

Vorwort

„Es war meine Absicht, jungen Biologen die über alle Spezialisierungen der heutigen biologischen Forschungsrichtungen hinausreichende Weite und Tiefe der Probleme unseres Faches vor Augen zu führen.“ Alfred Kühn (1885–1968)

In einer Zeit, in der sich die biologischen Wissenschaften an den verschiedensten Fronten von der Molekular- und Zellbiologie über die Entwicklungs-, Immun-, Neuro- und Verhaltensbiologie bis hin zur Ökologie, zu Evolutionsbiologie und Biodiversitätsforschung rasant und oft divergierend entwickeln, erscheint eine integrierend wirkende Gesamtdarstellung der Zoologie – der Biologie tierischer Organismen – mehr denn je vonnöten. Das gilt vor allem deshalb, weil sich in den letzten Jahrzehnten neben den genannten disziplinären Verzweigungen in immer stärkerem Maße auch Vernetzungen zwischen ursprünglich divergierenden Forschungsrichtungen beobachten lassen. Als Beispiele seien nur die molekulare Systematik und der „Evo-Devo“-Ansatz (die Evolutionary Developmental Biology) genannt; doch treten molekularbiologische Konzepte und Methoden heute mit allen Bereichen organismischer Biologie in symbiontische Beziehung. Dass darüber hinaus biologische Forschung immer mehr auch andere Denkkulturen und Lebensbereiche berührt, sich z. B. in Gentechnologie und Reproduktionsbiologie ebenso manifestiert wie in den Kognitions- und generell den Geisteswissenschaften, lässt eine integrierende Vermittlung biologischen Basiswissens noch dringlicher erscheinen.

Dieser Dringlichkeit steht freilich das Wagnis gegenüber, ein biologisches Grundlagenwerk aus der Feder von nur zwei Autoren vorzulegen (W. G.: Kapitel 1–3; R. W.: Kapitel 4–12), anstatt ein multidisziplinäres Fachkollegenteam mit der vielgestaltigen Aufgabe zu betreuen. Wie schon in den letzten beiden Auflagen sind wir das Wagnis auch in dieser völlig überarbeiteten, erweiterten und didaktisch neu strukturierten Fassung bewusst eingegangen, weil wir ganz im Sinne des obigen Zitats von Alfred Kühn, des Begründers dieses Lehrbuchs, auch heute noch von der Einheit zoologischen Forschens und Denkens überzeugt sind. Den Studierenden der Biologie möchten wir es daher schon im Grundstudium erleichtern, ihr Interesse nicht von vornherein auf die „molekulare“ oder die „organismische“ Richtung zu fokussieren, sondern sich über die Lektüre der jeweils anderen Kapitel des Buches dem ganzen Gedankenspektrum unseres Faches zu öffnen.

In Umfang, äußerer Aufmachung und didaktischem Stil unterscheidet sich die jetzige Auflage stark von ihren Vorgängern. Der erweiterte Umfang ist nicht nur und nicht einmal in erster Linie der rapid wachsenden Datenbasis biologischen Wissens geschuldet, sondern spiegelt vor allem die konzeptionelle Vertiefung wider, die

heute an nahezu allen Forschungsfronten zu beobachten ist und in vielen Bereichen zu einer verstärkten Theoretisierung der Biologie geführt hat. Gerade im Grundunterricht gilt es, diesen gedanklichen Entwicklungen Rechnung zu tragen. Das neue Erscheinungsbild der 24. Auflage – Großformat, Haupt- und Randspalte sowie durchgehend farbige Gestaltung – erleichterte es uns, ein didaktisch klares Konzept zu verfolgen: Kurze, mit rotem Balken markierte Texte führen in die nachfolgenden Abschnitte ein. Durch Fettdruck hervorgehoben, erscheinen jeweils solche Ausdrücke, die die betreffenden Abschnitte charakterisieren und gewissermaßen als Zwischenüberschriften die Übersicht über längere Textpassagen erhöhen. Nähere Erläuterungen, Erklärungen oder methodische Details, die für den Gesamtzusammenhang notwendig sind, aber im Haupttext dessen Lesbarkeit erschweren, finden sich in orangefarbenen Boxen. Dagegen vermitteln die grünen Plusboxen vertiefendes Wissen, Forschungsbeispiele und historische Entwicklungen (s. Verzeichnis auf S. XX). Sie können als eigenständige Essays gelesen werden, möchten aber nachher zur Lektüre des Haupttextes anregen. Besonderer Wert haben wir auf didaktisch wie ästhetisch ansprechende Abbildungen gelegt und ihre Anzahl gegenüber der vorhergehenden Auflage stark vermehrt. (In den Abbildungslegenden sind die Autoren gemeinsamer Publikationen durch Komma, die verschiedener Publikationen durch Semikolon getrennt. LM, EM und REM stehen für lichtmikroskopische, transmissions- bzw. rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen.)

Trotz der anfangs genannten Vernetzung verschiedener biologischer Disziplinen und den daraus resultierenden übergreifenden Fragestellungen haben wir aus didaktischen Gründen eine thematisch klare Kapitelgliederung gewählt. „Entwicklungsbiologie“, „Neurobiologie“, „Ökologie“ und „Evolutionbiologie“, um nur vier Beispiele (Kapitel 3, 6, 10 und 11) zu nennen, können als selbstständige Texte gelesen werden; doch haben wir der gedanklichen Vernetzung der einzelnen Kapitel durch zahlreiche Querverweise Rechnung getragen. Wenn Sie sich dann, von den Seitenhinweisen ausgehend, auch in die jeweils anderen Kapiteln vertiefen, haben unsere Querverweise ihren Zweck auf doppelte Weise erfüllt.

Organismen sind wohl die komplexesten Gebilde, die auf unserem Planeten entstanden sind. Wenn man bedenkt, dass die Funktionsstrukturen dieser komplexen Systeme die Eigentümlichkeiten langwieriger Evolutionsprozesse „eingefroren“ in sich tragen, wird die Vielfalt der Organismen (Biodiversität) zu einer Vielfalt historisch einmalig geprägter Gebilde. Dieser Vielfalt und ihren evolutiven Wurzeln widmen wir mit Kapitel 12, das man – um einen klassischen Begriff zu gebrauchen – den „Systematischen Teil“ nennen könnte, ein Fünftel des gesamten Texts. Durchgehend einer phylogenetischen Systematik folgend, verzichten wir dabei vollständig auf eine hierarchische Gliederung im Sinne traditioneller Kategorien wie Stamm, Klasse, Ordnung, Familie etc. Stattdessen operieren wir mit Kladogrammen; verweisen dabei aber immer wieder auf den hypothetischen Charakter der jeweiligen phylogenetischen Rekonstruktionen.

Dass es uns während der Arbeit am Manuskript immer wieder längerfristig zu unseren Forschungsprojekten zog, hat einerseits natürlich das Erscheinen der Neuauflage verzögert, mag aber andererseits auch ein wenig dazu beigetragen haben, die von uns gelebte Einheit von Forschung und Lehre im Text immer wieder durchschimmern zu lassen. Wir hoffen, auf diese Weise – und ganz im Sinne Alfred Kühns – den Studierenden der Biologie die „Life Sciences“ in ihrer heute so faszinierenden Breite und Tiefe als ein lohnenswertes wissenschaftliches Tätigkeitsfeld vorführen zu können.

Rüdiger Wehner, Walter Gehring

Dank

Für wissenschaftliche Auskünfte, geduldiges Eingehen auf unsere Fragen und mannigfache Hilfe, die uns bei der Abfassung des Manuskripts zuteil wurde, sind wir folgenden Personen zu Dank verbunden:

A. Aebi (Basel), W. Arber (Basel), M. Affolter (Basel), P. Ax (Göttingen), K. Bartels (Kilchberg), F. G. Barth (Wien), H. Bleckmann (Bonn), H. Briegel (Zürich), R. Bshary (Neuchâtel), H. Bucher (Zürich), A. Büschges (Köln), P. Callaerts (Louvain), S. Carroll (Madison), B. Daneholt (Stockholm), C. De Duve (Brüssel), N. Elsner (Göttingen), A. Engel (Basel), J. Engel (Basel), A. Ephrussi (Heidelberg), D. Fiege (Frankfurt/M.), P. Germandi (Frankfurt/M.), R. Gisler (Basel), M. Göpfert (Köln), P. R. und R. Grant (Princeton), H. Greven (Düsseldorf), H. R. Güttinger (Kaiserslautern), A. Haas (Hamburg), G. Halder (Houston), E. Hafen (Zürich), H. Hatt (Bochum), A. Hauck (Pfalzgrafenweiler), K. Hausmann (Berlin), J. Hegelbach (Zürich), B. Hölldobler (Würzburg und Tempe, Arizona), T. W. Holstein (Heidelberg), H. Jäckle (Göttingen), B. Jockusch (Braunschweig), L. Keller (Zürich), W. Keller (Basel), K. Klauss (Dresden), U. Kloter (Basel), M. Knaden (Jena), B. König (Zürich), U. Lämmli (Genf), K. E. Linsenmair (Würzburg), N. K. Logothetis (Tübingen), E. Lüthje (Kiel), J. Marshall (Brisbane), R. D. Martin (Chicago), G. Mayr (Frankfurt/M.), H. Mehlhorn (Düsseldorf), F. Melchers (Basel), A. Meyer (Konstanz), E. P. Meyer (Zürich), L. Michaut (Basel), G. Morata (Madrid), U. Müller (Tübingen), K. Niffeler (Zürich), D.-E. Nilsson (Lund), C. Nüsslein-Vollhard (Tübingen), W. Oschmann (Frankfurt/M.), S. Peters (Frankfurt/M.), M. Ponce de León (Zürich), E. Pröve (Bielefeld), H. Reichert (Basel), H.-U. Reyer (Zürich), T. Richmond (Zürich), R. Rieger (Innsbruck), B. Ronacher (Berlin), J. Roth (Zürich), M. Sanchez (Zürich), N. Satoh (Kyoto), G. Schatz (Basel), U. Scheer (Heidelberg), E. Schierenberg (Köln), V. Schmid (Basel), A. Schmidt-Rhaesa (Bielefeld), H. K. Schminke (Oldenburg), H. Schmitz (Bonn), G. Scholtz (Berlin), M. Seimiya (Basel), S. Small (New York), M. Speicher (München), D. Steverding (Norwich), G. Storch (Frankfurt/M.), V. Storch (Heidelberg), W. Sudhaus (Berlin), S. Tränkner (Frankfurt/M.), G. von der Emde (Bonn), W. Wägele (Bonn), E. Warrant (Lund), W. Wieser (Innsbruck), H. Wolf (Ulm), K. Wüthrich (Zürich), H. Zimmermann (Frankfurt/M.), C. P. E. Zollikofer (Zürich).

Ganz besonderer Dank gebührt Ruth Hammelehle, die unsere Abbildungsvorlagen mit künstlerischem Geschick und Engagement in eine ästhetisch so ansprechende Form gebracht und zusammen mit Bernhard Walter das Layout gestaltet hat. Dass die 24. Auflage in diesem neuen Gewand erscheinen kann, verdanken wir der großzügigen Unterstützung, die uns die Novartis AG durch Vermittlung von Professor Dr. Paul L. Herrling – einem ehemaligen Doktoranden

eines der Autoren (R.W.) – freundlicherweise zuteil werden ließ. Für die Texterfassung danken wir Katerina Kitsos und Greta Backhaus, die sich dieser Aufgabe mit Kompetenz und großem persönlichen Einsatz gewidmet haben, ebenso herzlich wie Dr. Wilhelm Kuhn, der als Lektor den gesamten Text mit äußerster Gewissenhaftigkeit und stets freundlichem Eingehen auf unsere Wünsche durchgesehen hat. Schließlich freuen wir uns, wie auch bei früheren Auflagen dem Georg Thieme Verlag für die stets vertrauensvolle Zusammenarbeit danken zu dürfen. Gewidmet sei dieses Buch Sibylle und Elisabeth für die liebevolle Nachsicht, die sie mit uns während der umfangreichen Arbeiten am Manuskript dieser Neuauflage geübt haben.

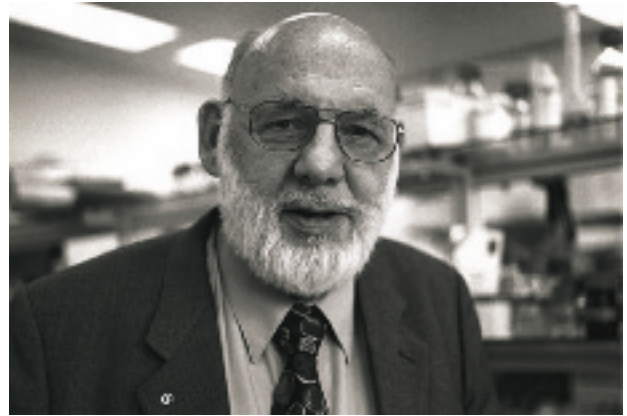


Rüdiger Wehner, 1940 in Nürnberg geboren, promovierte 1967 bei Martin Lindauer an der Universität Frankfurt/M. und habilitierte sich 1969 bei Ernst Hadorn an der Universität Zürich. Im Anschluss an einen einjährigen Forschungsaufenthalt am Department of Biology der Yale University, USA, wurde er 1974 als Ordinarius ans Zoologische Institut der Universität Zürich berufen, dem er 1986–2005 als Direktor vorstand. Nach seiner Emeritierung 2005 erhielt er privatrechtlich eine Forschungsprofessur an der Universität Zürich, die er bis zu seiner Gastprofessur an der Harvard University, USA, bekleidet.

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

Er ist Mitglied z.B. der Deutschen Akademie der Naturforscher (Leopoldina), in der er als Senator amtiert, der Academia Europaea, der American Academy of Arts and Sciences, der American Philosophical Society, der Österreichischen Akademie der Wissenschaften u.a. Seit 1990 gehört er dem Wissenschaftskolleg (Institute for Advanced Study) zu Berlin als Non-Resident Permanent Fellow an. Wissenschaftspolitisch ist er z.B. im Universitätsrat Tübingen und in der Strategiekommision der Exzellenzinitiative des Bundes und der Länder 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 und 2006 den Humboldt-Research-Award. Er ist Ehrendoktor der Carl-von-Ossietzky-Universität Oldenburg (2002), der University of Lund, Schweden (2003) und der Humboldt-Universität Berlin (2005).



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 Garon 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 lieferte. 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 Ehrendoktor der Universitäten von Torino (Italien), Nuevo Leon (Mexiko) und der Pariser Sorbonne (Frankreich).

Für seine Forschungsarbeiten hat er zahlreiche wissenschaftliche Auszeichnungen und Preise wie die Mendel-Medaille, die Otto-Warburg-Medaille, die Alexander-Kowalewsky-Medaille, den Otto-Naegeli-Preis, den Prix Charles-Léopold Mayer, den Prix Louis Jeantet, den Kyoto-Prize (Japan) und den Preis der Internationalen Balzan Stiftung erhalten.

3

Entwicklung

Eine grundlegende Eigenschaft aller Lebewesen besteht darin, sich selbst zu reproduzieren und damit fortzupflanzen. Die meisten Tiere pflanzen sich sexuell fort und bilden männliche oder weibliche Gameten (Keimzellen). Während der Gametogenese findet die Meiose (Reduktionsteilung) statt, bei der die Anzahl der Chromosomen von der diploiden ($2n$) zur haploiden ($1n$) Zahl reduziert wird. Bei der Befruchtung fusionieren Ei- und Samenzelle zur diploiden Zygote, aus der sich der Embryo durch Furchungsteilungen, Gastrulation und Organogenese zur Larve entwickelt, aus der die Adultform hervorgeht, die reproduktionsfähig ist. Es gibt eine Vielzahl von Entwicklungsmodi, die von Tieren mit konstantem Zellstammbaum bis zu solchen mit höchst variabler Zellgenealogie reichen.

Das Genom enthält ein genaues Entwicklungsprogramm, das die Entwicklung von der befruchteten Eizelle bis zum erwachsenen Organismus steuert. Bei vielzelligen Organismen haben zwar alle Körperzellen – von wenigen Ausnahmen abgesehen – ein vollständiges Genom, aber die Erbinformation wird in den verschiedenen Zellen nach einem exakten räumlichen und zeitlichen Muster nur teilweise abgerufen. Dieses Muster der differentiellen Genexpression wird durch Kontrollgene und in geringerem Maße durch Umweltfaktoren gesteuert. In neuester Zeit ist es gelungen, diese Kontrollgene zu identifizieren und wesentliche neue Einsichten in die Natur des Entwicklungsprogrammes zu gewinnen, die zu einer allgemeinen genetischen Theorie der Entwicklung führen.

Das Ei kann lokalisierte cytoplasmatische Determinanten enthalten, die das Entwicklungsschicksal der sich differenzierenden Zellen bestimmen, und Gradienten von morphogenen Substanzen, die die Positionsinformation im Cytoplasma festlegen. Die Positionsinformation wird über Signalübertragungsketten vermittelt. Wachstum und Vermehrung von Zellen spielen bei der Organogenese eine entscheidende Rolle. Die Fähigkeit, Zellen, Gewebe und Organe zu regenerieren, ist in den verschiedenen Tiergruppen sehr unterschiedlich ausgebildet. Auch Altern und Tod gehören zum Entwicklungsprogramm.

Überblick

- 3.1 Fortpflanzung und Sexualität ... 183
- 3.2 Spermatogenese ... 199
- 3.3 Oogenese ... 202
- 3.4 Befruchtung ... 207
- 3.5 Eiorganisation ... 212
- 3.6 Furchung ... 216
- 3.7 Gastrulation ... 224
- 3.8 Grundorganisation des Embryos
und Bildung der Keimblätter ... 227
- 3.9 Organogenese ... 229
- 3.10 Larvalentwicklung und Metamorphose ... 233
- 3.11 Zellgenealogie ... 238
- 3.12 Das genetische Entwicklungsprogramm ... 241
- 3.13 Determination und Differenzierung ... 260
- 3.14 Zellwachstum und Proliferation ... 290
- 3.15 Regeneration, Transdetermination
und Transdifferenzierung ... 293
- 3.16 Altern und Tod ... 299

3.1 Fortpflanzung und Sexualität

□ Eine grundlegende Eigenschaft der Lebewesen besteht in ihrer Fähigkeit, sich selbst zu reproduzieren und damit fortzupflanzen. Unter Fortpflanzung versteht man die **Erzeugung von Nachkommen**. Fortpflanzung ist ein zyklischer Prozess, in dessen Verlauf die genetische Information an die folgenden Generationen weitergegeben wird.

3.1.1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung

□ Bei Einzellern (**Protisten**) ist die **ungeschlechtliche (asexuelle) Fortpflanzung** die normale Art der Vermehrung. Die Zelle teilt sich in zwei gleiche Tochterzellen (Abb. 3.1, Abb. 12.3 S. 677), wobei sie als Individuum aufhört zu existieren. Die beiden entstehenden Nachkommen sind, abgesehen von seltenen Mutationen, genetisch identisch und bilden einen Klon (S. 84).

Außer der **Zweiteilung** kommt v.a. bei parasitischen Protozoen (Trypanosomen, Sporozoen) die **Vielteilung** vor, bei der sich der Kern mehrfach teilt und auch bestimmte cytoplasmatische Organellen mehrfach repliziert werden. Doch schon bei Protisten (S. 675) wie *Chlamydomonas* gibt es auch die geschlechtliche Fortpflanzung (Abb. 3.3), die meist durch sich ändernde Umweltbedingungen ausgelöst wird.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung existiert auch bei vielzelligen Tieren (**Metazoen**), aber sie bildet hier eher die Ausnahme als die Regel. Bei Metazoen ist sie **polycytopogen**: Das neue Individuum stammt von mehreren Zellen ab. Bei manchen primitiven Metazoen entspricht die ungeschlechtliche Fortpflanzung einem Regenerationsvorgang. So können Süßwasserpolypen (*Hydra*) oder Strudelwürmer (*Planaria*) aus zufällig entstandenen kleinen Fragmenten wieder ganze Individuen regenerieren (S. 294) – ähnlich wie viele Pflanzen, bei denen ungeschlechtliche (vegetative) Fortpflanzung weit verbreitet ist. Andererseits werden z. B. bei Hydrozoen (S. 701) und Korallenpolypen spontan **Knospen** gebildet, aus denen neue Individuen ungeschlechtlich hervorgehen. Bei vielen Korallen bleibt außerdem das aus der Knospe entstehende Tier mit dem Elterntier verbunden: Es entsteht ein **Tierstock**. Gewisse Plattwürmer (z. B. *Stenostomum*) können sich durch **Querteilung** ungeschlechtlich fortpflanzen. Der Wurm gliedert sich in Fragmente, aus denen durch Regeneration neue Würmer entstehen. Auch Fortpflanzung durch vielzellige Dauerstadien findet man bei Tieren, z. B. bei Süßwasserschwämmen, die lange Trockenperioden als **Gemmulae** überstehen. Eine Gemmula besteht aus einer doppelwandigen Hülle, in der zahlreiche totipotente Zellen eingeschlossen sind. Gelangt die Gemmula wieder ins Wasser, keimt sie aus, und aus den totipotenten Zellen entsteht ein neuer Schwamm. Bei Plattwürmern wie Planarien, gibt es im Mesenchym des Körpers totipotente Stammzellen, sog. Neoblasten (S. 294), die sowohl die somatischen

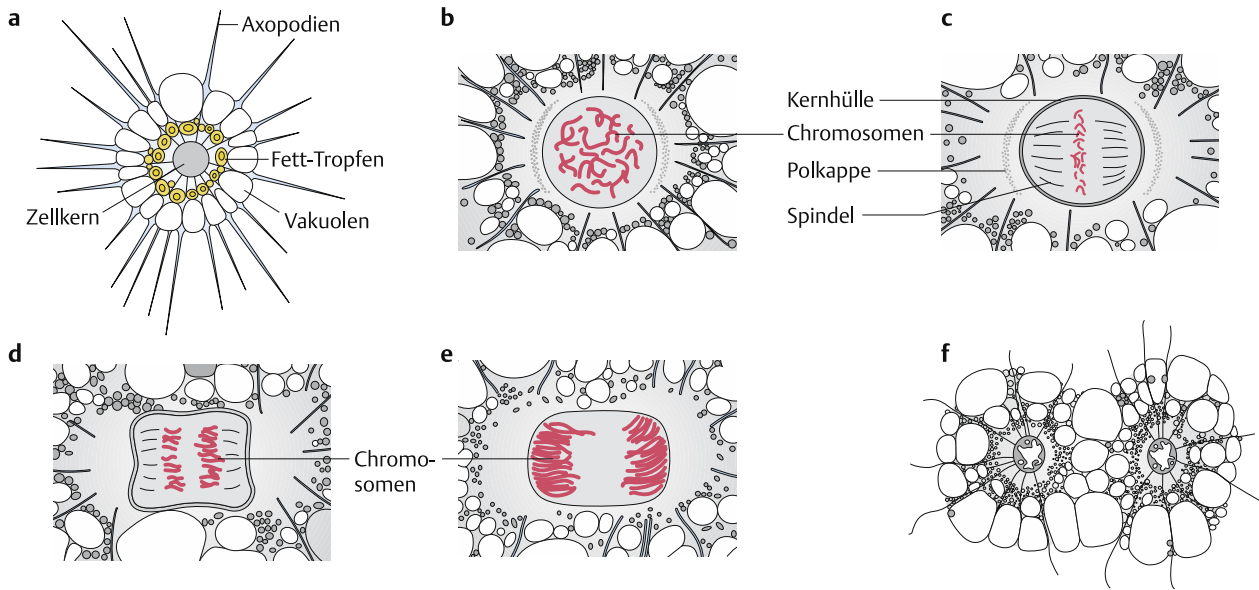


Abb. 3.1 Zellteilung beim Sonnentierchen (*Actinophrys sol*) (nach Belar). **a** Interphase: Der Zellkern ist umgeben vom Cytoplasma, das Fett-Tropfen und Vakuolen enthält und steife Axopodien ausbildet, die aus Mikrotubuli bestehen und als Schwebefortsätze und zur Nahrungsaufnahme dienen. Kerndurchmesser: ca. 10 μm . **b** Prophase: Die Chromosomen kondensieren und werden mikroskopisch sichtbar. **c** Metaphase: Die Kernhülle bleibt intakt. Die Spindel liegt innerhalb des Kerns. Außerhalb des Kerns bilden sich die beiden Polkappen, Centriolen fehlen. Die Chromosomen ordnen sich in der Äquatorialplatte an. **d** Anaphase: Die Chromosomen werden zu den Polen gezogen. **e** Telophase: Die Chromosomen sind an den Polen angekommen. **f** Cytokinese.

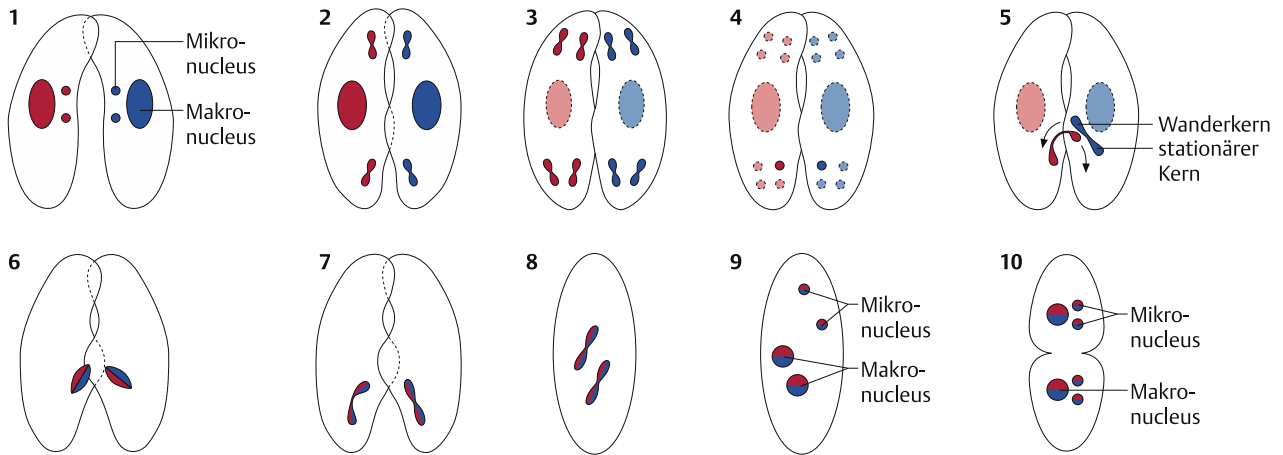
Körperzellen als auch die Keimzellen laufend ersetzen können. Bei höheren Tieren ist die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung jedoch weitgehend verloren gegangen, da die somatischen Zellen nicht mehr totipotent sind.

3.1.2 Geschlechtliche Fortpflanzung und Sexualität

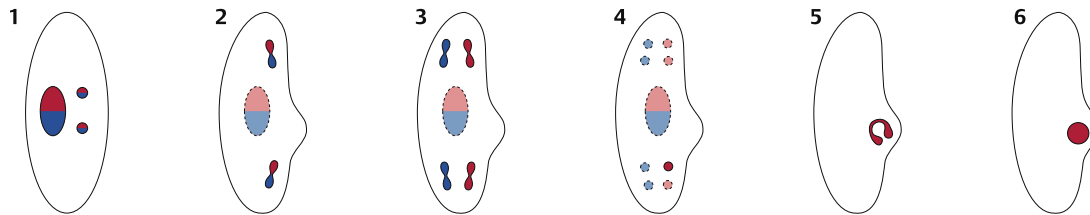
Sexualität beruht auf dem Auftreten verschiedener Geschlechter und führt zum Austausch von genetischem Material zwischen Individuen zweier Geschlechter. Bei der geschlechtlichen (sexuellen) Fortpflanzung ist dieser Austausch mit Vermehrung verknüpft; bei der Konjugation, z. B. bei Ciliaten findet der Austausch von Genmaterial ohne gleichzeitige Vermehrung statt.

Sexualität trat schon früh in der Evolution bei Bakterien und einzelligen Eukaryoten auf. Bei Bakterien wird während der **Konjugation** genetisches Material ausgetauscht, ohne dass es zur Vermehrung kommt. Sexualität und Vermehrung sind also nicht unbedingt gekoppelt. Sexualität ohne Vermehrung gibt es auch bei Ciliaten (Abb. 3.2a). Ciliaten sind zwar Einzeller, zeigen jedoch eine Differenzierung in zwei Typen von Zellkernen, einen **Makro-** und einen **Mikronucleus**. Der Makronucleus ist polyploid und nur während der Interphase aktiv. Die Hauptfunktion des diploiden Mikronucleus besteht dagegen in der Übertragung der genetischen Information bei der asexuellen Fortpflanzung und bei der sexuellen Konjugation. Der Makronucleus wird deshalb auch als **vegetativer**, der Mikronucleus als **generativer Kern** bezeichnet. In der Abb. 3.2a ist der Vorgang der Konjugation für *Paramecium aurelia* – eine Species, die einen Makro- und zwei Mikronuclei aufweist – dargestellt.

a Konjugation



b Autogamie



Im Verlauf der Konjugation legen sich zwei Individuen aneinander und bilden eine Cytoplasmabrücke aus. Die diploiden Mikronuclei durchlaufen die Meiose und bilden vier haploide Kerne, von denen nur einer pro Zelle erhalten bleibt, während sich die übrigen Kerne und der Makronucleus auflösen und degenerieren. Der verbleibende haploide Kern teilt sich mitotisch in einen **stationären Kern** und einen **Wandkern**. Der Wandkern dringt über die Cytoplasmabrücke in die Partnerzelle ein und fusioniert mit deren stationärem Kern zum diploiden Zygotenkern. Durch zwei weitere Kernteilungen entstehen vier diploide Tochterkerne, von denen zwei zum Makronucleus fusionieren, während die beiden anderen zu diploiden Mikronuclei werden.

Das **Ergebnis der Konjugation** ist der gegenseitige Austausch von genetischem Material, bei dem sich zwei Genome in den Tochterzellen vereinigen, ohne dass es dabei zur Vermehrung kommt. Konjugation erfolgt nur zwischen Individuen verschiedenen **Paarungstyps**. Die Paarungstypen entsprechen bis zu einem gewissen Grad den beiden Geschlechtern höherer Metazoen. Während es bei *Paramecium aurelia* in Analogie zu den beiden Geschlechtern nur zwei Paarungstypen gibt, findet man bei anderen Paramecien-Arten 4 oder 8 verschiedene Paarungstypen. Die unterschiedlichen Paarungstypen verhindern die Konjugation von Zellen des gleichen Klons und führen dazu, dass die Ex-Konjuganten heterozygot sind. Die Konjugation führt deshalb zu genetischer Rekombination. Da er-

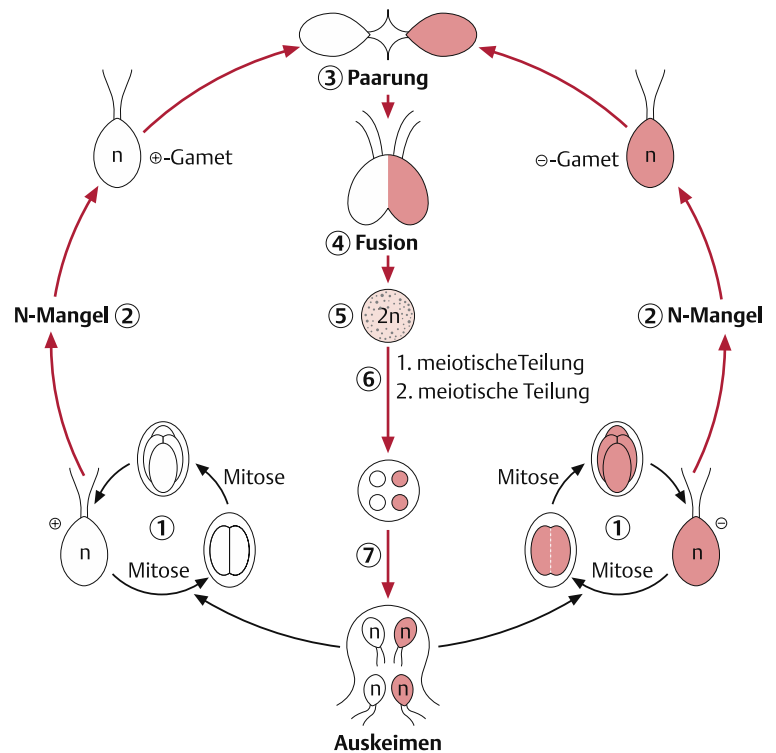
Abb. 3.2 Konjugation und Autogamie bei *Paramecium aurelia*.

a Konjugation: 1 Zwei Zellen verschiedenen Paarungstyps legen sich aneinander. 2 Die Mikronuclei durchlaufen die Meiose I, der Makronucleus beginnt sich aufzulösen. 3 Meiose II, der Makronucleus beginnt sich aufzulösen. 4 Je 7 von den 8 haploiden Kernen degenerieren. 5 Die haploiden Kerne teilen sich in einen stationären Kern und einen Wandkern, der über eine Cytoplasmabrücke in die Partnerzelle wandert. 6 Kernfusion. 7 1. Mitose des Zygotenkerns. 8 Trennung der Partnerzelle und 2. Mitose. 9 Zwei Makro- und zwei Mikronuclei. 10 Zusätzliche Teilung der Mikronuclei und anschließende Zellteilung.

b Autogamie: 1–4 Wie bei der Konjugation, aber ohne Partnerzelle. 5 Teilung des haploiden Kerns. 6 Fusion der Schwesterkerne zum isozygot-diploiden Kern.

Abb. 3.3 Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung beim Flagellaten *Chlamydomonas reinhardtii*.

1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung der haploiden Zellen (n) durch Mitose (schwarze Pfeile). 2–7 Geschlechtliche Fortpflanzung (rote Pfeile). 2 Bildung von Gameten des Plus- und Minus-Paarungstyps bei Stickstoffmangel. 3 Paarung und 4 Fusion von Zellen verschiedenen Paarungstyps. 5 Bildung einer diploiden Zygote. 6 Meiose führt zur Bildung von vier haploiden Zellen, die 7 auskeimen und sich wieder ungeschlechtlich fortpflanzen können.



höhte genetische Variabilität die Überlebenschancen der Genträger in einer sich ändernden Umwelt erhöht, dient die Sexualität letztlich deren Erhaltung.

Paramecium kann jedoch auch einen anderen Sexualprozess, die **Autogamie** (Abb. 3.2b), durchlaufen, bei der umgekehrt die genetische Variabilität reduziert wird. Dieser Prozess entspricht weitgehend einer Konjugation, an der jedoch nur eine Zelle beteiligt ist. In Abwesenheit einer Partnerzelle fusioniert der Wanderkern mit dem genetisch identischen stationären Kern, so dass ein diploides Individuum entsteht, das homozygot für alle Gene (= isozygot) ist. Deshalb führt die Autogamie zur Elimination von rezessiven Letalmutationen. Ohne Autogamie könnten solche Mutationen in diploiden Organismen akkumulieren, während sie bei haploiden laufend eliminiert werden. Bei der normalen mitotischen Vermehrung (asexueller Fortpflanzung) ist *Paramecium* infolge der Polyploidie des Makronucleus gegen Mutationen „gepuffert“.

Bei der **geschlechtlichen (sexuellen) Fortpflanzung** werden **Gameten** (Keimzellen) beiderlei Geschlechtes, **Eier** und **Spermien** gebildet, die sich gegenseitig befruchten, d. h. miteinander fusionieren. Der Fusion der beiden Zellen folgt die Vereinigung der beiden haploiden Kerne (**Karyogamie**), so dass eine diploide **Zygote** entsteht. Aus dieser geht ein neues Individuum hervor, das die Genome der beiden Gameten in sich vereinigt.

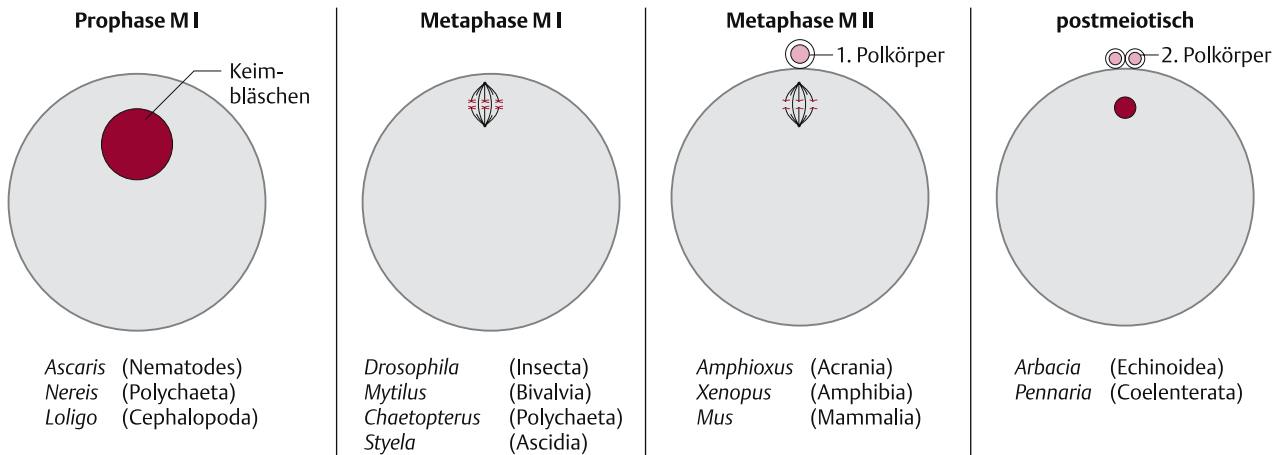


Abb. 3.9 Befruchtungszeitpunkt verschiedener Tierarten. M I = 1. meiotische Teilung, M II = 2. meiotische Teilung.

3.5 Eiorganisation

Das Ei besteht im Wesentlichen aus dem **Zellkern**, der den weiblichen haploiden Chromosomensatz enthält und dem **Eicytoplasma**, das als zusätzliche Besonderheit den Dotter und andere Reservestoffe enthält.

Wir alle sind aus einer Eizelle von weniger als einem Zehntelmillimeter Durchmesser entstanden, ein ernüchternder, aber auch faszinierender Gedanke. Die befruchtete Eizelle vermag durch Zellteilung und Differenzierung ein ganzes Lebewesen zu erzeugen, sie ist **totipotent**. Die Frage wo und wie die Information für die komplexen Entwicklungsvorgänge gespeichert ist, hat die Menschheit schon seit dem Altertum beschäftigt. Wie die moderne Genetik zeigen konnte, besitzt die befruchtete Eizelle ein vollständiges Genom, bestehend aus je einem väterlichen und mütterlichen Chromosomensatz. Doch wieviel Information enthält das Cytoplasma?

Die Eizelle ist auf ihre Funktion als Keimzelle spezialisiert und enthält in ihrem Cytoplasma Dotter und andere Reservestoffe für die zukünftige Embryonalentwicklung. Diese werden z. T. von somatischen Zellen produziert und im Eicytoplasma eingelagert, so dass die Eizellen zu den größten Zellen überhaupt gehören. Bei den meisten Eizellen ist die **Kern-Plasma-Relation**, das normalerweise konstante Verhältnis des Kernvolumens zum Volumen des Cytoplasmas, zugunsten des letzteren verschoben. Je nach Organismus ist die Architektur des Eicytoplasmas verschieden stark differenziert.

Im Gegensatz zu den Eiern der meisten Tiere sind die Eier der Braunalge *Fucus* unipolarisiert. Erst nach der Befruchtung wird die **Polarität des kugelförmigen Eies** festgelegt. Am einen Pol entsteht das Rhizoid, die „Wurzel“, am gegenüberliegenden Pol der Thallus, ein blattähnliches Gebilde. Die Polarität kann durch verschiedene äußere Faktoren wie Eindringen des Spermiums, einseitige Belichtung, Anlegen eines elektrischen Feldes und lokale Applikation ei-

nes Wachstumshormons ausgelöst werden. An der Stelle, an der das Spermium ins Ei eindringt, akkumulieren sich die Ca^{2+} -Kanäle in der Plasmamembran, was zu einem lokalen Einströmen von Ca^{2+} -Ionen aus dem umgebenden Meerwasser und damit zur Polarisierung führt. In der Nähe der Eintrittsstelle bildet sich die erste Rhizoidzelle, die durch eine Zellwand von der zukünftigen Thalluszelle abgegrenzt wird. Damit ist gleichzeitig die Hauptachse für die zukünftige Entwicklung festgelegt.

Bei den meisten Tieren weisen die Eier eine **animal-vegetative Polarität** auf. Im unbefruchteten Ei liegt der Kern meist in der Nähe des animalen Pols, während der Dotter und andere cytoplasmatische Bestandteile mit höherer Dichte am vegetativen Pol angereichert sind.

Die **Animal-Vegetativ-Achse** entspricht bei vielen Invertebraten der antero-posterioren Achse des sich entwickelnden Embryos, bei anderen Tiergruppen, wie z. B. den Fischen, der dorso-ventralen Achse. Bei Seeigeln und Mollusken besteht eine Korrelation zwischen der Lage der Eizelle im Ovar und der Eipolarität: Die Verbindungsstelle zwischen Oocyte und Ovarepithel wird zum vegetativen Pol. Bei den Oocyten der Säugetiere, die vollständig von Follikelzellen umgeben sind, gibt es dagegen keine Beziehung zwischen der räumlichen Anordnung im Ovar und der späteren Polarität. Bei Insekten und Tintenfischen können bereits im unbefruchteten Ei die drei Körperachsen (anterior-posterior, dorsal-ventral und links-rechts) festgelegt sein. So wird z. B. bei *Drosophila* die Polarität von der Mutter auf das sich entwickelnde Ei übertragen. Der kopfwärts gelegene Pol des Eies wird zum Vorderpol, die dorsale Seite des Eies entspricht der Dorsalseite des Muttertieres etc.

Anhand von Mutationen bei *Drosophila* kann gezeigt werden, dass die **Polarität des Eies** durch mütterliche Gene bestimmt wird. Bei der Mutante *dicephalic (dic)*, die einen Maternaleffekt zeigt, entstehen abnorme bipolare Eikammern, in denen die 15 Nährzellen nicht am Vorderpol des Eies lokalisiert, sondern auf beide Pole verteilt sind. Aus solchen bipolaren Follikeln entstehen **bipolare Eier** mit zwei Vorderpolen (ohne Hinterpol), aus denen sich janusköpfige Embryonen entwickeln. Das Normalgen *dic⁺* wird sowohl in den Zellen der Keimbahn (Ei und Nährzellen) als auch in den somatischen Follikelzellen benötigt, um eine normale Polarität zu garantieren. Schon am unbefruchteten Ei lassen sich die drei Körperachsen aufgrund der äußeren Form und Struktur der Eischalen erkennen. Das Eicytoplasma enthält am Hinterpol das sog. Keimplasma, mit seinen charakteristischen RNA-haltigen Polgranula (Box 3.3 S. 267). Die Festlegung der dorso-ventralen Polarität im Eifollikel wird ebenfalls durch Maternaleffekt-Gene kontrolliert.

Selbst bei Eiern mit hochentwickelter Eiarchitektur wie bei Fliegen und Tintenfischen beschränkt sich die räumliche Information im Eicytoplasma, die sog. **Positionsinformation**, im Wesentlichen auf die Körperachsen und die Lokalisation der Keimzellen (S. 266). Der genauere Bauplan des Embryos wird erst später unter dem Ein-

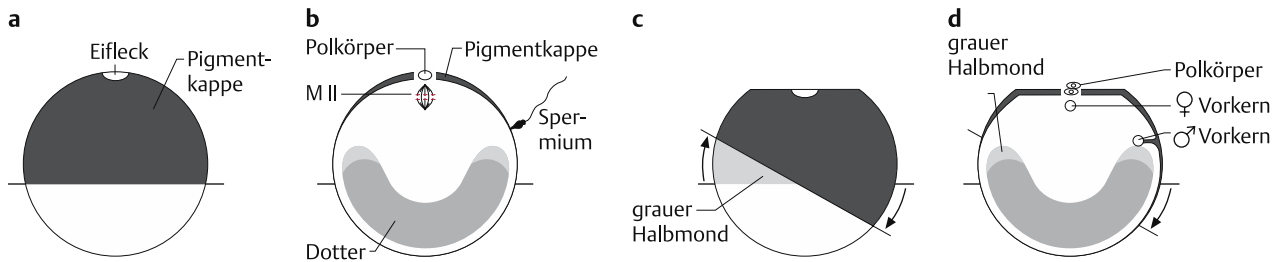


Abb. 3.10 Umlagerungen des Eicytoplasmas nach der Befruchtung. Bildung des grauen Halbmondes beim Froschei (*Rana*). Animaler Eipol oben, vegetativer Eipol unten. Die Pfeile deuten die Umlagerung des Cytoplasmas an. **a** Unbefruchtetes Ei. **b** Befruchtung (Schnitt). **c** Befruchtetes Ei. **d** Bildung des grauen Halbmondes (Schnitt).

fluss der zygotischen Gene festgelegt (S. 242). Die Eipolarität stellt an sich keinen Sonderfall dar. Viele Zellen wie z. B. Epithelzellen sind polar aufgebaut, und bei vielen Protozoen lassen sich auch die drei Hauptachsen an der einzelnen Zelle klar erkennen. Sowohl bei Protozoen als auch bei der Eizelle kommt bei Polarität und Formgebung dem Cortex, der Rindenschicht des Cytoplasmas, eine besondere Bedeutung zu, da die Lokalisation von Membranbestandteilen und die Formgebung auf der Verankerung des Cytoskelettes in der Plasmamembran beruhen.

■ Unmittelbar nach der Befruchtung, im ersten Zellzyklus, kommt es bei den Eiern verschiedener Tiergruppen zu **Umlagerungen** von Bestandteilen **des Eicytoplasmas**, die zur Festlegung der Körperachsen führen.

Das Froschei mit seinem dunkelpigmentierten Animal- und seinem hellen Vegetativpol ist vor der Befruchtung radiärsymmetrisch (Abb. 3.10). Durch das Eindringen des Spermiums wird die radiäre Symmetrie aufgehoben und die Dorso-Ventralachse festgelegt. Infolge des Spermaeintritts kommt es zu einer **Umlagerung des Eicytoplasmas**, wobei sich das äußere corticale Cytoplasma um etwa 30° gegenüber dem inneren Cytoplasma verschiebt (Abb. 3.10). Diese Bewegung wird durch Mikrotubuli verursacht, die zwischen diesen beiden Schichten liegen. Durch die Verschiebung der Pigmentkappe entsteht auf der dem Spermaeintritt gegenüberliegenden Seite eine graue, halbmondförmige Zone, der **graue Halbmond**. Diese Cytoplasmaverlagerungen sind für die spätere Organisation des Embryos unerlässlich. Die erste Furchungsteilung verläuft meridional ungefähr durch die Spermaeintrittsstelle. Der Meridian durch die Spermaeintrittsstelle und die beiden Pole entspricht der ventralen Mittellinie. Der gegenüberliegende Meridian, der den grauen Halbmond halbiert, wird zur dorsalen Mittellinie. Damit ist auch die Bilateralität des Embryos festgelegt.

Zur Untersuchung der **Cytoplasmabewegungen** sind die Eizellen von Manteltieren der Gattung *Styela* besonders geeignet, da sie in ihrer Rindenschicht gelb oder orange gefärbte Pigmentgranula enthalten. Die von Conklin (1905) in einer klassischen Arbeit beschriebenen Vorgänge sind in Abb. 3.11 wiedergegeben. Das reife Ei ist in der Metaphase der ersten meiotischen Teilung arretiert und von einem Chorion und zwei Schichten von Follikelzellen umgeben. Im **Eicytoplasma** lassen sich **drei Zonen** klar unterscheiden: Der gelbe

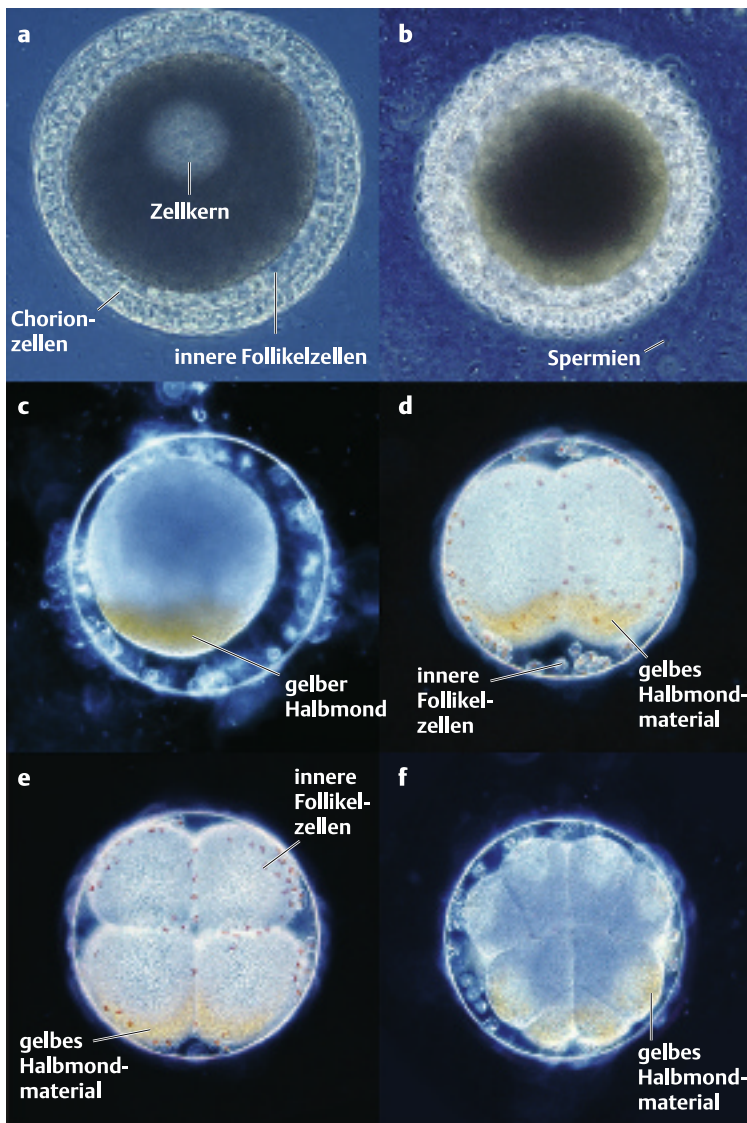


Abb. 3.11 Die Bildung des gelben Halbmondes beim Ascidienei (*Styela plicata*). **a** Oocyte mit Keimbläschen (Kern). **b** Unbefruchtetes Ei. Gelbe Granula über den Eicortex verteilt. **c** Nach der Befruchtung Bildung des gelben Halbmondes am vegetativen Pol. **d** 2-Zellstadium. **e** 4-Zellstadium. **f** 16-Zellstadium (LM-Aufnahmen: Gehring).

Cortex, der im Inneren gelegene graue Dotter und eine Zone klaren Cytoplasmas, das bei der Auflösung der Kernmembran aus dem „Keimbläschen“ (Eikern) freigesetzt wird. Nach dem Eindringen des Spermiums strömt der gelbe Cortex zum vegetativen Pol, wobei auch die inneren Follikelzellen (Testazellen) mittransportiert werden. Dies deutet daraufhin, dass es sich um einen „Capping“-Vorgang handelt, wie er z. B. auch bei Lymphocyten infolge der Kreuzvernetzung von Membranproteinen (S.9) auftritt. Auch das klare Cytoplasma wird zum vegetativen Pol verlagert und verdrängt dort den Dotter. In einer zweiten Phase verschiebt sich das gelbe Cytoplasma unter dem Einfluss des Spermakerns in die subäquatoriale Region. Die Centriolen des Spermiums induzieren die Bildung eines

Asters von Mikrotubuli. Der Kern bewegt sich in Richtung des Äquators, wobei der gelbe Cortex und das klare Cytoplasma mitbewegt werden. Dadurch entsteht der **gelbe Halbmond**, der durch die erste Furchungsteilung genau halbiert wird. In den folgenden Teilungen wird das gelbe Cortexmaterial bilateralsymmetrisch bestimmten Zellen zugeteilt, die sich später zu Muskel- und Mesenchymzellen differenzieren (Abb. 3.13). Man nimmt deshalb an, dass das gelbe Cortexmaterial **cytoplasmatische Determinanten** enthält, die das Entwicklungsschicksal der Zellen bestimmen, in die sie eingeschlossen werden. Die erste Phase der cytoplasmatischen Umlagerung ist für die nachfolgende Gastrulation unerlässlich. Bei *Ciona* ist eine messenger-RNA, *macho-1*, identifiziert worden, die für einen Transkriptionsfaktor der Zinkfingerfamilie codiert und im unbefruchteten Ei am vegetativen Pol lokalisiert ist. Nach der Befruchtung wird die *macho-1*-mRNA wie der gelbe Halbmond bei *Styela* in dorsaler Richtung transportiert. Im 8-Zellstadium ist sie präzise innerhalb der B4.1-Zelle lokalisiert, aus der primäre Muskelzellen hervorgehen. Ob es sich dabei um die Muskeldeterminante selbst handelt oder einen Transkriptionsfaktor, der die Muskeldeterminante aktiviert, ist noch nicht gezeigt worden.

3.6 Furchung

Die Furchung führt von einem einzelligen zu einem organisierten vielzelligen Lebewesen. Dabei wird das große Eicytoplasma durch eine **rasche Folge von Mitosen** in kleinere Furchungszellen (**Blastomeren**) unterteilt. Die Furchung kann bei den einzelnen Organismengruppen auf unterschiedliche Art und Weise erfolgen. Man unterscheidet holoblastisch radiär, holoblastisch bilateral, meroblastisch, meroblastisch superfiziell, meroblastisch discoidal sowie die Spiralfurchung.

Da in dieser Phase kein Wachstum stattfindet und das Volumen des Embryos konstant bleibt, steigt die **Kern-Plasma-Relation** an. Das Kernvolumen (bzw. die Masse des Chromatins) nimmt im Verhältnis zum Volumen des Cytoplasmas zu, bis der für somatische Zellen charakteristische Wert erreicht ist. Beim Krallenfrosch *Xenopus* werden innerhalb von 43 Stunden ca. 37 000 Zellen gebildet. Unmittelbar nach der Mitose beginnen die Zellen mit der DNA-Synthese des nächsten Zellzyklus. Erst nach dem Erreichen der richtigen Kern-Plasma-Relation verlangsamt sich der Zellzyklus (durch das Auftreten der G1- und G2-Phase) und die Transkription des zygotischen Genoms setzt ein. Das **Furchungsmuster** wird einerseits durch die Menge des gespeicherten Dotters geprägt, andererseits durch diejenigen Faktoren, die die Orientierung der Teilungsspindel beeinflussen. Organismen mit ähnlichem Bauplan können daher ganz verschiedene Furchungsmuster haben; die grundlegenden Steuerungsprozesse sind aber ähnlich.

Die Menge des im Ei gespeicherten Dotters hängt vom Entwicklungsmodus der betreffenden Art ab. Bildet diese ein Larvenstadium

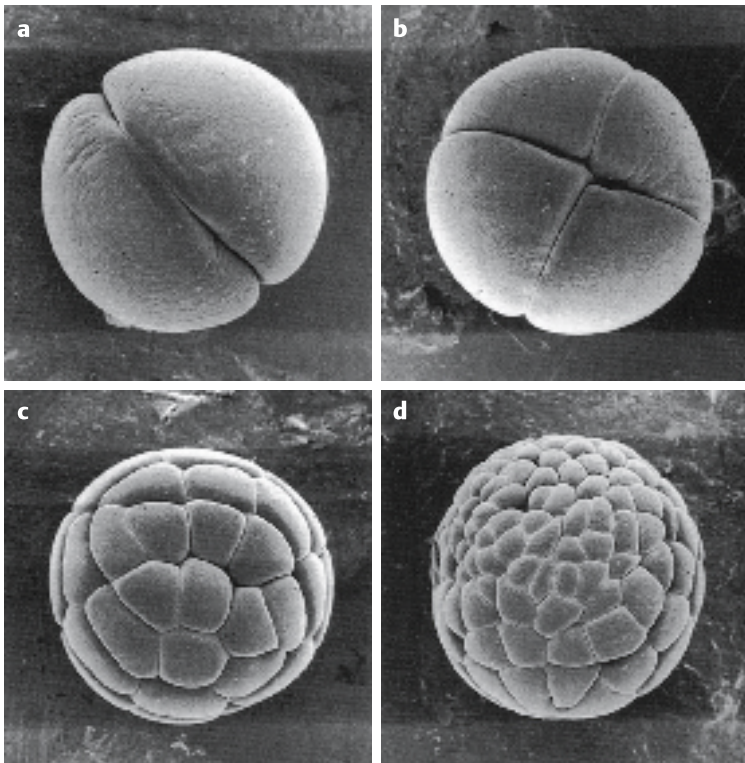


Abb. 3.12 Furchung des Amphibienkeimes (*Pleurodeles*). Ansicht vom animalen Pol (REM-Aufnahme: Shi). **a** 2-Zellstadium, meridionale Furchung. **b** 4-Zellstadium, meridionale Furchung. **c** 32-Zellstadium. **d** Frühes Blastulastadium, die Zellen am animalen Pol sind kleiner als diejenigen am vegetativen Pol. Eidurchmesser ca. 1 mm.

aus, das zur frühen Nahrungsaufnahme befähigt ist, sind die Eier relativ dotterarm. Das trifft z. B. für unsere einheimischen Frösche zu. Bei gewissen tropischen Froscharten dagegen, die kein Kaulquappenstadium bilden, sind die Eier sehr dotterreich. Eine Sonderstellung nimmt der Säugetierembryo ein, dessen Nahrungszufuhr über die Plazenta erfolgt, so dass er keinen Dottervorrat benötigt. Eierlegende Säugetiere (S. 847) haben dagegen wie ihre Reptilien-Vorfahren noch dotterreiche Eier. Eier mit wenig Dotter furchen **holoblastisch**, d. h. die Furche schnürt das Ei ganz durch, während die Furchung bei sehr dotterreichen Eiern unvollständig, **meroblastisch**, erfolgt.

Furchung bei Amphibien: Die Furchung der Eier von Amphibien ist holoblastisch und radiär (Abb. 3.12). Die Furche der ersten Zellteilung verläuft meridional etwa durch die Eintrittsstelle des Spermiums (S. 214). Die Zellteilung besteht aus Kernteilung (**Karyokinese**) und Teilung des Cytoplasmas (**Cytokinese**). Karyokinese und Cytokinese können entkoppelt werden, z. B. in der Frühentwicklung der Insekten (s. u.) oder durch Inhibitoren. Spindelgifte wie Colchicin blockieren selektiv die Kernteilung, während die Cytokinese von Cytochalasin (S. 24) gehemmt wird, ohne die Karyokinese direkt zu beeinflussen. Bei der Furchung bildet sich im Cortex ein aus Actinfilamenten und Myosin bestehender **kontraktiler Ring** (Abb. 3.12a), der durch Kontraktion, die zuerst am dotterarmen Animalpol ein-

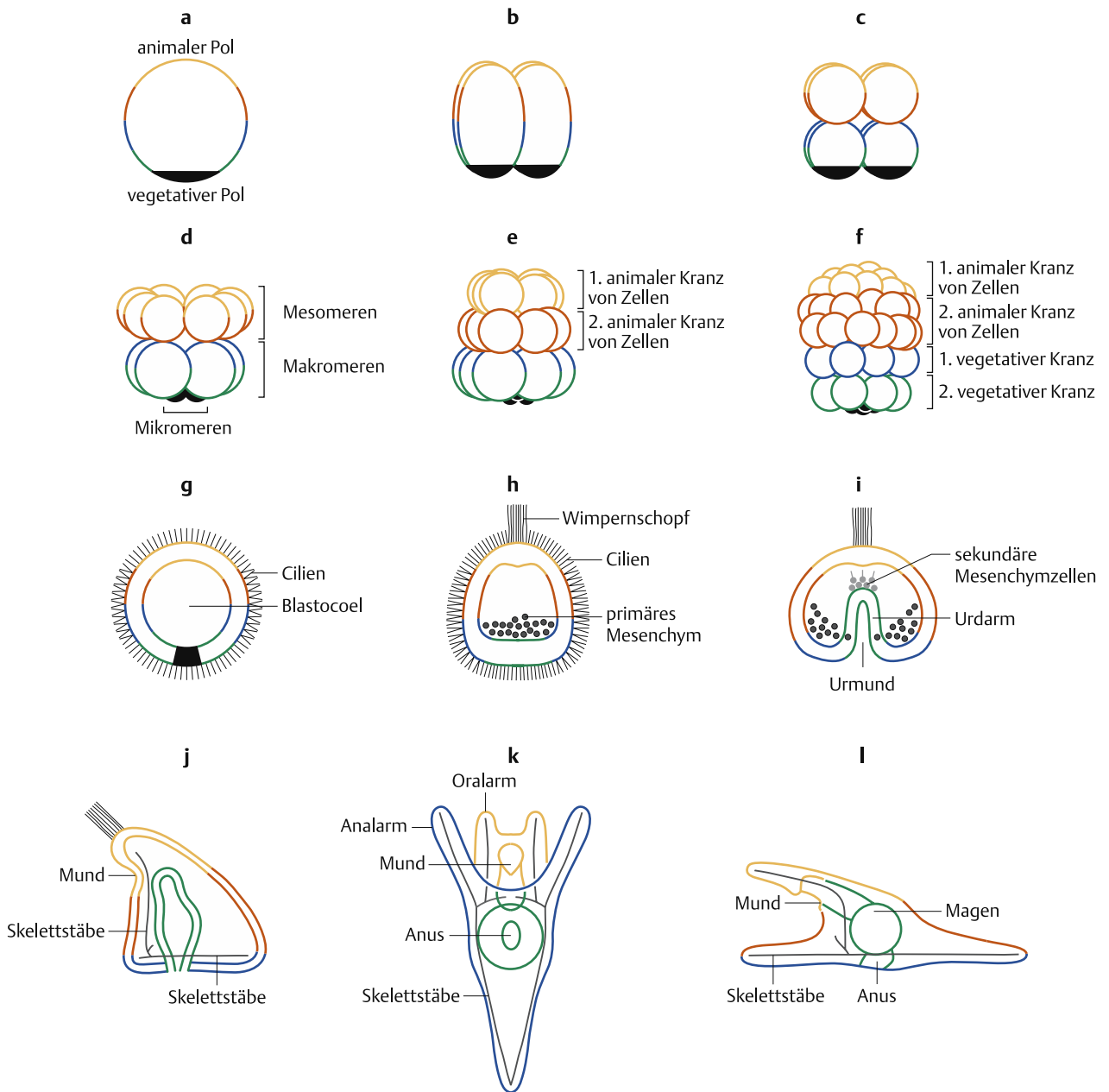


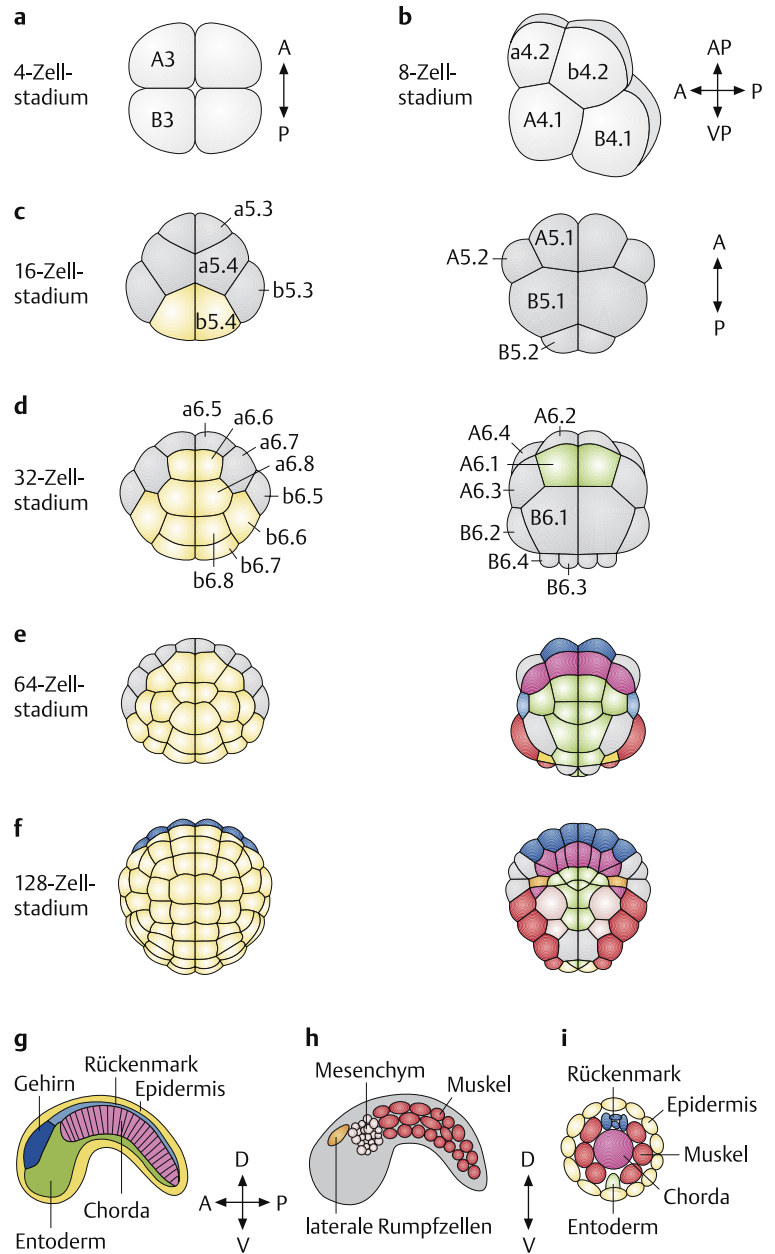
Abb. 3.13 Frühentwicklung beim Seeigel *Paracentrotus lividus* (schematisch, nach Hörstadius). **a** Ei. **b** 4-Zellstadium. **c** 8-Zellstadium. **d** 16-Zellstadium. **e** 32-Zellstadium. **f** 64-Zellstadium. **g** Blastula mit Blastocoel und Cilien. **h** Blastula nach Bildung des primären Mesenchyms und des Wimpernschopfes. **i** Gastrula mit Urmund und Urdarm, von dem die sekundären Mesenchymzellen auswandern. **j** Pristimastidium mit Skelettstäbchen und Mundbucht. **k** Pluteus-Larve von der Analseite. **l** Seitenansicht des Pluteus.

setzt, das Ei allmählich durchschnürt. Die zweite Furche verläuft ebenfalls meridional, die dritte jedoch äquatorial. Die Furchung der dotterreichen Vegetativhälfte erfolgt stets etwas verzögert. Die vegetativen Zellen sind größer als diejenigen am Animalpol. Im 32-Zellstadium bildet der Embryo eine Zellkugel, die wegen ihres brombeerartigen Aussehens als **Morula** bezeichnet wird. Aus der Morula entsteht, durch fortgesetzte Zellteilung und Sekretion von Flüssigkeit ins Innere des Embryos eine Hohlkugel, die **Blastula**. In diesem Stadium, das als **Blastulatränsition** bezeichnet wird, hat die Kern-Plasma-Relation wieder den Normalwert erreicht, und die Transkription des zygotischen Genoms setzt ein. Das Entwicklungsschicksal der Furchungszellen wird erst bei der darauf folgenden Gastrulation festgelegt.

Furchung bei Seeigeln: Auch die dotterarmen Eier der Seeigel furchen sich holoblastisch und radiär. Die Animal-Vegetativ-Achse lässt sich bereits beim unbefruchteten Ei erkennen (Abb. 3.13). Die Polkörper werden stets am Animalpol ausgestoßen. Die Spermien können an einer beliebigen Stelle ins Ei eindringen. Die Frühentwicklung von *Paracentrotus* ist in Abb. 3.13 schematisch dargestellt. Die ersten beiden Furchungen sind meridional, und die dritte ist wie bei den Amphibien äquatorial. Die vierte Furchung verläuft nur in der animalen Hälfte meridional und führt dort zu acht **Mesomeren**, während sich die Vegetativhälfte horizontal furcht und in vier **Makro-** und vier **Mikromeren** teilt. Dabei wird den Mikromeren das Cytoplasma des vegetativen Eipols zugeteilt, was ihr weiteres Entwicklungsschicksal festlegt. Das Schicksal der übrigen Blastomeren wird dagegen durch Wechselwirkungen zwischen den Zellen (S. 239) bestimmt.

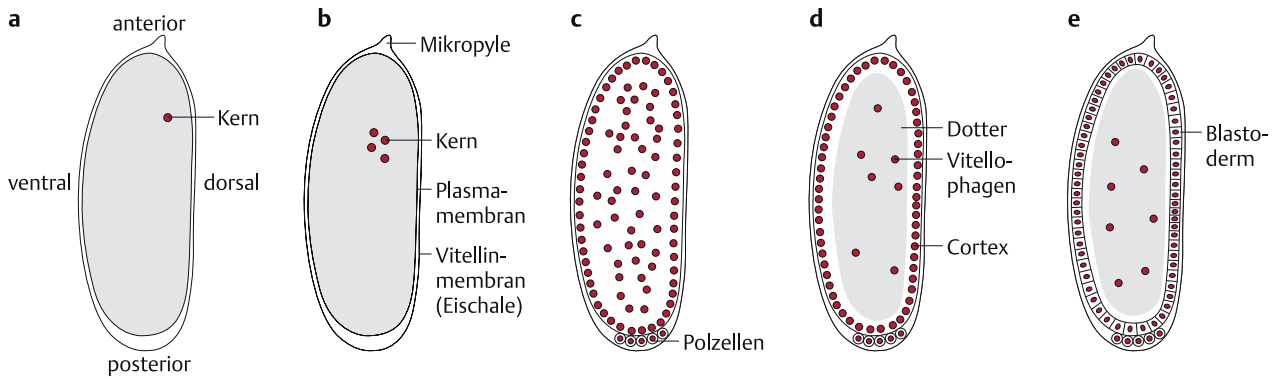
Furchung bei Ascidien: Bei Ascidien (Abb. 3.14) erfolgt die Furchung holoblastisch und bilateral, wobei die erste Furche in der Symmetrieachse des zukünftigen Embryos liegt. Das Furchungsmuster ist von Individuum zu Individuum konstant. Bei jeder Furchungsteilung segregieren die Blastomeren entsprechend ihrem Entwicklungsschicksal. Der konstante Zellstammbaum erlaubt es, das Entwicklungsschicksal einer bestimmten Blastomere genau vorauszusagen. Dabei ist die Abstammung (Herkunft) einer Zelle entscheidend, während Wechselwirkungen zwischen den Zellen eine eher untergeordnete Rolle spielen. Das wird besonders deutlich bei der Bildung der Muskel- und Mesenchymzellen. Das gefärbte Cytoplasma, das nach der Befruchtung den gelben Halbmond gebildet hat, wird bei den Furchungsteilungen stets denjenigen Zellen zugeteilt, die später die Muskelzellen des Schwanzes der kaulquappenähnlichen Larve sowie bestimmte Mesenchymzellen bilden. Diese Art der Entwicklung wird als **Mosaikentwicklung** bezeichnet. Es differenzieren sich jedoch nicht alle Zellen rein herkunftsgemäß. Für einige Zellen wie die von Ocellus und Statolith ist ortsgemäße Differenzierung, die auf Wechselwirkungen zwischen Zellen beruht, nachgewiesen worden.

Abb. 3.14 Frühentwicklung der Ascidien (*Ciona intestinalis*) (nach Satoh). **a–i Furchungsstadien.** **a** 4-Zellstadium, **b** 8-Zellstadium, **c** 16-Zellstadium, **d** 32-Zellstadium, **e** 64-Zellstadium, **f** 128-Zellstadium **g** Gehirn, **h** Mesenchym, **i** Rückenmark. **a, c–f** links: Ansicht vom animalen Pol, rechts: Ansicht vom vegetativen Pol. **b** Lateralansicht des 8-Zellstadiums. **g, h** Lateralansicht des Schwanzknospenstadiums, Sagittalschnitte. **i** Querschnitt durch den Schwanz. Jede Blastomere wird mit einem Buchstaben und mit Zahlen identifiziert. Das Furchungsmuster ist bilateralsymmetrisch und konstant. Die Farbe der Zellen reflektiert den Determinationszustand. Vom Zeitpunkt der Färbung an, ist das Entwicklungsschicksal der betreffenden Zelle festgelegt. Gelb = Epidermis, dunkelblau = Gehirn, hellblau = Rückenmark, rot = Muskel, hellrot = Mesenchym, rosa = Chorda, grün = Entoderm



Neben der radiären und bilateralen holoblastischen Furchung gibt es noch die **Spiralfurchung**, die für Anneliden und Mollusken (außer Tintenfischen) charakteristisch ist (Abb. 12.44b S. 716). Dabei stehen die Furchungsspindeln in einem schiefen Winkel zur Animal-Vegetativ-Achse, so dass die Blastomeren spiralförmig gegeneinander versetzt sind.

Furchung bei Insekten: Die dotterreichen Eier der Insekten furchen sich nur an der Oberfläche, was als **meroblastisch superfiziell** be-



zeichnet wird. Die Frühentwicklung von *Drosophila* (Abb. 3.15) ist durch synchrone Kernteilungen ohne Cytokinese charakterisiert. Der Zygotenkern teilt sich in 2, 4, 8, 16 etc. Furchungskerne ohne Cytokinese, so dass ein **Syncytium** von zahlreichen Kernen in einem gemeinsamen Cytoplasma entsteht. Im 256-Kernstadium beginnen die Kerne aus dem dotterreichen Innern des Eies an die Oberfläche zu wandern. Die eigentliche Furchung setzt erst im 512-Kernstadium ein und beginnt mit der Abschnürung von 12–16 sog. **Polzellen** – den späteren *Urkeimzellen* – am Hinterpol des Eies. Die übrigen Kerne reihen sich im corticalen Cytoplasma an der Eioberfläche auf, wo sie noch vier weitere synchrone Teilungen durchlaufen. Die Dauer des Kernzyklus beträgt nur etwa 9 min. Ein Teil der Kerne, die sog. Vitellophagen, bleiben im Dotter zurück und werden polyploid. Nach 13 Kernteilungen werden von der Peripherie her Plasmamembranen gebildet, die die Kerne gegeneinander abgrenzen. Dadurch entsteht ein einschichtiges **Blastoderm** aus etwa 6 000 Zellen.

Der Stammbaum der Furchungskerne kann mit Hilfe von **Gynandern** analysiert werden. Gynander (S. 192) sind genetische Mosaiken, die bei *Drosophila* durch den Verlust eines der beiden X-Chromosomen in den frühen Kernteilungen entstehen. Der Verlust der X-Chromosomen während der 2. Kernteilung (in beiden Tochterkernen) führt zu einem Tier, das je zur Hälfte aus weiblichen (XX-) und männlichen (X0-) Zellen besteht. Die Verteilung der beiden Zelltypen im Blastoderm ist weitgehend zufällig. Die Kerne werden zwar nicht völlig durcheinander gemischt, aber die Trennungslinie zwischen männlichen und weiblichen Arealen verläuft zufällig. Daraus können wir schließen, dass die Wanderung der Kerne an die Eioberfläche zufällig erfolgt. Die Herkunft der Furchungskerne bei der Blastodermbildung ist somit unbestimmt und für das spätere Entwicklungsschicksal irrelevant. Das Entwicklungsschicksal hängt vom Ort ab, an dem ein Furchungskern den Cortex erreicht, nicht von seiner Herkunft. Am Hinterpol bildet er eine Urkeimzelle, am Vorderpol dagegen eine Zelle der Kopfregion.

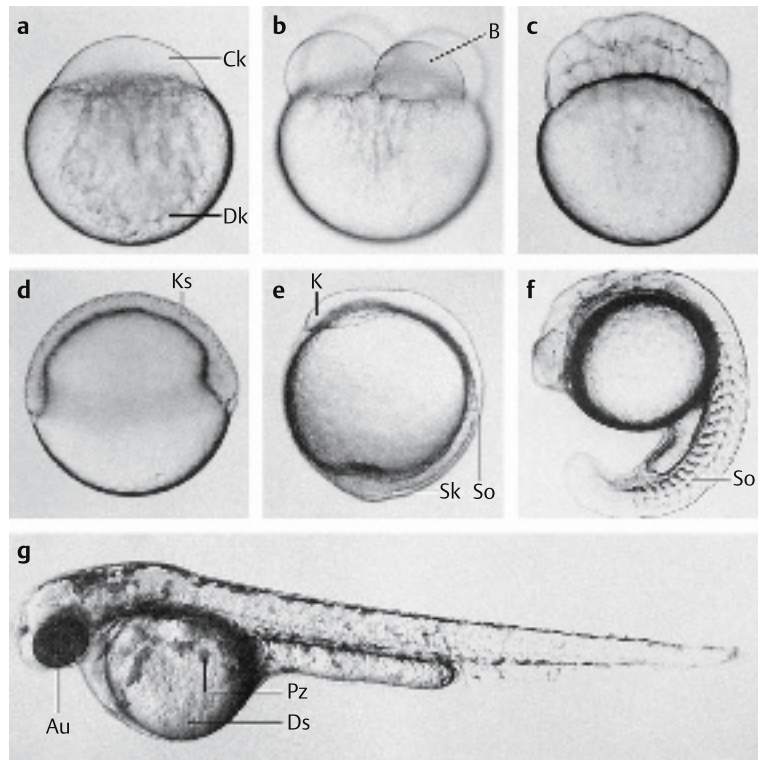
Furchung bei Tintenfischen, Fischen, Reptilien und Vögeln: Die Furchung der dotterreichen Eier von Fischen, Reptilien, Vögeln und Tintenfischen erfolgt **meroblastisch** und **discoidal**. Sie beschränkt

Abb. 3.15 Frühentwicklung von *Drosophila*.

a Befruchtetes Ei. **b** 4-Kernstadium. **c** 512-Kernstadium. Bildung von Polzellen. **d** 11. Kernteilungszyklus: ca. 1500 Kerne wandern in den Cortex, ein Teil bleibt als Vitellophagenkerne im Dotter zurück. **e** Blastodermstadium: Bildung von Zellmembranen und superfizielle Furchung führt zur Bildung des Blastoderms. Die Blastodermzellen stehen über Cytoplasmakanäle mit dem Dotter in Verbindung.

