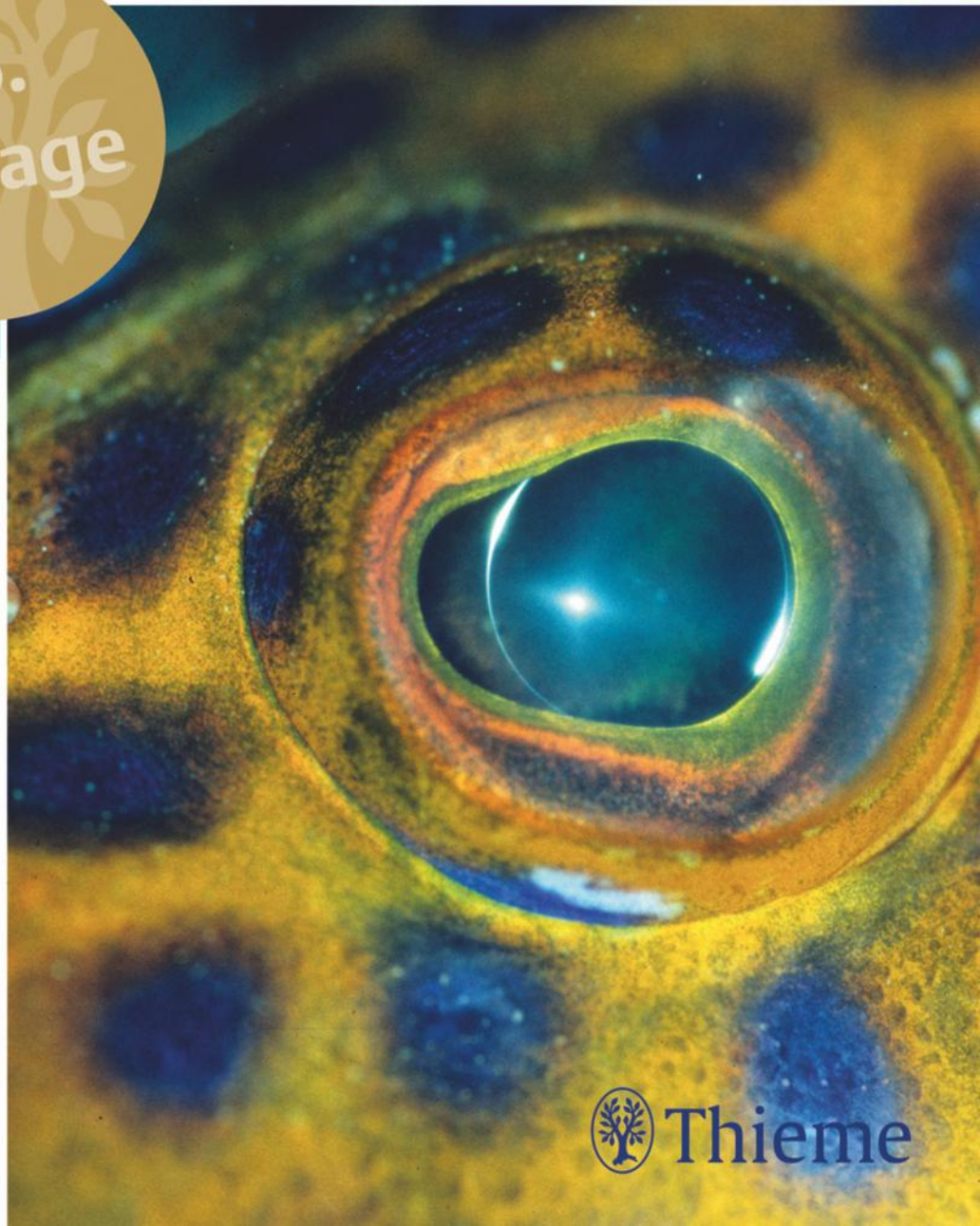


Zoologie

Rüdiger Wehner
Walter Gehring

25.
Auflage



 Thieme

Zoologie

Rüdiger Wehner · Walter Gehring

25., vollständig überarbeitete Auflage

1200 Abbildungen

Glossar mit 830 Stichworten

Begründet von Alfred Kühn



Georg Thieme Verlag
Stuttgart · New York

Anschriften

Prof. Dr. Rüdiger Wehner
Institut für Hirnforschung Universität Zürich
Winterthurerstrasse 190
CH-8057 Zürich
rwehner@zool.uzh.ch

Prof. Dr. Walter Gehring
Biozentrum der Universität
Klingelbergstrasse 70
CH-4056 Basel
walter.gehring@unibas.ch

Impressum

Bibliografische Information
der Deutschen Nationalbibliothek

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

Alfred Kühn
Grundriß der Allgemeinen Zoologie
1. Auflage 1922
17. Auflage 1969, 2. Nachdruck 1971

Ernst Hadorn, Rüdiger Wehner
Allgemeine Zoologie
18. Auflage 1972
21. Auflage 1986, 1. Nachdruck 1988
Rüdiger Wehner, Walter Gehring
22. Auflage 1991
23. Auflage 1995
24. Auflage 2007

1. französische Auflage 1999
1. italienische Auflage 1994
1. niederländische Auflage 1961
4. niederländische Auflage 1977
1. polnische Auflage 1970
2. polnische Auflage 1975
3. polnische Auflage 1985
1. portugiesische Auflage 1965
4. portugiesische Auflage 1987
1. russische Auflage 1989
1. serbokroatische Auflage 1960
5. serbokroatische Auflage 1971
1. spanische Auflage 1953
2. spanische Auflage 1977

© 1922, 2013 Georg Thieme Verlag KG
Rüdigerstraße 14
70469 Stuttgart
Deutschland
Telefon: +49/(0)711/89 31-0
Unsere Homepage: www.thieme.de
Printed in Italy

Zeichnungen: Ruth Hammelehle, Kirchheim unter Teck;
BITmap, Mannheim
Umschlaggestaltung: Thieme Verlagsgruppe
Umschlagabbildung: Prof. Dr. Dan-Eric Nilsson,
Lund University, Schweden
Satz: Druckhaus Götz GmbH, 71636 Ludwigsburg
gesetzt in 3B2, Version 9.1, Unicode
Druck: L.E.G.O. S.p.a. Lavis TN

ISBN 978-3-13-367425-6
Auch erhältlich als E-Book:
eISBN (PDF) 978-3-13-153285-5

1 2 3 4 5 6

Geschützte Warennamen (Marken) werden **nicht** besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, dass es sich um einen freien Warennamen handelt.

Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Vorwort

Die überaus freundliche Aufnahme, die die Neufassung der „Zoologie“ in ihrer erstmals großformatigen 24. Auflage gefunden hat, ermutigt uns, auf dem eingeschlagenen Weg fortzufahren und ein biologisches Grundlagenwerk auch weiterhin aus der Feder von nur zwei Autoren vorzulegen (W. G.: Kapitel 1 – 3, R. W.: Kapitel 4 – 12). Gerade im Zuge der neuen Bachelor-Studiengänge, die vielerorts zur Partikularisierung des „Unterrichtsstoffs“ neigen, scheint uns eine integrierend wirkende Gesamtdarstellung der Zoologie – der Biologie tierischer Organismen – mehr denn je vonnöten. Dabei war es unser Anliegen, in den einzelnen Disziplinen die grundlegenden Fragestellungen und wesentlichen Konzepte herauszuarbeiten und die Forschungsbeispiele jeweils so zu wählen, dass sie zu diesen Fragestellungen und Konzepten hinführen. Auch und gerade in der Anfangsphase des Biologiestudiums mögen sie zum Weiterdenken anregen. In diesem Sinne haben wir bewusst der Versuchung widerstanden, im Rahmen eines großen Autorenteam, in dem jede und jeder einzelne nur den eigenen Themenkomplex behandelt, biologisches Basiswissen anzuhäufen; denn Fakten en masse sind den Studierenden im Zeitalter des inter- und intranetgestützten Grundstudiums heute sowieso allenthalben zugänglich.

In der vorliegenden stark überarbeiteten und aktualisierten 25. Auflage sind wir der Grundgliederung in 12 Kapitel treu geblieben, die als selbstständige Texte gelesen werden können: als Einführung in die „Entwicklungsbiologie“, „Neurobiologie“, „Ökologie“ oder „Evolutionbiologie“, um nur vier Beispiele zu nennen (Kapitel 3, 6, 10 und 11). Doch sollen die zahlreichen Querverweise helfen, sich bei der Lektüre auch jeweils anderen Themenkomplexen zuzuwenden und dort zusätzliche Informationen zu finden. Besonderes Gewicht haben wir wiederum auf die „Vielfalt der Organismen“ gelegt, den klassischen Systematischen Teil (Kapitel 12), und ver-

sucht, ihn durch die gerade hier häufigen Querverweise an die übrigen Kapitel anzubinden. Durchgehend einer phylogenetischen Systematik folgend, nimmt er ein Fünftel des gesamten Textumfangs ein.

Wir freuen uns, dass die 25. Auflage – eine Jubiläumsauflage – wiederum in neuem Gewand erscheint: durchgängig zweispaltig und mit neu strukturierten Abbildungen und Abbildungslegenden, Vorspanntexten, Übersichten und Boxen. Doch neben diesem neuen Layout, das den Zugriff zu den jeweils relevanten Informationen erleichtern soll, sind es vor allem die inhaltlichen Überarbeitungen, Erweiterungen und Umgestaltungen des Textes, die zahlreichen neuen Illustrationen, Box- und Plus-Ergänzungen und Vertiefungen, die die vorliegende Auflage gegenüber der letzten auszeichnen. Die Zweispaltigkeit und das veränderte Lehrbuchformat erlaubten es sogar, den Seitenumfang trotz der inhaltlichen Erweiterungen leicht zu verringern.

Obwohl wir uns während der Arbeit an der „Zoologie“ immer wieder zu unseren Forschungsprojekten hingezogen fühlten, war uns die fortwährende Aktualisierung dieses nun schon klassischen Werkes ständig Anreiz, Ansporn und Freude. Wir hoffen, diese Freude – nicht zuletzt anhand der Forschungsbeispiele und historischen Rückblicke in den Boxen – auch den Studierenden mitteilen zu können und sie auf diese Weise in der einen oder anderen Form auch längerfristig für die „Life Sciences“ zu gewinnen.

Rüdiger Wehner, Walter Gehring

Wir freuen uns über Ihre Kommentare, Korrekturhinweise und Ergänzungsvorschläge:

rwehner@zool.uzh.ch

walter.gehring@unibas.ch



Kurze Texte führen in die nachfolgenden Abschnitte ein.

Box

In den Boxen finden sich nähere Erläuterungen, Erklärungen oder methodische Details, die für den Gesamtzusammenhang notwendig sind, aber im Haupttext dessen Lesbarkeit erschweren würden.

Plus

Die Plus-Elemente enthalten vertiefendes Wissen, Forschungsbeispiele und historische Entwicklungen. Sie können als eigenständige Essays gelesen werden, möchten aber nachher zur Lektüre des Haupttextes anregen.

Dank

Für wissenschaftliche Auskünfte und mannigfache Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts sind wir zahlreichen Kolleginnen und Kollegen zu herzlichem Dank verpflichtet. In ganz besonderem Maße gilt dieser Dank H. Bleckmann (Bonn), J. Eckert (Zürich), R. F. Foelix (Aarau), P. Kappeler (Göttingen), G. Mayr (Frankfurt/Main), B. Ronacher (Berlin), S. Rossel (Freiburg i. Br.), M. Sánchez (Zürich), P. Schmid-Hempel (Zürich), K. Schreiber (Hamburg) und W. J. Wägele (Bonn), die größere Textabschnitte oder ganze Kapitel dieser Neuauflage durchgesehen und kommentiert haben, sowie S. Wehner – von Segesser (Zürich) für viele inhaltliche Anregungen.

