

## 4. Fortpflanzung und Entwicklung

Jede Zelle hat nur eine begrenzte Lebenszeit. Auch vielzellige Organismen kommen trotz dem Nachbilden von Zellen nach einer gewissen Lebenszeit an das Ende ihrer Lebensressourcen. Um die Gene am Leben zu halten, findet daher Fortpflanzung statt. Der Begriff Fortpflanzung bedeutet, dass ein Nachkomme zum Erhalt der Gene produziert wird. Fortpflanzung geht oft eng mit Vermehrung (Erhöhung der Individuenanzahl) einher. Es gibt unterschiedliche Formen der Fortpflanzung. Fortpflanzung kann entweder geschlechtlich (sexuell) oder ungeschlechtlich (asexuell) erfolgen.



Abb. 4.1: Moorfrösche (*Rana arvalis*) in Amplexus

Bild: Allgau, 2008

### - Inhaltliche Lernziele -

- Sie können:
- die Unterformen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung darstellen,
  - die Unterformen der geschlechtlichen Fortpflanzung darstellen,
  - die Vor- und Nachteile der beiden Formen (geschlechtlich, ungeschlechtlich) der Fortpflanzung erläutern,
  - die Befruchtung am Beispiel der Säugetiere erklären,
  - die Entstehung der Blastula und Gastrula erklären,
  - die Begriffe Viviparie, Oviparie und Ovoviviparie erläutern.

### 4.1 Ungeschlechtliche Fortpflanzung

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung zeichnet sich dadurch aus, dass keine **Gameten** (Keimzellen) beim Vermehrungsprozess eingesetzt werden. Die Nachkommen sind mit dem Mutterorganismus identisch (Klone).

#### (A) Zellteilung

Bei den einzelligen Organismen findet regelmäßig eine Zellteilung durch Mitose statt. Die Zellteilung kann je nach Art in Längsrichtung (longitudinal) oder in Querrichtung (transversal) erfolgen.

#### (B) Knospung

Die Knospung ist eine Form der asexuellen Vermehrung, bei der aus dem Organismus ein neuer Organismus herauswächst und sich nach seiner Vollendung abschnürt. Knospung tritt bei einzelligen und vielzelligen Organismen auf. Einzellige Organismen, die sich durch Knospung vermehren, sind beispielsweise verschiedene Bakterienarten und Hefen. Vielzellige Organismen, die sich durch Knospung vermehren, finden sich bei den Schwämmen (*Porifera*) und Nesseltieren (*Cnidaria*).

**Knospung – Beispiel Süßwasserpolyphen:**

Die Vermehrung von Süßwasserpolyphen kann entweder ungeschlechtlich oder geschlechtlich sein. Bei der Knospung, der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, entsteht seitlich am Körper eines Süßwasserpolyphen eine Ausstülpung. Die Ausstülpung entwickelt sich zu einem neuen Tier. Sobald dieses ausgewachsen ist, trennt es sich vom Mutterpolyphen ab. Der neue Süßwasserpolyph und sein Muttertier besitzen identische Gene. Die Knospung findet hauptsächlich bei guten Bedingungen statt und bietet den Süßwasserpolyphen eine Möglichkeit, sich schnell zu vermehren. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung befruchten die ins Wasser entlassenen Spermien eines Polyphen das am Körper sitzende Ei eines anderen. Aus dem befruchteten Ei, das sich vom Muttertier trennt, entwickelt sich ein neuer Süßwasserpolyph.

**Abb. 4.2: Knospung bei Süßwasserpolyph**  
(*Hydra viridissima*)

Aus dem Körper des Muttertieres wächst ein neuer Süßwasserpolyph (A und B), der sich später vom Muttertier abschnürt (C).

Bild: Baur, 2019



(A) Entstehung der Knospe



(B) Heranwachsen der Knospe



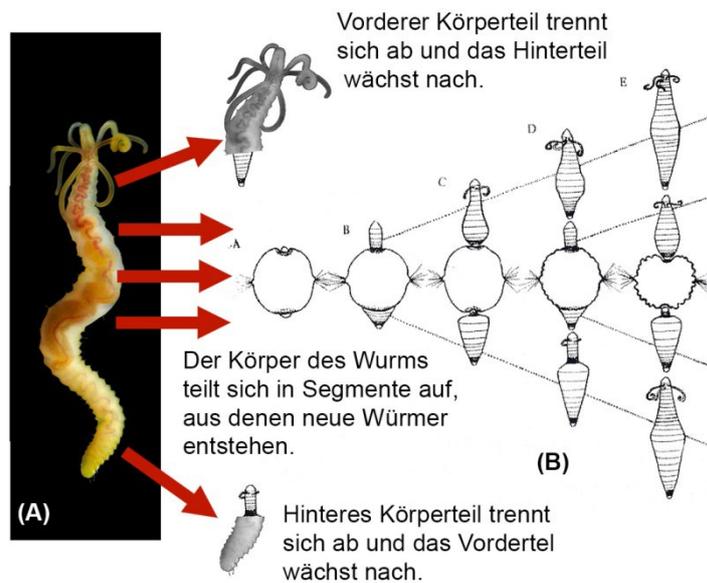
(C) Abtrennung

**(C) Gemmulation**

Gemmulae sind kapselförmige Gebilde (meist mit einem Durchmesser von 0,3 bis 2 mm), die aus zweikernigen, nährstoffreichen Thesocyten bestehen. Thesocyten entstehen aus Archaeocyten, die Trophocyten phagozytieren. Archaeocyten stellen einen Zelltyp der Schwämme dar, aus denen alle anderen Zellen hervorgehen können. Zudem sind die Gemmulae von einer dicken Sponginhülle (Hülle aus faserigem Kollagen), verstärkt mit Spicula (Skelettnadeln), umgeben. Die Gemmulae werden von Süßwasserschwämmen und einigen marinen Schwämmen gebildet. Sie dienen dem Überdauern von schlechten Bedingungen. Sobald die Bedingungen besser werden, bildet sich aus den Thesocyten ein neuer Schwamm.

**(D) Fragmentierung**

Bei einigen Vielborstern (*Polychaeta*) kann die Vermehrung in Form einer Fragmentierung des Körpers stattfinden (z. B. bei *Dodecaceria concharum*). Hierbei spaltet sich der Körper auf. Aus den noch zusammenhängenden vorderen Segmenten entsteht durch Nachwachsen von hinteren Segmenten ein neuer Wurm. Ebenso erfolgt dies aus den noch zusammenhängenden hinteren Segmenten, hier entstehen jedoch vordere Segmente. Aus den einzeln abgetrennten Segmenten des Mittelkörpers wachsen aus jedem Segment neue Würmer heran (siehe Abb. 4.3). Auch bei anderen Tieren können aus Fragmenten neue Organismen heranwachsen. So können sich aus abgetrennten Armen der Seeesterne oder aus abgerissenen Teilen von Nesseltieren neue Tiere bilden. Dies wird oft unter dem Begriff Regeneration beschrieben.



**Abb. 4.3: Fragmentierung**  
(*Dodecaceria concharum*; Synonym *Dodecaceria caulleryi*)

Bild: Zusammenstellung Baur, 2020; (A) Nygren, 2008; (B) Dehorne, 1933

### (E) Ameiotische Parthenogenese

Die ameiotische Parthenogenese ist eine Vermehrung durch lediglich mitotische Zellteilung. Eine meiotische Zellteilung unterbleibt. Die Zellen, die zur Vermehrung verwendet werden, sind diploid (zweifacher Chromosomensatz). Die Nachkommen sind Klone des Muttertiers.

#### **Ameiotische Parthenogenese – Beispiel Wasserflöhe:**

Wasserflöhe (*Daphnien*) können sich bei guten Bedingungen über Parthenogenese vermehren. Bei der Parthenogenese entstehen in den Eierstöcken der Weibchen Sommerer, aus denen wieder Weibchen schlüpfen. Die Sommerer entstehen aus vier Zellen der Wachstumszone des Eierstocks. Bei der Entstehung des Eies bildet eine Zelle Dotter aus, diese Zelle entwickelt sich zur Eizelle und saugt dabei den Inhalt der anderen drei Zellen auf. Die anderen drei Zellen haben zur Ernährung bei der Entwicklung der Eizelle gedient (primäre Nährzellen). Die Sommerer entwickeln sich ohne Befruchtung. Die Eizellen entstehen durch mitotische Teilungen. Aus den Sommeriern schlüpfen Weibchen. Verändern sich die Bedingungen, entstehen auch Männchen, und in den Weibchen entstehen Eier aus Zellen, die durch Meiose entstanden sind (Wintereier). Die Weibchen werden von den Männchen begattet und die befruchteten Eier können aufgrund ihres Baus widrige Umweltbedingungen überdauern.



**Abb. 4.4: Eier im Brutraum eines Wasserfloh**  
(*Daphnia pulex*)

Bild: Hebert, 2005

## 4.2 Geschlechtliche Fortpflanzung

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung wird der Chromosomensatz eines Tieres mit dem eines anderen der gleichen Art kombiniert. Zur Zusammenführung der Chromosomensätze werden **Gameten** (Keimzellen) verwendet, die einen einfachen Chromosomensatz beinhalten, sie sind **haploid**. Die beiden an der Fortpflanzung beteiligten Gameten – die männliche und die weibliche Keimzelle – können in ihrer Gestalt (Form und Größe) gleich oder unterschieden sein. Man unterscheidet zwischen Isogamie, Anisogamie und Oogamie. Isogamie: Männliche und weibliche Gameten können sich aktiv bewegen und sie sind in Form und Größe gleich. Anisogamie: Männliche und weibliche Gameten können sich aktiv bewegen und sind in Form und/oder Größe ungleich). Oogamie: Eine Keimzelle ist größer und nicht selbstaktiv beweglich. Beim Menschen als Beispiel unterscheiden sich Eizelle und Spermium in ihrer Größe und in ihrem Aussehen und die Eizelle kann sich nicht aktiv bewegen (= Oogamie).

Nach dem Verschmelzen der Gameten entsteht eine Zelle mit einem doppelten Chromosomensatz, sie ist **diploid** und wird **Zygote** genannt. Die Gameten entstehen in den **Gonaden** (Hoden und Eierstöcken). Die Gonaden sind die primären Geschlechtsorgane. Für die Übertragung der Gameten besitzen viele Tiere sekundäre Geschlechtsorgane (z. B. Penis, Eileiter, Vagina). Ein männlicher Gamet kann mit dem weiblichen Gameten außerhalb des Körpers des Weibchens zusammentreffen. Diese Form der Befruchtung nennt man **äußere Befruchtung**. Die Befruchtung findet bei anderen Tieren im Körper des Weibchens statt, was **innere Befruchtung** genannt wird. Eine äußere Befruchtung finden wir beispielsweise bei Fröschen und Kröten. Die unter den Männchen positionierten Frosch- oder Krötenweibchen geben ihre Eier ins Wasser ab. Die Männchen geben zeitgleich ihre Spermien über die Eier. Im Wasser kommt es zur Befruchtung. Die Wahrscheinlichkeit, dass die Spermien die Eizellen erreichen, wird durch die Positionierung von Männchen und Weibchen bei der Begattung vergrößert. Eine innere Befruchtung finden wir beispielsweise bei den Säugetieren (*Mammalia*), bei denen das Männchen das Sperma mithilfe eines Penis in die Scheide des Weibchens gibt. Die Befruchtung des Eies findet danach im Körper des Weibchens statt. Die Übertragung kann aber auch mithilfe eines nichtkörperlichen Gebildes erfolgen. Bei einigen Anneliden, Arthropoden, Mollusken sowie Amphibien (Molchen und Salamandern) setzt das Männchen eine Spermatophore ab. Die Spermatophore ist ein gallertiges Gebilde, an deren Spitze das Samenpaket hängt. Das Weibchen führt seine Kloake über die Spermatophore und saugt das Samenpaket ein.

Tabelle 4.1: Vergleich Befruchtung

<b>Äußere Befruchtung</b>	<b>Innere Befruchtung</b>
Männliche und weibliche Gameten werden von den Tieren in die Umwelt abgegeben. Die Befruchtung erfolgt außerhalb des Körpers.	Männchen bringt Gameten in den Körper des Weibchens. Befruchtung findet im Körper des Weibchens statt.

Zweielterliche (biparentale) geschlechtliche Fortpflanzung kann durch zwei getrenntgeschlechtliche Tiere erfolgen und heißt dann **Zweihäusigkeit (Diözie)** oder sie geschieht durch Tiere, die beide Geschlechter in sich tragen, was als **Einhäusigkeit (Monözie)** bezeichnet wird. Tiere, die beide Geschlechter in sich tragen, werden als Zwitter bezeichnet. Zwitterigkeit wird auch **Hermaphroditismus** genannt.

Tabelle 4.2: Vergleich Biparentale Fortpflanzung

<b>Zweihäusigkeit (Diözie)</b>	<b>Einhäusigkeit (Monözie)</b>
Elterntiere unterscheiden sich in ihren Geschlechtsorganen.	Elterntiere tragen sowohl weibliche wie auch männliche Geschlechtsorgane in sich.

**Hermaphroditismus – Beispiel Regenwürmer:**

Regenwürmer (*Lumbricidae*) sind Zwitter. Jeder Regenwurm besitzt Hoden (im Coelom des 11. und 12. Segments) und Eierstöcke (im 14. Segment). Bei der Paarung pressen sich zwei Regenwürmer entgegengesetzt aneinander. Beide Tiere werden durch einen produzierten Schleim miteinander verbunden. Beide Würmer pressen aus ihren männlichen Poren einen Spermientropfen, der beim abgebenden Tier über besondere Muskeln in einen Kanal Richtung Gürtel transportiert wird. Am Gürtel wird er auf das andere Tier übertragen, das das Samentropfen in einer Samentasche aufnimmt. Nachdem sich die beiden Tiere getrennt haben, entsteht am Clitellum (Gürtel) eine den Gürtel komplett umgebende Kapsel, in die auch Nährflüssigkeit abgegeben wird. Der Wurm zieht sich mit dem Kopf aus der Kapsel. Bei diesem Vorgang werden beim Passieren der Eileiters ein oder mehrere Eier und beim Passieren der Samentaschen Spermien in die Kapsel gegeben. In der Kapsel (Kokon) kommt es zur äußeren Befruchtung.



Abb. 4.5: Kopulation Regenwürmer

Bild: Beentree, 2006

Die geschlechtliche Fortpflanzung ermöglicht die Neukombination der Chromosomen, was zu Individuen mit veränderten Eigenschaften und dadurch zum möglichen Selektionsvorteil führt. Das Finden eines Geschlechtspartners ist jedoch mit Energie und Zeit verbunden, was die Anzahl der Nachkommen im Vergleich zur asexuellen Fortpflanzung verkleinert.

**Befruchtung**

Nachfolgend wird die Befruchtung am Beispiel der Säugetiere dargestellt. Die Abläufe und die beteiligten Strukturen der Befruchtung unterscheiden sich von denen anderer Tiergruppen.

Bei der Befruchtung einer Eizelle müssen die Spermien zuerst die Eihülle durchdringen. Hierbei müssen sie als Erstes die Follikelzellen, die die Eizelle umgeben, überwinden. Sind diese überwunden, gibt das Spermium den Inhalt des Akrosoms durch Exocytose frei (siehe Abb. 4.7, Mitte). Das Akrosom ist ein spezielles Lysosom, das Enzyme zum Öffnen der Zona pellucida bein-

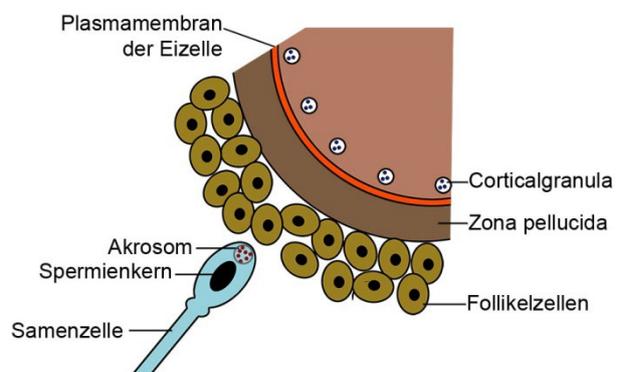


Abb. 4.6: Befruchtung – Beteiligte Strukturen

Bild: Baur, 2019

haltet. Nach dem Durchdringen der Zona pellucida verschmilzt die Membran des Spermiums mit der Membran der Eizelle. Der Kontakt der Spermienzelle mit der Plasmamembran der Eizelle löst eine Depolarisation an dieser aus, was zur Exocytose der Corticalgranula führt (siehe Abb. 4.7, rechts). Die Corticalgranula befinden sich in der Eizelle direkt bei der Plasmamembran. Die freigesetzten Enzyme der Corticalgranula machen die Zona pellucida für weitere Spermien undurchdringbar. Dieser Vorgang verhindert eine Polyspermie. Nun wird das komplette Spermium (mit Schwanz) in die Eizelle aufgenommen. Beide Kerne lösen ihre Kernhülle auf und verschmelzen miteinander.

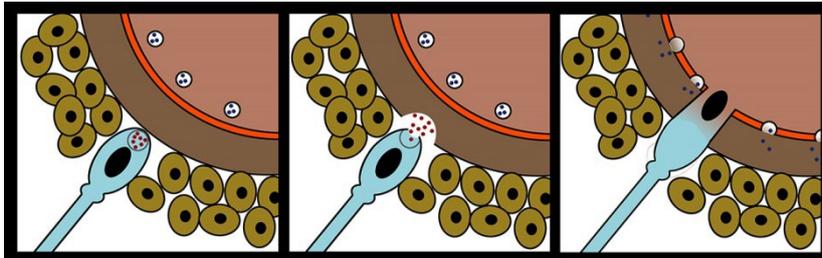


Abb. 4.7: Befruchtung

Bild: Baur, 2019

### Meiotische Parthenogenese

Geschlechtliche Fortpflanzung wurde bisher im Kapitel nur biparental (zweielterlich) dargestellt. Sie kann aber auch nicht biparental sein. Die meiotische Parthenogenese, bei der ein Nachkomme aus einer nicht befruchteten Keimzelle entsteht, wird ebenfalls zur geschlechtlichen Fortpflanzung gezählt.

#### Meiotische Parthenogenese – Beispiel Honigbiene:

Die Königinnen der Honigbienen können das Geschlecht der Larven über die Befruchtung bzw. Nichtbefruchtung der Eizelle bestimmen. Die Königin hat den Samen, den sie bei der Paarung mit den Drohnen empfangen hat, in einer Samentasche gespeichert. Beim Legen des Eies kann sie nun das Ei befruchten, was zur Folge hat, dass weibliche Bienen (Arbeiterinnen oder Königinnen) entstehen. Sie kann aber auch ein unbefruchtetes Ei ablegen, aus dem sich dann ein haploides Männchen entwickelt.



Abb. 4.8: Bienenkönigin mit Hofstaat (Honigbiene)

Bild: Waugsberg, 2006

## 4.3 Entwicklung zum Embryo

### (1) Furchung

Nach der Befruchtung folgen viele Zellteilungen, die Zellansammlung wird nun schon Embryo genannt. Das Cytoplasma der Zygote ist nicht homogen, was dazu führt, dass sich bei den Teilungen Zellen mit unterschiedlicher Konzentration von Nährstoffen und anderen Zellinhaltsstoffen bilden. Die Zellen entstehen bei der Furchung durch schnelle DNA-Replikation, aber ohne Zellwachstum. Hierdurch verändert sich die Größe des Embryos vorerst nicht. Aus der Zygote entwickelt sich nach den ersten Teilungen die **Morula** (16 bis 32 Zellen) und aus dieser nach fünf bis sieben Teilungen eine

vielzellige Kugel, die **Blastula**. In der Blastula hat sich ein flüssigkeitsgefüllter Hohlraum, das **Blastocoel**, gebildet. Das Blastocoel ist die primäre Leibeshöhle. Die Blastula wird bei den Säugetieren Blastocyste genannt. Bei vielen Tieren konzentriert sich, wie es schon in der Eizelle angelegt war, der entstehende Dotter an einem Pol. Dieser Pol ist der vegetative Pol. Ihm gegenüber liegt der animale Pol. Der Dotter ist ein Speicher, der für den sich entwickelnden Embryo Nährstoffe und Baustoffe beinhaltet.