Abb. 3.16 Frühe Embryonalentwicklung beim Zebrafisch (*Danio rerio*) (nach Nüsslein-Volhard). **a** Befruchtetes Ei mit Cytoplasmakappe und Dotterkugel. **b** 4-Zellstadium, nur die Cytoplasmakappe wird gefurcht. **c** 64-Zellstadium. **d** Keimscheibe (Schild). **e** 1-Somitenstadium. **f** 20-Somitenstadium. **g** Geschlüpfte Larve.

Au = Auge, B = Blastomeren (Furchungszellen), Ck = Cytoplasmakappe, Dk = Dotterkugel, Ds = Dottersack, K = Kopfanlage, Ks = Keimscheibe, Pz = Pigmentzelle, Sk = Schwanzknospe, So = Somite (Ursegment).



sich auf ein scheibenförmiges Areal, das als Keimscheibe am animalen Pol auf der Dotterkugel sitzt, die nicht gefurcht wird. Die Frühentwicklung lässt sich beim transparenten Embryo des Zebrafisches (*Brachydanio rerio*) besonders gut verfolgen (Abb. 3.16). Nach der Befruchtung trennt sich das Cytoplasma vom Dotter und bildet am animalen Pol eine Kappe, in der die Furchungsteilungen etwa alle 15 Minuten erfolgen. Innerhalb von etwa 3 Stunden entsteht das Blastoderm, das aus etwa 1000 Zellen besteht, die auf einer großen Dotterzelle sitzen. Nach der 10. Furchungsteilung ist die Cytokinese der vegetativen Zellen am Rande des Blastoderms unvollständig und die Kerne besiedeln die Dotterzelle, die nun zum vielkernigen Syncytium wird. Das Blastoderm breitet sich über die Dotterkugel aus, ein Vorgang, der als **Epibolie** bezeichnet wird. Wenn sich die Keimscheibe bis zum Äquator ausgebreitet hat (50% Epibolie), beginnt die **Gastrulation**: Die Zellen am Rande der Keimscheibe wandern ins Innere und konvergieren auf der Dorsalseite, wo sie die Achsenorgane des Embryos bilden. Nach ca. 10 Stunden sind Kopffortsatz und Schwanzknospe gebildet und der erste Somite (Ursegment) deutet den Beginn der Körpersegmentierung an (Abb. 3.16e). Nach 48 Stunden schlüpft die Larve aus den Eihüllen. Beim **Hühner-ei** beginnt die Furchung bereits im Eileiter. Bei der Eiablage besteht die Keimscheibe aus etwa 60000 Blastodermzellen, die eine flache Kalotte auf der gelben Dotterkugel bilden.

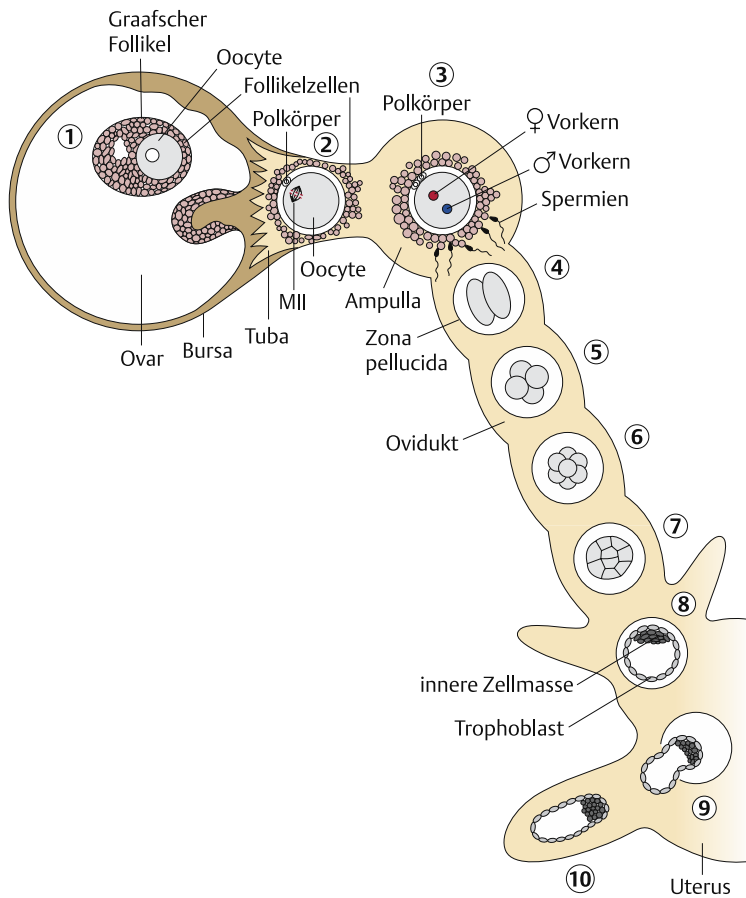


Abb. 3.17 Frühe Embryonalentwicklung der Maus bis zur Implantation. 1 Graaf'scher Follikel mit Oocyte. 2 Ovulation. 3 Befruchtung. 4 Furchung (2-Zeller). 5 4-Zellstadium. 6 Morula. 7 Kompaktion der Morula. 8 Blastocyste. 9 Schlüpfen. 10 Implantation.

Furchung bei Säugetieren: Die Säugetiere nehmen eine Sonderstellung ein. Sie haben sehr dotterarme Eier, da die Ernährung schon früh über die Plazenta erfolgt. Die Frühentwicklung der Maus ist in Abb. 3.17 zusammengefasst. Im Ovar wird jede Oocyte von einem Follikel aus ca. 6000 Follikelzellen umgeben. Bis zur Ovulation wächst die Oocyte etwa auf das hundertfache ihres Volumens heran und erreicht einen Durchmesser von ca. 85 μm . Sie produziert eine 7 μm dicke Basallamina, die als **Zona pellucida** bezeichnet wird. Die **Ovulation** wird durch Hormone der Hypophyse – das follikelstimulierende Hormon (FSH) und das Luteinisierungshormon (LH) – ausgelöst, wobei der Follikel platzt und die Oocyte entlässt (Abb. 5.5 S. 347). Zum Zeitpunkt der Ovulation befindet sich der Oocytenkern in der Metaphase der 2. meiotischen Teilung; der erste Polkörper ist bereits abgestoßen. Das Ei wird vom Eileiter aufgenommen und durch Cilienschlag in die Ampulle befördert, wo die Befruchtung (S. 376) stattfindet. Der Eikern beendet die Meiose, und die beiden Vorkerne wandern aufeinander zu. Sie replizieren ihre DNA, die Kernhüllen lösen sich auf, und die väterlichen und mütterlichen Chromosomen ordnen sich in einer gemeinsamen Spindel an. Die erste **Furchung** erfolgt erst etwa 24 h nach der Befruchtung.

Im Gegensatz zu den Amphibien setzt bei den Säugetieren die Transkription der zygotischen Gene schon in den ersten Furchungsteilungen ein. Diese sind nicht synchron, so dass auch ungeradzahlige Blastomerenstadien auftreten. Im 8-zelligen Morulastadium kommt es zu einer Veränderung der Zelladhäsion, die als Kompaktion (engl.: compaction) bezeichnet wird. Unter dem Einfluss von **Uvomorulin** (= **E-Cadherin**), einem Zelladhäsionsmolekül, zieht sich der ganze Embryo zusammen, so dass die äußeren Zellen die inneren dicht umschließen und die Zellen stärker aneinander haften. Dabei werden die Zellen polarisiert: Die äußeren Zellen bilden Verschlusskontakte (Abb. 1.7 S. 27), die unterschiedliche apikale und basolaterale Zellmembranabschnitte voneinander trennen. Diese äußeren Zellen werden anschließend zu extraembryonalen **Trophoblastenzellen**, die zur Implantation in der Uteruswand dienen. Die inneren Zellen werden dagegen zur sog. **inneren Zellmasse**, aus der der eigentliche Embryo entsteht. Dieses Stadium wird als **Blastocyste** bezeichnet. Die Blastocyste schlüpft aus der Zona pellucida, nachdem eine Trophoblastenzelle eine Protease (Strypsin) produziert und die Zona pellucida lokal aufgelöst hat. Schließlich implantiert sich die Blastocyste ins Uterusepithel. Beim Säugetierembryo wird das Entwicklungsschicksal der Zellen v. a. durch Wechselwirkung zwischen den Zellen festgelegt (S. 276). Der Zellstammbaum ist sehr variabel.

3.7 Gastrulation

Im Anschluss an die Furchung folgen bei allen Metazoen die Gastrulationsvorgänge, bei denen die Zellen durch Gestaltbewegungen ganzer Zellverbände oder Wanderung von Einzelzellen an jene Orte gebracht werden, an denen später die entsprechenden Organe entstehen. Während der Gastrulation wird im Wesentlichen die **Grundorganisation des Embryos** aufgebaut. Bei der Verlagerung ganzer Zellschichten haften die Zellen stark aneinander und ändern ihre relative Position zueinander nicht, während sich bei der Zellwanderung die einzelnen Zellen unabhängig voneinander bewegen.

Gastrulation des Seeigelkeims: Bei der Gastrulation des Seeigelkeims spielen beide Mechanismen – sowohl die Wanderung von Einzelzellen als auch die Umlagerung eines Zellverbandes – eine Rolle. In einer ersten Phase wandern die **primären Mesenchymzellen** als Einzelzellen am vegetativen Pol ins Blastocoel ein (Abb. 3.13 h). Dabei geben sie ihren Kontakt zur Außenseite der Blastulawand auf und dringen ins Blastocoel ein. Auf der Innenseite sind die Blastulazellen von einer Basallamina bedeckt, die neben anderen Proteinen auch **Fibronectin** (S. 29) enthält. Die eingewanderten primären Mesenchymzellen bilden lange kontraktile Fortsätze (**Filopodien**) aus, mit denen sie sich auf der Basallamina bewegen. Im Verlauf der Gastrulation erhöht sich die Affinität der primären Mesenchymzellen für Fibronectin zunehmend. Die Zellen ordnen sich

in einer ringförmigen Zone um den vegetativen Pol an, fusionieren miteinander zu einem Syncytium und bilden die Skelettstäbe der späteren Pluteus-Larve (Abb. 3.13 k S. 218). In der zweiten Phase der Gastrulation flacht sich die Blastula am vegetativen Pol ab und stülpt sich anschließend als Zellverband ein, was als **Invagination** bezeichnet wird. Die Einstülpung wird zum **Urdarm** (Archenteron), die Invaginationsstelle zum **Urmund** (Blastoporus). An der Spitze des sich einstülpenden Urdarmes wandern die **sekundären Mesenchymzellen** ins Blastocoel ein und bilden lange Filopodien aus, mit denen sie Kontakt mit der inneren Blastocoelwand am animalen Pol aufnehmen. Nachdem die Filpodien an der oralen Seite der Blastocoelwand fest haften, kontrahieren sie sich und ziehen den Urdarm in Richtung auf die orale Seite. Auf diese Weise entsteht das sog. **Prismastadium** (Abb. 3.13 j). Auf der oralen Seite stülpt sich nun der Munddarm (**Stomodaeum**) ein und vereinigt sich mit der Spitze des Urdarms. Die sekundären Mesenchymzellen lösen sich ab, und der Urdarm bricht auf der Mundseite durch, so dass ein durchgehendes Darmrohr entsteht. Der Urmund wird zum After. Aus der einschichtigen Blastula entsteht im Verlaufe der Gastrulation ein dreischichtiger Keim, bestehend aus den drei Keimblättern **Ekto-derm**, das den Embryo umhüllt, **Entoderm** (Darm) und dem dazwischenliegenden **Mesoderm**, das aus den primären und sekundären Mesenchymzellen hervorgeht.

Gastrulation bei Amphibien: Die Gastrulation ist bei Amphibien durch Markierung der Zellen mit Vitalfarbstoffen analysiert worden. Der Urmund entsteht im Bereich des grauen Halbmondes. Die Cytoplasma-Umlagerung (S. 214), die als Reaktion auf das Eindringen des Spermiums erfolgt, ist für die Gastrulation unerlässlich. Die **Rotation des inneren Cytoplasmas** gegenüber dem Cortex aktiviert in der Zone des grauen Halbmondes eine kleine Gruppe von Blastomeren, die dabei die Fähigkeit zur Invagination erlangen. Diese Zellen kontrahieren sich in ihrem basalen Teil, so dass sie flaschenförmig werden, und wandern am Urmund ins Innere der Blastula (Flaschenzellen, Abb. 3.18 b). Der Urmund ist zunächst schlitzförmig. Die Zellen der dorsalen Urmundlippe wandern zuerst ein. Isoliert man die Zellen der dorsalen Urmundlippe, behalten sie ihre Fähigkeit zur Einwanderung in eine darunterliegende Schicht von Zellen bei (Abb. 3.48 S. 277). Über den Rand des Urmundes wandern mehr und mehr Zellen ins Innere des Embryos ein (Abb. 3.18 c); zunächst dorsal, dann seitlich des Urmundes und schließlich auch an der ventralen Seite, wo die großen dotterhaltigen Zellen lokalisiert sind. Diese sukzessive Einwanderung wird als **Involution** bezeichnet. Das Blastocoeldach im Inneren des Embryos ist mit einem Netzwerk aus **Fibronectin** bedeckt, auf dem die Zellen wandern. Fibronectin ist ein Protein der extrazellulären Matrix. Die Zellen binden nur an eine bestimmte Domäne des Proteins, mit der Aminosäuresequenz Arg-Gly-Asp-Ser (RGDS). Durch Injektion von kurzen Peptiden mit dieser Sequenz kann die Einwanderung der Zellen vollständig blockiert werden, während andere Peptide aus dem Fibronectin-Protein inaktiv sind. Die injizierten, aktiven Peptide binden an Rezep-

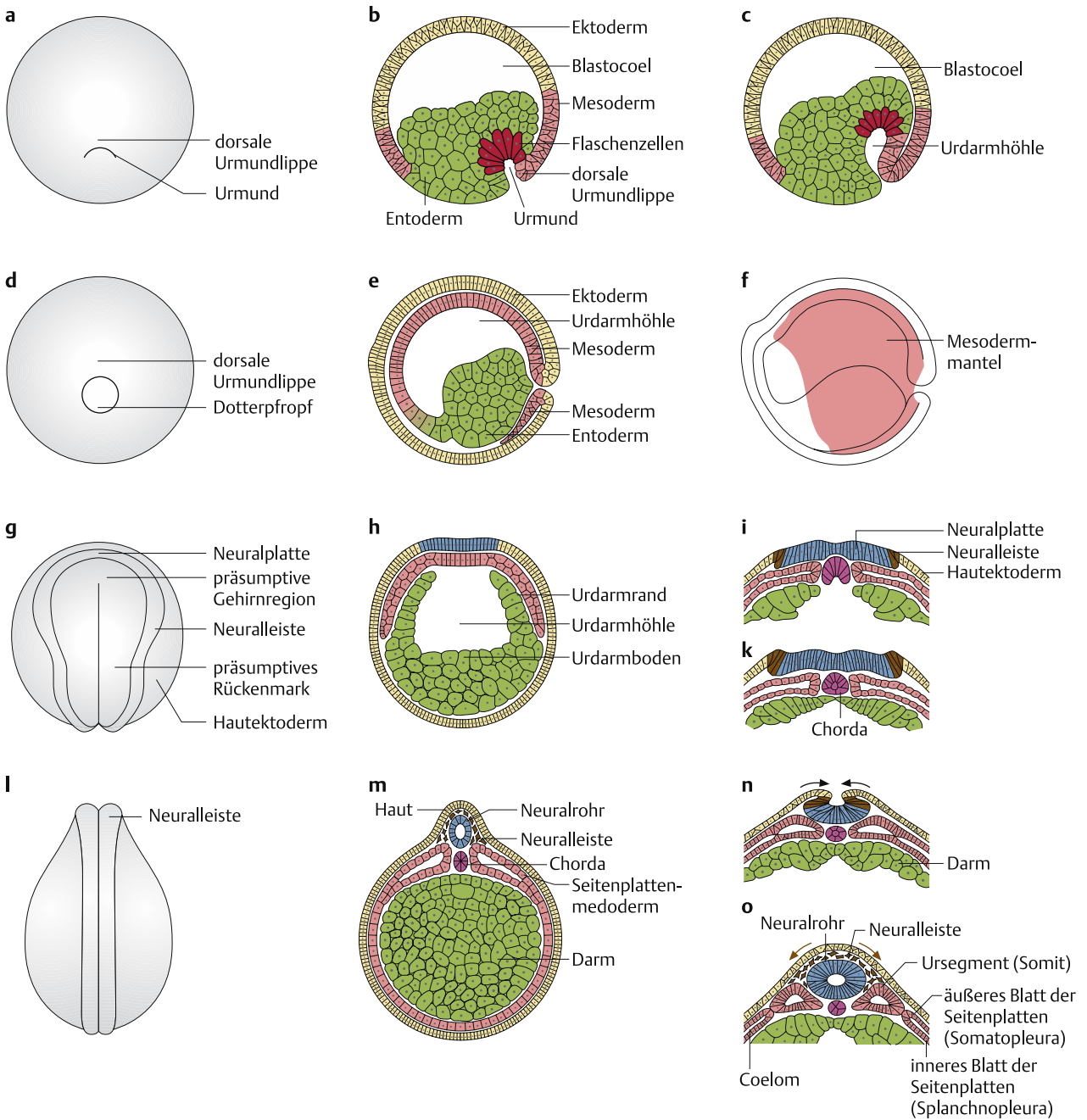


Abb. 3.18 Gastrulation, Neurulation und Neuralleistenentwicklung bei Amphibien. a–c Junge Gastrula. a Ventralansicht. b und c Längsschnitte. d–f Mittlere Gastrula. d Ventralansicht. e und f Längsschnitte. g–k Neurula. g Dorsalansicht. h–k Querschnitte. l–o Späte Neurula. l Dorsalansicht. m–o Querschnitte.

toren an der Oberfläche der einwandernden Zellen, so dass die Bindung der Rezeptoren an das Fibronectin des Blastocoeldaches kompetitiv gehemmt wird.

Im Verlauf der Gastrulation entsteht aus der einschichtigen Blastula ein **dreischichtiger Keim**. Auf der ventralen Seite bildet sich der Urdarm (Abb. 3.18 e), der sich vom dorsal einwandernden Mesoderm trennt und durch seitliches Hochwachsen zum Darmrohr schließt. Das Mesoderm bildet einen „Mantel“ (Abb. 3.18 f), der sich zwischen Ektoderm und Entoderm schiebt. Das Ektoderm kompensiert die Involution, in dem es sich auf der Oberfläche des Keimes ausbreitet (**Epibolie**).

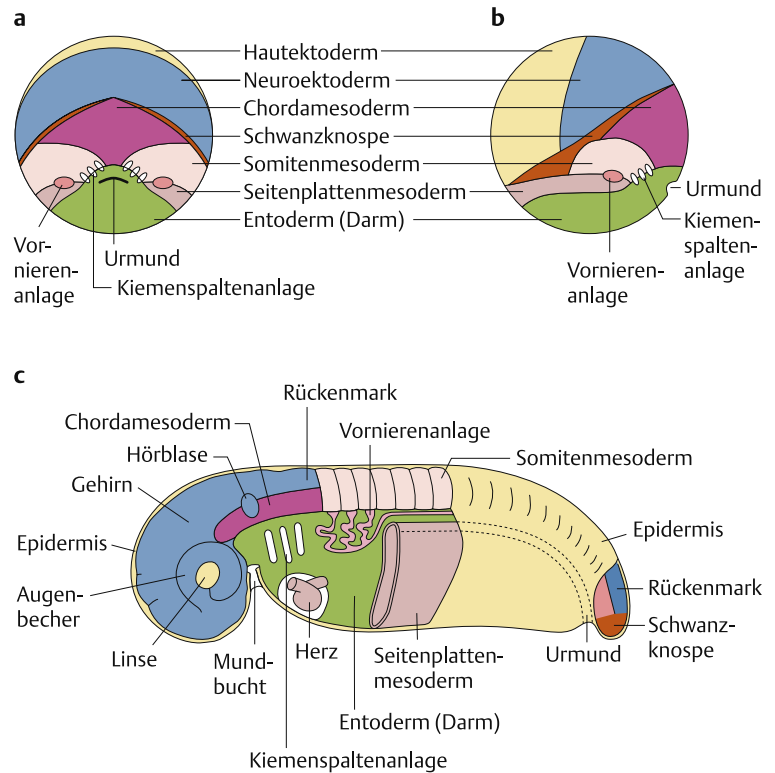
3.8 Grundorganisation des Embryos und Bildung der Keimblätter

Im Verlauf der Gastrulation wird die Grundorganisation des Embryos festgelegt. Tiere mit primärer Bilateralsymmetrie (Bilateria) können in zwei Hauptgruppen, **Protostomier** und **Deuterostomier**, unterteilt werden, die sich bezüglich Entwicklungsmodus und Grundbauplan unterscheiden (S. 713). Bei den Protostomiern wird der Urmund zum späteren Mund; der After geht aus einer sekundären Einstülpung des Ektoderms hervor, die zum hinteren Urdarm durchbricht. Bei Deuterostomiern wird der Urmund dagegen zum späteren After und der Mund wird auf der Gegenseite als Ektodermtasche neu gebildet. Dieser ontogenetische Unterschied korreliert mit Unterschieden in der Grundorganisation, v. a. in der Topographie des Nervensystems: Bei den Protostomiern wird das Zentralnervensystem ventral, bei den Deuterostomiern dorsal des Darmes angelegt.

Bei der Bildung des mittleren Keimblattes, des **Mesoderms**, zeigt sich eine große Vielfalt. Bei den Cnidariern, einfachen Polypen und Medusen wurde bisher angenommen, dass das mittlere Keimblatt nur in Form einer „Stützlamelle“ oder bei den Medusen als gallertartige Masse (**Mesogloea**) ausgebildet sei. Man hat sie deshalb als **Diploblasten** allen höheren Tierstämmen, den **Triploblasten** mit drei Keimblättern gegenübergestellt. Neuere Untersuchungen haben aber gezeigt, dass die Cnidarier bereits alle wichtigen mesodermalen Kontrollgene aufweisen, die z. B. für die Bildung von glatter und quergestreifter Muskulatur verantwortlich sind und dass mindestens die Medusen ein Mesoderm bilden. Die Unterscheidung zwischen Diplo- und Triploblasten fällt somit weg.

Bei allen Bilateria liegt zwischen dem Ekto- und Entoderm, ein mittleres Keimblatt, das Mesoderm. Dieses kann entweder als **Mesenchym** aus frei verteilten Zellen oder als **epitheliale Zellschicht** entstehen. Das Mesenchym ist ein Füllgewebe. Es entsteht durch Auswandern nicht aneinander haftender Zellen aus der Blastula (z. B. das primäre Mesenchym der Seeigel) oder erst während oder nach der Gastrulation (z. B. das sekundäre Mesenchym der Seeigel). Bei Wirbeltieren entsteht es als zusammenhängendes Epithel

Abb. 3.19 Anlageplan und Grundorganisation des Amphibienkeims (*Triturus*). **a** Ansicht von hinten. **b** Seitenansicht des frühen Gastrulastadiums. **c** Organtopographie im Schwanzknospenstadium.



(Abb. 3.18), das aber sekundär auch Mesenchym bilden kann. Bei Anneliden (Ringelwürmern) und Mollusken, bei denen die Blastomeren durch Spiralfurchung entstehen, wird das Mesoderm durch fortgesetzte Teilung bilateral angelegter Stammzellen (**Teloblasten**) gebildet. Die Teloblasten produzieren paarige Mesodermbänder, die sich bei Anneliden sukzessive in Coelomsäcke der einzelnen Körpersegmente gliedern (Abb. 12.62 S. 732).

Der **Anlageplan** gibt das Entwicklungsschicksal der Zellen an, wenn sie sich normal in situ (an Ort und Stelle) entwickeln.

Er kann experimentell durch Markierung und Analyse der Normalentwicklung von einzelnen Zellen aus den verschiedenen Regionen des Embryos bestimmt werden. Als Beispiel für den Aufbau eines Wirbeltierembryos sind in Abb. 3.19 **Grundorganisation** und **Anlageplan** des Amphibienkeimes dargestellt. Der wiedergegebene Anlageplan entspricht einem frühen Gastrulastadium. Er sagt nichts über den Determinationszustand (S. 260) der Zellen aus. Das zukünftige Ektoderm liegt am animalen, das Entoderm am vegetativen Pol und das Mesoderm dazwischen. Im Verlauf der Gastrulation werden Meso- und Entoderm ins Innere verlagert und der Embryo wird dreischichtig (Abb. 3.19 c). Die verschiedenen Organe können den drei Keimblättern folgendermaßen zugeordnet werden:

- **Ektoderm:** Epidermis und ihre Derivate (z. B. Drüsen, Haare, Federn, Schuppen), Nervensystem, Sinnesepithelien, Neuralleisten-derivate,
- **Mesoderm:** Muskulatur, Skelett, Blut und Gefäßsystem, Exkretionsapparate, Gonadensoma,
- **Entoderm:** Verdauungstrakt mit Anhangsorganen (z. B. Leber, Pankreas, Schilddrüse, Lunge).

Eine strikte Zuordnung ist allerdings nicht in allen Fällen möglich; so bilden z. B. die **Neuralleisten** (S. 230) außer eindeutig ektoderma- len Zelltypen wie z. B. den Neuronen der Spinalganglien auch Knorpel und Knochen des Visceralskelettes, während das übrige Kopfskelett, sowie das Körperskelett aus dem Mesoderm entstehen. Auch die **Keimzellen** lassen sich keinem Keimblatt zuordnen. Die Urkeimzellen entstehen bei Amphibien entweder im Entoderm (Anuren) (Abb. 12.148 S. 821) oder im Mesoderm (Urodelen) und wandern sekundär ins somatische Gonadenmesoderm ein.

3.9 Organogenese

Nachdem die Grundorganisation des Embryos festgelegt ist, werden die verschiedenen Organsysteme ausgebildet. Im Folgenden beschränken wir uns vornehmlich auf die Beschreibung der frühen Organentwicklung der Vertebraten (insbesondere Amphibien).

3.9.1 Neurulation und Neuralleistenentwicklung

Im zunächst homogenen Ektoderm der frühen Gastrula wird durch die Wirkung des Urdarmdaches die **Neuralplatte** induziert (S. 272). Beim Vorgang der **Neurulation** rollt sich die Neuralplatte ein und schließt sich zum **Neuralrohr**, das sich vom Hautektoderm (Epidermis) ablöst.

Das Einrollen der Neuralplatte zum Neuralrohr ist ein morphogener Prozess, der auf Zellwanderung in der Längsachse und auf Formänderungen der einzelnen Zellen beruht. Im Gegensatz zu den flachen Zellen des Hautektoderms sind die Zellen der Neuralplatte hochzylindrisch. Das Cytoskelett (insbesondere die in Längsrichtung angeordneten Mikrotubuli) verleiht den Zellen ihre charakteristische Form. Auf der Apikalseite der Neuralplattenzellen bilden Mikrofilamente einen Ring, der sich beim Einrollen des Neuralrohrs zusammenzieht, ähnlich wie man einen Beutel mit einer Schnur zusammenziehen kann. Infolge dieser Konstriktion verringert sich die apikale Oberfläche der Zellen, die Neuralplatte wölbt sich an ihren Rändern auf und rollt sich zum Neuralrohr ein. Die Formveränderungen der Zellen können durch Colchicin und Cytochalasin, Inhibitoren der Mikrotubuli- bzw. Mikrofilamentbildung, gehemmt werden, so dass die morphogenetischen Gestaltungsbewegungen unterbleiben, die normalerweise zur Bildung des Neuralrohres führen. Das im Kopfbereich breit angelegte Neuralrohr gliedert sich in **fünf primäre**

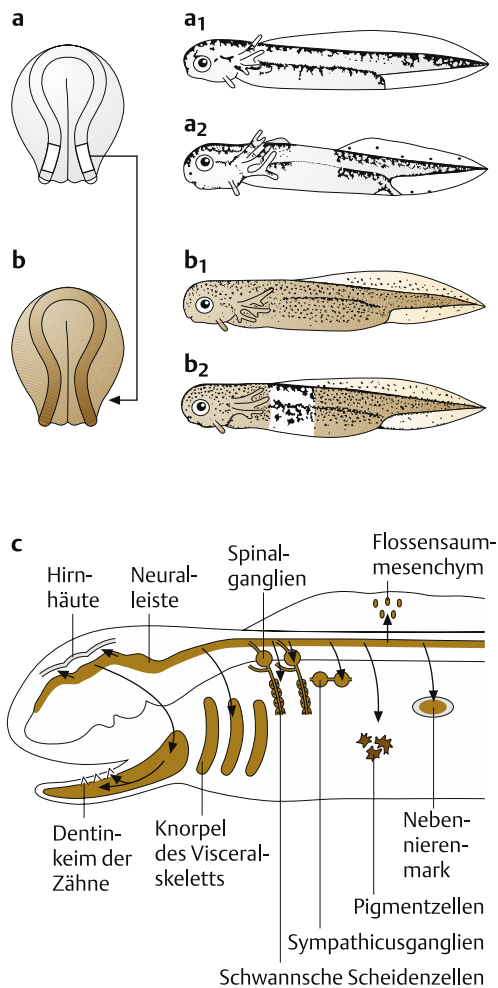


Abb. 3.20 Neuralleistenentwicklung beim Molch. **a** Exstirpation der Neuralleiste im Rumpfbereich. **a₁** *Triturus torosus*, Kontrolltier. **a₂** Fehlen des Flossensaums und der Pigmentzellen nach Exstirpation. **b** Transplantation der Neuralleiste von *T. torosus* auf *T. rivularis*. **b₁** *T. rivularis*, Kontrolltier. **b₂** Transplantationschimäre. **c** Neuralleistenderivate.

Hirnbläschen (Plus 6.4 S. 422). Am Zwischenhirnboden werden seitlich die beiden Augenblasen ausgestülpt (Abb. 7.24 S. 457). Median legt sich der Hinterlappen der Hypophyse an (Abb. 5.3 S. 373). Das Nachhirn setzt sich im Rückenmark fort. Als Reste des embryonalen Lumens des Neuralrohrs bleiben im Gehirn die Ventrikel (Hohlräume) und im Rückenmark ein Zentralkanal erhalten.

An den Rändern der Neuralplatte werden die **Neuralleisten** ausgesondert, die beim Verschluss des Neuralrohrs als einzelne Zellen auswandern (Abb. 3.18i–o).

Das **Entwicklungsschicksal** dieser Neuralleistenzellen wurde durch Transplantationsexperimente bestimmt (Abb. 3.20). Transplantiert man die Neuralleisten aus der Rumpfregeion einer Molchneurula an die entsprechende Stelle einer Neurula von einer anderen Molchart, z. B. von *Triturus torosus* auf *T. rivularis*, entsteht eine **Molch-Chimäre** aus Zellen beider Species. In diesem frühen Stadium werden artfremde Transplantate toleriert. In der chimärischen Larve sind die großen *T. torosus*-Pigmentzellen in der Rumpfregeion deutlich von den kleineren *T. rivularis*-Zellen zu unterscheiden (Abb. 3.20b₂). Die großen Pigmentzellen stammen somit von den Neuralleisten des Spendertieres ab. Außer Pigmentzellen liefert die Neuralleiste die Mesenchymzellen des Flossensaums, die Spinalganglien und die Ganglien des vegetativen Nervensystems (Abb. 6.25 S. 427), die Schwanschen Scheidezellen, die die Nerven umhüllen, die Hirnhäute, das Nebennierenmark, die Knorpel des Visceralskelettes und die Dentinkeime der Zähne (Abb. 3.20c). Bei der Spenderlarve fehlen nach dem Herausschneiden (Exstirpation) der Neuralleisten die Pigmentzellen und das Flossensaummesenchym (Abb. 3.20a₂). Außerdem zeigt die Spenderlarve auf einen lokalen Berührungsreiz keine Reaktion. Diese sensorische Lähmung ist auf das Fehlen der Spinalganglien mit den sensorischen Nervenzellen zurückzuführen.

In Transplantationsexperimenten zwischen Hühner- und Wachtelembryonen konnte die Analyse bis auf die einzelne Zelle verfeinert werden, da die Wachtelzellen in ihren Kernen einen Heterochromatinkörper aufweisen, der es erlaubt, selbst einzelne Wachtelzellen in einem Verband von Hühnerzellen zu identifizieren. Die Analyse dieser Hühner-Wachtel-Chimären hat viel zum Verständnis der Neuralleistenentwicklung beigetragen.

3.9.2 Mesodermale Organe

Während der Gastrulation wandert das **Mesoderm** als zusammenhängender Mantel zwischen Ektoderm und Entoderm ins Innere des Amphibienkeimes. Chordaanlage, Ursegmente (Somiten) und Seitenplatten differenzieren sich während der weiteren Entwicklung.

Die **Chordaanlage** erfährt einen starken Formwandel. Aus dem breit ausgedehnten sichelförmigen Chordabereich an der oberen Urmundlippe (Abb. 3.18) sind die Zellen konvergierend auf den Ur-

mund zugeströmt, von wo sie dann als länglicher Strang in der Mediane des Urdarmdaches vorstoßen. Im Verlauf der Organogenese löst sich die Chordaanlage vom seitlich angrenzenden Material der **Ursegmente (Somiten)** (Abb. 3.18 h–o) und bildet einen Stab in der Längsachse des Keimes. Die dorsalen, die Chorda beidseitig begleitenden Mesodermstreifen gliedern sich – von cranial nach caudal fortschreitend – in die Somiten, die sich ihrerseits gegen die weiter ventral liegenden, flachen Seitenplatten absetzen (Abb. 3.18 i–o). Die Somiten differenzieren sich in drei verschiedene Anlagen: Sklerotom, Myotom und Dermatome. Die **Sklerotome** bilden ein Mesenchym, das die Chorda umgibt und die Wirbelsäule bildet. Die **Myotome** (Muskelsegmente) differenzieren sich zur Stamm-Muskulatur. Die einzelnen Muskelvorläuferzellen (**Myoblasten**) fusionieren dabei zu vielkernigen Syncytien, die als Muskelfasern mit ihren Myofibrillen (Abb. 8.4 S. 474) der Kontraktion dienen. Auf der peripheren Seite löst sich das **Dermatome**, das die Zellen für das Unterhautgewebe (**Dermis**) liefert, von den Somiten ab.

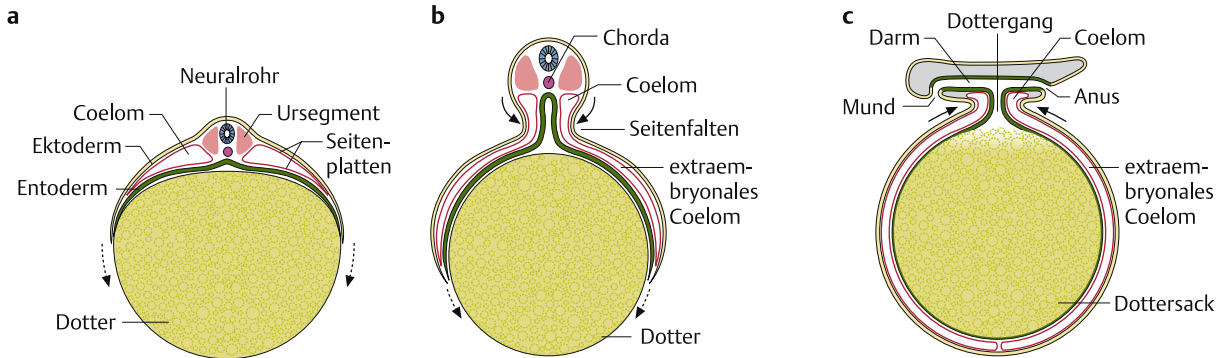
Die Somiten stehen anfänglich noch über einem Ursegmentstiel mit den unsegmentierten Seitenplatten in Verbindung. An diesen Stellen entstehen die segmental angeordneten Nephrone (Nierenkanälchen) der Vorniere (Pronephros, Abb. 3.19, Abb. 12.147). Die Seitenplatten trennen sich in ein inneres (splanchnisches) und ein äußeres (somatisches) Blatt. Das **splanchnische Blatt** bildet dorsal auf der Höhe der Urnieren die paarigen Genitalfalten, die Anlagen des Gonadensomas (Abb. 12.149) sowie das dorsale Mesenterium, an dem das Darmrohr befestigt ist. Im **somatischen Blatt** aggregieren die mesodermalen Zellen der Extremitätenknospen. Bei Amnioten (Reptilien, Vögeln und Säugetieren) ist die Anlage der Rumpfnieren (Opisthonephros), die vom auswachsenden Ureter induziert wird (S. 823), ebenfalls im somatischen Blatt lokalisiert. An der ventralen Fusionsstelle der Seitenplattenränder entsteht die Herzanlage.

3.9.3 Entodermale Organe

Das **Entoderm** entwickelt sich zum Verdauungstrakt. Auswüchse des Darms differenzieren sich im vorderen Abschnitt zu **Schilddrüse** und **Lunge** (Lungenepithel), im mittleren Bereich zu **Leber** und **Pankreas** (Bauchspeicheldrüse).

Die ursprünglichen Verbindungen zum Darm werden zum Gallen- und Pankreasgang. In der Mundregion nimmt das vorstoßende Entoderm des Kopfdarmes direkten Kontakt mit der ektodermalen Mundbucht (Stomodaeum) auf. Aus dem ektodermalen Stomodaeum entsteht als Ausstülpung die sog. **Rathkesche Tasche**, die später den Vorderlappen der Hypophyse bildet (S. 373). Ekto- und Entoderm stoßen an der gemeinsamen Pharyngealmembran zusammen, die sich später auflöst, so dass die Passage von der Mundhöhle zum Schlunddarm (**Pharynx**) eröffnet ist. Ähnlich brechen bei Fischen und Amphibienlarven auch die Kiemenspalten durch: Vom Entoderm des Vorderdarmes wachsen segmental hintereinander die Schlundtaschen aus, die das Mesoderm verdrängen und gegen das

Fische



Sauropsiden

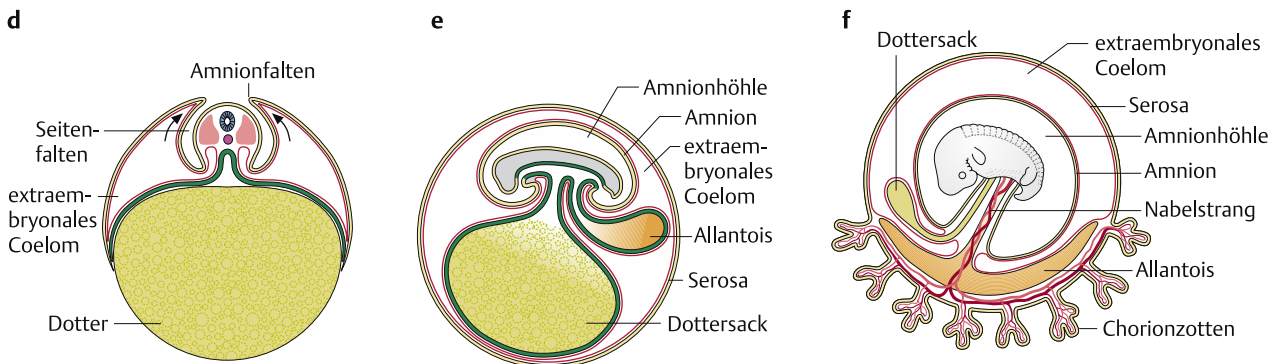


Abb. 3.21 Embryonale Anhangsorgane der Wirbeltiere. a, b Querschnitte und c Längsschnitt durch einen Fischembryo. Bildung des Dottersacks (in a, b $\cdots\rightarrow$) und Auffaltung des Embryokörpers vom Dottersack (\rightarrow). d Querschnitt und e Längsschnitt durch einen Sauropsidenembryo, Amnionbildung bei Reptilien und Vögeln. f Schema eines Säugerembryos.

Ektoderm vorstoßen, das seinerseits entsprechende Einbuchtungen bildet. Bei Amnioten, die primäre Landbewohner sind, kommt es nur ausnahmsweise als Missbildung zum Durchbruch von Kiemenpalten. Bei der Umbildung des Urmundes zur Kloake oder zum After sind ebenfalls Entoderm und Hautektoderm beteiligt.

3.9.4 Embryonale Anhangsorgane

Bei Tieren verschiedener Stämme werden während der Entwicklung embryonale Anhangsorgane gebildet, die der Ernährung, dem Gasaustausch, der Exkretion oder dem Schutz des Keimes dienen und sich beim Übergang zum freien Leben rückbilden.

Unter den Wirbeltieren bildet sich bei Fischen, Reptilien und Vögeln, die aus dotterreichen Eiern durch discoidale Furchung entstehen, ein **Dottersack**, der mit dem Darm in Verbindung steht und der Ernährung des Embryos dient (Abb. 3.21). Bei den sekundär dotterarmen Säugerembryonen ist der Dottersack als phylogenetisches Relikt erhalten geblieben. Lediglich bei den Amphibien, deren dotterarme Eier holoblastisch furchen, wird der gesamte Dottervorrat direkt in die Furchungszellen eingelagert und durch intrazelluläre Enzyme verdaut. Bei Fischen, Reptilien und Vögeln wird zunächst

6

Neuronale Koordination

Im Gegensatz zu Pflanzen besitzen Tiere nicht nur ein hormonales, sondern auch ein neuronales Kontrollsystem. Während Pflanzen meistens sessil sind und sich am Ort autotroph ernähren, müssen sich Tiere als Folge ihrer heterotrophen Ernährungsweise aktiv im Raum bewegen. Diese Mobilität erfordert schnelle Reaktionen, die oft im Bereich von Millisekunden liegen und für deren Kontrolle die relativ langsamen Hormonsysteme nicht mehr ausreichen. Muskelzellen, die solche schnellen Reaktionen ausführen, und Nervenzellen, die diese Reaktionen steuern, bilden daher ein Charakteristikum tierischer Organismen. Sie bedienen sich dazu eines elektrochemischen Signalsystems, das seine Information in einer neuen Sprache – in kurzfristigen Änderungen des Zellmembranpotentials – verschlüsselt.

Überblick

- 6.1 Bausteine des Nervensystems ... 389**
 - 6.1.1 Nervenzellen ... 389
 - 6.1.2 Gliazellen ... 392
- 6.2 Elektrische Signale ... 394**
 - 6.2.1 Ruhepotential ... 395
 - 6.2.2 Nervenimpulse ... 398
 - 6.2.3 Synaptische Übertragung ... 402
- 6.3 Nervensysteme ... 409**
 - 6.3.1 Entwicklung von Nervensystemen ... 410
 - 6.3.2 Nervensysteme als Schaltpläne ... 415
 - 6.3.3 Zentralnervensysteme ... 420

6.1 Bausteine des Nervensystems

Als oberstes Koordinationsorgan erreicht das Nervensystem einen Komplexitätsgrad, der weit über dem aller übrigen Organsysteme liegt. Man kann Gehirne sogar als die **komplexesten Systeme** bezeichnen, die in der Erdgeschichte auf unserem Planeten entstanden sind.

Die Komplexität beruht auf der ungeheuren **Formen- und Verschaltungsvielfalt** der einzelnen Bausteine, der Nervenzellen (Neuronen). Sie kommt auch darin zum Ausdruck, dass im Gehirn zu jedem Zeitpunkt mehr Gene exprimiert und mehr mRNA-Typen synthetisiert werden als in jedem anderen Organ des Körpers. Auch im **Energiebedarf** übertrifft das Nervensystem alle anderen Organe. Obwohl das menschliche Gehirn nur 2% des Körpergewichts ausmacht, verbraucht es mit $50 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ein Fünftel des ganzen pro Zeiteinheit aufgenommenen Sauerstoffs. Dem entspricht das äußerst dichte Kapillarnetz des Gehirns: Keine Nervenzelle liegt mehr als $50 \mu\text{m}$ von der nächsten Kapillare entfernt, so dass O_2 , CO_2 und Metabolite über kurze Diffusionswege verfügen. Im Gegensatz zu anderen Organen (selbst Muskeln), die zumindest kurzfristig auf anaeroben Stoffwechsel umstellen und neben Glucose auch alternative Energiequellen wie verschiedene Zucker, Fette und Aminosäuren verwerten können, sind Nervensysteme ausschließlich auf den oxidativen Metabolismus von Glucose angewiesen. Wird beim Mensch die O_2 -Zufuhr zum Gehirn unterbunden, treten schon nach 10 s Bewusstlosigkeit und nach 10 min irreversible Gehirnschäden auf.

Im Laufe der **Evolution** haben Nervensysteme unter allen tierischen Organsystemen die größte Entwicklungssteigerung erfahren. Da sie eines der evolutiv plastischsten tierischen Merkmale – nämlich Verhalten – steuern, müssen adaptive Änderungen im Schaltplan von Nervensystemen als wesentliche Schrittmacher der Evolution tierischer Organismen gelten.

6.1.1 Nervenzellen

In ihrer **äußeren Form** übertreffen Nervenzellen jeden anderen Zelltyp an morphologischer Vielgestaltigkeit. Die Intelligenz der Gehirne liegt in der Struktur und anatomischen Verknüpfung ihrer Neuronen.

Schon morphologisch sind die Neuronen ganz außergewöhnliche Zellen: Kein anderer Zelltyp wird mehr als 10 m lang (wie manche motorischen Nervenzellen der Wale), und kein anderer Zelltyp knüpft wie die Neuronen spezifische Kontakte mit 10^4 – 10^5 anderen Zellen.

Trotz aller Vielgestaltigkeit lässt sich ein Grundbauplan erkennen: Beim Wirbeltierneuron (Abb. 6.1, Abb. 6.2) entspringen vom Zellkörper (**Soma** = Perikaryon), der den Zellkern und die biosynthetische Maschinerie der Zelle enthält, feine Verzweigungen (**Dendriten**). Da die meisten Signaleingänge von anderen Neuronen über

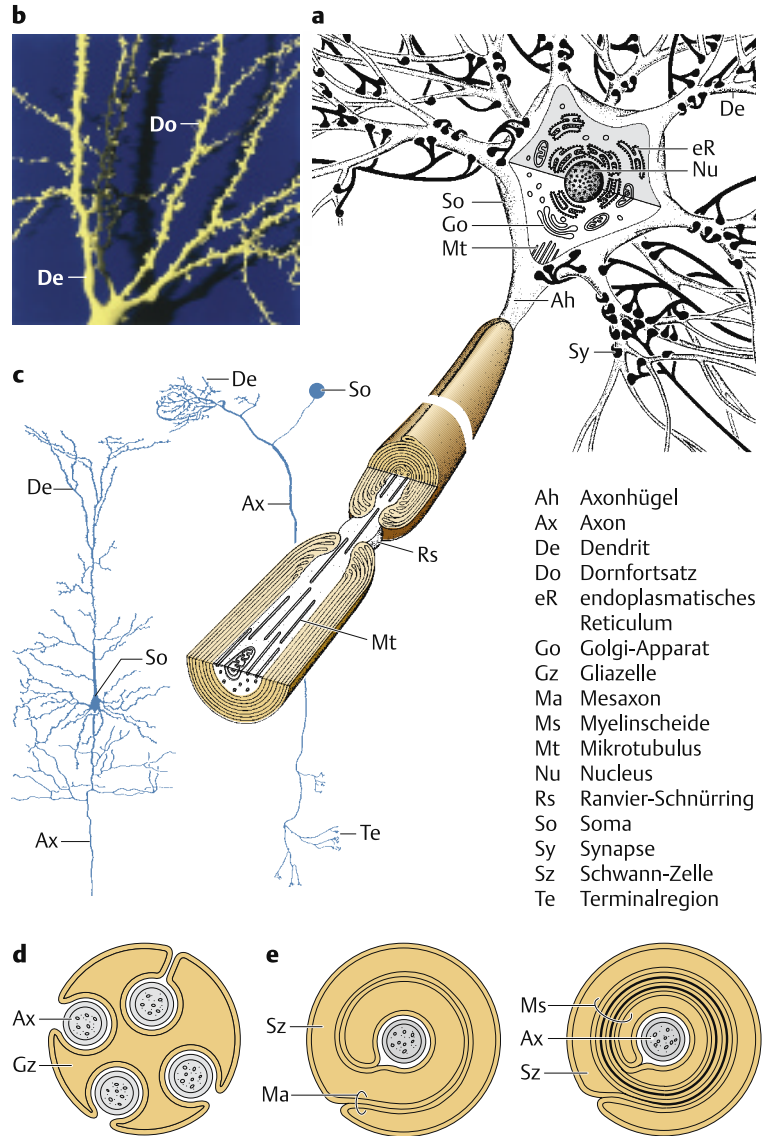
Abb. 6.1 Anatomie eines Neurons (nach Akert; Morell; Norton; Gähwiler).

a Übersicht.

b Dendriten einer Pyramidenzelle (siehe c links).

c Pyramidenzelle aus dem Cortex der Säugetiere (links) und Interneuron aus dem ZNS einer Heuschrecke (rechts).

d,e Querschnitte durch Axone und Gliazellen ohne (d) und mit (e) Myelinscheide. In e ist links ein frühes, rechts ein spätes Entwicklungsstadium dargestellt.



- Ah Axonhügel
- Ax Axon
- De Dendrit
- Do Dornfortsatz
- eR endoplasmatisches Reticulum
- Go Golgi-Apparat
- Gz Gliazelle
- Ma Mesaxon
- Ms Myelinscheide
- Mt Mikrotubulus
- Nu Nucleus
- Rs Ranvier-Schnürring
- So Soma
- Sy Synapse
- Sz Schwann-Zelle
- Te Terminalregion

diese „Antennen“ erfolgen, kann man den Dendritenbaum als Rezeptorregion des Neurons bezeichnen. Ein langer Zellfortsatz (**Axon**), der am Axonhügel des Somas entspringt, dient der elektrischen Erregungsleitung zur terminalen Verzweigungsregion der Nervenzelle, wo **Synapsen** die vom Axon einlaufenden Erregungen mit Hilfe von Neurotransmittern auf Folgezellen (Nerven-, Muskel- oder Drüsenzellen) übertragen. Über Seitenäste von Axonen (**Kollateralen**), die wiederum eigene Verzweigungsbäume besitzen, kann die Information einer Nervenzelle im Nervensystem weit gestreut werden. Die präsynaptischen Endknöpfchen sind auf **Dornfortsätze** (engl. **spines**) der postsynaptischen Dendriten geschaltet. Invertebraten besitzen meistens „nackte“ Zellkörper. Die dendritische

Eingangsregion ist hier nicht mit dem Soma verbunden, das damit für die Informationsaufnahme und -verarbeitung „im Nebenschluss“ liegt (Abb. 6.1 c, rechts).

Funktionell unterscheidet man folgende Neuronentypen: Sensorische Neuronen (Sinneszellen, **Rezeptoren**, S. 432) empfangen Informationen über optische, chemische, mechanische u. a. Reize und übermitteln diese Informationen – nach Transformation in elektrische Signale – an Folgeneuronen. Motorische Neuronen (**Motoneuronen**) senden motorische Kommandos an Muskelzellen und dienen damit der neuromotorischen Übertragung. **Interneuronen** sind zwischen mehrere Neuronentypen geschaltet. Sie stellen die überwältigende Mehrheit aller Nervenzellen.

Als äußerst dünne und lange Gebilde (oft 10^5 – 10^6 -mal länger als breit) müssen Axone mechanisch versteift werden. Da sie auch für den gesamten Materialtransport zuständig sind, reine Diffusion aber viel zu langsam wäre, sind Leit- und Transportmechanismen nötig. Beide Funktionen erfüllt das **axonale Cytoskelett**.

In Form von Tubuli und Filamenten enthält das Axoplasma ein netzartiges Proteingerüst aus **Mikrotubuli** (Durchmesser 25 μm), **Actinfilamenten** (Durchmesser 6 μm) und **Intermediärfilamenten** (Durchmesser 10 μm) (S. 20). Während die ersten beiden unter ATP-Verbrauch aus globulären Monomeren (Tubulin bzw. G-Actin) entstehen, bilden sich die Intermediärfilamente spontan aus der Coiled-coil-Zusammenlagerung langgestreckter α -helikaler Proteinmonomere. In Nervenzellen, in denen sie als spezielle Neurofilamente vorliegen, sind sie über Querbrücken mit den Mikrotubuli vernetzt.

Schon beim **Auswachsen eines Axons** kommt diesem Cytoskelett entscheidende Bedeutung zu. In Zellkulturen embryonaler Nervenzellen führt Cytochalasin B, das die Actinfilamente desaggregiert, zum Stopp des Axonwachstums. Das bereits gebildete Axon bleibt jedoch erhalten. Dagegen zieht es sich nach Zugabe von Colchicin, das die labileren Mikrotubuli zerstört (d. h. die Polymerisation am distalen (+)-Ende blockiert), zum Zellkörper zurück.

Beim **axonalen Stofftransport** dienen die Mikrotubuli als Leitstrukturen. Wie erwähnt, finden nahezu alle Biosyntheseleistungen des Neurons im Soma statt, das ein stark ausgebildetes endoplasmatisches Reticulum besitzt (nach klassischen neurohistologischen Färbemethoden als Nissl-Substanz bezeichnet). Über den Golgi-Apparat, der am Axonursprung in Nähe des Kerns liegt, werden die Syntheseprodukte in den axoplasmatischen Fluss eingeschleust. Nach Geschwindigkeit und Mechanismus lassen sich bei ihm zwei Komponenten unterscheiden. **Langsam** (1 – $5 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$) bewegen sich die Vorstufen der filamentösen Zellproteine und die Enzyme des Cytosols vom Soma in Richtung auf die Synapsenregion. Einem **schnellen** Transportmechanismus (200 – $400 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$) folgen dagegen synaptische Vesikel und deren Inhaltsstoffe. In diesem Fall wandern die einzelnen Partikel längs der Mikrotubuli. Colchicin unterbindet den ATP-abhängigen Schnelltransport. Neben diesem **anterograden**

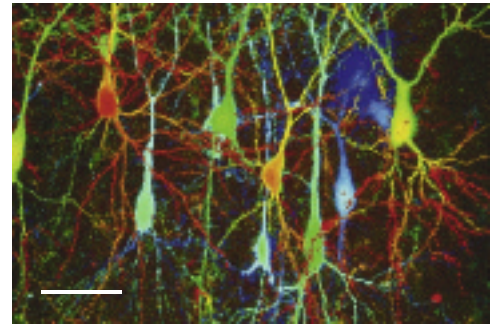


Abb. 6.2 Neuronen in Zellkultur: Pyramidenzellen aus dem Hippocampus der Ratte (nach Ehrengruber, Gähwiler, McKinney). Die *Spektralfarben* codieren die Tiefe in der 45 μm dicken Zellschicht von *rot* (ganz oben, 0 μm) bis *blau* (ganz unten, –45 μm). Maßstabsmarke: 100 μm .

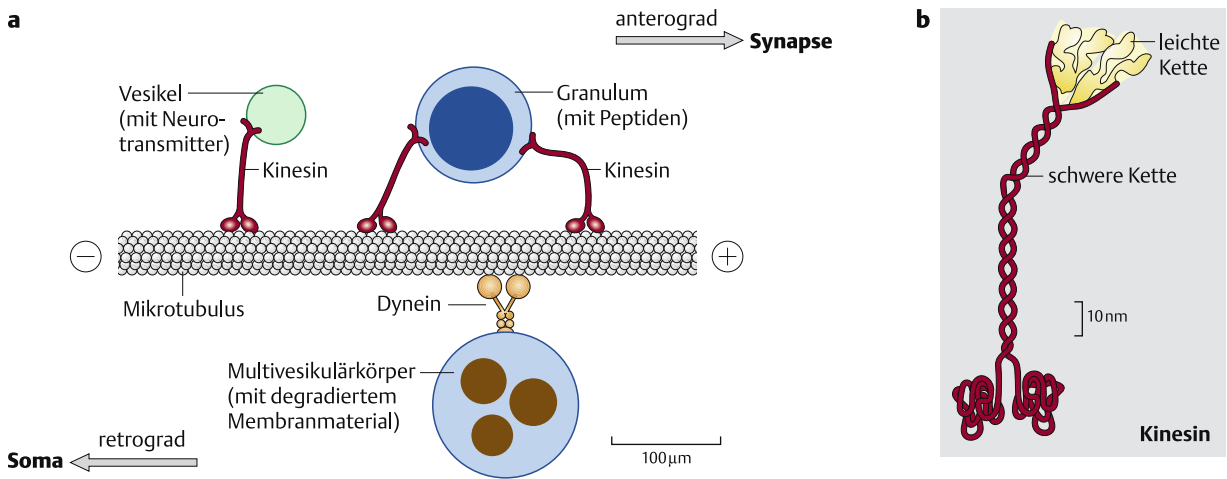


Abb. 6.3 Axoplasmatischer Schnelltransport: Molekulare Motoren Kinesin und Dynein

(nach Brady; Hirokawa; Zimmermann).

a Übersicht

b Molekülstruktur des Kinesins

(synapsenwärts gerichteten) Transport existiert auch ein **retrograder** Schnelltransport, der das zum Ab- und Umbau bestimmte Membranmaterial somawärts befördert. Verschiedene Viren (z. B. Herpes- und Tollwutviren), das bakterielle Tetanustoxin, der Nerve Growth Factor (NGF) sowie einige Nervenzellfarbstoffe (z. B. Horseradish peroxidase, HRP) gelangen auf diese Weise über die Synapsen, wo sie endocytotisch aufgenommen werden, ins Soma einer Nervenzelle.

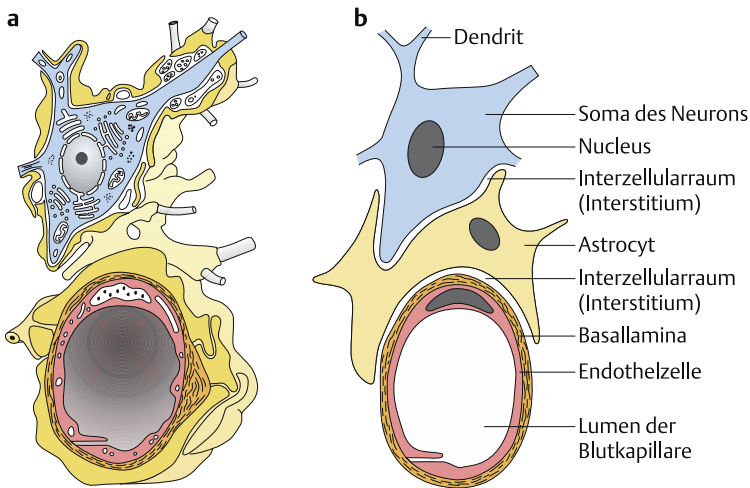
Der Schnelltransport der Proteine erfolgt in Vesikeln, die von **molekularen Motoren** (S.22) unter Hydrolyse von ATP entlang der Schienen der Mikrotubuli bewegt werden (Abb. 6.3). Anterograd – in Richtung des synapsenwärts gelegenen (+)-Endes der Mikrotubuli – wandern die **Kinesine**, retrograd – in Richtung des somawärts gelegenen (-)-Endes der Mikrotubuli – die **cytoplasmatischen Dyneine**. In beiden Fällen greifen die ATP-bindenden Köpfe (die ATPase-Motoren) am Mikrotubulus an, während die „Schwänze“ die vesikuläre Frachtlast tragen.

6.1.2 Gliazellen

Nervenzellen werden stets von Gliazellen umhüllt. Diese Satellitenzellen erfüllen im Nervensystem die Aufgabe des Bindegewebes. Im Gegensatz zu Neuronen, deren Zahl sie um das mindestens Zehnfache übertreffen, behalten sie ihre Teilungsfähigkeit zeitlebens bei. Die meisten Gehirntumoren sind Gliatumoren.

Bei Wirbeltieren mit ihrem geschlossenen Blutgefäßsystem sind sternförmige Gliazellen (**Astrocyten**) zwischen Neuronen und Blutkapillaren geschaltet. Bei wirbellosen Tieren mit offenem Blutgefäßsystem (z. B. Arthropoden) verhindern Gliazellen einen direkten Kontakt der Nervenzellen mit der Hämolymphe des Körpers.

Auch wenn die Gliazellen alle Oberflächen der Neuronen nahezu lückenlos bedecken (Abb. 6.4), bestehen zwischen beiden Zelltypen

**Abb. 6.4 Astrocyten-Gliazelle.****a** Räumliche Darstellung (nach Wurtz)**b** Schematischer Schnitt

keinerlei Zellkontakte. Vielmehr verläuft zwischen ihnen ein durchgehendes System schmäler, maximal 20 nm breiter extrazellulärer Spalträume, das **Interstitium**. An manchen Stellen des Nervensystems erweitert es sich zu größeren, mit Cerebrospinalflüssigkeit (interstitieller Flüssigkeit) gefüllten Ventrikeln. Die **Blut-Hirn-Schranke** wird jedoch in letzter Instanz nicht von den Gliazellen, sondern von den Endothelzellen der Kapillaren gebildet. Da diese Endothelzellen im Gegensatz zu den Kapillarendothelien anderer Organe kaum transzelluläre Poren besitzen (S. 342) und untereinander mit Tight junctions verbunden sind, schotten sie das Kapillarlumen gegen das Interstitium des Gehirns ab. Nur lipidlösliche Substanzen wie Ethanol, Nicotin oder Heroin können durch die Endothelschranke diffundieren. Metabolite wie Glucose und manche Aminosäuren werden dagegen von Transportproteinen in der inneren und äußeren Endothelzellmembran durch diese Blut-Hirn-Schranke geschleust. Selektivität der Passage kann auch dadurch erreicht werden, dass Substanzen wie die Aminosäure L-Dopa (eine Vorstufe des Neurotransmitters Dopamin) und Noradrenalin vom Blut in die Endothelzelle eintreten, dort aber enzymatisch inaktiviert werden (**metabolische Blut-Hirn-Schranke**).

Durch aktiven Membrantransport können Gliazellen die Zusammensetzung der interstitiellen Flüssigkeit und damit das Außenmedium der Neuronen beeinflussen. So nehmen Astrocyten K^+ -Ionen auf, die bei starker neuronaler Aktivität extrazellulär anfallen, und halten damit die K^+ -Konzentration im Außenmedium der Neuronen konstant. In Synapsennähe können Gliazellen auch Transmitter-Moleküle (z. B. Glutamat) einschleusen, zu Vorstufen abbauen (z. B. Glutamin) und in den Extrazellulärraum abgeben, wo sie den Neuronen zur Transmitter-Resynthese wieder zur Verfügung stehen.

Darüber hinaus mehrten sich in neuerer Zeit die **funktionellen Ähnlichkeiten zwischen Gliazellen und Neuronen**. Wie Nerven verfügen auch Gliazellen über spannungs- und ligandenabhängige Ionenkanäle sowie die zugehörigen Transmitter-Rezeptoren. Auch zur Synthese von Neuropeptiden sind sie fähig. Beide Zelltypen

Box 6.1 Myelinscheide und Unterwasserkabel

Die Hypothese, dass es sich bei der Myelinscheide von Axonen um einen elektrischen Isolator handeln könnte, wurde erstmals 1878 vom französischen Pathologen Louis Ranvier geäußert. Ranvier diskutierte die Myelinscheide in Analogie zur Isolation der Unterwasserkabel, von denen das erste etwa 10 Jahre zuvor quer durch den Atlantik verlegt worden war. Die regelmäßige Anordnung von Lipidmolekülen innerhalb der Myelinscheide schloss Göhler 1913 aus optischen Eigenschaften (Dichroismus) des Myelins. Nach Alkoholextraktion der Lipide verschwand der Dichroismus.

Die Zellmembranen, die den Myelinkomplex aufbauen, besitzen ein höheres Lipid/Protein-Verhältnis (4:1) als alle anderen Zellmembranen. Die hydrophoben Lipide verhindern, dass Wasser und mit ihm Elektrolyte die Myelinscheide durchdringen, und führen damit zur elektrischen Isolation des Axons. Unter den Proteinen der Hüllzellmembranen fehlen zudem die typischen Kanalproteine, die in Nervenzellen die Ionenkanäle der Zellmembran bilden.

Defekte der Myelinscheide haben schwerwiegende Folgen für neuronale Funktionen: Bei der multiplen Sklerose sind große Teile des ZNS demyelinisiert. *Shiverer*-Mäuse, denen das für ein basisches Myelinprotein codierende Gen *shi* fehlt, zeigen ständigen Muskelzittern. Wird das Wildtyp-Gen in befruchtete Eizellen von *shiverer*-Mutanten injiziert, lassen sich die Defekte beheben.

scheinen also über Messenger-Substanzen miteinander zu kommunizieren, auch wenn den Gliazellen spezialisierte Ausschüttungs-orte (ähnlich Synapsen) für solche Substanzen fehlen.

Die Axone der Nervenzellen enthalten besondere Gliazellen, die der **elektrischen Isolierung** dienen: Schwann-Zellen im peripheren und Oligodendrocyten im zentralen Nervensystem der Wirbeltiere.

Eine wirksame elektrische Isolierung bilden diese Gliazellen dann, wenn sie myelinisiert („markhaltig“) sind (Box 6.1). Die **Myelinisierung** entsteht dadurch, dass sich die plattenförmigen Gliazellen im Laufe der Entwicklung des Nervensystems spiralig um das Axon winden (Abb. 6.1 a,e S. 390). Dabei verschmelzen die benachbarten Zellmembranen mit der extrazellulären Matrix und unter Reduktion der intrazellulären „Zwischenräume“ zu einem geschlossenen Membrankomplex alternierender Protein- und Lipidlagen, der Myelin-(Mark-)Scheide. Jede Hüllzelle umschließt nur einen 1–2 mm langen Teil des Axons. Dazwischen liegen die „nackten“ **Ranvier-Schnürringe**. Nur hier werden elektrische Impulse gezündet (S. 398).

Während der Embryonalentwicklung und bei Regenerationsvorgängen können Gliazellen den auswachsenden Neuronen als **Leitstrukturen** dienen.

Bei der Entwicklung der Groß- und Kleinhirnrinde wandern embryonale Neuronen längs spezieller radialer Gliazellen von ihrem Entstehungsort zu ihrer definitiven Position (Abb. 6.17 c S. 412). Im Gehirn von Insekten bilden Gliazellen gerüstartige Strukturen, die als Gleitschienen für die ersten auswachsenden Axone dienen.

Nach Verletzungen im Nervensystem erfüllt die Glia wichtige Reparaturfunktionen. Durchtrennt man ein Axon im peripheren Nervensystem, degeneriert dessen distaler Teil. Die umgebenden Schwann-Zellen bleiben jedoch erhalten und bilden für den neu auswachsenden proximalen Teil des Axons eine Leitrohre. Im zentralen Nervensystem regenerieren verletzte Axone im Allgemeinen nicht. Ein Grund für dieses Defizit liegt darin, dass die von den Oligodendrocyten gebildete Myelinscheide Oberflächenmoleküle enthält, die das Auswachsen von Axonen aktiv verhindern.

6.2 Elektrische Signale

Elektrische Impulse im Millisekundentakt – sog. Nervenimpulse – sind die stereotypen Morsezeichen des Nervensystems. In ihrer Frequenz liegt die Information über die Stärke einer Erregung verschlüsselt. Zellbiologisch handelt es sich um kurzfristige Umpolungen eines über der Nervenzellmembran stets anliegenden Ruhepotentials.

6.2.1 Ruhepotential

Führt man eine Mikroelektrode in eine Nervenzelle ein, misst man über der Membran der Nervenzelle ein elektrisches Potential von ca. -70 mV , das **Ruhepotential**: An ihrer Innenseite ist die Nervenzellmembran mit negativen, an ihrer Außenseite mit positiven Ladungen (Ionen) besetzt; sie verhält sich also wie ein Kondensator. Dabei wirkt die nur 7 nm dicke **Lipidschicht** der Membran als Dielektrikum mit wahrhaft phantastischen Isolationseigenschaften: Ein Potential von 70 mV über einer Distanz von 7 nm entspricht einer Spannung von $10^5\text{ V}\cdot\text{cm}^{-1}$. Die elektrischen Ladungsträger (Ionen) können die für sie impermeable Lipidschicht nur durch spezielle **Ionenkanäle** (Kanalproteine) passieren.

Um das Zustandekommen des Ruhepotentials (Abb. 6.5 a) zu verstehen, betrachten wir zunächst ein **vereinfachtes Neuronenmodell** (Abb. 6.5 b). In diesem Modell sollen Neuron und Extrazellulärraum nur permeable Kationen (K^+ -Ionen) und organische Anionen (A^-) enthalten. Die Anionen können aufgrund ihrer Größe im Gegensatz zu den K^+ -Ionen nicht durch die Membran diffundieren. Herrschen innen und außen gleiche Konzentrationen, werden pro Zeiteinheit gleich viele K^+ -Ionen in beiden Richtungen die Membran passieren. Liegen jedoch innen und außen unterschiedliche K^+ - und A^- -Konzentrationen vor, innen z. B. höhere als außen, erfolgt ein Netto- K^+ -Ausstrom. Da die A^- -Ionen von der für sie undurchlässigen Membran im Zellinneren zurückgehalten werden, führt der K^+ -Ausstrom an der Außenseite der Membran zu einem wachsenden Überschuss an positiven Ladungen, der einen weiteren K^+ -Ausstrom zunehmend hemmt und damit verhindert, dass K^+ -Ionen bis zum Konzentrationsausgleich nach außen wandern. Vielmehr tritt vorher ein **Gleichgewichtszustand** ein, bei dem der Netto- K^+ -Strom zum Erliegen kommt (in beiden Richtungen also gleich viele K^+ -Ionen durch die Membran treten). Das ist dann der Fall, wenn die **osmotische Energie** E_{osm} , die beim K^+ -Ausstrom längs des Konzentrationsgradienten frei wird, gleich der **elektrischen Arbeit** E_{el} ist, die zum K^+ -Ausstrom gegen einen sich aufbauenden elektrischen Gradienten geleistet werden muss.

$$E_{\text{osm}} = R \cdot T \cdot \ln \frac{[\text{K}^+]_a}{[\text{K}^+]_i}; \quad E_{\text{el}} = n \cdot F \cdot P_{\text{K}^+} \quad (6.1a, b)$$

R (allgemeine Gaskonstante) = $8,3\text{ J}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$; F (Faraday-Konstante) = $96\,500\text{ C}\cdot\text{mol}^{-1}$; T (absolute Temperatur) = 293 K ($= 20^\circ\text{C}$); n (Ionenwertigkeit) = $+1$ (für K^+); $[\text{K}^+]_{i,a}$ = Innen- und Außenkonzentration von K^+ .

Das im Gleichgewichtszustand (Netto-Ionenstrom = Null) vorliegende Membranpotential P_{K^+} wird **K^+ -Gleichgewichtspotential** genannt. Es lässt sich nach $E_{\text{osm}} = E_{\text{el}}$ für jede Ionenart wie folgt berechnen (Nernst-Gleichung):

$$P_{\text{K}^+} = 58 \log \frac{[\text{K}^+]_a}{[\text{K}^+]_i} \text{ [mV]} \quad (6.2)$$

Im gewählten Beispiel der Abb. 6.5 b beträgt $P_{\text{K}^+} = -58\text{ mV}$.

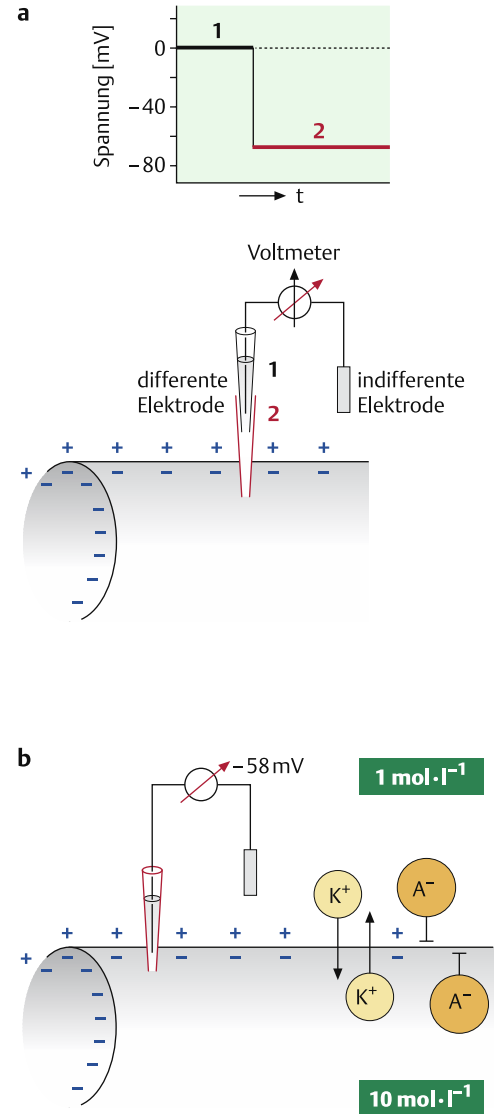


Abb. 6.5 Ruhepotential von Nervenzellen.
a Messung des Ruhepotentials am Axon einer Nervenzelle.
b Modellneuron: Entstehung eines Membranpotentials (K^+ -Gleichgewichtspotential).
 A^- impermeables organisches Anion
 K^+ permeables Kation (z. B. K^+ -Ion)

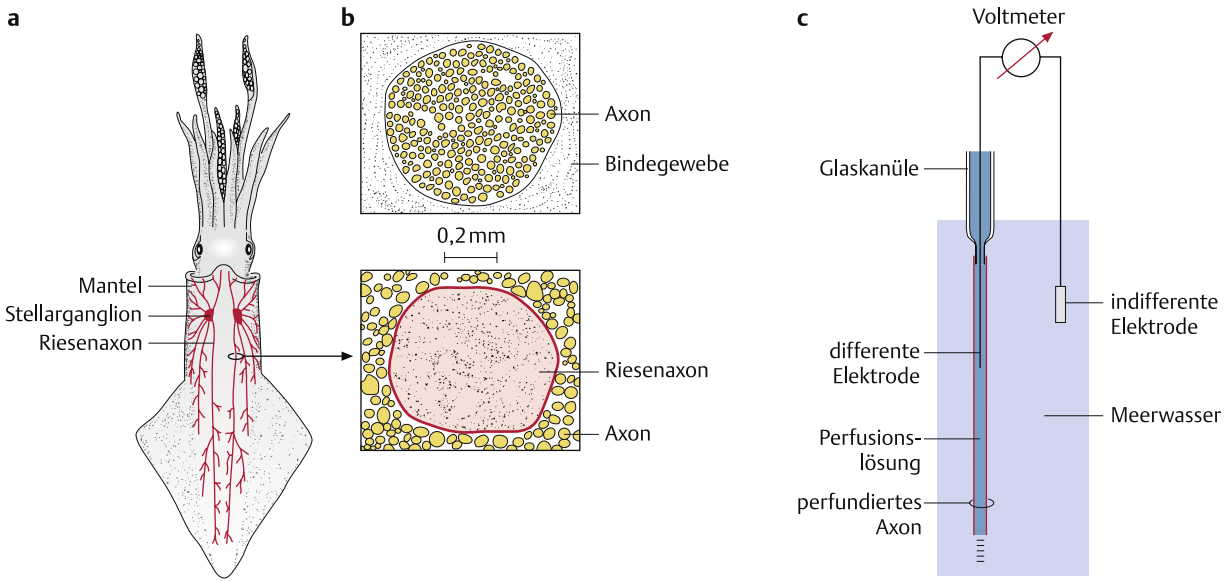


Abb. 6.6 Riesenaxone (nach Keynes; v. Muralt; Hodgkin).

a Riesenfasersystem von Cephalopoden (Kalmar *Loligo*). Die vom Stellarganglion ausgehenden Riesenaxone innervieren die Muskeln des Mantels. Rasche Kontraktionen dieser Muskeln führen zum Ausstoß von Wasser aus der Mantelhöhle und damit zu Rückstoßschwimmen.

b Querschnitt durch den Nerv einer Ratte (oben) und im gleichen Maßstab durch ein Riesenaxon von *Loligo* (unten).

c Perfundiertes Axon.

Man beachte jedoch: Ladungsunterschiede können nicht innerhalb von Flüssigkeiten, sondern nur über Membranen hinweg aufrecht erhalten werden. Makroskopisch herrscht daher sowohl im Intra- als auch im Extrazellulärraum Elektroneutralität. Die zum Aufbau des Membranpotentials führenden Ladungsverschiebungen sind auf den engsten Bereich unmittelbar um die Membran beschränkt und so gering (etwa 10^{-7} der K^+ -Innenkonzentration), dass sich dadurch die ursprünglichen K^+ -Konzentrationen innerhalb und außerhalb des Neurons nicht merklich ändern.

Das Ruhepotential P_0 einer **realen Nervenzelle** entspricht im Wesentlichen dem K^+ -Gleichgewichtspotential (P_{K^+}) des Modellneurons. Die impermeablen Anionen werden von Proteinen gebildet, die beim pH-Wert der Zelle überwiegend negativ geladene Gruppen (vor allem Phosphat- und Carboxylgruppen) tragen. Als permeable Kationen figurieren K^+ -Ionen. Sie können die Membran über spezielle K^+ -Kanäle passieren.

