleert, dann die Samen. Die Spermien können nun ziemlich leicht zu den Eiern hinschwimmen. Das Zueinanderfinden wird bei einigen Tierarten durch Befruchtungsstoffe (Gamone) erleichtert, die die Gameten enthalten oder die sie nach außen abgeben. Manche dieser Substanzen aktivieren die Spermien und steigern ihre Beweglichkeit, andere wirken agglutinierend oder auflösend. Das Seeigel enthält in seiner Gallerthülle ein Gynogamon, das Fertilisin. Dieser Eiweißkörper reagiert mit einer Substanz auf der Spermienoberfläche, bewirkt aber auch, daß die Samenfäden untereinander verklumpen. Andererseits löst beim Seeigel ein Androgamon des Samens die Gallerthülle des Eies auf; es wird wirksam, sobald das Fertilisin das Spermium beeinflußt hat. Lysine ähnlicher Art wurden auch bei Meereswürmern und Muscheln entdeckt.

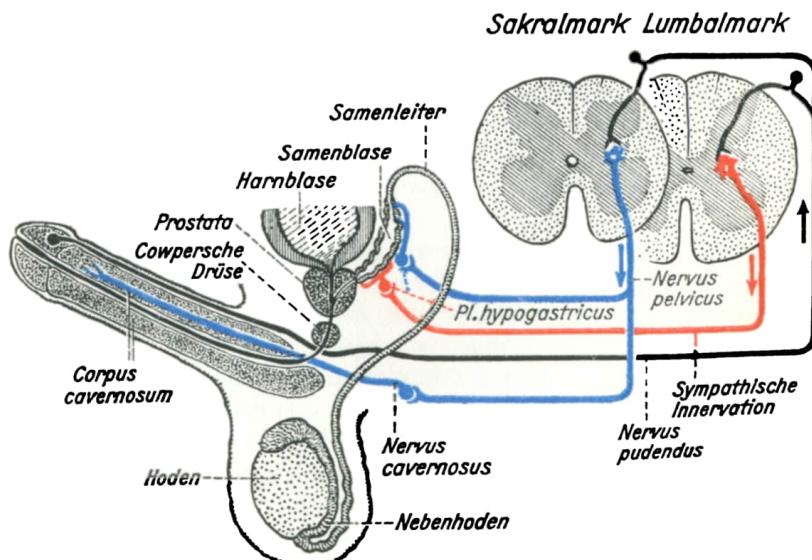
Bei vielen Wirbeltieren und Wirbellosen wird das Sperma vom männlichen auf den weiblichen Genitalapparat indirekt oder direkt übertragen. Die indirekte Übergabe geschieht mit Hilfe eines Samenträgers (Spermatophore). Bei männlichen Molchen sind es Pakete, die abgesetzt und anschließend von den Weibchen mit der Kloake aufgenommen werden. Die Besamung erfolgt dann im weiblichen Tier. Auch bei Insekten, Würmern, Tausendfüßern, Geißelspinnen und Milben sind Spermatophoren weit verbreitet. Manchmal sind es auch nur Samentropfen, die das Männchen absetzt, um anschließend das Weibchen heranzulocken und zur Aufnahme zu bewegen. Unter den Tausendfüßern gibt es eine Gruppe, die Symphylen, bei denen die Männchen gestielte, freistehende Spermatophoren aufpflanzen. Die Weibchen fressen sie auf, deponieren aber die Samen in ihren Backentaschen. Zur Eiablage zieht das Tier jedes Ei einzeln mit dem Mund aus der Geschlechtsöffnung heraus und klebt ihm eine Portion Samen an.

In zahlreichen Fällen wird der Samen durch Begattung direkt auf das Weibchen übertragen. Wenn bei der Feldheuschrecke (*Gomphocerus rufus*) das Weibchen zu balzen beginnt, schreitet das Männchen zur Kopulation und preßt dabei eine Spermatophore in die weibliche Samentasche. Durch den Dehnungsreiz, der bei der Füllung dieses sogenannten Rezeptakulums entsteht, erlischt der Paarungsdrang des Weibchens. Entfernt man die Spermatophore, kehrt die Kopulationswilligkeit zurück. Die Paarungsbereitschaft hat außerdem eine hormonale, wahrscheinlich gonadotrope Komponente, die von den Corpora allata ausgeht. Ist der Hormonspiegel zu niedrig, entsteht erst gar keine Bereitschaft zur Begattung.

Vielfach, aber nicht immer, besitzen die Männchen für die Kopulation spezielle Organe, die von den Säugetieren her als Penis bekannt sind. Bildungen dieser Art gibt es außer bei vielen Wirbellosen auch bei Haien, Knochenfischen, Lurchen, Kriechtieren und Vögeln. Bei Fischen sind es umgebildete Flossen oder deren Anhänge.

Ganz besonders gut bekannt sind die physiologischen Vorgänge der Begattung bei den Säugetieren. Hier ist zunächst mal eine Schwelzung, die Erektion des männlichen Gliedes erforderlich, obgleich eine

Der Erections- und Ejakulationsreflex; rot — sympathische effektorische Innervation; blau — parasympathische effektorische Innervation; schwarz — sensible (somatische) Innervation



gewisse Härte bei manchen Arten auch durch den Penisknochen erreicht wird. Die Erektion ist ein Reflex, der durch verschiedene Sinnesreize oder durch Berührung der sogenannten erotischen Hautregionen ausgelöst werden kann. Durchtrennt man einem Tier das Rückenmark in der Lendengegend, zeigt sich bei einer Reizung der Genitalien, daß der Erektionsreflex erhalten ist. Die Erregung erreicht das Reflexzentrum im Sakralmark und wird über den parasympathischen Nervus erigens (pelvicus) den Blutgefäßen des Penis zugeleitet. Hier erschlaffen dadurch die Arteriolen in den Schwellkörpern (Corpora cavernosa), während die Venen durch das Gewebe abgequetscht werden. Dadurch entsteht eine Blutstauung und Schwellung des Gliedes.

Die Entleerung des Samens ist gleichfalls ein Reflex, der mit einem lustbetonten Gefühl (Orgasmus) verbunden ist. Der Vorgang wird durch die mechanische Reizung der Eichel ausgelöst, das Reflexzentrum liegt im Lumbalmark. Dieses schickt seine Erregung über Fasern des Nervus hypogastricus zu den inneren Geschlechtsorganen, deren Wandmuskeln sich zusammenziehen und den Samen in die Harnröhre hineinbefördern. Nun tritt der Nervus pudendus internus in Aktion, er bewirkt ein rhythmisches Zusammenziehen der Harnröhrenwände und dadurch die Ejakulation.

Auch der äußere weibliche Geschlechtsapparat der Säuger schwillt während der Begattung an, besonders Kitzler und Bulbus urethrae. Obgleich ein Orgasmus auftreten kann, ist er jedoch keine Voraussetzung für die Befruchtung der Eier. Denn vielfach wird in der Landwirtschaft die Methode der künstlichen Besamung erfolgreich praktiziert.

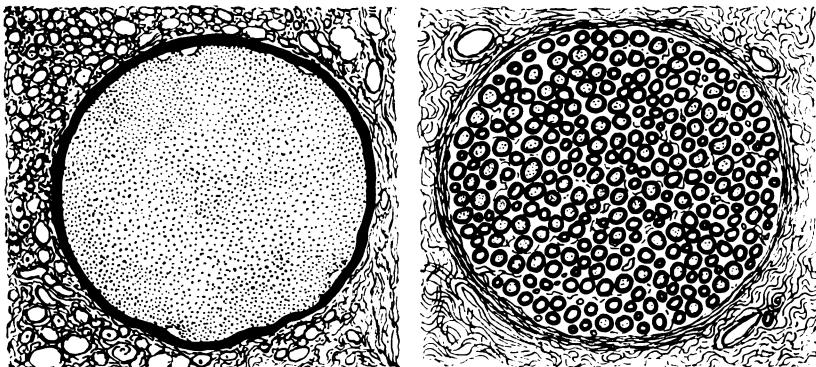
Von Kabeln, Schaltern und Verstärkern

Riesenervenfasern lüften ihr Geheimnis

Das Bauelement des Nervengewebes ist das Neuron, die Nerven- oder Ganglienzelle. Sie trägt eine Reihe verzweigter Fortsätze. In den kurzen Ausläufern, den Dendriten, werden dem Zellkörper Signale von den Endaufzweigungen anderer Neurone zugeführt. Den Fortsatz, in dem Meldungen von der Zelle weggeleitet werden, bezeichnet man als Neurit oder ganz einfach als Nervenfaser und deren »Kern« als Achsenzylinder oder Axon. Bevor ein Neurit seinen Bestimmungsort, einen Muskel, eine Drüse oder eine andere Ganglienzelle, erreicht, splittert er sich nochmals in viele feinste Fäserchen auf. Gewöhnlich sind viele Neurite zu Strängen, den »Nerven«, vereinigt, ähnlich den Drähten in einem Kabel.

Bei Wirbeltieren gibt es zwei verschiedenartig konstruierte Typen, die **marklosen** und **markhaltigen** Nervenfasern. Die ersten kommen sehr häufig im vegetativen Nervensystem vor. Marklose Neurite sind relativ einfache Flüssigkeitszylinder, die nach außen hin von einer hauchdünnen Membran umhüllt sind. Die dicksten marklosen Fasern der Wirbeltiere sind ein Tausendstel Millimeter stark, die dünnsten ein Zehntausendstel Millimeter.

Markhaltige Nervenfasern sind 10- bis 150mal dicker als die marklosen. Die Dickenzunahme wird vor allem durch Begleit- oder Satellitenzellen (Schwannsche Zellen) verursacht, die auf einer Länge von



Querschnitt durch eine Riesennervenfaser vom Tintenfisch (Kalmar, links) und durch ein gleichgroßes Nervenfaserbündel vom Kaninchen (rechts)

1 bis 3 Millimetern mehrere hundertmal den Achsenzylinder mit einer halbfüssigen Markscheide aus Myelin umwickeln. Die Markscheide ist sehr reich an Eiweiß und fettähnlichen Substanzen (Lipoiden) und eignet sich deshalb vorzüglich zur chemischen und elektrischen Isolierung. Zwei Begleitzellen lassen immer einen kleinen Raum zwischen sich frei. Diese Strecke, die zugleich eine Einschnürung der Nervenfaser aufweist, bezeichnet man nach ihrem Entdecker als Ranvierschen Schnürring.

Tintenfische haben ganz besonders dicke marklose Neurite, die bis zu einem Millimeter stark sind und deshalb Riesennervenfasern heißen. Sie enthüllten uns das Geheimnis der Bioelektrizität. Im Jahre 1939 haben die englischen Forscher Hodgkin und Huxley die ersten exakten Messungen des »elektrischen Ruhezustandes« von Nervenfasern an Kalmaren (*Loligo*) und andern Tintenfischen (*Sepia*) durchgeführt. Sie bestätigten die alte Erfahrung, daß das Faserinnere negativ, das Äußere positiv aufgeladen ist, der Neurit demnach eine »Polarisation« aufweist, und fanden, daß für den Aufbau der Ladungen Ionen sorgen, die teils passiv hin- und herströmen, teils aktiv in einer Richtung transportiert werden. Diese Versuche eröffneten eine neue Epoche in der Physiologie und sind in ihrer Bedeutung nur mit der Entdeckung des genetischen Codes zu vergleichen. Für ihre Forschertätigkeit erhielten Hodgkin und Huxley 1963 den Nobelpreis.

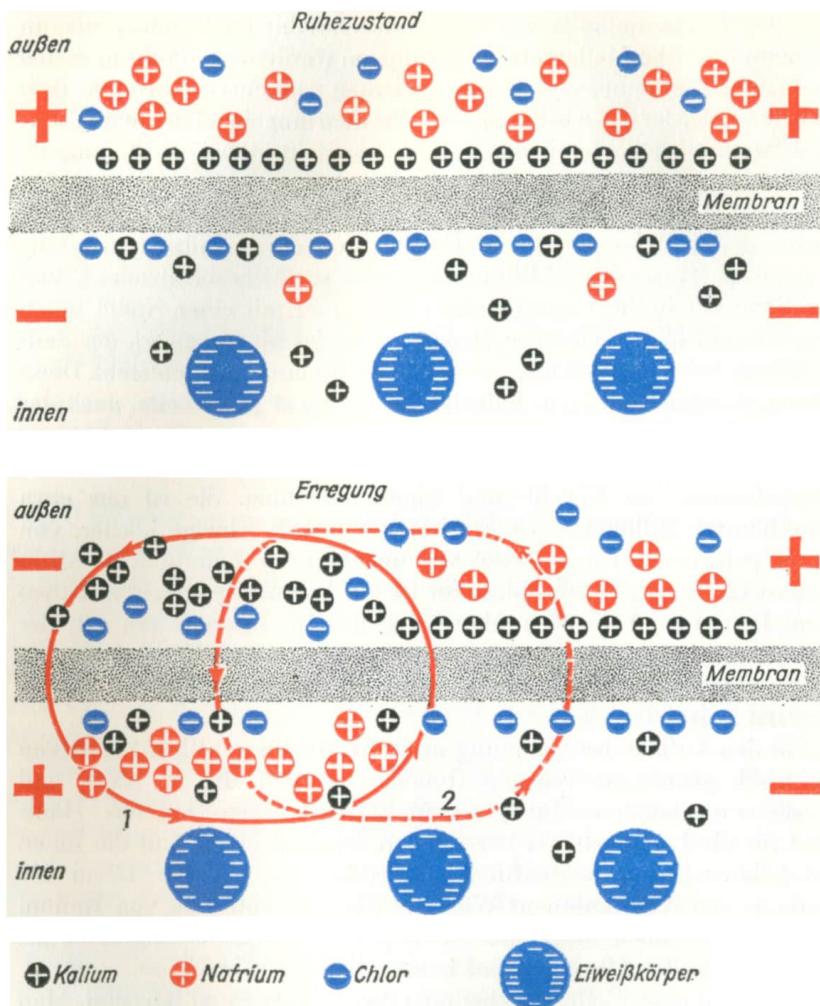
Bei den Experimenten schoben die Forscher von der Schnittstelle her eine feine Glaskanüle oder einen Silberdraht so in das Innere der Riesenfaser hinein, daß die Elektrode von der Faser wie ein Docht

von der Kerze umhüllt war. Mit solchen Ableitelektroden, die an hochempfindliche Meßgeräte angeschlossen werden, bestimmt man den elektrischen Spannungsunterschied zwischen dem Faserinnern und dem Äußeren bzw. der Gewebsflüssigkeit oder dem umgebenden Meerwasser. Eine wesentliche Schädigung des Neurits tritt dabei nicht ein, die Kolossalfasern vertragen diese grobe Behandlung sogar viele Stunden lang und zeigen stets die gleiche elektrische Spannung. Heutzutage sticht man mit besonders feinen Glaskanülen, deren Spitze weniger als ein halbes Tausendstel Millimeter stark ist (Mikroelektroden), von der Seite her in die Faser hinein, so wie man mit einer Nadel durch den Strumpf fährt. Wie beim Strumpf wird das Maschenwerk der Zellmembran beiseite geschoben, so daß kein Riß oder Loch entsteht. Diese dünne, durchsichtige Haut hält das Protoplasma jeder Zelle, auch das einer Nervenfaser, zusammen.

Die Zellmembran, auch kurz Membran genannt, besteht aus einer Doppelschicht von Eiweiß- und Lipoidmolekülen. Sie ist nur etwa 8 millionstel Millimeter (75 Å) dick und enthält winzige Löcher, von denen jedes einen Durchmesser von ungefähr 2 zehnmillionstel Millimetern (2 Å) hat. Diese Membran ist die Spannungsgrenze zwischen dem Innern und Äußern eines Neurits. In Riesenfasern ist der Achsenzylinder gegenüber dem Gewebswasser negativ aufgeladen. Dieses sogenannte Ruhepotential besitzt eine Spannung von 70 tausendstel Volt (70 mV).

Für den Aufbau der Spannung sorgt die Membran selbst. Sie ist von elektrisch geladenen Teilchen (Ionen) umgeben, die im Axon und in der umgebenden Flüssigkeit umherschwimmen. Da das Häutchen für die Ladungsträger verschieden durchlässig ist, sind die Ionen auf beiden Seiten ungleichmäßig verteilt. Das gilt vor allem für Kalium- und Natriumionen: Während die Konzentration von Kalium im Innern 20- bis 50mal höher ist als in der Gewebsflüssigkeit, ist das Natrium draußen 10- bis 40mal konzentrierter als im Axon.

Beim Tod einer Zelle verschwindet ihr Ruhepotential langsam. Man kann es aber auch beseitigen, wenn man in die Außenlösung die gleiche Kaliummenge hineingibt, die im Axoplasma vorhanden ist. Andere Ionen sind weniger wirksam. Demnach ist das Ruhepotential auf den hohen Konzentrationsunterschied der Kaliumteilchen zu beiden Seiten der Membran zurückzuführen, oder einfacher ausgedrückt: Das elektrische Ruhepotential ist ein Kaliumpotential. Die Höhe des Membranpotentials ist dabei direkt abhängig vom Logarithmus der Ionenkonzentrationen auf beiden Seiten der Trennwand (Nernstsches Gesetz).

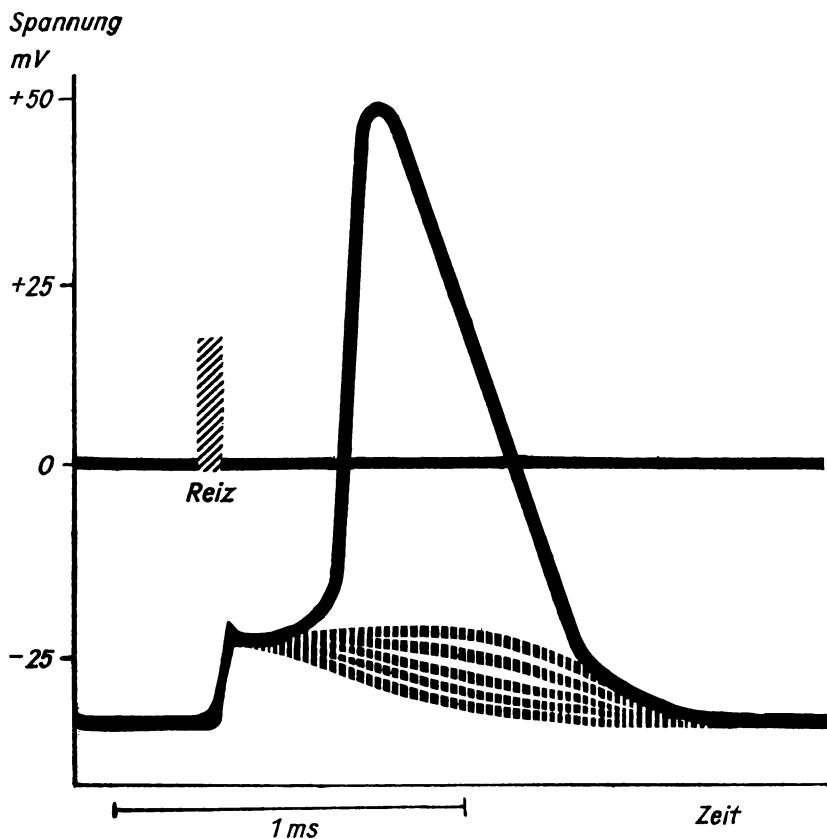


Entstehung des Ruhe- und Aktionspotentials an einer biologischen Membran. In Ruhe (oben) wird die Trennwand durch den Austritt der Kaliumionen außen positiv und innen negativ aufgeladen. Bei einer Erregung (unten) überwiegt der Natriumeintritt den Kaliumaustritt, und diese Umladung der Membran führt zu lokalen Strömen, die wiederum ruhende Abschnitte depolarisieren: die Erregung wandert von Punkt 1 zu Punkt 2 weiter

Die physikalische Chemie kennt seit langem derartige Konzentrations- oder Diffusionspotentiale, die dann entstehen, wenn an einer durchlässigen Membran die Ionen auf einer Seite angehäuft sind. Der Konzentrationsunterschied treibt die Ionen durch die Trennwand auf die andere Seite. So ist es auch in der Zelle. Dort drängen die positiv geladenen Kaliumionen aus dem Faserinnern nach außen und machen es negativ gegenüber dem umgebenden Gewebswasser. Diese negative Spannung des Axoplasmas hält ihrerseits weitere Kaliumionen zurück, so daß nicht alle hinausströmen können. So entsteht ein Gleichgewichtszustand zwischen dem Ein- und Austritt der Ladungsteilchen.

Außer Kalium versuchen auch andere Ionen die Wand einer Zelle zu durchdringen. Die Ursache für die unterschiedliche Durchlässigkeit oder Permeabilität einer Membran sucht man in ihrer Porenweite. Die Löcher, besser bezeichnet man sie wohl als Kanäle, sind so eng, daß gerade die Kaliumionen mit ihrem dünnen Wassermantel hindurchtreten können, während sie für die mit einer dicken Wasserhülle umgebenen Natriumionen zu schmal sind. Die Kanäle sind aber selbst für die Kaliumionen so eng, daß sie diese nur im »Gänsemarsch« mit zwei bis drei Ladungsträgern hintereinander passieren können. Trotzdem finden aber immer noch einige Natriumionen den Weg in das Innere.

Durch raffinierte Versuche und geistreiche Überlegungen haben Hodgkin und seine Mitarbeiter den dauernden Ionenfluß in beiden Richtungen der Membran genauer feststellen können. Es treten an Kaliumionen je Sekunde und Zentimeter Riesenervenfaserlänge etwa 60 billionstel Gramm (58 pmol/cm · s) aus und etwa 20 billionstel Gramm (17 pmol/cm · s) herein; die ausströmende Menge ist demnach 3mal größer. Von den Natriumionen verläßt die Hälfte (31 pmol/cm · s) der eingedrungenen Teilchen wieder das Innere. Diese letzte Entdeckung ist ungeheuer wichtig, da das Natrium, wie man auf mancherlei Umwegen berechnen kann, in einer 25- bis 50fach höheren Menge austströmt, als man nach einer passiven Wanderung (Diffusion) erwarten dürfte. Es gibt hierfür nur eine Erklärung: Die Zelle besitzt eine wirksame Pumpe, die das Natrium wieder hinauswirft. Eine zweite schleust einen Teil des Kaliums wieder hinein, das vorher ausgetreten war. Gäbe es diese Pumpen nicht, müßte nach einiger Zeit der Konzentrationsunterschied an der Zellmembran verschwinden. Die Energie für den Antrieb beziehen beide Pumpen aus dem Stoffwechsel, nämlich aus der ATP-Spaltung. Wird der Stoffwechsel durch ein Drosseln der Durchblutung und damit der Sauerstoffzufuhr gestört, wie beim »eingeschlafenen« Bein, so können schon nach einigen Minuten Nervenimpulse nicht mehr geleitet werden.



*Potentialableitungen von einer motorischen Nervenfaser des Wasserfrosches:
Schwache Reize rufen nur unterschwellige Lokalpotentiale hervor, ein starker
Reiz läßt dagegen einen fortgeleiteten Aktionsstrom entstehen*

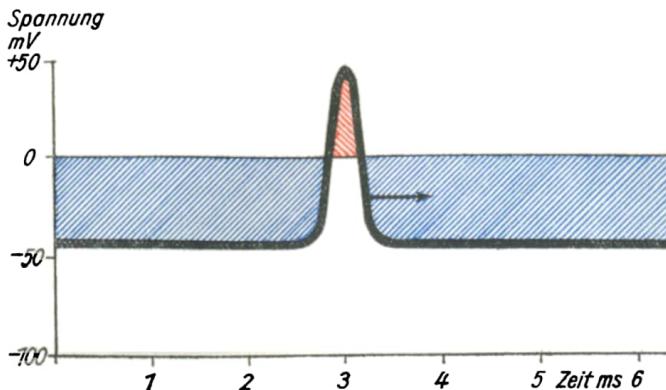
Vor einiger Zeit konnte man die Bedeutung der Membran beim Aufbau des Ruhepotentials direkt beweisen. Im Jahre 1961 glückte es, mit einer feinen Gummwalze das Axoplasma der Kolossalzaser so herauszuquetschen, daß die Membran nicht beschädigt wurde und als leere Hülle übrigblieb. Nachdem man in diesen Schlauch Kanülen eingebunden hatte, konnte man ihn mit unterschiedlichen Ionenlösungen füllen. Spritzt man eine isotonische Kaliumsulfatlösung hinein, erhält man das normale Ruhepotential; injiziert man eine isotonische Natriumlösung, bricht die Spannung völlig zusammen; vertauscht man beide Ionenlösungen, indem man den Schlauch mit einer Natriumlösung füllt und ihn außen mit einer Kaliumlösung umspült, kehrt sich das

Potential um. Diese Versuche beweisen eindeutig, daß das Axoplasma beim Aufbau des Ruhepotentials unbeteiligt ist und sich alle notwendigen Vorgänge nur an der Membran abspielen.

Im Jahre 1949 hatten Hodgkin und Huxley ihre Versuchsergebnisse beschrieben und damit ihre »Ionentheorie der Erregung« begründet. Nachträglich erinnerte man sich, daß es eine ähnliche Theorie schon zur Jahrhundertwende gab, die aber in Vergessenheit geraten war. Ihr Begründer, Julius Bernstein, seinerzeit Direktor des Instituts für Physiologie an der Medizinischen Fakultät der Universität Halle, nahm bereits 1902 eine unterschiedliche Durchlässigkeit der Membran für einzelne Ionen an. Er vermutete, daß sie im Ruhezustand für Kalium frei passierbar und für andere Ladungsträger undurchdringlich sei. Im tätigen Nerven sollte die Trennwand plötzlich für alle Ionen durchlässig werden und damit einen vorübergehenden Kurzschluß, eine Depolarisation, auslösen. Bernstein glaubte, daß während dieses Vorganges negative Teilchen (Anionen) in die Zelle hineinwandern. Hierin irrite er sich. Aber bereits im gleichen Jahr wurde vom Würzburger Gelehrten Overton darauf hingewiesen, daß für diesen Prozeß Natriumionen notwendig sind. Leider besaßen beide damals noch nicht die technischen Hilfsmittel, ihre Hypothesen durch ein Experiment zu beweisen. Erst Hodgkin und Huxley verfügten über die notwendigen Elektroden, Verstärker und Registriergeräte.

Vom Startschuß der Erregung

Reize lösen in der Ganglienzelle einen elektrochemischen Vorgang aus, die Erregung, bei der sich das Membranpotential umkehrt und das Aktionspotential entsteht. Einem Neuron wird die Erregung normalerweise von Sinnes- oder Nervenzellen zugeführt. Dabei vermindert sich das Membranpotential des Zelleibes etwas unter den Normalwert. Die Spannungsabnahme breite sich bis zum Ursprung der Faser, dem Axonhügel, aus und bewirkt dort einen stärkeren Ausstrom der Kaliumionen. Gleichzeitig verbessert das sinkende Ruhepotential die Durchlässigkeit der Membran für Natrium, so daß jetzt davon eine größere Menge die Trennwand nach innen passieren kann. Wenn ebenso viele oder gar mehr Natriumionen hineinwandern als Kaliumionen heraustreten, sinkt das Membranpotential des Axonhügels unter den »kritischen Schwellenwert«. Sobald nämlich die Spannung von 70 mV auf etwa 60 mV abgefallen ist, kommt es zu einem Kurzschluß, der dadurch entsteht, daß sich schlagartig die Membrandurchlässigkeit



Erregungsablauf in einer Riesennervenfaser: Die Potentiallnderung beginnt mit einer Depolarisation der Membran, wird in einer Umpolarisation fortgesetzt (rot) und endet mit einer Repolarisation, die das alte Ruhepotential wieder herstellt

fr Natriumionen weiter verbessert. Sie knnen jetzt pltzlich 500mal leichter als vorher eindringen, so dss sie als Lawine in den Achsenzylinder einbrechen. Diese Teilchen bringen so viele positive Ladungen in die Zelle, dss das Innere positiv, das Auere negativ wird. Sie bewirken also nicht nur einen Kurzschlu, sondern sogar eine Umladung der Membran (Umpolarisation, Uberschupotential).

Eine halbe Millisekunde nach dem pltzlichen Spannungszusammenbruch wchszt ebenfalls die Permeabilitt fr Kaliumionen, deren Ausstrom zunchst riesenhaft zu- und nach einigen tausendstel Sekunden allmhlich wieder abnimmt. Die Strmungsgeschwindigkeit ist aber 10- bis 30mal langsamer als beim Natrium. Der Natriumeinbruch verebbt schon nach Bruchteilen einer Millisekunde, und deshalb knnen die ausflieenden positiven Kaliumionen die Auenseite der Membran besetzen und das Membranpotential zu seinem Ausgangswert zurckfhren. Diesen Vorgang nennt man Repolarisation. Der Potentialumschlag, also das Aktionspotential, dauert bei Wirbeltieren nicht lnger als ein Tausendstel einer Sekunde. Es bertrgt letzten Endes als nervser Impuls eine Meldung von Neuron zu Neuron.

Sehr aufschlureich waren Versuche, in denen man Natrium- und Kaliumionen radioaktiv markiert hatte, damit man ihren Wanderweg durch die Membran verfolgen konnte. Zunchst fand man, dss whrend eines Aktionspotentials etwa ein Millionstel des Natriumvorrats in den Neuriten eintritt und eine ungefhr gleiche Menge an Kalium herausstrmt. Es kann also eine ganze Reihe von Impulsen ber die

Faser hinweglaufen, bevor die Konzentrationsunterschiede zwischen der Extrazellulärflüssigkeit und dem Axoplasma wesentlich abnehmen. Da eine Faser aber ein ganzes Leben lang Aktionspotentiale leiten soll, muß sie die Fähigkeit besitzen, das eingedrungene Natrium hinauszusperren und das verlorengegangene Kalium wieder hereinzuschaffen. Diese Dienste leisten ihr die Ionenpumpen. Während die eine Natrium hinausdrückt, saugt die andere Kalium herein.

Das Aktionspotential ist also ein Natriumpotential. Fehlt dieses Ion in der Außenlösung, ist zwar das Ruhepotential normal, aber eine Erregung kann weder entstehen noch weitergeleitet werden. Aus dem gleichen Grund ist auch erklärlich, daß die Größe des Aktionspotentials von der Natriumaußenkonzentration abhängt; wird diese erhöht, weist das Überschüßpotential höhere Spannungen auf. — Mit einem Gift, dessen geheimnisvolle Wirkung man sich lange nicht erklären konnte, kann man beweisen, daß tatsächlich Natrium beim Erregungsprozeß in die Faser einströmt. Dieses starke Gift, das bei Warmblütern 8mal wirksamer als das der Klapperschlange und 3mal gefährlicher als das der Kobra ist, kommt in den Eingeweiden des japanischen Kugelfisches (*Tetraodon*) vor. Man gab dem Gift den Namen Tetraodotoxin. Es wirkt tödlich, weil es jede Erregung von Nerv und Muskel verhindert und dadurch eine Atemlähmung hervorruft, so daß das vergiftete Tier erstickt. Bei Versuchen an Riesennervenfasern konnte man eindeutig feststellen, daß es nur den Natriumeinstrom blockiert, aber den verzögerten Kaliumausstrom bei einer Repolarisation nicht behelligt. Es verhindert aber nicht nur den Natriumeinstrom, sondern auch den frühen Kaliumausstrom vor der kritischen Depolarisation. Das ist übrigens ein Beweis, daß beide Ströme miteinander gekoppelt sind. Tetraodotoxin erweist sich auch deshalb als ausschließliches Natriumgift, weil es an den Nervenzellen der Weinbergschnecke, wo der Aktionsstrom, wie wir noch sehen werden, kein Natriumpotential ist, unwirksam bleibt.

Wir wollen noch einen Moment bei der Frage verharren, wie das Natrium in die Zelle eindringt. Gewöhnlich erklärt man sich das Ruhepotential so, daß die Kanäle in der Membran gerade so groß sind, daß die kleinen Kaliumteilchen hindurchtreten können, während die dickeren Natriumteilchen nicht hindurchpassen und sich davor aufstauen. Bei der Erregung brechen aber die Natriumionen bereits hinein, wenn die Kaliumionen noch auf ihrem Platz verharren. Dieser Vorgang ist ziemlich unverständlich. Wenn die Gänge einfach geweitet würden, müßten die Teilchen sofort nach beiden Seiten »durchfallen«, da beide angehäuft und frei beweglich sind, also das Natrium nach in-

nen, das Kalium nach außen. Warum das für die Kaliumionen nicht zutrifft, hat vielen Forschern heftiges Kopfzerbrechen bereitet. Zur Erklärung des Widerspruches wählten sie die Hypothese des Natriumträgersystems. Natriumionen sollen danach nicht allein einströmen können, sondern von Trägermolekülen hineinbefördert werden. In Ruhe sind 90 % aller Träger aktiviert, also marschbereit. Zum Beginn einer Erregung schleppen sie die Natriumteilchen in das Innere, laden sie dort ab und werden dabei inaktiviert, gebrauchsunfähig. Erst kurze Zeit danach können sie erneut verwandt werden. Da auf der Höhe der Depolarisation alle Träger ausgefallen sind, ist zu dieser Zeit keine zweite Erregung möglich; es fehlen die Transportmöglichkeiten für weitere Natriumionen. Man bezeichnet diesen Zustand der Membran als refraktär (unerregbar). In der Refraktärzeit setzt die Repolarisation ein: Die Membran erreicht langsam ihr Ruhepotential, und gleichzeitig werden auch wieder Träger mobilisiert, so daß eine neue Depolarisation immer leichter auszulösen ist.

Wie so oft hat sich die Natur auch bei der Erregungsbildung als sehr einfallsreich erwiesen und in einigen Fällen andere Wege beschritten. Während beim Tintenfischaxon und den Nervenfasern der Wirbeltiere das Natrium für die Erregung notwendig ist, benötigen es die Riesenervenzellen der Weinbergschnecke und einige Muskelfasern der Krebs nicht. Sie können in natriumfreier Außenlösung stundenlang normale Aktionspotentiale liefern, brauchen aber zu ihrer Auslösung Kalziumionen. Vielleicht erleben wir noch ähnliche Überraschungen, wenn erst einmal sämtliche Tierstämme auf die Grundlagen ihrer Erregungsbildung untersucht sind.

Der springende Zündfunke

Unter natürlichen Bedingungen spielen sich zunächst alle bisher geschilderten Erregungsvorgänge rein lokal am Axonhügel (Initialsegment) einer Ganglienzelle ab. Der Potentialunterschied zwischen der Kurzschlußstrecke und den benachbarten Abschnitten mit normalem Ruhepotential erzeugt einen elektrischen Strom, der die angrenzende Membran so stark depolarisiert, daß ein zweiter Kurzschluß auftritt. Dessen elektrische Strömchen breiten sich wiederum aus und rufen eine neue Depolarisation hervor. Ist die Kette von Ionenströmen und Potentialzusammenbrüchen erst einmal angestoßen, läuft die Erregungswelle über die Nervenfaser mit gleichbleibender Geschwindigkeit hinweg, ähnlich dem Funken in einer Zündschnur. Da die unmittelbar von der

Erregung durchlaufene Strecke für 1 oder 2 Millisekunden refraktär ist, wird sie erst wieder reaktionsbereit, wenn sich das Aktionspotential schon so weit entfernt hat, daß es diese Stelle nicht noch einmal zum Kurzschluß bringen kann.

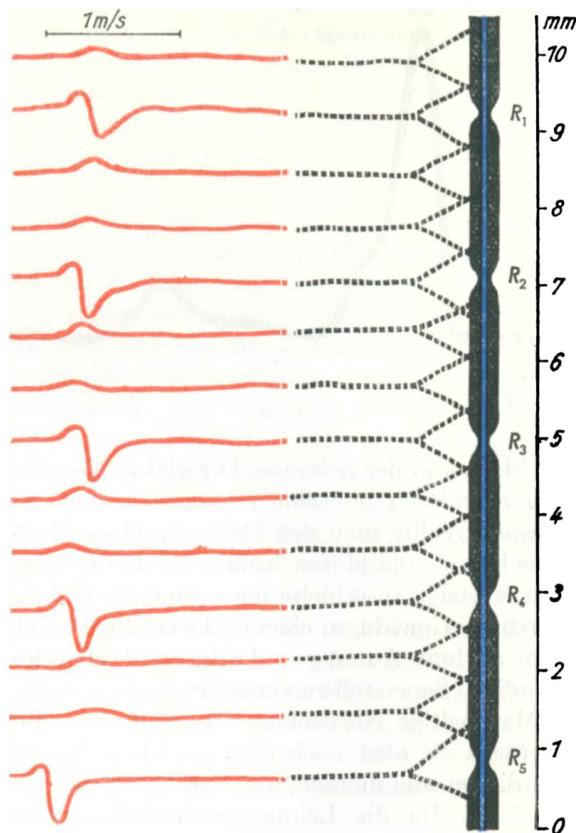
Die Aktionsströme werden bei ihrer Weiterleitung nicht verändert; sie behalten ihre ursprüngliche Spannung, Form und Dauer. Diese Eigenschaft rief eine beträchtliche Überraschung bei den ersten Untersuchern hervor, da die Entfernung, die ein Impuls bis zur nächsten Ganglienzelle zurücklegen muß, viele Zentimeter und sogar einige Meter betragen kann. Die Ursache dafür ist der wandernde Kurzschluß, bei dem der Impuls fortwährend in voller Höhe ausgelöst wird: Die Impulsgröße und die Erregung gehorchen dem Alles-oder-nichts-Gesetz. Gerade hierin läßt sich der Neurit sehr gut mit einer Zündschnur vergleichen. Dort wird der Verbrennungsvorgang einmal geziündet, und danach breitet sich der Funke mit gleichmäßiger Geschwindigkeit aus, ohne daß sich die Intensität seines Feuers vergrößert oder verkleinert, da überall in der Schnur die gleiche Schießpulvermenge ist. Im Nerven bestimmt die Menge des eingeströmten Natriums die Höhe des Aktionspotentials, und diese ist stets gleich groß. Während aber eine abgebrannte Zündschnur nur einmal verwendet werden kann, dauert es nur eine tausendstel Sekunde, bis der nächste Erregungsprozeß ablaufen kann.

Im Gegensatz zur Zündschnur kann eine Nervenfaser also immer wieder benutzt werden, sie ähnelt in dieser Hinsicht mehr einem Kabel. Die Kabeleigenschaften des Nerven sind jedoch viel schlechter als die eines Leitungsdrähtes. Beispielsweise ist der elektrische Widerstand des Axoplasmas 100 Millionen Mal größer als der von Kupfer, und demzufolge ist die elektrische Leitfähigkeit 100 Millionen Mal geringer als die eines guten Telefondrahtes. Trotz dieses Nachteils wird aber ein Impuls in der Nervenfaser in voller Höhe fortgeleitet, während er im Kupferkabel ständig abnimmt und gar erlischt. Die Kabel-eigenschaften des Neuriten dienen eigentlich nur dazu, die unmittelbare Nachbarschaft um den kritischen Schwellenbetrag zu entladen, damit dort die Natriumlawine einen neuen Impuls auslösen und das Potential zur vollen Höhe verstärken kann. Wir müssen deshalb unseren Vergleich nochmals erweitern. Die Nervenfaser ist nicht nur eine einfache elektrische Leitungsstrecke, sondern sie hat in ihr schlechtes Kabel »Potentialverstärker« eingebaut, die jeden Spannungsverlust ausgleichen. Ähnlich sind die interkontinentalen Mecreskabel konstruiert, in denen in regelmäßigen Abständen Verstärker eingebaut sind, die die verlorengegangene Energie ersetzen.

Bis in unsere Zeit hielt sich der Aberglaube, daß Gedanken »schnell wie der Blitz« durch unser Gehirn eilen, obwohl bereits 1850 Hermann von Helmholtz nachgewiesen hatte, daß die Nerven nicht blitzschnell, sondern viel langsamer leiten. Er maß an Beinnerven des Frosches eine Leitungsgeschwindigkeit von etwa 20 bis 30 Metern je Sekunde. Diese Werte sind somit wesentlich kleiner als die Ausbreitungsgeschwindigkeit des elektrischen Stromes in einer Nervenfaser. Ein Nerv leitet um so schneller, je weiter die Stromkreise in die Nachbarschaft ausgreifen können, um dort einen Erregungsvorgang zu entfachen. Diese Fähigkeit hängt aber von den Widerstandsrößen im Stromkreis und der Aufladefähigkeit (Kapazität) der Membran ab. Ein Neurit leitet desto geschwinder, je kleiner die Membrankapazität und je geringer der Längswiderstand des Axons ist. Wenn man letzteren dadurch vermindert, daß man einen Platindraht in eine Riesenfaser vorschiebt, wird die Leitungsgeschwindigkeit sofort um das 250fache gesteigert.

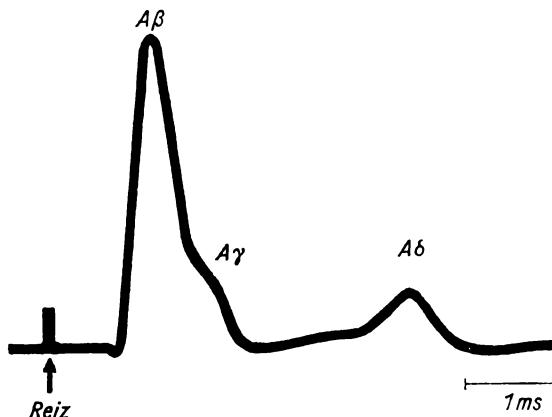
Im allgemeinen besitzen die höher entwickelten Tiere auch größere Leitungsgeschwindigkeiten. Außerdem leiten allgemein dicke Nervenfasern schneller als dünne. Im Bauchmark des Regenwurmes beträgt die Geschwindigkeit in den dünnen marklosen Axonen einen halben Meter und in den dicken marklosen Kolossalfasern 25 Meter in jeder Sekunde. Auch bei Warmblütern pflanzen sich Impulse in marklosen Neuriten nur mit einigen Zentimetern bis höchstens zwei Meter in der Sekunde fort, während die markhaltigen sie in der gleichen Zeit bis zu 120 Meter weit schicken. So kommt es, daß in unserem Körper manche Nachrichten nicht geschwinder laufen, als wir gehen können, während andere schneller sind als ein Rennwagen.

An der markhaltigen Nervenfaser liegen besondere Verhältnisse vor, und deshalb leitet sie Impulse auch wesentlich rascher als die marklose. Hier befinden sich die beiden Membranstellen, von denen eine die andere durch einen »Zündfunken« entlädt, nicht dicht nebeneinander, sondern sind durch ein ein bis drei Millimeter langes, isoliertes Zwischenstück getrennt. Nur an den nackten Stellen treten die Stromfäden ein und aus, während der dazwischenliegende Abschnitt die Rolle eines passiven Kabels spielt, durch den die Ströme von einem Ranvierschen Schnürring zum anderen geleitet werden. Es wechseln sich somit Strecken ab, in denen die Ausbreitung mit Lichtgeschwindigkeit — in den Internodien — und dann viel langsamer — in den Schnürringen — erfolgt. Die Erregung wandert also nicht wie bei der marklosen Faser langsam dahin, sondern springt von Schnürring zu Schnürring.



Saltatorische Erregungsleitung im markhaltigen Nerven. Ein echtes Aktionspotential (rot) ist nur an den Schnürringen (R) festzustellen; über die Internodien wird die Erregung elektronisch weitergeleitet, sie wandert im Nerven von unten nach oben und kann sogar Strecken von zwei bis drei Schnürringen überspringen

Diese sprunghafte oder saltatorische Erregungsleitung bietet zwei Vorteile. Einmal findet die eigentliche Nerventätigkeit, das heißt die Durchlässigkeitsveränderung und Ionenverschiebungen, nur an kleinsten Membranbezirken, den Schnürringen, statt, so daß die Pumpen weniger zu tun haben und damit Stoffwechselenergie eingespart wird. Zum anderen werden höhere Geschwindigkeiten erzielt. Wie wir bereits erfahren haben, leitet eine markhaltige Froschnervenfaser von etwa einem hundertstel Millimeter Dicke die Erregung mit annähernd



Summenaktionspotential von einem Hautnerven des Katzenbeines. Der Aktionsstrom besteht aus der Summe von Potentialen dreier verschiedener Typen von A-Fasern; die ebenfalls vorhandenen C-Fasern treten hier nicht in Erscheinung

30 Metern in der Sekunde. Die gleiche Geschwindigkeit erreicht unter den marklosen nur eine Riesenervenfaser vom zehnfachen Durchmesser. Wollte man den Beinnerv eines Menschen durch die gleiche Anzahl von marklosen Neuriten mit derselben Leitungsgeschwindigkeit ersetzen, so erhielte man armdicke Kabel. Sie würden uns allein durch ihr Gewicht zu einem schwerfälligen Koloß machen, und außerdem reichten Atmung und Blutkreislauf nicht aus, sie mit dem notwendigen Sauerstoff zu versorgen.

Markhaltige Nervenfasern besitzen nur die Wirbeltiere. Daneben verfügen sie aber noch über marklose Neurite. In den Nerven sind die dicken und dünnen, die markhaltigen und marklosen Axone bunt gemischt. Da die Leitungsgeschwindigkeit von der Faserdicke abhängt, lohnte es sich, alle Fasern nach ihrem Durchmesser einzuteilen. Er ist bei den marklosen Fasern der C-Gruppe am kleinsten. Die markhaltigen gehören zum dickeren A- und zum dünneren B-Typ. Zur weiteren Unterscheidung legte man bei den A-Fasern noch die Untergruppen A-Alpha, A-Beta, A-Gamma und A-Delta fest, und die B-Fasern untergliederte man in B₁- und B₂-Neurite.

Strychnin gegen Ratten

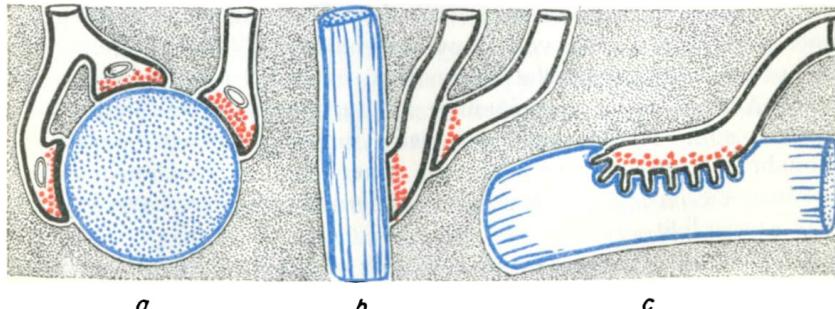
Wenn ein Nervenimpuls an das äußerste Faserende gelangt, trifft er auf die Kontaktstelle zum nächsten Element, die Synapse. Dort wird er an einer Barriere aufgehalten, die aus einem feinen Spalt von genau einem zweihunderttausendstel Millimeter (200 Å) besteht, dem Synapsenspalt. Die elektrischen Strömchen an den feinen Aufspalte-

rungen des Axons reichen nicht aus, um die sogenannte postsynaptische Membran des nächsten Nervenelementes bis zum kritischen Schwellenpotential zu entladen. Der Ionengehalt im Zwischenraum und die Membranwiderstände auf beiden Seiten sorgen dafür, daß der Spalt stets kurzgeschlossen ist, so daß kein Strom fließen kann. Außerdem ist die postsynaptische Membran sowieso elektrisch unregbar. Andererseits können auch Stromfäden von der angrenzenden Nervenzelle nicht von rückwärts auf das Faserende übergreifen. Der nervöse Impuls kann jedoch die Lücke auf chemischem Wege überwinden. Das geschieht allerdings nur in einer Richtung, so daß die Synapse zu einem Ventil wird, das sich nur in einer Richtung öffnet, oder als Schalter wirkt, der den Erregungsstrom ein- und abschaltet.

Im Elektronenmikroskop sieht man, daß eine synaptische Übertragungsstelle aus vielen Synapsen besteht. Jede einzelne liegt als leicht verdickte, vorn etwas abgeflachte Nervenendigung — ähnlich einem Hosenknopf — einem Dendriten oder dem Leib der nächsten Ganglienzelle an. Die Nervenzelle eines Wirbeltieres ist mit Tausenden dieser Endknöpfchen besetzt, die sich in zwei Arten gliedern lassen: Der eine Synapsentyp wirkt erregend, der andere hemmend. Da sich beide gegenseitig neutralisieren, hängt es stets von der Übermacht des einen ab, ob ein Impuls weitergeleitet oder ausgelöscht wird.

Im Innern einer Synapse entdeckt man eine Fülle winziger Bläschen, die eine Substanz für die chemische Übertragung speichern. Jeder ankommende Aktionsstrom setzt eine winzige Menge des Überträgerstoffes frei, der sich in der Flüssigkeit des Spaltraumes nach allen

Drei weitverbreitete Synapsenformen: a Nervenendigung an einer Ganglienzelle eines Wirbeltieres; b Synapse an anderen Synapsen im Rückenmark oder in der Hirnrinde eines Wirbeltieres; c motorische Endplatte der Wirbeltiere. In jeder Synapse befinden sich Bläschen mit Überträgersubstanz (rot)

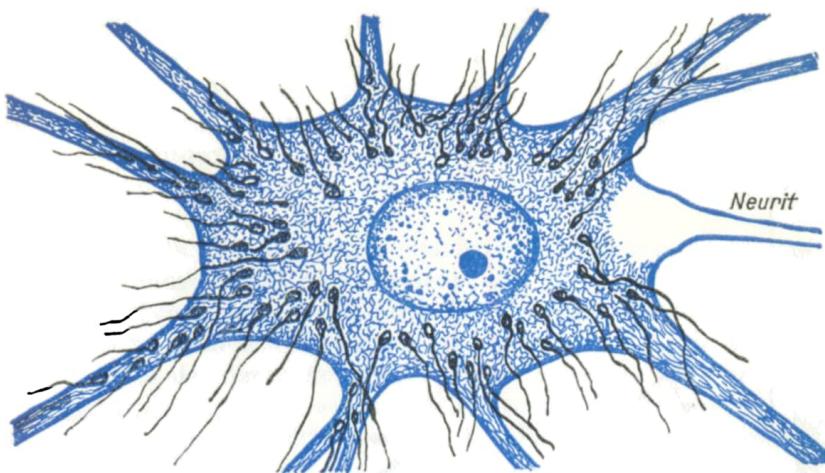


Seiten ausbreitet. Einige Teilchen wandern zur Gegenseite und setzen sich dort an besonderen Rezeptormolekülen der Zelloberfläche fest. Später wird der Mittlerstoff wieder beseitigt, teils indem er weggespült, teils dadurch, daß er von Fermenten zerstört wird. Auf diese Weise wird die Membran wieder frei für die Aufnahme neuer Überträger- teilchen.

Die Verbindung zwischen Überträger und Rezeptormolekül verändert die Durchlässigkeit der postsynaptischen Membran, so daß dort eine Neuverteilung der Ionen stattfindet. Wie dieser Vorgang erfolgen soll, versucht man mit einer interessanten Hypothese zu erklären: Die Rezeptormoleküle wirken wie ein Schloß, das in Ruhe die Membran versperrt. Der Überträgerstoff dient als Schlüssel, der in das Schloß paßt, es öffnet und Kanäle in der Trennwand freigibt. Dadurch wird allen beweglichen Ladungsträgern wie Natrium, Kalium, Chlor, die bisher an der Wanderung gehindert waren, der Durchtritt ermöglicht. Dieser Ionenstrom läßt das Ruhepotential an der postsynaptischen Membran zusammenbrechen bzw. veranlaßt den Aufbau des Synapsenpotentials. Dieses »postsynaptische Erregungspotential« breitet sich innerhalb einer tausendstel Sekunde über den Leib der Empfängerzelle aus und vermindert dabei deren Ruhespannung. Ist dieser Effekt groß genug, so daß er den kritischen Grad am Axonhügel erreicht, wird ein Aktionspotential ausgelöst, das in den Zellfortsätzen weiterläuft. Bleibt er jedoch darunter, verschwindet die Erregung wieder von allein.

Da sehr viele Synapsen einen Zellkörper bedecken, können zur gleichen Zeit zahlreiche Impulse eintreffen und das Ruhepotential von mehreren Eingängen aus verschieben. Ein einzelner Kontaktspunkt reicht im Grunde nicht aus, um ein Aktionspotential auszulösen, es müssen stets mehrere sein. Da das Synapsenpotential nur fünf bis zehn Millisekunden anhält, müssen die Nervenimpulse etwa um dieselbe Zeit ankommen, damit sich ihre Wirkungen vereinigen können. Diesen Vorgang nennt man Summation. Sie kann so zustande kommen, daß eine Anzahl von Impulsen gleichzeitig über mehrere Endknöpfe eintrifft (räumliche Summation) oder daß über eine Synapse viele Aktionsströme nacheinander ankommen (zeitliche Summation). Ein einzelnes Nervensignal verursacht nur eine geringe Spannungsabnahme, während eine Serie von ihnen eine starke Depolarisation auslöst, die im abgehenden Axon wieder eine hochfrequente Impulssalve veranlaßt.

Ein einzelnes Neuron kann entweder nur erregend oder nur hemmend auf andere Zellen wirken. Ein erregendes setzt aus den Syn-

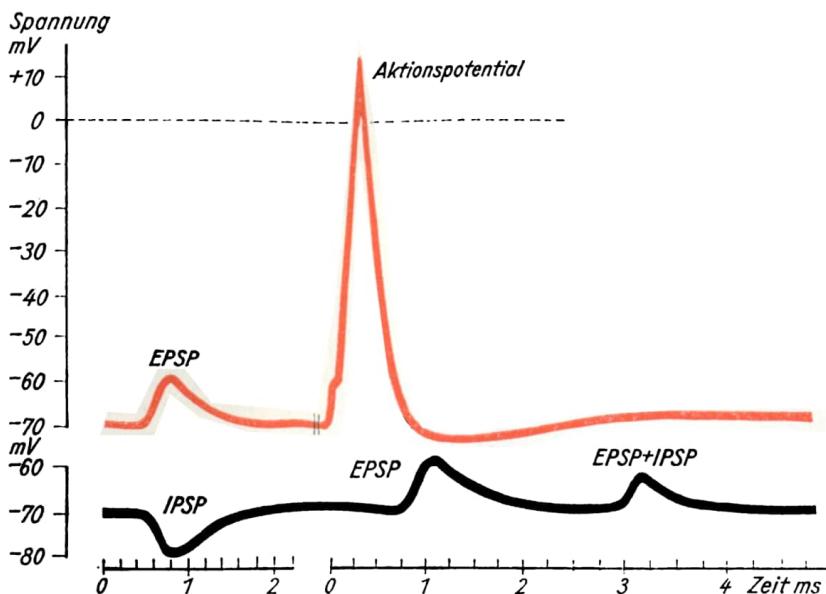


Von einer motorischen Zelle des Rückenmarks gehen mehrere Dendriten und der Neurit aus. Der Zelleib ist mit zahlreichen Synapsen anderer Neurone besetzt

apsenbläschen einen erregenden Überträgerstoff frei und baut ein postsynaptisches Erregungspotential auf; Hemmneurone geben einen anderen Wirkstoff ab, der hinter der Lücke ein postsynaptisches Hemmpotential entstehen läßt. Dieser hemmende Überträger scheint die Poren der Membran nur so weit zu öffnen, daß allein die kleinen Kaliumionen auswärts und die Chlorionen einwärts strömen können. Beides erhöht das Membranpotential, was man als Hyperpolarisation bezeichnet. Letzten Endes besteht die Hemmwirkung also darin, daß die Zellmembran nicht genügend depolarisiert werden kann.

Die Natur hat noch eine zweite Art der synaptischen Hemmung verwirklicht, die schon wirksam wird, ehe ein erregendes Synapsenpotential überhaupt entstehen kann. Diese dritte Synapsenart sitzt vor den erregenden Endknöpfchen; ihre Wirkung ist also »vorsynaptisch«. Sie depolarisieren die erregenden Synapsen und vermindern so die Höhe der einlaufenden Aktionspotentiale. Dadurch wird eine geringere Menge an erregender Mittlersubstanz freigesetzt als normal, und das postsynaptische Erregungspotential verkleinert sich so weit, daß es unwirksam wird.

Zur Bekämpfung der Rattenplage legt man häufig Strychninweizen aus. Das Strychnin, ein Inhaltsstoff der indischen Brechnuß (*Nux vomica*) ist ein gefährliches Nervengift. Weniger als ein zehntel Pond davon töten schon einen erwachsenen Menschen. Bei einer Vergiftung



Obere (rote) Kurve: Ein schwächer Reiz löst zwar ein erregendes postsynaptisches Potential (EPSP) aus, das aber zu niedrig ist, um einen fortgeleiteten Aktionsstrom hervorzurufen. Erst mit dem zweiten Reiz erreicht das EPSP die Membranschwelle und lässt ein Spitzenspotential entstehen, dem ein Nachpotential folgt. Unten (schwarze Kurve): Der Impuls eines hemmenden Neuriten löst ein hemmendes postsynaptisches Potential (IPSP) aus, der Impuls eines erregenden Axons ein EPSP; treffen beide zusammen, entsteht durch Überlagerung der beiden postsynaptischen Potentiale nur ein kleines erregendes (unwirksames) Potential

werden Rumpf und Glieder krampfartig gestreckt und die Bauch- und Brustmuskeln sowie das Zwerchfell so hart gespannt, daß Atembewegungen unmöglich sind. Das Ende ist ein schrecklicher Erstickungstod bei vollem Bewußtsein. Ähnlich wirkt auch das Gift des Tetanusbazillus, das den bekannten Wundstarrkrampf hervorruft.

Beide Gifte schalten die hemmende Synapsentätigkeit aus und lassen die erregende unverändert, so daß sich im Zentralnervensystem ein gewaltiger Erregungsstrom ausbreitet. Da die meisten Wirbeltiere mehr Strecker- als Beugermuskeln besitzen, kommt es zum Streckkrampf, obwohl auch die Beuger äußerst angespannt sind. Ein Faultier, bei dem die Beuger überwiegen, stirbt dagegen zusammen-

gekrümmt. Bei Fröschen läuft der Strychninkrampf bei beiden Geschlechtern verschieden ab: Weibchen strecken Vorder- und Hinterbeine, während Männchen nur die hinteren Extremitäten strecken und die vorderen anziehen. Da Männchen in den Vorderbeinen eine starke Beugermuskulatur zur Umklammerung des Weibchens beim Kopulationsakt brauchen, ist diese so gut entwickelt, daß sie die Arme anwinkelt.

Obwohl man sich die Synapsentätigkeit so einleuchtend vorstellt, sind noch einige Vorgänge unbewiesen. An der Klärung dieser Fragen wird aber in aller Welt gearbeitet. Zunächst wissen wir meist nicht, welche Stoffe als Überträgersubstanzen dienen. Nur in manchen Fällen ist es das Azetylcholin oder das Noradrenalin. Bisher fragte man sich auch vergeblich, wie ein Aktionsstrom den Wirkstoff aus den Bläschen in den Spaltraum freisetzt. Da die gespeicherte Wirkstoffmenge einer Synapse nur für wenige Minuten einer normalen Nerventätigkeit ausreicht, versucht man herauszufinden, wie entleerte Bläschen vom Spalt weggeführt, gefüllt und dann wieder herangeführt werden. Wahrscheinlich sorgen Enzymsysteme in ihnen für den Aufbau der Mittlersubstanz. Schließlich ist noch unbekannt, welche Stoffe an der postsynaptischen Membran als Rezeptormoleküle dienen.

Zum Schluß soll noch erwähnt werden, daß es im Tierreich vereinzelt Synapsen gibt, die nicht eine chemische, sondern eine elektrische Übertragung der Impulse ermöglichen. So fand man bei Krebsen solche erregenden Endknöpfchen in der Bauchganglienkette, die eine Verbindung zur Schwanzbeugemuskulatur schaffen. Hemmende elektrische Synapsen kommen im Gehirn der Goldfische vor. Ob diese Beispiele nur Ausnahmen sind, oder ob man in Zukunft solche Synapsen noch bei anderen Tieren finden wird, bleibt abzuwarten.

Muskelkraft und Geschicklichkeit

Rennpferd und Schnecke

Das Fleisch, das mittags auf unseren Tisch kommt, besteht zum größten Teil aus Skelettmuskulatur. Neben dieser gibt es noch eine andere Art von Muskelgewebe im tierischen Körper, das in vielen inneren Organen anzutreffen ist. Solche Muskeln, die die Wände von Darm, Gebärmutter, Harnblase, Blutgefäßen und die Regenbogenhaut des Auges bilden, werden als »glatte Muskeln« den »quergestreiften« der Skelettmuskulatur gegenübergestellt. Man bezeichnet sie als glatt, weil sie im Mikroskop einheitlich hell erscheinen und keine quergestreifte Hell-Dunkel-Musterung aufweisen wie zum Beispiel die Fasern aus einem Stück Rindfleisch.

Die glatte Muskelfaser ist eine typische Zelle: spindelförmig und mit einem länglichen Kern in der Mitte. Ihre Länge schwankt zwischen einigen zehntel und einigen hundertstel Millimetern (200 und 50 Mikron), während ihr Durchmesser höchstens ein hundertstel Millimeter erreicht (10 Mikron). In ihrem Innern liegt ein Bündel parallel gerichteter feiner Fäserchen (Filamente) von etwa einem Hunderttausendstel Millimeter Dicke (100 bis 200 Å). Diese Filamente bestehen aus Eiweißkörpern: dem Aktomyosin in hoher und dem Tropomyosin in geringerer Konzentration.

Glatte Muskelfasern kontrahieren sich nur sehr langsam, dafür aber ausdauernd. Die Muskulatur niederer Tiere besteht vorwiegend aus

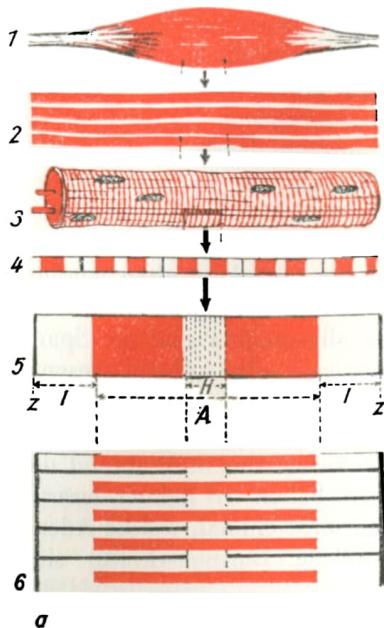
ihnen, sie sind deshalb nur zu langsam Bewegungen befähigt. So kommt es, daß sich Schnecken nur im sprichwörtlichen Schnecken-tempo fortbewegen. Andererseits können solche Fasern durch ihre langandauernden Kontraktionen eine hervorragende Haltearbeit leisten. Beispielsweise bewirken die Schließmuskeln der Muscheln infolge ihres hohen Anteils an diesen Bauelementen eine Dauersperre der Schalen.

Bei Wirbeltieren finden wir die glatte Muskulatur besonders dort, wo an vegetativen Organen eine Spannung aufrechterhalten werden soll: Diese sorgt für eine bestimmte Weite der Pupille und einen passenden Tonus der Gefäßmuskeln. Im allgemeinen sind die Spannungen, die von glatten Muskelfasern erzeugt werden können, wesentlich geringer als die der quergestreiften; so hält die Harnblase nur einem Wasserdruk von knapp 100 Zentimetern stand. Besonders auffallend ist ein weiterer Unterschied zwischen ihnen: Während die quergestreiften unserem Willen gehorchen, haben wir keinen derartigen Einfluß auf die glatten; ja wir wissen nicht einmal, welche Adern ihren Durchmesser verändern oder welche Darmabschnitte sich bewegen.

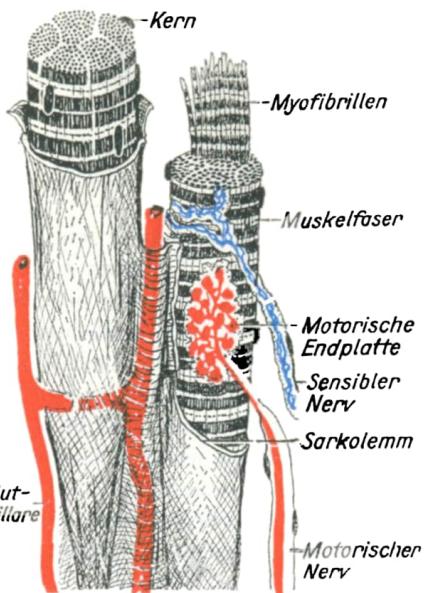
Einige wirbellose Tiere besitzen neben glatten noch quergestreifte Muskelfasern. Sie treten in der Schwimmuskulatur der Quallen und Medusen im Kopf von Bandwürmern und im Schlund der Fadenwürmer auf. Bei Krebsen und Insekten sind sämtliche Muskeln quergestreift, bei Wirbeltieren nur die Skelettmuskelfasern. Im Gegensatz zu den glatten ziehen sie sich rascher und kräftiger zusammen — man denke nur an die Spitzenleistungen eines Rennpferdes —, aber ermüden auch schneller.

Ein Skelettmuskel ist aus so feinen Fasern zusammengesetzt, daß das unbewaffnete Auge sie kaum noch erkennt. Jede besteht aus vielen verschmolzenen Zellen mit zahlreichen Kernen an den Wänden. Eine Faser durchläuft den Muskel in seiner gesamten Länge und geht an ihren Enden in die Sehne über. Außen ist sie von einem feinen Häutchen, dem Sarcolemm, umgeben, und im Innern enthält sie dichtgepackte Bündel von kontraktilem Fäserchen, die Fibrillen. Jedes erreicht die volle Faserlänge und besitzt einen Durchmesser von ein bis zwei Mikron. Zwischen den Fibrillen bildet das Plasma ein verschlungenes Netzwerk von Röhren (Tubuli) und Bläschen (Vesikel), das sogenannte endoplasmatische Retikulum.

Die Querstreifung, die das Mikroskop uns zeigt, entsteht dadurch, daß eine Fibrille abwechselnd aus stärker und schwächer lichtbrechenden Zonen aufgebaut ist. Die dunklen Bänder sind zugleich stark



a



b

Aufbau des Skelettmuskels: a — Jedes Teilbild (außer 6) ist die Vergrößerung des markierten Ausschnittes aus der darüberliegenden Zeichnung; 1 ganzer Muskel, 2 Bündel einzelner Muskelfasern, 3 einzelne Muskelfaser mit zwei herausragenden Myofibrillen, 4 Myofibrille, 5 Sarkomer, 6 Aktinfilamente (schwarz) und Myosinfilamente (rot) eines Sarkomers; A anisotroper Streifen, H Hensensche Scheibe, I isotroper Streifen, Z Diaphragma (Z-Scheibe) b — Übersichtsbild, das neben dem Aufbau die Innervation der Skelettmuskulatur zeigt

doppelbrechend (anisotrop), die hellen wenig doppelbrechend (isotrop). Nach dieser Beobachtung, die allerdings nur mit dem Polarisationsmikroskop möglich ist, wird der anisotrope Streifen als A-Band und der isotrope als I-Band bezeichnet. Da in einer Muskelfaser alle gleichartig lichtbrechenden Zonen direkt übereinander liegen, erscheint die gesamte Faser einheitlich quergestreift.

Im ruhenden Muskel ist die Mittelzone des A-Bandes am hellsten, sie heißt Hensensche oder kurz H-Zone und wird ihrerseits durch einen feinen Querstrich, die Mittelmembran M, halbiert. Jedes I-Segment wird durch eine deutliche Linie, die Zwischenscheibe (Z-Scheibe), in zwei Hälften geteilt. Die Z-Scheiben unterteilen die Muskelfibrille in

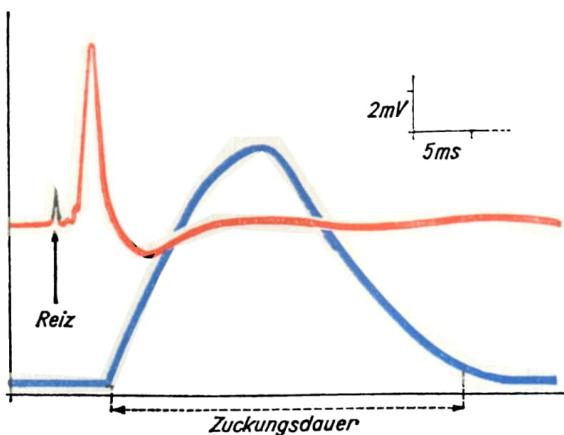
die kleinsten Einheiten, die Sarkomere. In Ruhe ist das Sarkomer eines Wirbeltiermuskels etwa 2,5 Mikron lang. Davon entfallen 1,5 Mikron auf das A-Band und jeweils ein Mikron auf die beiden I-Hälften. Im A-Band nimmt die H-Zone eine Länge von 0,5 Mikron ein.

Wenn man eine Fibrille mit dem Elektronenmikroskop untersucht, entdeckt man, daß sie aus noch feineren Fäden (Filamente, Elementarsibrillen) aufgebaut ist; es sind Aktin- und Myosinfilamente, Bündel von Eiweißmolekülketten. Die A-Bänder enthalten die dickeren (100 Å) Myosinfäden und die I-Bänder die dünneren (50 Å) Aktinfilamente. Da die Myosinketten streng parallel nebeneinanderliegen, entstehen eine starke Verdunkelung im Lichtmikroskop und eine deutliche Doppelbrechung im Polarisationsmikroskop. — Die Aktinfilamente ziehen parallel zueinander von der Z-Scheibe in das A-Band hinein. Dabei umgeben je sechs Aktinbündel ein Myosinfilament. Im A-Band schließen sie sich an elastische Fäden an, die seine teilweise Aufhellung, also die H-Zone, hervorrufen. Ein elastischer Faden knüpft wiederum die Verbindung zum folgenden Aktinfilament. Der genaue Abstand zwischen den Elementarsibrillen wird dadurch gewährleistet, daß die Aktinfilamente an der Z-Scheibe und die elastischen Fäden an der M-Scheibe angeheftet sind.

Die doppelte Rolle des ATP

Im Organismus kontrahieren sich Skelettmuskeln nur dann, wenn ihnen über den motorischen Neuriten Impulse zugeleitet werden. Nach deren Übertragung auf die Muskelmembran verstreichen einige tausendstel Sekunden bis zur Kontraktion. In dieser Zeit entsteht am Sarcolemm eine Erregung, die sich im endoplasmatischen Retikulum ausbreitet und in den Fibrillen eine Umlagerung der Eiweißmoleküle beziehungsweise eine Verkürzung bewirkt. Nach der Kontraktion folgen die Erschlaffung und schließlich ein Ausdehnen auf die alte Ruhe- länge. Der genaue Ablauf dieser Prozesse soll im folgenden ausführlicher besprochen werden.

Die sogenannte Ankoppelung der mechanischen an die elektrischen Vorgänge sieht folgendermaßen aus: Man nimmt an, daß sich das Aktionspotential der Fasermembran nur bis zu den Querschläuchen (transversale Tubuli) im endoplasmatischen Retikulum ausbreitet und seine Stromschleifen die endständigen Bläschen des Systems (terminale Zisternen) erreichen, die mit Kalziumionen gefüllt sind. Die Depolarisation durch die Stromfäden soll zu einem Austritt des Kal-



Ein Reiz (schwarz) löst im Muskel zunächst eine Erregung und damit ein Aktionspotential (rot) aus, erst danach erfolgt die Zuckung (blau)

ziums führen, das nun den Muskel überschwemmt. Die Ionen gelangen an die Z-Scheibe und fließen anschließend bis zum A-Band. Dies alles dauert etwa drei Millisekunden. Das Kalzium aktiviert ein ATP-spaltendes Ferment, also eine ATPase, die ATP zerlegt und dadurch die Energie für den Kontraktionsmechanismus liefert. Das Ferment ist das Aktomyosin selbst (Aktomyosin-ATPase). Zur vollen Fermentwirkung sind ein bis zwei Kalziumionen je Myosinmolekül notwendig.