Die **Furchung** kann je nach Tierart **total** (holoblastisch), **partiell** (meroblastisch) oder **superfiziell** sein.

Bei der totalen Furchung (siehe Abb. 4.9), die bei Eiern mit wenig Dotter auftritt, wird die Eizelle bei der Zellteilung vollständig aufgeteilt. Es entstehen zwei Blastomeren (Blastomeren = Zellen, die bei der Furchung entstehen). Eine totale Furchung findet man z. B. bei Amphibien oder Säugetieren. Demgegenüber steht die partielle Furchung (siehe Abb. 4.12), die bei Tieren mit dotterreichen Eiern zu beobachten ist. Bei der partiellen Furchung wird die Eizelle nicht vollständig durchfurcht, was zur Ausbildung einer Keimscheibe (Blastodiskus) und zum Erhalt einer großen Dottermasse führt. Aus der Keimscheibe entwickelt sich der weitere Embryo. Eine partielle Furchung findet bei Fischen, Vögeln und Reptilien statt. Bei der superfiziellen Furchung bildet die Eizelle vorerst viele Zellkerne aus, die danach in die Außenbereiche der Eizelle wandern. Hiernach bildet die Plasmamembran Einstülpungen nach innen, was zum Einschließen der Zellkerne in einzelne Zellen führt, die sich um einen Dottervorrat in der Mitte gruppieren. Superfizielle Furchung findet bei Insekten statt.

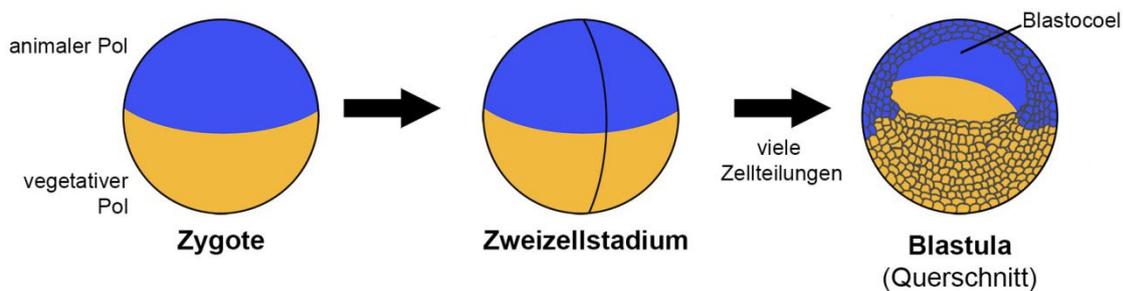


Abb. 4.9: Entwicklung der Blastula beim Frosch

Bild: Baur, 2019



Abb. 4.10: Vorphase der Molura (Mensch)

Bild: Ekem, 2005



Abb. 4.11: Menschliche Blastocyste

Bild: Ekem, 2005

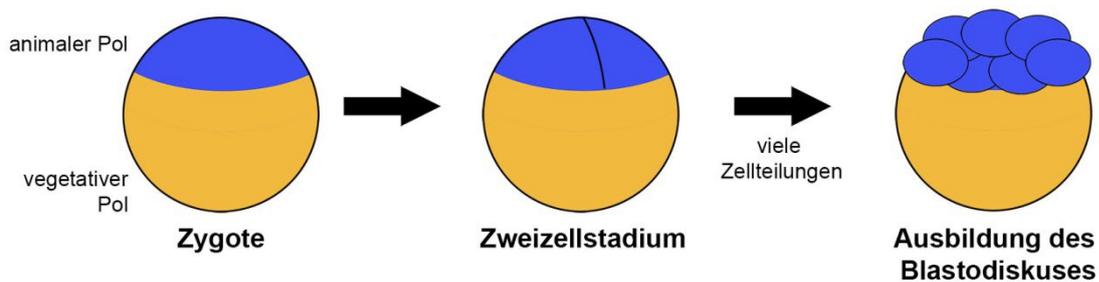
Abb. 4.12: Entwicklung Blastula beim Zebrafisch (*Danio rerio*)

Bild: Baur, 2019

## (2) Gastrulation

Nach der Entwicklung der Blastula verlangsamen sich die Zellteilungen. Die Zellen machen morphogenetische Prozesse durch, was als Gastrulation bezeichnet wird. Bei der Gastrulation wird die Bildung von Gewebe und Organen vorbereitet. In dieser Phase wird der Embryo als **Gastrula** bezeichnet. Je nach Tierstamm entwickelt sich ein zweischichtiger (Nesseltiere und Rippenquallen) beziehungsweise dreischichtiger Embryo (z. B. Chordatiere) aus der Blastula. Am Ende der Gastrulation sind etliche Zellen aus der oberflächigen Schicht ins Innere gewandert. Es haben sich bei den Tieren, bei denen ein dreischichtiger Embryo entsteht, das Ektoderm, das Mesoderm und das Entoderm gebildet. Diese drei Schichten nennt man Keimblätter. Das Ektoderm bildet die Epidermis und das Entoderm bildet die Wand des Gastrula-Darms. Das Mesoderm füllt die Räume zwischen den beiden anderen Keimblättern.

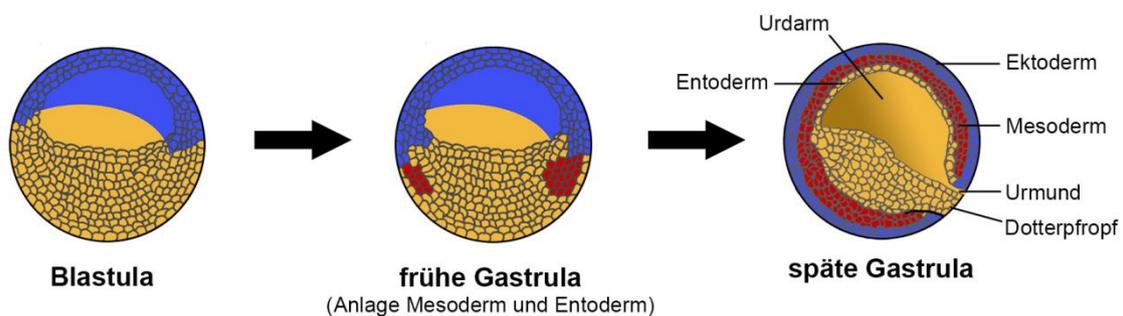


Abb. 4.13: Gastrulation beim Frosch

Bild: Baur, 2019

## (3) Entwicklung der Organe

Im weiteren Verlauf bilden sich aus den drei Keimblättern die unterschiedlichen Organe aus. Bei den Wirbeltieren bildet sich bei der weiteren Entwicklung des Embryos aus dem Ektoderm die Epidermis (Haut), das Epithel des Enddarms, die Hornhaut, das Nervengewebe. Aus dem Mesoderm entwickeln sich die Chorda dorsalis (daraus die Wirbelsäule), die Knochen, die Skelettmuskulatur, das Exkretionssystem, das Kreislaufsystem, das Fortpflanzungssystem, die Dermis, die Auskleidung der Körperhöhlen. Aus dem Entoderm entwickeln sich die Epithelauskleidungen des Verdauungstrakts und die Epithelauskleidung des Atmungssystems.

## Ort der embryonalen Entwicklung

Der Embryo kann sich im Mutterleib (mit oder ohne Eihülle) oder außerhalb des Mutterleibs in einer Eihülle entwickeln.

Entsprechend des Ortes der Entwicklung kann man drei Formen unterscheiden: Viviparie, Oviparie und Ovoviviparie.

**Viviparie:** Viviparie wird auch als Lebendgeburt bezeichnet. Die Entwicklung des Embryos erfolgt im Mutterleib, hierbei ist der Embryo nicht in eine, ihn vom Körper komplett abtrennende, Eihülle eingeschlossen.

**Oviparie:** Entwicklung des Embryos in einem Ei (Der Begriff Ei kann Unterschiedliches ausdrücken. Hier ist das Gebilde gemeint, in dem sich die Eizelle befindet; also nicht Ei für Eizelle). Das Ei wird vom Muttertier abgelegt und der Embryo entwickelt sich außerhalb des Mutterleibs.

**Ovoviviparie:** Entwicklung des Embryos in einem Ei (Gebilde, in dem sich die Eizelle befindet), das Ei verbleibt jedoch bis zum Schlupf im Mutterleib. Die Jungtiere schlüpfen im Mutterleib bzw. direkt bei der Abgabe des Eies.



**Abb. 4.14: Viviparie**

Bild: Tanenbaum, o. J.



**Abb. 4.15: Oviparie (Wüstenschildkröte)**

Bild: skeeze, o. J.



## Nachbereitung / Übung

### Aufgabe 1: Erklären/definieren Sie die Begriffe:

Akrosom	Gamet	Kloake
Anisogamie	Gastrula	Morula
Äußere Befruchtung	Gonaden	Oogamie
Blastula	haploid	Parthenogenese
Chromosomen	Hermaphroditismus	Spermatophore
diploid	innere Befruchtung	Zona pellucida
Embryo	Isogamie	Zygote

### Aufgabe 2:

- (1) Worin unterscheiden sich die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung?
- (2) Welche Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gibt es?
- (3) Worin unterscheiden sich die Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung?
- (4) Worin unterscheiden sich Zweihäusigkeit von Einhäusigkeit und Zwitterigkeit?
- (5) Führen Sie die Vorgänge bei der Befruchtung auf.
- (6) Stellen Sie den Verlauf von der Zygote zum vollständig entwickelten Embryo dar.
- (7) Vergleichen Sie die unterschiedlichen Arten der Furchung.
- (8) Worin unterscheiden sich Viviparie, Oviparie und Ovoviviparie?

### Literatur

- Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende: Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Campbell, N. A., Reece, J. B. & Urry, L. A. (2015). *Biologie* (10., aktualisierte Auflage). München: Pearson.
- Füller, H. (2003). *Die Regenwürmer* (Die neue Brehm-Bücherei, Bd. 140, 2., unveränderte Auflage; Nachdruck der 1. Auflage von 1954). Hohenwarsleben: Westarp.
- Menner, E. (2004). *Unsere Süßwasserpolyphen* (Die neue Brehm-Bücherei, Bd. 134, 2., unveränderte Auflage). Hohenwarsleben: Westarp.
- Munk, K. (2011). *Zoologie* (2., erweiterter Druck). Stuttgart: Georg Thieme.
- Sadava, D. E., Hillis, D. M., Heller, H. C. & Berenbaum, M. (2011). *Biologie* (9. Auflage). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Storch, V. (2013). *Meeresborstenwürmer: Polychaeta* (Die neue Brehm-Bücherei, Bd. 442, 2., unveränderte Auflage, Nachdruck der 1. Auflage von 1971). Hohenwarsleben: Westarp.
- Vollmer, C. (1960). *Wasserflöhe*. Wittenberg: Ziemsen Verlag.
- Wehner, R. & Gehring, W. J. (2013). *Zoologie* (25. Auflage). Stuttgart: Georg Thieme.
- Westheide, W. & Alberti, G. (2013). *Spezielle Zoologie: Einzeller und wirbellose Tiere* (3. Auflage). Berlin: Springer Spektrum.

## Abbildungen

Abbildung 4.1: **Moorfrösche (*Rana arvalis*) in Amplexus**. Ursprünglicher Bildtitel: Moorfrosch (*Rana arvalis*), Paar in Amplexus; Bild von: Allgau; 2008; Lizenz: CC BY-SA 4.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Echte\\_Frösche\\_\(Gattung\)#/media/File:Rana\\_arvalis\\_-\\_amplexus.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Echte_Frösche_(Gattung)#/media/File:Rana_arvalis_-_amplexus.jpg)

Abbildung 4.2: **Knospung bei Süßwasserpolyp**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 4.3: **Fragmentierung**. Bild von: Zusammenstellung Armin Baur, 2020; Bildteil (A) Arne Nygren, 2008 [Lizenz: CC BY-NC-Sa 4.0; verfügbar unter: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=image&pic=132115&tid=129967>]; Bildteil (B) Armand Dehorne, 1933 [Dehorne, A. (1933). La schizometamerie et les segmentes tetragemmes de *Dodecaceria caulleryi* n. sp. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 67, 298-326.].

Abbildung 4.4: **Eier im Brutraum eines Wasserfloh**. Ursprünglicher Bildtitel: *Daphnia pulex* im Gegenlicht-Mikroskop; Bild von: Paul Hebert; 2005; Lizenz: CC BY 2.5; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Daphnien#/media/File:Daphnia\\_pulex.png](https://de.wikipedia.org/wiki/Daphnien#/media/File:Daphnia_pulex.png)

Abbildung 4.5: **Kopulation Regenwürmer**. Ursprünglicher Bildtitel: Kopulation – das Clitellum ist bei beiden Würmern gut sichtbar; Bild von: Beentree; 2006; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Regenwürmer#/media/File:Earthworm\\_klitellum\\_copulation\\_beentree.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Regenwürmer#/media/File:Earthworm_klitellum_copulation_beentree.jpg)

Abbildung 4.6: **Befruchtung – Beteiligte Strukturen**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 4.7: **Befruchtung**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 4.8: **Bienenkönigin mit Hofstaat (Honigbiene)**. Ursprünglicher Bildtitel: Bienenkönigin und Arbeiterinnen auf einer Brutwabe; Bild von: Waugsberg; 2006; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: <https://de.wikipedia.org/wiki/Bienenkönigin#/media/File:Bienenkoenigin3.jpg>

Abbildung 4.9: **Entwicklung der Blastula beim Frosch**. Bild von: Armin Baur; 2019

Abbildung 4.10: **Vorphase der Molura (Mensch)**. Ursprünglicher Bildtitel: 8-cell human embryo, day 3; Bild von: Ekem; 2005; Lizenz: public domain; verfügbar unter: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Embryo,\\_8\\_cells.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Embryo,_8_cells.jpg)

Abbildung 4.11: **Menschliche Blastocyste**. Ursprünglicher Bildtitel: Blastocyst on day 5 after fertilization Courtesy: RWJMS IVF Program; Bild von: Ekem; 2005; Lizenz: public domain; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Embryo#/media/File:Blastocyst,\\_day\\_5.JPG](https://de.wikipedia.org/wiki/Embryo#/media/File:Blastocyst,_day_5.JPG)

Abbildung 4.12: **Entwicklung der Blastula beim Zebrafisch**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 4.13: **Gastrulation beim Frosch**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 4.14: **Viviparie**. Bild von: Margo Tanenbaum; o. J.; Lizenz: Bild auf Pixabay; verfügbar unter: <https://pixabay.com/de/photos/säugetier-tierwelt-tier-gras-natur-3151336/>

Abbildung 4.15: **Oviparie**. Bild von: skeeze; o. J.; Lizenz: Bild auf Pixabay; verfügbar unter: <https://pixabay.com/de/photos/wüstenschildkröte-schraffur-baby-987972/>

## 5. Lernen und Intelligenz

Denken wir über die Entwicklung von Menschen nach, so ist uns bewusst, dass viele Fertigkeiten und Fähigkeiten über Lernprozesse erworben werden. Lernen ist physiologisch betrachtet eine Veränderung der synaptischen Verknüpfungsmuster. Doch wie ist dies bei Tieren? Der Begriff Instinkt – ererbtes Verhalten –, wird mit vielen Tieren in Verbindung gebracht. Doch auch bei Tieren können sich die synaptischen Verknüpfungsmuster verändern. Im folgenden Kapitel wird aufgegriffen, in welchem Ausmaß Tiere fähig sind, Fertigkeiten zu erlernen und problemlösende Fähigkeiten zu entwickeln.



Abb. 5.1: Jungelefant wird von Muttertier angeleitet

Bild: Lindner, o. J.

### - Inhaltliche Lernziele -

- Sie können:
- die Formen des nicht-assoziativen Lernens erläutern,
  - die unterschiedlichen Ausprägungen des assoziativen Lernens benennen und erläutern,
  - die Gedächtnisformen des höheren Lernens darstellen,
  - die Formen der Orientierung im Gelände erläutern,
  - über exemplarische Beispiele zur Intelligenz ein Bild hierüber aufbauen.

### 5.1 Lernen

Lernen ist das Erwerben eines Verhaltens, das nicht angeboren ist, sondern durch Erfahrungen des Individuums aufgebaut wird. Angeborenes Verhalten, was als das Gegenteil von Lernen gesehen werden kann, nennt man Instinkt. Lernen kann man in unterschiedlichen Formen vorfinden: nicht-assoziatives Lernen, assoziatives Lernen, Gedächtnisaufbau.

#### 5.1.1 Nicht-assoziatives Lernen

Das nicht-assoziative Lernen ist das Lernen, auf einen (immer wieder) erfolgenden Reiz zu reagieren. Es wird in unterschiedliche Unterformen unterteilt.

##### **(A) Prägung**

Bei der Prägung werden in einem zeitlich begrenzten Entwicklungsabschnitt (oft nach der Geburt) Muster irreversibel erlernt. Prägung zeichnet sich dadurch aus, dass beim Lernen Belohnung oder Bestrafung keine Rolle spielen. Die Prägung kann ausgerichtet sein auf das Erkennen der Mutter (Nachfolgeprägung), den Erwerb des Wissens adäquater Sexualpartner (sexuelle Prägung), das Erkennen des eigenen Nachwuchses (Prägung auf den eigenen Nachwuchs), eines Ortes (Ortsprägung) oder der Nahrung (Nahrungsprägung).

Der Begriff Prägung wurde von Konrad Lorenz (\*1903, †1989) in die Fachsprache eingefügt, der über Untersuchungen bei Enten und Gän-

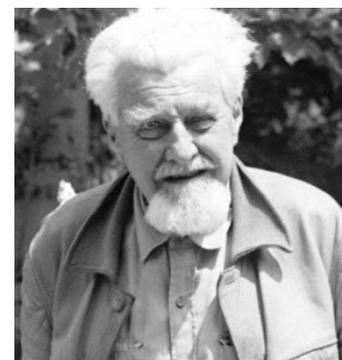


Abb. 5.2: Konrad Lorenz

Bild: Max Planck Gesellschaft, 2009

sen die Nachlaufprägung (Nachfolgeprägung) und die sexuelle Prägung erforschte.

### **(B) Habituation**

Habituation ist der Verlust der Ansprechempfindlichkeit für einen Reiz (Gewöhnung). Dies erfolgt, wenn ein Tier einem Reiz immer wieder ausgesetzt ist, der sich als unbedeutend erweist. Oft schwierig ist die Abgrenzung zur sensorischen Adaptation. Beispielsweise ist es Habituation, wenn ein Hund nicht mehr beim täglichen, zeitgleichen Besuch des Postboten bellt, und es ist sensorische Adaptation, wenn wir nach einer gewissen Zeit in der Diskothek die Musik als nicht mehr so laut empfinden.

### **(C) Dishabituation**

Aufhebung der Habituation.

### **(D) Sensitivierung**

Steigerung der Reaktion durch wiederholte Reize. Katzen zeigen bei Untersuchungen mit kurzen elektrischen Reizungen an einem ihrer Gliedmaßen eine anwachsend stärkere motorische Reaktion auf.

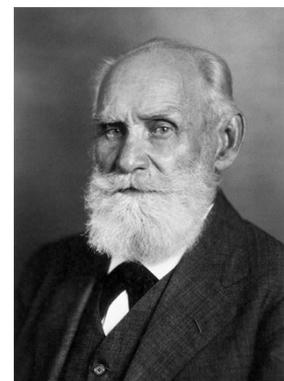
## 5.1.2 Assoziatives Lernen

Das assoziative Lernen ist eine Form des Lernens, bei der die Ausführung einer Reaktion durch eine direkte oder nachfolgende Darbietung eines assoziierten Reizes erfolgt. Das Individuum hat beim assoziativen Lernen gelernt, auf den Reiz (der eigentlich die Reaktion nicht auslösen würde) zu reagieren. Das assoziative Lernen wird auch Konditionierung genannt. Es gibt zwei Formen, die klassische und die operante Konditionierung.