Für Einzelhinweise und die Überlassung von Bildmaterial danken wir darüber hinaus U. Aebi (Basel), R. Amann (Bremen), W. Arber (Basel), M. Affolter (Basel), P. Ax (Göttingen), K. Bartels (Kilchberg), G. Barth (Wien), J. Beisson (Gif-sur-Yvette), H. Bellmann (Ulm), M. Böttgeman (Vechta), T. Bonhoeffer (Martinsried), M. Boppré (Freiburg i. Br.), H. Briegel (Wienacht), R. Bshary (Neuchâtel), H. Bucher (Zürich), A. Büschges (Köln), P. Callaerts (Louvain), S. Carroll (Madison), E. Clarkson (Edinburgh), M. Claviez (Martinsried), J. Cohen (Gif-sur-Yvette), B. Daneholt (Stockholm), C. Distler-Hoffmann (Bochum), C. De Duve (Brüssel), H.-R. Duncker (Giessen), T. Eisner (Cornell), A. Engel (Basel), J. Engel (Basel), A. Ephrussi (Heidelberg), B. Erb (Erlinsbach), D. Fiege (Frankfurt/Main), G. und G. Fleissner (Frankfurt/Main), J. L. Franzen (Frankfurt/Main), B. Gähwiler (Zürich), P. Gehr (Bern), R. Gisler (Basel), M. Göpfert (Göttingen), P. R. und R. Grant (Princeton), H. Greven (Düsseldorf), P. Groscurth (Chernex-sur-Montreux), H. R. Güttinger (Kaiserslautern), A. Haas (Hamburg), J. Habersetzer (Frankfurt/Main), W. Haeberli (Zürich), G. Halder (Houston), H. Hatt (Bochum), A. Hauck (Pfalzgrafenweiler), K. Hausmann (Berlin), J. K. Heath (Birmingham), S. Hell (Göttingen), C. Hemleben (Tübingen), R. R. Hofmann (Berlin), T. W. Holstein (Heidelberg), J. Hoyal Cuthill (Charleston, Australia), M. Hübener (Martinsried), A. J. Hudspeth (Janelia Farm, Maryland), H. Jäckle (Göttingen), G. Jékely (Tübingen), B. Jokusch (Braunschweig), L. Keller (Zürich), W. Keller (Basel), B. Kempenaers (Seewiesen), K. Klauss (Dresden), U. Kloter (Basel), J. Koella (London), B. König (Zürich), J. Korb (Freiburg i. Br.), S. Kühn-Bühlmann (Bern), H. Kummer (Mettmenstetten), U. Lämmli (Genf), K. E. Linsenmair (Würzburg),

N. K. Logothetis (Tübingen), A. T. Lombard (George, South Africa), E. Lühje (Kiel), A. Maas (Ulm), W. Maier (Tübingen), P. Marler (Davis, California), J. Marshall (Brisbane), H. Mehlhorn (Düsseldorf), A. Meyer (Konstanz), E. P. Meyer (Zürich), L. Michaut (Basel), M. Milinski (Plön), G. Morata (Madrid), V. Mosbrugger (Frankfurt/Main), I. de la Motte (Regensburg), K. J. Müller (Ulm), U. Müller (La Jolla), E. Neher (Göttingen), K. Niffeler (Zürich), D.-E. Nilsson (Lund), C. Nüsslein-Vollhard (Tübingen), W. Oschmann (Frankfurt/Main), J. Ott (Wien), S. Ötting (Bielefeld), R. Paro (Basel), H. M. Peters (Tübingen), M. Picker (Kapstadt), M. Polz (Wien), M. Ponce de León (Zürich), E. Pröve (Bielefeld), S. Ramsauer (Zürich), H. Reichert (Basel), J. Reichholf (München), T. Richmond (Zürich), R. Rieger (Innsbruck), F. Rocas (Würzburg), H. Rüterjans (Bad Homburg), M. J. Ryan (Austin), M. Sarà (Genoa), N. Satoh (Kyoto), F. Schaller (Wien), U. Scheer (Heidelberg), E. Schierenberg (Köln), D. Schluter (Vancouver), P. Schmid (Zürich), A. Schmidt-Rhaesa (Bielefeld), H. K. Schminke (Oldenburg), H. Schmitz (Bonn), R. Schneck (Frankfurt/Main), G. Scholtz (Berlin), M. Seely (Windhoek), M. Seimiya (Basel), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (Frankfurt/Main), E. A. Seyfarth (Frankfurt/Main), P. W. Sherman (Cornell), S. Small (New York), R. J. Sommer (Tübingen), M. Speicher (München), D. Steverding (Norwich), G. Storch (Frankfurt/Main), B. Streit (Frankfurt/Main), G. Striedter (Irvine, California), W. Sudhaus (Berlin), B. und M. Taborsky (Bern), J. Tautz (Würzburg), S. Tränkner (Frankfurt/Main), M. Vences (Braunschweig), C. Vorburger (Zürich), D. Walossek (Ulm), E. Weibel (Bern), E. O. Wilson (Cambridge, Mass.), K. Wüthrich (Zürich), E. Zebe (Konstanz), J. Zeil (Canberra), H. Zimmermann (Frankfurt/Main), R. Zinkernagel (Zürich) und C. P. E. Zollikofer (Zürich).