Einige Bläschen des Zellplasmas enthalten ein Protein, dessen Aufbau noch unbekannt ist, das aber eine Erschlaffung des Muskels herbeiführt. Die Physiologen nannten diese Substanz nach ihren Entdeckern Marsh-Bendall-Faktor. Zu Beginn einer Kontraktion wird er vom ausgestromten Kalzium unwirksam gemacht. Dieses Ion übt demnach eine Doppelwirkung bei einer Muskelzuckung aus: es hemmt den Erschlaffungsfaktor und begünstigt die ATP-Spaltung.

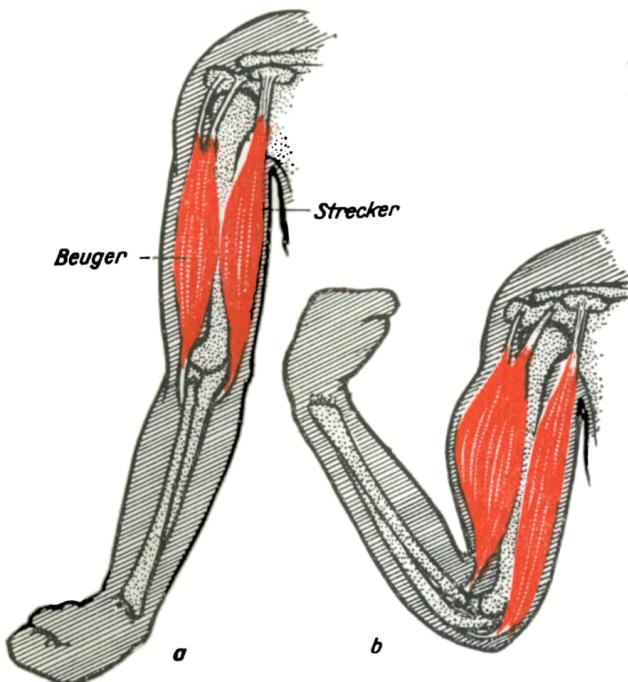
Mit einer genialen Methode konnten sich die Muskelphysiologen von der lebenden Faser unabhängig machen und die Kontraktion an einem Modell haargenau studieren. Sie benutzten dazu die Erfahrung der Textilindustrie, die ihre Kunstseide- oder Dederonfasern so erhält, daß die Ausgangslösung durch eine feine Düse gespritzt wird. Die Forscher gingen ähnlich vor. Sie lösten mit chemischen Mitteln die beiden kontraktilen Eiweiße Aktin und Myosin, aus den Muskeln heraus und reinigten sie. Wenn sie diese Mischung ebenfalls durch eine feine Düse preßten, entstand ein dünner Aktomyosinfaden. Fängt man solche Fäden in einer physiologischen Flüssigkeit auf, so kann man an ihnen die interessantesten Beobachtungen anstellen: Zunächst sind sie völlig starr. Gibt man jedoch ATP in die Lösung, wirkt das

Aktomyosin als ATPase, zerschlägt es in ADP und Phosphat und gewinnt auf diese Weise die Energie für den Kontraktionsvorgang. Während der Aufspaltung verkürzt sich der Faden. Aus solchen Versuchen erfuhr man, daß zur Kontraktion die Stoffe Aktin, Myosin und ATP notwendig sind. Allerdings können diese drei nur wirken, wenn genügend Magnesiumionen anwesend sind.

In neuerer Zeit konnte man den Gesamtablauf einer Kontraktion noch genauer studieren und anschaulicher darstellen: Sowohl das Aktin als auch das Myosin können in zwei Formen auftreten. Gleich nach der Extraktion besteht das Aktin aus kleinen runden Molekülen, die sich erst in der Badflüssigkeit zu langen Fäden vereinigen. Die Myosinmolekel bestehen aus einem »Kopf« und einem »Schwanz«. Im Bad verzwirnen sich die Schwänze der Moleküle, und die Köpfe ragen seitlich hervor. Bildlich gesprochen sieht dann das Myosinfilament wie eine Rosenkohlpflanze aus: den Strunk bilden die Schwänze, und die Röschen sind die Köpfe. — Im A-Band richten sich die Myosinmoleküle von der Mitte her (M-Band) nach beiden Seiten so aus, als ob zwei Rosenkohlpflanzen mit ihren Wurzeln zusammengewachsen wären. Die Aktinfilamente kehren sich dagegen an der Z-Scheibe um: In beiden Richtungen weisen ihre aktiven Atomgruppen zu den A-Bändern hin. Die Aktin- und Myosinfilamente verbinden sich durch chemische Querbrücken, von denen es mehrere Billionen in einem Kubikmillimeter Muskelgewebe gibt. An diesen Brücken wird die chemische Energie des ATP in eine mechanische Gleitbewegung der beiden Elementarfibrillen umgewandelt. Genau genommen soll diese Bewegung eine Art Rudern sein. Dabei wirken die Köpfchen der Myosinfäden als Paddel, die die Aktinfilamente in das A-Band hineintreiben. Die chemische Verbindung von Aktin und Myosin äußert sich damit in einer mechanischen Verknüpfung, die zu einer Verkürzung führt.

Diese Beschreibung erklärt vorzüglich die Beobachtung, daß bei einer Verkürzung der Muskelfasern nur die I-Bänder schrumpfen und die A-Abschnitte unverändert bleiben. Da die Aktinfilamente als feste »Drähtchen« in das A-Band hineingeschoben werden, engen sie die H-Zone ein.

Bei einer passiven Dehnung des Muskels bleiben die Myosinfäden gleichfalls auf ihrem Platz, während die Aktinfilamente aus dem A-Band herausgezogen werden, indem das elastische Fädchen der H-Zone gestreckt wird. Dieser Prozeß der Ausdehnung läuft bei jeder Kontraktion ab, allerdings nicht am Arbeitsmuskel (Agonist) selbst, sondern an seinem Gegenspieler oder Antagonisten, der auf der anderen Seite des Knochens befestigt ist. Durch den Vorgang der



Gegenspielerwirkung
der Oberarmmuskula-
tur beim Strecken (a)
und Beugen (b) des
Unterarmes

Dehnung wird der Kontrahent funktionsbereit, denn ein Muskel kann sich zwar verkürzen, aber nicht selbstständig verlängern, und deshalb muß er vor einer neuen Zuckung passiv gestreckt werden. Erst dieses Wechselspiel von Kontraktion und Dehnung ermöglicht eine geordnete Gelenkbewegung. Für die Umschaltung von dem einen Vorgang auf den anderen, also das richtige Zusammenspiel von Agonist und Antagonist sorgen die motorischen Nerven.

Sofort nach der Kontraktion beginnt die Muskelfaser zu erschlaffen. Spätestens zu diesem Zeitpunkt offenbart sich eine weitere Funktion des ATP, die man als »Weichmacherwirkung« bezeichnet. Frisch hergestellte Fäden von Aktomyosin sind zunächst starr und werden erst bei Zugabe von ATP dehnbar, weil dieses die festen Bindungen zwischen beiden Eiweißen lockert. Dieser Vorgang wird jedoch meistens dadurch verdeckt, daß während der Zugabe bereits die ATP-Spaltung und die Faserverkürzung beginnen. Verhindert man aber die Zersetzung, bleiben die Fäden elastisch. Wir erkennen daran die Doppelrolle des ATP und können sie vereinfacht so beschreiben: Ungespaltenes ATP macht den Muskel weich und elastisch, die Spaltung führt zur Kontraktion.

Auch der Marsh-Bendall-Faktor löst die Verbindung zwischen Aktin und Myosin und wirkt damit erschlaffend. Wahrscheinlich bedient er sich sogar der Weichmacherfunktion des ATP. Es wird vermutet, daß nach einer Kontraktion Ionenpumpen das Kalzium in die Zisternen zurückbefördern, so daß der Erschlaffungsfaktor den ATP-Zerfall stoppen und auf diesem Umweg die Faser wieder schmiegamer machen kann.

Einen eindeutigen Beweis für die Weichmacherwirkung des ATP liefert die Totenstarre. Sie setzt beim Menschen schon in der ersten Stunde ein und erfaßt nach etwa drei bis 20 Stunden den gesamten Körper. Diese Starre ist ein Zeichen von ATP-Mangel; sie tritt deshalb um so früher ein, je geringer der Vorrat ist. Da der ATP-Gehalt beanspruchter Muskeln niedriger ist als bei ruhenden, ist es nicht verwunderlich, daß eine Muskulatur, die kurz vor dem Tod heftig arbeitete, besonders früh erhärtet: gehetztes Wild wird fast unmittelbar nach dem Tod starr. Der Starrezustand löst sich erst nach Tagen, wenn ein anderes Ferment (Kathepsin) die Muskelstrukturen anzugreifen beginnt.

Was uns der Kaumuskel verrät

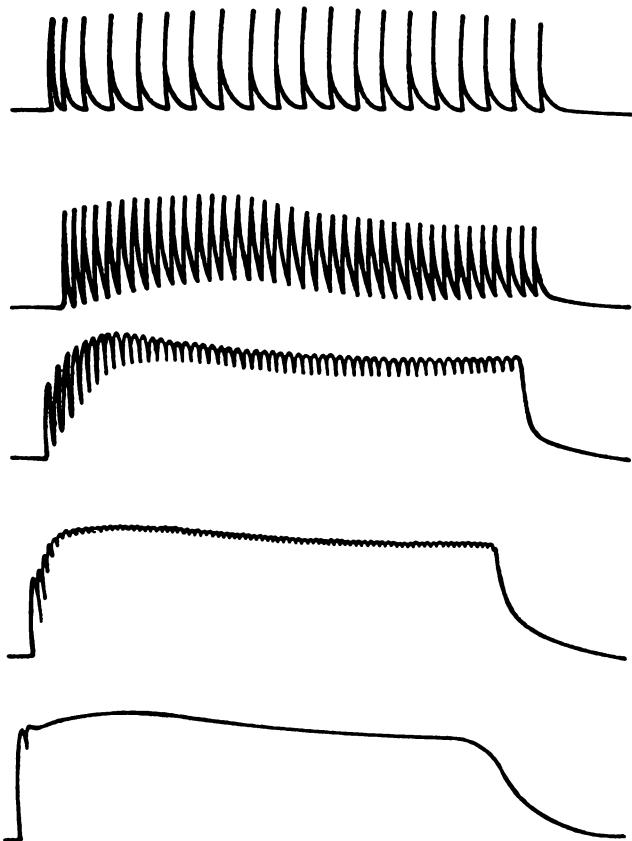
Wenn man etwas über die Arbeitsweise des quergestreiften Muskels erfahren will, muß man ihn isolieren. Gewöhnlich nimmt man hierfür den Wadenmuskel (*Musculus gastrocnemius*) des Frosches, der zusammen mit dem Knochen des Oberschenkels in einer Halterung befestigt wird. An der Fersensehne befestigt man einen Schreibhebel, der die Kontraktionen auf einem Fußkymografion aufschreibt. In dieser Anordnung kann man den Muskel dehnen oder mit elektrischen Reizen zum Zucken bringen. Ein elektronisches Gerät liefert uns die passenden Reizimpulse in Rechteckform von wählbarer Spannung und Zeitdauer.

Sobald der elektrische Reiz genügend stark ist, zuckt der Muskel. Bei schwachen Stromstößen ist eine solche Einzelzuckung zunächst gering, bei stärkeren wird sie größer und erreicht schließlich ein Ausmaß, das auch durch stärkste Reize nicht mehr überboten werden kann. Das bedeutet, daß der gesamte Muskel nicht wie das Herz dem Alles-oder-nichts-Gesetz folgt, sondern daß er seine Kontraktionskraft abstufen kann. Die Einzelfaser jedoch gehorcht diesem Gesetz, denn hier veranlaßt schon der geringste überschwellige Reiz eine maximale Verkürzung auf etwa die Hälfte ihrer Ruhelänge. Der Gesamtmuskel

folgt aus naheliegenden Gründen nicht dem Alles-oder-nichts-Gesetz: Bei schwachen Reizen reicht nämlich die Stromdichte nur für eine Erregung jener Fasern aus, die unmittelbar an der Elektrode liegen; mit wachsender Stromstärke kontrahieren sich auch entferntere Fasern, und bei optimaler Stärke zuckt der ganze Muskel. Während jeder Zuckung läuft eine Kontraktionswelle über den Muskel hinweg.

Im Körper ist eine Einzelzuckung nur bei sogenannten Eigenreflexen möglich, bei unserem Muskelpräparat ist sie ein Kunstprodukt des Versuches. Selbst bei blitzschnellen Bewegungen wie einem Sprung, Hieb oder Biß handelt es sich nicht um eine einmalige Zuckung, sondern um eine rasche Folge von Verkürzungen, die nur wie eine einzelne Kontraktion aussehen. Ein elektrisches Reizgerät gestattet es, eine solche Bewegung, Tetanus genannt, künstlich nachzuahmen, indem nun nicht einzelne elektrische Impulse, sondern ganze Serien dem Muskel zugeleitet werden: Niedrige Reizfrequenzen rufen noch deutlich unterscheidbare Einzelzuckungen hervor, höhere lassen sie dagegen teils schlechter, teils besser zu einer äußerlich gleichmäßigen Dauerverkürzung verschmelzen, dem unvollkommenen beziehungsweise vollkommenen Tetanus. Für die Skelettmuskeln des Frosches benötigt man zur restlosen Verschmelzung etwa zehn Impulse, für die der Säugetiere etwa 50 bis 200 in der Sekunde.

Die Höhe der Verschmelzungsfrequenz hängt bei Vogel und Säuger vom Muskeltyp ab. Jeder kennt vom Hühnerbraten zwei Muskelarten, die weiße, die vor allem an der Brust vorkommt, und die dunkle oder rote am Hals. Diese Farbabweichung entsteht durch den unterschiedlichen Gehalt an rotem Muskelfarbstoff (Myoglobin). Wichtiger für ihre Funktion sind jedoch die Unterschiede in der Verschmelzungsfrequenz. Bei der Katze entsteht am »weißen« Musculus gastrocnemius ein vollkommener Tetanus bei 100 Hz, am »roten« Musculus soleus dagegen schon bei 30 Hz. Es ist leicht einzusehen, daß sich ein Muskel mit hoher Verschmelzungsfrequenz zwar schneller verkürzt, aber auch leichter ermüdet als ein roter, während einer mit niedriger Frequenz ausdauernder tätig sein kann. Das ist auch der Grund, weshalb wir weiße Fasern bei flinken Kurzstreckenläufern, wie dem Kaninchen, und rote bei ausdauernden Langstreckenläufern, wie dem Hasen, finden. Das Kaninchen, ein typischer Sprinter, entfernt sich nie weit vom Bau. Einem nahenden Feind entwischt es blitzschnell durch ein paar Zick-Zack-Bewegungen und einen Sprung in die schützende Röhre. Der Hase hat keinen Bau. Er schützt sich vor Gefahren durch seine mit Ausdauer gepaarte Schnelligkeit. — Kommen beide Muskeltypen in einem Körper vor, arbeiten die weißen als reine



Reaktion des isolierten Skelettmuskels auf elektrische Reize steigender Frequenz: Es entstehen Einzelzuckungen bei niedriger, ein unvollkommener Tetanus bei höherer und ein vollkommener Tetanus bei sehr hoher Reizfrequenz (1, 2, 3, 5 und 8 Hz)

Bewegungsmuskeln, während die roten hauptsächlich eine Haltefunktion haben. Typische Halte- oder Tonusmuskeln sind die Streckmuskeln der Beine von Vögeln und Säugern, die das Stehen ermöglichen. Weiter gehören die Halsmuskeln dazu, die den Kopf zu tragen haben und die zum Fortschleppen einer größeren Beute benötigt werden.

Die tetanische Kontraktion ist bei den meisten Wirbeltiermuskeln mit einer »Aufstockung«, der sogenannten Superposition der Einzelzuckungen verbunden. Sobald die Reize sehr schnell aufeinander-

folgen, trifft der nächste Impuls den noch verkürzten Muskel, so daß nicht nur eine, sondern mehrere Kontraktionswellen in geringem Abstand über die Fasern laufen. Dieser Sachverhalt macht es auch verständlich, daß eine Aufstockung stattfinden muß und dadurch die Kontraktionskraft mit der Tetanusfrequenz ansteigt. Beim vollkommenen Tetanus ist die maximale Verkürzung zwei- bis dreimal größer als die maximale Einzelzuckung.

Die alltägliche Beobachtung, daß man einen Muskel nach Belieben verkürzen kann, können wir am besten deuten, wenn wir die Erkenntnisse aus beiden Versuchen mit dem Froschmuskel vereinen: Eine abgestufte Bewegung kann sowohl über eine Variation der Zahl von aktivierten Muskelfasern erfolgen als auch über eine Veränderung der Tetanusfrequenz. Je größer eine Verkürzung sein soll, desto mehr Fasern werden eingesetzt und desto stärker kontrahiert sich jede einzelne. Beide Phänomene bewerkstelligen die motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks. Nur nimmt die Zahl der tätigen Fasern nicht durch einen Anstieg irgendwelcher Reizspannungen zu, sondern dadurch, daß mehr Nervenzellen aktiviert werden. Aber selbst bei äußerster Muskelanstrengung sind nicht alle Fasern aktiv, sondern immer noch einige in Ruhe. Nur bei reflektorischen Zuckungen (Eigenreflexe) können alle gleichzeitig eingesetzt werden, und dann kann sogar manchmal der Muskel von der Sehne abreißen.

Eine völlige Muskelruhe gibt es beim lebenden Organismus nicht, auch im Sitzen oder Liegen ist ein geringer Spannungszustand vorhanden, den man kontraktilen Muskeltonus nennt. Er entsteht dadurch, daß ständig Nervenerregungen zu den Fasern gelangen und dort einen unvollkommenen Tetanus auslösen. Dieses feine, rhythmische Zucken ist jedoch äußerlich nicht zu bemerken, da die Fasern abwechselnd tätig sind und daher im ganzen einen glatten Spannungszustand herstellen. Der Muskeltonus ist vom Willen nicht zu beeinflussen; er wird reflektorisch erzeugt. Da sich daran nur wenige Fasern eines Muskels beteiligen, können sich gleichzeitig die anderen erholen. Auf diese Weise wird ein rasches Ermüden verhindert.

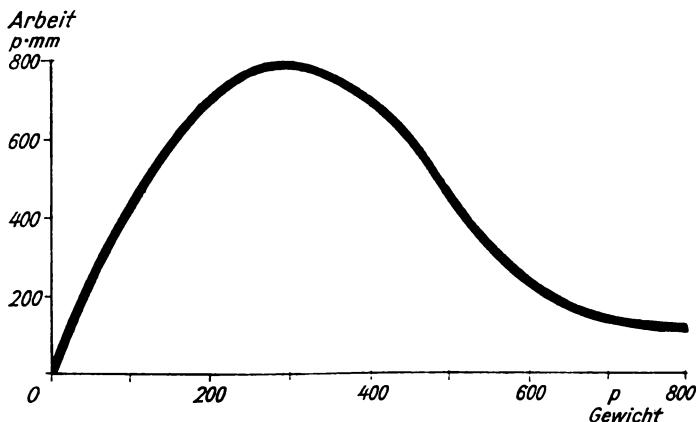
Nach diesen Erörterungen wollen wir uns einem weiteren Versuch am Wadenmuskel des Frosches zuwenden: Hängt man an die Fersensehne ein Gewicht, wird er gedehnt und gespannt. Mit zunehmender Belastung verlängert er sich immer mehr, und wenn er das Eineinhalb-fache seiner Ruhelänge erreicht hat, ist die Dehnbarkeit zu Ende, und er zerreißt. Im Wirbeltierkörper sind alle Muskeln von vornherein ein wenig gespannt, weil sie bereits um zehn bis 20 Prozent ihrer Ruhelänge »vorgedehnt« sind. Das kommt daher, weil sie am Knochen

angeheftet sind, der wiederum durch seine Stellung im Gelenk an ihnen zieht. Entfällt jener Zug, beispielsweise bei einem Sehnenriß, schnurrt das ganze Muskelpaket zusammen. In diesem Vorgang offenbart sich eine weitere Eigenschaft, die Elastizität. Elastische Körper leisten nicht nur einer Zerrung (Gummi, Muskel) oder Verbiegung (Stahl) Widerstand, sondern sie schnellen nach der Entlastung wieder in ihre alte Ruhelänge zurück.

Manche Muskeln, vor allem die glatten, sind weniger elastisch, dafür aber stark dehnbar und plastisch verformbar. Sie behalten einen Kontraktions- oder Dehnungszustand ohne weiteren Energieaufwand und ohne zusätzliche nervöse Beeinflussung bei. Hierin gleichen sie dem Wachs, das nach einer Dehnung auch in der erreichten Länge verharrt. Im Gegensatz zum kontraktilen gibt es also ebenfalls einen plastischen Muskeltonus, der unter anderem für die Form von Magen und Harnblase verantwortlich ist.

Die meisten Skelettmuskelfasern können sich auf zweierlei Art kontrahieren. So kann die Kontraktion als äußere Verkürzung erscheinen. Da hierbei die Spannung unverändert bleibt, bezeichnet man dies als isotonische Kontraktion. Verhindert man künstlich die Zusammenziehung, so entwickelt sich eine innere, unsichtbare Verkürzung mit einer deutlichen Spannungszunahme. Das ist die isometrische Kontraktion. Die meisten Muskelbewegungen sind eine Mischung beider Typen. Beim Gehen, Laufen, Springen, Fliegen, Klettern überwiegen die isotonischen Reaktionen. Tonische Leistungen wie die normale Haltung von Kopf, Rumpf oder Gliedmaßen beruhen auf isometrischen Kontraktionen. Beide Formen sind gut an unserer Kau-muskulatur festzustellen. Wenn wir die Hände an die Wangen legen, spüren wir so lange eine Verkürzung, wie wir den Mund langsam schließen, ohne fest zuzubeißen. Sobald wir die Gebißhälften stark aufeinanderpressen, können sich die Muskeln äußerlich nicht mehr kontrahieren, aber wir fühlen, wie sie hart werden und wie der Kaudruck gewaltig anwächst.

Reizt man einen isolierten, erschlafften Froschmuskel bei isotonischer Aufhängung, so entwickelt er kaum Spannung. Sobald er aber vorher stufenweise gedehnt wurde, nimmt seine Spannung beziehungsweise seine Arbeitsleistung zunächst zu und bei übermäßigem Zug wieder ab. Auf den Körper übertragen bedeutet dies, daß die normale Vordehnung der Skelettmuskulatur eine ökonomischere Muskelarbeit ermöglicht. Wenn wir eine besonders große Kraft entfalten wollen, »holen wir weit aus« und steigern damit Anfangslänge und Ausgangsspannung. Ohne solche Vordehnung müßten während einer Zuckung



Arbeitsdiagramm eines Skelettmuskels. Die Arbeit wächst zunächst bis zu einem Höchstwert, vermindert sich dann und würde am Punkt der absoluten Muskelkraft erloschen

oder eines Tetanus erst die elastischen Bauelemente gedehnt werden, wobei ein Teil der entwickelten Kraft wegen dieser »inneren Arbeit« verlorengehen würde. Ein äußerer Zug nimmt die innere Arbeit ab, und die gesamte Kraft kann zu einer nutzbringenden, äußerlich sichtbaren Verkürzung verwendet werden. Unökonomisch ist aber auch eine Überdehnung; hierbei werden die Aktinfilamente so sehr aus dem Myosinstreifen herausgezogen, daß sie sich nur schwer wieder mit ihnen verbinden können.

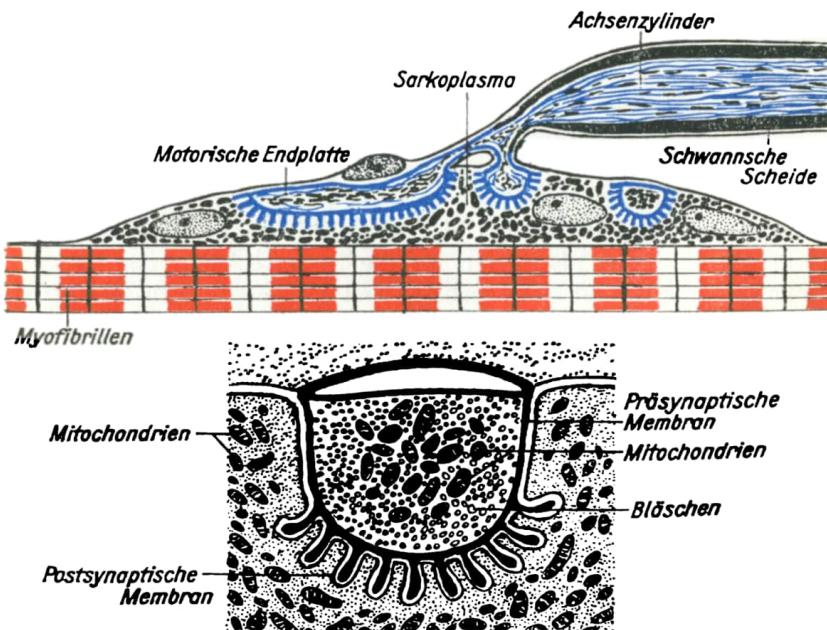
Vor dem Zerreißen erreicht ein arbeitender Muskel die Grenze seiner Kraft, die sogenannte absolute Muskelkraft. Man bestimmt sie, indem man jenes Gewicht ermittelt, das er eben noch von einer Unterlage abheben kann. Der Wadenmuskel eines Frosches zwingt etwa 1,5 kp, der Gesäßmuskel des Menschen 750 kp und sämtliche Muskeln eines Erwachsenen sogar 25 Tonnen. Wir entnehmen daraus die Regel, daß dünnerne Muskeln eine geringere und dicke eine größere absolute Kraft besitzen. Um jedoch die wahre maximale Kraftentfaltung verschiedener Tiersmuskeln vergleichen zu können, bezieht man sie auf den Querschnitt beziehungsweise auf einen Quadratzentimeter Schnittfläche. Dabei erhält man für Insekten 3 bis 7 kp, für den Schließmuskel der Muschel 15 kp, für Froschmuskeln 3 kp und für menschliche Skelettmuskeln etwa 6 kp als Höchstwerte.

Das Pfeilgift der Indianer

Ein besonderes Problem bildet der Übergang einer Erregung vom Nerven zum Muskel. Vor der Kontaktnahme verzweigt sich die einzelne Nervenfaser und versorgt so mehrere Muskelfasern, die sich deshalb auch auf einen Nervenimpuls hin gleichzeitig verkürzen und eine motorische Einheit bilden. Je geringer die Zahl an Muskelfasern, die dazu gehört, desto präziser ist die Leistung. Bei den Extremitätenmuskeln des Menschen besteht eine Einheit aus 500 bis 2 000, bei Kehlkopfmusken aus etwa 100 und bei Augenmuskeln aus 10 Fasern.

Ein Neurit geht nicht fugenlos in die Skelettmuskelfaser über; er endet vielmehr an einer besonderen Synapse, der motorischen Endplatte. Sie ist ein winziges, linsenförmiges Körperchen, das unter dem Sarcolemm liegt. Gewöhnlich besitzt eine Muskelfaser nur eines davon, das sich dann in ihrer Mitte befindet. Bei sehr langen Fasern können auch mehrere über die ganze Länge verteilt sein. Elektronenmikro-

Die motorische Endplatte eines Wirbeltieres im Längsschnitt (oben) und im Querschnitt (unten)



skopische Aufnahmen haben uns den genauen Aufbau dieser neuro-muskulären Synapsen enthüllt: Die Nervenfaser bildet sich an ihrem Ende derart um, daß sich die Schwannschen Zellen zur stempelartigen »Sohlenplatte« vereinigen, in die der feine, nun marklose Neurit hineinzieht und wo er sich verästelt. Aus der Unterseite der Sohlenplatte springen ultrafeine Ausstülpungen hervor, ähnlich den Buchstaben eines Stempels, und tauchen in ein genau passendes System von Mikrofalten der Muskelfaser hinein. Durch die große Zahl dieser Rillen und Leisten wird die scheinbar kleine Kontaktstelle zwischen Nerv und Muskel kolossal vergrößert. Die letzten Endigungen in der Sohlenplatte sind mit Bläschen (Vesikel) angefüllt, die den Überträgerstoff Azetylcholin enthalten.

Schon vor dem Eintreffen des Nervenimpulses registriert man schwache, unregelmäßige Entladungen der Muskelfasermembran, die sogenannten Miniaturendplattenpotentiale. Sie kommen dadurch zu stande, daß einige Bläschen von alleine platzen und ihr aufgespeicherter Inhalt austritt. Jedes Vesikel enthält einige tausend Azetylcholinmoleküle, die zu einem »Paket« zusammengeschnürt sind. Platzt ein Behälter, wird sein Paket von einem besonderen Trägermolekül aufgenommen und dann in den Synapsenspalt transportiert. Da die Azetylcholinbündel immer gleichgroß sind, erfolgt die Freisetzung der Mittlersubstanz nach dem Alles-oder-nichts-Prinzip in sogenannten Quanten.

Soll ein Muskel vom Zentralnervensystem aus zur Kontraktion gebracht werden, so muß erst eine ganze Kette von Reaktionen in Gang kommen. Nachdem ein Nervenimpuls bis in die Endfängerchen gelangt ist, dauert es eine Weile, bis die Erregung auf die Muskelseite überspringt: bei Säugern 0,3 bis eine Millisekunde. Die Endplatte wirkt also zunächst als Sperre für die Stromschleifen des Nervenaktionspotentials, und zwar deshalb, weil der postsynaptischen Membran das Natriumträgersystem fehlt und sie deswegen elektrisch unerregbar ist. Dennoch üben die Stromfäden eine Wirkung aus; sie bringen sehr viele der Bläschen zum Platzen und setzen eine Menge Azetylcholin frei. Während in Ruhe die Membran aus winzigen Öffnungen tropft, bewirkt der Nervenimpuls, daß die Mittlersubstanz wie der Strahl einer Brause die Endplatte verläßt. Seine Bindung an die Rezeptormoleküle der postsynaptischen Membran läßt ein Endplattenpotential entstehen.

Der Endplattenstrom kann je nach der freigesetzten Azetylcholinmenge mal größer und mal kleiner sein, er ist somit abstuflbar. Seine Stromfäden greifen auf die Nachbarschaft über und erreichen Bezirke

der Muskelfaser, die elektrisch erregbar sind. Diese werden so weit depolarisiert, daß der kritische Schwellenwert für die Erregung erreicht wird. Nun entlädt sich die Muskelfaser explosionsartig, und das volle Aktionspotential entsteht. Dieses wandert als Welle über die Faser, breitet sich im endoplasmatischen Retikulum aus und veranlaßt die Kontraktion.

Ein Endplattenpotential des Säugetiermuskels dauert nur etwa zwei Millisekunden. Während dieser Zeit ist die Synapse refraktär, und im selben Zeitraum verschwindet auch der Überträgerstoff und sinkt das Endplattenpotential auf den Ruhewert ab. Das Azetylcholin verliert sich dadurch, daß es vom Ferment Cholinesterase in die unwirksamen Bruchstücke Cholin und Essigsäure aufgespalten wird. Die Cholinesterase ist in der Endplattenregion in solch hoher Konzentration vorhanden, daß sie in jeder Millisekunde 40 Milliarden Überträgermoleküle zerstören könnte. Da je Impuls aber nur etwa eine Million aus den Vesikeln herauskommen, geht die Beseitigung sehr rasch. Das ist auch notwendig, damit die Nervenaktionsströme so schnell aufeinanderfolgen können, wie es für einen Tetanus nötig ist.

Es gibt zwei Gifte, die dadurch gefährlich sind, daß sie den Übertritt der Erregung vom Nerven auf den Muskel verhindern und eine motorische Lähmung erzeugen. Jedes wirkt jedoch an einer anderen Stelle. Das eine ist das Botulinustoxin, ein Bakterienprodukt, das die gefürchtete Fleisch- und Wurstvergiftung verursacht. Es greift am Nervenende an und blockiert die Azetylcholinausschüttung. Das zweite Toxin, das Pfeilgift Curare der südamerikanischen Indianer, besetzt die Rezeptormoleküle an der postsynaptischen Membran und verdrängt so das Azetylcholin (kompetitive Hemmung). Dadurch wird das Endplattenpotential niedriger, bis es schließlich zu klein geworden ist, um einen Impuls in der Muskelfaser »auszuklinken«. Der Tod ist qualvoll: Er tritt bei vollem Bewußtsein durch Lähmung der Atemmuskeln und Erstickung ein. — Bildlich gesprochen entspricht das Curare einem Schloß, der zwar fast so gut wie das Azetylcholin in das Schloß des Rezeptors paßt, sich aber darin verklemmt hat. Auf diese Weise verhindert es die Öffnung der Kanäle in der postsynaptischen Membran und den Ionenstrom, der das Endplattenpotential entstehen läßt.

In einigen quergestreiften Muskelfasern gibt es statt des Endplatten ein Endtraubenzpotential. Die Endtraube ist kleiner als die Endplatte und wird nicht wie diese von dicken Alpha-, sondern von dünneren Gammafasern innerviert. Über Endtrauben verfügen neben einigen langsamem (tonischen) Muskeln der Amphibien noch die sogenannten

intrafusalen Fasern der Muskelspindeln, spezieller Sinnesorgane der Muskulatur. Da beiden das Natriumträgersystem fehlt, bleibt das Endtraubenpotential nur auf die Synapsenregion beschränkt. Das ist auch der Grund, weshalb eine Muskelfaser zur Kontraktion mehr Endtrauben als Endplatten benötigt. Ein Endtraubenpotential ist niedriger als ein Endplattenpotential. Es wächst an, wenn mehr Impulse über den Nerven ankommen. Dann nämlich häuft sich der Überträgerstoff an, weil er hier nicht so rasch abgebaut werden kann. Obwohl das Endtraubenpotential keinen fortgeleiteten Aktionsstrom auslöst, ermöglicht es eine örtliche Kontraktion, indem es unmittelbar die mechanischen Prozesse in Gang setzt. Wegen der wechselnden Potentialhöhe ist auch die Haltearbeit tonischer Muskeln gut abstufbar. In der Muskelspindel wird durch diesen Vorgang, wie wir noch erfahren werden, die Empfindlichkeit des Rezeptorapparates verbessert.

Der gefährliche Zitteraal

Bereits im Altertum kannte man Fische, die so starke elektrische Schläge austeilen, daß sie Mensch und Tier betäuben. Seither hat das Interesse an ihnen, die als einzige im Tierreich elektrische Organe besitzen, nie nachgelassen. Inzwischen hat man zwei völlig verschiedene Gruppen entdeckt, die man vereinfachend als Starkstrom- und Schwachstromfische bezeichnet. Die bekanntesten Starkstromfische im Süßwasser sind der südamerikanische Zitteraal (*Electrophorus electricus*, früher *Gymnotus electricus*) sowie der westafrikanische Zitterwels (*Malapterurus electricus*) und im Meerwasser einige Rochenarten der Gattungen *Raja* und *Torpedo*. Die Schwachstromfische entdeckte man erst 1951; sie verteilen sich über viele Fischfamilien, die ausschließlich in tropischen Gewässern vorkommen.

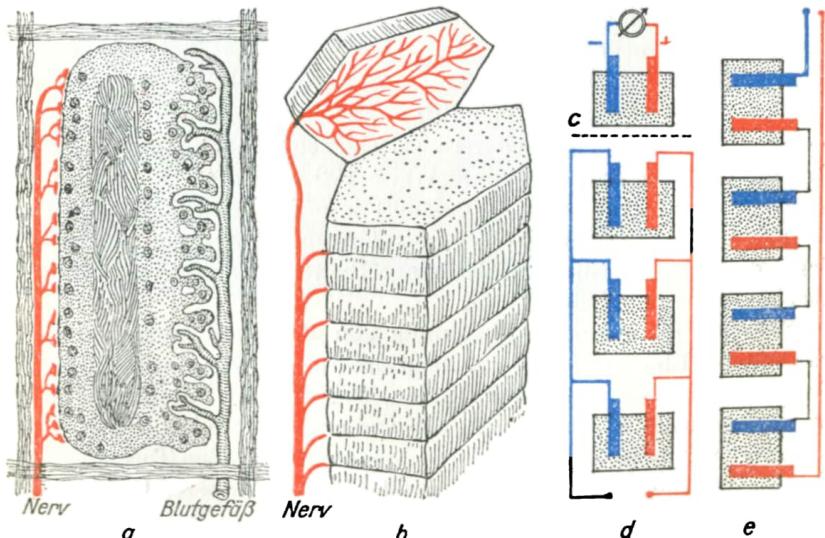
Mit Ausnahme des Zitterwelses bestehen die elektrischen Organe aus umgewandelter Skelettmuskulatur: Beim Zitteraal und den Rajiden wurde dazu die Schwanzmuskulatur umgestaltet, bei den Zitterrochen (*Torpedo*) Muskeln zu beiden Seiten der Kiemenregion und bei *Astroscopus* die Augenmuskeln. Der Strom des Zitterwelses soll dagegen von einer umgewandelten Hautdrüse (Axillardrüse) abstammen. Die elektrischen Batterien der Starkstromfische erreichen häufig einen mächtigen Umfang: Beim Zitteraal und Zitterwels nehmen sie ein Drittel, bei *Torpedo* ein Viertel und bei den Rajiden ein Zwölftel des Körpergewichtes ein. Dieser starke Verlust an Bewegungsmuskulatur macht viele zu trügen Tieren.

Elektrische Organe bestehen aus mehreren Säulen, die gewöhnlich in Längsrichtung, bei *Torpedo* jedoch senkrecht zur Körperlängsachse angeordnet sind. Jede Säule setzt sich aus gallertigen Platten, den umgewandelten Muskelfasern, zusammen, die wie Münzen in einer Geldrolle aufeinandergeschichtet sind. Der Zitteraal besitzt 70 Säulen mit je 6 000 Platten und der Zitterrochen *Torpedo marmorata* anähernd 500 Säulen mit je 375 Platten.

Während der Keimesentwicklung läßt sich die Entstehung eines Einzelementes, der Platte, aus der quergestreiften Muskulatur gut verfolgen. Zuerst werden ganz normale langgestreckte Muskelfasern angelegt. Danach verdicken sie sich an einem Ende, werden zunächst kolben-, später napfförmig und bilden sich schließlich in die endgültige flache Platte um. In jedes Element wächst — stets von der gleichen Seite — eine Nervenfaser ein.

Die einseitige Innervierung weist darauf hin, daß ein Einzelement aus zwei verschiedenen bioelektrischen Systemen besteht. Die nerven-

Das elektrische Organ der Fische. a Struktur einer elektrischen Platte; b die Platten in einer „Säule“ sind einseitig innerviert; c einfaches galvanisches Element als Modell einer Platte; d Parallelschaltung von galvanischen Elementen als Modell für die parallelgeschalteten Säulen im elektrischen Organ; e Reihenschaltung galvanischer Elemente als Modell für die Anordnung der elektrischen Platten in einer Säule



freie Seite besitzt eine normale Muskelmembran, die innervierte eine riesige motorische Endplatte. Nur die elektrischen Platten der Rochen sind anders, sie bestehen ausschließlich aus umgewandelten motorischen Endplatten. Der Physiologe erkennt dies an drei Merkmalen: Einmal daran, daß sie nicht direkt durch einen künstlichen elektrischen Reiz zu erregen sind, weil ihnen das Natriumträgersystem fehlt; zum anderen, weil nach einer Zerschneidung und Degeneration des Nerven die Produktion der Elektrizität erlischt, da dann das Azetylcholin nicht mehr freigesetzt werden kann; schließlich, weil sie nach einer Curareinjektion in die Blutbahn keine Spannung mehr entwickeln können.

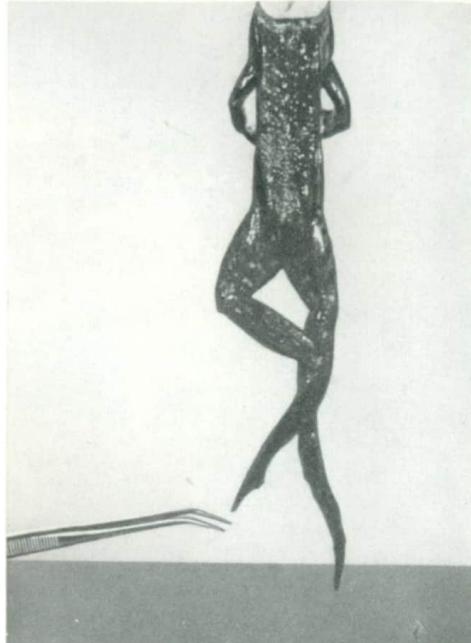
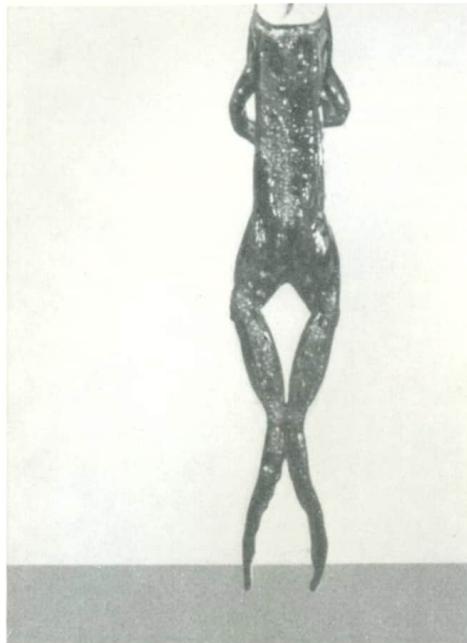
Ein Fisch teilt erst elektrische Schläge aus, wenn das Organ vom Gehirn aus nervös erregt wird. Beim Zitteraal erzeugt der Nervenimpuls auf der innervierten Seite, also an der postsynaptischen Membran, ein Endplattenpotential, und von dort springt die Erregung auf die gegenüberliegende Seite, die Muskelmembran, über. Physikalisch gesehen, sind beide Membranen wie die Zellen eines Akkumulators hintereinandergeschaltet. Jede Platte liefert eine Spannung von 0,06 bis 0,12 Volt. Da alle Elemente hintereinandergeschaltet sind und sich gleichzeitig entladen, summieren sich ihre Spannungen. Bei einer einzelnen Entladung, dem sogenannten Einzelschlag, entwickeln der Zitteraal mit seinen 5000 bis 6000 Platten eine Spannung von 300 bis 800 Volt, *Torpedo marmorata* mit 400 bis 500 Elementen 30 bis 60 Volt und *Raja undulata* aus 60 bis 80 Zellen 1 bis 3 Volt. Für andere Arten sind folgende Daten angegeben worden: Zitterwels 300 Volt, Zitterrochen je nach Artzugehörigkeit 20 bis 200 Volt, Nagerrochen (*Raja clavata*) 4 Volt und *Sternarchus* 0,4 Volt.

Ein elektrischer Schlag setzt sich aus mehreren Salven zusammen, wovon jede wieder aus vielen Einzelschlägen besteht. Eine mächtige Gesamtentladung kann auf diese Weise 100 oder mehr Einzelschläge enthalten. Eine Einzelentladung dauert je nach Tierart 2 bis 6 Millisekunden, so daß die Flußzeit des Gesamtstromes einige zehntel Sekunden, im Höchstfall infolge eingeschalteter Pausen etwas länger als eine Sekunde anhalten kann.

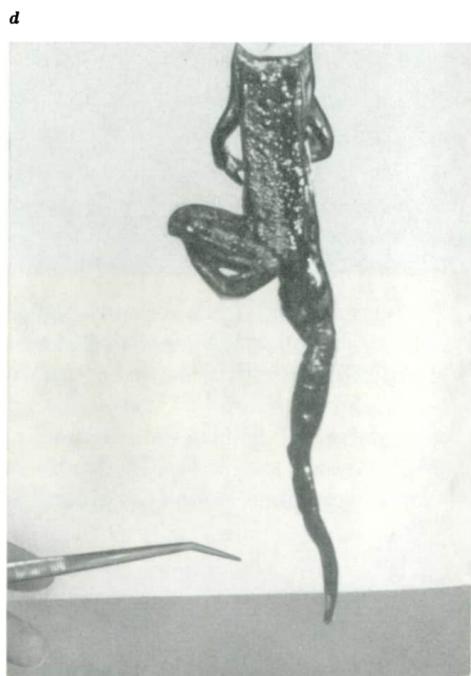
Während die erreichte Spannung von der Zahl hintereinandergeschalteter Elemente abhängt, steigt die Stromstärke mit der Anzahl der Säulen beziehungsweise Batterien, weil diese in Parallelschaltung angeordnet sind. *Electrophorus*, der nur etwa 70 Säulen besitzt, entwickelt eine Stromstärke von einem Ampere, bei großen Torpedoarten liefern dagegen die 500 Batterien 60 bis 120 Ampere. Gewöhnlich ist es so, daß Süßwassersische Entladungen hoher Spannung, aber



Bildnis der Margret Halseber von Antonio Moro 1512-1516 im Suermondt-Museum Aachen; Virilismus S. 157



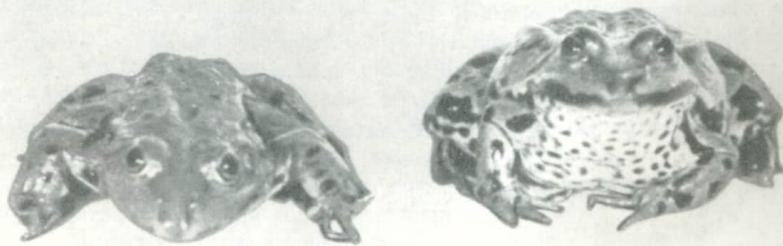
Beugereflex des Frosches. a Beinhaltung des ungereizten Frosches. Bei den folgenden Aufnahmen (bis d) wurde immer stärker gekniffen, damit zu erkennen ist, daß die Reflexgröße (Beugung) mit der Reizgröße anwächst (S. 217)



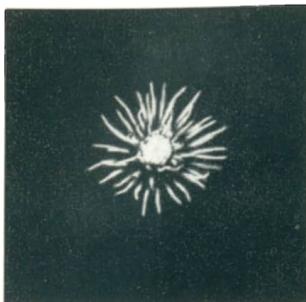


Wirkung einer (a) ein- und einer (b) beidseitigen Labyrinthzerstörung auf die normale Körperhaltung des Frosches. Das Kontrolltier befindet sich auf der rechten Seite (S. 287)

b

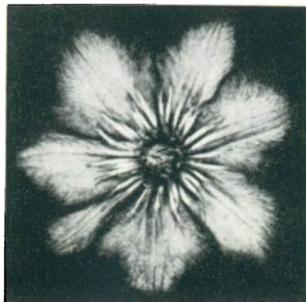


Gelb



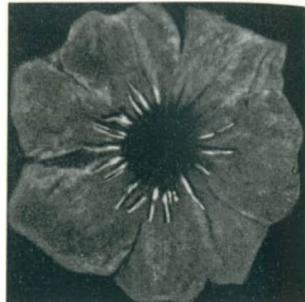
A

Blau



B

UV



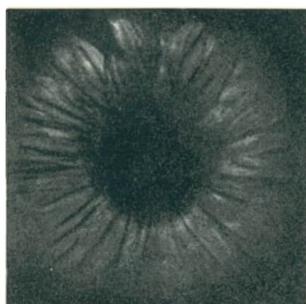
C

Gelb



A

Blau



B

UV



C

Bienen sehen Blumenfarben anders als der Mensch. Blütenaufnahmen mit Farbfiltern, die den Primärfarben der Biene entsprechen (jeweils von links nach rechts: Gelb-, Blau-, Ultraviolettfilter) (S. 318)

Die purpurne Gartenform von Clematis besitzt »bienenviolette« Kronblätter. Die geschlossenen Staubgefäße wirken »bienenblaugrün«, der Pollen in den geöffneten Antheren »bienenweiß«

*Die Malerblume (*Gaillardia maxima*), die uns Menschen durch ihre halb rot, halb gelb gefärbten Zungenblüten auffällt, reflektiert gelbes Licht am Rand der Zungenblüten und von den meisten Röhrenblüten der Korbmitte. Blaues Licht wird völlig absorbiert. Während die Röhrenblüten ultraviolettes Licht wegschlucken, erstrahlen die Zungenblüten bis auf den Rand in hellem Ultraviolett. Da sich diese drei Farbanteile im Bienenauge mischen, müßte die Honigbiene folgendes Bild sehen: In der Korbmitte wird ein mittlerer »bienengelber« Bereich von Röhrenblüten von einer Zone »bienen-schwarzer« Röhrenblüten umgeben. Der Kranz der Zungenblüten ist innen »bienenultraviolet« und am Rand »bienenpurpur« gezeichnet*

geringer Stromstärke abgeben und Seefische eine höhere Stromstärke mit kleiner Voltzahl produzieren.

Die gefährliche Wirkung eines schweren Schläges ergibt sich aus einer einfachen Berechnung: Die Leistung eines Einzelschläges beträgt beim Zitteraal 600 Watt. Aus 100 Einzelschlägen in der Sekunde, dem Gesamtschlag, werden so 60 Kilowatt. Diese Leistung würde ausreichen, um eine gewöhnliche 25-Watt-Lampe 40 Minuten ununterbrochen brennen zu lassen. *Torpedo marmorata* könnte die gleiche Glühbirne eine halbe Stunde lang speisen.

Sämtliche Starkstromfische benutzen ihre elektrischen Organe in erster Linie zur Verteidigung, außerdem auch zum Beutefang. Der Zitteraal fischt nach dem gleichen Prinzip wie ein modernes Hochseefangschiff: Sein elektrisches Feld veranlaßt kleine Fische zu Zwangsbewegungen in Richtung des positiven Pols, des Kopfes. Sobald sie nahe genug sind, werden sie vom Strom betäubt und vom Aal verschlungen. Bei diesem Fischzug tötet er auch gleichzeitig kleinere Wassertiere, die sich in der Nähe befinden.

Vom Zitterrochen wird berichtet, daß er erst über den Beutefisch schwimmt, dann die Brustflossen um ihn schlägt und ihn mit einer Salve von Stromstößen lähmmt. Der Zitterwels, ein Nachttier, soll mit seinen Schlägen schlafende Fische aufscheuchen.

Beim Zitteraal gehen den Entladungen des großen elektrischen Organs stets schwache Impulse eines kleinen Nebenorgans, des Sachsschen Bündels, voraus. Er sendet sie besonders während der Futtersuche ständig aus. Mit ihrer Hilfe spürt er tote und lebende Beutetiere auf, weicht aber auch Hindernissen im trüben Wasser aus und ortet Nebenbuhler. Sobald sich ein anderer Aal nähert, erkennt man seine Erregung daran, daß die Zahl der Impulse zunimmt. *Electrophorus* kann offensichtlich Schwankungen des eigenen elektrischen Feldes, wie sie beim Durchtritt durch andere Organismen erzeugt werden, und die Felder der Artgenossen wahrnehmen.

Schwachstromfische benutzen ihre elektrischen Organe ebenfalls zu Navigationszwecken. Sie senden ununterbrochen Impulse von recht hoher Frequenz aus. Bei den meisten Arten werden sie automatisch abgegeben, das heißt, sie können nicht willkürlich unterbrochen, vermindert oder verstärkt werden. *Sternarchus oxyrhynchus* sendet 1000mal in der Sekunde Spannungsstöße von 0,4 Volt aus. Erwartungsgemäß nimmt die Spannung mit der Entfernung vom Tier ab: Bei *Gymnarchus* maß man in 8 Zentimeter Entfernung 30 tausendstel Volt und in einem Meter nur noch 30 millionstel Volt. Mit solchen Impulsen bauen ihre Besitzer ein konstantes elektrisches Feld

um sich herum auf. Gleichzeitig reagieren sie in feinster Weise auf dessen Störungen, die beispielsweise dann auftreten, wenn sich ein anderer Fisch nähert und dadurch die Leitfähigkeit des Wassers steigt. Die Feldänderungen werden mit Rezeptoren, die in vergrößerten Poren der sogenannten Seitenlinien am Kopf liegen, registriert. Da einige Arten schon Feldschwankungen von nur einem zehnmillionstel Volt je Quadratmeter wahrnehmen, können sie selbst winzigste Objekte orten und sich einen kompletten »elektrischen Überblick« über ihre Umwelt verschaffen. Das dürfte besonders für Nachtfische und solche Tiere von Bedeutung sein, die in trüben oder stark fließenden Gewässern leben, wo Augen und Seitenlinienapparat ihren Dienst versagen. In manchen Fällen werden die Signale auch von Artgenossen beantwortet, denn einige Fische verstärken und beschleunigen die Entladungen, sobald ein Nebenbuhler in ihr elektrisches Feld eindringt. Die Schläge dienen nun als Warnsignale zur Revierbegrenzung, denn sobald sich der Gegner zu sehr nähert, wird ein Angriff gestartet. Der Revierinhaber führt übrigens die gleichen Attacken aus, wenn man mit einer Elektrode die Stromsignale eines Gegners im Wasser nachahmt.

Gestolpert, aber nicht gefallen

Täglich bietet sich uns die Gelegenheit, Schönheit und Zweckmäßigkeit der Bewegungen von Tier und Mensch zu bewundern: Wir sind beeindruckt von der Präzision der Fingerakrobatik eines Violinvirtuosen, erfreuen uns an der Geschmeidigkeit einer spielenden Katze und bestaunen die Gewandtheit eines Mauerseglers, wie er in pfeilschnellem Flug — scheinbar im letzten Moment — einer Wand ausweicht. Auch ein Eichhörnchen, das einen weiten Sprung von Baum zu Baum wagt und dabei den erforderlichen Kraftaufwand richtig abschätzt, nötigt uns immer wieder Bewunderung ab.

Solche Leistungen sind nur möglich, wenn der Organismus genau über alle Einzelheiten einer Bewegung unterrichtet ist und sie im Bedarfsfalle korrigieren oder unterbrechen kann. Seine Informanden sind feine Sinnesorgane, Längenmesser des Muskels, die nur zwei bis zehn Millimeter lang und zu Tausenden über den Tierkörper verstreut sind — die sogenannten Muskelspindeln.

Muskelspindeln sind in den Streckmuskeln der Gliedmaßen häufiger anzutreffen als in den Beugern. Sie liegen so zwischen den Fasern der Skelettmuskulatur, daß ihre beiden Enden in der Binde-

gewebshülle eines Muskelstranges (Perimysium) verankert sind; manchmal ist auch das eine Ende an der Sehne festgeheftet. Obwohl ihre Grundform bei allen Vertebraten sehr ähnlich ist, gibt es dennoch einige Spielarten; wir wollen uns bei der Beschreibung der Einfachheit wegen jedoch auf den Typ beschränken, den man bei Säugetieren antrifft.

Eine Muskelspindel ist ein schlankes, längliches Sinnesorgan, das in der Mitte bauchig aufgetrieben ist und an den Enden spitz ausläuft. Ihre Form ähnelt also einer Flachspindel, wie sie unsere Vorfahren auf das Spinnrad steckten, beziehungsweise einer Baumwollspindel, wie sie auch jetzt noch in der Textilindustrie verwendet wird. Die äußere Hülle aus Bindegewebe umschließt ein Bündel abgewandelter Muskelfasern, die sogenannten intrafusalen Fasern, die ihren Namen von der lateinischen Bezeichnung für Spindel »fusus« erhalten haben. Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Skelettmuskelfasern sind sie nur an den Enden quergestreift, also kontraktil, während sie sich in der Mitte nicht zusammenziehen können.

Jede Spindel ist überraschend reich von Nervenfasern durchsetzt. Einmal umschlingen im aufgeblähten Mittelteil dicke A-Alphaneuriten rankenförmig die intrafusalen Fasern; zum anderen liegen etwas außerhalb des Zentrums die Aufzweigungen etwas dünnerer A-Betafasern »blütendoldenartig« auf den Spindelelementen. Alle beide dienen als Rezeptorendigungen und senden ihre Meldungen über das Hinterhorn des Rückenmarks in dessen zentrale, graue Substanz. Außer diesen afferenten oder sensiblen Nerven enthält eine Spindel noch efferente oder motorische, die umgekehrt vom Rückenmark zu den intrafusalen Fasern ziehen. Es sind markhaltige Fasern mit einem kleineren Kaliber (A-Gamma), die von Ganglienzellen des Vorderhorns, den Gamma-Vorderhornzellen oder Gamma-Motoneuronen, ausgesandt werden. Gewöhnlich enthält eine Spindel drei bis fünf verschiedene Gammafasern, die als motorische Endtrauben aufzweigen.

Eine sehr einfache Funktion der Muskelspindel kann man am Menschen zeigen. Läßt man bei übereinandergeschlagenen Beinen den Unterschenkel frei herabhängen und schlägt mit der Handkante unterhalb der Kniestie gegen die Sehne des Oberschenkelstreckmuskels (Musculus quadriceps), so zuckt dieser und läßt den Unterschenkel hochschnellen. Der Vorgang kann beliebig oft hintereinander wiederholt werden. Die völlige Gleichförmigkeit dieser Reaktion erinnerte die ersten Untersucher an die gesetzmäßig erfolgende Reflexion eines Lichtstrahls am Spiegel und veranlaßte sie, den Vorgang als Reflex zu bezeichnen.

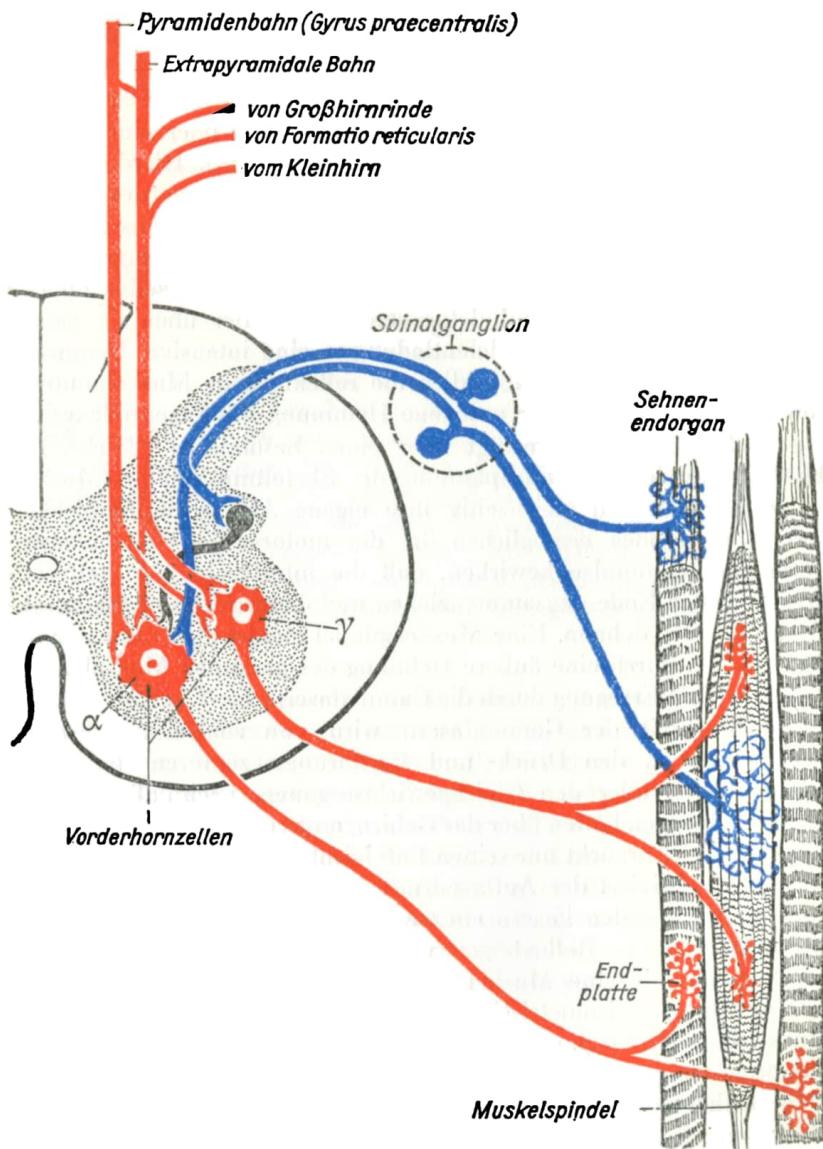
Der Schlag mit der Handkante dellt die Sehne so plötzlich ein, daß sie heftig am Muskel zerrt und ihn dabei dehnt. Gleichzeitig mit ihm werden auch die Spindeln und darin das Mittelstück mit den spiraligen Sinnesendigungen gestreckt. Die Längenänderung löst in ihnen eine Salve rhythmischer Impulse aus. Diese gelangen ins Rückenmark und werden unmittelbar auf jene Alpha-Motoneurone des Vorderhorns umgeschaltet, deren Neuriten zu den Fasern des gleichen Muskels ziehen, in denen sich die Spindeln befinden. Durch die Kontraktion — übrigens der einzigen natürlichen Einzelzuckung — wird er entdehnt und mit ihm gleichzeitig auch die Spindeln, so daß sie ihre Impulsaussendungen einstellen und die reflektorische Verkürzung beendet wird.

In der wissenschaftlichen Literatur wird der Muskelspindelreflex auch als monosynaptischer Eigenreflex bezeichnet. Er ist monosynaptisch, weil die Umschaltung vom sensiblen auf das motorische Neuron direkt, das heißt ohne Einfügung von Schaltneuronen erfolgt, und man nennt ihn Eigenreflex, weil Rezeptor (Spindel) und Effektor (quergestreifte Muskelfaser) im gleichen Organ, nämlich dem Skelettmuskel, liegen.

Ganz so einfach, wie der Eigenreflex beschrieben worden ist, läuft er im Grunde genommen nicht ab. Da wären zunächst noch einige Begleiterscheinungen zu nennen. Zu ihnen gehört, daß die Spindelentladungen im gleichen Moment, in dem sie die Alpha-Motoneurone des gedehnten Muskels erregen, die motorischen Nervenzellen des Antagonisten — hier des Beugers — hemmen. Infolge dieser Doppelwirkung wird eine Streckung oder Beugung der Extremität sehr erleichtert.

Die Einzelzuckungen sind stets um so kräftiger, je stärker an der Spindel gezerrt wird. Ein verborgener Sicherheitsmechanismus sorgt aber dafür, daß sich der Muskel nicht zu heftig zusammenzieht und dabei platzt oder daß gar seine Sehne zerreißt. Daß derartige Unglücksfälle dennoch möglich sind, kann man wiederholt in der Sportpresse lesen: Zerreißungen der Oberschenkelmuskulatur beim Start eines Sprinters oder ein Abriß der Achillessehne bei einem unglücklichen Aufsprung auf die Fußspitzen. Der Verhütung solcher Unfälle dienen Sinnesorgane der Sehnen, die sogenannten Golgi'schen Endorgane. Obwohl sie bei normalen Beanspruchungen ihre Wächterfunktion vorbildlich ausüben, können sie unter den extremen Bedingungen des modernen Sports in ihrer Leistungsfähigkeit überfordert werden.

Sehnenrezeptoren sind von verschiedener Gestalt, enthalten aber immer in ihrem Innern baumförmige Endigungen einer sensiblen Alpha-



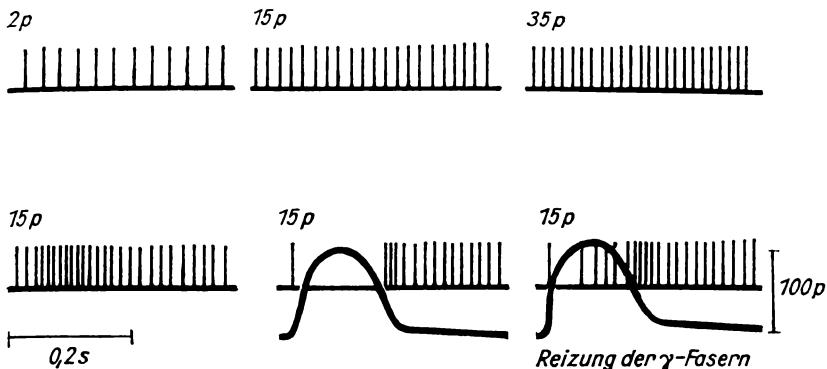
Die nervöse Kontrolle der Muskeltätigkeit: In den Eigenreflexbogen greifen das Pyramiden-System sowie das Extrapyramidale System ein. Außerdem sorgen die Sehnenendorgane für eine „autogene Hemmung“ des Eigenreflexes. Motorische Fasern rot, sensible Fasern blau, hemmendes Zwischenneuron schwarz

faser, die sich den verdickten Sehnenfaserbündeln anschmiegen. Sehnenendorgane sind Notbremsen: Ihre Nervenfasern »schweigen« bei normaler Beanspruchung des Muskels und beginnen zu feuern, wenn die Sehne durch eine übermäßige Dehnung oder eine äußerst heftige Muskelkontraktion zu sehr angespannt wird. Hierdurch verraten sie ihre Funktion: Sie sind die Spannungsmesser des Skelettmuskels. Die Erregungsimpulse eines Golgischen Endorgans gelangen im Rückenmark, allerdings mit Zwischenschaltung eines sogenannten hemmenden Neurons, zur gleichen Alpha-Vorderhornzelle, an der auch die Synapsen des Spindelnerven liegen. Hier üben sie jedoch im Gegensatz zu den Spindelentladungen eine intensive Hemmung aus und stoppen so augenblicklich die reflektorische Muskelkontraktion (Selbsthemmung oder autogene Hemmung des Eigenreflexes).

Jede Muskelspindel verfügt über einen besonderen »Trick«, mit dessen Hilfe sie die Grundspannung der Skelettmuskulatur (Muskeltonus) herstellt und gleichzeitig ihre eigene Anzeigeempfindlichkeit verbessert. Beides ermöglichen ihr die motorischen Gammafasern. Deren Nervenimpulse bewirken, daß die intrafusalen Muskelfasern sich an beiden Enden zusammenziehen und dadurch das nichtkontraktile Mittelstück dehnen. Eine Muskelspindel meldet also nicht nur die Deformation durch eine äußere Dehnung des gesamten Muskels, sondern auch ihre Erregung durch die Gammafasern.

Die Tätigkeit der Gammafasern wird von zahlreichen Sinnesystemen, etwa den Druck- und Berührungsrezeptoren der Haut, Schmerzfasern oder den Gleichgewichtsorganen, beeinflußt. Manche dieser Wirkungen laufen über das Gehirn, andere nur über das Rückenmark. Ein Tier braucht nur seinen Fuß leicht auf den Boden zu setzen, und schon aktiviert der Auflagedruck das Gammasystem und damit auch die intrafusalen Fasern ein wenig. Die daraufhin an den Alpha-Motoneuronen der Reflexbögen vereinzelt einlaufenden Erregungen genügen, um einzelne Muskelfasern zu langsam, unregelmäßigen und unsichtbaren isometrischen Zuckungen zu veranlassen, die dem Muskel eine Grundspannung verleihen. Erst dieser Tonus ermöglicht das Strecken der Beine und eine aufrechte Körperhaltung. Er verhindert, daß sich die Erdschwere auswirkt und daß dadurch das Tier umfällt.

Eine Spindel vermag sogar ihre eigene Meßempfindlichkeit und auch die von anderen Spindeln sinnvoll zu verändern. Diese erstaunliche Leistung vollbringt sie auf folgende Weise: Beim Ablauf eines Eigenreflexes spielen nicht nur die Alpha-Motoneurone eine Rolle, sondern es werden auch stets die motorischen Gamma-Vorderhornzellen



Aktionsströme der sensiblen Nervenfaser einer Muskelspindel. Obere Reihe: Durch Gewichte wird der ganze Muskel gedehnt, und die Entladungsfrequenz steigt an. Untere Reihe: Eine Reizung der motorischen γ -Fasern bringt die Muskelspindel zur Kontraktion und lässt die Aktionsstromfrequenz gleichfalls ansteigen. Während einer Muskelkontraktion, hervorgerufen durch eine Reizung motorischer α -Fasern, wird die Spindel entlastet, und die Impulsaussendung versiegt vorübergehend. Die kombinierte Reizung der motorischen α - und γ -Fasern führt zu einer geringen Abnahme der Impulsfrequenz

des gedeckten Muskels durch die feuernden Spindeln gehemmt und die des Gegenspielers erregt. Sitzt eine Spindel in einem Streckmuskel, so wird sie zwar selbst bei dessen reflektorischer Zuckung entlastet und muß daher »verstummen«, aber vorher macht sie noch die Spindeln der Beuger dadurch empfindlicher, daß sie deren intrafusale Fasern über die Gammaeuryten vordehnt. Die Kontraktion eines Streckers bewirkt aber gleichzeitig die Dehnung des Beugers, so daß auch er mit einer reflektorischen Zusammenziehung antwortet. Durch den wechselseitigen Anstoß der Eigenreflexe in beiden Muskelgruppen kommt eine automatenhafte Bewegungsweise des Beines, ein Schreiten, zustande.

Nachdem wir die einzelnen Funktionen der Muskelspindel gesondert betrachtet haben, wollen wir uns jetzt fragen, welche Vorteile sie Tier und Mensch bietet. Gliedmaßen würden infolge der Schwerkraft in ihren Gelenken einknicken, wenn nicht die Spindelerregung dafür sorgte, daß der Muskeltonus erhöht wird und daher der Körper seine normale Haltung beibehält. Ein Hinfallen, wie es zum Beispiel beim Straucheln leicht eintreten kann, wird vor allem durch einen Eigenreflex verhindert. Die plötzliche Zerrung der Streckmuskeln sorgt nämlich für das richtige Abfangen der Stolperbewegung. Da die re-

reflektorische Gegenreaktion um so heftiger und früher einsetzt, je schneller und stärker die Dehnung ist, kann sie beispielsweise verhindern, daß wir bei einem hinterhältigen Stoß in den Rücken niederstürzen. Auch das federnde Auffangen eines Sprunges ist nur mit Hilfe des Spindelreflexes möglich. Beim Aufspringen auf die Zehen werden die Wadenmuskeln plötzlich gedehnt und anschließend sofort reflektorisch verkürzt, so daß der harte Aufprall in eine elastische Auffangbewegung umgewandelt wird.

Das Spindelsystem spielt weiterhin eine entscheidende Rolle bei allen zielgerichteten Willkürbewegungen, wie dem präzisen Zuhacken eines Vogelschnabels, dem gezielten Biß eines Hundes oder dem sicheren Griff einer Hand. Ein Willkürkommando braucht vom Gehirn nur bis zu den Gamma-Vorderhornzellen zu gelangen, alles übrige, das heißt die richtige Einstellung der Spindel und die reflektorische Bewegung, folgen automatisch nach. Mit dem Einbau des Eigenreflexes wird schließlich jede überschießende Bewegung einer Willkürhandlung abgefangen und in einen gleichmäßigen Fluß der Einzelkontraktionen umgewandelt.

Von unschätzbarem Wert für Reflexhandlungen ist die Kürze des Eigenreflexbogens. Sie macht es möglich, daß die Erregung sehr schnell vom Sinnesorgan auf den Muskel übertragen wird und daß daher eine raschere Gegenreaktion erfolgt, als wenn die Meldung erst bis zum Gehirn geschickt würde und der Befehl von dort wieder zum Muskel gesandt werden müßte. Überhaupt wird dadurch, daß sich die Grundregelung der Körperbewegung nur in den Neuronen des Rückenmarks abspielt, das Gehirn entlastet. Würde jede einzelne Kontraktion des kleinsten Muskels von ihm gesteuert werden, müßten seine Ganglienzellen um viele Millionen vermehrt werden.