### **(A) Klassische Konditionierung**

Bei der klassischen Konditionierung lernt ein Individuum einen zunächst bedeutungslosen Reiz (CS) mit einem verhaltensbedeutenden Reiz (US) in Verbindung zu bringen. Werden beide Reize im Paar über eine Zeit angeboten, erfolgt die natürliche Antwort auf den US dann auch bei alleiniger Darbietung des CS. Bekannt wurde die klassische Konditionierung durch Iwan Petrowitsch Pawlow (\*1849, †1936).

Pawlow stellte fest, dass ein Hund bereits beim Sehen der Nahrung und nicht erst beim Fressen Speichel produziert. Bei Untersuchungen konnte er erkennen, dass beim Darbieten eines Glockentons (CS), wenn das Futter (US) gegeben wurde, nach einer gewissen Zeit das Klingeln der Glocke alleine ausreichte, um einen Speichelfluss beim Hund zu erzeugen.



**Abb. 5.3:** Iwan Petrowitsch Pawlow

### **Auch Honigbienen kann man konditionieren**

Honigbienen wird in der Drogenbekämpfung und Sprengstoffsuche zukünftig eine große Bedeutung zugewiesen. Der Grund dafür liegt in der Möglichkeit, Bienen auf Duftstoffe zu konditionieren. Bietet man Honigbienen einen Tropfen Zuckerlösung an, strecken sie ihren Saugrüssel aus. Dies erfolgt durch den Rüssel-Streck-Reflex (PER: Proboscis Extension Response), wenn die Antennen der Biene mit Zuckerlösung in Berührung kommen. Bietet man ihr dabei immer wieder einen spezifischen Geruch dar (z. B. Geruch von Sprengstoff oder Rosenduft), dann streckt auch sie nach einiger Zeit den Rüssel schon bei Darbietung des Duftes aus.



**Abb. 5.4: Rüssel-Streck-Reflex**  
Fixierte Biene (*Melipona scutellaris*) streckt bei Berührung der Antenne mit Zuckerlösung (B) den Rüssel aus; bei Wasser (A) nicht.

Bild: Nocelli et al., 2018

**Physiologische Vorgänge bei der klassischen Konditionierung am Modellorganismus *Aplysia californica***

Die Meeresschnecke *Aplysia californica* (siehe Abb. 5.5) kann Lerneffekte durch klassische Konditionierung erfahren und wird oft als Modellorganismus zur Erklärung der Konditionierung in Lehrbüchern angeführt.

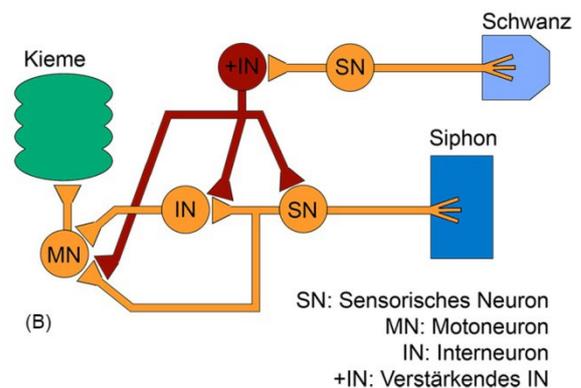
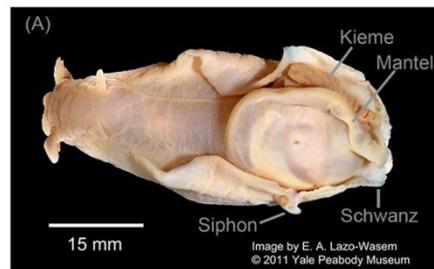
Die Schnecke hat am Rücken einen Siphon und Kiemen. Berührt man diesen Siphon (US), ziehen sich reflexartig ihre Kiemen unter den Mantel zurück (UR). Reizt man gleichzeitig mit einem Elektroschock den Schwanz des Tieres (CS), kommt es zur Konditionierung. Nach mehrmaligem Durchführen reagiert die Meeresschnecke auf die alleinige Reizung des Schwanzes mit Elektroschocks damit, dass sie ihre Kiemen zurückzieht.

Physiologisch gesehen passiert Folgendes: Die Konditionierung führt dazu, dass bei gleichzeitiger Aktivierung der sensorischen Neuronen, die vom Schwanz abgehen, und denen der Siphonhaut die verstärkenden Interneuronen ihre postsynaptischen Verbindungen zu den sensorischen Neuronen ausbauen. Kommt es nun später zur Aktivierung der verstärkenden Interneuronen durch die Reizung des Schwanzes, führt dies zur „Stimulation“ der Transmitterausschüttung in den Endköpfchen der sensorischen Neuronen der Siphonhaut, ohne dass in diesen ein Aktionspotenzial entstanden war. Physiologisch werden durch die verstärkenden Neuronen eine Reihe von biochemischen Vorgängen in den Endköpfchen der sensorischen Neuronen der Siphonhaut ausgelöst, die zur Öffnung von  $Ca^{2+}$ -Kanälen und dadurch zum Einstrom von  $Ca^{2+}$  und der Exocytose von Neurotransmittern führen.



**Abb. 5.5: *Aplysia californica***  
Zur Feindabwehr eine giftige Tinte ausstoßender Kalifornischer Seehase

Bild: Anderson, 2003



**Abb. 5.6: Neuronenverschaltung bei *Aplysia***

Bild: (A) Lazo-Wasem, 2019; (B) Baur, 2020

**(B) Operante Konditionierung**

Die operante Konditionierung unterscheidet sich von der klassischen dadurch, dass das Individuum nach der durchgeführten Aktion eine Belohnung oder eine Strafe erhält. Die operante Konditionie-

rung wird beispielsweise in der Tierdressur angewendet. Das zu dressierende Tier erhält ein Leckerli (Belohnung), wenn es die gewünschte Aktion (Reaktion) ausführt.

Die operante Konditionierung wird in der Forschung für die Delayed-Match-to-Sample Methode (DMTS) genutzt. Mit der DMTS können Untersuchungen zum Kurzzeitgedächtnis oder zur Mustererkennung von Tieren durchgeführt werden.

Beispielsweise wird die DMTS bei Honigbienen angewendet, indem Bienen in ein „Y-förmiges“ Tunnelsystem gesetzt werden (siehe Abb. 5.7). Das Tunnelsystem beginnt mit dem Eingang, der von einem Muster (S) umgeben ist. Hinten am Tunnelsystem folgt eine Entscheidungskammer (choice chamber). Bevor die untersuchte Biene in die Entscheidungskammer gelangt, muss sie durch eine Klappe kriechen. Hinter der Klappe gibt es zwei Ausgänge (C1 und C2), beide tragen ein Muster. Eines der Muster ist identisch mit dem Muster am Eingang (S). Hinter dem identischen Muster befindet sich Zuckerlösung (Belohnung). Damit die Biene die Zuckerlösung nicht sehen kann und die Aufgabe auch nicht durch Ausprobieren gelöst werden kann, befinden sich Klappen an den Ausgängen.

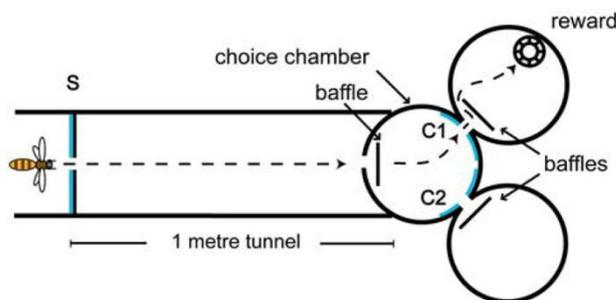


Abb. 5.7: DMTS Versuchsaufbaus

Bild: Gross et al., 2009

### Bienen können Zahlen bis drei wahrnehmen – Untersuchung mit der DMTS-Methode

Bei der Untersuchung von Gross, Pahl, Si, Zhu, Tautz und Zhang (2009) wurden Bienen zuerst in der DMTS-Anordnung trainiert, damit sie ihre Aufgabe – Erkennen von zwei Mustern mit der gleichen Anzahl von Elementen – erlernen konnten.

Abbildung 5.8 zeigt in der oberen Kurve den Verlauf der Lernleistungen. Die Bienen mussten zwei Aufgaben ausführen (zuerst Muster S1 und dann Muster S2 am Eingang). Die untere Kurve zeigt die prozentuale Anzahl von falschen Entscheidungen nach einer zuvor richtigen Entscheidung.

Die Bienen galten als trainiert, wenn sie zu 70 % richtige Entscheidungen trafen.

Nach dem Training wurde mit unterschiedlichen Figuren und Farben untersucht, ob Bienen Mengen in Bezug auf die Anzahl von enthaltenen Elementen unterscheiden können.

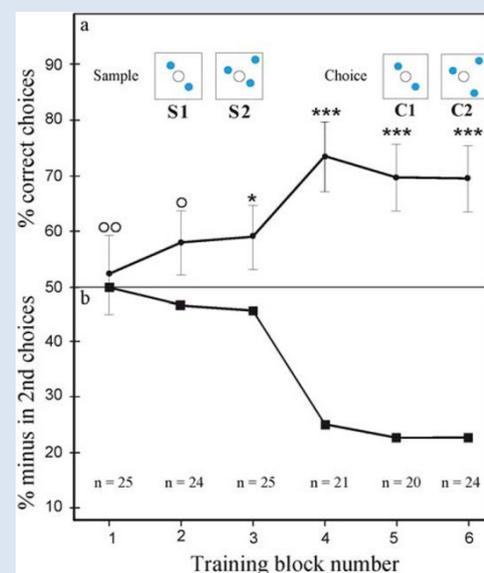


Abb. 5.8: Lernkurve Training Bienen

Bild: Gross et al., 2009

Die Ergebnisse (siehe Abb. 5.9) legen nahe, dass Bienen dies bis zu einer Anzahl von drei Elementen, bei weiteren Versuchsansätzen auch zum Teil vier Elementen, leisten können. Bienen können also auf drei bzw. vier zählen.

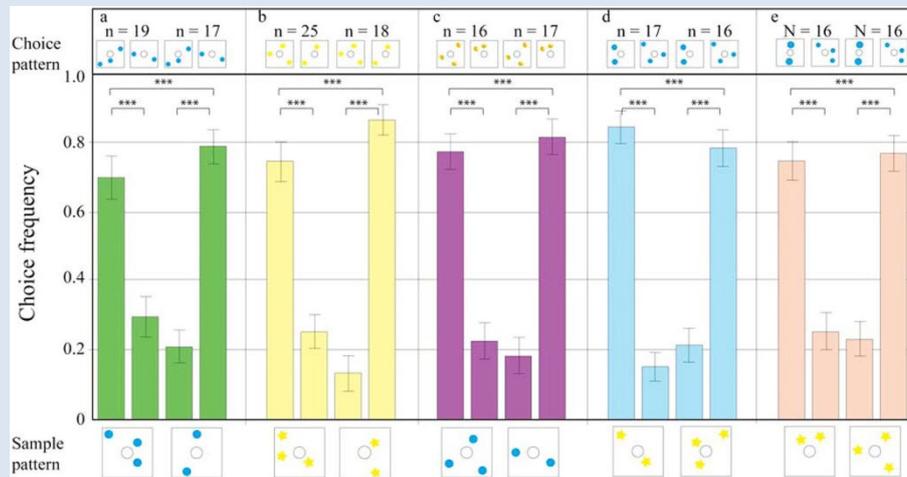


Abb. 5.9: Ergebnis Untersuchung zum Erkennen der Anzahl von Elementen

Bild: Gross et al., 2009

### 5.1.3 Höheres Lernen

Beim höheren Lernen werden individuell erworbene Fertigkeiten und Fähigkeiten in einem Gedächtnis gespeichert und können nun vom Individuum immer wieder abgerufen werden. Die Erfahrungen können durch ‚Trail and error‘ oder ‚Beobachtung und Nachahmung‘ gemacht werden.

#### (A) Prozedurales Gedächtnis

Im prozeduralen Gedächtnis werden Lernergebnisse vom Einüben von Handlungsabläufen gespeichert. Es wird gespeichert, „wie etwas getan wird“. Beim Lernprozess erfolgt die Einübung von Bewegungsketten bis zur Fehlerfreiheit. Das Abrufen der Informationen aus dem prozeduralen Gedächtnis erfolgt meist automatisch (implizit), ohne dass das Individuum nachdenken muss. Das prozedurale Gedächtnis befindet sich bei Wirbeltieren im Kleinhirn.

#### Schimpansen, die speerähnliche Werkzeuge präzise bauen

Die Wissenschaftler Jill Pruetz und Paco Bertolani konnten im Südosten des Senegals (Afrika) Schimpansen bei ihrer Jagd auf kleine Galagos beobachten.

Schimpansen ernähren sich meist von pflanzlicher Kost, verachten aber gelegentliche tierische Nahrung (Insekten und kleine Säugetiere) nicht.

Galagos sind sehr kleine nachtaktive Halbaffen (Körperlänge ohne Schwanz: 12–20 cm; Gewicht: ca. 200 g). Die Galagos verstecken sich tagsüber meist in Höhlen, ausgehöhlten Ästen oder Baumstämmen.



Abb. 5.10: Senegal-Galago (*Galago senegalensis*)

Bild: OpenCage, 2012

Die beiden Wissenschaftler konnten bei 17 Schimpansen beobachten, wie sie sich speerähnliche Werkzeuge bauten, um damit die Galagos aus ihren Höhlenverstecken zu fangen. Die Affen gingen beim Werkzeugbau sehr systematisch und in einer ähnlichen Bauweise vor. In allen bis auf einen beobachteten Fall brachen sich die Schimpansen einen lebendigen Ast von einem Baum ab. Alle Schimpansen machten von ihrem Ast die Seitenäste ab. Acht der beobachteten Affen versäuberten noch die beiden Enden und lösten die Rinde des Astes ab. Vier Schimpansen schärften mit den Schneidezähnen eines der Enden. Falls sich das Werkzeug als ungeeignet erwies, fertigten sich die Schimpansen ein neues Werkzeug.

Die beobachteten Schimpansen erlernen die motorischen Handgriffe für das Produzieren und das Handhaben der erstellten Waffe und speichern dies im prozeduralen Gedächtnis ab.



**Abb. 5.11: Schimpansen jagen mit angefertigten Speeren**

Adulter Schimpanse jagt mit einem angefertigten speerähnlichen Werkzeug ein Galago in einem hohlen Ast (a–c), sein Bruder beobachtet ihn dabei (d).

Bild: Pruetz et al., 2015

### **(B) Deklaratives Gedächtnis**

Im deklarativen Gedächtnis erfolgt die Speicherung von Fakten und Ereignissen („Dinge“, die man mit Worten beschreiben kann). Die Abrufung der Informationen erfolgt meist bewusst (explizit), kann aber auch unbewusst (implizit) erfolgen. Im deklarativen Gedächtnis werden Informationen wie Fakten und Ereignisse, die zur eigenen Biografie gehören (episodisches Gedächtnis), oder das Wissen über Fakten und Ereignissen, die nicht der eigenen Biografie zuzuordnen sind (semantisches Gedächtnis) sowie Wahrnehmungsrepräsentationen (Identifizieren von Gegenständen und Objekten) gespeichert. Bei Wirbeltieren befindet sich das deklarative Gedächtnis in der Großhirnrinde. Informationen (Kurzzeitgedächtnis) werden mithilfe des Hippocampus ins Langzeitgedächtnis überführt.

### **Antizipation bei Menschenaffen**

Fumihiro Kano und Satoshi Hirata haben bei ihrer Untersuchung von zwölf Menschenaffen (sechs Bonobos und sechs Schimpansen) interessante Ergebnisse ermitteln können. Die zwölf Menschenaffen-

fen sahen sich Kurzfilme an und wurden hierbei mit einem Eye-Tracker untersucht. In ihrem ersten Experiment ließen die Wissenschaftler die Affen einen Film ansehen, bei dem zwei identische Türen zu sehen waren. Aus einer der Türen stürmte ein Mensch, der ein King-Kong-Kostüm trug, und attackierte einen anderen Menschen. Bevor der ‚Affe‘ aus der Tür stürmte, leuchteten beide Türen auf, um die Aufmerksamkeit der untersuchten Affen auf die Türen zu lenken. Den Menschenaffen wurde der Film einen Tag später noch einmal vorgeführt. Die Wissenschaftler konnten hierbei mit dem Eye-Tracker messen, dass viele der Affen kurz vor dem Ereignis häufiger und länger auf die Tür blickten, aus der der Mensch im Affenkostüm stürmte. In ihrem zweiten Experiment zeigten sie den Affen einen Film, in dem ein Mensch eines von zwei auf dem Boden liegenden Werkzeugen nimmt und damit einen Menschen im King-Kong-Kostüm angreift. Einen Tag später wurde den Affen ein ähnlicher Film vorgeführt, in dem jedoch die beiden Werkzeuge vertauscht lagen. Kurz vor dem Ereignis richteten viele Affen ihren Blick auf das im vorausgegangenen Film verwendete Werkzeug. Insgesamt schauten beim zweiten Film vor dem Ereignis mehr Affen und diese eine längere Zeit auf das Werkzeug, als dies beim vorausgehenden Film der Fall war.

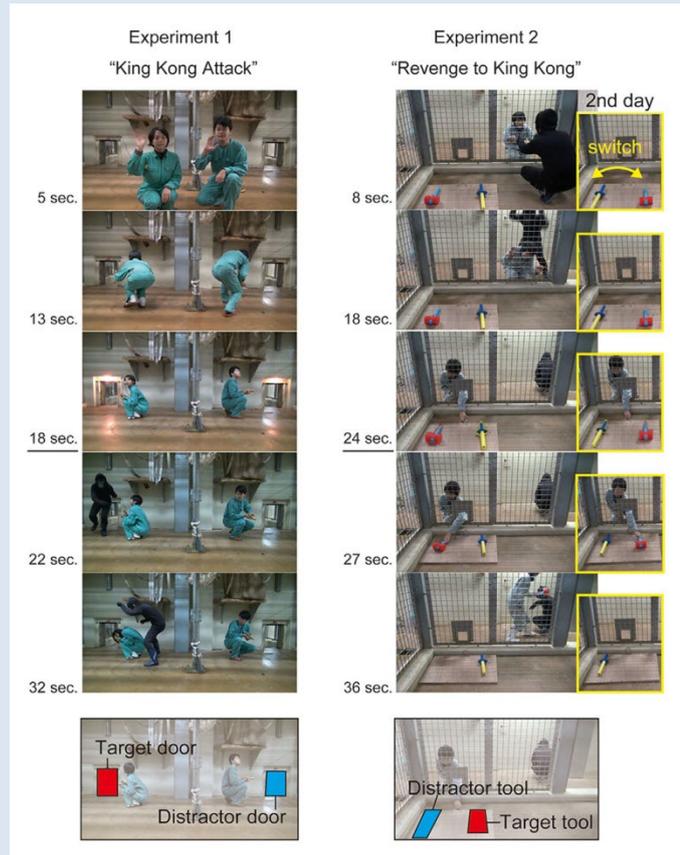


Abb. 5.12: Untersuchung von Kano und Hirata

Bild: Kano & Hirata, 2015

Im Hippocampus ist auch ein wichtiger Teil des räumlichen Gedächtnisses der Wirbeltiere, das für die Navigation wichtig ist, angesiedelt. Für die Navigation werden unterschiedliche Bereiche des Nervensystems benötigt. Für die Bildung einer Orientierungsinformation müssen z. B. Objekte erkannt, Bilder eingespeichert, räumliche Entfernungen zwischen Objekten erkannt oder motorische Erfahrungen, die auf dem Weg gemacht wurden, gesammelt werden. All diese Fähigkeiten können, wie bereits erwähnt, nicht nur dem deklarativen Gedächtnis zugeschrieben werden. Räumliches Zurechtfinden (Navigieren) ist nicht nur für Wirbeltiere essenziell, sondern auch für andere Tiere. So sind beispielsweise auch Insekten und viele andere Tiere in der Lage zu navigieren.