Als Beispiel einer Nervenzelle seien die Riesenneuronen des Tintenfischs *Loligo* gewählt. Wegen ihrer für Axone geradezu gigantischen Ausmaße (Durchmesser bis zu 1 mm, Abb. 6.6a, b) hielt man sie ursprünglich sogar für Blutgefäße. Heute zählen sie zu den Para-

Tab. 6.1 Ionenkonzentration (K: i intrazellulär, a extrazellulär), Gleichgewichtspotentiale (P) und Ionenpermeabilität (G, relative Einheiten) in Nerven- und Muskelfasern von Tintenfischen (*Loligo*) und Fröschen (*Rana*). Zum Vergleich sind in der letzten Spalte die Ionenkonzentrationen von Meerwasser angegeben.

	Axon (<i>Loligo</i>)					Muskelfaser (<i>Rana</i>)					Meerwasser
	K_i [mmol · l ⁻¹]	K_a	$\frac{K_i}{K_a}$	P [mV]	G	K_i [mmol · l ⁻¹]	K_a	$\frac{K_i}{K_a}$	P [mV]	G	K [mmol · l ⁻¹]
K⁺	410	20	20	-76	1	140	5	28	-84	1	10
Na⁺	50	440	0,1	+55	0,04	10	120	0,1	+63	0,01	460
Cl⁻	40	560	0,1	-66	0,2	3	120	0,03	-93	2,5	540

deobjekten der Neurophysiologie. Die etwa 20-mal niedrigere K^+ -Außenkonzentration bedingt ein K^+ -Gleichgewichtspotential von -76 mV (Tab. 6.1) – ein Wert, der dem elektrophysiologisch bestimmten Ruhepotential des Neurons von -70 mV außerordentlich nahekommt. Zwar treten im Unterschied zum einleitend betrachteten Modellneuron außerhalb des Axons noch Na^+ - und Cl^- -Ionen in hohen Konzentrationen auf („physiologische Kochsalzlösung“ als extrazelluläres Medium), doch ist die Membran im Ruhezustand für Na^+ nahezu impermeabel. Auch die Cl^- -Leitfähigkeit ist bei P_0 gering. Zudem zeigt das Gleichgewichtspotential für Cl^- (P_{Cl^-}) wegen der zu K^+ angenäherten reziproken Konzentrationsverhältnisse und des umgekehrten Ladungsvorzeichens von Cl^- den nahezu gleichen Wert wie P_{K^+} . Das Ruhepotential einer Nervenzelle wird daher fast vollständig vom K^+ -Gleichgewichtspotential bestimmt (Box 6.2).

Box 6.2 Gleichgewichtspotentiale und Ionenströme

Welche **Ionenströme** fließen bei einem bestimmten Membranpotential P_m – im hier gewählten Beispiel beim Ruhepotential P_0 – durch die Nervenzellmembran? Zwei Faktoren sind für die Stärke eines Ionenstroms I_{ion} verantwortlich:

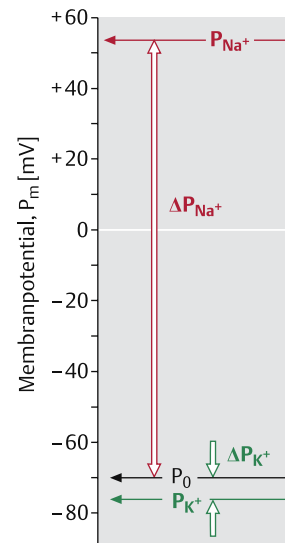
- die **Potentialdifferenz**, d. h. die Differenz zwischen P_m (hier P_0) und dem Gleichgewichtspotential P_{ion} des betreffenden Ions, und
- die **Membranleitfähigkeit** G_{ion} , d. h. die Zahl geöffneter Kanäle, die für dieses Ion spezifisch sind.

$$\text{Es gilt: } I_{ion} = G_{ion} \cdot \Delta P_{ion} = G_{ion} \cdot (P_0 - P_{ion}) \quad (6.3)$$

Da es sich bei der Leitfähigkeit G um den reziproken Wert des Widerstands R handelt, erkennt man in Gleichung (6.3) leicht das Ohmsche Gesetz: $I = P/R$.

Gleichgewichtspotentiale P_{ion} können sich natürlich nur dann einstellen, wenn die betreffenden Ionenkanäle geöffnet sind. Dann bewegen sich die Ionen jeweils so durch die Membran, dass P_{ion} resultiert, der Netto-Ionenstrom also zum Erliegen kommt. Da $P_{Na^+} = +55\text{ mV}$ weit oberhalb von $P_0 = -70\text{ mV}$ liegt, stehen **Na^+ -Ionen** als Kationen unter starkem „Druck“ ($\Delta P_{Na^+} = 125\text{ mV}$), nach innen zu diffundieren. Doch bei P_0 liegen (fast) alle Na^+ -Kanäle im geschlossenen Zustand vor. Für die **K^+ -Ionen** herrschen umgekehrte Verhältnisse. Die K^+ -Kanäle sind offen, die K^+ -Membranleitfähigkeit ist also hoch, der „Druck“ ($\Delta P_{K^+} = 6\text{ mV}$) dagegen gering. Wären die K^+ -Kanäle die einzigen offenen Kanäle, gälte $P_0 = P_{K^+}$. Doch die geringe Zahl offener Na^+ -Kanäle führt zu einem kleinen einwärts gerichteten Na^+ -Leckstrom und damit zu $P_0 > P_{K^+}$, was einen K^+ -Ausstrom zur Folge hat (K^+ strömt aus, weil P_{K^+} bei negativeren Werten als P_0 liegt und sich deshalb nur durch einen K^+ -Ausstrom einstellen kann.) Obwohl also $\Delta P_{Na^+} \gg \Delta P_{K^+}$, liegt wegen $G_{K^+} \gg G_{Na^+}$ das Ruhepotential viel näher bei P_{K^+} als bei P_{Na^+} .

Allgemein gilt: Die Richtung eines Ionenflusses wird durch die Lage des Gleichgewichtspotentials P_{ion} (relativ zum Membranpotential P_m), nicht durch den Konzentrationsgradienten bestimmt. Ionen können also auch gegen ihren Konzentrationsgradienten fließen; Na^+ -Ionen z. B. dann, wenn an der Nervenzelle ein Membranpotential von $P_m > P_{Na^+}$ (z. B. $+100\text{ mV}$) angelegt wird und Na^+ dann zum Einstellen seines Gleichgewichtspotentials nach außen wandern muss (vgl. Abb. 6.7 d).



Am perfundierten Axon (Abb. 6.6c) kann man es durch Variation der K^+ -Innen- und -Außenkonzentrationen beliebig (und nach dem K^+ -Gleichgewichtspotential voraussagbar) verändern. Experimentelle Variation der Na^+ - und Cl^- -Konzentrationen haben dagegen keinen Effekt auf das Ruhepotential.

Die Na^+ -Permeabilität der Membran ist im Ruhezustand zwar gering, aber nicht gleich Null. Das führt zu einem kleinen Leckstrom von Na^+ , so dass das Ruhepotential bei etwas positiveren Werten als das K^+ -Gleichgewichtspotential liegt. Eine in der Zellmembran lokalisierte **Na^+/K^+ -Pumpe** transportiert ständig das passiv in die Zelle diffundierte Na^+ im Austausch gegen K^+ wieder nach außen (Box 4.5 S. 356). Auf diese Weise verhindert sie den allmählichen Zusammenbruch des Membranpotentials.

6.2.2 Nervenimpulse

Das Membranpotential kann man künstlich verändern, indem man der Nervenzelle mit einer Reizelektrode elektrische Ladungen zuführt: Zufuhr positiver Ladungen bedingt eine **Depolarisation**, Zufuhr negativer Ladung eine **Hyperpolarisation** der Zelle (Abb. 6.7a). Im ersten Fall wird die elektrische Polarisierung der Membran vermindert (De-), im zweiten erhöht (Hyper-). Das Ausmaß der De- und Hyperpolarisation variiert mit der Reizstärke, also der Menge zugeführter Ladungen: Die Antworten erfolgen graduiert.

Erreicht die Depolarisation einen bestimmten Schwellenwert, die Impulsschwelle (bei ca. $P_m = -40$ mV), kommt es zu einer schlagartigen elektrischen Umpolung der Membran, zum **Nervenimpuls (Aktionspotential, engl. spike)**.

Der Nervenimpuls (Abb. 6.7) beruht darauf, dass sich bei der Schwellen-Depolarisation **spannungsabhängige Na^+ -Kanäle** öffnen. Aufgrund der Lage des Na^+ -Gleichgewichtspotentials tritt damit Na^+ ins Innere der Zelle ein. Das verstärkt die Depolarisation, was weitere Na^+ -Kanäle öffnet, zu weiterem Na^+ -Einstrom führt usw. Dieser positive Rückkopplungseffekt hat zur Folge, dass der Na^+ -Einstrom, einmal angestoßen, lawinenartig nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip bis zur Umpolung der Membran abläuft.

Bereits nach 1 ms kommt die elektrische Umpolung, der Nervenimpuls, wieder zum Erliegen (**Repolarisation**). Dafür zeichnen zwei Gründe verantwortlich: Erstens beginnen sich die Na^+ -Kanäle schon kurz nach ihrer Öffnung wieder zu schließen. Zweitens öffnen sich nach überschwelliger Depolarisation – zeitlich verzögert – **spannungsabhängige K^+ -Kanäle**, was nach dem in der Box 6.2 Gesagten zum K^+ -Ausstrom führt. (Bei diesen Kanälen handelt es sich um andere K^+ -Kanäle als jene, die im Ruhezustand der Membran geöffnet sind.) Beide Effekte bewirken, dass der Nervenimpuls bereits nach 1 ms wieder auf den Wert des Ruhepotentials repolarisiert wird. Da die K^+ -Kanäle länger als die Na^+ -Kanäle geöffnet bleiben, kommt es am Ende des Nervenimpulses zu einer überschwingenden Hyperpolarisation (Nachpotential, Abb. 6.7b). Nach ihrer Schließung sind

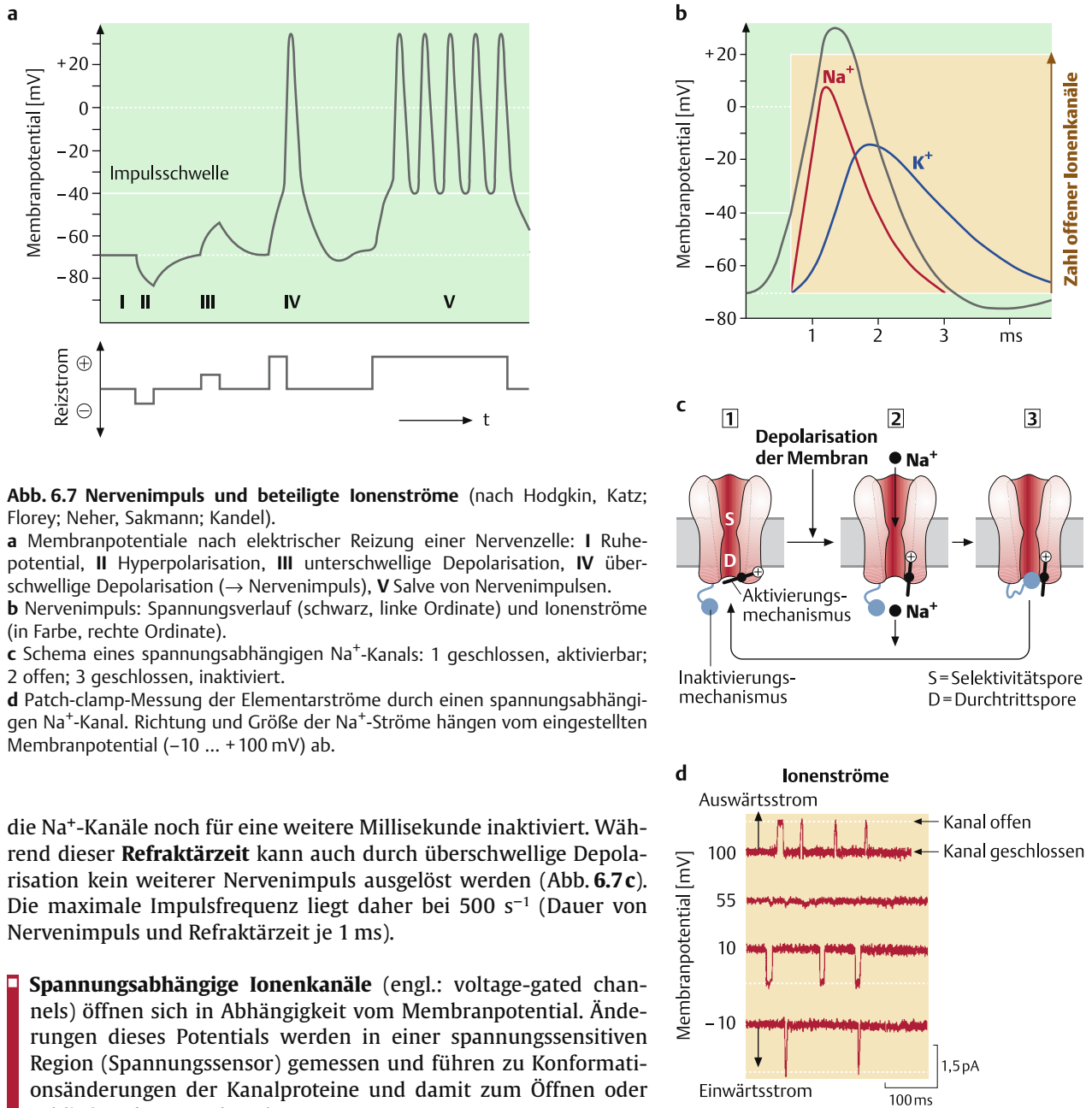


Abb. 6.7 Nervenimpuls und beteiligte Ionenströme (nach Hodgkin, Katz; Florey; Neher, Sakmann; Kandel).

a Membranpotentiale nach elektrischer Reizung einer Nervenzelle: **I** Ruhepotential, **II** Hyperpolarisation, **III** unterschwellige Depolarisation, **IV** überschwellige Depolarisation (→ Nervenimpuls), **V** Salve von Nervenimpulsen.

b Nervenimpuls: Spannungsverlauf (schwarz, linke Ordinate) und Ionenströme (in Farbe, rechte Ordinate).

c Schema eines spannungsabhängigen Na⁺-Kanals: 1 geschlossen, aktivierbar; 2 offen; 3 geschlossen, inaktiviert.

d Patch-clamp-Messung der Elementarströme durch einen spannungsabhängigen Na⁺-Kanal. Richtung und Größe der Na⁺-Ströme hängen vom eingestellten Membranpotential (-10 ... +100 mV) ab.

die Na⁺-Kanäle noch für eine weitere Millisekunde inaktiviert. Während dieser **Refraktärzeit** kann auch durch überschwellige Depolarisation kein weiterer Nervenimpuls ausgelöst werden (Abb. 6.7c). Die maximale Impulsfrequenz liegt daher bei 500 s⁻¹ (Dauer von Nervenimpuls und Refraktärzeit je 1 ms).

Spannungsabhängige Ionenkanäle (engl.: voltage-gated channels) öffnen sich in Abhängigkeit vom Membranpotential. Änderungen dieses Potentials werden in einer spannungssensitiven Region (Spannungssensor) gemessen und führen zu Konformationsänderungen der Kanalproteine und damit zum Öffnen oder Schließen des Ionenkanals.

Beim erst- und bestuntersuchten dieser Kanäle, dem **spannungsabhängigen Na⁺-Kanal** (Abb. 6.8b), handelt es sich um ein Glykoprotein (260 kDa), dessen Proteinkomponente eine einzige Polypeptidkette bildet. Sie besteht aus 4 membrandurchspannenden Domänen (I–IV) aus je 6 α -helikalen Segmenten (1–6). Einige der intrazellulären Schleifen zwischen den Segmenten tauchen als β -Faltblätter in die Membran ein. Die Segmente 4 jeder Domäne bilden den

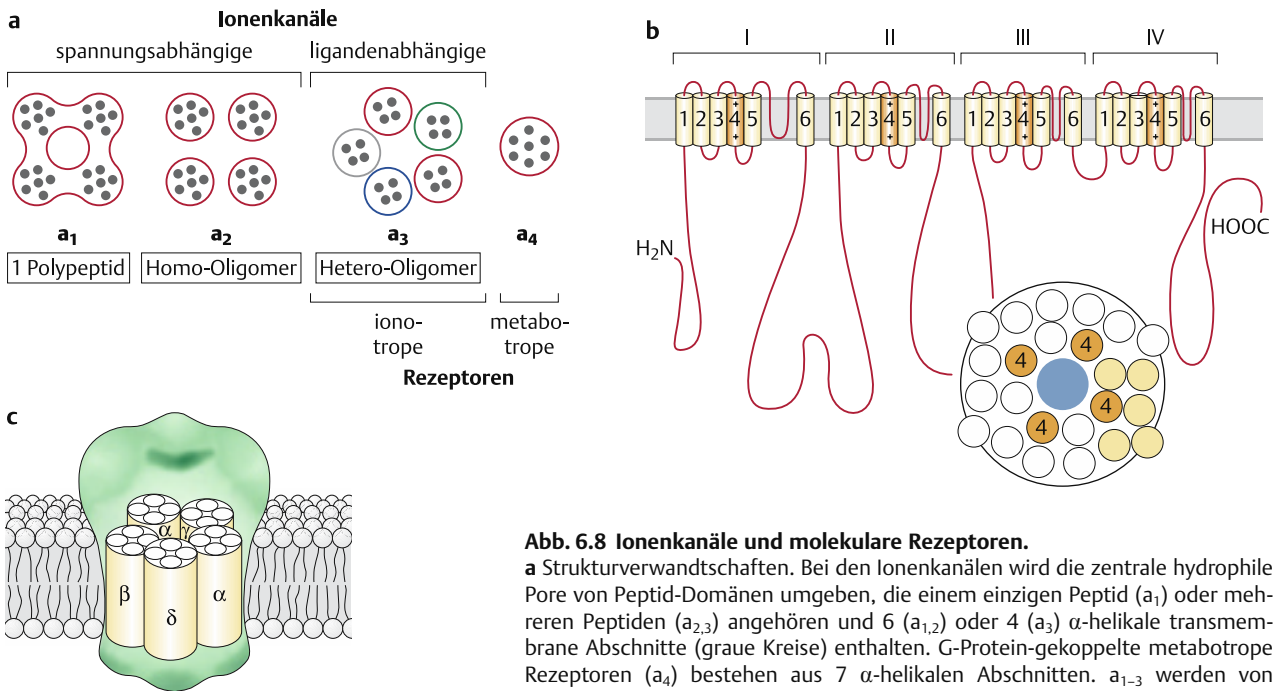


Abb. 6.8 Ionenkanäle und molekulare Rezeptoren.

a Strukturverwandtschaften. Bei den Ionenkanälen wird die zentrale hydrophile Pore von Peptid-Domänen umgeben, die einem einzigen Peptid (**a₁**) oder mehreren Peptiden (**a_{2,3}**) angehören und 6 (**a_{1,2}**) oder 4 (**a₃**) α-helikale transmembrane Abschnitte (graue Kreise) enthalten. G-Protein-gekoppelte metabotrope Rezeptoren (**a₄**) bestehen aus 7 α-helikalen Abschnitten. **a₁₋₃** werden von verwandten Genfamilien codiert; zwischen den Genfamilien **a₁₋₃** und **a₄** besteht keine Verwandtschaft.

Beispiele: **a₁** spannungsabhängiger Na⁺- und Ca²⁺-Kanal; **a₂** spannungsabhängiger K⁺-Kanal; **a₃** Acetylcholin-Rezeptor; **a₄** Adrenalin-Rezeptor.

b Längsaufwicklung und Querschnitt der Transmembrandomänen des spannungsabhängigen Na⁺-Kanals (**a₁**). Die α-Helices 4 bilden den Spannungssensor. **c** Dreidimensionale Struktur des Acetylcholin-Rezeptors (**a₃**).

Spannungssensor, der für die spannungsabhängige Öffnung des Kanals verantwortlich ist (Abb. 6.7 c). Da sie einen Überschuss an positiven Ladungen tragen, verschieben sie sich bei Depolarisation der Membran unter leichter Torsion nach außen: Die „Durchtrittspore“ öffnet sich.

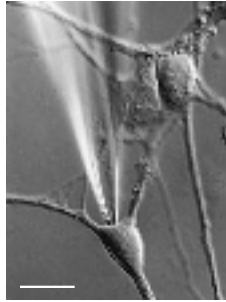
Die molekularen Mechanismen der Ionenselektivität (der „Selektivitätspore“) sind noch nicht voll verstanden. Pharmakologisch kann man die Na⁺-Kanäle durch Tetrodotoxin (TTX), das Gift des ostasiatischen Fugufisches *Tetrodon*, und die K⁺-Kanäle durch Tetraethyl-ammonium (TEA) selektiv blockieren. Na⁺- und K⁺-Ströme lassen sich dann getrennt messen (Abb. 6.7 b).

Zur Charakterisierung von Ionenströmen durch Ionenkanäle bedient man sich heute bevorzugt der Patch-clamp-Methode (Box 6.3) im künstlichen Expressionssystem der Frosch-Oocyte; denn durch Injektion der entsprechenden kanalspezifischen mRNA in die großen Oocyten von Fröschen lassen sich die Kanalproteine in der Oocytenmembran exprimieren.

Die Menge der Na⁺-Ionen, die während eines Nervenimpulses ins Zellinnere strömt, ist extrem gering (etwa 10⁻⁶ der Na⁺-Innenkonzentration) und verändert die Gesamtkonzentrationsverhältnisse kaum. Auch bei Blockierung der Na⁺/K⁺-Pumpe können daher

Box 6.3 Patch-clamp-Methode

Die Strommenge, die während der Öffnung durch einen einzigen Ionenkanal fließt, lässt sich nach der Patch-clamp-Methode bestimmen. Dabei wird eine feine Glasmikropipette mit speziell polierter Spitze so auf die Membran einer Nervenzelle aufgesetzt, dass ein Membranstück (engl.: patch) mit bestenfalls nur einem Ionenkanal herausgetrennt, gewissermaßen in die Spitzenöffnung der Pipette eingeklemmt wird (engl.: clamp). Da die Abdichtung zwischen Pipettenrand und Membran bei geeigneter Präparation der Pipettenspitze elektrische Widerstände von mehr als 10 Giga-Ohm erreicht ($1\text{ G}\Omega = 10^9\Omega$), kann man den durch den isolierten Ionenkanal fließenden Ministrom direkt messen. Er beträgt beim Na^+ -Kanal etwa 1,5 pA (Abb. 6.7d).



Patch-clamp-Ableitung aus einer Nervenzellkultur. Maßstabsmarke: 20 μm (Aufnahme: Neher).

noch Tausende von Impulsen in voller Stärke ausgelöst werden. Dem entspricht, dass die **Dichte der Na^+ -Kanäle** in der Membran der Riesenaxone von *Loligo* äußerst gering ist (10–100 Kanäle pro μm^2): Nur alle 150 nm durchzieht einer der 0,5 nm weiten Kanäle die Membran. Durch eine besonders hohe Kanaldichte (10^4 Kanäle pro μm^2) sind dagegen die Ranvier-Schnürringe der myelinisierten Wirbeltieraxone ausgezeichnet.

Die **Fortleitung der Nervenimpulse** erfolgt ohne Abschwächung der Impulsamplitude, d. h. dekrementfrei.

Da in Längsrichtung des Axons zwischen einem erregten und einem unerregten Membranbezirk Ausgleichsströme fließen (Abb. 6.9a), wird die Membran in Nachbarschaft einer erregten Stelle zunehmend depolarisiert, bis es nach Erreichen der Impulsschwelle zur „Zündung“ eines neuen Nervenimpulses kommt (**aktive Fortleitung** des Impulses). Ein Rückschlagen der Erregung wird dadurch verhindert, dass der jeweils kurz zuvor erregte Axonbereich der Refraktärperiode unterliegt (unidirektionale Ausbreitung des Impulses). Membranen, die auf diese Weise zur Erzeugung und Weiterleitung sich selbst regenerierender Nervenimpulse befähigt sind, also spannungsabhängige Ionenkanäle enthalten, nennt man **elektrisch erregbar**. Elektrisch unerregbare Membranen können Potentialänderungen nur passiv unter Abschwächung der Amplitude (mit Dekrement) weiterleiten.

Die Leitungsgeschwindigkeit steigt mit zunehmendem Axondurchmesser (Plus 6.1). Bei myelinisierten Axonen kommt hinzu, dass die erregbaren Membranstellen (Ranvier-Schnürringe) durch die etwa 1 mm langen Schwann-Gliascheiden voneinander getrennt sind. Da diese Schwann-Scheiden „Kurzschlüsse“ verhindern, sprin-

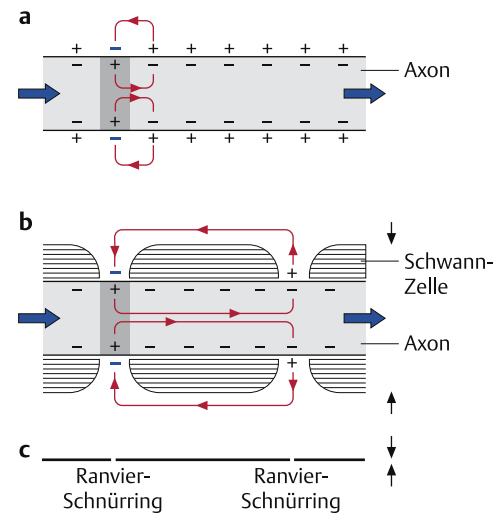


Abb. 6.9 Erregungsleitung am unmyelinisierten (a) und myelinisierten (b, c) Axon.

Der Nervenimpuls (umgepoltes Membranpotential) liegt auf Höhe des dunkelgrau angelegten Axonbereichs. Die Ausgleichsströmschleifen sind rot gezeichnet. Blaue Pfeile: Ausbreitungsrichtung des Nervenimpulses. **c** gibt die wahren Größenverhältnisse von **b** wieder. Die schwarzen Pfeile markieren die relative Dicke des umhüllten Axons.

Plus 6.1 Nervenfasern und metallische Leiter: ein Vergleich

In metallischen Leitern fließen Elektronen, in Nervenfasern dagegen Ionen. Da Ionen im Axoplasma in weit geringerer Konzentration vorliegen und außerdem weniger beweglich sind als Elektronen in Metallen, besitzt ein Axon eine wesentlich (etwa 10^7 -mal) geringere elektrische Leitfähigkeit als ein Metalldraht. Hinzu kommt, dass Axone schlechter als metallische Leiter isoliert sind, also einen geringeren Querwiderstand aufweisen; denn nicht nur ihr Innen-, sondern auch ihr Außenmedium besteht aus einer Elektrolytlösung, und die trennende Zellmembran bedeutet für Ionen keine unüberwindliche Schranke. Schließlich sind Nervenfasern außerordentlich dünn (Durchmesser meistens $0,1\text{--}10\ \mu\text{m}$), was die Ausbreitungsgeschwindigkeit elektrischer Signale ebenfalls herabsetzt. Im Einzelnen gilt:

$$v \propto \sqrt{\frac{d \cdot R_m}{R_i + R_a}} \quad (6.4)$$

v = Ausbreitungsgeschwindigkeit elektrischer Signale, d = Durchmesser des Axons, R_m = Membranwiderstand (Querwiderstand), R_i und R_a = Innen- und Außenwiderstand (Längswiderstand).

Während sich elektrische Felder in metallischen Leitern praktisch mit Lichtgeschwindigkeit ($3 \cdot 10^8\ \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$) ausbreiten, erreicht die Erregungsleitung in Nervenfasern Maximalgeschwindigkeiten von etwa $10^2\ \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$.

gen die Nervenimpulse von einem Schnürring zum anderen (Abb. 6.9b). Zudem enthalten die von den Schwann-Zellen umhüllten Axonbereiche keine spannungsabhängigen Na^+ -Kanäle. Der dadurch bedingte **saltatorische Mechanismus** der Impulsleitung erhöht die Leitungsgeschwindigkeit derart, dass ein nur $5\ \mu\text{m}$ dickes Säugeraxon mit Myelinscheide die gleiche Leitungsgeschwindigkeit ($25\ \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$) erreicht wie das mehr als 150-mal so dicke, aber unmyelinisierte Riesenaxon eines Tintenfisches.

6.2.3 Synaptische Übertragung

Da das Nervensystem nicht – wie man noch im letzten Jahrhundert annahm – aus ununterbrochenen Bahnen (Retikulärtheorie), sondern aus distinkten Nervenzellen besteht (Neuronentheorie), müssen elektrische Erregungen von einer Zelle zur anderen „überspringen“. Dieses Überspringen der Erregung erfolgt an spezialisierten Zellbezirken, den Synapsen.

Elektrische Synapsen

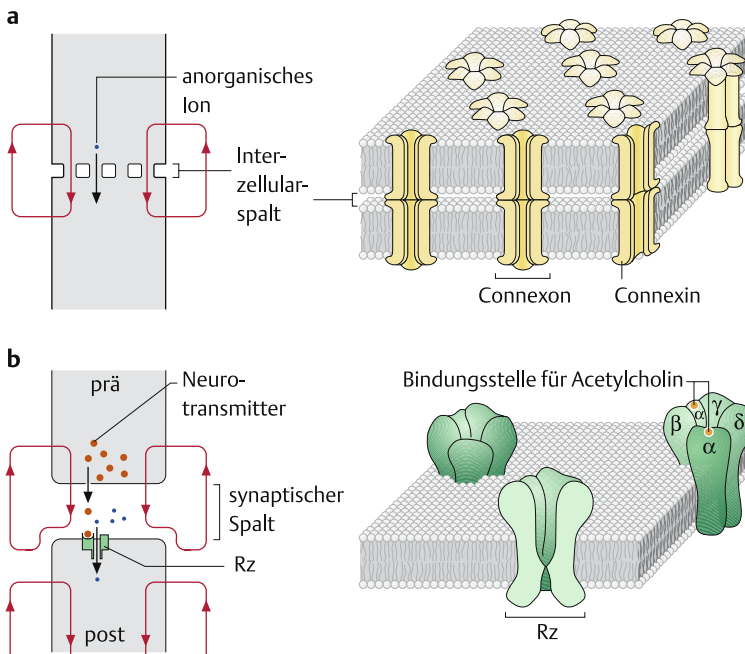
■ **Elektrische Synapsen** sind durch besonders schnelle Erregungsübertragung gekennzeichnet, die durch direkten cytoplasmatischen Kontakt zwischen benachbarten Nervenzellen zustande kommt.

Ionenströme weisen extrazellulär eine so geringe Dichte auf, dass sie benachbarte Nervenzellen kaum beeinflussen können. Nur wenn **Kommunikationskontakte** (engl.: **gap junctions**) bestehen, bei denen $2\ \text{nm}$ weite Proteinkanäle (**Connexone**) den Interzellulärspace überbrücken und einen direkten Ionenübertritt von einer Nervenzelle zur anderen ermöglichen, laufen Nervenimpulse ohne nennenswerte Verzögerung ($< 0,1\ \text{ms}$) über Zellgrenzen hinweg. Gap junctions werden damit zu **elektrischen Synapsen** (Abb. 6.10a). Sie treten überall dort auf, wo schnelle Erregungsleitung gefordert wird, z. B. bei den an Fluchtreaktionen beteiligten Riesenfasern vieler Anneliden, Tintenfische, Krebse (Abb. 9.2 S. 496) und Insekten, aber auch bei Wirbeltieren (z. B. Mauthner-Riesenneuronen im Hirnstamm der Fische).

Chemische Synapsen

■ Bei **chemischen Synapsen** – den meisten Synapsen im Nervensystem und allen Synapsen zwischen Nerven- und Muskelzellen (neuromuskuläre Synapsen) – erfolgt die Erregungsübertragung indirekt über einen Überträgerstoff (Neurotransmitter). Er wird von **präsynaptischen Nervenendigungen** freigesetzt.

An chemischen Synapsen (Abb. 6.10b) wirken Neuronen wie sekretorische Zellen. Ihre präsynaptischen Endigungen sind dicht mit transmitterhaltigen Vesikeln gefüllt (Abb. 6.11). Diese Vesikel entleeren ihren Inhalt exocytotisch in „Paketen“ von $10^3\text{--}10^4$ Transmitter-Molekülen in den synaptischen Spalt (Abb. 6.12a). Der Ausschüttungsvorgang wird dadurch ausgelöst, dass einlaufende Nerven-

**Abb. 6.10 Synapsen.**

a Elektrische und **b** chemische Synapse.

Links Schema (die Stromflüsse sind als rote Linien dargestellt), rechts Detailbilder. **a** Gap junction, **b** subsynaptische Membran mit Acetylcholin-Rezeptoren (nach Makowski, Caspar; Lindstrom).

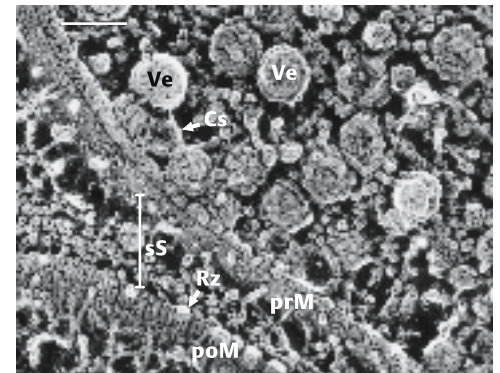
Rz Rezeptormolekül: bei **b** rechts Acetylcholin-Rezeptor, aus 5 Untereinheiten bestehend (2α , 1β , 1γ , 1δ), vgl. Abb. 6.8 c

prä präsynaptische Zelle
post postsynaptische Zelle

impulse spannungsabhängige Ca^{2+} -Kanäle öffnen. Ca^{2+} strömt in die Nervenendigung ein (das Ca^{2+} -Gleichgewichtspotential liegt bei $P_{\text{Ca}^{2+}} = 150 \text{ mV}$) und führt über Myosin/Actin-vermittelte Prozesse zur Anlagerung (engl.: docking) der Vesikel an die präsynaptische Zellmembran (Abb. 6.12 b) und dann zur Exocytose.

Neurotransmitter treten in zwei Formen auf: als „primäre“, **niedermolekulare Transmitter** (meistens Aminosäurederivate) und als **Neuropeptide** (aus 2–50 Aminosäureresten). Erstere werden in kleinen Vesikeln (engl.: light core vesicles, Durchmesser 45 nm), letztere in größeren Granulen (engl.: dense core vesicles, Durchmesser > 70 nm) gespeichert.

Während sich Nervensysteme nur einer kleinen Zahl von (etwa 10) **niedermolekularen Transmittern** bedienen (Tab. 6.2), sind allein bei Säugern bereits mehr als 100 **Neuropeptide** (Neuromodulatoren, Co-Transmitter) isoliert worden. Häufig waren sie schon seit längerem als Peptidhormone v. a. des Magen-Darm-Trakts (z. B. Gastrin, Cholecystokinin) und der Hypophyse (Vasopressin, Oxytocin) bekannt. Das weist auf die vielfältigen Funktionen hin, die diese Peptide je nach Bildungs- und Ausschüttungsort als Transmitter, Modulator oder Hormon erfüllen können. So stimuliert die aus 11 Aminosäureresten bestehende Substanz P im peripheren Nervensystem die Kontraktion der glatten Muskulatur; im Rückenmark und Hypothalamus dient sie dagegen als Transmitter afferenter Neuronen der Schmerzübertragung. Am häufigsten wirken die Neuropeptide im Nervensystem jedoch als Modulatoren, die den Ver-

**Abb. 6.11 Synaptische Nervenendigung.**

Synapse zwischen Neuron und elektrischer Platte des Zitterrochen *Narke japonica*. Maßstabsmarke: 100 nm (EM-Aufnahmen, Tiefätztechnik: Kanaseki, Zimmermann).

Cs Cytoskelett
poM postsynaptische Membran
prM präsynaptische Membran
Rz Acetylcholin-Rezeptor
sS synaptischer Spalt
Ve Vesikel

Abb. 6.12 Synapsenfunktion (Transmitter: Acetylcholin).

a Abläufe. In [] sind einige Möglichkeiten pharmakologischer Synapsenmodulation angegeben (Pharmaka in blauer Schrift). ① Vom präsynaptischen Axon einlaufender Nervenimpuls.

② Öffnung spannungsabhängiger Ca^{2+} -Kanäle. Ca^{2+} -Einstrom. Lösen der Vesikel aus dem Cytoskelett [α -Conotoxin blockiert Ca^{2+} -Kanäle].

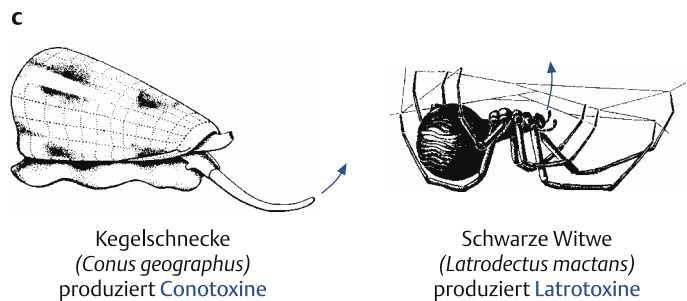
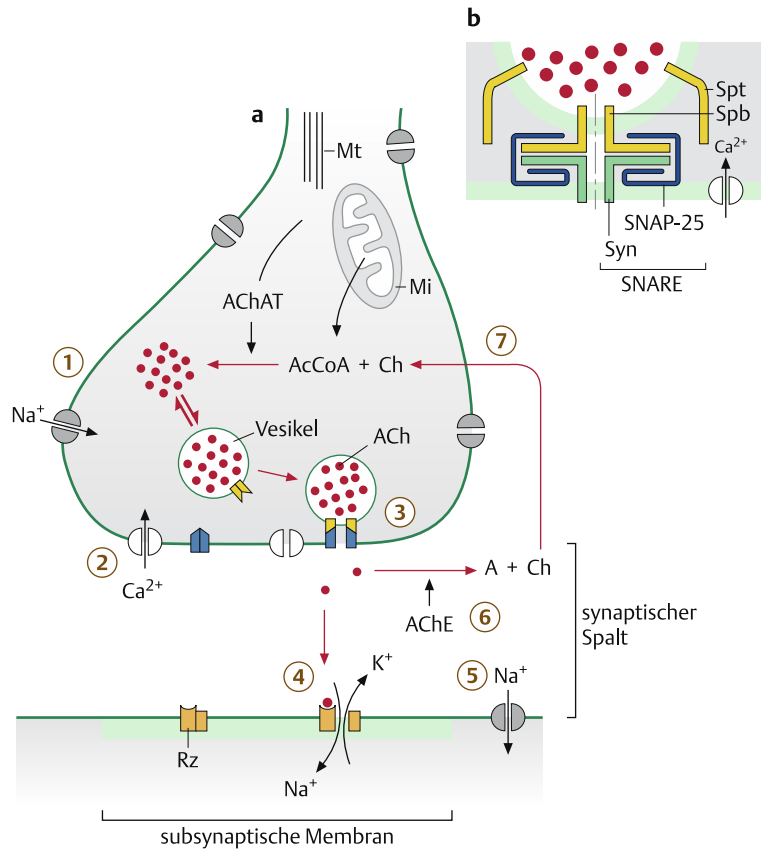
③ Andocken der Vesikel über Proteine des SNARE-Komplexes an die Zellmembran → Transmitter-Ausschüttung. Synaptotagmin (Spt) wirkt als Ca^{2+} -Sensor. [Botulinustoxine des Bakteriums *Clostridium botulinum* (→ Fleischvergiftung) und das Tetanustoxin von *C. tetani* (→ Wundstarrkrampf) spalten SNARE-Proteine (S. 14) → Blockierung der ACh-Freisetzung. α -Latrotoxin induziert Exocytose auch ohne Ca^{2+} -Anstieg]. Nach Transmitter-Ausschüttung wird die Vesikelmembran unter Anlagerung von Clathrin ins Cytoplasma zurückgezogen.

④ Bindung von ACh an die ACh-Rezeptoren → Öffnen der Na^+/K^+ -Kanäle → Nettoeinstrom von Kationen und Bildung eines EPSPs [kompetitive Verdrängung des ACh von seinen Rezeptoren durch das Lianen-Pfeilgift d-Tubocurarin (Curare) (reversibel) oder durch α -Conotoxin und das Schlangengift α -Bungarotoxin (beide irreversibel). Kanalöffnung wird verhindert]. ⑤ Bei überschwelligem EPSP Auslösen eines Nervenimpulses außerhalb der subsynaptischen Membran. ⑥ Spaltung von unverbrauchtem ACh durch ACh-Esterase (AChE) [Physostigmin (Eserin) und Organophosphate (z. B. E605) hemmen AChE und verlängern damit die ACh-Wirkung]. ⑦ Aufnahme von Ch [blockiert durch Hemicholinium] in die präsynaptische Endigung, wo die ACh-Resynthese erfolgt.

b Docking-(SNARE-)Komplex.

c Produzenten neurotoxischer Substanzen (zwei Beispiele; blaue Pfeile: Applikation der Nervengifte).

A	Acetat
AcCoA	Acetyl-Coenzym A
ACh	Acetylcholin
AChAT	Acetylcholin-Acetylase
AChE	Acetylcholin-Esterase
Ch	Cholin
EPSP	exzitatorisches postsynaptisches Potential
Mi	Mitochondrium
Mt	Mikrotubulus
Rz	ACh-Rezeptor
SNARE	Komplex aus Spb, Syn und SNAP-25
Spb	Synaptobrevin II
Spt	Synaptotagmin I
Syn	Syntaxin I



Derivat der Essigsäure	Vorkommen
$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{CH}_3}{\underset{\text{CH}_3}{\text{N}^{\oplus}}}$	Acetylcholin Neuromuskuläre Synapsen von Ve, VNS (Parasympathicus) von Ve, ZNS von InVe und Ve
Aminosäuren und -derivate	Vorkommen
$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_3(\text{HO})-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2$	Dopamin Noradrenalin Adrenalin
$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_3(\text{HO})-\overset{\text{OH}}{\text{CH}}-\text{CH}_2-\text{NH}_2$	
$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_3(\text{HO})-\overset{\text{OH}}{\text{CH}}-\text{CH}_2-\overset{\text{CH}_3}{\text{NH}}$	
$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_3(\text{HO})-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2$	Serotonin (5-OH-Tryptamin)
$\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_3(\text{H})-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2$	
$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{NH}_2}{\text{CH}}-\text{COOH}$	Glutaminsäure γ-Aminobuttersäure (GABA)
$\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{NH}_2}{\text{CH}_2}$	
NH_2 $\text{H}_2\text{C}-\text{COOH}$	Glycine

Tab. 6.2 Niedermolekulare (primäre) Neurotransmitter.

InVe	Invertebraten
Ve	Vertebraten
VNS	vegetatives Nervensystem
ZNS	Zentralnervensystem

ZNS und VNS von InVe und Ve, Noradrenalin z. B. im VNS (Sympathicus) von Ve

Zu den Catecholaminen zählt auch das ausschließlich bei InVe auftretende **Octopamin** (β-OH-Tryptamin)

ZNS von InVe und Ve

Erregende Synapsen im ZNS von Ve, neuromuskuläre Synapsen von Arthropoden

Hemmende Synapsen im ZNS von InVe und Ve

Hemmende Synapsen im ZNS von Ve

stärkungsfaktor der primären Übertragung kurz- oder längerfristig verändern.

Zu den bekanntesten Neuropeptiden zählen die **Opioid-Peptide**: die chemisch verwandten Endorphine (20–30 Aminosäurereste, AS), Enkephaline (5 AS) und Dynorphine (9–16 AS). Sie binden an die gleichen postsynaptischen Rezeptoren wie die chemisch ganz anders gebauten Opiate (z.B. Morphium) und wirken – gewissermaßen als endogene Opiate – ebenfalls schmerzstillend.

Als jüngste Kandidaten reihen sich **Stickoxid** (Stickmonoxid **NO**) und **Kohlenmonoxid** (**CO**) in die Reihe der Neurotransmitter ein. Frei aus Nervenzellen diffundierend, also nicht exocytotisch ausgeschüttet, greifen sie an der prosthetischen Häm-Gruppe der Guanylat-Zyklase an, führen also zur Erhöhung der intrazellulären cGMP-Konzentration und beeinflussen damit zellinterne Signalketten.

An der **postsynaptischen Zelle** binden sich Neurotransmitter an spezifische Rezeptorproteine. Dabei lassen sich zwei Typen solcher Neurotransmitter-Rezeptoren unterscheiden: **Ionotrope Rezeptoren** sind ligandenabhängige Ionenkanäle, die sich nach Bindung eines Liganden (des Neurotransmitters) öffnen und damit direkt und schnell einen Ionenstrom auslösen. **Metabotrope Rezeptoren** sind nicht selbst Kanäle, sondern Membranproteine, die erst über eine intrazelluläre Signalkaskade – also indirekt und damit langsamer – zur Öffnung von Ionenkanälen führen.

Nach Diffusion durch den 20–40 nm breiten synaptischen Spalt öffnet der Neurotransmitter direkt oder indirekt (Abb. 6.13) Ionenkanäle der postsynaptischen Zelle. Die Öffnung der Ionenkanäle gibt Ionenströme frei und führt damit zu **postsynaptischen Potentialen**. Wie viele Ionenkanäle geöffnet werden, d. h. welche Amplitude Ionenstrom und resultierendes postsynaptisches Potential erreichen, hängt letztlich von der präsynaptisch ausgeschütteten Transmittermenge ab. Damit sind postsynaptische Potentiale in ihrer Amplitude graduierbar, also nicht überschießende Alles-oder-Nichts-Antworten wie die Nervenimpulse.

Abb. 6.13 Transmitterwirkung: ionotrop (a) und metabotrop (b–d).

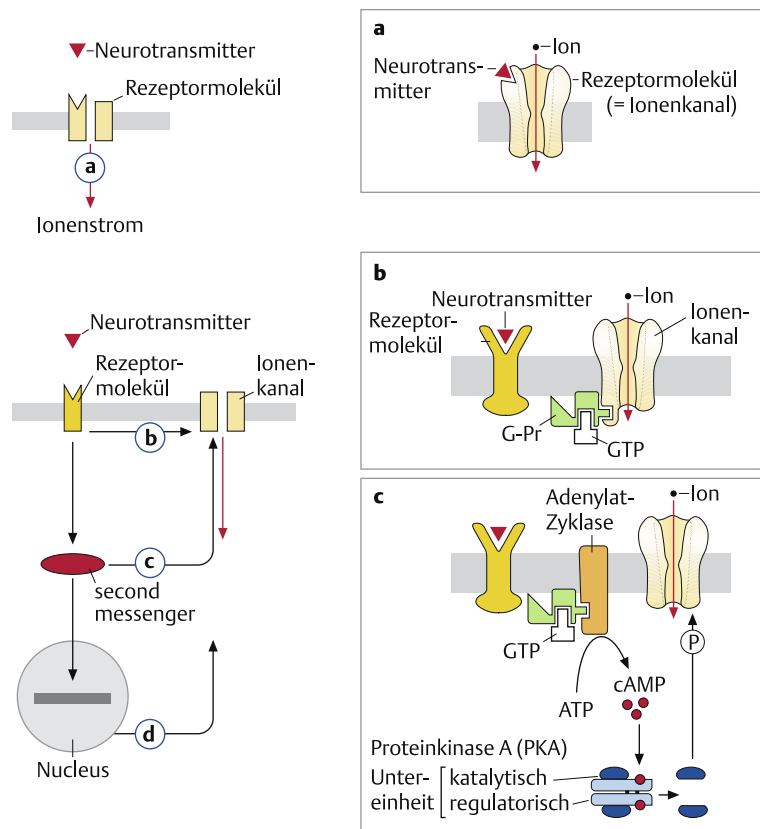
In letzterem Fall regulieren trimere G-Proteine die Ionenkanäle entweder direkt (b) oder über cytoplasmatische Signalkaskaden (c), die schließlich sogar den Kern einbeziehen und Genexpressionen induzieren können (d). Vgl. Box 5.1 S. 372.

ATP Adenosintri-phosphat

cAMP zyklisches Adenosinmonophosphat

G-Pr trimeres G-(GTP-bindendes) Protein aus großer α - und kleiner β, γ -Einheit

GTP Guanosintri-phosphat



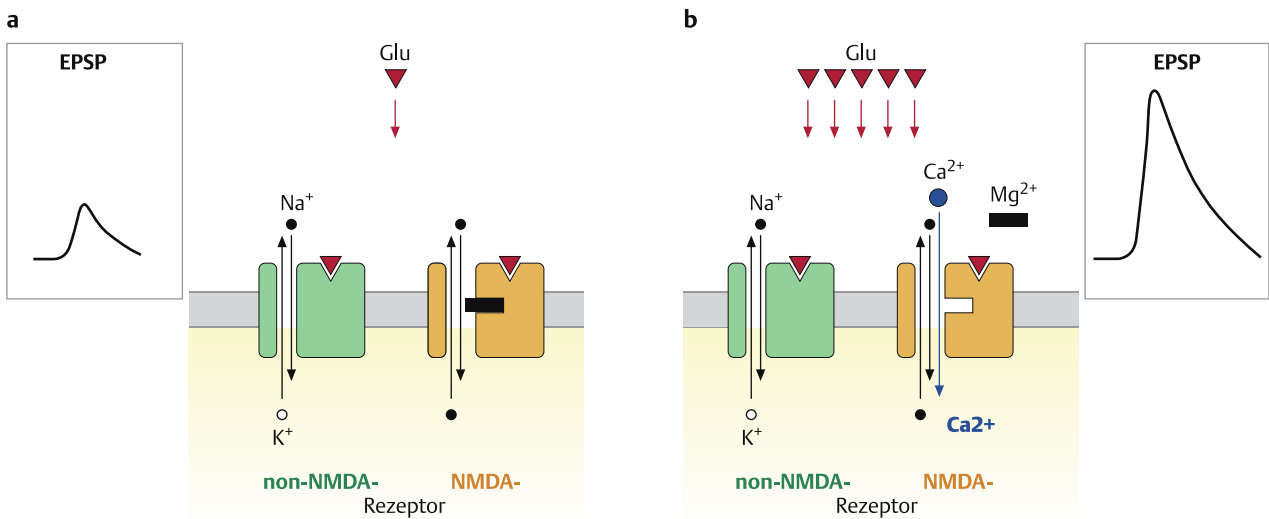


Abb. 6.14 Glutamatrezeptoren als Substrat der Langzeitpotenzierung.

a Schwache, **b** starke Glutamatausschüttung infolge tetanischer Reizung der präsynaptischen Zelle. Letztere führt in der postsynaptischen Zelle über die volle Öffnung der NMDA-Kanäle zum Anstieg der Ca^{2+} -Konzentration.

Bei **a** werden die non-NMDA-Kanäle (Kainat- und AMPA-Kanäle) und die NMDA-Kanäle in Phase 1, bei **b** die NMDA-Kanäle in Phase 2 geöffnet.

(Die Bezeichnung der Kanaltypen bezieht sich auf die Agonisten, die pharmakologisch gleichermaßen wie Glutamat die jeweiligen Kanäle öffnen können: NMDA = N-Methyl-D-Aspartat; Kainat; AMPA = Propionsäurederivat).

Im Gegensatz zur schnellen, dafür aber weitgehend starren elektrischen Übertragung kann bei der chemischen Synapse die Reaktionskette von der Transmitter-Synthese bis zum postsynaptischen Potential auf verschiedenen Stufen physiologisch moduliert und damit erfahrungsabhängig modifiziert werden. Solche **Synapsenmodulationen** spielen bei Entwicklungs- und Lernvorgängen eine entscheidende Rolle.

Synapsen sind keine starren, sondern plastische Übertragungsglieder. Einige Möglichkeiten des pharmakologischen Eingriffs hatten wir bereits in Abb. 6.12a geschildert. Auf ähnliche Weise können körpereigene oder von anderen Tieren injizierte Substanzen wirken (Abb. 6.12c S. 404).

Als neuronales Substrat von Plastizität und Lernvorgängen (S. 514) verdienen jene Synapsen besonderes Interesse, die **Glutamatrezeptoren vom NMDA-Typ** tragen. Diese ionotropen Rezeptoren vereinen die Eigenschaften liganden- und spannungsabhängiger Kanäle (Abb. 6.14). Sie öffnen sich nach Glutamatbindung – zunächst also ligandenabhängig – für Na^+ und K^+ , was wie bei den Acetylcholin-Rezeptoren ein EPSP auslöst. Erreicht dieses EPSP ein gewisses Ausmaß, werden die Kanäle – jetzt also spannungsabhängig – nach Entfernung eines Mg^{2+} -Blocks im Kanal auch noch für Ca^{2+} durchlässig. Ca^{2+} strömt ein und setzt je nach Typ der postsynaptischen Zelle die eine oder andere intrazelluläre Signalkaskade in Gang. Den NMDA-Rezeptoren benachbart stehen Glutamatrezeptoren vom **non-NMDA-Typ**, bei dem es sich wie bei den Acetylcholin-Rezeptoren um reine Na^+/K^+ -Kanäle handelt.

Charakteristisch ist die Kombination dieser beiden Glutamatrezeptoren v. a. für die Pyramidenzellen des Hippocampus, einer Region im Vorderhirn der Säugetiere, die mit Lernvorgängen in Verbindung gebracht wird (S. 514, Abb. 9.17 S. 517). Hier beobachtet man

das Phänomen der **Langzeitpotenzierung** (engl.: Long Term Potentiation, **LTP**; Abb. 9.18 S. 518). Läuft präsynaptisch nur ein einzelner Nervenimpuls ein, wird so wenig Glutamat ausgeschüttet, dass sich nur ein Teil der non-NMDA-Kanäle öffnet und ein kleines EPSP resultiert. Impulssalven und entsprechend hohe Transmitter-Ausschüttungsraten haben dagegen so große EPSP-Amplituden zur Folge, dass die spannungsabhängige Aktivierung der NMDA-Kanäle Ca^{2+} einströmen lässt. Daraufhin erhöht sich der Verstärkungsfaktor der Synapse: Das anschließend von einem einzelnen präsynaptischen Nervenimpuls ausgelöste EPSP ist den Kontrollen gegenüber vergrößert (potenziert). Diese Potenzierung, die über Stunden und Tage anhalten kann, beruht letztlich auf einer Erhöhung der postsynaptischen Ca^{2+} -Konzentration. Je nach Synapsentyp kann das verschiedene Konsequenzen haben. Zum Beispiel bildet eine Ca^{2+} -abhängige NO-Synthase aus Arginin NO, das als retrograder Transmitter in die präsynaptische Endigung diffundiert und dort die Transmitter-Ausschüttung erhöht (Abb. 6.21 b S. 416). Außerdem können Ca^{2+} -induzierte Signalkaskaden über Transkriptionsfaktoren Gene aktivieren, deren Produkte dann postsynaptisch die Kanaldichte oder sogar die Zahl der dendritischen Dornfortsätze erhöhen, also zu morphologischen Veränderungen an Nervenzellen führen. Werden beide Rezeptortypen der postsynaptischen Zelle vom selben präsynaptischen Neuron stimuliert, spricht man von **homosynaptischem LTP**. Greifen an ihnen jedoch zwei getrennte präsynaptische Zellen an, kommt es bei gleichzeitiger Erregung dieser beiden Zellen zum **heterosynaptischen (assoziativen) LTP**. Die postsynaptische Zelle wird damit zum „Koinzidenzdetektor“.

6.3 Nervensysteme

Viele Komponenten neuronaler Erregungsverarbeitung – Transmitter, Ionenkanäle, Neuropeptide, Signalkaskaden – treten bereits bei Einzellern und nicht-neuronalen Zellen auf, sind also älter als Nervenzellen. Während der Evolution von Nervensystemen wurden diese Komponenten zellulärer Kommunikation im Dienste gezielter und schneller Datenverarbeitung weiter differenziert und in Verbände von Neuronen (**Neuronenensembles**) eingebunden.

Bei vielen ursprünglichen Metazoen (z. B. den radiärsymmetrischen Coelenteraten) treten Neuronen zu einfachen **Nervennetzen** zusammen. Doch schon bei den bilateralsymmetrischen Plattwürmern kommt es zu lokalen Konzentrationen von Nervenzellkörpern und Dendriten in Form kopfständiger Ganglien und längsgerichteter Markstränge (Nervenstränge, die im Gegensatz zu Nerven über ihre ganze Länge mit Zellkörpern besetzt sind). In höchst entwickelter Form begegnen uns **zentralisierte Nervensysteme (ZNS)** (Abb. 6.15) bei Cephalopoden, Arthropoden und Vertebraten. Stets führt dabei die Verschmelzung von Ganglien am Bewegungsvorderpol (Kopfabschnitt) des Tieres zur Bildung von Gehirnen (**Cerebralisation**,

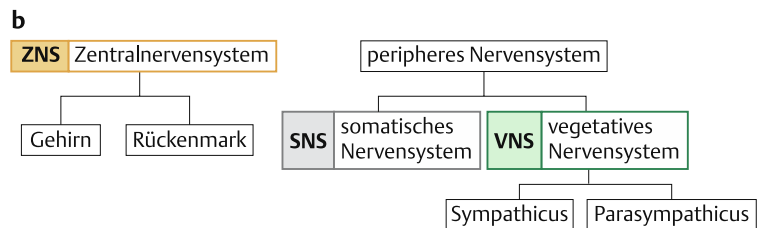
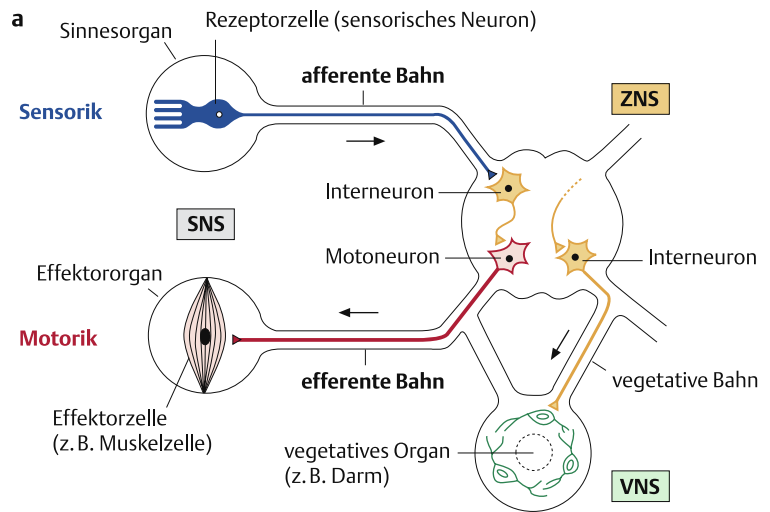
Box 6.5 Ganglien und Nerven, Kerne und Trakte

Der Gliederung des peripheren Nervensystems in **Ganglien** (Anhäufungen von Nervenzellkörpern) und **Nerven** (Axonkabel) entspricht im zentralen Nervensystem die Gliederung in **Kerne** (Kerngebiete; Nuclei, Einzahl: Nucleus), die Zellkörper und Dendriten enthalten (**graue Substanz**), und **Trakte** (Axonbahnen). Wegen der lichtreflektierenden Glia-scheiden um die Axone erscheinen die Trakte im ZNS als **weiße Substanz**.

Bei den Neuronen der Invertebraten sind die Zellkörper an der Erregungsleitung nicht direkt beteiligt (S. 390). Dem entspricht, dass sie in den Ganglien und Kerngebieten des ZNS auch räumlich von den axonständigen Dendritenbäumen getrennt liegen. In den Pilzkörperkelchen des Insektengehirns bilden die Zellkörper z. B. eine zentrale **Somazone**, die von einem peripheren Fasergeflecht, dem **Neuropil**, umgeben wird (Abb. 6.26 c S. 428).

Abb. 6.15 Zentralisierte Nervensysteme

a Grundplan. **b** Teilsysteme bei Wirbeltieren. Das somatische Nervensystem (SNS) umfasst die mit der Außenwelt in Beziehung tretenden sensorischen und motorischen Systeme (Sensorik und Motorik in **a**).



S. 730). Auch wenn sich die genannten Tierstämme in der Architektur ihres ZNS stark voneinander unterscheiden (vgl. Plus 6.4 S. 422 und Abb. 6.26 S. 428), sind an der Entwicklung ihrer Zentralnervensysteme verwandte Prozesse und **phylogenetisch konservierte Gennetzwerke** beteiligt. Bei Insekten wie Wirbeltieren entsteht das ZNS über induktive Prozesse aus neurogenen Regionen des Ektooderms (Neuroektoderm). Bei beiden differenzieren sich Neuroblasten unter Mitwirkung des Delta-Notch-Signalwegs (Abb. 6.16) aus dem Neuroektoderm, und bei beiden wird die Längsgliederung des ZNS durch die *Hox*-Genfamilie (S. 248) festgelegt. Zum Beispiel ist das *Otx-2*-Gen, das einen Transkriptionsfaktor codiert, bei beiden Tiergruppen für die Entwicklung des vordersten Gehirnabschnitts verantwortlich. Fehlt es, bilden Wirbeltiere kein Telencephalon und Insekten kein Protocerebrum.

6.3.1 Entwicklung von Nervensystemen

Entwicklungsbiologisch betrachtet, sind Nervenschaltpläne nichts anderes als die „eingefrorenen“ Richtungswahlen und Zielfindungsentscheidungen wandernder Neuroblasten und auswachsender Axone. Drei Prozesse tragen zu dieser Entwicklung bei: die **Migration** der Zellkörper, das **Auswachsen der Axone** und schließlich die Knüpfung der synaptischen Verbindungen (**Synaptogenese**).

Migration

In der frühen Embryogenese wird durch die gerichtete Wanderung von **Neuroblasten** (Nervenzellvorläufern) zunächst einmal sichergestellt, dass die Neuronen im sich entwickelnden Organismus ihre richtige Position einnehmen. Durch die Kleinheit des Embryos sind die Wanderwege im Allgemeinen kurz, können jedoch – etwa bei den aus der Neuralleiste auswandernden Zellen (S. 278) – recht beachtliche Dimensionen erreichen. In verschiedenen Teilen des ZNS dienen dabei spezielle Stützgliazellen (die später wieder zurückgebildet werden) und die extrazelluläre Matrix als Leitstrukturen.

Die **Großhirnrinde** (der **Cortex**) der Säugetiere besteht aus 6 Schichten (I–VI), die sich in ihren Neuronentypen und Schaltplänen unterscheiden. Embryonal entstammen alle diese Zellen dem Epithel des Neuralrohrs (der späteren Ventrikel). Asymmetrische Teilungen der Zellen dieser Proliferationszone führen jeweils zu solchen Zellen, die höhere Dosen des Signalmoleküls Delta enthalten als die Nachbarzellen (Abb. 6.16), ihre Teilungsfähigkeit einstellen und als Neuroblasten in den sich entwickelnden Cortex auswandern. Dabei folgen sie dem „**Monorail**“ radiärer Gliazellen (Abb. 6.17 c). Die übrigen Zellen teilen sich mitotisch weiter und liefern dabei ständig neue Neuroblasten, die mit zunehmendem Embryonalalter immer weiter nach außen in den Cortex wandern. Je später z. B. ^3H -Thymidin in die Proliferationszone injiziert wird, desto weiter distal kommen ^3H -haltige Neuronen zu liegen (Abb. 6.17 b). Die Geburtszeit einer Nervenzelle definiert also deren späteren Bestimmungsort.

Der Schaltplan der **Kleinhirnrinde** (**Cerebellum**, Abb. 6.23 S. 419) zeigt eindrücklich, dass die räumliche Ordnung eines Nervenzellverbandes auf zeitlich geregelten Differenzierungs- und Migrationsmustern beruht. Zunächst werden die großen Purkinjezellen angelegt. Dann wandern in einer zweiten Welle kleine Neuroblasten vom Ventrikelepithel durch die Schicht der Purkinjezellen hindurch nach außen, wo sie sich weiter teilen und schließlich in Korb-, Moos- und Körnerzellen differenzieren. Letztere bilden anschließend ihre beiden oberflächenparallelen Fortsätze (Parallelfasern) aus; erst später folgt ein dritter Fortsatz, der senkrecht zu den beiden übrigen in die Tiefe des Cerebellums zurückwächst.

Auswachsen der Axone

Haben die Neuroblasten ihr Zielgebiet erreicht, setzt mit dem Auswachsen der Axone der nächste zelluläre Navigationsprozess ein. Dabei tasten sich die amöboid beweglichen Wachstumskegel, die feine fählerartige **Filopodien** tragen, in Richtung auf ihre jeweiligen Zielzellen vor (engl.: axonal pathfinding). Sie verhalten sich dabei wie Lamellipodien wandernder Fibroblasten (Abb. 8.13 S. 487).

■ Auf größere Distanzen orientieren sich die Filopodien chemotaktisch nach **diffundierenden Signalmolekülen**, die von den Zielzellen ausgesendet werden. Im Nahbereich erfolgt die Richtungs- wahl über **substratgebundene Erkennungsmoleküle**.

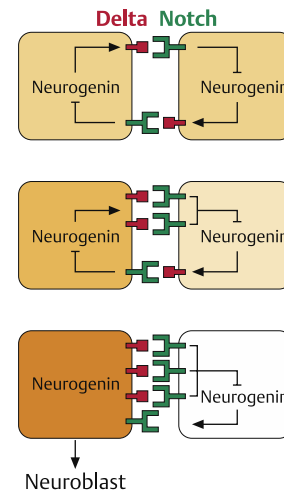


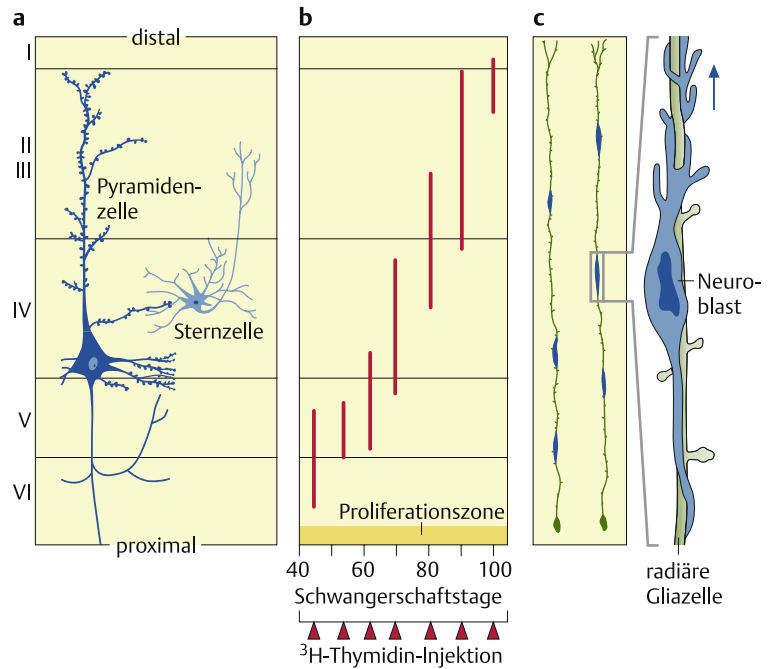
Abb. 6.16 Bildung von Neuroblasten durch molekulare Rückkopplung mit benachbarten Neuroektodermzellen (nach Jan; Jessel, Sanes).

Der Weg zum Neuroblasten ist an die Aktivierung proneuraler Gene gebunden, die u. a. die Synthese von Neurogenin bewirken. Neurogenin stimuliert die Bildung des Signalproteins Delta, das an den Rezeptor Notch einer Nachbarzelle bindet. Der Delta-Notch-Komplex hemmt in der Nachbarzelle die Neurogenin- und damit auch die Delta-Synthese. Das hat wiederum zur Folge, dass in erstgenannter Zelle weniger Notch-Rezeptoren einen Delta-Liganden finden und die Neurogenin-Synthese zunimmt. Kleine Ungleichgewichte, wie sie zwischen benachbarten Zellen in der Expression von Delta bestehen, haben daher zur Folge, dass sich der Regelkreis aufgrund der positiven Rückkopplung aufschauelt und schließlich nur noch eine Zelle Delta produziert: sie wird zum Neuroblasten.

→ Aktivierung —| Hemmung

Abb. 6.17 Neuroblasten-Migration in der embryonalen Großhirnrinde der Primaten (nach Creutzfeldt; Rakic).

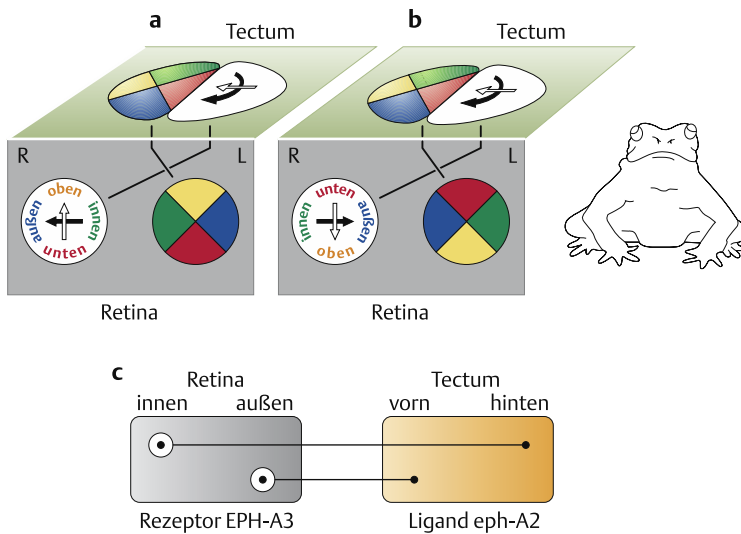
a Cortex-Schichten der Großhirnrinde mit den beiden Hauptneuronenklassen.
b Zeitlich definierte ³H-Thymidin-Injektion in die Proliferationszone und anschließender Nachweis der ³H-markierten Neuronen im Cortex.
c Emigration von Neuroblasten längs radiärer Gliazellen.



Der **Fernsteuerung** axonaler Navigation dienen chemische Gradienten diffusibler Moleküle. Im embryonalen Rückenmark sezernieren z. B. Zellen der ventralen Grundplatte (Abb. 12.144 S. 815) das Glykoprotein Netrin-1. Es dient den von der dorsalen Flügelplatte einwachsenden Axonen als Leitsubstanz (Abb. 3.48e S. 277). Bei Knock-out-Mäusen, denen Netrin-1 fehlt, wachsen die entsprechenden Axone ungerichtet.

Sind größere Neuronenpopulationen räumlich geordnet (topologisch) miteinander zu verknüpfen, wird die generelle Polarität der Projektion (oben-unten, innen-außen) durch **großräumige Gradienten** einiger weniger chemischer Marker festgelegt. Demonstriert sei das anhand der Retina-Tectum-Projektion der Sehfaser von Amphibien und Vögeln (Abb. 6.18). Werden bei Fröschen (Abb. 6.18a,b) die Augen embryonal – lange bevor die Axone auszuwachsen beginnen – operativ um 180° verdreht, gelangen später die Axone der ursprünglich inneren (jetzt äußeren) Retina immer noch ins angestammte Zielgebiet, also ins hintere Tectum. Die erwachsenen Frösche – so wird in einer klassischen Arbeit behauptet – können diese inverse Verdrahtung nicht mehr korrigieren und schnappen daher in die falsche Richtung (z. B. nach links, wenn sich eine Fliege rechts durchs Sehfeld bewegt).

Ein Modell, wie großräumige Rezeptor-Liganden-Gradienten die Projektionsmuster von Axonen bestimmen können, wurde bei der Retina-Tectum-Projektion des sich entwickelnden Hühnchens erarbeitet. Aufgrund der komplementären Gradienten eines Rezeptorproteins EPH-A3 (einer Tyrosinkinase) und des zugehörigen Liganden eph-A2 im Tectum projizieren die Sehfaser der inneren (nasalen) Retina ins hintere (posteriore) Tectum, die der äußeren (temporalen) Retina ins vordere (anteriore) Tectum (Abb. 6.18c).

**Abb. 6.18 Retina-Tectum-Projektion.**

a Normalentwicklung bei Amphibien.

b Entwicklung nach operativer Rotation der Augen um 180° (vor Auswachsen des Sehnervs). Die sich überkreuzenden Verbindungslinien zwischen Retina und Tectum sollen andeuten, dass sich die Sehnerven des linken und rechten Auges überkreuzen, die linke Retina also ins rechte Tectum projiziert und vice versa.

c Gradienten der Rezeptor-Tyrosinkinase EPH-A3 (Ephrin) in der Retina (innen–außen) und des Liganden eph-A2 im Tectum des Hühnchens. Die Ligand-Rezeptor-Bindung wirkt inhibitorisch auf das Wachstum der Axone. Axone der äußeren Retina können aufgrund der abstoßenden Rezeptor-Ligand-Wirkung nicht ins hintere Tectum einwandern. Die Axone der inneren Retina finden dann das vordere Tectum schon besetzt vor.

Ein anderes retinales und tectales Gradientensystem ist für die (unten-oben)-Projektion ins Tectum verantwortlich.

Lokale Wirkung entfaltet eine Vielzahl substrat- und zellgebundener **Adhäsionsmoleküle**, die im ganzen Embryo als ziemlich unspezifische Wegweiser vorkommen. So zeigen Wachstumskegel eine besondere Präferenz für Glykoproteine der extrazellulären Matrix (wie Laminin oder Fibronectin, S. 29), die sie mit membranständigen Rezeptormolekülen (**Integrinen**) erkennen.

Spezifisch wirken zellgebundene Adhäsionsmoleküle (vgl. S. 276): die neuronalen Cadherine (**N-CADs**) und die Neural Cell Adhesion Molecules (**N-CAMs**). Sie interagieren mit Wachstumskegel-Rezeptormolekülen des gleichen oder eines anderen N-CAD- oder N-CAM-Typs. Dass die N-CAMs zur Immunglobulin-Superfamilie gehören (Abb. 6.19), kann als Indiz für die ursprüngliche Rolle gelten, die den Antikörpern des Immunsystems bei Prozessen der Zellerkennung und des Zellkontakts zukommt. Als Beispiel für die Verwandtschaft beider Systeme können die hypervariablen Dscam-Rezeptoren (S. 354) gelten, die sowohl der axonalen Wegfindung (bei Wirbeltieren) als auch der Immunantwort (bei Insekten) dienen.

Bei Insekten werden in Axonmembranen embryonal spezifische Glykoproteine (**Fascioline**) exprimiert. Auswachsende Axone erkennen anhand der Expressionsmuster solcher Membranproteine „ihre“ Leitneuronen gezielt aus Populationen von über hundert anderen Axonen (Abb. 6.20). Dabei müssen die Nervenfasern, um ihr Zielgebiet zu erreichen, ihre Wachstumsrichtung mehrfach ändern, also immer wieder anderen axonalen Leitbahnen folgen. Dieses vorprogrammierte Überwechseln von einem Axon zum anderen beruht darauf, dass sich die Affinität des Wachstumskegels für bestimmte Erkennungsmoleküle im Verlauf der Entwicklung sequentiell ändert.

Ein großer Teil der embryonal angelegten Nervenzellen bildet sich später wieder zurück – selbst dann, wenn die Axone bereits ausgewachsen sind (neuronaler Zelltod). **Neurotrophine**, die von den Zielzellen sezerniert werden, garantieren das Überleben der Neuronen und stabilisieren die Innervationsmuster.

Abb. 6.19 Zelloberflächen-Erkennungsmoleküle (Zelladhäsionsmoleküle) der N-CAD- und N-CAM-(Immunglobulin-)Superfamilien.

Die N-CAMs verfügen mit konservierten Disulfidbrücken in ihren extrazellulären Bereichen über charakteristische dreidimensionale Strukturen mit variablen endständigen „Bindungstaschen“. Als Antikörper ist Immunglobulin G dargestellt. Vgl. auch Abb. 2.53 S. 175.

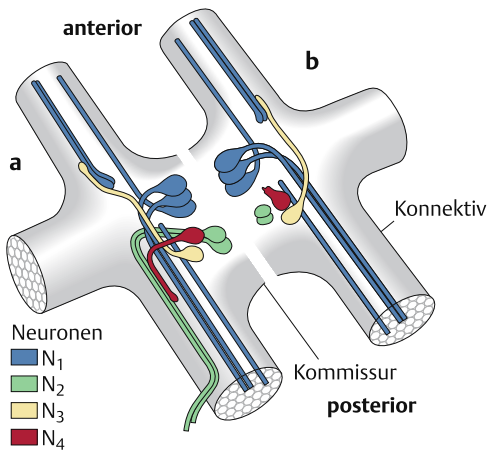
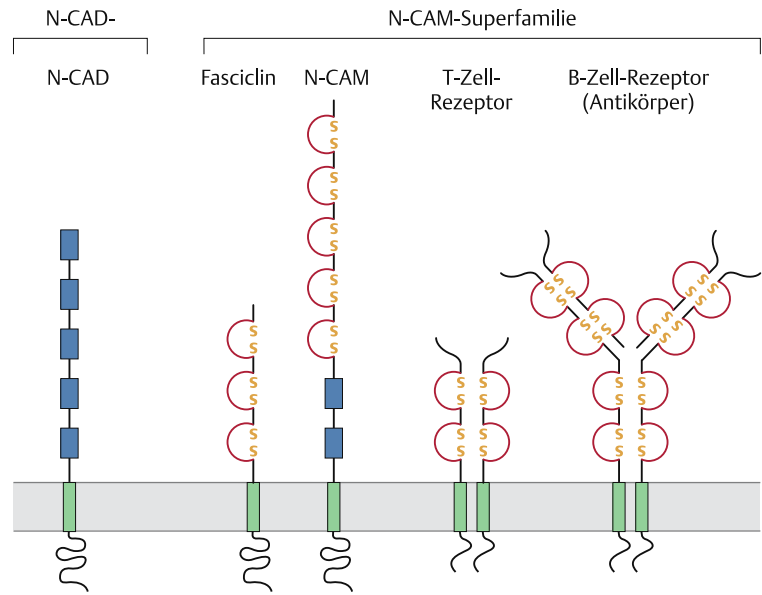


Abb. 6.20 Bildung der ersten Nervenbahnen im thorakalen Nervensystem von Heuschrecken (*Schistocerca americana*) (nach Goodman, Bastiani).