Besonderer Dank gilt dem Georg Thieme Verlag für die tatkräftige und vertrauensvolle Zusammenarbeit, die wir während aller Phasen des Herstellungsprozesses erleben durften. Vor allem danken wir Herrn Dr. Albrecht Hauff für sein Engagement, das er dieser auf dem Erbe Alfred Kühns fußenden Jubiläumsauflage entgegengebracht hat, sowie Frau Marianne Mauch, Frau Dr. Heike Degenhardt und Herrn Manfred Lehnert für ihren Einsatz und ihr nie erlahmendes Verständnis, mit dem sie auf unsere vielfältigen Wünsche eingegangen sind.

Autoren

Rüdiger Wehner



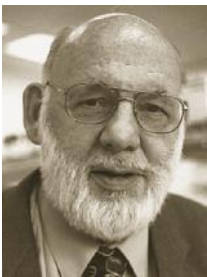
Rüdiger Wehner, 1940 in Nürnberg geboren, promovierte 1967 bei Martin Lindauer an der Universität Frankfurt/Main und habilitierte sich 1969 bei Ernst Hadorn an der Universität Zürich. Im Anschluss an eine Research-Fellowship an der Yale University, USA, wurde er 1974 als Ordinarius ans Zoologische Institut der Universität Zürich berufen, dem er von 1986 bis zu seiner Emeritierung 2005 als Direktor vorstand. Anschließend erhielt er eine Emeritus-Forschungsprofessur an der Universität Zürich. Zurzeit ist er als Adjunct Professor an der Macquarie University in Sydney (Australien) und im Rahmen einer Humboldt-Fellowship am Biozentrum der Universität Würzburg an Forschungsprojekten beteiligt.

Rüdiger Wehners Forschungsschwerpunkte liegen auf dem Gebiet der Neuro-, Sinnes- und Verhaltensbiologie sozialer Insekten. Mit seinen thematisch weit gefassten Arbeiten hat er die Wüstenameise *Cataglyphis* zu einem neuroethologischen Modellorganismus erhoben. Zahlreiche Forschungsaufenthalte und Vortragsreisen führten ihn an verschiedene Universitäten vor allem der USA, z.B. 1988–1994 als Andrew Dickson White Professor (at Large) an die Cornell University, Ithaca, NY.

Er ist Mitglied der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina, in der er als Senator amtiert, der American Academy of Arts and Sciences, der American Philosophical Society, der Academia Europaea, der Royal Swedish Physiographic Society, der Berlin-Brandenburgischen Akademie der Wissenschaften u.a. internationaler und nationaler Akademien. Am Wissenschaftskolleg zu Berlin (Institute for Advanced Study) initiierte und betreute er als Permanent Fellow 1990–2008 die biowissenschaftlichen Fellow-Programme. Wissenschaftspolitisch war er u.a. im Universitätsrat Tübingen, in der Strategiekommision der Exzellenzinitiative und im Österreichischen Wissenschaftsrat tätig.

Für seine Forschung hat er zahlreiche Preise und Auszeichnungen erhalten. 1993 wurde ihm die Carus-Medaille der Leopoldina und 1994 die Karl-Ritter-von-Frisch-Medaille der Deutschen Zoologischen Gesellschaft verliehen, die ihn 2006 zum Ehrenmitglied ernannte. 2002 erhielt er den Marcel-Benoist-Preis, 2006 den Alexander von Humboldt Research Award und 2008 den King Faisal International Prize for Science. Er ist Ehrendoktor der Carl-von-Ossietzky-Universität Oldenburg, der Universität Lund (Schweden) und der Humboldt-Universität Berlin.

Walter Gehring



Walter Gehring, 1939 in Zürich geboren, promovierte 1965 zum Dr. phil. nat. bei Ernst Hadorn an der Universität Zürich. Seine molekularbiologische Ausbildung erhielt er als Postdoktorand bei Alan Garen an der Yale University, wo er 1969 zum Associate Professor ernannt wurde. 1972 folgte er dem Ruf als Ordinarius für Entwicklungsbiologie und Genetik ans Biozentrum der Universität Basel.

Sein wissenschaftliches Werk umfasst entwicklungsbiologische und molekulargenetische Arbeiten, die entscheidend zum Verständnis der Entwicklungs- und Evolutionsprozesse beigetragen haben. Seine molekulargenetischen Untersuchungen der homeotischen Gene von *Drosophila* führten zur Entdeckung der sog. Homeobox, die einen Schlüssel zum Verständnis der genetischen Steuerung der Entwicklungsvorgänge bei Tier und Mensch liefert. Die Entdeckung des Masterkontrollgens für die Augenentwicklung warf neues Licht auf den Ursprung der verschiedenen Augentypen in der Evolution. Sein bisheriges wissenschaftliches Werk ist in seinem Buch „Wie Gene die Entwicklung steuern“ zusammengefasst.

Walter Gehring ist Mitglied der US National Academy of Sciences, der Royal Society London, der Académie des Sciences Paris, der Royal Swedish Academy of Sciences, der Leopoldina (Deutsche Akademie der Naturforscher) und der Academia Europaea. Er ist Träger des Ordens Pour le Mérite und des Großen Bundesverdienstkreuzes (Deutschland) sowie Ehrendoktor der Universitäten von Torino und Salento (Italien), Nuevo Leon (Mexiko), der Université Pierre et Marie Curie an der Sorbonne (Frankreich) und der Universität von Barcelona (Spanien).

Für seine Forschungsarbeiten hat er zahlreiche wissenschaftliche Ehrungen und Preise erhalten: die Mendel-Medaille, die Otto-Warburg-Medaille, die Alexander-Kowalewsky- und die Karl-Ritter-von-Frisch-Medaille, den Otto-Nägeli-Preis (Schweiz), den Prix Charles Leopold Mayer (Frankreich), den Gairdner Foundation International Award (Kanada), den March of Dimes Prize (USA), den Prix Louis Jeantet (Schweiz), den Kyoto Prize (Japan) und den Preis der Internationalen Balzan Stiftung.