Die erstaunlichen Leistungen des hirnlosen Frosches

Beim Wirbeltier kann man Reflexe nur dann genau untersuchen, wenn man Gehirn und Rückenmark durch einen tiefen Schnitt voneinander trennt und so die Einmischung höherer Zentren in das Reflexgeschehen des Rückenmarks verhindert. Einem Frosch darf man sogar den Kopf abschneiden, und der Körper lebt — dank der verbleibenden Hautatmung — noch einige Tage weiter. Gerade wegen dieser Widerstandsfähigkeit und der Eigenschaft, den »Schock« der Abtrennung innerhalb weniger Minuten zu überwinden, wird dieses Tier gern zur Untersuchung der Rückenmarksreflexe herangezogen.

Ein gehirnloser Frosch kann weder aus eigenem Antrieb springen noch schwimmen. Er sitzt zwar in Hockstellung da, aber sein Muskeltonus ist so gering, daß die Vorderbeine einknicken und der Kopf auf die Unterlage sinkt. Hält man ihn frei in der Luft, läßt er die Beine schlaff herabhängen. Jedoch ist das Tier nicht zur Bewegungslosigkeit verurteilt: Sobald wir es in die Zehen kneifen, zieht es das Bein an. Diese Bewegung geschieht immer in der gleichen Weise, jedes erneute Kneifen ruft in monotoner Folge immer nur den Beugereflex hervor.

Der eben geschilderte Reflex hat völlig andere physiologische Eigenschaften als der Eigenreflex. Wenn wir diese etwas genauer untersuchen, gewinnen wir ein tieferes Verständnis der Rückenmarksfunktionen. Zunächst wäre zu nennen, daß sich Anfang und Ende des Reflexbogens in einem getrennten Organ befinden, der Rezeptor in der Haut, der Effektor im Muskel. Wegen dieser Anordnung bezeichnet man den Beugereflex als Fremdreflex. Die Antwort erfolgt auch nicht momentan wie beim Eigenreflex, vielmehr verstreichen zwischen Zwicken und Anziehen des Beines einige Zehntelsekunden. Die Verzögerung deutet darauf hin, daß die Erregung mehrmals im Rückenmark von einem Neuron auf das andere umgeschaltet wird, der Fremdreflex demnach polysynaptisch ist. Tatsächlich wird auch jede einlaufende Meldung zunächst einem Geflecht kleinerer Ganglienzellen, den Zwischen- oder Schaltneuronen zugeführt. Hier kreisen die Impulse mehrmals im Netz, werden dadurch vorübergehend gespeichert und können dann fortlaufend an die Motoneurone abgegeben werden. Von diesen wandern Aktionsstromserien von langer Dauer zu den Beugemuskeln und lösen eine ziemlich langsame tetanische Kontraktion aus.

Von den Zwischenneuronen wird die Erregung auch auf die Vorderhornzellen benachbarter Rückenmarkssegmente übertragen. Diese Ausbreitung nach allen Richtungen, die der Physiologe Irradiation nennt, kann man leicht an der sogenannten Reflexverstärkung nachweisen: Ein gelinder Schmerz löst nur die Kontraktion weniger Muskeln aus, die beispielsweise eine schwache Beugung des Kniegelenkes hervorruft; ein starkes Quetschen erregt dagegen sämtliche Beinmuskeln und führt dazu, daß die gesamte Extremität angezogen wird. In beiden Fällen bleibt jedoch die Pfote länger angewinkelt, als der Reiz dauert. Da sich Muskeln nur verkürzen, wenn sie den Befehl dazu erhalten, muß selbst nach Reizende noch eine »Nachentladung« von Motoneuronen stattfinden.

Reflexverstärkung und Nachentladung vermag man am besten durch eine Summation der Erregung oder Bahnung zu erklären. Eine Sum-

mation kann auf zweierlei Art entstehen: sie erfolgt zeitlich, wenn die Impulse über einen einzigen Neuriten kurz hintereinander am Motoneuron eintreffen. Das tritt ein, wenn ein Rezeptor bei einer starken Reizung eine höhere Entladungsfrequenz abgibt oder wenn der Reiz wiederholt wird, indem man die Hautstelle nicht nur einmal, sondern mehrmals kurz hintereinander kneift. — Eine räumliche Summation kann man erreichen, wenn man eine größere Hautfläche schmerhaft reizt. Dabei wächst die Zahl erregter Rezeptoren und daher auch die Menge tätiger Schaltneurone. Dies führt dazu, daß ein Motoneuron von oben, unten und allen anderen Seiten, also räumlich, mit einem Hagel von Impulsen überschüttet wird. In beiden Fällen müssen sich die vielen unterschwelligen postsynaptischen Erregungspotentiale summieren, sich gegenseitig unterstützen oder bahnen und zu einer anhaltenden Serie fortgeleiteter Aktionspotentiale im motorischen Nerven führen.

Während der Bahnung eines Extremitätenmuskels wird stets sein Gegenspieler gehemmt, und zwar gleichfalls durch Summation. Dadurch wird bei einer Beugung die Erregung der Strecker verhindert. Umgekehrt bremst eine Aktivierung der Strecker die Beuger. Dies sind die ersten Voraussetzungen für einen automatischen Bewegungswechsel, wie er beim Gehen stattfindet. Eine Hemmung, die sich nach oben und unten ausbreitet, schränkt die Erregung auf das notwendige Maß ein; sie begrenzt die Anzahl der tätigen motorischen Einheiten und ermöglicht eine genaue Muskelbeherrschung.

Die meisten Alpha-Vorderhornzellen besitzen noch eine zusätzliche, eine »private« Hemmungsvorrichtung, die dazu dient, daß die Kontraktion des eigenen Muskels verlangsamt wird und nicht übers Ziel hinausschießt. Diese Kontrolle wird dabei auf folgendem Umweg ausgeübt: Vom Axonhügel des Motoneurons zieht ein Nebenast der Nervenfaser im Bogen zu einer nahegelegenen kleinen Ganglienzelle (Renshaw-Zelle), die »rückwärts« auf das gleiche Alpha-Motoneuron umgeschaltet wird. Die Renshaw-Zelle wird demnach gleichzeitig mit dem motorischen Alphaneuriten erregt. Da sie selbst jedoch nur über hemmende Synapsen verfügt, stoppt sie sofort den Erregungsstrom des Motoneurons und führt das Ende der Muskelverkürzung herbei.

Beim Ablauf eines Fremdreflexes sind die Bahnungs- und Hemmungszonen genau festgelegt und auf beide Körperseiten verteilt: Am gekniffenen Bein unseres Frosches werden die Beugemuskeln erregt und die Strecker gehemmt, aber auf der gegenüberliegenden Seite sind gerade umgekehrt die Beuger blockiert und die Strecker aktiviert. Diese strenge Ordnung führt dazu, daß an der gereizten Pfote ein An-

ziehen, an der ungereizten eine Streckung erfolgt. Anders ausgedrückt heißt das: Ein gleichseitiger Beugereflex wird von einem gekreuzten Streckreflex begleitet. — Wir können uns den Wechsel beider Reflexe am besten veranschaulichen, wenn wir die Pfoten eines hirnlosen Frosches nacheinander auf eine rauhe Tischfläche aufsetzen. Das Aufstauchen des linken Beines bewirkt dessen Beugung und die Streckung des rechten. Prallt dagegen die rechte Extremität auf die Unterlage, sind die Rollen vertauscht. Auf Grund dieser Wechselreizung entsteht eine primitive Fortbewegung, und wir sehen, daß der Frosch mit etwas staksigen Schritten über den Tisch geht. Daß auch andere bekannte Bewegungsweisen allein von Reflexketten des Rückenmarks gesteuert werden, läßt sich gut am Geflügel beobachten: Tauben, denen man den Kopf abgeschlagen hat, können noch herumfliegen, Hühner laufen und Enten schwimmen.

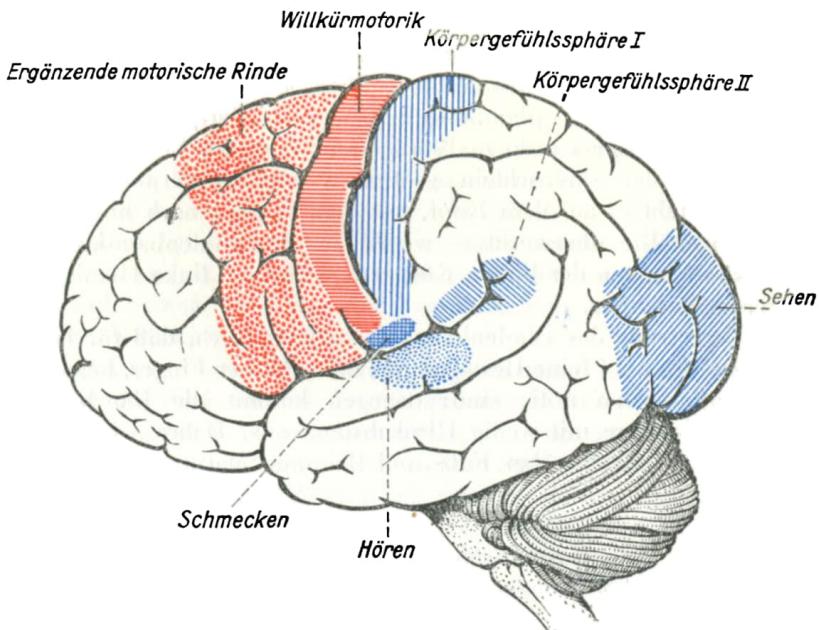
Obwohl wir bisher gesehen haben, daß selbst einfachste Bewegungen in einer kaum vorstellbaren Weise verwickelt sind, könnte dennoch der Eindruck entstehen, als ob das Rückenmark nur primitive, ungerichtete Handlungen hervorbringen könnte. Dagegen sprechen aber die erstaunlichen Leistungen des enthaupteten Frosches beim sogenannten Abwischreflex. Legen wir ihm ein Stückchen Löschpapier, das mit Essig getränkt ist, auf die Haut, sind wir überrascht, welch geschickte, sinnvolle und exakt abgestimmte Bewegungen er mit den Beinen ausführt, um den Juck- oder Schmerzreiz loszuwerden. Er trifft zielsicher jede beliebige Hautstelle: Papierstückchen von der linken Brusthälfte entfernt er mit der linken, von der rechten Hälfte mit der rechten Vorderpfote, von Bauch, Rücken und Hinterbeinen wischt er es mit den hinteren Pfoten ab. Er benutzt also stets die Extremität, mit der er am leichtesten zum Reizort gelangt.

Kommandostellen für die Körperbewegung

Bereits bei einer flüchtigen Betrachtung des Gehirns fallen drei Hauptteile auf: zunächst die Fortsetzung des Rückenmarks, deren Oberfläche mit ihren Ästen, Einkerbungen und Vorwölbungen an den knorriegen Stamm eines Baumes erinnern. Man nennt diesen Teil Hirnstamm. Etwa in seiner Mitte ragt eine knollige, oft stark gefaltete Masse hervor, das Kleinhirn. Der auffallendste Teil ist der vorderste Abschnitt, das Großhirn. Dessen Rinde (Cortex) ist in der Mitte längs gespalten und bedeckt mit seinen Hälften (Hemisphären) bei höheren Wirbeltieren den gesamten vorderen Teil des Hirnstamms.

Dem Physiologen stehen vor allem drei Methoden zur Verfügung, wenn er erfahren will, wozu ein Hirnteil dient: Einmal kann er einzelne Gebiete zerstören und anschließend feststellen, welche Funktionen durch diesen Ausfall gestört oder gar erloschen sind. Zu diesem Zweck trennt er ganze Hirnabschnitte mit feinen Messern ab, verkocht einzelne Strukturen mit elektrischem Strom oder setzt vorübergehend mit Hilfe von Kälte oder Chemikalien Leitungsbahnen außer Funktion. — Sein zweites Mittel besteht darin, daß er in das gewünschte Gebiet feine Drahtelektroden einführt und es mit gut dosierten Stromstößen elektrisch reizt. Enthält es motorische Zentren oder Bahnen, äußert sich das in Muskelbewegungen. Die dritte Methode besteht darin, sogenannte Ableitelektroden in Form breiter Metallplatten auf die Hirnoberfläche aufzulegen oder als haarfeine Nadeln beziehungsweise Kanülen in einzelne Ganglienzellen einzustechen. Mit beiden Elektrodenarten können Potentiale abgeleitet und von einem Registriergerät aufgezeichnet werden. Aus der Art, Höhe und Frequenz der Wellen oder Impulse kann der Hirnphysiologe entnehmen, welche Meldungen die untersuchte Zone aussendet, empfängt, weiterleitet oder auswertet.

Die höchste Kommandostelle für das Auslösen oder Steuern von Bewegungen liegt bei den einzelnen Wirbeltieren an ganz verschiedenen Orten: Sie befindet sich bei Lurchen, Kriechtieren und Vögeln in der Mitte des Hirnstamms, im sogenannten Mittelhirn. Da dieses Gebiet besonders viele optische Informationen erhält, dirigiert es auch manche lebenswichtigen Bewegungen: Ein Frosch erbeutet beispielsweise nur ein fliegendes oder kriechendes Insekt, ein sitzendes entgeht ihm. Bei den Säugetieren dagegen befinden sich die wichtigsten motorischen Zentren in der Hirnrinde. Gleichzeitig stammen die auslösenden Impulse weniger vom Auge als von Haut und Muskeln. Anders als bei Amphibien und Vögeln ist nämlich die Haut der Säuger geradezu mit Sinnesorganen übersät, und deren Meldungen ziehen über das Mittelhirn hinaus bis zur Großhirnrinde. Säugetiere verfügen außerdem über Vorderextremitäten, die viel schwierigere Bewegungen, wie Klettern, Greifen, Niederschlagen und Festhalten einer Beute, ermöglichen. Für deren Lenkung ist ein komplizierter Rindenapparat notwendig. Die innige Verquickung von Sinnesmeldung und Bewegungsauslösung äußert sich bereits darin, daß bei höheren Säugern die sensorische und motorische Rinde — oder, anders ausgedrückt — die Fühl- und Bewegungssphäre des Cortex dicht nebeneinander liegen und bei niederen Säugetieren sogar noch ein einheitliches Feld, die sensomotorische Rinde, bilden.



Anordnung der wichtigsten motorischen (rot) und sensorischen (blau) Rindenbezirke auf dem menschlichen Gehirn

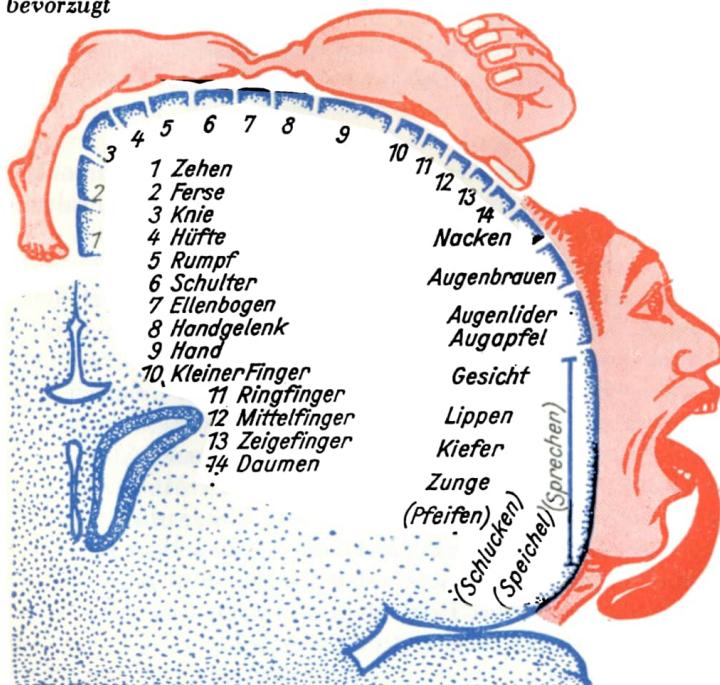
Die motorische Rinde der Primaten (Affen, Mensch) liegt unmittelbar vor der Zentralfurche in der sogenannten vorderen Zentralwindung (Gyrus praecentralis) und umfaßt beim Menschen einen etwa drei Zentimeter breiten Streifen, der sich von der Scheitelmitte senkrecht zur Schläfengegend hinzieht. Von dort werden die Steuerbefehle über eine eigene Nervenbahn, die die Pyramide der Medulla oblongata überkreuzt und deshalb Pyramidenbahn genannt wird, an die motorischen Ganglienzellen des Rückenmarks beziehungsweise dessen Zwischenneurone weitergeleitet. So entstehen die Willkürbewegungen.

Die Funktionen der vorderen Zentralwindung lassen sich durch elektrische Hirnreizung beweisen: Wenn man beim Menschen oder Affen eine Reizelektrode auf den Scheitel der Rinde direkt an der Längsfurche ansetzt, zuckt eine Zehe. Dicht daneben liegt ein Reizpunkt für eine andere Zehe, weiter unten für den Fuß oder das gesamte Bein. In der Mitte des Rindenfeldes bewegt sich der Rumpf, etwas tiefer beugt beziehungsweise streckt sich der Arm, oder die Finger greifen zu. Von dort aus kann besonders den Daumen gelen-

kiege Bewegungen ausführen lassen. An der untersten Spitze der vorderen Zentralwindung erzielt man Leck-, Kau- oder Beißbewegungen, auch ein Schnüffeln oder Grimassieren. Die gesamte Muskulatur ist also im Gyrus praecentralis planmäßig angeordnet. Allerdings ist die »Abbildung« des Körpers nicht maßstabgetreu. Vielmehr besitzt das Rinden-Äfflein oder -Menschlein grotesk verzerrte Körperteile, und außerdem steht es auf dem Kopf, mit dem Gesicht nach hinten. Die rechte Hirnhälfte überwacht — wegen der Pyramidenbahnenkreuzung — die Bewegungen der linken Körperseite und die linke Hemisphäre die der rechten Seite.

Die Verzerrung des Rindenbildes entsteht dadurch, daß für besonders geschickte und feine Bewegungen, etwa die der Finger, besonders viele Nervenzellen nötig sind; dagegen kommt die Bauch- oder Rückenmuskulatur mit wenig Hirnsubstanz aus. Daher widmet das Gehirn der Kontrolle über Fuß- und Beinmuskulatur auch nur eine

Verteilung der motorischen Felder auf der Vorderen Zentralwindung des Menschen: Gesichtsmuskulatur und Hände sind in der Repräsentation bevorzugt



bescheidene Menge an Nervenzellen, die Rumpfmuskulatur ignoriert es fast ganz, aber der Betreuung von Mund und Hand mißt es größte Bedeutung zu. Säugetiere, deren Vorderbeine weniger geschickte oder komplizierte Bewegungen ausführen, haben eine völlig andere Größenverteilung. So ist beim Schwein das Gebiet des Rüssels überdimensioniert, und es nehmen beim Pferd Nüstern und Oberlippe die gleiche Fläche ein wie der übrige Körper. Die Mosaikstruktur des motorischen Rindenfeldes bei Mensch und Tier ist nicht starr, sondern plastisch. Beispielsweise tritt nach Zerstörung eines Punktes zunächst eine Lähmung auf, jedoch kann mit der Zeit auch eine andere Stelle seine Funktion übernehmen.

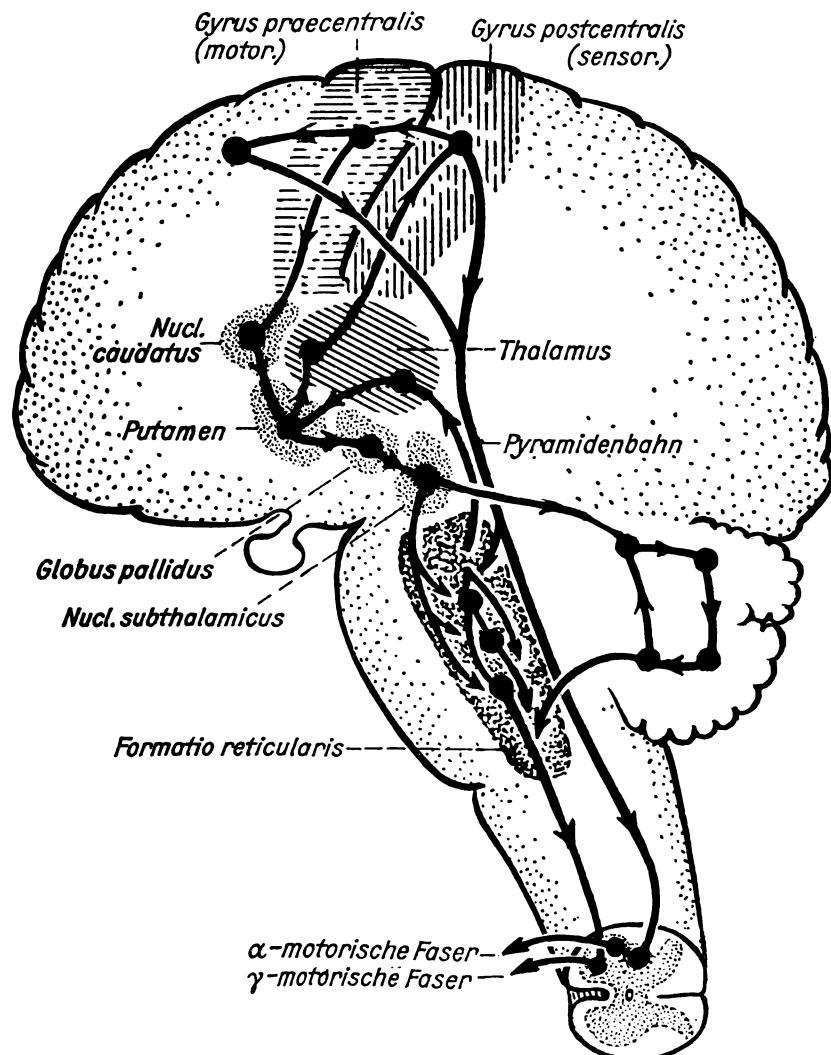
Die meisten Fasern der Pyramidenbahn enden an den Zwischenneuronen des Rückenmarks. Zu den gleichen Stellen ziehen aber auch Fasern der zweiten motorischen Bahn, die vom sogenannten extrapyramidalen System stammt. Während die Pyramidenbahn lange Neurite besitzt, die bis ins Rückenmark reichen, werden die Fasern des extrapyramidalen Systems auf ihrem Weg mehrfach unterbrochen und neuartig verknüpft, so daß verschlungene Neuronennetze entstehen, in die Erregungen von vielen Seiten einströmen, sie mehrmals durchkreisen und an mehreren Ausgängen wieder verlassen können. — Das extrapyramidale System umfaßt Gebiete der Hirnrinde, der Stammganglien, des Kleinhirns und der sogenannten Formatio reticularis des Hirnstamms. Es sorgt für die Erhaltung des Gleichgewichts, regelt die Reihenfolge der Muskelkontraktionen, ermöglicht glatte, zitterfreie Bewegungen und steuert beim Menschen alle unbewußten Handlungen. Bei niederen Säugetieren übernimmt es fast allein die gesamte Kontrolle der Muskeltätigkeit.

Das gesamte extrapyramidale System des höheren Säugetieres läßt sich funktionell in einen bahnenden und hemmenden Anteil gliedern. Die bahnenden Impulse werden auf motorische Zellen des Rückenmarks oder auf erregende Schaltneurone übertragen. Die hemmende Wirkung kommt so zustande, daß die Nervenimpulse vom Gehirn auf hemmende Zwischenneurone übertragen werden, die anschließend die motorischen Vorderhornzellen beeinflussen.

Zu den bahnenden Anteilen des extrapyramidalen Systems gehören Areale der Hirnrinde, einige Stammganglien (Pallidum, Nucleus niger, Nucleus ruber) sowie Teile der Formatio reticularis. Besonders sie wird durch den Einfluß sämtlicher Sinnesorgane dauernd in einem hohen Erregungszustand gehalten. Von den genannten Strukturen zieht ein ständiger Erregungsstrom zu den Gamma-Vorderhornzellen und in geringem Ausmaß zu den Alpha-Vorderhornzellen des

Rückenmarks. Er erhöht über die Gammafasern der Muskelspindeln den Tonus der Skelettmuskulatur und ermöglicht so die aufrechte Körperhaltung. — Selbst bei einer Willkürbewegung, die gewöhnlich von der Pyramidenbahn vermittelt wird, erhöht sich die Aktivität

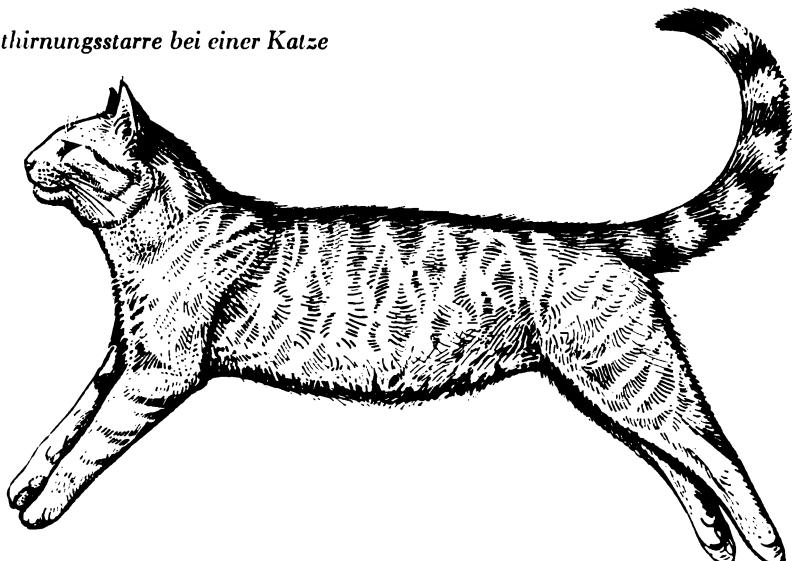
Schema der motorischen Bahnen beim Säugetier. Die Pyramidenbahn endet vorwiegend an motorischen Alphafasern, die extrapyramidalen Bahnen bevorzugt an motorischen Gammafasern



des extrapyramidalen Systems. Durch dessen Mitwirkung wird die zielgerichtete, aber relativ grobe Bewegung des Pyramidensystems fein abgestuft und zu einer glatten, geschmeidigen, geschickten und eleganten Handlung vervollkommen. — Bei ständigen Wiederholungen einer bestimmten Bewegungsfolge entsteht ein spezielles Innervationsmuster, das von den Strukturen des extrapyramidalen Systems gespeichert wird. Es kann so wie ein Computer nach dem Einfüttern des Programms selbstständig arbeiten und mit Hilfe des erwähnten Innervationsmusters eine ganze Kette von automatischen Bewegungen ablaufen lassen. Viele Tiere üben in ihrer Kindheit so lange wichtige Bewegungen, zum Beispiel ein Vogel das Landen, Fuchs oder Katze das Erhaschen und Töten einer Beute, bis das extrapyramidale System die richtige Reihenfolge gelernt hat. Ein ähnlicher Prozeß spielt sich im Menschen beim Erlernen des Maschineschreibens, Strickens oder Radfahrens ab.

Die Hemmungsareale des extrapyramidalen Systems umfassen bestimmte Anteile der Stammganglien (Striatum), des Kleinhirns und vor allem den hinteren Abschnitt der Formatio reticularis. Deren hemmende Tätigkeit wird erst durch einen ständigen Impulzufluß aus Rinde und Striatum (Streifenkörper) ermöglicht. Werden diese Antriebe durch einen Mittelhirnschnitt zwischen dem vorderen und hinteren Vierhügelpaar unterbrochen, hört nicht nur jegliche Willkürmotorik auf, sondern es verschiebt sich auch das wohl ausgewogene Gleich-

Enthirnungsstarre bei einer Katze



gewicht zwischen Bahnung und Hemmung zugunsten der Bahnung. Auch die »aufputschende« Wirkung der Sinnesorgane auf die verbleibenden Anteile der erregenden Formatio reticularis ist dabei von großer Bedeutung. Da nun die verstärkte Bahnung die Reflextätigkeit der Muskelspindeln erhöht, kommt es zu einer enormen Steigerung des Muskeltonus in den Streckmuskeln. Man kann ein so operiertes Tier, etwa eine Katze, auf allen Vieren wie auf Säulen hinstellen. Es steht stocksteif da wie eine Holzfigur (»Sägebockstellung«), fällt allerdings bei einem seitlichen Stoß um und kann sich von selbst nicht mehr aufrichten. Dieses Symptom der sogenannten Enthirnungsstarre ist der beste Beweis dafür, daß die aufrechte Körperhaltung von den unteren Abschnitten des Hirnstamms bestimmt wird.

Mit einem etwas höheren Schnitt, der das Mittelhirn intakt läßt, können wir dessen Einfluß auf die Körperbewegungen genauer studieren. Eine derart operierte Katze vermag — wenn auch wegen der verbleibenden restlichen Enthirnungsstarre etwas steif und ruckartig — herumzugehen, zu laufen und zu springen. Das Mittelhirn kann also das Rückenmark zu sämtlichen Bewegungsarten veranlassen. — Die meisten Muskeln nehmen an vielen motorischen Aktionen teil und müssen deshalb je nach dem auszuführenden Programm verschieden gruppiert werden. Katzenpfoten können zum Beispiel nicht gleichzeitig eine Beute packen und ein Loch scharren, da zu jeder Handlung ein anderes Zusammenspiel der motorischen Einheiten nötig ist. Für die richtige Auswahl der tätigen Muskeln sorgt die Formatio reticularis. Im Netz ihrer Ganglienzellen geschieht eine »Vorauswertung« und Verarbeitung der ankommenden Steuerbefehle und eine sinnvolle Abstimmung aller Erregungen, die zum Rückenmark ziehen. Sie schließt oder öffnet je nach der Situation, in der sich ein Tier befindet, nervöse Schaltkreise und läßt so natürliche Handlungsweisen entstehen. Bei der vorhin erwähnten Katze wird sie dafür sorgen, daß diese beim Erblicken einer Maus mit der Scharrbewegung aufhört, auf die Beute zuspringt und sie festhält. Elektrische Reizungen in der Formatio reticularis wacher, frei beweglicher Katzen haben erwartungsgemäß komplett Bewegungsabläufe ergeben.

Eine neuere Hypothese versucht die motorischen Funktionen der Formatio reticularis zusammenfassend so zu erklären: Der Befehl zur motorischen Aktion, sei sie instinkтив oder erlernt, erzeugt in der Formatio reticularis eine sogenannte Efferenzkopie, ein Modell der bevorstehenden Bewegung in Gestalt einer bestimmten Schaltung oder kreisenden Erregung. Wird die Handlung ausgeführt, so melden die Sinnesorgane wie Augen, Muskelspindeln oder Gleichgewichtsrezep-

toren den Vollzug an das Gehirn. Dieses kann nun das »Modell« mit der Meldung (Reafferenz) vergleichen und passende Korrekturen vornehmen.

Im Rahmen des extrapyramidalen Systems ist das Kleinhirn besonders wichtig. Es spielt eine Rolle in der feineren Abstimmung von Bewegungen und der Aufrechterhaltung des Gleichgewichts. Ohne Kleinhirn würde ein Tier schon beim Anheben eines Beines hinfallen. Um seine Aufgabe erfüllen zu können, benötigt es einen genauen Lagebericht über alle Teile des Organismus. Es erhält vor allem Nachrichten von den Muskelspindeln, aber auch von den Gleichgewichtsorganen des Innenohres, den Gelenken und Augen. Darüber hinaus kontrolliert und verändert es die Tätigkeit der motorischen Hirnrinde. Wenn ein Tier eine bestimmte Bewegung ausführen will, arbeitet das Kleinhirn auf Grund der Nachrichten von den Sinnesorganen zusammen mit der Formatio reticularis detaillierte Befehle für alle beteiligten Muskeln aus, damit deren Einsatz richtig erfolgt und die Bewegung harmonisch abläuft. Dieser Aufgabe wird es dadurch gerecht, daß es hochfrequente Signale anderen Hirnteilen zugehen läßt, und damit den groben Bewegungsbefehl mit einer genauen Anordnung über die Ausführung versieht.

Vorwärts mit Propellerwirkung und Raketenschub

Die Fortbewegung der Tiere geschieht mit Hilfe von Muskeln oder kontraktilem Elementen. Das gilt sogar für Einzeller, Samenfäden und bewegliche Blutzellen. Das Wechseltierchen (Amöbe) besitzt in seinem Innern kontraktile Eiweißstoffe, die dem Myosin höherer Tiere ähnlich sind und sich mit Hilfe des vorhandenen ATP verkürzen. Außerdem ist sein Innenplasma flüssig, das Außenplasma zäher, und beide können ihren Zustand schnell wechseln. Bei einer Fortbewegung scheinen sich zuerst die Fäden an einer Stelle zu verkürzen, dann wird die Oberfläche auf der Gegenseite flüssiger, es kommt ein Fortsatz, ein Scheinfüßchen, hervor, und die Amöbe kriecht in diese Richtung. Diese Bewegung läßt sich durch äußere Reize mannigfach beeinflussen. Berührt man beispielsweise das Scheinfüßchen mit einer Nadelspitze, so stockt die Bewegung, kehrt ihre Richtung um, oder die ganze Zelle zieht sich zusammen.

Geißeltierchen tragen am Vorderende ihres Zelleibes einen zarten, kontraktilem Protoplasmafaden, die Geißel. Sie wirbelt durch rasch schlagende Bewegungen, ähnlich denen einer Peitschenschnur, das

Wasser rückwärts und zieht den Körper hinter sich her wie ein Propeller das Flugzeug. Andere Einzeller, wie das Pantoffeltierchen, sind rundherum mit ebensolch dünnen, aber kürzeren Plasmaauswüchsen, den Wimpern, bedeckt. Diese winzigen Ruderorgane werden rhythmisch nacheinander umgelegt und wieder aufgerichtet. Beim rasch erfolgenden Niederschlag ist die Wimper steif, beim meist viel langsameren Aufrichten knickt sie an ihrem Grunde ein. Dadurch bietet das schlaffe Härchen dem Wasser weniger Widerstand und beseitigt nicht die Wirkung des Vorschlages. Da jede folgende Wimper etwas später umgelegt wird als die vorhergehende, pflanzt sich der Antrieb von Punkt zu Punkt fort. Im Mikroskop ähnelt deshalb die Oberfläche eines Pantoffeltierchens einem im Winde wogenden Kornfeld. Die vielen Ruder verleihen einem Einzeller eine weit höhere Geschwindigkeit als der Plasmastrom. So braucht eine Amöbe für die Strecke eines Zentimeters zwei bis drei Stunden, während das Pantoffeltierchen den gleichen Weg in zehn Sekunden bewältigt.

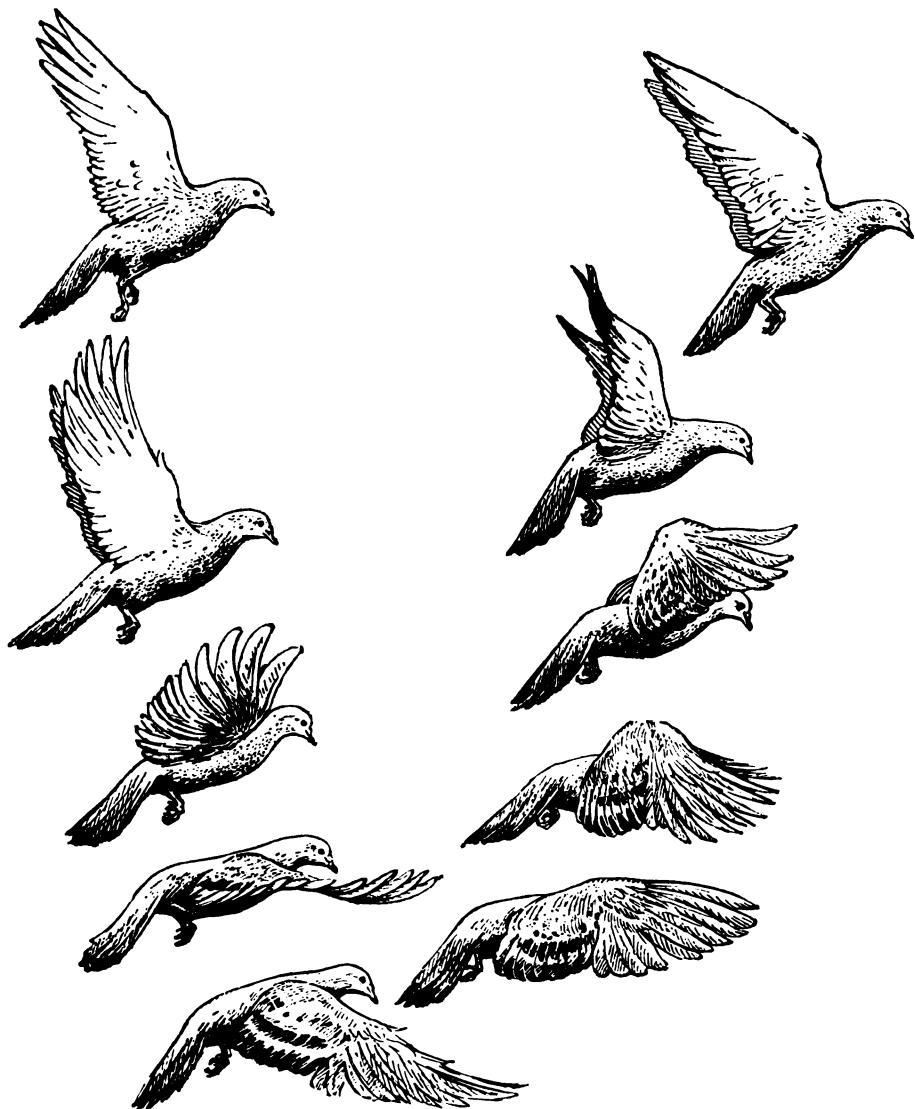
Das Kriechen eines Regenwurmes ähnelt nicht nur einer peristaltischen Darmbewegung, es beruht auch auf dem gleichen Mechanismus. In seiner Körperwand sind zwei Muskelschichten eingelagert, wovon die eine ringförmig angeordnet ist und die andere sich in Längsrichtung von vorn nach hinten erstreckt. Beide Faserzüge sind Gegenspieler und wechseln sich in ihrer Tätigkeit ab. Beim Kriechen ziehen sich zuerst die Ringmuskeln des Vorderkörpers zusammen, strecken ihn und schieben ihn nach vorn. Anschließend setzt sich die Verdünnungswelle nach hinten fort und zieht den übrigen Körper nach. Durch die Kontraktion der Längsmuskeln wird das Vorderende anschließend kürzer und dicker. Auch diese Verdickungswelle läuft nach hinten weiter und bringt den Wurm ebenfalls voran. Die Fortbewegung wird durch feine Borsten an der Unterseite begünstigt, deren Spitzen nach hinten gerichtet sind.

Einige Wassertiere bewegen sich durch »Raketenschub« vorwärts. Ein Tintenfisch wandert zwar geschickt, aber doch sehr langsam auf seinen Fangarmen dahin. Bei Gefahr nimmt er Wasser in die Mantelhöhle auf und preßt es ruckweise durch den Trichter nach außen. Dieser Rückstoß läßt ihn pfeilschnell, mit dem Hinterende voran, davon-schießen. Viele Libellenlarven benutzen den Enddarm als Düse: Sie saugen mit dem After Wasser ein, stoßen es kräftig wieder aus und schnellen dadurch nach vorn. Auch Quallen benutzen eine Rückstoßwirkung. Sie drücken das Wasser mit ruhigen Muskelschlägen aus der Schwimmglocke heraus und gleiten dadurch elegant und scheinbar schwerelos durch die See.

Schwimmen ist auch durch eine Schlägelbewegung des ganzen Körpers möglich. Sie entsteht bei Aal oder Ringelnatter durch abwechselndes Zusammenziehen von Muskelgruppen auf der linken und rechten Körperseite. Jede Kontraktion wirkt wie ein Ruderschlag, der sich mit den Körperwellen von vorn nach hinten fortpflanzt. Die meisten Fische, die Seeschildkröten, Pinguine und Meeressäuger benutzen flossenartige Organe zum Schwimmen. Besonders die Schwanzflosse eines Fisches ist ein breites und wirksames Ruderblatt. Der Schwimmvorgang beim Fisch beginnt zunächst mit einer Schlägelbewegung des Vorderkörpers. Sie ist anfangs nur schwach, steigert sich nach hinten zu immer mehr und entfaltet am Schwanz ihre größte Wirkung. Die paarigen Brust- und Bauchflossen dienen nicht dem Antrieb, sondern nur der Stabilisierung und Steuerung.

Reiseberichte aus tropischen Gewässern schildern immer wieder das bezaubernde Schauspiel, das fliegende Fische bieten. Sie schnellen sich, wenn sie von Raubfischen verfolgt werden, aus dem Meer empor, schweben länger als eine viertel Minute in der Luft und verschwinden dann wieder im Wasser oder landen gelegentlich auch auf dem Deck eines Schiffes. Wie dieser Sprungflug entsteht, wollen wir uns einmal genauer ansehen. Einige kräftige Schwanzschläge bringen die Tiere zunächst an die Wasseroberfläche. Da ihr Körperschwerpunkt weit vorn liegt, werden sie infolge des Luftwiderstandes am Kopf stärker angehoben als hinten und fallen auch nicht senkrecht zurück, wenn sie ihre Gipfelhöhe erreicht haben. Sie gleiten vielmehr auf einer schrägen Bahn durch die Luft, wobei sie die ungewöhnlich großen Brust- und Bauchflossen aufspannen und als Fallschirm benutzen. Sie legen manchmal mehr als 100 Meter im Gleitflug zurück. Ein ähnliches Schweben, das allerdings nicht durch Flossen, sondern durch Flughäute ermöglicht wird, gelingt auch den indischen Flughörnchen. Diese können in Sätzen bis zu 60 Metern von Baum zu Baum fliegen.

Keine andere Fortbewegungsweise hat das Interesse des Menschen so sehr gefesselt wie der Vogelflug. Flügelschläge lassen einen Vogel aufsteigen, halten ihn in der Luft und treiben ihn vorwärts. Während des Aufschlages wird der Flügel dicht an den Körper gezogen und angewinkelt — damit er eine geringe Widerstandsfläche bildet — und dann kräftig mit der Vorderkante voran schräg nach oben geführt. Beim Niederschlag dreht der Vogel den Flügel im Handgelenk, so daß die Handschwingen schräg nach hinten und unten weisen und sich an der Luft abstoßen. Den zum Fliegen notwendigen Vor- und Auftrieb erhält das Tier jedoch weniger durch die Schlagbewegung als durch die Konstruktion der Flügel. Während deren Vorderkante durch

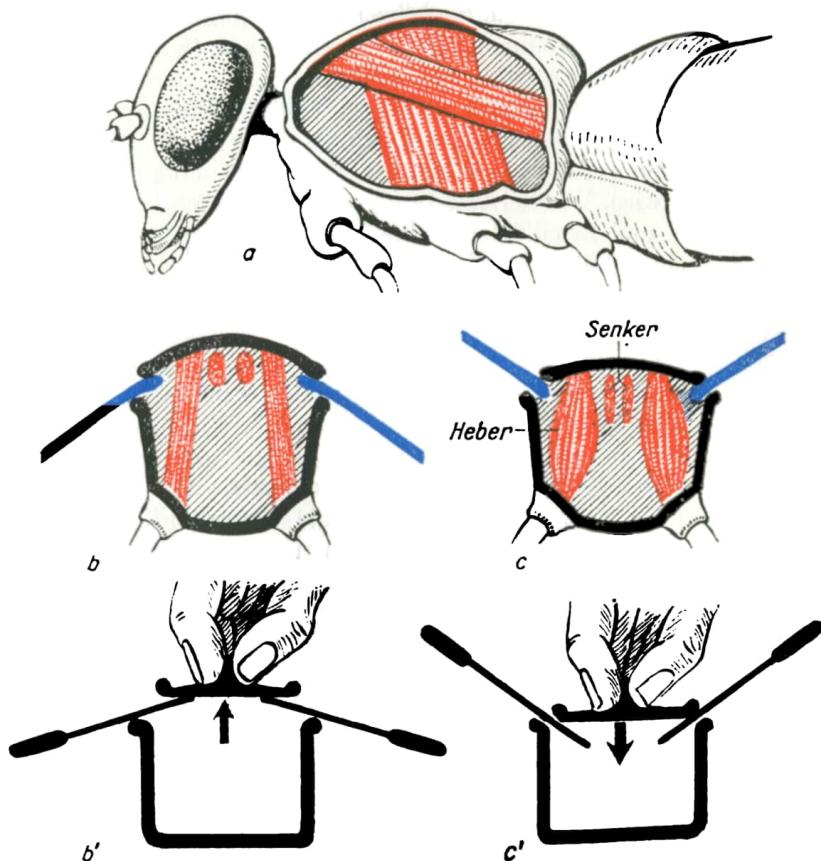


Die wichtigsten Flugphasen einer Taube beim Auf- und Niederschlag der Flügel

Knochen versteift ist, ist die Flügelfläche nach hinten hin biesam und elastisch. Beim Niederschlag wölben sich die Federn nach oben durch und verleihen dem Körper den Auftrieb. Sobald sich ein Vogel in der Luft befindet, erleichtert ihm diese Wölbung das Fliegen auf fol-

gende Weise: Auf der Oberseite der Schwingen werden die vorbeigleitenden Luftmassen zusammengedrängt, erhalten wie der Strahl einer Wasserstrahlpumpe eine höhere Geschwindigkeit und bedingen wie dieser einen Unterdruck, der sich am Flügel als Sog nach oben äußert. Auf der Unterseite weicht dagegen die Luftströmung ausein-

Flug der Insekten. Anordnung der Flügelmuskulatur: *a* von der Seite gesehen, *b* und *c* im Querschnitt. Kontrahieren sich die Längsmuskeln — die Senker — (*b*), werden die Brustpanzer gewölbt und die Flügel nach unten gedrückt; ziehen sich die Quermuskeln (Heber) zusammen (*c*), werden der Brustpanzer abgeflacht und die Flügel gehoben. Im Modell entsprechen der Kochtopf dem seitlichen Brustpanzer, der Deckel der Rückenplatte und die Kochlöffel den Flügeln; durch Deckelbewegungen gehen die Kochlöffel auf und ab (*b'* und *c'*)



ander, die Teilchenbewegung verlangsamt sich, und es entsteht ein Stau, der den Vogel anhebt. Durch die kombinierte Wirkung von Stau und Sog »hängt« der Vogel in der Luft. Von der eben geschilderten Flügelwirkung kann man sich durch einen einfachen Versuch überzeugen: Befestigt man einen ausgestopften Vogel mit ausgebreiteten Schwingen auf einer Briefwaage und bläst ihn kräftig von vorn an, wird die Waagschale in die Höhe gehoben.

Wie man weiß, ist bei Gliederfüßern die Anordnung von Skelett und Muskulatur gerade umgekehrt wie bei den Wirbeltieren. Alle Insekten haben einen harten Hautpanzer, an dem die Muskelfasern von innen her angreifen und die Fortbewegungsorgane betätigen. Die Flugmuskulatur der Kerbtiere besteht aus zwei kräftigen Strängen, die als Gegenspieler wirken und in der Brust längs und von oben nach unten laufen. Werden die senkrecht gespannten Fasern kontrahiert, flacht sich der Rücken ab, und die Flügel werden gehoben. Ziehen sich die Längsmuskeln zusammen, werden die Rückenplatten nach außen gewölbt und die Flügel gleichzeitig gesenkt.

In flugmechanischer Hinsicht sind Insektenflügel ohne weiteres mit den Vogelschwingen zu vergleichen. Auch bei ihnen ist der Vorderrand versteift, so daß die übrige, biegsame Fläche im Flug nach oben durchgebogen wird. Wie bei Vögeln gibt es auch bei gutfliegenden Insekten (Haut- und Zweiflügler) keine Pause zwischen Auf- und Abschlag. In beiden Fällen beschreiben die Flügel spitzen die Umrisse einer Ellipse oder einer Acht. Diese Bewegungsform sorgt dafür, daß beim Aufschlag vorwiegend ein Vortrieb und beim Niederschlag ein Auftrieb erfolgt.

Das sprichwörtliche Chamäleon

Viele Fische und Kriechtiere, manche Lurche, Krebse und Tintenfische sind **erstaunliche Verwandlungskünstler**. Sie passen sich einer veränderten Umwelt oft binnen wenigen Minuten oder Stunden in Farbe und Helligkeit an. Den Anlaß zur Umfärbung gibt das Licht der Umgebung, häufig erfolgt sie auch rhythmisch, gesteuert durch eine »innere Uhr«. Blinde Tiere büßen mit der Zeit all ihre Tarnkünste ein.

Beim Farbwechsel spielen Hormone und vegetative Nerven eine Rolle. Sie wirken auf die mit Pigmentkörnchen angefüllten Zellen, die Chromatophoren, und produzieren an deren Membranen elektrische Spannungsänderungen, die je nach Vorzeichen eine Körnchenwanderung zur Zellmitte hin oder von ihr weg veranlassen. Wahrscheinlich wandert der Farbstoff infolge seiner Eigenladung im elektri-

schen Feld. Sofern sich das Pigment im Zentrum zusammenballt, bildet es winzige, dem bloßen Auge unsichtbare Pünktchen, und die Haut erblaßt. Breitet es sich dagegen aus, nehmen die Farbzellen eine sternförmige Gestalt an, und das Tier wird dunkel. Es gibt schwarzbraune, rote, gelbe, weiße und silbrig glänzende Pigmente.

Gewöhnlich haben Farbzellen eine starre Gestalt, die würfel-, linsen- oder strauchförmig sein kann. Nur die Tintenfische verfügen über veränderliche Chromatophoren. Bei ihnen gehen vom kugeligen Zellleib strahlenförmig nach allen Richtungen glatte Muskelzellen ab. Bei deren Kontraktion werden die Zellkörper gedehnt, und die Haut verdunkelt sich; während der Erschlaffung schnurrt der elastische Zellleib zusammen — das Tier erblaßt.

Der Farbwechsel dient in vielen Fällen als Schutzfärbung; er trägt mit dazu bei, daß seine Besitzer leichter von ihren Feinden übersehen werden. Die Schutzwirkung wurde mit einem einfachen Versuch überzeugend nachgewiesen. Man hielt je einen Fischschwarm für eine längere Zeit in einem schwarzen und einem weißen Wasserbecken. Dann brachte man die gleiche Anzahl hell und dunkel angepaßter Exemplare in ein helles Freilandbecken, das fischartig Vögeln als Jagdrevier diente. Hier waren die hellen von vornherein getarnt, die dunklen aber brauchten einige Stunden oder Tage, um sich anzugeleichen. Während dieser Zeit hoben sie sich deutlich vom Boden ab und wurden das bevorzugte Opfer der Wasservögel.

Ein schneller Farbwechsel kann nur von Nerven besorgt werden, die langsamere Umfärbung erledigen Hormone. Bei Tintenfischen geschieht die Verwandlung ausschließlich, bei Fischen vorwiegend nervös. Bei Reptilien halten sich Nerven- und Hormonwirkung die Waage; bei Amphibien überwiegt die Rolle der Drüsen, und bei Krebsen geschieht die Anpassung rein hormonal. Eine nervöse Umfärbung läuft nicht nur schneller ab, sie läßt auch eine genauere Anpassung zu, da die Farbzellen einzeln innerviert sein können, was eine minutiose Nachahmung des Untergrundes ermöglicht. Im Gegensatz hierzu kann mit zwei Hormonen nur eine einheitliche Verdunkelung oder Aufhellung des ganzen Tieres hervorgerufen werden. Für kompliziertere hormonale Umfärbungen sind dagegen zahlreiche Wirkstoffe erforderlich, wie das etwa bei Krebsen der Fall ist.

Das lebhafte Farbenspiel der Tintenfische dient nicht der Tarnung, sondern gibt den inneren Erregungszustand wieder. Kraken reagieren auf eine direkte Reizung der Haut oder den Anblick eines Feindes oder Beutetieres mit einer blitzschnellen Farbänderung, bei der häufig noch dunkle Wolken oder farbige Bänder über den Körper gleiten.

Ein Kalmar zaubert bei Erregung hin- und herwogende Muster in den Farben hellgelb, hellviolett und rotbraun hervor.

Wenn umherstreifende Fische bald über hellerem, bald über dunklerem Untergrund schwimmen, sorgt das Nervensystem binnen wenigen Minuten für die entsprechende Umfärbung. Bei längerem Aufenthalt über gleichartigem Grund übernehmen Hormone die Anpassung und sorgen für die Beibehaltung des richtigen Tarnkleides.

Manche Plattfische können sich im Laufe weniger Tage einem gelben, grünlichen, rötlichen oder bläulichen Meeresgrund anpassen. Kiesboden ahmen sie in Farbe und Zeichnung täuschend genau nach, und auf sandigem Untergrund sind sie fast nicht zu erkennen. Es läßt sich leicht nachweisen, daß dazu die Augen nötig sind: Liegt eine Scholle mit dem Kopf auf hellem und dem Körper auf schwarzem Grund, hellt sie sich völlig auf. Liegt sie genau umgekehrt, wird sie gleichmäßig dunkel. Merkwürdigerweise kommt es bei diesem Vorgang nicht auf die Helligkeit des Untergrundes an, sondern auf das Mengenverhältnis zwischen dem von oben einfallenden und von unten zurückgeworfenen Licht.

Für ein sehr buntes Farbenspiel sind viele Reptilien bekannt. Sprichwörtlich ist die Umfärbung der Chamäleonarten, die alle Übergänge von weiß über gelb, orange, grün, blaugrün zu braun oder schwarz aufweisen. Man darf aber keineswegs annehmen, daß sie blitzschnell alle Schattierungsgrade oder bunte Farbkombinationen hervorzaubern. Außerdem richtet sich der Farbwechsel weniger nach dem Aussehen der Umgebung als vielmehr nach der Stimmung der Tiere oder nach physikalischen Umwelteinflüssen, besonders der Temperatur. Daher werden einige Chamäleonarten auf der sonnenbeschienenen Seite dunkler als auf der beschatteten.

Das gewöhnliche Chamäleon (*Chamaeleon chamaeleon*), das im Mittelmeerraum lebt, erscheint morgens meist gelblich mit zwei rötlichen Streifen an der Seite. Im Laufe des Tages werden die Streifen weißlich, am Rückgrat erscheinen dunkle Schatten und am übrigen Körper dunkelgrüne Flecke. Ein erregtes, beispielsweise kämpfendes Tier, wirkt oberseits grünlich, am Bauch bläulich, seine dunkelgrünen Tupfen werden schwarz und die seitlichen Streifen weiß.

Gerade beim Chamäleon weiß man gut Bescheid, wie die Farbumschläge zustande kommen. In der Haut befindet sich tief unten eine Lage schwarzer Farbzellen mit Fortsätzen, die bis an die Oberfläche reichen. Über der untersten Schicht lagern weiße und darüber gelbe Pigmentzellen. Wenn sich der braunschwarze Farbstoff zusammenzieht, wirkt die Haut grün. Hierbei mischt sich die gelbe Farbe der

obersten Schicht mit Blau, das wiederum entsteht, weil das Zellplasma und das weiße Pigment alle Farben bis auf das blaue Licht weg schlucken. Ziehen sich sämtliche Pigmente zusammen, erscheint ein Chamäleon weißlich, und wandert der dunkle Farbstoff in die Zellfortsätze, wird es schwarz.

Die Pigmentzellen der Fische sind sowohl von sympathischen als auch parasympathischen Nervenfasern umspinnen, wobei die sympathischen überwiegen. Während der Sympathicus eine Ballung der Pigmentkörnchen verursacht, verteilt sein Gegenspieler den Farbstoff. Wenn man mit einem winzigen Schnitt die Leitungsbahn des Sympathicus an der Schwanzwurzel durchtrennt, wird die Flosse hinter der Schnittstelle schwarz und bleibt auch auf hellem Grund so. Die nervöse Unterbrechung verhindert eine Freisetzung von Noradrenalin, so daß das Pigment sich verteilen kann.

Der Mittellappen der Hypophyse bildet ein Hormon, das Melanotropin, Intermedin oder MSH (melanophorenstimulierendes Hormon) genannt wird und eine Pigmentausbreitung in den Chromatophoren von Fisch und Lurch bewirkt. Einige Fische werden dadurch bunt, andere hingegen dunkel, braun oder fast schwarz. Die Produktion und Ausschüttung von MSH kontrolliert der Hypothalamus; reizt man dieses Hirngebiet, verdunkeln sich Frösche zusehends. — Pigmentballend, also aufhellend, wirken andere Hormone: das Noradrenalin und Adrenalin der sympathischen Nervenendigung und des Nebennierenmarks sowie das Melatonin der Zirbeldrüse (Epiphyse). Das Melatonin wirkt sehr langsam, der Sympathicusstoff dagegen schnell.

Der Farbton des Laubfrosches (*Hyla arborea*) kommt durch die Wechselwirkung von Intermedin und Noradrenalin zustande. Überwiegt das Noradrenalin, wird er hellgrün oder gelb. Nimmt das Intermedin überhand, wird er dunkelgrün, im Extremfall fast schwarz. Kreisen nur geringe Mengen beider Hormone im Blut, entsteht die normale grüne Farbe; kommt es dagegen zu einer massiven Ausschüttung beider Wirkstoffe, wird er grau.

Die Garnelen des Meeres vermögen sich hervorragend an ihren Lebensraum anzupassen; auf schwarzem Meeresboden sehen sie dunkel, auf Sand völlig sandfarben aus. Daneben zeigen sie einen Tag-Nacht-Wechsel: nachts sind sie blaß und tags dunkel. Ihre Pigmentzellen werden von mehreren Farbwechselhormonen gesteuert, die eine Ausbreitung oder Zusammenziehung der Farbstoffe bewirken. Außerdem können Schwanz und Vorderkörper sogar unterschiedlich beeinflußt werden. Die Wirkstoffe entstammen der Sinusdrüse und verschiedenen Teilen des Nervensystems.

Späher nach innen und außen

Eine Meldung wird verschlüsselt

Jedes Tier, das im Existenzkampf der freien Natur bestehen will, braucht scharfe Sinne als Wächter vor Gefahren und als Späher zum Erlangen der Beute oder zum Auffinden des Art- und Geschlechtsgenossen. Wie hilflos wäre ein Hase ohne Ohren, ein Hund ohne Nase und ein Falke ohne Auge! Selbst wir Menschen sind in jedem Augenblick so sehr auf die Dienste unserer Sinnesorgane angewiesen, daß wir ihren Ausfall als schweren Schicksalsschlag empfinden und voll Mitgefühl für einen blinden oder tauben Mitmenschen sind. Schon vorübergehende Störungen der normalen Sinnestätigkeit, zum Beispiel beim »eingeschlafenen« Bein, weisen uns sehr deutlich darauf hin, wie nötig wir die Meldungen der Druck-, Temperatur- oder Schmerzempfindungen dieses Beines brauchen.

All diese Erfahrungen lassen uns erkennen, daß Sinnesorgane Pforten zur Umwelt und Meßinstrumente des eigenen Körpers sind. Sie bilden nicht nur Einlässe für Wärme, Kälte, Schall, Licht und Schmerzreize, sondern »übersetzen« Vorgänge der Umwelt in die »Sprache« der Empfindungen; sie dienen damit als Dolmetscher. Da jeder Organismus außerdem erfahren möchte, was in seinem Innern passiert, sind an allen wichtigen Stellen »Wächter« aufgestellt, die zum Beispiel die Muskellänge feststellen, den Blutdruck messen, die Konzentration der Atemgase im Blut analysieren, die Körpertemperatur

anzeigen oder die Gelenkstellung melden. In der erregenden Vielzahl von Wächtern und Informanden haben korrekte Forscher Ordnung geschaffen und sie in Funktionsgruppen eingeteilt. Sinnesorgane, die eine Hautreizung melden (Druck-, Temperatur-, Schmerzsinn) oder Vorgänge in der Umwelt mitteilen (Auge, Ohr, Gleichgewichts-, Geruchs-, Geschmackssinn), werden als Exterozeptoren bezeichnet. Dagegen heißen die Blutdruck-, Chemo-, Schmerz- und Dehnungsrezeptoren des Körperinnern Enterozeptoren. Schließlich grenzt man noch solche, deren Meldungen reflektorische Veränderungen am gleichen Organ hervorrufen (Muskelspindeln, Sinnesendigungen der Gelenkpfannen), als Propriozeptoren von den übrigen ab.

Früher hat man alle Sinneszellen als Energieumwandler aufgefaßt; zum Beispiel verwandelt das Ohr Schallenergie in elektrische, wie es auch ein Mikrofon tut. Jedoch ist nicht die Umformung der Reizenergie die entscheidende Leistung, sondern die Übertragung einer Botschaft oder Information. Wir wollen das an einigen Beispielen zeigen: Viele Sinnesapparate, wie Bogengänge, Thermorezeptoren oder Blutdruckmesser, senden ununterbrochen rhythmische Impulsströme aus, ohne daß Energie von außen auf sie übertragen wird. Die für diesen ständigen Informationsfluß notwendige Energie liefern Stoffwechselvorgänge der Sinneszelle; die äußeren Reize wie Körperwendungen, Temperatur oder Dehnungen der Gefäßwand steuern lediglich die Prozesse in eine bestimmte Richtung.

Sinnesorgane sind oftmals mangelhafte Dolmetscher; sie übersetzen häufig nur eine bescheidene Auswahl vom babylonischen Gewirr der vielen physikalischen und chemischen Vorgänge um uns herum. So schickt die Sonne ihre Strahlen als elektromagnetische Wellen zu uns, deren Länge von einigen zehntausendstel Millimetern bis zu einigen Metern reicht. Von dieser angebotenen Fülle wählen die Sehzellen nur den winzig schmalen Bereich von acht bis vier zehntausendstel Millimeter aus, den wir als Licht empfinden. Längerwellige Strahlen erregen zwar noch die Wärmerezeptoren der Haut und vermitteln ein wohliges Gefühl beim Sonnenbad, aber für alle anderen elektromagnetischen Wellen, wie die des Rundfunks, des ultravioletten Lichtes und der Röntgenstrahlung, fehlen uns die Empfänger.

Im Gegensatz zu uns Menschen besitzen viele Tiere Sinneszellen, die für einige, uns geläufige Reize unempfindlich sind und dafür auf andere ansprechen, die wir nicht wahrnehmen. Schallwellen von mehr als 20 000 Schwingungen in der Sekunde (Hertz) gelangen oft an unser Ohr. Da wir sie nicht hören können, bezeichnen wir sie als Ultraschall. Fledermäuse und Hunde dagegen können sie gut vernehmen.

Bienen sehen ultraviolettes sowie polarisiertes Licht, für ultraviolette Strahlen sind wir blind, und polarisiertes Licht können wir nicht von unpolarisiertem unterscheiden. Fische besitzen sogar ein Sinnesorgan, das Wasserströmungen anzeigt.

Wie unterschiedlich gleiche Dinge von einzelnen Tierarten wahrgenommen werden können, soll uns folgendes Beispiel lehren: Wenn auf einer Wiese ein Stieglitz und eine Biene auf einer Distel sitzen, werden beide ihre Umwelt völlig anders aufnehmen. Den scharfen Äuglein des Vogels entgeht nichts, was auf der Wiese, der benachbarten Landstraße oder im nahen Gebüsch geschieht. Er erspäht andere Vögel in der Luft und erkennt jedes einzelne Samenkorn auf dem Distelkopf. Die Biene sieht das alles ziemlich unscharf, dagegen kann sie selbst bei bedecktem Himmel den Sonnenstand feststellen. Während dem Stieglitz die Distelblüten bläulichrot erscheinen, sind sie für die Biene tiefblau oder ultraviolet. Die Imme ist völlig taub, für den Vogel ist indes die Luft mit verschiedenen Stimmen erfüllt. Er kann jedoch nicht riechen, auf welcher Blume er sich niedergelassen hat, während das Insekt den Distelduft von anderen Gerüchen unterscheidet. Schließlich schmeckt die Biene den Nektar als eine süße Zuckerslösung, wogegen er dem Distelfink ziemlich fad erscheinen dürfte. Wie Vogel und Insekt hat nun jedes Tier seine eigene Sinneswelt, und wir können sie trotz gleicher Umwelt nicht ohne weiteres einander gleichsetzen.

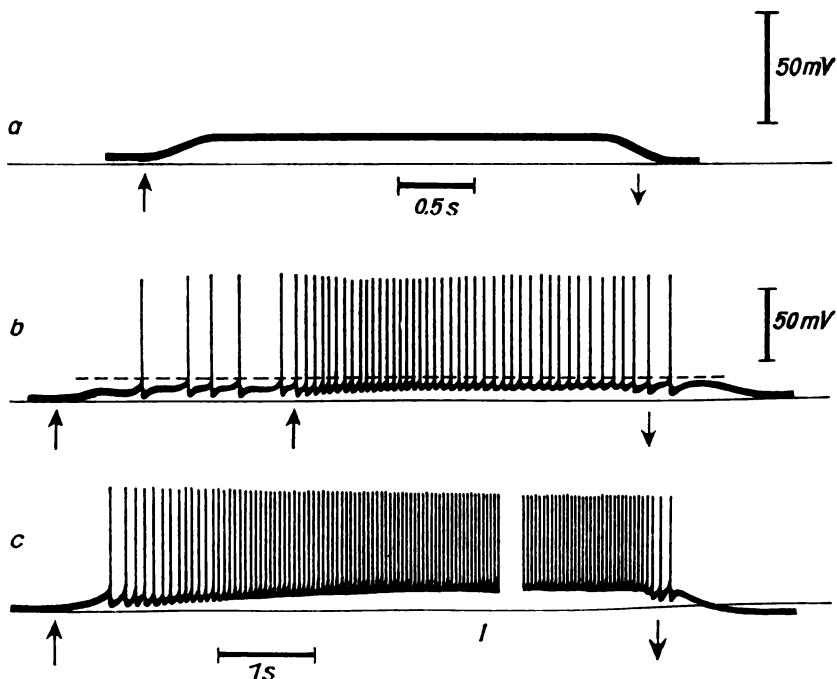
Die tägliche Erfahrung lehrt uns, daß Sinnesorgane nur ganz bestimmte Reizarten aufnehmen: Die Sehzellen verwerten Lichtstrahlen, die Hörzellen Schallschwingungen und die Riechzellen Duftstoffe. Jedes Sinnessystem benötigt eine ihm angemessene (adäquate) Reizart. Fremde Reize können zwar manchmal auch wirksam werden, doch müssen sie dann ungewöhnlich stark sein; so sieht man bei einem Faustschlag gegen das Auge Sterne oder Lichtblitze. Rezeptoren rufen stets nur die ihnen eigene Empfindung hervor, es sind also Dolmetscher, die immer nur in eine Sprache übersetzen.

Ein passender Reiz kann eine Sinneszelle erst erregen, wenn er eine bestimmte Stärke, den Schwellenwert, erreicht. Dann kommt es zum Aussenden von Erregungsimpulsen am Rezeptor und häufig auch zum Auftreten von Empfindungen im Gehirn. Auch in dieser Hinsicht unterscheiden sich die Sinnesorgane von Mensch und Tier. Ein Hund hört leiseste Geräusche, die wir nie vernehmen, und deshalb eignet er sich als Wächter im Hof; außerdem wittert er auch noch viel schwächere Ausdünstungen als der Mensch, so daß er zum Verfolgen von Fährten gebraucht werden kann. Schmetterlinge schmecken noch

Zuckerlösungen, die wir als pures Wasser beiseitestellen würden, und Klapperschlangen nehmen schon Temperaturänderungen von einem tausendstel Grad Celsius wahr.

Die Tätigkeit einer Sinneszelle besteht im Umformen des Reizes in den Geheimcode der Erregung. Physiologen haben mit Ableiteelektroden Rezeptoren an verschiedenen Stellen »angezapft« und so das Geheimnis der Übermittlung aufgeklärt. Sie entdeckten, daß die Chiffrierung entweder in den kurzen, verästelten Fortsätzen (Dendriten) einer Sinneszelle oder im Zelleib selbst geschieht. Dabei wird an den Dendriten ein Lokalpotential (Rezeptor- oder Generatorpotential) erzeugt, das im Zellkörper und der anschließenden Nervenfaser das Ruhepotential erniedrigt. Sobald dieses um einen ganz bestimmten

Elektrische Erscheinungen am Dehnungsrezeptor eines Krebses. a Eine schwache Zerrung (durch Pfeile markiert) ruft ein unterschwelliges Rezeptorpotential hervor; b eine zunehmend stärkere Dehnung (erster und zweiter Pfeil) läßt eine Serie von Aktionsströmen von steigender Frequenz entstehen; c forschreitend stärkere Dehnung, beim Strichzeichnen ist die größte Reizstärke erreicht



Betrag herabgesetzt worden ist (Rezeptorschwelle), wird eine Serie von Aktionsströmen als Signal am Axonhügel ausgelöst. Wie diese Prozesse im einzelnen ablaufen, wollen wir jetzt genauer darstellen.

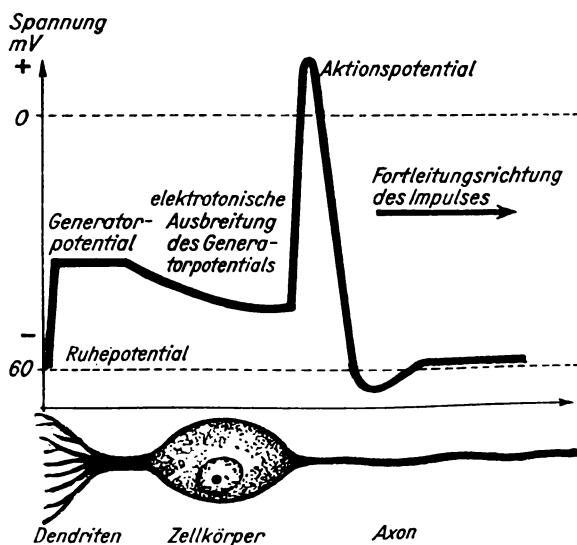
Während der Informationscode selbst schon in den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts entschlüsselt wurde, hat man den eigentlichen Chiffrierungsvorgang, die Umwandlung des Reizes in das Rezeptorpotential, erst 30 Jahre später aufklären können. Eine der erfolgreichsten Forschergruppen wählte für die Untersuchungen Druckrezeporen (Pacinische Körperchen) aus dem Darmgekröse (Mesenterien) einer narkotisierten Katze. Um die knapp ein Millimeter langen Rezeptoren in den zellophanartig durchsichtigen Häuten zu entdecken, legten sie kleine Mesenterienstückchen unter ein Mikroskop. Sobald sie ein Körperchen erblickten, lösten sie es mit besonders spitzen oder messerartig geschliffenen Nadeln aus den bindegewebigen Häuten heraus. Das fertige Präparat übertrugen sie auf eine Plexiglasscheibe, die in der Mitte von einem feinen, nur ein viertel Millimeter breiten Luftspalt durchbrochen war. Links und rechts von diesem Spalt war je eine winzige Vertiefung angebracht. Mit einigen geschickten Handgriffen dirigierten sie den Rezeptor so hin, daß das Körperchen in der einen Mulde, die Austrittsstelle des Nerven über dem haarfeinen Spalt und der Neurit in der anderen Aushöhlung lagen. Damit dieses hauchzarte Gebilde nicht eintrocknete, wurde es mit Paraffinöl bedeckt. An beiden Vertiefungen waren besonders präparierte (unpolarisierbare) Silberelektroden angebracht, die das Rezeptorpotential aufnahmen und einem Registriergerät zuleiteten. — Zur Reizung des Druckkörperchens benutzten die Forscher ein kompliziertes elektronisches Gerät, das elektrische Schwingungen erzeugte, die von einem Salzkristall in Druckstöße umgewandelt wurden. Diese Stöße bewegten einen borstenstarken Glasstab, der in jeder gewünschten Druckstärke, mal schwach oder mal kräftig auf das Körperchen tippte.

