
Vorwort

Die erste Version dieses Lehrbuchs bestand aus zwei Bänden, die in 2003 und 2004 veröffentlicht wurden. Angesichts der rasanten Entwicklung neuer Methoden und Erkenntnisse in der Physiologie war eine Revision notwendig. Außerdem konnten wir damit die schon lange bestehende Absicht verwirklichen, die beiden Bände zu einem Band zu vereinen. Angesichts des Umfangs der beiden ursprünglichen Bände erforderte dies Kürzungen an einigen Stellen, und, was noch viel wichtiger ist, einzelne Kapitel des Lehrbuchs konnten besser miteinander verzahnt werden als das bisher der Fall war.

Bei vielen Lehrbüchern ist es heute üblich, dass die einzelnen Kapitel von Spezialisten dieser Teilgebiete verfasst werden. Eine Besonderheit unseres Lehrbuchs ist es, dass nur zwei Autoren, mit einer abgestimmten Auswahl an Beispielen und einer abgestimmten Darstellungsweise einen Überblick über die gesamte Tierphysiologie geben. Dies soll als „Lehrbuch aus einem Guss“ dem Leser den Zugang zu der großen Vielfalt der Lebensformen und der noch größeren Vielfalt an Lebensfunktion erleichtern. Am besten wäre dieses Ziel erreicht, wenn nur ein Autor diese Herkulesaufgabe schultern würde. Angesichts der vielen unterschiedlichen Methoden im Bereich der Tierphysiologie ist dies heute nicht mehr machbar und so teilten sich zwei Autoren die Aufgaben, wobei ein Autor die Darstellung der Neuro- und Sinnesphysiologie (Gerhard Neuweiler, München, Band 1) übernahm und ein anderer Autor den Stoffwechsel und die vegetative Physiologie schulterte (Gerhard Heldmaier, Marburg, Band 2).

Leider ist Gerhard Neuweiler 2008 verstorben, viel zu früh um das Lehrbuch für eine Neuauflage zu überarbeiten und die beiden Bände zusammenzuführen. Er wird, neben seinen wissenschaftlichen Leistungen bei der Aufklärung der Echoortung der Fledermäuse und seinem hochschulpolitischen Engagement, als Initiator dieses „Lehrbuchs aus einem Guss“ unvergessen bleiben. Glücklicherweise war Wolfgang Rössler, Würzburg, bereit diese schwierige Aufgabe zu übernehmen. Auch wenn das Eindringen und die Überarbeitung eines Textes aus der Feder eines Anderen immer eine große Herausforderung darstellt, die Alleinstellung des einzigartigen vergleichenden Aspekts dieses Physiologie-Lehrbuches lieferte immer hinreichende Motivation, sich dieser anspruchsvollen Aufgabe zu widmen. Der nun vorliegende Band hat deshalb drei Autoren, Gerhard Neuweiler als ursprünglicher Autor von Band 1, Gerhard Heldmaier und Wolfgang Rössler als die Autoren dieser Neufassung des Lehrbuchs.

Ein besonderer Dank gilt den vielen Lesern der ursprünglichen Bände dieses Lehrbuchs, die uns zahlreiche Anregungen zu Verbesserungen gaben, und uns auch auf Fehler hinwiesen. Es würde zu weit führen, diese alle zu erwähnen. Besonders bemerkenswert waren jedoch die Beiträge einer studentischen Arbeitsgruppe der

Universität Bochum, welche sich unter der Leitung von Michael Andriske und Frank Paris gründlich mit dem Lehrbuch beschäftigte und zahlreiche Verbesserungsvorschläge machte. Die Kollegen Stephan Steinlechner und Frank Scherbarth, Hannover, Martin Klingenspor, München, und Dr. K. Schreiber, Hamburg, haben besonders viele Anregungen zu Verbesserungen gegeben. Rüdiger Wehner, Zürich, und Johannes Spaethe, Würzburg, haben wertvolle Beiträge zur Überarbeitung von Teilen des Kapitels „Sehen“ geleistet.

Bei der Neufassung des Lehrbuchs wurden zahlreiche Abbildungen neu gestaltet. Etwa 50 mehrfarbige Abbildungen wurden für das Lehrbuch neu entworfen, um die komplizierten Zusammenhänge von Lebensfunktionen noch anschaulicher zu machen. Wir danken dem Graphiker, Dr. Günter Körtner, für das Design und die geduldige Zusammenarbeit bei der Herstellung dieser Abbildungen. Zum Schluss danken wir dem Springer-Verlag und seinen Mitarbeitern für die Unterstützung und die Geduld mit den Autoren, um die Neufassung des Lehrbuchs zu einem Erfolg werden zu lassen. Abschließend wünschen wir allen Lesern, dass Sie bei der Lektüre dieses Buches von der überraschenden Vielfalt der Lebensvorgänge und der tierphysiologischen Forschung genau so fasziniert sind wie wir, die Autoren.