Für die räumliche Orientierung können, je nach Organismus, unterschiedliche Fähigkeiten eingesetzt werden:

**Path integration:** Aufzeichnung der Bewegungsverläufe zum Ziel (Drehbewegungen, Verschiebungsbewegungen), um diese Informationen für den Rückweg oder das erneute Auffinden zu verwenden.

**Vector memory:** Orientierung an Sternbildern, dem Stand des Mondes, dem Stand der Sonne oder am Magnetfeld der Erde.

**Picture memory:** Einprägen vom Aussehen der Umgebung.

**Cognitive maps:** Einprägung von Landmarken und ihre räumliche Anordnung.

Bei Honigbienen (*Apis mellifera*), die an einem Futterplatz eingefangen und an einem anderen – für sie unbekanntem – Platz wieder ausgesetzt wurden, konnte festgestellt werden, dass das Verinnerlichen der Orientierung vom Aussetzplatz zum Bienenstock in der folgenden Schlafphase stattfindet (Beyaert, Greggers & Menzel, 2012). In der Untersuchung wurde eine Testgruppe von Bienen nach dem Orientierungsflug vom Schlafen abgehalten, während eine Kontrollgruppe ihren natürlichen Schlaf halten durfte. Als die Bienen am nächsten Tag wieder ausflogen, wurden sie wieder gefangen und zum Aussetzplatz gebracht. Die Bienen der Gruppe, die vor diesem zweiten Aussetzen schlafen durfte, fanden in einer signifikant höheren Anzahl zum Bienenstock zurück. Bei Honigbienen wird vermutet, dass sie sich Cognitive maps aufbauen.

#### Grabwespen orientieren sich an Landmarken (Picture memory)

Niko Tinbergen konnte feststellen, dass sich Grabwespenweibchen an Landmarken orientieren. Die Grabwespenweibchen decken den Eingang zu ihren Nestern zu, bevor sie auf Nahrungssuche gehen. Bei der Rückkehr finden sie den Eingang nach kurzer Zeit wieder. Niko Tinbergen markierte ein Nest mit einem Ring von Kiefernzapfen. Als die Grabwespe das Nest verließ, stellte er den Ring an eine andere Stelle. Die Grabwespe flog bei ihrer Rückkunft zum Ring und suchte dort den Eingang des Nestes.

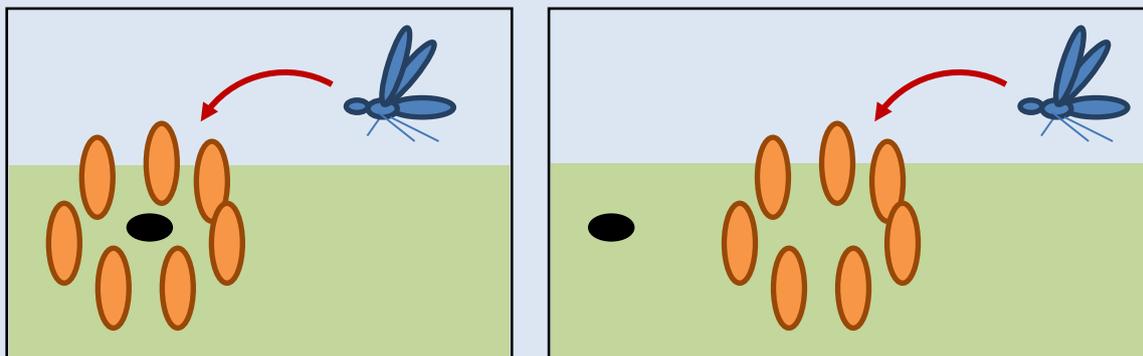


Abb. 5.13: Experiment von Niko Tinbergen

Bild: Baur, 2019

#### (C) Emotionales Gedächtnis

Im emotionalen Gedächtnis werden Erfahrungen und Erlebnisse mit Furcht, Angst, Neugierde, Genuss, Entspannung oder Sicherheit in Zusammenhang gebracht. Das emotionale Gedächtnis befindet sich bei Wirbeltieren in der Amygdala. Das emotionale Gedächtnis macht das Erinnern an Emotionen in Bezug auf eine Sache oder ein Ereignis möglich. Es ist in die Konditionierung von Angst und Furcht eingebunden.

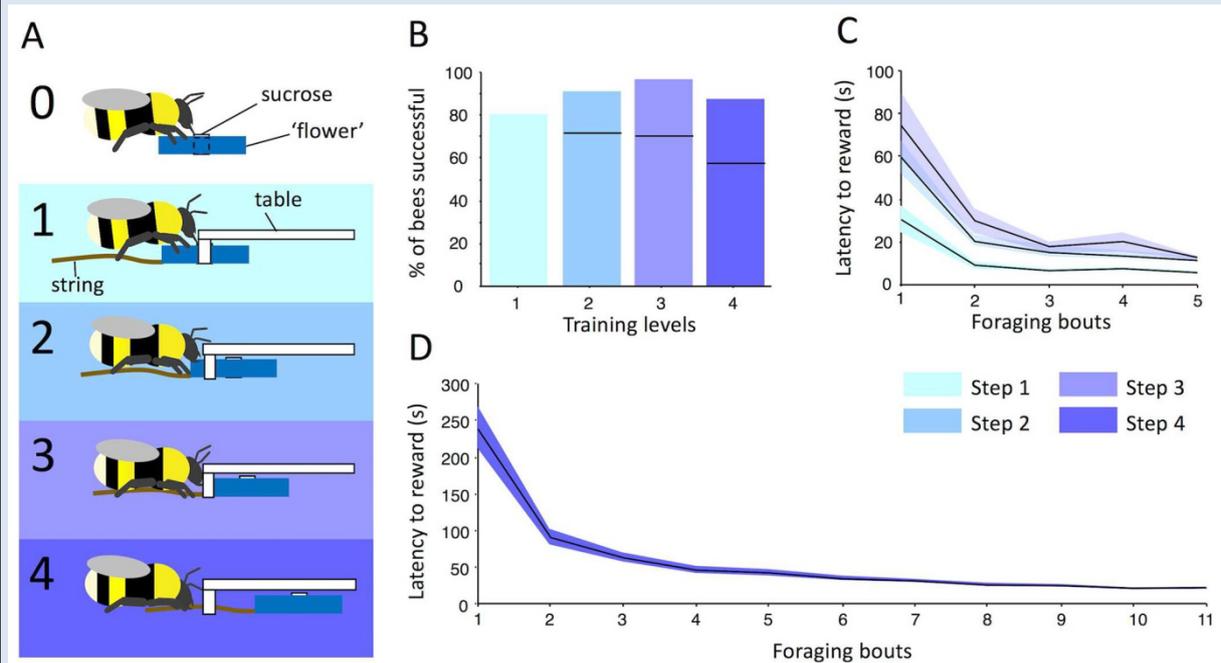
## 5.2 Intelligenz

Intelligenz ist die Fähigkeit eines Individuums, sein Denken bewusst auf neue Forderungen einzustellen. Mit anderen Worten ist Intelligenz die Fähigkeit, neue Anforderungen zu lösen (Stern 1912, S. 1).

Die Intelligenz von Tieren soll nachfolgend mit drei Beispielen aufgezeigt werden.

### Problemlösefähigkeit von Hummeln

Eine Arbeitsgruppe von Wissenschaftlern aus England, Norwegen und China konditionierte Hummeln darauf, eine Zuckerlösung aus der Mitte einer blauen Kreisscheibe zu sammeln. Nach der Konditionierung wurde bei den weiteren Versuchsdurchläufen die Kreisscheibe immer weiter unter eine Plexiglasscheibe geschoben. An der blauen Kreisscheibe war eine Schnur befestigt. Die Hummeln lernten nun nach und nach durch trail and error, dass sie mithilfe der Schnur die blaue Scheibe hervorziehen konnten und so an die Zuckerlösung kamen. Die Wissenschaftler konnten bei einem weiteren Experiment, bei dem sie Hummeln in kleinen Käfigen neben die Hummeln, die die Kreisscheibe hervorziehen konnten, stellten, feststellen, dass Hummeln auch durch alleiniges Beobachten das Hervorziehen erlernen konnten. (Alem et al., 2016)



**Training bees to pull a string to obtain a reward.** (A) Stepwise string pulling training protocol. Successive steps: Step 0, pretraining on blue artificial flowers (note that all bees were trained on this step); Step 1, 50% of the flower covered by the transparent table; Step 2, 75% of the flower covered; Steps 3 and 4, 100% of the flower covered. The flower was positioned at the edge in Step 3 and 2 cm under the table in Step 4. (B) Percentage of successful bees in Steps 1 to 4 ( $n = 40, 32, 29,$  and  $28,$  respectively). Black horizontal lines within bars indicate the percentage of bees of the original 40. (C) and (D), mean  $\pm$  standard error (s.e.) (line and shaded area, s) latency to obtain the reward in Steps 1–3 and 4. (C) Mean latency for the five foraging bouts of Steps 1–3. Data points, from left to right, in (D) indicate the latency to reward in Step 4 for the bout with first occurrence of string pulling and the ten foraging bouts that followed. Bees needed  $6.17 \pm 1.2$  foraging bouts before displaying string pulling in Step 4

**Abb. 5.14: Problemlösefähigkeit von Hummeln**

Bild: Alem et al., 2016

### Sprachfähigkeit von Menschenaffen

Die 1971 geborene und 2018 verstorbene Gorillafrau Koko, die seit ihrer Kindheit in Gebärdensprache unterrichtet wurde, beherrschte über 1000 Gebärdenzeichen, die sie nicht nur als Einzelworte verwendete, sondern zu kurzen Sätzen verbinden konnte.

In einer Freilandstudie konnten Forscher des Max-Planck-Instituts herausfinden, dass die kommunikativen Interaktionen von Menschenaffen viele der Grundelemente aufweisen, die auch die menschliche Konversation ausmachen (Fröhlich et al., 2016).

### Vorausschauendes Denken

Die Pfleger der Wilhelma Stuttgart können bei den Gorillas immer wieder etwas Erstaunliches beobachten. Das Gorillaweibchen Undi sammelt abends geeignete Stöckchen im Gehege ein und wirft alle anderen Stöckchen aus dem Gehege. Die eingesammelten Stöckchen nimmt sie mit in ihr Schlafnest. In der Zeit, in der die Gorillas im Schlafnest sind (abgetrennter Raum), wird das Gehege gesäubert. Die anderen Gorillas kommen so morgens nicht an Stöckchen und sie ist dadurch der einzige Gorilla, der sich mit geeignetem Werkzeug an den frisch gefüllten Stocherdosen bedienen kann. Die anderen Tiere müssen zuerst die von den Pflegern neu in Gehege gelegte Äste bearbeiten und passend machen, während sich Undi mit ihren am Abend gesammelten Stöckchen bereits Futter entnehmen kann.



**Abb. 5.15: Gorilladame Undi**

Bild: Wilhelma Stuttgart, o. J.



## Nachbereitung / Übung

### Aufgabe 1: Erklären/definieren Sie die Begriffe:

Delayed-Match-to-Sample Methode	Modellorganismus	Prägung auf Nachwuchs
episodisches Gedächtnis	Nachfolgeprägung	semantisches Gedächtnis
Habituation	Nahrungsprägung	Sensitivierung
höheres Lernen	Neuron	sensorisches Neuron
Intelligenz	Prägung	sexuelle Prägung
Lernen		

### Aufgabe 2:

- (1) Worin unterscheiden sich das nicht-assoziative vom assoziativen Lernen?
- (2) Wie kann man Tiere konditionieren?
- (3) Was passiert physiologisch betrachtet bei der Konditionierung?
- (4) Worin unterscheiden sich die klassische und die operante Konditionierung?
- (5) Worin unterscheiden sich assoziatives und höheres Lernen?
- (6) Vergleichen Sie das prozedurale und das deklarative Gedächtnis und stellen Sie Unterschiede und Gemeinsamkeiten heraus.
- (7) Welche Arten der Orientierung gibt es.
- (8) Suchen Sie nach weiteren Beispielen für die Intelligenz der Tiere. [●]

### Literatur

- Alem, S., Perry, C. J., Zhu, X., Loukola, O. J., Ingraham, T., Søvik, E. & Chittka, L. (2016). Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. *PLoS Biology*, 14(10), e1002564.
- Beyaert, L., Greggers, U. & Menzel, R. (2012). Honeybees consolidate navigation memory during sleep. *The Journal of Experimental Biology*, 215(Pt 22), 3981–3988.
- Campbell, N. A., Reece, J. B. & Urry, L. A. (2015). *Biologie* (10., aktualisierte Auflage). München: Pearson.
- Fröhlich, M., Kuchenbuch, P., Müller, G., Fruth, B., Furuichi, T., Wittig, R. & Pika, S. (2016). Unpeeling the layers of language: Bonobos and chimpanzees engage in cooperative turn-taking sequences. *Scientific Reports*, 23 May, 2016.
- Galizia, C. G. & Lledo, P.-M. (2013). *Neurosciences – From molecule to behavior: A university textbook*. Berlin: Springer.
- Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J. & Zhang, S. (2009). Number-based visual generalisation in the honeybee. *PLoS One*, 4(1), e4263.
- Heldmaier, G., Neuweiler, G. & Rössler, W. (2013). *Vergleichende Tierphysiologie* (2., vollständig überarbeitete und aktualisierte Auflage). Berlin: Springer Spektrum.
- Hildebrandt, J.-P., Bleckmann, H. & Homberg, U. (2015). *Penzlin – Lehrbuch der Tierphysiologie* (8. Auflage). Berlin: Springer Spektrum.
- Kano, F. & Hirata, S. (2015). Great apes make anticipatory looks based on long-term memory of single events. *Current Biology* 25(19), 2513–2517.

Pruetz, J. D., Bertolani, P., Ontl, K. B., Lindshield, S., Shelley, M. & Wessling, E. G. (2015). New evidence on the tool-assisted hunting exhibited by chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in a savannah habitat at Fongoli, S n gal. *Royal Society Open Science*, 2(4).

Pruetz, J. D. & Bertolani P. (2007). Savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) hunt with tools. *Current Biology* 17, 412–417.

Sadava, D. E., Hillis, D. M., Heller, H. C. & Berenbaum, M. (2011). *Biologie* (9. Auflage). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.

## Abbildungen

Abbildung 5.1: **Jungelefant wird von Muttertier angeleitet**. Bild von: Jonny Lindner; o. J.; Lizenz: Bild auf Pixabay; verf gbar unter: <https://pixabay.com/de/photos/elefant-jung-wasserstelle-2380009/>

Abbildung 5.2: **Konrad Lorenz**. Bild von: Max Planck Gesellschaft; 2009; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verf gbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Konrad\\_Lorenz#/media/File:Konrad\\_Lorenz.JPG](https://de.wikipedia.org/wiki/Konrad_Lorenz#/media/File:Konrad_Lorenz.JPG)

Abbildung 5.3: **Iwan Petrowitsch Pawlow**. Lizenz: Public domain; verf gbar unter: [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7d/Ivan\\_Pavlov\\_NLM3.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/7d/Ivan_Pavlov_NLM3.jpg)

Abbildung 5.4: **R ssel-Streck-Reflex**. Urspr nglicher Bildtitel: Figure 1. Forager of *M. scutellaris* subjected to the traditional PER harness test, with the body trapped with adhesive tape and with free antennae and buccal parts.; Bild aus: Nocelli, R., Louren o, C., Denardi-Gheller, S., Malaspina, O., Pereira, A. & Nominato, F. (2018). New method to Proboscis Extension Reflex to the assessment of gustatory responses for stingless bees. *Ci ncia, Tecnologia & Ambiente*, 7(1), 69-76; Lizenz: open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Abbildung 5.5: **Aplysia californica**. Urspr nglicher Bildtitel: Kalifornischer Seehase (*Aplysia californica*); Bild von: Genny Anderson; 2003; Lizenz: CC BY-SA 4.0; verf gbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Kalifornischer\\_Seehase#/media/File:Aplysia\\_californica.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Kalifornischer_Seehase#/media/File:Aplysia_californica.jpg)

Abbildung 5.6: **Neuronenschaltung bei Aplysia**. Bild von: (A) Eric A. Lazo-Wasem; 2019; Lizenz: CC 0; verf gbar unter: [https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Aplysia?uselang=de#/media/File:Tethys\\_\(Aplysia\)\\_tarda\\_\(YPM\\_IZ\\_048517\).jpeg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Aplysia?uselang=de#/media/File:Tethys_(Aplysia)_tarda_(YPM_IZ_048517).jpeg); (B) Armin Baur, 2020

Abbildung 5.7: **DMTS Versuchsaufbaus**. Urspr nglicher Bildtitel: Figure 1. Layout of the Delayed Match-to-Sample (DMTS) experimental apparatus; Bild aus: Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J. & Zhang, S. (2009). Number-based visual generalisation in the honeybee. *PloS One*, 4(1), e4263, S. 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004263>; Lizenz: open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Abbildung 5.8: **Lernkurve Training Bienen**. Urspr nglicher Bildtitel: Figure 2; Bild aus: Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J. & Zhang, S. (2009). Number-based visual generalisation in the honeybee. *PloS One*, 4(1), e4263, S. 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004263>; Lizenz: open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Abbildung 5.9: **Ergebnis Untersuchung zum Erkennen der Anzahl von Elementen**. Urspr nglicher Bildtitel: Figure 3; Bild aus: Gross, H. J., Pahl, M., Si, A., Zhu, H., Tautz, J. & Zhang, S. (2009). Number-based visual generalisation in the honeybee. *PloS One*, 4(1), e4263, S. 3. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004263>; Lizenz: open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Abbildung 5.10: **Senegal-Galago (*Galago senegalensis*)**. Urspr nglicher Bildtitel: Lesser bushbaby (*Galago senegalensis*); Bild von: OpenCage; 2012; Lizenz: CC BY-SA 2,5; verf gbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Galagos#/media/Datei:Galago\\_senegalensis.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Galagos#/media/Datei:Galago_senegalensis.jpg).

Abbildung 5.11: **Schimpansen jagen mit angefertigten Speeren.** Ursprünglicher Bildtitel: Figure 1; Bild aus: Pruetz, J. D., Bertolani, P., Ontl, K. B., Lindshield, S., Shelley, M. & Wessling, E. G. (2015). New evidence on the tool-assisted hunting exhibited by chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in a savannah habitat at Fongoli, Sénégal. *Royal Society Open Science*, 2(140507), 1–11, S. 3. <https://doi.org/10.1098/rsos.140507>; Lizenz: CC BY 4.0.

Abbildung 5.12: **Untersuchung von Kano und Hirata.** Ursprünglicher Bildtitel: Figure 1. Movie Stimuli; Bild aus: Kano, F. & Hirata, S. (2015). Great apes make anticipatory looks based on long-term memory of single events. *Current Biology* 25(19), 2513–2517, S. 2514.

Abbildung 15.13: **Experiment von Niko Tinbergen.** Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 5.14: **Problemlösefähigkeit von Hummeln.** Ursprünglicher Bildtitel: Fig 1. Training bees to pull a string to obtain a reward; Bild aus: Alem, S., Perry, C. J., Zhu, X., Loukola, O. J., Ingraham, T., Søvik, E. et al. (2016). Associative Mechanisms Allow for Social Learning and Cultural Transmission of String Pulling in an Insect. *PLoS Biology*, 14(10), e1002564, S. 3; Lizenz: open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Abbildung 15.15: **Gorilladame Urdi.** Bild von Wilhelma Stuttgart zur Verfügung gestellt.

## 6. Sinnesorgane Teil I: Lichtsinnesorgane

Die Wahrnehmung der Umwelt ist für viele Organismen eine essenzielle Fähigkeit, um sich zu orientieren, Nahrung zu finden und gegen Beutegreifer vorzugehen (Flucht oder Kampf). Je nach Tierart können unterschiedliche Reize der Umwelt unterschiedlich gut wahrgenommen werden.

Zur Wahrnehmung von Umweltreizen benötigen die Organismen Sinnesorgane. Sinnesorgane bestehen aus angeordneten Sinnesrezeptoren.