Inhaltsverzeichnis

1	Struktur und Funktion der Zelle	16
1.1	Evolution und Aufbau der eukaryotischen Zelle	16
1.1.1	Mycoplasmen, Viren und Viroide	16
1.1.2	Prokaryoten und Eukaryoten	17
1.2	Die Zellmembran	20
1.2.1	Membranstruktur	20
1.2.2	Membrantransport	21
1.2.3	Endo- und Exocytose	22
1.3	Inneres Membransystem	24
1.3.1	Endoplasmatisches Reticulum und Ribosomen	24
1.3.2	Golgi-Apparat	26
1.3.3	Endosomen, Lysosomen und Peroxisomen	27
1.4	Cytosol	27
1.5	Das Cytoskelett	28
1.5.1	Actinfilamente	28
1.5.2	Mikrotubuli	30
1.5.3	Intermediäre Filamente	31
1.6	Zellkontakte	31
1.7	Extrazelluläre Matrix	32
1.8	Mitochondrien	34
1.9	Der Zellkern	36
1.9.1	Kernhülle	36
1.9.2	Chromatinstruktur und Interphase-Chromosomen	38
1.9.3	Polytäre Riesenchromosomen	41
1.9.4	Metaphase-Chromosomen	42
1.9.5	Nucleolus	43
1.10	Kern- und Zellzyklus	44
1.10.1	Interphase	44
1.10.2	Mitose	46
1.10.3	Cytokinese	47
1.10.4	Meiose	47
1.10.5	Regulation der Zellteilung	50
1.10.6	Apoptose	52
2	Vererbung	56
2.1	Die Natur der Erbsubstanz	56
2.1.1	Die chemische Natur der Gene	56
2.2	DNA-Replikation	60
2.3	Primäre Genwirkung und der genetische Code	64
2.4	Transkription und Prozessierung der RNA	66
2.5	Translation (Proteinsynthese)	69
2.6	Mutation	73
2.6.1	Nachweis von Mutationen	73
2.6.2	Spontane Mutationen	75
2.6.3	Induktion von Mutationen	76
2.6.4	Genmutationen	79
2.6.5	Strukturmutationen	81
2.6.6	Chromosomenmutationen	84
2.6.7	Rückmutation und Suppression	86
2.7	Komplementation	87
2.8	Rekombination	88
2.8.1	Segregation von Allelen und unabhängige Aufspaltung	88
2.8.2	Kopplung und Rekombination	90
2.8.3	Physikalischer Austausch von Chromosomensegmenten	94
2.8.4	Unterdrückung der Rekombination durch Strukturmutationen	95
2.8.5	Introgene Rekombination und molekulare Mechanismen	96
2.8.6	Ortsspezifische Rekombination und Transduktion	99
2.8.7	Transposition	99
2.9	Transformation	102
2.10	In-vitro-Rekombination, Genklonierung und Gentechnologie	104

2.11 Struktur und Organisation der Gene . . .	112	2.15 Vom Gen zum Phän	134
2.11.1 Einmalige Gene	112	2.15.1 Penetranz und Expressivität	134
2.11.2 Repetitive Gene	115	2.15.2 Pleiotropie und Polygenie	134
2.11.3 Hochrepetitive DNA-Sequenzen	116	2.15.3 Umweltfaktoren	135
2.12 Genomik	117	2.15.4 Wechselwirkung zwischen Genen	135
2.13 Regulation der Genaktivität	120	2.15.5 Geschlechtsgekoppelte und geschlechtsbegrenzte Vererbung	135
2.13.1 Dosiskompensation und Inaktivierung des X-Chromosoms	120	2.15.6 Maternale und paternale Effekte	136
2.13.2 Genamplifikation	121	2.16 Cytoplasmatische Vererbung	136
2.13.3 Genaktivierung durch Veränderung der Genstruktur	121	2.17 Somatische Zellgenetik	137
2.13.4 Regulation der Transkription	121	2.17.1 Somatische Mutationen	137
2.13.5 Chromatinstruktur und Genregulation: Epigenetik	128	2.17.2 Somatische Rekombination	138
2.13.6 Genexpression und das Transkriptom	132	2.17.3 Immunogenetik	139
2.13.7 Posttranskriptionelle Genregulation	132	2.17.4 Fusion somatischer Zellen	142
2.14 Proteomik	132	2.17.5 Gentransfer in Zellkulturen	143
3 Entwicklung	146		
3.1 Fortpflanzung und Sexualität	146	3.9.3 Entodermale Organe	179
3.1.1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung	146	3.9.4 Embryonale Anhangsorgane	179
3.1.2 Geschlechtliche Fortpflanzung und Sexualität	147	3.10 Larvalentwicklung und Metamorphose .	180
3.1.3 Parthenogenese	150	3.10.1 Metamorphose der Insekten	181
3.1.4 Kernphasen- und Generationswechsel	150	3.10.2 Metamorphose der Amphibien	182
3.1.5 Keimbahn und Soma	151	3.10.3 Heterochronie	183
3.1.6 Geschlechtsverteilung	152	3.11 Zellgenealogie	183
3.1.7 Geschlechtsbestimmung	152	3.11.1 Konstanter Zellstammbaum	183
3.2 Spermatogenese	157	3.11.2 Variabler Zellstammbaum	184
3.3 Oogenese	159	3.12 Das genetische Entwicklungsprogramm 185	
3.4 Befruchtung	162	3.12.1 Die Bedeutung der Gene für die Steuerung der Entwicklungsvorgänge	185
3.4.1 Die Befruchtung beim Seeigel	162	3.12.2 Die Identifikation und Isolation von Genen, die die Entwicklung steuern	185
3.5 Eiorganisation	165	3.12.3 Homeotische Mutanten	186
3.6 Furchung	168	3.12.4 Klonierung der homeotischen Gene und Entdeckung der Homeobox	188
3.7 Gastrulation	174	3.12.5 Die genetische Kontrolle des Bauplans von <i>Drosophila</i>	193
3.8 Grundorganisation des Embryos und Bildung der Keimblätter	176	3.13 Determination und Differenzierung	202
3.9 Organogenese	177	3.13.1 Allgemeine Prinzipien	202
3.9.1 Neurulation und Neuralleistenentwicklung	177	3.13.2 Entwicklungspotenz der Furchungszellen	203
3.9.2 Mesodermale Organe	178	3.13.3 Äquivalenz und Totipotenz der Furchungskerne	204