Marburg und Würzburg, September 2012 Gerhard Heldmaier, Wolfgang Rössler

Vorwort zur ersten Ausgabe, Band 1 „Neuro- und Sinnesphysiologie“

Das vorliegende Lehrbuch gründet auf der Überzeugung, dass die Essenz des Lebens im unaufhörlichen Dialog zwischen Organismus und Umwelt zu suchen ist. Dieser Dialog schafft Vielfalt, lässt Arten entstehen und wieder vergehen und treibt seit den ersten, sich selbst reproduzierenden Molekülen die Evolution voran.

Jeder Organismus braucht eine realistische Vorstellung von der Beschaffenheit seiner Umgebung, aus der er seine Lebensenergie schöpft. Diese Wahrnehmung entsteht als neuronales Konstrukt im Kopf eines jeden Tieres aus einem fortwährenden Informationsfluss von der Außenwelt durch die Einfallstore der Sinnesorgane. In langen Generationsketten und in der ständigen Zwiesprache zwischen Individuum und Umwelt haben die Gehirne sensorische und neuronale Filter aufgebaut, mit denen sie das für die Lebensweise jeder Tierart Wesentliche zu einer Repräsentation der Umwelt zusammenfügen und an neuronale Programme weitergeben, die das Verhalten der Tiere bestimmen. Im Wettbewerb um die begrenzten Ressourcen entstanden in der Tierwelt über die Jahrmillionen und entstehen immer noch unterschiedliche, an spezifische Bedingungen angepasste neuronale Weltbilder und neuronal programmierte Verhaltensmuster, um gegenüber Konkurrenten die eigene, oft eng begrenzte Energiequelle zu sichern. Das Buch schildert solche evolutiven Anpassungsvorgänge und ihre Ergebnisse.

In meiner jahrzehntelangen Lehrtätigkeit habe ich versucht, die evolutive Kraft der Gehirne und der Sinne als Quelle der vielfältigsten Wege und Formen darzustellen, die Welt zu sehen und sich in ihr zurecht zu finden. Ich verweise immer wieder auf den Satz von Konrad Lorenz, wonach ein Maulwurf erst einmal die Idee gehabt haben müsse zu graben, bevor sich seine Vorderbeine in Grabschaufeln umwandeln konnten. Die Biosphäre hat bis heute überlebt, nicht etwa obwohl, sondern gerade weil sie sich diese unendliche Vielfalt von Lebensweisen leistet.

Dieses Buch versucht, die neuronalen Mechanismen und ihre adaptiven Modifikationen einerseits und die Vielfalt der neuronalen Umweltrepräsentationen und Verhaltensformen in unterschiedlichen Biotopen andererseits vom einfachsten Bauplan eines Coelenteraten bis zur komplexen Lern- und Erfahrungswelt eines Primaten darzustellen. Eine solche vergleichende Gesamtschau, die artspezifische Antworten auf Lebensherausforderungen als Grundlage einer andauernden Evolution begreift, beseitigt das fatale Missverständnis, das Leben ließe sich letztlich aus den Genen von Mäusen, Zebrafischen und Fruchtfliegen hinreichend und vollständig verstehen.

In den Zeiten des Internet und seiner Suchmaschinen erschöpft sich der Sinn eines Lehrbuchs weniger im Ausbreiten uferloser Informationen. Ein Lehrbuch sollte vielmehr Zusammenhänge herstellen und Einsichten erzeugen. Die vergleichende Darstellung und Betrachtungsweise dieses Buches zeigt, wie generelle Mechanismen der Neuro- und Sinnesbiologie durch die Randbedingungen spezifischer Biotope

einerseits und des Bauplans und der artspezifischen Verhaltensmöglichkeiten andererseits modifiziert werden, und so zu neuen Formen des Lebens führen. Die in die Kapitel eingestreuten Beispiele sollen an eindrucksvollen Spezialisierungen neurosensorischer und motorischer Systeme den nie versiegenden Einfallsreichtum und das konstruktive Raffinement des Zusammenspiels von Umwelt und Organismus demonstrieren.

Ein dickes Lehrbuch braucht Geburtshelfer. Jede Abbildung dieses Buches wurde in unserem Institut nach meinen oft schwer zu entziffernden Vorlagen von Sabine Peisker am Computer in lesbare und überschaubare Abbildungen verwandelt. Dieter Leippert hat mit seiner Frau Kapitel für Kapitel durchkorrigiert, bevor das Manuskript zum Verlag ging. Viele Kollegen haben die Mühe auf sich genommen, einzelne Abschnitte des Buches kritisch zu lesen und sachliche Fehler zu eliminieren: J. Boeckh, Regensburg; Ansgar Büschges, Köln; Kuno Kirschfeld, Tübingen; Manfred Kössl, Frankfurt; Marianne Vater, Potsdam; Heinz Wässle, Frankfurt und Benedikt Grothe, Gerd Schuller, Hermann Schweizer, alle in München. Ihnen allen bin ich zu großem Dank verpflichtet. Die Fehler, die das Buch immer noch enthalten wird, habe ich selbst zu verantworten.