In diesem Kapitel werden das Licht (physikalische Grundlagen) und das Licht detektierende Sinnesorgane thematisiert. Licht ist ein Reiz, der in sehr unterschiedlicher Art und Weise, je nach Bau und Funktion des jeweiligen Lichtsinnesorgans, ausgewertet werden kann.



**Abb. 6.1:** Komplexaugen Schwebfliege  
*Volucella pellucens*

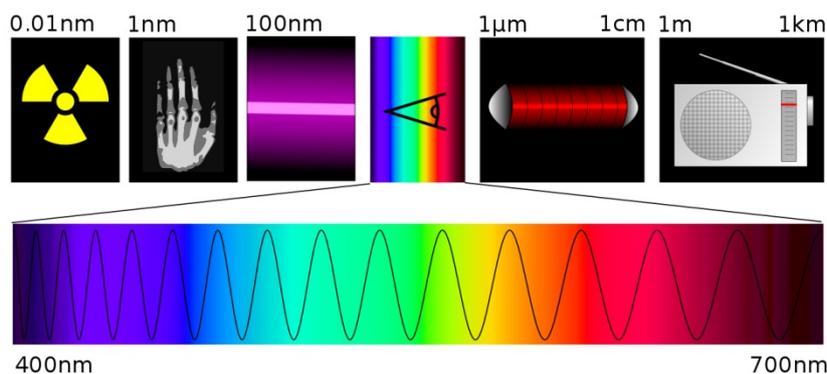
Bild: Bartz, 2007

### - Inhaltliche Lernziele -

- Sie können:
- Grundlagen der Optik anwenden (Modellvorstellungen zum Licht, Absorption, Reflexion, Funktion Blende und Sammellinse),
  - den Aufbau eines Photorezeptors darstellen,
  - die physiologischen Vorgänge bei der Aktivierung eines Photorezeptors erläutern,
  - die unterschiedlichen Lichtsinne darstellen (Hell-Dunkel-Sehen, Richtungssehen, Bildsehen),
  - die verschiedenen Sehsinnesorgane in Aufbau und Funktion erläutern.

### 6.1 Grundwissen Licht und Optik

Licht ist elektromagnetische Strahlung. Das weiße Licht – das von der Sonne oder von künstlichen Lichtquellen ausgeht – setzt sich aus unterschiedlichen Lichtanteilen zusammen, die sich in ihrer Wellenlänge und dadurch in ihrem Energiegehalt unterscheiden. Das gesamte Spektrum der Sonnenstrahlung reicht von Röntgenstrahlung bis hin zur Radiostrahlung (Abb. 6.2). Das Maximum der ener-

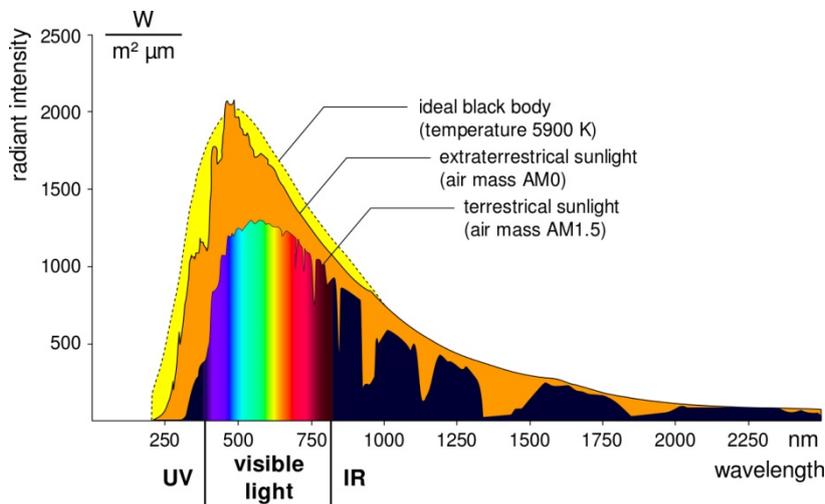


**Abb. 6.2:** Elektromagnetisches Wellenspektrum

Das sichtbare Licht ist ein Teil des elektromagnetischen Spektrums. Das Spektrum ist in Gammastrahlung, Röntgenstrahlung, Ultraviolett-Strahlung [UV], sichtbares Licht, Infrarotstrahlung [IR], Mikrowellen und Radiowellen unterteilt.

Bild: Tatoute & Phrood, 2006

getischen Intensität der Sonnenstrahlung liegt im Bereich des sichtbaren Lichts (Abb. 6.3). Tiere, die mit einem Sehorgan ausgestattet sind, können nicht alle Anteile der elektromagnetischen Strahlung wahrnehmen. Menschen können beispielsweise elektromagnetische Strahlung im Bereich von 400 nm bis 700 nm („Licht“) sehen. Insekten (*Insecta*) und Mäusebussarde (*Buteo buteo*) können Anteile der Ultraviolettstrahlung (UV Strahlung) und manche Schlangen können Infrarotanteile wahrnehmen.



**Abb. 6.3: Elektromagnetisches Spektrum der Sonnenstrahlung**

Intensität der Sonnenstrahlung bei AM 0 (erdnaher Weltraum) und AM 1,5 (etwa zum Sonnenhöchststand in Karlsruhe) im Vergleich zur Emission eines idealen Schwarzen Körpers bei einer Temperatur von 5900 K.

Bild: Degreen, 2006

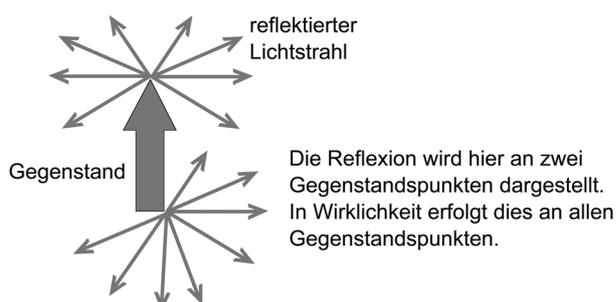
Die Eigenschaften des Lichts (allgemeiner betrachtet auch der elektromagnetischen Strahlung) können mithilfe von unterschiedlichen Modellen erklärt werden:

Das **Modell der Strahlenoptik**: Die Ausbreitung des Lichts wird durch Lichtstrahlen beschrieben. Ein Lichtstrahl wird hierbei als gerader und gerichteter Strahl (Vektor) angesehen. Das Modell der Strahlenoptik wird oft zur Beschreibung von Reflexionsvorgängen oder des Sehvorgangs eingesetzt.

Das **Modell der Wellenoptik**: Die Beschreibung des Lichts erfolgt mittels Wellen, die je nach Lichtspektrum eine unterschiedliche Wellenlänge und dadurch eine unterschiedliche Energie besitzen.

Das **Modell der Quantenphysik**: Licht wird hier als Strom von Photonen (Lichtquanten) verstanden. Ein Photon ist masselos, hat aber einen Energiegehalt (der je nach Wellenlänge verschieden hoch ist) und einen Impuls. Umso kleiner die Wellenlänge im Modell der Wellenoptik, umso größer ist der Energiegehalt und der Impuls des Photons.

Zur Erklärung des Sehvorgangs wird nun zuerst das Modell der Strahlenoptik aufgegriffen. Trifft weißes Licht auf ein Objekt (Gegenstand) – nehmen wir ein rotes Haus – so wird ein Anteil des Lichts absorbiert und nur der rote Anteil am Objekt gestreut (vereinfacht, jedoch physikalisch nicht korrekt, ausgedrückt: zurückgeworfen oder reflektiert). Hierbei streuen alle Oberflächenpunkte des Objektes



**Abb. 6.4: Lichtbrechung am Gegenstand**

Bild: Baur, 2015

(in unserem Beispiel alle Punkte des roten Hauses) Lichtstrahlen und dies in alle Richtungen. Aufgrund der Lichtgeschwindigkeit fallen diese reflektierten Lichtstrahlen umgehend ins/auf das Lichtsinnesorgan. Dadurch werden Objekte ortstreu abgebildet und Bewegungen von Objekten können real gesehen werden.

Für ein scharfes bildliches Sehen ist es entscheidend, dass nur wenige Strahlen der Gegenstandspunkte auf die „Netzhaut“ treffen (Begriff in Anführungszeichen, da nicht bei allen Tieren eine Netzhaut vorhanden z. T. andere Struktur). Fallen zu viele Lichtstrahlen eines Gegenstandspunktes auf die „Netzhaut“, wird das Bild unscharf. Eine Blende (Lochkamera) lässt nur einzelne Lichtstrahlen eines Gegenstandspunktes passieren. Das Bild wird dadurch aber seitenverkehrt und auf dem Kopf abgebildet (siehe Abb. 6.5). In unserem Beispiel wird das rote Haus seitenverkehrt – z. B. die Haustür wird auf die andere Seite projiziert – und auf dem Kopf auf der „Netzhaut“ abgebildet.

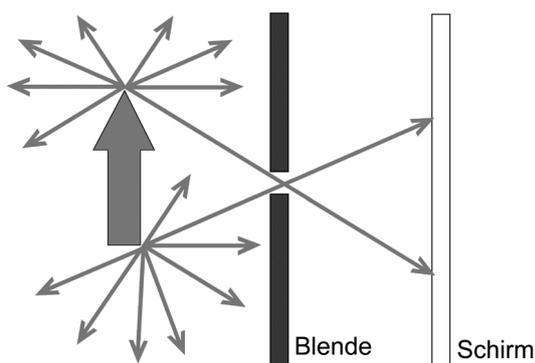


Abb. 6.5: Blende

Bild: Baur, 2015

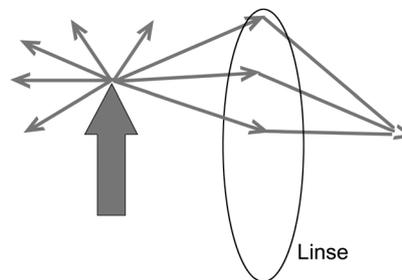


Abb. 6.6: Linse

Bild: Baur, 2015

Eine Sammellinse bündelt mehrere Lichtstrahlen eines Gegenstandspunktes, was dazu führt, dass der Gegenstandspunkt lichtstärker, aber kleiner abgebildet werden kann.

Für aquatische Tiere ist das Sehen, je nach Wassertiefe, zum Teil schwer möglich, da Wasser Lichtenergie absorbiert. In den tieferen Schichten wird daher die Lichtintensität und dadurch die Lichtreflexion von Objekten schwächer. Ab 1.000 m Tiefe besteht Dunkelheit.

## 6.2 Vorgänge bei der Aktivierung eines Photorezeptors

Photorezeptoren (Sehzellen) sind entweder Sinneszellen, spezielle Ganglienzellen oder spezifische Zellorganellen (siehe Abb. 6.12 mit zugehörigem hellblauen Kasten).

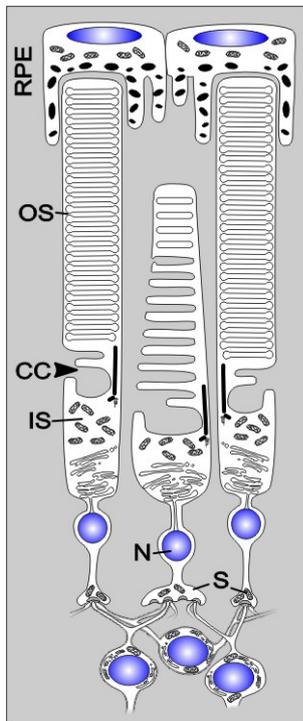
Die Sehsinneszellen sind aus zwei unterscheidbaren Segmenten zusammengesetzt:

**Segment 1 (Außensegment: Outer Segment [OS]):** Das Segment besteht aus Membranstapeln. Bei den Stäbchen der Wirbeltiere sind die Stapel aus membranösen Disks und bei den Zapfen der Wirbeltiere (*Vertebrata*) und den Retinulazellen der Insekten sind dies Membraneinfaltungen (vgl. Abb. 6.7 und 6.8). In der Membran der Disks und der Einfaltungen sind Sehpigmente (z. B. Rhodopsin) eingebettet.

**Segment 2 (Innensegment [IS]):** Das Innensegment ist der Zellbereich, in dem sich der Zellkern und der Stoffwechselapparat befinden.

Die Photorezeptoren der Gliederfüßer (*Arthropoda*) haben ein langes Axon, die der Wirbeltiere nicht.

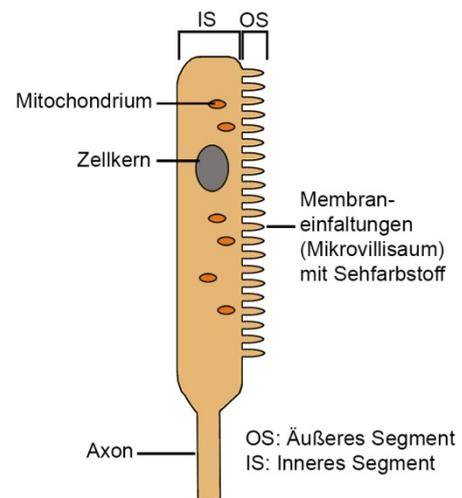
In den Photorezeptoren (Sehsinneszellen) werden Photonentreffer (Modell der Quantenphysik) in elektrische Signale (Aktionspotenziale) umgewandelt. Jeder Photorezeptor wird je nach spezialisiertem Farbbereich (beispielsweise Zapfen: Rot, Blau, Grün) durch den Energiegehalt des entsprechenden Photons (Energiegehalt der Wellenlänge) aktiviert.



**Abb. 6.7: Photorezeptoren Wirbeltiere**

Mitte: Zapfen  
Links und rechts: Stäbchen  
RPE: Retinales Pigmentepithel  
OS: Äußeres Segment  
CC: Verbindungscilium  
IS: Inneres Segment  
N: Zellkern  
S: Synaptische Endigung

Bild: Jan R., 2005



**Abb. 6.8: Photorezeptor (Retinulazelle) Gliederfüßer**

Bild: Baur, 2019

### Aktivierung eines Photorezeptors am Beispiel eines Stäbchens der Wirbeltiere

Die Wirbeltiere besitzen, wie oben bereits beschrieben, unterschiedliche Typen von Photorezeptoren: Stäbchen und drei verschiedene Zapfentypen. Stäbchen sind sehr lichtempfindlich und daher nur in der Dämmerung aktiv. Zapfen hingegen sind für das Farbsehen zuständig und benötigen Tageslicht. Stäbchen und Zapfen unterscheiden sich durch ihre Sehpigmente: in den Stäbchen Rhodopsin und in den Zapfen Jodopsine. Die Retinulazellen der Gliederfüßer enthalten ebenfalls Rhodopsine.

Die Aktivierung eines Photorezeptors wird exemplarisch an einem Stäbchen beschrieben. Rhodopsin ist ein Molekül, das aus Opsin und cis-Retinal zusammengesetzt ist. Trifft ein Photon auf eine Membranscheibe des Membranstapels, wird im getroffenen Rhodopsin, das eingebunden in die Membran der Membranscheibe ist, Retinal in seiner Konfiguration verändert: Aus der cis-Form entsteht die trans-Form (Isomerisierung). Die Formänderung bewirkt das Abspalten von Retinal vom Opsin. Das Retinal wandert aus der Membran in das Cytosol und aktiviert ein G-Protein. Das aktivierte G-Protein führt zur Aktivierung von Phosphodiesterase. In der Zellmembran des Photorezeptors (Membran, die alle Stapel und den Zellkörper umgibt) sind cGMP-gesteuerte Natriumkanäle eingebaut. Ist cGMP vorhanden, verbindet sich dies mit einem cGMP-gesteuerten Natriumkanal, was zur Öffnung von diesem und zum Einstrom von  $\text{Na}^+$  in die Zelle führt. Die aktivierte Phosphodiesterase hydrolysiert cGMP zu 5' GMP (Guanosinmonophosphat). Hierdurch schließen sich die cGMP-gesteuerten Natriumkanäle und das Membranpotenzial ändert sich. Nach einer Refraktärzeit wird das Retinal wieder

mit dem Opsin verbunden. Die Phosphodiesterase wird deaktiviert und dadurch entsteht aus GMP wieder cGMP. Dies führt zur Öffnung der Natriumkanäle und zur Depolarisation.

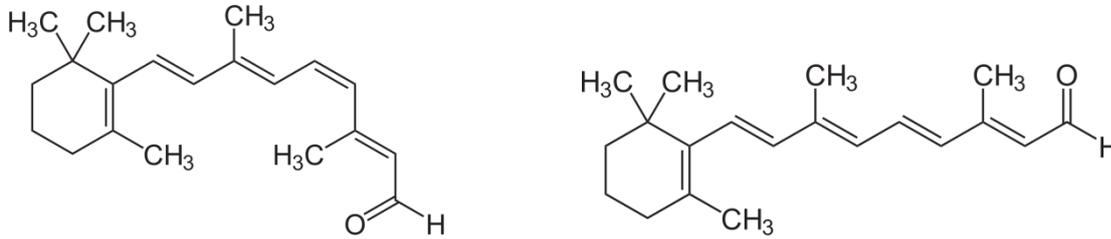


Abb. 6.9: cis-Retinal und trans-Retinal

Bild: NEUROtiker, 2008

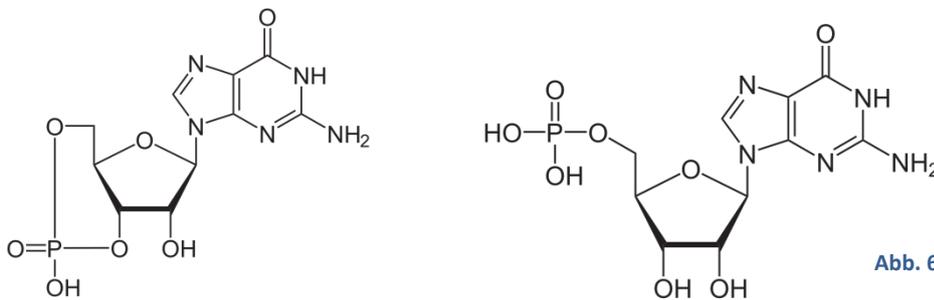


Abb. 6.10: cGMP und 5' GMP

Bild: NEUROtiker, 2008

Die Aktivierung eines Photorezeptors bei Wirbeltieren führt zur Unterbindung der Ausschüttung von Neurotransmittern (Glutamat) am Photorezeptor. Bei den Gliederfüßern bewirkt die Reizung eine Ausschüttung von Neurotransmittern.

### 6.3 Lichtsinnesorgane

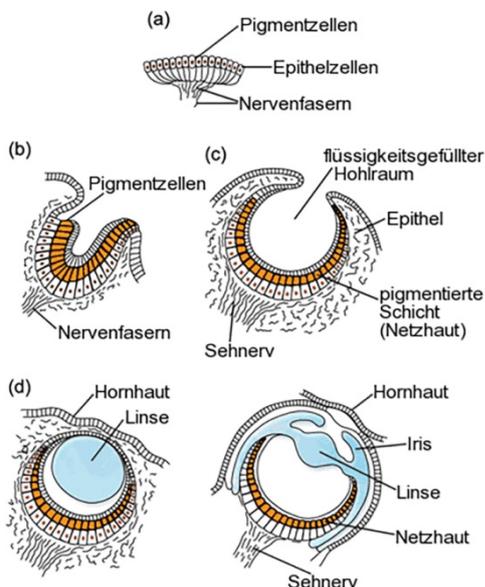


Abb. 6.11: Evolution des Auges

Stufen der Evolution des Auges als Progressionsreihe (a) Pigmentfleck (b) Einfache pigmentierte Vertiefung (c) Augenschalen der Seeohren (Meeresschnecken) (d) Linsenauge von Meeresschnecken

Bild: unbekannt, o. J.