3.13.4	Cytoplasmatische Determinanten	205	3.14	Zellwachstum und Proliferation	226
3.13.5	Morphogen-Gradienten	208	3.15	Regeneration, Transdetermination und Transdifferenzierung	229
3.13.6	Zelldifferenzierung	209	3.15.1	Regeneration	229
3.13.7	Links-Rechts-Asymmetrie im Wirbeltierembryo	214	3.15.2	Transdetermination	231
3.13.8	Zelladhäsion und Morphogenese	215	3.15.3	Transdifferenzierung	233
3.13.9	Musterbildung und Positionsinformation	217	3.16	Altern und Tod	233
3.13.10	Signalübertragung und Morphogen-Gradienten	221			
3.13.11	Genetische Steuerung der Augenentwicklung	224			
4	Stoff- und Energiewechsel	238			
4.1	Energetik	238	4.4.2	Kreislaufdynamik	271
4.1.1	Energieübertragung im Fließgleichgewicht	238	4.4.3	Abwehrfunktionen	276
4.1.2	Energieübertragung in der Zelle	240	4.5	Ionen- und Osmoregulation	281
4.1.3	Energieübertragung im Organismus	247	4.5.1	Ionenregulation	282
4.2	Ernährung	251	4.5.2	Osmoregulation	283
4.2.1	Nahrungswahl	251	4.6	Exkretion	285
4.2.2	Intra- und extrazelluläre Verdauung	253	4.6.1	Exkretionsprodukte	286
4.2.3	Verdauungstrakte	254	4.6.2	Exkretionsmechanismen	286
4.3	Atmung	259	4.6.3	Exkretionsorgane	286
4.3.1	Kiemen	259	4.7	Thermoregulation	288
4.3.2	Lungen	260	4.7.1	Poikilotherme Tiere	289
4.3.3	Tracheen	264	4.7.2	Homoiotherme Tiere	289
4.4	Kreislauf	268			
4.4.1	Transportleistungen	268			
5	Hormonale Koordination	294			
5.1	Allgemeine Kennzeichen	294	5.3	Hormonsysteme	298
5.2	Primäre Wirkungsmechanismen	296	5.3.1	Wirbeltiere	298
5.2.1	Intrazelluläre Signaltransduktion	296	5.3.2	Wirbellose	303
5.2.2	Genaktivierung	298	5.4	Pheromone	306
6	Neuronale Koordination	312			
6.1	Bausteine des Nervensystems	312	6.2.2	Nervenimpulse	320
6.1.1	Nervenzellen	312	6.2.3	Synaptische Übertragung	324
6.1.2	Gliazellen	315	6.3	Nervensysteme	331
6.2	Elektrische Signale	317	6.3.1	Entwicklung von Nervensystemen	332
6.2.1	Ruhepotenzial	317	6.3.2	Nervensysteme als Schaltpläne	337
			6.3.3	Zentralnervensysteme	341

7	Sinnesleistungen	352
7.1	Reiz-Erregungs-Transformation	353
7.2	Sinnessysteme	356
7.2.1	Mechanoperzeption	357
7.2.2	Chemoperzeption	366
7.2.3	Photoperzeption	369
8	Bewegung	388
8.1	Muskelbewegung	388
8.1.1	Elementarvorgänge	388
8.1.2	Muskelpathologie	393
8.1.3	Neuromotorische Kontrolle	395
8.1.4	Muskel-Skelett-Systeme	397
8.2	Cilien- und Flagellenbewegung	398
8.3	Amöboide Bewegung	401
8.4	Elektrische Organe	402
8.5	Farbwechsel und Biolumineszenz	403
9	Verhalten	408
9.1	Einführung	408
9.2	Verhaltensphysiologie	409
9.2.1	Motorische Programme	409
9.2.2	Sensorische Filter	414
9.2.3	Koordination	416
9.3	Verhaltensontogenie	421
9.3.1	Programme der Verhaltensentwicklung	422
9.3.2	Lernen	426
9.4	Verhaltensökologie	430
9.4.1	Nahrungssuchverhalten	433
9.4.2	Fortpflanzungsverhalten	436
9.4.3	Sozialverhalten	441
9.5	Verhaltensevolution	450
9.5.1	Verhaltensgenetik	450
9.5.2	Verhaltensphylogenie	454
10	Ökologie	458
10.1	Einführung	458
10.2	Organismus-Umwelt-Beziehungen	459
10.2.1	Umweltfaktoren	459
10.2.2	Nischenbildung	467
10.3	Populationen	469
10.3.1	Intraspezifische Wechselwirkungen	469
10.3.2	Interspezifische Wechselwirkungen Konkurrenz	477
10.4	Ökosysteme	490
11	Evolution	502
11.1	Indizien	502
11.1.1	Abgestufte Ähnlichkeit	502
11.1.2	Historische Abfolge	509
11.1.3	Geografische Verbreitung	519
11.1.4	Entwicklungsbiologie	524
11.2	Mechanismen	528
11.2.1	„Mikroevolution“: Populationen im Wandel	530
11.2.2	Artbildung	539
11.2.3	„Makroevolution“: langfristiger Formenwandel	545
11.3	Hominiden-Evolution	549
11.3.1	Evolutionäre Abläufe (Formenvielfalt)	549
11.3.2	Evolutionäre Trends (Merkmalskomplexe)	555