Ehe wir schildern können, was diese Wissenschaftler entdeckt haben, müssen wir uns den Aufbau des Körperchens betrachten, damit wir dann die Vorgänge besser verstehen. Im Elektronenmikroskop sieht man, daß das Pacini-Körperchen aus vielen saftreichen Bindegewebsringen besteht, die sich wie die Hälften einer Zwiebel um das Rezeptorende legen. Das Axon durchzieht fast das gesamte Lamellenkörperchen; es ist am oberen Ende »nackt«, wird aber bald hinter der Austrittsstelle von einer Markscheide umhüllt sowie mit ein oder zwei Ranvierschen Schnürringen versehen. Die Lamellen dienen nur dem Schutz des Fäserchens; wenn man sie vorsichtig entfernt, bleibt die Reizbarkeit der Nervenendigung erhalten.

Reizempfindlich ist nur das letzte, nackte Faserstückchen, das dendritische Rezeptorende. Ein schwacher Druck verformt vorübergehend das Molekulargefüge der Nervenmembran, so daß Ionen ein- und austreten und das Rezeptorpotential aufbauen können. Je stärker der Druck wird, um so länger wird die deformierte Membranstrecke und um so größer auch das Generatorpotential (Amplitudenmodulation).

Bei ihren Experimenten fand die bereits erwähnte Forschergruppe, daß sich während eines geringen Druckstoßes das Ruhepotential um wenige tausendstel Volt vermindert. Diese geringe Depolarisation ist das Rezeptorpotential; es pflanzt sich jedoch nicht fort, sondern bleibt an Ort und Stelle. Es wirkt aber wie jede normale elektrische Spannungsquelle, so daß sich ihre Stromfäden vom unbedeckten Nervenende bis zum ersten Schnürring passiv (elektrotonisch) und blitzschnell, mit Lichtgeschwindigkeit, ausbreiten. Auf dieser Strecke sinkt die Höhe des Potentials aus mehreren Gründen: Einmal »schlucken« der Lamellenkörper und das übrige Gewebe als elektrische Leiter einen Teil der Spannung weg. Zum anderen kann die Nervenmembran wegen ihres geringen elektrischen Widerstandes und ihrer ziemlich geringen Kapazität den Rest der Spannung nicht halten.

Eine am Dendriten ankommende Erregung erzeugt dort und im Zellkörper ein Generatorpotential, das im Axon einen fortgeleiteten Aktionsstrom entstehen läßt



Drückt man stärker auf das Tastkörperchen, nimmt das Ruhepotential weiter ab, aber man sagt hierzu: Das Rezeptorpotential steigt an. Sobald jedoch der kritische Schwellenwert überschritten wird, bildet es in der Nervenfaser eine Impulsserie. Damit ist das Rezeptorpotential zum Generatorpotential (Bildungspotential) geworden.

Im Rezeptorpotential stecken mehrere Meldungen über den Reizdrin: Es setzt mit Reizbeginn ein, schießt steil in die Höhe (überschießende Erregung), sinkt schnell auf einen festen Mittelwert (Adaptation zum stationären Dauerwert) und bricht bei Reizende plötzlich ab, oder aber es verwandelt sich vorübergehend in eine Hyperpolarisation (überschießende Hemmung). Die überschießende Erregung ist um so höher, je stärker und schneller gedrückt wird, und auch der stationäre Dauerwert steigt mit dem Druck an. Da das Generatorpotential also je nach der Druckstärke mal zu- oder abnimmt, gehorcht es nicht dem Alles-oder-nichts-Gesetz.

Jede Informationsübertragung beruht auf der Aussendung und Weitergabe eines Signals. In der Telegrafie verwendet man dazu Punkt und Strich, und die so verschlüsselten Nachrichten müssen nach ihrer Ankunft wieder vom Empfänger entschlüsselt werden. Die Sinneszellen benutzen zur Chiffrierung nur ein einziges Signal, das Aktionspotential, das dann über den »Telegrafendraht« der Nervenfaser zum Empfangszentrum im Gehirn geleitet und dort dechiffriert wird. Der Rezeptor mitsamt dem Neuriten ist somit der einfachste Bestandteil im Nachrichtensystem des tierischen und menschlichen Körpers.

In den zwanziger Jahren gelang es Lord Adrian in Cambridge als erstem, solche Nachrichtenimpulse am Beinerven des Frosches zu registrieren. Für diese Pioniertat und die gleichzeitige Enthüllung des Informationscodes wurde er mit dem Nobelpreis geehrt und in den Adelsstand erhoben. Er konnte als erster die alltägliche Erfahrung erklären, daß die Intensität unserer Empfindungen mit der Stärke des äußeren Reizes wächst: Nähern wir uns einem Preßlufthammer, wird das Rattern immer lauter, und wenden wir uns einem Ofen zu, so durchpulst uns immer stärker seine wohlige Wärme. Trotz dieser einfachen Beziehung hat es Lord Adrian außerordentlich viel Mühe gekostet, dahinterzukommen, worauf diese Abhängigkeit letzten Endes beruht. Die Schwierigkeit liegt nicht in der Sinneszelle, sondern im Verhalten des Nerven. Die Aktionspotentiale besitzen nämlich wesentlich andere Eigenschaften als das Generatorpotential: Sie haben stets die gleiche Höhe, folgen demnach dem Alles-oder-nichts-Gesetz und können auf diese Art nicht die Größe des Reizes wiedergeben. Was es

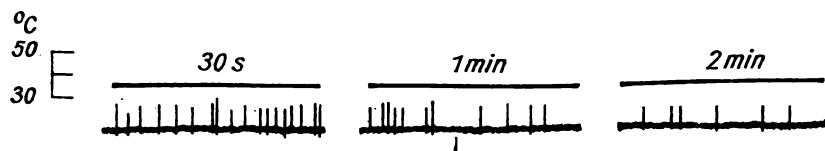
mit diesem, schon so oft erwähnten Gesetz auf sich hat, soll uns das Beispiel einer Patrone in einem Maschinengewehrgurt zeigen.

Eine Patrone »geht los«, wenn man auf ihr Zündplättchen schlägt. Ist der Schlag schwach, passiert nichts; klopft man stark genug, explodiert sie, und selbst wenn man stärker zuschlägt als erforderlich, geschieht nicht mehr. Die Patrone explodiert also völlig oder gar nicht. Mit dem Schuß verliert sie ihre Feuerwirkung. Die Feuerkraft einer Waffe kann aber mit einem Patronengurt gesteigert werden, den man beispielsweise in ein Maschinengewehr einlegt. Obwohl jede Patrone wieder dem Alles-oder-nichts-Gesetz gehorcht, kann man jetzt schnelle oder langsame Salven abgeben. Das tun auch die Nervenfasern.

Lord Adrian entdeckte, daß die Anzahl der Aktionsströme um so größer ist, je stärker die Sinneszelle gereizt wurde. Er gab dazu auch die einzige richtige Erklärung: Die Botschaft über die Reizstärke wird vom Nerven in einem Frequenzcode verschlüsselt und so weitergegeben. In der Rundfunktechnik ist diese Art der Informationsübermittlung als »Frequenzmodulation« bekannt. Dieser zweite Nachrichtenschlüssel ist von genialer Einfachheit: Die Aktionsstromfrequenz ist nämlich ein getreues Abbild der ersten Verschlüsselung, des Generatorpotentials und damit auch der Reizgröße.

Auf einen Regentropfen, der unser Gesicht trifft, reagieren Kälterezeptoren anfänglich mit einer hohen Signalfrequenz, die aber sehr rasch wieder abklingt. Dieser Rückgang wird als Anpassung (Adaptation) an den Reiz bezeichnet. Sie ist nicht das Zeichen einer Rezeptormüdigkeit, da jeder erneute Tropfen mit einem neuen Frequenzanstieg beantwortet wird. Von unseren Sinnen passen sich die

Adaptation einer Kältefaser: Trotz anhaltender Kühlung nimmt der Impulsstrom allmählich ab



einzelnen Organe unterschiedlich an: rasch adaptieren Berührungsrezeptoren, langsam die Muskelspindeln oder Gelenkrezeptoren.

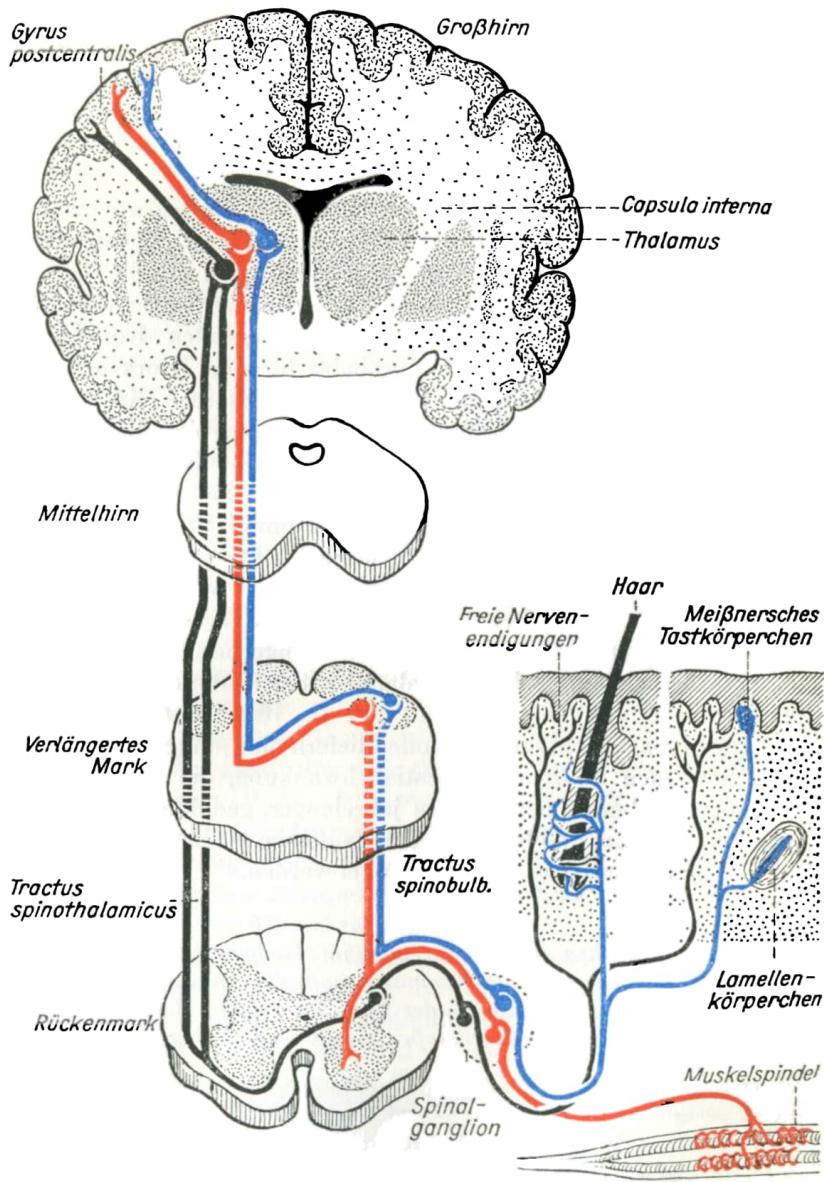
Erst in neuerer Zeit hat man herausgefunden, daß die Nachrichtenfunktion verschiedener Sinnesapparate durch rückläufige (efferente) »Kabel« ganz nach Bedarf verbessert oder verschlechtert werden kann. Beispielsweise verstellen bei den Muskelspindeln motorische Gammafasern die Empfindlichkeit des Meßapparates. Auch in die Lamellenkörperchen ziehen dünne efferente Fasern (C-Fasern), die man verdächtigt, das Generatorpotential und damit die Druckempfindlichkeit des gesamten Rezeptors zu verändern.

Tor zum Bewußtsein

Die technische Nachrichtenübermittlung im Fernsprechverkehr von Kontinent zu Kontinent benutzt ein gewaltiges Kabel, das sehr viele, gegeneinander isolierte Leitungen enthält, damit für jedes Gespräch auch eine Einzelleitung zur Verfügung steht. Jedes Sinnessystem verfügt ebenfalls über ein Kabel, den Nerv, mit vielen Einzelleitungen — den Neuriten. Die Kabeldicke kann verschieden sein: Im Hörnerv mancher Nachtschmetterlinge liegen nur zwei Fasern, bei Zikaden über 1 000 und bei Vögeln sowie Säugetieren je nach der Körpergröße 5 000 bis 30 000. Die Zahl der »Informationskanäle« bestimmt die Leistungsfähigkeit eines Nachrichtensystems. Bei schwachen Sinnesreizen werden nur wenige Kanäle »geöffnet«, während bei stärkeren immer mehr passierbar werden. Ein Sinn verfügt nämlich über empfindliche Rezeptoren, die Schwellenreize übermitteln und über unempfindliche, die den übrigen Bereich erfassen.

Wenn eine Faser im Nervenzentrum anlangt, splittert sie sich in viele Ästchen auf, die alle mit einer Synapse enden. Diese winzigen Endknöpfchen übertragen ihre Botschaft entweder auf die Dendriten oder den Zelleib des nächsten Neurons. Bei dieser Übermittlung wird die Impulsfrequenz in ein Synapsenpotential umcodiert, das in der nächsten Nervenfaser wieder in einen Impulsstrom rückverwandelt wird. Jener ständige Wechsel von Lokalpotential und Aktionsstromfrequenz wird beibehalten, bis die Erregung an ihrem Ziel, dem Gehirn, angelangt ist. Die Zahl der Umschaltstellen (Neurone) ist von Sinnesorgan zu Sinnesorgan und auch für das gleiche Organ bei den einzelnen Tierarten verschieden.

Hinter der ersten Umschaltstelle liegen die Kanäle nicht mehr fein säuberlich nebeneinander wie im Nerven, sondern bilden ein ver-



Darstellung der Leitungsbahnen der Hautsinne und der Muskelspindeln beim Säugetier

schlungenes Netzwerk. Diese Vermaschung erfolgt nach ziemlich strengen Regeln: In den untersten Stationen überwiegt die Verknüpfung (Konvergenz), und in den oberen spalten sich die Verbindungen immer mehr auf (Divergenz). So wächst in der Hörbahn des Rhesusäffchens die Zahl der Nervenzellen von 30 000 im ersten bis auf rund zehn Millionen im letzten Neuron.

Wie eine Sinnesbahn im einzelnen aufgebaut ist, wollen wir uns am Beispiel der Hautsinne (Druck, Temperatur, Schmerz) genauer ansehen: Im Rückenmark von Mensch und Affe befinden sich die Bahnen für den Schmerz- und Temperatursinn in seitlichen sowie vorderen (ventralen) Faserbündeln auf der gegenüberliegenden Körperseite (Vorderseitenstrangbahn). Die Leitungsbahn für den Drucksinn verläuft in den hinteren (dorsalen) Strängen der gleichen Körperseite (Hinterstrangbahn). Meldungen aus dem Kopfgebiet liefert der N. trigeminus. Alle diese Bahnen laufen im Zwischenhirn (Thalamus) zusammen. Die Vereinigung geschieht stets so, daß sich sämtliche Sinneskanäle eines Körperteils an einer bestimmten Stelle des Thalamus sammeln. Diese erstaunliche Tatsache konnte man durch elektrische Registriermethoden ans Licht bringen. Wenn man den Thalamus eines narkotisierten Äffchens mit Makro- oder Mikroelektroden abtastet und gleichzeitig seine Wange berührt oder kühl, kann man feststellen, welcher Thalamusteil mit diesen Tast- oder Kälterezeptoren verbunden ist und auf die Reize mit elektrischen Entladungen reagiert. Makroelektroden liefern eine »langsame«, einige zehntel Sekunden dauernde Potentialschwankung, die hier als Reaktionspotential bezeichnet wird. In jahrelanger, geduldiger Forscher-tätigkeit erfuhr man, daß bei Affen die Hautsinne im hinteren, unteren (ventrobasalen) Thalamusteil umgeschaltet werden.

Schema der sensorischen Körpervertretung im Thalamus von Kaninchen, Katze und Affe. Während beim Kaninchen noch der Trigeminus der wichtigste sensible Nerv ist und dadurch der Kopf den größten Raum einnimmt, sind bei Katze und Affe die Gliedmaßen zunehmend stärker vertreten

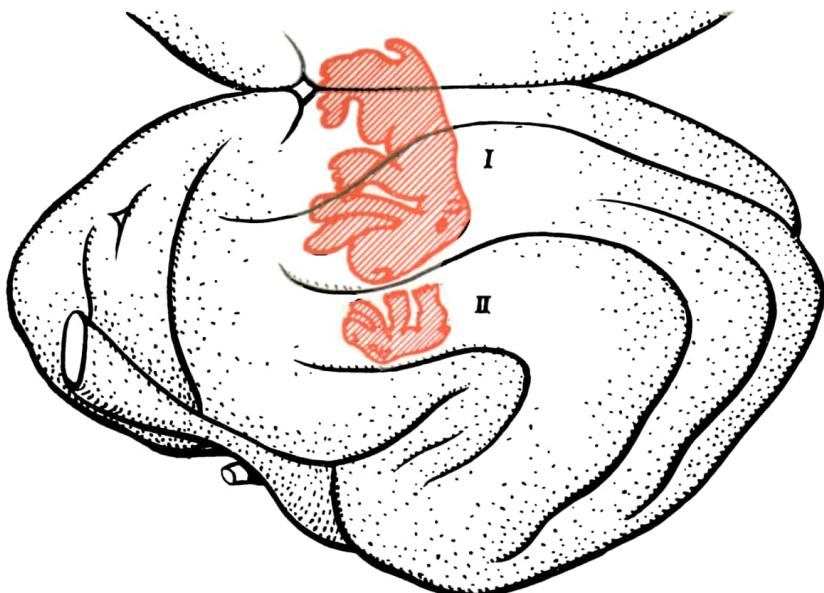


Diese »Körperabbildung« ist jedoch unscharf und verzerrt, genau so wie es eine Porträtaufnahme von uns sein würde, die wir von einem Zerrspiegel, etwa dem Rückspiegel eines Autos, machen, dabei noch die richtige Entfernungseinstellung vergessen und beim Auslösen zusätzlich gewackelt haben. Wir erhalten dann ein verschwommenes Bild, auf dem unsere Nase knollig groß, der Kopf gewaltig und der übrige Körper winzig erscheinen. So ähnlich ist auch das Äffchen »abgebildet«: es liegt quer, mit dem Bauch nach unten. Sein Körperchen erscheint als Monstrum: Gesicht, Mund und Greifhände sind gewaltig vergrößert, und der Rumpf ist sehr zusammengeschrumpft.

Vom Thalamus ziehen Fasern zur Hirnrinde, der letzten Station dieser Sinnesbahn. Dort findet man ähnliche »Bilder« wie im Zwischenhirn, ebenfalls unscharf, verzerrt, aber meistens größer, weil mehr Ganglienzellen zur Verfügung stehen. Die Wiedergabe erfolgt so, als ob die Karikatur des Thalamus als Diapositiv benutzt und von einem Bildwerfer auf die Wände der linken und rechten Rindenhälfte projiziert würde. Man spricht deshalb allgemein von Projektionsstellen der Sinnesorgane auf die Gehirnoberfläche. In unserem Fall sind die Verhältnisse jedoch etwas komplizierter. Im Thalamus ist das Äffchen noch räumlich angeordnet, es ist also auch in der Tiefe des Zwischenhirns nachzuweisen, während es auf der Rinde nur als flächenhaftes Bild erscheint. Außerdem müßten im Thalamus nämlich zwei Projektoren stehen: Der eine entwirft sein Bild in der ersten Körperfühlsphäre (somatische Area I), der zweite — ein noch verschwommeneres Bild — auf der gleich darunter gelegenen zweiten Körperfühlsphäre (somatische Area II). Das Rindengebiet, in dem das erste Körperfeld liegt, heißt hintere Zentralwindung (Gyrus postcentralis). Dort ist das Äffchen so wiedergegeben, daß es mit dem Kopf nach unten hängt und daß das Gesicht zum Stirnpol des Gehirns weist. Ähnliche Verhältnisse gelten auch für den Menschen.

Je nach der biologischen Bedeutung des Tast-, Druck- und Schmerzsinnes sind die Projektionsfelder im Gehirn entweder groß oder klein. Beispielsweise hat die tastempfindliche Schnauze beim Schwein ein großes Gebiet erhalten, während die übrige, recht derbe Körperhaut nur kümmерlich vertreten ist. Katze und Hund, die ihre Vorderfüße geschickt beim Beutefang und Fressen zu bewegen wissen, haben für sie ein besonders großes Areal reserviert, wogegen die Beine der Huftiere, die nur zum Gehen und Stehen benutzt werden, recht kleine Feldchen abbekommen haben.

Die Vermittlung von Empfindungen ist nur eine und häufig nicht einmal die wichtigste Aufgabe der Sinnesorgane. Wir Menschen be-



Anordnung der beiden Körperfühlsphären auf der Hirnrinde des Hundes. Seitenansicht, Stirnpol links, die Innenseite der Hemisphäre ist nach außen oben geklappt

sitzen Rezeptoren, deren Endstationen nicht einmal den Thalamus erreichen (Presso- sowie Chemorezeptoren des Kreislaufs, Dehnungsrezeptoren der Lunge). Von deren Meldungen erfahren wir nichts, sie werden außerhalb unseres Bewußtseins verwertet. Auch die Seh- und Hörbahn enthält Teile, die vor dem Thalamus enden und Reaktionen auslösen, die von keiner Empfindung begleitet sind, wie den Pupillenlichtreflex oder die Kopfwendungen beim Richtungshören. Erst Erregungen, die über diesen Gehirnteil hinaus geleitet werden, nehmen wir bewußt wahr. Wegen dieser Tatsache hat man den Thalamus häufig als das Tor zum Bewußtsein bezeichnet.

Welche Prozesse in der Rinde ablaufen müssen, damit uns Sinnesreize bewußt werden, ist wenig bekannt. Bisher wissen wir, daß eine bestimmte Information immer die gleiche Anzahl von Ganglienzellen erregt, so daß für jede Botschaft ein ganz bestimmtes »Erregungsmuster« entsteht. In einigen Versuchen hat man eine größere Anzahl von Nervenzellen eines Rindenbezirkes über Verstärker mit je einem Lämpchen verbunden, die sofort aufflammten, wenn eine Erregung eintrat. Hierbei beobachtete man, daß sich bei einer Reizänderung

einige Lämpchen ein- und andere ausschaltet, so daß ein interessantes Blinkfeld entstand. Von dieser komplizierten, aber uns immer noch unverständlichen Arbeitsweise ahnte schon der berühmte Nervenphysiologe und Nobelpreisträger Sherrington einiges. Er beschrieb einmal das Neuronennetz als »verzauberten Webstuhl, auf dem Millionen Schiffchen (die Nervenimpulse) rasch wie der Blitz ein flüchtiges, immer wichtiges, wenn auch schnell vergängliches Motiv weben, eine schillernde Harmonie winzig kleiner Arabesken«.

Die Erfindung des Monsieur Braille

In unwegsamem Gelände, zur Nachtzeit oder im dunklen Bau oder bei der Nahrungssuche leistet der Tastsinn einem Tier unschätzbare Dienste. Da er so häufig und vielfältig zur Orientierung eingesetzt wird, hat die Natur den Tierkörper ringsum mit Tastorganen umgeben und für Sonderleistungen extra empfindliche Anlagen geschaffen.

Am weitesten verbreitet ist ein sehr einfaches Rezeptorsystem, die freie, druckempfindliche Nervenfaser, die, in viele feine Endzweige aufgesplittert, in der Haut regelrechte Netze bildet. Bei Fröschen überziehen sie den gesamten Körper, aber bei Kröten liegen sie nur in den Hautwarzen, so daß die Zwischenräume gefühllos sind. Auch unser Körper ist mit einer Vielzahl dieser Nervenästchen bedeckt. Wir möchten zwar schwören, daß die gesamte Haut tastempfindlich ist, aber eine genaue Untersuchung zeigt deutlich, daß es Druckpunkte und taube Zwischenräume gibt. Von unserer halben Million Druckrezeptoren entfallen besonders viel auf Hände und Gesicht.

Durch den Zusatz eines Körperhaares kann die Empfindlichkeit eines Druckpunktes gewaltig verbessert werden. Bei seiner Berührung wirkt es wie ein Hebel und verstärkt den Reiz. Das gilt besonders für die langen Schnurrhaare an der Schnauze von Maus, Katze und anderen Tieren. Die Haarwurzeln sind von A- und C-Fasern umspunnen, die schon beim leisesten Antippen sekundenlang ihre Impulse aussenden. Während die A-Fasern aber ziemlich rasch ihre Meldung beenden, adaptieren die C-Fasern nur sehr schlecht. Welche Bedeutung das für ein Tier hat, ist bis heute noch nicht bekannt.

Der dritte häufige Typ sind die Lamellenkörperchen. Als Pacinische Körperchen findet man sie in der Haut, den Knochenhäuten sowie den Eingeweiden und als Herbstsche und Grandrysche Körperchen in Schnabelspitze und Zunge von Vögeln. Sie alle adaptieren außergewöhnlich rasch. Als man ein Pacinisches Körperchen filmte und dann

die Aufnahmen langsam ablaufen ließ, sah man, daß ein kurzes Berühren die Schalen so verformte, daß sie auf die Nervenmembran drückten; beim Dauerdruck wirkten die Hüllen dagegen wie ein Polster, sie verteilten ihn und machten ihn so unwirksam. Auch wir haben auf der Haut nur beim Eindrücken und Loslassen eine Tastempfindung, während ein gelinder, gleichmäßiger Druck nicht gespürt wird.

Die wichtigsten Tastorgane der Krebse und Insekten sind die Kopffühler mit ihren zahlreichen Sinnesendigungen. Ein Flußkrebs steckt seine langen Antennen aus den Uferhöhlen heraus und stellt fest, ob sich eine Beute oder ein Feind nähert. Insekten bedienen sich neben den Fühlern noch zahlreicher Tasthaare, die aus vielen Spalten des Panzers, vor allem den Gelenken zwischen Kopf und Brust oder Brust und Hinterleib hervorragen. Besonders extravagante Anlagen sind die Barteln des Zwergwesels. Er läßt diese langen, fleischigen Anhänge über den Boden gleiten und tastet so das Bachbett auf Unebenheiten, Schlupflöcher oder andere interessante Objekte ab.

Tief versteckt in den Gelenkkapseln liegen Druckrezeptoren, die dem Körper die Stellung seiner Glieder mitteilen. Einige von ihnen sind strauchförmig verzweigte Nervenendigungen, andere wiederum ähneln den Pacinischen Körperchen. Wenn wir unsere Finger krümmen, um den Bleistift zu fassen, werden die Schnelligkeit dieser Bewegung und der Beugungswinkel von der überschießenden Erregung dieser Rezeptoren mitgeteilt, während die endgültige Gliederstellung mit der stationären Impulsfrequenz signalisiert wird. Da Gelenkrezeptoren nur sehr langsam adaptieren, sind sie in der Lage, auch die Festigkeit des Zugriffs zu prüfen. Bei den geringsten Stellungsänderungen während des Schreibens verwandelt sich der Dauerstrom sofort wieder in eine überschießende Erregung. Daneben melden noch Muskelrezeptoren die Gliedstellung, so daß uns beide Sinnessysteme zusammen mit den Augen über die richtige Schreibbewegung informieren. Jedem Abc-Schützen fällt es schwer, dieses Informationsmuster zu lernen; es dauert lange, bis er saubere Buchstaben und nicht nur ein Gekrakel zustande bringt.

Ernst Weber hat vor mehr als 100 Jahren einen Versuch durchgeführt, der zunächst wie ein spielerischer Zeitvertreib aussah, in Wirklichkeit aber zu einer wichtigen Erkenntnis führte. Er legte sich auf jede Hand ein Gewichtsstück und versuchte, bei geschlossenen Augen das schwerere zu fühlen. Das probierte er so lange aus, bis er den geringsten wahrnehmbaren Unterschied festgestellt hatte. Legte er auf die eine Hand 100 p, so mußte er auf die andere 104 p geben, oder begann er mit 200 p beziehungsweise 300 p, so mußte er auf die

andere Seite 208 p beziehungsweise 312 p legen. Obwohl die Zusatzgewichte immer schwerer wurden, war doch der prozentuale Anteil am Vergleichsgewicht mit vier Prozent unverändert. Den eben erkennbaren Unterschied nannte er die Unterschiedsschwelle. Nach ihm haben noch andere Forscher derartige Schwellen für weitere menschliche Sinne gemessen und beispielsweise für den Lichtsinn ein Prozent, für den Gehörsinn zehn Prozent gefunden. — 25 Jahre später befaßte sich Gustav Fechner noch einmal mit dem Weberschen Gesetz, da er einige Unstimmigkeiten entdeckt hatte. Bei ganz leichten oder sehr schweren Gewichten war die Unterschiedsschwelle nämlich höher als vier Prozent. Er widersprach, daß es eine einfache (lineare) Beziehung zwischen dem Zusatzreiz und der Empfindung gibt, und bewies, daß es sich um eine komplizierte (logarithmische) Abhängigkeit handelt. Trotzdem blieb das Kernstück seines Gesetzes die Webersche Erkenntnis. Er erweiterte sie jedoch so, daß sie für alle Reizstärken und viele Sinne gültig wurde.

Ernst Weber machte noch eine zweite interessante Beobachtung. Er behauptete, daß ein kalter Taler in der geschlossenen Hand schwerer wirke als ein warmer. Nachdem man lange über diese »Einbildung« gelächelt hat, konnte man vor wenigen Jahren beweisen, daß er sich nicht geirrt hatte. Als man bei einem Menschen einen dünnen Hautherv des Unterarmes in Einzelfasern aufspaltete, um von ihnen Aktionsströme abzuleiten, fand man neben echten Druck-, Temperatur- und Schmerzfasern auch solche Neurite, die sowohl bei einer Berührung als auch bei einer Abkühlung Impulse aussandten. Da sie aber für Tastreize empfindlicher waren als für Kälte, mußten es temperaturempfindliche Druckfasern sein. Darüber war man sehr erstaunt, da normale Druckfasern ja nie auf Kälte reagieren und Kältefasern nicht auf Druck. Dieser Versuch bewies, daß es neben den echten (spezifischen) noch unechte (unspezifische) Druckfasern gibt. Wir verstehen jetzt auch Webers Wahrnehmung: Der kalte Taler hatte in den unspezifischen Fasern mehr Impulse ausgelöst als der warme, so daß der Auswertapparat im Gehirn fälschlich einen stärkeren Druck meldete.

Der französische Blindenlehrer Louis Braille hat sich im vorigen Jahrhundert Gedanken gemacht, wie man den Tastsinn Blinden nutzbar machen könnte. Er verfiel darauf, weil wir mit den Händen die Beschaffenheit von Oberflächen erkennen können und sie deshalb auch zum Entziffern einer Tastschrift gebrauchen könnten. Seine international eingeführte Blindenschrift besteht aus »Buchstaben«, die als Höcker aus dem Papier herausragen. Sämtliche »Buchstaben« lassen

sich in einem Rechteck mit sechs Punkten unterbringen, die in zwei senkrechten und drei waagerechten Reihen angeordnet sind. Bei dem einen Schriftzeichen ragen diese, beim anderen jene Höcker hervor, so daß sie der Blinde gut ertasten kann. Obwohl dieses Lesen drei bis vier Mal länger dauert als das normale, können die benachteiligten Mitmenschen dadurch in alle Wissensgebiete eindringen und sich ihr Leben schöner und inhaltsreicher gestalten.

Reflexe, die von Tastsinnesorganen ausgelöst werden, spielen im Leben wirbelloser Tiere, vor allem der Insekten, eine große Rolle. Ein Maikäfer, den wir vom Baum geschüttelt haben und der dabei auf den Rücken fiel, strampelt so lange, bis er sich an einem Stöckchen festkrallen und mit einem plötzlichen Ruck umdrehen kann. Dieser Umdrehreflex wird dann ausgelöst, wenn die Berührungsreize an seinen Zehen fehlen. Der Käfer unterbricht sofort das Strampeln, wenn wir ihm nur ein Blatt hinhalten, an dem er sich festklammern kann. — Fliegen kann man über einen ähnlichen Reflex in heikle Konflikt-situationen bringen. Dazu müssen wir nur wissen, daß sie nicht zugleich laufen und fliegen können. Eine Stubenfliege, die wir vorsichtig mit dem Rücken an einem Stab festkleben, beginnt sofort mit den Flügeln zu schwirren, wenn wir sie frei in der Luft halten. Sie hört sofort damit auf, wenn wir ihr ein Papierkugelchen zwischen die Beine halten. Gleich nach der ersten Berührung beginnt sie auf der Kugel zu »laufen«, das heißt, sie dreht sie geschwind nach hinten, so daß die Beine scheinbar vorwärts trippeln. Diese gegenseitige Reflexsperre ist auch der Grund dafür, daß wir noch nie eine Fliege mit einem Körnchen Zucker in der Luft gesehen haben.

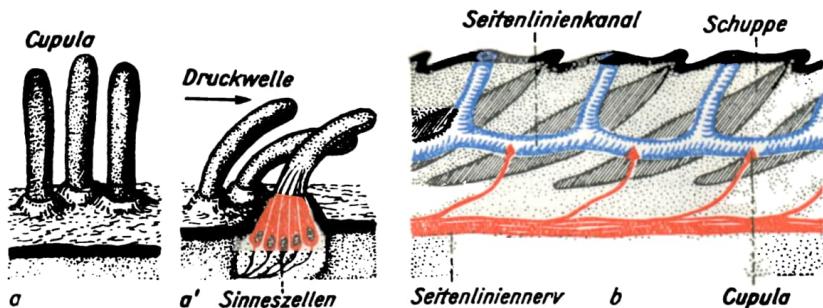
Tastreize sind auch für das allgemeine Verhalten neugeborener Affen von entscheidender Bedeutung. Man hat Rhesusäffchen die Mutter weggenommen und ihnen eine Attrappe als »Ersatzmutter« in den Käfig gestellt. Einige erhielten »Mütter« aus Maschendraht, andere aus Schaumgummi, der noch mit flauschigem Stoff überzogen war. In beide war eine Milchflasche eingefügt, so daß die Äffchen dort stets Nahrung vorfanden. Das Kleine mit der Maschendrahtramme suchte sie nur zum Trinken auf. Es flüchtete aber bei jedem Schreck schreiend in eine Ecke, versteckte sein Gesicht hinter den eigenen Händen und ließ sich durch nichts bewegen, wieder hervorzukommen. Die Plüscha-mutter war dem anderen Äffchen nicht nur eine Milchquelle. Es schmiegte sich häufig an und verbrachte festgeklammert einen großen Teil des Tages bei ihr. Bei jeder Bedrohung war sie seine Zufluchtsstätte. Nach einiger Zeit wurde es neugierig und häufig sogar wagemutig. Es verließ seine »Mutter«, stahl sich an die furchteinflößenden

den Gegenstände der Umgebung heran und untersuchte sie erst zögernd und dann immer kecker. Seine »Mutter« schien ihm Selbstvertrauen eingeflößt zu haben, während das andere Affenbaby »mutterseelenallein« hilflos und verschüchtert war und in seiner Entwicklung zurückblieb.

Tastrezeptoren melden nicht nur einen einmaligen Druckstoß, sondern auch Erschütterungen oder Vibrationen. Haarrezeptoren oder freie Nervenendigungen übertragen Schwingungen bis zu 150 in der Sekunde und Pacinische Körperchen sogar bis 600 oder 1000 in der Sekunde. Reflexe, die von Erschütterungsreizen ausgehen, sind uns gut bekannt. Wenn eine Fliege in unserem Gesicht herumkrabbelt, empfinden wir ein Kitzeln, so daß wir uns automatisch kratzen. Viele Tiere benutzen den Kratzreflex zur Bekämpfung von Parasiten. Jeder hat schon einen Dorfhund beobachtet, wie er geschwind seine Pfote bewegt, um sich von seinen Plagegeistern, den Flöhen, zu befreien.

Einige Wirbellose besitzen einen vorzüglichen Erschütterungssinn, von dem wir leider noch nicht die Rezeptoren kennen. Im Spätsommer kann man am sonnigen, sandigen Hang eines Kiefernwaldes kleine Trichter beobachten, die nicht größer sind als der Fruchtbecher einer Eichel. Am Grunde eines Trichters lauert die häßliche, schwarz und weiß gefleckte Larve der Ameisenjungfer, der Ameisenlöwe. Seinen Körper verbirgt er so gut, daß nur die Spitzen der gewaltigen Beißzangen aus dem Sand herausragen. Wenn wir geduldig an seinem Bau ausharren, sehen wir, wie eine unvorsichtige Ameise den Rand betritt, in die Fallgrube stürzt und nach einem wirbelnden Kampf das Opfer des Ameisenlöwen wird. Eine andere Ameise, die sich noch am Trichterrand abfangen kann, wirft einige Sandkörnchen in die Tiefe. Auf diese leichte Erschütterung reagiert der plumpen Ameisenlöwe blitzschnell. Er schleudert mit seinem breiten Kopf Sand in die Höhe, der eine Lawine auslöst, welche die Ameise in die Tiefe reißt.

Fische und wasserbewohnende Lurche haben besondere Tastsinnesorgane, die nicht nur auf eine direkte Berührung reagieren, sondern sogar auf den Stauungsdruck des Wassers, der vor festen Gegenständen auftritt. Diese Ferntastorgane melden die Ufer- oder Bodennähe, Löcher, Steine, Wasserpflanzen, einen pfeilschnell herannahenden Raubfisch und eine zappelnde Beute. Fische finden sich deshalb in trübem Wasser, bei Dunkelheit oder in finsternen Tiefen gut zurecht. Selbst blinde Tiere können noch mit seiner Hilfe allen Hindernissen, auch der Wand eines Aquariums, ausweichen. — Wer mit festem Griff einen Fisch packt, hat wohl keine Ahnung, daß er Hunderte dieser feinen Sinnesapparate zerquetscht. Bei seitlicher Beleuchtung



Seitenlinienorgan eines Fisches. a Im ungereizten Zustand sind die Cupulae (gallertige Säulchen) aufgerichtet; a' bei ihrer Abbiegung durch eine Druckwelle im Wasser werden die Sinneszellen am Grund der Gallertsäulchen erregt. b Schematischer Längsschnitt durch ein Organ, bei dem sich die Sinneszellen im Seitenlinienkanal befinden

und Lupenvergrößerung entdeckt man eine Reihe kleiner, gallertiger Säulchen oder Türmchen (Cupulae), die alle auf einer Knospe von Tastzellen stehen. In jedem Säulchen sind annähernd 50 hauchdünne Tasthärchen verklebt. Die leichteste Wasserbewegung biegt sie ab und erregt dadurch die Rezeptoren. Bei einigen Fischen können diese Sinnesorgane frei auf der Oberfläche stehen, bei anderen in offene Rinnen eingesenkt sein oder in schleimgefüllten Kanälen sitzen. Da diese hinter jeder Fischschuppe eine kleine Öffnung in der Haut haben, sind die feinen Stiftchen auch hier mit dem Wasser verbunden. Der Wasserdruck verschiebt den Schleim, so daß die Stiftchen abgebogen und die Sinneszellen erregt werden. Bei Lurchen sind solche Ferntastorgane über den Kopf sowie den übrigen Körper verteilt. Bei Fischen bilden sie eine Lochreihe entlang den Flanken, die sogenannte Seitenlinie.

Mit dem Seitenlinienorgan kann die Makrele einen sich windenden Wurm in einem Meter Entfernung feststellen, und der Krallenfrosch ortet auch in bewegtem Wasser ein zappelndes Insekt schon in zehn Zentimeter Abstand. Bei einigen Fischen löst der Ferntastsinn die Eiablage aus. Die Weibchen von Stichling und Lachs laichen erst, wenn sie die zitternden Bewegungen des Partners spüren. Ein legebereites Stichlingweibchen gibt aber auch Eier ab, wenn ein Glasstab neben seinem Schwanz schwingt. Indianer haben die ersten weißen Ansiedler darauf aufmerksam gemacht, daß sie mit ihrem Kanupaddel Lachsweibchen zum Ablaichen veranlassen könnten.

Die Physiologen haben die Funktionsweise dieser Sinnesorgane beim Krallenfrosch durch Aktionsstromableitungen genauer studiert. Die Fasern geben in völlig ruhigem Wasser rhythmische Dauerentladungen ab. Bei Wasserbewegungen treten entweder zusätzliche Impulssalven oder »Schweigeperioden« auf. Jede Knospenreihe eines Krallenfrosches enthält zwei dicke Nervenfasern, und jede meldet genau das Gegenteil des anderen: Strömt das Wasser kopfwärts, wird die eine Faser erregt, die andere gehemmt; bei entgegengesetzter Strömung »schweigt« die erste und »feuert« die zweite. So arbeiten beide mit vertauschten Rollen. Schließlich hat man herausbekommen, daß das Seitenlinienorgan drei Aussagen über die Art der Wasserbewegung machen kann: Die Stärke der Strömung oder einer Druckwelle signalisiert es mit einer verschieden hohen Impulsfrequenz. Die Richtung markiert es durch Erregung oder Hemmung. Ein Richtungswechsel, zum Beispiel in einem Strudel, wird ebenso in Erregung und Hemmung übersetzt.

Der wehrhafte Igel

Ein junger Hund, der im Garten umherstöbert und dabei seinen ersten Igel entdeckt, erhält eine unvergeßliche Lehre für sein ganzes Leben. Zunächst wird er die stachelige Kugel vorsichtig beschnuppern und anschließend unbeholfen mit der Pfote nach ihr tappen. Im gleichen Augenblick vernehmen wir ein gellendes Aufheulen, sehen, wie er blitzschnell die Pfote zurückzieht und unter lautem Jaulen das Weite sucht. Dieser kleine Vorfall zeigt uns alle typischen Reaktionen auf eine Schmerzreizung: Eine gerade stattfindende Handlung — das Untersuchen des Igels — wird abgebrochen, ein Schrei ausgestoßen und eine Schutzmaßnahme ausgelöst — hier eine panische Flucht. Auch wir Menschen zeigen das gleiche Handlungsschema. Wenn wir beispielsweise beim Abpflücken reifer Himbeeren mit dem nackten Arm eine Brennessel berühren, werden wir im Nu unsere Begierde vergessen, den Arm wegziehen, schimpfen, vielleicht sogar zurückspringen und völlig unbewußt von einem Bein auf das andere treten.

Nicht nur Mensch und Säuger verfügen über die Warnanlage der Schmerzrezeptoren, sondern auch noch viele andere Tiere. Obwohl Fischen, Fröschen und Eidechsen die wichtigste Ausdrucksform, der Schrei, fehlt, zeigen uns doch ihre heftigen Körperbewegungen, daß sie Schmerzen wahrnehmen müssen. Ob dagegen wirbellose Tiere wie Schnecken, Regenwürmer oder Krebse einen Schmerzsinn besitzen,

kann man nicht mit Sicherheit sagen. Insekten scheint er jedoch zu fehlen: Bienen kann man den Hinterleib abschneiden, ohne daß sie das Nektarsaugen unterbrechen. Einige fleischfressende Larven heißen sich manchmal ohne Schmerzreaktion Stücke des Hinterkörpers ab.

Der menschliche Körper ist überall, vor allem an Armen und Beinen, mit schmerzempfindlichen Nervenendigungen, den »Schmerzpunkten«, übersät. Besonders intensive Schmerzempfindungen haben wir an der Hornhaut des Auges, am Trommelfell des Ohres sowie an allen Nervenhüllen, auch den Gehirnhäuten. Dagegen fehlt uns an einigen Stellen wie der hinteren Mundhöhle, dem Gehirn und Rückenmark die Schmerzwahrnehmung.

Eine alltägliche Erfahrung verrät uns die Lage der Schmerzrezeptoren in der Haut. Wenn uns ein Bein »einschläft«, ist es zunächst völlig taub gegen Berührungs-, Temperatur- und Schmerzreize. Erst einige steife Gehversuche, die für die Blutzufuhr zu den Nerven sorgen, lassen zuerst die Schmerz- und Warmempfindung und später die Druck- und Kältewahrnehmung zurückkehren. Die Blutversorgung beginnt in den unteren Hautschichten und setzt sich in die oberen fort. Deshalb können wir annehmen, daß die Schmerz- und Warmpunkte tiefer liegen als die Druck- und Kaltpunkte.

Wir Menschen unterscheiden zwei Schmerzarten, den brennenden oder hellen Oberflächenschmerz eines Stiches und den bohrenden oder dumpfen Tiefenschmerz des Bauchwehs. Beim hellen Schmerz verspüren wir deutlich den Herd, während er beim dumpfen schlecht festzustellen ist. Der Oberflächenschmerz löst heftige Fluchtreflexe aus, wogegen der der Tiefe sämtliche Bewegungen hemmt. Jeder weiß, daß wir bei starken Leibscherzen stehenbleiben und uns hinsetzen müssen, und wir fallen sogar in Ohnmacht, wenn das Schneiden und Kneifen unerträglich wird. Beide Einrichtungen sind sehr sinnvoll: Verbrennungen, Verätzungen, Schlägen, Stichen, kurzum Verletzungen der Haut entzieht man sich am ehesten durch die Flucht, aber eine Nierenbeckenentzündung beseitigt man am besten, indem man sich auf das Krankenlager begibt.

Selbst bei einem einfachen Nadelstich empfinden wir nicht nur den kurzen, brennenden, sondern etwas später auch den eigentlich unangenehmen, anhaltenden, dumpfen Schmerz. Somit ist auch die Haut nicht frei von Tiefenschmerz. Die Erklärung dafür liefern uns die Nervenfasern. Der helle entsteht in markhaltigen Deltafasern und wird schnell — 40 m/s — zum Rückenmark geleitet, während der dumpfe in marklosen C-Fasern entsteht und eine Meldegeschwindigkeit von 0,5 m/s besitzt.

Während wir uns an Licht, Geräusche, Geschmacksstoffe, Gerüche gewöhnen können, gelingt es uns nicht beim Schmerz. Bohrendes Zahnweh kann tagelang in unverminderter Heftigkeit anhalten. Bei Aktionsstromableitungen findet man auch keine Adaptation der Rezeptormeldung. Trotzdem scheinen einige Beobachtungen dieser Feststellung zu widersprechen: Wenn wir uns in den ersten Urlaubstagen die Schuhe ausziehen und barfuß laufen, zucken wir anfänglich jedes Mal zusammen, sobald wir auf einen harten Gegenstand treten. Aber schon nach etwa einer Woche sind wir weniger empfindlich. In dieser Zeit haben sich weder die Sinnespunkte adaptiert, noch ist uns so schnell eine dicke Hornschicht gewachsen; vielmehr verschob sich die Schmerzschwelle im Gehirn. Ähnliches geschieht, wenn man häufig heiße Gegenstände anfaßt. Schmerzen können aber auch schwächer werden oder sogar verschwinden, wenn wir uns intensiv mit anderen Dingen beschäftigen. Das bilden wir uns nicht nur ein, sondern wir können auch den physiologischen Grund angeben: Wenn man eine Hautstelle mit Nadeln sticht und gleichzeitig die Reaktionspotentiale der Hirnrinde registriert, kann man deutlich sehen, daß diese kleiner werden, wenn die Versuchsperson durch Geräusche abgelenkt wird.

Es gibt eine Unzahl von Schmerzreizen; beispielsweise können wir geschlagen, gestochen, geschnitten, gekniffen, verbrannt oder verätzt werden. Allen ist gemeinsam, daß sie entweder das Gewebe direkt schädigen oder seinen Stoffwechsel beeinträchtigen und damit Giftstoffe am Rezeptor entstehen lassen. Wie man diese Behauptung belegen kann, wollen wir kurz erläutern. Wenn man die Wirkung von Schmerzstoffen feststellen will, muß man sie ohne Verletzung der Außenhaut auf die freien Nervenendigungen bringen. Eine normale Injektion kommt nicht in Frage, da schon der Einstich der Kanüle weh tut. Statt dessen benutzt man eine Druckpistole, die einen 0,1 mm feinen Strahl völlig schmerzlos unter hohem Druck in die Haut spritzt. Diese Methode hat nur einen Nachteil: Da der Schmerzstoff nicht schnell genug entfernt wird, kann man nur in größeren Abständen einen Schuß in den gleichen Bezirk abgeben. Dieser Sorge wird man enthoben, wenn man stattdessen ein Kantharidinplaster benutzt. Das Kantharidin, früher ein oft verwandtes Liebesmittel der spanischen Kavaliere, gewinnt man aus der Spanischen Fliege (*Lytta vesicatoria*) und anderen Käferarten. Es erzeugt auf der Haut in einigen Stunden eine Blase, deren Häutchen man vorsichtig entfernt, so daß man dann die Reizstoffe beliebig oft an der gleichen Stelle austesten kann. Bei solchen Versuchen hat man eine ganze Reihe von Schmerzstoffen festgestellt. Zu ihnen gehören Säuren, Kaliumsalze,

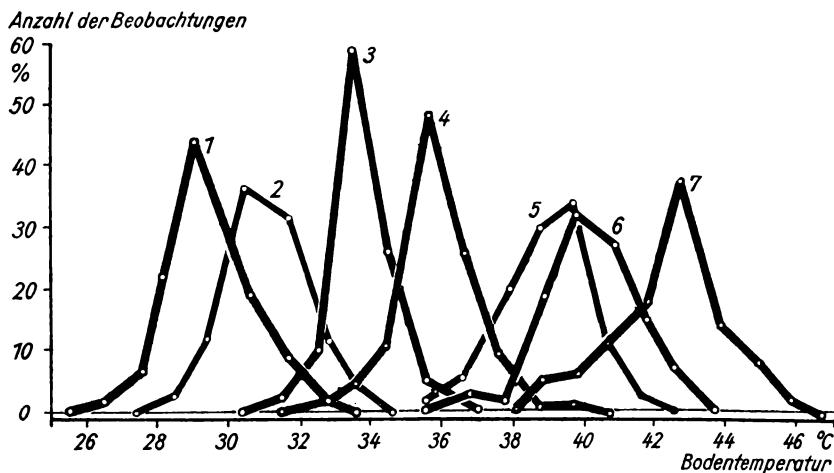
Azetylcholin, Histamin, Serotonin und Polypeptide wie die Plasminine und die Substanz P (P = pain, englisch Schmerz). Inzwischen weiß man auch, daß sie alle bei schmerhaften Zuständen im Körper entstehen können.

In der Kinderzeit konnte unser frohes Tollen auf einer Wiese jäh durch einen brennenden Schmerz unterbrochen werden. Die Ursache war eine Biene, auf die wir barfuß getreten waren und die sich mit ihrem Giftstachel zur Wehr gesetzt hatte. Gefährlicher als ein Bienenstich ist jedoch der Stachel einer Wespe oder Hornisse. Aber nicht nur das Tierreich hält Giftspritzen bereit, sondern auch die Pflanzenwelt. Brennnesseln sind mit mikroskopisch kleinen Giftfläschchen, den Brennhaaren, bewaffnet. Die Brennhäre der kleinen, gewöhnlichen Brennnessel (*Urtica urens*) enthalten Histamin (2 mp/ml) und Azetylcholin (100 mp/ml), während in den »Ampullen« der großen (*Urtica dioica*) neben diesen beiden »Reagentien« noch das Serotonin aufbewahrt wird. Das Bienengift wirkt durch sein Histamin (100 mp/p) und ein noch unbekanntes Polypeptid. Im Wespengift kommen Histamin (16 mp/p), Serotonin (0,32 mp/p) und ein hochwirksames »Wespenkinin« vor. Mit Recht ist das Gift der Hornisse zu fürchten. Es löst mit seiner Mischung aus Histamin (3 bis 10 mp/p), Azetylcholin (5 bis 10 mp/p), Serotonin (7 bis 19 mp/p) und dem gefährlichen »Hornissenkinin« eine besonders heftige Schmerzreaktion aus.

Ultrathermometer der Klapperschlange

Viele Tiere verraten uns ganz unauffällig, daß sie ihre Umgebungstemperatur wahrnehmen können. Katzen sonnen sich ausgestreckt auf einem Dach, Hühner nehmen ein warmes Sandbad, und Schlangen sowie Eidechsen aalen sich gern an warmen, sonnigen Stellen. Unser Hund begibt sich, wenn ihm die Sonne zu heiß auf den Pelz brennt, mit hängender Zunge und schleppenden Schritts in den kühlenden Schatten.

Solche Beobachtungen ließen findige Forscher auf den Gedanken kommen, einen Apparat zu bauen, in dem sich jedes Tier seine Behaglichkeitstemperatur, die Vorzugstemperatur, auswählen kann. Sie nahmen einen schmalen, langen Metallkasten, den sie an einem Ende mit einer Gasflamme erhitzten und am anderen mit Eis abkühlten, damit sich zwischen beiden ein gleichmäßiges Temperaturgefälle bildete. Dieses höchst einfache, aber sehr zweckmäßige Gerät wird Temperaturorgel genannt. Wirft man wahllos Ungeziefer in diesen Kasten, so

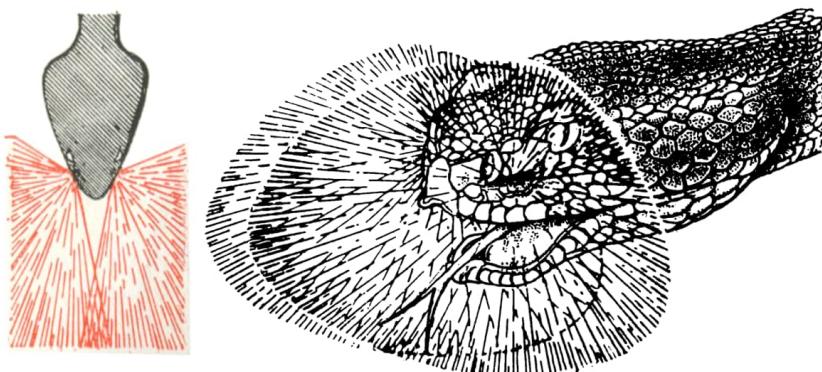


Vorzugstemperaturen einiger Insekten: 1 Speckkäfer, 2 Küchenschabe, 3 Deutsche Schabe, 4 Heimchen, 5 Kornkäfer, 6 Reiskäfer, 7 Brasilbohnenkäfer

sammeln sich die Wanzen, Flöhe, Läuse, Haar- und Federlinge stets in einem schmalen Streifen an, der genau der Hauttemperatur ihres Wirtes entspricht. Borkenkäfer (*Ips typographus*) haben sogar zwei Vorzugstemperaturen, 30 °C im Frühjahr und Sommer, 7 °C im Herbst und Winter. Diese raffinierte Einrichtung sorgt dafür, daß sie zum Beginn der kalten Jahreszeit ein geschütztes Versteck aufsuchen, wo sie alle Unbill des Winters überstehen, und daß sie im Frühjahr ins Freie gelockt werden, damit sie zu ihrer Futterpflanze fliegen und ihren Hochzeitspartner finden können. Aber nicht nur die wirbellosen und anderen kaltblütigen Tiere, sondern auch die Vögel und Säuger haben eine Lieblingstemperatur, gerade so wie wir im Winter ein behagliches Plätzchen am Ofen bevorzugen.

Läuse und Flöhe müssen empfindliche Rezeptoren besitzen, die sie als Thermometer gebrauchen. Sobald ihr Wirt Fieber bekommt oder ausköhlt, ziehen sie um. Diese Flucht war für eine Mutter bei primitiven Völkern ein Alarmzeichen: Solange die Kinder Läuse hatten, waren sie gesund; verschwand aber das Ungeziefer, bestand ein Grund zur Besorgnis. Mücken spüren uns auch aus größerer Entfernung mit Hilfe der Strahlungsempfänger in ihren Fühlern auf. Es können nur geringe Wärmemengen sein, die ihnen den Weg zu uns weisen.

Das empfindlichste tierische Thermometer, das bisher entdeckt worden ist, besitzen die Grubenottern, zu denen auch die Klapperschlangen



Infrarot-Orientierung bei der Klapperschlange. In einer bestimmten Entfernung vom Kopf überschneiden sich die kegelförmigen Anzeigebereiche beider Grubenorgane und ermöglichen so das räumliche Erkennen und die genaue Ortung eines Gegenstandes

gehören. Bei genauerem Hinsehen bemerkt man beiderseitig auf dem Kopf eine Grube von der Größe eines Senfkornes, die diesen Ottern ihren Namen gegeben hat. In diesen steilwandigen Trichtern spannt sich über dem Grund ein feines Häutchen, das noch dünner als Seidenpapier ist. Wegen seiner Feinheit kann es selbst nur wenig Wärme speichern, so daß es zu einem idealen Infrarot-Strahlungsempfänger wird. In der Membran sind ein Gewirr zarter Blutgefäße und ein dichtes Nervennetz untergebracht.

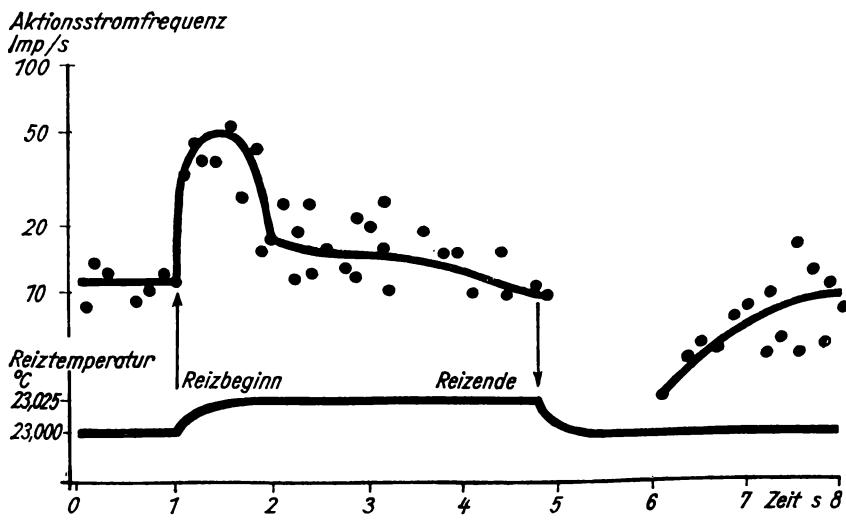
Die meisten Grubenottern sind Nachtiere. Auf ihrer Pirsch im Dunkeln kriechen sie langsam umher und suchen den Boden oder die Zweige eines Gebüsches nach etwas ab, das wärmer oder kühler als die Umgebung ist. Schon der Unterschied von einem zweitausendstel Grad alarmiert die Schlange. Dadurch kann sie andere Tiere bereits in einer Entfernung von einem Meter wahrnehmen. Warmblüter erregen die Nervenfaserchen der Membran, während Kaltblüter sie hemmen. Die Grubenorgane sind vorzügliche Peileinrichtungen. Durch ihre steilen Wände wirken sie wie ein Hohlspiegel, der alle Wärmestrahlen sammelt und direkt auf den Brennpunkt, das Häutchen, wirft, so daß die Beute genau geortet werden kann. Einige dieser Ottern schlagen ihre Giftzähne in das Opfer und lassen es dann laufen. Dieses flieht sterbend in ein Versteck, aber das Reptil folgt beharrlich seiner Temperaturspur und findet das verendete Tier.

Als man Grubenorgane im Laboratorium genauer untersuchte, war man zunächst enttäuscht, denn langsame Veränderungen der Zim-

mertemperatur wurden kaum beantwortet. Der Raum mußte schon um 5°C erwärmt werden, damit sich die Aktionsstromfrequenz im Grubenerven änderte. Ganz anders reagierten die Rezeptoren aber bei plötzlichen Temperatursprüngen. Dann waren sie so empfindlich, daß eine Erwärmung von einem dreitausendstel Grad in einer sechshundertstel Sekunde ihre Impulsfrequenz vorübergehend um 50 Prozent erhöhte. Aus diesem Wert kann man berechnen, daß der millionste Teil der Wärmeenergie, der bei Säugern zur Erregung notwendig ist, hier bereits wirksam ist. Anders ausgedrückt, dieses Thermometer ist eine Million Mal empfindlicher als unsere Wärmerezeptoren, und deshalb kann man es mit gutem Recht als »Ultrathermometer« bezeichnen.

Bereits im vorigen Jahrhundert haben gewissenhafte Forscher mit einer warmen und einer kalten Metallspitze Punkt für Punkt die gesamte menschliche Haut auf ihre Temperaturempfindlichkeit abgetastet und dabei die merkwürdige Tatsache entdeckt, daß wir eigentlich zwei getrennte Sinne besitzen, einen Wärme- und einen Kältesinn. Ein Wärmepunkt spricht nie auf Kälte an, während der Kältepunkt niemals ein Wärmegefühl vermittelt. Ein Erwachsener hat etwa 150 000 Kälte- und ungefähr 16 000 Wärmepunkte, die unregelmäßig über den Körper verteilt und am zahlreichsten im Gesicht zu finden

Nervenentladung im Grubenorgan der Klapperschlange bei einer Erwärmung um etwa $0,02^{\circ}\text{C}$

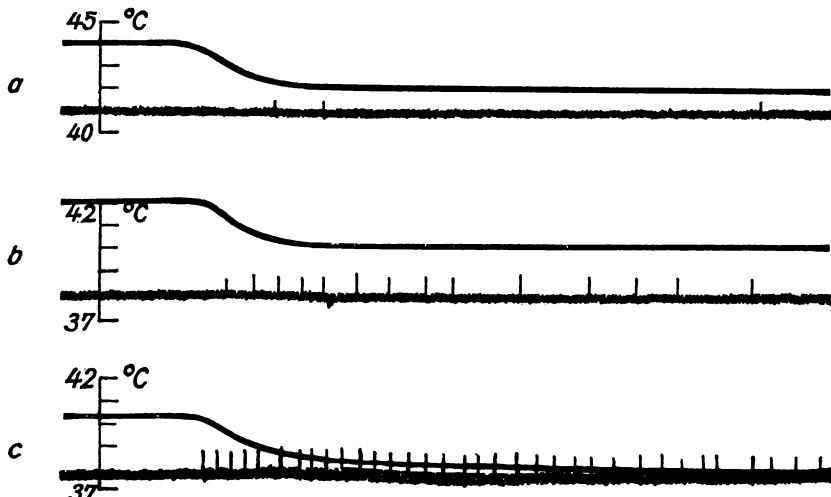


sind, aber in der Hornhaut des Auges fehlen. Die Sinnespunkte sind keine besonderen Rezeptoren, sondern nur die dichtesten Stellen in einem verzweigten Nervennetz, die für Wärme und Kälte hochempfindlich sind.

Über die Verteilung der tierischen Thermorezeptoren ist nur wenig bekannt. Es scheint so, als ob sie bei Säugern in der Mund- und Nasenregion gehäuft und sonst etwas seltener vorkommen. Bei Vögeln sollen sie spärlich unter dem Federkleid liegen. Von einigen Lurchen, Kriechtieren und Fischen wissen wir, daß sie zum Teil sehr reichhaltig mit diesen Sinnesapparaten ausgestattet sind. Insekten haben ihre Temperaturempfänger auf den Fühlern untergebracht. Daneben kommen sie noch hier und da am übrigen Körper vor, bei der Küchenschabe sogar an den Zehen.

Kurz nach dem zweiten Weltkrieg fuhr der 29jährige deutsche Privatdozent Herbert Hensel an das Stockholmer Physiologische Institut von Professor Ingwe Zottermann. Dort erlernte er alle Künste, die ein moderner Elektrophysiologe beherrschen muß, wenn er Sinnesorgane bei der Arbeit beobachten will. Er spaltete den Zungennerv und Hautnerven der Katze so fein auf, daß er die einzelnen Fäserchen auf Ableitelektroden legen konnte. Mit ihnen fing er alle durchlaufenden Signale auf, leitete sie über einen elektronischen Verstärker und fotografierte sie von einem Kathodenstrahlzoszillografen ab.

Erregung einer einzelnen Kältesfaser bei Kältesprüngen von je 2 °C: a von 44 °C auf 42 °C, b von 42 °C auf 40 °C, c von 40 °C auf 38 °C





Paradoxe Entladung einer Kältefaser des Feldhamsters bei Reizung der Haut mit einem Wärmestrahl

Auf die Rezeptorstelle setzte er ein kleines Metalltöpfchen, das von warmem oder kaltem Wasser durchströmt wurde, und reizte so die Sinnespunkte. Gleichzeitig registrierte er thermoelektrisch die Temperatur, um die Beziehung zwischen Reiz und Meldung aufzuklären zu können. Der Forscher fand, daß beide Temperatursinne eigene Leitungen besitzen: Wärme- und Kältefasern. Kältefasern übertragen Temperaturen zwischen 10°C und 40°C und senden auch bei gleichbleibender Temperatur ununterbrochen Impulse zum Gehirn. Verändert man langsam die Außentemperatur, so steigt dieser Dauerstrom der einzelnen Nervenfaser zunächst zwischen 40°C und 30°C gleichmäßig an, sinkt dann stetig ab und versiegt schließlich bei tiefen Temperaturen. Hensel gelang auch die Entdeckung, daß jede Faser in einem anderen Bereich meldet. Nur wenige werden von hohen Temperaturen erregt, die meisten setzen erst bei niedrigeren ein. So kommt es, daß bei einer Abkühlung immer mehr Rezeptoren aktiv werden. Während also einzelne Fasern schon wieder allmählich verstummen, steigt die Impulsfrequenz im gesamten Kabelbündel noch an. Hensel hat daraus die einzige richtige Schlußfolgerung gezogen, daß das eigentliche Thermometer nicht der einzelne Rezeptor oder die Faser ist, sondern der gesamte Nerv.

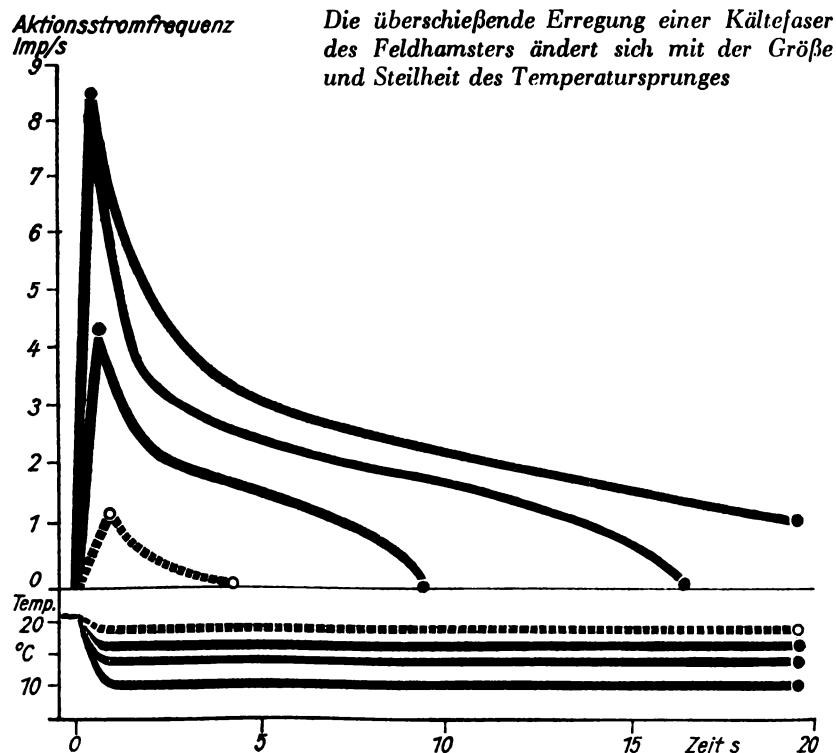
Während die Kälterezeptoren der Katzenzunge zwischen 40°C und 45°C »schweigen«, setzt darüber wieder eine Dauerentladung ein, die bis 50°C rapid zunimmt und dann plötzlich abbricht, weil die Nervenendigungen geschädigt werden. Da es völlig sinnwidrig ist, daß gerade Kältefasern eine Überhitzung feststellen, nannte man diese Meldeweise eine paradoxe Erregung. Solche paradoxen Informationen beobachten wir nicht nur bei der Katzenzunge, sondern auch an uns selbst. Wenn wir in ein heißes Bad steigen, durchfährt uns zunächst ein Kälteschauer, der aber bald verschwindet und dann dem erwarteten, wohlichen Wärmegefühl Platz macht.

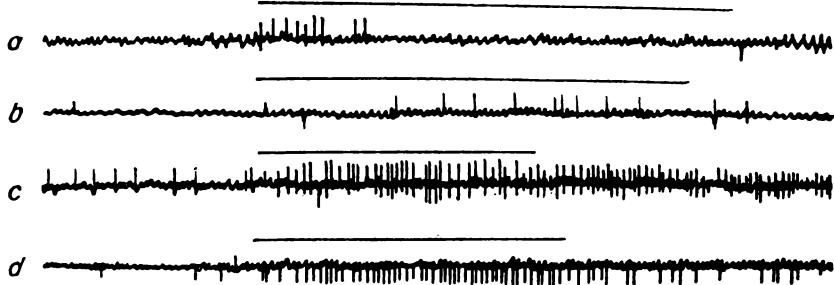
Erinnern wir uns noch einmal: Die Aktionsstromfrequenz einer Kältefaser steigt bei der Abkühlung zunächst an und sinkt dann wieder ab. Da sie für zwei Temperaturen jeweils die gleiche stationäre Entladungsfrequenz aufweist, ist ihre Anzeige zweideutig. Auch

Wärmerezeptoren besitzen diesen Fehler. Eindeutiger verhält sich eine Kältefaser bei Temperatursprüngen: Einen Sturz beantwortet sie mit einer mächtigen Impulssalve und eine Wärmewelle mit einer Schweigeperiode. Hensel wies deshalb darauf hin, daß uns eine Nervenfaser erst dadurch verrät, ob sie eine Wärme- oder Kältefaser ist.

Während man bei fast jeder Aufsplitterung des Zungennerven Kältefasern entdeckt, findet man Wärmefasern nur sehr selten. Sie zeigen Dauerentladungen zwischen 48 °C und 20 °C, mit einem Maximum um 40 °C. Ihre Meldung ist sehr ungenau, da die Impulse ziemlich selten und sehr unregelmäßig kommen. Auf einen plötzlichen warmen Hauch reagieren sie mit einer überschießenden Erregung und auf einen kalten Luftzug entweder mit einer Hemmung, oder wenn er eisig ist, sogar mit einer neuen Salve.

Eine ähnliche Bevorzugung des Kältesinnes ist auch in den höheren Nervenbahnen festzustellen. Während im Thalamus der Katze





Elektrische Antworten von Rindenzellen auf Kühlung und Berührung der Katzenzunge. Die Neurone a bis c reagieren nur auf eine Kühlung (markiert), die Zelle d dagegen antwortet auf beide Reize

30 Prozent aller Nervenzellen, die mit dem Zungennerven verbunden sind, auf Kältereize reagieren, sind es nur zwei Prozent für den Wärmesinn. Auch in der Rinde gibt es viel mehr Elemente, die von Kälte- als von Wärmefasern erregt werden.