### (A) Photorezeptoren am Körper

Viele Organismen nehmen Licht und Dunkelheit als Umweltreiz wahr, um sich in ihrer Umwelt zu orientieren (**einfacher Lichtsinn: Hell-Dunkel-Wahrnehmung**). Hierbei reicht es den Organismen aus, dass sie den Reiz Licht bzw. kein Licht oder Licht in seiner Intensität wahrnehmen können. Die hierfür benötigten Sinnesorgane können aus einem oder mehreren zusammenarbeitenden Photorezeptoren bestehen (siehe Abb. 6.11a), die an einer zentralen Position am Körper angebracht sind (siehe Beispiel Augentierchen) oder sie können über die Körperoberfläche verteilt sein (siehe Beispiel Regenwurm).

#### Phototaxis bei Augentierchen

Augentierchen bilden innerhalb der geißeltragenden eukaryotischen Einzeller eine eigene Gattung (*Euglena*). Vertreter der Euglenen sind zwischen 0,025 und 0,5 mm groß. Alle Arten haben den Namen gebenden rötlichen Augenfleck, der kein Auge, sondern ein Pigmentfleck ist. Der Pigmentfleck ist funktionell mit einem Photorezeptor als „Sinnesorgan“ aufgebaut. Der Photorezeptor ist hierbei keine Zelle. Euglenen bewegen sich fort, indem sie sich um die Längsachse drehen. Steht eine Lichtquelle senkrecht zum Augentierchen, erfolgt eine periodische Beschattung und Nicht-Beschattung, da sich der Pigmentfleck bei der Drehung um die Längsachse immer wieder zwischen Licht und Photorezeptor schiebt. Schwimmt ein Augentierchen auf die Lichtquelle zu, wird der Photorezeptor ohne Beschattung beleuchtet. Durch diesen Mechanismus können Augentierchen die Richtung einer Lichtquelle erkennen. Da die meisten Arten Photosynthese betreiben, schwimmen sie zielgerichtet zum Licht. Eine Fortbewegung zum Licht hin, die von einem Photorezeptor gesteuert wird, heißt **positive Phototaxis**.

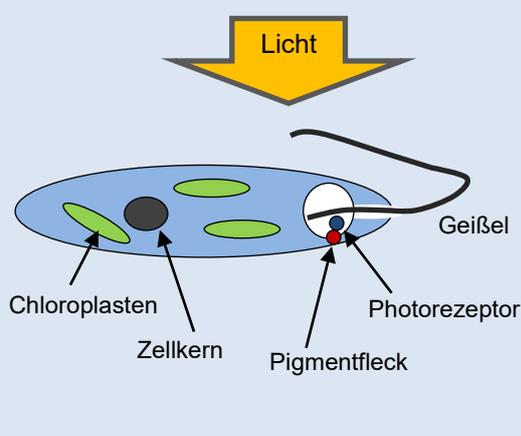


Abb. 6.12: Phototaxis Euglena

Bild: Baur, 2016

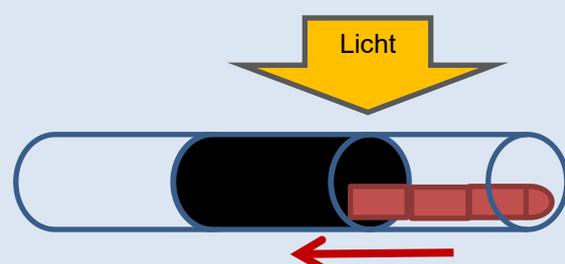
#### Phototaxis bei Regenwürmern

Regenwürmer (*Lumbricidae*; Familie der Ringelwürmer) haben über ihren Körper verteilt Sinneszellen, die in der Außenhaut positioniert sind. Ein Regenwurm kriecht so lange, bis alle Photorezeptoren nicht mehr vom Licht aktiviert werden. Regenwürmer kriechen vom Licht weg. Diese Bewegung, die von den Photorezeptoren ausgelöst wird, wird **negative Phototaxis** genannt.

Dies kann man in der Schule mit einem sehr einfachen Versuch zeigen (Abb. 6.13).

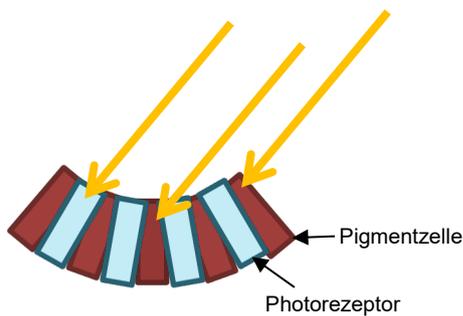
Abb. 6.13: Schulversuch Phototaxis Regenwurm

Bild: Baur, 2019



**(B) Becher- und Grubenaug**

Eine Erweiterung der Sehorganen zur Hell-Dunkel-Detektion findet sich in der grubenförmigen Anordnung von Photorezeptoren – im Becher- oder Grubenaug (siehe Abb. 6.11b). Die Unterscheidung zwischen Becher- und Grubenaug ist in der Anordnung (grubenförmige Vertiefung) der Photorezeptoren zu sehen. Die Photorezeptoren im Grubenaug sind evers und die des Becherauges sind evers oder invers angeordnet. Das Becheraug ist kugelförmiger und hat ein Sekret, welches die Augenhöhle füllt. Die Photorezeptoren von beiden Augentypen sind durch Pigmentzellen getrennt. Die Pigmentzellen absorbieren alle Lichtstrahlen, die nicht senkrecht auf die Photorezeptoren fallen. Beide Augentypen sind für das **Richtungssehen** gebaut. Mit dem Richtungssehen können Organismen erkennen, aus welcher Richtung das Licht kommt. Dies ermöglicht also auch, Angreifer oder Beute, die sich bewegt, in ihrer Fortbewegungsrichtung zu erkennen, nicht aber in ihrem Aussehen.

**Abb. 6.14: Grubenaug**

Nur die Lichtstrahlen, die nahezu axial (senkrecht) auf den Photorezeptor treffen, können das Rhodopsin aktivieren. Die anderen Lichtstrahlen werden in den Pigmentzellen absorbiert.

Bild: Baur, 2019

**(C) Lochkameraug**

Das Lochkameraug ist eine Erweiterung des Becher- oder Grubenauges. Es ist wie eine Kugel oder Blase gebaut, die eine kleine Öffnung (Blende) zum Eintritt von Lichtstrahlen hat. Der Innenraum der Kugel ist mit Flüssigkeit gefüllt. Das Lochkameraug ermöglicht **bildliches Sehen**. Die Bilder sind aufgrund des einfachen Baus des Auges noch sehr lichtschwach und unscharf. Ein bekannter Vertreter eines Tieres mit Lochkameraug ist der Nautilus.

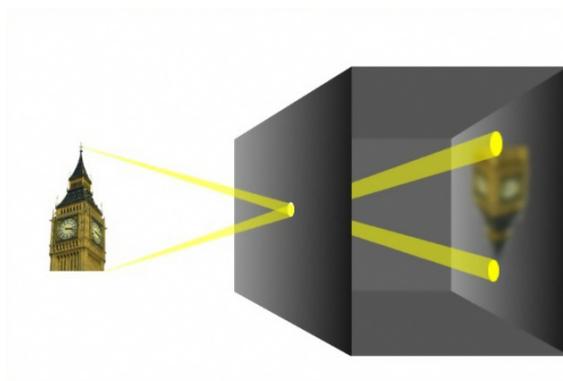
**Abb. 6.15: Prinzip Lochkamera**

Bild: Anton, 2004

**Abb. 6.16: Nautilus**  
*Nautilus pompilius*

Bild: Baecker, 2007

### (D) Blasen- und Linsenauge

#### Blasenauge:

Das Blasenauge ist eine Verbesserung des Lochkameraauges. Beim Blasenauge ist jedoch die Blendenöffnung mit einem durchsichtigen Epithel überzogen. Durch diesen Verschluss ist die Flüssigkeit wie in einer Blase eingeschlossen. Durch die Flüssigkeit wird die Lichtbrechung (wie bereits im Lochkameraauge und Becherauge) ermöglicht, was das Bild lichtstärker und schärfer werden lässt. Das Blasenauge hat seine beste Entwicklung bei den Landschnecken erfahren. Bei der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) ist das Blasenauge mit einem Linsenauge vergleichbar, bei dem sich die eigentliche Blase hin zu einer Linse entwickelt hat (siehe Abb. 6.11d rechts). Lediglich die Verschiebung der Linse zur Nah-Fern-Einstellung ist noch nicht möglich. Hierfür müssen bei den Schnecken die Fühler, an denen die Augen sitzen (Abb. 6.17), bewegt werden (dadurch wird das Auge verschoben). Mit dem Blasenauge wie auch mit dem Linsenauge ist **bildliches Sehen** möglich. Das Blasenauge ist in seiner Bildqualität jedoch noch nicht so gut wie das Linsenauge.

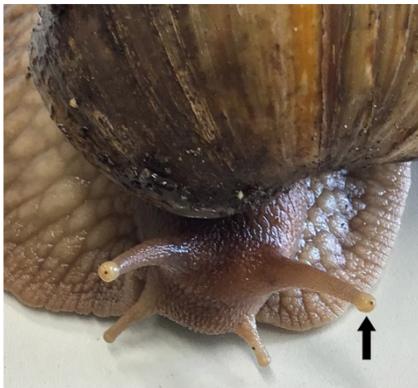


Abb. 6.17: Auge am Fühler einer Achatzschnecke  
(*Achatina fulica*)

Bild: Baur, 2019

#### Linsenauge:

Linsenaugen finden wir bei den wirbellosen Tieren (beispielsweise Kopffüßern *Cephalopoda*, einigen Gliederfüßern *Arthropoda* oder Würfelquallen *Cubozoa*) und bei Wirbeltieren. Das Linsenauge der Wirbeltiere wird von der Lederhaut (Sclera) umschlossen. Vorne am Auge befindet sich die durchsichtige Hornhaut (Cornea). Das Auge wird durch die Linse (Lens) und die Iris in drei Augenkammern

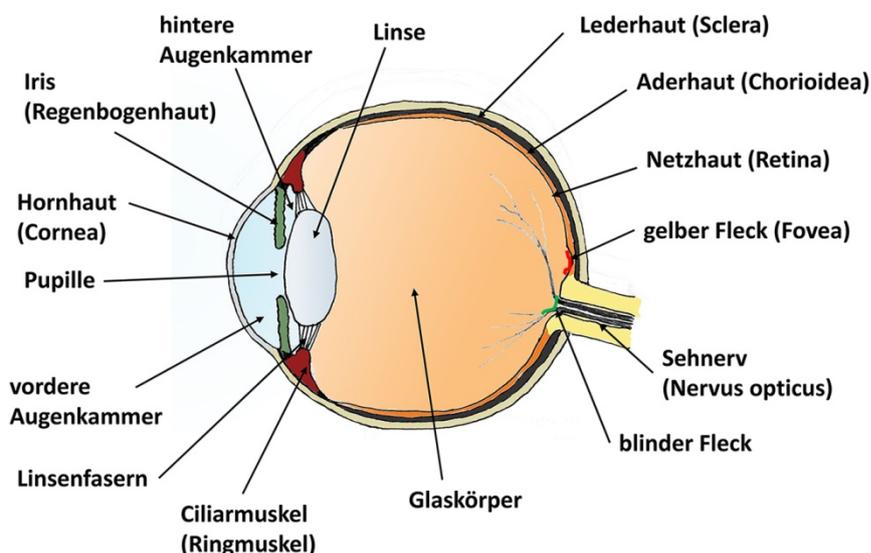


Abb. 6.18: Linsenauge  
Mensch

Bild: Baur, 2016

untergliedert. Zwischen Hornhaut und Iris liegt die vordere Augenkammer, zwischen Iris und Linse die hintere Augenkammer und direkt hinter der Linse der Glaskörper. Unter der das Auge schützenden und formgebenden Lederhaut liegt die Aderhaut (Choroidea). Auf der Aderhaut – Richtung Glaskörper hin – liegt die Netzhaut (Retina). Die Netzhaut ist mit den Sehsinneszellen (Stäbchen und Zapfen) besetzt. An der Grenzschicht zur Aderhaut hat die Netzhaut Pigmentzellen, um überschüssige Lichtstrahlen zu absorbieren, oder bei nachtaktiven Tieren das *Tapetum lucidum*, welches genau das Gegenteil bewirkt und Licht zurückspiegelt. Durch die Rückspiegelung kann mehr Licht an die Photorezeptoren gelangen, was nachts von Vorteil ist. Am hinteren Ende des Auges – der Linse gegenüberliegend – setzt der Sehnerv an. An der Stelle, in der sich die Nerven zum Sehnerv bündeln, ist der blinde Fleck. In ihm sind auf der Netzhaut keine Photorezeptoren angeordnet. Im gelben Fleck hingegen sind sehr viele Photorezeptoren, hier findet man nahezu (je nach Tierart) nur Zapfen. Auf den gelben Fleck wird das Bild projiziert. Greifvögel haben hier eine höhere Dichte an Photorezeptoren und können dadurch besser sehen. Die Linse wird von zugfesten Linsenbändern (Linsenfasern) gehalten, die vom Ringmuskel (Ciliarmuskel) ausgehen. Die Linse bündelt Licht und projiziert es auf die Netzhaut. Hierbei wirken auch die Hornhaut und der Glaskörper mit. Der Ringmuskel verformt bei den Amnioten die Linse. Durch die Krümmung können nahe oder ferne Gegenstände auf der Netzhaut abgebildet werden. Diesen Vorgang der Nah- und Ferneinstellung nennt man Akkommodation. Die Akkommodation erfolgt bei Fischen und Amphibien durch das Vor- und Zurückschieben der Linse und nicht durch eine Formänderung. Die Iris ist die Blende des Linsenauges. Die Öffnung in ihrer Mitte heißt Pupille. Bei Menschen und anderen tagaktiven Tieren ist sie rund. Bei nachtaktiven Tieren (bsp. Katze) ist sie senkrecht schlitzförmig. Die Pupillenöffnung kann verändert werden. Bei großer Helligkeit wird die Pupille kleiner. Bei Dunkelheit öffnet sich die Pupille, hierdurch kann mehr Licht ins Auge eindringen. Den Vorgang der Größeneinstellung der Pupille nennt man Adaptation.

### (E) Komplexauge

Bei den Arthropoden hat sich ein spezieller Augentyp, das Komplexauge (Facettenauge), gebildet. Ein Komplexauge ist aus vielen Einzelaugen (Ommatidien) aufgebaut. Bei den Libellen finden sich die größten Komplexaugen, die aus bis zu 28.000 Ommatidien bestehen. Ein Ommatidium ist in seiner Grundgestalt aus einer außen liegenden Chitinlinse, einem darunterliegenden Kristallkegel und vielen darunter angeordneten Retinulazellen (Photorezeptoren) aufgebaut. Der Kristallkegel ist, wie auch die Photorezeptoren an den Außenseiten des Ommatidiums, von Pigmentzellen umgeben. Die einzelnen Retinulazellen des Ommatidiums unterscheiden sich in der Erregung ausgelöst durch unterschiedliche Lichtwellen (Farbwahrnehmung). Trifft ein Lichtstrahl auf ein Ommatidium, kann dieser nur die Retinulazellen aktivieren, wenn er axial auf dem Membranstapel auftrifft. Trifft er in einem nicht axialen Winkel auf, fällt der Lichtstrahl auf die Pigmentzellen und wird absorbiert. Das Bild eines Gegenstandes kann über die kugelförmige Anordnung der Ommatidien wahrgenommen werden, da hierdurch die Lichtstrahlen eines Gegenstandspunktes nur wenige Ommatidien aktivie-

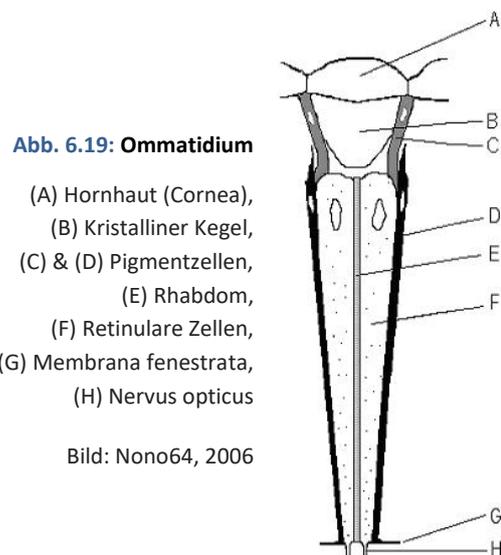


Abb. 6.19: Ommatidium

- (A) Hornhaut (Cornea),
- (B) Kristalliner Kegel,
- (C) & (D) Pigmentzellen,
- (E) Rhabdom,
- (F) Retinulare Zellen,
- (G) Membrana fenestrata,
- (H) Nervus opticus

Bild: Nono64, 2006

ren. Die durch die Gegenstandspunkte aktivierten Ommatidien führen zum Aufbau eines Bildes aus einzelnen Lichtpunkten.

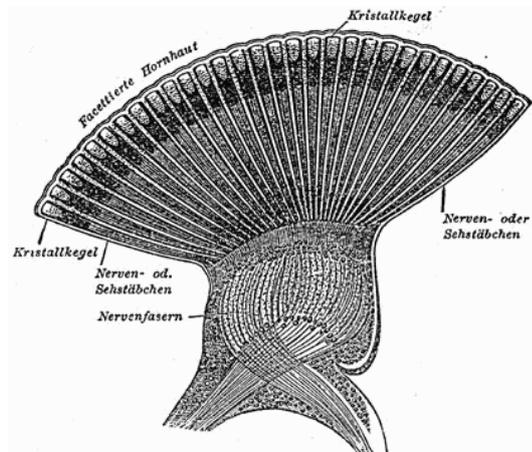


Abb. 6.20: Komplexauge

Bild: Kühn, o. J.



## Nachbereitung / Übung

### Aufgabe 1: Erklären/definieren Sie die Begriffe:

Absorption	Ganglienzelle	Phototaxis
Adaptation	invers	Pigmentzelle
Aderhaut	Iris	positive Phototaxis
Akkommodation	Lichtspektrum	Reflexion
Aktionspotenzial	negative Phototaxis	Sehpigment
Amnioten (Amniota) [●]	Netzhaut	Sinneszelle
axial	Ommatidium	Streuung (Licht)
cis-Retinal	Opsin	<i>Tapetum lucidum</i>
evers	Photorezeptor	trans-Retinal

### Aufgabe 2:

- (1) Wie wird Licht physikalisch beschrieben?
- (2) Wozu dient eine Blende?
- (3) Was ist die Funktion der Linse?
- (4) Wie ist Rhodopsin aufgebaut??
- (5) Wie ist eine Sehsinneszelle aufgebaut?
- (6) Was genau passiert bei der Aktivierung einer Sehsinneszelle?
- (7) Erläutern Sie den Bau und die Funktion von einem Pigmentfleck (Abb. 6.11), Becher- und Grubenaug, Lochkamerauge, linsenaug sowie Komplexauge.
- (8) Vergleichen Sie die Lichtsinne (Hell-Dunkel-Wahrnehmung, Richtungssehen, bildliches Sehen).

----

## Literatur

- Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Campbell, N. A., Reece, J. B. & Urry, L. A. (2015). *Biologie* (10., aktualisierte Auflage). München: Pearson.
- Dettner, K. & Peters, W. (2010). *Lehrbuch der Entomologie: Band 1* (2. Auflage). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Heldmaier, G., Neuweiler, G. & Rössler, W. (2013). *Vergleichende Tierphysiologie* (2., vollständig überarbeitete und aktualisierte Auflage). Berlin: Springer Spektrum.
- Hildebrand, M. & Goslow, G. E. (2004). *Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin: Springer.
- Hildebrandt, J.-P., Bleckmann, H. & Homberg, U. (2015). *Penzlin – Lehrbuch der Tierphysiologie* (8. Auflage). Berlin: Springer Spektrum.
- Munk, K. (2011). *Zoologie* (2., erweiterter Druck). Stuttgart: Georg Thieme.
- Sadava, D. E., Hillis, D. M., Heller, H. C. & Berenbaum, M. (2011). *Biologie* (9. Auflage). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Wehner, R. & Gehring, W. J. (2013). *Zoologie* (25. Auflage). Stuttgart: Georg Thieme.