In der zeitlichen Reihenfolge N₁ ... N₄ wachsen die Axone der zugehörigen Nervenzellkörper eines Thorakalganglions in die Konnektive ein.

a Normalentwicklung: Die auswachsenden N₃-Axone folgen den durch die N₁-Axone vorgezeichneten Bahnen, die N₄-Axone den N₂-Bahnen.

b Nach Ablation der N₂-Neuronen unterbleibt das Auswachsen der N₄-Axone.

Neurotrophine wie der **Nerve Growth Factor (NGF)**, der von Neuronen des sensorischen und sympathischen Nervensystems der Wirbeltiere benötigt wird, sind keine spezifisch wegweisenden Moleküle, sondern generell für Wachstum, Differenzierung und Überleben von Neuronen zuständig, erfüllen also **chemotrophische Funktionen**. Sie wirken während verschiedener Zielfindungsphasen der axonalen Wachstumskegel (Abb. 3.48 d S. 277), einige auch erst zur Festigung bereits geknüpfter synaptischer Verbindungen. Die einzelnen NGF-Rezeptoren (allesamt Proteine vom Tyrosinkinase-Typ) werden dabei zeitlich gestaffelt exprimiert.

Synaptogenese

■ Haben die Wachstumskegel der Axone ihre Zielposition erreicht, differenzieren sie sich zu Synapsen, die den **Kontakt mit der Zielzelle** herstellen. Doch bevor es dazu kommt, müssen sie im Zielgebiet ihre richtige Zielzelle auswählen.

Beim Zustandekommen der **Feinlokalisierung** innerhalb der Schaltpläne spielt **neuronale Aktivität** eine entscheidende Rolle. Da benachbarte Ganglienzellen der Retina auch benachbarte Tectumzellen innervieren, entsteht im Tectum wieder ein zusammenhängendes Bild. Allerdings bilden die auswachsenden Axone zunächst mit sehr viel mehr benachbarten Tectumzellen synaptische Kontakte, als für eine korrekte Punkt-zu-Punkt-Zuordnung nötig sind. Erst durch visuelle Erfahrung, durch wiederholte Abbildung des Retina-bildes auf das Tectum, werden später die „falschen“ Synapsen, die zu einem unscharfen Bild führen, wieder zurückgebildet. Zugabe von TTX, das die neuronale Aktivität unterbindet (S. 400), verhindert diese Feinlokalisierung. Im Allgemeinen behalten nur solche Zellen ihre Synapsen mit einem bestimmten Zielneuron bei, die auch

zur gleichen Zeit erregt werden (**assoziative Synaptogenese**, vgl. assoziatives LTP, S. 409). Diese erfahrungsbedingte Feinjustierung neuronaler Schaltpläne unter Rückbildung überzähliger embryonaler Verbindungen scheint ein generelles Organisationsprinzip von Nervensystemen zu sein und mit dazu beizutragen, neuronale Schaltpläne sinnvoll an die Außenwelt anzupassen (Plus 6.2).

■ Mit dem Ende der Embryonalzeit ist die Entwicklung des Nervensystems keineswegs abgeschlossen. In mehr oder weniger starkem Maße erstreckt sie sich bis weit ins **postnatale Leben** hinein.

Im Kleinhirn der Primaten (Abb. 6.23 S. 419) können z. B. die Körnerzellen bis ins zweite Lebensjahr des Tieres proliferieren, Parallelfasern ausbilden und Synapsen knüpfen. Auch in späteren Adultstadien schließt die feste Verdrahtung der Schaltpläne Plastizität der Erregungsübertragung nicht aus. Wie bereits erwähnt (S. 408), können die Übertragungseigenschaften einer Synapse moduliert, d. h. verstärkt oder abgeschwächt werden. Auch die Struktur ganzer Dendritenbäume kann sich über differentielle Genaktivierung mit dem Grad des Gebrauchs und Nichtgebrauchs der betreffenden Neuronen ändern (Abb. 9.18 S. 518). Darüber hinaus zeigt bei einigen Singvögeln jener Vorderhirnbereich, der für die Gesangsprogrammierung zuständig ist (S. 511), mit Beginn der Gesangsaktivität in jedem Frühjahr eine markante Zunahme der Nervenzellzahl und dendritischen Verzweigungsmuster, die sich im Spätsommer wieder zurückbildet. Geschlechtshormone (Testosteron) lösen diese dramatische Modifikation eines neuronalen Schaltplans aus.

6.3.2 Nervensysteme als Schaltpläne

Einfache Schaltkreise

Außerhalb der Einzeller gibt es nur wenige Fälle, bei denen sensorische und motorische Funktionen von derselben Zelle erfüllt werden. Als Beispiel seien die Nesselzellen der Cnidarier genannt (Plus 12.1 S. 707). Sie entladen sich auf Reizung auch dann, wenn sie isoliert außerhalb des normalen Gewebeverbandes liegen. Der Nematodenwurm *Caenorhabditis elegans* verfügt noch über senso-motorische Neuronen, die sowohl sensorische als auch motorische Funktionen erfüllen. In der Regel werden jedoch bei Metazoen Reiz-Reaktions-Beziehungen durch neuronale Schaltkreise vermittelt.

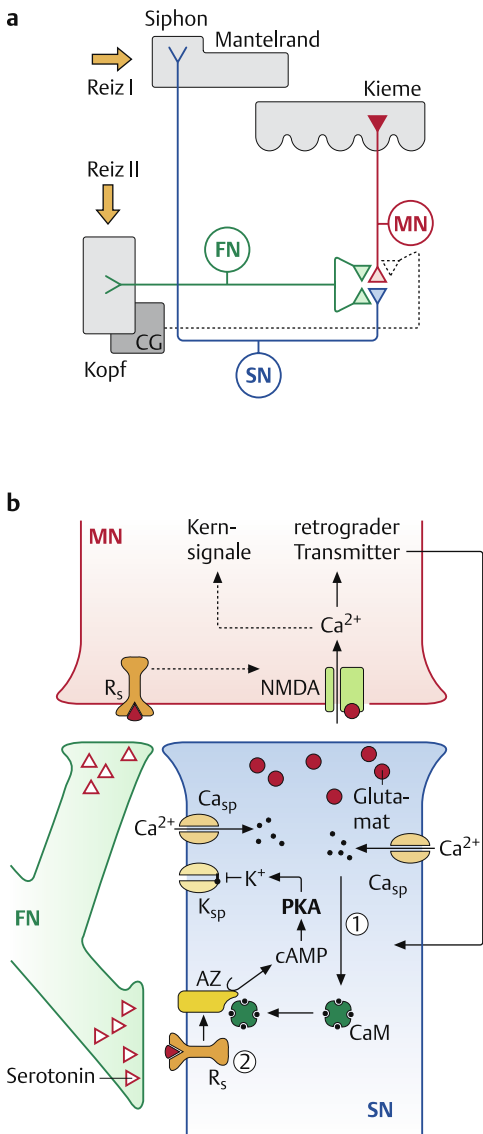
■ Neuronale Schaltkreise bestehen aus mindestens drei Zellen: einem sensorischen Neuron, einem motorischen Neuron und einer Effektorzelle. Da im einfachsten Fall zwischen sensorischem und motorischem Neuron nur eine Synapse liegt, spricht man von einem **monosynaptischen Reflexbogen**. Man beachte jedoch, dass das Motoneuron mit der Effektorzelle eine weitere (neuro-motorische) Synapse bildet.

Die Meeresschnecke *Aplysia* kontrahiert ihre **Kiemen** reflexartig, wenn druckempfindliche Sinneszellen (Mechanorezeptoren) am

Plus 6.2 Weit mehr Synapsen als Gene

Sind alle synaptischen Verbindungen im Gehirn genetisch vorprogrammiert? Wie sinnvoll – oder sinnlos – eine solche feste Verdrahtung auch immer wäre, schon ein einfaches Zahlenbeispiel zeigt, dass die gestellte Frage klar zu verneinen ist.

Größenordnungsmäßig besitzt ein Insektengehirn 10^6 , das menschliche Gehirn 10^{12} Neuronen. Jedes Neuron kann mit 10^3 – 10^4 anderen Neuronen synaptischen Kontakt aufnehmen, so dass ein menschliches Gehirn über mehr als 10^{15} Synapsen verfügen dürfte. Selbst wenn alle ($< 10^5$) Gene des menschlichen Genoms – jedes isoliert – zur Programmierung spezifischer synaptischer Verschaltungen eingesetzt würden, entfielen auf ein Gen noch immer 10^{10} Synapsen. Die Komplexität neuronaler Schaltkreise kann also nicht durch einfache Ein-Gen-eine-Synapse-Beziehungen zustande kommen. Vielmehr wird sie durch die kombinatorische Expression einer begrenzten Anzahl von Genen, epigenetische Selbstorganisationsprozesse und später durch aktivitätsbedingte Feinverknüpfung erreicht. Auch die Komplexität des Gehirns beruht auf den kombinatorischen Möglichkeiten der Verschaltung relativ weniger Zell- und Synapsentypen.



- AZ Adenylat-Zyklase
- Ca_{sp} spannungsabhängiger Ca²⁺-Kanal
- CaM Ca²⁺/Calmodulin
- CG Cerebralganglion
- FN fazilitatorisches Neuron
- K_{sp} spannungsabhängiger K⁺-Kanal
- MN Motoneuron
- NMDA Glutamatrezeptor (s. Abb. 6.14, S. 408)
- PKA Proteinkinase A
- R_s Serotonin-Rezeptor
- SN sensorisches Neuron

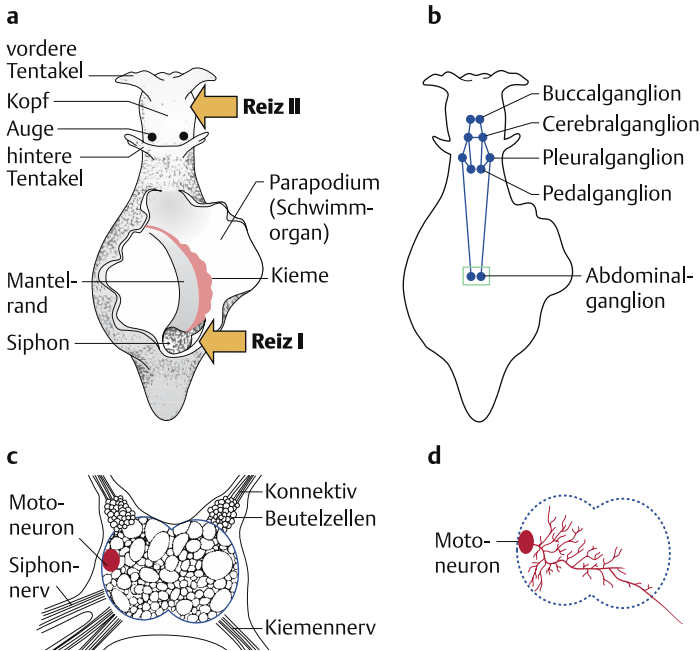
Abb. 6.21 Kiemenrückziehreflex von *Aplysia* und seine Modulationen.
a Schalterschema (stark vereinfacht). **b** Synaptische Interaktionen: Die Synapse FN→SN bahnt die Synapse SN→MN (präsynaptische Fazilitation). Gleichzeitige Aktivierung von FN→MN und SN→MN führt zur heterosynaptischen Fazilitation der MN-Antwort. Unterbrochene Linie in **a**: Inhibitorische Bahn von CG auf MN.

Wasserausstoßrohr (Siphon) gereizt werden (Abb. 6.21, Plus 6.3). Bei diesem Reflexbogen sind die Rezeptoren mit ihren Axonen (SN) direkt auf Motoneuronen (MN) der Kiemenmuskulatur geschaltet. Auch bei **Wirbeltieren** bilden Mechanorezeptoren der **Muskelspindeln** mit den die Skelettmuskulatur innervierenden Motoneuronen monosynaptische Reflexbögen (Abb. 6.22). Die Muskelspindeln enthalten dünne, modifizierte Muskelfasern, sog. Spindelfasern, die von je einem Mechano-(Dehnungs-)Rezeptor (S) spiralg umwunden werden. Bei Dehnung des Muskels erhöht sich die Aktivität von S, worauf sich der Muskel über den Reflexbogen S→Ma so lange kontrahiert, bis die Spindel erregung wieder ihren Ruhewert (S₀) erreicht hat. Das ist bei der Ruhelänge des Muskels (l₀) der Fall.

■ Durch Einschaltung zusätzlicher Neuronen lassen sich reflexartige Antworten zunehmend modifizieren: **Reflexmodulation**.

Schon beim einfachen **Kiemenrückziehreflex von *Aplysia*** sind dem Reflexbogen mindestens zwei weitere Nervenbahnen aufgeschaltet (Abb. 6.21). Die eine kann vom Cerebralganglion aus das Motoneuron hemmen und damit die reflexartige Kiemenkontraktion weitgehend drosseln. Die andere empfängt über ein fazilitatorisches Interneuron (FN) ihre Eingänge von Mechanorezeptoren der Kopfregion. FN verstärkt die synaptische Übertragung SN→MN (**präsynaptische Fazilitation**). Diese Verstärkung kann z.B. nach Habituation des Kiemenrückziehreflexes erfolgen, wie sie aufgrund mehrfacher Reizung des Siphons (Reiz I) und dadurch bedingte Abnahme der Transmitter-Ausschüttungsrate von SN eintritt. Sie wird durch mechanische Reizung einer anderen Körperregion (z.B. des Kopfes, Reiz II) ausgelöst und hat Dishabituation zur Folge. Molekular kommt die präsynaptische Fazilitation dadurch zustande, dass einerseits die SN-Erregung zur Öffnung spannungsabhängiger Ca²⁺-Kanäle und damit zum Ca²⁺-Einstrom führt, der über Ca²⁺/Calmodulin die Aktivierung einer Adenylat-Zyklase bewirkt (Enzymkaskade ①). Andererseits wird die Adenylat-Zyklase aber auch über die FN-Erregung auf dem serotoninvermittelten G-Protein-Weg aktiviert (Enzymkaskade ②). Als Folge dieser **doppelten Regulierung** der Adenylat-Zyklase erhöht sich die cAMP-Synthese und damit die Transmitter-Ausschüttung (Aktivierung von PKA → Schließung spannungsabhängiger K⁺-Kanäle → Verbreiterung der einlaufenden Nervenimpulse → vermehrte Öffnung spannungsabhängiger Ca²⁺-Kanäle → Ca²⁺-Einstrom → verstärkte Transmitter-Ausschüttung). Letztere wird auch dadurch begünstigt, dass Transmitter vermehrt aus dem Reservepool in den Ausschüttungspool übertritt.

Plus 6.3 *Aplysia* – ein neurophysiologisches Modellsystem



Wegen des übersichtlichen Bauplans ihres ZNS sowie der enormen Größe und guten Identifizierbarkeit vieler ihrer Neuronen ist die Meeresschnecke *Aplysia* (Opisthobranchia; **a**) zum neurophysiologischen Paradeobjekt avanciert. Ihr ZNS, das sich wie generell bei Mollusken in mehrere Ganglienpaare gliedert (**b**), enthält 20 000 Nervenzellen, von denen einige geradezu gigantische Ausmaße erreichen (Durchmesser bis zu 1 mm). Im Abdominalganglion (**c**) sind über 100 dieser polyploiden Riesenzellen nach Lage ihrer Zellkörper an der Ganglienoberfläche, Struktur und Verschaltungsplan ihrer Dendritenbäume (z. B. **d**) sowie Art des Neurotransmitters „inventarisiert“ worden.

Die Rolle, die diese Nervenzellen bei der Steuerung des Verhaltens spielen, ist in einigen Fällen recht genau bekannt. Berührt man z. B. den Siphon, durch den die Schnecke das Atemwasser aus der Mantelhöhle ausstößt (**Reiz I**), wird die Kieme unter Vermittlung eines monosynaptischen Reflexbogens (SN → MN in Abb. 6.21) zurückgezogen. Dieser Rückziehreflex kann vom Cerebralganglion gehemmt, nach Reizung von Mechanorezeptoren des Kopfes (**Reiz II**) verstärkt werden. **d** zeigt die Struktur eines der beteiligten Motoneuronen (siehe MN in Abb. 6.21).

Die vorn am Abdominalganglion sitzenden Beutalzellen produzieren Neurosekrete (Peptide), die verschiedene Verhaltensweisen des Fortpflanzungsverhaltens steuern. Alle diese Neurosekrete (z. B. das aus 36 Aminosäuren bestehende Eilegehorn) gehen durch Spaltung aus einem Vorläuferprotein (271 Aminosäuren) hervor, das von einem einzigen Gen codiert wird.

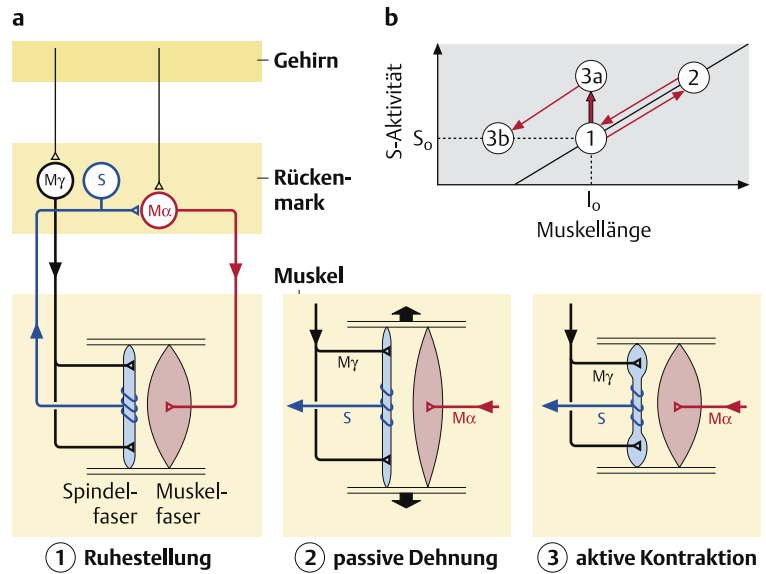
Abb. 6.22 Muskelspindel-Reflexbogen der Wirbeltiere.

a Struktur. Monosynaptischer Reflexbogen in Farbe.

b Funktionsdiagramm: ①–③ entsprechen den in (a) dargestellten Zuständen.

$M\alpha$, $M\gamma$ Motoneuronen

S sensorisches Neuron (Dehnungsrezeptor)



Schließlich sei noch darauf hingewiesen, dass FN nicht nur über SN, sondern auch direkt mit MN in synaptischen Kontakt tritt. Bei gleichzeitiger Erregung von SN und FN kann damit die Übertragung $SN \rightarrow MN$ auch postsynaptisch gebahnt werden.

Auch am erwähnten **Muskelspindel-Reflexbogen** der Wirbeltiere sind weitere Neuronen beteiligt, indem die Spindelfasern nicht nur afferent (Spindelafferenz S), sondern von den γ -Motoneuronen auch noch efferent innerviert werden (Abb. 6.22). Diese Aufschaltung der Spindelafferenz $M\gamma$ bewirkt, dass der oben geschilderte Regelkreis auch dann funktioniert, wenn die Muskellänge aktiv verstellt wird. Aktive Kontraktionen beginnen nämlich mit der zentralnervösen Aktivierung von $M\gamma$, worauf sich die Endabschnitte der Spindelfasern kontrahieren und den im Mittelstück liegenden Rezeptor S dehnen. Das hat zur Folge, dass sich über den Reflexbogen $S \rightarrow M\alpha$ der Muskel auf denjenigen Wert $l < l_0$ verkürzt, bei dem die Spindelafferenz wieder ihren Ruhewert S_0 erreicht hat. Da aktive Kontraktionen also über den Servomechanismus der „ γ -Schleife“ erfolgen, arbeitet der Dehnungsrezeptor unabhängig von der jeweiligen Muskellänge immer in seinem empfindlichsten Messbereich (bei S_0), verhält sich also wie ein Instrument mit Messbereichsverstellung. Allerdings wird $M\alpha$ nicht nur über die γ -Schleife, sondern gleichzeitig auch direkt erregt (α - γ -Koaktivierung).

Ein Neuronen-Ensemble aus 31 Neuronen, das **stomatogastrische Ganglion**, steuert die Vorderdarmbewegungen dekapoder Krebse: das Einsaugen, Schneiden, Quetschen und Zerreiben der Nahrung. Obwohl alle synaptischen Verbindungen zwischen den beteiligten Neuronen bekannt sind, lässt sich daraus das Bewegungsverhalten der einzelnen Vorderdarmabschnitte nicht im Sinne eines starr „verdrahteten“ Mustergenerators (S. 495) verstehen. Unter dem Einfluss modulatorischer Neuronen, die Neuropeptide, Octopamin, Dopamin, Serotonin u. a. Transmitter sezernieren, erzeugt das

Netzwerk über Leitfähigkeitsänderungen postsynaptischer Ionenkanäle verschiedene Erregungszustände, die zu verschiedenen motorischen „Kaumustern“ führen. Neuronen-Ensembles erweisen sich damit als dynamische Kombinationen von Nervenzellen.

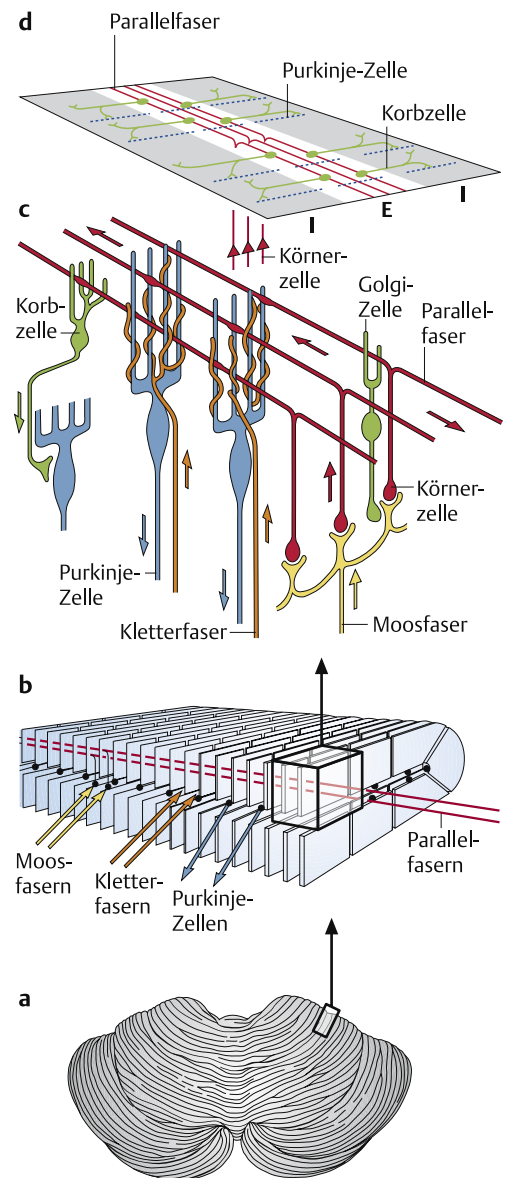
Komplexe Schaltpläne

Die ungeheure Vielfalt der Interaktionsmöglichkeiten, die neuronale Grundstrukturen und -funktionen über die Variation der Nervenzellanatomie, der Ionenkanäle und Signalkaskaden erlauben, lässt Schaltpläne beliebig hoher Komplexität und artspezifischer Individualität entstehen.

Hier seien nur einige Beispiele relativ **übersichtlicher Nervenschaltpläne** genannt. Als Richard Goldschmidt 1912 die Nervenzellen in den Kopfganglien des Spulwurms *Ascaris* zählte, fand er bei jedem Tier genau 162 Zellen. Jede Zelle nahm innerhalb des Ganglions eine ganz bestimmte Position ein und schien, so vermutete Goldschmidt, auch nur mit ganz bestimmten anderen Zellen Kontakt aufzunehmen. Inzwischen hat sich diese Vermutung unter Anwendung moderner Zellmarkierungsmethoden (Injektion von Fluoreszenzfarbstoffen, radioaktiv markierten Aminosäuren, elektrodenreichen Schwermetallionen u. a.) bei einer Reihe von Invertebraten mit besonders großen und daher leicht identifizierbaren Neuronen bestätigt (vgl. *Aplysia*, Plus 6.3 S. 417). Der kleine Nematodenwurm *Caenorhabditis elegans* besitzt 302 Neuronen, die in jedem Individuum nach genau dem gleichen Plan geschaltet sind.

Doch wie die **Kleinhirnrinde** der Wirbeltiere zeigt, lassen sich auch mit riesigen (10^{12}) Neuronenzahlen relativ einfache, stereotype Schaltpläne verwirklichen (Abb. 6.23). Zwei Eingängen (Kletter- und Moosfasern) steht ein Ausgang (Purkinje-Zellen) gegenüber. Drei weitere Neuronentypen vermittelt zwischen Ein- und Ausgang. Evolutiv aus Kernen des Labyrinthsystems (S. 441) hervorgegangen, ist das Kleinhirn an der Balance und Koordination rascher Bewegungen-

Abb. 6.23 Kleinhirnrinde (nach Spalteholz; Breitenberg; Szentagothai; Llinas). **a** Dorsalansicht des menschlichen Kleinhirns. **b** Einzelfalte der Kleinhirnrinde. Die Dendritenbäume der Purkinje-Zellen (blau) sind als Platten, die Zellkörper als Kugeln gezeichnet. **c** Schaltschema: Jede Purkinje-Zelle wird von einer Kletterfaser (orange) direkt und von Moosfasern (gelb) über die Körnerzellen (rot) indirekt innerviert. Eine Purkinje-Zelle tritt mit $2 \cdot 10^5$ Parallelfasern in Kontakt. Die aufsteigenden Axone der Körnerzellen gabeln sich in je zwei Parallelfasern (rot) von 2–4 mm Länge, die senkrecht zu den kandelaberartigen Dendritenbäumen der Purkinje-Zellen verlaufen. Jede Purkinjezell-Dendritenscheibe wird von 2000–4000 Parallelfasern durchzogen, von denen jede wiederum ca. 2000 hintereinander liegende Purkinje-Zellen erreicht. Gleichzeitig versorgen die Parallelfasern die Korbzellen (grün), die hemmend auf die jeweils benachbarten Purkinje-Zellen wirken. **d** Erregungs- (E) und Hemmfelder (I). Die Aktivität einer Moosfaser erregt über die Körnerzellen in einem 3 mm langen Streifen alle Purkinje-Zellen und hemmt gleichzeitig über die Korbzellen eine 2 mm breite Zone beiderseits des erregten Streifens (laterale Inhibition). Die Golgi-Zellen (grün) erhalten wie die Korbzellen erregenden Input von den Parallelfasern und hemmen rückwirkend die Körnerzellen.



Sachverzeichnis

Kursiv gedruckte Seitenzahlen bezeichnen Hinweise auf Abbildungen und Tabellen, **fett** gedruckte auf wichtige Erklärungen und Erläuterungen, **farbige** auf Begriffserklärungen im Glossar. Gattungsnamen von Tieren erscheinen in *Kursivschrift*. Artnamen werden im Index nicht aufgeführt.

A

- Aal s. *Anguilla*
 A-Bande 471, 472, 473, 479
 Abblätterung 696
 Abdomen 169, 235, 365, 382, 496 f., 537, 739, 740 f., 752, 759, 760, 761, 766, 768, **861**
 Abdominalextremität 759, 761, 764
 Abdominalganglion 417, 417, 428, 628, 725, 730
 Abdominalsegment 266, 739
 Abdominaltemperatur 365
 Abducens s. Nervus abducens
 abiotisch **861**
 abiotischer Faktor 553 ff.
 Ablationsexperiment 239
 Abomasus 330
 Abort 96, 101, 102
 Abstammungsgemeinschaft, geschlossene s. Monophylum
 Abundanz 565, 571, 578, 579, 581, 589, **861**
 Abwehrmechanismus
 – spezifischer 350
 – unspezifischer 348
 Abyssal 554, 554, 781, **861**
 Abyssopelagial 554
Acanthamoeba 487, 691
 Acantharia 694
 Acanthocephala 714, 715, **723**, 856
Acanthostega 612
 Acari 745, 746, 747, **750**, 750, 756
 Acarus 750
 Accessorius s. Nervus accessorius
 Accipitriformes 836, 838
 Acetat 313 f.
 Acetylcholin 404, 407, 427, 480, 488
 – Esterase 404
 – Rezeptor 400, 403, 404
 – Struktur 405
 Acetyl-CoA 312
 Acheuléen-Kultur 668, 668
 Acicula 733
 Acidose, metabolische 478
 Acidosom 687
Acinonyx 482, 483
Acipenser 803, 823, 826, 829
 Acoela 717, 719
 Acoelomat 712, 718, **861**
Aconitum 588
 Acquired Immune Deficiency Syndrom s. AIDS
 Acrania 785, 786, **789** f., 807, 826, 855
 Acridinorange 91, 92
Acridipithecus 661, 662
 Acridoidea 498, 767
Acrinonyx 636 f.
 Acron s. Prostomium
 Acrosin 202, 211
 Actin 21, 142, 143, 391, 472, 473, 476
 actinbindendes Protein 486
 Actinofilament 7, **20** f., 21, 22, 23 f., 27, 329, 391, 471, **472**, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 480, 484, 486 f., 487, **861**
 Actingen 142
 Actingitter 487
Actinia 701
 α -Actinin 21, 471
 Actinistia 612, 613, 622, 786, 831, 857
 Actin-Myosin-Interaktion 487
 Actin-Myosin-System 687
Actinophrys 184, 676, 678, 692
 Actinopterygii 613, 786, 798, 807, **829**, 830, 831, 846, 857
Actinosphaerium 676, 692
 Actinotrocha-Larve 777
 Actinula-Larve 556, 707
 Aculeata 767
 Adamantoblast 798, 798
 Adambulacralplatte 782
 Adaptation 434 f., 437, **861**
 Adaptationshypothese 84
 α -Adaptin 269
 adaptive Radiation s. Radiation, organis-mische
 Adaptorhypothese 78 f.
 Addition 91
 Adenin 64
Adenium 625
 Adeno-associated-Virus 120
 Adenohypophyse 231, 371, 373 f., 373, 376, 379, 385
 Adenosindiphosphat 307, 314, 356, 475
 – Strukturformel 308
 Adenosinmonophosphat 308
 Adenosintriphosphat (= ATP) 1, 21, 30 f., 75, 78, **307** ff., 309, 310, 312, 314, 317, 331, 356, 372, 391 f., 406, 469, 473, 474, 475, 475 ff., 478, 484 f., 487, 490
 – Strukturformel 308
 Adenosyl-Cobalamin 323
 Adenylat-Zyklase 372, 379, 406, 416, 520
 – Regulierung 416
 Aderhaut 458
 Adhäsionskontakt 21, 26, 27
 Adhäsionsmolekül 276, 413, 414
 Adoptionsdrüse 585
 Adrenalin 375, 377 f., 378, 379, **380**, 426, 427, 490
 – Rezeptor 400
 – Struktur 405
 adrenerg 427
 adrenocorticotropes Hormon (= ACTH) 370, 371, 374, 380
 adult **861**
 Adultgesang 512
 Adventitia 343
Aedes 769, 770
Aepyrocera 330
Aepyornis 841 f.
Aequorea 490, 701
 Aequorin 210, 490
 aerob 5, **310**, 312 f., 316, 317, 320, 331, 337, 370, 389, 478, 675, 773, **861**
 Affen s. Simii
 afferent 410, 418, 445, **861**
 Aflatoxin 92
 Afrikanische Nilhechte s. Mormyridae
 Afrikanischer Savannenelefant s. *Loxodonta*
 Afrotheria 848, 849
 After 225, 227, 232, 325, 725, 737, 743, 746, 747, 771, 776, 779, 782, 783, 790, 825
 Afterfeld 783
 Afterskorpione s. Pseudoscorpiones
 Agamogonie 676
 Agamont 690, **861**
Agelena 745
 Agens, mutagenes s. Mutagens
 Aggregation 189 f., **861**
 aggregierte Verteilung s. Dispersion, aggregierte
 Aggression 567
 aglyph 834
 Agnatha 785, 786, 799, 801, 803 f., 807, 812, 818, **826**, 855

- Agonist **861**
 agonistisches Verhalten **861**
 Agonium 524
 Ährenträgerpfau s. *Pavo*
 AIDS 124, **861**
 Akklimatisation **861**
 Akkommodation **455**, 731
 akrocentrisch 42, **861**
 Akrosom 202, 485, 700, **861**
 Akrosomreaktion 201, 207, 209, 210
 Aktionspotential s. Nervenimpuls **862**
 Aktivator 151
 aktive Orientierung 431, 488
 Aktivin 274
 Aktivitätsstoffwechsel 320 f.
 akustische Matrice 512
 akzessorische Drüse 760
 Alarmpheromon 382
 Albatros s. *Diomedea*
 Albatrosse s. unter Procellariiformes
Alcelaphus 330
Alces 579, 850
Alcyonidium 775
 Aldosteron 363, 375
 Alisphenoid 811
 Alkaloid 528
 Alkapton 71
 Alkaptonurie 71
 Alken s. unter Charadriiformes
 alkylierende Substanz 89, 91
 Allantois 232, 233, 824, 835, **862**
 Allel **85**, 104, 533, 635, 636, 638 ff.,
 643 f., 649, **862**
 Allelfrequenz 635, 636, 637 f., 640
 Allel-Polymorphismus 606
Alligator 834
 Allogamie 587
Allogromia 691
 Allometrie 318, 483, 806, 841, **862**
 allopatrisch 576, 648, **862**
 allopolyploid 102
 allosterischer Effekt 340, 341
 allotypisch 297
Alopias 828
 Alpha-Paar 540
 Altern 299 f., 301, 302
 – *Hydra* 704
 Altersklasse 567
 – reproduktive Phase 568
 Altersstruktur 567
 altricial **862**
 Altruismus 532, 533, **862**
 Altweltaffen s. *Catarrhini*
 Altweltgeier s. unter *Accipitriformes*
 Alu-Sequenz 125, 141, **143**
Alveolata 678, 679, 682
 Alveole **862**
 – Ciliata 686
 – Vertebrata 319, 331 ff., 334
Amabiliidae 584
 Amakrine 457, 458, 459, 462 ff.
 α -Amanitin 77
 amber-Codon 73, 103
Amblypygi 745 f., 745, 747
 Amboss s. *Incus*
Ambulacralampulle 782, 783
Ambulacralfurche 779
Ambulacralfüßchen 779, 780, 782, 782,
 783
Ambulacralplatte 782, 782, 783
Ambulacralsystem 779 f., 782
Ambystoma 237, 379, 450, 832
 Ameisen s. *Formicidae*
 Ameisenbären s. *Xenarthra*
 Ameisenbeutler s. *Myrmecobius*
 Ameisenlöwen s. unter *Neuroptera*
 Ameisenpheromon 584
 Ametabolie 234
Amia 829, 830, 831
 amiktisch 723
 Aminoacyl-tRNA-Synthetase 78, 79
 γ -Aminobuttersäure 405, 480
 2-Aminopurin 91
 Aminosäure **73**, 322, 393, 405, 449, 461
 – Substitution 605, 641
Amitermes 431
Ammobatrachus 833
 Ammocoetes-Larve 826 f.
 ammoniotelisch 360
 Ammoniten 621 f., 724, 728
 Ammonium 360, 597
 Ammonoidea 724
 Ammonshorn 517 f., 517
Ammophila 516, 516
amnesia-Mutante, *Drosophila* 521
 Amnesie, retrograde 519
 Amniocentese 101, **862**
 Amnion 232, 233, 824, 835, **862**
 Amnionfalte 232, 233
 Amnionhöhle 232, 786, 835
 Amniota 673, 786, 815, 817 ff., 820,
 822 f., 823, 833, 835, 843, 855, **862**
 Amöben s. *Amoebozoa*
 Amöben-Encephalitis 691
 Amöbenruhr 691, 770
 amöboide Bewegung 486, 487, 691,
862
Amoeba 487, 672, 678, 691, 691
 Amöbocyt 323, 698 f., **862**
Amoebozoa 487, 487, 677, 678, **691** f.,
 691
 AMPA-Kanal 408
 Amphibia 384, 605, 613, 786, 824,
832 f., 832
 – Akkommodation 455
 – Anlageplan 228, 228
 – Artenzahl 564, 857
 – Blutgefäßsystem 347, 817, 818
 – Augenentwicklung 271
 – Blutgefäßsystem 347
 – Brutfürsorge 531
 – Exkretionsorgan 819 f.
 – Farbwechsel 489, 489, 490
 – Furchung **217**, 217, 219
 – Gastrulation 225, 226, 227
 – Gebiss 800
 – Gehirn 422
 – Gonade 821, 822, 823, 823
 – Integument 792 ff., 793
 – Kronengruppe 673
 – Lampenbürstenchromosom 41, 53
 – Linseninduktion 271
 – Lunge 333, 334
 – Lymphsystem 347
 – Metamorphose **236** f., 371, 378 f.
 – Mittelohr 812, 813
 – Neurulation 226
 – Retina-Tectum-Projektion 412, 413
 – Schädel 810
 – Schultergürtel 808
 – Transportkosten 479
 – Wirbel 804
 – Zahntyp 798
 – Zellwanderung 277
 Amphibien s. *Amphibia*
 amphicoel 804
Amphioxus s. *Branchiostoma*
Amphipoda 583, 751 f., 756
Amphiroa 634
 amphitroph 676
 Amplifikation 69, 689
 Amplitudenmodulation 43
 ampulläres Organ 442
 Ampulle 688, 688, 689, 780
 Amygdala 422, 423, 426
 Amylase 327
Anabaena, Genomgröße 147
 Anabolismus 312, **862**
 anadrom 826, **862**
 anaerob 5, 310, **312** f., 317, 321, 335,
 389, 478, **862**
 Anaerobiose
 – biotopbedingte 313
 – funktionelle 313, 478
 Anagenese **862**
 Anakonda s. *Eunectes*
 Anallappen s. *Pygidium*
 Analogie 601, **862**
 Anamerie 754
 Anämie 323
 Anamnia 793, 815
 Anaphase 47, 48, **862**
 Anapsida 834, 835
Anas 544

- Anaspida 807
 Anatidae 641, 826
 Anchitherium 619
 Ancylostoma 313, 770, 774
 Androctonus 745
 Aneuploidie 99, **100 f.**, **862**
 Aneurin 323
 Anfangskammer 690
 angeborener auslösender Mechanismus
 (= AAM) 501
 Angiotensin 363, 375
 Angiotensinogen 363
 Anglerfisch s. *Lophius*
 Anguilla 804
 Anguillula 770
 Anguis 808, 834
 Angulare 810, 812 f.
 Anhangsorgan
 – embryonales **232 f.**, 232
 – extraembryonales 824, 835
 Anhydrobiose 559, 743
 animaler Pol 205, 207, 213, 217, 218,
 219, 696, 701, 711, 716, 824, **862**
 Anisogamie 526, **862**
 Anisomycin 5
 Ankerzelle 240
 Ankylosaurus 839
 Ankyrin 437, 437
 Anlageplan 228, 820
 – Amphibia 228
 – Blutgefäße 816
 – *Drosophila* **250**, 251, 255
 Annelida 331, 332, 339, 344, 361, 402,
 478, 479, 482, 630, 653, 682, 711, 712,
 714, 715, 716, 726, **731**, 732, 736, 741 f.,
 753, 756, 771, 776, 819, 856
 Anodonta 357, 724
 Anolis 507
 Anomalocaris 617, 618
 Anopheles 188, 582, 651, 682, 683, 769
 Anoplura 582, 765, 767, 770
 Anosmie 448
 Anostraca 751 f., 753, 756
 Anser 340
 Anseriformes 318, 584, 836, 838
 Antagonist **862**
 Antecosta 764, 764
 Antedon 778
 Antennallobus 428
 Antennapedia-Gen 247, 257
 Antennapedia-Komplex **244 f.**, 246
 Antennata s. Tracheata
 Antenne 428, 739, 741, 742, 743, 751,
 752, 753, 754, 756, 759, 759, 760, 761,
 762, 763, 769
 Antennendrüse 742, 752
 Antennengeißel 440
 anterograd 392, 392
 Antheraea 448
 Anthozoa 701 f., 703, 708, 777
 Anthropeidea 851
 Antiandrogene 508
 Anti-Aphrodisiakum 527
 Antiarchi 807
 Anticodon 78
 antidiuretisches Hormon (= ADH) s. Va-
 sopressin
 Antigen **174**, 177, 178, 350 f., 352, 353,
 354, 681, **863**
 Antigen-Antikörper-Bindung 175
 Antigen-Antikörper-Komplex 349
 Antikörper **174**, 175, 176 f., 178, 276,
350 ff., 353, 414, **863**
 – humoraler 349
 – monoklonaler 178
 Antiport 11, 356
 Antisense-RNA s. RNA, Antisense
 Anura 294, 334, 673, 821, 832 f., 855
 Anus s. After
 Aorta 333, 346, 725, 752, 790, 791, 817,
 818, 821, 827, 844
 – carotis 346
 – descendens 818
 – dorsalis 802
 – ventralis 818
 Aortenwurzel 629, 790, 791, 817, 818
 Aotidae 851
 Aotus 539, 852
 Aphidina 188, 536, 586, 643
 Aphrodita 731
 Apicomplexa 678, 678, **682**, 683
 Apidae 102, 235, 337, 365, 510, 520,
 533 ff., 536, 538 f., 538, 539, 763, 767
 apikal **7**, **863**
 Apikalkomplex 682
 Apikalleiste 280
 Apis 102, 167, 193, 235, 365, 383, 520,
 523, 524, 534, 536, 538 f., 538, 539, 763
 Aplysia 370, 415 f., 416, **417**, 419, 515,
 724
 Apoda s. Gymnophiona
 Apodem 740
 Apodiformes 512, 836, 838
 Apoenzym **863**
 apokrin 795, 796
 Apolysis 382
 apomorph **863**
 Apomorphie **603**, 695, 717, 833, 840,
 846
 apomyktisch 62
 Apoptose **56 ff.**, 239, 773, **863**
 – Kontrolle 57
 – Mechanismus 58, 58
 – Regulator 58
 Appendicularia 787
 Appositionsaug 453, 456
 Apterostigma 586
 Apterygoten 234, 739, 754, 758, 760,
 761, 765 f.
 Apteryx 842, 842
 Aquaporine 11
 aquatisch **863**
 Äquinoktien 510
 Äquipotentiallinie 442
 Aquisitionsphase 515
 Äquivalent, oxikalarisches 318
 Äquivalenz 263
 Äquivalenzgruppe 239, 240
Arabidopsis, Genomsequenzierung 145
 Arachnida 745 ff., 745, 748 f., 748, 759,
 764, 765
 Arachnosphaera 678
 Aramis 662
 Arandaspidida 807
 Araneae 324, 325, 333, 337, 339, 347,
 363, 453, 482, 639, 652, 742, 745 f.,
 745, 747, 748, 749
 Araneus 745, 749
 Arapaima 336
 Araschnia 167
 Arbacia 208
 Arbeitsgedächtnis 519
 Arbeitsteilung 769
 – *Heterocephalus* 541
 – Insecta 537 f., 538
 Arber, W. 606
 Arborealtheorie 840
 arborikol 852
 Arca 630, 631
 Arcella 691
 Archaea 4, 676
 Archaeobacteria s. Archaea
 Archaeocyt 698 ff.
 Archaeognatha 758 f., 761, 762
Archaeopteryx 615, 616, 617, 628, 839
 Archenmuschel s. Arca
 Archenteron 218, 225, 226, 696, 711,
 712, 776, **863**
 Archicortex 426
 Archistriatum 512
Architeuthis 450, 554
 Archonta 848
 Archosauria 834, 839, 840, 846
Arctocephalus 531
 Arcualium 802, 803
Ardipithecus 662, 666
 Area centralis 463, 465
 Areal 552
Arenicola 340, 731, 735
 Areola 796
 Argentea 454, 457
 Argininphosphat 477
Argonauta 724
Argulus 751

- Arion* 724
 Armfüßer s. Brachiopoda
 Armgerüst 777
Armillifer 756
 Arms race s. Wettlauf, evolutiver
 Armschwinger 837
 ARP-Proteinkomplex 487
 Art s. Spezies
 Artbildung **645** ff., 650, 652, 654
 – allopatrische 647
 – metagame 652
 – progame 652
 – sympatrische 649, 650
Artemia 188, 357, 357, 649, 751
 Artendiversität 577 f., 589, 589, 598,
 626, 650
 Artenschwarm 650
 Artenvielfalt 839
 Artenzahl 564, 564, 588, 589, 671,
 849 f., 856 f.
 Arteria
 – carotis 817, 818
 – pulmonalis 346, 347, 817, 818
 – subclavia 346
 – ventralis 790, 791
 Arterie 329, 332, 343, 344, 345, 347,
 362, 726, 741, **818**, **863**
 arteriell 347
 Arterienbogen 629, 809, 817, 818
 Arteriole 343, 362, 363
 Arterkennung 526, 651, 652
 Arthropoda 807
 Arthropoda 325, 711 f., **737** ff., 743, 758,
 863
 – Artenzahl 856
 – Auflösungsvermögen 502
 – Außenskelett 482
 – Blutgefäßsystem 347, 392
 – Cuticularsensillen 438 f.
 – Extremität 742, 751 f., 761, 765
 – Hox-Genexpression 741
 – Integument 740
 – Körpergestalt 739
 – Makroparasit 582
 – Radiation 655
 – Rhabdom 453
 – Systematik 674, 714, 715, 716, 737,
 738
 – Verhaltensprogramm 511
 – Wiederbesiedlung 564
 – Wirtstier 682
 – Zentralnervensystem 409, 427 f., 428
 Arthropoda-Gen
 – *deformed* 741
 – *labial* 741
 – *Sex comb reduced* 741
 Arthropodin 739
 Arthropodium 742
 Arthybriden 508
 Articulare 614 f., 810, 812 f.
 Articulata 714, 716
 Articulaten-Hypothese 716
 Artiodactyla 364, 805, 806, 825, 843,
 848, 849 ff.
 Artkonstanz 602, 653
 Artkreuzung 544
Ascaris 313, 339, 419, 482, 582, 770,
 771, 772, 773, 773
 Ascidiacea 787, 788
 – cytoplasmatische Determinante 265
 – Frühentwicklung 220
 – Furchung 219
 Ascon-Typ 699
 Ascorbinsäure 323
 Ascospore 115
 Ascus 112, 118, **863**
Asellus 751
 Asexualität s. Fortpflanzung, asexuelle
 Aspartam 449
 Asseln s. Isopoda
 Asselspinnen s. Pantopoda
 Assoziationscortex 421, 424, 517
 Assoziationsfeld 730
 assoziatives Lernen 515, **863**
Astacus 452, 496, 751, 754
Astasia 680
 Aster 48, 210, **863**
Asterias 778, 781
 Asteroidea 495, 778 f., 781 f., 782
 – Regeneration 294
 Ästivation **863**
 Astrocyt 392, 393
Astylosternus 347
Asymmetron 789
 asynchrone Flugmuskulatur 480, 481
 Atavismus 628
Atemeles 584, 585
 Atemmuskulatur 512
 Äthiopis 857
 Atlas 804, 833
 Atmung 316, 317, **330** f., 333, 807
 – intermittierende 338, 557, 557
 Atmungsepithel 331
 Atmungskette s. oxidative Phosphory-
 lierung
 Atmungsketten-Entkoppler 311
 Atmungsorgan 331, 332, 336 ff., 749,
 758, 835
 Atmungspigment 339
 atok 735
 ATP s. Adenosintriphosphat (= ATP)
 ATP/ADP-System 307, 308, 309, 310
 ATPase 477
 ATP-Synthase 30, 309, 311, 314
Atractosteus 829
 Atrioporus 790, 791
 Atrium 346, 346, 629, 725, 728, 729,
 816, 817 f., 817
Atta 328, 448, 536, 536, 538, 538
 Attini 536, 586, 586
 Attractant 277, 279
Auchenorrhyncha 767
 Auflösungsvermögen, optisches 452,
 454 ff., 463, 502, 653, 666
 Auftriebsorgan 335, 830
 Augenanlage 271
 Augenantennenscheibe 235
 Augenentwicklung 271, 288, 290, 630,
 632
 – Genregulation 287
 – Insecta 287
 – Rückkopplung 289
 – Vertebrata 287
 Augenevolution **629**, 630, 631, 632
 Augeninduktion, ektopische 288
 Augenkammer 458, 631
 Augenlid 631
 Augenmuskel 427, 814 f.
 Augenmuskelnerven 814
 Augenprototyp 629, 630, 631, 632
 Augentierchen s. *Euglena*
Aurelia 701, 704, 705
 Auricularia-Larve 779
 Aurignacien-Kultur 668, 668
 Ausatmungsphase 557
 Ausbreitung 234
 Ausbreitungsflug 537
 Auslöser, reaktionsrelevanter 501
 Aussalzeffekt 335
 Außenglied 432, 433, 450, 457
 Außenlade s. Paraglossa
 Außenohr 444
 Außenskelett s. Exoskelett
 Aussterben s. Extinktion
 Ausströmöffnung s. Osculum
Auster s. *Ostrea*
 Australien 648, 656, 664
 Australis 857
 Australopithecinae 661, 663, 666
Australopithecus 661 f., 662
 – *aethiopicus* 661, 663
 – *afarensis* 661, 663
 – *africanus* 661, 663, 665, 666
 – *anamensis* 661, 663
 – *bahrelghazali* 661, 662
 – *boisei* 661, 663
 – *garhi* 661, 663, 668
 – *robustus* 661, 663
 Austrocknung 323, 556 f., 589, 655,
 743, 833, 835
 Autapomorphie **603**, 603, 604, 672, 744,
 749, 760, 782, 785, 843, 844, 849, **863**
 Autogamie 185, 186, 676, **863**
 Autökologie 551, **863**

- autokrin 369, 370
 Autolyse 19, **863**
 Autonom Replizierende Sequenz 126
 Autopodium 805, 849
 autopolyloid 102
 Autoradiographie 69
 Autoregulation 290
 Autosomen 43, 85, 195 ff., **863**
 Autotrophie 305, 387, 593, 676, 680, **863**
 autotypisch 297
 Autozoid 777
 auxotroph 94, **863**
 Avery, O.T. 61 f.
 Aves 423, 564, 605, 628, 639, 799, 825 f., **836** f., 839, 857
 – Akkommodation 455
 – Aktivitätsrhythmik 506 f.
 – allosterischer Effektor 341
 – Amnionbildung 232
 – Anhangsorgan, embryonales 232 f., 232
 – Artenzahl 564, 859
 – Blutgefäßsystem 345, 345, 817, 818
 – Bruthelferverhalten 543
 – Brutpflege 531
 – Bürzeldrüse 796
 – Energiequelle 316 ff.
 – Evolution 839 f.
 – evolutionär stabile Strategie 523
 – Feder 794 f., 794
 – Flügel 806
 – Furchung 221
 – Futtersuche 321
 – Gonade 823
 – Habitatsnutzung 667
 – Homiothermie 364 f.
 – Lunge 333 f., 334, 336, 336
 – Melatoninwirkung 379
 – Organisationsschema 837
 – Oviparie 824, 824, 835
 – Prägung 514
 – Retina-Tectum-Projektion 412, 413
 – Skelett 804
 – Systematik 672, 786, 834, 838, 839
 – Vogelzug 499 f.
 – Wasserverlust 359, 841
 Avicularium 777
 Axialcoelom 780
 Axialdrüse 780
 Axiallappen 744
 Axialring 744
 Axialskelett 792, 803 f., 803, 808, 814
 Axocoel 780, 780
 Axolotl s. *Ambystoma*
 Axon 278, 369, 369, 390 f., 390, 394, 396, 397, 401, 402, **411**, 413, 464, 518, 773, **863**
 Axon guidance 279
 Axonal pathfinding 411, 413
 Axonem 484, 485, 693
 Axonhügel 390
 Axonwachstum 391, **410** ff., 413, 414
 Axoplasma 391, 402
 axoplasmatischer Transport 391, 392
 Axopodium 692
 Axostyl 675, 679
Aysheaia 743
 α -Zelle 463
 azentrisch 95
- B**
- Babesia* 682
Bacillus 3
 Backenzahn
 – hinterer s. Molar
 – vorderer s. Praemolar
 Bacteria s. Eubacteria
 Baculovirus 259
 BAC-Vektor 130, 131
 Badeschwamm s. *Spongia*
 Bahnung, synaptische 519
 Bahr el Ghazal 662
 Bakterieninfektion 348
 Bakterientoxin 353
 Bakteriophage 63, **863**
 – Lambda 119, 130, 131
 – Mu-Phage 121, 122
 – P1 174
 – T1 84
 – T4 103
 – Φ X174 671
Balaenoptera 589, 756, 792, 850
 Balancer-Chromosom 86, 87, 98, 113, **863**
 balanciertes System 87
Balanoglossus 784
Balanus 576, 576, 751
 Balbiani, E. 157
 Balbiani-Ring 157
 Balgzelle s. tormogene Zelle
 Balken s. Corpus callosum
Baluchitherium 850
 Balzarena 531
 Balzhaltung 513
 Balzverhalten
 – *Anas* 544
 – *Drosophila* 527, 546
 – Estrilidae 547
 – *Somateria* 547
 – *Uca* 502, 503
 Banddesmosom 700
 Bandscheibe 803
 Bandwürmer s. Cestoda
 Bären s. unter Carnivora
- Bärenspinner s. *Utetheisa*
 Barr-Körper 150
 Barschartige s. Perciformes
 Barten 799
 Bartenwale s. Mysticeti
 Bärtierchen s. Tardigrada
Bartonella 6
 Bartwürmer s. Pogonophora
 basal 7
 Basalkanal 797
 Basalkern s. Corpus striatum
 Basalkörper 24 f., 422, 433, 436, 484, 485, 677, 679, 680, 681, 686, 686, **864**
 Basallamina 7, **29** f., 291, 329, 334, 343, 359, 393, 442, 456, 697, 703, 719, 740, 793, **864**
 Basalplatte 701, 702, 703, 708, 797
 Basalringzelle s. thecogene Zelle
 Basalzelle 449, 705
 basenanaloge Verbindung 90, 91
 Basenpaarung 74
 Basensequenz 65, 131
 Basidorsale 803
 Basilarmembran 441, 444
 Basipodit 753, 753, 765
 Basisoccipitale 811
 Basisphenoid 811
 Basiventrale 803
 Bathyal 554, 781
 Bathypelagial 554
Batillipes 743
 Batoidea 797, 812, 827, 855
 Bauchflosse 805, 825, 827, 828, 831
 Bauchganglienketten 748, 752, 760
 Bauchganglion 748
 Bauchhärlinge s. Gastrotricha
 Bauchhöhle 844
 Bauchmark s. Bauchganglienketten
 Bauchsaugnapf 719, 720
 Bauchspeicheldrüse s. Pankreas
 Bauplan 241, **250**, 251, 582, 628, 653, 673
 – antero-posteriorer 243, **248**, 249
 – Metazoa 616
 BCNE-Zentrum 273, 274
 Beadle, G. W. 72
 Becherauge 452, 452, 705
 Becherhaar s. Trichobothrium
 Beckengürtel 808, 808, 833, 836, 844
 bedingter Reiz 515
 Beeremann, W. 157
 Befruchtung 181, 187, **207** ff., 210, 211, 215, 652, **864**
 Befruchtungsmembran 210
 Befruchtungszeitpunkt 212
 Begrüßungslecken 380
 Beinentwicklung 283, 284
 Beintaster s. Protura

- Beintracheen 337
 Belegzelle 328
 Belemniten 178
 Beluga s. *Huso*
 Benthos 554, **864**
 Benzer, S. 506
 Benzpyren 92
 Berggorilla s. *Gorilla beringei*
 Bergschaf s. *Ovis*
 Beriberi 323
 Bering-Brücke 620
 Besamung 652, 748, 824
 – äußere 531, 736, 825
 – innere 531, 719, 723, 736, 821, 825, 828
 Besänftigungsdrüse 585
 Bestäuber 768
 Best-Zeitintervall 446
 Bettelverhalten 584
 Bettwanze s. *Cimex*
 Beutelmarder s. *Dasyurus*
 Beutelmaulwurf s. *Notoryctes*
 Beuteltiere s. *Didelphidae*
 Beuteltiere s. *Marsupialia*
 Beutelizele 417
 Beutepolymorphismus 642
 Beuteübergabe 528, 547, 548
 Bevölkerungswachstum 573
 Bewegung 420, 425, 469, 482
 Bewegungsdesynchronisation 423
 Bewegungsempfänger 438, 440
 Bewegungssäule 467
 Bewegungssymbiose 486
 Bewusstlosigkeit 389
 Biber s. unter *Rodentia*
Biblio 454
 Bicoid-Protein 251, 255, 256, 257, 267, 268
 – Gradient 252
 Biddersches Organ 822
 Bienen s. *Apidae*
 Bienenfresser s. unter *Coraciiformes*
 Bienenruhr 694
 bilateral **864**
 Bilateria 630, 673, 674, 696, 697, 700, 708, 710, **711** f., 711, 771, 778, 808, 854
 – acoelomate 712, 718
 – coelomate 712, 726
 – pseudocoelomate 712
 – Systematik 712, 714, 715 f., 715
 Bildauswertung, neuronale 456, 462 f.
 Bildentstehung 453, 457
 Bildfluss 539
 bildgebende Verfahren 425
 Bildprozessierung 460, 462 f.
 Bildsehen 450
 Bilharziose 717
 binäre Nomenklatur **864**
 Bindegewebe 396, 711, 722, 782, 800, 848
 – veränderliches 782
 Bindegewebezelle 21
 Bindegewebshülle 804
 Bindegewebsseptum 804
 Bindin 201, 202, 209
 Biodiversität 551, 645, 671, 673
 Bioenergetik **864**
 Biogenetische Grundregel 627, 629
 biogeochemischer Zyklus s. Stoffkreislauf
 Biologie **864**
 Biolumineszenz 489, **490**, 559, **864**
 Biom 552, 552, **864**
 Biomasse 586, 590, 591, 593, 595
 Biomassepyramide 590
 Biomineralisation 800
 Biospezies 645, 652 s. a. Spezies
 Biosphäre 552, 588, 856, **864**
 Biotin 323
 biotischer Faktor 553
 Biotop 552, **864**
 Biozönose 551 f., **864**
Bipalium 718
 Bipedie 660 f., 663, 665 f., 836, 839, 840
 Bipinnaria-Larve 779
 biplan 804
 Bipolare 458, 459, 460, 462 ff.
Birgus 757
 Birkenspanner s. *Biston*
 Bisexualität 508, 643, 649, 720, 721 f., 821, 822, 823
Biston 639, 639
 Bithorax-Komplex 243 f., **245**, 246
 Bivalente 52
 Bivalvia 630, 724, 724, 727, 729 f., 729, 854
 Black and White Smokers 555
 Black, D. 662
 Blasenauge 826
 Blastaea 696
 Blastem 295, 297, 793, **864**
 Blastocoel 226, 697, 711, 712, 821, **864**
 Blastocyste 223, 224, 262, 278, 377, 385, **864**
 Blastoderm 221, 824, **864**
 Blastomere 216, 222, 265, 716, **864**
 Blastoporus 218, **225**, 226, 228, 277, 712, **864**
 Blastostyl 708
 Blastozoid 789
 Blastula 218, 219, 274, 699, 779, **864**
 Blastula-Chordin-Noggin-Expressionszentrum 273, 274
 Blastulatransition 219
 Blättermagen 330
 Blattfüßler s. *Phyllopoda*
 Blattkiemen 726
 Blattläuse s. *Aphidina*
 Blattodea 438, 585 f., 679, 763, 768
 Blattoptera 767
 Blattschneiderameise s. *Atta*
 Blaumeise s. *Parus*
 Blauwal s. *Balaenoptera*
 Blickbewegung s. Sakkade
 Blinddarm s. *Caecum*
 Blindsack 729
 Blindschleiche s. *Anguis*
 Blindwühlen s. *Gymnophiona*
 Blinklichtcode 503, 651
 Blob 465, 466
 Blut 332, 335, 337 ff., 342, 344 f., **349**, 355, 785, **864**
 Blutbahn 791
 Blutbildung s. Hämatopoiese
 Blutdruck 342, 343, 345, 362, 375
 Blutegel s. *Hirudo*
 Blutfadenwurm s. *Wuchereria*
 Blutgefäß 317, 343, 427, 481, 712, 726, 737, 741, 795, 797
 Blutgefäßkanal 802
 Blutgefäßsystem 790, 791
 – Amphibia 347
 – Annelida 732
 – geschlossenes **344** ff., 345, 346, 392, 628, 785, 792, **816**
 – Mammalia 346
 – Mollusca 726
 – offenes 345, **347**, 392, 726, 742, 744, 788
 – Polychaeta 733
 Blutgerinnung 323, 349, 762
 Blut-Hirn-Schranke 342, 393
 Blutmahl 358, 651, 750
 Blutparasitismus 313, 682
 Blutplasma 349, 362
 Blutplättchen s. Thrombocyt
 Blutsauger 770
 Blutserum 349, 351
 Blutverlust 774
 Blutzuckerspiegel 375, 377, 378
 B-Lymphocyt s. B-Zelle
Boa 834
 Bodo s. *Pterygoplichthys*
 Bogengang 432, 441, 443, 444, 621
 Bogenstrahl 794, 795
 Bohnenstadium 238
 Bohr-Effekt 335, 341
 Bohrmuschel s. *Teredo*
 Bohrschwamm s. *Cliona*
 Boidae 834
Bombina 832
Bombus 365, 588
 Bombykal 448
 Bombykol 383, 448

- Bombyx* 448
 Bone Morphogenic Protein 273
Bonellia 199, 731, 736
Bonobo s. *Pan paniscus*
 Bootstrap-Analyse 609, 613
Borrelia 750
 Borreliose 750
 Borsten, Annelida 733, 735
 Borsten, Insecta
 – echte s. *Seta*
 – unechte s. *Trichom*
 Borstenigel s. *Tenrecidae*
 Borstenkamm 749
 Borstenschwänze s. *Archaeognatha*
 Borstensinnesorgan s. *Cuticularsensillen*, *mechanorezeptorische*
 Borstenwürmer s. *Polychaeta*
Bos 806
Bossea 634
 Boten-RNA s. *RNA*, *messenger*
 Botenstoff, sekundärer 372
Bothriolepis 807
Botryllus 787
 Bottleneck-Effekt 636 f., 637
 Botulinustoxin 404
 Boveri, T. 61
 Bowman-Drüse 449
 Bowman-Kapsel 362, 820, 820
 Boxplot-Darstellung 593
 Brachiopoda 339, 714, 715, 716, 775, 776, 777
Brachiosaurus 792, 850
 Brachschnalben s. unter *Charadriiformes*
Brachyura 757
Brachyurie-Gen 283
 Branchialbogen 332, 809, 812, 818
 Branchialnerven 813 ff.
 Branchiomerie 814
 Branchiopoda 751
Branchiostoma 332, 788, 789 f., 789, 790, 791, 793, 816
 Branchiotremata s. *Hemichordata*
Branchipus 751
Branchiura 751
 Braunalgen s. *Phaeophyta*
 braunes Fettgewebe 311, 318
 Brechkraft 455
 Brechschere 656, 799
 Brehm, A. 789
 Breitnasenaffen s. *Platyrrhini*
 Breittrachen s. *Suboscines*
 Brenner, S. 72, 103
 Brennweite 452
 Bridges, C. B. 61, 99, 243
 Broca-Areal 421, 421, 424, 668
 Brodmann, K. 425
 Bromodomäne 160
 5-Bromuracil 91, 92
 Bronchie 334, 865
 Bronchiole 334
Brontosaurus 836
 Brown, M. S. 12
 Bruce-Effekt 385, 527
 Brückenechsen s. *Rhynchocephalia*
 Brunet, M. 662
 Brustbein s. *Sternum*
 Brustbeinkamm s. *Carina*
 Brustflosse 805, 827, 831
 Brusthöhle 844
 Brustkorb 804, 808
 Brustwirbel s. *Thorakalwirbel*
 Brutbeutel 847
 Brutfürsorge 516, 568
 Bruthelferverhalten 543
 Brutkapsel 722
 Brutkolonie 566
 Brutparasitismus 584, 584, 651, 652
 Brutpflege 525, 531, 544, 572, 844, 847
 Bryozoa 355, 700, 714, 715, 716, 775, 776, 777
 Buccalganglion 417
Buccinum 724, 726
 Bucerotiformes 836, 838
 Bücherskorpion s. *Chelifer*
 Buchfink s. *Fringilla*
 Buchkiemen 747, 765
 Buffon, G. L. 633
Bufo 832
Bulbillus 790, 791, 816
 Bulbus
 – arteriosus 817
 – olfactorius 449, 514
 α -Bungarotoxin 404
 Buntbarsche s. *Cichlidae*
 Burgess-Shale-Fauna 616 f., 618, 619, 712, 743, 778, 787
 Burnet, M. 177
 Bursa fabricii 348, 350
 Bursicon 381, 382
 Bürzeldrüse 796, 837
Buthus 745
 Bütschli, O. 677, 696
 2-Butyl-2-Octenal 382
 B-Zelle 175, 177, 178, 349, 350 f., 350, 352, 353, 354
 β -Zelle 463
 B-Zell-Rezeptor 353, 414
- C**
- Ca²⁺-Ion 21, 356, 372, 374, 403, 404, 408, 409, 416, 474, 475, 476, 480, 486, 490
 Ca²⁺-Ionenstrom 344
 Ca²⁺-Kanal 372, 400, 403, 404, 408, 416, 474, 486
 Ca²⁺-Pumpe 356, 475
 CA3-CA1-Schaltplan 517, 518
 Cadherin 27, 278
 – neurales (= N-CAD) 413, 414
 Caecum 326, 837, 844, 850, 865
Caelifera 767, 768
 Caenogenese 629, 865
Caenorhabditis 191, 194, 198, 238, 260, 415, 419, 770, 773
 – Apoptose 57, 773
 – Genomgröße 147
 – Genomsequenzierung 145
 – Geschlechtsbestimmung 194, 198
 – Hermaphrodit 194, 198
 – homeotische Gene 259
 – Larve 238
 – Paternaleffekt 170
 – Rezeptorgen 300
 – RNA-Interferenz 135
 – Zellstammbaum 238, 239 f.
 – Zellwanderung 259
Caenorhabditis-Mutante
 – *dauer formation-2* 300
Caiman 834
 Cala-Azar 681
 Calamistrum 749
 Calamus 794
Calanus 751
 Calcarea 698
 Calciferol 323
 Calcitonin 374
 Calciumcarbonat (Kalk) 690, 694, 698, 708, 710, 726 f., 755 f., 779, 781
 Calciumphosphat 800
 Caldwell, W. H. 847
Callianira 710
Callichthys 336
Callitrichidae 851
 Calmodulin 416, 476
Calopteryx 527
Calypte 320
Calyptogena 555, 555
 Calyx 428, 779, 782
Camarhynchus 625
Cambarus 496, 751
Camelus 560, 584, 806, 850
 cAMP 379, 406, 416, 693
 – Signalkaskade 372, 450
 campaniforme Sensillen 439, 440
 Campher 449
Campodea 739, 758
Campylopterus 563
Caninus 656, 660, 798, 799, 799, 811
Canis 319, 515, 656, 799, 805
 Cannon, W. B. 349
 Cannon-Stress-Syndrom 380
 Capitulum 803
 Capping 77, 215, 865

- Capping-Protein 21
Caprella 756
 Caprimulgiformes 836, 838
 Caput **865**
 – Arthropoda 739, 740 f., 741, 759 ff., 759, 760
 – Mollusca 725
 Carabidae 324
Carabus 326
Carapax 751, 752, 755 f.
Carausius 188
 Carbhämoglobin 342
 Carboanhydrase 328, 342
Carcharhinus 613
Carcharodon 827
Carchesium 684, 685
 Carcinogen 92, **865**
Carcinus 357, 357, 583, 751
 Cardia-Region 330
 Cardiolipin 31, 32
Cardium 313
 Cardo 763
 Cargo 12, 14, 22, 23, 33, 34
 Carina 616, 808, 837, 842
 Carnivora 539 f., 796, 799, 808, 825, 843, 845, 848, 850
 Carnivoren 321, 330, 525, 548, 590, 591, 592, 593, 656, 836, 839, 845, **865**
 Carotide s. Arteria carotis
 Carotine 682
 Carotinmangelmutation 489
 Carotinoide 489, 795
Carpalia 805, 832
Carpoida 779
Carpus 482, 805, 806
 Carrierprotein 356
 Carrying capacity 570, 571
 Cartilago
 – aryaenoidea 811
 – cricoidea 811
 – thyreoidea 811
 Caspase 57, 58
 Casper-Protein 58
Casuaris 842, 842
 Catabolite Gene Activator Protein (= CAP) 151, 155
Cataglyphis 337, 428, 557, 561, 567, 567
Catanema 772
Catarrhini 460, 659, 660, 666, 851
 Catecholamine 405
 β -Catenin 273, 274
 CAT-Reagens 165
 Caudal-Protein 255, 256, 268
 Caudata s. Urodela
 Cavum tympani 812
 CD-Ankerprotein 352, 352, 353
 Cdk-Inhibitorprotein 56
 Cebidae 851
 Cech, Th. 140
 Cecropine 354
 cell lineage 238
 Cellulase 327, 328, **865**
 Cellulose 328, 536, 679, 682, 850
 – Abbau 684
 Centi-Morgan 107
 Centrale 837
 Centralia 805
 Centriol 7, 13, 24 f., 49, 201, 484, 487, **865**
 Centromer 40, 49, 144, **865**
 Centrosom 24, 49, 487, **865**
 Centrum 802, 803
 Cephalisation 711, 730, 734, 734, 737, 740, 773, 792, **865**
 Cephalochordata s. Acrania
Cephalodiscus 784
 Cephalon 741, 744 f., 744, 752, 752, 753
 Cephalophoda 731
Cephalopholis 454
 Cephalopoda 221, 344, 396, 402, 409, 453, 457, 489 ff., 630, 631, 653, 711, 724 ff., 724, 728, 729, 730 f., 856
 Cephalopodium 729
 Cephalothorax 741, 752, 752, 757
Cerastes 834
Ceratium 678
 Cercarie 583, 585, 720, 722
 Cercopithecidae 659, 851
Cercus 337, 739, 758, 759, 760, 761, 766
 Cerebellum 394, 411, 415, 419, 420, 421, 422, **423**, 425, 512, 519
 Cerebralganglion 417, 417, 719, 720, 725, 728, 729 f., 729, 730, 732, 743
 Cerebralisation 409, 730, **865**
 Cerebrospinalflüssigkeit 393
Certhidea 626
 Cervicalwirbel 804
 Cervikalsegment 427
 Cervikalwirbel 844
 Cestoda 672, 717 f., 717, 721 f., 721, 722
 Cetacea 389, 583, 588, 806, 808, 825, 843, 845, 848, 850
 Cetartiodactyla 848
 cGMP 405, 451, 452
 Chabry, L. M. 261
Chaenichthys 339
 Chaetognatha 714, 715, 778, 854
Chaetopterus 731, 735
 Chagas-Krankheit 681, 770
 Chalaza 824
Chalcophaps 575
 Chambers, R. 633
 Chamisso, A. v. 789
 Champollion, J.-F. 73
 Chaperon 20
 Character displacement 573, 576, 654
 Charadriiformes 836, 838
 Chargaff, E. 65
Charinus 747
 Chase, M. 63
 Chätelperronien-Kultur 668
 Chelicerata 738, 739, 741, 742, **745** ff., 746, 747, 748 ff., 752, 754, 761, 765
 – Artenzahl 746, 750, 856
 – Systematik 745
Chelicere 741, 742, **746**, 746, 747, 749 f., 749, 762
Chelifer 745
Chelonia 672, 799 f., 804, 826, 834, 834, 855
 chemiosmotische Hypothese 30, 31
 chemische Synapse s. Synapse, chemische
 chemoautotroph 555, **865**
 chemoheterotroph **865**
 Chemoperzeption 446
 Chemorezeptor 433, 447, 704 f., 734, 747
 Chemotaxis 277, 278, 411, **865**
 Chemotransduktion 447
 chemotroph 414
 Chengjiang-Fauna 618
 Chiasma 41, 52, 53, **865**
 Chiasma opticum 373, 422, 425, 464
 Chilopoda 337, 757
Chimaera 827
 Chimäre 133, 174, 230, 273, **865**
 Chimären s. Holocephali
 Chinongerbung 739
Chirocephalus 753
Chironantis 556
Chironex 706
Chironomus 40, 98, 339, 373
 – Chromosom 158
 – Speicheldrüse 157 f.
 Chiroptera 445, 501, 505, 620 f., 621, 656, 796, 806, 808, 825, 839, 843, 848, 849, 851
 Chi-Struktur 117
 Chitin 739, **865**
Chiton 724
Chlamydomonas 186, 187 ff.
 Chloramphenicol 32, 82 f.
Chlorella 689
 Chlorocruorin 339
 Chlorophyll 558, 681 f.
 – Bakterien 557
 Chlorophyta 591, 596, 678, 695
 Chloroplast 1, 6, 31, 675, 680, 682, **865**
 – Evolution 316
 Choane 616, 810, 832
 Choanocyt 323, 698, 699, **865**
 Choanoderm 697, 698, 699
 Choanoflagellata 695, 697

- Choanozoa 678, 694
 Cholecystokinin 375, 403
 Cholera 770
 Cholesterin s. Cholesterol
 Cholesterol 9, 12, 322
 cholinerg 427
 chondral 801
 Chondrichthyes 358, 605, 786, 797f.,
 801, 804, **807**, 809, 812, 820, 821, 823,
 824, 825, **827**ff., 830, 857
 Chondroitinsulfat 800
 Chondrostei 797, 803, 823, 829f., 855
 Chopper 668
 Chorda 220, 226, 228, 230, 232, 713,
 785, 787, 788, 789, 790, 791, 800, 802,
 803, 809, 821, 826, **865**
 Chordamesoderm 228
 Chordascheide 803
 Chordata 332, 617, 713, 714, 715, **785**ff.,
 786, 789, 819, 854
 – Artenzahl 857
 – Systematik 785, 786
 Chordatiere s. Chordata
 Chordin 273
 Chorioallantois 824, 835
 Choriogonadotropin 375, 376, 377
 Chorioidea 458
 Chorion 232, 233, 824, 835, **865**
 Chorionepithel 848
 Chorionprotein 151
 Chorionzotten 848
Chorthippus 502, 763
 Choukoutien 662
 chromaffines Gewebe 370
 Chromatiaceae 315
 Chromatide 42, 47, **865**
 Chromatin 7, 36, 38, 39, 160, 161, **865**
 – aktives s. Euchromatin
 – inaktives s. Heterochromatin
 Chromatophor 489, 490, 731, 793, **865**
 Chromista 678
 Chromomer 52f., **865**
 Chromosomen **36**, 675, **865**
 – Bandenmuster 41
 – Brüche 95, 126
 – Brücke 114
 – Fehlverteilung 61, 99, 100
 – Fragment 95
 – Kondensation 41ff.
 – Konstitution 194
 – Lampenbürsten 52, 53
 – Lampenbürsten- 41
 – Mutation 99
 – Paarung 52
 – Polytänie 40f.
 – Replikation 69f., 69
 – Riesen- **40**f., 41, 157
 – Segmentaustausch 112, 113
 – Struktur 39
 – Theorie der Vererbung 61, 100
 – unineme Struktur 70
 Chromozentrum 40, 41
 Chronogene **865**
Chrysaora 701
 Chrysochloridae 849
Chrysopa 505
Chthamalus 576, 576
 Chylusgefäß 346
 Chymotrypsin 326
 Chymotrypsinogen 326
 Cichlidae 544, 561, 625, 649, 650, 655
 Cichliden-Problem 650
 Ciconiiformes 584, 836, 838
 Ciliarkörper 458
 Ciliarmuskel 455, 458
 Ciliata (= Ciliophora) 40, 171, 188f., 328,
 484, 486, 676ff., 678, **684**ff., 685, 686,
 687, 689, 695
 Cilie 24, 25, 469, **484**f., 675, 684f., 685,
 686, 710, 719, 787, **865**
 – Aufbau 484, 485
 – Bewegung 484f., 484
 – Schlagrichtung 275, 486
 Cilienepithel 484
 Cilienfeld 484, 723
 Cilienschlag 22, 484f., 484
 Ciliophora s. Ciliata
Cimex 769, 770
Cinnyris 563
Ciona 220, 265, 787
 – Genomgröße 147
 circadiane Rhythmik s. Rhythmik, circa-
 diane **866**
 circannuale Rhythmik s. Rhythmik, cir-
 cannuale **866**
 Cirren 684f., 685, 734, 782, 789
 Cirripedia 751, 756
 Cirrus 743
 Cis-Trans-Test 104, 104
 Cistron 104, **866**
Citellus 560
 Citratzyklus 309, 310ff., 317
 Citrullin 360
 Cl⁻-Gleichgewichtspotential 407
 Cl⁻-Ion 355, 362, 397, 398
 Clade 648, 649
 Cladistia 829, 830, 831, 855
 Cladocera 188, 751, 755
Cladonema 705
 Clathrin 12, 13
Clathrulina 678
 Clavicula 808, 808
 Cleaver 668
 Clever, U. 158
 Cline 646, **866**
Clioa 698
 Clitellata 731, 733f.
 Clitellum 734
Clostridium 404
Clupea 829
 Clupeiformes 829
Clypeaster 778
 Clypeolabrum 235
 Clypeus 763
Cnemidophorus 508, 526, 644, 649
 Cnidaria 323, 325, 341, 415, 673, 686,
 696, 697, **700**, 704f., 707, 712, 719, 854
 – Systematik 708
 Cnide s. Nematocyste
 Cnidocil 706, 707
 Cnidocyt s. Nematocyt
 Coated pit 12, 12, 324, **866**
 Coated vesicle 7, 12, 12, 15, 324, **866**
 Cobalamin 323
 Coccidea 682
 Coccidien s. Coccidea
 Cochlea 441, 443, 444, 621, 621, **866**
 Cocos-Insel 626
 Code, genetischer 37, 59, 65, 71f., **73**,
 103, 606, 642, **866**
 Codon 73, **866**
 Coelacanthida s. Actinistia
 Coelenterata 331, 409, 697, 700, 702,
 703
 Coelom **711**f., 771, **866**
 – Annelida 361, 482, 712, 732f., 732,
 736f., 737
 – Chordata 791
 – Echinodermata 779f., 780
 – Hemichordata 784
 – Insecta 741
 – Mollusca 724
 – Tentaculata 776f.
 – Vertebrata 802, 819f., 820, 824
 – – Anhangsorgan, embryonales 232,
 233
 Coelomat s. Bilateria, coelomate
 Coelombildung 711, 711, 712, 737
 Coelomepithel s. Coelothel
 Coelomkammer 732, 741
 Coelomocyt 339, 736, 781
Coeloplana 710
 Coeloplana-Hypothese 710
 Coelothel 712, 732, 733, 791
 Coelurosauria 839, 839, 840
 Coenzym 323, **866**
 – A 312, 323
 Colcemid 42
 Colchicin 24, 42, 69, 391, 489
 Coleoptera 456, 765, 767
 Collembola 758, 759, 761, 765
 Collencyt 698
 Colliculi
 – inferiores 423