Mein ganz besonderer Dank gilt dem Wissenschaftskolleg zu Berlin. Im Studienjahr 2000/01 habe ich in der stimulierenden und arbeitsfördernden Atmosphäre des Kollegs und mit der Unterstützung seiner findigen Bibliothekarinnen den größeren Teil des Textes schreiben und abschließen können. Ohne diesen Aufenthalt in der Wallotstraße im Grunewald wäre ich dem Buchprojekt erlegen.

Die Biologie, und damit auch dieses Buch, lebt vom experimentellen Ergebnis und von der Logik unseres Verstandes. Das Motiv, ein solches Buch für Studenten zu schreiben, hat jedoch tief verborgene, irrationale Wurzeln: „Tiere sagst Du, was meinst Du? Du meinst alles Lebendige, das du liebst, weil du es nicht verstehst“ (aus Elias Canettis Aufzeichnungen „Über Tiere“, Hanser Verlag 2002).

München, Januar 2003

Gerhard Neuweiler

Vorwort zur ersten Ausgabe, Band 2 „Vegetative Physiologie“

Die Grundzüge dieses Buches entstanden aus der Vorlesung „Vergleichende Tierphysiologie“ und Spezialvorlesungen zu physiologischen Themen, die ich an den Universitäten Frankfurt und Marburg angeboten habe, und aus jahrelangen Erfahrungen in der praktischen Arbeit mit Studierenden in den Kursen für Tierphysiologie. Vielen Studierenden bin ich deshalb für ihre Fragen, aber auch für Verständnisschwierigkeiten dankbar, denn sie haben damit unwissentlich zur Vorbereitung des Buches beigetragen. In meiner jahrzehntelangen Lehrtätigkeit habe ich stets versucht, die Vielfalt der Lebensvorgänge anschaulich zu machen. Während der Evolution des biologischen Systems der Erde ist ein solcher Reichtum an Lebensfunktionen entstanden, dass wir wahrscheinlich nie alles überblicken werden. Außerdem schreitet die Evolution stetig voran und wird uns immer wieder neue Entwicklungen beschicken. Das vorliegende Buch soll deshalb nicht nur einige exemplarisch ausgewählte Lebensfunktionen erläutern, sondern auch Neugier wecken, um die Grundprinzipien und die Vielfalt tierischen Lebens zu verstehen.

Im Zeitalter des Internet taucht oft die Frage auf, ob ein Lehrbuch dieser Art überhaupt noch notwendig ist. Mit einem Mausklick ist das neueste Spezialwissen aus aller Welt abrufbar. Die Erfahrung zeigt jedoch, dass fragmentarisches, spezielles Wissen schnell aufgenommen werden kann, aber genau so schnell wieder in Vergessenheit gerät, wenn es nicht in größere Zusammenhänge eingebettet wird. In der Physiologie gibt es nur hoch komplexe Systeme, und spezielles Wissen über die Eigenschaft einzelner Biomoleküle erhält erst dann Sinn, wenn es gelingt, diese mit biologischen Fragen zu verknüpfen. Von Lichtenberg stammt der Satz „Wer nur die Chemie kann, kann auch die nicht“, und der gilt im übertragenen Sinn auch für die Physiologie. Im Vordergrund des Buches steht deshalb nicht die isolierte Beschreibung physiologischer Mechanismen, sondern ihre Vernetzung untereinander, ihre Bedeutung für den gesamten Organismus und die Anpassung an seinen Lebensraum.

Die meisten Naturforscher des 18. und 19. Jahrhunderts waren gleichzeitig Physiker, Chemiker, Biologen, Mediziner und Geisteswissenschaftler. Diese Universalisten lieferten uns die Einsicht, dass tierische Lebensfunktionen alleine auf den physikalischen Eigenschaften der Materie beruhen. Damit war der Nährboden für eine aufblühende biologische Forschung geschaffen. Heute wissen wir, dass die physikalischen Eigenschaften der Materie durch die Evolution auf manchmal geradezu genial erscheinende Weise in Lebensfunktionen umgesetzt wurden, obwohl die Evolution nur mit Versuch und Irrtum arbeitet. Einige Beispiele dafür sind Thunfische, die Gegenstrom-Wärmeaustauscher evolvierten, um ihre Schwimmuskulatur warm zu halten, oder Insekten, welche die hohe Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs in der Luft konsequent nutzen, um ihre Zellen über Tracheen direkt

mit Sauerstoff zu versorgen. Für die Kontrolle von Stoffwechselprozessen entstanden Hormone und Rezeptoren, deren räumliche Molekularstrukturen nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip genau ineinander passen, mit einer Vielfalt, die jeden Entwickler von Sicherheitssystemen erblassen lassen.