## Abbildungen

- Abbildung 6.1: **Komplexaugen Schwebfliege**. Ursprünglicher Bildtitel: Facettenaugen einer Schwebfliege; Bild von: Richard Bartz; 2007; Lizenz: CC BY-SA 2.5; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Facettenauge#/media/Datei:Volucella\\_pellucens\\_head\\_complete\\_Richard\\_Bartz.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Facettenauge#/media/Datei:Volucella_pellucens_head_complete_Richard_Bartz.jpg)
- Abbildung 6.2: **Elektromagnetisches Wellenspektrum**. Bild von: Tatoute und Phrood; 2006; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: <https://de.wikipedia.org/wiki/Licht#/media/Datei:Spectre.svg>
- Abbildung 6.3: **Elektromagnetisches Spektrum der Sonnenstrahlung**. Bild von: Degreeen; 2006; Lizenz: CC BY-SA 2.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Sonnenstrahlung#/media/Datei:Sonne\\_Strahlungsintensitaet.svg](https://de.wikipedia.org/wiki/Sonnenstrahlung#/media/Datei:Sonne_Strahlungsintensitaet.svg)
- Abbildung 6.4: **Lichtbrechung am Gegenstand**. Bild von: Armin Baur. Aus: Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Abbildung 6.5: **Blende**. Bild von: Armin Baur. Aus: Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Abbildung 6.6: **Linse**. Bild von: Armin Baur. Aus: Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Abbildung 6.7: **Photorezeptoren Wirbeltiere**. Ursprünglicher Bildtitel: Schematische Darstellung von Stäbchen (außen) und Zapfen (innen) in der Netzhaut; Bild von: Jan R.; 2005; Lizenz: CC SA-BY 2.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Fotorezeptor#/media/Datei:Schema\\_Retina.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Fotorezeptor#/media/Datei:Schema_Retina.jpg)
- Abbildung 6.8: **Photorezeptor (Retinulazelle) Gliederfüßer**. Bild von: Armin Baur; 2019.
- Abbildung 6.9: **cis-Retinal und trans-Retinal**. Bilder von: NEUROTiker; 2008; Lizenz: Public domain; verfügbar unter: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/8/8b/11-cis-Retinal2.svg/1280px-11-cis-Retinal2.svg.png>  
<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/a/a1/All-trans-Retinal2.svg/1280px-All-trans-Retinal2.svg.png>
- Abbildung 6.10: **cGMP und 5' GMP**. Bilder von: NEUROTiker; 2008; Lizenz: Public domain; verfügbar unter: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/6/6c/CGMP.svg/1279px-CGMP.svg.png>;  
[https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0b/Guanosinmonophosphat\\_protoniert.svg/1280px-Guanosinmonophosphat\\_protoniert.svg.png](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/0/0b/Guanosinmonophosphat_protoniert.svg/1280px-Guanosinmonophosphat_protoniert.svg.png)
- Abbildung 6.11: **Evolution des Auges**. Bild von: unbekannt; Lizenz: Public domain; verfügbar unter: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stages\\_in\\_the\\_evolution\\_of\\_the\\_eye\\_\(de\).png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stages_in_the_evolution_of_the_eye_(de).png)

Abbildung 6.12: **Phototaxis Euglena**. Bild von: Armin Baur; 2016.

Abbildung 6.13: **Schulversuch Phototaxis Regenwurm**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 6.14: **Grubenaug**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 6.15: **Prinzip Lochkamera**. Bild von: Anton; 2004; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Lochkamera#/media/Datei:Lochkamera\\_prinzip.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Lochkamera#/media/Datei:Lochkamera_prinzip.jpg)

Abbildung 6.16: **Nautilus**. Bild von: J. Baecker; 2007; Lizenz: Public domain; verfügbar unter: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nautilus-JB-01.jpg>

Abbildung 6.17: **Auge am Fühler einer Achatschnecke**. Bild von: Armin Baur; 2019.

Abbildung 6.18: **Linsenauge Mensch**. Bild von: Armin Baur; 2016.

Abbildung 6.19: **Ommatidium**. Bild von: Nano64; 2006; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: <https://de.wikipedia.org/wiki/Ommatidium#/media/Datei:Ommatidie.JPG>

Abbildung 6.20: **Komplexauge**. Bild von: Stefan Kühn; Lizenz: Public domain; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Facettenauge#/media/Datei:Facettenauge\\_einer\\_Libelle\\_MK1888.png](https://de.wikipedia.org/wiki/Facettenauge#/media/Datei:Facettenauge_einer_Libelle_MK1888.png)

## 7. Sinnesorgane Teil II: Hörsinnesorgane

Für viele Tiere spielt der auditive Sinn eine wichtige Rolle. Hören ist die Fähigkeit, Schall wahrzunehmen. Durch das Hören können beispielsweise Fressfeinde oder Beutetiere ausgemacht werden, was das Überleben sichert. Das Hören ist auch eine wichtige Voraussetzung, um über Töne kommunizieren zu können. Bei den Tieren gibt es unterschiedliche Organe, die Schallwellen aufnehmen, um hieraus Aktionspotenziale zu generieren. Einige Tiere können auch ohne Ohren hören.

Hinweis: Um die Funktion eines Mechanorezeptors zu verstehen, ist das Wiederholen des Kapitels 7 „Sinne, Sinnesrezeptoren und Sinnesorgane“ des Skriptes „Zoologie I“ sinnvoll (verfügbar unter: <https://www.ph-heidelberg.de/biologie/personen/lehrende/baur/lehre.html>).



Abb. 7.1: Ohren von einem Feldhasen

Bild: Wittlieb, o. J.

### - Inhaltliche Lernziele -

- Sie können:
- die Prozesse bei der Entstehung einer Schallwelle erklären,
  - die drei Grundtypen von Hörsinnesorganen erläutern,
  - den Aufbau und die Funktion des Ohres bei Wirbeltieren erklären,
  - den Bau und die Vorgänge am Tympanalorgan erklären,
  - den Aufbau und die Funktion des Johnston Organs erklären,
  - exemplarische Beispiele von alternativen Hörsinnesorganen zum Ohr darstellen.

### 7.1 Grundwissen Schall

Schall ist eine mechanische Schwingung von Partikeln in einem Medium. Die Medienpartikel werden durch eine Schallquelle in Bewegung versetzt, dabei werden sie wie eine Billardkugel zur Bewegung angestoßen. Nach dem Anstoßen treffen sie auf einen Nachbarpartikel, den sie durch ihren Zusammenstoß ebenfalls in Bewegung setzen. Beim Zusammenstoß verändert ein Medienpartikel seine Richtung und bewegt sich zum Ausgangspunkt zurück, wo er u. U. erneut angestoßen wird. Der

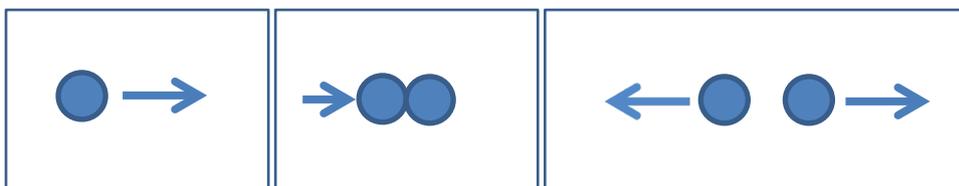


Abb. 7.2: Aufeinandertreffen von Medienpartikeln

Bild: Baur, 2019

Nachbarpartikel stößt wiederum mit einem Nachbarn zusammen und so setzt sich die Schallwelle fort. Die Medienpartikel können je nach Medium Luftmoleküle, Wassermoleküle oder andere bewegliche Moleküle sein. Schall breitet sich kugelförmig in Longitudinalwellen aus. Die angestoßenen Moleküle lösen rhythmische Verdichtungen im Medium (z. B. Luft oder Wassers) aus, die sich als Wellen ausbreiten (Schallwelle). Die Energie der Schallquelle wird in Schalldruck bzw. in Schallschnelle (Geschwindigkeit der schwingenden Medienpartikel) angegeben. Die Schallwellen breiten sich mit einer für das Medium spezifischen Geschwindigkeit aus, die noch vom Zustand

(Temperatur, Druck) des Mediums abhängig ist. Die Schallgeschwindigkeit in der Luft beträgt 343 m/s und im Wasser 1484 m/s. Schallwellen können auch über den Untergrund übertragen werden. Die Übertragung über den Untergrund nennt man Substratschall.

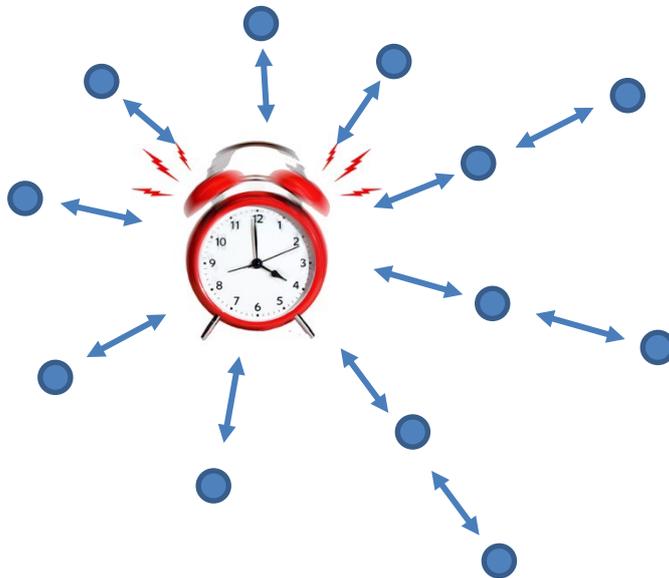


Abb. 7.3: Entstehung von Schallwellen

Bild Wecker: Richter, 2017  
 Bild: Baur, 2019

## 7.2 Grundtypen der Hörsinnesorgane

Da Schallwellen fast immer gleichzeitig Luft- und Substratschall erzeugen, ist ein Übergang zwischen dem Gehör- und Vibrationssinn fließend.

Bei den Hörsinnesorganen kann man drei Grundtypen unterscheiden: Druckempfänger, Druckgradientenempfänger und Schallschnelleempfänger. Jeder Typ besteht aus einer schwingfähigen Struktur und einem bzw. mehreren Mechanorezeptoren, die durch die Schwingung aktiviert werden. Die Empfindlichkeit der schwingfähigen Struktur ist von ihrer Größe, ihrer Masse, dem Eigenschwingverhalten und ihrer Trägheit abhängig.

### (A) Druckempfänger

Bei einem Druckempfänger ist eine Membran (z. B. das Trommelfell) so aufgehängt, dass sie durch die Schallwellen in Schwingung versetzt werden kann. Die Schwingung wird nun direkt über Mecha-

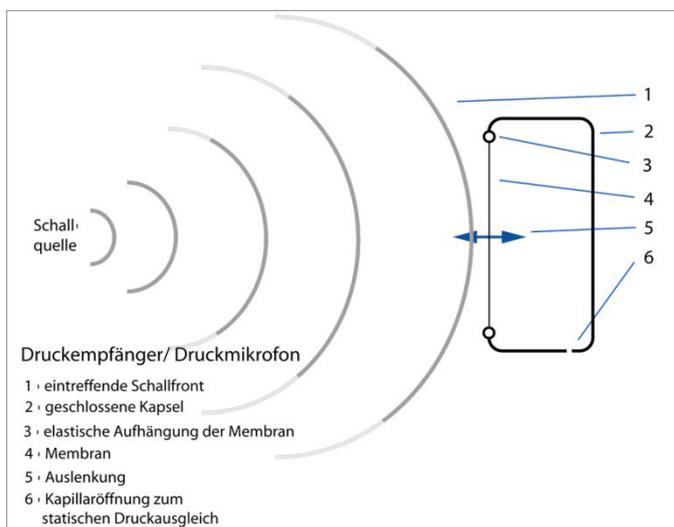


Abb. 7.4: Druckempfänger  
 Aufbaurdarstellung am Mikrofon

Bild: Galak76, 2006

norezeptoren gemessen oder über einen Hebelmechanismus (z. B. Gehörknöchelchen) auf die Mechanorezeptoren übertragen. Bei einem Druckempfänger können die Schallwellen nur von einer Seite auf die Membran treffen. Der einfallende Schall wirkt unabhängig vom Einfallswinkel mit einem In-Schwingung-Versetzen der Membran ein.

### (B) Druckgradientenempfänger

Auf die Membran eines Druckgradientenempfängers treffen von beiden Seiten Schallwellen auf. Die Membran ist ganz dem Schallfeld ausgesetzt und nicht wie beim Druckempfänger auf einer Seite abgeschirmt. Sie wird daher nicht durch den Gesamtdruck der Schallwelle ausgelenkt (dies ist beim Druckempfänger der Fall), sondern nur durch die Druckdifferenz. Die Druckdifferenz entsteht durch das Umströmen des Schalls zur schallabgewandten Membranseite. Der Schall, der vorne auf die Membran trifft, muss zuerst um die Membran wandern, um hinten aufzutreffen, was ein zeitlich versetztes Eintreffen der Schallwelle zur Folge hat. Hierdurch kann der Druck, der zu einem bestimmten Zeitpunkt wirkt, vorne und hinten verschieden sein. Der resultierende Druck  $p$  entsteht durch die Differenz  $p_{\text{vorne}} - p_{\text{hinten}}$ . Die Differenz ist abhängig vom Einfallswinkel des Schalls. Ist der Druck auf beiden Seiten der Membran identisch, wird die Membran nicht bewegt.

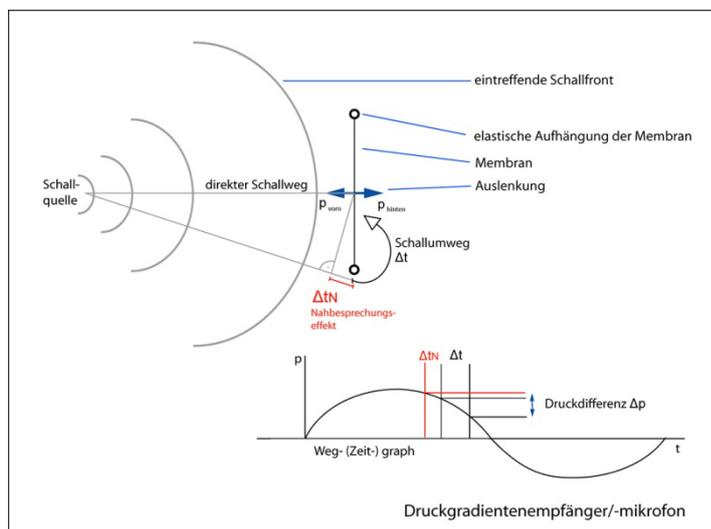


Abb. 7.5: Druckgradientenempfänger

Bild: Galak76, 2006

### (C) Schallschnelleempfänger

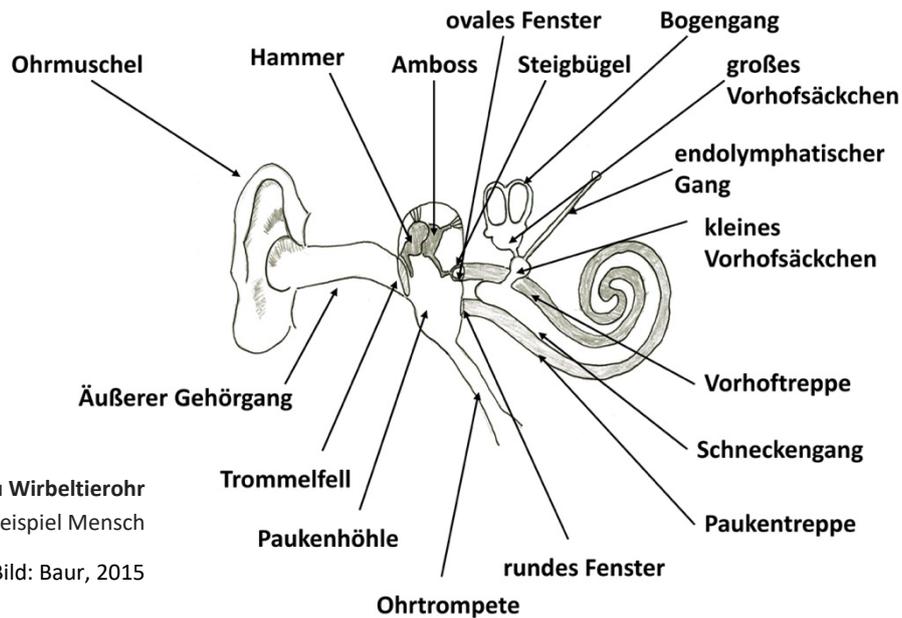
Schallschnelleempfänger bestehen nicht aus einer Membran, sondern aus frei in die Luft ragenden Strukturen (z. B. Haare). Werden die Teilchen des Mediums nicht ausreichend angestoßen, entstehen keine Schallwellen. Ohne die Verdichtungen im Medium kann dann keine Membran in Schwingung versetzt werden. Die Teilchenbewegungen können aber trotzdem die in die Luft ragenden Strukturen (Schallschnelleempfänger) bewegen.

## 7.3 Das Ohr bei Wirbeltieren

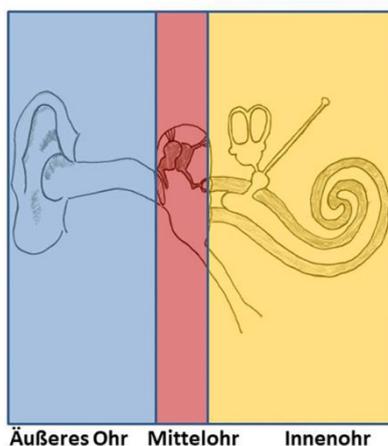
Das Ohr der Wirbeltiere lässt sich generell in drei Bereiche unterteilt: das Außenohr, das Mittelohr und das Innenohr. Nicht alle Wirbeltiere verfügen über alle drei Bereiche: Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel haben kein Außenohr. Das Außenohr findet sich lediglich bei den Säugetieren. Fische und Schlangen haben zudem kein komplexes Innenohr. Das Ohr der Wirbeltiere entspricht einem Druckempfänger.

Das Außenohr besteht aus einer Ohrmuschel und dem äußeren Gehörgang. Die Ohrmuscheln fangen den Schall ein und können bei vielen Arten bewegt werden. Das Trommelfell (*Membrana tympani*)

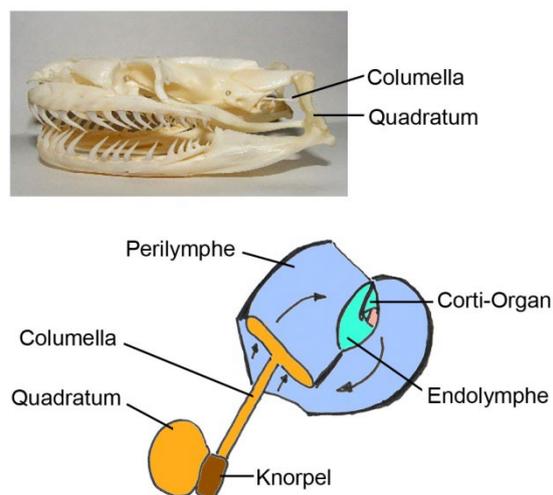
stellt die Grenze zwischen Außen- und Mittelohr dar. Das Mittelohr setzt sich aus den Gehörknöchelchen, der Paukenhöhle und der Ohrtrumpete (eustachische Röhre) zusammen. Die Gehörknöchelchen bei den Säugetieren sind: Hammer (*Malleus*), Amboss (*Incus*) und Steigbügel (*Stapes*). Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln gibt es nur ein Gehörknöchelchen – die *Columella* – das das Trommelfell mit dem ovalen Fenster verbindet. Die beiden Membranen, ovales Fenster und rundes Fenster grenzen das Mittelohr vom Innenohr ab. Das Innenohr besteht aus der Schnecke (*Cochlea*) und den Bogengängen. Vom Innenohr gehen Nerven ab, die sich zum Hör- und Gleichgewichtsnerv vereinigen und Informationen zum Gehirn leiten. Die Schnecke ist aus drei Gängen aufgebaut: der Vorhoftreppe (*Scala vestibuli*), dem Schneckengang (*Scala media*) und der Paukentreppe (*Scala tympani*). Im Schneckengang sitzt das Corti-Organ, in dem Mechanorezeptoren Bewegungen in Aktionspotenziale umwandeln.