Obgleich die Rezeptoren sehr akurat arbeiten, sind doch unsere Temperaturrempfindungen häufig ungenau, weil der Auswertapparat im Gehirn die einlaufenden Erregungen verändert. Unsere Sinnespunkte melden so präzis, daß wir die Zimmertemperatur haargenau angeben könnten, wenn nicht das Gehirn die Meßwerte »unterschlagen« würde. Anscheinend ist es für unser Bewußtsein unwichtig, die genaue Temperatur zu erfahren; entscheidend ist vielmehr, daß die Rezeptoren unsere Thermoregulation steuern und wir mit Schutzreflexen sinnvoll auf Erwärmungen und Abkühlungen reagieren.

Die Wahrheit über das Naschkätzchen

Jeder Organismus muß sich ernähren, wenn er nicht verhungern will. Da kein Tier im Schlaraffenland lebt, wo die Nahrung in den Mund hineinwächst, ist es gezwungen, nach ihr zu suchen und sie von nicht-eßbaren Dingen zu unterscheiden. Schon ein Wechselftierchen würde in seinem Tümpel verhungern, wenn es nicht ein Sandkörnchen und ein Nahrungsbröckchen auseinanderhalten könnte. Ebenso kontrollieren Hohltiere, Würmer, Muscheln, Schnecken und Tintenfische alle Stoffe auf ihre Brauchbarkeit als Nahrung. Sie alle haben für diesen Zweck einen chemischen Sinn, vermögen aber noch nicht zu unterscheiden, ob sie das Begehrswerte riechen oder schmecken. Solche allgemei-

nen chemischen Sinnesorgane befinden sich bei Schnecken an den Fühlern, in der Atemhöhle, am Mundlappen sowie am Fuß und bedecken beim Frosch die gesamte Haut. Bei den meisten anderen Tieren sitzen die chemischen Sinneszellen an dafür besonders geeigneten Körperstellen, am Kopf oder an den Füßen, und haben sich ihre Aufgaben geteilt: Die Riechzellen sprechen auf Düfte, also gas- oder dampfförmige Stoffe an, und auf die Geschmacksrezeptoren üben flüssige oder in Flüssigkeiten gelöste Substanzen eine Reizwirkung aus.

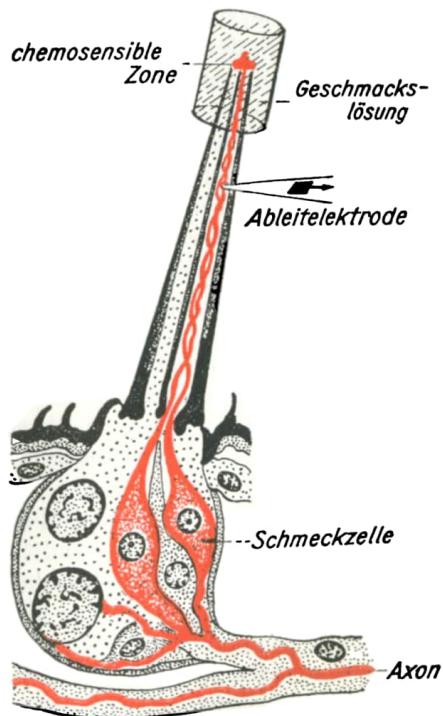
Diese eindeutige Trennung ist während der Stammesentwicklung bei einigen Krebsarten, den meisten Insekten und den Wirbeltieren eingetreten. Bei Krebsen hängen zwischen den ersten beiden Schreitbeinen Haarbüschel, die mit Geschmackszellen übersät sind. Fliegen und Schmetterlinge schmecken mit ihren Fußspitzen. Gerät ein ziellos umherfliegender Falter in die Nähe eines Birnbaumes, melden ihm die Riechhärtchen auf den Fühlern den Duft der reifen Früchte. Daraufhin umfliegt er den Baum in immer enger werdenden Spiralen, landet auf dem Boden bei einer zerplatzten Birne, schreitet auf sie zu und betritt sie. Sobald seine Zehen im süßen Saft stehen, entrollt er den langen Rüssel und beginnt zu saugen. Einige Schmetterlinge, wie der Admiral, sind regelrechte Feinschmecker; er kann Zuckerlösungen noch in einer 100fach stärkeren Verdünnung als der Mensch wahrnehmen, und deshalb verstehen wir, daß er besonders gern an süßem Obst nascht.

Nun braucht man nicht, wenn man ein Insekt beim Kosten beobachten möchte, den Herbst abzuwarten oder in den Garten zu gehen. Jeder hat schon bemerkt, daß eine Stubenfliege, die eilig über den Frühstückstisch läuft und auf ein Zuckerkörnchen tritt, sofort anhält und ihren Rüssel saugend aufsetzt. In ihren Zehenspitzen befinden sich drei Zellen, von denen zwei Geschmacksrezeptoren sind, während die dritte uns noch nicht verraten hat, wozu sie dient. Die eine Geschmackszelle reagiert auf Salze, Säuren und Bitterstoffe, die andere nur auf Zucker. Betritt eine Fliege einen Milchrest, verlockt sie der Milchzucker, ihren Rüssel herauszustrecken. Sie zieht ihn aber sofort ein, wenn ihre Füße mit einem Salzkörnchen in Berührung kommen.

Man kann einer Fliege sogar ansehen, wie süß eine Zuckerlösung ist. Bienenhonig, Sirup oder Marmelade lösen eine wahre Flut von Erregungen in den Geschmacksfasern aus, und daraufhin stülpt sie schnell und gezielt ihren Rüssel aus. Bei schwach süßen Lösungen entstehen nur wenige Nervenimpulse, und der Saugapparat wird daher nur langsam und tastend ausgefahren. Da sich dieser Vorgang direkt nach der Stärke des nervösen Erregungsstromes richtet, müssen

die Impulse unmittelbar zum Zentrum und von dort zu den Rüsselmuskeln geleitet werden (monosynaptischer Reflex). In einigen Fällen kann diese einfache Reflexbahn durch eine kompliziertere ersetzt werden: Tauchen die Fußspitzen nur einer Seite in die Zuckerlösung ein, braucht man höhere Konzentrationen für den Saugreflex, als wenn die Füße beider Seiten benetzt werden. Es lassen sich aber auch Hemmungsvorgänge beobachten: Steht das rechte Fliegenbein in einer Rohrzuckerlösung, schnellt erwartungsgemäß der Rüssel heraus, aber sobald wir einen salzigen Tropfen auf das linke Bein fallen lassen, wird er geschwind wieder eingezogen. Folglich entscheiden die Rezeptoren rein reflektorisch, ob ein chemischer Stoff aufzunehmen oder abzulehnen ist.

Die Geschmackszellen bestimmen nicht nur, ob eine Nahrung aufgenommen, sondern auch, wie lange gesaugt werden soll. Während sich der Vorderdarm einer Fliege füllt, adaptieren die Rezeptoren des Beines, und sobald sie eine hohe Unempfindlichkeit erreicht haben, wird das Mahl beendet. Die Sättigung hält mehrere Stunden an,



Schmeckhaar der Fliege Phoromia. Die beiden Schmeckzellen senden ihre Dendriten zur Rezeptorzone an der Haarspitze, die mit Reizlösungen bespült wird. Die Potentialänderungen werden mit Hilfe einer Ableiteelektrode vom Haarschaft abgegriffen

auch wenn dazwischen wieder Meldungen von den Zehen eintreffen sollten. Sie kann also nicht nur von den adaptierenden Sinneszellen ausgehen, sondern muß noch eine andere Ursache haben. Inzwischen weiß man, daß eine weitere Nervenbahn mitbeteiligt ist: Wenn der Vorderdarm gefüllt ist, laufen Impulse über den Nervus recurrens zum Gehirn (Oberschlundganglion), das nun die von den Geschmackszellen einlaufenden Erregungen unterdrückt und den Saugvorgang abbricht. Durchschneidet man diesen Nerv, pumpen die Tiere sich so lange mit süßem Saft voll, bis sie buchstäblich platzen.

In den letzten Jahren ging man über die bloße Beobachtung des Verhaltens hinaus und untersuchte die Arbeitsweise des Rezeptors, die Umformung des Reizes in Erregung, näher. Eine Schmeißfliege (*Phormia regina*) hat an ihren Mundwerkzeugen so winzige Schmeckhaare, daß sie erst bei starker Vergrößerung entdeckt werden können. Zu ihrer Untersuchung stülpt man über ein Härtchen eine Glaskapillare, die noch dünner als ein Kinderhaar ist. Von oben kann man jeden gewünschten Geschmacksstoff einführen und auf die Haarspitze einwirken lassen. Dabei tritt am Ende der Sinneszelle eine geringe Depolarisation ein, die sich als Generatorpotential elektrotonisch bis zum unteren Haarschaft fortpflanzt und dort Aktionsströme auslöst. Diese werden nicht nur zum Zentrum geleitet, sondern breiten sich auch zur Spitze hin aus, wo sie von der Ableiteelektrode erfaßt und zum Registriergerät gebracht werden. Aus vielen Versuchen hat man die grundlegende Erkenntnis gewonnen, daß sich die Geschmacksrezeptoren der Insekten genauso verhalten wie die der Wirbeltiere, deren Funktionsweise später erklärt werden soll.

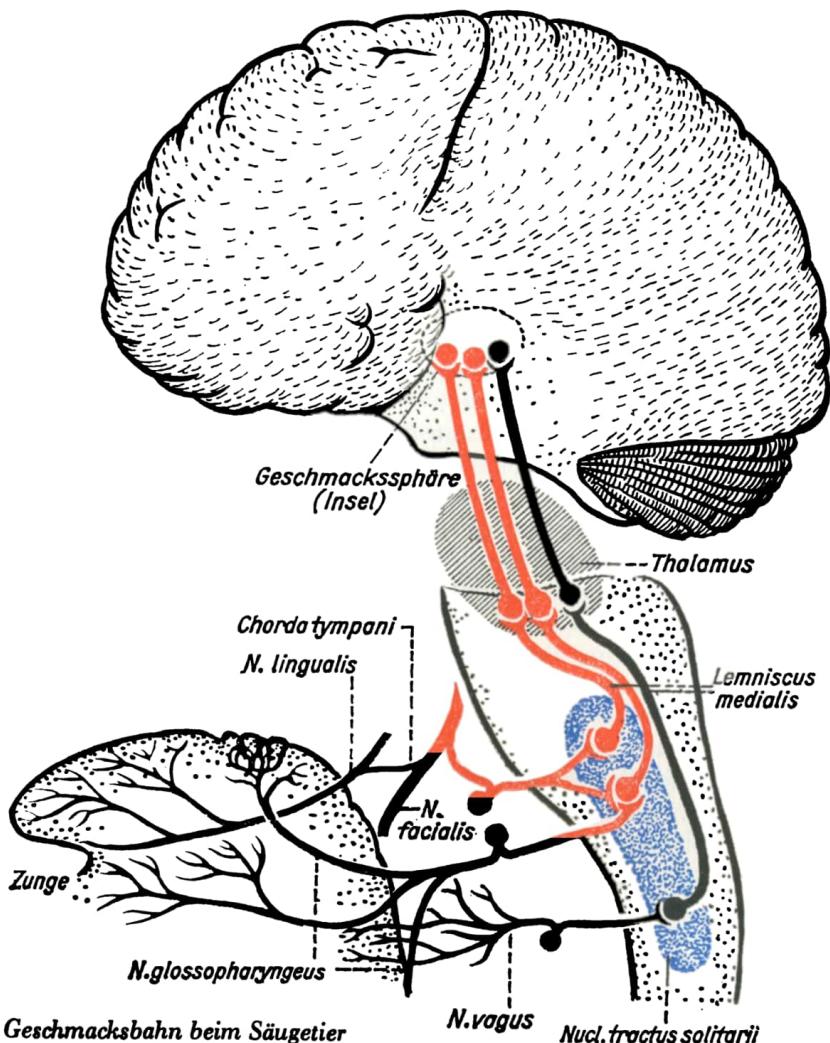
Während eines Festschmauses glauben wir Menschen, bei jedem Gang eine Vielzahl von Geschmacksempfindungen zu haben. Sobald wir aber von einem Schnupfen geplagt werden, schmecken alle Gerichte fad, die besten Weine wässrig, und wir glauben, unseren Geschmackssinn eingebüßt zu haben. In Wirklichkeit ist unser Geruchssinn ausgefallen, denn er übertrumpft normalerweise die Empfindungen unseres »Gaumens« und vermittelt uns den zauberhaften »Geschmack« des Mahles. Zunge und Gaumen geben uns nur vier Empfindungen: süß, sauer, salzig, bitter. Süß und bitter schmecken die verschiedensten Stoffe, sauer sind Säuren, genauer ihre Wasserstoffionen, und salzig ist für uns eigentlich nur das Kochsalz. Alle anderen Salze haben immer einen sauren oder bitteren Nebengeschmack. Die einzelnen Empfindungen sind nicht wahllos über die Zungenoberfläche verstreut, sondern in Sinnesfeldern zusammengefaßt. Diese Anordnung gilt in ähnlicher Weise auch für die Säugetiere: Süß schmeckt

man am besten an der Zungenspitze, salzig am vorderen, sauer am seitlichen Zungenrand und bitter am Zungengrund.

Bei Lurchen befinden sich auf der Zunge feinste Scheibchen, bei Fischen, Kriechtieren, Vögeln und Säugetieren winzige Tönnchen oder Knospen, die alle erst unter dem Mikroskop ihren wahren Aufbau verraten. Jedes Tönnchen hat an seiner Spitze ein feines Loch, das sich als dünner Kanal nach innen fortsetzt. Im Innern stehen Stütz- und Sinneszellen wie die einzelnen Stückchen einer Apfelsine beisammen. Die Rezeptoren reichen nicht bis an die Zungenoberfläche, sondern senden feinste Stiftchen oder Fädchen in den Kanal hinein. Bei Säugetieren befinden sich die Knospen meist in Spalten, die in die Zungenhaut eingesenkt sind, und bei Vögeln liegen sie wegen der verhornten Zunge am Boden der Mundhöhle.

Jedes Fädchen einer Zelle kann durch einen anderen Geschmacksstoff erregt werden, so daß eine Sinneszelle zum Rezeptorsystem wird. Die Verteilung ist von Zelle zu Zelle verschieden, und es dürfte nicht zwei geben, die einander gleich sind. Die Membran der Stiftchen enthält Moleküle, die als Rezeptorsubstanzen wirken. Wird ein Geschmacksstoff angespült, verbindet er sich locker mit dem Rezeptormolekül; daraufhin verändert sich das Ruhepotential der Zelle, und es entsteht eine Erregung im Geschmacksnerven. Diese Prozesse müssen sehr schnell ablaufen, weil schon 50 Millisekunden nach dem Aufträufeln die Aktionsströme abzuleiten sind. Die Bindung zwischen Reizstoff und Rezeptormolekül ist normalerweise so schwach, daß eine Ausspülung mit Wasser oder Speichel genügt, um den Geschmacksstoff zu entfernen. Mikroelektrodenableitungen aus verschiedenen Gegenenden einer Sinneszelle bestätigen ihre Vielseitigkeit: An einer Stelle können Rezeptorpotentiale nur von süßen, an einer anderen von salzigen und an einer dritten von sauren Reizen ausgelöst werden. Diese Gliederung ist nicht unveränderlich, da die Rezeptormoleküle ständig abgebaut und durch neue ersetzt werden, wobei häufig andere Molekülgruppen die alte Membranstelle einnehmen, so daß plötzlich andere Geschmacksstoffe gebunden werden können und sich die Empfindlichkeit der gesamten Sinneszelle wandelt.

Bis heute gibt es nur Vermutungen über die Art der Rezeptormoleküle und über alle Reaktionen von der Anlagerung der Geschmacksteinchen bis zum Aussenden von Aktionsströmen. Als Rezeptorsubstanzen für Salze kommen Phosphat- und Sulfatgruppen von Nucleinsäuren oder chemische Gruppen von Polysachariden in Betracht. Für andere Geschmacksreize dürften hochempfindliche, schwefelhaltige Eiweißkörper von Bedeutung sein, denn blockiert man deren Sulf-



hydridgruppen mit Cadmiumsalzen, reagiert die Froschzunge nicht mehr auf Zucker, Salze und Bitterstoffe.

Die Geschmackszellen der Säugetiere werden von mehreren Nerven versorgt. Zungenspitze und -mitte sind vom Nervus lingualis (Zungen-nerv), der ein Ast des Facialis beziehungsweise Trigeminus ist, innerviert, während zum Zungengrund Teile des Nervus glossopharyngicus

und zum Rachen Zweige des Nervus vagus ziehen. Eine Nervenfaser versorgt meist vier bis acht Sinneszellen einer Geschmacksknospe, und umgekehrt kann eine einzelne Rezeptorzelle von mehreren Geschmacksfasern umspinnen sein. Sämtliche Nerven vereinigen sich zur Geschmacksbahn, die zweimal, im Verlängerten Mark und im Thalamus, umgeschaltet wird und schließlich in dem Teil der Körperfühlsphäre (Gyrus postcentralis) endet, der die Mundregion »abbildet«.

Einer sonderbaren Laune der Natur folgend, trennen sich die Geschmacksfasern des Zungennerven von seinen übrigen Fasern (Temperatur, Berührung) und bilden einen getrennten Nerv, die Chorda tympani, welche die Paukenhöhle des Mittelohres durchzieht und dort leicht präpariert sowie untersucht werden kann. — Viele Säuger besitzen vier oder fünf Haupttypen von Nervenfasern, nämlich Salz-, Chinin-, Säure-, Zucker und manchmal Wasserfasern. In der Regel spricht jedoch eine auf zwei, drei oder gar vier Reizarten an: Salzfasern werden von Salzlösungen sowie Säuren erregt und Wasserfasern außer von Wasser auch von Säuren und Chininsalzen. Auf Salze reagieren Säugetiere unterschiedlich, vor allem auf Natrium- und Kaliumsalze. Kaliumempfindlich sind Beuteltiere, Raubtiere und Affen. Natriumempfindlich sind Nagetiere und der Mensch.

Viele Tiere können nicht nur verschiedene starke Salzlösungen unterscheiden, sondern auch reines Wasser feststellen. Bei unseren Fröschen ist dieser »Wassergeschmack« schon lange entdeckt worden. Als man bei Aktionsstromableitungen nach Wasserfasern suchte, fand man sie zwar bei Kaninchen, Schweinen, Katzen und Affen, aber nicht bei Ratten, Rindern, Schafen und dem Menschen. Wasserfasern werden von destilliertem Wasser gereizt und durch aufgeträufelte Salzlösungen sofort gehemmt. Sie sind so empfindlich, daß sie durch Hemmung selbst den Salzgehalt des Leitungswassers anzeigen.

Süßfasern sind ebenfalls nicht allgemein verbreitet, wie man es zunächst annehmen möchte. Während sie bei Hund, Schwein, Ratte, Goldhamster, Meerschweinchen, Frosch und vielen anderen vorhanden sind, fehlen sie Rind und Katze. Es ist ein weitverbreiteter Irrtum, unsere Katzen als Leckermäulchen für süße Speisen anzusehen und sie als »Naschkätzchen« zu bezeichnen. In einigen Fällen hat man zwar gelegentlich Süßfasern gefunden, aber diese sind so unempfindlich, daß höchstens Bienenhonig oder dicker Sirup eine schwache, bedeutungslose Süßempfindung hervorrufen könnten. Wenn eine Katze aus der Milchschüssel nascht, schmeckt sie nicht den Milchzucker, sondern Wasser und Salz, so daß die süße Milch für sie nur ein besonders angenehmes Salzwasser sein dürfte.

Auf bitter schmeckende Substanzen reagieren fast alle Wirbeltiere; nur Vögel, die bekanntlich gern bittere Samen fressen, und Kröten sind wenig empfindlich für Bitterstoffe: Einige Unken schlucken chiningetränkte Mehlwürmer mit Behagen herunter. Alle anderen Wirbeltiere, vor allem die Säuger, nehmen Bitterstoffe schon in wesentlich geringeren Mengen als die anderen Geschmacksstoffe wahr.

Die stumpfe Nase der Aasgeier

Die Geruchsorgane der Insekten findet man auf den Fühlern des Kopfes, gelegentlich auch an den Lippen- und Kiefertastern. Auf den Fühlern kommen neben den Riechkegeln, die weit verbreitet sind und als dünnwandige Hügel oder Säulchen entweder auf der Oberfläche sitzen oder aus einer Vertiefung hervorragen, auch hin und wieder Porenplatten vor. Letztere erscheinen uns bei starker Vergrößerung wegen ihrer hauchdünnen Chitinhaut als helle Punkte im dunklen, dickwandigen Fühlerschaft. Das Häutchen läßt einerseits die Riechstoffe durchwandern, andererseits schützt es die zarten Enden des Riechnerven vor dem Austrocknen.

Viele Insekten lassen sich bei der Nahrungssuche vom Geruchssinn leiten. Wir wundern uns immer wieder, wie schnell Wespen die leckeren Kuchen im Bäckerladen ausfindig machen oder in Windeseile über die saftigen Birnen in unserer Speisekammer herfallen. Entdecken wir dagegen Essigfliegen (*Drosophila*) in der Nähe unseres Obstes, können wir gewiß sein, daß die Früchte zu faulen beginnen oder bereits gären. Schmeißfliegen zieht der Gestank von Kot und Aas an, und selbst Bettwanzen und Malariaäcken riechen ihre Opfer; Tier und Mensch strömen nämlich Kohlensäure aus, und die Plagegeister leitet sie bis an die Körperhaut, wo sie Blutgefäße anzapfen können.

Die Honigbiene besitzt einen erstaunlich feinen Geruchssinn. In Dresurversuchen stellte man fest, daß sie bis auf zwei Ausnahmen alle Stoffe, die ein Mensch riechen kann, in gleicher Schärfe wahrnimmt; einzig im Erkennen von Blütendüften ist sie uns überlegen, während wir sie bei der Wahrnehmung von Schweiß oder Fettsäuren übertreffen. Stoffe, die wir nicht riechen, kann auch sie nicht feststellen. Bienen ermitteln ihre Trachtblumen aus der Entfernung nach der Farbe, und erst in der Nähe vergewissern sie sich mit ihrem Riechorgan, ob sie die gesuchte Blume gefunden haben. Die Blüte der Schlüsselblume hat gelbe und die der Feldwinde farblose Streifen (Saftmale), die einen starken Duft ausströmen, während die übrige Krone geruch-

los ist. Da diese Duftstraßen zum Blütengrund führen, brauchen sich die Bienen ihnen nur anzuvertrauen, um zum Nektar zu gelangen.

Eine viel größere Bedeutung als für die Insekten hat der Geruchssinn für die Wirbeltiere. Er ist für sie häufig wichtiger als der Geschmack, da er wesentlich empfindlicher ist und auf viel mehr chemische Stoffe anspricht. Neben den zahlreichen echten »Nasentieren«, die sich des Geruchs bei der Nahrungssuche und dem Aufspüren eines Feindes oder des Geschlechtspartners bedienen, gibt es auch reine »Augentiere«, die die wichtigsten Orientierungsleistungen mit ihrem Gesichtssinn vollbringen. Zu ihnen zählen Affen, Großkatzen und die meisten Vögel, von denen einige ihren Geruchssinn sogar fast völlig eingebüßt haben. Das berühmteste Beispiel hierfür sind die Altweltgeier. Obwohl der Kadaver eines Tieres — ihre tägliche Nahrung — einen penetranten Gestank ausströmt, finden sie ihn nicht, wenn er zugedeckt ist. Diese Geier müssen vielmehr ein totes Tier mit dem Auge erspähen. Zu diesem Zweck wählen sie sich Bäume und Felsen als erhöhte Beobachtungspunkte, oder sie kreisen hoch in der Luft. Schwebt einer von ihnen nieder, so werden alle anderen alarmiert und bevölkern im Nu den Freßplatz.

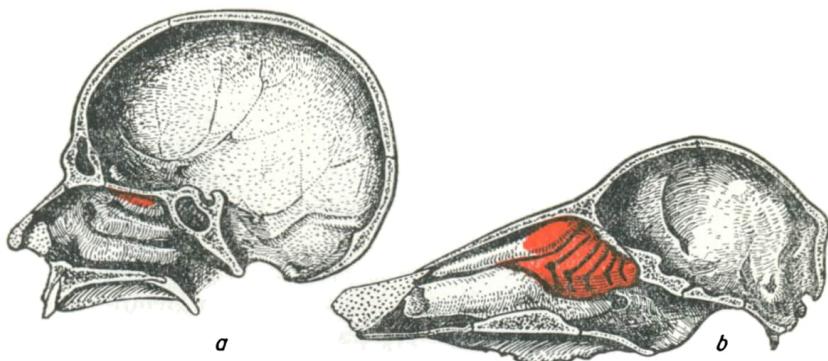
Vielen ist unbekannt, daß Fische eine »feine Nase« besitzen. Lachse, die zum Laichen aus dem Meer ins Süßwasser zurückwandern, erkennen ihren Heimatfluß am Geruch. Elritzen hören auf zu schwimmen und lassen sich zu Boden sinken, wenn sie einen Hecht riechen. Auch Aale vollbringen wahre Wunder an Riechleistungen. Als man Jungaale auf verschiedene Geruchsstoffe dressierte, fand man, daß sie den Duft des Rosenöls (Beta-Phenyläthylalkohol) noch in einer Verdünnung feststellen konnten, die bei einer Mischung von einem halben Fingerhut (1 ml) mit der 58fachen Wassermenge des Bodensees entstehen würde. Bei dieser Duftkonzentration können immer nur ein oder zwei Moleküle in die Nasengrube gespült werden, damit die Riechzellen gereizt werden.

Reptilien besitzen neben ihrer eigentlichen Nase noch ein zweites Riechorgan, das Jacobsonsche Organ, das in zwei Blindsäcken im Dach der Mundhöhle untergebracht ist. Für Schlangen und Eidechsen ist das Züngeln eine Art Schnuppern. Nachdem eine Kreuzotter eine Maus gebissen hat, läßt sie ihr Opfer entkommen, in ein Versteck flüchten und dort verenden. Danach verfolgt die Schlange die Mäusefährte, indem sie mit ihren feuchten Zungenspitzen Boden, Zweige sowie Pflanzen berührt und die anhaftenden Duftproben zur genauen Analyse dem Jacobsonschen Organ zuführt. Sie erfährt auf diese Weise, ob sie die richtige Spur verfolgt oder von ihr abirrt.

Unter den Säugetieren besitzen die Huftiere, Insektenfresser, Nagetiere und Raubtiere ein besonders feines Witterungsvermögen. Jeder Hund verläßt sich mehr auf seine Nase als auf das Auge. Wenn wir Menschen morgens aus dem Haus treten, blicken wir uns um und stellen fest, was es Neues gibt. Hunde verschaffen sich ihre Neuigkeiten über die vergangene Nacht durch Schnüffeln. Sie besitzen im Durchschnitt ein 1 000mal empfindlicheres Riechvermögen als der Mensch. Das erklärt sich zum Teil dadurch, daß das Riechfeld in der Nase viel ausgedehnter ist; beim Foxterrier ist es sogar 20mal größer als bei uns.

Schäferhunde wittern noch 9 000 Buttersäuremoleküle in einem Milliliter Luft, während wir erst die millionenfache Menge, also neun Milliarden Teilchen im gleichen Rauminhalt riechen können. Da sich die Buttersäure auch im menschlichen Fußschweiß befindet, vermag ein Schäferhund noch einer Fährte zu folgen, wenn geringste Spuren dieser Substanz durch die Schuhsohlen hindurch an den Erdboden abgegeben worden sind. Er kann sogar die unterschiedliche Zusammensetzung an einzelnen Fettsäuren in verschiedenen Fußabdrücken unterscheiden und so den Fährtengeruch eines bestimmten Menschen aus einer Vielzahl sich kreuzender Spuren herausfinden. Lediglich bei einigen Zwillingen versagt sein Können; ihre »Düfte« vermag er nicht auseinanderzuhalten. Unter den Säugetieren besitzt die Hundenase die höchste Empfindlichkeit, die man sich vorstellen kann, denn es genügen so wenige Duftteilchen, daß im Mittel auf jede Riechzelle höchstens ein Molekül kommt.

Nachdem wir einiges über die Leistungen der Riechzellen erfahren haben, wollen wir uns jetzt mit ihrem Aufbau und ihrer Funktionsweise befassen. Fische besitzen Nasengruben, die mit einer feinen Haut überdeckt sind und an jedem Ende eine Öffnung, die Ein- und Ausströmöffnung, aufweisen. Bei Lungenfischen und allen anderen Wirbeltieren ist das Riechepithel in die schützende Tiefe des Kopfes eingesenkt und über ein oder zwei Gänge, die Choanen, mit dem Rachenraum verbunden. Das bietet den Vorteil, daß die eingesogene Atemluft an den Riechzellen vorbeiströmen kann und auf diese Weise geprüft wird. Bei Reptilien, Vögeln und Säugern liegt das Geruchssorgan in der Nasenmuschel, die manchmal so stark gefaltet ist, daß ein kompliziertes Röhren- und Nischensystem und eine große Aufnahmefläche für die Duftstoffe entstehen. Dadurch können sehr viele Rezeptoren in der Nase Platz finden. Beim Schäferhund zählte man in jeder Nasenhälfte etwa 250 Millionen, beim Kaninchen 100 Millionen und beim Menschen auf der gesamten Riechfläche, die nicht



Ausdehnung des Riechepithels bei Mensch (a) und Reh (b)

größer als ein Pfennigstück ist, zwischen 10 und 20 Millionen langgestreckter Sinneszellen.

Jede Rezeptorzelle ist von Stütz- und Basalzellen umgeben. Zum Nasenraum hin endet sie mit einer Anschwellung, die sechs bis zwölf feine, lange Riechhärchen trägt, welche stets von einem gleichmäßig fließenden Schleimfilm bespült werden. Jedes Fäddchen ist nur ein tausendstel Millimeter lang, ein zehntausendstel Millimeter dick und außerdem ganz glatt, so daß uns seine Form bedauerlicherweise keinerlei Hinweis über den Riechmechanismus gibt. Dennoch muß es vorzüglich geeignet sein, einen engen Kontakt mit den Duftstoffen herzustellen.

Bisher konnten noch keine klaren Beziehungen zwischen der Geruchsempfindung und dem Wesen eines Riechstoffes gefunden werden. Viele Duftqualitäten können nicht ohne weiteres auf leicht überschaubare physikalische und chemische Eigenschaften ihrer Träger zurückgeführt werden. Allgemein kann nur festgestellt werden, daß ein Duftstoffmolekül flüchtig sein und sich im Nasenschleim lösen soll sowie eine passende Größe und Form besitzen muß, damit es mit den Rezeptormolekülen der Härchenmembran Kontakt finden kann. Dabei kommt es zwischen ihnen wahrscheinlich nicht zu einer echten chemischen Verbindung, sondern nur zu einer lockeren Anlagerung. Unterstützt wird dieser Vorgang durch physikalische Kräfte, die von den elektrischen Ladungen beider Molekülen ausgehen.

Während des Riehvorgangs läßt sich eine langsame negative Potentialschwankung, Elektroolfaktogramm genannt, aus dem Sinnesepithel ableiten, das wahrscheinlich in den Härchen entsteht und deshalb

als Summen-Rezeptorpotential angesehen wird. Das Elektroolfaktogramm ändert seine Form mit der Art des Duftstoffes sowie seiner Konzentration und Einwirkdauer. Ein ähnliches Potential, das allerdings häufig von regelmäßigen Wellen überlagert ist, kann man auch vom nächst höheren Neuron im Riechkolben ableiten. Aus dieser Feststellung schließt man, daß das Elektroolfaktogramm als Generatorpotential elektrottonisch über die Nervenfasern bis zur nächsten Umschaltstelle geleitet wird.

Geruchsreize werden über den Riechnerven (Nervus olfactorius) und in geringem Maße über den Nervus trigeminus dem Gehirn signalisiert. Jedoch ist der Meldeapparat des Olfactorius empfindlicher, umfangreicher und ausschlaggebend für die Riechleistung. Mit Hilfe von Aktionsstromableitungen fand man beim Kaninchen acht Hauptbeziehungsweise 24 Einzelgruppen von Geruchsrezeptoren. Jede einzelne Riechzelle spricht auf mehrere verschiedenartige Duftstoffe gleichzeitig an, aber mit unterschiedlicher Erregungsgröße: So können ätherische Öle viele Aktionsströme und Benzole nur wenige auslösen. Ein Riechstoff reizt auch gleichzeitig mehrere Sinneszellen, so daß er ein bestimmtes Erregungsmuster erzeugt. Jede neuartige Kombination von Sinneszellen ergibt ein verändertes Muster und damit einen neuen Geruchseindruck. Diese Beobachtung gibt uns schließlich eine befriedigende Erklärung für die überwältigende Fülle der Geruchsempfindungen: Man vermutet, daß es neben den 24 Rezeptortypen im Riechepithel noch ebenso viele verschiedene Ganglienzelltypen im ersten Neuron gibt. Wenn die zwischen beiden benutzte Anzahl von Meldebahnen und gleichzeitig die Impulsmuster in jedem »Kabel« geändert werden, besteht die Möglichkeit, bis zu einer Million verschiedene Gerüche zu übermitteln.

Von Lock- und Schreckstoffen

Wir haben jetzt von seltsamen Stoffen zu berichten, die von einigen Tieren abgegeben und von anderen gerochen oder geschmeckt und daraufhin durch wunderbare Handlungen beantwortet werden. Diese Substanzen können Tausende Artgenossen in helle Aufregung versetzen, Scharen unter panischem Schrecken in die Flucht schlagen, Männchen und Weibchen in zitternde Erwartung bringen, Spuren für Wanderstraßen legen, Tierkolonien einen ruhigen, geregelten Arbeitsablauf verschaffen, unfruchtbare Tiere zur Vermehrung bringen, Lebensräume abgrenzen, Schwärme zum schneidigen Angriff verleiten, Mit-

bewohner warnen. Es gibt eine Vielzahl von diesen sagenhaften Verständigungsmitteln, nur leider ist uns deren Aufbau selten bekannt. Jede Tierart hat ihren eigenen Botenstoff, der — und das ist das erstaunliche an ihm — nur von Angehörigen der gleichen Art verstanden wird und für Fremde ohne Bedeutung ist. Wir dürfen jedoch nicht glauben, daß jede Art solch ein Signalmittel besitzt. Diese Botenstoffe werden Pheromone, »Erregungsüberträger«, genannt, und sie haben vieles mit den anderen Botenstoffen, den Hormonen, gemeinsam. Wie diese werden sie von Drüsen gebildet und wirken in unvorstellbar geringen Mengen. Sie werden aber nicht wie die Hormone ins Blut, sondern nach außen hin abgeschieden. Während jene eine Meldung über geringe Entfernung zu den Zellen des eigenen Körpers bringen, übertragen die Pheromone eine Botschaft über kleine oder große Distanzen zu anderen Vertretern der gleichen Art.

Die Bienenkönigin (Weisel) bildet in einer Kopfdrüse eine Substanz (10-Hydroxy-Decensäure), mit der sie in einer hauchdünnen Schicht den ganzen Körper benetzt. Die Arbeiterinnen nehmen diesen Stoff bei der Körperpflege ihrer Königin auf und verbreiten ihn weiter, wenn sie den Inhalt des Honigmagens entleeren. Andere Bienen verzehren das Erbrochene, und so gelangt das Pheromon in immer geringerer Konzentration bis zur letzten Arbeiterin. Diese Übertragung geht mit so großer Geschwindigkeit vor sich, daß die Substanz schon in fünf Stunden bei der Hälfte und nach ungefähr einem Tag bereits bei der letzten Stockinsassin nachzuweisen ist. Beim Verzehr der Nahrung erregen schon Spuren des Pheromons die Geschmacksrezeptoren und lösen ein charakteristisches Verhalten aus. Die Königinssubstanz ist ein »Beruhigungsmittel«, das den Stock zusammenhält und welches die Bienen dringend brauchen, wenn sie einer geregelten Tätigkeit nachgehen sollen. Wir können nur staunen, daß derart geringe Stoffmengen, die eine Königin zu bilden in der Lage ist, Zehntausende von Bienen zu besänftigen vermag. Unsere Überraschung wächst noch, wenn wir erfahren, daß dieses Pheromon selbst aus der toten Königin einer Insektensammlung gewonnen werden kann. Stirbt eine Weisel und bestreicht man ihren Körper regelmäßig mit der Substanz, bleibt der Stock ruhig, und alles nimmt seinen gewohnten Lauf.

Fehlt die Königin, ist der Stock innerhalb weniger Stunden von einer rastlosen Unruhe erfüllt. Arbeiterinnen rennen hin und her, reißen normale Brutzellen ein und vergrößern sie zu Weiselwiegen, damit sie in kürzester Frist eine neue Königin heranziehen können. Kurz daran zeigt sich eine zweite Wirkung: In einigen Arbeiterinnen wachsen die unentwickelten Ovarien heran, und es werden Eier gelegt,

aus denen Drohnen (Männchen) entstehen. Diese können dann die inzwischen aufgezogene Königin befruchten, so daß der Stock innerhalb von drei Wochen wieder zu seinem natürlichen Lebensrhythmus und Arbeitsablauf zurückfindet. Gleichzeitig sterben die geschlechtsreifen Arbeiterinnen.

Termiten besitzen eine andere Gesellschaftsstruktur als die Bienen. An der Spitze des Staates stehen die Geschlechtstiere, eine Königin sowie ein König. Die Arbeiterinnen sind Larven, die sich in Soldaten oder im Notfall in ein neues Königspaar umwandeln können. Beide Geschlechtstiere eines Baues bilden je ein Pheromon, die von den Larven mit der Nahrung aufgenommen und im Kot abgegeben werden. Da der Termitenkot weiter verfüttert wird, verteilen sich die Informationsstoffe sehr schnell auf die vielen tausend Insassen. Dadurch wird die Entwicklung von Ersatzgeschlechtstieren verhindert. Damit sie ihr volle Wirkung entfalten können, müssen beide Stoffe gleichzeitig im Staat verteilt werden. Einzeln verabreicht ist nur die Königinnensubstanz etwas wirksam; sie verzögert das Ausreifen von Männchen, während die reine Königssubstanz allein keine Hemmung ausübt.

Männchen der Wüstenheuschrecke (*Schistocerca gregaria*) bilden in ihren Hautzellen ein Pheromon, das die eigene Geschlechtsentwicklung und die der jüngeren Schwarmgenossen vorantreibt. Unreife Männchen sind hellbraun, geschlechtsreife gelb gefärbt. Setzt man zu hellbraunen Tieren einige gelbe, hellen sich die unreifen sehr schnell auf. Wir wissen heute, daß die Hormone der Corpora allata die Bildung des Zauberstoffes veranlassen. Nach einer Entfernung dieser Drüsen können sich Jungtiere nicht weiterentwickeln, während bei Alttieren die Gelbfärbung verblaßt und die geschlechtliche Aktivität nachläßt.

Nachtfalterweibchen können es sich leisten, unscheinbar zu sein. Beim Flug in der Dunkelheit würden die Freier doch nicht ihre Gestalt und Körperzeichnung erkennen. Dafür strömen sie ein Parfüm, wieder ein Pheromon, aus, das die Partner zum Liebesspiel lockt. Die meisten Weibchen tragen es in zwei kleinen Säckchen links und rechts am Hinterleib mit sich umher. In warmen Sommernächten müssen Waldränder, Haine und Gebüsche eine Fülle von Schmetterlingsdüften ausströmen. — Allabendlich erheben sich die Männchen zum Flug gegen die Windrichtung. Wenn sie nach einigen Suchflügen eine Geruchsspur entdeckt haben, steuern sie unbeirrt auf ihr Ziel zu und kopulieren. An einem Weibchen jedoch, das man gut sichtbar unter eine Glasglocke gesetzt hat, flattern sie unbeeindruckt vorbei. Verbirgt

man dagegen das Tier im dichtesten Gestrüpp unter einer Drahtglocke, so belagern die Freier bald das Drahtgeflecht. Entfernen wir Glocke und Weibchen, so besliegen sie sofort den Fleck, auf dem es gesessen hatte und der noch seinen Duft ausströmt. Ohne ihre Geruchsorgane, die stark gefiederten Fühler, sind die Männchen empfindungslos: Schneidet man sie ihnen weg, so können sie ein Weibchen selbst aus nächster Nähe nicht mehr auffinden.

Ein wißbegieriger Naturfreund, der mehr über die Macht der Lockstoffe erfahren wollte, legte sich vor vielen Jahren eine Zucht von chinesischen Seidenspinnern (*Actias silene*) auf seinem Balkon an. Er markierte einige Männchen, verfrachtete sie mit der Bahn und ließ sie nach vier und elf Kilometer Entfernung wieder fliegen. In der gleichen Nacht trafen auf dem Balkon knapp die Hälfte der ersten und ein Viertel der zuletzt freigelassenen Falter ein. Solche Meisterleistungen stellen allerdings auch für Nachtschmetterlinge Rekorde dar. Europäische Nachtfaltermännchen begnügen sich mit einem kürzeren Anflug. Wir wissen jedoch nicht, ob sie schlechter riechen können oder ob sie unterwegs von einer anderen duftenden Braut weggefangen werden.

Einige Schmetterlinge lassen sich auch von fremdem Duft, meist dem der nächsten Verwandten, betören. Schwammspinnermännchen (*Lymantria dispar*) geraten in Erregung, wenn sie den Lockstoff des Nonnenweibchens (*Lymantria monacha*) wahrnehmen, und umgekehrt lassen sich deren Männchen von Schwammspinnerweibchen einfangen. Da es aber zwischen beiden Arten trotz häufiger Kopulationsversuche zu keiner Fortpflanzung kommt, müssen zum Paarungserfolg neben den Sexualduftstoffen sicher noch andere, unbekannte Einrichtungen notwendig sein.

Dem Nobelpreisträger Adolf Butenandt ist es 1959 gelungen, den weiblichen Lockstoff einer Seidenspinnerart (*Bombyx mori*), das Bombykol, zu analysieren. Dabei handelt es sich um einen ungesättigten Alkohol mit 16 Kohlenstoffatomen im Molekül, der ein gelber, fettiger Stoff ist und leicht nach Leder riecht. Er ist streng spezifisch, die geringste Änderung in seinem Aufbau nimmt ihm die Wirksamkeit. Butenandt mußte eine halbe Million Seidenspinnerdrüsen verarbeiten, um zwölf Millipond des Pheromons zu erhalten. — Nach dem Schlüpfen sitzen die *Bombyx*-Männchen bewegungslos auf ihrer Puppenhülle. Taucht man einen Glasstab in eine Lösung des Lockstoffes, so beginnen sie erregt zu zittern und laufen auf ihn zu. Das tun sie auch dann noch, wenn nur der zehnte Teil eines Billiardstel Pond in einem Milliliter Flüssigkeit (10^{-16} p/ml) vorhanden ist. Da sich beim

Eintauchen nur ein Tröpfchen auf dem Glasstab verteilt, können höchstens 1 000 Duftstoffmoleküle an ihm haften, von denen wiederum nur wenige die männliche Antenne erreichen. Jeder Fühler ist mit mehr als 1 000 Geruchssensillen übersät, und es genügt schon, daß nur wenige Rezeptoren ein Molekül einfangen, um den »Liebestaumel« des Männchens auszulösen.

Pheromone dienen ebenfalls zur Wegmarkierung. Ameisen bepinseln mit ihrem Hinterleib die Straße zwischen Nest und Futterplatz und erleichtern sich so das Zurechtfinden. Jede Ameisenart besitzt ihren eigenen Orientierungsstoff, der selbst für die nächsten Verwandten ohne Bedeutung ist. Eine Feuerameise entdeckt aus zwci Zentimeter Entfernung die Spur ihres Volkes und kann mit ihrem eigenen Sekretvorrat eine Strecke von 50 Zentimetern kennzeichnen. Die rote Waldameise markiert ihren Weg mit Ameisensäure. Artgenossen folgen erst einer Spur, wenn sie öfter begangen wurde, das heißt die Säure in höherer Konzentration enthält. Bestreicht man den Waldboden vor einem Nest mit verdünnter Ameisensäure, so folgen die Insekten der vermeintlichen Straße. Diese Täuschung gelingt allerdings nicht immer, da die Geruchsorientierung stets mit der Lichtkompaßbewegung gekoppelt ist. Legt man die künstliche Spur im spitzen Winkel zur eigentlichen Wegrichtung an, lassen sie sich ablenken; ist der Winkel stumpf, folgen sie der Lichtkompaßanzeige und nicht der falschen Route. Während die Ameisensäure sehr schnell verdunstet, so daß wenig begangene Wege rasch wieder verschwinden, können die Orientierungsstoffe der schwarzglänzenden Holzameisen eintrocknen und nach einem Regen wieder wirksam werden. Das ist für sie von sehr großer Bedeutung, weil sie so ihre alten Blattlausherden, von deren Honig sie leben, wiederfinden.

Andere Ameisen besitzen Alarmstoffe, die Flucht oder Angriff auslösen können. Wenn wir eine Ameise auf dem Fensterbrett zerquetschen, verschmieren wir den Schreckstoff einer Kopfdrüse, was einen zufällig vorbeikommenden Artgenossen in höchste Erregung versetzt, ihn warnt und in die Flucht jagt. Blattschneiderameisen bewahren in ihren Unterkieferdrüsen das Aldehyd Citral auf, das bei einer Störung der Tiere abgegeben wird und den Nestinsassen als Signal zum gemeinsamen Angriff gegen den Eindringling dient. Auch Wespen und Honigbienen besitzen einen Erregungsstoff, der ihre Stockgenossen zum wütenden Angriff reizt. Es ist deshalb zu empfehlen, eine Wespe, die uns umsummt, nicht zu ärgern, da sie sonst, wenn wir nach ihr schlagen, ein Kampf-Pheromon verbreitet und dadurch zornige Mitstreiter alarmiert.

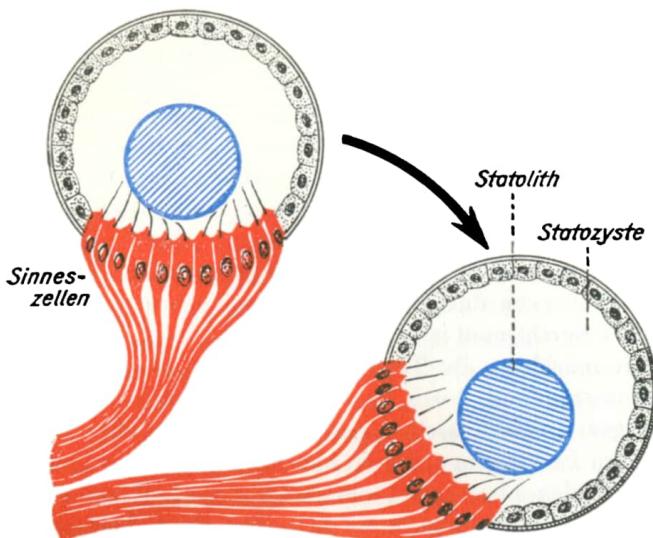
Wenn ein Hecht in einen friedlichen Elritzenschwarm fährt, gelingt es ihm selten, die Beute sofort zu verschlucken; er schnappt mehrmals zu, daß Schuppen und Hautfetzen nur so herumfliegen. Die übrigen Elritzen, soweit sie ihn noch nicht gesehen haben, »schnuppern« kurze Zeit, schrecken dann plötzlich zusammen, stieben umher und schnellen mit Zickzackbewegungen in ein Versteck. Sie wurden vom Schreckstoff aus der Haut des Opfers alarmiert und sind so sehr verängstigt, daß sie tagelang diese Stelle meiden. Elritzen riechen den Alarmstoff, aber schmecken ihn nicht, und deshalb flitzen sie auch noch davon, wenn man die Geschmacksnerven durchschneidet; sie reagieren aber nicht, wenn der Riechnerv durchtrennt ist.

Viele Säugetiere markieren ihr Territorium; die meisten Raubtiere, wie zum Beispiel unser Hund, durch Harnen, und die Gemsen, Hirsche sowie einige Nager durch Ausschmieren von Sekreten. Ein Feldhamster streift beim Einstieg in seine Höhle das Sekret der Flankendrüsen an den Wänden ab. Wittert ein anderer vorbeikommender Hamster, daß der Bau bewohnt ist, nimmt er Reißaus. Im Laboratorium läßt er sich daher in frisch markierte Metallröhren nur gewaltsam, unter den Anzeichen höchster Angst — einem rhythmischen Zähnewetzen — hineindrängen.

Säugetiere verfügen ebenfalls über Pheromone, die das Sexualverhalten beeinflussen. Eine läufige Hündin sondert einen Stoff ab, der einen Rüden besänftigt und zugleich erregt. Einbrecher machten sich diese Tatsache zunutze: Sie rauften sich vor dem Raubzug mit einer heißen Hündin und drangen anschließend in ein Gebäude ein, ohne daß sich der Wachhund meldete. Ja es kam vor, daß er den Einbrechern mit dem angenehmen, vertrauten Geruch freundlich entgegenlief und sie sogar begleitete.

Der irritierte Krebs

Manche Sinnesorgane dienen uns so im Verborgenen, daß wir von ihren Meldungen selten Notiz nehmen. Zu diesen geheimen Wächtern zählen die Organe des Lagesinnes, die sich pausenlos über unsere Körperhaltung ein Bild verschaffen und diese notfalls schnell und scheinbar zufällig korrigieren. Sie werden dabei allerdings vom Auge und den Rezeptoren der Muskeln, Haut, Sehnen und Gelenke unterstützt. Der Lagesinn benutzt die Schwerkraft als Reiz. Zu deren Wahrnehmung benötigen die Tiere spezielle Organe, die bei Wirbellosen besonders übersichtlich gebaut sind und die uns daher eine hervor-



Statozyte einer Meduse bei verschiedenen Lagen des Tieres

ragende Aufklärung über ihre Wirkungsweise geben. Beginnen wir deshalb mit ihnen, und betrachten wir den Bau einer Statozyte.

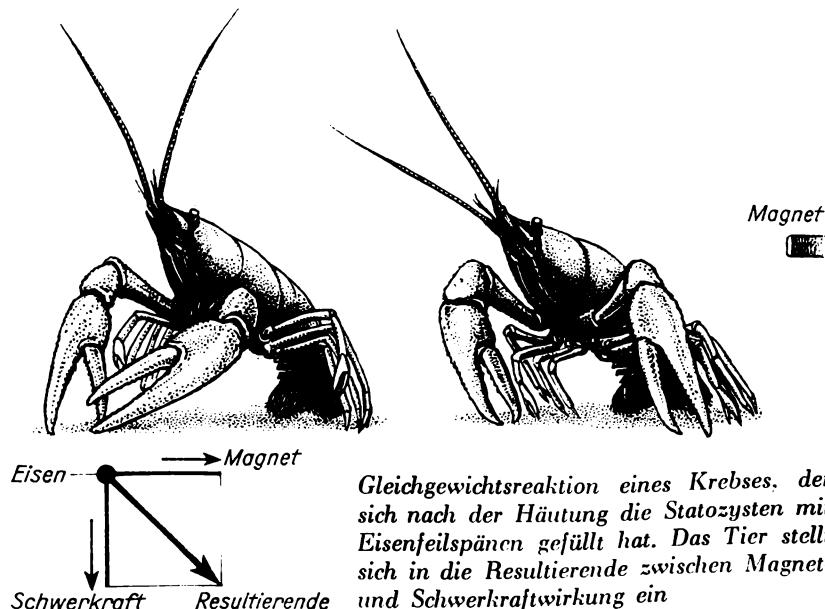
Eine Statozyte ist ein Sinnesapparat von genialer Einfachheit. Sie ist ein Bläschen, mit Flüssigkeit gefüllt und so mit behaarten Sinneszellen ausgekleidet, daß sie wie ein umgekrempteter Igel aussieht. Auf einem Haarpolster ruht ein frei beweglicher Stein, der Statolith. Da dieser meist aus Kalk besteht, also schwerer als die Flüssigkeit ist, rollt er stets zum tiefsten Punkt der Blase. In der Ruhelage lastet er unten auf dem »Normalpunkt«. Bei jeder Schieflage rollt er an eine andere Stelle, verbiegt die Härchen, reizt damit die Sinneszellen, und deren Erregung stellt schließlich mit einer sinnvollen Reflexbewegung das Gleichgewicht wieder her. Zerstört man einem Krebs die Statozyten, wird er hilflos: statt zu schwimmen, taumelt er im Wasser umher.

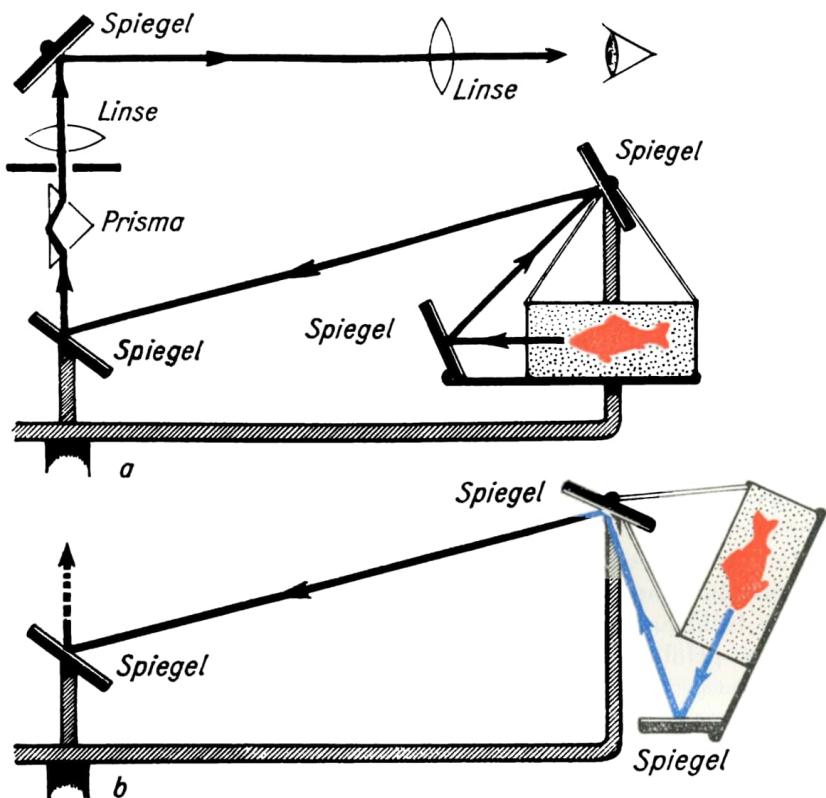
Das Geheimnis der Statozytenfunktion hat der österreichische Forstner Kreidl in einem genialen Versuch entdeckt: Einige Krebse besitzen am Grund ihres ersten Fühlerpaars statt eines Bläschens nischenförmige Gleichgewichtsorgane, in denen Sandkörnchen als Schweresteinchen liegen. Bei der Häutung reißen die Tiere die Innenhaut samt den Statolithen heraus. Danach stopfen sie sich mit Hilfe

der Putzscheren neue Sandkörnchen hinein. Kreidl kam auf den glücklichen Gedanken, frisch gehäuteten Garnelen statt Sand feine Eisenfeilspäne ins Aquarium zu geben. Die Krebse ließen sich auch irreführen und benutzten sie zur Füllung der Statozysten. Als er einen starken Magneten über ein Tier hielt, flogen die eisernen Statolithen auf ihn zu und erregten die Sinneszellen an der Oberseite. Dadurch zwangen sie das Krebslein, seine Haltung zu ändern, und es drehte sich erwartungsgemäß auf den Rücken.

Das Lagesinnesorgan der Wirbeltiere liegt tief versteckt im Felsenbein des Schädels. Meißelt man sorgfältig diesen Knochenpanzer auf, entdeckt man ein winziges, äußerst verletzliches Gebilde, das so verwickelt aufgebaut ist, daß man es das Labyrinth nennt. Es entsteht im Embryo aus einer bläschenförmigen Einstülpung der Haut, die sich sofort abschnürt und damit vorübergehend einer Statozyste ähnlich ist. Schließlich gliedert sie sich in zwei Anlagen, die zeitlebens zusammenbleiben: einen oberen Teil, der das Gleichgewichtsorgan bildet, und einen unteren Abschnitt, der zum Gehörorgan wird.

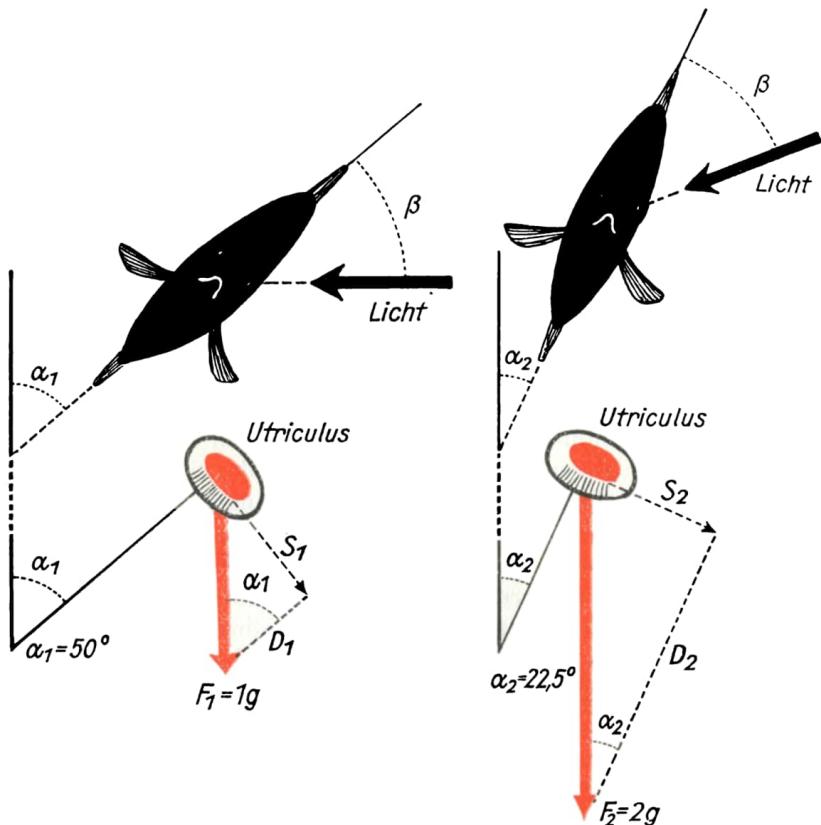
Zum Gleichgewichtsorgan gehören zwei grundverschiedene Teile: der Statolithenapparat und die Bogengänge. Beide bilden ein kompliziertes Höhlensystem, das mit einer zähen Flüssigkeit, der Endolymphe, gefüllt ist. — Der Statolithenapparat ist das eigentliche





Versuchsanordnung zur Bestimmung des Körperequilibriums beim Fisch unter der Einwirkung erhöhter Schwerkraft (Feldstärke). Der Fisch befindet sich in einem Aquarium, das auf eine Zentrifuge montiert ist. Die blaue Linie zeigt den Strahlengang zum Auge des Beobachters. a in Ruhe, b während des Zentrifugierens

Schweresinnesorgan. Statt aus einer zierlichen Kugel besteht es aus einem gebogenen Schläuchlein (Utriculus) und einem daran hängenden Säckchen (Sacculus). Ihre Rezeptoren, einfache Haarzellen, sind auf kleinen Hügeln zu winzigen Sinnespolstern zusammengedrängt. Auf den kurzen, gallertig verklebten Härchen sind mikroskopisch kleine Kristalle festgewachsen, die dreimal schwerer sind als die Endolymphe. Man rätselte lange herum, wie diese Schweresteinchen wohl die Sinneszellen reizen mögen: Drückten sie auf die Härchen, zogen sie an ihnen oder verbogen sie diese? Das Rätsel löste 1950 Erich von Holst mit einer sehr raffinierten Versuchstechnik.



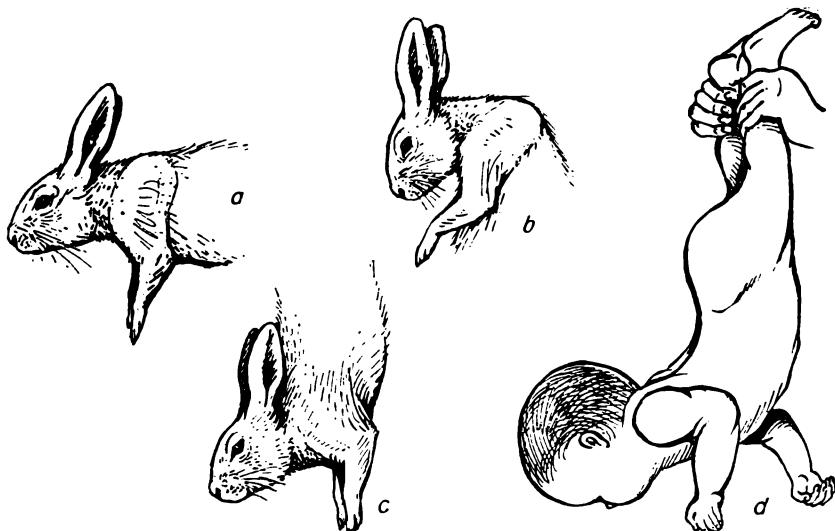
Gleichgewichtslagen eines Fisches bei verschiedenen Schwerkräften bzw. Feldstärken F ($F_1 = 1g$ und $F_2 = 2g$, rote Pfeile), aber bei gleicher Richtung des einfallenden Lichtes (Winkel β). Der Fisch stellt sich so, daß die Scherungskomponente (S) gleich bleibt; die Druckkomponente (D) ist veränderlich

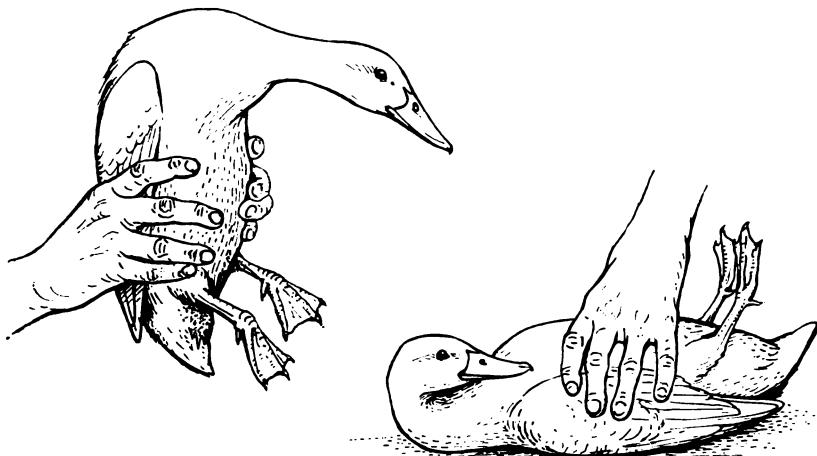
Flachwasserfische halten ihr Gleichgewicht sowohl mit Hilfe der Schwerkraft als auch mittels des Lichtes, indem sie stets ihren Rücken der Lichtquelle zuwenden (Lichtrückenreflex). Wird ein schwimmender Fisch von der Seite angestrahlt, neigt er sich und stellt sich zwischen Licht- und Schwerkraftrichtung ein. Verändert man die Steilheit des Lichtstrahles, folgt er ihm, und erhöht man die Erdanziehungskraft, so wendet er sich mehr dem Schwerelot zu. Das Ausbalancieren geschieht so lange, bis er eine Gleichgewichtslage gefunden hat.

Von Holst experimentierte mit gleichbleibendem Lichtwinkel, aber veränderter Schwerkraft. Zu diesem Zweck hängte er das Versuchs-

gefäß mit seinen Skalaren, Stichlingen und Gupps an eine Zentrifuge. Beim Schleudern vereinigten sich Schwer- und Zentrifugalkraft zur mechanischen Feldstärke, die allein die Gleichgewichtslage des Tieres bestimmt. Obwohl der Fisch im sausenden Flug herumgeschleudert wurde, konnte er ihn über ein kompliziertes System von Spiegeln und Prismen ruhend vor sich sehen und dessen Stellung zwischen Licht- und Feldrichtung messen. — Alle Versuchstiere richteten sich beim Schleudern genau um den Winkel auf, der notwendig war, die seitliche Verbiegung der Haare, die Scherung, in den Utriculi wieder auszugleichen. Gleichzeitig änderten sich andere Kräfte, zum Beispiel der Statolithendruck, ohne daß die Tiere darauf reagierten. Die Scherung war also entscheidend. — Die Lagesinnesorgane der Fische sind äußerst empfindliche Meßinstrumente. Da von Holst selbst bei stärkstem Zentrifugieren nur eine Verschiebung der Sinneshaare von 0,1 Millimeter beobachtete, müssen die Scherungskräfte beim normalen Tauchen oder Emporsteigen im Wasser noch viel kleiner sein. Im Verlauf seiner Untersuchungen hat von Holst eine mathematische Formel aufgestellt, mit deren Hilfe schon vor dem Versuch die Körperstellung eines Fisches für eine bestimmte Drehzahl der Zentrifuge berechnet werden kann, und das zeigt wohl am besten, daß er den Lagesinnesorganen ihr Geheimnis abgerungen hat.

Stellreflexe beim Kaninchen und menschlichen Säugling, hervorgerufen durch Zwangshaltungen des Rumpfes





Stellreflexe bei der Ente

Inzwischen weiß man, daß die Sinneszellen des Utriculus auch ohne Reizung fortwährend Impulse abgeben; für sie gibt es keine Ruhe. Eine Scherung verändert diese Erregung nur: das Abbiegen in der einen Richtung erhöht die Impulszahl, das Verbiegen nach der anderen Seite vermindert die Frequenz. Der wechselnde Erregungsstrom löst Haltungsreflexe aus, die den Tonus der Hals- und Extremitätenmuskulatur so verändern, daß das Tier seine normale Haltung wieder gewinnt. Bei den meisten Säugetieren treten die Reflexe allerdings erst auf, wenn wir sie in der Luft halten, aber verschwinden augenblicklich, sobald ihre Füße den Boden berühren. Für diese Hemmung sorgen die Sinnesorgane der Haut, Muskeln und Gelenke, sie verleihen damit den Beinen ihre Kraft und Standfestigkeit und erlauben dem Tier, Kopf und Körper so zu bewegen, wie es die gegebene Situation verlangt.

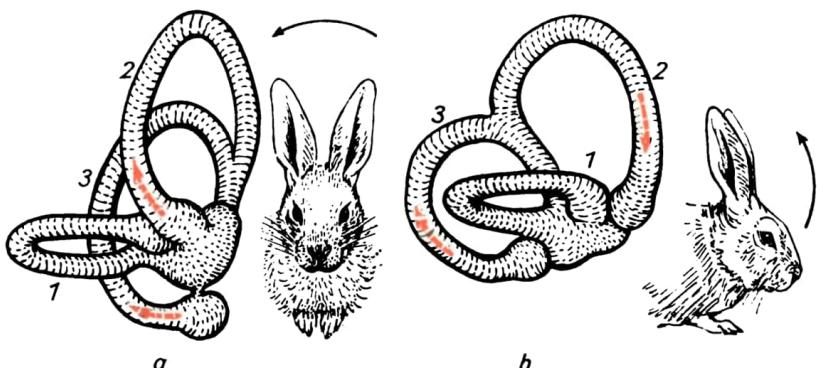
Eine ganze Kette von Stellreflexen kann man beim freien Fall beobachten. Wenn wir eine Katze mit dem Rücken voran von unseren erhobenen Händen fallen lassen, veranlaßt der Utriculus die allgemein bekannte Landereaktion: Mit weitausholenden Bewegungen von Schwanz und Beinen wendet die Katze den Kopf und bringt anschließend auch Hals, Brustkorb und Hinterkörper wieder in ihre alte Lage. Das alles geschieht so blitzschnell, daß unsere Augen den einzelnen Phasen nicht folgen können und daß wir uns erst hinterher mühsam klarmachen müssen, wie sie sich nacheinander der Kopf-, Hals- und Körperstellreflexe bedient hat. Vor der Landung streckt sie ihre

Beine, und dann setzt sie sicher auf dem Boden auf. Schaltet man kurzfristig die Labyrinthe durch eine lokale Betäubung aus, so ist es um ihre Kunst geschehen: leblos wie ein Stein fällt sie herab.

Während die Lagesinnesorgane die »Wasserwaagen« des Körpers sind, meldet der zweite Sinnesapparat im Labyrinth, das Bogengangssystem, wie ein Kompaß Drehungen und Wendungen. Bogengänge werden erregt, wenn wir uns umdrehen, hinfallen, wie ein Kreisel drehen oder einen Purzelbaum schlagen. Zur Feststellung all dieser Bewegungen ist ein Apparat von so idealer Konstruktion gefunden worden, daß er von den Fischen bis hinauf zum Menschen nicht mehr verändert worden ist: Drei bogenförmige Kanäle entspringen dem Utriculus und münden wieder in ihn ein. Sie sind zueinander angeordnet wie zwei Wände einer Zimmerecke zum Fußboden; man sagt, die Bogengänge stehen senkrecht in den drei Ebenen des Raumes. Jeder einzelne Kanal trägt an einem Ende eine kleine Blase, die Ampulle. In ihr sind auf einem Knochenwall Sinneszellen angebracht, die mit ihren glockenförmig verklebten Sinneshaaren, der Cupula, die gesamte Ampulle verschließen. Dieser Haarschopf läßt sich auf dem Wall so wie eine Schwingtür in ihren Angeln bewegen.

Wenn wir wie ein Kreisel gedreht werden, bleibt die träge Endolymphe zurück, beginnt also entgegengesetzt zu strömen und verbiegt die Cupula. Diese Ablenkung, wieder eine Scherung der Sinneshaare, löst eine ganze Reihe von Reflexbewegungen aus, wovon uns ein Augenzittern, der Nystagmus, am meisten auffällt. Dabei bewegen sich die Augen so ruckartig, wie sie wandern, wenn wir eine Druckzeile nach der anderen lesen. Beim Drehen wird der Körper gleichzeitig so stark geneigt, daß wir schließlich hinsielen, würde dieses Spiel nicht unterbrochen. Während solcher Bewegung wird häufig nur ein Bogengangspaar gereizt; schlagen wir jedoch einen Purzelbaum, können zwei oder alle drei Paare erregt werden.

Da das Labyrinth schwer zugänglich in härtesten Knochen eingepackt und außerdem sehr klein ist — eine Bogengangampulle des Menschen ist nur 1,5 Millimeter stark — konnte man erst 1957 elektrische Potentialableitungen durchführen und herausfinden, wie die mechanischen Reize in chiffrierte elektrische Botschaften umgewandelt werden: Das Sinnesepithel eines Bogenganges bildet schon im reizlosen Zustand eine elektrische Spannung, das Bestandspotential, das als Summen-Rezeptorpotential zum Generatorpotential werden kann. Viele Ampullenerven sind in Ruhe tätig. Bei einer Scherung der Cupula verändert sich das Bestandspotential, und dieses steuert den Erregungsstrom in den Nervenfasern: Eine Ablenkung des Haarschopf-



Körperdrehungen eines Kaninchens (schwarze Pfeile) führen zu gesetzmäßigen Endolymphströmungen im Bogengangsystem (rote Pfeile); 1 horizontaler, 2 vorderer vertikaler, 3 hinterer vertikaler Bogengang

ses im horizontalen Bogengang zum Utriculus hin erhöht das Rezeptorpotential und verstärkt die Nervenmeldung; eine Abbiegung von ihm weg hat den entgegengesetzten Effekt. In den vertikalen Bogengängen verursachen Endolymphströmungen zum Utriculus hin dagegen eine Hyperpolarisation des Bestandspotentials und ein Nachlassen der Aktionsströme; entgegengesetzte Strömungen kehren die Verhältnisse wieder um. Diese Meldeweise führt dazu, daß bei einem Purzelbaum nicht nur die waagerechten und senkrechten, sondern auch die linken und rechten Bogengänge ein unterschiedliches Impulsmuster bilden. Eine wahre Flut von Erregungsströmen fließt dann zum Gehirn.