- superiores 423, 466
- Collocyt 710
- Colobinae 851
- Colobopsis* 585
- Colon 326, 427, 850
- Colubridae 834
- Columba* 321, 523
- Columbiformes 516, 836, 838
- Columella 810, 812 f., 813
- Common genetic toolkit 627
- Community s. Lebensgemeinschaft
- Competitive release 575
- Concatemer 68, 127, 130, **866**
- Conchifera 724, 726
- Conchin 727, 727
- Condylura* 501, 502
- Condylus 758, 762, 804, 833
- Confuciusornis* 841
- Conklin, E. G. 214
- Connecting link 615
- Connexin 27, 28, 403
- Connexon 402, 403
- Conodont 617, 787
- Conotoxin 404
- Consensus-Sequenz 76, 138, 153
- Contig 145
- Conus* 404
- Conus arteriosus* 816, 817
- Conuszelle 291
- Copepoda 751, 752, 755 f., 761, 778
- Copia 121, 122, 143
- COPI-Vesikel 13, 15
- COPII-Vesikel 13, 15, 18
- Copula 809, 812
- Coraciiformes 836, 838
- Coracoid 808, 808, 832
- Corallinaceae 633
- Corallium* 701
- Corallomyxa* 691
- Cordulagomphus* 765
- Coremata s. Duftpinsel
- Corium s. Dermis
- Coriumpapille 794, 795, 797
- Cormidium 708
- Cornea 271, 291, 455, 456, 458, 631, 705
- Cornealinse 745
- Cornu Ammonis 517
- Corophium* 751
- Corpora
 - allata 381, 382, 428
 - cardiaca 381, 382, 428
 - pedunculata s. Pilzkörper
 - quadrigemina 423
- Corpus
 - callosum 424, 847
 - geniculatum 423, 425, 464, 465, 466
 - luteum 376, 377
 - striatum 422, 423, 425
- Correns, C. E. 61, 170
- Cortex 269, 411, 420, 421, 422, 435 f., 730, **866**
 - Eicytoplasma 273
 - Gonadenanlage 204, 822
 - Hirnrinde, Vertebrata
 - - auditiver 435, 446
 - - dorsaler 422
 - - embryonaler 412
 - - Entwicklung 394
 - - Kartierung 425
 - - motorischer 421, 426
 - - parietaler 462
 - - prämotorischer 421
 - - primärer visueller 421
 - - somatomotorischer 421
 - - somatosensorischer 421, 502
 - - temporaler 462
 - - visueller 421, 421, 423, 425, 435, 462, 464, 465, 466, 467, 468
- Corticalplasma 675, 679, 686, 686
- Corticalreaktion 207, 209, 211
- Corticoliberin 376
- Corticosteron 375
- Corticotropin 374
- Corti-Organ 441 f., 444, 445
- Cortisol 375
- Cortison 375
- Corvus* 648
- Cosmid 130, 131, **866**
- Cosmidschuppe 831
- Cosmin 798, 831
- Cosmoidschuppe 798
- Costa 679, 802, 804, 808, 829
- Cotransformation 180
- Co-Transmitter 403
- Co-Transport 356
- Coturnix* 277
- Coxa 742, 759, 760, 764
- Coxalbläschen 743, 759
- Coxaldrüse 742, 748
- Coxopodit 753, 753, 765
- Crangon* 562, 751
- cranial **866**
- Craniota (= Vertebrata) 316, 592, 605, 730 f., 790, **792 f.**, 827, 837, 839, **866**
 - Anhangsorgan 232
 - Artenzahl 857
 - Blutgefäßsystem 344, 817
 - Cephalisation 711
 - Cerebellum 419
 - Corium-Verknöcherung 797
 - Dscam-Rezeptor 413
 - Embryo 274 f., 628
 - Evolution 602, 612, 792, 807, 832
 - Exkretion 359 f., 819, 820
 - Extremitäten 280
 - Fortbewegung 511
- Gehirn 422, 423
- Geschlechtsbestimmung 199
- Hautdrüse 796
- Hormonsystem 373 ff.
- Hox-Gene 248, 627, 657, 787
- Immunreaktion 348, 582
- Kopulationsorgan 825 f.
- Links-Rechts-Asymmetrie 275
- Linsenauge 453, 457, 457, 458, 629 f., 631
- Lunge 333 ff., 334
- Melatonin 378 f.
- Mittelohr 813
- motorisches Zentrum 425
- Muskelspindel 416, 418
- Muskulatur 474, 478
- Nervensystem 389, 392, 394, 409 f., 426
- Netzwerk, neuronales 497
- Neurotransmitter 405
- Osmoregulation 358 f.
- Phototransduktion 450 f., 451
- Pigmentwanderung 489
- Radiation 655
- Retina 459
- Schädel 808 f.
- Sehpigment 558
- Selektion 643 f.
- Sinnesorgan, mechanorezeptorisches 441
- Skelett 482, 800 ff., 803, 804
- Synapse, elektrische 402
- Systematik 786, 807
- Transportkosten 479
- Transportprotein, O₂ 339
- Verdauung 325, 327, 329
- Cranium 808
- Cretonotos* 383
- CREB (= cAMP response element binding protein) 520
- Crepidula* 726
- Creutzfeld-Jakob-Krankheit 3
- Cribellum 749
- Crick, F. H. 63, 65, 72, 78, 80
- Cri-du-Chat-Syndrom 96
- Crinoidea 778 ff., 781, 782, 782
- Crista **866**
 - Mitochondrium 31
 - Sinnesorgan 441, 443
- Crithidia-Form 681
- Crocodylia 340, 672, 818, 826, 834 f., 834, 839, 857
- Crocodylus* 340, 834
- Cro-Magnon-Mensch 668
- Crossover **107, 108, 109, 116, 866**
 - ungleiches 97
- Crustacea 402, 742, **751 ff.**, 752, 755, 758, 765, 766, 847

- Artenzahl 856
 - Atmung 332
 - Blutgefäßsystem 347
 - Enzymbildung 325
 - Exkretion 360f.
 - Extremitäten 753, 754, 756
 - Hox-Gene 741
 - Komplexauge 453, 630
 - Leuchtorgan 491
 - Pigmentwanderung 489
 - Systematik 737, 738, 751
 - Tagmata 740f., 741
 - Cryptochrom 506
 - Ctenidien 726
 - Ctenocephalides* 770
 - Ctenoidschuppe 797, 829
 - Ctenophora 696, 697, 700, **709f.**, 709, 719, 854
 - CTP 75
 - Cubomedusen s. Cubozoa
 - Cubozoa 701, 705f.
 - Cuculiformes 836
 - Cuculus* 651
 - Cucumaria* 339, 778
 - Culex* 192
 - Culicidae 481, 762, 763, 774
 - Cupiennius* 439
 - Cupula 441, 443
 - Curare 404
 - Cursorialtheorie 839
 - Cuticula **866**
 - Annelida 716, 732
 - Arthropoda 337, 438, 716, **739f.**, 740, 742, 743f.
 - Ciliophora 684
 - Insecta 382, 433, 440, 759, 764
 - Mollusca 726
 - Nematoda 770, 772, 772, 773
 - Tentaculata 776, 777
 - Cuticularborste 438, 439, 440
 - Cuticularhülle 722
 - Cuticularleiste 740
 - Cuticularmantel 787, 788
 - Cuticularöhre 784
 - Cuticularpanzer 706, 707
 - Cuticularrippe 686
 - Cuticularscheide 433
 - Cuticularsensillen **438ff.**, 749
 - chemorezeptorische 448, 448
 - mechanorezeptorische 270, 438, 439, 440, 496
 - thermorezeptorisches 440, 440
 - Cuticularskelett 737
 - Cuticulin 740
 - Cutis 750, 793, 833, **866**
 - Cuvier, G. 602, 610, 716
 - Cyamidae 584
 - Cyamus* 584, 751, 756
 - Cyanea* 701
 - Cyanobakterien 315, 316, 676, **866**
 - Cyanophyceae s. Cyanobakterien
 - Cyclamat 449
 - Cyclin 46, 55, 55
 - Cyclin-Kinase-Komplex 46
 - Cycloheximid 32, 82
 - Cycloidschuppe 797, 829, 831
 - Cycloneuralia 714, 716, 773
 - Cyclops* 751
 - Cyclose 687, 687
 - Cyclostomata 802, 826
 - Cynodontia 845f., 845
 - Cynognathus* 624
 - Cyphonautes-Larve 556, 777
 - Cypridina* 490, 751
 - Cypriniformes 829
 - Cyprinus* 829
 - Cypris-Larve 751
 - Cyrtocyt 361
 - Cyrtodiopsis* 528, 529
 - Cyrtopodocyt 361, 791
 - Cyste 691, 720
 - Cysticercus 721
 - Cystid 776, 777
 - Cytochalasin 24, 391, 489
 - Cytochrom 58, 311, 596, 604, 605
 - Cytochromoxidase 309, 465, 466
 - Cytochromsystem 328
 - Cytofluorometer 46
 - Cytokine 353, 370, **866**
 - Cytokinese 22, 24, 47, **48**
 - Cytopharynx 685
 - Cytoplasma 1, 19, 675, 685, **866**
 - Cytoplasmabewegung 214, 215, 216, 225, 687
 - Cytoplasmakappe 222
 - Cytoplasmateilung s. Cytokinese
 - cytoplasmatische Determinante 181, 216, **264f.**
 - cytoplasmatische Filamente 34
 - cytoplasmatische Vererbung 170, 171
 - cytoplasmatischer Ring 34
 - Cytophyge 685, 687, 687
 - Cytosin 64
 - Cytoskelett **20**, 270, 403, 469, 675, **866**
 - axonales 391
 - Cytosol 7, 13, 15, **19**, 310, 687, **866**
 - Cytosolströmung 487
 - Cytostom 677, 680, 684, 685, 687, 687
 - cytotoxische T-Zelle s. T-Zelle, cytotoxische
- D**
- Dachschädler s. Stegocephalia
 - Dactylus 755
 - Daf-16-Protein s. Foxo-Protein
 - Dalton **866**
 - Dama* 850
 - Damhirsch s. *Dama*
 - Damm 825
 - Danaidal 383
 - Danaus* 383
 - Danio* 222, 222, 274, 613
 - Daphne 640
 - Daphnia* 450, 707, 751
 - Darm 7, 226, 228, 231, **325f.**, 328ff., 329, 336, 346, 481, 712, 713, 720, 721, 722, 725f., 729, 732, 733, 737, 741, 743, 771, 772, 774, 776, 781, 783, 788, 802, 815, 821, 821, 824
 - Darmatmer s. Enteropneusta
 - Darmbein s. Ilium
 - Darmkapillare 790
 - Darmmuskulatur 802
 - Darmparasitismus 313
 - Darmtrichine 774
 - Darmvene s. Vena subintestinalis
 - Darmzotte 329, 330
 - Dart, R. 662
 - Darwin, C. 530, 549, 598f., 625, 629, 632, **633f.**, 637, 638, 644, 652f., 662, 756
 - Darwin-Finken s. Geospizinae
 - Dasselbeule 770
 - Dasselfliege s. *Dermatobia*
 - Dasselfliegen s. Oestridae
 - Dasyurus* 656
 - Daubentoniidae 539, 851
 - Dauerlarve 300
 - Dauermodifikation 83, 171, **866**
 - Daunenfeder 794
 - De Vries, H. 61
 - Decabrachia 724
 - Decapentaplegic
 - Morphogen-Gradient 285, 287
 - Positionsinformation 285, 287
 - Protein 286
 - Signalkaskade 286
 - Decapoda 339, 345, 418, 496, 751, 754, 755
 - Deckknochen 801, 809, 812
 - Deckzelle
 - *Trichoplax* 696
 - tuberöses Organ 442
 - Defaultmodell 274
 - Defensivdrüse 585
 - Dehnungsrezeptor 418, 418
 - 3-Dehydro-Retinal 461
 - Deinonychus* 839, 840
 - Deiter-Zelle 444
 - Dekrement 401
 - Delamination 696
 - Delbrück, M. 84
 - Deletion 91, **95**, 96, 97, 114, **866**

- Delphine s. Delphinidae
 Delphinidae 799
Delphinium 587
 Delta-Notch-Signalweg 410, 411
Demodex 750
 Demographie 567, **866**
 Demökologie **866**
 Demospongiae 698, 699
 Dendrit 389, 390, 393, 463, **867**
 – CA1- 518
Dendrocephalus 756
Dendrocoelum 717
Dendroica 576
 Dengue-Fieber 769
 Denitrifikation 597
 DENSE core vesicle 403
 Dentale 614f., 810, 811, 812, 844
Dentalium 724
 Dentin 797ff., 797, 798, 833
 Depolarisation **398**, 399, 400, 407, 437, 458, 460, 519, **867**
 Depurinierung 89
 Dermalpore 699
 Dermal skelett 827
 Dermaptera 767
 Dermatitis 323
Dermatobia 769, 770
 Dermatocranium 809, 809, 810, 811, 812
 Dermatome 231, 802, **867**
 Dermis 231, 489, 793, 794, 795, 796, 797, **867**
 – Verknöcherung 797
 Dermis papille s. Coriumpapille
 Dermoptera 843, 848
 Desaminierung 90
 desmal 801
 Desmin 26
Desmodus 358, 593
 Desmonem s. Volvente
 Desmosom 7, 26, 329, **867**
 Desoxy-Blut 339, 345f., 345, 346, **347**, 733, 790, 817, 817, 819, 827, 844
 Desoxyribonucleinsäure s. DNA
 Desoxyribonucleosid 64
 Destruenten 590, 597, **867**
 Destruenten-Nahrungskette 594, 733
 Detektor-Transposon 155
 Detergenzien 326
 Determinante **867**
 – cytoplasmatische 181, 216, **264**f.
 – intrazelluläre 269
 – morphogene 268
 Determination **260**f., **867**
 – Keimzelle 265
 Detritivoren 321, 590, 723, 731, **867**
 Detritus **867**
 Detritusfresser s. Detritivoren
 Deuterocerebrum 428, 628, 741, 744, 761
 Deuterostomia 227, 673, 711, 712f., 713, 714, 715, 716, 776, 778, 786f. **867**
 Diabetes 354
 Diacylglycerin 372
 Diakinese 49, 51, 52, **867**
 Dialektbildung 522
 Diapause 300, 301
 Diaphragma
 – Mammalia 844
 – Tentaculata 776
 Diapophyse 803, 804
 Diapsida 834, 835, 835
 Diarrhöe 323, 679
Diarthrogathus 615
 Diaster 211
 Diastole 343, 345, 345, **867**
Diatryma 842
 Dibranchiata 724, 729
 Dicer 135
 Dichroismus 394
 Dichromasie 460
 Dickdarm s. Colon
Dickinsonia 618
 dicondyl 758
 Dicondylia 758
Dicrocoelium 583, 585, 717, 719, 719, 720
Dictyostelium 190, 693, 694f.
 Didelphia 825
 Didelphidae 847
Didelphis 624, 656, 847, 848
 Diderot, D. 633
Didinium 684, 686
 Diencephalon 422, 423, 456f., 628, 814
 Differenzierung **260**ff., **867**
 – funktionsmorphologische 675
 – ökologische 316
 Differenzierungs gen 198
Diffugia 691
 Diffusion 317, 331, 800, **867**
 Digenea 717, 717
 Dignatha 757
 dihybrider Erbgang s. Erbgang, dihybrider
 Dihydropyridin 474
 2,4-Dinitrophenol 311
 Dinoflagellata 554, 586, 678, 678, **682**
Dinohippus 619
Dinopis 454
Dinornis 842
 Dinosauria 628, 808, 836, 839
 – Systematik 839
Dinotherium 799
 Dinucleosom 39
Diomedea 841
 Diopsidae 528
 dioptrischer Apparat 458, 467
 Dipeptid 449
 Dipeptidase 327
 Diphosphoglycerat 341
Diphylobothrium 717
 Diphyodontie 800, 844, **867**
 Dipleurula-Larve 779, 786
 Diploblast 227, 696, 697, 700, **867**
 Diploblastie 618
Diplodocus 836
 diploid 49, 533, 534, **867**
 Diplomonadida 679, 680
 Diplont 188, 676
 Diplophase **867**
 Diplopoda 742, 757, 765
 Diplosegment 757
 Diplotän 49, 51, 52, **867**
 Diplura 758, 759, 761, 762
 Dipnoi 336, 612, 613, 786, 829, 831f., 857
Dipodomys 358, 556f.
 Diptera 40, 456, 480f., 545, 581, 682, 765, 767, 769
Dipylidium 770
 direkte Flugmuskulatur 481
 Disaccharid 329, 449
 Disaccharidasen 327
 Dishabituation 515
 disjunkte Verbreitung 622
 Disk 433, 450, 451
 Dispersion 565f., 578
 – aggregierte 566, 566
 – hexagonale 566
 – uniforme 566, 566
 – zufällige 566, 566
 disruptive Selektion 641
 Dissepiment 361, 732, 733, **867**
 distal **867**
 Distanzmethode 609
 diurnal **867**
 Divergenz **867**
 Diversität 350
 DNA 1, 36f., 59, **63**ff., 72, 657, 675, 689, **867**
 – B-Form 65, 66
 – Bindungsdomäne 248
 – Bindungsmotiv 152, 153
 – Bindungsprotein 153f.
 – cDNA 132
 – Depurinierung 89
 – Doppelhelix 63, 65, 66, 116, 152
 – Fingerprinting 606f.
 – Gehalt 36, 46, 47, **50**
 – hochrepetitive **143**
 – junk 146
 – Ligation 129, 130
 – Mikrosatelliten 607
 – Minisatelliten 607

- mitochondriale 31, 32, 73, 170, 608, 625, 627, 649, 664, 665
- molekularer Aufbau 64
- nucleäre 608
- Nucleotidsequenz 606
- nukleäre 838
- Polymerase 66, 70, 71
- Reparatur 71, 88
- repetitive 136
- Replikation 45, 65, **66ff.**, 70, 608
- - lineare 68, 69
- - semikonservative 66, 67
- Restriktion 129
- ribosomale 608
- Satelliten 40, 143 f.
- Sequenzierung 606
- single 74
- Struktur 65
- strukturelle 144
- Synthese 66
- Telomer 52, 142, 144
- Vergleich 667
- Verpackung 36
- Z-Form 65
- DNA-DNA-Hybridisierung 606
- DNA-DNA-Restriktionsfragmentkartierung 606
- DNase I 160
- Dobzhansky, T. 634, 668
- Docking-Komplex 404
- Doliolum* 787
- Domäne **867**
- Dominanz 83 ff., **867**
- Dopamin 393, 418, 464
- Struktur 405
- Doppelfüßer s. Diplopoda
- Doppelschwänze s. Diplura
- Doppelsegment (= Diplosegment) 757
- Dornfortsatz 390, 390, 409, 518, 804
- Dornhai s. *Squalus*
- dorsal **867**
- Dorsalblase 780
- Dorsalgefäß 732, 784
- Dorsalnerv 771, 772
- Dorsalpanzer 744
- Dorsal-Protein 253, 254
- Dorschartige s. Gadiformes
- Dorsoventralachse 713
- Dorsoventralmuskel 718, 719
- dorsoventrikulärer Kamm 422, 423
- Dosiskompensation **149**, 168 f., 194, 196 f., **867**
- Dosisproportionalität 149
- Dotter 203, 232, 824
- Dottergang 719
- Dotterkugel 222
- Dotterprotein 203, 382
- Dottersack 222, 232, 824
- Dottersackplacenta 848
- Dotterstock 719, 720
- Dottervorrat 217
- Dotterzelle 719, 720
- Doushantuo-Formation 618
- Down syndrom cell adhesion molecule (= Dscam) 354
- Down-Syndrom 101
- Dracaena* 625
- Drachenblutbaum s. *Dracaena*
- Drachenzahn 660
- Draco* 840
- Dracunculus* 770, 774
- Drehsinnesorgan 441, 443
- Dreilapper s. Trilobita
- Dreipunktversuch 109 f.
- Dreissena* 724
- Drei-Taxa-Beziehung 603 f., 604
- Drepanididae 626
- Driesch, H. 262
- Drohne 102, 193, 383, 533, 534
- Dromaeosauridae 615, 839 f., 840
- Dromaius* 842, 842
- Dromedar s. *Camelus*
- Drosophila* 57, 72, 194, 256, 290, 521, 527, 543, 544, 545 f., 569, 649, 761, 762
- Actingen 142
- Altern 301
- Anlageplan 243, **250**, 251
- - Flügelscheibe 156
- - Veränderung 260
- Antennenscheibe 289
- Augenentwicklung 289, 630
- Augeninduktion 289
- Balzverhalten 527
- Copia 121, 122, 143
- cytoplasmatische Determinante 264 f.
- Decapentaplegic-Morphogen-Gradient 285
- Decapentaplegic-Signalweg 286
- Dosiskompensation 149, 168 f., 196 f.
- Dreipunktversuch 109 f.
- Ei 253
- Embryo 249, 285
- Enhancer 154, 155
- F-Element 125
- Fortpflanzungsaktivität 569
- Frühentwicklung 221
- Furchungskern 264
- Futtersuchverhalten 545, 545
- Genamplifikation 151
- Genannotation 148
- Genbibliothek 131
- Genomgröße 147
- Genomsequenzierung 145
- Geschlechtsbestimmung 194 ff., 197
- Geschlechtschromosomen 85, 99, 100
- Gestaltbildung 242, 243
- Gypsy 124
- Haplo-Syndrom 102
- Histogene 142
- Hitzeschock 136, 137, 159
- Homeobox **246ff.**, 249
- homeotische Mutante 243
- Imaginalscheiben 235 f., 235, 284, 288, 291 f., 296, 297
- Immunsystem 354
- Insulin-like-Peptide 292
- Keimzeldeterminante 264 f.
- Komplexauge 291
- Kopfbildung 252 f.
- Larvalentwicklung **243ff.**, 291
- Letalmutation 86, 88
- Maternaleffekt 169 f.
- Metamorphose 235
- mitotische Rekombination 172, 173
- Morphogen-Gradient 267, 268
- Mutationsnachweis 85
- Mutationsrate 89
- Nondisjunction 100
- Oogenese 200, 203
- Organisationszentrum 254
- Proliferation 292
- P-Transposon 122, 127
- Rekombination 106 ff., 112, 113
- Rekombinationskarte 111
- Rekombinationswert 107, 108
- Riesenchromosomen **40**, 41, 95, 98
- Satelliten-DNA 143
- Sexualverhalten 197
- Spermatogenese 200
- Systematik 627
- Thoraxbildung 252 f.
- Transformation 126, 127
- Transposition 122 ff., 125
- Transposon 121
- Triploidie 102
- Verbreitung 627
- Vorfahren 246
- X-Chromosom 86, 88, 111, 149
- Zelldifferenzierung 268 f., 270
- Zellwachstum 292
- Zentralnervensystem 628
- Drosophila*-Mutante 87, 108
- 6-Phosphogluconate dehydrogenase 111
- abdominal A 246, 249, 761 f.
- Abdominal B 246, 249
- achaete-scute 111
- Actin 111
- amnesia 521
- Antennapedia 148, 244, 246, 247, 249, 251, 257 ff., 765, 765

- Bar 86, 97, 111, 112, 113
 - Basic 86
 - bicaudal 169f.
 - bicoid 243, 251, 252, 266, 267, 268
 - bithorax 243, 244, 545
 - bobbed 111
 - bride of sevenless 290
 - carnation 111, 112, 113
 - caudal 268
 - Chorion Proteins 111
 - clock 506
 - Collagen 111
 - Contrabithorax 245
 - crossveinless 111
 - cycle 506
 - dachshund 289, 290
 - daughterless 197
 - deadpan 197
 - decapentaplegic 253, 285, 713
 - deep orange 111
 - Deformed 246, 249
 - dicephalic 213
 - distal less 761 f.
 - dorsal 253
 - doublesex 197f.
 - Dscam 354
 - dunce 111, 521
 - ebony 106, 107
 - empty spiracles 251, 252
 - engrailed 246, 255, 256, 285
 - evenskipped 243, 255, 256
 - exuperantia 251, 252
 - eyeless 259, 287ff., 290, 632
 - eyes absent 289, 290
 - forager 545, 545
 - forked 111
 - fruitless 197
 - fushi tarazu 246, 251, 254, 255
 - giant 111, 255
 - grandchildless 264
 - hairy 255
 - Haltere-mimic 245
 - hedgehog 243, 285
 - Hexokinase A 111
 - huckebein 255
 - hunchback 253, 255, 267, 268
 - indy 302
 - Killer of prune 167f.
 - knirps 243, 255
 - Krüppel 255
 - labial 246, 249
 - Larval Serum Protein 1 α 111
 - lethal giant larvae 242, 270
 - lozenge 111
 - male-specific-lethal 168f.
 - maroonlike 111
 - nanos 266f., 268
 - norpA 111
 - Notch 111
 - odd-paired 255
 - optix 290
 - optomotor-blind 285, 287
 - oskar 243, 254, 264f., 266, 267
 - para 94
 - paralysis 111
 - period 111, 506
 - pou domain protein 765
 - proboscipedia 246, 249
 - prune 111, 167, 168
 - purple 107, 108
 - rhomboid 253
 - RNA Polymerase II 111
 - roughest 111, 123
 - rudimentary 111
 - runt 255
 - sevenless 290, 291
 - Sex combs reduced 245, 246, 249, 257
 - Sex-lethal 196f.
 - Sgs-4 111
 - short gastrulation 713
 - sine oculis 289, 290
 - singed 111, 172, 173
 - sisterless 197
 - snail 253
 - spalt 285, 287
 - suppressor of forked 111
 - swallow 251
 - tailless 252
 - tan 111
 - timeless 506
 - tolloid 253
 - torso 243
 - transformer 197f.
 - trithorax 297
 - tRNA-Ser 111
 - tRNA-Tyr-1 111
 - tudor 264f.
 - twin of eyeless 289, 290, 632
 - twist 253
 - U1 111
 - U2, U5 111
 - Ultrabithorax 244, 246, 249, 257, 761 f.
 - vasa 264f., 266
 - vermilion 111
 - vestigial 106, 107, 108, 285, 287
 - white 99, 100, 111, 123, 126, 127
 - white-apricot 86, 122
 - wingless 297
 - yellow 111, 172, 173
 - yolk protein 1+2 111
 - yolk protein 3 111
 - zerknüllt 253, 253
 - zeste 111
 - Drosophilidae 544, 626f., 655
 - Druckempfänger 438, 440
 - Druckfiltration 360f., 785, 791
 - Druckrezeptor 433
 - Drucksinnesorgan 441, 443
 - Drüsenfeld 844
 - Drüsengürtel s. Clitellum
 - Drüsenmagen 837
 - Drüsen Schlauch 796
 - Drüsenzelle 740
 - Amphibia 793
 - Annelida 734
 - Cnidaria 704, 704
 - *Trichoplax* 696, 700
 - Dryopithecus* 660
 - Dscam-Protein s. Down syndrom cell adhesion molecule
 - D-Schleife 68
 - d-Tubocurarin 404
 - Dubois, E. 662
 - Ductuli efferentes 823
 - Ductus
 - Botalli 817, 818
 - caroticus 817
 - Cuvieri 629, 816, 817, 819
 - deferens 823, 824
 - pneumaticus 830
 - spermaticus 823
 - thoracicus 346, 347
 - Duftpinsel 383, 383
 - Duftprägung 514
 - Duftstoffklasse 448
 - Dugesia* 717
 - Dulcin 449
 - Dune s. Daunenfeder
 - Dunkelhormon 379
 - Dunkleosteus* 807
 - Dünndarm s. Intestinum
 - Duodenum 375, **868**
 - Duplikation 96, 97, 114, 141, 632, 667, **868**
 - Durchschlagkapsel s. Penetrante
 - Dynein 23, 25, 275, 392, 392, 484, 485
 - Dynein-ATPase 208
 - Dynorphine 405
 - Dytiscus* 324, 330, 338
- ## E
- E605 404
 - Ebenmäßigkeitindex 589, 589
 - E-Cadherin 224, 276
 - Ecdysis 382, 740, **868**
 - Ecdyson 157f., 296, 381, 382
 - 20-OH- 716
 - Rezeptor 158
 - Struktur 381
 - Ecdysozoa 715, 716
 - Ecdysterone 236, 373, 381, 382
 - Echidna s. *Tachyglossus*

- Echiniscus* 559
Echinocardium 778, 784
Echinococcus 583, 717, 722
 Echinodermata 234, 339, 482, 655, 711,
 712, 714, 715, **778**f., 780, 781, 785, 856
 Echinoidea 778, 779, 781 ff., 783, 784
 – Befruchtung 208 f., 210
 – Frühentwicklung 218
 – Furchung 219
 – Gastrulation 224
Echinophthiriidae 583
Echinus 778
 Echiurida 731, 736, 736
Echiurus 731
 Echoortung 445 f., 558, 849
 Echsen s. *Lacertilia*
 Echte Affen s. *Anthropeidea*
 Eckzahn s. *Caninus*
 Eclosionshormon 381, 382
E. coli s. *Escherichia*
Ecribellata 749
Ectognatha 758
 Edelkoralle s. *Corallium*
 Edentata s. *Xenarthra*
 Ediacara-Fauna 618 f., 618
 Edison-Puff 41
 EEG s. Elektroenzephalographie
 Effektor **868**
 effertent 410, 418, 420, 445, **868**
 Effizienz 479, 524, 538
 – energetische 306 f., 310, 524
 – ökologische 590 ff.
 Egel s. *Hirudinea*
 Ehrlich, P. 177
 Ei 186, 824
 – amniotisches 835
 – *Diomedea* 841, 841
 – polylecithales 835, 847
 – zusammengesetztes 719, 720
 Ei-Aktivierung 209
 Eibildung 824
 Eichel 784
 Eichelporus 785
 Eichelwürmer s. *Enteropneusta*
 Eichhörnchen s. unter *Rodentia*
Eicytoplasma 212 f., 264 f.
 – Umlagerung 214, 215 f., 273
 Eidechsen s. *Lacerta*, *Lacertidae*
 Eiderente s. *Somateria*
 Eierstock s. *Ovar*
 Eifollikel 203
 Eigelb s. *Dotter*
Eigenmannia 488
 Eignung, genetische s. *Fitness*
 Eigröße 234, 841
 Eiklar 824
 Eilegehormon 417
 Eileiter s. *Ovidukt*
Eimeria 682
 Eimer-Körperchen 501, 502
 Eingangsreiz 431, 433
 Eingeweideleishmaniose 681
 Eingeweidemuskulatur 736
 Eingeweidesack 725 ff., 728, 729, 730
 Einheit, systematische s. *Taxon*
 Einkapselungsreaktion 355
 Einmann-Haremsgruppe 540
 Einscheidige s. *Monodelphia*
 Einsiedlerkrebs s. *Pagurus*
 Einströmöffnung s. *Ostium*
 Einstülpung s. *Invagination*
 Eintagsfliegen s. *Ephemeroptera*
 Eintrittsvakuole 685, 687
 Einzelflosse 804
 Einzeller s. *Eukaryoten*, *einzellige*
 Einzeller-Abwehrmechanismus 582
 Eiorganisation **212**f.
 Eipaket 769
 Eireifung 205, 206 f., 736
 Eischale 203
 Eisenhut s. *Aconitum*
 Eisvögel s. unter *Coraciiformes*
 Eiszeitrelikt 751
 Eiweißbildung 824
 Eiweißdrüse 721, 722, 824, 824
 Eizelle 202, 203, 204, 720, 732, 821,
 822, 824 f., 824
 ekkrin 795, 796
 Ektoderm 225, 226, **229**, 232, 325,
 696 f., 699, 701, 711, 712, 741, 802,
868
 Ektohormon s. *Pheromon*
 Ektomesenchym 697, 701, 711
 Ektoparasitismus 581 ff., 583, 717 f., 731
 Ektoplasma 487, 694
 ektotherm 363, **868**
 Elasmobranchii 816, 823, 827
 Elasmoidschuppe 797, 831
 Elastin 28, 29
 elastisches Element 477, 478
 Elch s. *Alces*
Electrophorus 336, 488
 Elefant s. *Loxodonta*, s. *Elephas*
 Elefantenvogel s. *Aepyornis*
 elektrische Arbeit 395
 elektrische Platte 403, 488, 488
 elektrische Säule 488, 488
 elektrische Synapse s. *Synapse*, *elektri-*
sche
 elektrisches Feld 423, 431
 elektrisches Organ **488**, 488, 807, 827
 elektrochemischer Gradient 11, 30
 Elektroenzephalographie 425
 elektrogene Pumpe 356
 Elektronentransport-Phosphorylierung
 s. *oxidative Phosphorylierung*
 Elektronentransportsystem 30, 309,
 311, 314, 315
 Elektroortung 442, 488, 559, 807, 847
 Elektrozepthor 429, 442, 422, 488, 807,
 847
 Elephantiasis 774
Elephas 319, 319, 483, 799, 843 ff., 850
Eleutherodactylus 833
 Eleutherozoa 778 ff., 781
 Elfenbein 799
 Elle s. *Ulna*
 Ellipura 758
 Elytren 765
 Embryo 181, 216 f., 224, 227, **232**f., 241,
 627 f., 818 f., 824, 835, 848, **868**
 – *Cestoda* 721
 – *Homo* 629
 – *Trematoda* 720
 – *Vertebrata* 802
 embryonale Regulation 262
 embryonale Stammzelle 133
 embryonales Feld 279 f., 285, 289, **868**
 Embryonalschale 726
 Emigration 564, 570, 636, **868**
 Eminentia mediana 373
 Empfindlichkeit 438, 445, 448
 – spektrale 460
 Empididae 547 f.
Empis 547 f., 548
 Emu s. *Dromaius*
 Emus s. unter *Struthioniformes*
Emys 834
 Enantiomere **868**
 Enantiornithes 842
 Encephalopathie, bovine spongiforme
 3
 enchondral 801
Enchytraeidae 731, 733
 Endbläschen s. *Sacculus*, *Exkretions-*
organ
 Enddarm 325, 760, 790, 825, 844 s. a.
 Rectum
 Endemismus **624**f., 650, **868**
 endergonisch 305 f., 308, 309, **868**
 Endharn 360, 363
 Endit 754
 Endklaue 764
 Endocranium 809
 Endocuticula 739 f., 740
 Endocuticulakugel 439, 440
 Endocytose **11**, 13, 203, 348, 392, **868**
 – rezeptorvermittelte 12, 14, 324
 – unspezifische 324
 endogen **868**
 endokrin 369, 370, 373, 376, **382**, **868**
 endokriner Faktor 736
 Endolymph 441, 444
 Endometrium 376, 848, **868**

- Endomitose 40, 203, **868**
 Endoparasitismus 581 ff., 583, 585, 682, 717 f., 723
 Endopeptidase 326 f.
 Endoplasma 487, 686, 694
 endoplasmatisches Reticulum 1, 7, 13, 15 f., 324, 372, 390, 675, **868**
 Endopodit 752, 753 f., 753, 754, 762, 765
 Endoreplikation 291
 Endorphine 370, 371, 405, **868**
 Endoskelett 482, 701, 708, 779, 781, 783, 786, 801, 826, 829, 831, **868**
 Endosom 12, 13, 18, **868**
 Endostyl s. Hypobranchialrinne
 Endosymbiontentheorie 6, 31 f., 316, 657, 675
 Endosymbiose 536, 554, 586, 675, 684, 689, 700
 – Wiederkäufer 329
 Endothel 343, 344, 393, 683, 816, **868**
 Endothelzelle 334, 393
 endotherm 306, 363, **868**
 Endwirt 583, 720, 721, 722 f.
 Energieide 695, **868**
 Energie 303, 317, **869**
 – chemische 305, 307, 310, 474, 479
 – elastische 479
 – freie 305, **306**, 308, 312
 – osmotische 395
 Energieausbeute 316 f.
 Energiebilanzrechnung 523
 Energiefluss
 – Ökosystem 590, 592
 – Zelle 309
 Energiegewinnrate 524
 Energiegewinnung 317, 317
 – aerobe **310**
 – anaerobe 310, **312**
 Energiestoffwechsel 309, 321
 Energieüberträger, biologischer 307, 311 s. a. Adenosintriphosphat
 Energieumsatzrate 318, 320, 331, 845
 Energieumwandlung 30
 Energieverlust 587
 Energieversorgung 477
 Energieverstärker 433
 Energiewandler 432
 Engrailed-Protein 256
 Engramm **869**
 Enhancer 153 f., 155, 244, 632, **869**
 – Detektion 156
 – Detektorplasmid 156
 – Falle 155, 156
 – Fusion 632
 – Trapping 155
 Enkephaline 405
 Ensifera 767
 Entamoeba 691 f.
 Enten s. Anatidae
 Entenmuschel s. *Lepas*
 Entenvogel s. Anseriformes
 Enterobius 313, 770, 773
 Enterocoelie 711, 712, 716, 776, 779, **869**
 Enteropneusta 360 f., 784 f., 784
 Enthalpie 306, **869**
 Entkopplungsprotein 311
 Entlastung, kompetitive 575
 Entoderm 220, 225, 226, 228, **229**, 231, 232, 696 f., 699, 701, 711, 712, 741, 821, **869**
 – prospektives 696
 Entodermis 718
 Entodermis Schlauch 788
Entodinium 328, 684, 685
 Entomesoderm 711, 711
 Entomostraca 751
 Entoprocta s. Kamptozoa
 Entropie 306, **869**
 Entstehungsendemismus 625
 Entwicklungsgen, regulatorisches 627, 713
 Entwicklungspotenz 239, 241, **261** f., **869**
 Entwicklungsprogramm, genetisches 181, **241** f., 627 f.
 Entwicklungsschicksal 216, 219, 220, 221, 224, 228, 230, 235, **239**, 240, 260 f., 264 f., 268 f., 280, 283, 296, **869**
 Enzephalisationsquotient 666
 Enzym 4, 72, 322, **327**, **869**
 – lysosomales 18
 Enzymkaskade s. Signalkaskade
 Enzym polymorphismus 642
Eomaia 848
Eomanis 611
Eotetranychus 580
Ephelota 684
 Ephemeris-Funktion 510
 Ephemeroptera 338, 568, 765, 767 f.
 Ephrin 279, 413
 Ephrussi, B. 72
Ephydatia 698
 Epibolie 222, 227
 Epibranchialrinne 791
 Epicuticula 739, 740
 epidermaler Wachstumsfaktor (= EGF) 56
 Epidermicula 795
 Epidermis **869**
 – Amphibia 228, 229, 274, 489
 – Annelida 732, 734
 – Arthropoda 739 f.
 – Ascidiacea 220
 – Cnidaria 701, 702, 703, 704
 – Craniota (= Vertebrata) 793 f., 793, 794, 795, 795, 797 f., 797, 798, 831
 – Ctenophora 709, 710
 – Hemichordata 784
 – Insecta 382
 – Mesozoa 700
 – Metazoa 697
 – Nematoda 772 f., 772, 773
 – Plathelminthes 718, 718, 719
 – Turbellaria 672
 Epidermisleiste 772 f., 772, 773
 Epidermisröhre 794
 Epidermiszelle 740
 Epididymis 820, 823
 Epididymis 823 f., 823
 Epigonichthyes 789
 epileptischer Krampf 323
 Epilimnion 554
 Epilitoral 554
 Epimerie 754
 Epimorphose 294, **869**
 Epipelagial 554, 591
 Epiphyse 375, 378 f., 422, 506 f.
 Epiphysenkern 801
 Epiphysennaht 801
 Epipodit 753, 754, 765
 Epistase 168, **869**
 Epistom 776
 Epistropheus 804, 833
 Epithel 458, 697, 700 f., **869**
 – respiratorisches 331 ff., 334
 Epithelmuskelzelle 703, 704
 Epithelzelle 7, 705, 710
 Epitokie 735 f., 735
 Epitop **869**
 Epizoen 782
 Epoophoron 824
Eptatretus 826
 Equidae 619, 619, 620, 805
Equus 319, 384, 619, 620, 620, 799, 805, 806, 849
 Erbgang
 – dihybrider 106, 107
 – haplo-diploider 533, 534
 – monohybrider 106
 – polygener 545
 Erbllichkeit 657
 Erbsubstanz 1, 61 f. s. a. DNA
 Erdferkel s. Tubulidentata
 Erdhörnchen s. *Citellus*
 Erdkröte s. *Bufo*
 Erdmagnetfeld 431
 Erfahrung
 – evolutive 509
 – individuelle 509
 erfahrungsmodifizierte Matrise 512
Ergasilus 751

- ER-Golgi-Intermediäres-Kompartiment (= ERGIC) 13
- ergotrope Reaktion 375, 380
- Erinaceidae 849
- Erinaceus* 648, 649
- Eriocheris* 357, 357
- Erkennungsmolekül 411
- Ernährung 321 f., 675, 807, 844
- Ernährungsgeneralist 321
- Ernährungsspezialist 321
- Erpetoichthys* 829, 831
- Ersatzgeschlechtstier 385, 537
- Ersatzknochen 612, 801, 812
- Ersatzzahn 798, 800
- Erythroblast 261, 350
- Erythrocyruorin 339
- Erythrocyt 261, 305, 334, 339, 340, 342, 349, 350, 582, 641, 683, **869**
- Erythropore 489
- Erythropoietin 261, 375
- Escherichia* 66, 68, 130
- DNA-Replikation 66, 67, 68
 - Genomgröße 147
 - Genomsequenzierung 145
 - Gentechnologie 128 f.
 - Gentotalsynthese 134
 - Insertionssequenz 121
 - intragene Komplementation 105
 - Nonsense-Suppression 103
 - Phagenresistenz 84
 - Replikationsgabel 71
 - Restriktionsenzym 128
 - Transformation **125**, 134
 - Transposon 121
 - Tyrosin-tRNA-Gen 134
- Escovopsis* 586
- Eserin 404
- Esociformes 829
- Esox* 829
- essenzieller Nahrungsstoff 322
- Essigälchen s. *Turbatrix*
- Esterase 327
- Estrilidae 547, 651, 652
- Estrogen-responsives-Element 157
- Estrogenrezeptor 157
- Ethanol 313, 393
- Ethmoid 811
- Ethmoidalregion 808, 809
- Ethylmethansulfonat 89, 91
- Euarthropoda 738, 740, 742, 744, 754 f.
- Eubacteria 4, 676
- Eubalaena* 584
- Eucalyptus* 321
- Euchelicerata 745
- Euchromatin 40, 160, 161, **869**
- Eudorina* 189
- Euglena* 678, 680 f., 680
- Euglenida 678, **680** f.
- Eukarya s. Eukaryota
- Eukaryota 1, 4, 5, 316, 486, 643, 658, 675, 676, 678, 679, 694, **869**
- einzellige 323, 331, 490, 675, 677, 678, **679**, 694, 695
 - - Gliederung 677
 - Frühgeschichte 680
 - Stammbaum 677
 - Systematik 678, 679
- Eulen s. Strigiformes
- Eulenfalter s. Noctuidae
- Eulitoral 554, 554, 577
- Eumetazoa 696 f., 697, 701, 703, 854
- diploblastische 618, 697
 - triploblastische 618, 697
- Eumycetozoa 190
- Eunectes* 834
- Eunice* 731, 735 f., 735
- Euphausia* 753
- Euphausiacea 751, 756
- Euplectella* 698
- Euplectes* 529
- Euploidie 99, **101**, **869**
- Euplotes* 684 f.
- Europäische Sumpfschildkröte s. *Emys*
- Europäischer Flusskrebis s. *Astacus*
- Europäischer Igel s. *Erinaceus*
- Europäischer Kuckuck s. *Cuculus*
- Eurotamandua* 611, 624
- euryhalin 561
- euryök 561, **869**
- euryosmotisch 357, 561
- Eurypterida 745 ff.
- eurytherm 561
- Eusozialität 535 f., 542
- Eustachische Röhre 444, 628, 812, 813
- Eusthenopteron* 612, 616
- Eutelie 723, 771
- Eutheria s. Placentalia
- Evagination 707
- Evaporation 358 f., 364, 365, 560, 841
- evorse Retina 457
- Evo-Devo **627**, 657, 673
- Evolution 3, 31, 59, 245, 260, 289, 302, 358, 493, 495, 549, **599**, **601**, 618, 632 f., 635, 652, 654, 657 f., 667, 669, 671, 697, 807, **869**
- Altruismus 533, 542
 - Anisogamie 526
 - Auge 453, **629**, 630, 631, 632
 - Aves 839 f.
 - Biodiversität 673
 - Brutparasitismus 584, 584
 - Cephalisation 740
 - Cerebellum 419
 - Chloroplast 316, 682
 - Chordata 785, 786
 - Craniota **792**, 807
- *Drosophila* 258
 - Ein- zum Vielzeller 189
 - Energiegewinnung 313
 - Eukaryoten 4, 675
 - Eusozialität 542
 - Exkretionsorgan 355 f.
 - Extremität 754, 805
 - Feder 794
 - Formenvielfalt 659
 - Gehirn 666 f.
 - Gehörknöchelchen 614
 - Geschlechtschromosomen 193
 - graduelle 653
 - Größe 671
 - Gruppenmerkmal 654
 - Hominidae **659**, 660
 - Homoiothermie 365 f.
 - Insecta 762
 - Insektenflügel 764, 765
 - konvergente 562, 563
 - Labyrinth 441
 - Landtiere 655
 - Linsenauge 653
 - Loricifera 775
 - Lunge 333
 - Makrogamet 642
 - Mammalia 361 f., 619, 620, 622 f., 628, 844, **845** f.
 - Megaschritt 657, 658
 - Metamerie 733
 - Metazoa 695
 - Mikrogamet 642
 - Mitochondrium 316
 - molekulare 606
 - Nervensystem 389, 409
 - Neuentwicklung 289
 - neues Gen 97
 - Niere 361
 - Organsysteme 792
 - oxidative Phosphorylierung 314 f., 314
 - Pferdeartige 619 f.
 - Photorezeptor 450
 - Placentalia 851
 - Ribosom 81
 - RNA 81
 - Sehsystem 462 f., 666
 - Sinneszelle 432, 439
 - Sprache 668
 - Streifenmuster 256
 - Tetrapoda 612, 615
 - Trichromasie 460
 - Ultraschall-Echoortung 620
 - Ungulata 806
 - variables Protein 605
 - Verhaltensweisen 543, 547
 - Verlauf 608
 - Vertebrata 358, 792, 807
 - Vielzelligkeit 276

- Vogelzug 501
 - Wasser-Landleben 331, 364
 - Zentralnervensystem 420
 - evolutionär stabile Strategie (= ESS) 522 f., 525
 - evolutionäres Prinzip 420
 - Evolutionsbiologie 634
 - Evolutionsfaktor 636
 - Evolutionsmechanismus 632
 - Evolutionsrate 526, 605, 605
 - Evolutionsspiel 523
 - Evolutionstheorie 599
 - Evolutionstrend 555, 612, 665 f., 674
 - evolutiver Wettlauf 526, 580 f., 587, 643
 - Excisionsreparatur 89, **869**
 - exergonisch 305 f., 308, 309, **869**
 - Exit s. Epipodit
 - Exklusion 573, 577
 - Exkretion 355, 358, **359 f.**, 687 f., **869**
 - Exkretionskanal 771, 772, 791
 - Exkretionsorgan 361, 363, 741 f., 748, **819 f.**
 - Exkretionsporus 689, 718, 730, 771
 - Exkretionssystem 325
 - Exoccipitale 810
 - Exocuticula 382, 739, 740
 - Exocuticularleiste 337
 - Exocytose 13 f., 28, 324, 324, 403, 407, 707, **869**
 - Exocytosevesikel 7, 687
 - Exogastrulation 272
 - exogen **869**
 - exokrin 382, **869**
 - Exon 137, 138, 139, 607, 608, **869**
 - Exopeptidasen 327
 - Exopodit 752, 753, 753, 754, 755, 765
 - Exoskelett 482, 617, 655, 708, 739 f., 742, 807, 831, **869**
 - exotherm 306, **869**
 - Expansionsmuskulatur 748
 - Exploitation competition 567
 - Exportine 34
 - Exportsignal, nukleäres 33
 - Expressed-Sequence-Tag 146
 - Expression, ektopische 283
 - Expressionsvektor 134
 - Expressivität 166, **870**
 - Exstirpation 230, **870**
 - Extinktion 578, 619, 621, **870**
 - Extinktionsrate 564
 - Extranucleoli 204, 205
 - extraorale Verdauung 781
 - extrazelluläre Matrix **28 f.**, 278, 413, 695, 697 f., **870**
 - Extremitäten 655, 832
 - Arthropoda 332, 737, 741, 742, 742, 743, 744 ff., 751 f., 753, 754, 756, 761 f., 765
 - Vertebrata 483, 665, 800, **804 ff.**, 805, 808, 849, 852
 - Extremitätengürtel 804
 - Extremitätenknospe 283, 284, 296, 629
 - Extremitätenreduktion 808
 - Exumbrella 703
 - Exuvie 740, 745
 - exzitatorisches postsynaptisches Potential (EPSP) 404, 406 f., 407, 408, 409, 480, 518
- F**
- F₀F₁-Proteinkomplex s. ATP-Synthase
 - Facettenauge s. Komplexauge
 - Fächerlunge 333, 347, 739, 749, 765
 - Facialis s. Nervus facialis
 - Fadenhaar 438
 - Fadenwürmer s. Nematoda
 - Falken s. unter Accipitriformes
 - Faltenwespen s. Vespidae
 - Faltenzahn 798, 832, 833
 - Familie 674
 - Familienverband 535
 - Fanconis Anämie 95
 - Fangarme 729
 - Fangfaden 748, 749
 - Fangreuse 734
 - Fangschrecken s. Mantodea
 - Fangschreckenkrebe s. Stomatopoda
 - Fang-Wiederfang-Methode 565
 - Fangzähne 844
 - Faraday-Konstante 306, 395, 855
 - Farbenblindheit 459
 - Farbensehen 459, 666
 - Farbklima 461
 - Farbwechsel **489 f.**, 489, 490, 731
 - Fasciclin 413, 414
 - Fasciola* 325, 583, 717, 720
 - Faserzelle 700
 - FAS-Ligand 58
 - Faultiere s. Xenarthra
 - Faunenschnitt 559, 621, 622
 - Fazilitation 416, 520
 - Feder 615, 616, 792, **794**, 794, 796, 836, 840
 - Federanlage 794, 794
 - Federast s. Ramus
 - Federfahne 794, 794
 - Federfarbe 795
 - Federfollikel 794
 - Federkeratin 796
 - Federkiel s. Scapus, Aves
 - Federlinge s. Mallophaga
 - Federschaft s. Rhachis
 - Federspule s. Calamus
 - Federstrahl s. Radius, Feder
 - Fehlsinn-Mutation 93 f., 93
 - Feinderkennung 440
 - Feldheuschrecken s. Acridoidea
 - F-Element 125
 - Felis* 319, 463, 467, 497, 799, 805
 - Felsenbein s. Perioticum
 - Felsenspringer s. *Machilis*
 - Femme fatale 504
 - Femur
 - Arthropoda 742, 759, 760, 764
 - Vertebrata 614, 805, 806, 845
 - Ferment **870**
 - Ferritin 473
 - Fersengelenk 806
 - Fertilisation s. Befruchtung
 - Fe-S-Cluster 309
 - Fett 307, 317 f., 327, 378, 524 f., 791
 - Fettabbau 312
 - Fettkörper 203, 329, 382, 713, 741
 - Fettstoffwechsel 15, 317 f., 322
 - Fettsynthese 301, 378
 - Feuerkoralle s. *Millepora*
 - Feuerqualle s. *Cyanea*
 - Feuerwalze s. *Pyrosoma*
 - Fibrin 29, 349
 - Evolutionsrate 605, 605
 - Fibrinogen 349, 605
 - Fibroblast 29, 300, 348, 486 f., 487, 691, 800, **870**
 - Fibroblastenwachstumsfaktor (= FGF) 274, 280, 284, 295
 - Fibronectin 28, **29**, 224 f., 277, 278, 413
 - Fibula 614, 628, 805, 837
 - Fibulare 805, 837
 - Fiebermücke s. *Anopheles*
 - Fight-or-flight-Reaktion 375, 380
 - Filarie 774
 - Filariose 769, 774
 - Filopodium 22, 224, 353, 411, 486, 487, 690, 692, **870**
 - Filtration 361
 - Filtrationsdruck 342, 362
 - Filtrationsorgan 361
 - Filtrierapparat 756, 777, 786, 791
 - Filzlaus s. *Pthirus*
 - Fimbrin 486
 - Finger 805
 - Finger-Enhancer 282
 - Fingertiere s. Daubentoniiidae
 - Finne 721, 722
 - Fischbandwurm s. *Diphyllobothrium*
 - Fischchen s. *Zygentoma*
 - Fischparasit 756
 - Fisher, R. 634, 644
 - Fitness 495, 508, **521**, 523, 526, 528, 532 f., 542 f., 549, 568, 575, 638, 641 f., 641, 644, 658, **870**
 - Fixed action patterns 495
 - Flachbrustvögel s. Ratitae

- Flachlandgorilla s. *Gorilla gorilla*
 Flagellaten 186, 188, 327, 486, 676 ff.,
 677, 678, 679, 679
 Flagellenband 679
 Flagellin 5
 Flagellum 24 f., 201, 469, **484 f.**, 675,
 677, 679, 680, 681, 682, 694, 704, 758,
 771, **870**
 – Aufbau 484, 485
 – Bewegung 484 f., 484
 – Insecta 761
 Flamingos s. Phoenicopteriformes
 Flaschenbaum s. *Adenium*
 Flaschenhalseffekt 636 f., 637
 Flaschenzelle 225
 Flavin-adenin-dinucleotid 323
 Flavoprotein 309, 311
 Fleckfieber 750, 770
 Fledermäuse s. Microchiroptera
 Fledertiere s. Chiroptera
 Fleischflosser s. Sarcopterygii
 Fleischfresser s. Carnivoren
 flexibles Ruder (Prinzip) 484
 Fließgleichgewicht 303, 305, 307
 Flimmertrichter s. Ostium tubae
 Flippase 173, 173
 Flöhe s. Siphonaptera
 Flohkrebse s. Amphipoda
 Florfliege s. *Chrysopa*
 Florfliegen s. Neuroptera
 Flösselaal s. *Erpetoichthys*
 Flösselfische s. Cladistia
 Flösselhecht s. *Polypterus*
 Flossen 806 f., 829
 Flossensaum 789, 790, 791, 804
 Flossenstrahlen s. Lepidotrichia
 FLP-Rekombinase 173, 173
 Fluchtreaktion 402, 496 f., 496
 Flugapparat 839
 Flugdrachen s. *Draco*
 Flügel 840
 – Aves 805 f., 837,
 – Insecta 739, 760, 764 f., 765, 766
 Flügelbein s. Pterygoid
 Flügelbewegung 481
 Flügelentwicklung 281, 283, 284, 285,
 765
 – Insecta 280
 – Vertebrata 280
 Flügelkiemer s. Pterobranchia
 Flügelknospe 281, 283
 Flügelappen 735
 Flügelplatte 815
 Flügelscheibe 235
 Flügelscheide 766
 Flügelschlagfrequenz 480
 Flughaut 806, 840
 Flughörnchen s. *Pteromys*
 Flughunde s. Megachiroptera
 Flugkosten 523
 Flugmuskulatur
 – asynchrone 480, 481
 – Aves 478
 – direkte 481, 481
 – indirekte 365, 481, 481
 – Insecta 319, 478, 480 f., 481, 483
 – neurogene 481
 – synchrone 481
 Flugsaurier s. Pterosauria
 Fluktuationstest 84
 Flussbarsch s. *Perca*
 Flussblindheit 774
 Flüssigkeitsmosaik-Modell 8
 Flüssigkeitsschall 432, 442
 Flusskrebse s. *Astacus*, *Cambarus*
 Flussmuschel s. *Unio*
 Flussneunauge s. *Lampetra*
 Flusspferde s. Hippopotamidae
 Fokussieren 455
 Foldback-Element s. Foldback-Familie
 Foldback-Familie 121, 122 f.
 Folgeneuron 456
 Follikel 223, 376, 377, 824
 Follikelphase 377
 follikelstimulierendes Hormon (= FSH)
 374, 376, 377, 385
 Follikelzelle 203, 205, 215, 223, 821
 Folsäure 323
 Foramen ovale
 – Gehörgang 443, 444, 445
 – Herz 818
 Foramen parietale 835
 Foraminifera 188, 678, **690**, 690, 694
 Foraminiferenkalk 690
 Forelle s. *Salmo*
 Formatio reticularis 422
Formica 584, 585
 Formicidae 102, 299, 337, 382, 428, 454,
 479, 510, 520, 533 f., 536, 536, 538,
 557, 561, 567, 567, 584, 585, 765, 767
 Fortbewegung 22, 736
 Fortpflanzung **183**, 299, 301, 507, 542,
 675, 736, 773, 828, 835, **870**
 – asexuelle 183, 186, 643, 676, 683,
 684, 700, 706, 721, 777
 – sexuelle 181, 184, 186, 187, 582, 642,
 643, 649, 676, 684, 699, 721, 821
 – unisexuelle s. Parthenogenese
 – vegetative 183
 Fortpflanzungsbarriere 648 f., **650 ff.**
 Fortpflanzungserfolg 532, 638
 Fortpflanzungsorgan 719, 819, **821**
 Fortpflanzungsverhalten 525, 543 f.
 fossil **609**, 672, 673, 690, 731, 744, 752,
 765, 777, 786, 792, 803, 807, 829,
 834 f., 851, **870**
 fossiler Brennstoff 312, 595
 Fossilmaterial 606, 609 ff., 615, 616, 619,
 624, 648, 657, 660, 663 ff., 666, 728,
 775, 778 f., 787, 841, 845
 Fötus 682
 Fovea s. Area centralis
 Foxo-Protein 300, 301
 Franklin, R. 65
 Fransenflügler s. Thysanoptera
 freie Energie 305, **306**, 308, 312
 Freikiefler s. Ectognatha
 Fremdbefruchtung 773
 Fremdbestäubung s. Allogamie
 Frequenzmodulation 433
 Frequenz-Zeit-Diagramm 504
 Fresspolyp s. Trophozoid
 Frigidität, postkopulatorische 527
Fringilla 626, 627
 Frisch, K. v. 510
 Frontalcortex 421
 Frontale 810, 811, 835
 Frontalganglion 428
 Frontallappen s. Frontalcortex
 Frösche, Echte s. *Rana*
 Froschlurche s. Anura
 Froschoocyte 35
 Fuchshai s. *Alopias*
 Fuchsin 36
Fucus 212
Fugu, Genomgröße 147
 Fugufisch s. *Tetrodon*
 Fühlerbein 747
 Fundusdrüse 328
 Fundus-Region 330
 Fünfmäuler s. Pentastomida
 Fungi 678
 Funktionseinheit 657, 658
 Funktionskolumne 467
 Furca 753, 759, 766
 Furchenbiene s. *Lasioglossum*
 Furchenfüßer s. Solenogastres
 Furchung 181, **216**, 217, 218, 220, 223,
 716, 771, **870**
 – bilaterale 219
 – discoidale 221 f., 824
 – holoblastische 217, 219
 – meroblastische 217, 221, 847
 – meroblastisch superfizielle 220, 221,
 716
 – radiäre 217, 219
 Furchungskern 263, 264
 Furchungszelle 261, 262, 263
 Furcula 615, 616, 808
 Fusion 207, 210, 211, **870**
 Fusion-fission-Organisation 540
 Fuß 725, 726
 – Bivalvia 729
 – Insecta s. Tarsus, Arthropoda

- Mollusca 725, 725
 - Füßchennerv 782
 - Fußretraktormuskel 725
 - Fußwurzel s. Tarsus
 - Futtersuchverhalten 545, 545
- G**
- G1-Phase 45
 - G2-Phase 45
 - G418 133
 - GABA s. γ -Aminobuttersäure
 - Gabelbein s. Furcula
 - Gadiformes 829
 - Gadus* 829
 - Gal4-System 288
 - Galagonidae 851
 - Galagos s. Galagonidae
 - Galapagos-Inseln 625, 626, 639, 640
 - Galea 762, 763
 - Gallenblase 326, 359, 375, 827, 844
 - Gallensäuren 327
 - Gallerdrüse 824
 - Gallicolumba 575
 - Galliiformes 371, 478, 641, 836, 838
 - Galloanseres 838
 - Gallus* 283, 334, 412, 413, 613, 628, 632, 824, 841
 - Extremitätenknospe 284
 - Globin-Gen 142
 - *sonic hedgehog*-Gen 281
 - Transposon 121
 - Gamet 181, 186, 187, 526, 635, 642 f., 676, 683, 733, 819, 821, **870**
 - Gametenisolation 652
 - Gametenreifung 736
 - Gametogamie 676
 - Gametogenese 200
 - Gametogonie 683, 684
 - Gammarus* 751
 - Gamont 683, 690, **870**
 - Gamontogamie 676
 - Gangcyclovir 133
 - Ganglienpaar 417, 732, 733, 740
 - Ganglienzelle 458, 459, **463 ff.**, 463, 465, 466
 - Ganglion 409, 419, 628, 776, 788, 816, **870**
 - coeliacum 427
 - mesentericum 427
 - somatogastrisches 418
 - Ganoidschuppe 797, 829, 831
 - Ganoin 797, 829, 831
 - Gänsevögel s. Anseriformes
 - Gap junction 7, 26, 27, 28, 344, 402, 403, 463 f., **870**
 - Gap-Gene 243, 254 ff., 255
 - Regulation 255
 - Garen, A. 103
 - Gärkammer 850
 - Garnele s. *Crangon*
 - Garrod, A. 71
 - Gärung 312
 - Gas austausch 330, 345
 - Gasbehälter 708
 - Gasdrüse 335, 335, 341, 708
 - Gaskammer 729
 - Gaskonstante 306, 395
 - Gasterosteus* 531
 - Gastraea 696
 - Gastraea-Hypothese 696
 - Gastralraum s. Gastrovaskularsystem
 - Gastralseptum 703
 - Gastraltasche 703, 705
 - Gastransport 317, 331, **339**, 347
 - Gastrin 370, 375, 403, **870**
 - Gastriole 685, 687, 687
 - Gastrodermis 697, 701, 702, 703, 704, 709
 - Gastroneuralia 713, 713
 - Gastropoda 345, 347, 453, 720, 724 f., 724, 727, 728, 729, 854
 - Grundform 728
 - Nervensystem 730
 - Gastrotricha 714, 715, 775, 854
 - Gastrovaskularsystem 323, 325, 325, 696, 699, 701, **702 f.**, 702, 703, 704, 707, 709, 718, 719, 719, **870**
 - Gastrula 218, 226, 274, 711, 712, 779, **870**
 - temporäre 696
 - Gastrulation 181, 222, **224 f.**, 226, 227, 271, 697, **870**
 - Gaumen
 - primärer 812
 - sekundärer 812, 844
 - Gaumenbein s. Palatinum
 - Gause, G. 573
 - Gavia s. *Gavialis*
 - Gavialis* 834
 - Gaviiformes 836, 838
 - Gazella* 334
 - Gebärmutter s. Uterus
 - Gebiss **798**, 799, 844, 846 f., 849
 - Geburtenrate s. Natalität
 - Geburtsgewicht 642, 642
 - Geburtsöffnung 720
 - Gecko s. Heteronotia
 - Geckos s. Gekkonidae
 - Gedächtnis 519, 521, 521
 - immunologisches 348, 353
 - Gedächtniszelle, Immunsystem 349, 353
 - Gegenfarbneuron 460
 - Gegenstromprinzip 332
 - Gegenstromverstärker 335, 365
 - Gehirn 313, 393, 730, 752 s. a. Cerebralganglion
 - Amphibia 228
 - Apis 520
 - Arthropoda 740 f., 744, 788
 - Ascidiacea 220
 - Homo 389, 415, 520, 664, 667
 - Insecta 760
 - Mammalia 514, 517, 847
 - Primates 421, 464
 - Vertebrata 410, 418, **422 f.**, 422, 497, 814 f., 827, 828
 - Gehirnbildung s. Cerebralisation
 - Gehirnerschütterung 519
 - Gehirngewicht 666, 667
 - Gehirngröße 520, 661, 666
 - Gehirnnerven 422, 423, 814
 - Gehirntumor 392
 - Gehirnverkalkung 682
 - Gehörapparat 845
 - Gehörgang 444, 813
 - Gehörknöchelchen 432, 443, 446, 614, 813
 - Gehörorgan 432, 441, 443, 444, 445
 - Geißel s. Flagellum
 - Geißelantenne 758, 761
 - Geißelhärchen s. Mastigonemen
 - Geißelkammer 698, 699
 - Geißelsäckchen 680, 681
 - Geißelskorpione s. Uropygi
 - Geißelspinne s. *Charinus*
 - Geißelspinnen s. Amblypygi
 - Geißeltiere s. Flagellata
 - Gekko* 834
 - Gekkonidae 834
 - geklumpte Verteilung 566, 566
 - Gelbfieber 769
 - Gelbfiebermücke s. *Aedes*
 - Gelbkörper 376, 377
 - Gelbrandkäfer s. *Dytiscus*
 - Gelenk 803
 - Gelenkfortsatz 804
 - Gelenkgrube 762
 - Gelenkhaut 739, 740, 742, 764
 - Gelenkhöcker s. Condylus
 - Gemmula 183, 700, **870**
 - Gen 59, 415, 642, **870**
 - aktives 157, 160
 - diskretes 634
 - dispersrepetiertes 142
 - einmaliges 136
 - entwicklungsbestimmendes 657
 - gespaltenes 138
 - Gestaltbildung 241
 - homeotisches s. Homeobox-Gene
 - homologes 627, 628
 - inaktives 160
 - knock-out 133, 136, **870**

- orthologes 609, 627, 713
- proteincodierendes 153
- repetiertes 142
- ribosomale RNA 141, 142
- Silencing 161 f.
- tandemrepetiertes 141, 142
- Totalsynthese 134
- zygotisches 242
- Genabstand 107 ff., 110
- Genaktivatorprotein 151, 155
- Genaktivierung 151
 - Mechanismus 155
- Genaktivität 59, 121, 140
 - differentielle 241 f.
 - Dpp-Morphogen-Gradient 287
 - Regulation 73, **148 f.**
- Genamplifikation 150, 164, 204, 206, **870**
 - *Drosophila* 151
 - ribosomale RNA-Gene 150, 204
- Genannotation 145 f., 148
- Genanzahl 146 f.
- Genbalance 96, 101, 150
- Genbestand s. Genpool
- Genbibliothek 131, 247
- Genchip 162
- Gendichte 146, 147
- Gendosis 149
- Gendrift 636 f., 644, 650, **870**
- Genealogie 599
- Generalist 524
- Generationsdauer 570, 572, 580, 582
- Generationswechsel **188 f.**, 583, 676, 683, 684, 701, 706, 721, 722, 789, **870**
 - heterophasischer 188, 690
 - homophasischer 188, 676
- generativ **871**
- generative Zelle 695
- generativer Kern s. Mikronucleus
- Generatorpotential **871**
- genetisch vorprogrammierte Matrize 512
- genetische Drift s. Gendrift
- genetische Eignung s. Fitness
- genetische Last 640
- Genexpression 59, 149, 153, 155, 406, 506, 713, 741
 - ektopische 258, 288, 289, 630
 - fushi tarazu 254
 - Gehirnareale 667
 - kolineare 282
 - Translation 163
- Genfluss 646 f.
- Genfrequenz 646
- Genitalapparat 722
- Genitalhöhle 725
- Genitalien 427
- Genitalleiste 821, 821
- Genitalplatte 783
- Genitalporus 718, 719, 721, 743, 747, 759, 760, 780, 783, 825
- Genitaltrakt 825
- Genkarte s. Rekombinationskarte
- Genkartierung 109
- Genklonierung 128 f., 130, 131
 - positionelle 247
- Gen-knock-out **871**
- Genkontrolle, *Drosophila*-Anlageplan **250**
- Genkonversion 115 f., 117, **871**
 - intergenische 119
- Genmutation **92 ff.**, 95
- Genom 3, 6, 59, 143 ff., 241, 607, 642 f., 645, 675, **871**
 - Größe 146 f.
 - Mutation 649
 - Sequenzierung 145
- Genomik **144, 148, 871**
- Genorganisation **136**
- Genotyp 635, 636, 638, **871**
- Genotypfrequenz 635, 636, 637
- Genpool 532, 565 f., 635 ff., 638, 644 f., 648, **871**
- Genregulation 59, **148**, 153, 192, 248, 250, 667, 674
 - Chromatin 160, 161
 - Histonmodifikation 161
 - Hitzeschock 159
 - Hormon 158
 - Kontrollpunkte 164
 - posttranskriptionelle 163
 - ribosomale RNA 159
 - Steroidhormon 156, 157
 - Transkription 151, 154
 - Translation 135
- Genrepression
 - Abdominalextremität 761 f.
 - Histon, Methylierung 161
 - Mechanismus 155
- Genstruktur **136, 137, 138**
- Gentechnologie 128, 130, 132, 134
- Gentherapie 133, 180
- Gentotalsynthese 134
- Gentransfer 179, 606, **871** s. a. Transformation
 - gezielter 133
 - horizontaler 99, 587
- Genwechselwirkung 167 f.
- Genwirkung
 - pleiotrope 546
 - primäre 71
- Geocarcinus* 582
- Geospiza* 576, 576, 625, 640
- Geospizinae* 576, 576, 625, 626, 639 ff., 654 f.
- Gepard s. *Acinonyx*
- Germarium s. Ovar
- Geruchsblindheit 448
- Geruchssinn 849, 852
- Geruchssinnesorgane
 - Insecta 448, 448
 - Vertebrata 447 f., 449
- Gesamteignung 532
- Gesang 415
 - Aves 511 ff., 512, 521, 527, 646, 647, 651
 - Grille 428, **497 f.**, 502, 502, 511, 546 f., 651
 - Heuschrecke 502, 511, 544 ff.
- Gesangsdialekt 521 f.
- Gesangserkennung 647
- Gesangskern 512 f., 512
- Gesangsmuskulatur 512, 512
- Gesangssystem, Singvögel 511 f., 512
- geschlechtsbegrenzt 168 f.
- Geschlechtsbestimmung 192 ff., 198, 533
 - *Caenorhabditis* 194
 - *Drosophila* 194 ff., 197
 - genotypische 192, 199
 - *Homo* 194 f.
 - Mammalia 195
 - monogene 192
 - *Mus* 194 f.
 - phänotypische 199
- Geschlechtschromosomen 43, 85, 193
- Geschlechtsdimorphismus 199
- geschlechtsgekoppelt 168
- Geschlechtshöcker 826
- Geschlechtskammer 537
- Geschlechtsmerkmale 509, 821
- Geschlechtsorgan 748
- Geschlechtspolyp s. Gonozooïd
- Geschlechtsreife 826
- Geschlechtstier, Kaste 537, 537
- Geschlechtsumkehr 191, 196, 198 f.
- Geschlechtsverteilung 191 f.
- Geschmacksknospe 793, 815
- Geschmackspapille 449
- Geschmacksqualität 449
- Geschmackssinnesorgane **449 f.**, 763, 815
- Gesichtsnaht 744, 745
- Gespenstheuschrecken s. Phasmatodea
- Gespenstkrebs s. *Caprella*
- Gestagene 375
- Gestaltbildung 242
- Gestaltungsbewegung 224, 229
- Getrenntgeschlechtlichkeit 191
- Gewebe 703
- Gewebshormon 370
- Gewebsparasitismus 313
- Gewinnmutation 243 ff., 258
- Gezeitenzone s. Eulitoral

- Giant-Protein 256, 257
Giardia 679 f., 679
 Gibbons s. Hylobatidae
 Gießkannenschwamm s. *Euplectella*
 Giftblase 747
 Giftdrüse 796, 833 f.
 Giftklaue 739, 749, 757
 Gifttröhre 834
 Giftstachel 747
 Giftzahn 834
 Gigantismus 582, 850
Gigantopithecus 660
 Gigantostraca s. Eurypterida
 Ginglymodi 829, 855
Giraffa 850
 Giraffe s. *Giraffa*
 Giraffen s. unter Artiodactyla
 Gitterkugel 692, 694
 Glabella 744, 745
 Gladiatoren s. Mantophasmatodea
 glandotrop 376
 Glanzfliege s. *Phormia*
 Glanzstreifen 480
 Glaskörper 458, 631
 Glatthai s. *Mustelus*
 Glattnasen s. Vespertilionidae
 Glattrochen s. *Raja*
 Glazialrefugium 648
 Gleichflügler s. Homoptera
 Gleichgewichtskonstante 306
 Gleichgewichtsorgan s. Schweresinnesorgan
 Gleichgewichtspotential 395 f., **397**, **871**
 Gleichstromprinzip 332
 Gleitbeutel s. Marsupialia, s. *Petaurus*
 Gleitfilament-Modell 22, 23, 25, 475
 Gleitflug 840
 Gleithörnchen s. *Pteromys*
 Gletscherfloh s. *Isotoma*
 Glia, Gliazelle 390, **392** f., 393, 394, 411, 412, 440, **871**
 Gliatumor 392
 Gliederantenne 761
 Gliederextremität s. Arthropodium
 Gliederfüßer s. Arthropoda
 Glires 848
 Globigerinidae 690
Globigerinoides 690
 Globin-Gen 137, 138, 141
Glomeris 757
 Glomerulus **871**
 – Exkretionssystem
 – – Enteropneusta 784, 785
 – – Vertebrata 362, 819 f., 820
 – Geruchssystem 447, 449
 Glossa 762, 763
Glossina 681, 769, 770
 Glossopharyngeus s. Nervus glossopharyngeus
Glossopteris 624
 Glucagon 375, 378
 Glucocorticoide 375, 377, 378, 380, 508
 Gluconeogenese 312, 378, **871**
 Glucose 308, 310 ff., 314, 317, 329, 356, 375, 377, 378, 380, 389, 393, 478, **871**
 Glucosekonzentration 378
 Glucosetransport 10
 Glutamat 393, 408 f., 416, 480
 – γ -Poly- 707
 – Struktur 405
 Glutamat-Ornithin-Dipeptid 693
 Glutamatrezeptor 408, 408, 416
 – metabotroper 458
 Glutaminsäure 73, 405
 Glutathion 19
 Glutinante 706, 706
 Glycin 405
 Glykogen 301, 375, 378, 478, 791, **871**
 – Abbau 372
 Glykogenie 378
 Glykogenolyse 378
 Glykokalyx 7, 10, 329, 330, 681, 682, **871**
 Glykokalyxgen 681
 Glykolipid 10
 Glykolyse 30, 301, 309, 310, 312, 314, 317, 321, 378, 478, **871**
 Glykoprotein 9 f., 18, 278, 329, 354 f., 362, 399, 413, 727
 Glykosaminoglykan 28
 Glykosidasen 327
 Glykosylierung 9, 16 ff., **871**
Gnathifera 714, 723
Gnathonemus 442, 488
 Gnathopod 756
 Gnathostomata 786, 802, 803, 807, 809, 812, 818, 823
 Gnathostomulida 714, 715, 723, 854
 Gnitzen s. Heleidae
 Goethe, J. W. 602, 813
 Goldhamster s. *Mesocricetus*
 Goldmulle s. Chrysochloridae
 Goldschmidt, R. 419
 Goldstein, J. L. 12
 Golgi-Apparat 1, 7, 13, **17** f., 324, 390, 675, **871**
 Golgi-Zelle 419
 Gonade 378, 507, 702, 707, 718, 724 ff., 725, 728, 729, 733, 737, 741, 752, 772, 780, 782, 783, 789, 790, 791, 802, 821, 822, 823, **871**
 Gonadenentwicklung 526
 Gonadenreifung 378, 522
 Gonadensoma 229, 301, 821 f.
 Gonadoliberine 376, 379
 Gonadostatine 379
 Gonadotropine 167, 205, 206, 376, 377
 Gonadotropin-Releasing-Hormon 385
 Gondwana 623, 623, 650, 656, 842
 Gondwanafauna 624
 Gondwanaflora 624
 Gongyliidium 586
 Gonium 189
 Gonocoel 724
 Gonodukt 742, 788, 821 f., 825
 Gonophore 707
 Gonopodium 826
 Gonopore 757
 Gonozoid 707, 708, 777
 Good genes hypothesis 528
Gordius 775
Gorgonocephalus 778
Gorilla 659
 – *beringei* 659
 – *gorilla* 659
 GPI-Anker 9
 G-Protein 372, 406
 G-Protein-gekoppelter Rezeptor 371, 400, **447**, 450
 Graafscher Follikel 223
 Grabbein 806
 Grabfüßer s. Scaphopoda
 Grabwespen s. Sphecidae, s. unter Aculeata
 Gradient, morphogenetischer 250, 251, 254 s. a. Morphogen
 Gradualismus 610, 652 ff., **871**
 Grant, P. 626, 640
 Grant, R. 626, 640
 granuläre Zone 449
 Granula-Zelle 517
 Granulocyt 350
 – basophiler 349
 – eosinophiler 349
 – neutrophiler 348, 349
 Granuloplasma 487
 Granulum 392
 Grasmücke s. *Sylvia*
 Gräten 804, 829
 graue Substanz 409, 421, 815
 Graugans s. *Anser*
 Gravettien-Kultur 664, 668
 Graviperzeption **871**
 Gray, A. 530
 Grazers 578
 Green-fluorescence-Protein 632
 Gregarien s. Gregarinida
Gregarina 682
 Gregarinida 682
 Greifvögel s. Accipitriformes
 Grenzstrang 427
 Griffith, F. 62
 Grille s. *Gryllus*, *Teleogryllus*
 Grillen s. Grylloidea