**Abb. 7.6: Aufbau Wirbeltierohr**  
Ohr am Beispiel Mensch  
Bild: Baur, 2015



**Abb. 7.7: Unterteilung des Wirbeltierohrs**  
Bild: Baur, 2014



**Abb. 7.8: Hörknöchelchen Schlange**  
Schädel von Tigerphyton (Bild des Schädels: Mokele, 2008)  
Bild: Baur, 2020

Beim Hörvorgang werden Schallwellen über die Hörmuschel, die als Trichter wirkt und Schallwellen auffängt, aufgenommen. Über den äußeren Gehörgang gelangen die Schallwellen zum Trommelfell. Bei Tieren ohne Außenohr werden die Schallwellen direkt über das Trommelfell oder über den Schädel aufgenommen. Bei den Schlangen ist die Columella mit dem Kiefer und dem Innenohr verbunden (Abb. 7.8). Zum Hören legt eine Schlange ihren Unterkiefer auf den Untergrund und kann Substratschall detektieren. Bei anderen Wirbeltieren sind die Gehörknöchelchen mit dem Trommelfell verbunden, sie wandeln die Schallwellen in mechanische Schwingungen um und übertragen sie über das ovale Fenster auf die Lymphe der Gehörschnecke. Da der umgebende Luftdruck nicht immer konstant ist, muss der Druck im Mittelohr auf den Druck des Außenmediums eingestellt werden. Ansonsten wäre der Hörvorgang beeinträchtigt. Der Druckausgleich erfolgt über die eustachische Röhre (Ohrtrumpete), die mit dem Rachenraum verbunden ist. Die mechanisch verursachten Wellen der Perilymphe breiten sich vom ovalen Fenster Richtung Schneckenspitze aus. Von der Schneckenspitze läuft die Welle über die Perilymphe zum runden Fenster, wo ein Druckausgleich stattfindet. Die Perilymphe bewirkt eine Schwingung der Basilarmembran und Tectorialmembran (die streng genommen ein Teil der Basilarmembran ist). Durch die Schwingungen der Basilar- und Tectorialmembran kommt es zur Scherbewegung der Haare der Mechanorezeptoren und dadurch zum Aktionspotential.

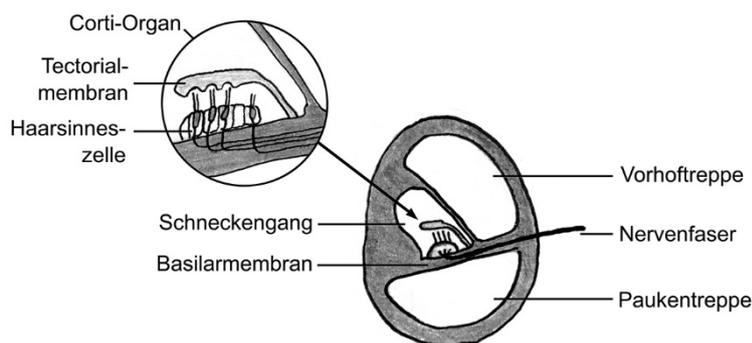


Abb. 7.9: Corti-Organ

Bild: Baur, 2015

## 7.4 Hörsinnesorgane der Insekten

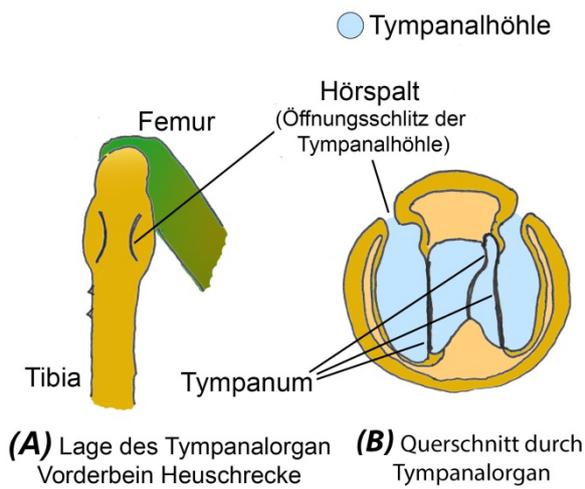
### (A) Tympanalorgane

Die Tympanalorgane der Insekten sind aus einer dünnen Cuticulamembran (Tympanum), einem luftgefüllten Raum (trachealer Hohlraum) und einer Gruppe von Sensillen (Mechanorezeptoren) aufgebaut. Das Tympanum kann nicht durch einfache Teilchenbewegung (Bewegung, die keine Schallwellen auslöst), sondern nur durch Schallwellen in Schwingung gebracht werden. Die Sensillen sind über Kappenzellen (siehe Abb. 7.12) mit dem Tympanum verbunden. Kommt Druck auf die Sensillen, werden spezifische Kanäle durch Dehnung geöffnet und Kationen strömen ein, was zur Depolarisation führt. Die Position der Tympanalorgane am Körper ist bei den Insekten der verschiedenen Ordnungen sehr unterschiedlich. Tympanalorgane sind Druckempfänger oder Druckgradientenempfänger. Es kann auch eine Mischung aus beiden sein. [In Abb. 7.11 sieht man eine „Mischform“. Es gibt hier drei Membrane (Tympana – Singular: Tympanum). Die äußeren Membranen sind Druckempfänger. Die Membran, die zwischen den anderen beiden liegt, ist ein Druckgradientenempfänger.]



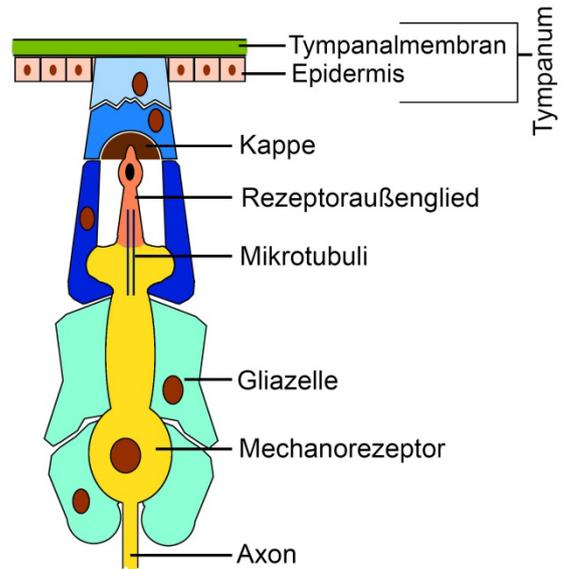
**Abb. 7.10: Tympanalorgane Punktierte Zartschrecke (*Leptophyes punctatissima*)**

Bild: Slickers, 2005



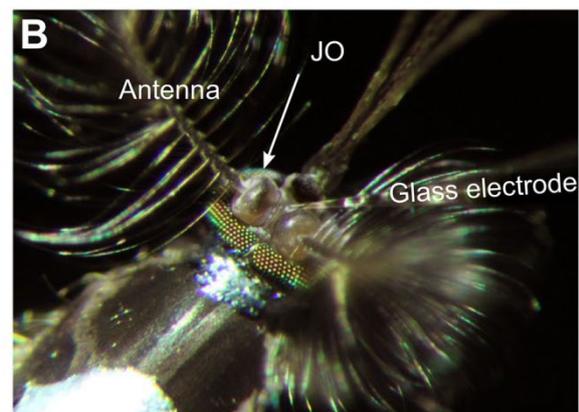
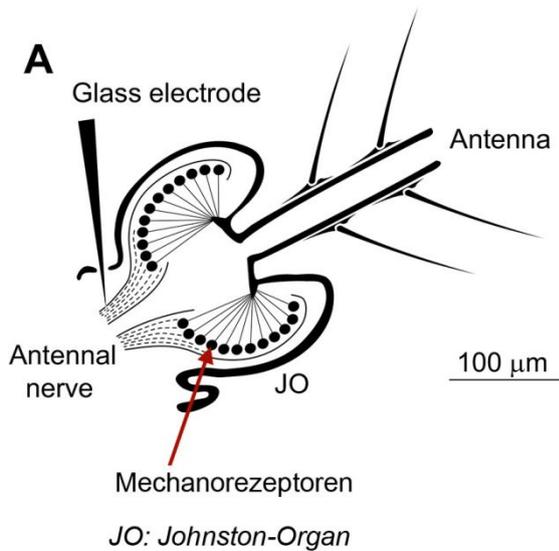
**Abb. 7.11: Tympanalorgan Heuschrecke**

Bild: Baur, 2020



**Abb. 7.12: Sensille**

Bild: Baur, 2020



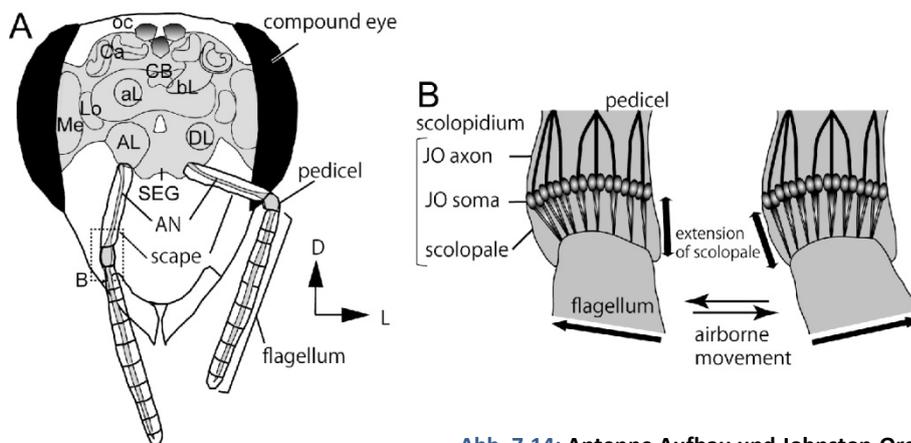
**Abb. 7.13: Johnston-Organ bei Mücke**

(A) Schema Johnston-Organ eines Männchens der gemeinen Stechmücke (*Culex pipiens*), die Glaselektrode wurde für eine Untersuchung angebracht; (B) Johnston-Organ im Original

Bild: Lapshin & Vorontsov, 2017

**(B) Johnston-Organ**

Insekten können auch Haare, die als Schallschnellempfänger arbeiten, zum Hören einsetzen. Sind die Teilchenbewegungen der Insekten nicht so stark, dass Schallwellen ausgelöst werden, können diese Bewegungen nicht über eine Membran wahrgenommen werden. Schallschnellempfänger eignen sich hierfür (wie bereits ausgeführt) sehr gut. Viele Insekten haben Antennen, die durch Teilchenbewegungen ausgelenkt werden können. Das Johnston-Organ (Abb. 7.13 und 7.14) sitzt am zweiten Antennenglied (Abb. 7.14) und nimmt die Auslenkungen der Antenne wahr. Wird die Antenne durch Nahschall (Teilchenbewegung im Nahfeld) bewegt, wird Druck auf Sinneszellen ausgeübt. Hierdurch können spezifische Frequenzen, die zur Kommunikation oder Lokalisation (Beute, Paarungspartner etc.) dienen, wahrgenommen werden.



**Abb. 7.14: Antenne Aufbau und Johnston-Organ**

Bild: GinJang; <https://projects.g-node.org/ginjang/description.html>

## 7.5 Elefanten hören mit den Füßen

Elefanten können auch mit ihren Füßen hören. In ihren Füßen sind Meissner-Tastkörperchen und Vater-Pacini-Lamellenkörperchen. Beide Sinnesorgane sind in der Haut von vielen Wirbeltieren zu finden (siehe Aufbau Haut Abb. 7.15). Meissner-Tastkörperchen sind Rezeptoren, um Druckveränderungen zu detektieren. Vater-Pacini-Lamellenkörperchen registrieren Vibration. Bei den Elefanten sind die beiden Rezeptortypen sehr zahlreich im Fußballen und an den Zehenspitzen angeordnet. Zusätzlich wird die Schalleitung über die Knochen eingesetzt. Die Vibrationen des Bodens (Substratschall) werden über die Füße aufs Beinskelett, von dort auf das Schulderskelett und von dort auf die Ohren übertragen. Bei der Schallübertragung helfen die vergrößerten Gehörknöchelchen und ein keilförmiges Fettpolster zwischen Ferse und Ballen. Das Fett erleichtert die Schallübertragung vom Untergrund auf die Knochen. Über den Substratschall können Elefanten über Entfernungen bis zu zehn Kilometern kommunizieren.

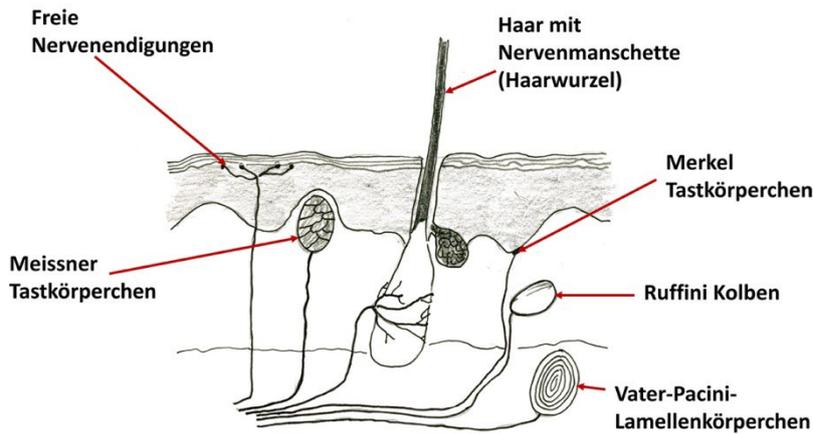


Abb. 7.15: Sinnesrezeptoren in der Haut von Wirbeltieren

Bild: Baur, 2015



### Nachbereitung / Übung

#### Aufgabe 1: Erklären/definieren Sie die Begriffe:

Aktionspotenzial	Mechanorezeptor	Scherbewegung [●]
Corti-Organ	Medium	Schwingung
Druckempfänger	Perilymphe	Sensille
Druckgradientenempfänger	Schallgeschwindigkeit	Substratschall
Endolymphe	Schallquelle	Trommelfell
Gehörknöchelchen	Schallschnelleempfänger	Tympanalorgan
Johnston-Organ	Schallwelle	

#### Aufgabe 2:

- (1) Wie entsteht eine Schallwelle?
- (2) Wie führt eine Schallwelle zu Tönen oder Geräuschen?
- (3) Stellen Sie die drei Grundtypen der Hörsinnesorgane gegenüber (Worin unterscheiden sie sich, was ist gleich?).
- (4) Wie ist das Ohr der Säugetiere aufgebaut?
- (5) Welche Vorgänge finden statt, bis im Ohr eines Säugetiers ein Aktionspotenzial entsteht?
- (6) Worin unterscheiden sich die Ohren der Wirbeltiere (Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere)?
- (7) Wie ist das „Außenohr“ von Eulen aufgebaut? [●]
- (8) Vergleichen Sie Corti-Organ, Tympanalorgan und Johnston-Organ.
- (9) Wie (physiologisch) können Elefanten und Schlangen hören?

----

## Literatur

- Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Campbell, N. A., Reece, J. B. & Urry, L. A. (2015). *Biologie* (10., aktualisierte Auflage). München: Pearson.
- Dettner, K. & Peters, W. (2010). *Lehrbuch der Entomologie: Band 1* (2. Auflage). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Heldmaier, G., Neuweiler, G. & Rössler, W. (2013). *Vergleichende Tierphysiologie* (2., vollständig überarbeitete und aktualisierte Auflage). Berlin: Springer Spektrum.
- Hildebrand, M. & Goslow, G. E. (2004). *Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere*. Berlin: Springer.
- Hildebrandt, J.-P., Bleckmann, H. & Homberg, U. (2015). *Penzlin – Lehrbuch der Tierphysiologie* (8. Auflage). Berlin: Springer Spektrum.
- Munk, K. (2011). *Zoologie* (2., erweiterter Druck). Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Sadava, D. E., Hillis, D. M., Heller, H. C. & Berenbaum, M. (2011). *Biologie* (9. Auflage). Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Wehner, R. & Gehring, W. J. (2013). *Zoologie* (25. Auflage). Stuttgart: Georg Thieme.

## Abbildungen

- Abbildung 7.1: **Ohren von einem Feldhasen**. Ursprünglicher Bildtitel: Rabbit; Bild von: Erika Wittlieb; o. J.; Lizenz: Bild auf Pixabay; verfügbar unter: <https://pixabay.com/de/photos/kaninchen-hase-tier-ohren-ostern-2414356/>
- Abbildung 7.2: **Aufeinandertreffen von Medienpartikeln**. Bild: Armin Baur; 2019.
- Abbildung 7.3: **Entstehung von Schallwellen**. Bild: Armin Baur; 2019; Bild des Weckers: Sarah Richter; 2017; Bild Wecker Lizenz: Bild auf Pixabay; verfügbar unter: <https://pixabay.com/de/photos/takt-uhr-abgabetermin-wecker-3036245/>
- Abbildung 7.4: **Druckempfänger**. Ursprünglicher Bildtitel: Prinzip eines Druckmikrofons; Bild von: Galak76; 2006; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: <https://de.wikipedia.org/wiki/Druckmikrofon#/media/Datei:Druckempfänger.svg>
- Abbildung 7.5: **Druckgradientenempfänger**. Ursprünglicher Bildtitel: Prinzip des Druckgradientenmikrofons; Bild von: Galak76; 2006; Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: <https://de.wikipedia.org/wiki/Druckgradientenmikrofon#/media/Datei:Druckgradientenempfänger.png>
- Abbildung 7.6: **Aufbau Wirbeltierohr**. Bild aus: Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Abbildung 7.7: **Unterteilung des Wirbeltierohrs**. Bild: Armin Baur; 2014.
- Abbildung 7.8: **Hörknöchelchen Schlange**. Bild: Armin Baur; 2020; Bild des Schädels: Mokele; 2008; Bild Schädel Lizenz: CC BY-SA 3.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Schlangen#/media/Datei:Python\\_skull.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Schlangen#/media/Datei:Python_skull.jpg)
- Abbildung 7.9: **Cortiorgan**. Bild aus: Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch*. Berlin: Springer Spektrum.
- Abbildung 7.10: **Tympanalorgane Punktierte Zartschrecke (*Leptophyes punctatissima*)**. Ursprünglicher Bildtitel: paarige Tympanalorgane an den Vorderbeinen der Punktierten Zartschrecke (*Leptophyes punctatissima*); Bild von: Georg Slickers; 2005; Lizenz: CC BY-SA 4.0; verfügbar unter: [https://de.wikipedia.org/wiki/Tympanalorgan#/media/Datei:Leptophyes\\_punctatissima\\_20050822\\_749\\_part-2.jpg](https://de.wikipedia.org/wiki/Tympanalorgan#/media/Datei:Leptophyes_punctatissima_20050822_749_part-2.jpg)
- Abbildung 7.11: **Tympanalorgan Heuschrecke**. Bild von: Armin Baur; 2020.
- Abbildung 7.12: **Sensille**. Bild von: Armin Baur; 2020.
- Abbildung 7.13: **Johnston-Organ bei Stechmücke**. Bild aus: Lapshin D. N. & Vorontsov D. D. (2017). Frequency organization of the Johnston's organ in male mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Journal of Experimental Biology* (220), 3927-3938.

Abbildung 7.14: **Antenne Aufbau und Johnston-Organ.** Ursprünglicher Bildtitel: *Johnston's organ*; Bild von: GinJang; verfügbar unter: <https://projects.g-node.org/ginjang/description.html>

Abbildung 7.15: **Sinnesrezeptoren in der Haut von Wirbeltieren.** Bild aus: Baur, A. (2015). *Humanbiologie für Lehramtsstudierende. Ein Arbeits- und Studienbuch.* Berlin: Springer Spektrum.