Alle Nervenverbindungen von den Labyrinthorganen zum Gehirn und von diesem zur Körpermuskulatur sind durch Kreuzungen und Rückkreuzungen so häufig verknüpft, daß wir uns bis heut noch nicht völlig in dem scheinbaren Durcheinander zurechtfinden. Die Gehirnzentren des Gleichgewichtsorganes sind im Verlängerten Mark zu einem Ringsystem verbunden. Dort werden alle Reize verarbeitet und teils zum Groß-, Klein- und Zwischenhirn, teils zum Rückenmark geleitet, von wo aus sie reflektorisch die Stellung des ganzen Körpers dirigieren.

Die musizierende Grille

Das Hörvermögen ist im Tierreich sparsam ausgeteilt. Würmer, Schnecken, Muscheln und viele andere Wirbellose sind taub. Hörorgane sind nur bei zwei Tierstämmen, den Insekten und Wirbeltieren, entwickelt worden, Organismen, die selbst Töne hervorbringen.

Insekten haben wohl ausgebildete Gehörorgane (Tympanal- oder Trommelfellorgane), die an verschiedenen Körperstellen liegen und nach einem einheitlichen Plan aufgebaut sind. Bei Feldheuschrecken findet man sie rechts und links am Hinterleib, bei Laubheuschrecken und Grillen an den Vorderbeinen und bei Mücken am Fühlergrund. Allerdings ist es gleichgültig, wo der Empfangsapparat sitzt, weil die Hörempfindung stets im Gehirn stattfindet. Der Grund, daß diese Organe so merkwürdige Stellen einnehmen und im Kopf fehlen, ist darin zu suchen, daß sie sich stammesgeschichtlich aus Spannungsmessern (Chordotonalorganen) entwickelt haben, die an Rumpf und Gliedern, aber nicht am Kopf vorkommen.

Tympanalorgane werden durch den Druck von Schallwellen erregt. Diese Druckschwankungen sind so schwach, daß sie die Tast- und Druckendigungen der Haut nicht erregen. Im Hörorgan werden sie dagegen durch eine dünne Membran verstärkt und auf die Sinneszellen übertragen. Bei Heuschrecken, Grillen, Zikaden und Nachtschmetterlingen bestehen die Tympanalorgane aus großen Tracheenblasen, deren eine Wand als »Trommelfell« dient. Es ist bei den großen Laubheuschrecken in zwei Längsspalten der Unterschenkel von Vorder- und Mittelbeinen tief eingesenkt, bei Grillen dagegen nur schwach in die Tiefe des Unterschenkels verlagert und bei Feldheuschrecken und Nachtfaltern oberflächlich an der Brust oder bei Zikaden am Hinterleib angelegt.

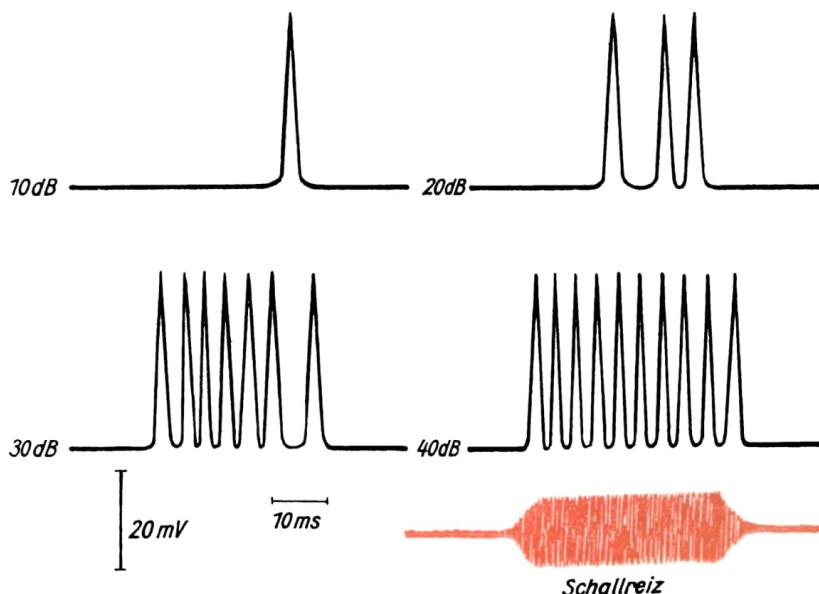
Die Hörzellen können im einfachsten Fall unmittelbar am Trommelfell festgewachsen sein, so daß sie hin- und hergezerrt werden, wenn es schwingt. So geschieht es bei Feldheuschrecken, Zikaden und Schmetterlingen. Im Tympanalorgan der Laubheuschrecken liegt unter der äußeren Membran noch eine zweite, die die Schwingungen der ersten auffängt und auf die Hörzellen überträgt. Es ist einzusehen, daß auf diese Weise das erste Trommelfell »Hörstörungen« wegängt, die durch Erschütterungen des Untergrundes ausgelöst werden, so daß nur die eigentlichen Schallwellen übertragen werden.

Die meisten Insekten reagieren auf sehr hohe Töne. Zikaden hören Schwingungen von einem bis fünf Kilohertz (kHz), Grillen von zwei bis sieben kHz und andere sogar Ultraschall, zum Beispiel Nacht-

schmetterlinge und Heuschrecken bis 200 kHz. Die Empfindlichkeit eines Tympanalorganes ist schlechter als die eines Wirbeltierohres. Bei den empfindlichsten Insekten muß ein Ton mindestens die Lautstärke unserer normalen Umgangssprache haben, damit er von ihnen wahrgenommen wird. Eine für uns unhörbare »Flüstersprache« können diese Tiere also nicht besitzen. Bis auf die Heuschrecken unterscheiden Insekten weder Töne noch erkennen sie Melodien. Sie benutzen ihre Hörorgane vornehmlich, um die Richtung der Schallquelle festzustellen. Laubheuschrecken ermitteln die Richtung dadurch, daß sie ihre Vorderbeine so lange drehen, bis sie vom »Schallstrahl« voll getroffen werden, und damit ist auch der Kopf auf die Quelle gerichtet.

Lautgebung und Hören der Insekten stehen meistens im Dienst der »Liebe«. Die Männchen zirpen, fiedeln und stridulieren so lange, bis sie ein Weibchen »erhört«. Diese sind bei den meisten Arten stumm, lassen sich aber von einem Sänger anlocken. Um zu erkunden, ob sie vom Gesang oder von dem Anblick des Männchens angezogen werden, ließ man schon im Jahre 1913 ein Grillenmännchen vor einem Telefon zirpen und übertrug den Werbesang über eine Fernsprechleitung

*Impulsaussendung einer Hörsinneszelle der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria*) bei verschiedenen Schallstärken, die in Dezibel (dB) angegeben sind. Schalldauer rot markiert*

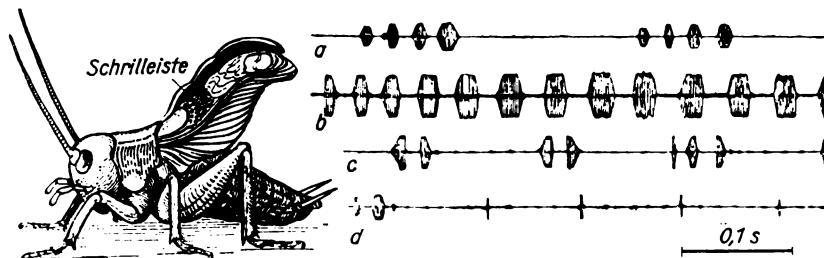


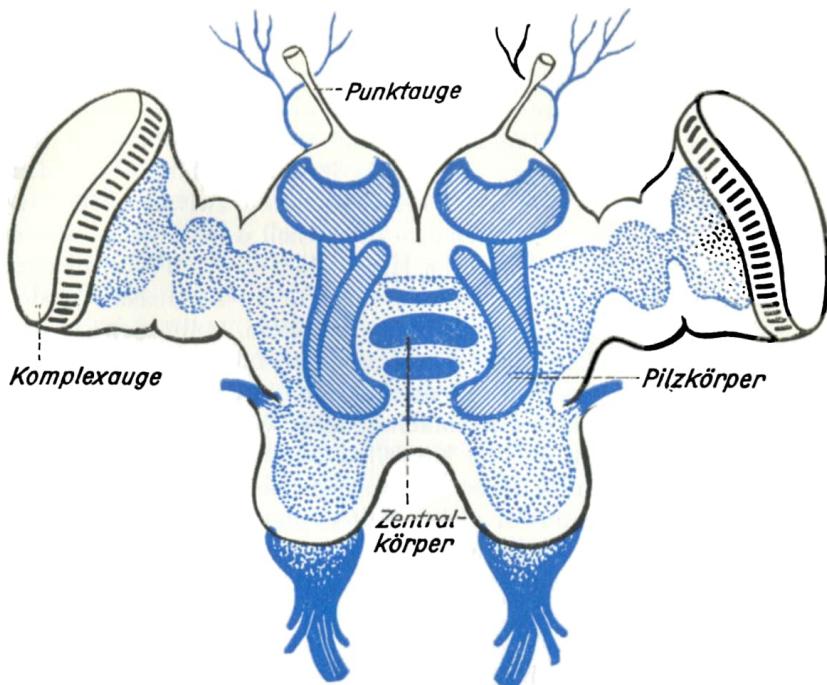
zu einem Weibchen in einen anderen Raum. Gleich nach dem Ertönen des Zirpens eilte das Weibchen auf das Telefon zu und verriet damit, daß es den Gesang »verstand«.

Heuschrecken und Grillen dient ihre Musik nicht nur zum Anlocken von Weibchen, sondern auch zur Abschreckung von Rivalen. Bei einigen Arten finden Wechselgesänge zwischen den Männchen statt und bei anderen zwischen Männchen und Weibchen. Die Lautheit des Zirpens wächst bei Grillen und Laubheuschrecken mit der Paarungsbereitschaft. Manche Männchen überlassen deshalb ihr Territorium dem lautesten Sänger. Nach der Paarung verstummt dagegen bei einigen Laubheuschreckenarten der Gesang. Das ist sehr sinnvoll, weil das Männchen durch die Abgabe seiner Samenfäden, die es — wohlverpackt in einem Sack — auf das Weibchen übertragen hat, fast 40 Prozent seines Gewichtes verliert und zu weiteren Liebesspielen gar nicht mehr befähigt ist. Haben nach ein paar Tagen Gewicht und Paarungsbereitschaft wieder zugenommen, mischen diese Männchen sich erneut unter die Sänger. Weibchen kennen dieses Geheimnis, denn sie wählen unter allen Bewerbern den am lautesten fiedelnden Verehrer aus.

Laubheuschrecken und Grillen reiben die Vorderflügel aneinander. Dabei streicht die scharfe Randkante des tiefer gelegenen Flügels über eine kammartige Leiste an der Unterseite des obenliegenden Flügels, und so wird der Zirpton erzeugt. Die notwendigen Bewegungen der Flügelmuskulatur einer Grille werden von motorischen Nervenzellen des Brustmarks hervorgerufen und von Neuronen des Gehirns kontrolliert, die einen eigenen, unabhängigen Entladungsrhythmus besitzen. Dieser Rhythmus ist für die Eigenart der Gesangsstrophen verantwortlich. Zerstört man bestimmte Gehirnstrukturen, kommt es zu

Musizierende Feldheuschrecke mit den Oszillogrammen des Lockgesanges (a) und Kampfgesanges (b); c und d verschiedene Phasen des Werbegesanges





Im Gehirn einer Heuschrecke nehmen Zentral- und Pilzkörper einen großen Raum ein

langanhaltenden, unnatürlichen Gesängen. Sie hören erst auf, wenn das Tier völlig erschöpft ist. Die Operation muß demnach Neurone getroffen haben, die normalerweise die Lauterzeugung hemmen. Im Grillengehirn gibt es für jeden Gesangstyp, zum Beispiel den Lock- und Kampfgesang, eine eigene Hemmungszone. Im normalen Leben wird deren Wirkung von eintreffenden Sinnesreizen vorübergehend aufgehoben, beispielsweise fällt durch den Anblick des Weibchens beim Männchen die Blockade für den Lockgesang weg, und beim Hören eines Männchens wird der Kampfgesang enthemmt. Diese sinnvolle Kontrolle üben die Pilzkörper und der Zentralkörper des Gehirns aus. Werden sie beiderseitig zerstört, verstummen die Tiere völlig. Bleibt dagegen eine Gehirnseite erhalten, singen sie normal. Man hat sogar noch einen weiteren Schleier vom Geheimnis der Gesangsbildung gelüftet. Wenn man mit Mikroelektroden die Becher der Pilzkörper reizt, bricht der Gesang ab. Werden die Pilzstiele gereizt, so erzeugt das je nach der getroffenen Nervenzelle entweder einen Lock- oder Kampfgesang. Das ist der Beweis, daß jeder Gesangstyp einen eigenen nervösen Auslöseort besitzt.

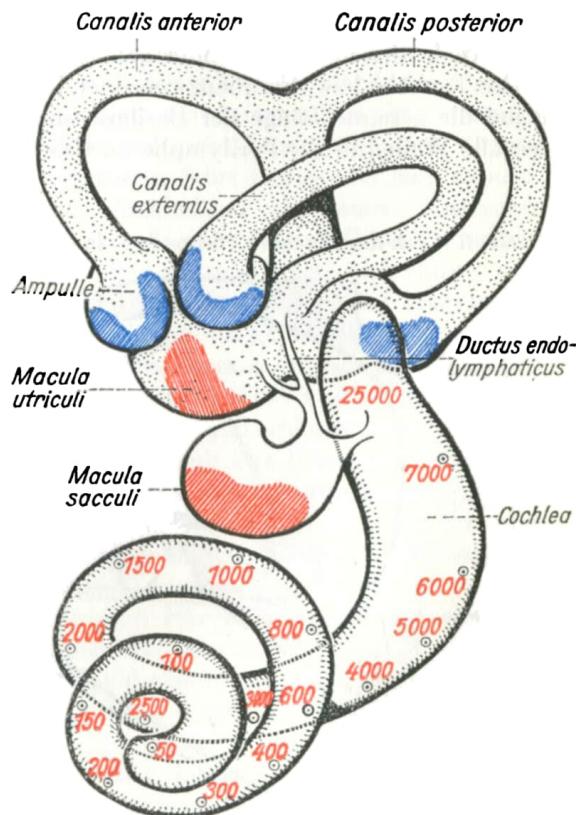
Man fragte sich lange Zeit vergeblich, warum Nachtschmetterlinge im Gegensatz zu Tagfaltern hören können, obwohl beide stumm sind. Für Spanner, Spinner, Motten, Eulen und andere Nachtfalter beginnt die Welt des Schalles etwa da, wo sie für uns aufhört — nämlich bei etwa 20 kHz — und endet bei Frequenzen zwischen 100 kHz und 175 kHz. Die Tiere nehmen also Ultraschall wahr. Damit besitzen sie einen Schutz gegenüber ihren Hauptfeinden, den Fledermäusen, die den Ultraschall zum Aufspüren ihrer Beute benutzen. Werden Nachtfalter von den Ultraschallschreien getroffen, vollführen sie entweder tollkühne Zickzackflüge oder lassen sich fallen und stellen sich tot. Überrascht sie der Ton vor dem Abflug, verkriechen sie sich im nächsten Versteck. Aktionsstromableitungen von ihren Tympanalnerven haben gezeigt, daß die Hörzellen schon erregt werden, wenn die Fledermaus noch 30 Meter entfernt ist. Eine solch empfindliche Warnanlage rettet natürlich vielen Faltern das Leben. Als man das »Nachtmahl« einiger Fledermäuse genauer untersuchte, stellte man fest, daß ihre Beute zum größten Teil aus tauben Insekten bestand und nur wenige hörende Nachtinsekten ihnen zum Opfer gefallen waren.

Bei den Wirbeltieren besteht das Gehörorgan, das Ohr, aus mehreren Teilen. Läßt man die Fische außer acht, so sind es drei Teile: das äußere, mittlere und innere Ohr. Jeder Abschnitt hat bestimmte Aufgaben zu erfüllen. Das äußere Ohr dient der Schallaufnahme, das Mittelohr der mechanischen Schallverstärkung und das Innenohr der Reizverteilung und Umwandlung des Reizes in Erregung.

Das äußere Ohr der Säugetiere beginnt mit der Ohrmuschel, einem Trichter zum Auffangen der Schallwellen, und geht in den äußeren Gehörgang über, der bis zum Trommelfell reicht. Dieses ist so empfindlich, daß es selbst von den leisesten Tönen hin- und herbewegt wird, wenn auch nur den milliardsten Teil eines Zentimeters (10^{-9} cm), das ist ein Zehntel vom Durchmesser des Wasserstoffatoms (10^{-8} cm). An das Trommelfell schließt sich nach innen das luftgefüllte Mittelohr an. Seine drei Gehörknöchelchen sind Hammer, Amboß und Steigbügel; sie verbinden das Trommelfell mit dem Innenohr. Die Knöchelchen sind gelenkig aufgehängt, damit sie durch sonstige Erschütterungen, wie den Gang des Tieres, nicht bewegt werden. Da sie außerdem elastisch miteinander verbunden sind, erhöhen sie allmählich den Widerstand für die Schallwellen von der Luft zur Flüssigkeit des Innenohres, so daß keine großen Energieverluste oder gar Reflexionen am ovalen Fenster des Innenohrs entstehen können. Das ovale Fenster ist ein kleines Loch im Felsenbein, in das beim Menschen

gerade eine Stecknadelspitze hineinpasst. Die winzigen Auslenkungen des Trommelfells werden am Fenster noch verringert, aber der Schalldruck wird auf das 20fache verstärkt. Beim Menschen gelangen tiefe und mittlere Tonfrequenzen (20 bis 2 000 Hz) über die Gehörknöchelchenkette durch sogenannte Luftleitung bis zum Innenohr, während höhere Töne (2 000 bis 20 000 Hz) die Felsenbeine vibrieren lassen und die Flüssigkeitssäulen im Innenohr zum Mitschwingen bringen. Dies ist die sogenannte Knochenleitung. Zerstört man das Trommelfell und den gesamten Mittelohrapparat, wird man nicht taub, sondern nur schwerhörig. Eigentlich werden dann nur die tiefen und mittleren Töne leiser gehört, aber gerade das führt zu einer fatalen Störung in der Sprachverständigung.

Das Innenohr aller Wirbeltiere ist tief in der Knochenmasse des Schädels versteckt. Es ist bei Säugern ein schneckenförmig ge-

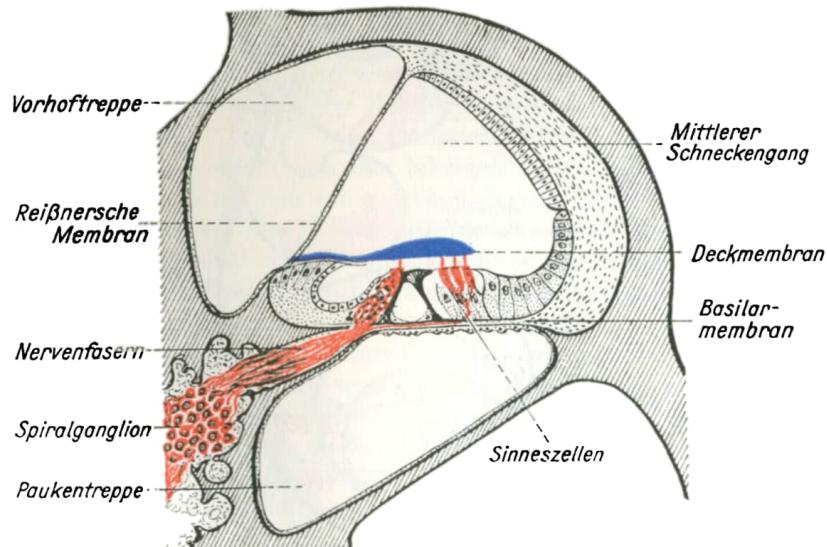


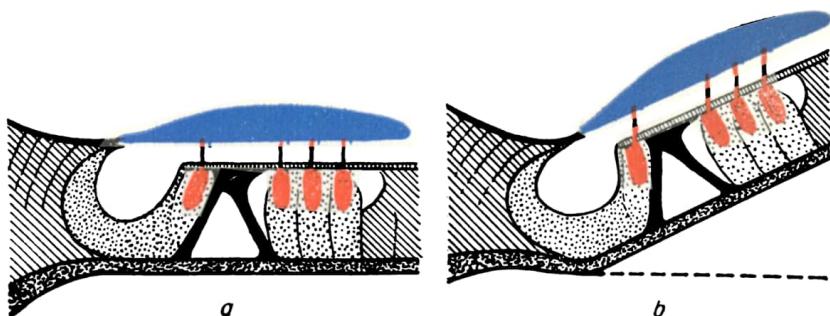
Ohrlabyrinth eines Säugetiers. In die Schnecke ist die Lokalisation der Schallfrequenzen (Hz) eingezeichnet

rollter Schlauch, der in drei Längskanäle aufgeteilt ist. In den beiden äußeren Gängen, der Vorhof- und Paukentreppe, befindet sich die Perilymphe. Beide Treppen stehen an der Schneckenspitze miteinander in Verbindung. Zwischen diese Perilymphräume schiebt sich der mittlere Gang, ein Endolymphraum, der Schneckenkanal. Auf einem Querschnitt gewinnt man einen noch besseren Überblick über den Aufbau der Schnecke. Die drei Kanäle sind durch zwei Membranen gegeneinander abgegrenzt. Die eine, die Reißnersche Membran, zieht als hauchdünnes Häutchen von einer Wand zur anderen und trennt die Vorhofstreppe vom Schneckenkanal. Die zweite, die Basilarmembran, scheidet den Schneckenkanal von der Paukentreppe. Diese Haut trägt das eigentliche Sinnesorgan, das Cortische Organ. Es zeigt einen komplizierten Aufbau aus Stützzellen, die eine Art Gewölbe bilden, in welches die Sinneszellen — auch Haarzellen genannt — eingefügt sind. Über den Sinneszellen liegt, festgewachsen an den haarförmigen Zellfortsätzen, die Deckmembran.

Ein Schall, der in das Innenohr gelangt, wird ziemlich grob, aber nach der Tonhöhe bzw. Frequenz geordnet, in seine Einzeltöne zerlegt und auf die gesamte Länge der Basilarmembran verteilt. Dabei verlieren alle Wellen in der Perilymphe an Geschwindigkeit und werden

Querschnitt durch das Innenohr (Schnecke) eines Säugetieres





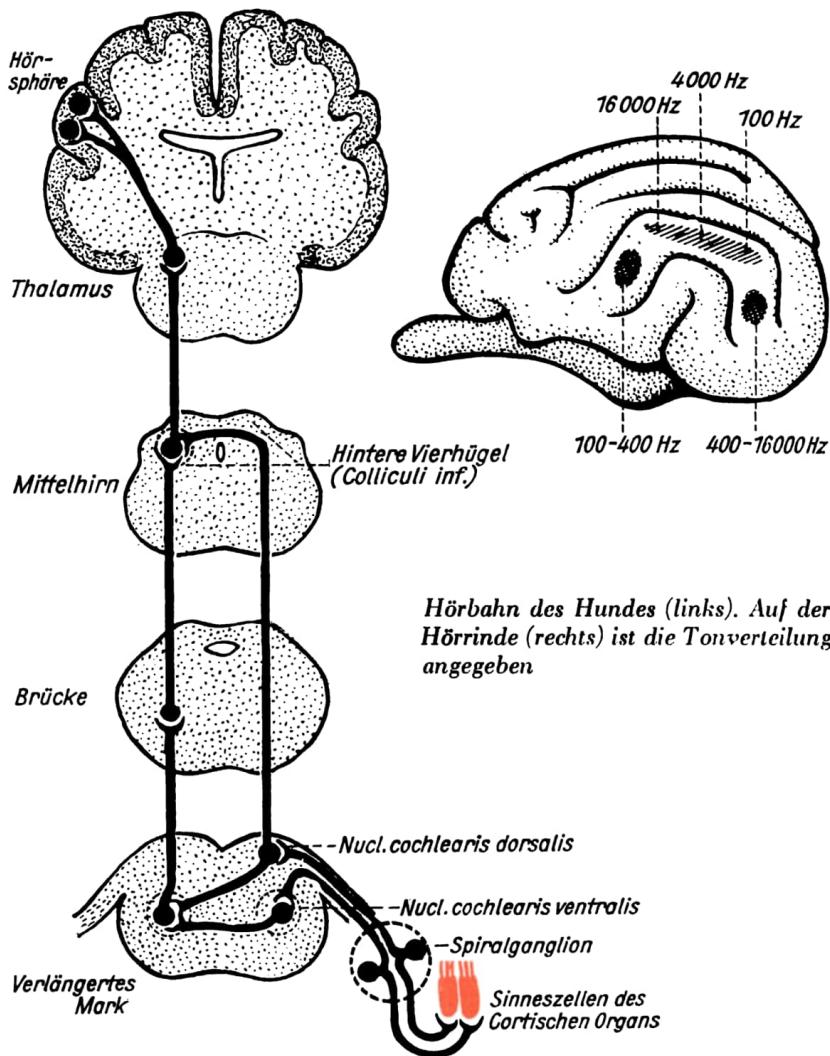
Reizvorgang im Innenohr. a Ruhelage von Basilarmembran, Cortischem Organ und Deckmembran. b Während des Hörvorganges werden bei der Ausbauchung der Basilarmembran die Haarfortsätze der Rezeptorzellen gegen die Deckmembran gedrückt und dadurch geschert (verbogen)

schließlich ausgelöscht, und zwar hohe Frequenzen schon in der Nähe des ovalen Fensters und tiefe erst an der Schnekkenspitze. Die Ursachen dafür sind physikalischer Natur. Diesen Vorgang der Zerlegung oder Dispersion von Schallwellen soll uns ein einfaches Beispiel verständlicher machen: Wenn wir ein Auto und einen Läufer auf einer Betonpiste starten lassen und die Rennstrecke führt zuerst über eine Landstraße, dann einen Feldweg und anschließend über einen Sturzacker zu einem Sumpfgelände, werden beide unterwegs an Geschwindigkeit verlieren. Das Auto wird schneller vorankommen und früher steckenbleiben: Das sind die hohen Töne. Der Läufer wird langsamer sein, aber weiter vordringen, ehe auch er steckenbleibt: So verhalten sich die tiefen Töne. Die einzelnen Wegstrecken können wir mit der Elastizität der Basilarmembran vergleichen. Diese verändert ihre Steifheit, weil sie zur Spitze hin breiter, dünner und schlaffer wird. So erhält jede Frequenz ihren Auslöschorst und damit ihre Reizstelle, denn kurz vor dem Verschwinden wölben die Wanderwellen die Basilarmembran am stärksten aus. Diese Ausbauchung, eine Schwingung der Basilarmembran, reizt die Hörsinneszellen, indem sie ihre zarten Härchen an der Deckmembran seitlich abbiegt, schert. Die Scherung ist der eigentliche Reiz, der zur Erregung im Hörnerven führt. Wir wissen heute noch nicht genau, ob dabei die Haarzellen ein Generatorpotential bilden. Wahrscheinlich ist das der Fall, denn es treten elektrische Potentialschwankungen auf, die hier Reizfolgeströme und Summationspotentiale heißen.

Die Nervenfasern, die von den Haarzellen kommen, vereinigen sich zum Hörnerven, dem Nervus statoacusticus. Er leitet die Impulse bis

zur ersten zentralen Station im Verlängerten Mark und findet dort Anschluß an die sogenannte Hörbahn. Sie besteht bei Säugetieren aus zahlreichen, meist fünf hintereinander geschalteten Ganglienzellgruppen und ihren verbindenden Faserstrecken. Nachdem die Erregung alle Umschaltstationen durchlaufen hat, gelangt sie zu den Hauptfeldern des Gehörs in der Großhirnrinde, zur »primären« und »sekundären« Hörrinde. Dort tritt der Hörvorgang ins Bewußtsein und wird mit früheren Eindrücken, zum Beispiel bekannten Stimmen oder beliebten Melodien, die dort gespeichert sind, verglichen sowie in der Assoziationsrinde verarbeitet. Erst die gemeinsame Erregung der drei Rindengebiete führt zu einer echten und bewußten Hörempfindung. Neben dieser »spezifischen« Hörbahn existiert noch eine zweite, deren Erregung sich in den Strukturen der Formatio reticularis langsamer ausbreitet und fast die gesamte Rinde versorgt. Diese »unspezifische« Hörbahn hemmt die Tätigkeit der spezifischen, indem sie viele Schallreize auslöscht und nur die wichtigsten zur Hörrinde durchläßt. Sie bewahrt damit Tier und Mensch vor einer Reizüberflutung. So »überhören« wir beispielsweise in einem fahrenden Zug während eines Gespräches das Rattern der Räder. Eine ähnliche Filterwirkung übt eine dritte Hörbahn aus, die aber umgekehrt von der Hörrinde zum Ohr zurückzieht. Reizt man sie, nimmt die Erregung im Hörnerven ab oder verschwindet ganz; das bedeutet, daß die unterdrückten Töne nicht gehört werden können.

Der Mensch und viele Tiere verfügen über ein ausgezeichnetes Richtungshören. Wenn wir den Ort einer seitlichen Schallquelle feststellen wollen, benutzen wir zwei Informationsquellen: einmal den Zeitunterschied, denn der Schall kommt am nahen Ohr früher als am entfernteren an. Die Zeitdifferenz zwischen der Erregung beider Seiten wird in den Querverbindungen des Rautenhirns ermittelt und gibt uns den Richtungseindruck. Zum anderen ist ein Ton am zugewandten Ohr lauter und am abgewandten leiser. Dieser Intensitätsunterschied wird ebenfalls in eine Zeitdifferenz umgewandelt. Bei lauten Tönen ist die Latenzzeit kürzer, das heißt, die Erregung entsteht im Hörnerven früher als bei leisen. So kommt es, daß der laute Ton im Rautenhirn eher und der leise später eintrifft. Wir verfügen über ein gutes Richtungshören, weil die Hörbahn noch eine Zeitdifferenz von einer hunderttausendstel Sekunde in einen Richtungseindruck verwandeln kann. — Wenn man dagegen die Entfernung einer Schallquelle bestimmen will, verschätzt man sich leicht. Oder wer kann wohl mit den Ohren feststellen, ob ein Vogel in fünf oder sechs Meter Abstand im Gebüsch singt? Wir sehen also, daß unser Entfernungshören sehr



schlecht ausgebildet ist. Trotzdem können wir mit einigen Hilfsinformationen die Entfernung grob schätzen, denn ein naher Schall klingt hell und ein entfernter dunkel.

Fische können fast ebenso gut wie der Mensch einzelne Tonhöhen erkennen, sie voneinander unterscheiden und sogar aus einem Tongemisch herausfinden. Dafür ist ihr Richtungshören schlecht ausgebil-

det. Sie besitzen kein Cortisches Organ, statt dessen dient ihnen der Sacculus zur Schallwahrnehmung. Das läßt sich auch beweisen: Bei manchen Fischen sind der Gleichgewichts- und Gehörteil des Labyrinths (Utriculus und Sacculus) so weit voneinander getrennt, daß sie einzeln wegoperiert werden können. Fische ohne Utriculus leiden unter Gleichgewichtsstörungen und torkeln beim Schwimmen, hören aber noch gut. Fische ohne Sacculus dagegen schwimmen völlig normal, sind aber taub. Es gibt übrigens hellhörige und schwerhörige Fische. Im allgemeinen nehmen sie Töne bis zu sechs oder acht Kilohertz wahr. Zum guten Hören benutzen die hellhörigen Arten wie Karpfen, Weißfische und Wels einen Hilfsapparat. Da ihnen ein Trommelfell fehlt, gebrauchen sie die Schwimmblase als Hörhilfe. Sie ist durch drei hintereinander geschaltete Knöchelchen, das Webersche Organ, mit dem Sacculus verbunden. Eine ankommende Schallwelle erschüttert den ganzen Fischkörper und setzt die Schwimmblase in Schwingungen. Diese werden über die Weberschen Knöchelchen auf die Flüssigkeit des Sacculus und von dort auf die Sinnespolster, die Maculae, übertragen. Entfernt man die Schwimmblase, leidet die Hörschärfe. Forellen, Barsche, Hechte und die meisten Meeresfische besitzen diese Knöchelchen nicht, und deshalb sind sie schwerhörig.

Fledermäuse auf der Jagd

Um das Jahr 1800 beobachtete man, daß Fledermäuse beim Flug in stockdunklen Räumen gespannten Drähten und anderen Hindernissen ausweichen. Sie verloren die Flugsicherheit, wenn man ihnen die Ohren zustopfte, und man schloß daraus, daß sie die Hindernisse mit dem Gehörsinn wahrnehmen. Aber erst in unserem Jahrhundert erkannte man mit Hilfe hochempfindlicher Mikrofone und geeigneter Oszillografen, daß die einheimischen Fledermäuse Ultraschallschreie aussenden und hören und sich mittels des Echos orientieren. Ehe wir uns fragen, wie das Echo entsteht und ausgewertet wird, wollen wir zunächst den Flatterflug eines Abendseglers verfolgen.

Die kleine braune Fledermaus hebt vor dem Abflug den Kopf, wendet ihn hin und her, stößt mit geöffnetem Maul fünf- bis zehnmal je Sekunde kurze, periodische Schreie aus und horcht auf das Echo, das aus der Umgebung zurückkommt. Während des Fluges sendet sie die Orientierungsläute etwa 30mal, beim Landen ungefähr 60mal und dicht vor einem Hindernis oder einer Beute sogar 200mal in der Sekunde aus. Der Schalldruck der abgestrahlten Laute ist außerordent-

lich hoch; er liegt bei 60 Mikrobar in fünf Zentimeter Entfernung vom Kopf. Zum Vergleich: den gleichen Druck erzeugt in unserem Hörbereich ein Preßlufthammer. Fledermäuse gehören also durch ihr häufiges und lautes Schreien zu den ärgsten Schreihälzen des Tierreiches. Ein Einzellaut dauert nur fünf Millisekunden, er fängt mit 90 kHz an und gleitet innerhalb von 50 Schallschwingungen bis auf 45 kHz herab. Wenn wir ihn hören könnten, würden wir einen Knall vernehmen, der hell beginnt und schnell dunkel wird.

Welchen Sinn erfüllen nun diese Schreie? Um das zu erklären, müssen wir uns zunächst mit der Reflexion von Wellen beschäftigen. Wenn eine Welle von einem Gegenstand zurückgeworfen werden soll, muß er zwei- oder dreimal breiter sein als die Länge der Welle. Das kann man leicht an der See beobachten, wo ankommende Wellen einen dünnen Pfahl umschließen, aber von einer Buhne oder Mole reflektiert werden. Sollen Schallwellen von kleinen Hindernissen abprallen, müssen folglich möglichst kurze Wellen benutzt werden. Da ein Ton um so höher ist, je kürzer die akustische Welle ist, kommen für diesen Zweck nur hochfrequente Schwingungen und damit höchste Tonlagen in Frage. Diese Forderung erfüllen Ultraschallwellen; sie sind nur wenige Millimeter lang und können selbst von kleinen Objekten, beispielsweise fliegenden Insekten, zurückgeworfen werden.

Die Fledermauslufe verlieren schon in geringer Entfernung an Intensität, so daß sie nur zur Nahorientierung im Umkreis von wenigen Metern geeignet sind. Der entfernteste und damit schwächste Widerhall macht nur den zehntausendsten Teil vom Schalldruck des ausgesandten Signals aus, und dennoch vermögen ihn die Tiere noch wahrzunehmen. Fledermäuse orten einen Gegenstand, indem sie das reflektierte Echo auswerten (Echopelzung). Es teilt ihnen Entfernung und Richtung der Beute oder des Flughindernisses mit. Sie stellen mit seiner Hilfe jeden Ritz in einer Wand fest und unterscheiden sogar Samt von einer Papierfläche. Damit erfahren sie mit ihrem Gehör alles das, was wir und viele Tiere mit den Augen wahrnehmen.

Zur Entfernungsschätzung wird die Zeitspanne zwischen dem ausgesandten und dem zurückkehrenden Schall gemessen: Je weiter ein Gegenstand entfernt ist, desto später erscheint das Echo. Die Richtungsschätzung geschieht dadurch, daß der Widerhall mit einem winzigen Zeitunterschied an den Ohren ankommt; er trifft am nahen Ohr früher und am entfernteren später ein. Fledermäuse besitzen im Mittelhirn einen Bereich, der zwei Tonstöße noch unterscheidet, wenn sie im Abstand von einer Millisekunde eintreffen. Dieses Zeitintervall zwischen Orientierungslaut und Echo läßt sie Drähte von drei Milli-

meter Stärke aus etwa zwei Meter Distanz und solche von 0,18 mm aus 90 Zentimeter Entfernung erkennen. Eine stecknadelkopfgroße Taufliege wird von ihnen in 50 Zentimeter Abstand entdeckt. Was uns wie ein Taumeln am abendlichen Himmel erscheint, ist in Wirklichkeit eine gezielte Jagd auf Insekten. Mit einem ausgesandten Dauerton könnten Fledermäuse die erwähnten Leistungen nicht vollbringen, weil die Ohren auf die eigenen Schreifrequenzen adaptieren würden. Sie könnten auch nicht schwache Echolaute aus lauteren »Störgeräuschen« heraushören. So aber haben sie die Fähigkeit, außer den Tönen und Geräuschen anderer Tiere auch den selbst produzierten Schall wahrzunehmen. In einer bekannten Umgebung senden Abendsegler keine Peillaute aus. So fliegen sie beispielsweise zu ihren Schlafstellen völlig lautlos. Versperrt man den Eingang zu einer Fledermaushöhle, prallen sie mit voller Wucht gegen das Hindernis und kommen dabei um.

Bei anderen Fledermausarten, den Hufeisennasen, werden die Hochfrequenzschreie nicht durch den Mund, sondern durch die Nase ausgestoßen. Der hufeisenförmige, trichterartige Nasenaufsatzt dient als Richtstrahler, der die »Schallstrahlen« bündelt und nach Bedarf in verschiedene Richtungen lenkt. Die Orientierungsläute sind von besonders hoher Frequenz (80 bis 100 kHz) und gleichbleibender Tonhöhe. Ein Einzelschrei dauert eine Zehntelsekunde, ist also außergewöhnlich lang. Die Ohren werten demnach schon das Echo aus, wenn die Stimmbänder noch den Laut erzeugen. Bei den Hufeisennasen erfolgt die Orientierung nicht durch Echopeilung, sondern durch die Auswertung von Lautstärken; es ist also eine Intensitätspelzung. Von einem nahen Gegenstand kommt das Echo lauter, von einem fernen leiser zurück. Daneben spielt noch seine Tonhöhe eine Rolle. Wie das geschieht, soll eine alltägliche Erfahrung lehren: Nähert sich uns eine pfeifende Lokomotive, klingt ihr Pfiff hell, und fährt sie an uns vorbei, klingt er tiefer. Beim Herankommen verdichtet die fahrende Lok die Schallwellen, so daß die Wellenlänge verkürzt und die Tonhöhe gehoben werden. Beim Vorbeifahren macht die Lok die Schallwellen länger, so daß tiefere Töne entstehen. Ähnlich wird ein Insekt, das von der Fledermaus wegfliegt, ein tieferes Echo und ein anfliegendes ein höheres Echo hervorbringen. Im allgemeinen ist die Orientierungsleistung der Hufeisennasen noch besser als die der Kleinfledermäuse. Sie erkennen nicht nur kleinere Objekte, sondern diese auch aus größerer Entfernung.

Eine Echoorientierung ist auch für Tümmler und andere Zahnwale nachgewiesen. Sie ermöglicht ihnen das Zurechtfinden während der

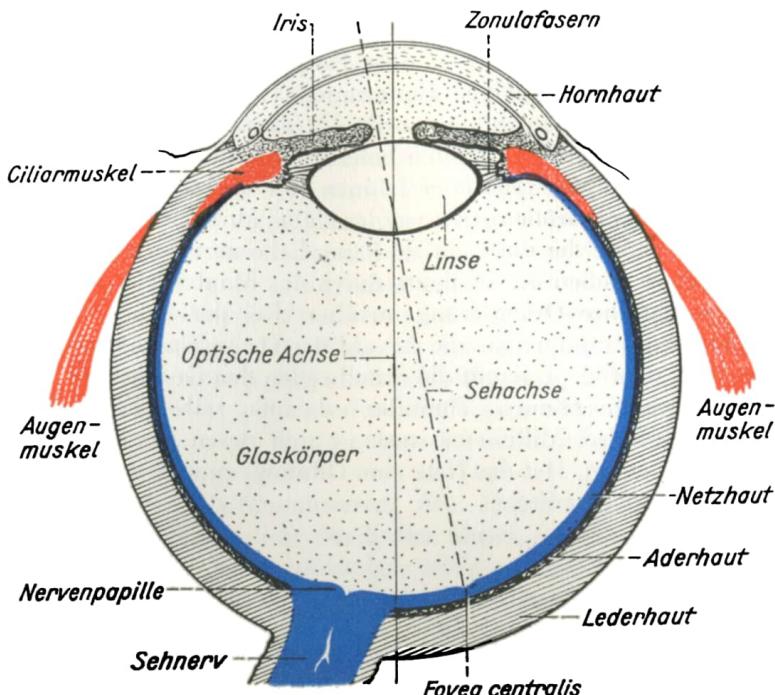
Nacht und in großen Tiefen. Wale sehen unter Wasser ziemlich weit, nämlich 30 Meter, aber das ist für ihre Körperlänge und Schwimmgeschwindigkeit eine zu geringe Entfernung. Tümmler verständigen sich daher mit tiefen Grunztönen sowie Ultraschallpfiffen, Delphine stoßen neben unhörbaren Ticklauten hohe Pfeif- und Miautöne (8 bis 12 kHz) aus. Gefangene Tümmler können mit verbundenen Augen Fische verschiedener Größe orten; werden dabei auch nicht von einer Beckenwand gestört, die doch ein stärkeres Echo zurückwirft als die Beute. Die Tiere stoßen die Peillaute durch das Maul aus; ein fester Maulkorb macht ihre Orientierung unsicher. Bei der Untersuchung eines Hindernisses erhöhen sie die Anzahl der Ortungslaute und pendeln dabei mit dem Kopf, damit die Schallwellen den Gegenstand von allen Seiten treffen können. Tümmler erkennen selbst Fangnetze, deren Draht nur drei Millimeter stark ist und deren Maschenweite 25 Zentimeter beträgt. Hat das Netz eine Öffnung, entdecken sie diese sofort und schlüpfen ins Freie.

Ein Blick in das Augeninnere

Bei der Zergliederung eines Wirbeltierauges fallen Hornhaut und Regenbogenhaut, Linse und Glaskörper weit mehr auf als die Sinneszellen der Netzhaut. Wir dürfen die zusätzlichen Hilfseinrichtungen nicht für wichtiger halten als die Rezeptoren, denn nur diese ermöglichen eine Lichtwahrnehmung. Andererseits sind sie aber notwendig, da sie die Leistungen der Sinneszellen wesentlich verbessern.

Die Hornhaut sammelt die einfallenden Lichtstrahlen. Da sie meistens stärker gekrümmt ist als die Linse, liefert sie dem Auge die Hauptbrechkraft. Diese Tatsache wird uns bewußt, wenn wir unter Wasser die Augen öffnen: Im gleichen Moment verliert die Hornhaut ihre Sammelwirkung, und wir werden weitsichtig.

Hinter der Hornhaut liegt die Regenbogenhaut, die Iris. Sie ermöglicht eine Anpassung an verschiedene Lichtverhältnisse und trägt zur Bildverschärfung bei, indem sie die stark streuenden Randstrahlen ausblendet. In der Mitte besitzt sie das Sehloch, die Pupille. Die Regenbogenhaut besteht aus zwei Muskeln: einer umzieht ringförmig, der andere strahlenförmig das Sehloch. Ziehen sich die ringförmigen Fasern zusammen, verengt sich die Pupille, kontrahieren sich die strahlenförmigen, vergrößert sich das Sehloch. Die Tätigkeit dieser Muskeln wird vom Licht ausgelöst, das in das Auge einfällt. Im Dunkeln erweitert sich die Pupille, bei starkem Licht wird sie eng.



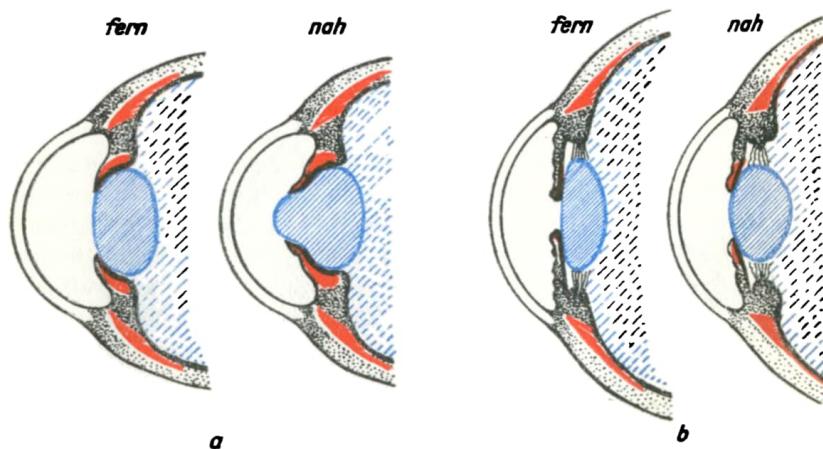
Längsschnitt durch das menschliche Auge

Bei den meisten Wirbeltieren regelt ein Reflex, der von den Sehzellen ausgelöst wird, die Pupillenweite. Seine Bahn ist bei den einzelnen Arten verschieden. Bei Vögeln und Säugern gelangen die auslösenden Impulse über den Sehnerv zum Gehirn. Durchschneidet man ihn, unterbricht man den Erregungskreis, und der Pupillenreflex erlischt. Bei Säugetieren zieht ein Teil der Fasern ungekreuzt zum Gehirn, der andere wechselt in der Sehbahnnkreuzung auf die andere Hirnseite hinüber. Im Mittelhirn treffen sich die Neurite beider Augen, kreuzen teilweise noch einmal zur Gegenseite und ziehen dann direkt über den Nervus oculomotorius zur Iris. Wegen der zwei Überkreuzungsstellen werden die Pupillen beider Augen stets gleichzeitig verengt. Die Erweiterung des Sehloches wird bei einzelnen Säugetierarten von verschiedenen Nerven gesteuert: bei der Katze wiederum vom Oculomotorius, beim Affen vom Sympathicus.

Die Linse dient der Bildverschärfung. Sie verändert ihre Lage oder Form, wenn ein naher oder entfernter Gegenstand angeblickt werden

soll. Der Vorgang, der sich dabei abspielt, wird Akkommodation genannt. Ein Fotograf, der ein nahe Motiv aufnehmen will, vergrößert den Abstand zwischen Linse und Film. Frösche wenden das gleiche physikalische Prinzip an, wenn sie etwas in der Nähe erkennen wollen: Sie ziehen ihre starre Linse mit einem Muskel von der Netzhaut weg. Bei Säugetieren geschieht die Anpassung an verschiedene Entfernung auf eine andere Weise. Sie regulieren die Bildschärfe, indem sie die Brechkraft der Linse verändern. Bei schwacher Abkugelung werden weite, bei starker nahe Gegenstände direkt auf der Netzhaut abgebildet. Die Säugerlinse ist zwar fest, aber zugleich auch elastisch und hängt in einem Gürtel zarter Fasern. Da diese schon in Ruhe durch einen Muskel straff gespannt sind, ist die Linse abgeflacht, was ein gutes Sehen in die Ferne ermöglicht. Sollen nahe Gegenstände angeblickt werden, kontrahieren sich die Akkommodationsmuskeln, und der Zug der Aufhängefasern lässt nach. Jetzt kann sich die Linse wegen ihrer starken Elastizität besser abkugeln, ihre Brechkraft nimmt zu, und das gewünschte Bild wird scharf wiedergegeben. Der Akkommodationsvorgang wird von Nerven geregelt: Die richtige Ferneinstellung

Akkommodationsvorgang bei Schildkröte und Mensch. Bei der Schildkröte (a) wird die weiche Linse während der Kontraktion des ringförmigen Akkommodationsmuskels nach vorn gepreßt und dabei stärker gewölbt. Beim Menschen (b) zieht der Akkommodationsmuskel von der Hornhaut schräg zur Aderhaut. Beim Zusammenziehen lockert er die Spannung in den Aufhängefasern der Linse, so daß sich diese vermöge ihrer Elastizität abkugeln kann

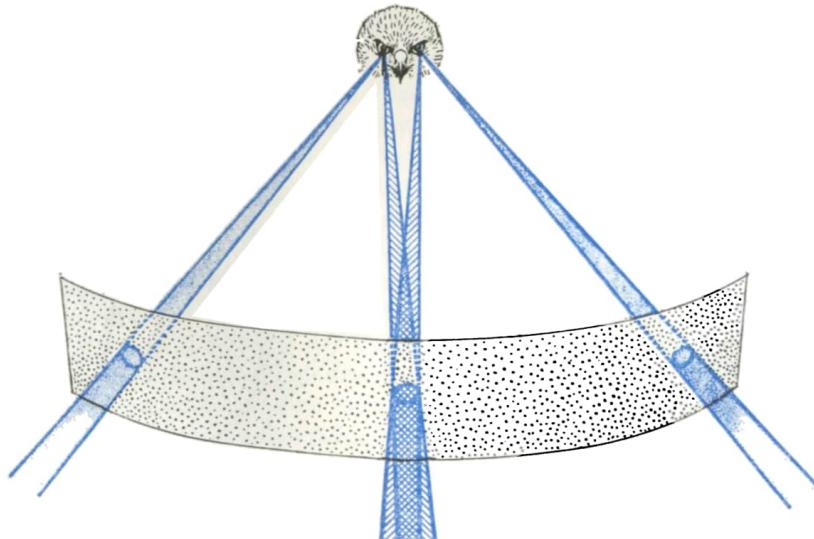


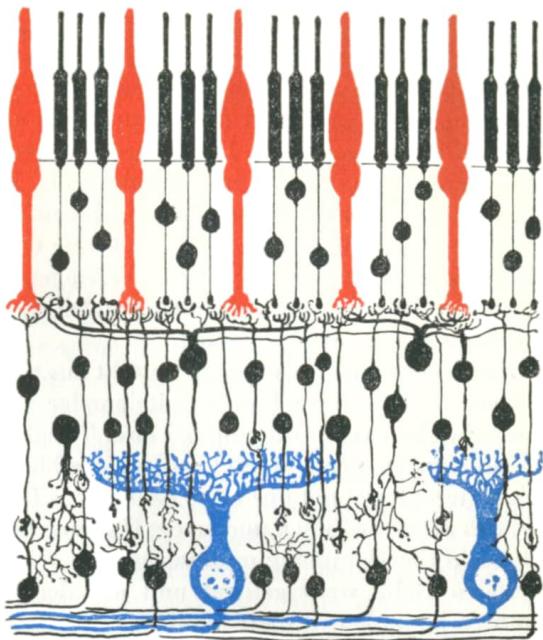
lung besorgen sympathische, die genaue Naheinstellung parasympathische Fasern.

Mit einem Augenspiegel kann man den Hintergrund ausleuchten und die Netzhaut oder Retina an der Rückwand des Auges vergrößert betrachten. Dabei sieht man, daß sie von vielen Gefäßen überzogen ist. Sie treten an der gleichen Stelle in das Auge ein, an der sich die Nervenfasern sammeln und als Sehnerv zum Gehirn ziehen. Die Retina besteht aus vielen Schichten. Hinten liegen die Sinneszellen, davor zwei Ketten von Ganglienzellen. An einigen Stellen können größere, scharf umgrenzte Flächen, die Areae centrales, oder feinste Grübchen, die Foveae, vorhanden sein, die ein besonders deutliches Sehen ermöglichen. In diesen Bezirken fällt das Licht direkt auf die Rezeptoren, weil die vorgesetzten Nervenschichten fehlen. Säugetiere besitzen nur eine Fovea, manche Vögel aber auch zwei oder drei. Beim Menschen ist das Grübchen nur 0,2 mm breit, also noch kleiner als die Hälfte eines Stecknadelkopfes.

Den besten Einblick in den Feinaufbau der Netzhaut gewähren uns hauchdünne Schnitte durch das Auge, die man zuvor färbt und dann unter dem Mikroskop betrachtet. Zwischen Augenbecherwand und Retina sieht man eine schwarze Pigmentschicht. Sie soll das Licht, das

Die doppelten Foveae des Habichts verschaffen ihm im Gesichtsfeld drei Fixierrichtungen; das Tier fixiert gleichzeitig ein- und zweitäugig





Schematischer Schnitt durch die Netzhaut eines Säugers. Unter der Schicht der Sehzellen (Zapfen rot, Stäbchen schwarz) liegt das Netzwerk der Neuronenverbände. Die Riesenganglienzellen (blau) fassen die Rezeptoren (rot und schwarz) und die bipolaren Ganglienzellen (schwarz) zu Sinneselementen zusammen

die Sinneszellen passiert hat, verschlucken, damit es nicht zu einer zweiten Belichtung durch reflektierte Strahlen kommt. Die Pigmentschicht dient aber gleichzeitig als chemische Fabrik zur Herstellung von Sehstoffen.

Vor der Pigmentschicht, also linsenwärts, liegen der Sehteil — die Sinneszellen — und davor wieder der Gehirnteil — die Ganglienzellen — der Retina. Die Sinneszellen können Zapfen oder Stäbchen sein. Zapfen sind in der Mitte breiter und an den Enden schmal, Stäbchen gleichmäßig dünn. Die menschliche Netzhaut besitzt etwa sieben Millionen Zapfen und über 120 Millionen Stäbchen; auf jedem Quadratmillimeter stehen 150 000 Rezeptoren. Es besitzen die Krähe eine Million, der Sperling 400 000, Frosch und Hecht ungefähr 50 000 Sinneszellen auf einem Quadratmillimeter. Je nach der Lebensweise eines Tieres überwiegen die Zapfen oder Stäbchen: Nachttiere haben fast nur Stäbchen und Tagtiere überwiegend Zapfen.

Zur Pigmentschicht hin haben beide Sinneszellen Fortsätze, die als Außenglieder bezeichnet werden. Das Elektronenmikroskop enthüllt uns, daß sie aus vielen kleinen, dicht übereinander liegenden Scheiben bestehen. Auf ihnen sind die Sehstoffe als ein ganz feiner, einschichtiger Film ausgebreitet. Die Sehsubstanzen absorbieren das Licht, zerfallen dabei und erniedrigen gleichzeitig das Membranpotential der Rezeptoren. Wenn eine genügende Menge zerstört worden ist, reicht die Depolarisation aus, um Aktionsströme entstehen zu lassen, die auf die einzelnen Netzhautschichten übertragen und von dort über Sehnerv und Sehbahn zum Sehzentrum geleitet werden, wo sie den eigentlichen Seheindruck hervorrufen.

Der Gehirnteil der Netzhaut besteht aus zwei Schichten von Nervenzellen, die kreuz und quer miteinander verknüpft sind. Trotzdem herrscht eine große Ordnung bei ihrer Tätigkeit, weil immer nur einige Verbindungen geöffnet und andere geschlossen werden. Häufig sind viele Rezeptoren mit nur einer Ganglienzelle verbunden. Diese hemmt seitlich gelegene Zellen und erregt Neurone der nächst höheren Schicht. Die seitliche Hemmung muß vorhanden sein, damit der Reiz auf der geraden Bahn weitergeleitet und auf der benachbarten ausgelöscht werden kann. Durch diese »künstliche Verdunkelung« auf beiden Seiten verstärkt sich auf der geraden Bahn die Erregung und damit der Helligkeitskontrast.

Kehren wir noch einmal zu den Sinneszellen zurück und betrachten wir ihre Bedeutung für die Sehschärfe. Das Auge löst ein Bild in so viele Einzelpunkte auf, wie Rezeptoren mit einzelnen Ableitkabeln vorhanden sind. Wir wollen das Prinzip des Auflösungsvermögens und damit der Sehschärfe an einem Beispiel erklären: Will man eine Fotografie im Druck wiedergeben, wird sie durch einen Raster in viele Bildpunkte zerlegt. Bei guten Reproduktionen verwendet man einen feinen Raster mit vielen Bildpunkten, für Bilder einer Tageszeitung, wo man auf Einzelheiten verzichtet, nimmt man einen groben. Auch das Bild auf der Netzhaut wird durch die Sinneszellen in getrennte Pünktchen zerlegt. Deren Raster ist am Rand besonders grob, weil nicht nur jede einzelne Sehzelle dicker als normal ist, sondern auch bis zu 130 Rezeptoren an einer Ganglienzelle enden und folglich nur einen Bildpunkt ergeben. Bilder, die am Netzhautrand entstehen, müssen entweder groß sein oder sich bewegen, wenn sie erkannt werden sollen. Ein seitlich sitzender Sperling wäre viel zu klein, um von uns wahrgenommen zu werden; von einem fliegenden würden wir nur »irgend etwas« sehen, könnten ihn aber nicht als Vogel erkennen. Das gelingt erst, wenn wir die Augen auf ihn richten und das Bild auf die

Fovea fällt. Nur in diesem Bezirk sind alle Sinneszellen durch getrennte Nervenfasern mit dem Gehirn verbunden; dies ergibt einen derart feinen Raster, daß er uns 60mal mehr Einzelheiten enthüllt als der Netzhautrand. Im Sehzentrum des Gehirns werden sämtliche Pünktchen zusammengefaßt und zu einem einheitlichen Bild verarbeitet.

Fast alle Wirbeltiere sehen 30- bis 50mal schlechter, also unschärfer, als der Mensch. Nur die Vögel bilden eine Ausnahme. Singvögel sehen trotz ihres wesentlich kleineren Auges ebenso gut wie der Mensch; Greifvögel können sogar vier- bis fünfmal schärfer sehen. Im Mittelalter nutzte man diese überlegene Sehschärfe aus. Es war allgemein üblich, daß ein Falkner vorn auf dem Sattel in einem Käfig einen kleinen Vogel mitführte, beispielsweise einen Würger. Wenn der Jagdfalke geworfen worden war, stieg er oft höher, als das menschliche Auge folgen konnte. Der Falkner sah am Verhalten des Würgers, wo sein Falke war. Der kleine Vogel fürchtete sich instinktiv vor ihm und drehte seinen Kopf, um ihn im Auge zu behalten.

Alle Wirbeltiere verfügen über ein räumliches Sehen (Tiefenwahrnehmung), was besonders dann vorteilhaft ist, wenn eine Beute mit Maul, Schnabel oder Hand richtig gepackt werden soll. Räumlich kann nur beidäugig gesehen werden. Das zweiäugige Sehen verbessert vor allem die Tiefenwahrnehmung naher Objekte. Wir können dies leicht feststellen, wenn wir eine Nadel erst einäugig und dann beidäugig einfädeln. Beim eigentlich räumlichen Sehen entwirft zunächst jede Netzhaut ein flächenhaftes Bild. Sämtliche Stellen, die im gemeinsamen Gesichtsfeld übereinandertreffen, werden »einfach« gesehen, von den übrigen Netzhautorten entstehen Doppelbilder. Tier und Mensch lernen frühzeitig, diese Doppelbilder zu einem räumlichen Gegenstand zu verschmelzen. Bei der einäugigen Entfernungswahrnehmung wird zunächst die unterschiedliche Anspannung in den Augenmuskeln ausgewertet. Sie ändert sich, wenn ein ferner oder naher Gegenstand angeblickt wird. Außerdem lernen Tiere, daß Körper in der Ferne klein und in der Nähe groß gesehen werden und daß diese beim Näherkommen andere im Hintergrund überdecken. Schließlich können perspektivische Verzeichnungen der Gegenstände sowie ihre Licht- und Schattenverteilung die Tiefenwahrnehmung verbessern.

Von der Netzhaut gelangen die Erregungen über den Sehnerv zum seitlichen Kniehöcker im Zwischenhirn. Beim Affen besteht er aus sechs Zellschichten. Die beiden untersten sind mit den vorderen Vierhügeln im Mittelhirn verbunden, die die Augenbewegungen steuern

und beim Frosch das eigentliche Sehzentrum bilden. Bei Vögeln und Säugern ziehen die Fasern aus dem seitlichen Kniehöcker zur Hirnrinde. Dabei zweigen sie sich stark auf und gelangen als Sehstrahlung zum Streifenfeld (Area striata), dem Hauptsehzentrum, und zu anderen, untergeordneten Rindenzentren. Auf dem Streifenfeld ist die Retina Punkt für Punkt abgebildet. Der größte Teil des Feldes (über 90 Prozent) wird von der Fovea und ihrer Nachbarschaft eingenommen. Meldungen aus der Fovea des Menschen werden durch ein etwa 10 000mal größeres Gehirngebiet verarbeitet, als die Sehgrube selbst ist, so daß das Auflösungsvermögen ihrer Zapfen voll ausgenutzt wird. Das gesamte Sehzentrum ist eine gewaltige Rechenanlage. In ihr werden neue Gesichtseindrücke mit früheren verglichen und auf ihre Bedeutung für das Tier hin untersucht. Diese Leistung ist dadurch möglich, daß viele Neuronen auf eng verschlungenen Wegen miteinander verbunden sind: Eine Nervenfaser des Kniehöckers zieht zu mehr als 1000 Ganglienzellen in der Hirnrinde. Jede Rinden Zelle ist außerdem über Dendriten mit mehr als 1000 anderen Nervenzellen verbunden. Wir wissen bis heute nur wenig, was sich alles in diesem gewaltigen Schaltsystem abspielt.

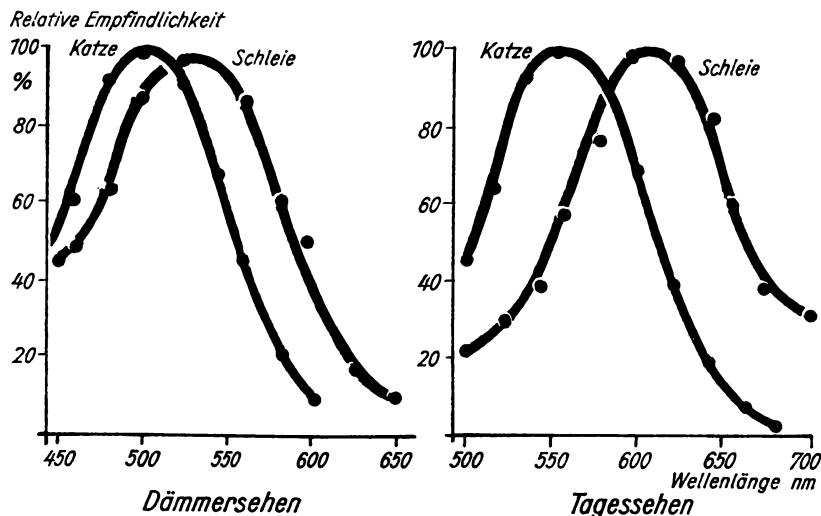
In der Nacht sind alle Katzen grau

Zu den wunderbarsten Fähigkeiten unseres Auges gehört sein Anpassungsvermögen an verschiedene Lichtstärken. Treten wir aus einem hell erleuchteten Zimmer in die Nacht hinaus, so sehen wir zunächst nichts. Das Auge braucht eine gewisse Zeit, bis es einige Gegenstände schemenhaft erkennen kann. Diese Anpassung (Adaptation) geht in den ersten Minuten rasch vor sich, aber sie braucht mindestens eine Stunde, bis sie einen guten Stand erreicht hat und wir uns in der Dunkelheit gut zurechtfinden können. Während der Dunkeladaptation werden unsere Augen 250 000mal empfindlicher, als sie bei vollem Tageslicht waren. Eine seltener beachtete Erscheinung tun wir mit dem Spruch ab: »In der Nacht sind alle Katzen grau.« Wir werden mit dem Einbruch der Dämmerung völlig farbenblind. Leuchtend rote Hausdächer werden schwarz, und das Laub der Bäume gewinnt einen hellen Grauton. Mit der Dunkeladaptation läßt auch unsere Sehschärfe nach. Wir merken es daran, daß wir nur sehr schwer Gesichter erkennen können. Diese Abnahme der Sehschärfe geht sogar so weit, daß wir im Netzhautgrübchen »erblinden«. Es besteht nur aus Zapfen, und gerade sie versagen in der Dunkelheit. Wir können uns davon

leicht überzeugen: Wenn wir bei Nacht einen nicht zu hellen Stern anblicken, verschwindet er; er taucht aber sofort wieder auf, wenn wir an ihm »vorbeisehen«.

Bei Wirbeltieren, die in der Dämmerung rege sind und die den hellen Tag verschlafen oder gar, wie die Tiefseefische, dauernd in einer lichtarmen Umgebung leben, zeigt das Auge einige interessante Anpassungserscheinungen. Manche Eulen, Nachtschwalben und Tiefseefische besitzen auffallend große langgestreckte Teleskopaugen. Hier sind die weniger wichtigen Seitenpartien der Retina fortgefallen, und dafür ist die eigentliche Hinterfläche mächtig entwickelt worden. Die Augen anderer Dämmerungstiere erkennt man an einer außerordentlich weiten Pupille und einer stark vergrößerten Linse. Das Steinäuzchen hat eine fünfmal größere Linse als die Taube, und die Linse des Gekos ist sechsmal so groß wie die einer gleich großen Tageseidechse. Nachttiere haben auch mehr kugelförmige Linsen als Tagtiere. Eine Kugellinse bietet den Vorteil, daß sie noch Strahlen ausnützen kann, die unter einem sehr großen Winkel — bis zu 45 Grad — in das Auge einfallen. Die Pupille der Nachttiere ist nicht rund wie bei den meisten anderen Arten, sondern häufig schlitzförmig wie bei unserer Katze. Diese Form erlaubt wahrscheinlich einen vollkommenen Abschluß bei zu starkem Licht. — Eine andere Anpassungserscheinung zeigt der Aufbau der Netzhaut. Bei nächtlich lebenden Tieren wie Haien, Rochen, Krokodilen, Vipern, Eulen, Mäusen, Ratten, Igeln und Fledermäusen überwiegen die Stäbchen und bei reinen Tagtieren wie Eidechsen, Nattern, Greifvögeln, Tauben und Hühnern die Zapfen in der Retina. Reine Stäbchentiere sind stets farbenblind und reine Zapfentiere nachtblind.

Der erste Hinweis, daß der Mensch bei Tag anders sieht als bei Nacht, stammt von Purkinje. Er machte seine Entdeckung vor mehr als einem Jahrhundert in einer warmen Sommernacht. Lange vor Sonnenaufgang verließ er das Bett und ging in den Garten. Dort vertrieb er sich die Zeit mit dem Versuch, die ihm vertrauten Blumen in der Morgendämmerung wiederzuerkennen. Zu seiner Überraschung bemerkte er, daß blauer Rittersporn, grüne Blätter und gelbe Rosen leicht zu erkennen waren, während er Mohnblüten, die ihm bei Tage besonders auffielen, kaum finden konnte. Purkinje war von seiner Entdeckung so sehr gefesselt, daß er sofort in sein Laboratorium ging und zu experimentieren begann. Er warf ein Spektrum auf eine weiße Wand und machte mit dem Bleistift ein Zeichen im Gelbgrünen, weil ihm das am hellsten erschien. Wenn er das Spektrum so abdunkelte, daß keine Farben mehr zu erkennen waren, sah er verschie-



Sogenannte Dominatorkurven von Katze und Schleie. Beim Übergang vom Dämmer- zum Tagessehen verschieben sich die Kurvengipfel zu langwelligeren Lichtern. Dieses »Purkinje-Phänomen« entsteht dadurch, daß nachts mit Stäbchen, tagsüber mit Zapfen gesehen wird. Da Säugetiere in beiden Sinneszellen andere Sehstoffe haben als Fische, liegen außerdem die Dominatorkurven der Katze in einem kurzwelligeren Bereich als die der Schleie

den helle Grautöne. Er zeichnete das hellste Grau wieder mit seinem Bleistift an. Als er die Helligkeit des Spektrums nochmals erhöhte, sah er, daß der zweite Bleistiftstrich im Blaugrünen lag. Mit dieser Feststellung hatte er auch die Erklärung für seine Beobachtung im Garten gefunden: Beim Nachtsehen sind Blau und Grün fast gleich hell, Violett und Gelb erscheinen dunkler und Orange und Rot fast schwarz. Demgegenüber erscheint bei Tage das Gelbgrün am hellsten, fast gleich hell sind Blaugrün und Orange, während Blau und Rot dunkel wirken und Violett und Dunkelrot nur bei großer Lichtintensität wahrgenommen werden. Die Helligkeitswerte der Farben übermitteln bei Tage die Zapfen, nachts die Stäbchen. Da deren Sehstoffe eine unterschiedliche Lichtabsorption besitzen, sind eigentlich sie für das Purkinje-Phänomen verantwortlich.

Ein Auge kann sich durch physiologische und physikalische Vorgänge an die Dämmerung anpassen. Bei der physiologischen Adaptation setzt eine vermehrte Sehstoffbildung ein; bei der physikalischen laufen verschiedene Bewegungsvorgänge im Auge ab, die alle den Lichtzutritt

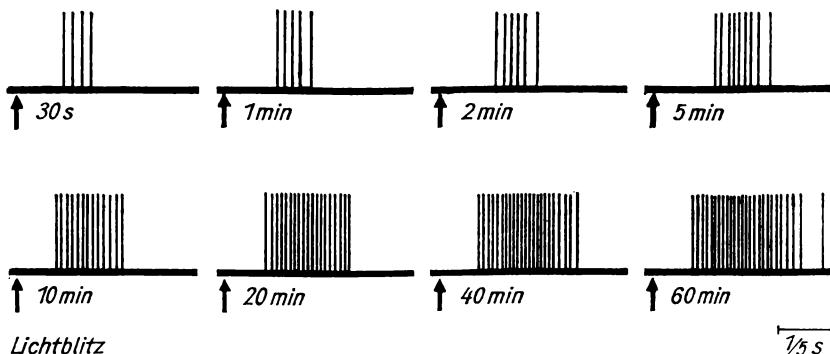
zu den Rezeptoren regulieren. Das geschieht durch eine Pigmentwanderung in der Retina, durch Bewegungen der Sinneszellen und durch den Pupillenlichtreflex.

Die Pigmentverschiebung ist am besten bei Fischen und Lurchen zu sehen, sie ist noch deutlich bei den Vögeln nachweisbar, und sie fehlt bei den Säugetieren. Im Dunkelauge des Fisches liegt das Pigment dicht zusammengeballt an der hintersten Schicht der Netzhaut. Im Hellauge wandert das Pigment lichtwärts, umhüllt die Stäbchen und besonders dicht die Außenglieder der Zapfen. Auf diese Weise wird das gesamte Licht absorbiert, so daß es benachbarte Rezeptoren nicht reizen kann.