Obwohl die physikalischen Grundlagen von Lebensvorgängen faszinieren können, reicht eine mechanistische Beschreibung alleine nicht aus. Physiologische Mechanismen fielen ja nicht vom Himmel, sondern entstanden allmählich im Lauf der Evolution, gleichsam durch einen fortwährenden Dialog zwischen Organismen und ihrer Umwelt. Eines der vielen Beispiele dafür sind Fische, die zur Atmung Kiemen entwickelten, um sich mit den geringen Mengen an Sauerstoff aus dem sie umgebenden Wasser zu versorgen. Deren filigrane Strukturen eignen sich jedoch nicht für die Atmung von Luft, so dass Wirbeltiere beim Übergang von aquatischer zu terrestrischer Lebensweise nicht nur Beine, sondern auch lufttaugliche Atemorgane wie Lungen entwickeln mussten. Daraus folgt, dass physiologische Mechanismen, wie die Kiemenatmung oder die Lungenatmung, nicht für sich alleine existieren, sondern nur im Zusammenhang mit der Lebensweise und der Evolution von Tieren verständlich werden als Optimierungsvorgang oder Anpassung an die physikalischen Eigenschaften ihres Lebensraums. Für dieses Konzept der Ökophysiologie gibt es in der angelsächsischen Literatur auch den Ausdruck *environmental physiology*, eine sehr treffende Bezeichnung für die Abstimmung zwischen Tieren und ihrer Umwelt. Ein Vergleich der Lebensfunktionen verschiedener Tierarten mit unterschiedlichen Bauplänen und unterschiedlicher phylogenetischer Herkunft macht diese Anpassungen besonders anschaulich.

Der Vergleich verschiedener Tierarten erlaubt auch einen Einblick in die Evolution von Lebensfunktionen. In den letzten Jahrzehnten ist die Kenntnis phylogenetischer Zusammenhänge immer besser geworden, nicht zuletzt durch die Entwicklung und den Einsatz von molekularen Methoden. Sie beflügelten auch die physiologische Forschung, und es entstand, vor allem in den USA, das Konzept der *evolutionary physiology*. Sie hat bereits jetzt dazu geführt, dass Vorstellungen über die Entstehung und Bedeutung physiologischer Mechanismen revidiert werden mussten. Meist sind sie viel älter als vermutet, und bisher als Anpassungen betrachtete Mechanismen erweisen sich als phylogenetisch alte Merkmale, wie die Entstehung des Tauchreflexes oder der Ursprung physiologischer Sparzustände, z. B. des Winterschlafs. Die Anwendung molekularer Methoden in der Physiologie hat den Erkenntnis-Zuwachs geradezu exponentiell beschleunigt. Viele unbekannte Mechanismen konnten in jüngster Zeit aufgeklärt werden, z. B. die Funktion von Thermosensoren oder die Funktion der circadianen Uhr. Gleichzeitig tauchen auch völlig neue Fragen auf, insbesondere in der Hormonphysiologie, die in Abständen von wenigen Monaten auf neue Hormone, Cytokine oder Rezeptoren stößt, deren Funktionen noch nicht bekannt sind.

Ohne die Unterstützung von Mitarbeitern und Kollegen wäre das Buch nicht zustande gekommen. Ihnen allen gilt mein Dank für zahlreiche Diskussionen, Vorschläge und die Überarbeitung des Textes. Martin Klingenspor, Kathrin Dausmann, Thomas Ruf, Carola Meyer und Jan Rozman waren dabei eine ganz besondere Hilfe. Eine herausragende Leistung vollbrachte Sigrid Stöhr, die sämtliche Abbildungen zeichnete und sich in den vergangenen zwei Jahren mit viel Geduld und Einfühlungsvermögen in die graphische Darstellung physiologischer Funktionen eingearbeitet hat. Ganz besonderer Dank gilt meiner Frau, die mich mit Geduld und Verständnis

unterstützte, so dass ich mich in den vergangenen beiden Jahren ganz auf das Schreiben dieses Lehrbuchs konzentrieren konnte.

Marburg, im Juli 2003

Gerhard Heldmaier

Vergleichende Tierphysiologie

Heldmaier, G.; Neuweiler, G.; Rössler, W.

2013, XXIV, 1178 S. 709 Abb. in Farbe., Hardcover

ISBN: 978-3-642-25154-2