12	Vielfalt der Organismen	560
12.1	Einführung	560
A	Einzeller: Diversität einzelliger Eukaryoten	563
12.2	Einzellige Eukaryoten	566
12.2.1	Tetramastigota	566
12.2.2	Euglenida	566
12.2.3	Kinetoplasta	567
12.2.4	Dinoflagellata	568
12.2.5	Apicomplexa	568
12.2.6	Ciliophora	570
12.2.7	Foraminifera	574
12.2.8	Amoebozoa	575
12.2.9	„Heliozoa“ und „Radiolaria“	576
B	Metazoa: Entstehung der Vielzelligkeit	577
12.3	Porifera (Schwämme)	580
12.4	Cnidaria (Nesseltiere)	582
12.5	Ctenophora (Rippenquallen)	588
C	Bilateria: Bildung eines Bewegungsvorderpols	590
12.6	Plathelminthes (Plattwürmer)	594
12.7	Mollusca (Weichtiere)	600
12.8	Annelida (Ringelwürmer)	606
12.9	Arthropoda (Gliederfüßer)	612
12.9.1	Trilobita (Dreilapper), nur fossil	617
12.9.2	Chelicerata (Spinnentiere)	618
12.9.3	Crustacea (Krebse)	623
12.9.4	Myriapoda (Tausendfüßer)	629
12.9.5	Insecta (= Hexapoda, Insekten)	629
12.10	Nematoda (Fadenwürmer)	638
12.11	Tentaculata (= Lophophorata)	643
12.12	Echinodermata (Stachelhäuter)	645
12.13	Hemichordata (= Branchiotremata)	650
12.14	Chordata (Chordatiere)	651
12.14.1	Tunicata (= Urochordata, Manteltiere)	652
12.14.2	Acrania (= Cephalochordata, Schädellose)	653
D	Craniota: Evolution der Organsysteme	655
12.14.3	„Agnatha“ (Kieferlose)	680
12.14.4	Chondrichthyes (Knorpelfische)	680
12.14.5	Actinopterygii (Strahlenflosser)	681
12.14.6	Fischartige Sarcopterygier	683
12.14.7	Amphibia (Amphibien, Lurche)	683
12.14.8	Sauropsida (exkl. Aves)	685
12.14.9	Aves (Vögel)	687
12.14.10	Mammalia (Säugetiere)	694
Anhang		704
Glossar		711
Index		737

Verzeichnis der Boxen

Kapitel 1: Struktur und Funktion der Zelle

- Box 1.1 Endocytose von Cholesterol ... 23
- Box 1.2 Rasterkraftmikroskopie der Kernporen ... 37
- Plus 1.1 Friedrich Miescher ... 39
- Box 1.3 Apoptose ... 53

Kapitel 2: Vererbung

- Plus 2.1 Gregor Mendel ... 57
- Plus 2.2 Die Aufklärung der DNA-Struktur durch James Watson und Francis Crick ... 60
- Box 2.1 Hüpfende Gene ... 100
- Box 2.2 Gezielter Gentransfer durch homologe Rekombination ... 109
- Box 2.3 Polymerasekettenreaktion ... 110
- Box 2.4 RNA-Interferenz ... 111
- Box 2.5 Katalytische RNA-Moleküle: Ribozyme ... 115
- Box 2.6 Mikroarrays und Genchips ... 131

Kapitel 3: Entwicklung

- Box 3.1 Sry, ein Hoden induzierendes Gen ... 155
- Plus 3.1 Geschlechtsbestimmung bei *Drosophila* ... 156
- Box 3.2 Das Lewis-Modell des Bithorax-Komplexes ... 188
- Plus 3.2 Bindungsspezifität der Homeodomäne: Wie finden Transkriptionsfaktoren ihre Zielgene? ... 192
- Plus 3.3 Das dorso-ventrale Koordinatensystem im *Drosophila*-Ei und Embryo ... 195
- Plus 3.4 Spezifikation der Positionsinformation und Verschaltung des Nervensystems durch homeotische Gene ... 201
- Box 3.3 Keimzelldeterminanten im Polplasma des *Drosophila*-Eies ... 207
- Box 3.4 Kolinearität der *Hox*-Gene und Finger-Enhancer ... 220
- Box 3.5 Signalkaskade des Decapentaplegic-(Dpp-)Proteins ... 223

Kapitel 4: Stoff- und Energiewechsel

- Box 4.1 Freie Energie ... 239
- Box 4.2 Atmungskette ... 243
- Plus 4.1 Parasiten: Schritt um Schritt zur Anaerobiose ... 244
- Plus 4.2 Das saure Milieu des Magens ... 256
- Plus 4.3 Gasregulation der Schwimmblase ... 262
- Plus 4.4 Ventilation in den Riesenbauten der Blattschneiderameisen ... 265
- Plus 4.5 Streifengänse und Krokodile ... 269
- Box 4.3 Arterien, Venen, arteriell, venös ... 275
- Plus 4.6 Blut – Transportgewebe mit Homöostasefunktion ... 276
- Box 4.4 Molekulare Kooperation ... 279
- Plus 4.7 Selbst oder fremd: Immuntoleranz ... 280
- Box 4.5 Zyklische Na^+/K^+ -Pumpe ... 282
- Plus 4.8 Kängururatten trinken nicht ... 284

Kapitel 5: Hormonale Koordination

- Box 5.1 Intrazelluläre Signalkaskaden (mit membranständigen G-Protein-gekoppelten Rezeptoren) ... 297
- Box 5.2 Melatonin – das Dunkelhormon ... 304
- Plus 5.1 Stress über kurz oder lang: Adrenalin und ACTH ... 305
- Plus 5.2 Pharmakophagie: Drogensüchtige Insekten ... 308
- Box 5.3 Pheromonrezeptoren im Vomeronasalorgan ... 309