- Großer Leberegel s. *Fasciola*
 Großgruppe 674
 Großhirnrinde s. Cortex
 Großkrebse s. Malacostraca
 Grottenolm s. *Proteus*
 Grubenwurm s. *Ancylostoma*
 Gruiformes 836, 838
 Gründereffekt 626, 636, 647
 Gründerpopulation 625, 636
 Gründerzelle 238
 Grundplatte 815
 Grundumsatzrate 320, 321
 Grünfrosch s. *Rana*
 Gruppenbalz 530
 Gruppenbildung 566
 Grylloidea 428, 767
Gryllus 438, 497, 498
 GTP 75
 Guanidinphosphat 477
 Guanin 64
 Guaninplättchen 489, 556
 Guanylat-Zyklase 405
 Guppy s. *Poecilia*
 Gürteldesmosom 27
 Gürteltiere s. Xenarthra
 Gürtelwürmer s. Clitellata
Gymnodinium 586
Gymnophiona 673, 804, 808, 832, 857
 Gymnotidae 442, 488
 Gynander 192, 221, 264, **871**
 Gynandromorphismus 192
 Gypsy-Element 124, 147
Gyrus dentatus 517, 518
 γ -Zelle 463
- H**
- H⁺-Ionen 309, 314, 341, 449
 Haar 792, 794f., 795
 Haarbalg 795, 795
 Haarbalgdrüse 795, 795, **796**
 Haarbalgmilbe s. *Demodex*
 Haarkleid 845
 Haarlinge s. Mallophaga
 Haarnasensaffen s. Haplorrhini
 Haarschaft 795
 Haarsterne s. Crinoidea
 Haarzelle 436, 437, **441** f., 443, 444, 445
 Habichtsartige s. unter Accipitriformes
 Habichtskraut s. *Hieracium*
 Habitat 552, 556, 589, 647, 655, 666f.,
 676, 840, **871**
 Habitatsinsel 564
 Habitatsnutzung 666
 Habituation 515, **871**
Habrobracon 193, 534
 Hadar 662
 Hadorn, E. 242, 296
 Haeckel, E. 629, 662, 692, 696
Haeckelia 710
Haemadipsa 731
Haematoloecha 325
 Haematozoa 682
 Haemocoel s. Mixocoel
Haemopsis 731
 Haemosporida 682, 684
 Haftpapille 788
 Haftstelle 487
 Hagelschnur s. Chalaza
 Haie s. Selachii
Haikouella 617
 Hakenkiefer 744
 Hakenkranz 721, 722
 Hakenlarve s. *Oncosphaera*
 Hakenstrahl 794, 795
 Hakenwurm s. *Ancylostoma*
 Halbaffen s. Prosimii
 Halbmond
 – gelber 215, 216, 265
 – grauer 214, 262
 Haldane, J. 634, 644
 Halecomorphi 829, 857
Haliotis 724, 727
 halophil 676
 Halskanal 797
 Halskonnektiv 428, 520
 Halswirbel s. Cervicalwirbel
 Haltere 235, 243, 244, 439, 548, 765
 Hämbogen 802
 Hämatocyt 354f.
 Hämatopoiese 350, 350, **871**
 Hämatopoietine 350
 Hämerithrin 339, 341, 781
 Hamilton, W.D. 533
 Hamilton-Regel 533, 542
 Hammer s. Malleus
 Hämoocoel 712
 Häemocyanin 339
 Hämoglobin 92f., 140, 335, 339, **340** f.,
 341, 379, 425, 555, 641, 683, 781, **872**
 – Anser 340
 – Crocodylia 340
 – Evolutionsrate 605, 605
 – Homo 93
 Hämoglobingen 148 s. a. Globin-Gen
 – Isolierung 131
 Hämoglobinmutation
 – Anti-Lepore 97
 – Homo 93, 97
 – Lepore 97
 – McKees Rock 93, 94
 – Wayne 93, 94
 Hämolymphe 329, 333, 337f., 344, **347**,
 382, 392, 557, 742, 754, 781
 Hämorrhagie 323
 Hamster s. unter Rodentia
 Hamulus 795
 Handicap-Hypothese 530
 Handschwingen 837
 Handwurzel s. Carpus
Haplochromis 321, 829
 Haplo-Diploidie 193, 533, 534, 542
 haploid 49, 533, 534
 Haploidie 102, **872**
 Haplont 188, 676
 Haplophase 684, **872**
 Haplorrhini 624, **851**, 852
 Haplo-Syndrom 102
 Hardy, G. 635
 Hardy-Weinberg-Gleichgewicht 635 f.,
 636
 Haremsbildung 530, 531
 Harn 358 ff., 358, 378, 754, 819f., 825
 Harnblase 427, 719, 825, 825, 832, 844
 Harnfluss 358
 Harnschwels s. *Pterygoplichthys*
 Harnleiter
 – primärer s. Wolffscher Gang
 – sekundärer s. Ureter
 Harnröhre s. Urethra
 Harnsamenleiter s. Wolffscher Gang
 Harnsäure 360, 597, 837, 841
 Harnstoff 10, 328, 358, 360, 597
 Hartsubstanzskelett 482, 482
 Hasenartige s. Lagomorpha
Hassianycteris 621
 Häufigkeits-Rang-Verteilung 589
 Hauptauge 749, 749, 761
 Hauptuhr 506
 Haussperling s. *Passer*
 Haut 793, 796
 Hautarterie 346
 Hautatmung 346
 Hautdrüse 585, 792, 795, **796**, 844
 Hautektoderm 228, 457
 Hautflügler s. Hymenoptera
 Hautgeschwür 774
 Hautknochenpanzer 797, 829
 Hautlappen 840
 Hautleishmaniose 681
 Hautmuskelschlauch 482, 732, 736,
 743, 772
 Hautpanzer 792
 Hautpapille 346, 347
 Hautschwiele 794
 Häutung 327, 382, 716, 740, 745, 759,
 766, 772, 793
 Häutungshormon 158, 322
 Häutungsnah 744
 Hautvene 346, 347
 Hautzahn s. Placoidschuppe
 Hawaii-Inseln 596, 626f., 648f., 655
 HCl-Sekretion 328
 Heavy Meromyosin 471, 473

- Hebb, D. 519
 Hebbische Synapse 519
 Hecht s. *Esox*
 Hechtartige s. *Esociformes*
 Hedgehog-Protein 285
 Hefe s. *Saccharomyces*
 Heidelberg 662
 Heleidae 481
 Helfer-T-Zelle s. T-Helferzelle
 Helicase 71
Heliconius 527
 Helikotrema 441, 444, 445
Heliobacter 328
Heliocridaridaris 234
 Heliozoa 184, 676, 678, **692**, 692
Helix 191, 724
 Helix-Loop-Helix-Motiv 152
 Helix-Loop-Helix-Protein 197
 Hell-Dunkel-Wechsel 505, 507
 Heiligkeitskonstanz 434, 435
Helogale 540
 Hemicholinium 404
 Hemichordata 711, 712, 714, 715, 776, 780, **784**f., 784, 856
 Hemidesmosom 26, 27
Hemilepistus 556, 751, 757
 Hemimetabolie 235, 766f., 766, **872**
 Hemiptera 767
 Hemisphäre (Gehirn) 423, 424, 426, 464
 hemizygot 85, 100, 167, 168, **872**
 Henle-Schleife 358, 362, 363
 Hennig, W. 603
 Heparin 29
 Hepatopankreas s. Mitteldarmdrüse
 Herbivoren 321, 330, 524, 590, 591, 593, 656, 836, 847, 849, 850, **872**
 Hering s. *Clupea*
 Heringsartige s. *Clupeiformes*
 Hermaphrodit 194, 240, 587, 789, **872**
 s. a. Zwitter
 Hermaphroditismus 191, 773, 827, **872**
 Hermelin s. *Mustela*
 Heroin 393
 Herpes-Virus 392
 Herrentiere s. *Primates*
 Hershey, A. 63
 Hertwig, O. 62, 207
 Herz 317, 319, 333, **344**, 345, 346, 347, 365, 374, 427, 713, 724f., 776, 788
 – *Arthropoda* 742, 752, 760
 – *Chondrichthyes* 816
 – *Hemichordata* 784, 785
 – *Mollusca* 725, 729
 – *Teleostei* 816
 – *Vertebrata* **816**ff., 817, 818f.
 Herzbeutel s. *Pericard*
 Herzigel s. *Echinocardium*
 Herzkammer s. *Ventrikel*, Herz
 Herzkontraktion 427
 Herz-Kreislauf-System 344, 792
 Herzminutenvolumen 345
 Herzmuschel s. *Cardium*
 Herzmuskelschwäche 323
 Herzmuskulatur 313, 319, 344, 478, 480
 Herzrohr s. *Endothel*
 Herzschnlauch 741
 Herzvorkammer s. *Atrium*
Hesperornis 842
 Heteroallel 119
Heterocephalus 541 f., 542
 Heterochromatin 40, 145, 150, 160, **872**
 Heterochromatinprotein 150, 161
 Heterochromie 237f., 657, **872**
 heterocoel 804
 Heterodomäne 247
 Heterodontie 798, 844, **872**
 Heteroduplex 116, 118, **872**
 heterogametisch 193, **872**
 Heterogonie 189, 673, 721, 723, **872**
 Heterokaryon 179
 heterokaryotisch 689, 695, **872**
 Heterolobosa 678, 694
 Heteronomie 733, 761
Heteronotia 508
Heteropeza 237
 Heteroptera 456, 762, 763, 765, 767, 769, 770
 Heterosiseffekt 640, **872**
 Heterosomen s. Geschlechtschromosomen **872**
Heterostraci 807
 Heterothermie 365, 365, **872**
 heterotrich 684
 Heterotrophie 305, 321, 387, 493, 676, 680ff., **872**
 heterozygot 85, 113f., 116, 302, 635, 636, 637, 639ff., 644, **872**
 Heuschrecken s. *Chorthippus*, *Locusta*, *Schistocerca*
Hexacantium 692
 Hexactinellida 698
 Hexanal 382
 Hexanol 382
 Hexapoda s. *Insecta*
 Hibernation 365, **872**
Hieracium 62
 Higher vocal center (= HVC) 512, 513
 High-mobility-group(= HMG)-Protein 196
Hilara 548
 Hill, A. V. 469
 Hinterextremität 808
 Hinterhauptsgelenk s. *Condylus*
 Hinterhauptslappen s. *Occipitalcortex*
 Hinterhirn s. *Metencephalon*
 Hinterkiemer s. *Opisthobranchia*
 Hinterlappen s. *Neurohypophyse*
Hipparion 619
 Hippocampus 391, 408, 422, 426, **517**, 517, 518
 – Läsion 517
Hippocampus (Seepferdchen) 531
Hippopotamidae 850
Hippospongia 698
 Hirnganglion 815
 Hirngewicht 663, 666, 847, 852
 Hirnnerven 422, 423, 814, 847
 Hirnrinde s. *Cortex*
 Hirnschädel 665
 Hirnstamm 365, 402, 421, 425f., 815, 816
 Hirsche s. unter *Artiodactyla*
Hirudinea 712, 731, 737
Hirudo 731
 Histamin **872**
 Histoinkompatibilität 355
 Histokompatibilität 174, 644, **872**
 Histokompatibilitätsantigen 119
 Histokompatibilitätskomplex (= MHC-System) **174**, 351f., 384, 514
Histomonas 679
 Histon 33, **36**, 38, 202
 – Acetylierung 160, 161
 – Acetyltransferase 160, 161
 – Methylierung 161
 – Octamer 38, 39
 Histongene 141, 142
 Histonmethylase 149, 160
 Hitze 89
 Hitzedenaturierung 66
 Hitzeschock 173, 259
 Hitzeschockelement 159
 Hitzeschockgen 136, **159**
 – Struktur 137
 Hitzeschockprotein 20, 41, 136, 137, 157, 159, 632
 Hitzeschock-Puff 41
 Hitzeschock-Transkriptionsfaktor 159
 HIV **872**
 Hochsee 554
 Hochwasserlinie 554
 Hoden s. *Testis*
 Hodenbildung 195f.
 Hodenbläschen 721, 722
 Hodenexstirpation 508, 823
 Hogness, D. S. 158, 246
 Höhere Termiten s. *Termitidae*
 Höhlenflughund s. *Rousettus*
 Hohlstachler s. *Actinistia*
 Hohltiere s. *Coelenterata*
 Hohlvene s. *Vena cava*
 Holarktis 851, 857

- Holliday, R. 116
Holocephali 827, 857
holokrin 795, 796
Holometabola 766
Holometabolie 235, 381, 767f., **872**
Holonephros 819, 820
Holostei 797, 829
Holothuria 778
Holothurioidea 778f., 781, 783f.
holotrich 684
Holzbock s. *Ixodes*
Holztermiten s. Kalotermitidae
Homalozyoon 684, 686, 688
Homarus 751, 754
Homeobox 247, 247, **872**
Homeobox-Gene **246**, 249, 251, **257**,
283, 627, 653, 657
– Verschaltung Nervensystem 259
– Zellwanderung 259
Homeodomäne 152, 247, 248
– Bindung 250
– DNA-Komplex 250
– Struktur 250
Homeosis 657, 673, **872**
homeotische Mutante **243**ff.
homeotisches Gen s. Homeobox-Gene
872
Hominidae 659, 663, 665 ff., 804, 851
– Evolution 659ff., 660
– Fundgeschichte 662
– Merkmalskomplex 665
Homininae 659
Hominoidea 659, 660f.
Homo 305, 319, 330f. 334, 377, 389,
421, 423, 462, 514, 519f., 613, 633, 637,
641, 642, 659, 660, 661 f., 666f., 683,
717, 721, 722, 773f., 799, 804, 851
– AIDS 124
– Alu-Sequenz 125, 141, 143
– Aneuploidie 100f.
– *antecessor* 661, 663
– Barr-Körper 150
– Chromosomenbruch 95
– Erbkrankheit 95f., 100
– *erectus* 660, 661, 662f., 665, 666, 668
– *erectus* i. e. S. 661, 662f.
– *ergaster* 661, 662, 663
– *floresiensis* 664
– Genbibliothek 131
– Genom 143, **144**f.
– Genomgröße 147
– Geschlechtsbestimmung 194ff.
– Globin-Genfamilie 141
– *habilis* 661, 662, 663, 665, 666, 668
– *heidelbergensis* 661, 663
– Karyotyp 43
– mütterliche Vererbung 170f.
– *neanderthalensis* 661, 664, 665, 668
– Rotgrün-Blindheit 168
– *rudolfensis* 661, 662, 663
– *sapiens* 572, 659, 661, 664, 665, 666,
668f.
– situs inversus 275
– Ursprung 663
– Verdauungstrakt 326
– X-Chromosom 150
Homoallel 119
Homodontie 798, **873**
homogametisch 193, **873**
Homogentisinsäure 71
homoiomotisch 357, 357, **873**
Homoioastase **349**, 355, 423, 549, **873**
– genetische 653
– metabolische 377
homiotherm 319, 320, 349, 363f., **365**,
794, 845, **873**
Homologie 601, 627, 756, 762, 780, 788,
873
– serielle 754, 805
Homonomie 732f., 740, 745, 754, 757,
805, **873**
homophil 278
Homoptera 767
homozygot 85f., 93, 635, 637, 639ff.,
808, **873**
Honiganzeiger s. unter Piciformes
Honigbeutel s. *Tarsipes*
Honigbiene s. *Apis*
Honigmagen 365
Hooker, J. 633f.
Hörblase 228
Horizontale 458, 459, 462, 464
Hormon 19, 199, 369, 369, **370**ff., ,
373f., 507, **873**
Hormondrüse 370, 373, 490
hormonresponsives Element 156f., 373
Hormonrezeptor, nukleärer 152, 156,
157, 158
Hormon-Rezeptor-Komplex 156, 157,
373
Hormonsystem 367, 369, **373**, 377, 381
Hormonwirkung, geschlechtsdifferen-
zierende 509
Horn 794
Hörnerv 444
Hornplatte 799
Hornschale 828
Hornscheide 794
Hornschrift s. Stratum corneum
Hornschnabel 799
Hornschwämme s. Demospongiae
Hornvipere s. *Cerastes*
Hornvögel s. Bucerotiformes
Hornzähnen 799, 826
Hörschwelle 501
Horseradish peroxidase 392
Hörsinnesorgan 431f., 436, 437, 440f.,
443, 444, 445
Horvitz, H. R. 57
Hörzelle 432
Hox-Code 280, 284
Hox-Gene **248**, 280, 282, 410, 612, 619,
627, 628, 712, 741, 778, 787, 792
– Kolinearität 249
– Wirkungsmechanismus 283
Hufe 794
Hufeisennasen s. Rhinolophidae
Hufeisennasen-Fledermaus s. *Rhinolo-*
phum
Hufeisenwürmer s. Phoronida
Hüftglied s. Coxa
Huftiere s. Ungulata
Huhn s. *Gallus*
Hühnervogel s. Galliformes
Human accelerating regions 667
Humangenom-Projekt **144**ff.
Humerus 235, 482, 612, 805, 806, 837,
845
Hummeln s. *Bombus*
Hummer s. *Homarus*
humoral **873**
Hunchback-Protein 257, 268
Hund s. *Canis*
Hunde s. unter Carnivora
Hundebandwurm s. *Echinococcus*
Hundefloh s. Ctenocephalides
Hunderäude 750
Hundertfüßer s. Chilopoda
Hundsaffen s. Cercopithecidae
hüpfendes Gen s. Transposon
Hüpfertling s. *Cyclops*
Huso 829
Huxley, J. 634
Huxley, T. 633f.
Hyaloplasma 487
Hyaluronsäure 28
Hyänen s. unter Carnivora
Hybridensterblichkeit 647, 652
Hybridensterilität 652
Hybridisierung
– Nucleinsäure 74
– *Rana*-Subspezies 647
Hybridmolekül 74
Hybridplasmid 129, **873**
– Konstruktion 130
Hybridzelle 179, **873**
Hydra 260, 701, 702, 703ff., 704, 706,
707
Hydrocephalus 682
Hydrocoel 780, 780, 782, 783
Hydroidpolyp 777
Hydrolasen 18, 324
Hydrolyse **873**
Hydromantes, Genom 147

- Hydromeduse 701, 705
 hydrophil **873**
 hydrophob **873**
 Hydroskelett 479, **482**, 482, 711, 719,
 736, 770, 772, 780, **873**
 hydrothermaler Schlot 555
 Hydrothermalquelle 555
 Hydroxylamin 89, 90
 Hydroxylapatit 800
 Hydrozoa 183, 355, 701 ff., 706 f.
Hyla 528, 556, 832
 Hylobatidae 539, 659, 851
Hylobittacus 528, 528
 Hymenoptera 102, 193, 480, 520, 533,
 534, 536, 542, 581, 587, 643, 765, 767
Hyocrinus 778
 Hyoid 809, 810, 811, 812, 813
 Hyoidbogen 809, 812, 818, 828
 Hyomandibulare 809, 812, 813
 Hyperglykämie 378
 Hypermastigida 327, 679
Hyperolius 556, 556
 hyperosmotisch 358, 359
 Hyperphalangie 806
 Hyperpolarisation **398**, 399, 407, 458,
 460, 486, **873**
 Hypersäule 467, 468
 Hyperthermie 560, 560
 hypertonisch **873**
 Hypobranchialrinne 787 f., 788, 791
 Hypocentrum 803
 Hypoglossus s. Nervus hypoglossus
 Hypoglykämie 378
Hypohippus 619, 620
 Hypolimnion 554
 Hypopharynx 762, 763
 hypophysäres Portalsystem 373, 376
 Hypophyse 205, 206, 223, 230 f., 237,
 301, **373** f., 403, 422
 Hypophysenarterie 373
 Hypophysen-Hinterlappen s. Neuro-
 hypophyse
 Hypophysen-Nebennierenrinden-Sys-
 tem 380
 Hypophysenvene 373
 Hypophysen-Vorderlappen s. Adeno-
 hypophyse
 Hypophysenzwergmaus 167
 hyposmotisch 358
 Hypostase 168, **873**
 Hypothalamus 237, 365, 374, 376, 376,
 403, 422, 423, 426, 505, 508
 Hypothalamus-Hypophysen-System
 373, 373, 376
 hypotonisch **873**
 hypotrich 684
 Hyracoidea 843, 848, 850
Hyracotherium 619 f., 619, 620
- H-Zelle 773
 H-Zone 471, 473
- I**
- I-Bande 471, 472, 473, 479
Iberomesornis 841
Ibis 583
 Ibissee s. unter Ciconiiformes
Ichthyornis 842
 Ichthyosauria 614, 621, 806, 836
Ichthyosaurus 614
Ichthyostega 612, 615, 803, 832
 Icterinae 584
 Ictidosauria 614
 Igel s. Erinaceidae
 Igelwürmer s. Echiurida
 IGF-Rezeptor 300 f.
Iguana 834
 Iguanidae 834
Iguanodon 839
Ikeda 731
 Ilium 616, 808, 808, 832, 836
 Imaginalscheibe 235 f., 291 f., 296, 297,
873
 – Augen-Antennenscheibe 288
 – Beinscheibe 288
 – Flügelscheibe 288
 – mesothorakale 285
 Imaginalscheibenentwicklung 284
 Imago 234, 235, 381, 511, 568, 766, 768,
873
 Immediatgedächtnis 519
 Immigration **564**, 570, 578, 636, 711,
873
 Immigrationsrate 564
 Immunantwort s. Immunreaktion
 Immungenetik 174
 Immunglobulin 175 ff., 351, 353, **874**
 – Struktur 175
 – Superfamilie 413, 414
 Immunglobulinen 151
 – somatische Rekombination 175, 176,
 177
 Immunität
 – aktive 353
 – humorale 177
 – zellvermittelte 177
 Immunreaktion 348 f., **350** f., 352, 354,
 367, 380, 508, 582, 681, **874**
 – humorale 351 f.
 – Invertebrata 354 f., 413
 – sekundäre 353
 – zellvermittelte 351, 351
 Immuntoleranz 353, **354**
 Impala-Antilope s. *Aepyceros*
 Impfung 353
 Implantation 223
- Importin-Cargo-Komplex 34
 Importine 34
 Imprinting s. Prägung
 Impulsfrequenz 434
 Impulsschwelle 398, 399, 401, 407, 434
 Inaktivierung, X-Chromosom 101, 149,
 162
Incisivus 656, 798, 799, 799, 811, 844,
 849
 Inclusive fitness 532
Incus 443, 444, 614, 811, 812 f., 813
 indirekte Flugmuskulatur 365, 481
 Indischer Elefant s. *Elephas*
 Individuum 551
 Indriidae 851
 Indris s. Indriidae
 Induktion **271** f., 274
 Induktor **874**
 Industriemelanismus 639, 639
 Infantizid 541
 Informationskanalisation 462 f., 465
 Infraliteraal 554
 Infrarotinstrahlung 595
 Infrarot-Mechano-Transformer 439
 Infrarotsensillum 439, 440
 Infrarotstrahlen 431, 558, 592
 Inger s. *Myxine*
 Inhibiting-Hormon 374, 376, 376
 Inhibition, laterale 419, 448, **458** f., 459,
 466
 Inhibitor 24, **874**
 inhibitorisches postsynaptisches Poten-
 tial (IPSP) 407, 407
 Inkompatibilität **874**
 Inneglied 433, 450
 Innenlade s. Glossa
 Innenohr 432, 436, 437, **441** ff., 444, 445,
 621, 814
 Innenskelett s. Endoskelett
 innere Uhr 505, 506, 510, 736, s. a.
 Rhythmik, circadiane
 innere Zellmasse 223, 224, 278
 Inosinpentaphosphat 341
 Inosit-1,4-5-triphosphat-Rezeptor 372
 Insecta 542, 605, 627, 739, **758** f., 760,
 774, 839
 – Anamerie 754
 – Apoptose 58
 – Artenzahl 671, 856
 – Blutgefäßsystem 347
 – Dscam-Rezeptor 413
 – Energiequelle 317 f.
 – Entwicklung 381, 382, 741
 – Exkretion 360, 361, 742
 – Flügel 765, 765
 – Furchung 220
 – Gastroneuralia 713
 – Gehirne 428, 428

- Hemimetabolie 766f., 766
- Holometabolie 767f.
- Kaste 383
- Komplexauge 453, 453, 455, 630, 631, 761
- Konkurrenz 573
- Kopulationsorgan 652
- Lysozym 354
- Malpighi-Gefäß 361, 363
- Mandibel 762
- Metamorphose 234, 236
- Mundwerkzeuge 763, 763
- Parasit 769f., 769
- Pharmakophagie 383
- Radiation 768
- Riechensillen 448, 448
- Schrittmacher-Zentrum 506
- Skelett 764, 764
- Systematik 737, 738, 758
- Tagmata 740f., 752
- Tracheen 333, 337f.
- Transportkosten 479
- UV-Licht 431
- Verdauungstrakt 326
- Zentralnervensystem 410
- Insectivora 365, 656, 799, 805, 825, 843, 845, 848, 849
- Insekten s. Insecta
- Insekten, geflügelte s. Pterygota
- Insektenflug 497
- Insektenfresser s. Insectivora
- Insektengehirn 409, 415, 428
- Insektenstaat 534, 535ff., 658, 769
- Inselbiogeographie 564
- Inselpopulation 564, 626, 648
- Insemination s. Besamung
- Insertion 99
- Insertionssequenz 87, 120, 121, 874
- In-situ-Hybridisierung 204, 251, 252, 255
- instrumentelles Lernen 516
- Insulin 292, 301, 375, 377, 378
- Insulin-like-Growth-Factor 292
- Insulinrezeptor 157
- Integrase 120
- Integrine 27, 29, 413
- Integument 556, 740, 759, 792f., 874
- Interaktion, interspezifische 577
- Interambulacralplatte 782, 783
- Interblob 465, 466
- Intercentrum 803
- Interdorsale 803
- Interference competition 567
- Interferenz 109, 110, 874
- Interferon 348, 351, 353
- intergenische Region 76
- Interkalarsegment s. Tritocerebralsegment
- interkalierende Substanz 91, 92
- Interleukin 353
- intermediäre Region 422, 423
- Intermediärfilament 7, 22, 23, 26, 27, 391, 874
- Intermediate disturbance hypothesis 598
- Intermedium 612, 805, 837
- Interneuron 391, 421, 496
- Interparietale 811
- Interphase 45, 874
- Intersegmentalfurche 764
- Intersexualität 192, 195, 198, 874
- interspezifisch 874
- interstitielle Flüssigkeit s. Interstitium
- interstitielle Zelle s. I-Zelle
- Interstitium 342, 343, 344, 349, 362, 393, 393, 712, 874
- Intertarsalgelenk 806, 837
- Intertidal 554
- Interventrale 803
- Interzellularflüssigkeit 355
- Interzellularkontakt 26ff., 697
- Interzellularspalt 329, 359, 403
- Interzellulärsubstanz 800
- Intestinalganglion 730, 730
- Intestinum 326, 327, 329, 427
- Intima 337, 759
- intraspezifisch 874
- Intron 137, 138, 139, 140, 608, 874
- Introvert 775
- Intussuszeption 802, 828
- Invagination 225, 226, 277, 696, 874
- inverse Retina 457
- Inversion 97f., 874
 - paracentrische 96, 113f., 114
 - pericentrische 96, 114, 114
- Invertebrata 333, 576, 700, 775, 779, 781, 819, 839, 874
 - Abwehrreaktion 354
 - Becherauge 452, 452
 - Blutgefäßsystem 347
 - Effizienz 592
 - Epidermis 793
 - Evolution 602
 - Exkretion 360
 - Gliazelle 392
 - Hormonsystem 370, 381
 - Hox-Gene 657
 - Makroparasit 582
 - Neuron 409
 - Neurotransmitter 405
 - Osmoregulation 355
 - Pigmentwanderung 489
 - Sehpigment 558
 - Transportprotein, O₂ 339
 - Verdauung 325
- in vitro 874
- In-vitro-Rekombination 128f.
- in vivo 874
- Involution 225
- Inzuchtdepression 637
- Inzuchteffekt 637
- Inzuchtvermeidung 522
- Ion 395, 402, 403, 406, 688, 874
- Ionenkanal 11, 356f., 394f., 400, 406, 419
 - ligandenabhängiger 357, 393, 400, 406, 408
 - spannungsabhängiger 357, 393, 399, 400, 408
- Ionenkonzentration 396
- Ionenmilieu 355
- Ionenpermeabilität 396
- Ionenpumpe 11, 359
- Ionenregulation 355, 356
- Ionenresorption 362
- Ionenselektivität 400
- Ionenstrom 344, 397, 399, 400, 406, 407
- Ionenstromtransport 11, 356, 359, 792
- ionisierende Strahlen 88, 90
- ionotrop 400, 406
- IPSP s. inhibitorisches postsynaptisches Potential
- Iridium 622
- Iridophore 489, 556
- Iris 458, 631
- Ischium 616, 808, 808, 832, 836
- Isoakzeptor 79
- Isogamie 526, 874
- Isolation 646, 651, 840
 - gametische 652
 - genetische 648f.
 - geographische 649
 - reproduktive 645, 647, 649
 - visuelle 513
- Isolationsmechanismus 522
- Isometrie 318, 874
- isometrisch 874
- isometrische Kontraktion 477, 478
- Isopoda 188, 751, 752, 757
- Isoptera 536, 586, 679, 767
- Isorhize s. Glutinante
- isomotisch 781
- Isotoma 758
- isotonisch 874
- isotonische Kontraktion 477, 478
- Isotop 593
- isotope I-Bande s. I-Bande
- Isotope-Coded-Affinity-Tag 165
- iteropar 874
- Iteroparitie 569
- Ixodes 682, 745, 750, 750
- I-Zelle 704, 821

J

Jacob, F. 72
 Jacobson-Organ 384
 Jahresperiodik s. Rhythmik, circannualae
 Japanisches Mövchen s. *Lonchura*
 Japanmakak s. *Macaca*
 Javamensch s. *Homo erectus* i. e. S.
 Jerne, N. 177
 Jetlag 506
 Jochbein s. Jugale
 Jochbogen 835
 Johnston-Organ 440, 761
 Jugale 811, 835
Julus 757
 Juvenilgesang 511, 512
 Juvenilhormon 236, 381, 382
 – Sekretion 301
 – Struktur 381

K

K⁺/Ca²⁺-Kanal 437
 K⁺-Gleichgewichtspotential 395 ff., 395, 398, 407
 K⁺-Ion 355 f., 393, 395 ff., 395, 398, 400, 404, 407 f., 486, 519, 707
 K⁺-Ionenstrom 344
 K⁺-Kanal 396, 449, 486
 – Blockade 400
 – spannungsabhängiger 398, 400
 Kabeljau s. *Gadus*
 Käfer s. Coleoptera
 Käferschnecken s. Polyplacophora
 Kahlhechte s. Halecomorphi
 Kahnfüßer s. Scaphopoda
 Kaimane s. *Caiman*
 Kaimanfisch s. *Lepisosteus*
 Kainat-Kanal 408
 Kalium-40-Methode 610
 Kalk s. Calciumcarbonat
 Kalkgehäuse 690, 694
 Kalkschale 824, 835, 841
 Kalkschwämme s. Calcarea
 Kalkskelett 708
 Kalmar s. *Loligo*
 kalorimetrisch 318
Kaloterme 327, 385, 537
 Kalotermitidae 536
 Kälterezeptor 365
 Kamel s. *Camelus*
 Kamele s. Tylopoda, s. unter Artiodactyla
 Kammerlinge s. Foraminifera
 Kammkieme 726
 Kammmuschel s. *Pecten*
 Kampfläufer s. *Philomachus*
 Kampfverhaltensweise 755
 Kamptozoa 714, 715, 723, 856
 Kanadischer Luchs s. *Lynx*
 Kanalprotein 11, 356, 395, 400
 Kanalsystem
 – Cnidaria 701
 – Porifera 698, 699
 Kanapoi 662
 Kanarienvogel s. *Serinus*
 Kanarische Inseln 626
 Kandidaten-Gen 546
 Känguru s. *Macropus*
 Kängururatte s. *Dipodomys*
 Kängurus s. Marsupialia
 Kaninchen s. *Oryctolagus*, s. unter Lagomorpha
 Kaninchenkokzidiose 682
 Kanonenbein 806, 850
 Kapazität, ökologische 571
 Kapillare 334, 335, 342, 343, 345, 362, 379, 389, 393, 817, 819, 874
 Kapillarendothel 334, 342
 Kapillarnetz 345, 346, 819
 Kapuzineraffen s. Cebidae
 Kardinalvene s. Vena cardinalis
 Kardiovaskulärsystem 344
 Karlson, P. 158
Karoophasma 768
 Karpfen s. *Cyprinus*
 Karpfenartige s. Cypriniformes
 Karpfenläuse s. Branchiura
 Kartagener-Syndrom 275, 485
 Karyogamie 186, 874
 Karyoplasma s. Nucleoplasma, 874
 Karyotyp 43, 874
 Kaste 235, 236, 385, 532, 536, 538, 769
 – Bildung 537, 538
 – Entwicklung 536 f., 537
 Kastration 508
 Kasuar s. *Casuaris*
 Kasuare s. unter Struthioniformes
 Katabolismus 312, 874
 katadrom 875
 Katalase 19
 Katalysator 875
 Katastrophentheorie 610
 Kategorie, systematische 658, 674, 875
 Kathepsin 327
 Katze s. *Felis*
 Katzenhai s. *Scyliorhinus*
 Kauapparat 781, 783, 844
 Kaugelenk 844
 Kaulade 746, 754, 761, 762
 Kaulquappe 525, 833
 Kaulquappenstadium 238
 Kaumagen 326
 Kaumuskulatur 783, 844
 kausal 521
 Kauzahn 798
 Kegelschnecke s. *Conus*

Kegelzahn 799
 Kehlkopf s. Larynx
 Keimbahn 189 f., 299, 301, 821, 821, 875
 Keimbahnkörper 821
 Keimbläschen 205, 206
 Keimblätter 225, 227 ff., 712, 875
 Keimplasma 821
 Keimplasma-Theorie 263
 Keimscheibe 222, 824
 Keimschicht s. Stratum germinativum
 Keimzellterminante 264 f., 267, 821
 Keimzelle 181, 186, 229, 689, 821, 822
 Kelch s. Calyx
 Kelchwürmer s. Kamptozoa
 Kellerassel s. *Porcellio*
 Kennlinie 875
 – lineare 434
 – logarithmische 434 f., 434, 435
 Kennlinienverschiebung 437
 Kenozoid 777
 Kenyon, C. 259
 Kenyon-Zelle 428, 520
 Keratin 26, 326, 794, 795, 796
 Kern s. Nucleus 875
 – Nervensystem 409, 426, 512 f., 816
 Kerndimorphismus 684, 688, 689
 Kernhülle s. Kernmembran
 Kernkorb 34
 Kernmembran 7, 33, 34, 675
 Kernphasenwechsel 188
 Kern-Plasma-Relation 212, 216
 Kernpore 7, 33, 34, 35
 Kernresonanzspektroskopie s. Magnetresonanztomographie
 Kernsignal 33 f.
 Kernteilung 6, 45, 47, 48
 Kerntransplantation 263
 Kerntransport 33 f., 34
 Keystone predator 576
 Kieferapparat 723, 807, 809, 812, 828
 Kieferbogen s. Mandibularbogen
 Kieferfuß s. Maxilliped
 Kiefergelenk
 – primäres 614, 615, 812, 845
 – sekundäres 614, 615, 812, 844, 845, 846 f.
 Kieferlose s. Agnatha
 Kiefernäulchen s. Gnathostomulida
 Kiefernuskulatur 834, 836
 Kiefertaster s. Pedipalpus
 Kieferzahn s. Zähne
 Kiemen 236, 331, 332 f., 345, 628, 749, 812, 829, 830
 – Bivalvia 729
 – Chelicerata 746
 – Crustacea 752, 765
 – Gastropoda 729, 730
 – Mollusca 725, 726, 728

- physikalische 338
- Polychaeta 735
- Kiemenarterie s. Arteria, ventralis
- Kiemenbogen s. Branchialbogen
- Kiemenbogenarterie 818
- Kiemendarm 332, 785 f., 816, 826, 827
 - Acrania 790, 791, 791
 - Ostracodermen 807
 - Tunicata **787 f.**, 788
- Kiemendeckel s. Operculum
- Kiemenfüßer s. Anostraca
- Kiemenherz s. Bulbillus
- Kiemenhöhle 725, 728, 730
- Kiemenkapillare 817
- Kiemenrückziehreflex 416, 416, 515
- Kiemenschlitzaal s. *Symbranchus*
- Kiemenskelett 809
- Kiemenspalte 228, 231, 784, 788, 791, 809, 828
- Kiementasche 628, 629, 784
- Kieselchwämme s. Hexactinellida
- Kimura, M. 644
- Kin selection s. Verwandtenselektion
- Kinesin 23, 25, 254, 392
 - Struktur 392
- Kinetochor 48 f., **875**
- Kinetochorfaser 47
- kinetodesmale Fibrille 486, 686, 686
- Kinetoplast 677, 681, 682
- Kinetoplasta 678, 681
- Kinetosom s. Basalkörper
- Kinn 665
- Kinocilium 436, 437, **875**
- Kinorhyncha 714, 715, 775, 856
- Kiwi s. *Apteryx*
- Kiwis s. unter Struthioniformes
- Kladistik s. Systematik, phylogenetische **875**
- Kladogramm 586, 603, 608 f., 674, **875**
 - Aves 838
 - Craniota 807
 - Drosophila 627
 - Eukaryoten 678
 - Insecta 758
 - Metazoa 697
 - Plathelminthes 717
 - Ratitae 842
- Klammerbein 770
- Klammergriff 852
- Klassifikation s. Systematik
- klassische Konditionierung 515, 520
- Klebfaden 748
- Klebkapsel s. Glutinante
- Klebzelle s. Collocyt
- Kleeblattstruktur 78
- Kleiderlaus s. *Pediculus*
- Kleidervogel s. Drepanididae
- Kleiner Leberegel s. *Dicrocoelium*
- Kleinhirn s. Cerebellum
- Kleptociden 710
- Klettblattstruktur 79
- Kletterfaser 419 f., 419, 420
- Klimamodell 596
- Klimaxgesellschaft 597
- Klimax-Hypothese 597
- Kline s. Cline **875**
- Klinefelter-Syndrom 101, 194 f.
- Klitoris 826
- Kloakalraum 788
- Kloake 232, 771, 820, 823, 824, **825**, 828, 832, 837, 847, **875**
- Kloakentiere s. Monotremata
- Klon 84, 299, 644, **875**
- klonale Selektionstheorie 177, 178, 351
- Kniehöcker s. Corpus geniculatum
- Knirps-Protein 256, 257
- Knochen 374, 792, 800 ff., 801, 827, 828, 837
- Knochenbildung s. Ossifikation
- Knochenfische s. Osteichthyes
- Knochenfische i. e. S. s. Teleostei
- Knochenganoiden s. Ginglymodi
- Knochenhecht s. *Lepisosteus*
- Knochenmark 349 f., 375
- Knochenmatrix 801
- Knochenplättchen 797
- Knochenschild 797
- Knochenzelle s. Osteocyt
- Knorpel 792, 800 f., 801, 827, 828
- Knorpelfische s. Chondrichthyes
- Knorpelganoiden s. Chondrostei
- Knorpelzelle 800, 801
- Knospung 13 f., 183, 643, 707, 777, 788, 789, **875**
- Koala s. *Phascolarctos*
- Koboldmaki s. *Tarsius*
- Koboldmakis s. Tarsiidae
- Köcherfliegen s. Trichoptera
- Koenigswald, R. v. 660
- Koevolution 580, 586, 587 f., 587, 596, 768, **875**
- Koexistenz 563, 573, 576
 - prädatorenvermittelte 577
- Kognition 517, 520
- Kohlendioxid 315, 317, 330, 333, 340, 342, 359, 389, 557, 595 f., 596, 841
- Kohlenhydrat 307, 317 f., 322, 524, 524, 591, 681
- Kohlenhydrat-Protein-Verhältnis 524
- Kohlenmonoxid 341, 405
- Kohlenstoff-14-Methode 610
- Kohlenstoff-Kreislauf 595
- Kohlmeise s. *Parus*
- Koinzidenz-Koeffizient 110
- Kokzidiose 682
- Kolibris s. Trochilidae, s. Apodiformes
- Kolinearität
 - Finger-Enhancer 282
 - Hox-Gene 282
 - quantitative 282
- Kolinearitätsregel 244 f., 248
- Kollagen **28**, 326, 698, 707, 800, **875**
- Kollaterale 390, **875**
- Kolloid **875**
- Koloniebildung 189, 777
- Kolonieerkennungssignal 535
- Komdraai 662
- Kommensalismus **875**
- Kommissur 414, 743, 744
- Kommissuralfaser 517
- Kommunikation 536, 539, 769, 793
 - innerartliche 440, 501 f., **538 f.**
 - optische 503
- Kommunikationskontakt **875** s. Gap junction
- Kompaktion 223, 224, 276, 277, 278
- Kompartiment 240, **875**
- Kompass 431, 510
- Kompassquale s. *Chrysaora*
- Kompassstermite s. *Amitermes*
- Kompetition 643
- Kompetitor 577
- komplementär **876**
- Komplementation **104 f.**, **876**
- Komplementationstest 104, 104
- Komplementsystem 348, 352
- Komplexauge 291, 452, 453, 454, **455**, 456, 617, 629, 630, 631, 734, 739, 739, 744, 745, 752, 755, 756, 759, 760, 761, 763
- Komplexität 658
 - Ökosystem 598
- konditionierender Reiz 515
- Konditionierung
 - klassische 515, 520, **876**
 - operante 515 f., 520, **876**
- Konduktion 364, 560
- Konduktorin 168
- Konflikt 532, 534, 658
- Königinnensubstanz 383, 536
- koniozellulär 465, 466
- Konjugation **184 f.**, 185, 676, 689, 689, **876**
- Konjunktivitis 323
- Konkurrenz 566 f., **573 f.**, 576 f., 588, 597, **876**
 - interspezifische 551, **574 f.**
 - intraspezifische 565, 571, 574, 580
- Konkurrenz-Exklusions-Prinzip 573, **876**
- Konkurrenzkoeffizient 574
- Konnektiv 729, 730, 732, **876**
- Konopka, R. 506
- Konsument 590, 593, 594, 597, **876**

- Konsumenten-Nahrungskette 592, 593
 Kontaktchemoperzeption 447
 Kontaktinhibition 54
 Kontinentalsockel 554, 595
 kontraktile Vakuole 675, 677, 680, 685, 687 f., 688, 689, 692
 kontraktile Ring 22, 47, 49
 kontraktiles Element 477, 478
 Kontraktion 477 f., 477
 Kontraktionsgeschwindigkeit 477, 479
 Kontraktionskraft 477, 477
 Kontrastverschärfung 459, 464, 466
 Kontrollelement
 – Hitzeschockgen 159
 – Promotor 153
 – proteincodierendes Gen 153
 – *Zea* 121
 Kontrollgen 181, 198, 227, 246, 248, 255
 – Augenentwicklung 288, 290
 Konturfeder 794, 837, 840
 Konus 693
 Konvektion 317, 338, 560
 Konvergenz 363, 562 f., 603, 603, 604, 656, 656, 737, 876
 – metabolische 312
 Konversion s. Genkonversion
 Koobi Fora 662
 Kooperation 532, 535, 542, 658
 – molekulare 352
 – neurohormonale 380
 – soziale 542, 542
 Koordination, neuronale 505
 Kopf s. Caput
 Kopfarterie s. Arteria carotis
 Kopfbildung s. Cephalisation
 Kopffextremität 751
 Kopffuß 725 f.
 Kopffüßer s. Cephalopoda
 Kopfplatten s. Prostomium
 Kopfplur 754
 Kopflaus s. *Pediculus*
 Kopfmetamerie 752
 Kopfpanzer 807
 Kopfproblem 813
 Kopfskelett s. Tentorium
 Kopplung 876
 – elektromechanische 472
 – genetische 107 f., 108
 Koprophagie 327, 876
 Kopulation 527, 527, 528, 734
 Kopulationsdauer 528, 528
 Kopulationsorgan 652, 719, 771, 821, 825, 828
 Korallen s. Anthozoa
 Korallenriff 554, 591, 595, 708
 Korbgrube 876 s. Coated pit
 Korbvesikel 876 s. Coated vesicle
 Korbzelle 411, 419
 Kormoran s. *Phalacrocorax*
 Kormorane s. unter Pelecaniformes
 Körnerdrüse 793, 796
 Körnerzelle 411, 415, 419, 517
 Körpergröße 318, 320, 338, 478 f., 483, 520, 560, 560, 588 f., 588, 620, 655, 663 f., 666, 771, 777, 792, 839, 841
 Körperhöhle 696, 700, 726, 770
 Körperisolation 363
 Körperkreislauf 818
 Körpertemperatur 363, 364 f.
 – Aves 841
 – Placentalia 845
 Körperzelle, lysierte 351
 Korsetttierchen s. Loricifera
 Kotfressen s. Koprophagie
 Krabben s. Brachyura
 Kragen, Enteropneusta 784, 784
 Kragengeißelzelle s. Choanocyt
 Kragenmark 785
 Krähe s. *Corvus*
 Krakatau 564
 Krake s. *Octopus*
 Krallen 794
 Krallenaffen s. Callitrichidae
 Krallenfrosch s. *Xenopus*
 Kramer, G. 510
 Kraniche s. Gruiformes
 Krankheitsüberträger s. Vektor
 Kratzer s. Acanthocephala
 Krätzmilbe s. *Sarcoptes*
 Kreatin 308, 477
 Kreatinphosphat 308, 477
 Krebse s. Crustacea
 Krebszelle 54, 172
 Kreide/Tertiär-Wende 621
 Kreislauf 316, 317, 330, 338, 345, 346, 347, 369, 816 f., 817
 Kretinismus 378
 Kreuzotter s. *Vipera*
 Kreuzspinne s. *Araneus*
 Kreuzwirbel s. Sacralwirbel
 Kriechtiere s. Reptilia
 Krill 751
 Kristallkegel 456, 739
 Kristallkegelfortsatz 456
 kritischer Punkt 363
 Krokodile s. Crocodylia, *Crocodylus*
 Kronengruppe 672, 673, 832, 843
 Kropf
 – Aves 837, 839
 – Insecta 326, 365, 505, 523, 524
 Kröten s. *Bufo*
 Krüppel-Protein 256, 257
 K-Strategie 571, 572
 Kuckucke s. Cuculiformes
 Kugellinse 455
 Kuhantilope s. *Alcelaphus*
 Kuhstärtinge s. Icterinae
 kulturelle Entwicklung 667
 kumulative Verteilung 566, 566
 Kurzfühlerschrecken s. Caelifera
 Kurzschnabel-Ameisenigel s. *Tachyglossus*
 Kurzzeitgedächtnis 519
 Küstenseeschwalbe s. *Sterna*
 Küstenspringer s. *Petrobius*
 Kynurenin-Glucosid 431
 K-Zelle 352
- L**
- Labellum 449
 Labialdrüse 326, 742
 Labialscheibe 235
 Labialtaster 769
 Labium 365, 505, 741, 761, 762, 769
 Labmagen 330
 Labrum 428, 741, 752, 755, 760, 762, 763, 769
 Labyrinth 437, 441, 629, 814
 – Amphibia 443
 – Aves 443
 – Mammalia 443
Lacerta 826, 834
 Lacertidae 826, 834, 835
 Lacertilia 672, 835
 Lachs, Pazifischer s. *Oncorhynchus*
 Lachsartige s. Salmoniformes
 Lacinia 762, 763, 769
 lac-Operon 151
 Lac-Repressor 151
 Lacrimale 811
 Lactase 327
 Lactat 312 ff., 335, 378, 478
 Laetoli 662
 Lagena 443
 Lagomorpha 311, 774, 843, 848, 849
 Lakune 726, 781
Lama 584
 Lamarck, J. B. 602, 633
Lambli s. *Giardia*
 Lamblienruhr 679
 Lamellenkörper 432
 Lamellipodium 22, 353, 486, 487, 691
 Lamellocyt 355
 Lamin 26, 33
 Lamina, nucleäre 33
 Laminin 28, 30, 413
 Lampenbürstenchromosom 38, 39, 41, 52, 53, 200, 205, 206
Lampetra 826 f.
 Lampyridae 490 f., 503, 503, 651
 Landasseln s. Oniscoidea
 Landbesiedlung 331, 556, 612 f., 655, 739, 757, 832

- Landkärtchen s. *Araschnia*
 Landschildkröte s. *Testudo*
 Langerhans-Inseln 375, 377
 Langfühlerschrecken s. *Ensifera*
 Langschnabel-Ameisenigel s. *Zaglossus*
 Längsmuskelzelle 772, 773
 Längsmuskulatur 329, 482, 702, 703, 704, 705, 712, 732, 733, 736, 741, 764, 772, 800
 Längsteilung 677
 Languste s. *Palinurus*
 Langzeitgedächtnis 518 f.
 Langzeitpotenzierung 408, 409, 518, 518
 Lankaster, E. 696
 Lanzettegel s. *Dicrocoelium*
 Lanzettfischchen s. *Branchiostoma*
 Lappentaucher s. *Podicipediformes*
 Lariat 138, 138, 139
 Larolimikolen s. *Charadriiformes*
 Larvacea s. *Appendicularia*
 Larve 181, **233** f., 720, 785, **876**
 – *Acanthocephala* 585
 – *Agnatha* 826 f.
 – *Amphibia* 231, 236 f., 262, 273, 360, 796, 799, 812, 817, 833
 – *Annelida* 234, 361, 556, 736, 737
 – *Apis* 536
 – *Ascidacea* 261 f., 787
 – *Bivalvia* 727 f.
 – *Branchiotremata* 785
 – *Bryozoa* 556
 – *Caenorhabditis* 238, 300
 – *Cnidaria* 556, 696, 705, 707
 – *Crustacea* 234, 357, 582, 751, **754**, 755, 756, 761
 – *Deuterostomia* 786
 – *Drosophila* 159, 235, 242, 254, 291, 545, 582
 – *Echinodermata* 234, 262, 711, 712, 779, 786
 – *Echinoidea* 218
 – *Enteropneusta* 785 f.
 – *Hemichordata* 712
 – *Insecta* 234 ff., 338, 381, 382, 511, 568, 581, 758, **766** ff., 766, 770
 – *Kamptozoa* 723
 – *Mollusca* 234, 556, 724 f., 726
 – *Nematoda* 313, 773 f.
 – pelagische 555
 – *Petromyzonta* 826
 – *Polychaeta* 712
 – *Porifera* 699 f.
 – *Protochordata* 787
 – *Tachinidae* 581
 – *Tentaculata* 777
 – *Trematoda* 720, 722
 – *Tunicata* 787
 Larynx 812, 844, 849
 Laserpinzetten-Methode 476
Lasioglossum 535
 Last, genetische 640
 Latenzzeit 433, 498
 Lateralauge 749, 749, 761
 Lateralisierung 424
 Lateralstrang, *Neopilina* 725
 Lateralventrikel 422
 Laterne des Aristoteles 781
Latimeria 612, 613, 622, 622, 786, 831
Latrodectus 404
 α -Latrotoxin 404
 Laubenvogel 495
 Laubfrösche s. *Chiromantis*, *Hyla*
 Laubheuschrecken s. *Tettigonioidae*
 Laubsänger s. *Phylloscopus*
 Laubwald 552, 595
 Laufaktivität 544
 Laufapparat 839
 Laufbein 739, 741, 742 f., 745 f., 747, 753, 764, 765
 Laufen 479
 Laufkäfer s. *Carabidae*, *Carabus*
 Laufknochen s. *Tarsometatarsus*
 Laurasia 623
 Laurasiatheria 848, 849
 Läuse s. *Anoplura*
 Laufrequenz 445
 Lautmuster 498
 Lautspektrum 501
 LDL s. Low-Density-Lipoprotein
 L-Dopa 393
 Leader 137
 Leakey, L. 662
 Leakey, M. 662
 lebendes Fossil 612, 622, 724, 778
 Lebensdauer 299 ff.
 Lebensgemeinschaft 549, 551, 575, 577 f., **588**, 589, 594, 597 f.
 – aquatische 595
 – Dominanz-kontrollierte 597
 – Gründer-kontrollierte 597
 – terrestrische 595
 Lebensraum s. *Biotop*
 Lebenszyklus 568, 582
 Lebenszyklus-Theorie 544
 Leber 231, 326, 327, 346, 348 f., 374 f., 427, 683, 720, 722, 790, 827, 832, 837, 844
 Leberblindsack 791
 Leberfortadersystem 790, 819
 Lebervene s. *Vena hepatica*
 Lebewesen, Entstehung 4
 lecitotroph 696
 Lederhaut s. *Dermis*, *Sclera*
 Legewespen s. *Terebrantes*
 Leguane s. *Iguanidae*
 Leibeshöhle 722, 777
 – primäre 711, 712, 718, 726, 741, 771, 772, 791
 – sekundäre s. *Coelom*
 – tertiäre s. *Mixocoel*
Leishmania 681
Leishmania-Form 681
 Leishmaniose 770
 Leitfähigkeit, elektrische 402
 Leitfossil 617, 690
 Lektin 10, 354
 Lemuren s. *Lemuriformes*, *Lemuridae*
Lemuridae 624, 851
Lemuriformes 624, 851
 Leندنwirbel s. *Lumbalwirbel*
 Leopardfrosch s. *Rana*
Lepas 751
Lepidochitona 724
Lepidoptera 317, 337, 639, 742, 762, 763, 765 ff.
Lepidosauria 834
Lepidosiren 336, 613, 623, 823, 831
Lepidotrichia 829
Lepisma 327, 758
Lepisosteus 336, 829, 830, 831
Leptomonas-Form 681
 Leptotän 49, 51, 52
Lepus 578
 Lerndisposition 515
 Lernen 408, **514**, 516 ff., 519, 730, 769
 – assoziatives 515
 – deklaratives 515, 517
 – instrumentelles 516
 – motorisches 420, 519
 – nichtassoziatives 515
 – programmiertes 516
 – prozedurales 515, 517, 519
 Lernindex 521
 Leserastermutation 93, 94
 Letalität 560 f., 562, 640
 Letalmutation 85, 88
 – rezessive 86, 166
 – zygotische 255
 Leuchtkäfer s. *Lampyridae*
 Leuchtkrebse s. *Euphausiacea*
 Leuchtmeduse s. *Aequorea*
 Leuchtorgan 731
 – *Photoblepharon* 490 f., 491
 – *Photinus* 503
 Leuchtqualle s. *Pelagia*
Leucochloridium 717
 Leucon-Typ 699
Leucorchestris 558, 749
Leucosolenia 698, 699
 Leukocyt 348, 349, 486, **876**
 Lewis, W. 243, 244, 271
 Lewis-Modell 245
 Leydig-Zelle 793, 796

- Libellen s. Odonata
 Licht 19, 364, **557 f.**
 – polarisiertes 431
 Lichtabsorption 558, 594
 Lichtempfindlichkeit 452, 454 f., 462, 558
 Lichtenergie 315
 Lichtintensität 736
 Lichtsinnesorgan 761
 Ligament 728, 729, **876**
 Ligand **876**
 ligandenabhängiger Kanal s. Ionenkanal, ligandenabhängiger
 Light core vesicle 403
 Light Meromyosin 471, 473
Limax 724
 limbisches System 426
 limnisch 553 f., **876**
Limulus 339, 622, 745, 746, 765
Lingula 775, 778
 Linker 38
 Links-Rechts-Asymmetrie 259, 275
 Links-Rechts-Dynein 275
 Linné, C. v. 167, 598 f., 610
 Linolensäure 322
 Linolsäure 322
 Linse 271, 452, 454 f., 458, 631, 749
 Linsenanlage 271
 Linsenauge 452, 453, 454, 455, 457, 458, 629, 630, 631, 653, 704, 705, 743, 749, 761, 790
 Linseninduktion 271
 Linsenkörper 705
 Linsenverformung 455
 Linsenverlagerung 455
Liolaemus 364
 Lipase 327
 Lipid **876**
 Lipiddoppelschicht 8 f., 13 f.
 Lipidphosphatase 292
 Lipotropine 371
 Lipotyphla s. Insectivora
 Lipovitellin 206
 Lippenpapille 743
 Lissamphibia 673, 832
Lithobius 757
 Litoral 554, 755
Littorina 724
 Lizenz, ökologische 554, 562, 654 f.
 Lizenzfaktor 70
 Lobula 428
 Lobus olfactorius 814
 Lochkameraauge 452
 Lochsensillum 438, 440
 Lockgesang 498
Locusta 317, 321, 524, 524, 763
 Loewi, O. 427
 Löffelstör s. *Polyodon*
 logistisch **876**
 – Wachstumskurve 570, 571
 Lokalisationssignal, nukleäres 33
 Lokomotion 320, 493, 655
 – amöboide Zelle 487, 487
 – Amphibia 832
 – Echinodermata 779
 – *Hydra* 706
 – Insecta 479
 – Mollusca 725
 – Mus 546
 – Nematoda 772
 – Primates 665 f.
 – Rattus 505
 – Vertebrata 479, 511
Loligo 396, 396, 401, 724
Lonchura 513
 Long Term Potentiation (LTP) s. Langzeitpotenzierung
 Longitudinalmuskulatur 481, 764
 Longitudinalsystem (SR-System) 472, 474, 475
Lophius 491
 Lophophor 775 ff., 776, 784
 Lophophorata s. Tentaculata
 Lophotrochozoa 715, 716, 776, 778
 Lorenzinische Ampullen 442
 Loricifera 714, 715, 775, 854
 Loriformes 851
 Loris s. Lorisidae
 Lorisidae 539, 851
 Lotka, A. J. 574
 Lotka-Volterra-Modell 573, **574 f.**, 579, 579
 Love song, *Drosophila* 527
 Low-Density-Lipoprotein 12, 12
 Löwe s. *Panthera*
Loxodonta 792, 843 ff., 850
 Luciferase 490
 Luciferin 490
 Lucy 663
 Luft 331, 333, 364
 Luftatmung 817
 Luftblase 338
 Luftkapillare 334
 Luftmagen 336
 Luftring 708
 Luftröhre s. Trachea
 Luftsack 334, 336, 338, 759, 760, 837
 Lumbalsegment 427
 Lumbalwirbel 804, 844
Lumbricus 339, 682, 731
 Lunge 231, 317, 332, **333**, 345, 346, 427, 774, 829, 831, 837, 844
 Lungenarterie s. Arteria pulmonalis
 Lungenfische s. Dipnoi
 Lungenkapillare 817
 Lungenkreislauf 817 f.
 lungenlose Salamander s. Plethodontidae
 Lungenpfeife 334
 Lungenschnecken s. Pulmonata
 Lungenvene s. Vena pulmonalis
 Lurche s. Amphibia
 Luria, S. 84
Luscinia 648
 luteinisierendes Hormon (= LH, = ICSH) 374 ff., 377, 385
 Luteotropin 374
Lycaon 540
Lychnaspis 692
Lycosa 440, 745
 Lyell, C. 633
 Lyme-Krankheit 750
Lymnaea 724
 lymphatisches Organ 350
 Lymphe 351, **876**
 Lymphgefäß 329, 342, 346, **347 f.**, 774
 Lymphherzen 348
 Lymphkapillaren 347
 Lymphknoten 346, 348 ff.
 Lymphocyt 37, 61, 124, 151, 215, 348, 349, **350 f.**, 350, 354, 367, **876**
 Lymphstauung 774
Lynx 578
 lyraformes Organ 439, 749
 Lyse 348, 351, **877**
 Lysosom 1, 7, 13, 18, 20, 322, **324**, 675, 687, **877**
 – primäres 12, 324
 – sekundäres 12, 324
 Lysozym 348 f., 354, **877**
Lystrosaurus 624

M

- M5-Methode 85, 86
Macaca 425, 462, 467, 539, 604, 605, 667
Machilis 758
 MacLeod, C. 61
Macrocheira 655
Macropus 656, 848
 Macroscelidea 843, 848
Macrotermes 537
 Macrotermitinae 587
 Macula 441, 443
 Madagaskar 624, 650, 857
 Madenwurm s. *Enterobius*
 Madrepোরিয়া 559, 586, 701, 708
 Madreporenplatte 780, 783
 Magdalénien-Kultur 668
 Magen 326, 327, **328**, 328, 330, 375, 427, 481, 728, 729, 781, 827, 844
 – Wiederkäuer 328, 330, 850
 Magendivertikel 782

- Magenhöhle 703
 Magenschleimhaut 330
 Magnetresonanztomographie 425
 – funktionelle (fMRI) 425
 magnozellular 465, 466
 Mahlzähne 844
 Maikäfer s. *Melolontha*
 Mais s. *Zea*
 Major Urinary Protein (MUP) 384, 384
 Makroevolution 635, 652, **654**
 Makroevolutions-Hypothese 654
 Makrogamet 526, 642, 683, 695, **877**
 Makrogamont 683
 Makroglomerulus 448
 Makromere 218, 219, **877**
 Makromolekül, selbstreplizierendes
 657, 658
 Makromutation 654
 Makronucleus 144, 184, 677, 685, 688 f.,
 689
 Makroparasit 581 f.
 Makrophage 348, 349, 350, **352**, 352,
 353, 354, 487, **877**
 Makrosmaten 828, 849, 852, **877**
 makrosphärisch 690
 Makroturbellarie 718
 Makrozooiden 695
 Malacostraca 738, 751, 752, 753, 754 f.,
 757
Malapterurus 488
 Malaria 582, 641, 682, 683, 769
 Malariamücke s. *Anopheles*
 Malema 662
 Malleus 443, 444, 614, 811, 812 f., 813
 Mallophaga 583, 765, 767
 Malpighi-Gefäß 326, 361, **363**, 737, 742,
 749, 760
 Malpighi-Körperchen **362**, 362, 820, 820
 Maltase 327
 Malthus, T. 633
 Mammalia 378 f., 383 f., 605, 656, 839,
843 ff., 844, 845, 849, 852
 – Akkommodation 455
 – Allometrie 483
 – Apoptose 58
 – Artenzahl 857, 859
 – Atmung 311
 – Axon 402
 – Befruchtung 211
 – Blutgefäßsystem 345 f., 345, 346, 817,
 818 f.
 – Brutpflege 531
 – Carboanhydrase 342
 – Cortex, Hirnrunde 420, 423, 425, 517
 – Druckrezeptororgan 433
 – Eiorganisation 213
 – Embryo 223, 224, 232
 – embryonales Anhangsorgan 232 f.
 – Endwirt 720
 – Energiebilanz 317
 – Evolution 361 f., 619, 620, 622 f., 628,
 844, **845** f.
 – Farbwechsel 489
 – Fortpflanzungsorgan 821, 825 f.
 – Furchung 223 f.
 – Ganglienzelle 463, 463
 – Gehirn 422, 666 f., 666
 – Gehirnnerven 814
 – Gehörorgan 431
 – Genitaltrakt 825
 – Geschlechtsbestimmung 194 f.
 – Glutamatrezeptor 408
 – Haar 795, 795
 – Hautdrüse 795, 796
 – Herz 817
 – Hirngewicht 666
 – Homoiothermie 364 f.
 – Hormone 371
 – Hypothalamus-Hypophysen-System
 373
 – Inaktivierung X-Chromosom 162
 – Kiefergelenk 614, 615, 812
 – Kreislauf 343
 – Lunge 332 f., 334, 336
 – Lymphsystem 348
 – Magen 328, 328
 – MHC-Cluster 637
 – Mittelohr 813
 – Neurotransmitter 403
 – Ökologie 556, 560, 563, 568, 586, 835
 – Parasit 750
 – Physiologie 319, 320, 333, 334, 340 f.,
 345, 346, 348, 358, 359 f., 364 f.
 – Prägung 514
 – Schädel 799
 – Sehbahn 462
 – Skelett 806, 808
 – Sozietät 539
 – Spermatogenese 201
 – Systematik 613, 613, 786, 834, 843,
 847, 848
 – Transportkosten 479, 479
 – Verdriftung 648
 – Verhalten 506, 509, 514 f., 517, 529 f.,
 531, 539, 541 f.
 – Wasserverlust 560, 560
 – Wirbel 803 f.
 – X-Chromosom-Inaktivierung 149
 – Zahn 798 f., 798
 – Zellstammbaum 240
Mammuthus 799
 Mandelkerne s. *Amygdala*
 Mandibel
 – Crustacea 741, 742, 751, 752, 753, 754
 – Insecta 428, 741, 742, 759, 760 f., 760,
 762, 763
 – Mandibulata 738
 Mandibeldrüse 382, 383
 Mandibularbogen 809, 812, 818, 828
 Mandibulare 809, 812
 Mandibulata 738, 752
 Mangold, H. 271
 Männchen-Parasitismus 736
 Mannose-6-phosphat 19
Manta 827
 Mantel s. *Pallium*, *Mollusca*
 Mantel epithel 727
 Mantelfalte 726, 727
 Mantelhöhle 332, 396, 417, 725, 726,
 728, 729, 730
 Mantelmuskulatur 730 f.
 Mantelpavian s. *Papio*
 Manteltiere s. *Tunicata*
 Mantodea 767 f.
 Mantophasmatodea 766, 768
 Manubrium 298, 702, 703, 705
 Marder s. unter *Carnivora*
Marella 373
 Marginalplatte 782
 marin 553
 Markergen 609
 Markstrang 409, 719, 725, 729, 743,
 773, **877**
 Marsch 595
 Marsupialia 365, 623, 656, 656, 821,
 825, 825, 843, 843, 844, 846, 846, **848**,
 857
 Marsupium 821
 Massenspektrometrie 165
 Massensterben 621
Massetognathus 845
 Master clock 506
 Masterkontrollgen 287 ff., 630
 Mastigonemen 680
 Mastigophora 677
Mastodon 483
 Maternaleffekt 169 f., 242
 Maternaleffekt-Gen 242, 243, **251**, 255,
 264, **877**
 – Regulation 255
 Matrilinie 534
 Matrix **877**
 – extrazelluläre **28** f., 278, 413, 695,
 697 f.
 – Knochen 801
 – Mitochondrium 31 f., 310 f.
 Matrixprotein 19, 28
 Matrizenstrang 76
 Matthaei, H. 37, 65, 73
 Maulbrüter s. *Haplochromis*
 Maulesel 652
 Maultier 652
 Maulwurf s. *Talpa*
 Maulwürfe s. *Talpidae*

- Maus s. *Mus*
Mäuse s. unter Rodentia
Mauser 507, 507, 793
Maus-Mutante
– albino 262
– black 262
– Danforth's short tail 166
– dwarf 167, 302
– inversus viscerum 275
– Purkinje cell degeneration 420
– Shiverer 394
– Small eye 287
– V1a 546
Mauthner-Riesenneuron 402
Maxillardrüse 742, 752
Maxillare 810, 811, 812, 835
Maxillartaster 769
Maxille 739, 741, 742, 751, 752, 754, 759, 760, 762, 763
Maxilliped 742, 752, 753, 754, 757
Maxillopoda 751
Maximum-Parsimony-Verfahren 609
Maximum-Likelihood-Verfahren 609
Mayorella 691
Mayr, E. 629f., 634
McCarty, M. 61
McClintock, B. 121
mechanische Arbeit 474, 479
Mechanoperzeption **436**
Mechanorezeptor
– Amblypygi 747
– Crustacea 496f., 496
– Ctenophora 710
– Insecta 268, 433, 437, 437, 761
– Mollusca 415ff.
– Polyp 704
– Vertebrata 416, 433, 437, 437, **441** ff., 847
Mechanotransduktion 437
Meckelscher Knorpel 811, 812
Medakafisch s. *Oryzias*
Medianauge 749, 749, 754, 761
Medinawurm s. *Dracunculus*
Medulla
– Insecta 428, 506
– Vertebrata
– – Gehirn 422
– – Gonaden 822
Meduse 298, 700f., 702, 703, 706ff.
Medusenhaupt s. *Gorgonocephalus*
Medusenschirm 708
Medusoid s. Gonophore
Medusozoa 701
Meerbrassen s. Sparidae
Meeresleuchten 490
Meeresneunauge s. *Petromyzon*
Meerkatzen s. Cercopithecidae
Meerorange s. *Tethya*
Meerwasser 208, 355, 357, 359, 396, 461, 553, 594, 692, 788
Megaceros 528
Megachiroptera 621, 849
Megacicada 568
Megakaryocyt 349, 350
Megalomma 731, 734
Mehlkäfer s. *Tenebrio*
Mehlmilbe s. *Acarus*
Mehrfachpaarung 534
Mehrkomponentensignal 385
Mehr-Komponenten-Symbiose 587
Mehrlinsenauge s. Komplexauge
Mehrzeller s. Vielzelligkeit
Meiofauna 775
Meiose **49**f., 50, 51, 52f., 181, 675f., **877**
– Crossover 108
Melanin 168, 374, 489, 489, 490, 705, 795
Melanismus 639
Melanocyt 374, 375
melanocytstimulierendes Hormon (= MSH) s. Melanotropin
Melanophila 431, 439
Melanophor 489, 489
Melanostatin 376
Melanotropin (= melanocytstimulierendes Hormon, MSH) 370, 371, 374, 490
Melatonin 375, 378, **379**, 379, 490, 507
– Struktur 379
Meliponinae 558
Melolontha 330
Melospiza 511, 512, 521, 637
Membran s. a. Zellmembran
– biologische 8
– postsynaptische 403
– präsynaptische 403
– subsynaptische 403, 404, 407
Membranellen 684f., 685
– Ctenophora 710
Membranfluidität 9
Membranfluss 13, 14f., 18
Membranfusion 13f.
Membranipora 775
Membranleitfähigkeit 397
Membranpermeabilität 395f., **877**
Membranpotential 11, 387, 395, 396ff., 397, 399, 401, 407, **877**
Membranprotein 8f., 16, 17, 18, 215, 433
Membransystem 1, **14**, 675
Membrantransport 10f., 355f., 393
Membrantransportprotein 10f.
Membranwiderstand 402
Menadion 323
Menahydrochinon 323
Mendel, G. 61, **62**, 105, 632
Mendelsche Gesetze 61f., **106**f.
Mensch s. *Homo*
Menschenaffen s. Hominidae, s. Hominoidea
Menschenfloh s. *Pulex*
Menstruationszyklus 376, 377
mentale Störung 323
Mentum 763
Meridionalkanal 709
Merkmal, taxonomisches 601f., 604, 604
Merkmalsmethode 609
Merkmalsunterschied 646
Merkmalsvergleich 601, 604, 612, 677
Merkmalsverschiebung 573, 576, 576, 654
Mermis 313, 585
meroblastisch **877**
merokrin 796
Merozoit 682, 683
Merychippus 619, 620
Mesaxon 390
Mesaxonia s. Perissodactyla
Meselson, M. 66, 72
Mesencephalon 422, 423, 628
Mesenchym 218, 220, 227, 698, 708, 712, 801, **877**
Mesenterialfilament 702, 703
Mesenterium 702, 703, 708, 732, 733, 821, 821
Mesentoderm 697
Mesocoel 711, 776, 777, 779f., 780, 782, 783, 784
Mesocricetus 844
Mesoderm 225, 226, 227, **229**f., 274, 696, 736, **877**
– Bildung 697, 711f., 711, 716
– Induktion 273
Mesogloea 227, 697, 700ff., 702, 703, 704, 705, 709, **877**
Mesohippus 619, 620
Mesohyl 697, 698, 699
Mesomere 218, 219, **877**
Mesopelagial 554
Mesosauria 624
Mesosaurus 624
Mesosoma 776, 776, 784f., 784
Mesothorax 244, 758, 762, 764
Mesozoa 697, 700, 854
Messel 611, 611
Messenger **877** s. RNA, messenger
messenger-RNA s. RNA, messenger
Messglied 365
Metabolic scope 321
Metabolismus 312, **877**
Metabolismusrate **318**f., 320, 321, 331, 363, 364f., 608, 839
– spezifische 319, 319, 363

- Metabolit 310 f., 322, 342, 359, 389, 393, **877**
- metabotrop 400, 406
- Metacarpalia 616, 805 f., 805, 806, 837, 849
- Metacarpus 482, 805, 806
- metacentrisch 42, **877**
- Metacercarie 585, 720
- metachron 485
- Metacoel 711, 776, 777, 779 f., 780, 784
- Metacoelkanal 781
- Metaconid 846
- Metaconus 846
- metagam 650
- Metagenese 188, 706, **721** f., 735, 789, **877**
- Metamerie **732** f., 732, 736, 737, 741, 743, 752, 813, **877**
- Metamesenterium 703
- Metamorphose **233** f., 236 f., 297, 723, **877**
- Agnatha 826 f.
 - Amphibia **236** f., 371, 378 f., 793, 833
 - Ascidia 234
 - Coelenterata 706
 - Craniota 796
 - Echinodermata 234, 779 f.
 - Insecta **234** f., 511, 766, 768
- Metanauplius-Larve 755
- Metanephridium **361**, 732, 733, 776, **877**
- Metanephros 820, 820, 823, 823
- Metaphase 47, 48, **877**
- Metaphase-Chromosom 38, 39, 42, 43, 44, 69, 143
- Metapopulation 551, 564, 580
- Metapopulationstheorie 564
- Metasoma 747, 776 f., 776, 784 f., 784
- Metastase 54
- Metastomium 734
- Metatarsalia 628, 805, 805, 806, 837, 849
- Metatarsus 805, 806
- Metatheria s. Marsupialia
- Metathorax 244, 758, 762, 764
- Metatroch 737
- Metazoa 316, 331, 344, 409, 618, 643, 673, 676, 678, 689, 691, **695** ff., 697, 700, 737, 743, 772, 775, **878**
- Artenzahl 856
 - Burgess-Fauna 618
 - echte s. Eumetazoa
 - Entwicklung 696
 - Radiation 616, 618
 - Systematik 696, 697
 - Ursprung 695
- Metencephalon 422, 423, 628
- Meteorit 621
- Metepsilonema* 482
- Methan 595
- Methanococcus*, Genomgröße 147
- 5-Methylcytosin 161
- Methyl-Heptanon 385, 448
- Mg²⁺-Ion 490
- MHC-Protein 174, 351, 353
- MHC-System s. Histokompatibilitätskomplex
- Micelle 739
- Microchiroptera 319, 320, 365, 446, 621, 849
- Microplana* 718
- Microraptor* 839, 840
- Microspine 486
- Microspora 678, 694
- Microtus* 380, 546
- Midget cells 463
- Miescher, F. 36, **37**, 61, 65, 72
- Miesmuschel s. *Mytilus*
- Migration
- Neuroblasten 410 f., 412
 - Vögel 839
- Mikroarray
- Nucleinsäure 162
 - Protein 165 f.
- Mikrococccen-Nuclease 160
- Mikroevolution **635**, 640, 652, 654
- Mikrofibrille 739
- Mikrofilament 675, 681, **878**
- Mikrogamet 526, 642, 683, 695, **878**
- Mikrogamont 683
- Mikrohabitat 589
- Mikro-Makro-Evolution 654
- Mikromere 218, 219, 711, 716, **878**
- 2-Mikron-Plasmid 125
- Mikronucleus 144, 184, 677, 685, **688**, 689
- Mikroorganismen, endosymbiontische 327
- Mikroparasit 581
- Mikrophage 348, 730, 736, 779, 781, **878**
- Mikropyle 204, **878**
- Mikroradiographie 621
- mikro-RNA (= miRNA) s. RNA, mikro
- Mikrosatelliten 607
- Mikrosatelliten-Polymorphismus 607
- Mikrosmaten 852, **878**
- Mikrosom **878**
- mikrosphärisch 690
- Mikrotubulus 22, 23, **24** f., 390, 391, 392, 433, 484, 485, 487, 675, 681, 686 f., 686, 689, 692, 693, **878**
- Aufbau 23, 24, 485
- Mikrovilli 7, 329, 330, 359, 436, 487, 694, 706, 707, 718, **878**
- Mikrovillikranz 694
- Mikrozooiden 695
- miktisch 723
- Milben s. Acari
- Milchdrüse 374 f., 796, 844
- Milchfeld s. Areola
- Milchgebiss 656, 798, 800
- Milchleiste 796
- Milchsekretion 14, 374, 796
- Millepora* 701
- Milz 348, 349, 350
- Milzbrand 770
- Mimese **878**
- Mimikry **878**
- Mineralocorticoide 375
- Miniaturisierung 582
- Minikollagen 707
- Minisatelliten 607
- Miracidium 720, 722
- Mirounga* 530, 531, 637
- Mischblut 817
- Mismatch-Repair 118
- Missense-Mutation 93 f., 93
- Missing link 615, 662
- mitochondriale DNA (= mtDNA) s. DNA, mitochondriale
- Mitochondriengenetik 170
- Mitochondrium 1, 6, 7, 13, **30** f., 68, 308, 309, 311, 317, 319, 328, 337, 474, 476, 478, 485, 675, 679, 692, 735, **878**
- Aufbau 31
 - Biogenese 32
 - Evolution 316
- Mitose 6, 25, **47**, 50, 675, **878**
- mitotischer Index 45
- Mitralzelle 449
- Mitteldarm 325, 326, 329, 737, 742, 743, 748, 749, 752, 760, 790, 791, 824, 827, 828
- Insecta 365
- Mitteldarmdrüse 325, 725, 725, 728, 729, 752, 790
- Mitteldarmmuskulatur 741
- Mittelfuß s. Metatarsus
- Mittelhand s. Metacarpus
- Mittelhandknochen s. Metacarpalia
- Mittelhirn s. Mesencephalon
- Mittelohr **442**, 444, 446, 812 f., 813, 847
- Mittelohrknochen s. Gehörknöchelchen
- Mittelstrahl 805
- Mixocoel 363, 712, **741** f., 741, 744, **878**
- Mixotricha* 486
- mixotroph 676
- Moa s. *Dinornis*
- Modifikation 83
- Extremitäten 756
 - Metazoa 756
 - Trypanosomatidae 681
- Modul 460