Bei Fischen und Lurchen ist der Übergang vom Tages- zum Dämmerungssehen außerdem noch mit einem Platzwechsel der Stäbchen und Zapfen verbunden. Bei hellem Licht stehen die Zapfen in Reihe und Glied und kontrahiert genau in der Bildebene der Netzhaut; beim Wechsel zum Dämmerungssehen strecken sie sich und wandern vom Licht weg hinter die Bildebene. Gleichzeitig ziehen sich die Stäbchen zusammen und gelangen nach vorn zum Licht. Sobald die Zapfen die Sehebene geräumt und den Stäbchen überlassen haben, werden die Fische farbenblind.

Die Natur kennt noch andere Einrichtungen für ein verbessertes Sehen bei schwachem Licht. Eine davon kann man häufig beobachten: Bei einer nächtlichen Autofahrt strahlen uns die Augen einer Katze bläulich oder goldgelb an, wenn sie den Scheinwerfern des Wagens entgegenblickt. Das Leuchten entsteht, weil das Licht, das durch die Pupille ins Auge fällt, von einem Reflektor hinter der Netzhaut zurückgespiegelt wird und wieder aus dem Auge herausstrahlt. Diese reflektierende Schicht, das Tapetum lucidum, findet sich bei Haien, Tiefseefischen, vielen Flachwassersischen, Krokodilen, Eidechsen, manchen Schlangen sowie zahlreichen Säugetieren. Die Spiegelschicht bewirkt, daß ein Lichtstrahl zweimal den Rezeptor reizt, indem er zuerst von außen nach innen und dann von innen nach außen durch die Retina dringt.

Alle eben geschilderten Vorgänge erlauben nur ein kümmerliches Dämmerungssehen. Erst der Sehstoff der Stäbchen ermöglicht eine gute Anpassung an die Dunkelheit. Während der Dunkeladaptation sammelt sich ein roter Farbstoff, der Sehpurpur (Rhodopsin), in den Stäbchen an. Wenn man einen im Dunkeln gehaltenen Frosch tötet und sehr schnell die Netzhaut herauslässt, erscheint sie daher lebhaft rot. Wird Sehpurpur von Licht getroffen, bleicht er nämlich rasch aus. Dieser Bleichungsvorgang ist für uns so interessant, daß wir ihn



Aktionsströme von einer Sehnervenfaser aus dem Auge des Molukkenkrebses (Limulus). Während der Dunkeladaptation steigt die Empfindlichkeit an, so daß ein Lichtblitz (roter Pfeil) von konstanter Helligkeit und Dauer eine immer größere Erregung hervorruft

genauer besprechen wollen: Zunächst werfen wir ein Spektrum auf ein weißes Blatt Papier. Anschließend legen wir je eine frische, purpurne Retina in das rote, grüne und blaue Licht und sehen, wie die einzelnen Farblichter das Rhodopsin unterschiedlich schnell zersetzen: Die raschste Zerstörung geschieht im grünen Licht. Viel langsamer läuft das Ausbleichen im blauen und kaum wahrnehmbar im roten Licht ab. Wir erinnern uns der Feststellung von Purkinje, daß unserem dunkeladaptierten Auge das Grün von allen Farben am hellsten erscheint und daß Blau dunkelgrau und Rot völlig schwarz gesehen werden. Die zersetzende Wirkung der Farben auf den Sehpurpur entspricht damit genau ihrer empfundenen Helligkeit.

Der zerstörte Sehpurpur wird dauernd neu erzeugt. Fällt Tageslicht in das Auge, wird gerade so viel aufgebaut wie sich zersetzt. Erst in der Dunkelheit wird mehr gebildet als abgebaut. Während der Dunkelanpassung läuft der Aufbau zunächst rasch und dann immer träger ab. Mit der Anhäufung des Rhodopsins steigt die Empfindlichkeit des Auges: Bei Abschalten des Lichtes sind wir zunächst fast blind, dann sehen wir rasch besser, und schließlich erkennen wir alles mit genügender Helligkeit.

Bei Tieren mit gemischten Netzhäuten läuft die Dunkeladaptation in zwei Stufen ab. Nach Eintritt der Dunkelheit wird die Empfindlichkeit zuerst schnell gebessert, dann gebremst, und zuletzt steigt sie wieder lawinenartig an. Die erste Anpassung ermöglichen die Zapfen, die zweite die Stäbchen. Zapfentiere sehen nur am Tage gut; mit

einsetzender Dunkelheit werden sie »nachtblind«, weil ihnen der Sehpurpur fehlt.

Der Sehpurpur kommt in den Stäbchen der Lurche, Kriechtiere, Vögel und Säugetiere vor. Von den Fischen besitzen Seefische Rhodopsin und Süßwasserfische Porphyropsin (Sehviolett). Das Sehviolett ist dem Sehpurpur sehr verwandt. Beim Aufbau des Sehpurpurs verbindet sich das Retinin-1, das ein Abkömmling (Aldehyd) des Vitamins A-1 ist, mit dem Stäbcheneiweiß zum Sehstoff. Fische setzen das Sehviolett aus dem Retinin-2, dem Aldehyd des Vitamins A-2, und der Eiweißkomponente zusammen. Leiden Tiere oder Menschen an einem Mangel an Vitamin A, kann kein Stäbchensehstoff aufgebaut werden, und die betroffenen Augen sind nachtblind.

Bei einer Belichtung des Auges zerfällt der Sehpurpur in verschiedene andere Farbstoffe. Beim ersten Schritt werden Bindungen im Molekülgefüge umgelagert, so daß aus dem Sehpurpur das Sehorange entsteht. Anschließend wird es in Retinin und Stäbcheneiweiß aufgespalten, und das freie Retinin tritt als Sehgelb in Erscheinung. In der letzten Zerfallsstufe geht aus dem Retinin das Sehweiß hervor, das aus reinem Vitamin A-1 besteht.

Der farbenblinde Dalton

Wenige Tierarten verfügen über ein Farbensehen. Hohltiere, Würmer, Muscheln, Schnecken und viele Krebse sind farbenblind. Wasserflöhe und viele Insekten, wie die Drohnen, unterscheiden nur zwei Farben. Erst einige hochentwickelte Gliedertiere, die Tintenfische und manche Wirbeltiere haben ein echtes Farbensehen. Bevor wir aber diese Leistung darstellen können, müssen wir uns mit den physikalischen und physiologischen Grundlagen der Farbwahrnehmung befassen.

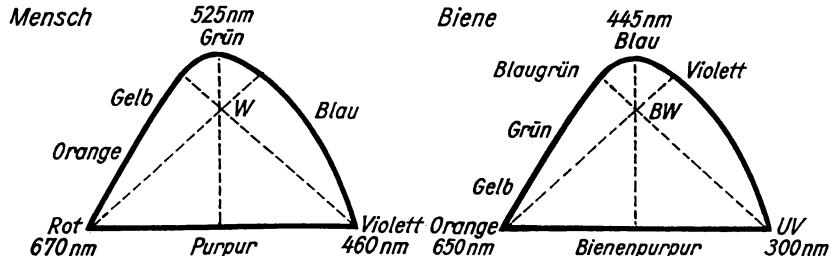
Zerlegt man weißes Sonnenlicht zu einem Spektrum, so liegt am langwelligen Ende das Rot und am kurzwelligen das Violett. Wenn man dieses Band wieder vereinigt, erhält man einen weißen Fleck. Löscht man vorher einige Spektralfarben durch ein Filter aus, erscheint ein farbiger Fleck. Das Auge erkennt in ihm keine einzelnen Wellenlängen, sondern sieht eine einheitliche Mischfarbe. — Fast alle Farben unserer Umgebung sind Mischfarben. Sie können durch eine subtraktive oder additive Mischung entstehen. Die subtraktive Farbenbildung wollen wir uns an einem Beispiel klarmachen: Wenn wir im Tuschkasten blaue Farbe mit gelber vermischen, erhalten wir Grün. Die blaue Tusche wirft blaugrünes Licht zurück, die gelbe

gelbes. Bei der Vermischung schluckt die blaue Farbe gelbes und die gelbe blaues Licht weg. Es bleiben nur die Strahlen übrig, die von beiden Tuschen nicht zurückgehalten wurden, und das sind die grünen. — Eine additive Farbenmischung erhalten wir, wenn wir zwei Spektren übereinander projizieren. Eine Überlagerung von zwei Farben ergibt die im Spektrum dazwischenliegende Farbe: Rot und Grün erzeugt Gelb, Rot und Gelb Orange, Gelb und Blau Grün und so fort. Wenn man die Farben Rot, Grün, Violett (Grundfarben) zu gleichen Teilen mischt, entsteht Weiß. Vermischt man sie im ungleichen Verhältnis, kann man jede andere Farbe erzeugen. Auf Grund dieser Erkenntnisse konstruierte man ein sogenanntes Farbendreieck. In ihm befinden sich die drei Grundfarben an den Ecken, die übrigen Spektralfarben zwischen ihnen. Zwei gegenüberliegende Farben nennt man Komplementärfarben.

Wie bereits erwähnt, kann man durch eine richtige Mischung der Grundfarben Rot, Grün und Violett alle Farbtöne herstellen. Das führte zur Annahme, daß im Auge drei Komponenten — entweder drei Arten von Sinneszellen oder dreierlei lichtempfindliche Sehstoffe — vorhanden sind (trichromatisches Sehen). Nach ihren Entdeckern wird diese Theorie Young-Helmholtzsche Dreifarbentheorie genannt. Jede der drei Komponenten wird von allen Wellenlängen gereizt, aber von einer besonders stark. Werden alle drei gleichmäßig erregt, entsteht die Empfindung Weiß. Es entsteht aber auch, wenn alle Wellenlängen gleichzeitig einwirken, wie beim weißen Sonnenlicht, oder wenn zwei Komplementärfarben zur gleichen Zeit ins Auge einfallen. Die Rezeptorreizung im Auge entspricht somit den Gesetzen der additiven Farbenmischung.

Bienen haben uns in Dressurversuchen verraten, daß sie Farben sehen können. Solche Versuche sind im Garten leicht durchzuführen.

Das Farbendreieck des Menschen und der Honigbiene; W Weißpunkt, BW Bienen-Weißpunkt



Man stellt auf einem Tisch ein Zuckerwasserschälchen auf ein Blatt blaues Papier. Nachdem die Bienen einige Stunden das Zuckerwasser eingetragen haben, legt man schachbrettartig um das blaue Blatt gleichgroße graue Papierblätter in allen Abstufungen der Helligkeit zwischen Schwarz und Hellgrau. Auf alle Karten, auch auf die blaue, setzt man ein leeres Glasschälchen. Ein farbenblindes Auge sieht das Blau als ein Grau von bestimmter Helligkeit. Wenn die Bienen farbenblind wären, müßten sie das blaue Blatt mit einem anderen grauen verwechseln. In Wirklichkeit aber fliegen sie zielsicher auf die blaue Karte zu und suchen im leeren Schälchen nach dem gewohnten Futter.

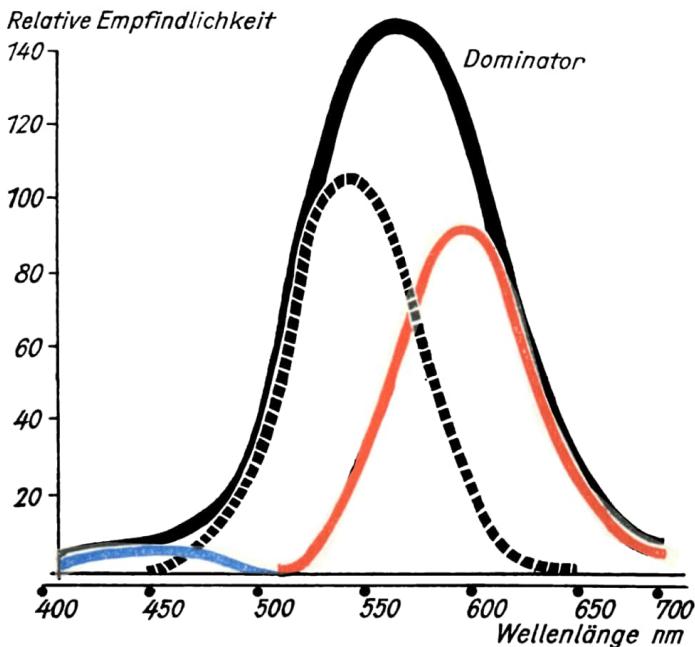
Bienen lassen sich auch auf andere Farben mit gleichem Erfolg dressieren, nur nicht auf Rot; sie verwechseln es mit Schwarz und sind deshalb rotblind. Sie haben überhaupt ein anderes Spektrum als der Mensch: Es reicht von Orange bis Ultraviolett und ist damit am langwelligen Ende kürzer und im kurzwelligen Bereich länger als bei uns. Ihr Farbensehen setzt sich ebenfalls aus drei Komponenten zusammen, nur sind es die Grundfarben Gelb, Blau und Ultraviolett. Mischt man diese drei Farben zusammen, sieht eine Biene »weiß«. Bienenweiß enthält sehr viel Ultraviolett und unterscheidet sich damit von unserem Weiß, das ihr als Farbe, als Blaugrün erscheint. Grüne Blätter oder Gras reflektieren alle drei Bienenfarben, so daß sie »weiß« wirken; dadurch heben sich bunte Blüten besonders deutlich vom hellen Untergrund einer Wiese ab. Bienen unterscheiden in ihrem Spektrum insgesamt sechs Hauptfarben: Gelb, Blaugrün, Blau, Violett, Ultraviolett und die Mischfarbe aus Gelb und Ultraviolett, den Bienenpurpur. Ihr Gelb enthält die Farben Orange, Gelb und Grün. Wir wollen uns diese Farbenschwäche im Gelben an einem Beispiel klarmachen: Auf einer Obstschale liegen ein hellroter Apfel, eine Orange, eine Zitrone und eine grüne Weintraube. Für die Biene haben diese Früchte die gleiche Farbe, und sie unterscheidet sie nur nach ihrer Helligkeit.

Bei uns in Europa werden alle Blumen von Insekten bestäubt. Da sich deren Farbensehen von dem unseren unterscheidet, wird uns die eigentümliche Farbenwelt der einheimischen Blumen verständlich. In unserer Flora gibt es beispielsweise fast keine rein roten Blüten, weil sie vom Bienenauge nur als schwarze Körper gesehen werden könnten. Eine scheinbare Ausnahme macht der Mohn. Seine Blumenblätter werfen aber nicht nur rotes, sondern auch ultraviolettes Licht zurück, so daß Bienen eine ultraviolette und wir eine rote Mohnblüte sehen. Bedeckt man eine Mohnblüte mit einer Glasplatte, die kein Ultraviolett durchläßt, wird sie von der Biene nicht beachtet. Ver-

decken wir die Blüte mit einem schwarzen Quarzglas, das nur die ultravioletten Strahlen durchläßt, verschwindet sie für unser Auge, aber die Biene fliegt sie an. Sehr viele Blüten von verschiedener Farbe besitzen im Ultraviolettbereich eine Reihe von herrlichen Reflexmustern, die ähnlich den Saftmalen genau auf die Bienennahrung, den Nektar und die Pollen, hinweisen. Jedem Naturfreund wird es auffallen, daß bei uns sehr häufig purpurrote Blumen, wie das Heidekraut oder der Rotklee, vorkommen. Es sind eigentlich bläulichrote Blumen: Bienen sehen sie blau, weil sie das darin enthaltene Rot nicht erkennen können. Andere Blumen von leuchtend roter Farbe, so die Kartäusernelke, werden von Tagfaltern, wie dem Kleinen Fuchs, bestäubt. Schmetterlinge sind aber auch die einzigen Insekten, die nicht rotblind sind.

Von den Wirbeltieren können nur diejenigen Farben sehen, die Zapfen in der Netzhaut besitzen. Da die Zapfen erst durch große Helligkeiten erregt werden, ist ein Farbensehen nur am Tage möglich. Wir wissen, daß Fische, Lurche, Kriechtiere und Vögel bei hellem Licht farbentüchtig und bei Dämmerlicht farbenblind sind. Ihr Farbensehen ist wie beim Menschen auf den drei Grundfarben Rot, Grün und Violett aufgebaut. Von den Säugetieren besitzen nur wenige Arten ein gutes Farbensehen. Das hängt damit zusammen, daß die meisten Säuger Dämmerungstiere sind. Bei ihrer nächtlichen Lebensweise wird der Farbensinn so wenig gebraucht, daß er ohne praktische Bedeutung ist. Man kann annehmen, daß als Anpassung an diese Lebensweise viele Zapfen in Stäbchen umgewandelt worden sind. Wie verwirrend die Verhältnisse sind, sollen einige Beispiele zeigen. Von den vielen farbenblinden Säugern seien nur Ratte, Hausmaus, Goldhamster, Kaninchen, Katze, Iltis, Steinmarder, Dachs, Hund, Hermelin, Nerz, Waschbär, Rind und die meisten Halbaffen genannt. Sie orientieren sich nur nach der Helligkeit des Lichtes. Einen Kampftier reizt man mit einem roten Tuch. Da er aber farbenblind ist, erregt ihn in Wirklichkeit nicht die Farbe, sondern das Flattern des Stoffes. Man könnte ihn deshalb mit helleren, beispielsweise gelben oder weißen Tüchern stärker reizen. — Meerschweinchen sind nur im roten und gelben Bereich, Pferd und Igel ausschließlich im gelben und grünen farbentüchtig. Ein echtes, trichromatisches Farbensehen besitzen nur wenige Säugetiere wie Eichhörnchen, Schaf, Rothirsch und die meisten Menschenaffen.

In letzter Zeit sucht man nach Beweisen für unsere Vorstellungen vom Farbensehen. Um sicher zu gehen, daß sich die Vorgänge nur auf die Retina und nicht den Auswertapparat im Gehirn beziehen,



Die Modulatorkurven des Menschen formen die Dominatorkurve für das Tagessehen; blau — Blaumodulator, rot — Rotmodulator, gestrichelt — Grünmodulator

führt man diese Versuche an herausgenommenen Augen durch. Man entfernt Hornhaut und Glaskörper und sticht Mikroelektroden in die Neurone der Netzhaut ein. Belichtet man nun mikroskopisch kleine Bezirke, entstehen an der Elektrodenspitze winzige elektrische Potentialänderungen, die uns eine genaue Auskunft über die Arbeitsweise der Retina vermitteln.

Wie schon erwähnt, ziehen die Ausläufer von vielen Zapfen und Stäbchen zu einer Ganglienzelle der Netzhaut und bilden mit ihr eine Einheit, ein Element. Die meisten Sinneselemente werden von allen Wellenlängen erregt und übertragen daher die Helligkeit. Das sind die Dominatoren. Ein Element besitzt meist zwei Dominatoren, den Tages- und den Dämmerungsdominator. Reizt man die Sinneszellen mit hellem Licht, so leitet die Ganglienzelle die Erregung von den Zapfen ab und vermittelt die Helligkeitswerte des Tagessehens. Vermindert man die Helligkeit, so schickt sie die Werte der Stäbchen und damit des Dämmerungssehens zum Sehzentrum. Der Tagesdominator wird

am stärksten im Gelbgrünen, der Dämmerungsdominator im Blau-grünen erregt. Das ist die elektrophysiologische Erklärung für die Purkinjesche Entdeckung.

Seltener sind solche Elemente, die nicht von allen, sondern nur von einer Spektralfarbe erregt werden. Das sind die Modulatoren. Sie vermitteln eine Farbempfindung. In der tierischen Netzhaut gibt es drei Typen von Modulatoren: den Rot-, Grün- und Blaumodulator. Fällt rotes Licht ins Auge ein, wird vorwiegend der Rotmodulator erregt. Reizt man mit gelbem Licht, entsteht eine Gelbempfindung, weil gleichzeitig der Rot- und Grünmodulator erregt werden. Werden alle drei gereizt, ergeben sie den Tagesdominator. Die Modulatoren bestätigen also die Gesetze der Farbenmischung und die Dreifarben-theorie von Young-Helmholtz. — Diese Ergebnisse erklären uns aber immer noch nicht die eigentliche Lichtwirkung, das heißt die Umwandlung des Reizes in Erregung. Erst die Untersuchungen am Menschen führten uns auf diesem Gebiet einen Schritt weiter, und deshalb müssen wir uns etwas genauer mit dem menschlichen Farbensehen befassen.

Alle Farbempfindungen lassen sich am besten mit der Annahme erklären, daß es drei Arten von Zapfen gibt, von denen jede einen anderen Sehstoff enthält. Es gibt eine geniale Methode, mit der man Sehsubstanzen im Netzhautgrübchen des menschlichen Auges untersuchen kann: Man wirft farbiges Licht so durch die eine Hälfte der stark erweiterten Pupille ins Auge, daß ein geringer Teil des Lichtes nach der Reflexion an der Retina durch die andere Hälfte des Sehloches wieder herauskommt. Beim Austritt wird das Licht mit einem Spiegel aufgefangen und die Stärke mit einer Fotozelle gemessen. Es kommt mehr Licht aus dem Auge heraus, wenn im Grübchen ein Sehstoff fehlt oder gebleicht wird. Es wird weniger reflektiert, wenn viel Sehstoff vorhanden ist. — Mit dieser Methode hat man viele normale und farbenblinde Augen untersucht. Bei rotblind Menschen fand man nur einen Sehstoff mit einer überwiegenden Empfindlichkeit für grünes Licht. Diese Sehsubstanz bleicht bei Belichtung aus und wird im Dunkeln in wenigen Minuten aufgebaut. Man nannte sie chlorolabes Pigment. Eine normale Fovea enthält zwei Sehstoffe, der eine ist das chlorolabe Pigment und der andere das rotempfindliche oder erythrolabe Pigment. Man nimmt an, daß daneben noch ein blauempfindlicher Sehstoff, das cyanolabe Pigment, in den Zapfen vorkommt. Es kann aber mit dieser Methode nicht entdeckt werden, weil die Linse gelb gefärbt ist und zuviel blaues Licht absorbiert.

Einige Tiere besitzen neben diesen drei Pigmenten noch andere Zapfensehsubstanzen. Aus den Zapfen des Huhnes gewann man das Jodopsin. Ein zweiter Stoff, das Cyanopsin, wurde noch nicht in der Natur gefunden, sondern nur aus Retinin und Zapfeneiweiß künstlich hergestellt. Man vermutet, daß er in der Retina von Fischen und Schildkröten vorkommt. Aus der Filterwirkung, den Absorptionspektren dieser Stoffe ist zu schließen, daß sie keine Farb-, sondern Helligkeitsempfindungen auslösen. Man könnte annehmen, daß sie für die Entstehung des Tagesdominators mitverantwortlich sind.

Wir müssen uns fragen, was mit den Erregungen, die nach dem Zerfall der Pigmente in den Sehzellen entstehen, weiterhin geschieht. Von farbensehenden Fischen weiß man, daß die Ganglienzellen der Retina die Signale der Zapfen nie unverändert weitergeben, sondern sie zusammenfassen und umformen. Der Vorgang kann mit Mikroelektrodenableitungen untersucht werden. Wenn man einzelne Ganglienzellen belichtet, kann ihr Membranpotential entweder zu- oder abnehmen. Die Veränderung hängt nur von der Farbe des Lichtes ab: Einige Neurone erregt grünes Licht und hemmt rotes; andere Zellen werden von blauem Licht gehemmt und von gelbem erregt. Diese Vorgänge können nicht mehr mit der Dreifarbentheorie erklärt werden, sondern wir müssen sie nach der Heringschen Gegenfarbentheorie deuten. Hering stellte fest, daß man bei den Farbempfindungen des Menschen nicht nur drei Grundfarben nachweisen kann, sondern daß es mindestens sechs Hauptfarben gibt, die zu drei Paaren geordnet sind: Schwarz-Weiß, Rot-Grün, Blau-Gelb. Die Ganglienzellen der Fische sind zu diesen drei Informationssystemen zusammengefaßt. Ein System antwortet nur auf Helligkeiten (Schwarz-Weiß), die restlichen reagieren auf die beiden Farbpaare.

Beim Rhesusäffchen fand man im seitlichen Kniehöcker des Zwischenhirns Neurone, die in sechs Schichten angeordnet sind. Die beiden oberen Lagen vermitteln die Farbempfindungen rot, grün und violett. Man nimmt an, daß es sich um weitergeleitete Nachrichten der Zapfen handelt. In den beiden mittleren Zonen gibt es zwei Arten von Nervenzellen. Eine wird von rotem Licht erregt und von grünem gehemmt, die andere von blauem Licht erregt und von gelbem gehemmt. Die beiden letzten Lagen sind für das Farbensehen ohne Bedeutung, sie reagieren nur auf die Helligkeit des Lichtes. Somit zeigen die unteren vier Schichten Antworten, die Hering in seiner Gegenfarbentheorie fordert.

Wie man sieht, muß man beim Sehvorgang zwischen Sinnesorgan und Nervenapparat unterscheiden. Beide Stationen arbeiten ganz

verschieden, die eine nach der Dreifarben-, die andere nach der Gegenfarbentheorie. Wenn wir unsere Farbempfindungen beschreiben, wissen wir nie, welche Erscheinung auf die erste und welche auf die zweite Station zu beziehen ist.

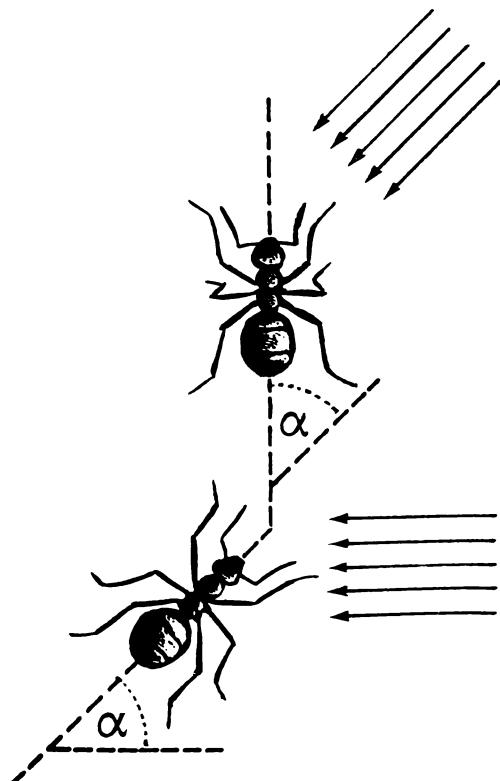
Störungen des Farbensinnes treten bei jedem 12. Mann und jeder 400. Frau auf. Sie werden vom Geschlechtschromosom, dem X-Chromosom, vererbt. Ein defektes X-Chromosom kann durch ein zweites, normales unwirksam gemacht werden. Männer besitzen nur ein X-Chromosom, Frauen dagegen zwei. Männer sind häufiger farbenfehlsichtig, weil sie die Schädigung nicht ausgleichen können. Frauen haben die Möglichkeit, den Schaden durch ein normales X-Chromosom zu verdecken; sie sind deshalb seltener farbenblind, aber vererben die Fehlsichtigkeit auf ihre Kinder. Die Beeinträchtigung des Farbensehens läßt sich durch eine Schwächung oder den Ausfall einer der drei Young-Helmholtzschen Farbkomponenten erklären. Drei Viertel aller Farbenfehlsichtigen sind farbenschwach (anomale Trichromasie), und ein Viertel ist in einem Spektralbereich völlig farbenblind (Dichromasie). Eine totale Farbenblindheit (Achromasie) ist sehr selten; von 300 000 Männern leidet nur einer darunter.

Bei den Farbenschwachen unterscheidet man Rot-, Grün- oder Blauschwache. Ein Rotschwacher erkennt schlecht rote, ein Grünschwacher grüne und ein Blauschwacher blaue Farben. — Die erste Beschreibung einer Farbenblindheit stammt vom berühmten englischen Physiker Dalton. Er schrieb: »Mein Gelb enthält das Rot, Orange, Gelb und Grün anderer Leute, und mein Blau stimmt mit dem anderer Menschen überein.« Rot-Grün-Blinde bezeichnen ihr Spektrum bei Grün (500 nm) als weiß; langwelliges Licht erkennen sie als gelb und kurzwelliges als blau von verschiedener Helligkeit. Die Rot-Grün-Blindheit tritt entweder als Rot- oder als Grünblindheit auf. Rotblinde sehen Rot als Schwarz und Orange als Graubraun. Grünblinde wie Dalton erkennen kein Grün. Eine seltener Form ist die Blau-Gelb-Blindheit. Blau-Gelb-Blinde sehen statt Blau (450 nm) Graubraun und statt Gelb (570 nm) Weiß. Farben zwischen Blau und Gelb werden grünlich empfunden, langwelliges Licht als Rot. — Für völlig Farbenblinde besteht das Spektrum nur aus Grautönen verschiedener Helligkeit. Bei einigen fällt nur das Farbensehen aus, während die Zapfen und Stäbchen noch ein normales Helligkeitssehen vermitteln. Bei anderen sind zusätzlich die Zapfen ausgefallen, so daß nur noch die Stäbchen ein Helligkeitssehen ermöglichen. Man erkennt diese Farbenblindheit an der Lichtscheu der Betroffenen.

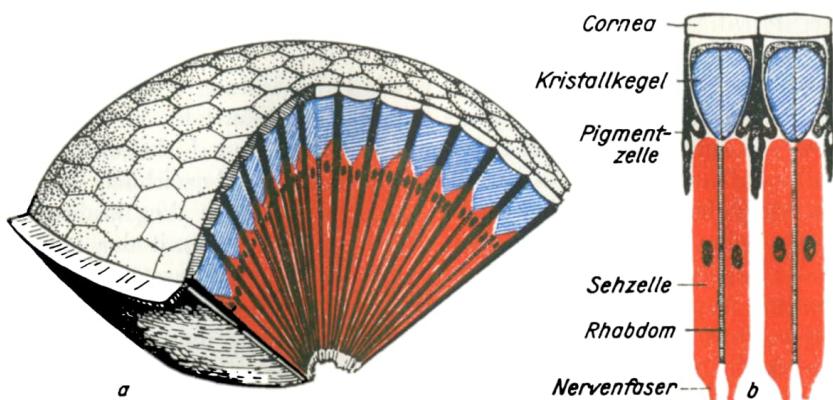
Lichtstrahl als Kompaß

Ein Steuermann hält Kurs, indem er die Fahrtrichtung seines Schiffes in einem bestimmten Winkel zur Kompaßnadel einstellt. Viele Tiere bewegen sich in einem gleichbleibenden Winkel zum Licht, und deshalb wird ihr Verhalten als Lichtkompaßorientierung bezeichnet. Wenn ein Mistkäfer vor uns über einen sonnenbeschienenen Weg krabbelt, hält er eine gerade Richtung ein. Beschatten wir ihn mit der Hand und spiegeln die Sonnenstrahlen von der entgegengesetzten Seite in seine Augen ein, erleben wir folgendes Schauspiel: Der Käfer hält einen Augenblick still, wendet plötzlich und läuft dieselbe Strecke zurück, die er eben gekommen ist.

Zum besseren Verständnis der Lichtkompaßorientierung müssen wir uns den Aufbau des Insektauges genauer betrachten: Sechs bis acht Sehzellen bilden eine Gruppe, die einem schlanken Keil gleicht und von undurchsichtigen Pigmentzellen seitlich umhüllt ist, so daß



Lichtkompaß-Orientierung einer Ameise: Das Tier hält zur Lichtquelle (rote Pfeile) stets den gleichen Winkel ein



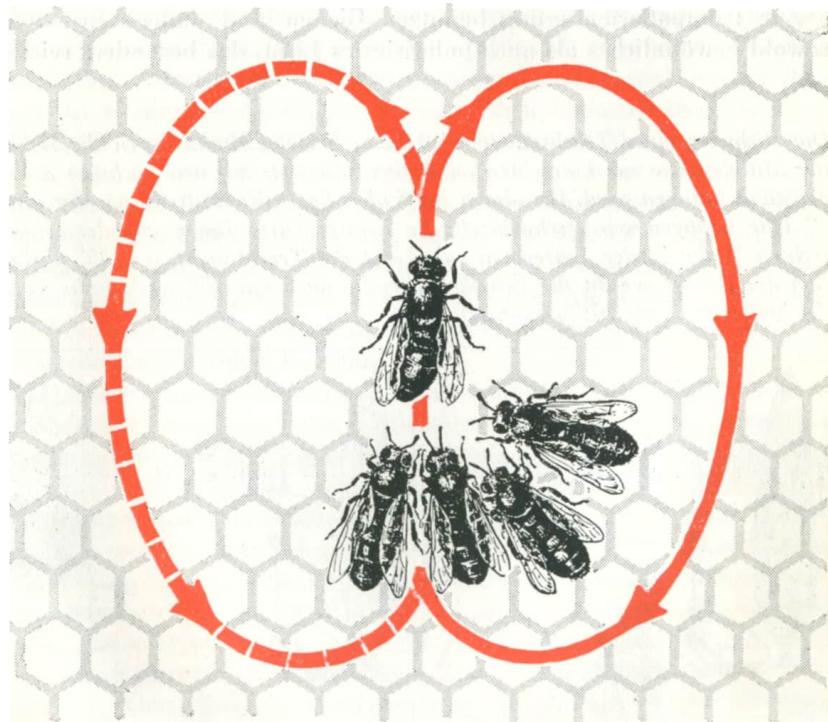
Insektenauge (Komplexauge); a ein Sektor herausgeschnitten, um den inneren Aufbau zu zeigen; b Längsschnitt durch zwei Einzelemente (Ommatidien)

kein störendes Streulicht eindringen kann. Die Sinneszellen empfangen Licht nur über ein eigenes optisches System, das aus Linse und Kristallkegel besteht und die Strahlen zur Gruppenmitte (Rhabdom) hinlenkt. Die einzelnen Linsen sind an der Oberfläche des Gesamtauges als sechseckige Feldchen, die Facetten, sichtbar, und sie geben ihm seinen Namen: Facettenauge. Eine Sehzellengruppe samt Hüllzellen und Linsensystem wird Ommatidium, Äuglein, genannt, und Tausende von ihnen bilden ein Insektenauge. — Jede einzelne Sinneszelle kontrolliert einen kleinen Raumwinkel auf Helligkeit, Farbe und Schwingungsrichtung des Lichtes (Polarisation). Hierbei zeigen sie leicht verschiedene Eigenschaften, vor allem im Hinblick auf ihre Vorzugsrichtung für die Polarisation des Lichtes. Je nachdem, welche Schwingungsrichtung das polarisierte Licht des Himmels hat, werden verschiedene Sehzellen der Gruppe stärker oder schwächer gereizt, und dies ergibt ein bestimmtes Erregungsmuster. Ein Insekt braucht seinen Lauf nur so einzurichten, daß es dieses Muster stets beibehält, und es kommt auf dem rechten Weg zum Ziel.

Die Raumorientierung der Bienen dient nicht nur dem Einzeltier, sondern auch dem gesamten Volk. Karl von Frisch entdeckte, daß sie die Lage einer Futterquelle anderen Stockgenossinnen in ihrer »Sprache« mitteilen. Die Bienensprache ist ein Tanz, also eine Zeichensprache, und kann auch im dunklen Stock verstanden werden. Hat eine sammelnde Biene eine Trachtquelle entdeckt und untersucht, fliegt sie zum Stock zurück und führt im dichten Gedränge der

anderen Bienen eigentümliche Tänze auf. Sie überbringt damit drei Meldungen über den neuen Futterplatz: Erstens informiert der Blütenduft, der ihr anhaftet, über die Art der Futterpflanze. Zweitens gibt die Tanzform die Entfernung zur Futterquelle an. Drittens bezieht sich die Tanzrichtung auf den Sonnenstand und vermittelt die Abflugrichtung zur Trachtquelle. — Nahrungsammlerinnen machen Rundtänze. Hierbei beschreibt die Biene ständig enge Kreise, einmal rechts, dann links herum, und wechselt die Tanzrichtung regelmäßig an derselben Stelle. Der Umkehrpunkt gibt den Winkel zwischen Futterplatz, Stock und Sonne an. — Fernsammlerinnen tanzen eine ganz andere Figur: Sie laufen zuerst im Halbkreis links herum, kehren dann geradlinig mit lebhaften Schwanzelbewegungen des Hinterleibes zum Ausgangspunkt zurück und wenden sich schließlich im Halbkreis rechts herum.

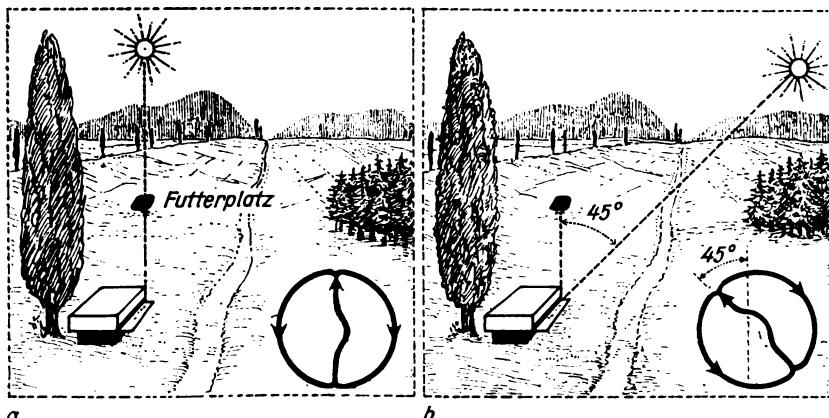
Schwänzeltanz der Honigbiene. Die Tänzerin durchläuft, mit dem Hinterleib wackelnd, mehrmals die achtförmige Tanzfigur. Andere Bienen laufen ihr nach und erlernen so die Lage der Trachtquelle



Die endgültige Tanzform ähnelt einer Acht; geschwänzelt wird nur im Mittelteil. Rundtänze beobachtet man, wenn die Futterquelle höchstens 100 Meter weit weg ist, Schwänzeltänze bei größeren Entfernungen. Der Rhythmus des Schwänzeltanzes ändert sich mit der Distanz. Die Zahl der Wendungen und damit der geradlinigen Läufe nimmt mit der Entfernung zur Sammelstelle ab. Auf den senkrecht hängenden Waben eines Bienenstocks »übersetzen« die Bienen die Richtung zur Sonne in die Richtung zur Schwerkraft. Der geradlinige Lauf nach oben bedeutet: Der Futterplatz liegt in Sonnenrichtung, das heißt morgens im Osten, mittags im Süden und abends im Westen. Liegt die Trachtquelle um 60° nach links von der Sonne, weicht die Biene beim Schwänzeltanz um 60° nach links ab und so fort. Während des Tanzes laufen andere Arbeiterinnen der Tänzerin nach, merken sich die Tanzfigur und lernen dabei Entfernung und Flugrichtung. Karl von Frisch versteht die Bienen sprache genauso gut. Einmal erfuhr er von seinen Bienen einen unbekannten Futterplatz, berechnete seine Lage und irrte sich bei einer Entfernung von 350 Metern nur um vier Meter.

Zur Kompaßorientierung benutzen Bienen und andere Insekten sowohl gewöhnliches als auch polarisiertes Licht, das besonders reich-

Die Richtung einer Trachtquelle wird beim Schwänzeltanz durch die Lage der Mittelstrecke zur Lotrechten angegeben, die stets auf den höchsten Sonnenstand bezogen wird. Bei einem im Süden liegenden Futterplatz, der um 12 Uhr beflogen wird, schwänzelt die heimgekehrte Biene auf der senkrechten Wabe in der Lotrechten (a). Liegt die Trachtquelle um 45° links von der Sonne, weicht die Schwänzelstrecke auch um 45° nach links von der Senkrechten ab (b); Schwänzeltanz rot



lich bei klarem Himmel vorkommt, jedoch von Wolken nicht durchgelassen wird. Eigentlich genügt einem Insekt zum Zurechtfinden bereits eine solch geringe Menge an polarisiertem Licht, wie sie bei bedeckter Sonne durch einzelne Wolkenlöcher fällt. Die Schwingungsebene dieser Strahlen ist in jeder Himmelsrichtung anders und hängt vom Sonnenstand ab. Da also das Polarisationsmuster genau die Position der Sonne angibt, kann eine Biene das Muster wie einen Kompaß verwenden. Uns Menschen verblüfft diese Leistung, weil wir gewöhnliches von polarisiertem Licht nicht unterscheiden können.

Auch Zugvögel benutzen das Licht als Kompaß während ihrer Herbst- und Frühjahrswanderungen; die Zugrichtung ist ihnen jedoch angeboren. Im Jahre 1949 entdeckte man zufällig, daß sich gefangene, zugbereite Stare in die Südwestecke ihres Käfigs drängten, sobald Sonnenlicht hineinfiel. Sie strebten damit in die gleiche Himmelsrichtung wie ihre frei lebenden Artgenossen auf dem Zug. Spiegelte man die Sonne von einer falschen Richtung in den Käfig ein, so änderte sich der Zugdrang in die neue, vermeintliche Südwestrichtung. Stare und andere Vögel können sich noch orientieren, wenn die Sonne bedeckt und nur ein kleiner Teil des Himmels frei ist; nur bei bedecktem Firmament sind sie desorientiert. Ob sie sich aber wie die Insekten nach der Polarisation des Lichtes richten, konnte bisher noch nicht geklärt werden. — Nächtlich ziehende Vögel benutzen die Sterne als Kompaß, wie es die alten Seefahrer auch taten. Man brachte junge Grasmücken in verdeckten Käfigen in ein Planetarium und gab ihnen den Blick auf die Sternbilder des künstlichen Himmels frei. Alle Vögel nahmen sofort die richtige Zugrichtung ein. Darauf deckte man sie wieder zu und drehte das Himmelsbild, bis Sternbilder, die in den Süden gehörten, im Westen standen. Als man die Käfige wieder aufdeckte, strebten die Vögel in die Ecke, in der sie wieder auf die südlichen Sterne sehen konnten.

Die Orientierungsleistungen der Insekten und Vögel wären nicht so wunderbar, wenn die Sonne stillstehen würde. Aber sie ändert ihre Stellung während des Tages und im Laufe der Jahreszeiten. Die Tiere orientieren sich ebenso wie die Seefahrer vor der Entdeckung des Kompasses. Damals mußte sich ein Kapitän, wenn er nach Süden segelte, morgens von links, mittags von hinten und abends von rechts bescheinen lassen. Auch ein Tier muß »wissen«, daß die Sonne morgens im Osten, mittags im Süden und abends im Westen steht. Es muß also, wenn es aufbrechen will, die Tages- und sogar die Jahreszeit berücksichtigen. Diese kann es nur in seine Handlungen einbeziehen, wenn es über einen ausgeprägten Zeitsinn verfügt, der die Sonnen-

bewegung am Tageshimmel ausgleicht. Vögel und viele andere Tiere sind mit einer »inneren Uhr« ausgerüstet, die etwa im 24-Stunden-Rhythmus geht. Folgender reizender Versuch hat das bewiesen: Man dressierte Stare, ihr Futter in einer bestimmten Himmelsrichtung zu suchen. Einige der abgerichteten Tiere schloß man in eine Kammer ein, in der der Tagesrhythmus um sechs Stunden, also einen viertel Tag, verschoben war. Dadurch verstellte man ihre »Uhr«. Schickte man die Stare wieder auf Futtersuche, so veränderten sie ihre Abflugrichtung. Die neue war, wie erwartet, um ein Viertel, das heißt 90 verschoben, beispielsweise von West nach Nord.

Unseren Zugvögeln ist nur die Abflugrichtung angeboren. Während des Zuges richten sie sich nach Landmarken (Flüssen, Bergen, Küsten) und klimatischen Bedingungen wie dem Wind. Dieses Zurechtfinden ist nicht ererbt, sondern stammt aus der Erfahrung und dem Gedächtnis.

Tiere mit Laternen

»Ich werde zu den Schönheiten dieses Himmels ein Schauspiel rechnen, welches man wenigstens in der wärmeren Zone, wo man mehr im Freien lebt, unausgesetzter zu betrachten aufgefordert wird, und welches sich auch da in reicherer Pracht zu entfalten pflegt. Ich meine das Leuchten des Meeres. Dieses Phänomen verliert nie seinen anziehenden Reiz, und nach dreijähriger Fahrt blickt man in die leuchtende Furche des Kieles mit gleicher Lust wie am ersten Tage. Das gewöhnliche Meerleuchten röhrt bekanntlich von Punkten her, die im Wasser erst durch Anstoß oder Erschütterung leuchtend werden und aus organisch unbelebten Stoffen zu bestehen scheinen. Das Schiff, das die Flut durchfurct, entzündet um sich her unter dem Wasser diesen Lichtstaub, der sonst die Wellen nur dann zu erhellen pflegt, wenn sie sich schäumend überschlagen.« Mit dieser Eintragung in sein Tagebuch beschrieb im Jahre 1815 der Dichter und Naturforscher Adalbert von Chamisso zum ersten Mal das tierische Leuchten, die Biolumineszenz.

Viele Tierarten, von den Einzellern bis zu den Fischen, können Licht erzeugen. Die meisten leben im Meer oder auf dem Lande, nur wenige im Süßwasser. Unter den Einzellern ist das Geißeltierchen *Noctiluca* am bekanntesten. Es verursacht in unseren Breiten während des Sommers, gemeinsam mit einigen Rippenquallen, das Meerestleuchten. In den Tropen leuchten außerdem noch Dinoflagellaten,

Radiolarien, Quallen, Seefedern, Borstenwürmer, Schnecken, Tintenfische, Krebse, Schlangensterne, Manteltiere und Fische, so daß die Gewässer dort allnächtlich vom Funkeln und Leuchten erfüllt sind. Besonders die nachtschwarze Tiefsee ist reich an leuchtenden Lebewesen; mancherorts gehören dazu neun Zehntel aller gesichteten Tiere. Auf dem Lande findet sich die Lumineszenz bei Regenwürmern, Tausendfüßern, Urinsekten und vielen Käfern wie den Leuchtkäfern.

Tierisches Leuchten kann auf dreierlei Arten erzeugt werden. Es kann im Zellinnern entstehen oder als Leuchtsubstanz nach außen abgegeben und schließlich von mitbewohnenden Leuchtbakterien ausgesandt werden. Den meisten Tieren genügt ein einziger Mechanismus, nur einige Krebse und Fische besitzen ein intra- und extrazelluläres Leuchtvermögen.

Die Leuchttorgane sind meistens über den ganzen Körper verteilt, doch nicht alle Tiere halten sich an diese Regel: Bei Tintenfischen und Krebsen sind sie zu interessanten Mustern in bestimmten Körperregionen zusammengestellt. Bei den Feuerwalzen hat jedes Einzeltier der Kolonie nur zwei Leuchtflecke an der Einströmöffnung, trotzdem scheint der ganze Körper zu glühen. Leuchttorgane können vielgestaltig und kompliziert gebaut sein. Beispielsweise sind Hautzellen der Polynoidenwürmer zu Verbänden von Leuchtzellen umgewandelt. Bei durchsichtigen Tieren können Leber, Fettgewebe oder die Niere schimmern. Becherartige Organe zieren Kopf oder Leib von Tintenfischen, Krebsen und Fischen. In der Bechermitte liegen die lichterzeugenden Zellen, davor sitzen Sammellinsen. Die innere Rückwand des Organs besitzt eine spiegelnde Schicht und die äußere eine dichte Pigmenthülle zum Abdunkeln gegen das umliegende Gewebe. Die Linsen und Reflektorzellen enthalten Farbstoffe, die das ursprünglich bläulichweiße Licht in Rot, Orange, Gelb, Grün oder Blau umwandeln und so das gesamte Organ wie Edelsteine funkeln und irisieren lassen. Der südamerikanische »Eisenbahnwurm«, der eigentlich eine Leuchtkäferlarve ist, hat an den Seiten grünlichgelbe Leuchtpunkte als »erleuchtete Fenster« und am Kopf, als »Schlußlicht«, ein rotes Leuchtorgan. Tierisches Licht hat meist eine geringe Helligkeit. Meerestiere haben aber so empfindliche Augen, daß sie ein helles Aufleuchten im klaren Wasser schon aus 100 Meter Entfernung sehen können.

Organismenlicht ist kaltes Licht; es enthält keine infraroten, aber auch keine ultravioletten Strahlen. Das Licht einer Kerze oder einer elektrischen Lampe ist warm, weil ein großer Teil der chemischen beziehungsweise elektrischen Energie sich in Wärme verwandelt.

Tierisches Licht entsteht zwar auf chemischem Wege, aber anders als das eines Feuers oder einer Petroleumlampe. Dabei wird der Leuchtstoff Luciferin durch das Ferment Luciferase gespalten und zum Aufleuchten gebracht. Um das zu beweisen, machen wir einen kleinen Versuch. Wir entnehmen einigen Glühwürmchen ihre Leuchtorgane und teilen sie in zwei Häufchen. Eine Hälfte zerreiben wir im Mörser. Dieser Brei beginnt sofort zu glimmen und leuchtet etwa zwei Stunden, bis das Luciferin aufgebraucht ist. Die Luciferase bleibt unverbraucht zurück. Die Organe des zweiten Häufchens werden sofort nach der Entnahme mäßig erhitzt und ebenfalls zerrieben. Obwohl dieses Mal das Luciferin erhalten bleibt, kommt es zu keiner Lichtaussendung, weil die Hitze das Enzym zerstört hat. Vermischen wir beide Breiklümchen und bringen dadurch Luciferin und Luciferase wieder zusammen, so beginnt das Glühen von neuem. Die Leuchtreaktion tritt nur ein, wenn Sauerstoff, Magnesiumsalze und ATP zugegen sind. Das Luciferin kann verschieden gebaut sein: Bei Leuchtkäfern ist es ein Hydroxybenzothiazol, beim Krebs *Cypridina* ein Polypeptid, bei der Qualle *Aequorea* ein Protein und bei Bakterien das Riboflavinphosphat. Leuchtbakterien produzieren ihr Licht auf eine eigene Art. Dort ist der Leuchtvorgang in den Atmungsprozeß eingeschaltet.

Das Leuchten eines Tieres kann längere oder kürzere Zeit dauern. Häufig beobachtet man nur ein rasches Aufblitzen oder kurzes Glühen. *Noctiluca* sendet Blitze von einer zehntel Sekunde aus, verschiedene Quallen leuchten eine Sekunde, einige Tintenfische mitunter 20 Sekunden lang. Leuchtstoffe, die vom Tier als »Wolke« im Wasser oder als Schleim auf dem Lande abgeschieden werden, können sogar bis zu fünf Minuten glimmen. Den »Brennrekord« halten die Leuchtbakterien, sie geben Dauerlicht ab.

Das Aufleuchten wird in den meisten Fällen durch Reize wie eine Berührung oder schwaches Licht ausgelöst, ist also ein Reflex. Das erkannte bereits Chamsso. Die Beteiligung des Nervensystems lässt sich bei manchen Tieren auch beweisen, da eine Reizung des »Leuchtnerven« das Glühen entfacht und ein Durchtrennen es beendet. Bei Johanniswürmchen blinken die Männchen. Während dieses Vorganges laufen Nervenimpulse im Bauchmark entlang. Sie regeln die Zufuhr von Sauerstoff zu den Leuchtzellen, der über Tracheen zugeleitet und dessen Nachlieferung durch Klappen reguliert wird. Allerdings ist unbekannt, ob die nervöse Erregung für den Klappenmechanismus da ist oder ob sie für einen direkten Sauerstoffzutritt zu den Blinkzellen sorgt. Künstliches Licht hemmt das Leuchten des Glühwürmchens: Strahlen wir es mit einer Taschenlampe an, löscht es seine Laterne.

Leuchtorgane haben verschiedene Aufgaben zu erfüllen. Meistens dienen sie dem gegenseitigen Erkennen von Artgenossen oder Geschlechtspartnern. Bei unserem Glühwürmchen sitzt das flugunfähige Weibchen im Gras. Es sendet Dauerlicht aus, das es aber jederzeit löschen und wieder angehen lassen kann. Sein Leuchten wird von dem herumfliegenden blinkenden Männchen erkannt, das nun zur Landung veranlaßt wird. Fisch- und Krebsschwärme werden nachts oder in der Finsternis der Tiefsee vom gemeinsamen Leuchten zusammengehalten. Die sogenannten Anglerfische haben über ihrem Maul an einer »Angelschnur« eine kleine Laterne zu hängen. Sie verleitet kleine Fische, nach der vermeintlichen Beute zu schnappen, aber dabei werden sie selbst verschlungen. Manche Tiere schleudern dem Angreifer Leuchtstoff entgegen, um ihn zu irritieren: Schuppenwürmer stoßen Leuchtschuppen von sich, einige Tiefseekrebse sondern leuchtenden Schleim ab, und manche Tintenfische schleudern zur Tarnung eine Leuchtwolke aus. Den besten Schutz besitzen manche Fische der Tiefsee: Sie schießen derartig helle Blitze ab, daß nicht nur ihre Feinde, sondern auch ein Mensch geblendet werden. Verschiedene Fisch- und Tintenfischarten der Tiefe zünden Lampen um ihre Augen herum an und erhellen so ihre nächste Umgebung, damit sie besser sehen können.

Geheimnisse der grauen Hirnzellen

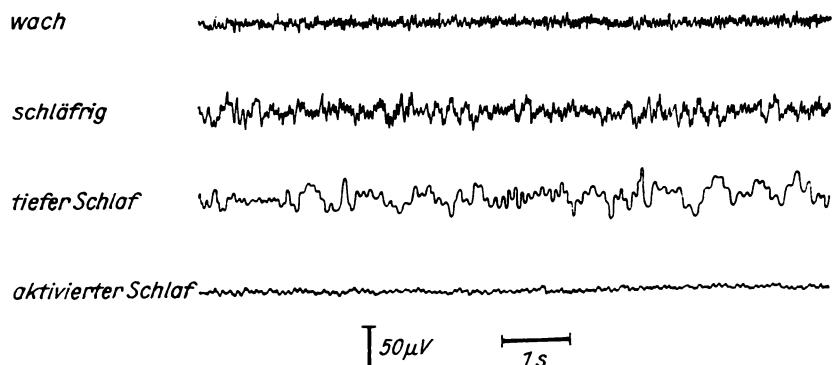
Schlaflosigkeit tötet

Täglich kündigt sich unser Schlafbedürfnis durch das Gefühl der Müdigkeit an. Wir sind nach der Tagesarbeit so erschöpft, daß wir Aufmerksamkeit, Lust und Willen zu einer Tätigkeit verloren haben. Zum Einschlafen suchen wir einen dunklen und geräuscharmen Raum auf. Beim Hinlegen entspannen wir die Körpermuskulatur und unterbrechen damit sämtliche Reize, die aus Muskeln, Sehnen sowie Gelenken kommen. Durch all diese Schlafvorbereitungen dämmen wir die Zufuhr von Sinnesreizen auf unser Gehirn ein. Bald darauf wird das Bewußtsein gedämpft und schwindet schließlich ganz.

Im Schlaf verharren einige Organe im Ruhezustand, andere sind weiterhin tätig. Während beispielsweise die Körpermuskulatur erschlaft, bleiben die Ringmuskeln für Harn- und Kotentleerung geschlossen, verengt sich die Pupille und kontrahieren sich die Schließmuskeln der Augenlider: die Augen fallen uns also beim Einschlafen nicht zu, sondern werden aktiv geschlossen. Die Tatsache läßt sich leicht an einem Schlafenden feststellen. Einige lebenswichtige Organe arbeiten langsamer: Der Herzschlag ist gedämpft, der Blutdruck gesenkt und die Ventilation der Lungen vermindert. Diese Aktivitätsabnahme ist nicht nur durch äußere Ursachen wie die Muskelruhe bedingt, sondern auf die verminderte Erregbarkeit des Herzsteuerungs-, Kreislauf- und Atemzentrums zurückzuführen.

Im schlafenden Gehirn wechseln sich Phasen der Ruhe mit denen gesteigerter Tätigkeit ab. Das erkennt man sehr deutlich, wenn man bei Tier oder Mensch die Hirnströme, das Elektroenzephalogramm oder kurz EEG genannt, ableitet. Hierzu befestigt man beim Menschen pfenniggroße Silberelektroden an der Kopfhaut und registriert das Hirnstrombild mit Hilfe elektronischer Geräte. Tagsüber erhält man schnelle Potentialschwankungen mit einer niedrigen Amplitude von etwa 20 Millionstel Volt ($20 \mu\text{V}$). Während des Einschlafens und im Laufe der Nacht tritt eine typische Folge von elektroenzephalografischen Veränderungen ein: Im ersten Stadium, dem der Schlaftrigkeit, sieht man nach Augenschluß Alphawellen von acht bis 14 Hertz (Hz), die jedoch von anderen Potentialschwankungen mit niedrigerer Spannung und schnellerem Rhythmus ständig unterbrochen werden. Beim Einschlafen (Stadium II) wechseln sich schnelle, flache Wellen mit trägen, hohen ab. Unter den langsamen überwiegen die Thetawellen (drei bis sechs Hz), obwohl gelegentlich auch Schwankungen von ein bis zwei Hertz, sogenannte Deltawellen, erscheinen, die die beträchtliche Spannung von mehr als 100 millionstel Volt aufweisen. Das Charakteristische dieser Schlafphase sind jedoch Gruppen von auf- und abwogenden Schlafspindeln, die sich mit einer Frequenz von 14 Hz zwischen die langsamten und schnellen Wellenzüge schieben. Im leichten bis mitteltiefen Schlaf (Stadium III) machen hohe Deltawellen fast die Hälfte des EEG aus und überlagern selbst die restlichen Spindeln. Während des vierten Stadiums, im Tiefschlaf, erscheinen fast nur noch die großen, langsamten Wellen von ein bis zwei

Elektroenzephalogramm (EEG) einer Katze. Die Ableitung erfolgte im Wachzustand und in verschiedenen Stadien des Schlafes

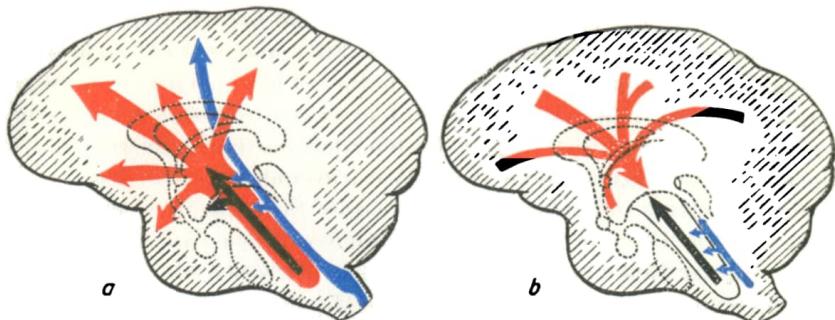


Hertz. Etwa eine Stunde nach Schlafbeginn treten beim erwachsenen Menschen Phasen von paradoxem oder aktiviertem Schlaf auf. Sie werden deshalb als paradox bezeichnet, weil in ihnen trotz eines typischen Wach-EEG mit hoher Frequenz und winziger Amplitude die größte Schlaftiefe erreicht wird. Zu diesem Zeitpunkt wecken selbst lautes Rufen, grelles Licht und starkes Schütteln den Schläfer nur sehr schwer auf.

Man erkennt äußerlich den aktivierten Schlaf daran, daß die Nackenmuskulatur völlig erschlafft ist und bei Tier und Mensch Augenbewegungen auftreten. Bei Katzen zucken gleichzeitig die Schnurrhaare, häufig auch Schwanz und Pfoten. Bei Erwachsenen dauert eine paradoxe Phase im Durchschnitt 20 Minuten. Die Perioden wiederholen sich alle anderthalb Stunden; sie sind zum Beginn der Nacht kürzer als morgens und machen ungefähr ein Sechstel des gesamten nächtlichen Schlafes aus.

In der paradoxen Schlafphase produziert das Gehirn eine Flut von Erregungen. Diese führt dazu, daß Rinde und Thalamus stärker reaktionsbereit sind als im Wachzustand. Ein aktiver Hemmungsmechanismus verhindert jedoch, abgesehen von den Augenrollungen, daß die Erregungen zum Körper abströmen. Die Folge davon ist, daß die Rückenmarksreflexe ausfallen und der Muskeltonus schwindet. Die lebhafte Gehirntätigkeit führt zu Halluzinationen, die wir als Träume empfinden. Nach neueren Untersuchungen scheint dies die einzige Traumphase des Schlafes zu sein. Während eines Traumes hören die größeren Körperbewegungen auf, und die geschlossenen Augen beginnen umherzuschweifen, als ob sie irgendwelche interessanten Gegenstände verfolgten. EEG-Ableitungen beweisen, daß ein Traum nicht nur einen Moment, sondern viele Minuten dauert. Je nach der Traumsituation werden Herzschlag und Atmung beschleunigt oder verlangsamt. Am Ende dieser Phase werden die Augen ruhig, und der Schläfer vermag sich wieder zu bewegen.

Ehe wir uns dem Problem der Schlafentstehung zuwenden, wollen wir die Frage stellen, wie das Gegenstück, der Wachzustand, ermöglicht wird. Die Physiologie lehrt uns, daß sämtliche Rezeptoren außer dem »direkten Draht« zu ihren Gehirnzentren noch Nebenverbindungen zu einem Teil des Hirnstamms, der Formatio reticularis, abzweigen. Potentialableitungen aus diesem Gebiet zeigen eindeutig, daß Nervenimpulse von allen Sinnesapparaten an ein und derselben Ganglienzelle zusammenlaufen können. Dort verlieren sie jedoch ihren ursprünglichen Informationsgehalt, zum Beispiel einen Seheindruck, und werden zu einfachen Antreibern für die Neurone der Formatio reti-



a Sinnesmeldungen, die über spezifische Bahnen in das Affenhirn gelangen, werden vorwiegend direkt den sensorischen Feldern der Großhirnrinde zugeleitet (dicker blauer Pfeil). Ein Teil der Erregungen gelangt jedoch über Abzweigungen (Kollateralen) zur Formatio reticularis (schwarze Pfeile) und aktiviert von dort aus als sogenanntes Aufsteigendes Aktivierendes System die gesamte Großhirnrinde (rote Pfeile). — *b* Das Nervennetz der Formatio reticularis (schwarzer Pfeil) wird vom Rückenmark her (blaue Pfeile) und von der Großhirnrinde (rote Pfeile) in einem dauernden Erregungszustand gehalten

cularis. Diese sensorischen Zellen verteilen die Erregung auf andere Gehirnteile. Sie erleichtern dadurch die Auslösung von Muskelbewegungen und aktivieren über das vegetative Nervensystem Herz, Kreislauf sowie Magen- und Darmkanal. Vor allem schicken sie Impulse zur Hirnrinde und rufen dadurch den Wachzustand von Gehirn und Körper hervor. Diese sogenannte unspezifische Aktivierung erhöht auch die Aufmerksamkeit bei einer motorischen Handlung oder Gedächtnisleistung.

Die Formatio reticularis erstreckt sich vom Nachhirn, der Medulla oblongata, bis zum Zwischenhirn, zum Hypothalamus und Thalamus. Sie umfaßt bei Säugern neun Zehntel aller Zellen des Hirnstammes. Seinen Namen »netzförmige Region« erhielt dieses Gebiet wegen seines mikroskopischen Aussehens: In ihr sind alle Neurone netz- oder maschenförmig miteinander verknüpft. Interessanterweise war die Funktion dieses Hirnteiles bis vor 30 Jahren völlig unbekannt.

Schaltet man Teile der Formatio reticularis durch eine Operation aus oder dämpft sie durch ein Narkosemittel, so tritt nach einem Stadium der Schläfrigkeit Bewußtlosigkeit auf. Andererseits kann man diese Zone im Schlaf mit feinen Schwachstromelektroden reizen. In solch einem Fall erwachen die Tiere, bewegen sich, die Funktionen ihres vegetativen Nervensystems werden gesteigert, und das Schlaf-

EEG schlägt in das typische Wach-EEG um. Je nach Reizstärke kann man diesen Prozeß dosieren: Niedrige Spannungen erwecken eine bloße Aufmerksamkeit, mittlere rufen Suchbewegungen hervor, und bei höchsten Stromstärken artet alles in eine ungeordnete Erregung aus. Dieser Versuch beweist am besten, daß die Formatio reticularis die eigentliche Regulationsstelle des Wachzustandes ist.

In den letzten Jahrzehnten sind mehrere Schlaftheorien veröffentlicht worden. Da jede in ihrem Kern eine wichtige Aussage enthält, sollen sie der Reihe nach erläutert werden: Zwischen 1907 und 1913 berichteten Piéron und Legendre, daß sie Hunde über eine Woche lang wachhielten, daß diese dann aber wegen der erzwungenen Schlaflosigkeit eingingen. Wenn sie das Experiment schon nach wenigen Tagen abbrachen, fielen die Tiere in einen langen, tiefen Schlaf. Entnimmt man solch übermüdeten Hunden etwas Gehirnflüssigkeit (Zerebrospinalflüssigkeit) und spritzt sie ausgeruhten Versuchstieren ein, so tritt bei diesen ein starkes Schlafbedürfnis auf. Beide Autoren vermuteten, daß in der Wachphase ein Ermüdungsstoff, der ein Stoffwechselendprodukt sein könnte, gebildet wird, der den Körper zum Einschlafen zwingt. Bei längerer Schlaflosigkeit sollen diese Stoffe eine tödliche Vergiftung herbeiführen. Diese biochemische Theorie erklärt die Periodizität des Schlafes mit einer Anhäufung der Schlackenstoffe und seine erholende Wirkung mit ihrer Beseitigung.

An »dressierten« Hunden, die gewohnt waren, auf ein Klingelzeichen hin Futter zu erhalten und deshalb mit einem Speichelfluß antworteten, stellte Pawlow 1923 etwas sehr Interessantes fest. Sobald er mehrmals zwischen dem akustischen Signal und der Fütterung eine halbe Minute verstreichen ließ, kam kein Speichel, und die Tiere wurden statt dessen schlafig. Betrug das Intervall drei Minuten, schließen sogar viele ein. Die Verzögerung der Fütterung erzeugte eine Hemmung des Sekretionsreflexes. Das ist zunächst ein ganz lokaler Vorgang im Reflexzentrum. Wenn sich diese Hemmung aber über das ganze Gehirn ausbreitet, entsteht Schlaf. Pawlow faßte deshalb seine Theorie in folgendem Satz zusammen: »Hemmung ist lokalisierter Schlaf, Schlaf ist ausgebreitete Hemmung.«

Im Jahre 1931 veröffentlichte W. R. Hess einen Film, der den Erfolg einer elektrischen Reizung im Zwischenhirn von Katzen demonstriert. Er führte knapp ein viertel Millimeter starke, isolierte Metallelektroden, die er allerdings an der äußersten Spitze blank gelassen hatte, in den Thalamus ein, damit sie ausschließlich dort ihre Reizwirkung ausübten und nur wenige Kubikmillimeter Hirngewebe erregten. Eine muntere Katze singt bald nach Reizbeginn an zu blin-

zeln; ihre Lidspalten sowie die Pupillen wurden enger, und die Nickhaut schob sich über das Auge. Gleichzeitig neigte sie den Kopf immer tiefer. Selbst nach Reizende verharrete sie noch in diesem dösischen Zustand. In einigen Elitefällen bewirkte die Reizung eine rasch zunehmende Schläfrigkeit; das Tier legte sich nieder, rollte sich in der natürlichen Schlafstellung zusammen, schloß die Augen und war nur schwer zu wecken. Hierbei zeigten die Hirnströme das typische Schlaf-EEG. Dieses klassische Schlafverhalten bekam Hess nur dann, wenn er mit niedriger Spannung und langsamer Frequenz die so genannten intralaminären Kerne des Thalamus reizte. Eine höhere Spannung oder höhere Frequenz weckten die Katze. Nach Hess soll das Schlafzentrum des Thalamus einen Hemmungsvorgang bewirken, der die Arbeitsfähigkeit des übrigen Zentralnervensystems aufhebt.

Im Jahre 1935 fand Bremer zwischen dem vorderen Mittel- und dem hinteren Rautenhirn das »Wachzentrum« der Formatio reticularis. Ihm gelang die Entdeckung auf folgende Weise: Sobald er einer Katze das Gehirn in Höhe der Medulla oblongata durchschnitt, zeigte der Kopf — jedoch nicht der Körper! — einen typischen Wechsel von Schlaf- und Wachverhalten. Im Schlaf verengten sich die Pupillen, senkte sich die Nickhaut und trat das bekannte Schlaf-EEG auf. Durchtrennte er dagegen das Gehirn weiter vorn, auf der Höhe der Vierhügelplatte, so daß die aufsteigenden Bahnen der Formatio reticularis unterbrochen wurden, schließt der Katzenkopf ohne Unterbrechung.

Erst im Jahre 1961 entdeckte Jouvet die paradoxe Schlafphase bei Katzen. Sie verschwand, wenn er den Nucleus reticularis pontis in der Brückengegend des Rautenhirns zerstörte. Als Folge der Operation wurde das paradoxe Schlaf-EEG in jenes mit Spindeln und langsamen Wellen umgewandelt. Trotz der Zerstörung im Rautenhirn konnte die Katze jederzeit geweckt werden. Später fand er mit Hilfe von Potentialableitungen, daß dieses zweite Schlafzentrum in der paradoxen Phase rhythmische Wellen von sechs bis acht Hertz produziert, die dann alle bereits erwähnten Erscheinungen an Gehirn und Körper auslösen.

Heute bemüht man sich um die sinnvolle Synthese aller Schlaftheorien: Die rhythmische Wiederkehr der Müdigkeit erklärt man sich am besten durch einen biochemischen Vorgang, bei dem die Gamma-hydroxybuttersäure eine Rolle spielt. Dieser Stoff soll während des Einschlafens und des Normalschlafes die aktivierende Wirkung der Formatio reticularis vermindern. Diese Dämpfung könnte während des Einschlafens durch eine kortikale Hemmung im Sinne Pawlows erzielt und im Normalschlaf durch eine aktive Beeinflussung vom Hesschen

Schlafzentrum aus erreicht werden. Während der Nacht setzt in periodischem Rhythmus die Aktivität der Neurone in der Brückengegend der Formatio reticularis ein, die den paradoxen, aber wahren Tiefschlaf herbeiführt.

Trotz dieser Deutung bleiben noch einige Fragen offen. Auf keinen Fall darf der Schlaf mit einem passiven Ausfall der Formatio reticularis erklärt werden. Da es sich bei ihm eigentlich um ein kompliziertes instinktives Verhalten handelt, kann er nicht, wie alle anderen Verhaltensweisen auch, auf einen einzigen Mechanismus zurückgeführt werden.

Die zerrissene Instinktkette

Die Natur hat viele Tiere, vor allem Insekten und Wirbeltiere, mit Reaktionsweisen ausgestattet, die teilweise so starr ablaufen, daß man den Eindruck gewinnt, sie wären mechanisch fest miteinander gekoppelt. Der Biologe bezeichnet sie, sofern sie auf einen Reiz hin eine bestimmte monotone Antwort ergeben, als Reflexe, Tropismen und Taxien. Reflexe haben wir bereits kennengelernt. Tropismen unterscheiden sich von ihnen nur dadurch, daß der ganze Körper in eine ungezielte Bewegung gerät, während Taxien eine direkte Hinwendung zur Reizquelle ermöglichen. Alle drei sind die Glieder einer Instinktkette. Triebe, wie der Nahrungs-, Fortpflanzungs- oder Verteidigungstrieb, bedienen sich der Instinkte oder erlernter Verhaltensweisen zur Befriedigung dieser Bedürfnisse. Da die wichtigsten Teilhandlungen eines Instinktes erblich festgelegt sind, handelt das Individuum, ohne zu »wollen« oder sich zu »entscheiden«. In dieser Hinsicht kann das Verhaltensinventar eines Tieres mit den gespeicherten Programmen eines Computers verglichen werden, wo ebenfalls ein passender Eingangsreiz genügt, um eine Rechenoperation in Gang zu setzen. Das tierische Verhalten ist allerdings noch komplizierter als die Arbeitsgänge eines Elektronengehirns. So können im Organismus alle Reaktionen zugleich auftreten und sich dabei teilweise ergänzen oder unterdrücken. Gelegentlich werden Instinkte von zufälligen Reaktionen überlagert oder durch Erfahrungen abgeändert. Diese Einflüsse tragen dazu bei, daß häufig die Triebhandlungen nicht vorhergesagt werden können und eine Instinktreaktion so kompliziert erscheint, daß der eigentlich mechanische Ablauf der Vorgänge verschleiert wird.