Kapitel 6: Neuronale Koordination

- Box 6.1 Myelinscheide und Unterwasserkabel ... 316
- Box 6.2 Gleichgewichtspotenziale und Ionenströme ... 319
- Box 6.3 Voltage-clamp-Methode ... 321
- Box 6.4 Patch-clamp-Methode ... 323
- Plus 6.1 Nervenfasern und metallische Leiter: ein Vergleich ... 324
- Box 6.5 Postsynaptische Potenziale: EPSPs und IPSPs ... 329
- Box 6.6 Ganglien und Nerven, Kerne und Trakte ... 331
- Plus 6.2 Weit mehr Synapsen als Gene ... 336
- Plus 6.3 *Aplysia* – ein neurophysiologisches Modellsystem ... 338
- Box 6.7 Motorisches Lernen ... 341
- Plus 6.4 Funktionelle Gliederung des Wirbeltiergehirns ... 343
- Plus 6.5 Erinnerungsfilme ... 345
- Box 6.8 Cortex-Kartierung ... 346

Kapitel 7: Sinnesleistungen

- Box 7.1 Zwei Sinneswelten: Luft und Wasser ... 352
- Plus 7.1 Fische sind „akustisch transparent“ ... 353
- Box 7.2 Biologische Mikrophone: Druck- und Bewegungsempfänger ... 359
- Plus 7.2 Käfer mit Infrarotsensoren ... 360
- Plus 7.3 Elektrozeporen: modifizierte Haarzellen ... 362
- Box 7.3 Der Autofokus des Auges: Akkommodation ... 373
- Box 7.4 Farbklima und Sehpigmente ... 381

Kapitel 8: Bewegung

- Plus 8.1 Querbrückenzyklus ... 392
- Box 8.1 Piconewton und Nanometer ... 393
- Box 8.2 Rote und weiße Muskeln ... 394
- Plus 8.2 Transportkosten: Laufen ist für kleine Tiere teurer ... 396
- Plus 8.3 Muskeln und Skelette: Größenprobleme ... 399
- Plus 8.4 Bewegungssymbiose ... 401

Kapitel 9: Verhalten

- Plus 9.1 Georges Romanes und Nikolaas Tinbergen ... 409
- Plus 9.2 Insektengesänge ... 411
- Box 9.1 Molekulares Uhrwerk ... 418
- Plus 9.3 Jungfräuliche Eidechsen ... 421
- Box 9.2 Sonnenkompass und Zeitkompensation ... 422
- Box 9.3 Lernpsychologische Begriffe ... 426
- Plus 9.4 Grabwespen: Programmiertes Lernen ... 427
- Box 9.4 Evolutionsspiel „Tit for Tat“ im Gefangenendilemma ... 432
- Box 9.5 Eier und Spermien: Resultat eines evolutiven Wettlaufs ... 436
- Plus 9.5 „The sight of the peacock's tail makes me sick“ ... 440
- Box 9.6 Hamilton-Regel: Die Theorie der inklusiven Fitness ... 442
- Plus 9.6 Francis Galton ... 452

Kapitel 10: Ökologie

- Box 10.1 Wasser: Wärmekapazität und Dichte ... 460
- Plus 10.1 Hydrothermalquellen bilden Tiefseeoasen ... 462
- Box 10.2 Euryök – stenök ... 468
- Plus 10.2 Inseln und Metapopulationen ... 470
- Box 10.3 Bestimmung der Populationsdichte: Fang-Wiederfang-Methode ... 471
- Box 10.4 Interspezifische Konkurrenz: Das Lotka-Volterra-Modell ... 478

- Box 10.5 Haupttypen interspezifischer Interaktionen ... 480
- Plus 10.3 Warum sind die Meere blau? ... 495
- Box 10.6 Die Sauerstoffisotopen-Methode: Klimarekonstruktion quartärer Kalt- und Warmzeiten ... 497

Kapitel 11: Evolution

- Plus 11.1 Der Akademiestreit von 1830: Cuvier gegen Saint-Hilaire ... 503
- Box 11.1 Mikrosatelliten-Polymorphismus ermöglicht DNA-Fingerprinting ... 508
- Box 11.2 Molekulare Stammbaumrekonstruktionen ... 509
- Box 11.3 Radiometrische Datierung ... 510
- Plus 11.2 Charles Darwin ... 528
- Box 11.4 Darwin-Finken: Mikroevolution direkt beobachtet ... 534
- Plus 11.3 „Artenschwärme“ und Speziation bei Cichliden ... 542
- Plus 11.4 Graduelle Evolution eines komplexen Organs (Linsenauge) – eine Modellrechnung ... 546
- Plus 11.5 Fundgeschichte der Hominiden ... 553
- Box 11.5 Epochen der Werkzeugkultur im Paläolithikum (Altsteinzeit) ... 557

Kapitel 12: Vielfalt der Organismen

- Box 12.1 Reptilien und „Reptilia“ ... 562
- Box 12.2 *Hydra* ist unsterblich ... 585
- Plus 12.1 Penetranten – miniaturisierte Durchschlagsgeschosse ... 587
- Plus 12.2 Mondlicht synchronisiert Fortpflanzung ... 611
- Plus 12.3 Mantophasmatodea: die Entdeckung der „Gladiatoren“ ... 638
- Box 12.3 Alfred Brehm (1868) über *Amphioxus* ... 653
- Plus 12.4 Ostracodermen und Placodermen – die ersten Etappen in der Evolution der Cranioten ... 667
- Plus 12.5 Wieviel Wasser verliert ein Vogelei? ... 691
- Plus 12.6 Flamingos und Lappentaucher sind Schwestergruppen ... 692
- Plus 12.7 Das bisher vollständigste fossile Dokument aus der Frühzeit der Primatenevolution ... 701