- Modulator 403, 464
 Molar 619, 656, 660, 798, 799 f., 799, 811, 846, 846
 Molch-Chimäre 230
 Molche s. *Triturus*
 molekulare Uhr 608 f.
 Mollusca 417, 722, **724** ff., 725, 727 f., 771, 776
 – Artenzahl 856
 – Atmung 332
 – Augenevolution 630, 631
 – Blutgefäßsystem 347
 – Druckfiltration 360
 – Enzymsynthese 325
 – Mesoderm 711
 – myogener Rhythmus 344
 – Synapsenverstärkung 520
 – Systematik 714, 715, 724
 – Transportprotein O₂ 339
Molothrus 584
 Monamine 405
 Monantennata s. Tracheata
 Mönchsgrasmücke s. *Sylvia*
Moniliformis 527, 585
 monocistronisch 77
 monocondyl 758
Monocystis 682
 Monocyt 349, 350
 Monod, J. 72
 Monodelphia 825
 Monogamie 529, 530, 546, **878**
 – soziale 527
 Monogenea 717, 717
 monohybrider Erbgang s. Erbgang, monohybrider
 monoklonaler Antikörper **878** s. Antikörper, monoklonaler
 Monomer 308, 322, **878**
 monophyletisch 603 f., 672, 672, **878**
 Monophylum **604**, 604, 650, 672, 673, 679, 695, 713, 716, 723, 737, 738, 739, 751, 757, 758, 766, 775 f., 836, 842 f., 845, 848 f.
 Monophyodontie 800
 Monoplacophora 622, 724, 724, 725, 854
 Monorail 411
 Monosaccharid 322, 449, **878**
Monosiga 678, 694
 Monosomie 100 f., **878**
 monosynaptischer Reflexbogen 415 ff., 418
 monothalam 690
 Monotremata 365, 796, 799, 800, 808, 825, 843 f., 843, **847**, 857
 Montesquieu, C. de 633
 Moosfaser 419 f., 419, 420, 517
 Moostierchen s. Bryozoa
 Mooszelle 411
 Morgan, T. 61, 106 f., 241, 243
 Mormyridae 442, 488
 Morphallaxis 294, **878**
 Morphe 525, 640, 642, **878**
 Morphinum 405
 Morphogen 181, 251, 252, 256, **267** f., 280 f., **284** f., 286, 290, 713
 – Decapentaplegic 285 f., 285, 287
 – Insecta 381, 383
 – maternales 268
 morphogene Substanz **878** s. Morphogen
 Morphogenese **878**
 – asymmetrische 275
 – Flügel 281
 – Nervensystem 278 f.
 Morpholino 136
 Morpholino Antisense Oligonucleotid 272
 Morphospezies 645, 652
 Mortalität 527, 560 f., 562, 567 f., 570, 642, **878**
 Morula 219, 223, 262, **878**
 Mosaikanalyse 259
 Mosaikentwicklung 219, 261, **879**
 Mosaikrevolution 665
 Mosaikfliege 102
 Mosaikform 615, 616
 motil **879**
 Motilität 20, **879**
 Motoneuron **391**, 410, 416, 417, 418, 421, 480, 488, 496
 motorisch **879**
 motorische Einheit 480
 motorische Endplatte 480
 motorischer Kern 816
 motorisches Feld 420
 motorisches Lernen 420, 519
 motorisches Programm **495** ff., 499, 502, 511 f.
 motorisches Zentrum 425
 Motorprotein 22, 22, 23, 25, 275, 392, 469, 484, 487, **879**
 Moustérien-Kultur 668, 668
 Möwen s. unter Charadriiformes
 M-Phase 45, 55
 M-Phase-induzierender Faktor 55, 207
 – Regulation 55
 MRI s. Magnetresonanztomographie
 M-Scheibe 471, 472, 473
 Mucopolysaccharid 800
 Mucoprotein 694
 mucös **879**
 Mucosa 329, 359, **879**
 Mucus 442, 449
Muggiaea 708
 Muller, H. 85 f.
- Müllerscher Gang 822, 822, 824 f., 837
 Mullis, K. 134
 multimodales Neuron 422
 multiple Sklerose 394
 multiple Teilung 183, 683
 Multiplikation 657
 multipolar 704
 multipotent 704
 Multiregional-Hypothese 664
 multiterminal 480
 Multituberculata 846
 Multivesikulärkörper 392
 Mundcirren 790
 Munddarm s. Stomodaeum
 Mundfeld s. Peristom
 Mundhöhle 790, 813, 827, 832, 844
 Mundhöhlenkontraktor 525
 Mundöffnung 729, 732, 737, 743, 746, 752
 Mundsaugnapf 719, 720
 Mundscheibe s. Peristom
 Mundtrichter s. Vestibulum
 Mundwerkzeuge 747, 751, 754, 761, 762, 763
Muraenosaurus 614
Murex 724
Mus 57, 264, 274, 282 f., 290, 316, 354, 385, 412, 544, 545 f., 613, 630, 642
 – Altern 301
 – Augenentwicklung 287 ff.
 – Embryo 249
 – Embryonalentwicklung 223 f.
 – Expressivität 166
 – Genomgröße 147
 – Geschlechtsbestimmung 195 f.
 – Globin-Gen 137, 138
 – Handentwicklung 282
 – *Hox*-Gene 249, 282
 – Immunglobulinen 175, 176, 177
 – Kerntransplantation 264
 – Kompaktion 277
 – Lernen 516
 – mitotische Rekombination 174
 – Pheromon 384
 – Pleiotropie 167
 – Rekombination 133
 – somatische Rekombination 176 f.
 – Stoffwechsel 319
 – tetraparentale 262
 – Transformation 126, 127
 – transgene 127, 195 f., 354, 546
 – Verhaltensselektion 543, 544
 – Zellkompaktion 276
 – Zentralnervensystem 628
Musca 769, 770
 Muschelkrebse s. Ostracoda
 Muscheln s. Bivalvia
 Musculus

- arrector pili 795
 - retractor 455
 - Muskel 220, 418, 469
 - Muskelsatz 802
 - Muskelatrophie 323
 - Muskelbewegung 469, 471
 - Muskeldeterminante 267
 - Muskeldystrophie 323
 - Muskelfahne 702, 703
 - Muskelfaser 337, 396, 471, 472, 474, 476 f., 480, 488, 740, 804
 - Muskelimpuls 474
 - Muskelkontraktion 22, 23, 477, 477, 480
 - Muskelmagen 837
 - Muskelpotential 481
 - Muskelrezeptororgan 496
 - Muskelsegment s. Myomer
 - Muskelspannung 477
 - Muskelspindel 416, 418, 418
 - Muskelsystem 792
 - Muskeltrichine 774
 - Muskelzelle 265, 387, 700, 737, 773
 - Muskulatur 365, 471, 483, 493, 711, 713, 721, 722, 733, 741, 787, 791
 - Arthropoda 740, 742
 - glatte 363, 375, 403, 471, 476, 481 f., 795, 815
 - Meduse 703, 708
 - quergestreifte 344, 348, 471, 472, 473, 474, 477, 479 f., 708
 - schräggestreifte 478 ff., 478
 - Musophagiformes 836
 - Mustela* 167
 - Mustelus* 827
 - Musterbildung 279
 - antero-posteriore 280
 - Extremitäten Vertebraten 279
 - Farbmuster Molluskenschale 727
 - Flügel
 - - *Drosophila* 285
 - - Vögel 280, 281
 - Regeneration 296
 - Mustergenerator 420, 495 ff., 496, 498, 879
 - Mutagens 87, 88, 89, 91, 642
 - Mutation 59, 83, 166, 636, 641 f., 644, 808, 879
 - antero-homeotische 243
 - chemisch induzierte 89 ff., 92
 - gerichtete 92
 - geschlechtsbegrenzte 168
 - geschlechtsgekoppelte 168
 - hitzeinduzierte 89
 - homeotische 244, 297
 - konditionale 94
 - neutrale 94
 - somatische 172, 174, 176 f.
 - spontane 87
 - strahleninduzierte 88
 - subvitale 166
 - suppressorsensitive 95
 - temperatursensitive 94
 - zygotische 242
 - Mutationshypothese 84
 - Mutationsinduktion 87 ff.
 - biologische 92
 - Mutationsnachweis
 - diploide Organismen 85 ff.
 - haploide Organismen 83, 84
 - Mutationsrate 87, 89, 642, 644
 - Mutualismus s. Symbiose
 - Mycoplasma* 3
 - Genomgröße 147
 - Myelencephalon 420, 422, 628
 - Myelin 394
 - Myelinscheide 390, 394, 401, 402, 879
 - Myeloblast 350, 879
 - Myoblast 231, 471
 - Myocyt 698 f.
 - Myofibrille 471, 472, 474, 477 f., 703, 879
 - myogene Rhythmik 344, 481
 - Myoglobin 339 f., 341, 341, 478
 - Myomer 789 f., 791, 800
 - Myomerie 787, 813 f., 816 f., 879
 - Myonem 879
 - Myoseptum 790, 800
 - Myosin 22, 23, 471, 473, 475, 476, 484
 - Myosin heavy chain (= MHC) 471, 473, 487
 - Myosin I 22, 437, 487
 - Myosin II 22, 487
 - Myosin light chain (= MLC) 471, 473
 - Myosin-Actin-Interaktion 403, 487
 - Myosinfilament 329, 471, 473, 474, 477, 478, 479, 879
 - Myotom 231, 802, 879
 - Myriapoda 363, 652, 737, 738, 739, 752, 754, 757 ff., 761 f., 765, 854
 - Myrmecobius* 656
 - Myrmecophagidae 799
 - Myrmica* 584
 - Myrmicocrypta* 586
 - Mysidacea 751
 - Mysis 751
 - Mysticeti 592, 628, 799 f., 850
 - Mytilus* 171, 357, 630, 724
 - Myxine* 554, 819, 826
 - Myxinoida* 807, 826 f.
 - Myxoma*-Virus 581
- N**
- Na⁺/Ca²⁺-Kanal 451 f., 458
 - Na⁺/K⁺-ATPase s. Na⁺/K⁺-Pumpe
 - Na⁺/K⁺-Kanal 404, 407
 - Na⁺/K⁺-Pumpe 11, 329, 356, 398, 400
 - Na⁺-Gleichgewichtspotential 407
 - Na⁺-Ion 11, 355, 356, 362, 397 f., 399, 400, 404, 407 f.
 - Na⁺-Ionenstrom 344
 - Na⁺-Kanal 401 f., 408
 - Blockade 400
 - spannungsabhängiger 398, 399 f., 399, 400, 706
 - N-Acetylglucosamin 16, 18, 739
 - N-Acetyltransferase 379
 - Nachhirn s. Myelencephalon
 - Nachlaufprägung 513
 - Nachtaffen s. Aotidae
 - Nachtblindheit 323
 - Nachtigall s. *Luscinia*
 - Nachtpfauenauge s. *Platysamia*
 - Nachtschwalben s. unter Caprimulgiformes
 - Nacktkiemer s. Nudibranchia
 - Nacktmull s. *Heterocephalus*
 - Nacktnasennaffen s. Strepsirrhini
 - Nacktschnecken s. Nudibranchia
 - Nadelwald 552, 595
 - NAD·H₂ 309, 310, 311
 - Naegleria 677, 678, 694
 - Nagana-Viehseuche 681, 770
 - Nagelrochen s. *Raja*
 - Nagetiere s. Rodentia
 - Nährmuskelzelle 703
 - Nährstoffkonzentration 594
 - Nährstoffsensor 293
 - Nahrungsaufnahme 524, 524, 687, 693, 696, 751
 - Nahrungsbeschaffung 538
 - Nahrungskette 556, 590 ff., 591, 807
 - Nahrungskonkurrenz 525, 597
 - Nahrungsnetz 590
 - Nahrungspräferenz 524, 524
 - Nahrungsproduktion 572, 572
 - Nahrungsrestanalyse 593
 - Nahrungsspezialist 321 f.
 - Nahrungsstoff, essenzieller 322
 - Nahrungstrudler 791
 - Nahrungssuchverhalten 523 ff.
 - Nahrungsterritorium 567
 - Nahrungsvakuole 323, 679, 692 s. a.
 - Gastriole
 - Nahrungswahl 525
 - Nährzelle 203
 - Nandu s. *Rhea*
 - Nandus s. unter Struthioniformes
 - Nannippus* 619, 620
 - Nanos-Protein 253, 267, 268
 - Napfschaler s. Monoplacophora
 - Napfschnecke s. *Platella*
 - Narke* 403

- Nasale 810, 811, 835
 Nasenbein s. Nasale
 Nasenhöhle 810, 844
 Nasenöffnung 835, 837, 844
 Nasenscheidewand 811
 Nasenspiegel s. Rhinarium
 Nasentierchen s. *Didinium*
 Nashorn s. Rhinoceros, s. Baluchitherium
 Nashörner s. unter Perissodactyla
 Nashornkäfer s. *Oryctes*
Nassa 726
 Natalität 567, 570, **879**
Natrix 834
 Nattern s. Colubridae
 Nature-Nurture-Kontroverse 509
 Naturschutzökologie 564
 Naupliusauge 754, 755, 761
 Nauplius-Larve 582, 583, 754, 755
 Nausea 515
Nautilus 452, 724f., 728, 729
 ncDNA s. DNA, nukleäre
 Neandertal 662
 Neandertaler s. Homo neanderthalensis
 Nearktis 857
 Nebelkrähe s. *Corvus*
 Nebeneierstock s. Epoophoron
 Nebengelenktiere s. Xenarthra
 Nebenhoden s. Epididymis
 Nebennierenmark 370, 375, **380**, 426, 427
 Nebennierenrinde 363, 374f., 380
 Nebenschilddrüse s. Parathyreoidea
 Nebentiere s. Parazoa
Necator 774
 Nectariniidae 563
 Nekrose 57
 Nektarvögel s. Nectariniidae
 Nekton **879**
 Nemathelminthes 714, 771, **775**
 Nematoblast 704
 Nematocyste 298, 686, 705, 706, 707, 710
 Nematocyt 415, 704, 705, 706, 710
 Nematoda 712, 732, 736, **770** ff., 771, 772
 – Altern 301
 – Artenzahl 856
 – Hydroskelett 479, 482
 – parasitische 313, 585, 773 f.
 – Paternaleffekt 169
 – Systematik 714, 715, 716
 – Transportprotein O₂ 339
 Nematomorpha 714, 715, 775, 856
 Nematozoid 707, 708
 Nemertini 714, 715, 723, 856
 Neoaves 838
 Neoblast 183, 191, 294, 299, 718, 719
Neoceratodus 336, 613, 623, 823, 831
 Neocortex 420, 421, 422, 424 ff., 517 f., 847 f.
 – Assoziationsareal 517
 – entorhinaler 517
 – Hippocampus-Schleife 517
 Neodarwinismus 629, 634, 644, 652, **879**
 Neodermata 717
 Neodermis 718, 719
 Neognathae 838, 842
Neohipparion 483
 Neomycin 133
Neopilina 622, 724, 725, 729
 Neoptera 765, 766
 Neornithes 842
 Neoselachii s. Elasmobranchii
 Neostriatum 512
 Neotenie 237, 379, **879**
 Neotropis 857
 Nephridialkanal 754
 Nephridialporus 361
 Nephridium 361, 724, 725, 728, 729, 733, 736, 737, 741 f., 743, 754
 Nephromixien 733
 Nephron 361, 819, 820, **879**
 – Struktur 362
 Nephrostom 361, 361, 733, 819 f., 820
Nereis 731, 733, 734
 Neritische Zone 554
 Nernst-Gleichung 395
 Nerv 409, **879**
 Nerve Growth Factor (= NGF) 277, 279, 392, 414
 Nervenfasern 402
 Nervenimpuls 344, 394, **398**, 399, 400 ff., 401, 407, 421, 434, 480, 707, **879**
 – Erregungsleitung 401
 Nervennetz 409
 – Meduse 704, 705
 – Scyphomeduse 705
 Nervenring 771, 782, 783
 Nervensystem 227, 367, 369, 381, **389** ff., 393, 402, **409** f., 415 f., 418, 429, 493, 504, 511, 514, 519, 722, **814** ff.
 – Annelida 732
 – *Branchiostoma* 790, 790
 – Cephalopoda 730
 – Craniota 814
 – Deuterostomia 713
 – Echinodermata 781
 – Entwicklung **410** f., 415
 – Gastropoda 728, 730
 – Induktion 274
 – Komplexität 415
 – Morphogenese 278
 – Nematoda 773
 – peripheres 268 f., 394, 403, 409, 410
 – Polyp 704
 – Protostomia 713
 – somatisches 410, 426, 427
 – thorakales 414
 – vegetatives 405, 410, **426**, 427, 505
 – Verschaltung 259
 – zentrales s. Zentralnervensystem
 Nervenwachstumsfaktor s. Nerve
 Growth Factor
 Nervenwurzel 802
 Nervenzelle s. Neuron
 Nervenzellfarbstoff 392
 Nerv-Muskel-Kontakt 773
 Nervus
 – abducens 814 f.
 – accessorius 814 f.
 – facialis 814 f.
 – glossopharyngeus 814 f.
 – hypoglossus 814 f.
 – oculomotorius 814 f.
 – olfactorius 422 f., 448, 814
 – opticus 412, 413, 422, 423, 458, 462, 464, 814
 – recurrens 428
 – statoacusticus 847
 – stato-acusticus 814
 – trigeminus 814 f., 847
 – trochlearis 814 f.
 – vagus 814 f.
 Nesselgift 706
 Nesselkapsel s. Nematocyste
 Nesselschlauch 706, 707
 Nesseltiere s. Cnidaria
 Nesselzelle s. Nematocyt
 Nestbaubewegung 547, 547
 Nestbauerhalten 499, 499
 Nestflüchter 845
 Nesthocker 845, 849
 Netrin 277, 279, 412
 Nettprimärproduktion 590, 592, 595, 858
 Netz 748, 749
 Netzflügler s. Neuroptera
 Netzhaut s. Retina
 Netzmagen 330
 Netzwerk
 – autorhythmisches 497
 – neuronales 496, 497, 667
 – regulatorisches 289, 290
 Neunaugen s. Petromyzonta
 Neural Cell Adhesion Molecule (= N-CAM) 276, 278, 413, 414
 Neuralbogen 802
 neurales Cadherin (= N-CAD) 413, 414
 Neuralleiste 226, 229, 230, 277, 278, 802, 814
 – Derivate 230

- Neuralplatte 226, 229, 271
 Neuralrohr 226, 229, 232, 713, 785, 787,
 788, 790, 791, 802, 821
 Neurit **879**
 Neuroblast 259, 410 f., 411, 412
 Neuroblasten-Migration 410 f., 412
 Neuroblastoma-Tumor 242
 Neurochord 785
 Neurocranium 808, 809, 810, 811, 812 f.
 Neuroektoderm 228, 410, 411, 457
 Neurofilament 26, 391, **879**
 neurogene Rhythmik 344, 481
 Neurogenese 278, **879**
 Neurogenin 411
 Neurohämorgan 369, 373, 382, **879**
 Neurohormon s. Neuropeptid
 Neurohypophyse 230, 373 f., 373
 Neurohypophysenhormon 374
 Neuromodulator 403, **879**
 Neuron 387, **389** ff., 390, 391, 392 ff.,
 395 f., 403, 409, 414, 415, 419, 424,
 428, 462, 466 f., 496, 513 f., 519, **880**
 – bipolares 705
 – Cnidaria 704, 705
 – fazilitatorisches 416
 – multimodales 422
 – multipolares 705
 – postganglionäres 427
 – präganglionäres 427
 – senso-motorisches 415
 – sensorisches 416, 418, 421
 neuronale Aktivität 414
 neuronaler Schaltkreis 519
 – einfacher **415** f.
 – komplexer **419** f.
 Neuronen-Ensemble 409, 418 f., 424,
 436, 447, 462
 Neuronengitter 518
 Neuronenmodell 395
 Neuronenschaltwerk 514
 Neuronentheorie 402
 Neuropeptid 369, 370, 373, 381 f., 393,
 403, 405, 418
 Neuropil (= Neuropilem) 409, 428, **880**
 Neuropodium 733, 735
 Neuroporus 785
 Neuroptera 505, 767
 Neurosekret 417
 Neurosekretion 369, 370, 373, 381 f.,
 381, 417, **880**
Neurospora 72
 – Rekombination 115 f., 117
 Neurotoxin 706
 Neurotransmitter 367, 369, 369, 372,
 392, 393, **403**, 403, 404, 405, 406, 407,
 416, 427, 480, 488, **880**
 – niedermolekularer 403, 405
 – retrograder 409, 416
 – Rezeptor 406
 – Vesikel 392, 402, 403
 Neurotrophine 413 f.
 Neurula 226, **880**
 Neurulation 226, **229**
 Neuseeland 648
 neutraler Reiz 515
 Neutralismus 644
 Neutralitätshypothese 577 f.
 Neuweltaffen s. Platyrrhini
 Neuweltgeier s. unter Accipitriformes
 Nexin 484, 485
 Niacinamid 322
 Nicotin 393
 Nicotinamid-adenin-dinucleotid 309,
 310 f., 315, 323
 Nidation 376, 377
 Niedrigwasserlinie 554
 Niere 166, 231, 355, 358 f., **361** f., 362,
 374 f., 427, 726, 827, 832, 837, 844
 Nierengang 802
 Nierenkanälchen 362, 363, 802, 820,
 823
 Nieren-Pfortader-System 819
 Nierensack 724
 Nierenschwelle 378
 Nierentyp 820
 Nieuwkoop-Zentrum 273
 Nirenberg, M. 37, 65, 73
 Nische
 – fundamentale 562, 563, 575, 576
 – ökologische 321, 552, **562**, 576, 582,
 587 f., 594, 613, 617, 650, 655, 835,
880
 – realisierte 562, 563, 575, 576
 Nischenbildung 560
 Nischendifferenzierung 563, 573, 576,
 587 f.
 Nischendimension 562, 563
 Nisse 770
 Nissl-Substanz 391
 Nitratbakterien 596, 597
 Nitrifikation 597
 Nitritbakterien 596, 597
 Nitrosoguanidin 89, 91
 NMDA-Kanal 408, 409
 NMDA-Rezeptor 408, 416, 518
 NO (= Stickoxid) 405, 409
Noctiluca 490, 682
 Noctuidae 501
 Nodal-Protein 274
 Noggin 273
 Nondisjunction 61, 99, 100, **880**
 non-NMDA-Kanal 408, 409
 non-NMDA-Rezeptor 408
 Nonsense-Mutation 93, 94, 103 f.
 Noradrenalin 375, 393
 – Struktur 405
 Nordamerikanische Steppenameise s.
Pogonomyrmex
 Nordamerikanischer Elch s. *Alces*
 Nordamerikanischer Flusskrebs s. *Cam-*
barus
 Normalgesang 511
Nosema 678, 694
 Notch-Rezeptor 269, 411
Nothomyrmecia 454
 Nothosauria 613, 614, 836
 Notochord 785
Notonecta 338
 Notoneuralia 713, 713
 Notopodium 733, 735
Notoryctes 563, 656
 Notostraca 559, 751, 752
 Nucleinsäure 3 f., 36 f., 61, **880**
 – Hybridisierung 74
 Nucleoid 5
 Nucleolus 7, 13, **43**, 47, **880**
 Nucleolus-Organisator 43, 142, **880**
 Nucleoplasma 33, 34, **880**
 Nucleoplasmin 33 f.
 Nucleosid 64
 Nucleosom 38, 39, **880**
 Nucleotid 63, 64, 607, **880**
 Nucleotidsubstitutionsrate 613
 Nucleus
 – Kerngebiet im ZNS 409
 – – hypoglossus 512
 – – paraventricularis 373
 – – pulposus 803
 – – robustus 512, 513
 – – suprachiasmaticus 466
 – – supraopticus 373
 – Zellkern 1, 7, 13, **33**, 59, 212, 390, 393,
 485, 487, 675, 677, 679, 680, 681, 682,
 692, **880**
Nudibranchia 724, 726, 727
 nukleärer Ring 34
 nukleäres Lokalisationssignal 34
 Nullhypothese 636
 Nullisokline 574, 579
 Numb-Protein 269
Nummulites 690, 690
 Nüsslein-Volhard, Ch. 242
 Nutzen-Kosten-Analyse 522 f., 525, 542
 Nutzreiz 431, 433
 Nymphe 235, 537, **880**
- O**
- Obelia* 701
 Oberarmknochen s. Humerus
 Oberhaut s. Epidermis
 Oberhäutchen s. Epidermicula
 Oberkiefer, Cephalopoda 729
 Oberlippe s. Epistom, s. Labrum

- Oberschenkelknochen s. Femur, Vertebrata
 Oberschlundganglion s. Cerebralganglion
 Occipitalcortex 421
 Occipitalregion 809, 813
 Occludine 27
 Ocellus 219, 739, 749, 760, 761, 763
 Ochsenfrosch s. *Rana*
 ocker-Codon 73, 103
 Octobranchia 724
 Octopamin 405, 418
 Octopin 313
Octopus 313, 454, 724, 731
 Oculomotorius s. Nervus oculomotorius
 Ocytocin 373 f., 403
 Odonata 338, 481, 765, 767
 Odontoblast 797 f., 797, 798
 Odontoceti 799 f., 850
Odontodactylus 751, 755
Odontospiza 547
 Odour binding proteins 448
Oecophylla 382
 Oesophagus 326, 330, 748, 844
 Oestridae 770
 Off-Bipolare 458, 463
 offenes System 303, 307
 Ohmsche Gesetz 397
 Ohrenqualle s. *Aurelia*
 Ohrkapsel 813
 Ohrmuschel s. Pinna
 Ohrwürmer s. Dermaptera
Oikopleura 787
 Okazaki-Fragment 70
 Oken, L. 602, 813
 Okklusion 846
 Ökologie 549, 551 f., **880**
 ökologische Altersklasse 567
 ökologische Drift 578
 ökologische Lizenz 554, 562, 654 f.
 ökologische Neutralitätshypothese 577 f.
 Ökosystem 552, 577, 586, **588**, 590, 592, 594, 597 f., **880**
 – limnisches 553 f., 595
 – marines 553, 554
 – terrestrisches 594
 Okulardominanzsäule 467
 Okzipitalregion 665
 Ölblase 708
 Oldowan-Kultur 668, 668
 Olduvai 662
 Olfactorius s. Nervus olfactorius
 Olfaktorik 447, 514, 545, **880**
 Oligochaeta 731, 733
 Oligodendrocyt 394
 Oligonucleotid 134
 Oligosaccharid 18, **880**
 oligotroph **880**
 Olive 420
 Olm s. *Proteus*
 Omasus 330
 Ommatidium 290, 453, 456, 630, 631, 739, 755, **880**
 – Aufbau 291
 Omnivoren 321, 525, **880**
 Omo 662
 On-Bipolare 458, 460, 463
Onchocerca 774
 Onchocercose 774
 Oncogen 124, 172, **880**
 – virales 172
 Oncopodium 739, 743, 744
Oncorhynchus 613, 826, 830
 Oncosphaera 721
 One-eyed-pinhead 274
 Oniscoidea 757
 Ontogenese 629, 657, 667, 673, 736, 741, 802, 813, 819, 820 f., 828, 852, **880**
 – Krebs 754
 Onychophora 337, 738, 739, 740, **743**, 743, 756, 759, 762, 854
Onymacris 557, 557
 Oocyte 55, 150, 169, **203** f., 206, 213, 223, 377, 400, **880**
 Oogamie **880**
 Oogenese 170, 200, **202** ff., 205, 206, **880**
 Oogonium 203 f., 822
 Ookinete 683, 684
 Ootyp s. Schalendrüse
 Oozoid 789
Opabinia 618
 opal-Codon 73, 103
 operante Konditionierung 515 f., 520, **880**
 Operator **880**
 Operculum 706, 725, 726, 830
 Operon 76, **881**
 Ophidia 384, 455, 672, 804, 808, 826, 834 f.
Ophiothrix 778
Ophiura 778
 Ophiuroidea 778 f., 781 f.
Ophryoscolex 684
 Ophrys 587
 Opiat 405
Opilio 745
 Opiliones 745, 745, 748
 Opioid-Peptid 405
 Opisthobranchia 417, 724, 730
 opisthocoel 804
 Opisthonephros 231, 819 f., 820, 822, 823, 823, **881**
 Opisthosoma 333, 741, 745, 746, **747**, 747
 Opossum s. *Didelphis*
 Opossums s. Marsupialia
 Opsin 450, 452, 459
 – L-Zapfen 461
 – M-Zapfen 461
 – Struktur 451
 Opticus s. Nervus opticus
 Optik 452, 453
 Optimierungsmodell 522
 Optimumskurve 560, 562
 oral **881**
 Oralpapille 739, 743, 744
 Orang-Utan s. *Pongo*
 Orbita 835
 Orbitalregion 808, 809
 Orbitosphenoid 810, 811
 Ordnung, taxonomische 654, 674
Oreopithecus 660
 Organ 718
 – entodermales 231
 – mesodermales 230
 Organanlage 718
 Organelle 1, 5, 8, 316, **881**
 Organismus 272, 273, 274, **881**
 – *Xenopus* 274
 Organismus-Umwelt-Beziehung 552
 Organkonzentration 741
 Organogenese 181, **229**, 279, 718, **881**
 Organophosphat 404
 Orientalis 859
 Orientbeule s. Hautleishmaniose
 Orientierungssäule 467, 467
 Origin of replication (= ori) s. Replikationsursprung
 ori-Komplex 70
 Ornithinzyklus 360
 Ornithischia 621, 836, 836, 839
Ornithorhynchus 843, 847
 Orsten-Fauna 752
Orthoceras 730
 Orthognathie 660, 660
 Orthogradie 660, 660
 Ortungslaut 446, 446
Oryctes 762
Oryctolagus 613
Oryzias 193 f., 199
 Os coccygis 804
 Oscines 836
 Osculum 698, 699
 Osmochemoperzeption 447
 Osmokonformer 357, 357
 Osmolarität 355, 357 f., 357, 358, 688
 Osmoregulation 355, **357** ff., 357, 360, 687 f., 689, 773, 792, **881**
 Osmoregulator 357
 – hyperosmotischer 357, 358
 – hyposmotischer 357, 358
 Osmose **881**
 osmotischer Wert s. Osmolarität

- Ossifikation 801, 809
 Osteichthyes 335, 345, 358, 432, 490, 644, 802
 Osteoblast 800
 Osteocyt 800, 801
 Osteogenese 800
 Osteoklast 801
 Osteolepiformes 831
 Osteostraci 807
 Ostium 698, 741, 744, 752, 757
 Ostium tubae 824
 Ostracoda 751, 755
 Ostracodermen 797, 807, 826 f.
 Östradiol 375, 508
Ostrea 724
Ostreococcus, Genomgröße 147
 Östrogene 206, 375 f., 377, 385, 507
 otische Region 808, 809
 Ouabain 356
 Out-of-Africa-Hypothesen 663 f., 663, 664
 Oval 335
 Ovalbumin 824
 ovals Fenster s. Foramen ovale, Gehörgang
 Ovar 223, 374 f., 377, 719, 720, 721, 722, 743, 760, 771, 776, 788, 791, **821** ff., 822, 824, 837
 Ovarepithel 205
 Ovidukt 223, 719, 821, 822, 824 f., 824, 825
 Oviparie 824, 828, 835, 837, 844, 847, **881**
 Ovipositor 527
Ovis 569
 Ovotestis 823
 Ovoviviparie 828
 Ovulation 223, 376, 377, 508, 824
 Owen, R. 601
 Oxidasen 19
 Oxidationswasser 358
 oxidativ s. aerob
 oxidative Phosphorylierung 31, 308, 310, **311**, 314 f., 314, 316, 317
 oxidativer Stoffwechsel 591, 773
 oxikalarisches Äquivalent 318
 Oxy-Blut 339, **340**, 345 f., 345, 346, **347**, 733, 790, 817, 817, 827, 844
 Oxygenierung 340
Oxyuris s. *Enterobius*
 Ozean 594, 595
 Ozeanische Zone 554
 Ozon 595, 596
- P**
- P/B-Verhältnis 593, 594
 – Lebensgemeinschaften 595
- P21-Protein 56
 Paarhufer s. Artiodactyla
 Paarregel-Gene 254, 255, 256
 Paarung 826
 – assortative 649
 Paarungsaktivität 651
 Paarungserfolg 529
 Paarungsritual 627
 Paarungsruf 504
 Paarungssystem 529
 Paarungstyp 185, 187, 689, **881**
 Paarungsverhalten 508, 525, **526** f., 545, 548, 755, 795
Pachystomias 491
 Pachytän 49, 51, 52, **881**
 Pacini-Lamellenkörper 432, 433
 Pädogenese 237, **881**
 Paenungulata 848, 850
Pagurus 586, 751
 Palaearktis 859
 Palaeognathae 838, 842
 Palaeoptera 765
 Palaeotropis 859
 Paläocortex 426
 Paläontologie 610, 612
 Paläozän-Eozän-Wende 622
 Palatinum 810, 811, 812
 Palatoquadratum 809, 812
 Palingenese 629, **881**
Palinurus 751
 Pallium, Mollusca 725, 726, 728, 729
 Palmendieb s. *Birgus*
 Palolowurm s. *Eunice*
 Palpus 734, 739, 761, 762
 – labialis 763
 – maxillaris 763
Pan 659, 660, 661, 664, 667
 – *paniscus* 659
 – *trogodytes* 659
 Panama-Brücke 620
 Pancrustacea 738, 739
Pandorina 189
 Pangaea 623
 Pangenesis-Hypothese 632
Pan-Homo-Trennung 661
 Pankreas 231, 326, 327, 354, 375, 377, 427, 827, 832, 844
 panmiktische Gruppe 539
 Panmixie 635, 637, **881**
 Pansen 328, 330, 850
Panthera 541, 541, 799, 799
 Pantoffeltierchen s. *Paramecium*
 Pantopoda 745 f., 745
 Pantothensäure 323
 Panzerfische s. Placodermi
 Panzergeißler s. Dinoflagellata
 Panzerlurche s. Stegocephalia
 Panzerwels s. *Callichthys*
- Papageien s. Psittaciformes
 Papain 473
 Papierboot s. *Argonauta*
 Papilla 441, 443
 – amphibiorum 504, 504
 – basilaris 443, 504, 504
 Papillarmuster 794
Papio 540, 540, 666
 Parabronchien 334, 336, **881**
Paracentrotus 201
 – Frühentwicklung 218, 219
 Paraconid 846
 Paraconus 846
 Paraflagellarkörper 680
 Paraglossa 762, 763
Paragordius 585
 parakrin 369, 370
 Parallelfaser 411, 415, 419, 420, 420
 Paralyse 323
Paramecium 73, 185 f., 299, 331, 677, 678, 684, 685, 686, 687, 687 f., 688
 – Autogamie 185
 – Konjugation 184, 185, 689, 689
 Paramylon 680, 681
 Paraneuron 449, **881**
Paranothosaurus 614
 Paranotum 764
Paranthropus 663
 paraphyletisch 672 f., 672, **881**
 Paraphylum 604, 697, 717, 731, 738, 765, 786, 827, 834, 836, 838, 856, 857
 – Apterygoten 758
 Parapodium 417, 731, 733, 733, 734, 735, 753
 Parapophyse 803, 804
 Parasegment 256
 Parasit 580 f., 583, 750 s. a. Parasitismus
 – intragenomischer 122
 – intrazellulärer 694
 Parasitenabwehr 528
 Parasitismus 313, 551, 577, 578, **580** ff., 583, 588, 721, 750, 756, 769 ff., 769, 772 ff., 775, **881**
 Parasitoid 536, **578**, 581, **881**
 Parasolzelle 463
 parasomales Säckchen 687
 Parasphenoid 810, 812
Paraspis 807
 Parasymphaticus 405, 410, 426, 427, 490
 Parathormon 374
 Parathyreoidea 374
 Paraxonia s. Artiodactyla
 parazentrisch 98
 Parazoa 696, 697
 Pärchenegel s. *Schistosoma*
 Parenchym 718 f., 718, **881**
 Parenchymula-Larve 699

- Parietalauge 422
 Parietalcortex 421
 Parietale 810, 811, 835
 Parietalganglion 728, 730
 Par-Protein 270
 Par-Proteinkomplex 269
 Pars
 – intermedia 371, 373 f., 373
 – nervosa 374
 – renalis 823
 – sexualis 823
 Parsimony-Methode 609
 parsomales Säckchen 686
 Parthenogenese 187 f., 508, 583, 643 f.,
 649, 721, 723, 881
 Parus 527, 528, 569, 646
 parvozellulär 465, 466
 PAS-Bereich 557 f., 558, 591
 Passer 506
 Passeriformes 836, 838
 Patch-clamp-Methode 399, 400, 401
 Patella 727
 Paternaleffekt 169 f., 881
 Pathogen 348 f., 353, 355, 536
 Patriline 534
 Pattern generator s. Mustergenerator
 Paukenbein s. Tympanicum
 Paukengang s. Scala tympani
 Paukenhöhle s. Cavum tympani
 Pauropoda 757, 759
 Pavian s. *Papio*
 Pavlov, I. 515
 Pavo 528, 530
 Pax6-Gen 630, 630, 631, 632
 Pax6-Protein 287, 630
 Pazifischer Lachs s. *Oncorhynchus*
 PCR s. Polymerasekettenreaktion
 Pecten, Chelicerata 747
 Pecten 454, 457, 630, 631, 724
 – Chelicerata 747
 Pedalganglion 417, 725, 728, 730, 729,
 730
 Pedalstrang 725
 Pedicellarie 782
 Pedicellus 758, 761
Pediculus 582, 769, 770
 Pedipalpus 741, 742, 745, 747, 748, 749,
 750
 Pedunculus 428
 Peitschenwurm s. *Trichuris*
 Pekingmensch s. *Sinanthropus*
Pelagia 701
 Pelagial 554
 pelagisch 556, 690, 693 f., 700 f., 703,
 708, 730, 777, 786 f., 881
 Pelecaniformes 836, 838
 P-Element 121
 Pelikane s. Pelecaniformes
 Pellagra 323
 Pellicula 680, 681, 686 f., 686
Pelomyxa 316
 Pelycosauria 615, 845
 Penetrante 706 f., 706
 Penetranz 166, 881
 Penfield, W. 424
 Penicillin 5, 84
 Penis 719, 721, 748, 826, 828, 844
 Pentacrinus-Stadium 778
 Pentadactylie 612, 614, 805
 Pentamerie 778 ff., 784
 Pentastomida 751, 756
 Pepsin 326 ff., 375
 Pepsinogen 326, 328
 Peptidase 327
 Peptidhormon 367, 370 f., 373, 403
 Peptidyl-Prolyl-Isomerase 20
 Peptidyltransferase 81
 Peracarida 751
 Peraeon 752
 Peraeopod 752, 754, 757
Peranema 681
Perca 829
 Perciformes 829
 Perforin 351
 perfundiertes Axon 396
 Perfusion 331
 Peribranchialraum 788, 788, 790, 791
 Pericard 724, 725, 728, 729, 784, 785,
 788, 816, 816
 perichondral 801
 Perichondrium 801
 periglomuläre Zelle 449
 Perikaryon 389, 881
 Perilymphe 441, 443, 444
 Perineum 825
Periophthalmus 793
 Periostracum 727, 728
 Perioticum 811
Peripatus 739, 743
Periplaneta 337
 Perissodactyla 799, 805, 806, 843, 848,
 849 ff.
 Peristaltik 482, 881
 Peristome 684, 685, 702, 703
 Peristomium 737
 peritrich 684
 peritrophische Membran 325, 882
 perizentrisch 98
 Perlboot s. *Nautilus*
 Perlmutterschicht 727, 727
 Perm/Trias-Wende 621, 624
 permeabel 882
 permissiv 94
 perniziöse Anämie 323
 Peroxidase 882
 Peroxisom 1, 7, 13, 19, 675, 882
 PER-TIM-Komplex 506
 Pest 770
Petaurus 840
Petrobius 758
Petromyzon 826
 Petromyzonta 826
 Petromyzontida 807, 826
 Pfeilwürmer s. Chaetognatha
 Pferd s. *Equus*
 Pferdeartige s. Equidae
 Pferdeegel s. *Haemopsis*
 Pferdeschwamm s. *Hippospongia*
 Pflanzen 768
 Pflanzen, grüne s. Chlorophyta
 Pflanzenfresser s. Herbivoren
 Pflanzenläuse s. Sternorrhyncha
 Pflanzenwespen s. Symphyta
 Pflugscharbein s. Vomer
 Pfortader s. Vena portae
 Pfortadersystem 373, 376, 790, 819, 882
Phacops 745
 Phaeophyta 678
 Phage 882 s. Bakteriophage
 Phagocyten 882
 Phagozytose 14, 324, 352, 681, 687, 882
Phalacrocorax 566
 Phalangen 612, 805, 806, 806, 832, 837
 Phalloidin 24
 Phän 105, 166 f., 882
 Phänotyp 642, 645, 882
 – Verteilung 641
 pharmakophag 383
 Pharyngealzahn 650
 Pharynx 231, 719, 734, 735, 771, 772,
 784, 844
Phascolarctos 321, 656
Phascolonus 848
 phasisch 432, 882
 Phasmatodea 767 f.
 Phenoloxidasen 355
 Pheromon 199, 236, 382 f., 448, 527,
 538, 584 f., 693, 736, 793, 796, 882
 Pheromondrüse 585
 Pheromonhemmung 536 f., 541
 Pheromonrezeptor 384
 Philadelphia-Chromosom 172
Philomachus 531
Phlebotomus 681, 770
Phodopus 379
 Phoenicopteriformes 584, 836, 838
 Pholidota 843, 848
Phormia 505
 Phoronida 714, 715, 716, 725, 775,
 776 f., 776
Phoronis 775
 Phosphagene 308, 477
 Phosphatidylcholin 8
 Phosphodiesterase (= PDE) 372, 451

- cGMP-Kaskade 451, 451
- Phospholipase 372
- Phospholipid 8, 322
 - Struktur 8
- Phosphorylase 372
- Phosvitin 206
- Photinus* 503, 503, 651, 651
- photoautotroph 675, **882**
- Photobacterium* 490
- Photoblepharon* 490f., 491
- photoheterotroph **882**
- Photolyase 596
- Photon 305, **882**
- Photoperiodik 379, 507, **882**
- Photoperzeption 450
- photopisch **882**
- photopisches System 459
- Photoreaktivierung 88
- Photoreisomerisation 452
- Photorezeptor 429, 433ff., 433, 435, 450f., 450, 452, 456, 457f., 460, 491, 506, 558, 629, 630, 631, 653, 680, 704, 705, 720, 749, 790
 - ciliärer 450, 457
 - rhabdomerer 451, 457
- photosensitive Zelle 631
- Photosynthese 1, 5, 305, 315, 316, 557, 591, 592, 680, **882**
- Phototaxis 544, 546
- Phototransduktion 435, 450f., 451
- Photuris* 490, 503
- Phthiraptera 767, 769
- pH-Wert 11, 18, 208, 308, 314, **326**, 328, 335, 341, 341, 396, 478
- Phyllochinon 323
- Phyllopoda 559, 751
- Phylloscopus* 646, 647, 652
- Phylogenie **882**
- Phylogenie 601
 - Programm 609
- Phylogeographie 609, 646
 - Erinaceus 649
- Phylogramm 608
 - *Erinaceus*-Populationen 649
 - *Fringilla* 627
 - Tetrapoda, Dipnoi, *Latimeria* 613
- Phylum **882**
- Physalaemus* 504, 504
- Physalia* 701
- Physeter* 850
- physikalische Kieme 338
- Physoclisten 829
- Physostigmin 404
- Physostomen 829
- Phytoplankton 554, 590, 591, 682
- Piciformes 836, 838
- Pickerelfrosch s. *Rana*
- Pierolapithecus* 660
- Pigment 489, 795
- Pigmentaggregation 489, 490
- Pigmentbecher 731
- Pigmentbecherocelle 790
- Pigmentdispersion 489, 490
- Pigmentepithel 271, 458, 631
- Pigmentwanderung 489
- Pigmentzelle 222, 291, 456, 458, 629, 630, 631, 790
- Pikaia* 787
- Pilidium-Larve 723
- Pillendreher s. *Scarabaeus*
- Pilze s. Fungi
- Pilzkörper 409, 428, 448, 520, 586
- Pilzkörperneuron 428, 428, 520
- Pinacocyt 698, 699
- Pinacoderm 697f., 699
- Pinaroloxias* 626
- Pinealocyt 379
- Pinealorgan 375, 379
- Pinguine s. Sphenisciformes
- Pinna 444
- Pinnipedia 583, 850
- Pinnula 782
- Pinocytose 14, 324, 687, **882**
- Pinselfüßer s. *Polyxenus*
- Pinwheel pattern 467
- Pionierfaser 279
- Pipa* 832
- Pirarucú* s. *Arapaima*
- Pirenestes* 642
- Piropasmida 682
- Pisaster* 576, 781
- Pisum* 61f., 105
- Pithecanthropus* 662
- Placenta 233, 375, 682, 824, 848
- Placentalia 233, 365, 648, 656, 796, 799, 825, 825, 843, 843, 844, 846, 846, **848** ff.
 - Artenzahl 857
 - Evolution 851
 - Systematik 843, 848, 848
- Placentatiere s. Placentalia
- Placentalion 847
- Placentonema* 770
- Placodermi 797, 805, 807, 827
- Placoidschuppe 797, 797, 827
- Placozoa 696, 697, 700, 854
- Placula-Hypothese 696, 696
- Placula-Larve 696
- Planaria 191, 299, 632, 717ff.
- Plankton 594, 596, 755, 778, **882**
- Planktonfiltrierer 723
- Planktonfresser 779
- Planorbis* 339, 724
- Planula-Hypothese 696
- Planula-Larve 260, 556, 696, 707
- Plaquesmosom 7, 27
- Plasmamembran s. Zellmembran
- Plasmatoct 355
- Plasmazelle 178, 349, 350, 351f., 353
- Plasmid 120, 126, 130, 131, 144, **882**
- Plasmocytom 178
- Plasmodium* 188, 582f., 582, 678, 682, 695, 769, **882**
 - Entwicklung 683
- Plasmododea 188
- Plastizität **882**
- Platella* 724
- Plathelminthes 325, 331, 339, 360, 361, 409, 672, 711, 712, 714, 715, **717**ff., 718, 736f., 771
 - Artenzahl 856
 - Systematik 717
- Plattenhäuter s. Placodermi
- Plattentektonik 316, 618, 621, 623, 625, 655f.
- Plattfische s. Pleuronectidae
- Plattwürmer s. Plathelminthes
- Platynereis* 383, 731, 735
- Platypunculus 848
- Platypus s. Ornithorhynchus
- Platyrrhini 460, 851
- Platysamia* 354
- Plecoptera 764, 766, 767
- Pleiotropie 166f., 546, 645, **882**
- Pleon 752, 752, 756, **883**
- Pleopod 752, 753, 754, 757
- Plesiomorphie 603, 672, 758, 765, 776, 849, **883**
- Plesiosauria 613, 614, 621, 836
- Plethodontidae 346f., 832
- Pleuralganglion 417, 725, 728, 730, 730
- Pleurallappen 744
- Pleuralstachel 744
- Pleurit 764764
- Pleurocentrum 803
- Pleurodeles* 41, 613
 - Furchung 217
- Pleuronectidae 830
- Pleurooccipitale 811
- Pleurum 764, 764
- Plicidentin 833
- Ploceidae 499
- Ploceus* 499, 499
- Plumatella* 775, 776
- Pluteus-Larve 218, 225, 234, 779
- Pneumatisierung 837, 839
- Pneumococcen 62
- Podicipediformes 584, 836, 838
- Podocyt 362, 785
- Podura* 758
- Poecilia* 543f.
- Pogonomyrmex* 567, 567
- Pogonophora 555, 731
- poikilosmotisch 357, 357, **883**

- poikilotherm 319, 320, 363, **364 f.**, 845, **883**
- polarisiertes Licht 431
- Polarität, Ei 212, **213 f.**
- Polarregion 559
- Polfaser 48
- Polgranula 265, 821, 821
- Poliiovirus 82
- Polkörper 53, 188, 205, 206 f., 223, **883**
- Polplasma 265, 267
- Polyacrylamid-Gelelektrophorese 164
- Polyadenylierung 77, 124 f., 137, 138, 146, 177
- Polyandrie 529 f., **883**
- Polycelis* 717
- Polychaeta 339, 383, 453, 555, 673, 712, 731, 733, **734 ff.**
- polycistronisch 77, 142
- Polycladida 717, 719
- polycytogen 183
- Polydactylie 807 f.
- polyenergid 695, **883**
- Polygamie 508, 529 f., 546, **883**
- Polygenie 166 f., 546, **883**
- Polygordius* 731
- Polygynie 529 ff., **883**
- polyklonal 178
- polylecithal 835
- Polymerasekettenreaktion (= PCR) 133 f., 606 f., **883**
- Polymicrodon* 742
- Polymorphismus 351, 536 f., 637, 642, 707, 777, **883**
- balancierter 640
 - genetischer 642
 - Major Urinary Proteins 384
 - phänotypischer 642
- Polyneuritis 323
- polyneuronal 480
- Polyodon* 829
- Polyp 701 f., 702, 703, 704, 706 ff.
- Polypenstamm 708
- polyphyletisch 672 f., 672, **883**
- Polyphylum 836, 838
- Polyphyodontie 800
- Polypid 777
- Polyplacophora 724, 724, 729, 856
- Polyplloidie 40, **102 f.**, 187 f., 291, 689, **883**
- Polyplloidisierung 649
- Polyprotein 82
- Polypteri 602
- Polypterus* 602, 829 f.
- Polysaccharid 28, 327, 681, 739, **883**
- Polysialinsäure 278
- Polysomen 13
- Polyspermie 209, 211, **883**
- Polyspondylium* 693
- Polytänie 40 f., 98, **883**
- polythalam 690
- Polyxenus* 757
- Polzelle 200, 221, 264 f.
- Bildung 266, 267
 - Induktion 266
- Pongidae 659
- Pongo* 659, 662
- *abelii* 659
 - pygmaeus 659
- Pons 420
- Population 499, 500, 501, 521 ff., 551, **564 f.**, 570, 580, 607, 634, 638 ff., 641 ff., 645 ff., 652, 664, **883**
- allopatrische 648
 - ausbalancierte s. K-Strategie
 - evoluiierende 635 f.
 - ideale 635 f.
 - isolierte 646
 - menschliche 572
 - natürliche 545, 574 f., 637, 644
 - opportunistische s. r-Strategie
 - sympatrische 646, 648
- Populationsdichte s. Abundanz
- Populationsdynamik 564
- Populationsgenetik 607, 634
- Populationsgröße 569, 570, 637, 644
- Populationsverschiebung 648
- Populationswachstum 570 f.
- exponentielles 569 f., 570, 573
 - logistisches 570, 571
- Populationswandel 635
- Porcellio* 751, 757
- Porenkanal 740
- Porifera 276, 323, 556, 688, 696, 697, **698 f.**, 699, 856
- Porphyrine 795
- Porphyrinsystem 339 f.
- Portalsystem **883** s. Pfortadersystem
- Porus genitalis s. Genitalporus
- Positionsinformation 213, **279**, 286
- antero-posteriore 280
 - Bcd-Gradient 252
 - Decapentaplegic-Gradient 285
 - dorso-ventrale 254
 - homeotische Gene 259
 - proximo-distale Achse 280
- Positronen-Emissions-Tomographie 425
- Postfrontale 835
- postganglionär 427
- Posthornschncke s. *Planorbis*
- postkopulatorische Frigidität 527
- Postorbitale 835
- Postparietale 835
- Postreduktion 115, 116
- Postreplikationsreparatur 89
- postsynaptisches Potential 406, **407**, 480, 518
- Postzygapophyse 803, 804
- postzygotisch 650
- Potentialdifferenz 397
- Pottwal s. *Physeter*
- Präadaptation 313, 655, 667, **883**
- Prachtfink s. *Uraeginthus*
- Prachtfinken s. Estrildidae
- Prachtlibelle s. *Calopteryx*
- Präcoxa 753
- Prädation 577, **578**
- Prädator s. Räuber **883**
- praecocial **883**
- Praemaxillare 810, 811, 812, 835
- Praemolar 656, 660, 798, 799, 799, 811
- Praesphenoid 811
- Präferenzbereich 560, 562
- präganglionär 427
- Prägung 512, 513 f., 651 f., **883**
- elterliche 264
 - Gesangs- 511 f., 512
 - sexuelle 513, 513
- Prähelix 32
- Prämandibularbogen 809
- Präprotein 16
- Präreduktion 115, 116
- Präriemaus s. *Microtus*
- Präsequenz 32
- Präveliger 724, 726
- Präzygapophyse 803, 804
- präzygotisch 650
- Prestine 445
- Pretzelstadium 238
- Priapswürmer s. Priapulida
- Priapulida 339, 617, 714, 715, 775, 854
- Priapulidenlarve 775
- Primärharn 360 ff., 363, 754
- Primärkonsument 590
- Primärproduktion 557 f., **883**
- Primärproduzent 554, 590 f., 594
- Primase 70, 71
- Primates 665 ff., 666, 796, 805, 808, 843, **851 f.**
- Cerebellum 415
 - Cortex 412, 466, 467
 - Farbensehen 459 f.
 - Lernen, deklaratives 517
 - Linse 431
 - Menstruationszyklus 377
 - Monogamie 529
 - Pyramidenbahn 426
 - Retina 463
 - Sehbahn 462, 464, 464
 - Sozietät 539
 - Systematik 659 f., 662, 848, 851
 - Zentralnervensystem 421
- Primer 134, 607
- Primer-Wirkung, Pheromon 385
- Primordialcranium 810

- Primosom 71
 Prion 3, **883**
 Prismastadium 225
 Prismenschicht 727, 727
 Proboscidea 799, 843, 848
 Proboscis 785
 Procellariiformes 836, 838
 Procerebrum 628
 Processus
 – coronoideus 614
 – spinosus 804
 – transversi 804
 – uncinatus 804, 808
 procoel 804
Proconsul 660
Procoptodon 848
 Procoracoid 832
 Proctodaeum 740
 Procuticula 740
Procyonuchus 845
 Produktionsrate 591, 593
 Produktionsrate-Biomasse-Verhältnis 593 f., 595
 Produktivität, ökologische 590, 595, 597
 – Korallenriff 554
 Produzent 593, 594, 597, **884**
 Proenzym 163, 326, 348, 605
 Profilin 21
 Proflavin 91, 92
 progam 650
 Progenesis 775, 787
 Progesteron 206 f., 374 ff., 377, 508
 Proglottide 721, 722, 722
 Prognathie 660, 660
 Progoneata 757
 Programm
 – genetisches 509
 – Gesangsentwicklung 511
 – Licht/Dunkel 507
 – motorisches 495 ff., 499, 502, 511 f.
 – neuronales 499
 – Verhaltensentwicklung 510 ff.
 programmierter Zelltod s. Apoptose
 Progresszone 280
 Prohormon 163, 370, 371, 382
 Prokaryoten 1, 4 f., **313** ff., 316, 643, 657, 658, 675, 676, 680, **884**
 Prolactin 237, 374
 Prolactostatin 376
 Proliferation 56, **290**, 292
 Prometaphase 47, 48
 Promiskuität 527, 529, **884**
 Promotor 75, 137, 153, **884**
 – Globingen 153
 Pronephros 231, 819, 820, 822, **884**
 Pronogradie 660
 Proof reading 71
 Proopiomelanocortin 370, 371
 Prooticum 810
 Propagation 583
Propalaeotherium 611, 611, 619, 619
 Propellerdomäne 270
 Prophase 47, **884**
 Propionat 313, 314
 Proplastid 681
 Propodus 755
 propriozeptiv 439
 Pro-Ribosom 44
 Prosimii 825, 851
 Prosobranchia 724, 726, 728, 730
 Prosoma 333, 741, 745 ff., 746, 748, 776, 776, 784 f., 784
 Prostaglandine 370, 375, 507
 Prostata 821
 Prostromium 732, 732, 734, 734, 736, 736, 737, 741
 Protamin 202
 Proteasom 20
 Protein 8 ff., 28, 163 ff., 317, 327, 524 f., 524, 686, **884**
 Proteinabbau 312, 358
 Proteinannotation 163
 Proteinase 348
 Protein-Disulfid-Isomerase 20
 Proteinexpression 165
 Proteinfaltung 20
 Proteinkinase 19, 55 f., 270, 372, 373, 406, 416, 520, 545
 Proteinkomplex
 – miRNP 135
 – siRNP 135
 Proteinmodifikation 82, 164
 Proteinsequenzierung 165
 Proteinsynthese 15 f., 17, 73, **78** f., 80, 81
 Proteinsyntheseinhibitor 82
 Proteoglykan 10, 28, 328
 Proteom 164, 165
 Proteomik 163 ff., **884**
 Proterandrie 191, 722, 827, **884**
 Proterogynie 191
Proterospongia 694
Proteus 237, 832
 Prothorakaldrüse 381, 382, 428
 prothorakotropes Hormon (= PTTH) 381, 382
 Prothorax 762, 764
 Protisten 675, **884**
 Protocerebrum 410, 428, 741, 744, 761
 Protochordat 787
 Protochordaten-Larve 787
 Protocoel 711, 776, 779 f., 780, 784, 785
 Protocoelporus 784
 Protoconid 846
 Protoconus 846, 846
 Protofilament 24, 484, 485
 Protogynie **884**
 Protomesenterium 703
 Protonengradient 311
 Protonenpumpe 31, 314, 688
 Protonephridialkanal 722
 Protonephridium 361, 361, 718, 719, 719, 720, 722, 737, **884**
 Protophyta 676
 Protoplasma **884**
 Protopodit 753 f., 753
Protoperus 336, 613, 623, 831, 832
 Protostomia 227, 673, 711, 713, 713, 715, 716, 778, **884**
 Protostomium 731
 Prototheria s. Monotremata
 Prototroch 737
 prototroph 94, **884**
 Protozoen 40, 73, 319, 672, 673, 676 f., 677, 690
 Protuberanz 740
 Protura 758, 759
 Proventriculus 326
 Provirus 119, 123
 proximal **884**
 proximater Faktor 495, 505, **884**
 Psalter 330
Psammechinus 141
 Pseudergat 536, 537
 Pseudocoel 482, 771 f., **884**
 Pseudocoelomaten 712
 Pseudogen 125, 141, 608, **884**
 Pseudokopulation 508, 526
Pseudonocardia 587
 Pseudoplasmodium 693, 694, 695
 Pseudopodium 486, 487, 677, 690, 691, **884**
 Pseudoscorpiones 745 f., 745
 Psittaciformes 512, 836, 838
 Psocoptera 767
 Pteridine 489
 Pterobranchia 779, 784 f., 784
Pteromys 319, 840
 Pterosauria 806, 836, 839
 Pterygoid 810, 811, 812
Pterygoplichthys 336
 Pterygopodium 825
 Pterygota 739, 758, 760, 761, 764, 765, 766, **767**
Pthirus 582, 770
 P-Transposon 122, 126, 156
 Pubis 616, 808, 808, 832, 836
 Puff 41, **42**, 157, 158, 373, **884**
Pulex 769, 770
 Pulmonata 333, 556, 724, 726, 728, 730
 Pulpa 794, 795, 797, 798, 798
 Puls 345
 Pulse-Chase-Experiment 69
 Punctuated equilibrium 652

- Punktmutation 92, 93
 Punktualismus 610, 652, 654, **884**
 Pupille 452, 458, 653, 731
 Puppenstadium 235, 381, **884**
Purgatorius 660
 Purin 63, 64
 Purkinje-Zelle 411, 419, 419, 420
 Puromycin 82
 Purpurbakterien 315
 Purpurschnecke s. *Murex*
 Pygidialplatte 744
 Pygidium 733, 737, 744, 745, 837
 Pygostyl 616, 842
 Pylorus-Region 330, 375
 Pyramidenbahn 425
 Pyramidenzelle 390, 391, 408, 412, 518
 Pyridoxalphosphat 323
 Pyridoxin 323
 Pyrimidin 63, 64
 Pyrimidin-Dimer 88, 90
Pyrocypris 490
Pyrosoma 490, 787
 Pyrrolizidin-Alkaloid 383
 Pyruvat 312
Python 834
- Q**
- Qafzeh-Höhle 665
 Quadratojugale 810, 835
 Quadratomaxillare 812
 Quadratum 614, 810, 812 f.
 Quadrupedie 612
 Qualle 700
 Quastenflosser s. *Latimeria*
 Quatratum 615
 Querbrückenzyklus 475 ff., 475
 Querfortsatz 804
 Querteilung 183, 189, 677, 689, 706
- R**
- Rabenkrähe s. *Corvus*
 Rabenschnabelbein s. Coracoid
 Rachen s. Pharynx
 Rachitis 323
 Racken s. unter Coraciiformes
 Räderorgan 723
 Rädertiere s. Rotatoria
 Radiale 805, 837
 Radialspeiche 484, 485
 Radiärfurchung 716, 716
 Radiärkanal 688, 688, 702, 703, 709, 780, 783
 Radiärmuskulatur 704, 705
 Radiärnerv 782, 783
 Radiärplatte 783
 Radiärstachel 692
 Radiärsymmetrie 778 f., 781
 Radiatio optica 464, 466
 Radiation
 – organismische **616** ff., 619, 650, 655 f., 859, **884**
 – – Cichlidae 650
 – – *Homo erectus* 664
 – – Insecta 768
 – – kambrische 618
 – – Metazoa 616 ff., 618
 – – Mammalia 619
 – – Neornithes 842
 – – Sauropsida 836
 – – Vertebrata 807
 – Strahlung 364, 558, 560
 Radiolaria 678, 692, 692
 Radiometrische Datierung 610
 Radius
 – Extremität 482, 612, 805, 806
 – Feder 794 f., 837
 Radnetz 748
 Radula 725, 725, 726, 728
Raja 827
 Rajiformes s. Batoidea
 Rallen s. unter Gruiformes
 Ramus 794, 795
Rana 214, 236, 334, 396, 400, 412, 436, 472, 489, 647, 651, 821, 823, 832
 Randlappen 705
 Range finder 446
 RanGTP-Zyklus 34
 Rankenfuß 756
 Rankenfüßer s. Cirripedia
 Ranvier, L. 394
 Ranvier-Schnürring 390, 394, 401, 433
 Raspelapparat 826
 Rasse, geographische s. Subspezies
 Rassenkreis 646, 647
 Rasterkraftmikroskopie 35
 Rathkesche Tasche 231, 373
 Ratitae 842, 842
 – Kladogramm 842
 Ratte s. *Rattus*
 Ratten s. unter Rodentia
 Rattenfloh s. *Xenopsylla*
Rattus 168, 319, 391, 396, 421, 458, 505, 515 f., 543, 585
Rattus-Mutante
 – albino 168
 Raubbein 745, 755
 Räuber 524, 536, **578**, 579 f., 590, 617, 622, 745, 750, 778, 781
 Räuber-Beute-Beziehung 551, 578 ff., 579, 580, 582, 588, 618
 Raubmilbe s. *Typhlodromus*
 Raubtiere s. Carnivora
 Raubwanzen s. *Rhodnius*, *Triatoma*
 Raumorientierung 520
 Raupenfliegen s. Tachinidae
 Reabsorption 360, 363
 Reabsorptionsdruck 342
 Reaktionsnorm 167, 509
Reclinomonas 6
 Rectum 326, 365, 776
 Redie 583, 720, 722
 Redifferenzierung 295
 Redoxpotential 306, 311, 314 f., 326
 Reduktionsäquivalent 309, 310 f., 315
Reedops 745
 Referenzgedächtnis 519
 Reflexautomat 520
 Reflexbogen
 – monosynaptischer 415 ff., 416, 418
 – Muskelspindel 418
 Reflexmodulation 416
 Refraktärzeit 399, **884**
 Regelglied 365
 Regelkreis 377, 573
 Regeneration 181, **293** ff., 394, 704, 777, **885**
 – Extremität 295
 – Linse 295
 – Musterbildung 296
 – reparative 294
 Regenerationsblastem 295
 Regenpfeifer s. unter Charadriiformes
 Regenwald 552, 592, 595, 671, 851
 Regenwurm s. *Lumbricus*
 Regulation
 – embryonale 262
 – Zellteilung 54 ff.
 Regulationsentwicklung 261
 Regulator 370
 Regulatorgen 151, 673, **885**
 Regulatorprotein 155
Regulus 648
 Reifung, Verhalten 511
 Reiher s. unter Ciconiiformes
 Reinforcement 516
 Reissner-Membran 444
 Reißzahn 799
 Reizenergie 429, 433, 438
 Reiz-Erregungs-Transformation **431**, 434, 434
 Reizintensität 434, 436, 445
 reizleitender Apparat 431, 432, 433, 436, 439, 441
 Reizqualität 436
 Reiz-Reaktions-Assoziation 515 f.
 Reizschwelle 434
 Rekombination 59, **105** ff., 108, 109 f., 642, 643, **885**
 – Chromosomenaustausch 113
 – cytologische 112
 – Heterozygote 114
 – homologe 133

- intragene **115 f.**, 117, 119
- Mechanismus 116 f., 118
- mitotische 172, 173, 174 f.
- Immunglobulinen 176, 177
- ortsspezifische **119 f.**, 126
- somatische s. Rekombination, mitotische
- ungleiche 97, 119
- Unterdrückung 113
- Rekombinationskarte 109, 110
 - *Drosophila*, X-Chromosom 111
- Rekombinationswert 107, 108, 109, 110
- Rektaldrüse 382
- Rektalpapillen 361, 363
- Releasing-Hormon 374, 376, 376, 423
- Reliktendemismus 624
- Reliktgruppe 617
- Remipedia 751 f., 751, 753
- Renin 362, 375
- Renin-Angiotensin-System 363
- Reparaturmechanismus 88 f.
- Repellent 279
- Replicon 67, **885**
- Replikaplattieren 84, 85
- Replikation 4, 59, 65, **66 f.**, 68, 70, **885**
- Replikation-D-Schleife 68
- Replikationsgabel 67, 70
 - *Escherichia* 71
- Replikationsinitiation 67 f.
- Replikationsursprung 67, 70
- Replikation-Theta-Form 68
- Repolarisation 398
- Reportergen 155
- Repressor 151, **885**
- Reproduktion 507, 507, 527, 532
- Reproduktionspotential 569
- Reptilia 834 f.
 - Akkommodation 455
 - Artenzahl 564
 - Blutgefäßsystem 817, 818
 - embryonales Anhangsorgan 232 f., 232
 - Ernährung 844
 - Furchung 221
 - Gebiss 798, 800
 - Gehirn 422, 423, 425, 666
 - Haut 796
 - Lunge 333, 334
 - Lymphsystem 347 f.
 - Osmoregulation 359
 - Parthenogenese 644
 - Riechorgan 384
 - sekundär wasserlebende 614
 - Stratum corneum 794
 - Systematik 672 f., 786
 - Transportkosten 479, 479
 - Wirbel 804
- Resact 208
- Resistenz 84
- Resistenzfaktor-Plasmid 121
- Resistenzmechanismus 348
- Resistenzmutation 95
- Resolution s. Auflösungsvermögen, optisches
- Resonanzfrequenz 440
- Resorption 324, **329**, 358, 687, 754
- Respiration 591, 793, **885**
 - entkoppelte 311
- respiratorischer Quotient 317, 318
- respiratorischer Wärmeverlust 592
- respiratorisches Pigment 339
- Ressourcenkonkurrenz 551
- Ressourcennutzung 563
- Restitution 305, 704
- Restriktionsendonuclease s. Restriktionsenzym
- Restriktionsenzym 128 f., 606, **885**
- Restriktionsfragment-Längen-Polymorphismus 606
- Restriktionskarte 131
- Restriktionspunkt 54
- Restriktionsschnittstelle 607
- restriktiv 94
- Rete **885**
- Rete mirabile 335
- Reticulocyt 131, 261
- Reticulopodium 690
- Reticulum 330
- Retikulärtheorie 402
- Retina 271, 412, 413, 414, 452 ff., 457, 458, 459, 462, 463, 464, 465, 466 f., 631, 653, 749
 - Schaltplan 458
- Retinaculum 759, 766
- Retinal 450 ff., 459, 461
 - Struktur 451
- Retina-Tectum-Projektion 412, 413
- Retinoblastoma-Protein 56, 161
- Retinol 323
- Retinsäure 281, 283
- Retinula 453, 456, 749
- Retraktormuskel 728, 776
- retrograd 392, 392, 409
- retrograde Amnesie 519
- retrograder Transport 391 f., 392
- Retronecin 383
- Retrotransposon 121, 124
- Retrovirus 92, 121, 123 f., 128, **885**
 - Entwicklung 123
- Reusengeißelzelle s. Cyrtopodocyt
- Reusenstab 361
- Reversion 103
- Reverstranskription 123
- rezent 601, 603, 604, 605, 608 f., 612, 616, 622, 657, 658 f., 663, 672 f., 676, 690, 807, 839, 850, **885**
- Rezeptor **885**
 - ionotroper 400, 406, 408
 - metabotroper 400, 406
 - Molekül 19, 156 ff., 172, 174 f., 208 f., 211, 225, 227, 236 f., 253, 269, 274, 277, 278 f., 285 f., 292, 367, 369, 371, 372, 400, 403, 404, 406, 408, 413 f., **447 f.**, 463, 713
 - phasischer 432
 - Sinneszelle 260, 268, 271, 279, 290, 291, 391, 410, 429, 431 ff., 434, 436, 438, 439, 441 f., 443, 444, 448, 449, **450**, 459, 462, 467
 - tonischer 432
- Rezeptorendichte 731
- Rezeptorfläche 793
- Rezeptorisches Feld 459
- Rezeptorlymphraum 440, 448
- Rezeptorpotential 434, 437, 451, 451, **885**
- Rezessivität 83, 85 f., **885**
- Rhabditis* 313, 770
- Rhabdoceola 717
- Rhabdom 453, 456, **885**
- Rhabdomer 291, 452, 453, 456, **885**
- Rhabdopleura* 784, 784
- Rhachis 794
- Rhea* 842, 842
- Rhesusaffe s. *Macaca*
- Rhinarium 852
- Rhinocerotidae 850
- Rhinoceros* 805, 806
- Rhinolophidae 446
- Rhinolophum* 445
- Rhizaria 678
- Rhizopoda 677, 678, 678, 691, 694
- Rhodnius* 681, 770
- Rhodophyta 678
- Rhodopsin 379, 450, 451, 452, 453, 460 f., 630
- Rhomboidschuppe 829
- Rhopalium 705, 705
- Rhynchocephalia 672, 834, 834, 855
- Rhyniella* 765
- Rhythmik
 - circadiane 375, 378 f., 466, **505 f.**, 505, 510, 545, 596, 736
 - circannuale 378, **507**, 507, 736
 - endogene 485, 505 f.
 - myogene 344, 481, 481
 - neurogene 344, 481, 481
 - ultradiane 545
- Riboflavin 322 f.
- Ribonucleinsäure s. RNA
- Ribonucleoprotein-Partikel 76
- Ribonucleosid 64
- Ribonucleotid 64
- Ribosom 7, **15 f.**, 17, 80, 81, 675, **885**
 - Aufbau 44

- Computermodell 81
 - Verankerung 16
 - ribosomale RNA s. RNA, ribosomale
 - ribosomale RNA-Gene 75, 76
 - Ribosomenprotein 44, 81
 - Ribozym 4, 80, 81, 139, **140, 885**
 - Richtungskörper **885** s. Polkörper
 - Rickettsia* 6, 770
 - Riechepithel 449, 814
 - Riechhirn (= Riechlappen)
 - akzessorischer 384
 - primäres 449, 514, 828
 - Riechnerv s. Nervus olfactorius
 - Riechorgan 384
 - Riechsenille 448, 448
 - Riechzelle 429, 447, 449
 - Riedfrosch s. *Hyperolius*
 - Riesenaxon 396, 396, 401 f.
 - Riesenchromosomen **40** f., 41, 157
 - Deletion 95
 - Strukturmutation 98
 - Riesengleiter s. Dermoptera
 - Riesenhirsch s. *Megaceros*
 - Riesenkalmar s. *Architeuthis*
 - Riesenkrabbe s. *Macrocheira*
 - Riesenläufer s. *Scolopendra*
 - Riesenlaufvogel s. *Aepyornis*, *Diatryma*
 - Riesenneuron 730
 - Riesenschlangen s. Boidae
 - Riftia* 555, 555, 731
 - Rigor mortis 476
 - Rind s. *Bos*
 - Rinder s. unter Artiodactyla
 - Rinderbandwurm s. *Taenia*
 - Ringdrüse 235, 242
 - Ringelnatter s. *Natrix*
 - Ringelwürmer s. Annelida
 - Ringgefäß 732, 733, 783
 - Ringkanal 702, 703, 780
 - Ringknorpel s. Cartilago cricoidea
 - Ringmuskulatur 704, 705, 718, 732, 736, 748
 - Ringwall 708
 - Rippen s. Costa
 - Rippenfortsatz s. Processus uncinati
 - Rippenquallen s. Ctenophora
 - Rittersporn s. *Delphinium*
 - Ritualisierung 547, 548, **885**
 - Rivalengesang 498
 - RNA 4, 59, 72, 657, **885**
 - Antisense 136
 - Capping 77, 215
 - doppelsträngige 135
 - Interferenz 135, **885**
 - katalytische 140
 - Lokalisationssignal 267
 - messenger (= mRNA) 16, 72, 74, 75, 80, 135, 136
 - - maskierte 163, 164
 - - Spaltung 135
 - - Stabilität 163, 164
 - mikro (= miRNA) 75, 135, 164, 244
 - molekularer Aufbau 64
 - Polymerase 75, 76, 77, 154
 - Primer 70
 - Prozessierung 77, 140
 - ribosomale (= rRNA) 43, 74, 75, 139 f., 204, 316, 676, 677
 - small-interfering (= siRNA) 135
 - small-nuclear (= snRNA) 74, 75, 138
 - Synthese 74 f.
 - transfer (= tRNA) 72, 74, 75, **78** f.
 - - Struktur 79
 - RNA-DNA-Hybridhelix 76
 - Robben s. Pinnipedia
 - Rochen s. Batoidea
 - Rodentia 365, 445, 518, 539, 541, 542, 722, 798, 800, 825, 843, 845, 847, 848, 849
 - Röhrenherz 741
 - Röhrenknochen 801
 - Röhrennasen s. Procellariiformes
 - Röhrenspinne s. *Stegodyphus*
 - Röhrentracheen 749
 - rollender Kreis (Replikationsmodus) 68, 69, 204
 - Röntgenstrahlen 86, 88
 - Rostralschild 784, 784
 - Rostrhamus* 321
 - Rotalgen s. Rhodophyta
 - Rotalia* 678, 690
 - Rotatoria 188, 559, 643, 714, 715, 723, 854
 - Rote Tide 682
 - Rotgrün-Blindheit 168, 460
 - Rous Sarcoma Virus 121
 - Rousettus* 621, 849
 - Rover-Verhalten 545
 - R-Plasmid s. Resistenzfaktor-Plasmid
 - r-Strategie 571 f., 597
 - Rückenflosse 827, 831
 - Rückenmark 220, 226, 228, 365, 403, 410, 412, 418, 420, 426, 497, 628, 802, 803, 814, 815, 816, 844
 - Rückenmarksnerv 791
 - Rückenschaler s. Notostraca
 - Rückenschulp 728
 - Rückfallfieber 750, 770
 - Rückkopplung 163, 350, 376, 464, 468, 518, 546, 573
 - Augenentwicklung 290
 - molekulare 411
 - negative 376, 506, 571
 - positive 197, 376, 398, 411, 571
 - retinotopie 466
 - Zelle 54
 - Rückmutation 103
 - Rücktransplantation 296
 - Ruderfußkrebse s. Copepoda
 - Ruderfüßler s. Pelecyaniformes
 - Ruderplättchen 709
 - Ruderschwanz 787
 - Ruffled membrane 486, 487
 - Ruhepotential 394, **395** f., 395, 398, 399, 407, 488, **885**
 - Ruhr 770
 - Rumen 330
 - Ruminantia 328 f., 330, 850, **885**
 - Rumpfganglion 713
 - Rumpfmetamer 737
 - Rumpfmuskulatur 804
 - Rumpfniere s. Opisthonephros
 - rundes Fenster 444, 445
 - Rundmäuler s. Cyclostomata
 - Rundwurmtyp 772
 - Runzelstruktur 740
 - Rüsselspringer s. Macroscelidea
 - Ryanodin 474
- S**
- Sabellaria* 731
 - Sabellidae 339, 734, 734
 - Saccharidasen 329
 - Saccharin 449
 - Saccharomyces* 79, 170, 173, 290 f.
 - Centromer-DNA 144
 - cytoplasmatische Vererbung 170
 - Genomgröße 147
 - Genomsequenzierung 145
 - Paarungstypgen 248
 - Retrotransposon 121
 - transfer-RNA 79
 - Transformation 125
 - Transposition 124
 - Transposon 121, 122
 - Saccharomyces*-Mutante
 - *petite* 170
 - Saccharose 449
 - Saccoglossus* 784, 784
 - Sacculina* 582, 583, 751, 756
 - Sacculus
 - Exkretionsorgan 741, 744, 754
 - Gehörorgan 432, 441, 443, 444
 - Sacralwirbel 804, 832, 833, 844
 - Saftkugler s. *Glomeris*
 - Sägebarsche s. Serranidae
 - Sagitta* 778
 - Saharische Region 859
 - Sahelanthropus* 660, 662, 666
 - Saint-Hilaire, E. G. 602, 830
 - Saitenwurm s. *Paragordius*
 - Saitenwürmer s. Nematomorpha
 - Sakkade 466, 496