Instinkte werden von bestimmten Hirnzentren ausgelöst. Bei Insekten wird diese Aufgabe von den Zentralkörpern und den pilzförmigen Körpern, bei Wirbeltieren vornehmlich vom Hirnstamm über-

nommen. Dieses Wissen vermittelten Versuche, in denen einzelne Hirnteile zerstört und damit ausgeschaltet wurden. Zwar schwimmen Stichlingmännchen nach Entfernung des Vorderhirns und der oberen Abschnitte des Hirnstammes (Stammganglien) völlig normal, packen sicher ihre Beute und flüchten vor einem Feind, jedoch ist die Koordination der einzelnen Handlungen beim Nestbau so schlecht, daß sie schließlich doch kein Nest zustandebringen. Vögel ohne Großhirnrinde verfügen noch über alle Instinkte und können sie sogar durch Lernen verändern. Nach einer Zerstörung der Stammganglien klappt der Nestbau nicht mehr richtig, und die Brut wird schlecht versorgt; einfachere Verhaltensweisen dagegen wie Fressen, Trinken, Werben und Kämpfen bleiben unberührt und fallen erst aus, wenn zusätzlich untere Teile des Hirnstammes ausgeschaltet sind. Eine Katze, der man die Rinde entfernt hat, kann stehen, herumlaufen und ihre Pfoten wegziehen, wenn sie sich gestochen hat. Sie schluckt Milch und spuckt Säure aus, die man ihr ins Maul gibt. Gelegentlich miaut und schnurrt sie, aber insgesamt wirkt sie wie ein Automat. Sie erkennt beispielsweise kein Futter und müßte verhungern, wenn man ihr nicht die Brocken ins Maul schieben würde. Bei Säugern gibt es nie ein einzelnes Zentrum für ein bestimmtes Verhalten, vielmehr ist an seinem Ablauf eine ganze Reihe von Hirnteilen beteiligt, die zu einem nervösen Schaltkreis zusammengeschlossen ist. Die wichtigsten Stationen in diesem Kreis sind der Hypothalamus, das Riechhirn und gelegentlich auch vordere Abschnitte des Mittelhirns.

Der Schweizer Nobelpreisträger W. R. Hess führte bei Katzen feine Metallelektroden in das Zwischenhirn (Thalamus und Hypothalamus) ein, wartete einige Wochen, bis sie gut eingehieilt waren, und holte dann die Tiere zum Versuch. Im Laboratorium konnten sie sich trotz der dünnen Zuleitungsdrähte frei bewegen. Sobald sie sich etwas eingewöhnt hatten, reizte er einzelne Punkte mit Gleichstromstößen von 8 Hertz, deren Spannung er zwischen 0,3 und 5 Volt variierte. Je nach der getroffenen Stelle veränderten sich Stimmung und Verhalten der Tiere. Manchmal wurden sie erregt, gelegentlich dösig und schlaftrig; hin und wieder zeigten sie einen gesteigerten Freßdrang, häufig eine freundliche Annäherung mit Schnurren, und sehr oft reagierten sie mit einem wütenden Angriff oder einer ängstlichen Flucht. Dicht daneben lagen im Hypothalamus Punkte, die auf eine Reizung hin die Zahl oder Tiefe der Atemzüge hoben oder senkten, den Herzschlag oder Blutdruck veränderten, zur Harn- und Kotabgabe führten und das typische Verhalten der Nahrungsaufnahme mit Lecken, Kauen und Schlucken auslösten.

Die enge Nachbarschaft aller Steuerzentren erfüllt einen biologischen Sinn: Eine Katze kann nur ihre Beute jagen, fangen und verschlingen, wenn äußere und innere Vorgänge gut aufeinander abgestimmt sind. Hess stellte die Hypothese auf, daß die einzelnen Punkte eines »Schaltkreises« das gesamte Jagdverhalten bis zur Nahrungsaufnahme dirigieren. Er erwartete regelrecht, daß die Befriedigung dieses Triebes zu einer Änderung der Körperhaltung und des Gesichtsausdruckes mit dem typischen Droh- und Angriffsverhalten wie Fauchen, Beißen, Kratzen und Ohrenanlegen führen. In vielen Fällen wurde er nicht enttäuscht, und die eben noch vertraute Katze stellte sich auf Angriff oder Abwehr um: Zu Beginn der Reizung erweiterten sich die Pupillen, sträubten sich Körper- und Schwanzhaare, und dann konnte sie entweder unter Fauchen zu einem gezielten Angriff auf den Professor übergehen oder die Flucht ergreifen. Beide Mechanismen, die des Angriffs- und Fluchtverhaltens, hängen engstens zusammen: Reizt man beispielsweise das »Fluchtzentrum« mit hohen Spannungen, so schlägt der Fliehdrang in unmittelbaren Angriff um. Selbst im Laborversuch bewahrheitet sich damit die alte Regel der Tierpsychologie, daß der Angriff ein Ausdruck höchster Furcht sein kann.

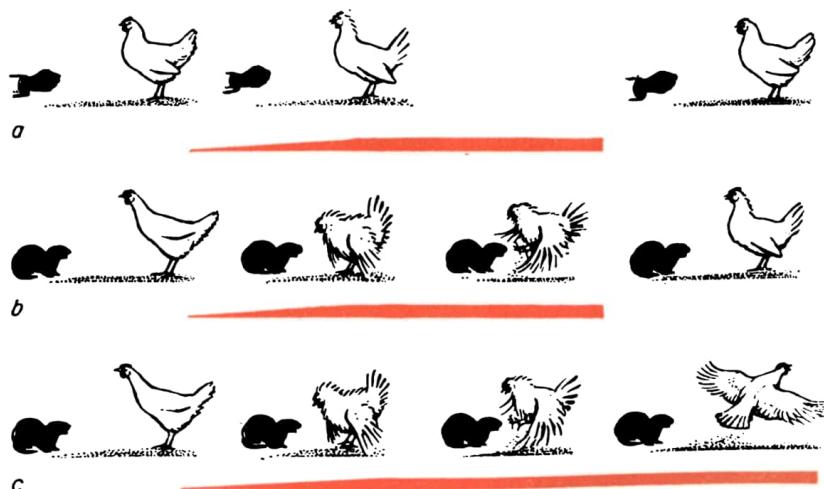
Im Jahre 1960 beschrieben von Holst und von Saint-Paul ebenfalls sehr interessante Ergebnisse von Hirnreizungen. Sie hatten Hühnern in Narkose ein Scheibchen des Schädeldaches herausgehoben und durch ein Plastikstückchen ersetzt, an dem sie später einen Elektrodenhalter befestigten. Während der Wundheilung und auch danach lebten die Tiere gemeinsam mit ihren Artgenossen im Hühnerhof. Am Versuchstag wurden ihnen dünne Silberdrähte mittels einer sinnvollen Zielvorrichtung in die vorgesehenen Hirngebiete eingestochen. Gewöhnlich schoben sie vier, manchmal auch acht davon in verschiedene Zonen des Hirnstammes, vor allem in den Hypothalamus, das Riechhirn und den Streifenkörper (Striatum). Anfangs waren die Elektroden noch mit feinen Drähten verbunden, später reizten sie sogar drahtlos, per Funk, und erreichten damit, daß sich die Hühner völlig frei bewegen konnten.

Die Forscher berichteten, daß sich ein Reizerfolg nur dann einstellte, wenn sich die Tiere in einer ruhigen, »gemütlichen« Grundstimmung befanden. Hennen besitzen dann ein lockeres Gefieder, schauen sich aufmerksam um, fressen, putzen oder setzen sich; Hähne krähen unbekümmert, sichern nach allen Seiten, warnen oder stoßen den typischen Futterlockruf aus. Selbst die kleinste Unruhe oder Gespanntheit macht alles zunichte: Entweder bleibt die Reizung erfolglos oder sie löst ohne Ausnahme panische Flucht aus.

Mit ihren Reizungen konnte das Forscherpaar fast alle wichtigen Instinkthandlungen herbeiführen, zum Beispiel Nahrungs- und Wassersuche, Droh-, Angriffs- sowie Fluchtverhalten, das Imponiergehabe, Gackern, Krähen und vieles andere mehr. Die nervösen Schaltkreise der Instinkte sind so vielfältig verschlungen, daß von einigen Stellen verschiedene Triebreaktionen gleichzeitig ausgelöst werden konnten. Reizten sie mehrere Orte gleichzeitig, dann konnten sich einige Teilhandlungen vermischen, gegenseitig unterdrücken oder neue in Gang setzen, so daß eine regelrechte Kette von sinnvollen Aktionen, eine Instinktkette, entstand.

Eine häufige Reizreaktion bestand in unruhigem Umherlaufen. Erst allmählich begriffen beide Forscher, daß sich die Unruhe auf etwas ganz Bestimmtes bezog. Es schien, als ob der Reizstrom den Hühnern eine Halluzination, ein bestimmtes Bild, vorgaukelte, das sie in der Umwelt suchten. Am deutlichsten spürbar war dies, wenn der Kampftrieb erregt wurde. Hühner zeigen unterschiedliche Verhaltensweisen beim Angriff auf Artgenossen und andere Tiere, auch

Auslösung des Bodenfeind-Verhaltens durch eine elektrische Hirnreizung (Reizdauer rot markiert). a Das gereizte Huhn zeigt ohne das Feindschema eine gewisse Unruhe und ein leichtes Drohen gegen die Faust. b Ein ausgestopfter Iltis wird anfangs heftig attackiert, aber nach Reizende nur noch leicht bedroht. c Bricht der elektrische Reiz nicht zur rechten Zeit ab, flieht die Henne vor dem »zu starken« Feind



stellen sie sich verschieden auf einen Luftfeind, zum Beispiel den Habicht, und auf einen Bodenfeind wie den Iltis ein. Im Versuch brauchten nur verschiedene Objekte zur Wahl angeboten zu werden, wenn man herausbekommen wollte, um welchen Kampftrieb es sich handelte. Richtete sich die Angriffslust gegen einen Bodenfeind, so wurde weder ein ausgestopftes Huhn noch eine schwebende Raubvogelattrappe beachtet, während ein ausgestopfter Iltis eine Kettenreaktion von sinnvollen Angriffshandlungen auslöste. Die Reihenfolge der Reaktionen war immer vorgezeichnet. Je nach der Reizstärke konnte man die volle Kette ablaufen lassen oder die Handlungen an jeder beliebigen Stelle unterbrechen. Zum Beginn der Reizung wird die Henne aufmerksam, starrt den Iltis an, wird unruhig, gackert und fährt dann mit gesträubten Federn, gefächerterem Schwanz und gespreizten Flügeln — so groß wie möglich — auf ihn los. Verschwindet jetzt der Feind, schimpft das Huhn mit langgezogenem Gackern hinterher. Dauert der Reiz jedoch über die gelungene Attacke hinaus an oder bleibt das Präparat auf dem Tisch stehen, dann stutzt die Henne einen Augenblick, macht kehrt und entflieht schreiend vor dem »zu starken« Feind. Selbst nach Reizende bleibt sie noch eine Weile erregt und schimpft mit langen Gackerlauten. Es ist sehr interessant, daß ein ausgestopfter Iltis allein keine Attacke hervorruft, sondern nur zusammen mit dem elektrischen Reiz.

In vielen Experimenten fanden beide Autoren, daß die einzelnen Glieder dieser Kette — Aufmerken, Gackern, Unruhe, Weglaufen, Schimpfen — auch getrennt für sich von einzelnen Hirnstellen ausgelöst werden konnten, aber jederzeit durch den Anblick des Feindes oder den Anstieg der Reizstärke zu einer Einheit verbunden wurden. Einige Reizungen vermochten einzelne Handlungsweisen zu vermischen oder eine Kette zu zerreißen: Wenn sie mit der einen Elektrode einen Kreisgang auf dem Tisch hervorriefen und mit der zweiten das Nahrungssuchverhalten aktivierten, so ergab die Synthese, daß die Henne beim Gehen ausgestreute Körner aufpickte, wie man es auch sonst im Hof beobachten kann. Sobald man aber mit einer dritten Elektrode den Alarm vor Bodenfeinden auslöste, riß die Kette des gemütlichen Wanderns und Pickens. Bei geringerer Reizstärke ließ der Appetit nach, bei stärkerer hörte sie auf zu fressen, sicherte mit gestrecktem Hals, und bei hohen Spannungen flatterte sie schreiend davon.

I. P. Pawlows Entdeckungen

Im Jahre 1904, in dem I. P. Pawlow den Nobelpreis für seine Arbeiten über die Physiologie der Verdauung erhielt, wandte er sich neuen Versuchen zu, deren weitreichende Bedeutung er selbst als erster erkannte. Die Grundbeobachtung dazu war einfach: Steckt man einem Hund Fleisch ins Maul, lösen die Geschmacksrezeptoren eine Speichelsekretion aus. Pawlow nannte diese angeborene Reaktion einen unbedingten Reflex. Bei älteren Hunden veranlaßte schon der Anblick des Futters eine Speichelabsonderung, während sie bei unerfahrenen Welpen ausbleibt. Dieser zweite Reflex kann demnach nicht angeboren, sondern muß erlernt sein. Pawlow bezeichnete ihn als bedingten Reflex. Ausgehend von dieser Beobachtung gestaltete er eine Reihe unkomplizierter Experimente. Er bot einem Hund gleichzeitig mit der Nahrung einen Glockenton an. Nach einer Anzahl von Versuchen floß bereits der Speichel, wenn der Ton erklang, aber das Fleisch noch nicht gereicht wurde. Von da ab hatte das akustische Signal als bedingter Reiz die Funktion des unbedingten Reizes, des Futters, zur Auslösung der Speicheldrüsensekretion übernommen: Es hatte ein einfacher Lernvorgang stattgefunden. Bedingte Reflexe treten nicht nur bei Säugern oder beim Menschen auf, sondern sind so allgemein im Tierreich verbreitet, daß man sie als Grundform des Lernens bezeichnen kann. Daher gilt die Entdeckung Pawlows heute noch als einzigartige und wichtige Pioniertat.

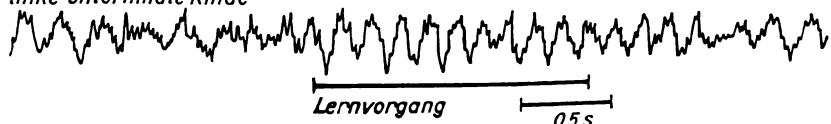
Um jene Hirnzentren zu finden, die einen Lernvorgang ermöglichen oder steuern, hat man Ableitelektroden in das Hirn versenkt und die dabei auftretenden Strombilder registriert. Bei Katzen fand man, daß

Lernvorgang bei der Katze, wobei die elektrische Hirnaktivität im Ammonshorn (Hippocampus) und in der entorhinalen Rinde registriert wird. Das Tier lernt gerade, daß sich auf einen Tonreiz hin ein Türchen öffnet und Futter angeboten wird

rechter Hippocampus



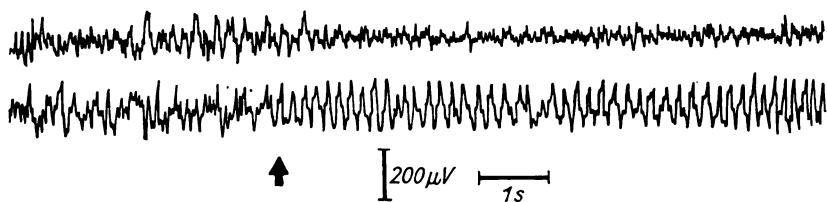
linke entorhinale Rinde



beim Erlernen einer bedingten Reaktion der eintreffende Reiz in allen Hirngebieten das Ruhe-EEG beseitigt und es durch schnelle, winzige Wellen ersetzt. Die einzige Ausnahme macht ein Teil des Riechhirns, der Hippocampus, in dem große Potentialschwankungen mit einer Frequenz von vier bis sieben Hertz, die Thetawellen, auftreten. Diese Wellen signalisieren einen Ruhezustand. Es ist überraschend, daß der eigentliche Lernprozeß mit einer Aktivitätspause dieses Hirnteiles einhergeht. In anderen Versuchen erschienen während der Lernperiode auch im Schläfenlappen und in der Formatio reticularis hohe rhythmische Wellen von sechs Hertz. Beim Training veränderten sie ihre Höhe, ihre Verteilung auf der Oberfläche des Schläfenlappens, und gleichzeitig wechselte auch ihre Ankunftszeit, die sogenannte Phase der Wellenzüge. Aus dieser Neuverteilung der Wellen schloß man, daß das Lernen bestimmte Nervenbahnen »öffnet« und einen neuen Erregungskreis bildet. Obwohl diese Versuche keineswegs den detaillierteren Lernvorgang enthüllen, zeigen sie dennoch, daß zum Lernen der Schläfenlappen, der Hippocampus und die Formatio reticularis benötigt werden. Klinische Beobachtungen bestätigen die Rolle des Hippocampus: Manchmal müssen ihn Hirnchirurgen zur Beseitigung einer menschlichen Schläfenlappenepilepsie auf beiden Seiten abtragen. In solchen Fällen vergessen die Patienten trotz einer momentan guten Auffassung sehr rasch alles, was gesagt oder getan wurde. Sie können sich nicht an Namen oder Gesichter neuer Bekanntschaften erinnern, aber erkennen alte Freunde ohne weiteres wieder. Sie büßen demnach ihre Lernfähigkeit ein, behalten aber ihr Altgedächtnis.

Lernen erfordert Gedächtnis. Deshalb wollen wir uns nun mit der Gedächtnisbildung befassen und den nervösen Apparat suchen, der

Ein Sinnesreiz (Pfeil, durch Pfeil markiert) bewirkt im Elektroenzephalogramm des Kaninchens eine Aufmerksamkeitsreaktion des Ammonshorns (Hippocampus, unten) und der motorischen Großhirnrinde (oben). Die Effekte bestehen in langsamem, hohen und gleichmäßigen Wellen der Hirnströme (Synchronisation) im Hippocampus und in schnellen, niedrigen Spannungsschwankungen (Desynchronisation) auf der motorischen Rinde. Beide Ableitungen erfolgen gleichzeitig, jeweils von der rechten Hemisphäre



die Wiedergabe von Erinnerungen ermöglicht. Wenn wir nachdenken, werden wir zu dem Schluß kommen, daß es mindestens zwei verschiedene Arten von Gedächtnis geben muß. Wenigstens wir Menschen verfügen über ein langfristiges, das Dauer- oder Altgedächtnis, und ein kurzfristiges, flüchtiges, das Momentagedächtnis. Unser Dauergedächtnis ist zwar nicht vollkommen; viele Eindrücke verblasen mit der Zeit, dennoch können wir uns im Laufe des Lebens mit seiner Hilfe einen reichen Schatz an Wissen und Erfahrungen aneignen. Das Momentagedächtnis tritt beispielsweise dann zu Tage, wenn wir einen Fernsprechteilnehmer mit einer langen Telefonnummer anrufen wollen. Wir können uns beim Wählen bis zu sieben Ziffern merken, aber wir vergessen sie leicht, wenn wir sie wegen eines Besetzeichens nach einigen Minuten noch einmal wählen wollen.

Neben diesen beiden Gedächtnisarten scheint es noch einen mittelfristigen Erinnerungsprozeß zu geben. Nachdem Ratten und Goldhamster gelernt hatten, sich in einem Labyrinth zurechtzufinden, schickte man solch starken Strom durch ihr Gehirn, daß sie bewußtlos wurden. Folgt der Elektroschock fünf Minuten nach dem Training, geht das Erlernte vollständig verloren. Schockt man die Tiere erst nach einer Viertelstunde, ist der Verlust gering, und kommt der elektrische Schlag nach einer Stunde, bleibt er wirkungslos. Der Strom beseitigt entweder die mittelfristige Gedächtnisspur, oder er zerstört den Mechanismus, der die Umwandlung in das Dauergedächtnis hervorbringt, er läßt aber das Altgedächtnis unangetastet. Hieraus schließt man, daß das Gehirn eine Fixationszeit benötigt, in der die Merkvorgänge des Momentagedächtnisses in das Dauergedächtnis überführt werden, um endgültig festgehalten zu werden.

Die gesamte Gedächtnisbildung soll folgendermaßen ablaufen: Die Sinnesorgane übermitteln dem Gehirn ununterbrochen ein Panorama der Außenwelt. Das Momentagedächtnis wählt davon einige »Schnappschüsse« aus, die nur einige Sekunden oder Minuten dauern und dann verblasen, wenn nicht ein Konzentrationsmechanismus im Gehirn für ihre mittelfristige Aufbewahrung sorgt. Die Aussonderung der wichtigen von den weniger interessanten Daten soll zum Teil schon von der Formatio reticularis, aber vorwiegend vom Hippocampus und auch vom Schläfenlappen vorgenommen werden. Es wird vermutet, daß derselbe Mechanismus später die Umwandlung in eine bleibende Gedächtnisspur besorgt. Für diesen letzten Vorgang brauchen wir normalerweise einige Minuten. In jener Zeit geben wir uns bewußt Mühe, eine Telefonnummer oder eine Vokabel zu merken; wir wiederholen sie mehrmals und verleiben sie so unserem Dauer-

gedächtnis ein. Spätestens zu diesem Zeitpunkt erkennen wir, daß zum Merken ein Lernprozeß notwendig ist.

Das Hauptproblem der Gedächtnisforschung ist die Frage, wo und wie die Gedächtnisspur, das sogenannte Engramm, im Gehirn niedergelegt wird. Unter einem Engramm versteht der Nervenphysiologe, Kybernetiker und Informationswissenschaftler ein Muster, das unverändert fixiert ist, wie der Metallbuchstabe in einer Druckmaschine. Man nimmt an, daß das Momentan- und Dauergedächtnis ihre eigenen Engramme besitzen. Beim kurzfristigen Merkvorgang bewirkt der Sinnesreiz eine minutenlange Steigerung der Erregung, die einige Millionen Ganglienzellen miteinander verknüpft und so eine bewußte Wahrnehmung entstehen läßt. Dieses Engramm besteht aus einem Erregungsstrom in einem räumlichen Nervennetz. Nimmt das Netz eine neue Form an, dann wandelt sich auch seine Bedeutung, gerade so, wie die Abänderung einer chemischen Strukturformel einen anderen Stoff ergibt.

Beim Dauergedächtnis soll die Engrammbildung nach einem anderen Prinzip erfolgen, wobei Erregungskreise keine Rolle spielen. Einmal gibt es für die Unmenge an Erinnerungsbildern nicht die erforderliche Anzahl von Nervenzellen; zum anderen überdauert das Altd gedächtnis eine tiefe Narkose, eine Unterkühlung oder eine Gehirnerschütterung. Diese Prozesse löschen aber einen Erregungsstrom aus und zerstören damit den Kreis. Wie bereits erwähnt, wird das Engramm des Dauergedächtnisses über den bedingten Reflex, aber unter Führung des Hippocampus, in einigen Minuten gebildet. Am Ende dieses Prozesses soll die Übertragungseigenschaft der Synapsen verbessert sein. Beim Erinnern kann der Auslösereiz diesen »eingefahrenen« Nervenweg mühelos durchheilen und den vergessenen Vorgang in das Bewußtsein zurückbefördern.

Obwohl bei Säugetieren und Menschen in sämtlichen Hirnteilen Lernprozesse ablaufen und Erinnerungen gespeichert werden, ist das eigentliche Gedächtnis vorwiegend in der Hirnrinde niedergelegt. Häufig genügt sogar ein Teil von ihr und gelegentlich auch nur eine Seite. Beim Menschen gibt es, außer für Schrift und Sprache, kein eng begrenztes Hirnzentrum für die anderen Gedächtnisinhalte; sie sind vielmehr über das ganze Gehirn verteilt. Dressierte Ratten büßten den Lernerfolg nach einer teilweisen Rindenentfernung nie vollständig ein. Der Verlust hing nicht davon ab, welche Stelle zerstört worden war, sondern welche Ausdehnung die gesamte Verletzung hatte. Beim Säugling werden im allgemeinen die komplizierten Lernergebnisse in der Hirnrinde gespeichert und die weniger schwierigen Erfahrungen des er-

lernten Verhaltens im Hirnstamm aufgezeichnet: Eine Katze, die aus einem Tongemisch den Prüfton heraushören konnte, verlor diese Fähigkeit nach der Rindenentfernung. Sie vermochte aber mit dem noch verbleibenden Hirnstammmechanismus einfache Tonhöhenunterschiede zu erlernen und zu behalten.

Lernen ist auch ohne Gehirn möglich. Das beweisen Tiere, die entweder kein oder nur ein primitives Nervensystem besitzen. So verfügen selbst Einzeller über ein »Gedächtnis«, und solche Tiere wie Regenwürmer, Insekten und Tintenfische haben ein teilweise vorzügliches Erinnerungsvermögen.

Wie wir bereits wissen, fehlt dem tierischen und menschlichen Organismus ein spezielles Gedächtniszentrum. Dagegen dürften für die Wiedergabe der Erinnerungen Gebiete des Schläfenhirns oder Temporallappens wichtig sein. Zu dieser Erkenntnis gelangten Hirnchirurgen während der Operation von Patienten, die unter einer Schläfenhirnepilepsie litten. Um den Krankheitsherd der Fallsucht feststellen zu können, mußten sie den Temporallappen reizen. Dabei kam es zu ihrer Überraschung zu echten visuellen und auditiven Vorstellungen von größter Klarheit und Plastizität. Häufig tauchten längst vergessene und unbedeutende Erinnerungen auf: Ein Patient hörte ein Klavierstück, dem er vor Jahren gelauscht hatte, und erkannte deutlich den Pianisten. Ein anderer erlebte noch einmal das Warten auf einen Zug mitten im Schneegestöber auf einem zugigen Bahnsteig. Eine Frau wiederum hörte die Stimme ihres kleinen Sohnes auf dem Hof vor der Küche, begleitet von Geräuschen wie Autohupen, Hundegebell und Kindergeschrei. In allen diesen Fällen läuft die Erinnerung während der Reizung wie ein Filmstreifen ab. Solange die Elektrode auf derselben Stelle verharrt, geht das Erlebnis dieses Tages weiter. zieht man sie zurück, bricht die Erinnerung urplötzlich ab, und setzt man sie wieder auf den gleichen Punkt, so beginnt die Geschichte von vorn. Reizungen in anderen Hirnregionen sind ohne Einfluß auf die Gedächtniswiedergabe.

Rückschauend können wir feststellen, daß wir bei der Beschreibung der Lernprozesse und der Gedächtnisbildung noch sehr auf Vermutungen, Hypothesen, klinische Erfahrungen und Selbstbeobachtungen angewiesen sind. Es bleiben noch viele Zusammenhänge zwischen den Milliarden von Ganglienzellen und den komplizierten Funktionen wie Gedächtnis, Wille und Lernen ungeklärt. Sie werden noch lange Zeit die Geduld und Beharrlichkeit der Forscher in Anspruch nehmen.

Abkürzungen für verwendete Meßdaten

Å	Angström, Längeneinheit; 1 Å entspricht 0,1 Nanometer oder 10^{-10} Meter
cal	Calorie, Einheit der Wärme
d	Tag bzw. 24 Stunden
h	Stunde
Hz	Hertz oder Schwingungen je Sekunde; Frequenzmaß
kcal	Kilocalorie, Einheit der Wärme; 1 kcal = 1000 cal
kcal/kp · h	Kilocalorien je Kilopond Körpergewicht und Stunde
kcal/m ² · d	Kilocalorien je Quadratmeter Körperoberfläche und Tag
kcal/m ² · h	Kilocalorien je Quadratmeter Körperoberfläche und Stunde
kHz	Kilohertz, Frequenzmaß; 1 kHz entspricht 1000 Hz bzw. 1000 Schwingungen je Sekunde
kp	Kilopond, Gewichtseinheit, früher als Kilogramm gebräuchlich
l	Liter
min	Minute
Mio	Millionen
mkp	Meterkilopond oder Meterkilogramm, Arbeitsmaß
ml	Milliliter oder Kubikzentimeter
ml/p · h	Milliliter je Pond Körpergewicht und Stunde
mM/l	Millimol je Liter, Konzentrationsangabe in Pond-Millimol je Liter

mOsmol	Milliosmol, osmotisches Maß der Konzentration; 1 mOsmol entspricht einem tausendstel Osmol
mp	Millipond oder Milligramm; 1 mp entspricht einem tausendstel Pond
mp%	Millipondprozent oder Milligrammprozent, Konzentrationsangabe in Millipond je 100 Pond Substanz
mV	Millivolt, Maß für elektrische Spannung; 1 mV entspricht einem tausendstel Volt
mval/l	Milliäquivalente je Liter; Konzentrationsangabe in Pond-Äquivalentgewicht je Liter
μ m oder μ	Mikrometer oder Mikron, Längeneinheit; 1 μ m entspricht einem tausendstel Millimeter
nm	Nanometer oder Millimy (m μ), Längeneinheit; 1 nm entspricht einem millionstel Millimeter
Osmol	osmotisches Maß für Konzentration
p	Pond oder Gramm
p%	Pondprozent, Konzentrationsangabe in Pond je 100 Pond Substanz
pM	Pikomol, molare Konzentrationsangabe; 1 pM entspricht 10^{-12} M (Mol)
pM/cm · s	Pikomol je Zentimeter und Sekunde; Angabe für eine Änderung der Konzentration eines Stoffes nach Entfernung und Zeit
Vol%	Volumprozent, Konzentrationsangabe in Millilitern je 100 Milliliter Substanz

Literatur

- Adolph, E. F.: Some Differences in Response to Low Temperatures between Warm-blooded and Cold-blooded Vertebrates. *American Journal of Physiology*, Bd. 166, Rockville Pike 1951
- Autrum, H.: *Vergleichende Physiologie des Farbensehens. Fortschritte der Zoologie*, Bd. 12, Stuttgart 1960
- Physiologie des Sehens. Fortschritte der Zoologie*, Bd. 13, Stuttgart 1961
- Die Arbeitsweise einzelner Sinneszellen. *Naturwissenschaftliche Rundschau*, Bd. 14, Stuttgart 1961
- Babkin, B. P.: *Secretory Mechanisms of the Digestive Glands*. New York 1950
- Balint, P.: *Lehrbuch der Physiologie*. Budapest 1963
- Barcroft, J. et al.: *Conditions of Foetal Respiration in the Goat*. *Journal of Physiology*, Bd. 83, London 1934
- Bier, K.: *Die Regulation der Sexualität in den Insektenstaaten. Ergebnisse der Biologie*, Bd. 20, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1958
- Bliss, E. D., Durand, J. B. and Welsh, J. H.: *Neurosecretory Systems in Decapod Crustacea*. *Zeitschr. f. Zellforsch.*, Bd. 39, 1954
- Buddenbrock, W. v.: *Grundriß der vergleichenden Physiologie*. Bd. 2, Berlin 1939
- Vergleichende Physiologie*. 6 Bde. Basel und Stuttgart 1950–1967
- Die Welt der Sinne. *Verständliche Wissenschaft*, Bd. 19, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1955
- Wie orientieren sich die Tiere? *Kosmos-Bändchen* 212, Stuttgart 1956
- Bullock, Th. H. and Horridge, G. A.: *Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates*. 2 Bde. San Francisco, London 1965
- Bullock, Th. H. and Diecke, F. T. J.: Properties of an Infra-red Receptor. *Journal of Physiology*, Bd. 134, London 1956

- Burkhardt, D.: Die Sinnesorgane des Skelettmuskels und die nervöse Steuerung der Muskeltätigkeit. *Ergebnisse der Biologie*, Bd. 20, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1958
- Burkhardt, D., Schleidt, W. und Altner, H. (Hrsg.): *Signale in der Tierwelt*. München 1966
- Bykow, K. M.: *Lehrbuch der Physiologie*. Berlin 1960
- Claus, C. und Grobben, K.: *Lehrbuch der Zoologie*. Marburg 1923
- Daumer, K.: Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. *Zeitschr. f. vergl. Physiologie*, Bd. 41, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1958
- Dill, D. B., Adolph, E. F. and Wilber, C. G. (Hrsg.): *Handbook of Physiology*. Section 4: *Adaption to the Environment*. Washington 1964
- Felix, K.: *Physiologische Chemie*. Heidelberg 1951
- Fenn, W. O. and Rahn, H. (Hrsg.): *Handbook of Physiology*. Section 3: *Respiration*. 2 Bde. Washington 1964
- Field, J., Magoun, H. W. and Hall, V. E. (Hrsg.): *Handbook of Physiology*. Section 1: *Neurophysiology*. 3 Bde. Washington 1959 und 1960
- Frisch, K. v.: *Biologie*. 2 Bde. München 1952 und 1953
- Gelei, J. v.: Nephridialapparat bei Protozoen. *Biologisches Zentralblatt*, Bd. 45, 1925
- Gersch, M.: *Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere*. Leipzig 1964
- Giersberg, H.: *Hormone*. *Verständliche Wissenschaft*, Bd. 32, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1953
- Gottschick, J.: *Die Leistungen des Nervensystems*. Jena 1955
- Granit, R.: *Receptors and Sensory Perception*. New Haven 1956
- Hamilton, W. F. and Dow, P.: *Handbook of Physiology*. Section 2: *Circulation*. 3 Bde. Washington 1965
- Hanke, W. und Giersberg, H.: *Hormone*. *Fortschritte der Zoologie*, Bd. 16, Stuttgart 1964
- Harder, W.: Zur Morphologie und Physiologie des Blinddarms der Nagetiere. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 1949 in Mainz, Leipzig 1950
- Hayward, J. S. and Lyman, C. P.: Nonshivering Heat Production during Arousal from Hibernation and Evidence for the Contribution of Brown Fat. *Symposium of Mammalian Hibernation III*, New York 1967
- Heidermanns, C.: *Grundzüge der Tierphysiologie*. Stuttgart 1957
- Heller, H.: The Action of the Antidiuretic Principle of Posterior Pituitary Extracts on the Urine Excretion of Anaesthetized Animals. *Journal of Physiology*, Bd. 98, London 1940
- Hertel, H.: *Struktur-Form-Bewegung*. Mainz 1963
- Herter, K.: *Vergleichende Physiologie der Tiere*. *Sammlung Göschen* 972 und 973. 2 Bde. Berlin 1950
- Hoepke, H.: *Zentrales und vegetatives Nervensystem*. Stuttgart 1959
- Hoffmann, C.: Vergleichende Physiologie des Temperatursinnes und der chemischen Sinne. *Fortschritte der Zoologie*, Bd. 13, Stuttgart 1961

- Holst, E. v. und Saint Paul, U. v.: *Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Die Naturwissenschaften*, Bd. 47, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960
- Houssay, B. A.: *Human Physiology*. New York, Toronto, London 1955
- Huber, F.: *Untersuchungen über Fortbewegung und Lauterzeugung der Grillen*. Zeitschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 44, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960/61
- Hukuda, K.: *Volume Changes in Marine Animals*. Journal of Experimental Biology, Bd. 9, 1932
- Jürgens, O.: *Die Wechselbeziehungen von Blutkreislauf, Atmung und Osmoregulation bei Polychäten*. Zoologische Jahrbücher. Abteilung Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere, Bd. 55, 1935
- Karlson, P.: *Kurzes Lehrbuch der Biochemie*. Stuttgart 1966
- Kayser, Ch.: *Neuere experimentelle Beiträge zum Problem des Schlafes*. Acta Neurovegetativa, Bd. 25, 1963
- Kerkut, B. A.: *The Invertebrata*. London 1961
- Krölling, O. und Grau, H.: *Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere*. Berlin, Hamburg 1960
- Kuhn, W. und Kuhn, H. J.: *Multiplikation von Aussalz- und anderen Einzeleffekten für die Bereitung hoher Gasdrucke in der Schwimmblase*. Zeitschr. f. Elektrochemie, Bd. 65, Weinheim 1961
- Kükenthal, W.: *Leitfaden für das Zoologische Praktikum*. Jena 1918
- Lever, J., Jansen, G. und de Vlieger, T. H.: *Pleural Ganglia and Water Balance in the Fresh Water Pulmonate Limnaea stagnalis*. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Serie C, Bd. 64, 1961
- Mast, S. O. and Hopkins, D. L.: *Regulation of the Water Content of Amoeba mira and Adaptation to Changes in the Osmotic Concentration of the Surrounding Medium*. Journal of Cellular and Comparative Physiology, Bd. 17, Philadelphia 1941
- Mislin, H.: *Über Beziehungen zwischen Atmung und Kreislauf bei Cephalopoden*. Zoologischer Anzeiger, Supplementband 30, Leipzig 1966
- Muralt, A. v.: *Neue Ergebnisse der Nervenphysiologie*. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1958
- Nachtigall, W.: *Gläserne Schwingen*. München 1968
- Pinto Hamuy, T., Bromiley, R. B. and Woolsey, C. N.: *Somatic Afferent Areas I and II of Dog's Cerebral Cortex*. Journal of Neurophysiology, Bd. 19, Rockville Pike 1956
- Precht, H., Christophersen, J. und Hensel, H.: *Temperatur und Leben*. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1955
- Prosser, C. L. (Hrsg.): *Comparative Animal Physiology*. Philadelphia, London 1950
- Rapoport, S. M.: *Medizinische Biochemie*. Berlin 1962
- Raths, P.: *Thermorezeptoren bei tiefer Temperatur, unter besonderer Berücksichtigung des Winterschlafes*. Wissenschaftliche Zeitschr. d. Universität Halle. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe, Bd. 16, Halle 1967
- Rein, H. und Schneider, M.: *Einführung in die Physiologie des Menschen*. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1966

- Rothschild, K. E.: *Geschichte der Physiologie*. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1953
 Schade, J. P.: *Die Funktion des Nervensystems*. Jena 1969
 Schaller, F.: *Das Paarungsverhalten der Bodentiere*. Naturwissenschaftliche Rundschau, Bd. 17. Stuttgart 1964
 Scheufler, K. und Raths, P.: *Das hormonale Gleichgewicht beim winterschlafenden Hamster*. Wissenschaftliche Zeitschr. d. Universität Halle. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe, Bd. 16, Halle 1967
 Scheunert-Trautmann: *Lehrbuch der Veterinär-Physiologie*. Berlin, Hamburg 1957
 Schmidt, K. P. und Inger, R. F.: *Knaurs Tierreich in Farben: Reptilien*. München, Zürich 1957
 Scholander, P. F., Irving, L. and Grinnel, S. W.: *Aerobic and Anaerobic Changes in Seal Muscles during Diving*. Journal of Biological Chemistry, Bd. 142, 1942
 Schreiner, L. and Kling, A.: *Behavioral Changes following Rhinencephalic Injury in Cat*. Journal of Neurophysiology, Bd. 16, Rockville Pike 1953
 Schütz, E.: *Physiologie*. München, Berlin 1966
 Schwabe, E.: *Über die Osmoregulation verschiedener Krebse*. Zeitschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 19, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1933
 Schwartzkopff, J.: *Vergleichende Physiologie des Gehörs*. Fortschritte der Zoologie, Bd. 12, Stuttgart 1960
 Smith, H. W.: *The Kidney*. New York 1955
 Stämpfli, R.: *Die Erregungsleitung im Nerven*. Bild der Wissenschaft, Bd. 2, Stuttgart 1965
 Urania-Enzyklopädie: *Der Mensch und das Leben*. 8 Bde. Leipzig, Jena, Berlin 1964–1967
 Walker, A. M.: *Ammonia Formation in the Amphibian Kidney*. American Journal of Physiology, Bd. 131, Rockville Pike 1940
 Walker, A. M. and Hudson, C. L.: *The Reabsorption of Glucose from the Renal Tubule in the Amphibia and the Action of Phlorhizin upon it*. American Journal of Physiology, Bd. 118, Rockville Pike 1937
 Walker, A. M., Hudson, C. L., Findley jr, T. and Richards, A. N.: *The Total Molecular Concentration and the Chloride Concentration of Fluid from Different Segments of the Renal Tubule of Amphibia: The Site of Chloride Reabsorption*. American Journal of Physiology, Bd. 118, Rockville Pike 1937
 Weber, H.: *Grundriß der Insektenkunde*. Jena 1949
 Weel, B. P. van: *Beiträge zur Histophysiologie des Dünndarms II*. Zeitschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 26, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1939
 Wiese, L.: *Gamone*. Fortschritte der Zoologie, Bd. 13, Stuttgart 1961
 Wooldridge, D. E.: *Mechanik der Gehirnvorgänge*. Wien, München 1967
 Young, J. Z.: *The Life of Mammals*. Oxford 1957
 Zaunick, R. (Hrsg.): *Die Nervenphysiologie in gegenwärtiger Sicht*. Nova Acta Leopoldina, Neue Folge, Bd. 28, Nr. 169, Leipzig 1964

Sachwörterverzeichnis

Die *kursiv* gedruckten Seitenzahlen weisen auf Abbildungen hin

A

- Abwischreflex 219
ACTH (adrenocorticotropes Hormon) 85, 136, 157
Adaptation von Rezeptoren 242, 243, 267, 268, 243, 264, 314
—, *zentrale* 257
ADH (antidiuretisches Hormon) 131, 132, 143–145, 131
Adrenalin 32, 85, 235
Akkommodation des Auges 305, 306, 305
Aktin 193, 197
Aktionspotential (Aktionsstrom) 178 bis 180, 173, 175, 177, 265, 291
Aktivitätsregulation 332–338
Aktomyosin 194
Aktivierung, unspezifische der Formatio reticularis 335, 335
Alarmstoffe 280, 281
Aldosteron 136
Alles-oder-Nichts-Gesetz 18, 197, 198, 204, 242, 243
Amplitudenmodulation, Generatorpotential 241
Androgene 156–158
Angriffsverhalten 340
Ankoppelung, Kontraktion an Erregung 193
Aortenbogen, Innervation 37, 36
Atemantrieb 57
Atemminutenvolumen 54
Atemmuskulatur 53, 58, 53
Atemtiefe 53
Atemzentrum 57
Atmungsfläche, aktive 41
Atmungskette 92
Atmungsmechanik 52, 53, 53, 54
ATP (Adenosintriphosphat) 91–93, 194–197
Aufmerksamkeitsreaktion, EEG 344, 344
Auge, Dämmerungstiere 310–315
—, Insekten 323–327, 324
—, Säugetiere 303–323, 304
Aussalzvorgänge, Gasdrüse 61
Automatie, Darm 67
—, Herz 13, 14, 18, 13
Azetylcholin 30, 31, 204, 205, 258

B

Bahnung, Rückenmarksreflexe 218
Bauchspeicheldrüse 75, 86, 85
Befruchtung 168
Begattung 169
Bestandspotential, Bogengröße 288
Beugereflex 217
Bewegung, amoeboid 227
Bewegungen, automatische 225
Bienensprache 324–326
Bioelektrizität, Entstehung 173–177, 174
Blasenentleerung 145, 146, 146
Blinddarm 77, 78, 78
Blindenschrift 251, 252
Blutbildung 44
Blutdruck 22–25
Blutdruckregulation 34–38, 35
Blutdruckrezeptoren 36
Blutersatzlösungen 128, 135, 136
Blutfarbstoffe 42–44
Blutkörperchen 45, 43
Blutkreislauf 11, 12, 21, 22, 22, 23
Blutspeicher 32
Blutverteilung 28, 27
Blutzucker 84, 85, 89
Bogengänge 288, 289, 295
Bohr-Effekt, Sauerstoffbindung des Blutes 48, 49, 60, 48
braunes Fettgewebe (Winterschlafdrüse) 116, 117
Brechreflex 69, 70
Brunst 155, 162, 163, 166, 167

C

Carapadrüse 104
Carotiskörperchen 57, 36
Carotissinus 37, 36
chemischer Sinn, allgemeiner 265, 266
Chemorezeptoren, Kreislauf 57
Cholinesterase 31
Citronensäurezyklus 92
Corpus allatum 102, 103, 87, 103
— cardiacum 88, 87, 103
— luteum, s. Gelbkörper
Corticosteron 136

Corti'sches Organ 296, 297
Cortisol 86, 136, 157
Crustecdysion, Häutungshormon 104
Curare, motorische Endplatte 205

D

Darm 66–69, 74–81
Darmflora 77, 79
Darmhormone 74, 75
Darm der Insekten 78, 141
— nagerartiger Säugetiere 77 78
Darmkreislauf, Schwämme 11
Darmlänge, Fleisch- und Pflanzenfresser 75, 76
Darmmotorik 66–69, 68
Darmnerven 67, 68, 73, 75, 68
Darmreizung, elektrische 68, 68
Darmsymbionten 76–79
Darmtonus 68, 68
Darmtrügheit 67
Darmzotte 67, 67
Dauergedächtnis 345, 346
Dehnungsrezeptoren, Häutung der Insekten 129, 103
— des Herzens 129, 130
— der Krebse 239
— der Lunge 58
Depolarisation, Membran 177, 178, 176
Diabetes insipidus 132
— mellitus 86, 87
Diastole, Herzkontraktion 18, 19
Diffusionspotential 175
Diuretisches Hormon 132, 132
Dominator, Farbensehen 319, 320, 312, 319
Dominator-Modulator-Theorie 319, 320
Dreifarbentheorie des Sehens 316, 320, 321
Druckpuls, Blutgefäße 24
Druckrezeptoren der Haut 249–255
Drüsenmagen der Vögel 65
Dunkeladaptation des Auges 310–315, 314
—, physikalische 313
—, physiologische 313, 314
Durst 133

E

Ecdyson, Verpuppungshormon 103, 103
Echo, Entstehung 301
Echoorientierung 300–303
EEG (Elektroenzephalogramm) 333, 333, 343, 344
Eifollikel 155, 164, 163
Eigenreflex 211, 212, 216, 217, 213
Eiweißstoffwechsel 89–92
Ejakulationsreflex 167, 170, 169
EKG (Elektrokardiogramm) 16, 17, 16, 17
Elektrisches Organ der Fische 206–210, 207
—, Starkstromfische 206, 208, 209
—, Schwachstromfische 206, 209, 210
Elektroenzephalogramm s. EEG
Elektrokardiogramm s. EKG
Elektroolfaktogramm s. EOG
Endolymphströmung, Bogengänge 289
Endplatte, motorische 203, 208, 185, 203
Endplattenpotential 204, 205
Endraubenpotential 205, 206
Energiewechsel 91–96, 95
Engramm, Gedächtnisbildung 345, 346
Enterozeptoren 237
Entfernungsschätzung, Fledermaus 301
Enthirnungsstarre 226, 225
Enzyme des Verdauungskanals 70–75
EOG (Elektroolfaktogramm) 275, 276
Epithelkörperchen 136
Erbrechen 69, 70
Erektionsreflex 169, 170, 169
Erinnerungen, Wiedergabe von 347
Erregung, Entstehung einer 178, 241
—, paradoxe 263, 263
—, stationäre 263, 262
—, überschießende 263, 264, 264
Erregungsleitung, kontinuierliche 15, 181, 182
—, saltatorische 182, 183, 183
Erregungsmuster, zentrales, des Geruchssinnes 276
—, zentrales des Tastsinnes 248, 249
Erschlaffungsfaktor, Skelettmuskel 194, 197
Erschütterungssinn, Wirbellose 253
Erwachen aus dem Winterschlaf 123

Erythropoese 44
Erythrozyten 44, 45
Exterozeptoren 237
extrapyramidales motorisches System 223–227, 224

F

Facettenauge, Aufbau 323, 324
Farbenblindheit 322
FARBENDREIECK, Mensch und Biene 316, 317, 316
Farbenfehlwahrnehmung 322
Farbenmischung 315, 316
Farbensehen 315–322
Farbwechsel 232–235
Fermente des Verdauungskanals 71 bis 75, 81, 71
Ferntastsinn, Fisch und Lurch 253–255
Fettkörper, Insekten 89
Fettstoffwechsel 88, 89
Fieber 120, 121
Fliegen 299–232, 230, 231
Fluchtverhalten 340–342
Follikel 163, 164, 163
FORMATIO RETICULARIS, Aufsteigendes aktivierendes System 334, 335, 335
—, Aktivitätsregulation 334–336
—, Wachzentrum der 337
Fremdreflex 216–219
Frequenzdispersion, Innenohr 297
Frequenzmodulation, Sinnesmeldung 243
FSH (follikelstimulierendes Hormon) 159, 160, 163

G

Gärung, ATP-Gewinnung 92
Galle 74, 75
Gallenblase 74
Gammafasern, Muskelpindel 214
Gasdrüse, Schwimmblase 59–61, 60
Gedächtnis 344–347
Gedächtnisspur (Engramm) 345, 346
Gefrierpunkterniedrigung 112, 127

Gegenfarbentheorie 321
Gehen 214, 215, 218, 219
Gehirn s. Zentralnervensystem (ZNS)
Geißelschlag 227, 228
Gelbkörper 155, 164
Gelenkrezzeptor 250
Generatorpotential 239, 241, 242, 268, 276, 288, 289, 291
Geruchsrezzeptor 275
Geruchssinn 272–276
Gesang, Feldheuschrecke 292, 293, 292
Geschlechtschromosom 150, 322
Geschlechtshormone 154–156
Geschlechtsmerkmale, primäre 149
–, sekundäre 149, 155
Geschlechtsumkehr 150
Geschlechtsverhältnisse, Insektenstaaten 151–154
Geschmackslokalisierung 269
Geschmackssinn 265–272, 270
Geschmacksrezzeptor 266–269, 267
Gesichtsfeld 308, 306
Gestagen 155, 161
Gleichgewicht 282, 285, 286, 283, 285
Gleichgewichtsorgane 282–289
Glomerulum s. Nephron
Gonadotrope Hormone 159–162
Grubenorgan der Grubenottern 260, 261, 260, 261
Grundumsatz 96, 95

H

Haarnadel-Gegenstromprinzip, Gasdrüse 59, 60, 60
–, Niere 140, 142, 145, 144
Hackordnung 157
Hämatokrit 45
Hämerythrin 44
Hämocyanin 43
Hämoglobin 42, 43, 50, 51, 127, 46, 47, 48
Hämolyse, osmotische 127
Häutung 88, 99, 100, 101, 103
Haltungsreflexe 287
Harnabgabe (Miktion) 146
Harndrang 145
Harnkonzentrierung 140–142, 144, 131, 143, 144

Hautatmung 39
Hautdurchblutung, Thermoregulation 118
Hautsinne 246, 247, 249–264, 245, 248, 254, 260, 261, 262, 263, 264, 265
Hecheln 119
Hemmung, autogene 212, 214
–, efferente 244
–, laterale 308
–, Renshaw 218
–, synaptische 187, 188
Herzaktion 18–21, 19
Herzarbeit 20, 21
Herzautomatie 14, 18, 13
Herzgröße 12
Herzinfarkt 18
Herzklappen 19
Herzminutenvolumen 20
Herznerwirkung (Sympathicus, Vagus) 29, 30, 34
Herzschall 19
Herzschlagfrequenz 20
Histamin 258
Hitzeresistenz 113
Höhenanpassung 45
Höhenkrankheit 38
Hörbahn, Säuger 298, 299
Hören 290–303
Hörfeld 298, 299
Hörsinneszelle, Erregung 297, 291
Homiothermie, allgemeine 113, 114
– der Winterschlüfer 121, 122
Homosexualität 158, 159
Hormondrüsen, Insekten 87
–, Krebse 86
–, Säuger 85
Hormone
ACTH (adrenocorticotropes Hormon, Corticotropin 75, 136, 157
ADH (antidiuretisches Hormon) 131, 132, 143, 144, 145, 131
Adrenalin 32, 85, 235
Aldosteron 136
Androgene 156–158
Corticosteron 136
Cortisol 86, 136, 157
Crustecdysyon, Häutungshormon 104
Ecdyon, Verpuppungshormon 102
FSH (follikelstimulierendes Hormon) 159, 160, 163

Geschlechtshormone 154–156
Gestagen 155, 161
Gonadotrophe Hormone 159–162
Diureisches Hormon 132, 132
Insulin 86
Intermedin s. MSH
Jugendhormon 102, 103
Kalzitonin 137
LH (luteinisierendes Hormon) 159, 160, 163
LTH (luteotropes Hormon) 159–161, 164
Melatonin 235
Metamorphosehormone 97–104, 101, 103
MSH (melanophorenstimulierendes Hormon) 235
Nebennierenrindenhormone 86, 136, 157
Neurohormone 31, 32, 88, 102, 131, 159, 87, 103
Noradrenalin 30–32, 235
Ocytocin 165, 166
Üstrogene 155, 157, 158
Parathormon 136, 137
Progesteron 155, 161, 164, 165
Schilddrüsenhormone 97–99
Serotonin 34, 258
STH somatotropes Hormon) 90, 91
Testosteron s. Androgene
Thyroxin 116
TSH (thyreoeastimulierendes Hormon) 99
Wachstumshormon s. STH
Hunger 82, 83
Hypersexualität 158, 159
Hypophyse 85, 131, 85, 90
Hypothalamus 83, 120, 159
Hypothermie 108

I

Informationscode, Rezeptor und Nervenfaser 242–244
Innenohr, Aufbau 294–296, 295, 296, 297
–, Funktion 296, 297
Instinkt 148, 149, 338, 339

Insulin 86
Intensitätspeilung, Fledermaus 302
Intermedien 235
Ionenpumpe 177, 179
Ionentheorie der Erregung 177, 178
Ionenverteilung an Zellmembran 174, 176, 179, 174
Ionenwirkungen, Froschherz 134, 135, 135
Irradiation der Erregung 217
Isonie 134, 135

K

Kälteadaptation 113
Kälteakklimatisation 112
Kältefaser, Rezeptor 263–265, 243, 262, 263, 264
Kältepunkt 261
Kälteiód 106
Kaliumionen, Ruhepotential 174–178
Kalorimetrie 96
Kalzitonin 137
Kampftrieb, Haushuhn 341, 342
Kastration 155, 158, 162, 151, 155
Katodenstrahloszillograf 16, 15
Kaureflexe 63, 64
Kerntemperatur 114
Kiemen, Salzausscheidung 147
Kiemenatmung 33, 34, 55, 56
Kleinhirn, Funktionen 227
Kochsalz 134, 147, 135
Königinnensubstanz, Pheromon 153, 227, 278
Körperfühlsphäre 247, 246, 248
Körpertemperatur 124
– im Blut 42, 50, 51, 51
Kohlendioxid in der Luft 42
Kohlenhydratstoffwechsel 84–88
Kohlenmonoxid 42, 43
Kohlensäure 57, 74
Kontraktile Vakuole 138, 141, 138, 140
Kontraktionsarten des Skelettmuskels 201, 202, 194, 199
Kotabgabe, Reflex 69
Koteindickung 67
Kratzreflex 253
Kreislaufzentrum 34

Kriechbewegung 228
Kropf, Vogel 65
Kurzgedächtnis 345

L

Labyrinth 283, 288, 289, 295
Lagesinn 281–288
Lamellenkörperchen 249, 250
Lebensdauer, Erythrozyten 45
—, Spermien 167
Leistungsumsatz 96
Leitungsgeschwindigkeit, Nervenfaser
182–184, 256
Lernvorgang 244, 343
Letaltemperatur 106, 107
Leuchten, tierisches 328–331
Leuchttorgan 329
LH (luteinisierendes Hormon) 159, 160,
163
Lichtkompaßorientierung 323–328, 323
Lockstoffe (Pheromone) 278–280
Löslichkeit von Gasen 39
LTH (luteotropes Hormon) 159–161,
164
Luftsäcke, Vogel 55, 54
Lunge 39, 40, 41
Lungenfische 40, 41
Lymphsystem 25

M

Magensaft 73, 74
Magensäure 74
Magentypen 66, 65, 66
Malpighi'sches Gefäß 141, 141
Markierungsstoffe (Pheromone) 280,
281
Mast 89
Meeresleuchten 328–331
Melatonin 235
Membranpotential 174
Menstruation 164, 165
Metamorphose 97–104, 98, 101, 103
Mikroelektroden, Potentialmessung 173,
174, 220, 268, 337, 434, 344

Miktionsreflex 145, 146, 146
Milch 166
Mineralstoffe des Körpers 134, 135
Miniaturendplattenpotential 204
Mitteldruck, Blutdruck 24
Modulator, Farbensehen 320, 319
Momentangedächtnis 345
motorische Bahnen 223–227, 224
— Einheit 203
— Rinde 220, 221, 222
MSH (melanophorenstimulierendes
Hormon 235
Muskel, glatter 67, 190, 191
—, quergestreifter 191–193, 192
Muskelantagonismus 195
Muskelarbeit 96, 202, 202
Muskelelastizität 200, 201
Muskelkraft, absolute 202
Muskelmagen, Vogel 65
Muskelspindel 210–212, 214–216, 213,
215, 245
Muskeltonus 198, 200, 199
Muskeltonus, kontraktiler 200, 214
—, plastischer 201
Muskeltypen 198, 199
Muskelzuckung 197, 212, 194, 199
Myoglobin 49, 198
Myosin 193, 195
Myzetom 78

N

Nachentladung, Reflexe 217
Nahrungsbedürfnis (Hunger) 83
Nahrungsreflex, bedingter 73, 343
—, unbedingter 343
Nahrungsspezialisten 70
Nahrungsstoffe, Arten 71
—, Brennwert 93, 98
Nahrungssuchverhalten 342
Natriumchlorid s. Kochsalz
Natriumionen, Erregung 176–180
Natriumträgersystem 180
Nebenniere, Kohhydratstoffwechsel
85, 85
Nebennierenmark 85, 123, 235
Nebennierenrindenhormone 86, 136,
157

- Nephridium 139, 139
 Nephron 142, 143, 144
 Nerven
 Nervus acusticus 297, 298
 — depressor 57, 36
 — facialis 270, 270
 — glossopharyngeus 37, 57, 270, 36, 270
 — hypogastricus 146, 170, 146, 169
 — lingualis 270, 270
 — oculomotorius 304
 — olfactarius 276
 — opticus 304, 309
 — pelvis 145, 146, 169
 — pudendus 170, 146
 — statoacusticus 288, 289, 297
 — sympathicus s. Sympathicus
 — trigeminus 246, 276, 246
 — vagus 29, 30, 57, 58, 73, 75, 82, 87, 30, 270
 Nervenbahnen, Divergenz und Konvergenz 246
 Nervenfaser, markhaltige und marklose 171, 172, 184, 172
 Nervenleitung 180–184
 Nervenreizung, Herznerven 29, 30, 31
 Nervenzelle, Erregung 178–180, 265
 Netzhaut, Aufbau 306, 307, 307
 Neuron, Aufbau 171, 187
 Neurohormone 31, 32, 88, 102, 131, 159, 87, 103
 Niere, Funktion 130, 138–146, 143, 144
 Noradrenalin 30–32, 235
 Notfallsfunktion, Nebenniere 32
 Nutzeffekt, Muskelarbeit 96
 Nystagmus 288
- O
 Oberflächenregel 96
 Oberflächenschmerz 256
 Oberflächenverminderung, Thermoregulation 119
 Ocytocin 165, 166
 Üstrogene, Ustradiol 157, 158
 Üstrus 162
 Ohr, Aufbau 294–296, 295
- Ohr, äußeres 294
 — Innen- 295, 296, 296, 297
 — Mittel- 294
 Orientierung im Raum, Biene 324–327, 326
 Orientierungsläute, Ultraschall 300–303
 Osmolarität 127–129
 Osmoregulation 128, 129, 145, 147, 130
 Osmorezeptoren 131, 133
 osmotischer Druck 126, 127
- P
 Pacini-Körperchen 240
 Parathormon 136, 137
 Partialdruck, Atemgase 38, 39, 42
 Pericardialdrüse 102, 87
 Peristaltik 66, 67, 103
 Permeabilität, Nervenmembran 176
 —, Tubuluszellen 139
 pH-Regulation 137
 Pheromone 153, 276–281
 —, Alarmstoffe 280, 281
 —, Bienen, Termiten 153, 277, 278
 —, Lockstoffe 278–280
 —, Markierungsstoffe 280, 281
 Polarisation, Licht 324
 —, Zellmembran 174
 Polymorphismus 153
 Primärharn 139
 Progesteron 155, 161, 164, 165
 Propriozeptoren 237
 Prothoracaldrüse 102, 103, 87, 103
 Puffersysteme 137
 Pupillenlichtreflexe 304
 Purkinje-Phänomen 311, 312, 314, 319, 320
 Pyramidenbahn 223, 224
- R
 Raumorientierung, Insekt, Vogel 324 bis 327, 326
 Reafferenzprinzip 226, 227
 Reaktionspotential 246, 257

- Reflex
 Abwisch- 219
 Beuge- 217
 Brech- 69, 70
 Defäkations- 69
 Eigen- 211–216, 213
 Ejakulations- 170
 Erektions- 169, 170
 Flucht- 255, 256
 Fremd- 216–219
 Haltungs- 285–287
 Miktions- 145, 146
 monosynaptischer 212, 266, 167
 Muskelpindel 211–216
 Nahrungs-, bedingter 73, 343
 —, unbedingter 343
 polysynaptischer 216–219
 Pupillenlicht- 303
 Saug- 166
 Stell- 287, 288
 Streck- 218, 219
 Umdreh- 252
 Reflexsperrre 252
 Reflexverstärkung 217, 218
 Regulation, Atmung 56–58
 —, Blutdruck 34–38, 35
 —, Körpertemperatur 119–121, 121
 —, Mineralhaushalt 128–147
 Reiz, adäquater 238
 Reiztransformation 241, 250, 269, 275, 297, 297
 Renshaw-Hemmung 218
 Repolarisation, Zellmembran 178
 Reserveluft 55
 Resistenz gegen Kälte und Wärme 112
 Resorption, Nahrungsstoffe 79–81, 80
 Respiratorischer Quotient 94
 Respiratorisches Epithel 39, 40, 41
 Rezeptormolekül 30, 31, 186, 204, 205
 Rezeptorpotential 239, 241, 242, 268, 276, 288, 239, 241
 RGT-Regel 106, 106, 107
 Rhein-Bodensee-Modell 28, 26
 Rhodopsin 314, 315
 Richtungshören 298, 301
 Riechepithel 275, 273
 Riechleistungen 272–274
 Riesenervenfaser 172, 172
 Riesenwuchs 91
 Ruhepotential, Zellmembran 174, 173
- S
 Sacculus 284
 Sättigung 82, 267
 Sättigungszentrum 83
 Salzdrüse 147
 Samen, tierischer 166–170
 Sauerstoff im Blut 44, 46–48, 46, 47, 48
 — in Luft und Wasser 38–42
 Sauerstoffschuld 33
 Sauerstoffverbrauch 94, 96, 124, 80, 114, 123
 Sauerstoffversorgung des Feten 48, 47
 Scherung 287, 288, 297
 Schilddrüse 97–99
 Schlaf 332–338
 — EEG 333, 333
 —, Organfunktionen im 332
 —, paradoixer 334, 337
 — stadien 333
 — theorien 336, 337
 — vorbereitungen 332
 Schlagumkehr, Herz 15
 Schlagvolumen, Herz 19, 20
 Schlinger 62, 63
 Schluckvorgang 64, 64
 Schlüssel-Schloß-Prinzip 71, 72, 186, 205, 71
 Schmeckzellen 267–269, 267
 Schmerz 255–258
 Schmerzstoffe 257, 258
 Schnecke, Innenohr 294, 295, 295, 296
 Schnurrhaare 249
 Schrittmacher, Herz 13–15
 Schutzfärbung 233
 Schwangerschaft, Trächtigkeit 165
 Schwangerschaftstests 161
 Schwanzeltanz 325, 326, 325
 Schweiß 118, 274
 Schwellenwert der Erregung 178, 238
 Schwimmblase 58, 59, 60
 Schwimmen 228, 229
 Sehen, allgemein 303–323
 —, räumliches 309
 —, trichromatisches 316–318
 Sehbahn 309, 310, 321
 Sehnenendorgan 212, 214
 Sehpurpur 314, 315
 Sehschärfe 308, 309

- Sehsubstanzen 308, 313–315, 320, 321
 Seitenlinienorgan 253–255, 254
 Serotonin 34, 258
 Sexualhormone 154–156, 160
 Sexualverhalten 157, 158, 254, 149
 Sexualzentrum 158
 Sexualzyklus 163–165
 Sinusdrüse 87, 104, 235, 86
 Somatische Felder 247, 248
 Sommerschlaf 121
 Speichel 72, 73
 Speicheldrüsen 72, 73, 73
 Spermium 166–168
 Stannius'sche Ligaturen 13, 15, 14
 Statolithenorgan, Wirbeltiere 283–286
 Statozyste 282, 283, 282
 Stellreflex 287, 288, 286, 287
 STH (somatropes Hormon) 90, 91
 Stickstoff im Blut 51, 52
 Stickstoffausscheidung 92
 Streckreflex, gekreuzter 218, 219
 Strömungsgeschwindigkeit, Blut 26, 28, 26
 Strychninwirkung 187, 188
 Summation der Erregung 186, 218
 Superposition von Einzelzuckungen 199, 200
 Sympathicus 30–34, 84, 123, 235, 31, 169
 Synapse, allgemein 184, 185, 203, 204, 185, 187
 —, elektrische 189
 —, erregende 186, 187
 — hemmende 186, 187
 Synapsenpotential 186, 187, 204, 205, 244, 188
- T**
 Tag-Nacht-Rhythmus, Körpertemperatur 114, 115
 Tasthaar 250
 Tastsinn 252
 Taucherkrankheit 52
 Tauchleistungen 33, 58
 Temperatureinfluß auf Lebensprozesse 49, 105, 106, 106, 107
 Temperaturorgel 258, 259
- Temperaturregulation, allgemein 109 bis 125, 121
 —, chemische 109, 110, 116, 110, 114, 115
 —, physikalische 111, 116–118, 115
 Temperaturrhythmus, täglicher 114, 115
 Testosteron s. Androgene
 Tetanisierbarkeit, Herz, Muskel 18, 198, 199
 Thermoregulation s. Temperaturregulation
 Thermoregulationszentrum 119–121, 120
 Thermorezeptoren 259–265
 Thyroxin 99, 116
 Tiefenschmerz 256
 Totenstarre 197
 Toter Raum 54, 55
 Tracheenatmung 55, 40
 Träumen 334
 Tragzeit 165
 Triebe 338
 Trinken 133
 TSH (thyreoideastimulierendes Hormon) 99
 Tubulus s. Nephron
 Tympanalorgan 290, 291
- U**
 Überträgerstoffe 30, 185, 204
 Übertragungsvorgang, Nervenendigung 31, 185, 186, 204, 205
 Uhr, innere 327, 328
 Ultrafiltration, Niere 141, 142
 Ultraschallwahrnehmung 290, 291, 300 bis 302
 Unterkühlung 108, 109
 Unterschallschwelle, Drucksinn 250, 251
 Utriculus 284–286, 284, 285
- V**
 Vagus s. Nervus vagus
 Vakuole, kontraktile 138, 141, 138, 140
 Vene 25, 26

Venenklappen 25
Ventilationsbewegung 52, 53
Ventilationsgröße 53, 54
Ventraldrüse 102, 87
Verdauung 71–81
Verdauungssäfte 72, 75
Verdauungsspezialisten 78, 79
Verhaltensweisen, tierische 111, 112, 119, 148, 149, 252, 253, 339–342
Verpuppung 101, 102
Verschmelzungsfrequenz, Tetanus 198
Verweildauer, Nahrungsstoffe im Darm 76
Vibrationssinn 253
Vielgestaltigkeit (Polymorphismus) 151 bis 153, 152, 154
Vitalkapazität 53, 54
Vitamin A 315
Vitamin D 137
Volumenregulation 128–131, 129
Vorharn 139
Vorzugstemperatur 111, 119, 258, 259, 259

W

Wachzustand 333, 334
Wärmeadaptation 113
Wärmeäquivalent, Atemgase und Nahrungsstoffe 93, 98
Wärmelähmung 106, 107
Wärmeproduktion 109, 110, 116, 123, 115
Wärmerezeptoren 260, 261, 264, 265
Wassergehalt, Organe 125
Wassergeschmack 271
Wasserräume 126, 127
Wasserrückresorption 142–145
Wasserstoffionenkonzentration (pH) 137, 145
Weber-Fechner'sches Gesetz 250, 251
Werbung, sexuelle 148
Wiederküermagen 66, 70, 77, 66
Willkürbewegung 216, 221–223
Windkesselfunktion, Kreislauf 22, 23, 24
Winterschlaf 121–124, 123
Winterschlafbereitschaft 122
Winterschlafdrüse 116, 117, 122, 116

X

X-Organ 87, 104, 86

Z

Zeitsinn 327, 328
Zellulase 76, 77
Zellulose 76, 77
Zentralnervensystem
 Atemzentrum 57
 Brücke 337, 299
 Erwärmungszentrum, Hypothalamus 120, 120
 Extrapyramidales motorisches System 223–227, 224
 Formatio reticularis, Aktivitätsregulation 334–336
 —, Wachzentrum der 337
 Gehirn 219, 292, 293, 270, 293
 Geschmacksbahn 270, 271, 270
 Geschmackszentrum 271, 270
 Gleichgewichtssinn, Hirnzentren 289
 Großhirnrinde 35, 220–223, 247, 271, 298, 309, 310, 221, 222, 246, 248, 270, 299
 Gyrus praecentralis (motorische Rinde) 221–223
 Gyrus postcentralis (Körperfühl-sphäre) 247
 Hautsinne, Leitungsbahnen 246, 247, 245
 Hirnstamm 34, 35, 57, 83, 119 bis 121, 158, 223–227, 246, 247, 289, 298, 309, 310, 321, 334–339, 120, 159, 224, 225, 245, 270, 299, 335
 Hörbahn 298, 299
 Hörzentrum 298, 299
 Hungerzentrum 83
 Hypothalamus 83, 120, 335, 339, 340, 159
 Kleinhirn 227
 Körperfühlspären 247, 246, 248, Kreislaufzentrum 34
 Kühlzentrum, Hypothalamus 120, 120
 Mittelhirn 226, 225, 299
 motorische Bahnen 223–227, 224

- Pyramidenbahn 223, 224
Riechbahn 276
Sättigungszentrum 83
Sehbahn 309, 310, 321
Sehzentren 309, 310
Sexualzentrum 158
Somatische Felder 247, 248
Stammganglien 223, 224, 338, 339, 340, 224
Thalamus 246–248, 335, 336, 339, 340, 246, 299
Thermoregulationszentrum 119 bis 121, 120, 121
Zwischenhirn 35, 82, 83, 120, 158, 246–248, 321, 335, 336, 339, 340
Zirbeldrüse 136, 235, 85
Zotten, Darm 67, 67
Zuckerkrankheit 86, 87
Zuckerstich 84, 85
Zuckung, Skelettmuskel 193–202, 194
Züngeln 274
Zugvögel, Orientierung 327, 328
Zwitter 151, 152

Bildquellen

Neben den Autoren stellten Fotos zur Verfügung:

Bild der Wissenschaft, Deutsche Verlags-Anstalt Stuttgart; Daumer, K.; Ehrhardt, H.; Ingram, W. R.; Kames, P.; Münchow, A. und Scheufler, K.

Vorlagen für die Zeichnungen wurden größtenteils den im Literaturverzeichnis aufgeführten Büchern, Zeitschriftenaufsätzen usw. entnommen.