- Sakralsegment 427
 Salamander s. *Salamandra*, s. *Hydromantes*
Salamandra 832
 Salinenkrebis s. *Artemia*
Salmo 561, 829
 Salmoniformes 829
Salpa 787
 Salpen s. Thaliacea
 salpetrige Säure 89, 90
 Salser, S.J. 259
 Salticidae 749
Salticus 745
 Salzdrüse 359
 Salzkrebs s. *Artemia*
 Samenblase 821, 822
 Samenkanälchen 821
 Samenleiter
 – primärer s. Wolffscher Gang
 – sekundärer s. Ductus spermaticus
 Samentasche 760
 Samenzelle 49, 199, 821 s.a. Spermium
 Sanddollar s. *Clypeaster*
 Sandfloh s. *Sarcopsylla*
 Sandlückenfauna 313, 712, 723, 775
 Sandmücken s. *Phlebotomus*
 Sandwespen s. *Ammophila*
 Sandwichversuch 272
 Sandwurm s. *Arenicola*
 Santschi, F. 510
 Saprophage 321, 536, 745, 885
 Saprozoen 554, 770, 826
 Sarcodina 677
 Sarcomastigophora 677
Sarcopsylla 770
 Sarcopterygien 612, 615, 622
 Sarcopterygii 612, 613, 615, 616, 655, 786, 798, 807, 829, 831, 833, 857
Sarcoptes 745, 750
 Sargasso-See 594
Sargassum 594
 Sarkolemm 474
 Sarkomer 471, 472, 473, 474, 476, 477, 479, 885
 Sarkoplasma 471, 472
 sarkoplasmatisches Reticulum 472, 473, 474, 475, 478, 482
 Sarkoseptum 708
 Satelliten-DNA s. DNA, Satelliten
 Sauerstoff 5, 6, 310 ff., 313 ff., 316, 317, 318, 330 f., 332, 333, 335 f., 338, 340 f., 389, 557, 641, 655, 675, 772, 773, 841
 Sauerstofftransport 339
 Sauerstofftransportprotein 339, 341
 Sauerstoffverbrauch 317, 318
 Sauerstoffverteilung 554
 Saugapparat 769
 Säugtiere s. Mammalia
 Säugtierstaat 541
 Saugmagen 748
 Saugnapf 721, 722
 Saugpumpe 749
 Saugrohr 762, 763
 Saugscheibe 826
 Saugtentakel 684, 687
 Saugwürmer s. Trematoda
 Saurischia 621, 836, 836, 839
 Sauropoda 792, 839, 850
 Sauropsida 808, 834 ff., 835
 – Artenzahl 857
 – Embryo 232
 – Harnblase 825
 – Mittelohr 813
 – Oviparie 824, 847
 – Systematik 672, 786, 834, 843
 Sauropterygia 836
 Savanne 552, 595
Saxicola 507, 507
 Scaffold-Protein 38, 39
 Scala
 – media 441, 443, 444, 445
 – tympani 441, 444
 – vestibuli 441, 444
Scalopus 563
 Scandentia 843, 848
Scaphiopus 525, 525
 Scaphopoda 724 f., 724, 727, 729, 856
 Scapula 482, 808, 808, 832
 Scapus
 – Aves 794
 – Insecta 758, 761
Scarabaeus 330
 Schabe s. *Periplaneta*
 Schaben s. Blattodea
 Schädel 663, 665, 808 f., 813, 815, 851
 – Amphibia 810, 812, 832 ff., 835
 – *Homo neanderthalensis* 665
 – *Homo sapiens* 665
 – Mammalia 811 f.
 – Vertebrata 809 ff., 809
 Schädelkapsel 730
 Schädellose s. Acrania
 Schädeltiere s. Craniota (= Vertebrata)
 Schädelvolumen 663
 Schaffer-Kollaterale 517
 Schaftzelle s. trichogene Zelle
 Schale
 – Bivalvia 727 f., 729
 – Brachiopoda 776, 777
 – Cephalopoda 729
 – Ei 835
 – Gastropoda 727, 727
 – Mollusca 725, 726
 Schalenbildung, Gastropoda 727
 Schalenrinne 719, 720, 824
 Schalenhaut 824
 Schalenhäuter s. Ostracodermen
 Schalenschließmuskel 729
 Schalenschloss 777
 Schalenweichtiere s. Conchifera
 Schall 431, 432, 438, 445
 Schallbewegungsempfänger 438, 440
 Schalldruck 432, 501
 Schalldruckempfänger 438, 440
 Schallwahrnehmung 440, 443
 Schambein s. Pubis
 Schamlaus s. *Pthirus*
 Scheibentiere s. Placozoa
 Scheide s. Vagina
 Scheitelbein s. Parietale
 Scheitellappen s. Parietalcortex
 Scheitelplatte 737
 Scheitelzelle s. thecogene Zelle
 Schelf 554, 595
 Schelfmeer 554
 Schenkel s. Femur
 Schenkelring s. Trochanter
 Schere
 – Chelicerata 745 746
 – Crustacea 754
 Schienbein s. Tibia, Vertebrata
 Schiene s. Tibia, Arthropoda
 Schiffsboot s. *Nautilus*
 Schilddrüse s. Thyreoidea
 Schilder 794, 835
 Schildknorpel s. *Cartilago thyreoidea*
 Schildkröten s. Chelonia
 Schimpanse s. *Pan*
 Schirmpigment 653
 – Zelle 453
Schistocerca 317, 321, 414, 524, 524, 763
Schistosoma 582, 717
 Schizocoel 711, 711, 719, 885
 Schizogonie 583, 683, 684, 885
 Schizont 683
 Schläfe 835
 Schläfenfenster 835, 836
 Schläfenlappen s. Temporalcortex
 Schlafkrankheit 681, 770
 Schlammfisch s. *Amia*
 Schlamm Schnecke s. *Lymnaea*
 Schlammpringer s. *Periophthalmus*
 Schlangen s. Ophidia
 Schlangensterne s. Ophiuroidea
 Schlankaffen s. Colobinae
 Schleimaale s. Myxinoidea
 Schleimdrüse 743, 744, 793, 796, 833
 Schleimpilze s. Eumycetozoa
 Schleppgeißel 679
 Schliefer s. Hyracoidea
 Schlund s. Pharynx
 Schlundbogen 812
 Schlunddarm 828
 Schlundkonnektiv 428, 732

- Schlundring 773
 Schlundrohr s. Stomodaeum
 Schlundzahn 650, 650
 Schluflwespel s. Terebrantes
 Schlüsselbein s. Clavicula
 Schlüsselgel 673
 Schlüsselräuber 576
 Schlussgesellschaft s. Klimaxgesellschaft
 Schmalnasenaffen s. Catarrhini
 Schmeckborste 449f.
 Schmelz 798
 Schmelzfalte 798
 Schmelzorgan 797f., 797, 798, 828
 Schmelzschicht 797, 797
 Schmerzrezeptor 793
 Schmetterlinge s. Lepidoptera
 Schmetterlingshafte s. Neuroptera
 Schnabeligel s. *Tachyglossus*, *Zaglossus*
 Schnabelkerfe s. Hemiptera
 Schnabeltier s. *Ornithorhynchus*
 Schnecke s. Cochlea
 Schnecken s. Gastropoda
 Schneeschuhhase s. *Lepus*
 Schneegel s. *Limax*
 Schneidezahn s. Incisivus
 Schnelltransport
 – anterograder 391, 392
 – retrograder 392, 392
 Schnepfen s. unter Charadriiformes
 Schnurfüßer s. *Julus*
 Schnurwürmer s. Nemertini
 Schotté, O. 241
 Schreitvögel s. Ciconiiformes
 Schrillkante 498, 498
 Schrilleiste 498, 498
 Schrittmacher
 – circadianer 379, 506
 – neurogener 344
 Schulterblatt s. Scapula
 Schultergelenk 808
 Schultergürtel 808, 808
 Schuppen 792, 794, 830, 832, 835
 Schuppenbein s. Squamosum
 Schuppenechsen s. Lepidosauria
 Schuppenkriechtiere s. Squamata
 Schuppenpanzer 809
 Schuppenstruktur 740
 Schuppentiere s. Pholidota
 Schwämme s. Porifera
 Schwann-Zelle 390, 394, 401, 402, 433
 Schwänzeltanz 539
 Schwanzflosse 827
 Schwanzknospe 222, 228, 629
 Schwanzknospenstadium 228
 Schwanzlurche s. Caudata, s. Urodela
 Schwanzschlag 496, 497
 Schwanzwirbel 804, 837, 844
 Schwarze Witwe s. *Latrodectus*
 schwarzes Fieber s. Cala-Azar
 Schwarzkehlchen s. *Saxicola*
 Schwebereinrichtung 728
 Schwefelbakterien 315, 772
 Schwein s. *Sus*
 Schweine s. unter Artiodactyla
 Schweinebandwurm s. *Taenia*
 Schweiß 796f.
 Schweißdrüse 365, 557, 792, 795, 796, 845
 Schwellkörper 785
 Schweresinnesorgan 441, 443, 710, 730
 Schwertschwanz s. *Limulus*
 Schwertschwänze s. Xiphosura
 Schwesterchromatide 69
 Schwestergruppe 694, 697, 700, 716, 738f., 746, 778, 785, 831, 847f., 850
 Schwesterstrangaustausch 69, 885
 Schwestertaxon 665, 672, 885
 Schwimmbein 742, 746, 747, 753, 754, 765
 Schwimmbeutler s. Marsupialia
 Schwimmblase 333, 335f., 432, 829
 Schwimmglocke 708
 Schwimmmlarve 787
 Schwingkölbchen s. Haltere
 Schwungfeder 794
Scincus 834
 Sclera 458
Scolopendra 739, 757
 Scolopodialorgan 439
 Scolopidium 439f., 440, 886
 Scorpiones 333, 745, 745, 746, 747, 749
 Scramble competition 567
Scutigera 757
Scyliorhinus 827, 828
 Scyphomeduse 705
 Scyphozoa 701ff., 703, 706f.
 Second messenger 372, 373, 406
 Sedimentröhre 735
 Seeaal s. *Squalus*
 Seeanemone s. *Actinia*
 See-Elefant s. *Mirounga*
 Seegurke s. *Cucumaria*
 Seehase s. *Aplysia*
 Seeigel s. Echinoidea
 Seekatzen s. Holocephali
 Seekühe s. Sirenia
 Seelilien s. Crinoidea
 Seemaus s. *Aphrodita*
 Seeohr s. *Haliotis*
 Seepferdchen s. *Hippocampus*
 Seepocke s. *Balanus*
 Seescheiden s. Ascidiacea
 Seeskorpione s. Eurypterida
 Seesterne s. Asteroidea
 Seetaucher s. Gaviiformes
 Seeteufel s. *Lophius*
 Seewalzen s. Holothurioidea
 Segel s. Velum
 Segler s. Apodiformes
 Segmentidentität 285
 Segmentierung 716, 732, 734f., 741, 744, 790, 886
 – primäre 764
 – sekundäre 764, 764
 Segmentierungsgen 251, 254, 255, 256
 – Regulation 255
 – zygotisches 243
 Segmentpolaritätsgene 243, 254, 255, 256
 Segmenttheorie des Kopfes 813, 815
 Segregation 105, 106, 886
 – postmeiotische 116, 117
 Sehbahn 462, 464
 Sehen 504
 – photopisches 463
 – skopisches 464
 Sehsfarbstoff s. Rhodopsin
 Sehfeldpunkt 464, 465, 467
 Sehnen 478f.
 Sehnerv s. Nervus opticus
 Sehpigment s. Rhodopsin
 Sehschärfe s. Auflösungsvermögen, optisches
 Sehschwelle 559
 Sehzelle s. Photorezeptor
 Seide 548
 Seidenspinner s. *Bombyx*, s. *Antheraea*
Seiurocrinus 781
 Seitenarterie, opisthosomale 333
 Seitenauge 749
 Seitenfalte 232, 790, 791
 Seitenliniensystem 437, 441, 793, 807, 814, 847
 Seitenplatte 226, 232, 713, 816, 886
 Seitenplattenmesoderm 228
 Sekret 796
 Sekretbildung 796
 Sekrethülle 734
 Sekretin 370, 375
 Sekretion 14, 331, 360f., 363, 796, 886
 Sekretionsorgan 363
 Sekretionsvesikel 13, 14, 324
 Sekretprotein 16, 18, 157, 158, 886
 Sekretrohre 735
 sekundäre Sinneszelle 449
 Sekundärkonsument 590
 Sekundärreaktion, Immunsystem 353
 Selachii 554, 622, 797, 812, 825, 827f., 827, 828, 847f., 857
 Selbst-Antigen 353
 Selbstinfektion 774
 Selbstmord 532f.
 Selbstspaltung 139, 140

- Selektion 522 f., 530, 532, 629, 636,
637 f., 640, 644 f., **886**
 – direkte 84
 – disruptive 641, 641
 – frequenzabhängige 642
 – gerichtete 638, 641, 641
 – künstliche 543
 – natürliche 530, 543, 632 ff., 639, 653
 – negative 354
 – positive 354
 – sexuelle s. sexuelle Selektion
 – stabilisierende 640 f., 641, 642
 Selektionismus 644
 Selektionsdruck 289, 493, 522, 526,
 542 f., 547 ff., 580, 638 f., 643 f., 650,
 652 ff., 655
 Selektionskoeffizient 638, 644
 Selektionstheorie 632 ff., **637 f.**
 – klonale 177, 178, 351
 selektive Barriere 8
 Selektorgen 284
 Selye-Stress-Syndrom 380
 Semaphorin 279
 semelpar **886**
 Semelpartie 569
 semikonservative Replikation 66, 67
 Semiletalität 166
 Semper-Zelle 456, 739
 sensible Phase 511 ff.
 Sensillen 740
 Sensillum **886**
 – campaniforme 439, 440
 – trichodeum 440
 Sensitivierung 515
 Sensitivität s. Lichtempfindlichkeit
 sensorisch **886**
 sensorische Filter **501**, 504
 sensorische Matrize 502, 512
 sensorischer Kern 816
 sensorisches Feld 420
 Sensory exploitation 504
 Separation 647
Sepia 724, 728 f., 729, 731
 Sepiafarbstoff 731
 Septalmuskel 703
 Septum 426, 546, 728, 776
 Sequenzierung, automatisierte 145
Serinus 512
 serös **886**
 Serosa 232, 233, 359, 835, **886**
 Serotonin 379, 416, 418
 – Struktur 405
 Serotonin-Rezeptor 416
 Serranidae 823
 Sertolizelle 201
 sessil 355, 387, 554, 556, 684, 694, 698,
 701, 707 f., 723, 731, 751, 775, 777 ff.,
 780 ff., 784 ff., 787, 789, **886**
 Seta 438, 439, 440, 740
 Sewall-Wright-Effekt 636
 Sex-Peptid 527
 Sexualapparat 824
 Sexualdimorphismus 199, 528, 529,
 627, 731, 736
 Sexualhormon 192, 195, 199, 371, 375 f.,
 377, 509, 821, 826
 Sexualität **184 f.**, 187, 643, 689, **886**
 Sexuallockstoff s. Sexualpheromon
 Sexualpheromon 382 ff., 385, 587
 Sexualverhalten 197, 384, 508, 509
 Sexualzyklus 376, 377
 sexuelle Prägung 513, 513
 sexuelle Selektion 383, **527 f.**, 530 f.,
 548, 627, 649 f., 652
 – interspezifische 527
 – intraspezifische 527
 sexueller Konflikt 525 f.
 Sibling species 646
 Sichelkralle 840
 Sichelzellanämie 92, 640 f., 641
 Siebbein s. Ethmoid
 Siebracheen 749
 Signal 14, 19, 56, 269, 285, 372, 420,
 502, 528, 546
 – artspezifisches 651
 – chemisches 369 f., 369
 – elektrisches 369, 369, 391, **394 f.**, 402
 – extrazelluläres 285
 – intrinsisches 425
 – membranständiges 269
 – primäres 371, 372, 373
 – sekundäres 372, 373
 Signalerkennungspartikel 16, 17
 Signalfunktion 547
 Signalgeber 793, 795
 Signalkaskade 19, 285, 370 f., 372, 373,
 406, 408, 432, 520, 521, 714
 – Apoptose 58
 – Ca²⁺-induzierte 409
 – cAMP 372, 406, 447
 – Decapentaplegic-Protein 286
 – *Drosophila*-Insulin-like-Peptide 291,
 292, 293
 – Glykogenabbau 372
 – G-Protein-Weg 406, 416
 – Inosit-1,4,5-triphosphat-Weg 372
 – Mesoderminduktion 274
 – Phosphodiesterase(PDE)-cGMP-Weg
 451
 – TOR-Kinase 291, 292, 293
 Signalmolekül 370, 411
 Signalpeptid 16, 17, 29
 Signalpeptidase 16, 17
 Signalsequenz 16, 32
 Signalsubstanz 281, 290
 Signalsystem 538, 539
 Signaltransduktion 19
 – intrazelluläre 371
 Signalübertragung 268, 269, **284**, 286,
372
 – Regulation 286
 Signalwirkung, Pheromon 382, 383
 Silben-Pausen-Verhältnis 502
 Silberameise s. *Cataglyphis*
 Silberfischchen s. *Lepisma*
 Silberliniensystem 486
 Silencer 153 f., **886**
 Silikatskelett 675, 694, 698
 Siluriformes 829
Silurus 829
 Simii 426, 851
 Simpson, G. G. 634
 Simpson-Diversitätsindex 589, 589
Simulium 774
Sinanthropus 662
 Singammer s. *Melospiza*
 Singvögel s. Oscines
 Sinnesborsten s. Sensillen
 Sinnesmodalität 435
 Sinnessysteme 436 ff.
 Sinneszelle 391, 432 f., 442, 443, 444,
 704, 704, 710, 740
 – Adaptation 434, 437
 Sinneszellmembran 433
Sinodelphys 848
Sinornis 841 f.
 Sinus
 – urogenitalis 825, 825
 – venosus 629, 790, 791, 816, 817, 817,
 819
 Sinusknoten 344
 Siphon 416, 417, 728, 729
 Siphonaptera 765, 767, 769
 Siphonophora 341, 701, 707, 708
 Sipunculida 339, 714, 715, 723, 856
 Sirenia 796, 808, 843, 848, 850
 Sirius-Passet-Fauna 618
 Sitter-Verhalten 545
 situs inversus 275
 Sitzbein s. Ischium
 Six-Genfamilie 290
 Skara 752
 Skelett 229, 305, **482**, 483, **800**, 803,
 827, 829
 – *Archaeopteryx* 616, 617
 – Aves 616, 837
 – Echinodermata 782
 – Extremität 612, 804 f., 805, 806
 – Madreporaria 708
 – Porifera 698
 – Radiolaria 694
 Skelettnadel s. Spicula
 Skelettplatte 782, 783, 784
 Skink s. *Scincus*

- Skinner, B. 516
 Skinner-Box 516
 Sklera 631
 Sklerit 698, 699, 708, 739, 740, 764, 781 f.
 Skleroblast 701, 802
 Sklerocyt 698, 699, 781
 Skleroprotein 698, 800
 Skleroseptum 708
 Sklerotin 739
 Sklerotisierung 382, 739, 740, 742, 744 f., 754, 764, **886**
 Sklerotom 231, 802, 814, **886**
 Skolex 717, 721, 722
 Skorbut 323
 Skorpione s. Scorpiones
 Skorpionsfliege s. *Hylobittacus*
 skotopisch **886**
 skotopisches System 459
 Slit 279
 Sluggish cell 463
 small-interfering-RNA (= siRNA) s. RNA, small-interfering (= siRNA)
 small-nuclear-RNA (= snRNA) s. RNA, small-nuclear
 SNARE-Komplex 404
 SNARE-Proteine 14, 404
 Sockelzelle s. tormogene Zelle
 Sohlengang 849
Solaster 778
 Soldat, Kaste 537
Solenobia 188
 Solenogastres 724, 724, 726, 854
 solenoglyph 834
 Solenoid 39, **886**
 Solifugae 745 f., 745
 solitär 531, 535, 539, 542, 775, 777, 787, **886**
 Sollwert 365
 Solnhofener Plattenkalk 615
 Solutréen-Kultur 668
 Soma **886**
 – Körperzellen 189 f., 299, 689
 – Neuron 389, 390, 391, 392, 393
Somateria 547
 somatisch **886**
 somatische Rekombination s. Rekombination, mitotische
 somatische Zelle 172, 191, 216, 821
 somatischer Kern s. Makronucleus
 somatisches Blatt s. Somatopleura
 Somatocoel 780, 780
 Somatoliberin 376
 somatomotorische Region 815
 Somatopleura 226, 231, 802, **886**
 somatosensorische Region 815
 Somatostatin 376
 Somatotropin 167, 374
 Somazone 409
 Somit 222, 226, 231, 232, 629, 713, 802, 803, 813, 816, 821, **886**
 Somitenmesoderm 228
 Somitenstadium 222
 Somitenstiel 802, 819
 Sommergoldhähnchen s. *Regulus*
 Sonarprinzip 431, 445
 Sonic-Hedgehog-Protein 281
 Sonnenazimut 510, 510, 538
 Sonnengeflecht s. Ganglion coeliacum
 Sonnenkompass 510
 Sonnenrallen s. unter Gruiformes
 Sonnenstern s. *Solaster*
 Sonnenstrahlung 305, 364, 591, 592, 593
 Sonnentierchen s. Heliozoa
 Soricidae 319, 320, 483, 849
 Sortiersignal 32
 Sozialparasitismus 584, 585
 Sozial-Signal 385
 Sozialverband 535 ff.
 Sozialverhalten 426, **531** f.
 Sozietät 538 ff., 541 f., 658
Spadella 778
 Spaltbein 745, 753 f., 753, 762, 765
 Spaltsinnesorgan s. Iyraformes Organ
 spannungsabhängiger Ionenkanal 357, 393, 399, 400, 408
 Spannungssensor 400
 Sparidae 823
 Spatenfußkröte s. *Scaphiopus*
 Spechte s. Piciformes
 Species flock 650
 Speiche s. Radius, Extremität
 Speicheldrüse 40, 41, 157 f., 326, 327, 427, 725
 Speichelfluss 515
 Speichelrohr 762, 763
 Speicherfett 318
 Speicherzelle 788
 Speiseröhre s. Oesophagus
 Spektralempfindlichkeit 459, 460, 461
 Spektralverteilung 558
Speleonectes 753
 Spemann, H. 241, 271
 Spemann-Organisator 274
 Spencer, H. 638
 Sperlingsvögel s. Passeriformes
 Spermarezeptor 211
 Spermatheca 773
 Spermatide 200, **886**
 Spermatoocyte 200, **886**
 Spermatozytogenese **199**, 200, 201, **202**, **886**
 Spermatoxonium 200, 822, **886**
 Spermatoxore 528, 748
Spermestes 547
 Spermischwanz 527
 Spermiogenese 199, 375
 Spermium 186, 199 f., 202, 485, 700, 771, 822 ff., 825, **886**
 – Aufbau 201, 202
 Speziation **886** s. Artbildung
 Spezies 551 f., 599, 632, 636, **645** ff., 649, 652, 671, 673, 767, **887**
 – ökologisch äquivalente 563
 – polytypische 646
 – sympatrische 573
Sphaeroeca 694 f.
 S-Phase induzierender Faktor 55
 Sphecidae 516, 535
 Sphenisciformes 836, 838
Sphenodon 834
 Sphinkter 347
 Spicula 698, 699, 700, 771
 Spiegelaug 454, 630, 631
 Spiegelneuron 667
 Spieltheorie 523
 Spike **887** s. Nervenimpuls
 Spinale 803
 Spinalganglion 229 f., 421, 802, 815
 Spinalnerven 791, 802, 813, 815
 Spindel 48 f., **887**
 Spindelfaser 416, 418
 Spindelgift 24
 Spindelpol 24
 Spine s. Dornfortsatz
 Spinnen s. Araneae
 Spinnenassel s. *Scutigera*
 Spinnennetz 499, 525, 748, 749
 Spinnentiere s. Chelicerata
 Spinnentiere i. e. S. s. Arachnida
 Spinnmilbe s. *Tetranychus*, s. *Eotetranychus*
 Spinnwarze 745, 747, 747, 749, 765
 Spiraculum 809, 812, 813, 828, 830
 Spiraldarm 828
 Spiralfalte 828
 Spiralfurchung 220, 716, 716, 724, 736, 771
 Spinalganglion 444
 Spiralia 711 f., 714, 716, 776
Spirochaeta 770
 Spirochaeten 486, 676, 679
Spirostomum 684
Spirotrichonympha 679, 679
 Spitzhörnchen s. Scandentia, s. *Tupaia*
 Spitzmäuse s. Soricidae
 splanchnische Blatt s. Splanchnopleura
 Splanchnocranium s. Viscerocranium
 Splanchnopleura 226, 231, 802, **887**
 Spleißen 77, 138, **887**
 – alternatives 139, 163, 354
 – differentielles 197
 – Mechanismus 138, 139

- Spleißstelle 139
 Spliceosom 139, **887**
 Split-brain-Patient 424
 Spongia 698
 Spongilla 698
 Spongin 698
 Spongiom 688, 689
 Spontanrate 88
 Spore 112, 170, 693
 – Apicomplexa 684
 Sporentiere s. Sporozoa
 Sporenträger 693
 Sporocyste 717, 720, 722
 Sporocyte 583
 Sporogonie 583, 683, **684, 887**
 Sporozoa 183, 676 ff., 678, 682
 Sporozoit 682, 683, 684
 Spracherkennung 421
 Sprachproduktion 421
 Sprachvermögen 667
 Sprachzentrum 421, 668
 Springflug 839
 Springschwänze s. Collembola
 Springspinne s. *Salticus*
 Spritzloch s. Spiraculum
 Spritzwasserzone s. Supralitoral
 Spritzwürmer s. Sipunculida
 Sprosser s. *Luscinia*
 Sprossungszone 737, 737
 Sprungapparat, Apterygoten 758, 761, 766
 Sprunggabel s. Furca
 Spulwurm s. *Ascaris*
 Spurpheromon 382
 Squalus 797, 827
 Squamata 672, 834, 834, 835, 855
 Squamosum 614, 615, 810, 811, 812, 835, 844
 Squilla 751
 SR-System s. Longitudinalsistem
 Staatsquallen s. Siphonophora
 Stäbchen 433, **450** f., 450, 451, 458, 459, 462 ff.
 Stabheuschrecken s. Plasmotodea
 Stabilität, Ökosystem 598
 Stachel 782, 783
 Stachelhäuter s. Echinodermata
 Stachelrüssler s. Kinorhyncha
 Stachelschweine s. unter Rodentia
 Stachelwespen s. Aculeata
 Stahl, F. 66
 Stamm 654, 674
 Stammart 672, 673
 Stammbaum 603, 604, 633, 634, 669, 716
 – molekulare Rekonstruktion 609
 Stammesgeschichte s. Phylogenie
 Stammzelle 204, 261
 – multipotente 350
 Stammzellteilung 239, 268
 Standardbedingung 306
 Standing crop 590
 Stapes 443, 444, 811, 812 f., 813
 Staphylinidae 585
 Star s. *Sturnus*
 Stasis 653
 Stato-acusticus s. Nervus stato-acusticus
 Staboblast 700
 Statocyste 261, 704, 709, 710, 710, 725, 788
 Statolith 441, 443, 705, 710
 Statorezeptor 790
 Staubläuse s. Psocoptera
 Steady state 307
 Stechapparat 769
 Stechborste 763
 Stechmücken s. Culicidae
 Stegocephalia 832, 833
 Stegodyphus 525, 748
 Stegosaurus 839
 Steigbügel s. Stapes
 Steinfliegen s. Plecoptera
 Steinkanal 780, 783
 Steinkorallen s. Madreporaria
 Steinläufer s. *Lithobius*
 Steißbein s. Os coccygis
 Steißhühner s. Tinamiformes
 Stellarganglion 396
 Stellglied 365
 Stellknorpel s. Cartilago aryaenoidea
 Stelzenrallen s. unter Gruiformes
 stenohalin 561
 stenök 561, **887**
 stenomotisch 357, 561
 Stenostomum 183
 Stenotele s. Penetrante
 stenotherm 561
 Stentor 684
 Sterberate s. Mortalität
 Stereocilium 707
 Stereom 779, 782
Stereomyxa 691
 Stereovilli 436, 437, 437, 441, 444, 445, 710, **887**
 Sterilität 484, 532, 541 f.
 Sterilitätsmutation 267
 Sterkfontein 662
Sterna 839
 Sternaldrüse 382
 Sternit 757, 764, 764
 Sternmull s. *Condylura*
 Sternorrhyncha 767
 Sternum 616, 764, 804, 808, 832, 837, 844
 Sternzelle 412
 Steroid 9, 156, 157, 322, 370
 Steroidhormon 156 f., 322, 373 f., 382
 Steuerfeder 794
 Stichling s. *Gasterosteus*
 Stickoxid 405, 409
 Stickstoff 338
 – Kreislauf 596 f., 597
 – Stoffwechsel 688
 Stielaugenfliege s. *Cyrtodiopsis*
 Stierhai s. *Carcharhinus*
 Stigma 337, 557, 680, 757, 759, 759, 760, 764, **887**
 Stiletapparat 706, 707
 Stilettkapsel s. Penetrante
 Stinkschwamm s. *Spongilla*
 Stipes 763
 Stirn 665
 Stirnbein s. Frontale
 Stockbildung 183, 707, 775, 777, 787
 Stoffkreislauf 595 f.
 Stoffwechsel 1, 303, 316, 322, 337
 – aerober 591, 773
 – anabolischer 312
 – anaerober 313
 – katabolischer 312
 Stolo 788
 Stomatopoda 751, 754, 755
 Stomochord 784, 785
 Stomodaeum 225, 231, 702, 703, 709, 710, 740
 Stopcodon 73, 82, 103
 Stoppuhrneuron 446
 Stör s. *Acipenser*
 Störche s. Ciconiiformes
 Stoßzahn 799
 Strahlenbelastung 88
 Strahlenflosser s. Actinopterygii
 Strahlentierchen s. Radiolaria
 Strahlungsleistung, solare 557, 558, 559
 Strandfloh s. *Talitrus*
 Strandkrabbe s. *Carcinus*
 Strandschnecke s. *Littorina*
 Strategie, evolutionär stabile 522 f., 525
 Stratum
 – compactum 793
 – corneum 793, 793, **794**, 835
 – germinativum 793, 793, 796, 797
 – spongiosum 793
 Strauß s. *Struthio*
 Strauße s. Struthioniformes
 Streckaktivierung 480
 Streckrezeptor 505
 Streifenbildung, *evenskipped* 256, 257, 258
 Streifengans s. *Anser*
 Strepsiptera 765
 Strepsirrhini 624, 851, 852
 Streptoneurie 727, 728, **730**
 Stress 380

- Stressfaser 21, 487
 Stress-Resistenz 301
 Stria vascularis 444
 Strickleiternnervensystem 427 f.
 Stridulation 440, 547
 Strigiformes 423, 836, 838
 Strix 839
 Strobilation 707
 Stromatolith 657
 Strömungsdetektion 441, 559
 Strömungssinnesorgan 441
 Strontiumsulfat 694
 Strophantin 356
 Strudelapparat 777
 Strudelwürmer s. Turbellaria
 Strudler 556, 789
 Strudler-Hypothese 785 f.
 Struggle for existence 549, 573, 633
 Strukturmutation 95, 96, 98, 113, 606
 Struthio 358, 841 f., 842
 Struthioniformes 826, 836, 838, 842
 Stubenfliege s. Musca
 Stummelfüßer s. Onychophora
 Sturmvögel s. Procellariiformes
 Sturnus 512
 Sturtevant, A. 61, 97, 107, 110
 Stützbörste 733, 735
 Stützfaden 748, 749
 Stützgewebe 800, 801
 Stützlamelle 702
 Styela 214, 215, 265
 Stylonychia 684 f., 685
 Stylopodium 805
 Stylus 759, 761 f.
 Subcutis 793, 802
 Subiculum 517, 518
 Subintestinalganglion 730
 Subitanei 723
 Sublitoral 554
 Submentum 763
 Submucosa 329
 Suboesophagealganglion 428, 585, 760, 761
 Suboscines 836
 Subsong 511, 512
 Subspezies 627, 646 f., 647, 652
 Substanz P 403
 Substitutionsrate 605, 608
 Substitutionssaturierung 609
 Substratfresser 731
 Substratketten-Phosphorylierung 308, 308, 310
 Substratschall 432, 440
 subsynaptische Membran 403, 404, 407
 Subumbrella 703
 Succinat 313
 Suchareal 567
 Sucrase 327
 Suctoria 684, 686 f.
 Südafrikanischer Gepard s. *Acinonyx*
 Südamerikanische Messerfische s. Gymnotidae
 Südamerikanischer Nachtaffe s. *Aotus*
 Sukzession 597 f.
 Sulcus
 – centralis 421
 – lateralis 421
 – limitans 815
 Sulfat 555
 Sulfid 555, 772
 Sulfid 555
 Sumpfedeckelschnecke s. *Viviparus*
 Sumpfschildkröte s. *Emys*
 Sunbird s. *Cinnyris*
 Superorganismus 535, 538, 658
 Superpositionsauge 453, 456
 Suppenschildkröte s. *Chelonia*
 Suppression 103, 887
 Suppressorgen 103
 suprachiasmatischer Kern 373, 505, 506
 Supraintestinalganglion 730
 Supralitoral 554
 Supraoccipitale 811
 Sus 318, 721, 774, 806
 Suspensionsfresser 556, 730, 775, 787, 807, 850
 Süßgewässer s. Ökosystem, limnisches
 Süßwasser 357, 461, 554, 554, 680, 688, 692, 831
 Süßwasserpolyp s. *Hydra*
 Süßwasserschwamm s. *Ephydatia*
 Sutton, H. 61
 Swartkrans 662
 Sycon 698
 Sycon-Typ 699
 Syllis 735
 Sylvia 499, 500, 501, 522
 Symbiose 315, 490, 551, 577, 586 ff., 679, 850, 887
 Symbranchus 336
 Sympathicus 370, 375, 379, 380, 405, 410, 426, 427, 490
 Sympathicus-Nebennierenmark-System 380
 Sympathikusfaser 815
 Sympathikusganglion 815
 sympatrisch 562, 573, 576, 647 f., 649, 651, 665, 887
 Symphyla 757, 759
 Symphyta 767
 Symplectoteuthis 490
 Symplesiomorphie 603, 603, 604, 672, 700, 743, 847, 887
 Symport 10, 329, 356
 Synapomorphie 603, 603, 604, 672, 716, 744, 757, 758, 790, 851, 887
 Synapse 369, 390, 390, 392, 403, 405, 407, 414 f., 464, 466, 514, 519, 887
 – chemische 28, 402, 403, 408, 463, 496
 – elektrische 28, 402, 403, 463 f., 496
 – Funktion 404
 – Hebbsche 519
 – neuromuskuläre 402, 407, 474
 Synapsenmodifikation, strukturelle 520
 Synapsenmodulation 404, 408, 415, 463
 Synapsenverstärkung 520
 Synapsida 834 f., 835, 843, 845
 synaptischer Spalt 402, 403, 404, 407
 Synaptobrevin 404
 Synaptogenese 410, 414
 – assoziative 415
 Synaptonemalkomplex 51, 52, 887
 Synaptotagmin 404
 synchron 485
 synchrone Flugmuskulatur 481
 Syncilium 685
 Syncranium 809
 Syncytium 189 f., 221, 344, 480, 718, 719, 771, 887
 – elektrisches 482
 synergetisch 887
 Synergisten 887
 Synökologie 551, 887
 Synsacrum 804, 837, 842
 Syntaxin 404
 Synthetische Theorie, Evolutionsbiologie 634
 Systematik 671, 673 f., 694, 756, 887
 – Altweltaffen 659
 – Arthropoda 737, 738
 – Aves 838, 839
 – Bilateria 712, 714, 715, 716
 – biologische 672
 – Chelicerata 745
 – Chordata 785, 786
 – Cnidaria 708
 – Craniota 807
 – Crustacea 751
 – Dinosauria 839
 – *Drosophila* 627
 – Eukaryoten 678, 679
 – Insecta 758
 – klassische 659, 672, 674
 – Mammalia 843, 847
 – Metazoa 697
 – molekulare 609
 – Mollusca 724
 – phylogenetische 601, 603, 603, 671 ff., 674
 – Placentalia 848
 – Plathelminthes 717

- Primates 660, 851
 - Sauropsida 834
 - Tentaculata 776
 - Systemmutation 654
 - Systole 343, 345, 345, **887**
- T**
- Tabun-Höhle 665
 - Tachinidae 581
 - Tachyglossus* 843, 847f.
 - Taenia* 717
 - Entwicklung 721
 - Taenidium 337, 337
 - Taeniopygia* 513, 527
 - Tageslänge 167
 - Tagesperiodik 505, 506, 507
 - Tagmata 733 f., 737, 740 f., 752
 - Tag-Nacht-Wechsel 507
 - Talgdrüse 795, 796
 - Talin 21
 - Talitrus* 751
 - Talonid 846, 846
 - Talpa* 563, 806, 808
 - Talpidae 849
 - Tandemduplikation 96, 97
 - Tangentialbrücke 484
 - Tanzfliege s. *Empis*
 - Tanzfliegen s. Empididae
 - Tanzkommunikation, *Apis* 538 f., 539
 - Tapetum 631
 - Tapir s. *Tapirus*
 - Tapire s. unter Perissodactyla
 - Tapirus* 805, 806
 - Tardigrada 559, 559, 738, **743**, 743, 854
 - Tarsalglied 742
 - Tarsalia 805, 806, 832, 837
 - Tarsiidae 539, 851
 - Tarsiiformes 851
 - Tarsipes* 656
 - Tarsius* 852
 - Tarsometatarsus 616, 628, 806, 837
 - Tarsus
 - Arthropoda 449, 742, 747, 759, 760, 764, 769
 - Vertebrata 805
 - Tasmanischer Beutelwolf s. *Thylacinus*
 - Tastbein 746
 - Taster 739, 745, 754
 - Tastkörperchen 501, 502
 - Tastrezeptor 793
 - Tastschnauze 502
 - Tastsinnesorgan 432
 - TATA-Box 137, 138, 153
 - Tatum, E. 72
 - Taube s. *Columba*
 - Tauben s. Columbiformes
 - Tauben-Falken-Modell 523
 - Taufliegen s. Drosophilidae
 - Taug 662
 - Taurin 586
 - Tausendfüßler s. Myriapoda
 - Taxis **887**
 - Taxol 24
 - Taxon 604, 659, 672 ff., **887**
 - Taxonomie **887**
 - T-Box 283
 - Tectum 412, 413, 414, 423
 - TE-Element 123
 - T-Effektorzelle 349
 - Tegmentum 421, 422, 423, 816
 - Tegument 718
 - Teichmuschel s. *Anodonta*
 - Teilharadia* 851
 - Teilungsspindel 48
 - Tektorialmembran 441, 443, 444
 - Tela chorioidea 422, 815
 - Telencephalon 408, 410, 420, 422, 423, 512, 628, 814, 828
 - Teleogryllus* 438, 497, 498, 651
 - Teleostei 554, 829, 831, 846f.
 - Akkommodation 455
 - Artenzahl 461, 857
 - Blutgefäßsystem 345, 345, 817, 818 f.
 - Branchialbogen 812
 - Brutfürsorge 531
 - Coriumverknöcherung 797
 - Eileiter 825
 - Elektrozeptror 442
 - embryonales Anhangsorgan 232 f., 232
 - Exkretion 360
 - Furchung 221
 - Gebiss 800
 - Gonade 823, 823
 - Herz 816 f., 816
 - Integument 793
 - Kiemen 231 f., 332, 332, 628
 - Leuchtorgan 490 f., 491
 - Linsenauge 653
 - Mittelohr 813
 - Osmoregulation 357, 358
 - Prolactin 371
 - Respiration 793
 - Synapse, elektrische 402
 - Telencephalon 423
 - Wirbel 804
 - Teloblast 228
 - teloblastisch 737, 737
 - Telomer 52, 142, 144, **887**
 - Telophase 47, 48
 - Telson 746, 747, 753
 - Temperatur 167, 199, 306, 364, 553, 559, 561, 596, 642
 - absolute 395
 - Temperaturrezeptor 793
 - Temperaturverteilung 554
 - Temporalcortex 421
 - Tenebrio* 682
 - Tenebrionidae 557
 - Tenrecidae 365, 849
 - Tenreks s. Tenrecidae
 - Tentaculata 714, 716, **775 f.**, 776, 779 f., 785, 854
 - Systematik 776
 - Tentakel 780
 - Annelida 732
 - Bryozoa 776
 - Cnidaria 702, 702, 703, 706
 - Ctenophora 709, 710
 - Echinodermata 779, 781 f.
 - Gastropoda 728
 - Mollusca 725, 726
 - Polychaeta 734, 734
 - Pterobranchia 784
 - Tentaculata 775 ff.
 - Tentakelapparat 775 f.
 - Tentakeltasche 709
 - Tentakelträger s. Lophophor
 - Tentorium 740, 761
 - Terebrantes 767
 - Terebratula* 775
 - Teredo* 327
 - Tergit 745, 757, 764, 764
 - Tergum 764
 - Terminalfilum 758
 - Terminalregion 390
 - Termiten s. Isoptera
 - Termitidae 537, 542
 - terrestrisch 556, 560, 731, 733, 739, 746, 751, 758, 768, 832 ff., 856, **887**
 - Territorialbildung 566, 567, 567
 - Territorialstoff 382
 - Territorialverhalten 567, 627
 - Testazelle s. Follikelzelle
 - Testis 374, 375, 719, 720, 771, 788, 820, 821 f., 822, 823, 827, 832, 844
 - induzierender Faktor 196
 - induzierendes Gen 195 f.
 - Testosteron 374, 375, 415, 507, 509, 513, 527
 - Testosteronrezeptor 508
 - Testudines s. Chelonia
 - Testudo* 834
 - Tetanus **887**
 - Tetanustoxin 392, 404
 - Tethya* 699
 - Tethys-Meer 623
 - Tetrabranchiata 622, 724, 729
 - Tetraconata s. Pancrustacea
 - Tetracyclin 32
 - Tetraethyl-ammonium 400
 - Tetrahydrofolsäure 323
 - Tetrahymena* 139 f.

- rDNA 144
- Tetrajodthyronin 374
- Tetramastigota 678, 679
- Tetranychus* 750
- Tetraploidisierung 787
- Tetrapoda 612, 613, 628, 673, 786, 798, 803, 804 f., 808, 809, 812, 818 f., 830 ff., 833, 835, 855
- Tetrodon* 400
- Tetrodotoxin (= TTX) 400, 414
- Tetragonioidea 767
- Teufelsrochen s. *Manta*
- Texas-Fieber 682, 750
- Textularia* 690
- Teydefink s. *Fringilla*
- Thalamus 423, 512
- Thaliacea 188, 787, 789
- Thalonid 846
- Thaumatococcus 449
- thecogene Zelle 270, 440, 448, 740
- Thekamöbe 692
- T-Helferzelle 124, 350, 352, 353
- Therapoda 615, 839
- Therapsida 614, 615, 624, 845
- Theria 843, 846, 847
- Thermokline 554, 554
- Thermokonformer 363, 363
- Thermomosaik 364, 364, 561
- thermoneutraler Bereich 363
- thermophil 676
- Thermoregulation 363 f., 365, 560, 792, 795, 797, 840
 - physiologische 365
 - verhaltensgesteuerte 364
- Thermoregulator 363, 363
- Thermosensor 431
- Theropoda 840
- Theta-Struktur 68
- Thiamin 323
- Thiamin-di-phosphat 323
- Third messenger 372, 373
- Thoracomer 752
- Thoracopod 752, 753, 755, 756
- Thorakalextrimität 741, 756, 764
- Thorakalganglion 428, 497 f., 628
- Thorakalsegment 427, 739, 764
- Thorakalskelett 764
- Thorakaltemperatur 365
- Thorakalwirbel 804, 844
- Thorax **888**
 - Arthropoda 365, 481, 739, 740 f., 741, 744, 745, 752, 752, 759, 760, 761
 - Vertebrata 804
- Thrombocyt 349, 350
- Thylacinus* 656
- Thymidin-Dimer 88, 90, 596
- Thymidinkinase 133
- Thymin 64
- Thymus 348 ff.
- Thyreoidea 231, 374, 378, 788, 826
- Thyreoliberin 376
- thyreotropes Hormon s. Thyrotropin
- Thyroidhormon-responsives-Element 157
- Thyrotropin 374, 379
- Thyroxin 236, 237, 311, 370, 374, 378, 788
- Thysanoptera 767
- Tibia
 - Arthropoda 742, 747, 759, 760, 764, 769
 - Vertebrata 614, 628, 805, 806, 837
- Tibiale 805, 837
- Tibialfortsatz 769
- Tibiotarsus 616, 628, 759, 806, 837
- Tide 554
- Tiefenschärfe 455
- Tiefsee 554 f.
- Tiefseevulkanismus 555
- Tierläuse s. Phthiraptera
- Tierstamm s. Stamm
- Tierstock 183
- Tiger s. *Panthera*
- Tight junction 7, **26**, 27, 329, 359, 393, **888**
- Tilapia* 561
- Tinamiformes 836, 838, 842
- Tintenbeutel 729, 731
- Tintenfische s. Cephalopoda
- Tintenschnecken s. Cephalopoda
- Tip link 436, 437
- Tipula* 481
- Tit for Tat 523
- Titanichthys* 807
- Titinfilament 471, 473
- T-Kanal 474
- T-Lymphocyt s. T-Zelle
- T-Membran-Protein 474
- Tochterblase 722
- Tocopherol 323
- Tod 299 f., 302, 704
- Tokophrya* 684
- Toleranzbereich 560, 562
- Tollwut-Virus 392
- Tölpel s. unter Pelecaniformes
- Tomocerus* 758
- Tomopteris* 731
- tonisch 477, 478, 496, **888**
- Tönnchen 743
- Tonotopie 443
- Töpfervogel s. unter Suboscines
- Topfwürmer s. Enchytraeidae
- TOR-Kinase 290, 293
- tormogene Zelle 270, 440, 448, 740
- Tornaria-Larve 785, 786
- Torpedo* 488, 827
- Torpor 319, 320, 365, 832, **888**
- Torros Menalla 662
- Totenstarre 476
- Totipotenz 183, 190, 191, 212, 261 f., **263 f.**, 294, 299, 698, 700, **888**
- Toxicyste 684, 686
- Toxine **888**
- Toxoplasma* 682
- Toxoplasmose 682
- Trabekel 817
- Trachea 326, 427, 837, 844, **888**
- Trachealknorpel 811
- Tracheata 337, 738, 742, 752, 759, 760, 761
- Tracheen 333, **337 f.**, 337, 557, 655, 737, 739, 743, **758 f.**, 760, 765, **888**
- Tracheenkiemen 338, 768
- Tracheenstigma 747
- Tracheole 337
- Trachypenaeus* 755
- Tractus hypothalamo-hypophysaeus 373
- Trägerprotein 10, 356
- Tragzeit 847 f.
- Trailer 137
- Trakt 409, 466, 814
- Tränenbein s. Lacrimale
- Transdetermination 296, 297, **888**
- Transdifferenzierung 298, **888**
- Transducin 451
- Transduktion **119**, 120, 432, **888**
- transfer-RNA s. RNA, transfer
- Transformation 62, **125 f.**, 127, 128 f., 131, 179, **888**
 - gezielte 133
 - homeotische 257, 260
 - synthetisches Gen 134
- Transforming-Growth-Factor- β 274
- transgene Maus 127, 195 f., 354, 546
- Trans-Golgi-Netzwerk 13, 18
- Transition 90, 91, **888**
- Transkript, proteincodierendes 146
- Transkription 59, 72, **74 f.**, 137, 164, 286, **888**
 - Regulation **151**, 154
- Transkriptionsaktivator 254
- Transkriptionseinheit 76
- Transkriptionsfaktor 154, 289, 520
 - Bicoid 251 ff., 255, 256, 257, 267 f., 268
 - Bindungsstellen 258
 - Catenin 273, 274
 - Caudal 254, 255, 256, 268, 268
 - DNA-Bindungsmotiv 152, 153
 - Dorsal 253 f.
 - Foxo 292, 292, 300
 - Gal4-Protein 288, 288
 - Hitzeschock 159
 - Mad/Med-Komplex 286, 286, 287

- morphogenetischer Gradient 251 ff.
- Pax-Protein 287, 632
- Signalübertragung 269, 285, 286
- Sry-Protein 196
- Tbx-Protein 283, 284
- Zinkfinger 152, 197, 216
- Transkriptionskomplex 76, 154, 158
- rRNA 159
- Transkriptom 162
- Translation 16, 17, 59, 72, 78, **80** ff., 135, 137, 163, 164, **888**
- Translationsinhibitor 82
- Translokation 96, 98 f., 98, **888**
- Translokationskanal 17
- Transmitter **888** s. Neurotransmitter
- Transpiration 556, 560
- Transplantation 355
- Transplantationsexperiment 230, 235, 236, 241, 267, 271 f., 273
- Flügelknospe 281, 283
- heterotopes 265
- homotopes 265
- Imaginalscheibe 296
- Imaginalscheiben 297
- serielle 296, 297
- Transport 307
- aktiver 329, 356
- intrazellulärer 13, 25
- passiver 329, 356
- Transportkosten 320, 479
- Transportprotein 339
- Transposition 96, **99**, **120**, 122, **888**
- Transposon 87, 92, 99, 120, **121** f., 143
- Transversalsystem (T-System) 472 f., 474
- Transversion 90, 91, **888**
- Trappen s. unter Gruiformes
- Trehalose 318, 329
- Treibhauseffekt 595
- Trematoda 672, 717 f., 717, 720, 721 f.
- Trematomus* 559
- Trematops* 833
- Tretmühlen-Mechanismus (= Treadmill) 22, 24, 487
- Triade 473, 474
- Triatoma* 681, 770
- Triblastie 718
- tribosphenisch 846 f., 846, **888**
- Triceratops* 839
- Trichine s. *Trichinella*
- Trichinella* 313, 770, 774
- Trichobothrium 439, 749
- Trichocyste 675, 684, 685, 686, 686
- trichogene Zelle 270, 440, 448, 740
- Trichom 740
- Trichomonadida 679
- Trichomonas* 678, 679, 679
- Trichoniscus* 188
- Trichoplax* 696, 696, 700
- Trichoptera 767
- Trichromasie 459 f., 666
- Trichter 729, 731
- Trichterspinne s. *Agelena*
- Trichuris* 770, 774
- Tricladida 717, 717, 718, 719
- Triele s. unter Charadriiformes
- Trigeminus s. Nervus trigeminus
- Trigger 433
- Trigonid 846, 846
- Trijodthyronin 237, 374
- Trilobita **744** ff. 744, 745, 775
- Trimerie 776, 784
- Triops* 559, 751
- Tripedalia 260
- Triplet-Code 73
- Triplet-Molekülkomplex 352, 352
- Triplikation 97
- Triploblast 227, 696, 697, 708
- Triploblastie 618, 711, 718
- triploblastisch **888**
- Triploidie 102, **888**
- Triskelion 12
- Trisomie 100 f., **888**
- Tritocerebralsegment 737, 741, 760 f.
- Tritocerebrum 428, 628, 741, 744, 760
- Tritonia* 495 f., 496
- Triturus* 228, 273, 371, 832
- Neuralleiste 230
- Regeneration 295
- Trochanter 742, 759, 760, 764
- Trochilidae 319, 320, 563
- Trochlearis s. Nervus trochlearis
- Trochophora-Larve 234, 556, 716, 736, 737
- Trochozoa 714
- Trommelfell s. Tympanum
- Trompetentierchen s. *Stentor*
- Trophieniveau 536, 590, 593, 617, **889**
- Trophiestruktur, Ökosystem 590
- Trophoblast 223, 224, 276, 848, **889**
- Trophosom 555
- Trophozooid 707, 708
- Tropikvögel s. unter Pelecaniformes
- Tropomyosin 472, 473, 474
- Troponin 472, 473, 474
- Truljalia* 527
- Truncus arteriosus 629, 816, 817 f.
- Trypanosoma* 183, 582, 677, 678, 681, 682, 770
- Trypanosoma-Form 681
- Trypanosomatidae 681
- Trypsin 326, 327, 473
- Trypsinogen 326
- 5-OH-Tryptamin s. Serotonin
- β -OH-Tryptamin 405
- Tschad 662
- Tschemak, E. 61
- Tsetse-Fliege s. *Glossina*
- Tuba pharyngotympanica* 813
- Tuberculum 803
- tuberöses Organ 442
- Tubifex* 331, 731
- Tubularia* 701
- Tubularkörper 433, 437 f., 440
- Tubulidentata 843, 848
- Tubuliduplett 484, 485
- Tubuli-Filament-Gerüst 686
- Tubulin 24 f., 275, 391, 484
- Dimer 22, 23
- Gen 142
- Tubulitriplett 485
- Tubulus
- Exkretionssystem
- - Annelida 361
- - Chordata 362, 363, 802, 820, 823
- Nesselkapsel, Cnidaria 706, 707
- Tukane s. unter Piciformes
- Tulerpeton* 612, 832
- Tumor 172, 392, **889**
- Tumornekrosefaktor 58
- Tumorsuppressor 292 f.
- Gen 56
- Tundra 552, 595
- TUNEL-Färbung 58
- Túngara-Frosch s. *Physalaemus*
- Tunica 343
- Tunicamycin 17
- Tunicata 332, 355, 785, 786, **787** ff., 807, 857
- Tunicin 787
- Tupaia* 380, 843
- Turakos s. Musophagiformes
- Turbatrix* 770
- Turbellaria 323, 630, 672, 673, 717 f., 717, 719, 732
- Turgeszenz 719, 770
- Turgor **889**
- Turner-Syndrom 101, 194 f.
- Ty-1-Element 122
- Tylopoda 328, 560
- Tympanalmembran 440
- Tympanalorgan 440
- Tympanicum 811, 813
- Tympanum 440, 444, 812, 813
- Typhlodromus* 580
- Typhus 770
- Tyrannen s. unter Suboscines
- Tyrannosaurus* 836
- Tyrosinkinase 412, 413, 414
- T-Zelle 124, 175, 349, 350, 354
- cytotoxische 350 f., 351, 352
- T-Zell-Induktion 354
- T-Zell-Rezeptor 175, 177, 350 ff., 414
- Struktur 175

U

Übelkeit s. Nausea
 Überaugenwulst 665
 Übergangsform 615
 Überlebenskurve 568, 569
 Überlebensstrategie 301
 Überträger s. Vektor
 Ubichinon 309, 311
 Ubiquitin 20
Uca 440, 502, 503, 651, 751
 Ulna 482, 612, 805, 806, 837
 Ulnare 805, 837
 ultimativer Faktor 495, 508, **889**
 Ultimobranchialkörper 374
 Ultrafiltration 343, 360, 362, 754, 785
 Ultraschall 431, 445
 – Echoortung 558, 620, 849
 ultraviolettes Licht s. UV-Licht
 Umsatzrate 594
 Umwelt 552, 580
 Umweltfaktor 87, 167, 181, 552, **553**,
 561 f., 646
 Umweltkapazität 570, 571
 Umweltvergiftung 315
 unbedingter Reiz 515
 undulierende Membran 677, 679, 681,
 685
 Undulipodien 484
 unequal Crossover 97
 ungeschlechtliche Fortpflanzung s. Fort-
 pflanzung, asexuelle
 Ungulata 483, 722, 796, 798, 805, 808,
 845, 849 f.
 uniforme Verteilung 566, 566
 Unio 724
 Uniport 10
 unisexuell 720
 United Nations Environment Program-
 me (= UNEP) 671
 Univarianzprinzip 459
 Unken s. *Bombina*
 unkonditionierter Reiz 515
 Unpaarhufer s. Perissodactyla
 Unterart s. Subspezies
 unterbrochenes Gleichgewicht
 (= punctuated equilibrium) 652
 Unterhaut s. Subcutis
 Unterkiefer, Cephalopoda 729
 Unterleibsschmerzen 323
 Unterlippe s. Labium
 Unterschlundganglion s. Suboesopha-
 gealganglion
 Uracil 64
Uraeginthus 652
 Uraha 662
 Uran-238-Methode 610
 Urdarm **889** s. Archenteron
 ureotelisch 360

Ureter 820, 820, 822, 823, 824
 Urethra 825
 uricotelisch 360
 Urin 360
 Urkeimzelle 200, 266, 267, **821**, 821,
889
 Urmesodermstreifen 737
 Urmesodermzelle 711, 736
 Urmund **889** s. Blastoporus
 Urochordata s. Tunicata
 Urodela (= Caudata) 294, 334, 379, 673,
 802, 818, 832, 857
 Urogenitalsystem 733, **819**, 823, 823
 Uroid 487
 Uropod 752, 753, 754
 Uropygi 745 f., 745
 Urozean 314
 Urpferdchen s. *Propalaeotherium*
 Urschnecke s. *Neopilina*
 Ursegment **889** s. Somit
 Ursidae 805
 Urvogel s. Archaeopteryx
 Uterinmilch 233
 Uterus 223, 374, 375, 377, 385, 719, 720,
 721, 722, 743, 771, 824
 – bicornis 825, 825
 – duplex 825, 825
 – simplex 825, 825
 Uterusdrüse 847
 Uterusepithel 848
Utetheisa 528
 UTP 75
 Utriculus 441, 443, 444
 UV-Licht 88, 90, 431, 558, 596, 642, 795
 Uvomorulin 224, 276, 277
 UV-Rezeptor 795

V

vagil **889**
 Vagina 721, 771, 824 f., 825
 Vagus s. Nervus vagus
 Vampirfledermaus s. *Desmodus*
Vannella 691
Varanus 834
 Variabilität
 – genetische 636 ff., 637, 642, 643 f.,
 664
 – Population 565
 Variation 657
 Vas deferens 719, 721, 743
 Vasokonstriktion 362
 Vasopressin 373, 374, 403
 Vasopressin-Rezeptor 546
 vegetativ **889**
 vegetativer Kern s. Makronucleus
 vegetativer Pol 205, 213, 215, 217, 218,
 219, 702, 711
 vegetatives Nervensystem 405, 410,
426 f., 427, 505
 Vektor 128, 582, 750, 769, **889**
 – BAC 131
 – Bakteriophage 131
 – Cosmid 131
 Vektorplasmid s. Plasmid
Veleva 701, 708
 Veliger-Larve 726
Velociraptor 839
 Velum 702, 703, 708, 726
 Vena 817
 – cardinalis 817, 819
 – cava 346, 817, 819
 – hepatica 346, 790, 819
 – portae 346, 819
 – pulmonalis 346, 347, 817
 – subintestinalis 790, 791, 819
 Vene 329, 343, 345, 347, 362, 741, 818,
819, 821, **889**
 Venole 343
 venös 347
 Ventilation 331, 336
 Ventilationstracheen 334, 338
 ventral **889**
 Ventralcirrus 735
 Ventraldrüse 773
 Ventralgefäß 732
 Ventralnerv 771, 772
 Ventraltubus 759
 Ventrikel
 – Gehirn 422
 – Herz 346, 629, 725, 728, 729, 816,
 817 f., 817
 Ventrikelseptum 818
 Verbreitung
 – allopatrische 576, 588
 – disjunkte 622
 – *Drosophila* 627
 – endemische 624 ff.
 – geographische 622
 – *Phylloscopus* 647
 – Ratitae 842
 – sympatrische 575, 588, 651
 Verbundganglion 428
 Verdauung **322**, 325, 850
 – extraintestinale 324, 744, 749, 773
 – extraorale 781
 – extrazelluläre 322, **324 f.**, 701, 703
 – intrazelluläre 322, **323 f.**, 699, 703
 – *Paramecium* 687
 Verdauungsenzyme 327
 Verdauungsepithel 718
 Verdauungsgewebe 719
 Verdauungstrakt 231, 324, **325**, 326,
 696, 850
 Verdauungszelle 703, 704
 Verdunstung 560, 592

- Vererbung
 – Cilienmuster 171
 – cytoplasmatische 170
 – extrachromosomale s. Vererbung, cytoplasmatische
 – geschlechtsbegrenzte 168
 – geschlechtsgekoppelte 168
 – mütterliche 170, 171
 – paternale 171
 Verhalten **493**, 495, 511, 522
 Verhaltensänderung 543 ff.
 verhaltensauslösender Reiz 515
 Verhaltensbiologie 495
 Verhaltensentwicklung **510 f.**, 545
 Verhaltensrevolution 543
 Verhaltensgenetik 543 ff., 546
 Verhaltensmutante 544 ff.
 Verhaltensökologie 521
 Verhaltensontogenie 509
 Verhaltensphylogenie 547
 Verhaltensphysiologie 495 ff.
 Verhaltensprogramm 511
 Verhaltensrepertoire 507, 509, 515, 730, 768
 Verhaltensselektion 544, 546
 Verhaltensstrategie 522 f.
 Verhülst, P.-F. 574
 Verlustmutation 133, 243 ff., 258
 Vermehrung 583
 – ungeschlechtliche 722
 – vegetative 722
Vernanimalcula 618
 Verproviantierung 516, 535
 Verschlusskontakt s. Tight junction
 Verspleißen **889** s. Spleißen
 Verstärker 433
 Vertebrata s. Craniota
 Verteilung s. Dispersion
 Verwandtschaftserkennung 535, 535
 Verwandtenprägung 514
 Verwandtenselektion 532 ff., 535, 541
 Verwandtschaftsgrad 533, 534, 535, 542
 Verzweigungshypothese 771
 Vesikel 7, 11, 23, 392, 687, **889**
 – endocytotischer 13
 – exocytotischer 13
 – synaptischer 391, 402 f., 404, 436
 Vesikeltransport 11, 15
Vespertilionidae 446
Vespidae 102, 535, 767
 Vestibulum 685
 v-FLIP-Gene 58
 Vibrationsperzeption 558
 Vibrationsrezeptor 439, 440
Vidua 651, 652
Viduinæ 528, 529, 651, 652
 Vielborster s. Polychaeta
 Vielfraßegel s. *Haemopsis*
 Vielteilung 183
 Vielzelligkeit 189, 276, 679
 – Ursprung 678
 Vierflügler 244
 Vierhügelregion s. Corpora quadrigemina
 Vierkiemer s. Tetrabranchiata
 Vimentin 26
 Vinculin 21
Vipera 834
Viperidae 834
Vipern s. *Viperidae*
 Virchow, R. 662
 Virion 123
 Viroid 3
 Virulenz 581
 Virus 3, **889**
 Visceralganglion 728, 729, 730, 730
 Visceralskelett 813
 Viscerocranium 808, 809, 810, 811, 812 ff.
 visceromotorische Region 815
 Visceropallium 725
 Visceropleura s. Splanchnopleura
 viscerosensorische Region 815
 Vitalismus **889**
 Vitamine 322, **323**, **889**
 Vitellarium s. Dotterstock
 Vitellocyt s. Dotterzelle
 Vitellogenin 203, 206, 382
 Vitellophage 221
 Vitrodentin 797, 797, 828
 Viviparie 824, 828, 836, 844, 847 f., **889**
Viviparus 724
 Vögel s. Aves
 Vogelei 824, 841, 841
 – Wasserverlust 841
 Vogelfeder s. Feder
 Vogellunge **333 f.**, 336
 Vogelmerkmal 616
 Vogelzug 499 ff., 500, 507, 839
 Vollmond 736
 Volterra, V. 574
 Volvente 706, 706
Volvox 189 f., 276, 695, 699
Vombatidae 656, 848
Vomer 810, 811, 812
 Vomeronasalorgan 384 f., 448
 Vorderdarm 325, 332, 365, 752, 776, 829
 Vorderextremität 806, 832
 Vorderhirn s. Telencephalon
 Vorderkiemer s. Prosobranchia
 Vorderlappen s. Adenohypophyse
 Vorhofgang s. Scala vestibuli
 Vorkammer s. Atrium
 Vorkern 210, 211, 223
 Vorläuferzelle 261, 350
 Vorniere s. Pronephros
 Vornierengang s. Wolffscher Gang
Vorticella 684, 685
 Vulva 240
- W**
- Wabenkröte s. *Pipa*
 Wach/Schlaf-Rhythmus 422
 Wachsschicht 739, 740
 Wachstum 290, 301
 – exponentielles 570, 571 f., 573
 – hyperexponentielles 572
 – logistisches 570, 571, 574
 – Weltbevölkerung 573, 573
 Wachstumsfaktor 19, 56, 414
 – epidemaler 56
 – glialer 295
 – Nerven 277, 279, 392, 414
 Wachstumsgleichung, logistische 574
 Wachstumshormon 301, 301, 371, 374
 Wachstumskegel 277, 278, 411, 413, 414
 Wachstumskegel-Rezeptor 413
 Wachstumskonus s. Wachstumskegel
 Wachstumskurve 570, 571, 573
 Wachstumsrate 573, 827, 845
 Wachtel s. *Coturnix*
 Wadenbein s. Fibula
 Wahrnehmungshypothese 504
 Waldfrosch s. *Rana*
 Waldkauz s. *Strix*
 Wale s. Cetacea
 Wallace, R. 633
 Wallacea 859
 Wallace-Linie 859
 Wal-Laus s. *Cyamus*
 Wal-Läuse s. *Cyamidae*
 Walnahrung 751
 Walzenspinnen s. Solifugae
 Wanderalbatros s. *Diomedea*
 Wanderheuschrecke s. *Locusta*, *Schistocerca*
 Wandermuschel s. *Dreissena*
 Wanderwelle 443 f., 445
 Wangenstachel 744
 Waran s. *Varanus*
 Wärme 305 f., 310 ff., 322, 364, 559, 592
 Wärmeauge 431
 Wärmeaustausch 560
 Wärmehaushalt, Atmosphäre 595
 Wärmekapazität 553
 Wärmerezeptor 365
 Wärmespeicherung 560, 560
Warramaba 508
 Warum-Fragen 495
 Was?-Bahn 462, 467
 Wasser 315, 331, 332, 364, **553 f.**, 553, 557 f.

- Wasserassel s. *Asellus*
 Wasserfloh s. *Daphnia*
 Wasserflöhe s. Cladocera
 Wasserkäfer s. *Dytiscus*
 Wasserkanal s. Aquaporine
 Wasserlunge 781
 Wasserökonomie 841
 Wasserresorption 362
 Wasserstoff-Ionenkonzentration s. pH-Wert
 Wasserstress 358
 Wasserstrom 359, 359
 Wassertemperatur 736
 Wassertransport 359, 362, 688
 Wasserverlust 333, 338, 358 f., 358, 557, 557, 560, 560, 841
 Wasserwanze s. *Notonecta*
 Watson, J. 63, 65, 72
 Wattkrebs s. *Corophium*
 Watvögel s. Charadriiformes
 Weberameise s. *Oecophylla*
 Weber-Apparat 432
 Weberknechte s. Opiliones
 Webervögel s. Ploceidae
 Webspinnen s. Araneae
 Wegschnecke s. *Arion*
 Wehrpolyp s. Nematoozoid
 Weichtiere s. Mollusca
 Weidegänger 578
 Weidenreich, F. 662
 Weinberg, W. 635
 Weinbergschnecke s. *Helix*
 Weismann, A. 263
 weiße Substanz 409, 421, 422, 815
 Weißer Hai s. *Carcharodon*
 Wellhornschnecke s. *Buccinum*
 Wels s. *Silurus*
 Welsartige s. Siluriformes
 Weltbevölkerung 572 f., 573
 Wenigborster s. Oligochaeta
 Wenigfüßer s. Paupoda
 Werbegesang 498
 Werkzeuggebrauch 625, 662 f., 667, **668**
 Wernicke-Areal 421, 423
 Wettlauf, evolutiver 526, 580 f., 587, 643
 White-Lady-Spinne s. *Leucorchestris*
 Wickelkapsel s. Volvente
 Wiedehopfe s. unter Bucerotiformes
 Wiederkäuer s. Ruminantia
 Wie-Fragen 495
 Wieschaus, E. F. 242
 Wildhund s. *Lycan*
 Wildtyp 84, **889**
 Wilkins, M. 65
 Wilson, E. O. 768
 Wimper 777
 Wimperflamme 361
 Wimperfurche 779
 Wimperlarve 722
 Wimpfern s. Cilie
 Wimpertiere s. Ciliata
 Wimpertrichter s. Nephrostom
 Wimperzelle 719
 Winkerkrabbe s. *Uca*
 Wintergoldhähnchen s. *Regulus*
 Winterschlaf 311, 318, 365
 Wirbel 616, 802, 803
 Wirbelbogen s. Arcualium
 Wirbelfläche 804
 Wirbelkörper 831, s. Centrum
 Wirbelsäule 800, **802** ff., 808, 813, 829
 Wirbeltheorie 813
 Wirbeltiere s. Vertebrata
 Wirbeltyp 804
 Wirbelzahl 804
 Wirtsspezifität 582
 Wirtswechsel 582, 676, 682, 683, 684, 721, 774
 Witwenvogel s. *Vidua*
 Wo?-Bahn 462, 467
 Wobble-Hypothese 80
 Wölfe s. unter Carnivora
 Wolffscher Gang 820, 820, 822, 822, 823, 824
 Wolfsspinne s. *Lycosa*
 Wollfaden 748
 Wollhandkrabbe s. *Eriocheir*
 Wombats s. unter Marsupialia
 Wright, S. 634
Wuchereria 770, 774
 Wundernetz 335
 Wundstarrkrampf 404
 Wundverschluss 295
 Würfelquallen s. Cubozoa
 Wurzelfaser 433
 Wurzelfüßer s. Rhizopoda
 Wurzelkrebs s. *Sacculina*
 Wurzelscheide 795
 Wüste 552, 556, 560, 592, 595, 597
 Wüstenameise s. *Cataglyphis*
 Wüstenassel s. *Hemilepistus*
 Wüstenratte s. *Dipodomys*
 W-Zelle 463, 463, 465
- X**
- Xanthophore 489
 Xanthophylle 682
 X-Chromosom 85, 192 ff., 195 ff.
 – Inaktivierung **149** f.
 Xenarthra 623, 799, 843, 848
Xenopsylla 770
Xenopus 69, 141 f., 216, 613, 832
 – Genamplifikation 150, 204
 – Genregulation 159
- Y**
- Y-Chromosom 85, 192 ff., 195, 200
 – Sry-Gen 195 f.
 Y-Zelle 463, 463, 465
- Z**
- Zaglossus* 843, 847 f.
 Zahn 616
 Zahnanlage 628
 Zahnapparat 781
 Zahnarme s. Xenarthra
 Zahnbein s. Dentin
 Zähne 798, 798, 828, 842, 846 f.
 Zahnfleischentzündung 323
 Zahnformel 656, 799
 Zahnkrone 798
 Zahnleiste 798
 Zahnschmelz 799
 Zahntyp 798 f.
 Zahnverlust 323
 Zahnwale s. Odontoceti
 Zahnwechsel 800
 Zahnwurzel 798
 Zahnzahl 844
 Zapfen 450, 458, 459, 462 f.
Zea 121
 Zebrafink s. *Taeniopygia*
 Zebrafisch s. *Danio*
 Zecke s. *Ixodes*
 Zecken-Encephalitis 750
 Zehen 805
 Zehengang 805
 Zehenspitzengang 805
 Zehnfüßkrebse s. Decapoda
 Zeitgeber 505, 506, 736
 Zeitkompensation 510
 Zelladhäsion **276**, 277, 278
 Zelladhäsionsmolekül 276, 413, 414
 Zellafter s. Cytophyge
 Zellaggregation 693, 695
 Zellatmung s. oxidative Phosphorylierung

- Zell-Cortex 487
 Zelldifferenzierung 190f., 241, **260**,
 264f., **268**, 695
 Zelle 1, 7, **889**
 Zellenergetik **307**ff., 308, 309, 311
 Zellfusion 179
 Zellgenealogie **238**f., 240
 Zellgenetik, somatische **172**, 179
 Zellkern s. Nucleus
 Zellkern-Importzyklus 34
 Zellklon 695
 Zellkolonie 189
 Zellkonstanz s. Eutelie
 Zellkontakte **26**, 27
 Zellkörper 815f.
 Zellmarkierungsmethode 419
 Zellmasse, innere 223, 224, 278
 Zellmembran 1, 7, **8**, 13, 322, 394f., 402,
 485, 675, 681, 686, 687, 692
 Zellmotilität 486, 487
 Zellmund s. Cytostom
 Zelloberflächen-Erkennungsmolekül
 413, 414
 Zellorganelle 6, 8, 14, 19
 – chirale 275
 Zellpolarität 269
 Zellschlund s. Cytopharynx
 Zellstammbaum 181, **200**, 224, 239
 – Borstensinnesorgan 270
 – *Caenorhabditis* 238
 – konstanter 238f.
 – Mammalia 240
 – variabler 240
 Zellteilung 6, 22, 184, 238, 239, 290
 – asymmetrische s. Zellteilung, diffe-
 rentielle
 – differentielle **268**f., 270
 – – Regulation 270
 – diversifizierende 239
 – Kontrollpunkt 290
 – proliferative 239
 – Regulation 54
 – unvollständige 680
 Zellteilungskolonie 695
 Zelltod
 – neuronaler 413
 – programmierter s. Apoptose
 Zelltodsignal 58
 Zellvermehrung **6**, 56, 295
- Zellwachstum 290f.
 – Kontrolle 292
 Zellwanderung 224, 229, 240, **259**, 277,
 278
 Zellzyklus **45**, 46, 56, 291
 Zementschicht
 – Arthropoda 740
 – Mammalia 798f., 798, 799
 Zentralkanal 815
 Zentralkapsel 692
 Zentralkomplex 428
 Zentralnervensystem 268f., 365, 373,
 376, 394, 409f., 410, 417, **420**, 490, 628,
 815
 – Arthropoda 427f.
 – Insecta 628, 741, 768
 – Mollusca 729
 Zentralraum 699
 Zentralscheide 484, 485
 Zersetzer-Nahrungskette 592
 Zeugopodium 805
 Zielerkennung
 – mRNA 135
 Zinkfinger 156, 157, 265
 – C2C2 152
 – C2H2 152
 Zirbeldrüse 375
 Zitteraal s. *Electrophorus*
 Zitterrochen s. *Torpedo*, s. *Narke*
 Zitterwels s. *Malapterurus*
 Zitze 796, 844
 Zompro, O. 768
 Zona pellucida 211, 223f., 262
 Zonulae adherentes s. Banddesmosom
 Zonulafaser 455, 458
 Zoochlorellen 689
 Zooid 777
 Zooplankton 590, 591, 778
Zoothamnium 684, 695
 Zooxanthellen 586
 Z-Scheibe 471, 472, 473, 474
 Zuckmücken s. *Chironomus*
 zufällige Verteilung 566, 566
 Zufallselimination 644
 Zuggeißel 680
 Zugkraft 487
 Zungenbein **810**, 812
 Zungenbeinbogen s. Hyoidbogen
 Zungenbeinhorn s. Hyoid
- Zungenbeinkörper 811
 Zungenmuskel 728, 814
 Zungenwürmer s. Pentastomida
 Zuwachsrates 572
 – potentielle 570
 – spezifische 570f., 570
 Zuwanderung s. Immigration
 Zwei-Arten-Interaktion 576
 Zweiflügler s. Diptera
 Zweikiemer s. Dibranchiata
 Zweischeidige s. Didelphia
 Zweiteilung 183, 643, 676, 677
 Zweizellstadium 821
 Zwerchfell s. Diaphragma
 Zwergfüßer s. Symphyla
 Zwergganglienzelle 463
 Zwerghamster s. *Phodopus*
 Zwergmanguste s. *Helogale*
 Zwergmännchen 723
 Zwergpelzrobbe s. *Arctocephalus*
 Zwergwuchs 371, 378
 Zwillinge 167
 – eineiige 263
 – siamesische 262
 Zwillingsart 646, 649, 651
 Zwischenhirn s. Diencephalon
 Zwischenkiefer s. Praemaxillare
 Zwischenlappen (Hypophyse) 371,
 373f., 373
 Zwischensubstanz 433
 Zwischenwirt 583, 720, 721, 722f., 722,
 770, 774
 Zwischenzelle s. I-Zelle
 Zwitter 191f., 198, 719, 722, 789, 823,
 827, **889**
 Zwittergonade 823
 Zwitterorgan s. Ovotestis
 Zwölffingerdarm 375
 Zygapophyse 804
 Zygentoma 758, 761
 Zygotän 49, 51, 52, **889**
 Zygote 181, 186f., 526, 635, 676, 683,
 684, **889**
 zyklisches Adenosinmonophosphat s.
 cAMP
 zyklisches Guanosinmonophosphat s.
 cGMP
 Zymogen 326
 Zymogenzelle 704